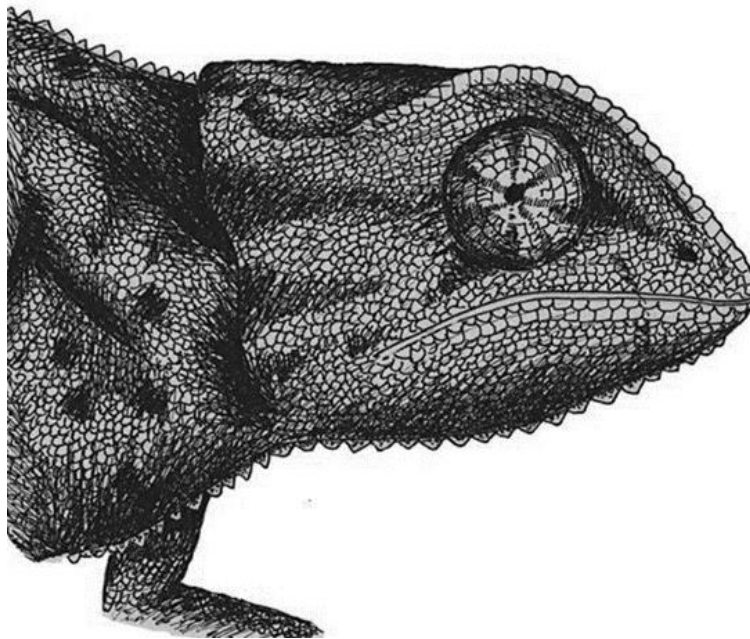


**KLIMATICKÉ ZMENY V KENOZOIKU A ICH VPLYV NA
EVOLÚCIU FAUNY SO ZAMERANÍM NA ŠUPINATÉ PLAZY**

Andrej Čerňanský



Univerzita Komenského v Bratislave

© Autor

Mgr. Andrej Čerňanský, PhD.

Prírodovedecká fakulta Univerzity Komenského v Bratislave, Katedra ekológie
2021

Recenzenti

doc. Mgr. Martin Ivanov, PhD.

Mgr. Daniel Jablonski, PhD.

Obrázok na obálke: *Chamaeleo andrusovi*

Rozsah 86 strán, 6,85 AH, vydanie prvé, vyšlo ako elektronická publikácia.

Neprešlo jazykovou úpravou.



Dielo je vydané pod medzinárodnou licenciou **Creative Commons CC BY** Commons Attribution **4.0** (vyžaduje sa: povinnosť uvádzať pôvodného autora diela; uviesť, či došlo k zmenám). Viac informácií o licencií a použití diela:

<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

Univerzita Komenského v Bratislave

ISBN 978-80-223-5251-2

OBSAH

ÚVOD.....	4
1. SQUAMATA – STUDNICA KEJČOVÝCH INFORMÁCIÍ.....	6
2. PALEOGÉN.....	13
2.1. PALEOCÉN.....	16
2.2. EOCÉN.....	20
2.3. OLIGOCÉN.....	29
3. NEOGÉN.....	36
3.1. MIOCÉN.....	36
3.2. PLIOCÉN.....	52
4. KVARTÉR.....	55
4.1. PLEISTOCÉN.....	55
4.2. HOLOCÉN.....	67
5. ZÁVER - AKO SA POUČIŤ Z MINULOSTI.....	72
6. POUŽITÁ A ODPORÚČANÁ LITERATÚRA.....	76

ÚVOD

Kenozoikum je éra v histórii Zeme, ktorá začala masovým vymieraním pred 65 miliónmi rokmi (vrátane populárnych nevtáčich dinosaurov) a trvá dodnes. Zámerom tohto učebného textu je stručne ukázať, ako sa dramaticky menili klimatické podmienky v priebehu tohto zaujímavého a na prekvapenia bohatého časového úseku v histórii našej planéty. Dozviete sa, aké boli dôvody týchto zmien, ale i ich následky. Zmien, ktoré vo výsledku formovali charakter modernej prírody. A v neposlednej rade i to, ako nám môžu byť informácie o minulých dejoch užitočné práve dnes a prečo sú kľúčom k pochopeniu budúcnosti. Štúdium prírodnej histórie je totiž doslova štúdiom toho, ako sa svet okolo nás mení. A práve tieto zmeny mali zásadný vplyv na evolúciu organizmov, akými sú šupinaté plazy. Organizmy sú totiž neoddeliteľnou súčasťou prostredia, v ktorom žijú. Preto je fosílny záznam plazov, ktoré sú dobre známe svojimi špecifickými nárokmi na prostredia a teplotu, výborným indikátorom prostredia a klímy. Akákoľvek zmena sa totiž vždy výrazne prejavila i v evolúcii a v zložení fosílnych spoločenstiev tejto skupiny.

Pri našom putovaní sa dostaneme do Južnej Ameriky, kde pred 59 miliónmi rokmi stretne obrovského hada rodu *Titanoboa*, ktorý dosahoval dĺžku tyranosaura. Prečo práve vtedy mohli plazy dosiahnuť gigantické rozmery? Odpoveď na takéto a iné otázky nájdete práve v tomto texte. Pozrieme sa i na Antarktídu. Toto ľadové kráľovstvo by sme však ešte pred 50 miliónmi rokmi nespoznali - rástli tu palmy a žili línie žiab (*Calyptocephalellidae*), ktoré sa dnes vyskytujú v trópoch Južnej Ameriky. Zistíme, že pred 18 miliónmi rokmi v našich končinách žili chameleóny, pytóny a dokonca aligátory. Pred 13 miliónmi rokmi bol v priestore dnešnej Bratislavy ostrov, ktorý bol domovom vyhynutých ľudoopov (*Dryopithecus*). Napokon sa dostaneme do dôb ľadových v pleistocéne a povieme si aj o ich príčinách. Dozvieme sa, že hoci Milankovičove cykly dokážu vysvetliť mnohé aspekty, ktoré sa týkajú klimatických zmien relatívne hlboko do minulosti, treba mať na pamäti, že existujú i mnohé iné dôležité faktory. A práve tie môžu všetko zásadne meniť, ba i zvrátiť. Mnohé z nich takisto výrazne ovplyvňujú globálne klimatické zmeny na planéte, či už v geologickej minulosti alebo budú i v budúcnosti. Sú to najmä poloha kontinentov, smery oceánskych prúdov, sopečná činnosť, množstvo skleníkových plynov ako oxidu uhličitého či metánu, no i samotná slnečná aktivita. No a iné faktory majú vplyv zase na to, prečo napríklad mamuty a srstnaté nosorožce vyhynuli, soby a sajgy však nie. V súčasnosti sem treba započítať i obrovský vplyv človeka - najmä, bohužiaľ, negatívny vplyv jeho činnosti. Okrem priameho

znečisťovania prírodných habitátov sa čoraz významnejším aspektom stávajú klimatické zmeny. Tie si totiž už vieme všímať v priebehu jedného ľudského života. Takúto rýchlosť zmien geologická história takmer nepozná. Úroveň CO₂ v atmosfére sa za posledných 300 rokov vďaka priemyslu zvýšila o 45 %. To spôsobuje zvyšovanie teploty nezávislej na Milankovičových cykloch. V súčasnej dobe sa dostáva päťkrát viac CO₂ ročne do ovzdušia, než tomu bolo počas paleocénneho-eocénneho maxima. Vtedy tu rástli paratropické pralesy a neexistovalo ani polárne zaľadnenie. Pochopenie zmien v budúcnosti a ich predikciu nám umožní práve iba pochopenie procesov, ktoré prebiehali v geologickej minulosti, ich dôvodov, rýchlosti a nakoniec i dôsledkov na ekosystémy. Príbeh kenozoika je totiž príbehom fantastických zmien v dejinách našej Zeme a jej obyvateľov. Veď na mieste, kde teraz stojíte, sa v minulosti prestriedal dažďový prales, teplé more, či chladná ľadová tundra.

Predložený text je určený predovšetkým poslucháčom študijného programu Ekológia (v rámci predmetu Evolúcia ekosystémov). No nie len tým. Je určený i pre všetkých, ktorí sa zaujímajú o vývoj života, klímy a paleoprostredí na našej planéte a chcú pochopiť i zmeny, ktoré pozorujú v dnešnej prírode. Koniec koncov, privádzať dávno stratené svety a ich prapodivných obyvateľov späť k životu je neodmysliteľnou súčasťou paleontológie. A je to vlastne i jedným z dôvodov obrovskej popularity tejto vednej disciplíny, ktorej sa teší medzi laickou verejnosťou. Informácie obsiahnuté v tomto texte by preto v neposlednom rade mohli obohatiť každého milovníka praveku.

1. SQUAMATA – STUDNICA KLÚČOVÝCH INFORMÁCIÍ

Šupinaté plazy, Squamata, sú monofyletickou skupinou (tzv. klád) plazov, ktorá má vyše 200 miliónov rokov dlhú biologickú históriu. Čo sa týka biodiverzity, ide o najpočetnejšiu skupinu nevtáčich plazov. Ich sesterskou skupinou je hatéria (*Sphenodon*) z Nového Zélandu, ktorá patrí do kládu Rhynchocephalia. Táto jašterom podobná skupina bola rozšírená najmä v mezozoiku (druhohorách), v dnešnej prírode však poznáme iba jeden rod. Naproti tomu, čo sa týka dnes žijúcich skupín stavovcov, skvamáty sú šupinaté plazy s vyše 10 000 druhmi pravdepodobne druhým najväčším radom. Patria sem jaštery, amfíbény a hady. Ide teda o evolučne veľmi úspešnú a rôznorodú skupinu rozšírenú v rôznych typoch prostredí. Podarilo sa im totiž preniknúť a adaptovať sa takmer na všetky kontinenty a rovnako úspešne boli i pri osídľovaní mnohých ostrovov v oceánoch. To im umožnila široká škála adaptácií a životných štýlov. Predložený učebný text sa zameriava najmä na túto skupinu, i keď prináša informácie i o iných plazoch alebo dokonca o cicavcoch. Evolúcia jašterov totiž, rovnako ako všetkým ostatným skupinám organizmov, neprebíhala izolovane, oddelená kdesi od ostatného sveta. Naopak, bola jeho súčasťou okolitého sveta a práve tak odráža i zmeny, ktoré sa diali a mnohokrát boli drastické.

Medzi jaštermi nájdeme formy s typickým jaštericovitým typom tela ako napríklad naša jašterica zelená (*Lacerta viridis*), cez formy, u ktorých sa vyvinul rôzny stupeň redukcie končatín a predlžovanie tela (široká škála je známa najmä pri scinkoch, vrátane u nás žijúcej krátkonôžky *Ablepharus kitaibelii*). Na konci tejto škály by ste našli formy s tzv. serpentiformnou morfológiou, teda hadím typom tela (napríklad slepúchovce ako *Anguis fragilis*; obr. 1). Definovať tieto plazy nejakou množinou, i keď sú si navzájom príbuzné, ktorá by zahŕňala ich životný štýl a takto ich „zaškatuľkovať“, by bolo nepochopením ich pestrosti. Niektorí predstavitelia sú bežce, no i tzv. trávoví „plavci“ (grass-swimmers). Iné sú stromoví špecialisti – sú teda arborikólne. Typickým príkladom takéhoto typu špecializácie sú napríklad chameleóny (obr. 2). Ich oči sú veľké a dokážu sa hýbať nezávisle jedno na druhom. Takto dokážu obsiahnuť 360° priestoru a mozog týchto tvorov dokáže takéto obrazy spracovať – to je pre ľudí ťažko predstaviteľné. No keď sa chameleón zameria na potravu (väčšinou nejaký hmyz), tak obe oči nasmeruje jedným smerom. Vystrelí jazyk do vzdialenosti i dvakrát väčšej ako je jeho telo – a to v rýchlosti približne 500 metrov za sekundu. To mu umožňujú špeciálne elastické tkanivá a svaly napájajúce sa na jeho jazylku. Ruky a nohy týchto tvorov sú takisto zvláštne. Majú dva prsty postavené v opozícii oproti

zvyšným trom. Navyiac, i svoj stočený chvost dokážu používať ako piatu končatinu. To všetko sú potrebné adaptácie pre život v korunách stromov. Na pomyselnom opačnom konci spektra nájdeme druhy, ktoré sú prispôsobené na život pod zemou – sú teda fosoriálne. Takýto typ prostredia je samozrejme veľmi špecifický a náročný z viacerých hľadísk. Pôsobí tu na organizmy veľmi silný selekčný tlak. Preto sa mnohí zástupcovia i vzdialenejšie príbuzných línií, ktorí sa nezávisle adaptovali na život pod zemou, výrazne podobajú svojou morfológiou. Je to prejav konvergentnej evolúcie. Okrem iného však spôsobuje vrásky na čele taxonómom, ktorí sa snažia odhaliť fylogenetické vzťahy na základe morfológie. Týmto však pestrosť ekologických adaptácií týchto plazov iba začína. Skupina totiž zahŕňa i plavce, ako napríklad leguán morský (*Amblyrhynchus cristatus*) žijúci na Galapágoch. Dospelé jedince si potravu hľadajú výhradne v mori. Dokážu sa potopiť do hĺbky až 12 metrov a pod vodou vydržia 15 i viac minút. V Juhovýchodnej Ázii žijúci varan škvrnitý (*Varanus salvator*; príklad varana pozri obr. 3) trávi až 1/3 svojho života vo vode, pričom dokáže aktívne plávať medzi jednotlivými tamojšími ostrovmi (to je i dôvod jeho širokého rozšírenia v tejto oblasti). Z geologickej minulosti poznáme i formy plne akvatické, morské - ako napríklad mosasaury. Z hadov sú dnes morskému spôsobu života prispôsobené vodnare (Hydrophiinae).



Obrázok 1. Zástupca bezkončatinových jašterov zo skupiny Anguimorpha - slepúch krehký (*Anguis fragilis*) na lokalite v Bratislave (foto: A. Čerňanský)

Skvamáty nevedia aktívne lietať, no niektoré formy dokázali zvládnuť kĺzavý let (obr. 4). Dobrým príkladom sú zástupcovia rodu *Draco* (Agamidae), ktoré žijú v juhovýchodnej Ázii. Tie dokážu rozťahnuť rebrá, medzi ktorými majú natiahnutú blanu a preplachtiť zo stromu na strom. Takýchto „letcov“ nájdeme i u veľmi diverzifikovanej skupiny zvanej gekóny (Gekkota). Ide najmä o druh *Gekko (Ptychozoon) kuhli*, ktorého zástupcovia majú pomerne ploché telo, na prstoch blany a na tele kožné záhyby. Tieto adaptácie im umožňujú zmierniť pád.



Obrázok 2. Zástupca arborikolných jašterov, chameleón jemenský (*Chamaeleo calyptratus*; foto: A. Čerňanský).

Drvivá väčšina skvamát je faunivorná. Ich korisťou je najmä hmyz a rôzne iné článkonožce, ako pavúky. Niektoré druhy sa však v priebehu evolúcie špecializovali na požíranie slimákov. S tým súvisia výrazné zmeny v ich anatómii – zuby sú veľké a tupé (tzv. amblyodontný typ zubov), pričom žuvacie svaly sú mohutne vyvinuté. To spôsobilo mnohé zmeny v morfológii ich lebky. Typickým dnešným špecialistom tohto typu je *Dracaena guianensis*, juhoamerický teiid žijúci semiakvatickým spôsobom života. Podobné formy sa však v geologickej minulosti vyvinuli i medzi zástupcami Lacertidae (dominantná skupina plazov v Európe, patrí sem už spomínaná jašterica zelená). Išlo o taxón *Dracaenosaurus*

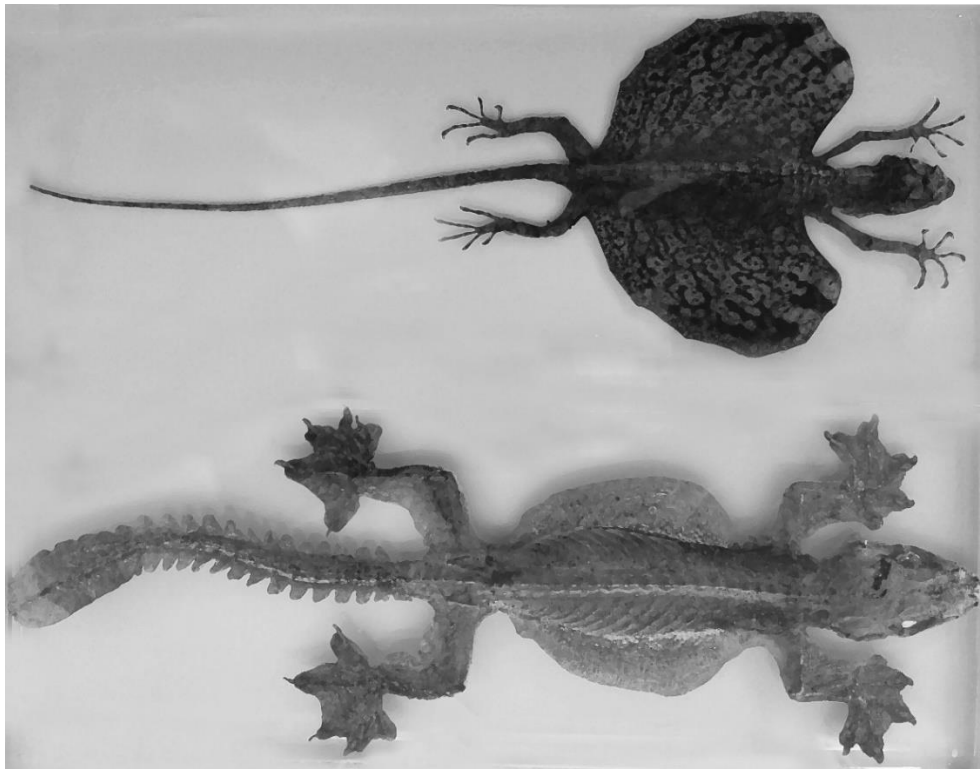
croizeti, ktorý žil na území Francúzska a Nemecka v oligocéne (pred asi 26 miliónmi rokmi). Dôvod, prečo sa takéto formy vyvinuli i tu, boli klimatické podmienky a ich prudké zmeny v období kenozoika. A s nimi priamo spojená následná snaha rôznych línií jašterov sa im prispôbiť. Herbivória, teda byľinožravosť, je u plazov skôr vzácna. No nájdeme ju i u niektorých jašterov, ako napríklad *Gallotia stehlini* (Lacertidae) z Kanárskych Ostrovov alebo u niektorých leguánov. Niektorým formám sa zase v rámci ich loveckých (a sekundárne i obranných) stratégií vyvinuli jedové žľazy (Toxicofera). Sem patrí napríklad severoamerický kôrovec (*Heloderma*). Medzi jaštermi nájdeme i mäsožravce (živiace sa inými stavovcami). Ako príklad možno uviesť najväčšieho dnes žijúceho jaštera, ktorým



Obrázok 3. Zástupca jašterov zo skupiny Anguimorpha s končatinami – *Varanus giganteus* z Austrálie (foto: A. Čerňanský).

je varan komodský (*Varanus komodoensis*). Tu sa ale už dostávame k ďalšej zaujímavej téme v rámci tejto skupiny – rozdiely vo veľkosti tela. Šupinaté plazy sú totiž najvariabilnejším radom v rámci plazov (a jedným z najvariabilnejších i v rámci celých stavovcov). Existujú tu formy s rozmermi tela, ktoré by sa kľudne zmestili na zápalku. Príkladom je 3 centimetrová *Brookesia*, chameleón z Madagaskaru, ale i trpasličí gekón *Sphaerodactylus ariasae* s rozmermi asi 1,5 cm. Takéto formy nám toho môžu veľa objasniť o miniaturizačných

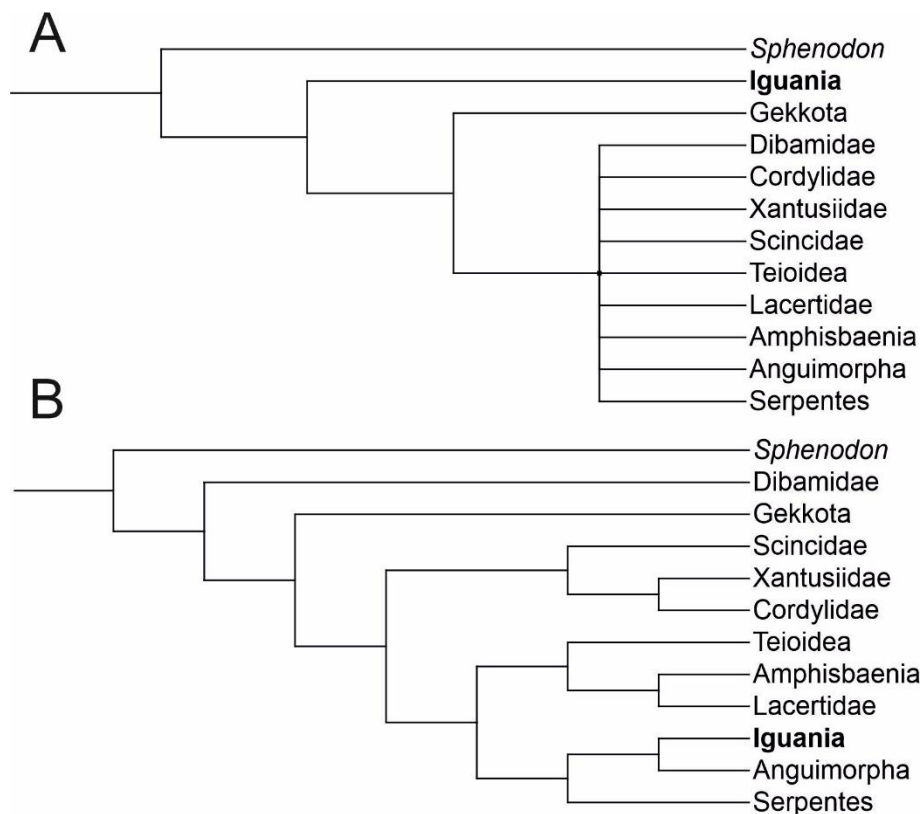
procesoch v rámci evolúcie stavovcov, ich limitoch a fungovaní. Na druhej strane škály stoja už spomínané 15 metrové mosasaury žijúce v kriedovom období (na konci druhohôr). Tie však neboli jedinými gigantami. Začiatkom kenozoika žil 13 až 15 metrový had, *Titanoboa*. Prečo mohol had dorásť takých rozmerov a prečo sa dnešnej prírode podobne veľké formy nevyskytujú? Pretože to plazom v tej dobe, v paleocéne, umožňovali klimatické podmienky – bolo naozaj „horúco“ (viď kapitola Paleogén). Plazy nie sú, až na niektoré výnimky, výrazne užitočné pre stratigrafiu. Tá pracuje s indexovými fosíliami – takými sa môžu stať najmä druhy organizmov, ktoré žili počas pomerne krátkeho geologického času, mali malé vertikálne rozšírenie, značné horizontálne, nápadne sa líšili od najbližších príbuzných foriem a po krátkej dobe rozmachu, ktorú vymedzujú, vyhynuli. Na druhej strane však plazy, ako



Obrázok 4. Zástupcovia dvoch rozdielnych línií jašterov s adaptáciou na kĺzavý let – *Draco volans* (Agamidae) a *Gekko (Ptychozoon) kuhli* (Gekkonidae) z Juhovýchodnej Ázie (foto: A. Čerňanský)

ektotermné živočíchy, majú veľmi špecifické nároky na typ prostredia a klímu – ich fosílie sú teda výbornými indikátormi environmentálnych podmienok daného geografického regiónu v danom geologickom období a tiež, indikátorom klímy. Zmeny klímy totiž mali zásadný

efekt na zmeny v ich spoločenstvách a evolúciu jednotlivých línií v priebehu času. Kenozoikum, teda obdobie ktoré začalo vymretím dinosaurov (nevtáčích foriem) a iných skupín pred 65 miliónmi rokmi a trvá dodnes, je charakteristické práve drastickými zmenami klímy, ktoré vyvrcholili do ľadových dôb na severnej pologuli počas štvrtohôr. Prostredia v Európe (ale i na mnohých iných miestach v rámci zemegule) sa v skorých obdobiach kenozoika menili z horúcich paratropických dažďových pralesov na suché savany (a občas, dočasne, i späť). Vplyv na globálnu klímu a zmeny mala i platňová tektonika a s ňou spojená izolácia Antarktídy. Pred 50 miliónmi rokmi na tomto dnes ľadovom kontinente rástli palmy, no jej oddelenie od Južnej Ameriky a o niečo neskôr i Austrálie spôsobil vznik nového cirkulujúceho chladného oceánskeho prúdu. To všetko, vrátane migrácií nových foriem do Európy, napríklad chameleónov pred asi 20 miliónmi rokmi, zapríčineného otvorením migračných ciest pri zrážke Afriky s Euráziou, ovplyvňovalo neoddeliteľným spôsobom príbeh vývoja dnešnej prírody a jej dnešnú podobu. A tento príbeh je zapísaný vo fosílnom zázname spoločenstiev šupinatých plazov - skvamát.



Obrázok 5. Evolučný rébus – rozdielne postavenie skupín, napríklad zástupcov Iguania vo výsledkoch z A) morfologických dát; B) molekulárnych dát (zdroj: A. Čerňanský; schematický obrázok).

Treba sa ale zmieniť ešte o jednom zásadnom probléme a to je fylogenetická príbuznosť jednotlivých skupín. Pri žiadnych iných skupinách stavovcov totiž nie sú tak výrazné rozdiely medzi výsledkami z morfológických a molekulárnych dát - ako práve pri skvamátach (obr. 5). To vedie k mnohým konfliktom pri interpretovaní fylogenézy. Treba poznamenať, že poloha na strome predstavuje skôr relatívny stupeň evolučných vzťahov, než aby priamo odrážala proces fylogenézy (t.j., postupnosť ancestrálnych línií a potomkov). V mnohých prípadoch „robí“ problémy najmä konvergentná evolúcia - napríklad v prípade bezkončatinových foriem, ktoré potom spája napriek absencii bližšieho príbuzenského vzťahu daných línií. Až budúci výskum pomôže s určitosťou objasniť spomínané nezrovnalosti. A nakoniec i to, čo je našou finálnou snahou – ono poznanie reálnej pozície a vzájomnej príbuznosti jednotlivých taxónov.

2. PALEOGÉN

Paleogén sa zvykne v staršej literatúre označovať i ako staršie tret'ohory. Od názvu „tret'ohory“ alebo terciér sa však vo vedeckej literatúre upustilo, pretože takéto rozdelenie by neodrážalo homológiu v pomenovaniach paleozoikum = prvohory, mezozoikum = druhohory, no a kenozoikum = tret'ohory + štvrtohory. Paleogén začína, ako mnoho iných období, veľkou zmenou vo fosílnom zázname (ľahko identifikovateľné zmeny, tzv. eventy v geologických vrstvách, pomáhajú vymedziť a ohraničiť jednotlivé obdobia). Tá zmena bola spôsobená hromadným celosvetovým vymieraním na hranici krieda/paleocén. Toto rozhranie je celosvetovo pravdepodobne najrozpoznatelnejším geologickým rozhraním. Vyhnuli populárne dinosaury (s výnimkou vtáčích druhov). Treba poznamenať, že toto vymieranie je asi najslávnejšie práve vďaka dinosaurom. Avšak vôbec nešlo o najväčšie vymieranie v dejinách života. Tu drží „rekord“, aspoň zatiaľ, permské vymieranie na hranici prvohory/druhohory. Pri ňom vymrelo až cca 92–95 % života. Okrem dinosaurov na konci kriedy vyhnuli i lietajúce pterosaury a z bezstavovcov napríklad amonity, belemnity, či dierkavce globotrunkány. Príčin bolo pravdepodobne viacero. Veľký vplyv musel mať i vznik Dekanských trapov – mohutné výlevy magmy v tomto období na území dnešnej Indie. Tie mali za následok zvýšenie prachu a najmä CO₂ v atmosfére. No dôvod treba hľadať aj mimo geologických procesov Zeme a významný podiel tu pravdepodobne zohrali extraterestrické príčiny. V tomto prípade išlo o dopad asteroidu do oblasti Mexického zálivu, blízko polostrova Yucatán (kráter Chicxulub). Mnohé línie stavovcov však samozrejme prežili, či už to boli cicavce, vtáky, z plazov napríklad krokodíly, choristodery (vyhynutá skupina plazov podobných krokodíliom, prežili až do spodného miocénu pred asi 20 miliónmi rokov), korytnačky, ale i šupinaté plazy. Niektoré línie potom dokonca vykazujú značnú radiáciu - mnohé začali obsadzovať uvoľnené ekologické niky po vymretých formách.

