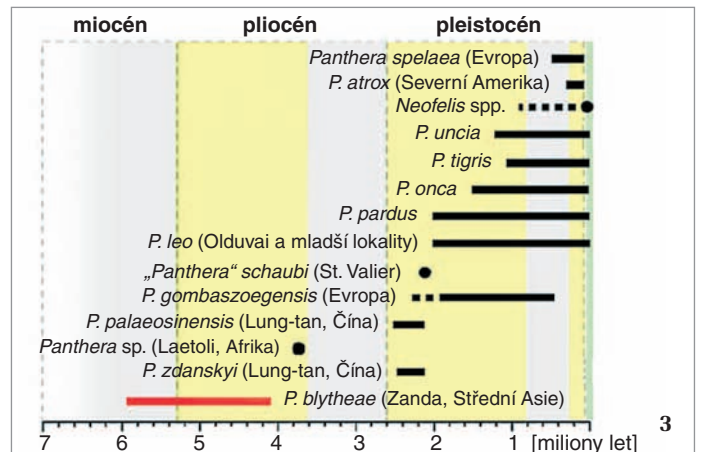
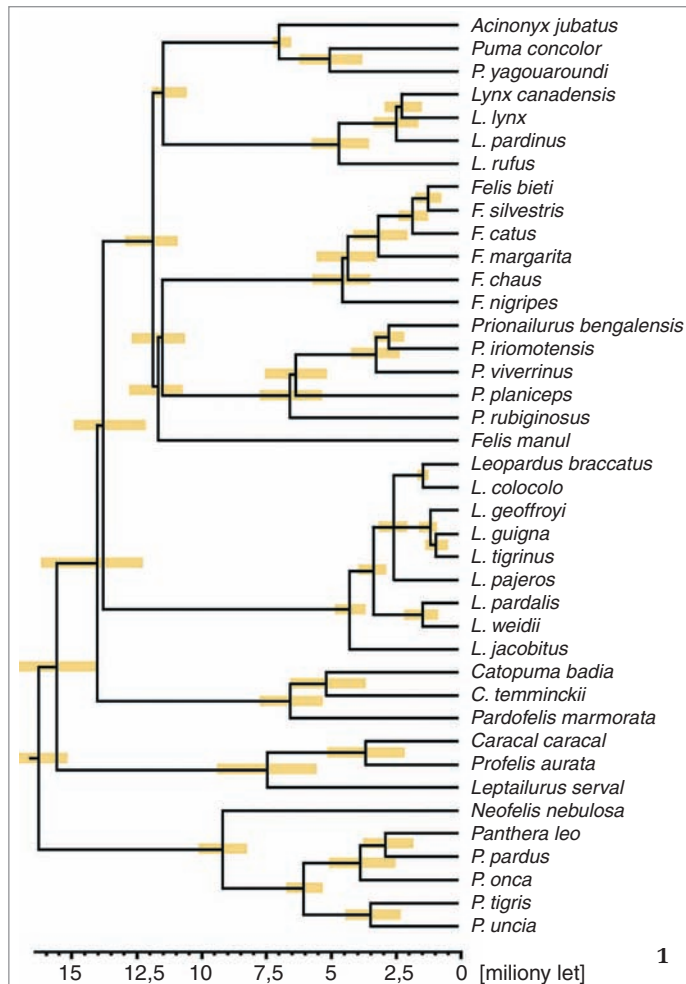


