

Irena Debeljak

Irena Debeljak, univ. dipl. ing. geologije, je doktorirala leta 2003 na Oddelku za geologijo Naravoslovnotehniške fakultete v Ljubljani. Od leta 1990 je zaposlena na Paleontološkem inštitutu Ivana Rakovca ZRC SAZU. Poleg tega kot docentka za arheološko naravoslovje v okviru predmeta arheologija okolja predava na Univerzi v Ljubljani. Njeno glavno raziskovalno področje so fosilni vretenčarji, predvsem zgornjekredni dinosavri in krokodili ter pleistocenski jamski medved. Še posebej jo zanima mikrostruktura kosti in zob v povezavi s taksonomskimi in paleobiološkimi študijami pri različnih vretenčarskih skupinah. S tem v zvezi bo opravila tudi primerjalno paleohistološko analizo dentina v oklih izumrlih trobčarjev.

FOSILNI TROBČARJI IZ ŠALEŠKE DOLINE

Fosilni ostanki trobčarjev iz Velenja pripadajo dvema izumrlima oblikama: anankusom¹ vrste *Anancus arvernensis* (Croizet & Jobert, 1828) in mastodontom vrste *Mammot (Zygodon) borsoni* (Hays, 1834). V nadaljevanju bomo na kratko predstavili razvoj in značilnosti teh izumrlih trobčarjev ter svet, v katerem so živeli. Kot bomo videli, so bile prav spremembe okolja ključne pri

¹ Anankuse so včasih uvrščali med mastodonte, danes pa to ne velja več. Eni in drugi so le daljni sorodniki..

njihovi evoluciji, širjenju in navsezadnje tudi izumrtju.

Trobčarji izvirajo iz tropskih gozdov Afrike. Pojavili so se v paleogenu pred približno 60 milijoni let. Zanimivo je, da so kar 40 milijonov let ostali omejeni le na afriški kontinent. Ta je proti severu mejil na ocean Tetido. Ob podpiranju afriške kontinentalne plošče pod evrazijsko so se na območju severno od Afrike pred dobrimi 20 milijoni let začele vzpostavljati kopenske povezave, preko katerih so se trobčarji, vključno s predniki naših anankusov in mastodontov, prvič lahko razširili v Evrazijo. Širjenje trobčarjev iz Afrike proti sicer hladnejšemu severu je omogočila izrazita, nekaj milijonov let trajajoča otoplitev v srednjem miocenu. Pred približno 15 milijoni let so temperature izrazito padle in sezonske razlike so postale tako velike, da od takrat naprej ni več prihajalo do širjenja listojedih (folivorih) trobčarjev iz Afrike proti severu. V Evraziji živeči listojedi trobčarji pa so se morali sčasoma prilagoditi na vse večje vključevanje trav v prehrano.²

Razvoj in izumrtje anankusa

Anankusi izvirajo iz gomfoterijev (družina *Gomphotheriidae*). To je bila največja in nekoč skoraj po vsem svetu razširjena skupina trobčarjev. Razvila se je v Afriki že pred vsaj 27 milijoni let. Rod *Gomphotherium* se je v že omenjenem valu selitev pred 20 milijoni let razširil najprej v Indijo in pred približno 18 milijoni let še v Evropo. Rod *Gomphotherium* je v „starem svetu“ pred 11–12 milijoni let zamenjal njegov evolucijski naslednik, rod *Tetralophodon*. Možno, da se je prehod iz enega rodu v drugega zgodil nekje v zahodni ali pa centralni Evropi. Tetralofodoni so imeli za razliko od gomfoterijev že močno zakrnele spodnje okle. Pred približno 7 milijoni let, v zgornjem miocenu, je rod *Tetralophodon*

² Podatke o radiaciji oz. širjenju trobčarjev iz Afrike v Evrazijo ter o razvoju anankusov in mastodontov povzemamo po naslednjih avtorjih: van der Made & Mazo, 2003; Göhlich, 2010; van der Made, 2010; Mazo & van der Made, 2012.

prešel v rod *Anancus*. Glede tega, kako in kje točno se je to zgodilo, obstajajo različne domneve. Možna bi bila lokalna evolucija nekje v Evropi, lahko pa tudi, da se je *Anancus* razvil v Aziji in potem migriral proti zahodu v Evropo. V razvojni liniji *Gomphotherium*–*Tetralophodon*–*Anancus* je zaradi prehodnih oblik zelo težko postaviti meje med posameznimi rodovi.