Obdobie, ktoré po tomto vymieraní nasledovalo, paleogén, sa delí na paleocén, eocén a oligocén (toto delenie vychádza z klasickej oblasti paleogénu a to Anglo-parížskej panvy, najmä v okolí Paríža). Koniec oligocénu teda znamená i koniec paleogénu – táto hranica je udávaná do časového horizontu pred asi 23 miliónmi rokmi. Počas paleogénu sa kontinenty naďalej približovali k svojim súčasným pozíciám. India pokračovala tektonickým pohybom na svojej ceste, ktorá znamenala nakoniec zrážku s Áziou a formovanie Himalájí. Atlantický oceán sa naďalej rozširoval každý rok o niekoľko centimetrov. Afrika sa pohybovala na sever, postupne smerom k Európe. Južná Amerika sa priblížila k Severnej Amerike (oveľa neskôr sa

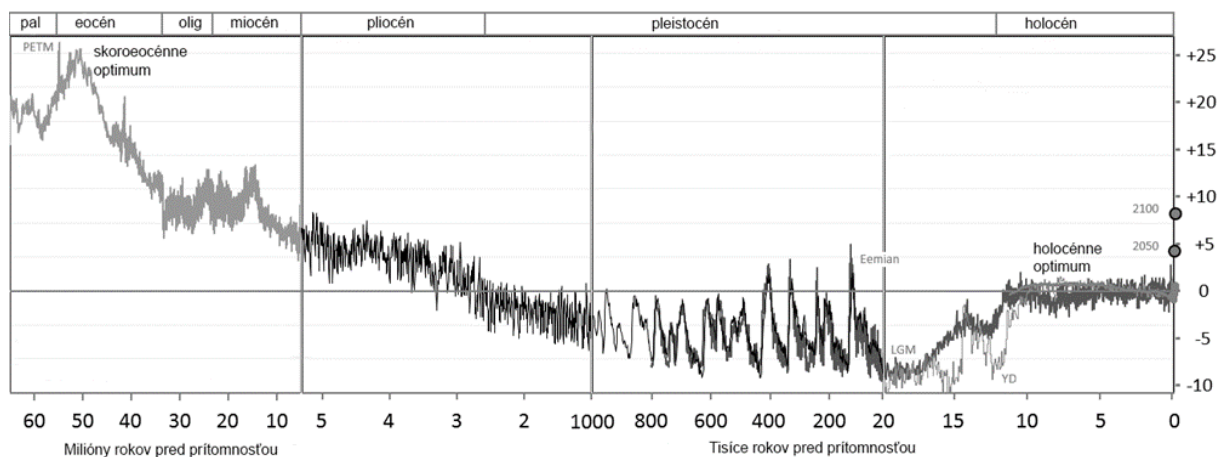
spojili cez Panamskú šiju). Začiatkom paleogénu sa vnútrozemské moria, ktoré boli prítomné počas kriedy v Severnej Amerike, stiahli. Austrália sa tiež oddelila od Antarktídy a putovala smerom k juhovýchodnej Ázii. Európu vtedy tvorilo niekoľko ostrovov (Európske súostrovie), situácia sa však pomerne rýchlo menila. Celkovo bola Európa oddelená od Ázie úzkym epikontinentálnym morom, tzv. Turgajskou úžinou. Tá však vplyvom klimatických zmien vyschla začiatkom oligocénu a v plnej miere sa otvorili migračné cesty medzi týmito dvomi veľkými kontinentami.

Klíma

Klíma paleogénu by mohla byť učebnicovým príkladom zmien (obr. 6), ich rýchlostí a následkov pre prírodu a jej ekosystémy. Ukazuje však aj, že jedna zmena, ktorá je katastrofou pre jednu skupinu organizmov, je výhodná pre druhú. Globálna klíma počas paleogénu by sa dala rozdeliť na dve časti, ktoré od seba oddeľuje výrazná hranica eocén/oligocén. Zo začiatku paleogénu bola klíma vlhká a horúca (termálne optimum). To však vyvrcholilo už pomerne skoro a to termálnym maximom na hranici paleocénu a eocénu (PETM, paleocénne-eocénne termálne maximum, pred asi 55,5 mil. r.). Tropické dažďové pralesy boli rozšírené na území Severnej Ameriky (v Kanade rástli napríklad paprade a ginká a našli sa tu, a dokonca i v Grónsku, fosílie teplomilných korytnačiek, aligátorov a krokodílov), Európy a Ázie (naproti tomu takéto pralesy neboli rozšírené v oblasti, ktoré dnes nazývame trópy). Život v oceánoch však na mnohých miestach bol enormne sťažený, napríklad teplota oceánu na rovníku dosahovala i 36°C.

Sedimenty z tohto obdobia ukazujú na enormný nárast skleníkových plynov ako CO₂ a metánu v atmosfére. Kľúčovým indikátorom je, že tu ide o izotop uhlíku ¹²C (nie ťažký izotop ¹³C). Je teda zrejmé, že tento uhlík, ktorý sa dostal do atmosféry, mal biologický pôvod. Do atmosféry sa môže dostať pri mohutných požiaroch lesov, no i pri sopkách. Sopky nemajú samozrejme nič spoločné s biologickými procesmi, no ¹²C sa takto môže uvoľňovať z nahromadených zvyškov fosílnych rastlín, ktoré magma pretvára. Takéto otepľovanie vplyvom CO₂ však má za následok postupné rozpúšťanie metán hydrátu (CH₄ • 5,75 H₂O). Jeho štruktúra je podobná ľadu a v stabilnej forme je preto zachytený najmä pri vysokých tlakoch alebo nízkych teplotách. Jeho ložiská sa preto nachádzajú najmä na morskom dne, no i v permafroste tundry (dlhodobo zamrznutá najvrchnejšia časť litosféry s priemernými ročnými teplotami pod, alebo okolo 0° C). Pri jeho rozpúšťaní sa do atmosféry dostáva metán (CH₄), ktorý je 20 x silnejší skleníkový plyn ako CO₂. Čím je teda teplejšie, tým viac

dochádza k rozpúšťaniu metán hydrátu a uvoľňovaniu metánu, ktorý následne spôsobuje ďalšie, ešte výraznejšie oteplenie. Tým teda i ďalší pozitívny efekt na rozpúšťanie ďalšieho metán hydrátu. Niečo obdobné viedlo v minulosti k najväčšiemu masovému vymieraniu v dejinách Zeme – k vymieraniu na hranici perm/trias. V prípade permu existoval superkontinent Pangea a náhle otepľovanie v priebehu asi 80–120 000 rokov malo pre organizmy katastrofické dopady. V prípade eocénu dochádzalo k produkcii CO₂ do atmosféry v značnom množstve. V oceánoch však zvýšenie CO₂ spôsobilo zvýšenú aciditu – kyslosť, čo malo dramatické dôsledky pre koralové rify.



Obrázok 6. Zmeny globálnej teploty v °C na Zemi so zameraním na kenozoikum (Zachos et al., 2008; Hansen et al., 2013; upravené).

No dôležitý a varovný je v tomto prípade nasledujúci fakt. Výskumy morských sedimentov v arktických oblastiach ukazujú, že množstvo CO₂, ktoré sa ročne dostávalo do atmosféry, a to ani na vrchole PETM, nedosahovalo ani zďaleka také hodnoty aké produkuje súčasnosť – v súčasnosti je to viac ako 5 násobok hodnoty eocénu. Ročne teda počas eocénu išlo o malé množstvo vzhľadom k tomu, koľko sa vyprodukuje CO₂ v posledných rokoch. Treba si uvedomiť dva závery, ktoré s tým súvisia: (1) V prípade eocénu to prebiehalo počas niekoľko tisíc rokov, no celkovo je súčasné otepľovanie rýchlejšie; (2) naštartovanie podobných drastických procesov, ktoré povedú k výraznému zvýšeniu metánu v atmosfére, je teda pri klimatických zmenách spôsobených dramatickým zvyšovaním CO₂ v atmosfére veľmi pravdepodobné i dnes. A pokiaľ bude pokračovať terajší trend, otázkou nie je či, ale kedy sa to stane.

V prípade eocénu, klíma ďalších stupňov však začala trend ochladzovania a dramatického zvýšenia aridity (menej zrážok, suchšie podnebie). Tento trend bol čiastočne spôsobený tektonickými pohybmi, ktoré mali za následok otvorenie morských ciest a vznik nových oceánskych prúdov. Dôležitým v tomto prípade bol vznik Antarktického cirkulárneho prúdu (tzv. Západný príhon, vid' nižšie kapitola Grande Coupure), ktorý významne znížil teploty oceánskych vôd. Posledné štúdie odhadujú, že na začiatku eocénu, teda asi pred 56 - 48 miliónmi rokov, boli priemerné ročné teploty vzduchu nad pevninou v stredných zemepisných šírkach v priemere asi 23–29 °C ($\pm 4,7$ °C). To znamená, že teplota v týchto oblastiach mohla byť takmer o 10–15 °C vyššia ako priemerné ročné priemerné teploty v súčasnosti. Súčasná trajektória oxidu uhličitého v atmosfére, ak bude pokračovať, naznačuje, že by klimatické zmeny mohli viesť k obdobnému systému v budúcnosti. PETM môže byť naozaj kľúčom k pochopeniu budúcich zmien, ktoré budú mať dopad i na ľudstvo.

Pre úplnú predstavu o klíme v paleocéne a eocéne je nutné uviesť jeden ohromujúci príklad – Antarktídu. Dnes ide o izolovaný kontinent pokrytý ľadovcom, bez stromov a pôvodných druhov tetrapódov (štvornožčov – skupina stavovcov). No geologické a paleontologické dôkazy poukazujú na jeho dramatickú históriu. V paleocéne existovalo stále spojenie medzi Antarktídou a Austráliou a takisto medzi týmto dnes zamrznutým kontinentom a Južnou Amerikou. Dokonca ešte v ranom eocéne, Antarktída bola teplým miestom s lesnými habitatmi (obr. 7). A nie hociakými - rástli tu dokonca palmy. Priemerná ročná teplota bola totiž približne 16 °C (pričom priemerná teplota v zime bola okolo 11 °C). Antarktída vtedy pravdepodobne zohrávala dôležitú úlohu pre migráciu cicavcov – najmä vačkovcov (Marsupialia). Pôvod moderných skupín je totiž v Južnej Amerike a do Austrálie sa dostali práve cez Antarktídu. Antarktída teda zohrala kľúčovú úlohu v histórii a evolúcii zvierat, ktoré sú dnes považované za ikonické práve pre Austrálie. Teda zvierat, ako sú napríklad kengury a koaly. V eocéne na Antarktíde ale existovali aj placentovce (Placentalia). Niektoré z nich dosahovali veľkosť až 230 kg (napr. *Notiolofo*). Z plazov tu boli nájdené napríklad dermochelidné korytnačky (Dermochelyidae). Zo žiab tu boli objavené nálezy čeľade Calyptocephalellidae, ktorá dnes predstavuje líniu žijúcu v Južnej Amerike. I to svedčí o ekosystéme, ktorý by sme tu našli.



Obrázok 7. I keď to znie prekvapujúco, podobne mohla vyzerat' krajina Antarktídy v období spodného eocénu (Brazília, foto: A. Čerňanský)

2.1. PALEOCÉN

Paleocén sa začal pred 65 a skončil pred 56 miliónmi rokmi. O tomto období v Európe vieme, aspoň zatiaľ, pomerne málo. Je to zapríčinené najmä malým počtom známych lokalít. Avšak svoju rolu tu zohralo i to, že minimálne v prvých etapách paleocénu sa celá príroda zotavovala z predošlého masového vymierania. Hoci šupinaté plazy neboli tak výrazne zasiahnuté vymieraním, fauna bola sama o sebe málo diverzifikovaná a populácie nepočetné. Jednou z mála lokalít, ktoré priniesli doklady o fosílnych skvamátach v paleocéne, je Belgická lokalita Hainin (Európske cicavčie zóny MP 1–5, skorý paleocén). Pochádzajú odtiaľ napríklad najstaršie európske zvyšky potenciálne radené k amfíbénam a to zástupcovia kmeňovej línie (tzv. stem group) ako napríklad *Polyodontobaena belgica*. Amfíbény sú dnes skupina beznohých jašterov – s výnimkou rodu *Bipes*, ktorého zástupcovia majú vyvinuté malé predné končatiny (nie je však jasné, či ide o zachovaný pôvodný stav, pretože vzhľadom

k fylogenetickej pozícii tohto taxónu by mohlo ísť skôr o opakované vytvorenie končatín, teda o znovu-zapnutie aktivity génov v tejto oblasti). Amfispény sú, napriek fosoriálnemu spôsobu života, ktorý by teoreticky mohol limitovať možnosti ich rozptylu, kozmopolitne rozšírené. Patria sem rody ako napríklad *Amphisbaena*, *Rhineura*, či aj v Európe žijúci rod *Blanus* (obr. 8). Dnešné rody patria do čeľadí Rhineuridae, Blanidae, Trogonophiidae,



Obrázok 8. Dnešný zástupca amfispén, druh *Blanus strauchi* (foto: D. Jablonski, použité so súhlasom autora).

Amphisbaenidae a Cadeidae. Na základe molekulárnych dát by táto skupina mala byť, i keď z hľadiska morfológie trochu prekvapivo, sesterskou k čeľadi Lacertidae (teda opäť, ako napríklad naša jašterica múrová). Z toho vyplýva, že tieto dve skupiny spolu fylogeneticky zdieľajú spoločného predka.

Ďalšou lokalitou je Cernay (MP 6) vo Francúzsku, kde boli tiež opísané kmeňové amfispény - *Camptognathosaurus parisiensis*. No a práve z tejto lokality boli opísané i fragmentárne zvyšky čeľustí ako *Cernaycerta duchaussoisi*, ktoré boli zaradené do čeľade Lacertidae. Toto zaradenie však bolo neskôr spochybnené inými autormi. Najnovšie nálezy z tejto lokality, ktoré sú potenciálne radené k Lacertidae, zahŕňajú i čelovú (frontálnu) kosť. Pokiaľ by nálezy z lokality Cernay predstavovali členov kládu Lacertidae, šlo by o kmeňový

(stem) taxón, nie o moderné formy, teda o korunovú (crown) skupinu. Čel'ad' Lacertidae, ktorého zástupcovia tvoria dominantnú skupinu plazov v Európe (u nás žijú druhy *Lacerta agilis*, *L. viridis*, *Podarcis muralis*, *Zootoca vivipara*), sú rozšírení i v Ázii a v Afrike. Ich fosílné dôkazy, najmä tie z neskoršieho obdobia (z eocénu), však jasne indikujú ich Európsky pôvod. Z kládu Anguimorpha sú v paleocéne dokumentované nálezy rodu *Palaeovaranus* (*Necrosaurus*) a to práve z tejto francúzskej lokality.

Nálezy, potenciálne radené k amfispénam, boli opísané i z nemeckej lokality Walbeck (MP 5?), čo svedčí o relatívnej početnosti tejto skupiny a ich diverzite v Európe.

***Titanoboa* a iní giganti**

Čo sa týka paleocénných skvamát na iných kontinentoch, treba spomenúť rod *Titanoboa* (obr. 9). Zástupcovia tohto hada žili pred 59 miliónmi rokmi na území dnešnej Kolumbie (formácia Cerrejón). *Titanoboa* bola skutočným gigantom. Vážila približne 1135 kg, pričom s dĺžkou minimálne 13 metrov išlo o doposiaľ najväčšieho známeho hada aký kedy existoval na Zemi. To je, mimochodom, dĺžka slávneho tyranosaura. Na lokalite však nebola jediným gigantom. Existovali tu veľké krokodíly a napríklad i korytnačka, *Puentemys*, ktorej priemer karapaxu (chrbtová polovica panciera) predstavoval rozmery 1,5 metra. Prečo práve plazy z tejto lokality dosahujú také obrovské rozmery? Plazy sú ektorermné, takže teplota vonkajšieho prostredia má na nich zásadný vplyv. Ovplyňuje ich metabolizmus – rýchlosť, akou spaľujú kalórie, ale i všetky biochemické procesy, ktoré ich udržiavajú pri živote. Čím je teplota vyššia, tým sú tieto reakcie rýchlejšie – to znamená, že môžu rásť rýchlejšie (za predpokladu, že majú dostatok potravných zdrojov). Takže i keď majú plazy typicky pomalý metabolizmus (v porovnaní napríklad s cicavcami), efekt vysokej teploty podnebia je na nich taký silný, že môžu dosiahnuť až gigantické rozmery. V čase pred 60–59 miliónmi rokmi bol v oblasti Kolumbie paratropický prales (predpona „para“ znamená, že takéto ekosystémy nemajú ekvivalent v modernej prírode). Priemerná ročná teplota tu mohla byť 25–31°C (niektoré zdroje uvádzajú dokonca i vyššie hodnoty). To sú znateľne vyššie hodnoty ako v hociktorých dnešných dažďových pralesoch (priemerná ročná teplota pre pralesy, ako napríklad tie v oblasti Costa Rica, sa uvádza takmer 25 °C). Išlo o skutočný „skleník“.



Obrázok 9. *Titanoboa cerrejonensis* v tróпоч Južnej Ameriky pred 59 miliónmi rokmi – najväčší známy had v dejinách Zeme (zdroj: public domain).

2.2. EOCÉN

Eocén je z hľadiska klimatických zmien veľmi zaujímavé obdobie vo vývoji Zeme, ktoré trvalo od 56 do cca 33,9 milióna rokov. Európa bola v tomto období súostrovím (obr. 10). Po pomerne chudobnej paleocénnej faune skvamát sa v Európe začiatkom eocénu (MP 7) náhle objavili bohaté a diverzifikované spoločenstvá. Tie obsahujú niekoľko línií, ktoré prežili hranicu paleocén/eocén v tejto oblasti (nekrosauridy, amfispény, z hadov napr. klád *Constrictores*). No hlavne sa tu objavilo množstvo nových migrantov – leguánov, agamidov, gekónov, slepúchovcov, glyptosaurinov, varanidov, helodermatidov a potenciálnych cordylidov. Eocénna klíma zahŕňa najteplejšie obdobie v rámci celého kenozoika. Začala otepľovaním po konci paleocénneho-eocénneho termálneho maxima pred 56 miliónmi rokmi a toto otepľovanie vyvrcholilo počas eocénneho optima pred asi 49 miliónmi rokmi. Napriek poklesu teploty na konci stredného eocénu, fauna skvamát zostávala i v neskorom eocéne pomerne bohatá. Teploty pravdepodobne stále zostávali pomerne vysoké, o čom svedčí stála prítomnosť termofilných taxónov (leguánov, gekónov, helodermatidov a varanidov, z hadov napríklad boidov). Koniec eocénu, teda hranica eocén/oligocén však znamenal veľké vymieranie v rastlinnom i živočíšnom svete. Nazýva sa „Grande Coupure“, teda „veľké prerušenie“ (viď kapitola nižšie).

Eocén je z hľadiska evolúcie šupinatých plazov v Európe pomerne dobre preskúmaný a to najmä vďaka svetovo známym náleziskám ako Messel (UNESCO; MP 11, vek cca 48 mil. r.) a Geiseltal v Nemecku, lokalitám Phosphorites du Quercy (Quercy Phosphorites Formation) vo Francúzku, či Dormaal v Belgicku. Z Belgickej rano-eocénnej (MP 7) lokality Dormaal pochádzajú i nálezy amfíbén, ktoré sú morfológicky už veľmi podobné moderným formám - *Blanosaurus primeocaenus*. Na rozdiel od paleocénu, doklady o evolúcii Lacertidae sú v eocéne Európy už dobre dokumentované. V období raného eocénu existovali formy, ktoré boli kmeňovými taxónmi (stem taxon) ako napríklad *Dormaalisaurus* z lokality



Obrázok 10. Európa a okolie v období eocénu (obrázok: A. Čerňanský).

Dormaal. Je však možné, že tieto línie preživali ešte z paleocénu. Každopádne v tomto ranom období, popri týmto archaickým líniám už existovali i formy morfológicky podobné moderným predstaviteľom tejto čeľade. Tieto nálezy pochádzajú z Parížskej panvy. V ďalšom období, v strednom a vrchnom eocéne už existujú formy ako *Plesiolacerta lydekkeri* známa z Francúzska a Anglicka. Išlo o pomerne veľkú jaštericu, ktorá už je blízka alebo veľmi pravdepodobne priamo patrí do korunovej skupiny (crown group) Lacertidae. Jej morfológia sa nápadne podobá na dnes žijúcich zástupcov európskych perlových jašteríc (rod *Timon*). Ďalším je výnimočný nález jašterice (najmä čo sa týka externej morfológie) zachovaný v baltickom jantári - *Succinilacerta succinea*. Je teda zrejmé, že eocén Európy nie je iba

obdobím archaických foriem, ale v prípade napríklad Lacertidae, obdobím veľkej radiácie a vznikom nových foriem.

Z baltického jantáru pochádza i nález gekóna, *Yantarogekko balticus* (obr. 11). Baltický jantár pochádza zo severu Európy, 90 % pochádza z kaliningradskej oblasti v Rusku. Tento jantár vznikol zo živice stromov (Sciadopityaceae), ktoré v čase eocénu rástli na severe Európy. V tejto oblasti existoval pomerne veľký ostrov zvaný Fennosarmatia. Avšak nálezy spomínaného gekóna, ale i hmyzu - termitov, svedčia o teplej (minimálne subtropickej) klíme i v tejto severnej oblasti. Gekóny sú totiž dnes veľmi diverzifikovanou a globálne rozšírenou skupinou jašterov – sú však viazané na teplé až tropické podnebia. To jasne svedčí o veľmi teplej povahe klímy v eocéne i tak vysoko na severe Európy. V tomto období totiž dokonca ani polárne zaľadnenie, kvoli vysokým globálnym teplotám, neexistovalo.



Obrázok 11. Eocénny gekón *Yantarogekko balticus* Bauer et al., 2005 zachovaný v baltskom jantári – dôkaz teplej klímy i na severe Európy (foto: Wolfgang Weitschat, použité so súhlasom Aarona Bauera).

Migranti z Ameriky

Migrantov v tomto období bolo naozaj veľké množstvo. Predpokladá sa, že zástupcovia mnohých línií sa dostali do Európy zo Severnej Ameriky práve počas obdobia neskorého paleocénu a najmä počas skorého eocénu. V paleogéne existovalo spojenie medzi týmito dvomi kontinentami – pevninský most v oblasti dnešného Grónska a Špicbergov. Práve v období výrazného oteplenia, teda počas neskorého paleocénu-raného eocénu bol tento most dobre prechodný dokonca i pre ektotermné živočíchy. Neskôr, počas raného eocénu, sa však definitívne otvoril Severný Atlantický oceán a to zamedzilo možným ďalším migráciám medzi Severnou Amerikou a Európou. Tým, že bolo Európske súostrovie v eocéne oddelené od Ázie Turgajskou úžinou, bolo (aspoň na určitú dobu) izolované od zvyšku sveta.

Jedným z migrantov v tomto období je čeľaď Anguidae, ktorá má zástupcov v Európe dodnes. Patrí sem podčeľaď Anguinae (slepúchy), ktorá dnes zahŕňa tri rody a to *Pseudopus* (juhovýchodná Európa – centrálna Ázia), *Anguis* (Európa – západná Ázia) a *Ophisaurus* (Severná Amerika a juhovýchodná Ázia – tiež označovaný ako *Dopasia* a severná Afrika, tiež označovaný ako *Hyalosaurus*). Najstaršie nálezy zástupcov Anguinae pochádzajú z eocénu Belgicka, Francúzska a Veľkej Británie. Kompletne nálezy však pochádzajú najmä z nemeckých lokalít ako Messel a Geiseltal, odkadiaľ bol opísaný druh *Ophisauriscus quadrupes*. Najnovšia štúdia ukazuje, že táto forma pravdepodobne naozaj patrila k línii Anguinae. Napriek tomu, že dnešní zástupcovia sú bezkončatinoví, tento eocénny taxón mal ešte stále prítomné malé, ale funkčné končatiny.

Okrem nich tu existovali i glyptosauriny ako napríklad *Placosauriops*. Ide o vyhynutú podčeľaď anguidov, ktorej zástupcovia mali vyvinuté končatiny a typické sú najmä pre svoju granulóznu (tuberkulátnu) ornamentáciu hrubých osteodermálnych štítov. Tie pokrývali celé telo ako brnenie. Ďalej tu boli prítomné iné anguimorfy, ako helodermatidy rodu *Eurheloderma*. Tá je príbuzná dnešného severoamerického jedovatého kôrovca (*Heloderma*). Už skorý európsky eocénny zástupca tejto skupiny mal jedové žľazy. Zaujímavý je i výskyt čeľade Shinisauridae. Táto čeľaď je v dnešnej prírode zastúpená iba jediným rodom a to *Shinisaurus*. Jeho zástupcovia žijú semi-akvatickým spôsobom života v hustých subtropických lesoch južnej Číny a severného Vietnamu.

Typickými migrantmi zo Severnej Ameriky sú však i leguány. Tie sú dominantné najmä v ekosystémoch Severnej a Južnej Ameriky. V eocéne žil v Európe iguanid *Geiseltaliellus*. Ten je blízko príbuzný dnešnému baziliškovi (*Basiliscus basiliscus*) z línie Corytophanidae. Tento jašter obýva dnes Centrálnu a Južnú Ameriku, kde je jeho výskyt

viazaný na oblasti v okolí riek a potokov dažďového pralesa. Výskyt sesterskej línie v Messeli indikuje teplú humídnu klímu tohto eocénneho pralesa na území Nemecka.

Messel v Nemecku, lokalita zaradená do zoznamu UNESCO

Lokalita Messel neďaleko Frankfurtu nad Mohanom predstavuje unikátne okno do sveta paratropického pralesa na území dnešného Nemecka z doby pred 48 miliónov rokov (obr. 12). V súčasnosti ide o uzavretý povrchový lom, kde sa od roku 1859 do roku 1971 ťažila bridlica. Lokalita je od roku 1995 zaradená medzi svetové prírodné dedičstvá UNESCO a o jej dávných obyvateľoch vytvorili médiá (napríklad stanica BBC) viacero dokumentárnych filmov. Z lokality totiž pochádzajú dokonale zachované fosílie. Hmyz má pôvodné sfarbenie tela, na kostrách vtákov je možné študovať odtlačky peria, na kostrách cicavcov odtlačky srsti a veľa krát dokonca i obsah žalúdka. Pred 48 miliónmi rokmi tu bolo jazero. Jeho vznik súvisel s obnovením aktivity starých tektonických zón v tejto oblasti, čo malo za následok rozsiahlu sopečnú činnosť. Práve tá po sebe zanechala kráter (tzv. kaldera), ktorý bol následne vyplnený vodou. Jazero malo vzhľadom na svoje horizontálne rozmery obrovskú hĺbku a to až 500 metrov. Práve táto hĺbka a izolácia jazera od povrchových tokov mala za následok vertikálnu zonáciu jeho vôd. Vplyvom rozkladu odumretých organizmov v blízkosti dna, najmä rias, sa v tejto časti odčerpával kyslík. Tým sa vytvorila tzv. anoxická zóna, ktorá sa stala jedovatou pascou pre organizmy, ale zároveň ich dokonale ochránila pred rozkladom. Organizmy boli pochované tenkými vrstvami sedimentu, ktorý sa časom premenil na bridlicu. Pravidelné podpovrchové geologické posuny ohrozovali jazero a priľahlý ekosystém uvoľnením veľkého množstva sopečných plynov (napr. oxidu uhličitého a sírovodíka). To malo smrteľné účinky pre zvieratá žijúce v jazere a jeho blízkom okolí. No práve z tohto dôvodu robí táto lokalita takú radosť paleontológom a je často nazývaná i ako praveké Pompeje.