Evoluce velkých koček

1. Asijská kolébka

Mezi savci není mnoho takových, kteří by od pradávna poutali pozornost člověka podobně jako představitel tzv. velkých koček (Pantherinae). Zejména největší z nich, tygři a lvi, ale i jejich menší příbuzní, vzbuzují směs pocitů, od obdivu jejich majestátního vzhledu a síly až po atavistické obavy a strach. Není tedy divu, že se stali součástí kulturních mýtů, heraldických symbolů a mají své místo i v moderní ikonografii. Stali se však také obětí lovecké vášně, módy a pověr, např. o léčivém využití částí jejich těl. Rychle mizí i vhodné životní prostředí, protože velké kočky jsou náročné na rozsáhlé lovecké revíry. To vede k jejich snižujícím se počtům až vymírání. Přitom tyto šelmy stojí na vrcholu potravní pyramidy příslušných ekosystémů a představují nezaměnitelný a určující prvek místní fauny. Z evolučního hlediska je zajímavé, že se současné (ale i vymřelé) druhy velkých koček vyvinuly v relativně nedávné geologické minulosti. Zatím nejstarší známý zástupce pochází sice již z období konce miocénu (před 6 miliony let), ale většina dalších druhů se objevila až v průběhu pleistocénu. Svým způsobem tak během evoluce doprovázely naše vlastní předky, s nimiž je pošlo sdílené území a později soupeření o potravní zdroje. Navzdory úspěšnosti různých druhů velkých koček jsou jejich fosilní pozůstatky poměrně vzácné. Představy o vzniku a vývojových vztazích mezi vyhynulými předchůdci dnešních těchto šelem zůstávají proto stále spíše mlhavé.



Původ kočkovitých šelem

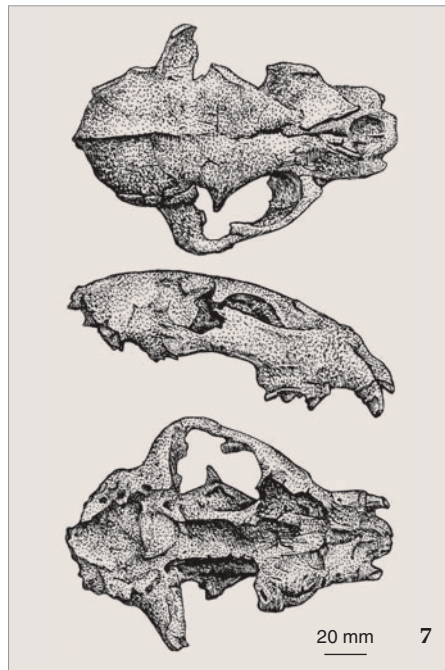
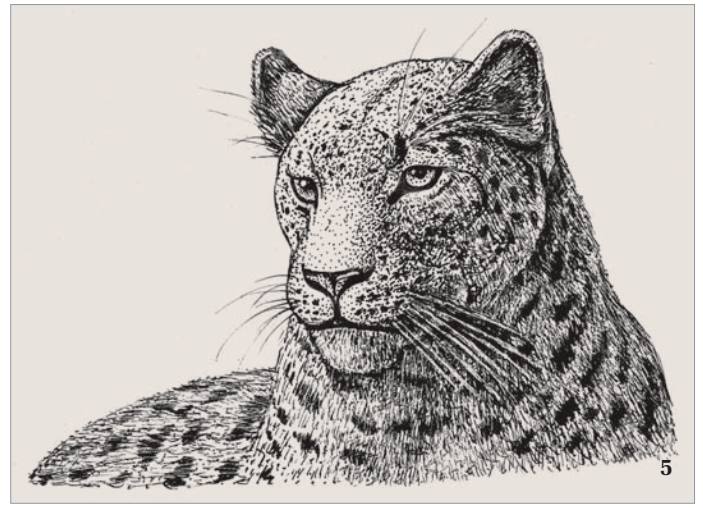
Zatím nejstarší nálezy kočkovitých šelem (Felidae) pocházejí z evropského spodního oligocénu, ve kterém jsou na francouzských nalezištích Phosphorites du Quercy a Saint-Gerand-Le-Puy zastoupeny druhy *Proailurus lemanensis* a *Stenogale julieni* (viz také Živa 2015, 3: 143–148). Z první lokality známe jen fragmenty dolních čelistí a zuby, z druhé víceméně zachované lebeční báze s charakteristickými znaky. Zmíněné druhy se spolu s dalšími feliformními šelmami (nadřád Feloidea) objevily na evropském kontinentě patrně nedlouho za rozhraním eocénu a oligocénu. V důsledku zániku Turgajské úžiny, oddělující kontinentální bloky Evropy a Asie, došlo k rozsáhlé výměně fauny, během níž se asijské druhy přesouvaly západním směrem a následkem vzájemné kompetice vytlačovaly původní evropskou faunu. Nejstarší zástupci kočkovitých byli asijskými imigranti a jejich vývoj probíhal do té doby zjevně pouze v Asii, i když paleontologických dokladů je zatím poskrovnu.