Rod *Anancus* je bil ob koncu miocena, predvsem v pliocenu in deloma tudi v začetnem delu pleistocena, razširjen po vsej Evraziji, od Anglije na zahodu do Japonske na vzhodu, v centralni Aziji, na Kitajskem in v Indiji. Iz Evrazije se je razširil tudi v Afriko, se pravi v obratni smeri kot njegovi predniki gomfoteriji. Do zdaj je bilo določenih okoli 10 vrst. V Evropi je zaenkrat priznana le ena: *Anancus arvernensis*. Bolj primitivne, zgornjemiocenske oblike arvernensisa običajno označujejo kot podvrsto *Anancus arvernensis turolensis*.³ Najbolj tipična, pogosta in izjemno razširjena oblika *A. arvernensis arvernensis* je živela v pliocenu pred okoli 5,3 do 2,6 milijona let (sesalske cone MN 14–16). Našli so jo v številnih najdiščih po Evropi: v Angliji, na Nizozemskem, v Španiji, Franciji, Italiji, Nemčiji, na Hrvaškem, Madžarskem, Slovaškem, v Romuniji, Bogariji, Grčiji in Turčiji. V bolgarskem najdišču Dorkovo so našli več kot 100 različnih osebkov te živali. Razen velenjskih Škal imamo v severovzhodni Sloveniji še nekaj najdišč vrste *A. arvernensis*.⁴

Za razliko od svojih prednikov gomfoterijev so imeli anankusi že zelo moderno zgradbo lobanje, s kratko spodnjo čeljustjo in izrazito visokim, izbočenim lobanjskim svodom, ki spominja na slone. Ta njihova značilnost se lepo opazi tudi na rekonstrukciji, ki jo je po modelu iz dunajskega prirodoslovnega muzeja v naravni velikosti izdelala akademska kiparka Dora Novšak. Nekoliko manj posrečeni so na tem modelu okli, ki so bili v resnici precej tanjši in ne tako ukrivljeni.

³ Gaziry, 1997.

⁴ Več o teh najdbah v Lenardić & Pohar, 1997; Mikuž, 1998; Mikuž & Pavšič, 2011.

Anankusi so imeli le še zgornja dva okla, ki sta bila izrazito ravna, bolj ali manj vzporedna in dolga okoli 3 metre (slika 1). Večinoma so živeli v gozdovih, kjer so se prehranjevali z vsem, kar je bilo tam na voljo:⁵ z listjem, mladimi vejnatimi poganjki, sadjem, semeni, lubjem in deloma tudi s travo, odvisno od sezonske razpoložljivosti. Poleg tega so izkopavali gomolje in korenine, pri čemer so si lahko pomagali z okli, ki so jih sicer uporabljali tudi pri obrambi. Hrano so mleli z bunodontnimi kočniki. Izraz bunodonten pomeni, da je žvekalna površina sestavljena iz posameznih grbinic, podobno kot danes pri prašiču in medvedu, le da so bili zobje anankusov neprimerno večji. Glavne grbine na njihovih zobeh se levo in desno značilno izmenjujejo (slika II/3). Po njihovem številu lahko sklepamo na evolucijski nivo. Zadnji molarji ali meljaki velenjskih anankusov so pripadali razvojno napredovani obliki.⁶

S plečno višino 3–3,5 metra in težo okoli 5 ton je bil rod *Anancus* eden največjih trobčarjev. Velikost zadnjih anankusov v jugozahodni Evropi pa se je zmanjšala, kar bi lahko kazalo na postopno poslabšanje pogojev za njihovo življenje. Na začetku pleistocena, pred okoli 2,5 milijona let, se je podnebje drastično ohladilo in hkrati postajalo vse bolj suho. Veliki evropski gozdovi so izginjali in namesto njih so se širile travnate stepe. V zahodni in južni Evropi so se anankusom na začetku pleistocena pridružili že pravi, moderni sloni (družina Elephantidae), predvsem tako imenovani južni slon – *Mammuthus meridionalis*. V Španiji je *A. arvernensis* (podvrsta *A. a. mencalensis*) izginil pred 2,4–2,5 milijona let (conca MN 17a), najmlajša evropska najdba anankusov (podvrsta *A. a. chilhiacensis*) v Franciji pa naj bi bila stara 2,2–2,3 milijona let (conca MN 17b). V Aziji so anankusi izumrli pred približno 1,8 milijona let. Domnevamo, da se je eden zadnjih predstavnikov te skupine *A. alekseevae* oz. *A.*

⁵ Prehranjevanje anankusov so proučili Rivals & Athanassiou, 2008; Rivals et al., 2015; Saarinen & Lister, 2016.