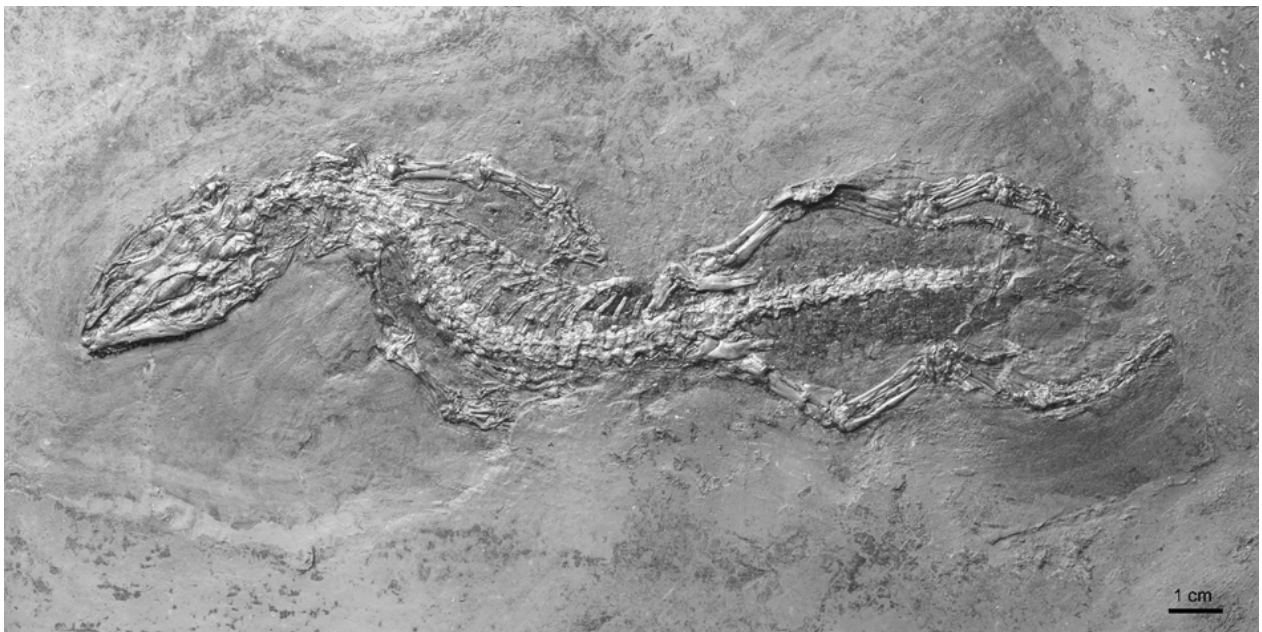
V pralese rástli tropické rastliny vrátane paliem a lián. Žili tu gigantické mravce *Formicium giganteum*, ktorých samičky mali rozpätie krídiel až 13 cm. Vtáky tu mali už pomerne veľkú diverzitu. Je tu napríklad dlhonohý predstaviteľ rodu *Messelornis* s krátkym zobákom, ktorého morfológia svedčí o tom, že pravdepodobne žil v blízkosti brehu jazera. Našla sa tu i stehenná kosť veľmi dobre známeho nelietavého vtáka rodu *Gastornis* (= *Diatryma*). Dlhú dobu sa predpokladalo, že tieto vtáky boli dominantné predátory tohto obdobia. Najnovšie štúdie však ukazujú, že išlo o bylinožravce živiace sa najmä listami. Kone v období



Obrázok 12. Rekonštrukcia ekosystému Nemeckej lokality Messel v období stredného eocénu (E. Junqueira, použité so súhlasom Senckenberg Research Institute Frankfurt).

eocénu boli na začiatku svojej evolúcie a v Messeli sa často vyskytuje druh *Eurohippus messelensis*. Išlo o malé zvieratá dosahujúce dĺžku sotva 80 cm. Tento druh mal štíhle telo a zakrivený chrbát. Živil sa prevažne listami. V evolúcii koní však predstavuje bočnú, vyhynutú vývojovú líniu. K najbežnejším nálezom na lokalite patria netopiere (i keď sú na iných lokalitách ich nálezy veľmi vzácne, vedci majú k dispozícii viac ako 700 jedincov z Messelu; to sa dá prisúdiť pravdepodobne otrave oxidom uhličitým). Sú zastúpené skupinou ôsmich druhov patriacich do rodov *Hassianycteris*, *Archaeonycteris*, *Palaeochiropteryx* a *Tachypteran*. Tieto druhy môžu byť rozdelené do troch ekologických ník podľa rozdielnej morfológie krídel, obsahu čreva a konštrukcie vnútorného ucha: pohybujúce sa medzi stromami, nad vrcholkami stromov a žijúce nízko pri zemi. To svedčí o obrovskej diverzite tejto skupiny už v období stredného eocénu. Objavené tu boli i primáty, pričom jedným z najvýznamnejších je *Darwinius masillae*. Patrí k adapiformným primátom. Doposiaľ bola objavená iba mladá samička, ktorá dostala familárnu prezývku Ida. Išlo o malého tvora, dlhého sotva 24 cm (dĺžka tela bez chvosta). Tvor je nápadne podobný dnešným lemurom. Autori, ktorí opísali tohto živočícha, ho zaradili do čeľade primátov Notharctidae, podčeľad Cercamoniinae. To naznačuje, že by mohol mať významné prechodné postavenie medzi poloopicami a antropoidnými primátmi, a teda, že mohlo ísť o líniu, ktorá neskôr smerovala i

k nám, k ľuďom. Treba povedať, že niektorí iní vedci však s umiestnením tohto primáta na takúto dôležitú úroveň (inak povedané vetvu fylogenetického stromu) nesúhlasia. Bohaté sú i zvyšky plazov, najmä korytnačiek, aligátorov a krokodílov. Vyskytuje sa tu najmä rod malého aligátora - *Diplocynodon*, ktorého zástupcovia dosahovali dĺžku tela „iba“ 2 metre. Krokodíl *Asiatosuchus* bol však už väčší a nález tohto plaza dosahujú dĺžku 3,5 či dokonca až 5 metrov. Zo skvamát tu boli objavené napríklad kostry hadov rodu *Eoconstrictor*, *Messelopython* a *Phosphoroboa*. Okrem toho sa tu nachádza i sesterská línia k línii Lacertidae, vyhynutá čeľaď Eolacertidae. Tá má známych dvoch zástupcov. Prvým predstaviteľom tejto čeľade je *Eolacerta robusta*, ktorá je s dĺžkou jedného metra najväčším jašterom eocénu Európy. Tým druhým je druh *Stefanikia siderea*, ktorá však predstavuje jašterov oveľa menších rozmerov (obr. 13). Predstavitelia tejto čeľade sú v súčasnosti jednými z najlepšie zdokumentovaných jašterov eocénu. Z lokality Messel bol opísaný i jašter *Cryptolacerta haasiaca*. Mal stále prítomné končatiny, no na základe morfológie, a to najmä interných častí lebky, bol vyhodnotený vo fylogenetickej analýze ako kmeňový člen skupiny Amphisbaenia. Tento živočích tak predstavoval dôkaz o správnosti predpokladu



Obrázok 13. Zástupca vyhynutej čeľade Eolacertidae - *Stefanikia siderea* z lokality Messel (Zdroj: A. Čerňanský)

molekulárnych analýz, že Amphisbaenia a Lacertidae tvoria sesterskú líniu (viď paleocén). Iní autori však s takýmto postavením taxónu *Cryptolacerta* nesúhlasia a radia ho do širšej skupiny, tzv. Pan-Lacertidae. Amphisbény sú známe už z obdobia neskorej kriedy, preto by

v prípade rodu *Cryptolacerta* muselo ísť o prežívanie starej línie z mezozoika do eocénu. Navyše, na konci stredného eocénu je známy už druh *Cuvieribaena carlgansi* (lokalita Le Bretou v oblasti Phosphorites du Quercy, Francúzsko), ktorého fylogenetická analýza jasne zaradila k čeľadi Blanidae. Jej predstavitelia žijú i dnes na juhu Európy.



Obrázok 14. Predstavitel' leguánov na lokalite Messel – *Geiseltaliellus* (foto: A. Čerňanský) a súčasný predstaviteľ línie Corytophanidae – juhoamerický rod *Basiliscus* (foto: D. Jablonski, použité so súhlasom autora).

Zdá sa teda, že v eocéne, neexistovali iba archaické formy. V tomto období totiž už existovali druhy, ktoré v rámci amfibií jasne smerujú k dnešným líniám ku ktorým sa dajú taxonomicky zaradiť. To isté platí pre zástupcov Lacertidae. Z lokality Messel pochádzajú i nálezy gekónov, helodermatidov a glyptosaurinov (vyhynutá podčeľaď kládu Anguidae). Z jašterov tu boli arborikólne (stromové) formy ako *Geiseltaliellus maarius*, či *Ornatocephalus metzleri*. Zatiaľ čo taxonomické zaradenie rodu *Ornatocephalus* je zatiaľ neisté (podľa niektorých autorov je tento jašter blízky k scinkom), iguanid (leguán) *Geiseltaliellus*, ako bolo spomínané vyššie, je blízko príbuzný dnešnému baziliškovi (obr. 14).

GRANDE COUPURE – VEĽKÉ VYMIERANIE NA HRANICI EOCÉN/OLIGOCÉN

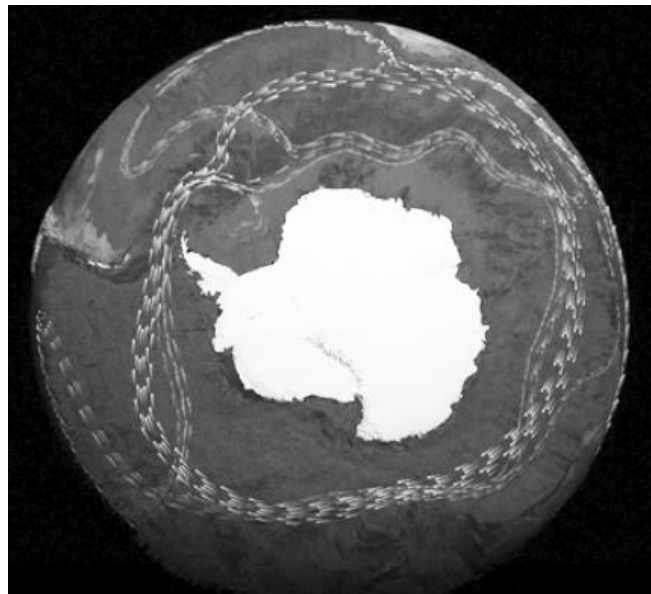
Hranica eocén/oligocén predstavuje event veľkého vymierania. To bolo zapríčinené obrovskou klimatickou zmenou na konci eocénu. Paratropická klíma, typická vysokými

teplotami a humiditou sa náhle zmenila – bola minulosťou. Pralesy a celý ekosystém eocénu náhle (z hľadiska geologického času) zmizli. To sa výrazne podpísalo najmä na spoločenstvách plazov (ale zasiahlo výrazne i cicavce), ktoré boli od životných podmienok závislé a ich prípadné zmeny mali v mnohých prípadoch fatálne následky. Model klimatického ochladenia v rámci eocénu predpokladá pokles koncentrácie atmosférického CO₂, ktorý pomaly klesal od polovice eocénu a pravdepodobne dosiahol určitú hranicu približne pred 34 miliónmi rokov. Táto hranica je úzko spojená s udalosťou Oi-1, doložená výrazným nárastom hodnôt izotopu kyslíka $\delta^{18}\text{O}$, ktorá spolu s poklesom teplôt predstavuje začiatok pokrytia ľadovej pokrývky na Antarktíde práve v tomto období (ľadová čiapočka sa finalizuje vo východnej Antarktíde v oligocéne). Predpokladá sa, že práve najskoršie polárne zaľadnenia a výrazný pokles hladín morí mohli spôsobiť zmenu klímy a následné vymieranie. No je ťažké v tomto prípade zistiť, čo je príčinou a čo naopak následkom, ktorý mohol ďalej prispievať k týmto zmenám (no nemusel byť ich primárnym spúšťačom). Málokterý model preto argumentuje jedinou izolovanou príčinou. Skôr existuje systém, ktorý na Zemi pôsobí ako spojené nádoby, kde je klimatický vývoj daný kombináciou hlavných a doprovodných faktorov.

Ak sa pozrieme na Antarktídu, spojenie tohto veľkého južného kontinentu s Južnou Amerikou (toto spojenie je spomínané vyššie) sa prerušilo vplyvom tektonických pohybov pred asi 56–50 miliónmi rokmi (vzniká Drakov prieliv). Pred asi 40–35 miliónmi rokmi sa toto isté udialo s Austráliou. Vznikla tu morská cesta (Tasmánska brána). Táto novovzniknutá situácia spôsobila izoláciu Antarktídy (ale i Austrália a Južná Amerika bola tým pádom izolovaná na nasledujúce milióny rokov). To malo, vzhľadom k jej polohe, dramatické dôsledky. Vznikol mohutný oceánsky prúd s názvom Západný príhon (Antarctic Circumpolar Current alebo ACC; obr. 15). Ten stále krúži okolo Antarktídy a je považovaný za najsilnejší oceánsky prúd na Zemi (jeho sila je 1000 x väčšia ako rieka Amazonka). To malo obrovský vplyv na celú planétu. Vytvorenie rozsiahlych ľadovcov zvýšil aj albedo – odrazivosť slnečného žiarenia (Antarktída má zásadný vplyv na globálnu teplotu i dnes a výrazne sa to prejavilo vo štvrtohorách, viď kapitola Milankovičove cykly). Následná premena pôvodne teplých oblastí na chladné malo za následok i masívny úhyn veľkého objemu rastlín, ako napríklad vodných papradí rodu *Azolla*. Uloženie ich zvyškov na morskom dne znamenalo zároveň i pochovanie ton uhlíka. To mohlo podľa vedcov tiež, aspoň čiastočne, pomôcť zníženiu CO₂. Tu je jasne vidieť komplexnosť týchto procesov, kedy niektoré drobné udalosti odštartujú ďalšie, pričom jedno vedie k druhému a prispieva k mohutnému výslednému efektu (tzv. efekt snehovej gule).

Ďalšie možné príčiny súvisia s rozšírenou vulkanickou aktivitou. Taktiež mohol mať vplyv príchod nových taxónov z Ázie do Európy a následné vytlačovanie pôvodných druhov – to samozrejme nemalo vplyv priamo na klímu, ale na vymieranie niektorých skupín živočíchov. Ďalšie hypotézy poukazujú na niekoľko veľkých meteoritových dopadov v tomto období, ako napríklad krátera Popigai (100 km) na Sibíri. Rozptýlené úlomky meteoritu, ktorý ho vytvoril, sa našli až v Európe. Datovanie meteoritu Popigai naznačuje jeho možné spojenie s vyhynutím (cca 35 mil. r.).

Na záver treba spomenúť, že toto vymieranie nebolo tak veľké aby patrilo k najväčším v histórii života (tzv. 5 masových vymieraní). Avšak, ak by sa brali do úvahy iba šupinaté plazy, toto vymieranie bolo pre nich nesporne oveľa silnejšie ako masové vymieranie na hranici krieda/paleocén (treba ale spomenúť, že niektoré línie týmto eventom dotknuté neboli a niektoré sa zase iba presunuli mimo Európu). No a podpísalo sa výrazne i na mnohých morských organizmoch, dokonca zmizli zástupcovia prastarých veľrýb (Archaeoceti).



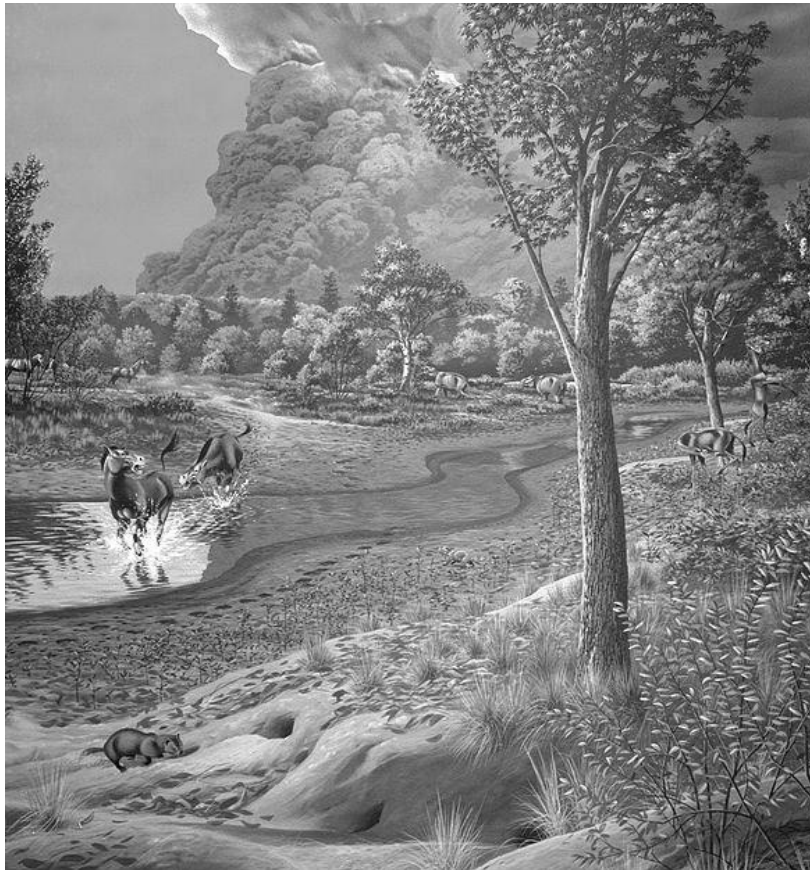
Obrázok 15. Západný príhon, najsilnejší oceánsky prúd na Zemi, urobil z Antarktídy ľadové kráľovstvo (Zdroj: NASA, public domain).

2.3. OLIGOCÉN

Oligocén je záverečným obdobím paleogénu. Toto obdobie sa začalo pred 33,9 a skončilo pred 23,03 miliónmi rokmi. V globálnom meradle bolo v porovnaní s predchádzajúcim

teplým paratropickým eocénom oveľa chladnejšie (priemerná ročná globálna teplota bola asi o 8°C chladnejšia ako počas PETM) a suchšie (obr. 16). Oligocén teda označuje koniec skleníkového ekosystému pralesov paleogénu a tvorí most medzi týmto archaickým svetom a modernejšími ekosystémami neogénu. Pralesy eocénu zostali minulosťou, zmizli.

V oligocéne ich vystriedala otvorená krajina - trávnaté savanové oblasti (pralesy boli zatlačené do rovníkových oblastí). Veľmi dôležitou udalosťou v Európe bolo vytvorenie spojenia s Áziou – Turgajská úžina vyschla (i keď nie úplne, bol tu systém jazier a močiarov, avšak prepojenie Severného mora s tethydnou oblasťou prostredníctvom tejto úžiny sa prerušilo). To zapríčinilo príchod nových foriem, ktoré sa dovtedy vyvíjali v Ázii (tá mala spojenie so Severnou Amerikou). To malo veľký dopad na európske ekosystémy, no takisto táto udalosť umožnila migráciu európskych línií do Ázie. Treba však poznamenať, že Turgajská úžina podľa viacerých autorov nepredstavovala ani predtým úplne neprekonateľnú bariéru. Niektoré línie (najmä čo sa týka cicavcov v tomto prípade) sa teda ojedinele mohli dostať do Ázie už skôr a to najmä v závislosti na úrovni morskej hladiny ovplyvnenej lokálnymi zmenami. Čo sa týka plazov, takéto vzdialenosti obvykle pre mnohé skupiny nebývajú problémom. Mnohé druhy varanov (napr. *Varanus salvator*) i v dnešnej prírode vedia aktívne plávať. No i druhy, ktoré nie sú plavcami, dokážu kolonizovať a rozptýliť sa na obrovské vzdialenosti. Väčšinou sa stanú pasažiermi na vyvrátených stromoch, ktoré takto používajú ako plávajúce ostrovy. Smer, ktorým sa vydajú, však v týchto prípadoch výlučne závisí od smeru oceánskych (resp. morských) prúdov. Takýmto spôsobom napríklad chameleóny kolonizovali Madagaskar z kontinentálnej Afriky (viď kapitola miocén). Treba ale poznamenať, že obdobie oligocénu je však v Európe pomerne menej preskúmané a to najmä kvôli malému množstvu známych lokalít. No ešte menej vedomostí máme o Ázii, takže nové objavy určite prinesú nové a určite zaujímavé svetlo na túto problematiku. A to je len dobre, pretože to svedčí o tom, že paleontológia je stále živý a veľmi dynamický odbor.



Obrázok 16. Typ krajiny počas oligocénu (autor: Kimberly Mural - Roger Witter, cc-by-2.0; upravené)

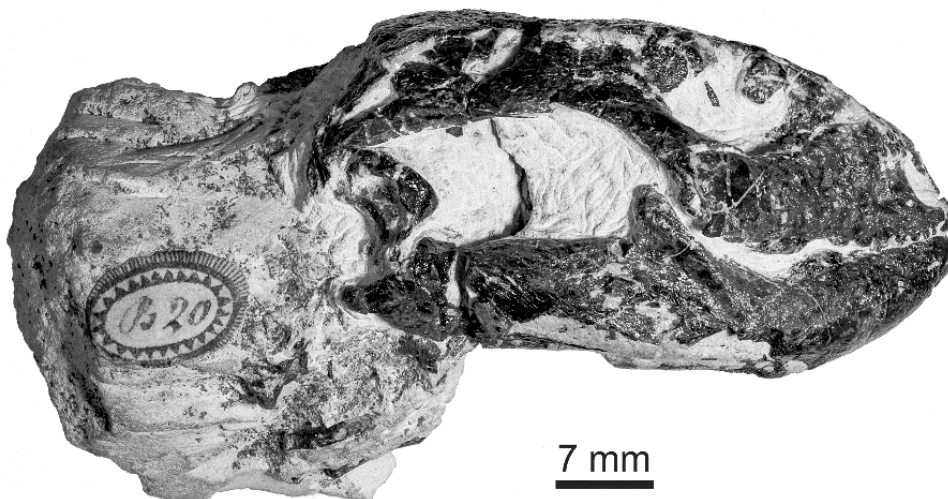
Zástupcovia Lacertidae sú naďalej úspešné

Suchšiemu a chladnejšiemu otvorenému prostrediu sa okrem cicavcov prispôsobili i plazy a výrazne sa menili ich spoločenstvá (výrazná je hlavne hranice eocén/oligocén – spomínané vymieranie). Čo sa týka čeľade Lacertidae, do oligocénu prežila línia predstavovaná rodom *Plesiolacerta* – z Nemecka opísaný druh *Plesiolacerta eratothenesi* z lokality Herrlingen. Lenže ako ukazuje fosílny záznam, väčšina ostatných línií tejto čeľade, typické eocénne formy, hranicu eocén/oligocén neprežili. Ihneď po Grange Coupure sa línia Lacertidae v Európe diverzifikovala. Avšak tieto formy sú odlišné od tých eocénnych a nie je zatiaľ úplne jasné, či išlo o epizódy náhlej speciácie in situ (v rámci Európskeho kontinentu) alebo tieto formy predstavujú migrantov z iných oblastí. Najbežnejším hmyzožravým zástupcom v oligocéne Európy je *Lacerta s.l. filholi* (sensu lato sa používa z dôvodu, že táto forma pravdepodobne nie je bližšie príbuzná dnešným zástupcom rodu *Lacerta*, kam patrí napríklad jašterica zelená). Zaujímavý z tohto hľadiska je i fakt, že zástupcovia Lacertidae sú prítomné i na lokalitách skorého oligocénu Mongolska. Tieto sa nápadne podobajú na európske formy

a nie je vylúčené, že časť materiálu predstavuje práve spomínaná *Lacerta* s.l. *filholi*. To by ukazovalo na veľké rozšírenie tohto druhu. Avšak niečo podobné nie je neobvyklé a takýto široký areál môžeme vidieť i v dnešnej prírode. Európske druhy ako jašterica krátkohlavá (predtým obyčajná, *Lacerta agilis*; treba však poznamenať, že v tomto prípade ide skôr o komplex niekoľkých druhov, ktorý však ešte nie je úplne vyriešený) a jašterica živorodá (*Zootoca vivipara*) majú svoj areál výskytu, ktorý taktiež siaha z Európy až do Mongolska. Zástupcovia Lacertidae do Ázie teda zrejme migrovali po uzavretí Turgajskej úžiny. V každom prípade tu v Ázii boli veľmi úspešné. Svedčí o tom fakt, že na lokalitách sú v rámci herpetofauny pomerne hojne zastúpené – predstavujú dokonca dominantnú zložku fauny.

No oligocén Európy je zaujímavý vzhľadom k týmto jašterom ešte z iného dôvodu. A tým je adaptácia na nový typ prostredia a snaha obsadzovať nové niky. V tom čase sa tu objavili totiž mnohé druhy s amblyodontným typom zubov – robustné tupé zuby vhodné na drvenie ulít, prípadne i semien rastlín. Sú tu formy ako *Medilacerta*, či *Pseudeumeces*, o ktorých však môžeme predpokladať, že boli viac menej faunivorné (alebo možno omnivorné), i keď s určitým zastúpením tvrdej zložky. No jeden druh, *Dracaenosaurus croizeti* (obr. 17), je výrazne durofágnym špecialistom. To znamená, že sa potravné špecializoval na živočíchy s tvrdou schránkou – konkrétne na slimáky (Gastropoda). Počet zubov bol redukovaný, no samotná veľkosť zubov bola enormná. Išlo o mohutné, tupé gombíkovité zuby. Tento charakter bol vyvinutý oveľa výraznejšie, než pri predošlých zmieňovaných formách. Z Francúzska sú známe dokonca nálezy troch kompletných lebiek, vďaka ktorým vieme, že výrazné morfológické zmeny neboli prítomné iba na zuboch tohto jaštera, ale i na lebke. Práve tento jašter svojou morfológiou pripomína juhoamerického teiida *Dracaena guianensis*. Ten žije semiakvatickým spôsobom života. To sa dá predpokladať i u tohto oligocénneho európskeho lacertida-špecialistu. V dnešnej prírode neexistuje jediný zástupca čeľade Lacertidae, ktorý by mal amblyodontný typ zubov. Prechod na takýto spôsob života síce otvorí novú niku, kde je určite menšia potravná kompetícia, avšak nevyhnutne vyžaduje mnohé anatomické zmeny. Preto táto adaptácia v prírode moc častá nie je. Avšak prekvapivo existovalo v oligocéne hneď niekoľko foriem tohto typu. To môže súvisieť s tým, že početnosť a diverzita hmyzu je v suchých oblastiach nižšia ako v dažďových pralesoch. Avšak v okolí vodných zdrojov je možné nájsť väčšie množstvo slimákov, ktoré ale majú v takýchto prostrediach silnejšiu schránku. Tá ich chráni pred prípadným vysušením počas nepriaznivých období. A zástupcovia Lacertidae v oligocéne našli kľúč ako tieto potravné zdroje využiť. Dlhú dobu sa predpokladalo, že tieto formy sa vyskytovali iba na lokalitách v Západnej Európe, najmä vo Francúzsku. Bolo to vysvetľované z dôvodu úzkej morskej

bariéry medzi západnou a strednou Európou zvanou Rýnska úžina (Rhine graben). Nedávne štúdie však dokázali, že tieto formy boli rozšírené i v Nemecku (lokalita Herrlingen) a že teda sa dokázali rozšíriť do strednej Európy. Druhým dôležitým výsledkom nových štúdií je, že formy ako *Pseudeumeces* a *Dracaenosaurus* sú kmeňové taxóny dnešného endemického rodu *Gallotia* z Kanárskych ostrovov (viď miocén nižšie). Čel'ad' Lacertidae sa dnes delí na dve línie a to je Lacertinae, kam patrí väčšina dnešných druhov jašteríc a Gallotiinae. Gallotiinae zahŕňa iba iba dva dnes žijúce rody. Prvým je *Psammodromus*, ktorého zástupcovia žijú v niektorých oblastiach Pyrenejského polostrova a v severnej Afrike. Druhým je práve *Gallotia* z Kanárskych ostrovov. Fosilne nálezy teda dokazujú oveľa väčšiu diverzitu tejto línie v paleogéne a tiež jej kontinentálny pôvod. A fosilne nálezy ešte odhalili zaujímavú evolúciu ich veľkostí tela spojenú s kolonizovaním ostrovov (viď *Janosikia* nižšie).