Rod *Proailurus*, který zřejmě náleží přímo do vývojové linie dnešních koček, zahrnuje celkem tři druhy (*P. lemanensis*,

1 Schéma fylogenetických vztahů a přibližné časové divergence jednotlivých recentních druhů kočkovitých šelem (Felidae)

2 Levhart oblačkový (*Neofelis nebulosa*). Rod *Neofelis* představuje sesterský taxon k rodu *Panthera*.

3 Diagram chronostratigrafického výskytu vyhynulých i recentních druhů velkých koček (Pantherinae)



4 Nedospělý samec tygra sumaterského (*Panthera tigris sumatrae*). Hlavními rozpoznávacími vnějšími znaky tohoto poddruhu jsou menší velikost těla a sytější zbarvení s hustšími pruhy. Charakteristické jsou rovněž dobře vyvinuté licousy, zejména u samců.

5 Rekonstrukce vzhledu druhu *Panthera blytheae* s hypotetickou kresbou srsti
6 Lebka tygra (*P. tigris*). Nápadnými rysy jsou výrazný šipový hřeben (*crista sagittalis externa*), široký jařmový oblouk (*arcus zygomaticus*), silné špičáky a trháky (P^4 a M_1), na spodní čelisti pak hluboká fossa masseterica a nápadný úhlový výběžek (*processus angularis*).

7 Fossilizovaná lebka druhu *P. blytheae*, mírně deformovaná tlakem nadloží

8 Rekonstrukce lebek a vnějšího vzhledu druhů *P. zdanskyi* (vlevo) a *P. palaeosinensis* (vpravo). Délka lebky 264 mm, resp. 240 mm

9 Boční a přední pohled na fossilizovanou horní čelist druhu *P. zdanskyi*,

původně přisuzovanou *P. palaeosinensis*
10 Fossilizovaná, jen mírně deformovaná lebka se spodní čelistí *P. zdanskyi*

podčeledi Machairodontinae, kteří vyplňovali obdobné ekologické niky a odpovídající postavení v potravní pyramidě, jež dnes mají kočky středních až velkých rozměrů. Pro ně, ačkoli jsou jejich vývojové vztahy rovněž ne zcela jasné, byla společným rysem přítomnost do různé míry prodloužených, stranově zploštělých špičáků. Pro recentní druhy koček jsou naopak typické špičáky v průřezu oválné až kruhové, jen lehce prohnuté, spíše kuželovitého tvaru.

Velké kočky (Pantherinae)

Tradičně bývají kočkovité šelmy děleny, vedle výše uvedených vyhynulých linií, na tzv. malé kočky, velké kočky a gepardy. Skupina malých koček je variabilnější než zástupci podčeledi Pantherinae, jak ostatně dokládá fylogenetické schéma na obr. 1. Některé druhy, konkrétně puma (*Puma concolor*) a jaguarundi (*P. yagouaroundi*), jsou navíc mnohem příbuznější gepardům než ostatním malým kočkám. Z tohoto hlediska tak jde vlastně o skupinu parafyletickou. K oddělení linií velkých koček došlo podle kombinovaných sekvenčních analýz DNA současných druhů patrně již někdy před 16 miliony let,