⁶ To je ugotovil že Rakovec, 1968.

anancus alexeevae iz Rusije že adaptiral na pretežno odprto pokrajino in prehranjevanje tudi s tršo, bolj abrazivno, manj kalorično travo, saj so krone njegovih kočnikov višje kot pri ostalih oblikah anankusov.⁷

Razvoj in izumrtje Borsonovega mastodonta

Mastodonti spadajo v drugo, ne tako raznoliko, vendar zelo razširjeno družino fosilnih trobčarjev, ki jo imenujemo mamutidi (družina Mammutidae). Mamutide so včasih skupaj z družino gomfoterijev, vključno s tetralofodoni in anankusi, uvrščali v skupino mastodontov, danes pa to ne velja več. Izraz mastodont ali mastodon zdaj uporabljamo le še za enega predstavnika mamutidov, in sicer za rod *Mammut*. Da je zmeda še večja, *Mammut* ni mamut v klasičnem pomenu te besede, kot bi upravičeno sklepali po njegovem latinskem imenu. Ime mamut je rezervirano le za rod *Mammuthus*, ki pa spada že v drugo, bolj moderno družino trobčarjev, tako imenovane prave slone (družina Elephantidae). Med tipično ledenodobnim mamutom, kakršen je bil najden na primer v Nevljah pri Kamniku (vrsta *Mammuthus primigenius*), in mastodonti je več kot 25 milijonov let ločenega razvoja; torej so eni in drugi le zelo daljni sorodniki.

Mamutidi so se razvili v Afriki iz rodu *Palaeomastodon*, ki je živel pred okoli 35 milijoni let in velja za skupnega prednika tako mamutidov kot tudi slonov (družina Elephantidae). Mamutidi so ostali evolucijsko konzervativni in njihova diverziteta je bila nizka. Ta družina vključuje le tri rodove: *Eozygodon*, *Zygodon* in *Mammut*.⁸ Najstarejše najdbe rodu *Eozygodon*, ki je imel okle v zgornji in spodnji čeljusti, so stare okoli 22 milijonov let. Iz *Eozygodona* se je razvil rod *Zygodon*, ki se je ob zapiranju Tetide pred 20 milijoni

⁷ O zadnjih predstavnikih anankusov, njihovem zatonu in izumrtju pišejo Boeuf, 1992; Ferretti & Croitor, 2001; Garrido & Arribas, 2014.

⁸ Glej npr. Tobien, 1996; Dubrovo, 1997.

let skupaj z gomfoteriji in dinoteriji razširil iz Afrike v Indijo in potem še v Evropo. Najstarejše najdbe zigolofodonov v Evropi so stare okoli 18 milijonov let. V srednjem miocenu je bil rod *Zygodontodonta* že dobro zastopan tudi v centralni in vzhodni Aziji, od koder se je razširil še v Severno Ameriko. Iz zigolofodonov se je razvil še tretji rod mamutidov: *Mammuthus* ali mastodont. Kdaj in kje natančno se je to zgodilo, še ni povsem jasno. V severni Aziji in Severni Ameriki so njegovi najstarejši ostanki stari približno 11 milijonov let. Selitve trobčarjev in drugih sesalcev iz Azije v Severno Ameriko in tudi v obratni smeri iz Severne Amerike v Azijo je takrat omogočila izrazita ohladitev podnebja in posledično kopičenje večjih količin ledu v severnih geografskih širinah, kar je povzročilo padec morske gladine in okopnitev Beringovega mostu. Tako so na primer pred približno 11 milijoni let iz Amerike v Evrazijo prišli troprsti konji hiparioni in kasneje, ob začetku pleistocena pred 2,6 milijona let, pravi – enoprsti konji rodu *Equus*.⁹

Nekateri domnevajo, da se je rod *Mammuthus* razvil iz zigolofodona najprej v Ameriki in da je od tam migriral v Azijo in Evropo; morda ob istem času kot hiparioni. Druga možnost je, da je bil center njegovega razvoja v zahodni Aziji, od koder se je zelo kmalu razširil v Severno Ameriko in čez nekaj milijonov let še proti zahodu v Evropo, morda v istem valu kot anankus. To bi pomenilo, da sta ameriški mastodont (*Mammuthus americanus*) in evrazijski ali Borsonov mastodont (*Mammuthus borsoni*) sestrski taksona. Tretja možnost je, da severnoameriški in evrazijski mastodonti kljub podobnosti ne pripadajo istemu rodu in da je pri tem šlo za dva ločena evolucijska centra. Zagovorniki te teorije zato za evrazijske mamutide oz. mastodonte vrste *borsoni* ne uporabljajo imena *Mammuthus*, pač pa *Zygodontodonta*, kar pa tudi ni povsem ustrezno, saj so zigolofodoni bolj primitivni od Borsonovega

⁹ Kar je znanega o prehodu *Zygodontodonta-Mammuthus*, povzemajo npr. Tsoukala, 2000; van der Made, 2010; Mazo & van der Made, 2012.

mastodonta.¹⁰ Mi tokrat uporabljamo obe rodovni imeni, v prihodnosti pa lahko pričakujemo, da bo Borsonov mamut dobil drugačno, svoje rodovno ime. Kakorkoli že, ameriški in evrazijski mastodont sta bližnja sorodnika, pri čemer pa je bil prvi skoraj za polovico manjši od drugega.