Obrázok 17. Bočný pohľad na lebku *Dracaenosaurus croizeti* z oligocénu Francúzska – významný príklad durofágneho špecialistu z čel'ade Lacertidae (zdroj: A. Čerňanský).

Prežili termofilné leguány do oligocénu?

Leguány boli v eocéne hojné, úspešný bol najmä už spomínaný rod *Geiseltaliellus*. Tieto termofilné formy reprezentovali typický prvok paratropického pralesa. Preto sa predpokladalo, že nemohli prežiť v Európe do oligocénu. Práve z tohto dôvodu bolo ich

objavenie na lokalitách Pech-du-Fraysse (MP28) vo Francúzsku a Herrlingen 11 (MP 28) a Herrlingen 9 (MP 29) bolo veľkým prekvapením. Materiál je fragmentárny, no vykazuje podobnosť práve s eocénnym rodom *Geiseltaliellus*. Táto línia teda, ako sa zdá, prežila Grande Coupure, hranicu eocén a oligocén a bola rozšírená vo Francúzsku i v Nemecku (i keď pomerne vzácna). V prípade leguánov mohlo pravdepodobne ísť o izolované refúgiá, kde tieto formy ešte dožívali. Z palynologického záznamu z niektorých oblastí v Nemecku vyplýva, že priemerné ročné teploty boli nižšie v porovnaní s eocénom, avšak ešte väčšie boli poklesy teplôt v chladnom období roka. Naproti tomu sa však v týchto oblastiach, aspoň podľa paleobotanických údajov, znížili priemerné ročné zrážky iba mierne (v porovnaní s eocénom). Klasická predstava chladného a suchého oligocénu je tak tak oveľa komplikovanejšia a v strednej Európe tak mohli byť pomerne rozsiahle lesy, i keď tvorené opadavými stromami. Je teda možné, že tieto formy jašterov mohli prežívať tam, kde boli lokálne teploty stále relatívne prijateľné.

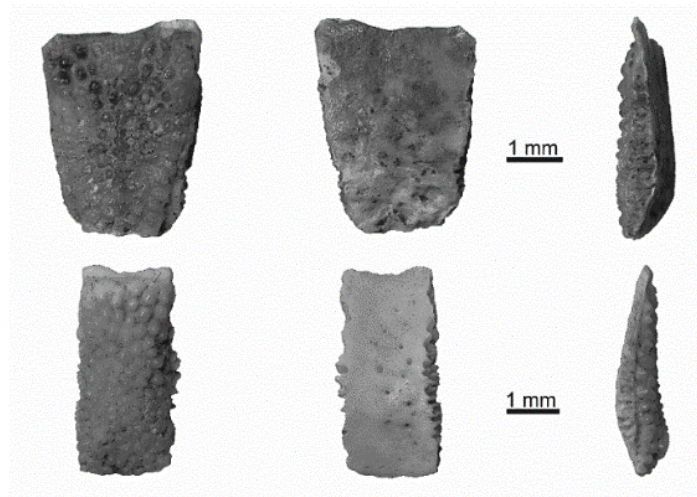
Glyptosauriny sú z Európy preč. Čo sa však dialo v Ázii?

V Európe bola táto skupina anguidov prítomná v eocéne, kde sa dostali migráciou zo Severnej Ameriky. Hoci v Amerike i v Ázii existovali zástupcovia tejto línie i v oligocéne, v Európe neprežili hranicu eocén/oligocén. Ako bolo spomenuté, oligocén Ázie nie je až tak preskúmaný, ako je to v prípade Európy (dokonca i tu je oligocén v porovnaní s inými obdobiami výrazne menej informačne bohatý). Avšak práve nálezy z Mongolska (obr. 18) indikujú, že v Ázii glyptosaurini určite prežili a tak tento prechod z eocénu do oligocénu pravdepodobne nemal také ničivé dôsledky ako v Európe. Avšak až nové nálezy môžu priniesť viac dôležitých informácií o tomto kontinente a určite sa ešte dočkáme mnohých prekvapení v našom chápaní týchto zmien.

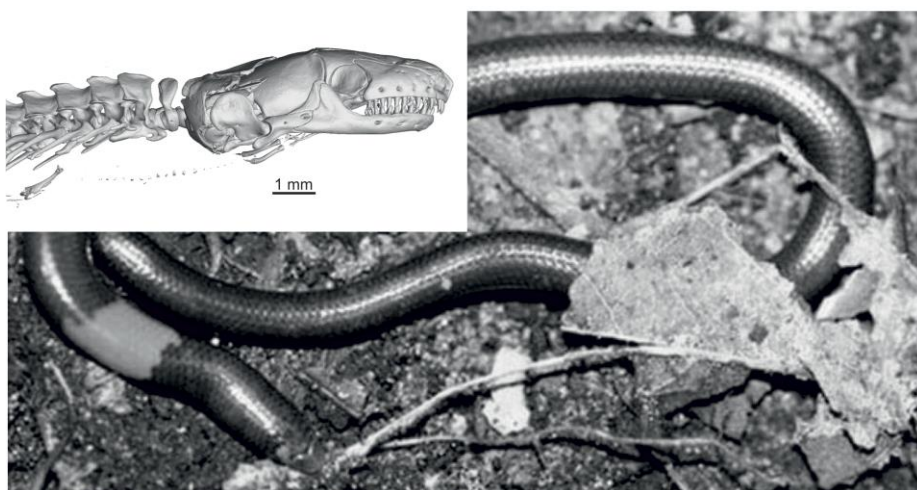
Dibamidy, prvý doklad ich histórie?

Okrem spomínanej línie Lacertidae, ktorej zástupcovia sa v Ázii po prvý krát objavujú na začiatku oligocénu, zo spodného oligocénu Mongolska pochádzajú i jediné, i keď iba potencionálne nálezy plazov kládu Dibamidae. Táto skupina beznohých podzemných jašterov dnes zahŕňa iba dva známe rody a to *Dibamus* (obr. 19), ktorý sa vyskytuje v Juhovýchodnej Ázii a *Anelytropsis* z Mexika. Ide o slepé formy – treba však dodať, že ich podobnosť s inými fosoriálnymi jaštermi je výsledok konvergencie vplyvom adaptácií spojených so životom pod zemou a nie výsledkom príbuznosti týchto línií. I keď molekulárne dáta naznačujú, že v prípade dibamidov ide o veľmi starú skupinu jašterov, ktorá sa od ostatných oddelila už

pred vyše 200 miliónmi rokmi, dlho nemali žiadny fosílny záznam, ktorý by dokladal históriu tejto skupiny. Výnimku tvorí práve nedávno opísaný fosílny druh *Hoeckosaurus mongoliensis* zo spodného oligocénu. Ten, ak je jeho zaradenie k dibamidom správne, ukazuje, že táto skupina bola prítomná v Ázii už v paleogéne a to dokonca výrazne severnejšie, ako je tomu dnes. Ukazuje sa teda, že práve odtiaľto pravdepodobne migrovali cez Beringovu úžinu do Severnej Ameriky počas paleogénu. Táto hypotéza je v zhode i s molekulárnymi dátami.



Obrázok 18. Osteodermálne štíty vyhynutej skupiny glyptosaurinov (Glyptosaurinae) z oligocénu Mongolska, dôkaz prežitia hranice eocén/oligocén touto skupinou v Ázii (zdroj: A. Čerňanský).



Obrázok 19. Dnešný predstaviteľ ázijského rodu *Dibamus* – živý jedinec (zdroj: public domain) a lebka s časťou postkránia - zobrazenie s použitím mikro-CT (zdroj: A. Čerňanský).

3. NEOGÉN

Neogén predstavuje útvar zahrňujúci časové rozpätie 23,03–2,58 milióna rokov. Delí sa na dve oddelenia a to miocén a pliocén. Kontinenty boli v tomto období už veľmi blízko ich súčasnej pozícii. Na konci neogénu sa napríklad vytvorilo Panamské premostenie Severnej a Južnej Ameriky. Neogén je obdobím, kedy sa už začínajú tvoriť moderné ekosystémy a je výrazným krokom k moderným faunistickým spoločenstvám. Klíma bola zo začiatku teplá, no postupne sa ochladzovala, pričom dôležitým bol i nástup sezónnosti. Toto ochladzovanie vyvrcholilo až do dôb ľadových v nasledujúcom období, s nástupom kvartéru (v „štvrtohorách“). Obdobie miocénu je v Európe z hľadiska šupinatých plazov dobre zdokumentované – nálezy sú pomerne hojné naprieč celou Európou. V Európe je vyše 800 paleontologických lokalít z obdobia miocénu až pleistocénu, z ktorých boli dokumentované nálezy jašterov. To nám dáva už vcelku dobrú predstavu, ako sa vyvíjali spoločenstvá jašterov vplyvom týchto dramatických klimatických a geografických zmien. Nové objavy, a tu naozaj patrí vďaka hlavne novým nálezom, nám pomohli spätne tieto zmeny i zmapovať a pochopiť.

3.1. MIOCÉN

Miocén sa začal pred 23,03 a skončil pred 5,32 miliónmi rokmi. Z klimatického hľadiska ide o veľmi zaujímavé obdobie. Nástup miocénu totiž znamená dočasný návrat paratropickej klímy (treba však uviesť, že i keď priemerná ročná teplota bola vysoká, nedosahovala už také hodnoty ako v eocéne). Postupný nárast teplôt začiatkom miocénu vyvrcholil v priebehu tzv. miočenneho klimatického optima a to pred 18-16,5 miliónmi rokmi. No v strednom miocéne dochádza k náhlejšej zmene (MN 6-MN7/8) – teplota sa z počiatku až tak výrazne neznížila, dochádza však k nástupu sezónnosti v zrážkach, objavujú sa dlhé obdobia sucha. Teplota však potom ďalej klesala - v strednej Európe sa predpokladá prudký pokles teplot až o cca 7 °C. Rozvoj vtákov a hlodavcov začiatkom miocénu spôsobil i radiáciu jedovatých hadov, ako napríklad zástupcov vreteníc rodu *Vipera*.

SPODNÝ MIOCÉN (23,03–15,97): NÁVRAT PARATROPICKEJ KLÍMY

Prvé fázy miocénu (MN 1–2; tzv. cicavčie zóny neogénu) sa ešte donedávna označovali termínom „temná perióda“ v evolúcii šupinatých plazov. Nové výskumy však

ukazujú, že fauna skvamát sa rýchlo spamätala z prechodu oligocén/miocén a už v zóne MN 2 máme v Centrálnnej Európe bohatú diverzitu. Objavujú sa prvé vretenice. Z paleogénu tu úspešne preživali napríklad shinisauridy (miocénny rod *Merkurosaurus* je známy i z Česka), amfíbény (najstarší doložený zástupcovia dnešného rodu *Blanus*, - *B. thomaskelleri*), gekóny (napríklad aj zástupcovia dnešného Európskeho rodu *Euleptes*) a slepúchovce (*Anguinae*). Čo sa týka poslednej menovanej skupiny, objavujú sa prvý zástupcovia rodu *Pseudopus* (obr. 20; nie je však úplne vylúčené, že zástupcovia tohto rodu sa objavili už koncom oligocénu). Objavenie tohto rodu vo fosílnom zázname však pravdepodobne odráža postupné vymiznutie oligocénnych foriem línie *Lacertidae* s amblyodontnými zubmi. Zástupcovia rodu *Pseudopus* majú totiž rovnaký typ dentície. To by mohlo znamenať, že slepúchovce (*Anguinae*) obsadili



Obrázok 20. Dnešný predstaviteľ rodu *Pseudopus*, *P. apodus* – rozmerom tela najväčší dnešný zástupca línie *Anguinae* (foto: D. Jablonski, použité so súhlasom autora).

túto ekologickú niku až po jej uvoľnení zástupcami *Lacertidae* a to z dôvodu prítomnosti vysokej konkurencie. Línia *Lacertidae* je začiatkom miocénu úspešná, jej predstavitelia sú bohato rozšírené na lokalitách z tohto obdobia. Ide však, na rozdiel od oligocénu, najmä o hmyzožravé formy (resp. nešpecializované formy). Niektoré formy sú už nápadne podobné na

moderné línie a do tohto obdobia pravdepodobne siaha i evolúcia línie, ktorá viedla k tzv. zeleným jaštericiam rodu *Lacerta*, ako napríklad u napríklad *L. viridis*. No v Nemecku existovala ešte forma, ktorá jasne nadväzovala na niektoré oligocénne formy s amblyodontnými zubmi (viď nižšie).

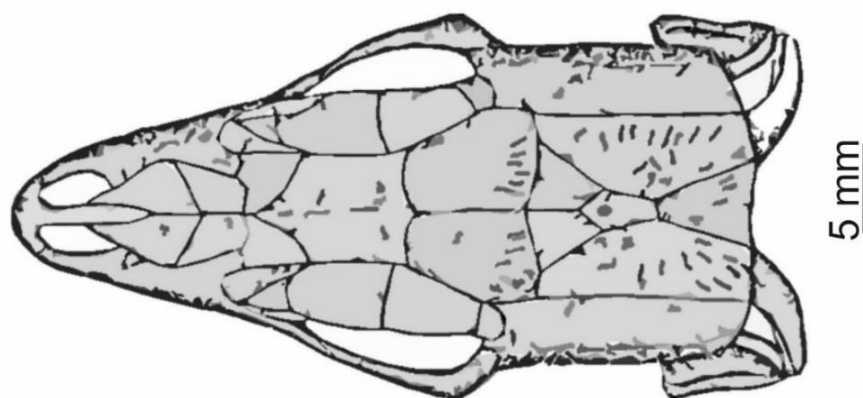
Vznik a osídlenie Kanárskych Ostrovov v ranom miocéne

Amblyodontný typ lacertidov v spodnom miocéne Nemecka reprezentuje pomerne veľký zástupca s dĺžkou lebky takmer 5 cm. Dostal meno *Janosikia ulmensis*. Tento jašter, ktorý žil na území dnešného Nemecka pred asi 22 až 21 miliónmi rokmi, predstavuje sesterský taxón k dnešnému rodu *Gallotia*, ktorého zástupcovia sú endemity Kanárskych ostrovov. Dokazuje tak Európsky pôvod týchto jašterov. Línia, ktorá smerovala k dnešným zástupcom rodu *Gallotia*, kolonizovala ostrovy pred 20–18 miliónmi rokmi. Vtedy sa datuje i vznik týchto sopečných ostrovov. Jaštery rodu *Gallotia* boli učebnicovým príkladom ostrovného gigantizmu, pretože okrem tohto rodu, ktorého najväčší predstavitelia (*G. simonyi* a *G. stehlini* obr. 21) dosahujú dĺžku tela bez chvosta (SVL; snout-vent length) 26 cm, existuje v rámci línie Gallotiinae iba jeden ďalší a to kontinentálny *Psammodromus*. Ten však zahŕňa jašterice malých rozmerov, s dĺžkou tela približne 8 cm. Predpokladalo sa, že predok veľkých



Obrázok 21. Dnešný predstaviteľ línie Gallotiinae z Kanárskych ostrovov – *Gallotia stehlini* (zdroj: Wikimedia, GNU Free Documentation License).

jašterov z Kanárskych ostrovov bol malý, veľkostne podobný zástupcom kontinentálneho rodu. Keď sa táto línia dostala na ostrovy (pravdepodobne raftingom na vyvrátených stromoch), jej zástupcovia tam nemali prirodzených nepriateľov a tak jedince v rámci populácie - v priebehu evolúcie - zväčšovali svoje telo. No nie všetky druhy rodu *Gallotia* však predstavujú jedince veľkých rozmerov. Nález opísaný v roku 2016 však ukázal celkom iný príbeh – ide o spomínaného jaštera z raného miocénu Nemecka, ktorý dostal meno *Janosikia* (obr. 22, 23). *Janosikia* sa totiž v morfolologickej a fylogeneickej analýze ukázala byť sesterským taxónom rodu *Gallotia*. Jej geologický vek tesne predchádza obdobia kolonizácie Kanárskych ostrovov a dokazuje, že zástupcovia tejto línie dosahovali rozmery, pre ktoré sa dnešné jaštery nazývajú giganti, už na kontinente. Zmeny veľkosti tela v priebehu evolúcie týchto jašterov sú teda oveľa komplexnejšie. Treba brať do úvahy i jednotlivé environmentálne podmienky každého ostrova. Kanárske ostrovy, ktoré sa nachádzajú západne od Afriky, sú súostrovie sopečného pôvodu. Každý ostrov má relatívne iné environmentálne podmienky. Preto sú ideálnym prírodným laboratóriom pre študovanie takýchto evolučných zmien. Jaštery ako *Gallotia stehlini* sú bylinožravce, čo je pri dnešných nevtáčich plazoch skôr zriedkavý jav. *Janosikia* bola faunivorná a tak sa zdá, že ostrovnosť zohrala kľúčovú úlohu pri vzniku herbivórie – absencia predátorov na Kanárskych ostrovoch v prehistorickej dobe umožnila predĺženie doby slnenia a trávenia rastlinnej hmoty. Začlenenie rastlinnej zložky do potravy mohlo súvisieť i s obmedzeným množstvom iných zdrojov v ostrovných podmienkach.



Obrázok 22. Rekonštrukcia lebky *Janosikia ulmensis* zo spodného miocénu Nemecka, sesterský taxón k zástupcom rodu *Gallotia* z Kanárskych ostrovov (kresba: A. Čerňanský).



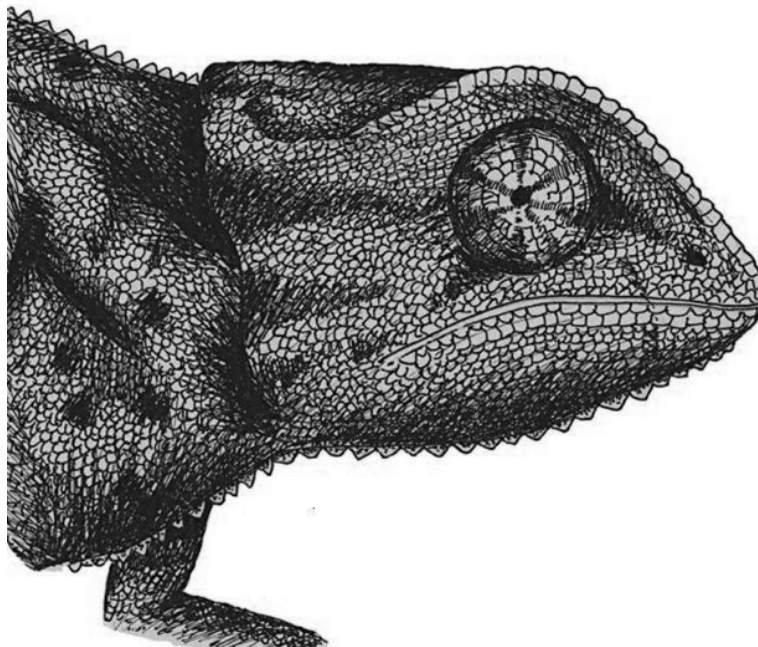
Obrázok 23. Rekonštrukcia *Janosikia ulmensis* zo skorého miocénu Nemecka (kresba: A. Čerňanský).

Migranti z Afriky a Ázie

Medzi zónami sa MN2–MN3 došlo k obrovskej zmene v spoločenstvách. Otvorili sa migračné cesty s Afrikou. To bola jedna z dvoch najvýznamnejších migračných udalostí, ktoré mali obrovský dopad na evolúciu šupinatých plazov v histórii Európy (druhou bola migrácia v ranom eocéne). V Európe sa objavil v zóne MN 4 rod *Varanus* (obr. 24) - pravdepodobne africký alebo ázijský migrant. Varany potom prežívali v Európe až do stredného pleistocénu – ale iba v teplejších oblastiach ako napríklad Grécko. Tento taxón totiž indikuje priemernú ročnú teplotu, ktorá nemohla byť nižšia ako 15°C. Z Českej lokality Mokrý (MN 4) bol opísaný i nový druh, *V. mokrensis*. Zaujímavé z hľadiska teploty podnebia sú v strednej Európe i nálezy hada rodu *Python* (pravdepodobne africký migrant), ktorý je najtermofilnejším plazom v neogéne Európy. Objavili sa však i migranti z Ázie a to napríklad kobry (*Naja romani*). V na lokalitách v zónach MN 3-4 sa objavili chameleóny i kordylidy (Cordylidae; dnes žijú výlučne v Afrike). Významný je najmä druh *Chamaeleo andrusovi* (obr. 25), ktorý bol pôvodne opísaný z Českej Republiky, no jeho zvyšky boli neskôr opísané i z iných častí Európy, napríklad Nemecka, či Grécka. Chameleóny v skorom miocéne indikujú v centrálnej Európe veľmi teplú klímu, s priemernou ročnou teplotou minimálne až 17 °C. Chameleóny sú pomerne starobylou skupinou, ktorá sa oddelila od spoločného predka, ktorého zdieľajú so sesterskou skupinou, pravdepodobne ešte na konci mezozoika (podľa analýz založených na molekulárnych dátach).

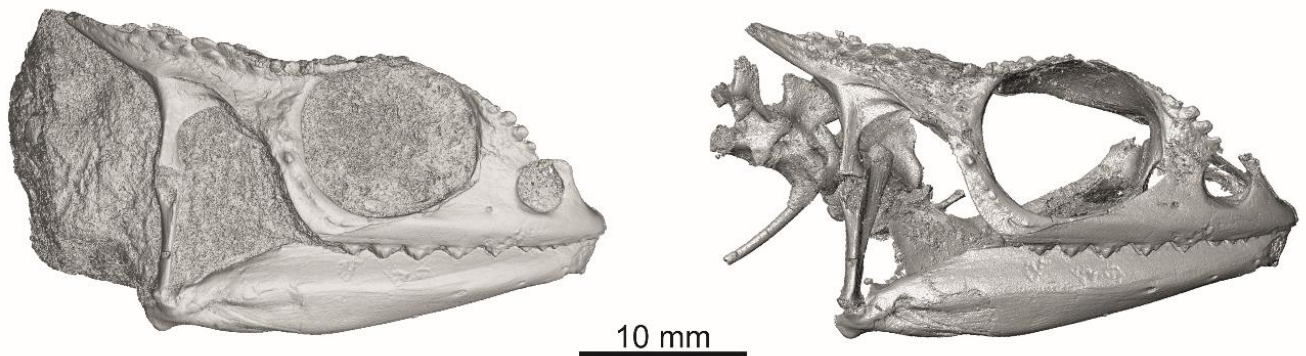


Obrázok 24. Varan (*Varanus griseus*) – zástupcovia tejto dravej línie plazov zo skupiny Anguimorpha žili kedysi i v Európe (foto: D. Jablonski, použité so súhlasom autora).



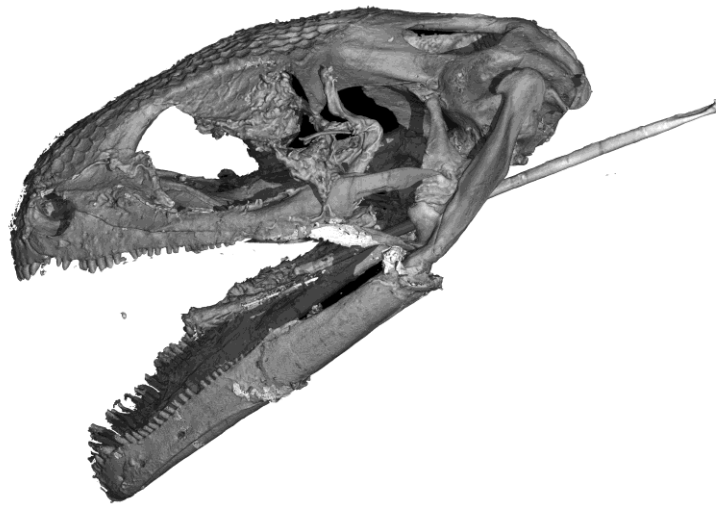
Obrázok 25. *Chamaeleo andrusovi* opísaný zo spodného miocénu Českej republiky – príklad migrácie z Afriky (kresba: A. Čerňanský).

Avšak i keď je zrejmé, že ich evolúcia prebiehala už počas paleogénu, nálezy zo spodného miocénu, a to vrátane tých európskych, sú ale zatiaľ najstaršími dokladmi histórie tejto skupiny. Pôvod má táto skupina na Africkom kontinente a nie na Madagaskare, ako sa donedávna predpokladalo. V súčasnosti existuje asi 220 druhov chameleónov. Žijú v Afrike, na juhu Európy, na Blízkom východe, dokonca aj v Indii. Takmer polovicu druhov nájdeme na ostrove Madagaskar. Vedci si práve preto dlhé roky mysleli, že tento pomerne veľký ostrov je pôvodným domovom tejto skupiny plazov. Teda, že sa tu chameleóny vyvinuli zo svojho predka a neskôr sa rozšírili do iných kútov sveta. Madagaskar sa od Ariky oddelil už počas druhohôr. O Africkom pôvode týchto bizarných plazov však svedčí nález lebky spodnomiocénneho chameleóna *Calumma benovskyi* (obr. 26) z Kene, konkrétne z ostrova Rusinga vo Viktóriinom jazere. Táto fosília je unikátnym dokladom, že línia, ktorá je dnes endemická na Madagaskare, existovala v praveku – v spodnom miocéne, na kontinentálnej Afrike. Oceánske prúdy v tom čase (od paleocénu po stredný miocén) mali východný smer a tak sa chameleóny mohli dostávať na Madagaskar raftingom na vyvrátených stromoch.



Obrázok 26. *Calumma benovskyi* – lebka chameleóna zo spodného miocénu lokality Rusinga v Keni. Rod *Calumma* sa dnes vyskytuje iba na Madagaskare (zdroj: A. Čerňanský).

Zaujímavým faktom je i to, že vystreľovací jazyk pomocou adaptovanej jazyčky, dnes typický pre chameleóny, sa nevyvinul iba u tejto skupiny. Vďaka konvergentnej evolúcii sa o 100 miliónov rokov skôr takýto mechanizmus vyvinul i u jednej veľmi netypickej skupiny obojživelníkov – albanerpetontidov. To sa ukázalo vďaka unikátnym nálezom zachovaných tiel v kriedovom jantári z Mjanmarska (obr. 27). Táto skupina však žila úspešne i v kenozoiku a ich nálezy sú známe napríklad zo spodného miocénu Čiech. Celá línia vyhynula v spodnom pleistocéne pred asi dvomi miliónmi rokmi. Posledné nálezy pochádzajú z Talianska.



Obrázok 27. Albanerpetontid *Yaksha perettii* – konvergentná evolúcia vystreľovacieho jazyka s chameleónmi (Zdroj: Edward Stanley, Florida Museum). Albanerpetontidy boli časté i v miocéne Európy.

Zaujímavosťou z hľadiska kontaktu Európy a Ázie je najmä lokalita ostrov Ol'khon v oblasti Bajkalského jazera na Sibíri. Spodnomiocéna a skoro-strednomiocéna fauna tejto lokality je totiž identická s lokalitami rovnakého veku západnej a Strednej Európy. Vyskytuje sa tu rovnaká fauna hadov, ale i jašterov ako napríklad *Chalcides* (obr. 28) a to vyhynutý druh *Ch. augei*.



Obrázok 28. Dnešný predstaviteľ rodu *Chalcides* – *Ch. chalcides*. Miocénny zástupca *Ch. augei* sa vyskytoval v Európe i v Ázii (foto: D. Jablonski, použité so súhlasom autora).

Slovensko a spodný miocén

Zo spodného miocénu je známa i Slovenská lokalita baňa Dolina pri Veľkom Krtíši – dnes už nanešťastie nedostupná (banská činnosť tu nepokračuje). I tu boli objavené fragmentárne zvyšky šupinatých plazov, doposiaľ však neboli vedecky spracované a publikované. Opísané však boli nálezy aligatoroidných krokodílov (obr. 29) – mohlo by ísť o zástupcu pomerne rozšíreného rodu *Diplocynodon*, avšak nálezy z tejto lokality sú obmedzené na izolované zuby a osteodermálne štíty. Významnú zložku fauny, ktorá sa tu našla, tvoria i korytnačky ako napríklad kožnatky (Trionychidae). No pochádza odtiaľto i odtlačok karapaxu (dorzálnej časti panciera) veľkej, bližšie neurčenej korytnačky z čeľade Testudinidae.