Evrazijski ali Borsonov mastodont *Mammuth borsoni* je bil eden največjih kopenskih sesalcev vseh časov. Po zadnjih ugotovitvah naj bi bil celo večji od oligocenskega brezrogega nosoroga indrikoterija.¹¹ Plečna višina povprečnih samcev naj bi znašala 4,2 metre, teža pa 16 ton (slika 2). Samice so bile približno za četrtnino manjše. Največji samci naj bi v plečih presegali 5 metrov in tehtali več kot 28 ton. Za primerjavo: današnji največji kopenski sesalec je afriški slon (*Loxodonta africana*), pri katerem povprečen samec meri 3,2 metra in tehta 6 ton. Tudi največji med njimi le izjemoma presežejo višino 4 metre in težo 10 ton. Večja velikost lahko pomeni tudi daljšo življenjsko dobo. Današnji afriški slon živi okoli 60 let, Borsonov mastodont je domnevno živel še okoli 10–15 let dlje. Proces zraščanja sklepnih delov kosti (epifiz) z glavninami (diafizami) in s tem proces aktivne rasti se je pri samcih ustavil šele okoli 50. leta, pridobivanje teže pa se je nadaljevalo do pozne starosti. Pri tej vrsti so še posebej markantni ekstremno dolgi, vitki, skoraj ravni, le za malenkost navzgor in navzven upognjeni zgornji okli, ki so lahko merili 5 metrov in več. To so bili najdaljši zobje vseh časov. Kar težko si je predstavljati, kako so Borsonovi mamuti prenašali tolikšno težo in kako so v gozdnati pokrajini lahko manevrirali s tako dolgimi okli. Poleg dolgih zgornjih oklov so imele te živali še zakrnel, povsem nefunkcionalen par spodnjih sekalcev. Glava je bila značilno nizka in dolga.

Domnevamo, da so mastodonti živeli v čredah, ki so jih sestavljale samice z mladiči, medtem ko so spolno dozorili samci, stari 10–15 let, zapustili čredo in živeli samotar-

¹⁰ Več o tej problematiki v Markov, 2004.

¹¹ Larramendi, 2016; njegove so navedene tudi ocene velikosti.

sko ali pa v manjših skupinah več samcev.¹² Večinoma so bile to gozdne živali, ki so se podobno kot anankusi lahko prehranjevale s širokim spektrom rastlinske hrane, glavnino njihove prehrane pa je vendarle predstavljalo sočno listje. Njihovi zigodontni kočniki so bili specializirani za mletje razmeroma mehke rastlinske hrane in mastodonti z njimi ne bi mogli predelati večje količine trave. Na žvekalni površini so imeli 3–4 visoke, izrazite prečne grebene, usmerjene pravokotno na vzdolžno smer zoba (slika 3). Vsak posamezen greben sta sestavljali po dve stožčasti, nasproti si ležeči glavni grbini, ki so ju povezovala vmesne pomožne grbine, med grebeni pa so bile globoke brazde. Če pogledamo tak kočnik od strani, glavne grbine spominjajo na seske, zato so te živali dobile ime mastodonti, kar pomeni sescezobi. Ob stisku čeljusti so grebeni zgornjih molarjev segli v brazde na žvekalni površini spodnjih molarjev in obratno. Zgornji zadnji molar iz Škal pripada precej visoki evolucijski stopnji v razvojni liniji *Zygodon*–*Mammut*.¹³ Po obliki in tudi velikosti je podoben primerku samca iz grškega najdišča Milia z največjimi do zdaj izmerjenimi okli. Tam so najdbo uvrstili v zgornji pliocen oz. sesalsko cono MN 16.¹⁴

Najstarejši evropski ostanki vrste *Mammut* (*Zygodon*) *borsoni* na Madžarskem sodijo domnevno v čas ob koncu miocena,¹⁵ drugače pa je to v Evropi tipično pliocenska vrsta, značilna za sesalske cone MN 14–16. V številnih najdiščih so jo našli poleg vrste *Anancus arvernensis*, vendar so ostanki mastodontov povsod po Evropi bistveno redkejši kot ostanki anankusov. V Sloveniji so bili do zdaj najdeni le v Škalah. Ta najdba je še toliko bolj dragocena, ker je ohranjen velik del skeleta. Drugod v Evropi so ostanke Borsonovih mastodontov našli še v Italiji, Španiji, Franciji,

¹² Ta domneva temelji na opazovanju današnjih slonov in analizi strukture fosilnih populacij ameriškega mamuta (Haynes & Klimowicz, 2003).

¹³ Rakovec, 1968

¹⁴ Tsoukala, 2000; Mol & Tsoukala, 2010; Tsoukala & Mol, 2016.

¹⁵ Gasparik, 2001.

na Nizozemskem, v Nemčiji, Avstriji, na Hrvaškem, Madžarskem, Slovaškem, v Romuniji, Bolgariji, Grčiji in Turčiji.¹⁶

Mammut (Zygodolophodon) borsoni je v Evraziji izumrl že pred anankusom, na prehodu iz pliocena v pleistocen, pred okoli 2,6–2,5 milijona let. Iz najnižjega dela pleistocena (cona MN 17a) so znane le zelo redke, dvomljive najdbe. Nekateri menijo, da je Borsonov mastodont povsod v Evraziji izumrl že v pliocenu, kar je bilo nedvomno povezano s klimatskimi spremembami. Na severu so se nabirale velike količine ledu in sezonske razlike so postajale vse bolj izrazite. Rastline so se pred mrzlimi zimami zaščitile z odmetavanjem listja in tudi sadežev pozimi ni bilo več na voljo. To je v Evraziji vodilo v izumiranje listojedih (folivorih) in sadjejedih (frugivorih) živali, kakršni so bili poleg mastodontov tudi tapirji.¹⁷

Živalska združba, čas in okolje

Poleg anankusov in Borsonovih mamutov so na območju Velenjske kotline v pliocenu živeli tudi tapirji vrste *Tapirus arvernensis*.¹⁸ Njihovi fosilni ostanki so bili najdeni pod ostanki fosilnih trobčarjev.¹⁹ V večini evropskih najdišč najdbe te vrste uvrščajo v sesalski con MN 15 in 16. Le v Franciji so se omenjeni tapirji obdržali še v spodnjem pleistocenu (cona MN 17).²⁰ Tapirji danes živijo v tropskih pragozdovih Indonezije ter Južne in Srednje Amerike. Za svoje življenje potrebujejo toplo in vlažno podnebje, bližino vode in bujen gozd. Prav nič drugače ni moglo biti nekoč v Velenjski kotlini.

¹⁶ Zadnji pregled najdišč za vrsti *A. arvernensis* in *M. (Z.) borsoni* podajata Tsoukala in Mol, 2016.

¹⁷ Van der Made, 2010.

¹⁸ Fosilne ostanke velenjskih tapirjev sta paleontološko obdelala Mikuž in Pavšič (1983; 1997).

¹⁹ Brezigar et al., 1987 (geološki stolpec str. 106).

²⁰ Palombo & Valli, 2003; Guérin & Tsoukala, 2013.

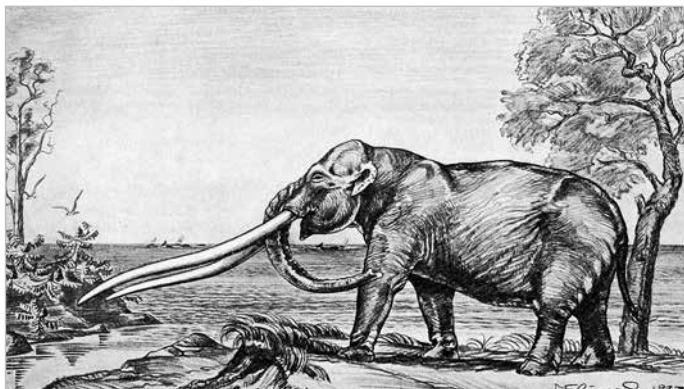
Iz trenutno razpoložljivih stratigrafskih in paleontoloških podatkov bi lahko zaključili, da fosilni ostanki trobčarjev iz okolice Velenja izvirajo iz zgornjega pliocena in so stari okoli 3,5–2,6 milijona let. To obdobje ustreza bio-kronološki enoti spodnji villafranchij²¹ oz. sesalski coni MN 16. Velenjski trobčarji morda sovpadajo s toplim obdobjem v srednjem piacenziju pred približno 3 milijoni let (slika 4). V tem času bi bili namreč pogoji za njihovo življenje še posebej ugodni. V severni Italiji je bila takrat povprečna letna temperatura za približno 2–4 °C višja kot danes. Podobne razmere so vladale verjetno tudi na širšem območju Šaleške doline. Zime so bile bolj mile in poletja manj vroča; padavin je bilo občutno več kot danes.²² Šaleška kotlina je bila v zgornjem pliocenu deloma zamočvirjena in morda tudi ojezerjena. Pedolne analize so pokazale, da so tukaj bujno uspevali vlažni, toploлюбni gozdovi, ki so jih vsaj deloma sestavljali tudi zimzeleni listavci.²³ Lokalne populacije trobčarjev bi v tej pokrajini zlahka našle dovolj hrane vse leto. Možno pa je tudi, da so na območja južno od Alp iz severovzhodne in vzhodne smeri sezonsko migrirale črede trobčarjev z območij, kjer je bila pokrajina bolj odprta, deloma savanska.