Krokodíly nám však vo všeobecnosti môžu prezradiť veľa o prostredí – zástupcovia tejto skupiny plazov sú viazaní na tropické až subtropické regióny, pretože sú neschopné úspešnej reprodukcie v chladnejších klimatických podmienkach. Fosílny krokodíly sú preto výbornými indikátormi paleoklimatických a paleoekologických podmienok. Analýza moderných krokodílov naznačuje, že práve teplota má zásadný vplyv na ich globálnu distribúciu. Prítomnosť tejto termofilnej skupiny v ranom miocéne Slovenska indikuje teplé podmienky – minimálna priemerná ročná teplota pre výskyt tejto skupiny v dnešnej dobe je 14,2°C. Pred 18 miliónmi rokmi tu teda bol teplý paratropický močiar.



Obrázok 29. V spodnom miocéne žili krokodíly i na Slovensku (foto: A. Čerňanský).

STREDNÝ MIOCÉN (15,97–11,63): OBDOBIE NEZVRATNÝCH ZMIEN

Prechod – koniec skorého miocénu a začiatok stredného značí dôležitú zmenu vo vývoji kenozoickej klímy. Je tiež obdobím reorganizácie oblastí centrálnej Paratetidy (Paratethys). Tethys si tu zaslúži poznámku, najmä vzhľadom k vývoji a lokalitám na Slovensku. Tethys (prastarý oceán, ktorého vznik sa datuje už do mladších prvohôr) bola sústava oceánskych paniev, ktorá existovala v rovnobežkovom smere z oblasti južnej Európy a severnej Afriky smerom do Malej Ázie až po Indonéziu. Šírka oceánu sa v kenozoiku postupne zmenšovala. Tethys sa rozpadla alpínskym vrásnením. Rozdelila sa na severnú oblasť, tzv. Paratethys (jeho zvyškami je Balaton a Nežiderské jazero) a južnú, Južný Tethys (jeho zvyškami sú Stredozemné more, Čierne more a Kaspické more). V strednom miocéne zo začiatku panovala v centrálnej Európe pomerne nezmenená teplota. O pomerne teplom prostredí (obr. 30) svedčia i nálezy pytonov, ktoré boli zaznamenané ešte z tohto obdobia (lokalita Grisbeckerzell v Nemecku, ktorej vek je 15–14,9 milióna rokov). Avšak dramaticky sa zmenili zrážky. Došlo k nástupu sezónnosti – pomerne suché obdobie v bádene mohlo dosiahnuť až 6 mesiacov. To je veľký rozdiel medzi vysokým množstvom zrážok v predchádzajúcom období skorého miocénu (otnang a karpát). Vo fosílnom zázname sa dá sledovať nárast druhov typických pre suchšie oblasti napríklad krasových planín.

Raná fáza tohto klimatického prechodu (od približne 16 do 14,8 milióna rokov) bola poznačená významnými krátkodobými zmenami globálnej klímy, zvýšením objemu ľadovej pokrývky najmä na východe Antarktídy. To zapríčinilo zmeny hladiny morí a hlboko-oceánskeho obehu. Nasledujúce hlavné ochladenie medzi 14,8 a 14,1 milióna rokmi však prinieslo už trvalú zmenu (pokles mohol byť pravdepodobne viac ako 7°C oproti predchádzajúcemu obdobiu). Práve tá s najväčšou pravdepodobnosťou zapríčinila vyhynutie mnohých termofilných taxónov šupinatých plazov v strednej Európe. Niektoré vyhynuli, no mnohé skupiny prakticky migrovali – stiahli sa do južných oblastí Európy, kde stále pretrvávali pre nich vhodné podmienky. Zmeny v tomto období znamenali však i vymiznutie chameleónov z lokalít v centrálnej Európe (v mediteránnej oblasti dnes stále žije *Ch. chamaeleon* a *Ch. africanus*, ide však o neskoršie migrácie). V tomto období sa pravdepodobne oddelila línia patriaca k Lacertidae, tzv. Eremiadini. Rozšírili sa do Afriky, kde sú známe nálezy zo stredného miocénu Maroka. Najstaršie nálezy anguidov rodu *Ophisaurus* zo severnej Afriky pochádzajú rovnako z obdobia stredného miocénu (dnes v tejto oblasti stále žije druh *O. koellikeri*). Niektoré línie jašterov v tomto období migrujú i do Ázie, vrátane zástupcov rodu *Ophisaurus*. Ďalej pokračovali cez Beringovu úžinu do

Severnej Ameriky, kde najstaršie nálezy tohto rodu pochádzajú z vrchného miocénu. Oblasť Beringovej úžiny tvorila migračný most po väčšinu kenozoika, avšak jej prístupnosť bola ovplyvňovaná i klimatickými zmenami, preto bola migrácia suchozemských zvierat možná iba v určitých obdobiach. Na konci stredného miocénu sa objavuje v Európe napríklad i vretenica *Vipera berus* (respektíve morfológicky podobné formy). Na území Slovenska máme z obdobia stredného miocénu mnohé lokality. Azda najvýznamnejšie sa nachádzajú na území Devínskej Kobyly.



Obrázok 30. Typická krajina Európy počas stredného miocénu (autor Charles R. Knight, zdroj: public domain).

Devínska Kobyla – paleontologické lokality Európskeho významu

Devínska Kobyla zahŕňa lokality ako Sandberg, krasové Zapfeho pukliny Štokeravského lomu a Bonanzu. Devínska Kobyla totiž v období bádenu tvorila zo začiatku polostrov a neskôr i ostrov izolovaný od pevniny úzkym prielivom. Sandberg predstavuje jeho zachované pobrežie (cyklicky občasne i morské dno), kde sa našli nálezy žraločích zubov, ale i zvyšky veľrýb (*Mesocetus*), či dokonca hominidného primáta *Dryopithecus* (obr. 31). To je zaujímavé, pretože Hominidae predstavuje skupinu kam v súčasnosti patria šimpanzy (*Pan*), gorily (*Gorilla*), orangután (*Pongo*) a človek (*Homo*). Z plazov sú to korytnačky kožnatky rodu *Trionyx* (moderní zástupcovia čeľade Trionychidae obývajú sladké a brakické vody

Afriky, Ázie a Severnej Ameriky). Našiel sa tu i izolovaný zub pomerne veľkého krokodíla (bol zaradený do rodu *Gavialosuchus*, ašak treba podotknúť, že pri tak izolovaných nálezoch je pri rodovom zaradení nutná opatrnosť). Vápencové pukliny Štokeravskej vápenky (Zapfeho pukliny) a blízka lokalita Bonanza sú známe najmä vďaka nálezom chalikutérií (vyhynutá skupina bylinožravých nepárnokopytníkov), ale i opíc *Pliopithecus vindobonensis*, či tuleňov *Pristiphoca*. Práve tu sú známe i nálezy šupinatých plazov. Z hadov tu boli opísané užovky ako *Neonatrix*, ale i kobry (Elapidae - ?*Naja*). Ešte v dobe pred 13 miliónmi rokmi žili v tejto časti Bratislavy gekóny, ktoré svedčia o stále pomerne teplom, subtropickom prostredí. Opísaný bol z tejto lokality nový druh rodu *Euleptes* (*E. klembarai*).



Obrázok 31: Možná rekonštrukcia zástupcu rodu *Dryopithecus*, ktorý žil v strednom miocéne i na území dnešnej Bratislavy (zdroj: DiBgd, CC BY-SA 4.0).

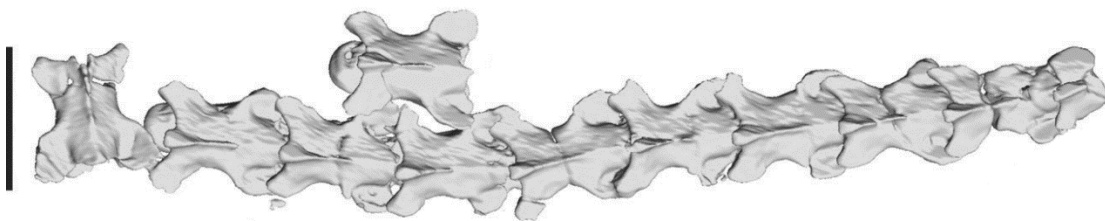
Dnešný zástupca *E. europaea* žije v mediteránnej oblasti (obr. 32). Zaujímavé sú i nálezy slepúchovcov (Anguinae). Boli tu zástupcovia rodu *Ophisaurus* (tie už v Európe v súčasnosti nežijú, vid' vyššie). Dnešní zástupcovia tohto rodu nemajú končatiny (obr. 33). Avšak na základe nálezov z lokality Bonanza (obr. 34) a nemeckej lokality približne rovnakého veku - Öhningen, bolo možné študovať morfológiu ich panvy. Tá indikuje, že minimálne niektoré strednomiocénne druhy rodu *Ophisaurus* mali malé, ale funkčné končatiny.



Obrázok 32. Dnešný zástupca *Euleptes europaea* (zdroj: public domain).



Obrázok 33. Dnešný zástupca rodu *Ophisaurus*, bezkončatinovej línie slepúchovcov (Anguinae; zdroj: public domain).



Obrázok 34. *Ophisaurus* sp. z lokality Bonanza (Devínska Kobla) – časť artikulovaných stavcov; mierka = 5 mm (zdroj: A. Čerňanský).

To pripomína oveľa starší, vyhynutý eocénny rod *Ophisauriscus* známy z lokalít Messel a Geiseltal v Nemecku. Nie však úplne jasné, či miocénny zástupcovia s drobnými končatinami predstavujú archaickú líniu, ktorá preživala do tohto obdobia, alebo či slepúchovcom celkovo zmizli funkčné končatiny až v neskoršom období (navzájom sa však

tie dve hypotézy nevyklučujú). Je to spôsobené najmä nedostatkom kompletných fosílií. Väčšina nálezov Anguinae totiž pozostáva z izolovaných stavcov, čeľustí a iných kostí. Čiastočne artikulovaný nález (kosti sú v správnej anatomickej pozícii) z lokality Bonanza teda predstavuje jednu z veľmi vzácných a dôležitých výnimiek, ktorá prispieva k poznaniu evolúcie týchto zaujímavých plazov a mechanizmu evolučných trendov vo všeobecnosti. Takéto nálezy by sa v rámci tejto skupiny totiž dali nazvať i evolúciou „v priamom prenose“.

VRCHNÝ MIOCÉN (11,63–5,33): NIČ NIE JE AKO BÝVALO

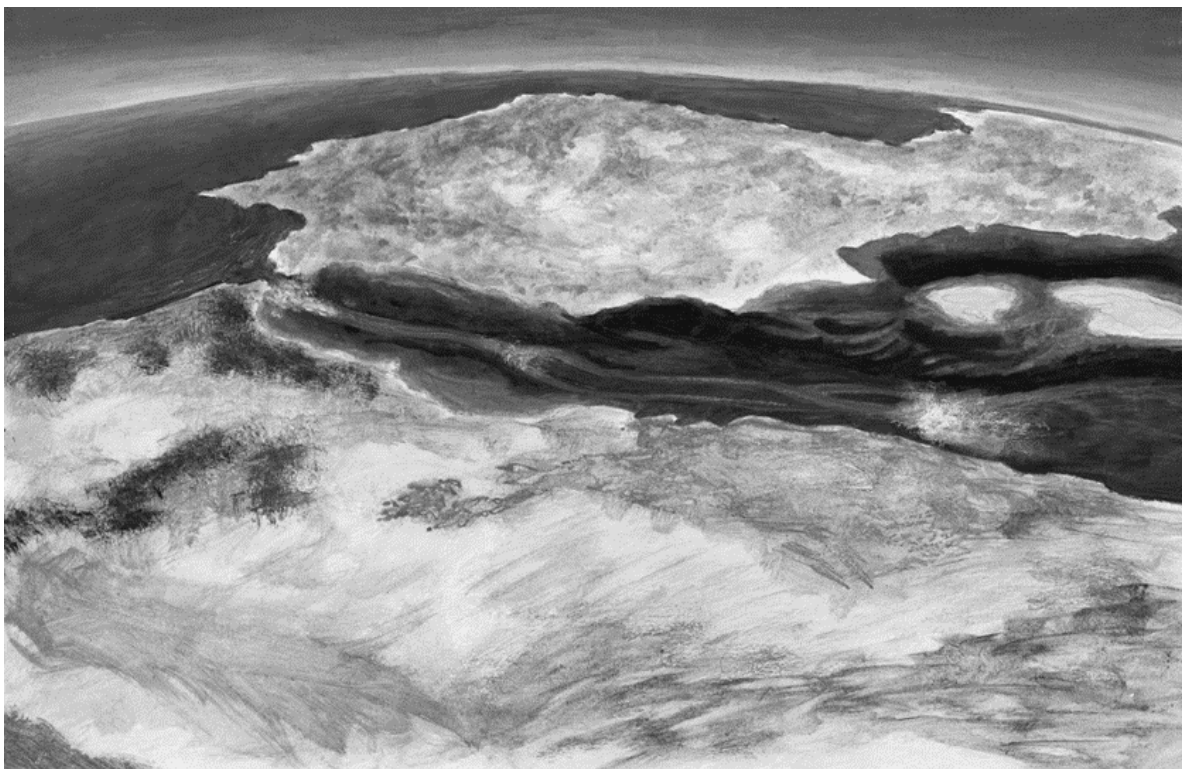
Vo vrchnom miocéne dochádza ďalej k ochladzovaniu. Preto z centrálnej Európy postupne miznú mnohé taxóny typické pre predchádzajúce obdobia a to najmä tie termofilné. Amfibény napríklad, ktorých fosílny záznam je pomerne bohatý v celej Európe v starších zónach miocénu, majú posledný záznam v centrálnej Európe v zóne MN 9 (približne pred 11-10 miliónmi rokmi). V mladšom období sú známe iba z lokalít v mediteránnej oblasti. Rovnaký trend pozorujeme pri zástupcoch rodu *Ophisaurus*. *O. acuminatus* z Nemeckej lokality Höwenegg/Hegau (MN 9) je jedným z posledných v strednej Európe. Prostredie tu vytváralo samozrejme aj rastlinstvo, ktoré ale nevykazuje veľkú diverzitu. Komunita rastlín je podobná ako na ostatných vrchnomiocénových spoločenstvách strednej Európy. V tomto type flóry je dominantným taxónom stredomorský brestovec (*Celtis*). To naznačuje teplý charakter listnatej flóry (opadavé rastliny), ktorý svedčí o teplých typoch mezofytických lesov s nominálnou sezónnosťou. Paleohabitát lokality Höwenegg bol s najväčšou pravdepodobnosťou súčasťou subtropických mezofytických lesov, ktoré pokrývali veľké časti strednej a západnej Európy, strednej Ázie a južnej Číny počas obdobia vrchného miocénu.

Čo sa týka hadov, dominantné začali byť hlavne malé druhy užoviek (Colubridae) – užovkovité celkovo sú však dominantné už od spodného miocénu. Čo sa týka zmijí, vo vrchnom miocéne ešte dominujú tzv. „orientálne“ zmije, z ktorých je najvýznamnejší rod *Macrovipera*. Z tohto obdobia (MN 11, cca pred 8 miliónmi rokmi) pochádzajú i posledné kobry (Elapidae, rod *Naja*) z Európy. Nálezy pochádzajú zo susedného Rakúska, no fragmentárny nález stavca z lokality Borský Svätý Jur by mohol indikovať prítomnosť týchto jedovatých hadov i na našom území a to v zóne MN 9 (cca pred 10-11 milióna rokmi). To samozrejme svedčí o viac menej relatívne teplej klíme. Napriek lokálnym vyhynutiam a zmenám v spoločenstvách šupinatých plazov, fauna vrchného miocénu je stále ešte do značnej miery diverzifikovaná a obsahuje, i keď už len niektoré, termofilné prvky.

Z obdobia vrchného miocénu však pochádzajú i nálezy dnešných taxónov, ako napríklad mabuyidných scinkov – *Heremites vittatus*, či zelených jašteríc *Lacerta trilineata* (obe spomínané línie sú známe z lokality Solnechnodolsk vo východnej Európe). Obdobie miocénu a jeho klimatické zmeny teda mali zásadný vplyv pre formovanie, evolúciu (a radiáciu) a distribúciu dnešných taxónov šupinatých jašterov. Eremidani sa v dostali v tomto čase do Ázie, o čom svedčia fosílné nálezy z tohto obdobia z Mongolska.

Doba, kedy zmizlo Stredozemné more - Messinská salinitná kríza

V mediteránnej oblasti došlo na konci miocénu, pred asi 6 miliónmi rokmi, k dramatickej udalosti. V dôsledku pohybu litosferických dosiek došlo k uzavretiu Gibraltárskeho prielivu. To zapríčinilo uzavretie Stredozemného mora od Atlantického oceánu a tak i prísun vôd do tohto mora, ktoré je pozostatkom mora Tethys. No a klíma na konci miocénu už bola úplne iná ako na začiatku tohto obdobia. V suchom a teplom podnebí bol výpar vody veľmi vysoký a prítok vody z riek ho nestačil kompenzovať. Postupne sa Stredozemné more vysušilo. Vysušenie takej vodnej masy bolo skôr cyklické a súviselo s cyklickosťou klimatických zmien. Trvalo asi 600 tisíc rokov a vrchol dosiahlo počas suchej periódy pred asi 5,6 miliónmi rokmi. Evaporáciou (výparom) tu vznikali mohutné solné a sadrovcové uloženiny. Tie stále tvoria sedimenty na dne tohto mora ako pripomienku tejto udalosti, pričom ich hrúbka dosahuje na niektorých miestach takmer 3 km. To ukazuje na evaporáciu z veľmi slaných vôd po dobu niekoľkých sto tisíc rokov. Oblasť medzi Európou a Afrikou sa teda stala suchou planinou ležiacou až 3 kilometre pod úrovňou hladiny svetového oceánu. Zostalo tu iba niekoľko izolovaných preslanených jazier. Koncentrácia soli v týchto jazerách bola taká vysoká, že v nich neumožňovala život žiadnym vyšším organizmom. Sedimenty dokonca indikujú absenciu vŕtavých organizmov, ktoré by si vytvárali chodbičky v substráte. Pôvodné organizmy, ktoré tu žili pred krízou, buď migrovali alebo častejšie vyhynuli z dôvodu postupného splytčovania mora a zvyšovania jeho salinity. Dnešné hlboko vodné organizmy Stredozemného mora preto nie sú unikátne, ale migrovali sem až po skončení tejto krízy. Cez planinu (vzniknuté pevninské spojenia) však v tej dobe migrovali mnohé suchozemské zvieratá z Afriky do Európy. Kríza skončila pred asi 5,27 milióna rokmi pretrhnutím pevninskej hrádze v oblasti Gibraltáru a preniknutím vôd Atlantického oceánu do tejto oblasti. Vedci sa dlho dohadovali, ako rýchlo mohlo byť Stredozemné more znovu vytvorené. Niektoré hypotézy predstavovali scenár, kedy sem voda z oceánu prenikala v podobe



Obrázok 35. Opätovné zaplňanie oblasti Stredomoria vodami z Atlantického oceána pred asi 5,3 miliónmi rokmi (zdroj: Paubahi, CC BY-SA 3.0).

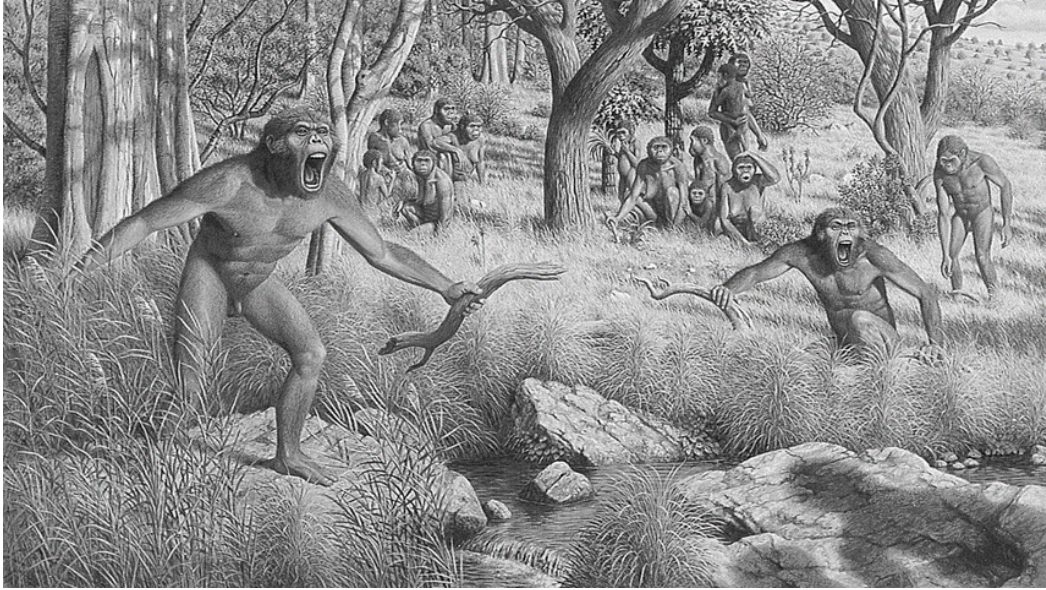
mohutných vodopádov a kaskádovito vypĺňala túto oblasť. Išlo by teda o náhlu udalosť, kedy by sa táto oblasť znovu zaplnila vodou v priebehu niekoľkých mesiacov. I keď je taká predstava fascinujúca, najnovšie výskumy ukazujú, že prenikanie vôd pripomínalo v tejto oblasti skôr mohutnú (slanú) rieku (obr. 35). Čas, za ktorý tu opäť vzniklo more – a spôsobilo potopu občas označovanú ako zancleánska (zanclean flood), je odhadovaný na približne 2 roky. Takže išlo každopádne o pomerne náhlu udalosť. Mnohé zvieratá tým zostali „uväznené“ na novovzniknutých ostrovoch v Stredozemnom mori, ako napríklad Malorka, Sardínia alebo Korzika (a mnohé iné). Práve z tohto dôvodu sú na týchto ostrovoch prítomné kontinentálne línie živočíchov, ktoré sa tam v tomto prípade nedostali obvyklým raftingom. Tie sa však už v pliocéne vyvíjali v týchto izolovaných oblastiach samostatne. Medzi jaštermi by sme našli napríklad zástupcov Lacertidae – na Malorke nájdený fosílny druh *Maioricalacerta rafelinensis* zo spodného pliocénu, ktorý má kontinentálnych predkov. Takáto udalosť mala vplyv na divergenciu a distribúciu mnohých línií. Zmiznutie Stredozemného mora však nemusela byť jednorazová udalosť – nie je vylúčené, že podobné procesy môžu nastať i v budúcnosti.

3.2. PLIOCÉN

Pliocén je vrchné obdobie neogénu. Jeho začiatok je udávaný do doby pred 5,33 miliónmi rokmi, pričom končí začatím pleistocénu (spodná časť štvrtohôr) pred 2,58 miliónmi rokmi. Vymedzenie konca pliocénu však predchádzalo mnoho vedeckých diskusií, preto sa občas v staršej literatúre vyskytuje i údaj 1,8 miliónov rokov. Kontinenty sa v pliocéne dostávali už do svojich súčasných pozícií. Významným bol vznik pevninského mostu medzi Severnou a Južnou Amerikou pred asi tromi miliónmi rokmi. Ten spôsobil na jednej strane migráciu a miešanie fauny týchto dvoch kontinentov, ale i oddelenie Atlantického a Pacifického oceánu v tejto oblasti. To napríklad spôsobilo rozdelenie populácií morských korytnačiek. Táto bariéra spôsobila ich rozdelenie na východné a západné populácie a tým nasledný alopatrický vznik druhov v týchto dvoch častiach.

Celkovo sa klíma pliocénu vyznačuje najmä postupným ochladzovaním a aridizáciou. Naďalej teda pokračovala tendencia, ktorá má svoje počiatky v strednom miocéne. V pliocéne však už začali procesy, ktoré viedli k studeným výkyvom na severnej pologuli (doby ľadové) v pleistocéne. No treba povedať, že ešte v strednej časti pliocénu bola globálna klíma asi o 2-3 °C teplejšia ako v súčasnosti. Ľadová pokrývka na severnej pologuli nebola moc výrazná ani vo vyšších zemepisných šírkach a to až do rozsiahleho zaľadnenia Grónska pred asi 3 miliónmi rokmi. Vplyv na zmeny tu muselo mať i vyššie spomínané spojenie oboch Amerík, ktoré spolu so zvyšujúcou sa salinitou v karibskej oblasti spôsobili zmenu oceánskych prúdov smerom na sever a k vytvoreniu Golfského prúdu. Ten do oblasti severnej Európy prinášal vlhký vzduch. No úlohu tu zohralo i zvyšovanie pohorí ako Alpy, Karpaty (vrátane Tatier) a Himaláje (tie mali výrazný vplyv na globálne zmeny podnebia počas celého neogénu). Globálne ochladzovanie, ku ktorému došlo počas pliocénu, viedlo k zániku lesov a šíreniu trávnych porastov a saván. Krajina sa teda menila, rozširovali sa najmä otvorené stepné typy prostredia. Takéto zmeny vo východnej Afrike, ktoré tu ale boli spôsobené Východoafrickou priekopou, mali vplyv aj na vznik nového typu primátov so vzpriamenou chôdzou – australopitékov (obr. 36).

Tieto udalosti mali veľký vplyv na mnohé skupiny organizmov. Krokodíly a aligátory z Európy vymizli. Z pohľadu šupinatých plazov sa začiatok pliocénu (MN 14) výrazne nelíši od záverečnej fázy neskorého miocénu. Pliocén sa však vyznačuje rastúcou regionalizáciou a

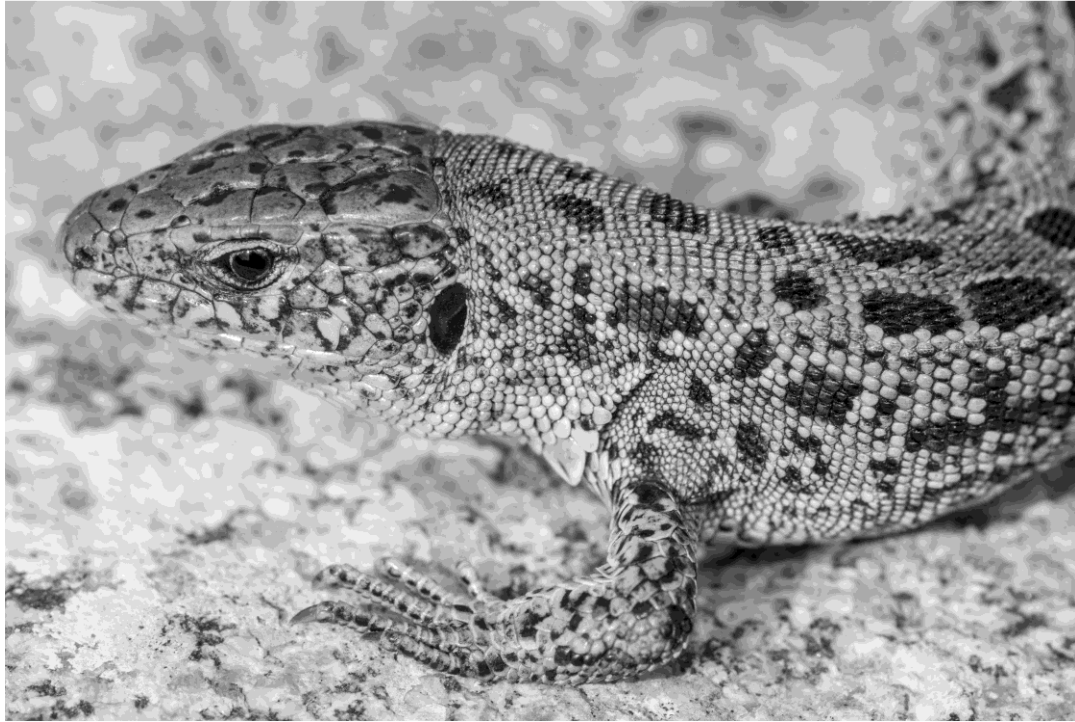


Obrázok 36. Skupina australopitékov vo východnej Afrike (zdroj: public domain).

výskytom už značného počtu dnešných druhov vo fosílnom zázname. Príkladom sú i nálezy jašterice krátkohlavej (=obyčajnej; *Lacerta agilis* obr. 37) alebo užovky stromovej (*Zamenis longissimus* – tá občas v prípade nebezpečenstva predstiera uhynutie, obr. 38) a užovky obojkovej (*Natrix natrix*) na lokalitách Slovenska (Ivanovce a Hajnáčka).