Z nadaljnjim ohlajevanjem podnebja, povečevanjem aridnosti in širjenjem step od vzhoda proti zahodu na račun izginjanja gozdov se je okolje ob nastopu pleistocena tako drastično spremenilo, da so Borsonovi mastodonti praktično povsod izumrli. V primerjavi z njimi so bili anankusi večji ekološki generalisti, zato so uspeli preživeti nekoliko dlje z vključevanjem vse večjega deleža trav v svojo prehrano in z umikom proti zahodni Evropi. Po nekaj sto tisoč letih so v starejšem pleistocenu izginili tudi anankusi, nadomestili pa so jih na nove pogoje veliko bolje prilagojeni pravi sloni.

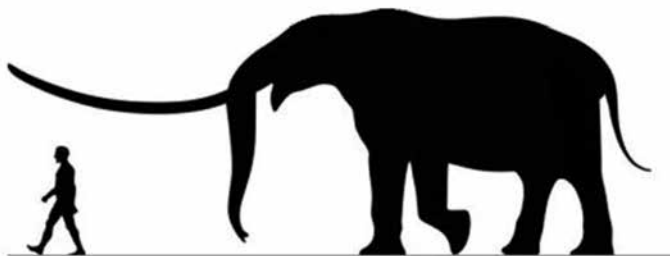
²¹ Rook & Martínez-Navarro, 2010.

²² Okoljske razmere in spremembe povzemam po Hably, 2002; Erdei et al., 2007; Petronio et al., 2011; Kovacs et al., 2012; Prista et al., 2015.

²³ Šercelj, 1968; Brezigar & Pohar, 2000.



Slika 1: Rekonstrukcija anankusa (*Anancus arvernensis*); narisala Margaret Flinsch.²⁴



Slika 2: Rekonstrukcija velikosti povprečnega samca Borsonovega mastodonta *Mammuthus (Zygolophodon) borsoni*.²⁵

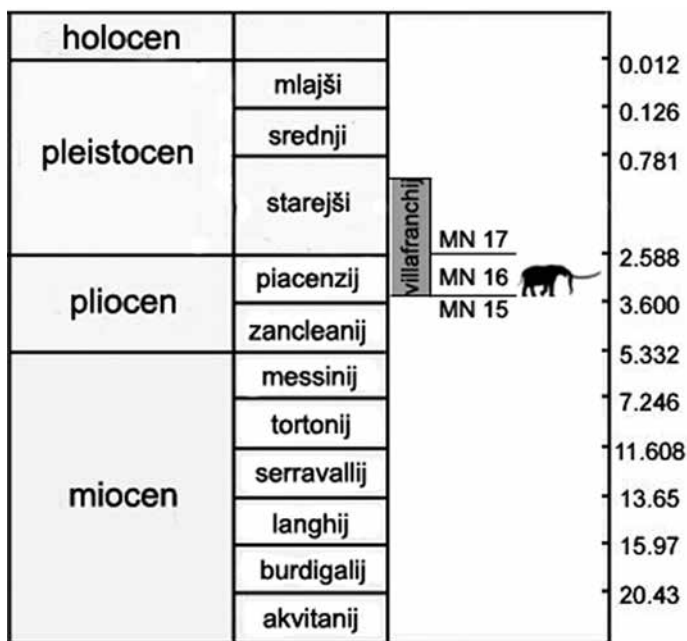
²⁴ Iz: Osborn, 1936.

²⁵ Prirejeno po: Larramendi, 2016; obris glave smo popravili v skladu z anatomskimi značilnostmi.



Slika 3:

Žvekalna površina zadnjega levega zgornjega molarja (M^3 sin) vrste *Anancus arvernensis* (levo) in *Mammut (Zygodolophodon) borsoni* (desno) iz velenjskih Škal.²⁶



Slika 4: Razdelitev kenozoika ali mlajšega zemeljskega veka od miocena naprej z umestitvijo velenjskih trobčarjev v zgornji del pliocena oz. spodnji villafranchij in sesalsko cono MN 16.

²⁶ Iz: Rakovec, 1968 (tab. 2, sl. 6; tab. 5, sl. 3).

Viri:

- BOEUF, O., 1992: *Anancus arvernensis chilhiacensis* nov. subsp. (Proboscidea, Mammalia), un mastodonte du Plio-Pléistocène de Haute-Loire, France. *Geobios*, mém. sp. 14, 179–188.
- BREZIGAR, A. & POHAR, V., 2000: Šaleško grobišče mastodontov. *Proteus* 7/62, 310–318, Ljubljana.
- BREZIGAR, A., KOSI, G., VRHOVŠEK, D., VELKOVRH, F., 1987: Paleontološke raziskave pliokvartarne skladovnice velenjske udorine (Paleontological investigations of the Plio-Quaternary beds of the Velenje depression). *Geologija* 28/29, 93–119, Ljubljana.
- DUBROVO, I. A., 1997: Fossil Proboscideans (Fosilni trobčarji). – *Geološki zbornik* 12, 159–197, Velenje.
- ERDEI, B., HABLY, L., KAZMER, M., UTESCHER, T. & BRUCH, A. A., 2007: Neogene flora and vegetation development of the Pannonian domain in relation to palaeoclimate and palaeogeography. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 253, 115–140.
- FERRETTI, M. P. & CROITOR, R. V., 2001: Functional morphology and ecology of Villafranchian Proboscideans from Central Italy. *In: The World of Elephants. International Congress, Rome.*
- GARRIDO, G. & ARRIBAS, M., 2014: The last Iberian gomphothere (Mammalia, Proboscidea): *Anancus arvernensis mescalensis* nov. ssp. from the earliest Pleistocene of the Guadix Basin (Granada, Spain). *Palaeontologia Electronica* 17/1, 16 pp.
- GASPARIK, M., 2001: Neogene proboscidean remains from Hungary; an overview. *Fragmenta Palaeontologica Hungarica* 19, 61–77.
- GAZIRY, A. W., 1997: Die Mastodonten (Proboscidea, Mammalia) aus Dorn-Dürkheim 1 (Rheinhausen). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 197, 73–115.
- GÖHLICH, U. B., 2010: Tertiäre Urelefantenfunde aus Deutschland. *In: Meller, H. (ed.), Elefantenreich eine*

Fossilwelt in Europa. – 10 pp, Landesamt f. Denkmalpflege u. Archäologie Sachsen-Anhalt, Halle.

- GUÉRIN, C. & TSOUKALA, E., 2013: The Tapiridae, Rhinocerotidae and Suidae (Mammalia) of the Early Villafranchian site of Milia (Grevena, Macedonia, Greece). *Geodiversitas* 35/2, 447–489.
- HABLY, L., 2002: Late Neogene vegetation and climate reconstruction in Hungary. *Acta Univ. Carol. Geol.* 46, 85–90.
- HAYNES, G. & KLIMOWICZ, J., 2003: „Mammoth (*Mammuthus* spp.) and American mastodont (*Mammuthus americanus*) bonesites: what do the differences mean?“ *Advances in Mammoth Research* 9, 185–204.
- KOVÁCS, J., SZABÓ, P., KOCSIS, L., VENNEMANN, T., SABOL, M., GASPARIK, M. & VIRÁG, A., 2015: Pliocene and Early Pleistocene paleoenvironmental conditions in the Pannonian Basin (Hungary, Slovakia): Stable isotope analyses of fossil proboscidean and perissodactyl teeth. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 440, 455–466.
- LARRAMENDI, A., 2016: Shoulder height, body mass and shape of proboscideans. *Acta Palaeontologica Polonica* 61/3, 537–574.
- LENARDIĆ, J. & POHAR, V., 1997: Distribution of the Mastodonts in Slovenia. *Geološki zbornik* 12, 105–130, Velenje.
- van der MADE, J., 2010: The evolution of the elephants and their relatives in the context of changing climate and geography. *In*: HÖHNE, D. & SCHWARZ, W. (eds.), *Elefantentreich – Eine Fossilwelt in Europa*. 340–360, Landesamt für Denkmalpflege und Archäologie Sachsen-Anhalt & Landesmuseum für Vorgeschichte, Halle.
- van der MADE, J. & MAZO, A. V., 2003: Proboscidean dispersals from Africa towards Western Europe. *Deinsea* 9, 437–452.
- MARKOV, G. N., 2004: The fossil proboscideans of Bulgaria and the importance of some Bulgarian finds – a brief review. *Historia naturalis bulgarica* 16, 139–150.