Regionalizácia zodpovedala hlavne miestnym vyhynutiam, ktoré sa vyskytli skôr v severných ako v južných oblastiach; to viedlo k stiahnutiu mnohých línií ešte vo väčšej miere do južných oblastí. Fauna šupinatých plazov sa teda už do značnej miere podobala tej dnešnej. Zo strednej Európy koncom miocénu (v zóne MN 13) nadobro zmizli napríklad orientálne vretenice, v spodnom pliocéne však prežívajú v západnej Európe (v juhovýchodnej časti Európy sa vyskytujú dodnes).

Ojedinele sú tu stále prítomné i línie, ktoré preživali z miocénu, napríklad varany, gekóny a kobry na juhu a západe Európy (napríklad na juhu Francúzska ešte v zóne MN 16. Ani jedna z týchto exotických línií sa dnes v Európe nevyskytujú). Slepúchovce (Anguinae) mali ale ešte i v Centrálnej Európe oveľa vyššiu diverzitu ako dnes. V dnešnej prírode je výskyt tejto línie v tejto oblasti obmedzený na zástupcov rodu *Anguis*. Avšak v pliocéne tu stále bol i rod *Pseudopus*. Ten bol dokonca zastúpený aj druhom, ktorého jedinci dosahovali veľkých rozmerov tela, najväčších aké kedy dosiahli zástupcovia podčel'ade Anguinae. Tento druh sa nazýva *Pseudopus pannonicus* a prežil od neskorého miocénu až do začiatku pleistocénu. V Európe bol hojne rozšírený. Zástupcovia rodu *Ophisaurus* sa v Centrálnej Európe už nevyskytovali (v Španielsku však existovali ešte v prvej polovici pleistocénu).



Obrázok 37. Dnešný zástupca Lacertidae – *Lacerta agilis* (foto: D. Jablonski, použité so súhlasom autora).



Obrázok 38. Dnešný zástupca užovky stromovej *Zamenis longissimus* – predstieranie smrti (tanatóza) pri pocite nebezpečenstva (foto: A. Čerňanský)

4. KVARTÉR

Kvartér alebo štvrtohory je posledným, najmladším útvarom geologických dejín. Začal pred 2,58 miliónmi rokmi a trvá dodnes. Pre výrazný vplyv človeka sa občas nazývajú i antropozoikum. Štvrtohory sa delia na pleistocén a holocén. Typické je striedanie ľadových a suchých období s vlhkými a teplejšími. Typickými usadeninami sú spráše (naviäte prachové usadeniny), lokálne i riečne usadeniny a v okolí termálnych prameňov travertíny (napr. Gánovce, vid' nižšie).

4.1. PLEISTOCÉN

Pleistocén je útvar kenozoika, spodná časť kvartéru. V archeológii toto obdobie zodpovedá paleolitu. Kontinenty boli už v dnešnej polohe – predpokladá sa, že od začiatku tohto obdobia sa tektonické dosky neposunuli o viac ako 100 km vzhľadom k dnešnej pozícii. Pre toto obdobie, ktoré sa začalo pred 2,58 miliónmi rokmi, je typické striedania ľadových (glaciál) a medziľadových (interglaciál) dôb na severnej pologuli približne každých 41 000 rokov (Milankovičove cykly, vid' nižšie).

Prechod z pliocénu do najspodnejšieho pleistocénu (MN 17) zodpovedá nástupu zaľadnenia, ktorého dôsledky sú dobre zaznamenané na severnej pologuli. Ako sme videli v predchádzajúcich kapitolách, chladná klíma pleistocénu bola iba prirodzeným vyústením postupného (s občasnými výkyvmi) globálneho ochladzovania počas posledných 50 miliónov rokov. Na začiatku pleistocénu bolo síce chladno (oproti predchádzajúcemu pliocénu), nie však extrémne chladno. Pravidelne sa objavovali relatívne malé ľadovce, ktoré boli v raných fázach pravdepodobne obmedzené maximálne iba na severné oblasti ako napríklad severné oblasti Škandinávie, severnú Kanadu a Grónsko (treba však povedať, že hoci chladné a drsné podmienky na severe Európy boli už v ranom pleistocéne, prvý skutočný ľadovec sa objavil v oblastiach južne od Škandinávie pravdepodobne až pred 800 000 rokmi). Rozdiel teplôt medzi chladným a teplým obdobím bol v tomto období asi 4 °C. Avšak už na konci skorého pleistocénu, t. j. medzi 1,8 a 0,8 miliónmi rokov, sa klíma stala o niečo chladnejšou a teplotné rozdiely medzi chladným a teplým obdobím sa zväčšovali. Práve v tomto období (pred 1,6 až 1,4 miliónmi rokmi) vymierajú reliktné druhy šupinatých plazov v Centrálnnej Európe. V západnej Európe (pred 1,4–1,3 miliónmi rokmi) je zaznamenaný posledný exotický taxón v tejto oblasti, bližšie neurčený agamid. Viac ako polovica času bola priemerná teplota nižšia ako 4° C oproti dnešným hodnotám a začalo už dochádzať k skutočným zaľadneniam.

Následne pred 800 000 sa cykly začali meniť a teplotný rozdiel medzi glaciálnymi a interglaciálnymi obdobiami sa zvýšil na približne 9 °C (na rovníku bol rozdiel menej dramatický). Obdobie glaciálu sa ďalej delí na relatívne chladnejší štadiál a relatívne teplejší interštadiál. Odhaduje sa, že počas vrcholov glaciálu bolo až 30% zemského povrchu pokrytého ľadom; 1,5–3 kilometre silné kontinentálne ľadovce sa tiahli ďaleko na juh v Európe i v Severnej Amerike. V niektorých oblastiach ľadovce zasahovali až do oblastí 40° zemepisnej šírky. Odhadovaná priemerná ročná teplota počas glaciálu bola v Eurázii -6 °C. Keďže v ľadovcoch bolo uväznené obrovské množstvo vody, to viedlo i k výraznému poklesu morskej hladiny. Napríklad na vrchole posledného glaciálneho maxima (LGM „Last Glacial Maximum“, v období pred 23–19 000 rokmi) klesla hladina až o 120 metrov. To však tiež zapríčinilo, že išlo o veľmi suché obdobia. Počas posledného ľadovcového maxima bola Sahara z tohto dôvodu neúrodná a suchá a rozširovala sa stovky kilometrov severne a južne a rozprestierala sa cez oveľa väčšie oblasti ako dnes. V obdobiach medziľadových dôb bolo však pomerne teplo, teplejšie ako dnes. Druhy ako užovka stromová a užovka obojková sa dostali až do Veľkej Británie a to práve v období medziľadových dôb v strednom a vrchnom pleistocéne.



Obrázok 39. Zamrznutá múmia - mláďa mamuta nazvaná Dima z oblasti Sibír uložená v Petrohrade (foto: A. Čerňanský).

V pleistocéne existovali dobre známe obrovské cicavce, ktoré boli prispôsobené na dané chladné podmienky. Typické sú mamuty (*Mammuthus primigenius*), pričom na Sibíri sa v permafroste našli i zamrznuté múmie týchto zvierat (obr. 39). Typickým predstaviteľom chladných období je i nosorožec srstnatý (*Coelodonta antiquitatis*; obr. 40). Rozšírenie srstnatého nosorožca pred 700 000 rokmi bolo obmedzené na oblasť Sibír a centrálnu Áziu. Globálna teplota v tejto dobe bola totiž iba o pár °C nižšia ako v súčasnosti. Avšak náhly pokles nastal pred 450 000 rokmi a to o 6 °C, kontinentálny ľadovec sa rozšíril do nižších oblastí. Toto ochladenie umožnilo rozšírenie mamutov a srstnatých nosorožcov z Ázie do Európy. Avšak potom došlo k znovu k otepleniu. A takto to prebiehalo periodicky.



Obrázok 40: Typ ekosystému v dobách ľadových v Európe, v popredí nosorožec srstnatý (zdroj: Mauricio Antón, CC BY 2.5; upravené)

Zaujímavým elementom fauny Eurázie je i jeleň obrovský (*Megaloceros giganteus*). Ten predstavoval špecializovanú formu stepného jeleňa, ktorá sa vyvinula v strednom pleistocéne, asi pred 400 000 rokmi. Počas ďalšieho vývoja v Európe sa postupne zväčšovali telesné rozmery týchto zvierat – s výškou 2 metre a dĺžkou 3 metre boli teda najväčším jeleňovitým kopytníkom vôbec. Rozpätie ich parožia bolo neuveriteľných 3,7 metra. To bol i dôvod, prečo ich habitatom boli otvorené priestranstvá - studené stepi a tundry. Nie však les, kde by tak mohutnému parožiu hrozilo zakliesnenie sa do korún stromov. Ako sa ale lesy po skončení poslednej doby ľadovej rozširovali, tieto jelene vyhynuli (prispel k tomu pravdepodobne i ich lov ľuďmi). Posledný zástupcovia vymreli pred asi 7000 rokmi (v období

tzv. Post-glaciálneho klimatického optima, kedy priemerné letné teploty v Európe boli asi o 2°C vyššie ako dnes). Z mačkovitých šeliem je typickým zástupcom, ktorý žil i na Slovensku, jaskynný lev (*Panthera spelaea*). Jaskynné levy obývali otvorené prostredia ako mamutiú step a tajgu. Samci však nemali hrivu, o čom svedčia kresby týchto zvierat vytvorené pravekými ľuďmi v jaskyniach (je veľmi krajne nepravdepodobné, žeby boli vyobrazované vždy iba samice). Na Sibíri sa našli dokonca zamrznuté múmie mláďat týchto šeliem. Jaskynný lev sa živil už spomínaným jeleňom obrovským, ale i mláďatami jaskynného medveďa (*Ursus spelaeus*) a mamutov. Od doby pred 20 000 rokmi, kedy posledný glaciál dosiahol maximum, sa začalo postupne oteplovať (s výnimkami ako starší a mladší dryas, viď nižšie). Posledné oteplenie pred 11 700 rokmi viedlo, pravdepodobne už spolu s vplyvom moderného človeka (lov) – teda viacnásobné faktory, k vymretie organizmov prispôbených chladným obdobiam pleistocénu, tzv. megafauny. Malá populácia mamutov však prežila na Wranglerovom ostrove do doby starých egypt'anov (viď nižšie, kapitola Holocén).

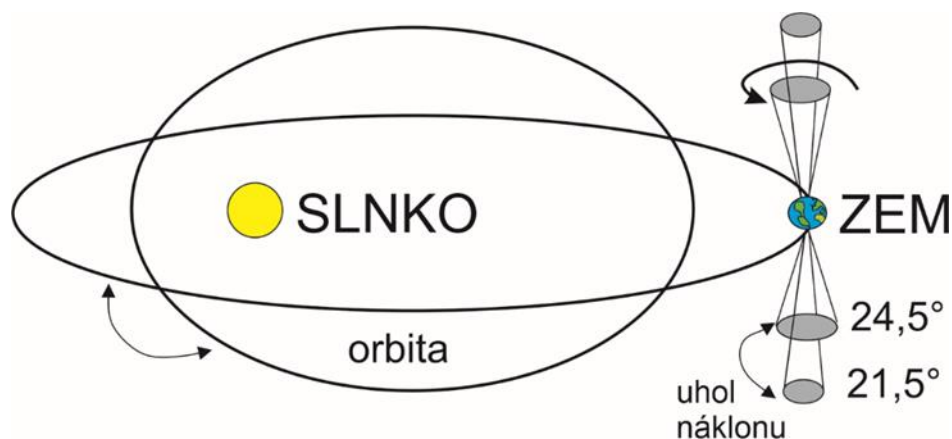
V pleistocéne sa dokončila i evolúcia moderného človeka (*Homo sapiens*) z človeka vzpriameného (*Homo erectus*). Treba ale spomenúť, že napriek tomu, že je človek dnes jediným druhom svojej línie (čo ale neznamená jeho vyčlenenie od okolitej prírody - zaujímavým faktom je totiž to, že šimpanz, čo sa príbuznosti týka, je bližšie k človeku, ako je šimpanz príbuzný ku gorile. A to už stojí za zamyslenie), nebolo tomu tak vždy. Evolúcia človeka, tak isto ako iných orgnizmov, totiž nemá podobu priamky, ale skôr rozvetneného stromu. Vo vrchnom pleistocéne existovali minimálne štyri alebo dokonca pravdepodobne i viac typov „ľudí“. Okrem *Homo sapiens* tu boli neandertálci (*Homo neandertalensis*). Tento typ bol prispôbený na drsné podmienky pleistocénu Európy. Zaujímavosťou je, že po príchode moderného človeka na tento kontinent sa neandertálci v niektorých oblastiach dokonca úspešne rozmnožovali krížením s našim vlastným druhom. V genóme Európanov je asi 2 % genómu neandertálcov. Ďalším typom sú tzv. Denisovania. Ide o neformálne pomenovanie vyhynutého druhu človeka objaveného v jaskyni Denisova na Sibíri. V tomto prípade ide stále o pomerne záhadný druh. Je známy iba na základe článku prstu, z ktorého ale bolo možné odobrať DNA. Analýza ukázala, že nejde o človeka moderného typu ani o neandertálca. Štvrtým je človek floreský (*Homo floresiensis*). Zvyšky tohto druhu sa našli na ostrove Flores v Indonézii. Vzhľadom na svoje malé rozmery je občas nazývaný i hobbit. Jeho malé rozmery pravdepodobne súvisia s ostrovnými podmienkami. Podobný prípad predstavuje i nedávno opísaný *Homo luzonensis* z neskorého pleistocénu Filipín a to z ostrova Luzon.

Milankovičove cykly

Za zmeny klímy v pleistocéne sú zodpovedné najmä tzv. Milankovičove cykly – a teda zmeny v uhle dopadu a množstva slnečného svetla na zemský povrch. Dôležité sú tu tri aspekty (obr. 41):

(1) Zmeny v naklonení Zeme vzhľadom k osi jej rotácie (šikmosť ekliptiky alebo tiež axiálny náklon). Tie majú najväčší vplyv na klímu. Axiálny náklon v dnešnej dobe je $23,5^\circ$ (predpokladá sa, že pôvodné „vyosenie“ mohla spôsobiť ešte pred 4,5 miliardami rokmi zrážka s protoplanétou s názvom Tea, ktorého dôsledkom bol i vznik nášho Mesiaca obiehajúceho okolo Zeme). V období pleistocénu dochádzalo k zmenám (zmeny prebiehajú i do súčasnosti) od $22,1^\circ$ - $24,5^\circ$. Ku každej takejto zmene dochádzalo cyklicky zhruba každých 41 000 rokov. Naklonenie Zeme je i dôvodom, prečo máme ročné obdobia a prečo sú v rovnakom čase odlišné na južnej a severnej hemisfére. V decembri je napríklad južná hemisféra naklonená viac k slnku a severná od slnka. V júni je tomu naopak.

(2) Precesia, teda axiálne zvlnenie. Ide o dlhodobý kužeľovitý pohyb zemskej osi okolo kolmice na zemskú obežnú dráhu (teplotu podnebia tu ovplyvňuje to, v ktorom bode sa os náklonu práve nachádza). Zemská os uskutoční jeden cyklus precesie približne za 26 000 rokov. Pretože slnko nie je v úplnom strede orbitálnej dráhy Zeme, vzdialenosť planéty od slnka sa v priebehu obehu mení. Dnes sa náklon nachádza v bode, kedy zimné ročné obdobie na severnej pologuli prebieha v dobe, keď je Zem najbližšie na svojej orbite k slnku (práve z dôvodu náklonu; na južnej pologule je v tom čase leto). Naopak leto na severnej pologuli je v čase, keď je Zem najďalej. V období vrcholov glaciálu tomu bolo opačne a to práve kvôli tomu, že precesia bola na druhom konci cyklu. To spôsobovalo oveľa extrémnejšie sezóny na severnej pologuli než je tomu dnes;



Obrázok 41. Milankovičove cykly – všeobecná schéma (kresba: A. Čerňanský)

(3) Zmeny v orbite (vzdialenosť Zeme od Slnka), kde excentricita zemskej dráhy vyjadruje zmeny obežnej dráhy Zeme z eliptickej na takmer kruhovú. Cykly spôsobené týmto dejom sa opakujú približne každých 96 až 127 000 rokov. Zmeny v excentricite nespôsobujú zmeny uhlu dopadu slnečného žiarenia na Zem, ale ovplyvňujú trvanie ročných období. Kruhovú orbitu napríklad spôsobuje rovnakú časovú dĺžku (trvanie) všetkých období. Ale čím je dráha eliptickejšia, tým narastá i nerovnováha medzi jednotlivými sezónami – letá sú dlhé, avšak dlhé sú i zimy – tieto dve obdobia sa zreteľnejšie predlžujú na úkor tých zvyšných.

Zaujímavosťou je, že opakujúce sa cykly (s periodicitou približne 41 000 rokov – bod 1.) sú pomerne dobre dokumentované vo fosílnom zázname. Výskum vrstev ľadovcov Grónska a Antarktídy ukazuje, že nárast a pokles ľadovcovej pokrývky na našej planéte za posledné 2 milióny rokov sa opakoval minimálne 20 krát (20 cyklov). Treba však povedať, že doba medzi jednotlivými vrcholmi najväčších glaciálov (tých je asi 11) je 100 000 (tzv. „Problém 100 000 rokov“). Čiže vrcholy najväčších glaciálov spadajú do dôb pred zhruba 400 000, 300 000, 200 000 atď. Prečo je tomu tak? Treba tu totiž zahrnúť ešte 4. faktor, ktorý mal obrovský vplyv v obdobiach glaciálu – albedo (miera odrazivosti telesa alebo jeho povrchu). Vysoké albedo spôsobuje práve samotný ľad, ktorý odráža značné množstvo slnečného žiarenia späť do vesmíru. Čím je ľad väčší, resp. pokrýva väčšiu plochu zemského povrchu, tým je albedo väčšie a globálne teploty klesajú nižšie. Pleistocén nepredstavuje dobu, kedy sa na Zemi objavili prvé ľadové doby. Oveľa väčšie boli v období prekambria napríklad pred asi 700 miliónmi rokmi, kedy bola Zem celá zahalená ľadom – tzv. obdobie snehovej gule. V pleistocéne však boli obrovské rozdiely medzi severnou a južnou hemisférou – neporovnateľne viac ľadovej pokrývky bolo na severnej pologuli. V súčasnosti, hoci je Arktída zamrznutým morom a Antarktída je kontinent, južná hemisféra produkuje oveľa viac morského ľadu. Takže práve Antarktída má vplyv na globálnu teplotu (napríklad v podobe celkového efektu ochladenia, čo sa ukázalo i v geologickej minulosti, viď hranica eocén/oligocén). To, čo bolo na pleistocéne skutočne unikátne, bola teda práve interakcia oceánskeho ľadu s planetárnymi cyklami. Keď bola orbita Zeme viac eliptická a zima na južnej pologuli sa vďaka nakloneniu osi planéty objavovala v dobe, keď bola Zem najďalej od slnka (opak dnešnej situácie), morský ľad na Antarktíde a v okolí rástol veľmi rýchlo a mal vplyv na celkové ochladzovanie planéty. A teda i na tvorbu ľadovca na severnej pologuli. Takéto podmienky sa opakujú práve každých 100 000 rokov. Čím bolo ľadu na Zemi viac, tým bolo i albedo vyššie. Je to teda uzavretý komplexný systém. Z tohto dôvodu v prvej polovici pleistocénu, kedy ešte hodnoty ochladzovania nedosahovali takých rozmerov ako

neskôr, cykly trvali 41 000 rokov. Potom ale dochádza k prechodu do stredného pleistocénu (pred asi jedným miliónom až 800 tisíc rokmi) ľad narastá a zaznamenaná je zmena v periodicite cyklov – rozdiely medzi vrcholmi štádií sú zmieňovaných 100 000 rokov.

Na záver treba spomenúť, že Milankovičove cykly sa v priebehu geologického času spomaľujú. Napríklad v období vrchného karbónu, pred vyše 300 miliónmi rokmi (prvohory), trvali kratšie, asi 36 000 rokov (v tom čase ovplyvňovali najmä striedanie vlhkých a suchých periód). Vplyv na zmeny v naklonení Zeme vzhľadom k osi jej rotácie i samotnú rotáciu Zeme a jej spomaľovanie v priebehu času má totiž i gravitačná interakcia s Mesiacom. Celý systém je však krehko vyvážený a každá zmena môže mať veľké následky (viď mladší dryas)

Mladší dryas

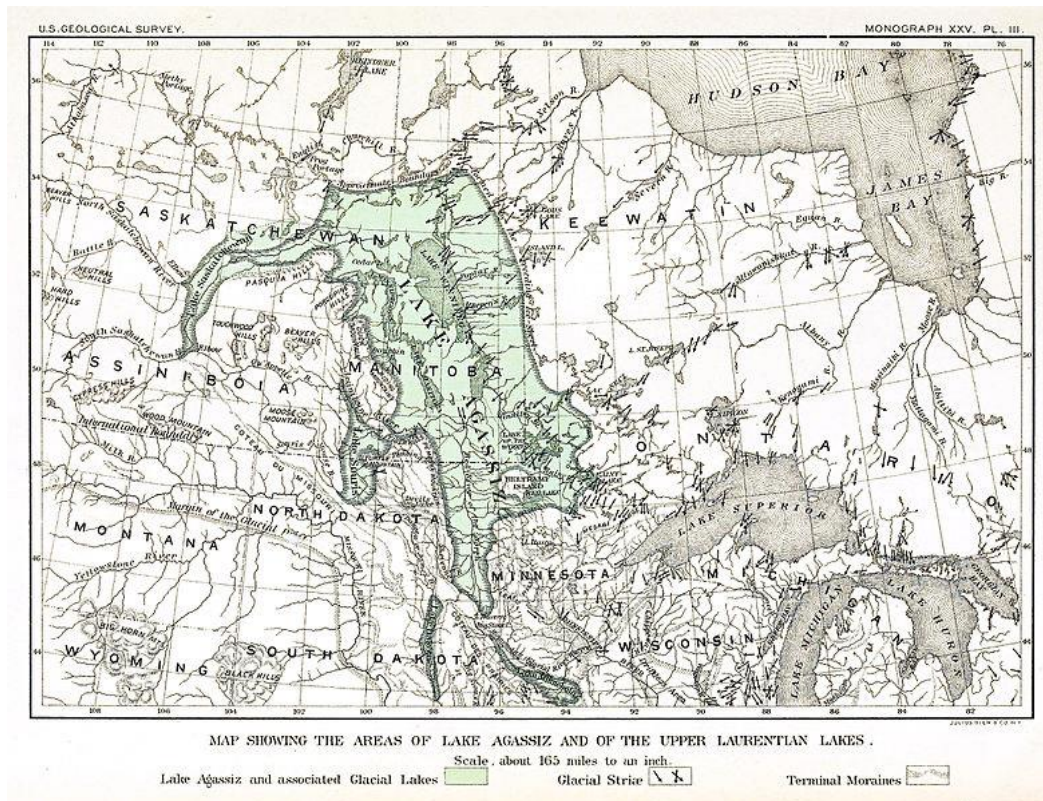
Ako bolo spomenuté vyššie, od doby pred 20 000 rokmi dochádzalo postupne po vrchole glaciálu k otepľovaniu. Avšak presnejšie, toto otepľovanie malo svoje obrovské výkyvy, ktoré sú vo fosílnom zázname rozpoznateľné mohutným výskytom arkticko-alpínskej kvitnúcej rastliny z čeľade ružovitých (Rosaceae) – dryádkou (*Dryas*; obr. 42). Nazýva sa i dryasová flóra – tá poukazuje na výrazne ochladenie, to najvýraznejšie dostalo pomenovanie tzv. Mladší dryas a spadá do obdobia pred 12900 – 11700 rokmi. Trvalo teda asi 1200 rokov. Išlo teda o najvýraznejšie a najdlhšie posledné ochladenie od doby pred 27-24 000 rokov.



Obrázok 42: Dryádka *Dryas octopelata* (zdroj: Jörg Hempel; CC BY-SA 3.0 de)

Jeho dôvody sú stále výdatných zdrojom vedeckých debát. Hypotézy zahŕňajú sopečnú činnosť, dopad meteoritu, avšak pravdepodobné vysvetlenie by mohlo súvisieť so zmenami oceánskeho prúdenia - v tomto prípade s Atlantickým poludníkovým prevráteným obehom. Ten sa vyznačuje severným prúdom teplej, slanej vody v horných vrstvách Atlantiku a južným prúdom chladnejších hlbokých vôd, ktoré sú súčasťou cirkulácie. Tento tok začína blízko rovníka. Ako sa teplá voda pohybuje severne, časť z nej evaporuje a preto sa tá zvyšná časť stáva slanšou. A tiež, ako sa dostáva na sever, sa ochladzuje. Tým uvoľňuje teplo okolo pobrežia Západnej Európy. Výsledným efektom tohto všetkého je, že sa zvyšuje i hustota vody – ta klesá hlbšie. To je to, čo túto cirkuláciu udržuje v chode. Ak sa táto cirkulácia spomalí, následkom by bolo výrazné zníženie teploty na severnej hemisfére. Ale čo mohlo spôsobiť takéto ochladenie? Vedci, ktorí zastávajú túto hypotézu prišli s návrhom, že postupné zvyšovanie teploty, ktoré začalo pred 20 000 rokmi, spôsobovalo lokálne i topenie ľadovca. Takto mohlo v Kanade vzniknúť veľké glaciálne jazero Agassiz (obr. 43; pomenovanie dostalo po Louisovi Agassizovi, paleontológovi Švajčiarskeho pôvodu, ktorý v 19. storočí pôsobil na Harvardovej Univerzite a zaoberal sa i dobou ľadovou v štvrtohorách – bol zakladateľom glaciológie). Jazero malo vo svojom najväčšom rozsahu pred asi 13 000 rokmi rozlohu až 440,000 km² a teda bolo oveľa väčšie ako akékoľvek dnešné jazero na svete (vrátane Kaspického mora). Predpokladá sa, že došlo ku kolapsu tohto jazera a tak obrovská masa chladnej a sladkej vody skončila vo vodách severného Atlantiku. A pretože nešlo o slanú vodu, jej hustota bola oveľa nižšia ako slaná morská voda. Táto udalosť narušila celý cirkulačný systém – ten sa spomalil. Možné je i to, že sa na chvíľu úplne zastavil a teda došlo k zastaveniu transportu tepla z rovníkových oblastí k Európe. Niektoré údaje ukazujú na naozaj rýchle následné ochladenie – v priebehu 20 rokov. Na tejto myšlienke je fascinujúci práve nečakaný kontrast - otepľovanie spôsobilo udalosť, ktorá následne vyústila do náhleho výrazného ochladenia. Samozrejme, nie je vylúčené, že sopečná činnosť alebo dopad kozmického telesa (obe tieto udalosti sú z tejto doby naozaj zaznamenané), mali taktiež určitý, viac alebo menej výrazný vplyv. Mladší dryas sa skončil po 1200 rokoch a ako nie je úplne jasné ako začal, neexistuje ani presná odpoveď ako a prečo skončil. Zaujímavé je, že podľa sedimentologických údajov, cirkulácia vôd v Atlantiku sa obnovila už 400 rokov pred skončením tohto chladného obdobia. Otázkou teda tiež zostáva, prečo je teda také výrazné oneskorenie v oteplení severnej hemisféry. Keď však oteplenie začalo, úplné skončenie tohto veľmi chladného výkyvu trvalo menej ako 100 rokov (to je naozaj veľmi rýchlo v zhl'adom ku klimatickým štandardom). Napríklad teplota Grónska počas tejto krátkej, no výraznej zmeny stúpala na 10 °C. Tieto drastické klimatické zmeny, či už náhle ochladenie alebo následné

prudkého oteplenie, mali veľký, v mnohých prípadoch a v priebehu krátkeho času fatálny dopad na megafaunu. Avšak treba dodať, že to neboli zmeny unikátne, ale ako sme mohli vidieť vyššie, do určitej miery celkom periodické. Otázne je teda, prečo a či práve rapidná rýchlosť týchto posledných zmien v kombinácii s lovom človeka mal zásadný vplyv na vymieranie. Každopádne nám štúdium týchto zmien veľa povie o povahe a možnej rýchlosti klimatických zmien i v budúcnosti.