- MAZO, A. V. & van der MADE, J., 2012: Iberian mastodonts: Geographic and stratigraphic distribution. *Quaternary International* 255, 239–256.
- MIKUŽ, V., 1998: Nova najdba mastodontovega zoba iz bližnje okolice Ptuja (The new finding of Mastodont's tooth from vicinity of Ptuj, NE Slovenia). *Geologija* 41, 127–133.
- MIKUŽ, V. & PAVŠIČ, J., 1983: Velenjski tapir. *Geološki zbornik* 3, 45–46, Ljubljana.
- MIKUŽ, V. & PAVŠIČ, J., 1997: Tapirus arvernensis Croizet & Jobert, 1928 iz zgornjepliocenskih plasti v Šaleški dolini (Tapirus arvernensis Croizet & Jobert, 1928 from the Upper Pliocene strata in the Šalek Valley). *Geološki zbornik* 12, 131–158, Velenje.
- MIKUŽ, V. & PAVŠIČ, J., 2011: Najdba mastodonta iz Kicarja blizu Ptuja (The mastodon find from Kicar near Ptuj). *Opera Instituti Archaeologici Sloveniae* 21, 25–34, Ljubljana.
- MOL, D. & TSOUKALA, E., 2010: The Milia mastodon, *Mammut borsoni* (Grevena, Macedonia, Greece). *Quaternaire, Hors serie* 3, 82–84.
- OSBORN, H. F., 1936: Proboscidea: A Monograph of the Discovery, Evolution, Migration and Extinction of the Mastodonts and Elephants of the World: Vol. I. *Moeritherioidea, Deinotherioidea, Mastodontoidea*. 802 pp, American Museum Press, New York.
- PALOMBO, M. R. & VALLI, A. M. F., 2003: Remarks on the biochronology of mammalian faunal complexes from the Pliocene to the Middle Pleistocene in France. *Geologica Romana* 37, 145–163.
- PETRONIO, C., BELLUCCI, L., MARTINETTO, E., PANDOLFI, L. & SALARI, L., 2011: Biochronology and palaeoenvironmental changes from the Middle Pliocene to the Late Pleistocene in Central Italy. *Geodiversitas* 33/3, 485–517.
- PRISTA, G. A., AGOSTINHO, R. J. & CACHÃO, M. A., 2015: Observing the past to better understand the future: a synthesis of the Neogene climate in Europe and its perspectives on present climate change. *Open Geosci.* 7, 65–83.

- RAKOVEC, I., 1968: O mastodontih Šaleške doline. (The Mastodons from the Šalek Valley.). Razprave IV. razreda SAZU 11, 299–350, Ljubljana.
- RIVALS, F., ATHANASSIOU, A., 2008: Dietary adaptations in an ungulate community from the late Pliocene of Greece. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 265, 134–139.
- RIVALS, F., MOL, D., LACOMBAT, F., LISTER, A. & SEMPREGON, G., 2015: Resource partitioning and niche separation between mammoths (*Mammuthus rumanus* and *Mammuthus meridionalis*) and gomphotheres (*Anancus arvernensis*) in the Early Pleistocene of Europe. *Quaternary International* 379, 164–170.
- ROOK, L. & MARTÍNEZ-NAVARRO, B., 2010: Villafranchian: The long story of a Plio-Pleistocene European large mammal biochronologic unit. *Quaternary International* 219, 134–144.
- SAARINEN, J. & LISTER, A. M., 2016: Dental mesowear reflects local vegetation and niche separation in Pleistocene proboscideans from Britain. *Journal of Quaternary Science* 31/7, 799–808.
- ŠERCELJ, A., 1968: Pelodna stratigrafija velenjske krovnine. Plasti z ostanki mastodontov. Razprave IV. razreda SAZU 11, 377–397, Ljubljana.
- TOBIEN, H., 1996: Evolution of zygodonts with emphasis on dentition. In: SHOSHANI, J. & TASSY, P. (eds.), *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and Their Relatives.* 76–85, Oxford University Press, Oxford.
- TSOUKALA, E., 2000: Remains of a Pliocene *Mammuthus borsoni* (Hays, 1834) (Proboscidea, Mammalia), from Milia (Grevena, W. Macedonia, Greece). *Annales de Paléontologie* 86/3, 165–191.
- TSOUKALA, E. & MOL, D., 2016: The Proboscidea of the Early Villafranchian site of Milia (Grevena, Macedonia, Greece). *Quaternary International* 406 (Part B), 4–24.