Obrázok 43: Jazero Agassiz v časoch svojej najväčšej rozlohy (zdroj: public domain).

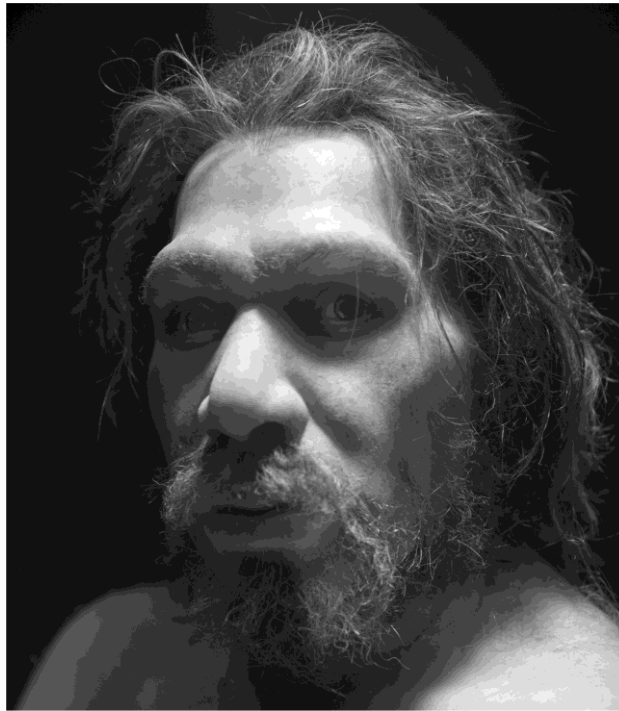
Herpetofauna

Ohromné klimatické výkyvy počas pleistocénu mali samozrejme enormný, často drastický vplyv na mnohé skupiny ektotermných živočíchov. Napríklad starobylá skupina obojživelníkov, ktoré na Zemi existovali od obdobia jury – Albanerpetontidae a existovali v spodnom miocéne i v Čechách a v Nemecku, sa stiahla do malých oblastí v Taliansku. No celá skupina potom vymrela začiatkom pleistocénu. Mnohé termofilné taxóny (napríklad Blaniidae, Gekkota, Agamidae) sa definitívne stiahli do mediteránnej oblasti. Avšak aj tu niektoré neprežili. Poslední zástupcovia rodu *Ophisaurus* v Európe (dnes sa vyskytujú v moderných subtropických ekosystémoch Severnej Ameriky, v Severnej Afrike

a v Juhovýchodnej Ázii) existovali na konci spodného pleistocénu v Španielsku. No potom z Európy i tak nadobro zmizli. Na rozdiel od nich, klimatická zmena spôsobila šírenie iných skupín, napríklad vreteníc komplexu *Vipera berus* (vretenica severná – predtým obyčajná). Tieto hady, ktoré sa prvýkrát objavili v strednej Európe začiatkom neskorého miocénu (vo východnej už koncom stredného miocénu), sa dostali do západnej Európy až začiatkom pleistocénu. Zóna MN 17 je však v strednej Európe, čo sa týka šupinatých plazov, málo známa.

Gánovce – vo svete uznávané, u nás málo cenené

Lokalita Gánovce-Hrádok pri Poprade predstavuje travertínovú, asi 2,5 metra vysokú kopu. Tá vznikla postupným usadzovaním uhličitanu vápenatého z alkalicko-zemitého termálneho žriedla, pričom v strede kopy ostal kráter po vyvieraní tohto prameňa. Ide však o svetoznámu lokalitu a to z dôvodu nádherne zachovanej fauny a flóry z obdobia neskorého pleistocénu – travertín tu vznikol v dobe pred 130 000 – 86 000 rokmi. Preto sa tu strieda fauna mamutov a srstnatých nosorožcov s lesnými druhmi ako lesný slon *Palaeoloxodon antiquus*. No v prvej polovici 20. storočia ju preslávil najmä nález výliatku lebečnej dutiny neandertálc (Homo neanderthalensis obr. 44). Nájdený bol v roku 1926 strelmajstrom Kolomanom Kokim. Ten ho za pár korún predal Jaroslavovi Petrbokovi, spolupracovníkovi Národného múzea v Prahe. Ešte predtým ho ale stihol nešetrne „očistiť“, keď z neho osekával lebečné kosti. Petrbok mu za to vynadal do volov. Nečudo, lebo absolútne unikátny nález stratil to, čím mohol byť ešte unikátnejší. Neandertálec (resp. podľa viacerých vedcov neandertálska žena) tu pravdepodobne zahynul(a) pri vdýchnutí dusivého kyslíčnanu uhličitého vo chvíli, keď sa chcel(a) napiť vody. Hlava vplyvom rozkladných procesov skončila v kráteri, kde sa mozog relatívne rýchlo rozložil. Do lebečnej dutiny začala vtekať voda, ktorá tu ukladala vrstvy minerálov až vznikol sintrový odliatok. Jeho originál je uložený v trezore Národného múzea v Prahe. Z plazov tu bolo objavené jadro – vnútorný výliatok panciera korytnačky močiarnej, *Emys orbicularis*. No dôležitým je najmä nález artikulovanej kostry vretenice *Vipera berus* (obr. 45), ktorý obsahuje i čiastočne zachovanú lebku (navyše je na bloku zachované i bazikránum druhého jedinca). Hady majú veľmi krehkú stavbu kostry a tak sú ich fosílné nálezy z celého sveta vo väčšine prípadov obmedzené iba na izolované stavce. Gánovský nález je teda spolu s nálezmi kostier hadov, napríklad z eocénnej lokality Messel, vedecky veľmi cenným unikátom. Napriek svojmu medzinárodnému významu je však Slovenská lokalita v súčasnosti bohužiaľ už roky v dezolátnom stave. Miesto zdanlivo obyčajné, ničím nenasvedčujúce tomu, že sa zlatými písmenami zapísalo do učebníc dejepisu.



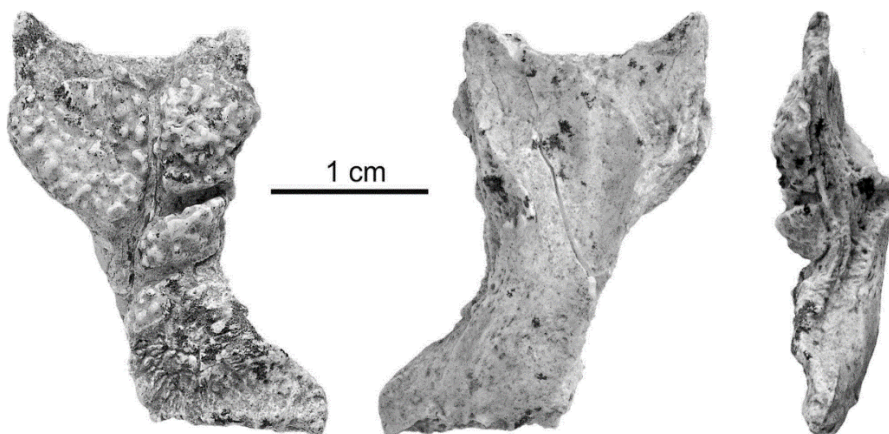
Obrázok 44. Podoba neandertálca (*Homo neanderthalensis*) z pleistocénu Európy (zdroj: public domain).



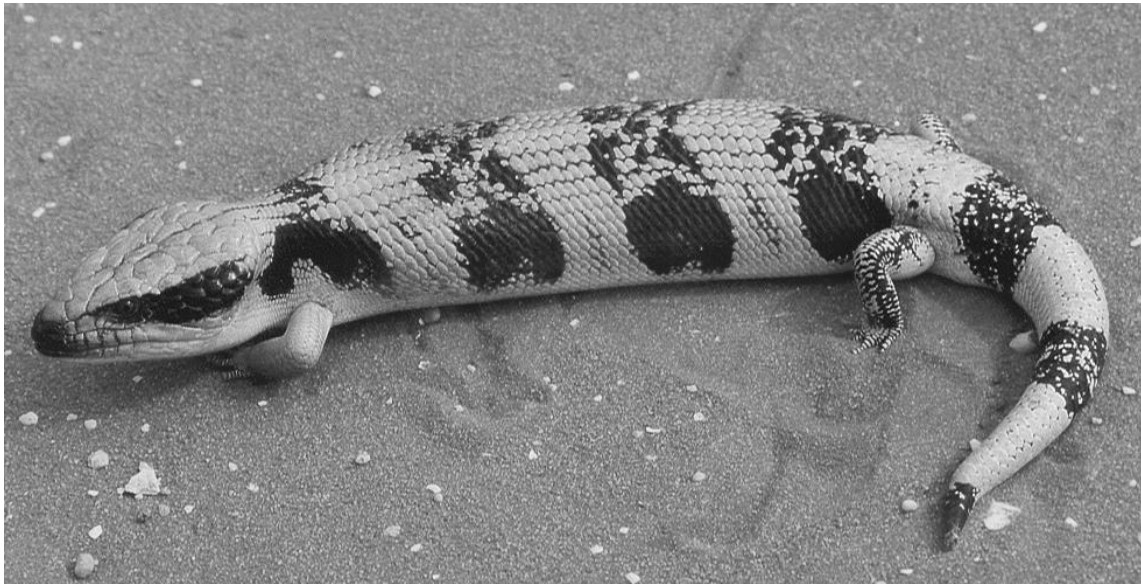
Obrázok 45. Vretenica *Vipera berus* zachovaná v gánovskom travertíne (zdroj: A. Čerňanský).

Južné kontinenty

Celkovo boli kontinenty južnej pologule nízkymi teplotami neporovnateľne menej zasiahnuté. I keď treba dodať, že vznik mohutných kontinentálnych ľadovcov na severnej pologuli mal samozrejme globálny efekt - na Novom Zélande a v Tasmánii boli ľadovce a súčasne rozpadajúce sa ľadovce Mount Keňa, Kilimandžáro a pohorie Ruwenzori vo východnej a strednej Afrike väčšie než v súčasnosti. V plio-pleistocéne je tu známa najmä fauna cicavcov výrazne väčších telesných rozmerov. Má príznačný názov megafauna a patrili do nej i mnohé línie šupinatých plazov. Zaujímavé sú najmä príklady z Austrálie, napríklad z lokality Wellington. Existovali tu obrovské varany *Varanus (Megalania) priscus*. Jedinci tohto druhu dosahovali dĺžku až siedmich metrov a váhu až vyše 600 kilogramov. Pre porovnanie, najväčší zaznamenaný jedinec varana komodského (*Varanus komodoensis*), ktorý v súčasnosti predstavuje najväčších dnes žijúcich jašterov, meral 3,13 metra a vážil 300 kg. *V. priscus* prežil až do obdobia pred 50 000 rokmi. Prvý domorodý obyvatelia Austrálie sa teda s týmto jašterom mohli stretnúť a je pravdepodobné, že mohli byť jednou z príčin jeho vymretia. No i scinky dosahovali značných rozmerov. Známy austrálsky scink „s modrým jazykom“ rodu *Tiliqua* napríklad, tu mal robustného, čo sa veľkosti tela týka pomerne veľkého zástupcu a to *T. laticephala* (obr. 46). I dnes ide o pomerne robustné plazy (obr. 47). Z hadov tu boli napríklad predstavitelia vyhynutej gondwanskej línie Madtsoiidae, a to druh *Wonambi naracoortensis*. Jedince tohto druhu neboli jedovaté, boli to škrtiče, ktoré dosahovali dĺžku asi 6 metrov.



Obrázok 46: Čelová kosť scinka *Tiliqua laticephala* Čerňanský a Hutchinson, 2013 nájdená na lokalite Wellington v Austrálii (zdroj: A. Čerňanský)



Obrázok 47: Dnešný zástupca scinka rodu *Tiliqua* (*T. occipitalis*; zdroj: public domain).

4.2. HOLOCÉN

Holocén je obdobie, ktoré začalo pred 11 700 rokmi a trvá doteraz (obr. 48). Označuje sa i ako doba poľadová, postglaciál. No keďže ide o relatívne krátke obdobie, mnoho vedcov ho označuje iba ako ďalší interglaciál. Vrcholy medzi jednotlivými medziľadovými dobami, rovnako ako medzi glaciálmi, delí cyklicky zhruba 100 000 rokov. Ich časové trvanie je priemerne 10 000 rokov. No a práve zhruba pred takým časom sa začala aktuálna, v ktorej žijeme. Neznamená to však, že sme práve na prahu ďalšej ľadovej doby. Dĺžka medziľadovej doby totiž býva rôzna. Napríklad tá, ktorá existovala pred vyše 400 000 rokmi trvala až 30 000 rokov a viacerými znakmi pripomínala práve tú dnešnú. Súčasné klimatické zmeny sú však skôr opačné a do veľkej miery ovplyvnené činnosťou človeka.

Fauna šupinatých plazov je už identická s tou dnešnou. Koniec doby ľadovej charakterizovala rozsiahla klimatická zmena, ktorá predstavovala výrazné oteplenie. Lesy sa rozšírili aj do severných oblastí. Pred 10 000 rokmi bolo napríklad aj v Kanade teplejšie ako je tomu dnes. To malo vplyv aj na historické zmeny v spôsobe života ľudí. Táto zmena umožnila prechod (neolitickú revolúciu) od spôsobu života, ktorý predstavoval najmä



Obrázok 48. Dnešný typ krajiny v Strednej Európe (Devín, rieka Morava; foto: A. Čerňanský).

zberačstvo a lov, k pastierstvu a poľnohospodárstvu – a teda i vznik prvých civilizácií. Toto obdobie je charakterizované najmä postupným enormným vplyvom človeka na pretváranie krajiny. A tiež na vyhynutie mnohých druhov organizmov. Učebnicovým príkladom (preto ho nemožno opomenúť ani tu) je dront nelietavý (obr. 49), tzv. dodo (*Raphus cucullatus*). Išlo o pomerne veľkého nelietavého vtáka (bol asi meter vysoký a vážil približne dvadsať kíl), ktorý žil iba na ostrove Maurícius v Indickom oceáne – východne of Afriky. I keď to znie prekvapivo, bol príbuzným holuba. Svoje vajíčka kládol do hniezd na zemi. Prvá zmienka pochádza od námorníkov a je z 16. storočia. V tej dobe bola populácia tohto vtáka na veľmi dobrej úrovni, no už za menej než storočie ho človek doslova vymazal z planéty (posledný vyhynul niekedy v osemdesiatich rokoch 17. storočia). Jeho mäso podľa dobových správ chutilo odporne. Námorníci ho pravdepodobne lovili iba pre zábavu. Pretože sa nebál, nazývali ho hlúpym. Pravda to však o nich nebola. Tieto vtáky len pred príchodom človeka nemali na ostrove prirodzených nepriateľov a tak pri stretnutí s človekom pôsobili naivne – neboli plaché. No okrem samotného lovenia sem ľudia doniesli i mačky, ošípané, potkany a opice (makak dlhochvostý). Tie decimovali hniezda drontov. A práve tu sa však ukazuje previazanie jednotlivých častí celého ekosystému. Vyhynutie dronta bolo pre Maurícius

katastrofou, ktorá nezostala bez následkov. Vedci zaznamenali, že na ostrove Maurícius začala ubúdať kedysi dominantná drevina – strom *Sideroxylon grandiflorum*. V 70. rokoch 20. storočia už existovalo iba 13 exemplárov, pričom ich vek sa odhadoval na niečo cez 300 rokov. Posledné jedince preto zjavne vznikli tesne pred vyhynutím dronta. Podľa hypotézy totiž semená tohto stromu majú príliš tvrdý obal a aby vyklíčili, potrebovali prejsť tráviacim traktom dronta. Dnes sa tieto stromy darí našťastie úspešne rozmnožovať.

Vplyvom bezohľadného ničenia dažďových pralesov, teda práve miest s najväčšou biodiverzitou, však prichádzame dnes o mnohé druhy rapídne rýchlo. Skôr, ako sa ich podarí objaviť pre vedu. A to je nemierna škoda nie iba z hľadiska našich znalostí. I na našom území vplyvom človeka ubúdajú mnohé druhy – vrátane plazov, ktoré boli ešte pred pár rokmi bežné. A to i také druhy organizmov, ktoré sú i pre človeka užitočné – a pre ekosystém nepostrádateľné. Dôsledky týchto zmien nepríjemne pocítíme v budúcnosti a ich následky budeme musieť akútne riešiť.



Obrázok 49. *Dront maurícijský* – výstražný príklad negatívneho vplyvu človeka (dobová kresba, public domain).

Wranglerov ostrov – čo hrozí druhu, ak je populácia malá a izolovaná?

Wranglerov ostrov sa nachádza v Severnom ľadovom oceáne asi 150 km od severovýchodného pobrežia Ruska. Tento ostrov je v paleontológii známy najmä vďaka faktu, že tu malá populácia mamutov prežila až do doby pred asi štyrmi tisícmi rokmi. Teda do doby, kedy ľudia v Egypte stavali prvé pyramídy. To z nich robí posledných žijúcich predstaviteľov populárnych mamutov na planéte, posledných preživších kedysi tak rozšíreného (Eurázia a Severná Amerika) a úspešného rodu obdobia pleistocénu. Na ostrov sa mamuty dostali cez zamrznutý ľadovec ešte počas doby ľadovej. Veľké mamuty na kontinente vyhynuli, pretože zmizli aj habitáty, ktoré im vyhovovali. Tundra sa zmenila na lesy (i keď za vyhynutím treba hľadať viacero faktorov, napríklad i zvýšenú frekvenciu lovu ľuďmi). Zmeny klímy, konkrétne výrazné oteplenie, spôsobili izoláciu ostrova a teda i populácie mamutov, ktorá na ňom zostala uväznená. Tá sa preto vyvíjala izolovane a samostatne. Na ostrove pravdepodobne pretrvávali vhodné podmienky (obr. 51), i absencia predátorov vrátane ľudí. Avšak vďaka rozmerom ostrova (v súčasnosti 7600 km²) dochádzalo v priebehu evolúcie k zmenšovaniu tela mamutov, pretože ostrov nebol schopný dlhodobo poskytovať zdroje pre tieto veľké zvieratá a ich početnú populáciu. Malá veľkosť tela však nebola jediným podivným znakom tamojších mamutov. DNA získaná zo zubu starého 4300 rokov ukázala množstvo špecifických mutácií. Príčinou mohla byť práve izolovanosť a malá veľkosť populácie počas dlhého obdobia. Genetická diverzita sa výrazne znížila (o 20 % v porovnaní s pôvodnými kontinentálnymi populáciami), čo pravdepodobne viedlo k efektu hrdla fľaše (tzv. bottleneck), hromadeniu a fixácii nechcených mutácií. Prírodný výber bol totiž menej efektívny v ich odstraňovaní a tie mohli mať za následok napríklad riedku srst' v chladnom podnebí. Takýto negatívny populačný trend sa dá zvrátiť tokom génov z cudzích populácií. V prípade mamutov na Wranglerovom ostrove však išlo o poslednú populáciu svojho druhu. A ak je takáto populácia malá, časom dochádza k tzv. mutačnému zrúteniu (a mutation meltdown). To nastáva vtedy, ak sa škodlivé mutácie na-akumulujú tak rýchlo, že sa populácia dostane do nezvratnej špirály. Na jej konci je, samozrejme, vyhynutie. Minimálny počet jedincov v populácii v prípade nutného zachovania genetickej diverzity je 500. Avšak minimálny počet jedincov potrebných k efektívnemu odstraňovaniu škodlivých mutácií v priebehu času je 1000 (tieto čísla samozrejme nie sú nutne vždy rovnaké, ale závisia aj od konkrétnych druhov). Geografická veľkosť Wranglerovho ostrova je však veľmi limitovaná a mohla predstavovať zdroj pre maximálne niekoľko sto jedincov mamutov. Hromadenie



Obrázok 50. Arktická tundra je typická pre ostrov Wrangler i v dnešnej dobe (zdroj: public domain)

mutácií v tejto populácii nemuselo byť primárnym dôvodom prečo mamuty nakoniec pred 4000 rokmi vymreli i tu. Avšak s určitosťou zapríčinili, že boli výrazne náchylnejšie na vymieranie.

V dnešnej prírode nájdeme celú plejádu ohrozených druhov, pretože mnoho z nich prežíva už len v malých a často izolovaných populáciách s nízkou genetickou diverzitou. V mnohých prípadoch je to najmä vďaka strate ich prirodzených habitatov. Príbeh mamutov na Wranglerovom ostrove by nám tak mohol pomôcť pochopiť, čo sa v budúcnosti môže stať s tygrami, gorilami, či nosorožcami.

5. ZÁVER – AKO SA POUČIŤ Z MINULOSTI

Prešli sme úžasný úsek histórie našej planéty, dlhý 65 miliónov rokov (obr. 51). Ako nám ukázala geologická minulosť a rozmanité zmeny, ktoré sa počas nej udiali, aj klíma na Zemi má svoju históriu a evolúciu. Ovplyvňujú ju mnohé faktory a ich zložitá súhra. Klíma sa samozrejme nedá zakonzervovať a bude sa meniť i naďalej. Avšak v prípade zmien je dôležitá i rýchlosť, sila a nezvratnosť dejov – a práve to sú faktory, ktoré ľudstvo v súčasnej dobe priamo ovplyvňuje – a treba povedať, že dosť negatívne. Ak sa bude zvyšovať úroveň CO₂

fanerozoikum	kenozoikum	kvartér	holocén		dnes	
			pleistocén	vrchný	0,0117	
				ion	Gánovce 0,126	
				calabr	0,781	
		gela		1,8		
		neogén	pliocén	piacenz	hranica neogén/ kvartér 2,58	
				zancl	3,6	
			miocén	messin	Messinská 5,33	
				torton	salinitná 7,246	
				serraval	kríza 11,62	
				langh	Sandberg 13,82	
				burdigal	15,97	
				aquitán	hranica 20,44	
			oligocén	chatt	paleogén/ neogén 23,03	
				rupel	28,1	
				eocén	priabon	Grand Coupure 33,9
					barton	38
		lutet	41,3			
		ypres	Messel 47,8			
		thant	PETM 56			
paleocén	seeland	59,2				
	dan	61,6				
		K/P 65				
		vymieranie				

Obrázok 51. Základná stratigrafická tabuľka s vyznačenými hranicami v miliónoch rokoch (zdroj: A. Čerňanský).

takým rapidným tempom, ako je tomu v súčasnosti (niečo také sme v geologickej minulosti síce videli a to i so všetkými dramatickými následkami. Avšak enormné množstvá CO₂, ktoré sa v súčasnej dobe dostávajú ročne, teda v rapidne krátkom čase, vplyvom činnosti človeka do ovzdušia, sú unikátne, obr. 52), bude sa zvyšovať i globálna teplota. A to pomerne rýchlo. Zvýšená teplota bude mať za následok rozpúšťanie permafrostu a otepľovanie oceánov. To bude viesť k rozpúšťaniu metán hydrátu a uvoľňovaniu oveľa silnejšieho skleníkového plynu - metánu. Práve to naštartuje nezvratné deje. To už začíname pozorovať v dnešnej prírode (rozpúšťanie permafrostu na Sibíri a náhle uvoľňovanie metánu z ložisiek).



Obrázok 52. Ľudskou činnosťou sa do atmosféry dostávajú enormné množstvá skleníkových plynov (zdroj: public domain).

Pokiaľ by sme sa mali z minulosti poučiť, tak by to mohli byť minimálne dva aspekty: (1) prvým aspektom sú zmeny zemského povrchu, ktoré klimatické zmeny spôsobujú. To, že je niekde prales neznamená, že tam nevznikne púšť (nehovoriac teraz o samotnom vyrúbavaní pralesov na viacerých miestach našej Zeme vrátane Brazílie, či Madagaskaru). Takisto sa mení hladina morí a oceánov - aj vplyvom rozpúšťania ľadovcov. Tie môžu následne zaplaviť kontinentálne oblasti a pretvoriť mapu kontinentov ako ju poznáme dnes. Obrázok o tom nám dáva pohľad do geologickej minulosti – pred 47 miliónmi rokmi bola Európa súostrovím oddeleným od Ázie. Na našom území bolo more dokonca ešte relatívne nedávno, pred 13 miliónmi rokmi. Jedna, hoci i málo zrejímavá zmena, môže naštartovať oveľa intenzívnejšie procesy, ktoré majú v závere oveľa drastickejšie následky – prudké a takmer nezvratné.

(2) Druhým aspektom je fakt, že existencia žiadneho druhu nie je nekonečná a vplyv na to majú i neustále prebiehajúce zmeny. Každý organizmus má však v ekosystéme svoju väčšiu či menšiu nezastúpiteľnú úlohu. Organizmy tak nie sú jednotkami izolovanými od zvyšku okolia, ale interagujú s jedincami vlastného druhu, s ostatnými druhmi a so samotným prostredím. Zmiznutie jednej skupiny má vplyv i na ostatné druhy daného ekosystému. Napríklad vyhynutie vtáka dodo malo vplyv na celý ekosystém na ostrove Maurícius. Rovnako tak vyhubenie niektorých organizmov bude mať nakoniec vplyv i na samotný osud človeka. Dnes sú v ohrození napríklad opel'ovači z radov hmyzu. Práve tie však majú nevýslovne dôležité miesto v ekosystéme a to nie len pre rozmnožovanie divokých druhov rastlín, ale rovnako i hospodárskych. Čiže tých, bez ktorých sa ľudstvo nezaobíde. Byť k týmto problémom slepí nás môže vyjsť veľmi draho. Bez opel'ovačov niet totiž ani bežných plodín.

Zaujímavý je fakt, že dokonca i druhy, ktorých distribúcia je výrazne viazaná na teplé oblasti, môžu na zvyšovanie teploty doplatiť. Pri krokodíloch určuje teplota v hniezde pohlavie plodov. Ak sa inkubačná teplota pohybuje okolo 28 °C, liahnu sa samičky. Ak okolo 32 °C, liahnu sa samce. Ak sa bude zvyšovať globálna teplota, krokodíly môžu v určitých regiónoch vymrieť. Nie však preto, žeby mali nízku schopnosť znášať vysoké teploty - ale preto, že sa budú liahnuť iba samce. Krehkosť a komplikovanosť prírodných systémov nás vie stále zaskočiť. Práve preto by sme mali premýšľať nad dôsledkami. Už teraz je zrejmé, že stojíme na prahu šiesteho masového vymierania. Ak sa ľudstvo z minulosti a zo všetkých informácií, ktoré o nej máme, nepoučí, bude to preň mať fatálne následky. A potom bude existencia *Homo sapiens* len ďalšou z mnohých historických etáp v histórii našej planéty. Samotný biologický život však bude pokračovať ďalej, avšak bez nás.

V neposlednej miere budú enormné i ekonomické zdroje, ktoré budú nevyhnutne potrebné na sanáciu následkou klimatických zmien – ako napríklad spomínané zvyšovanie hladiny oceánov a zaplavovanie obývaných oblastí. A preto by sme mali hľadať kľúč k pochopeniu našej vlastnej budúcnosti práve v geologickej minulosti. Investície do obnoviteľných environmentálnych zdrojov a snaha o zmiernenie dopadu našej činnosti na prírodu a ekosystémy sú jedinou správnou, dokonca jedinou možnou cestou, aby sme sa vyhli tomu najpochmúrnejšiemu osudu. Zmena klímy mala na vývoj našej spoločnosti vplyv už viackrát. A to dokonca tu na Slovensku. Príkladom je doba bronzová. Zmena klímy nastala na jej začiatku (pred asi 3200 až 3300 rokmi) a vyvrcholila na jej konci (pred asi 2800 rokmi). Bolo najsuchšie od skončenia poslednej doby ľadovej a teplota bola o asi 2 °C vyššia ako dnes. Ľudia, ktorí sa spoliehali na poľnohospodárstvo v nížinách, na tieto zmeny museli

reagovať. Sťahovali sa viac do hôr, do vyššie položených oblastí. Tam boli nútení si v mnohých prípadoch hľadať nové spôsoby obživy. Prípadne odišli úplne inam a nie je dokonca vylúčené, že pre niektoré skupiny to mohlo mať fatálne následky, z ktorých sa nedokázali spamätať. Naopak, nasledujúca doba železná bola vo všeobecnosti dosť vlhká a vo svojom závere i chladná. Niektoré zmeny ľudstvo dokázalo využívať aj vo svoj prospech. Napríklad stredoveké teplé obdobie pred asi 1000 rokmi umožnilo Vikingom osídlenie Islandu či juhozápadného Grónska.

Drobné zmeny klímy sú, ako už bolo povedané, prirodzené. Ľudstvo na to muselo reagovať v priebehu celej svojej histórie. Nie si však piliť povestný konár pod sebou, to sa nikdy nikomu nevyplatilo. Rovnaké je to i dnes a bude to rovnako platiť i v budúcnosti. Prispôbiť sa, nie čakať opak. Žiadni páni tvorstva, ale súčasť systému – inú planétu nemáme (a ak by aj áno, zmení to naše správanie?). My ľudia sme súčasťou prírody, neexistuje žiadna ostrá hranica medzi nami a inými druhmi organizmov – vrátane tých dnes žijúcich a tých pravekých. Všetkých nás spája pomyselná pavučina času až k nášmu spoločnému predkovi. Mali by sme na to pamätať. Aspoň čiastočne máme budúcnosť ako ľudstvo určite vo vlastných rukách.

POĎAKOVANIE

Moje poďakovanie patrí Dr. Danielu Jablonskému, Dr. Kristerovi Smithovi, Dr. Stepanovi Schaalovi a Prof. Aaronovi Bauerovi za láskavé poskytnutie potrebných fotografií a obrázkov. Ďalej moja nesmierna vďaka patrí Doc. Martinovi Ivanovovi a Dr. Danielovi Jablonskému za recenzné pripomienky, ktoré pomohli výrazne skvalitniť predložený učebný text.

6. POUŽITÁ A ODPORÚČANÁ LITERATÚRA

- Arnold, E.N., Arribas, O., Carranza, S. 2007. Systematics of the Palearctic and Oriental lizard tribe Lacertini (Squamata: Lacertidae: Lacertinae), with descriptions of eight new genera. *Zootaxa* 1430: 1–86.
- Augé, M.L. 1988. Une nouvelle espèce de Lacertidae (Sauria, Lacertilia) de l'Oligocène français : *Lacerta filholi*. Place de cette espèce dans l'histoire des Lacertidae de l'Éocène supérieur au Miocène inférieur. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 8: 464–478.
- Augé, M.L. 2000. Diversité des faunes de lézards du Tertiaire en Europe de l'Ouest. *Bulletin de la Société herpétologique de France* 96: 5–14.
- Augé, M.L. 2005. Évolution des lézards du Paléogène en Europe. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 192: 1–369.
- Augé, M.L., Smith, R. 2009. An assemblage of early Oligocene lizards (Squamata) from the locality of Boutersem (Belgium), with comments on the Eocene-Oligocene transition. *Zoological Journal of the Linnean Society* 155: 148–170.
- Augé, M.L., Sullivan, R.M. 2006. A new genus, *Paraplacosauriops* (Squamata, Anguinae, Glyptosaurinae), from the Eocene of France. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 133–137.
- Bailon, S., Boistel, R., Bover, P., Alcover, J.A. 2014. *Maioricalacerta rafelinensis*, gen. et sp. nov. (Squamata, Lacertidae), from the early Pliocene of Mallorca (Balearic Islands, western Mediterranean Sea). *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 318–326.
- Baruš, V., Kminiak, M., Král, B., Oliva, O., Opatrný, E., Reháč, I., Roth, P., Špínar, Z., Vojtková, L. 1992. Fauna ČSFR – Plazi (Reptilia). Fauna ČSFR, vol. 26. Academia, Praha, 222 pp.
- Bauer AM. 2013. *Geckos: the animal answer guide*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Bauer, A.M., Böhme, W., Weitschat, W. 2005. An Early Eocene gecko from Baltic amber and its implications for the evolution of gecko adhesion. *Journal of Zoology*. 265 (4): 327–332.
- Blain, H.A., Bailon, S. 2019. Extirpation of *Ophisaurus* (Anguimorpha, Anguinae) in Western Europe in the context of the disappearance of subtropical ecosystems at the

- Early-Middle Pleistocene transition. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 520: 96-113.
- Böhme, M. 2003. The Miocene climatic optimum: evidence from ectothermic vertebrates of Central Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195: 389–401.
- Böhme, M. 2010. Ectothermic vertebrates (Actinopterygii, Allocaudata, Urodela, Anura, Crocodylia, Squamata) from the Miocene of Sandelzhausen (Germany, Bavaria) and their implications for environment reconstruction and palaeoclimate. *Paläontologische Zeitschrift* 84: 3–41.
- Borsuk-Białynicka, M., Lubka, M., Böhme, W. 1999. A lizard from baltic amber (Eocene) and the ancestry of the crown group lacertids. *Acta Palaeontologica Polonica* 44: 349–38.
- Böttcher, R., Heizmann, E.P.J., Rasser, M.W., Ziegler, R. 2009. Biostratigraphy and palaeoecology of a Middle Miocene (Karpatian, MN 5) fauna from the northern margin of the North Alpine Foreland Basin (Oggenhausen 2, SW' Germany). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 254: 237–260.
- Broecker, W.S. 2006. Was the Younger Dryas Triggered by a Flood? *Science* 312 (5777): 1146–1148.
- Čerňanský, A. 2010. A revision of chamaeleonids from the Lower Miocene of the Czech Republic with description of a new species of *Chamaeleo* (Squamata, Chamaeleonidae). *Geobios* 43: 605–613.
- Čerňanský, A. 2010. Earliest world record of green lizards (Lacertilia, Lacertidae) from the Lower Miocene of central Europe. *Biologia* 65, 737–741.
- Čerňanský, A. 2010. Albanerpetontid amphibian (Lissamphibia: Albanerpetontidae) from the Early Miocene of the locality Merkur – North (north-west Bohemia): data and a description of a new material. *Acta Geologica Slovaca* 2: 113–116
- Čerňanský, A. 2011. New finds of the Neogene lizard and snake fauna (Squamata: Lacertilia; Serpentes) from the Slovak Republic. *Biologia* 66: 899–911.
- Čerňanský, A. 2011. A revision of the chameleon species *Chamaeleo pfeili* Schleich (Squamata; Chamaeleonidae) with description of a new material of chamaeleonids from the Miocene deposits of southern Germany. *Bulletin of Geosciences* 86: 275–282.
- Čerňanský, A., Venczel, M. 2011. An amphisbaenid reptile (Squamata, Amphisbaenidae) from the Lower Miocene of Northwest Bohemia (MN 3, Czech Republic). *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaeontologie Abhandlungen* 260: 73–77.

- Čerňanský, A., Tóth, C., Šurka, J. 2012. Crocodylian and turtle finds from the Lower Miocene of the Baňa Dolina mine in Veľký Krtíš (Slovakia). *Acta Geologica Slovaca* 4: 113–123.
- Čerňanský, A., Hutchinson, M.N. 2013. A new large fossil species of *Tiliqua* (Squamata; Scincidae) from the Pliocene of the Wellington Caves (New South Wales, Australia). *Alcheringa* 37: 131–136.
- Čerňanský, A., Augé, M. 2013. New species of the genus *Plesiolacerta* (Squamata: Lacertidae) from the upper Oligocene (MP 28) of southern Germany and a revision of the type species *Plesiolacerta lydekkeri*. *Palaeontology* 56: 79–94.
- Čerňanský, A., Rage, J. C., Klembara, J. 2015. The early Miocene squamates of Amöneburg (Germany): the first stages of modern squamates in Europe. *Journal of Systematic Palaeontology* 13: 97–128.
- Čerňanský, A., Augé, M., Rage, J.C. 2015. A complete mandible of a new Amphisbaenian reptile (Squamata, Amphisbaenia) from the late Middle Eocene (Bartonian, MP 16) of France. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35: e902379.
- Čerňanský, A., Klembara, J., Müller, J. 2016. The new rare record of the late Oligocene lizards and amphisbaenians from Germany and its impact on our knowledge of the European terminal Palaeogene. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 96: 559–587.
- Čerňanský, A., Klembara, J., Smith, K.T. 2016. Fossil lizard from central Europe resolves the origin of large body size and herbivory in giant Canary Island lacertids. *Zoological Journal of the Linnean Society* 17: 861–877.
- Čerňanský, A., Szyndlar, Z., Mörs, T. 2017. Fossil squamate faunas from the Neogene of Hambach (northwestern Germany). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 97: 329–354.
- Čerňanský, A., Klembara, J. 2017. A skeleton of *Ophisaurus* (Squamata: Anguidae) from the middle Miocene of Germany, with a revision of the partly articulated postcranial material from Slovakia using micro-computed tomography. *Journal of Vertebrate Paleontology* 37:e1333515.
- Čerňanský, A., Bolet, A., Müller, J., Rage, J.C., Augé, M., Herrel, A., 2017. A new exceptionally preserved specimen of *Dracaenosaurus* (Squamata, Lacertidae) from the Oligocene of France as revealed by micro-computed tomography. *Journal of Vertebrate Paleontology* 37, e1384738.

- Čerňanský, A., Daza, J.D., Bauer, A.M. 2018. Geckos from the middle Miocene of Devínska Nová Ves (Slovakia): new material and a review of the previous record. *Swiss Journal of Geosciences* 111: 183–190.
- Čerňanský, A., Smith, K.T. 2018. Eolacertidae: a new extinct clade of lizards from the Palaeogene; with comments on the origin of the dominant European reptile group – Lacertidae. *Historical Biology* 30: 994–1014.
- Čerňanský, A., Syromyatnikova E.V., Jablonski D. 2020. The first record of amphisbaenian and anguimorph lizards (Reptilia, Squamata) from the upper Miocene Solnechnodolsk locality in Russia. *Historical Biology* 32: 869–879.
- Čerňanský, A. 2019. The first potential fossil record of a dibamid reptile (Squamata, Dibamidae): a new taxon from the early Oligocene of Central Mongolia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 187 (3): 782–799.
- Čerňanský, A., Augé, M.L. 2019. The Oligocene and Miocene fossil lizards (Reptilia, Squamata) of Central Mongolia. *Geodiversitas* 41: 811–839.
- Čerňanský, A., Syromyatnikova, E.V. 2019. The first Miocene fossils of *Lacerta* cf. *trilineata* (Squamata, Lacertidae) with a comparative study of the main cranial osteological differences in green lizards and their relatives. *PLoS ONE* 14, e0216191.
- Čerňanský, A., Herrel, A., Kibii, J.M., Anderson, Ch.V., Boistel, R., Lehmann, T. 2020. The only complete articulated early Miocene chameleon skull (Rusinga Island, Kenya) suggests an African origin for Madagascar's endemic chameleons. *Scientific Reports* 10:109.
- Čerňanský, A., Augé, M.L., Phelizon, A. 2020. Dawn of Lacertids (Squamata, Lacertidae): New Finds from the Upper Paleocene and the Lower Eocene. *Journal of Vertebrate Paleontology* 40:1, e1768539.
- Čerňanský, A., Syromyatnikova, E., Kovalenko, V., Ekaterina, S., Podurets, K.M., Kaloyan, A.A. 2020. The Key to Understanding the European Miocene Chalcides (Squamata, Scincidae) Comes from Asia: The Lizards of the East Siberian Tagay Locality (Baikal Lake) in Russia. *The Anatomical Record – Advances in integrative anatomy and evolutionary biology* 303: 1901–1934.
- Danilov, I.G., Čerňanský, A., Syromyatnikova, E.V., Joniak, P. 2012. Fossil turtles of Slovakia: New material and a review of the previous record. *Amphibia-Reptilia* 33: 423–442.
- Daza, J. D., Bauer, A. M., Snively, E. 2014. On the Gekkotan fossil record. *The Anatomical Record – Advances in integrative anatomy and evolutionary biology* 297, 433–462.

- Daza, J.D., Stanley, E., Bolet, A., Bauer, A., Arias, S., Čerňanský, A., Bevitt, J., Wagner P., Evans, E. S. 2020. Enigmatic amphibians in mid-Cretaceous amber were chameleon-like ballistic feeders. *Science* 370: 687–691.
- Delfino, M., Kotsakis, T., Arca, M., Tuveri, C., Pitruzzella, G., Rook, L. 2008. Agamid lizards from the Plio-pleistocene of Sardinia (Italy) and an overview of the European fossil record of the family. *Geodiversitas* 30: 641–656.
- Détroit, F., Mijares, A S., Corny, J., Daver, G., Zanolli, C., Dizon, E., Robles, E., Grün, R., Piper, P.J. 2019. A new species of *Homo* from the Late Pleistocene of the Philippines. *Nature*. 568 (7751): 181–186.
- Ďurišová, A., Sabol, M., Kaminská, L. 2016. Gánovce Neanderthal site. In: *Lost Worlds of the Stone Age in Travertine – Excursion Guide, 5th Geological- Palaeontological- Archaeological Discussion 2016, Gánovce-Poprad*, p. i-vi. Sabol, M., Žaár, O., Eds, Comenius University, Bratislava.
- Estes, R. 1969. Die Fauna der miozänen Spaltenfühlung von Neudorf an der March (ČSSR) (Reptilia, Lacertilia). *Österreichische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse Abteilung I Sitzungsberichte* 178: 77–82.
- Estes, R., 1983. *Sauria terrestria, Amphisbaenia*. *Handbuch der Paläoherpetologie, Part 10A*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Germany, pp. 1–249.
- Estes, R, de Queiroz, K, Gauthier, J. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. In: Estes R, Pregill G, editors. *Phylogenetic relationships of the lizard families. Essays commemorating Charles L. Camp*. Stanford: Stanford University Press. pp 119–281.
- Evans, S.E., 2008. The skull of lizards and tuatara. In: Gans, C., Gaunt, A.S., Adler, K. (Eds.), *Biology of the reptilia, volume 20 (Morphology H., the skull of Lepidosauria)*. Society for the Study of Reptiles, Amphibians, Ithaca (NY), pp. 1–348.
- Fisher, T.G., Smith, D.G., Andrews, J.T. 2002. Preboreal oscillation caused by a glacial Lake Agassiz flood. *Quaternary Science Reviews* 21: 873–78.
- Folie, A., Smith, R., Smith, T. 2013. New amphisbaenian lizards from the early Paleogene of Europe and their implications for the early evolution of modern amphisbaenians. *Geologica Belgica* 16: 227–235.
- Fuente, M.S., Santillana, S.N., Marensi, S.A. 1995. An Eocene leatherback turtle (Cryptodira: Dermochelyidae) from Seymour Island, Antarctica. *Studia Geologica Salmanticensia* 31: 21–34.

- Gauthier, J.A., Kearney, M., Maisano, J.A., Rieppel, O., Behlke, A.D., 2012. Assembling the squamate tree of life: perspectives from the pheno-type and the fossil record. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 53: 3–308.
- Georgalis, G.L., Villa, A., Delfino, M. 2016. First description of a fossil chamaeleonid from Greece and its relevance for the European biogeographic history of the group. *Science of Nature* 103: 12.
- Georgalis, G.L., Čerňanský, A., Klembara, J. 2021. Osteological atlas of new lizards from the Phosphorites du Quercy (France), based on historical, forgotten, fossil material, in Steyer J.-S., Augé M. L. & Métails G. (eds), *Memorial Jean-Claude Rage: A life of paleo-herpetologist*. *Geodiversitas* 43 (9): 219-293.
- Georgalis, G.L., Čerňanský, A., Mayda, S. 2021. Late Paleogene herpetofaunas from the crossroads between two continents — new amphibian and reptile remains from the Oligocene of southern Balkans and Anatolia, in Folie A., Buffetaut E., Bardet N., Houssaye A., Gheerbrant E. & Laurin M. (eds), *Palaeobiology and palaeobiogeography of amphibians and reptiles: An homage to Jean-Claude Rage*. *Comptes Rendus Palevol* 20 (17): 1-23.
- Georgalis, G.L., Rabi, M., Smith, K.T. 2021. Taxonomic revision of the snakes of the genera *Palaeopython* and *Paleryx* (Serpentes, Constrictores) from the Paleogene of Europe. *Swiss Journal of Palaeontology*, 140: 18.
- Head, J.J., Bloch J.I., Hastings, A.K., Bourque J.R., Cadena, E.A., Herrera, F.A., Polly P.D., Jaramillo, C.A. 2009. Giant boid snake from the paleocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. *Nature* 457: 715–717.
- Holec, P., Emry, R.J. 2003: Another Molar of the Miocene Hominid *Griphopithecus suessi* from the Type Locality at Sandberg, Slovakia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 279: 625-631.
- Holman, J.A. 1998. *Pleistocene Amphibians and Reptiles in Britain and Europe*. Oxford Monographs on Geology and Geophysics 38. Oxford University Press, 254 pp.
- Ivanov, M. 1998. The snake fauna of Devínska Nová Ves (Slovak Republic) in relation of the evolution of snake assemblages of the European Middle Miocene. *Acta Musei Moraviae, Scientiae geologicae* 83: 159–172.
- Ivanov, M., Böhme, M. 2011. Snakes from Griesbeckerzell (Langhian, Early Badenian), North Alpine Foreland Basin (Germany), with comments on the evolution of snake faunas in Central Europe during the Miocene Climatic Optimum. *Geodiversitas* 33: 411–449.

- Ivanov, M., Čerňanský, A. 2017. *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) remains from the Late Pleistocene of Slovakia. *Amphibia-Reptilia* 38: 133–144.
- Ivanov, M., Ruta, M., Klembara, J., Böhme, M. 2018. A new species of *Varanus* (Anguimorpha: varanidae) from the early Miocene of the Czech Republic, and its relationships and palaeoecology. *Journal of Systematic Palaeontology* 16: 767–797.
- Ivanov, M., Čerňanský, A., Bonilla-Salomon, I., Lujan, A.H. 2020. Early Miocene squamate assemblage from the Mokra-Western Quarry (Czech Republic) and its palaeobiogeographical and palaeoenvironmental implications. *Geodiversitas* 42: 343–376.
- Jablonski, D., Najbar, B., Grochowalska, R., Gvoždík, V., Srtzała, T. 2017. Phylogeography and postglacial colonization of Central Europe by *Anguis fragilis* and *Anguis colchica*. *Amphibia-Reptilia* 38: 562–569.
- Kearney, M. 2003. Systematics of the *Amphisbaenia* (Lepidosauria: Squamata) based on morphological evidence from recent and fossil forms. *Herpetological Monographs* 17: 1–74.
- Klembara, J. 1981. Beitrag zur Kenntniss der Subfamilie Anguinae. *Acta Universitatis Carolinae—Geologica* 2: 121–168.
- Klembara, J., Rummel, M. 2018. New material of *Ophisaurus*, *Anguis* and *Pseudopus* (Squamata, Anguinae) from the Miocene of the Czech Republic and Germany and systematic revision and palaeobiogeography of the Cenozoic Anguinae. *Geological Magazine* 155: 20–44.
- Klembara, J., Čerňanský, A. 2020. Revision of the cranial anatomy of *Ophisaurus acuminatus* Jörg, 1965 (Anguimorpha, Anguinae) from the late Miocene of Germany. *Geodiversitas* 42 (28): 539–557.
- Krijgsman, W., Hilgen, F.J., Raffi, I., Sierro, F.J., Wilson D.S. 1999. Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature* 400: 652–655.
- Losos, J.B., Hillis, D.M., Greene, H.W. 2012. Who speaks with a forked tongue? *Science* 338: 1428–1429.
- Lujan, A.H., Chroust, M., Čerňanský, A., Fortuny, J., Mazuch, M., Ivanov, M. 2019. First record of *Diplocynodon ratelii* Pomel, 1847 from the early Miocene site of Tusimice (Most Basin, Northwest Bohemia, Czech Republic). *Comptes Rendus Palevol* 18: 877–889.

- Mosbrugger, V., Utescher, T., Dilcher, D.L. 2005. Cenozoic continental climatic evolution of Central Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 14964–14969.
- Mörs, T., Requero, M., Vasilyan, D. 2020. First fossil frog from Antarctica: implications for Eocene high latitude climate conditions and Gondwanan cosmopolitanism of Australobatrachia. *Scientific Reports* 10:5051.
- Müller, J., 2001. Osteology and relationships of *Eolacerta robusta*, a lizard from the Middle Eocene of Germany (Reptilia, Squamata). *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 261–278.
- Müller, J., 2002. *Eolacerta* from the Eocene of Prémontré, France (Reptilia, Squamata). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 2002: 490–500.
- Müller, J., Hipsley, C.A., Head, J.J., Kardjilov, N., Hilger, A., Wuttke, M., Reisz, R.R. 2011. Eocene lizard from Germany reveals amphisbaenian origins. *Nature* 473: 364–367.
- Prothero, D.R., Berggren, W.A. 1992. *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*. Princeton University Press, Princeton, 568 pp.
- Prothero, D.R. *The Eocene-Oligocene transition. Paradise Lost. Critical Moments in Paleobiology and Earth History Series*, xviii + 291 pp. New York: Columbia University Press.
- Pyron, R.A., Burbrink, F.T., Wiens, J.J. (2013): A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evol. Biol.* 13 (93): <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2148-13-93>.
- Rage, J.C. 2013. Mesozoic and Cenozoic squamates of Europe. *Palaeobiodiversity & Palaeoenvironments* 93: 517–534.
- Rage J.C., Augé, M.L. 2010. Squamate reptiles from the middle Eocene of Lissieu (France). A landmark in the middle Eocene of Europe. *Geobios* 43: 253–268.
- Rage, J.C., Augé, M. 2015. Valbro: A new site of vertebrates from the early Oligocene (MP 22) of France (Quercy)III – Amphibians and squamates. *Annales de Paleontologie* 101: 29–41.
- Rage, J.C., Bailon, S. 2005. Amphibians and squamate reptiles from the late early Miocene (MN 4) of Béon 1 (Montréal-du-Gers, southwestern France). *Geodiversitas* 27: 413–441.
- Rage, J.C., Danilov, I.G. 2008. A new Miocene fauna of snakes from eastern Siberia, Russia. Was the snake fauna largely homogenous in Eurasia during the Miocene? *Comptes Rendus Palevol* 7: 383–390.

- Rana, R.S., Augé, M.L., Folie, A., Rose, K.D., Kumar, K., Singh, L., Sahni, A., Smith T. 2013. High diversity of acrodontan lizards in the Early Eocene Vastan Lignite Mine of India. *Geologica Belgica* 16:290–301.
- Rogers, R.L., Slatkin, M. 2017. Excess of genomic defects in a woolly mammoth on Wrangel island. *PLoS Genet* 13(3): e1006601.
- Romer, A.S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. Chicago: The University of Chicago Press, pp 772.
- Sabol, M., Holec, P. 2002. Temporal and spatial distribution of Miocene mammals in the Western Carpathians (Slovakia). *Geologica Carpathica* 53: 269–279.
- Sabol, M., Slyšková, D., Bodoriková, S., Čejka, T., Čerňanský, A., Ivanov, M., Joniak, P., Kováčová, M., Tóth, Cs. 2017. Revised floral and faunal assemblages from Late Pleistocene deposits of the Gánovce-Hrádok Neanderthal site – biostratigraphic and palaeoecological implications. *Fossil Imprint* 73: 182–196.
- Sankhyan, A.R., Čerňanský, A. 2016. A first possible chameleon from the late Miocene of India (the hominoid site of Haritalyangar): a tentative evidence for an Asian dispersal of chameleons. *Science of Nature* 103: an 94.
- Scanferla, A., Smith, K.T. 2020. Exquisitely Preserved Fossil Snakes of Messel: Insight into the Evolution, Biogeography, Habitat Preferences and Sensory Ecology of Early Boas. *Diversity* 2020, 12(3): 100.
- Scanlon, J.D., Lee M.S.Y. 2000. The Pleistocene serpent *Wonambi* and the early evolution of snakes. *Nature* 403 (6768): 416–420.
- Simões, T.R., Caldwell, M.W., Talanda, M., Bernardi, M., Palci, A., Vernygora, O., Bernardini, F., Mancini, L., Nydam, R.L. 2018. The origin of squamates revealed by a Middle Triassic lizard from the Italian Alps. *Nature* 557 (7707): 706–709.
- Smith, K.T. 2009. Eocene lizards of the clade *Geiseltaliellus* from Messel and Geiseltal, Germany, and the early radiation of Iguanidae (Squamata:Iguania). *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 50: 219–306.
- Smith, K.T., Schaal, S.F.K., Habersetzer, J. (Eds.) 2018. *Messel, An Ancient Greenhouse Ecosystem*. Senckenberg Gesellschaft für Natur-forschung, Frankfurt am Main, p. 355.
- Smith, K.T., Čerňanský, A., Scanferla, A., Schaal, S.F.K. 2018. Lizards andsnakes: warmth-loving sunbathersin. In: Smith, K.T., Schaal, S.F.K., Habersetzer, J. (Eds.), *Messel, An Ancient Greenhouse Ecosystem*.Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung, Frankfurt am Main, pp.122–147.

- Smith, T., Kumar, K., Ranac, R.S., Folie, A., Solé, F., Noiret, C., Steeman, T., Sahni, A., Rose, K.D. 2016. New early Eocene vertebrate assemblage from western India reveals a mixed fauna of European and Gondwana affinities. *Geoscience Frontiers* 7: 969–1001.
- Sullivan, R.M., Keller, T., Habersetzer J. 1999. Middle Eocene (Geiseltalian) anguid lizards from Geiseltal and Messel, Germany. I. *Ophisauriscus quadrupes* Kuhn 1940. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 216: 97–129.
- Syromyatnikova, E., Tesakov A., Titov V. 2021. *Naja romani* (Hoffstetter, 1939) (Serpentes: Elapidae) from the late Miocene of the Northern Caucasus: the last East European large cobra, in Steyer J.-S., Augé M. L. & Métais G. (eds), Memorial Jean- Claude Rage: A life of paleo-herpetologist. *Geodiversitas* 43: 683–689.
- Szyndlar, Z. 1991a. A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part I: Scolecophidia, Boidae, Colubridae. *Estudios Geológicos* 47: 103–126.
- Szyndlar, Z. 1991b. A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and eastern Europe. Part II: Natricinae, Elapidae, Viperidae. *Estudios Geológicos* 47: 237–266.
- Szyndlar, Z. 1994. Oligocene snakes of southern Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 24–37.
- Tóth, C. 2010. Paleoekológia a diverzita neogénnych chobotnatcov (Proboscidea, Mammalia) na slovenskom území Západných Karpát v závislosti od klimatických zmien a biotických interakcií. *Mineralia Slovaca* 42: 439–45.
- Uetz P., Freed P., Hošek J. (eds.). The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>. [accessed May 2021]
- Venczel, M. 2006. Lizards from the late Miocene of Polgárdi (W–hungary). *Nymphaea (Folia Naturae Bilhariae)* 33: 25–38.
- Villa, A., Kosma, R., Čerňanský, A., Delfino, M. 2018. Taxonomical assessment of '*Bavaricordylus*' Kosma, 2004 (Reptilia, Squamata). *Journal of Vertebrate Paleontology* 38: e1487844.
- Villa, A., Delfino, M. 2019. Fossil lizards and worm lizards (Reptilia, Squamata) from the Neogene and Quaternary of Europe: an overview. *Swiss Journal of Palaeontology* 138: 177–211.
- Villa, A., Reichenbacher, B. 2021. Reinterpretation of girdled lizard remains from Switzerland documents the first occurrence of the lacertid *Janosikia* outside of Germany. *PalZ* <https://doi.org/10.1007/s12542-021-00570-x>

- Vlček, E. 1961. K paleohistologickému vyšetření paleontologických nálezů z travertinů v Gánovcích. *Anthropos* 14: 139–140.
- Vlček, E. 1969. Neandertaler der Tschechoslowakei. Academia, Prag, 276 s.
- Vlček, E. 1995. Kamenný mozek. Výlitek mozkovny neandertálce, Hrádok v Gánovcích na Spiši. *Vesmír* 74(11): 615–624.
- Zaher, U., Smith, K.T. 2020. Pythons in the Eocene of Europe reveal a much older divergence of the group in sympatry with boas. *Biology Letters* 16: 20200735.