P. bourbonnensis a *P. major*) a udržel se celkem dlouhou dobu. Nejmladší nález je datován až z evropské savčí biozóny MN 2b (spodní miocén, asi před 20,5–20 miliony let; MN biozóny jsou stratigrafické úseky neogénu definované určitými společenstvy savců). Příslušníci tohoto rodu měli již typickou kočičí morfologii, snad s výjimkou poněkud kratších končetin, protáhlejší lebky a některých dentálních charakteristik (tvar a vyšší počet zubů). S největší pravděpodobností z něho vznikl evolučně pokročilejší rod *Pseudaelurus*, rozšířený v několika druzích v eurasijském a severoamerickém miocénu. Z jeho okruhu pocházejí kromě předků podčeledi Machairodontinae, zahrnující šavlozubé formy koček (viz Živa 2015, 2: 91–96 a 3: 143–148), i přímí předchůdci malých koček (Felinae), velkých koček (Pantherinae) a gepardů (Acinonychinae), přičemž první z těchto podčeledí je fylogeneticky starší. Jelikož jednotliví zástupci dali vzniknout minimálně dvěma nezávislým vývojovým liniím kočkovitých šelem, pokládáme rod *Pseudaelurus* spíše za parafyletický. Proto jsou z něj nově oddělovány (pod)rody *Miopanthera* a *Styriofelis*. Z nich, nebo jejich blízkého okruhu, se pak pravděpodobně rekrutují předchůdci všech recentních kočkovitých.

V Evropě oba rody reprezentuje hned několik druhů. Nejlépe zdokumentovány jsou *Miopanthera lorteti* a *Styriofelis tur-nauensis*. První vyhynul ke konci středního miocénu, zatímco druhý s primitivnějšími znaky přežil až do svrchního miocénu (savčí zóna MN 9; ca před 11,2–9,5 miliony let).

K rodu *Miopanthera* je nově přiřazován i nález fragmentů horní a dolní čelisti kočkovité šelmy velikosti vzrostlého rysa (*Lynx lynx*) z počátku svrchního miocénu

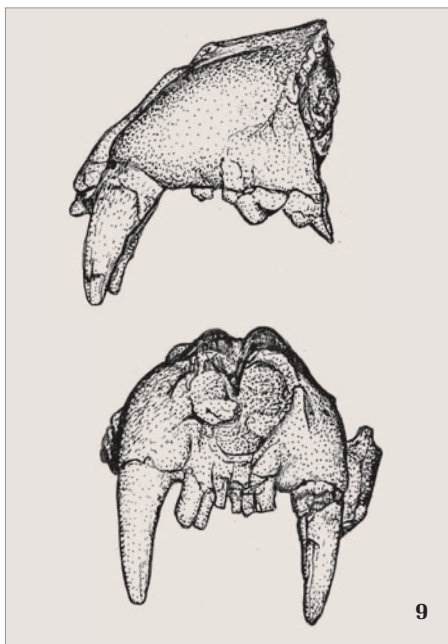
Turecka (MN 9), popsán původně jako „*Felis*“ *pamiri*. Někteří badatelé v něm spatřují vůbec nejstaršího představitele linie velkých koček. Tento závěr je však dosti diskutabilní, neboť např. jeho horní špičáky postrádají pro zástupce podčeledi Pantherinae charakteristický podélný žlábek na labiální straně (ve směru přiléhajícím ke rtu). Na druhou stranu se tento znak vyskytoval u některých dalších tehdejších koček, mimo jiné u druhu *S. vallesiensis* ze španělské lokality Batallones (MN 10; ca před 9,5–9 miliony let).

Blízko evoluční linie malých koček se téměř jistě nacházel druh *Pristifelis attica* z následujícího turolského období (MN 11 a 12; ca před 9–7 miliony let). Dosahoval velikosti menšího servala (*Leptailurus serval*) a od současného rodu *Felis* se lišil v celé řadě dentálních znaků, jakož i morfologií lebky. Rod *Felis* se poprvé objevuje až koncem spodního pliocénu, geologicky nejstarší doložené pozůstatky byly popsány z etiopské lokality Kanapoi.

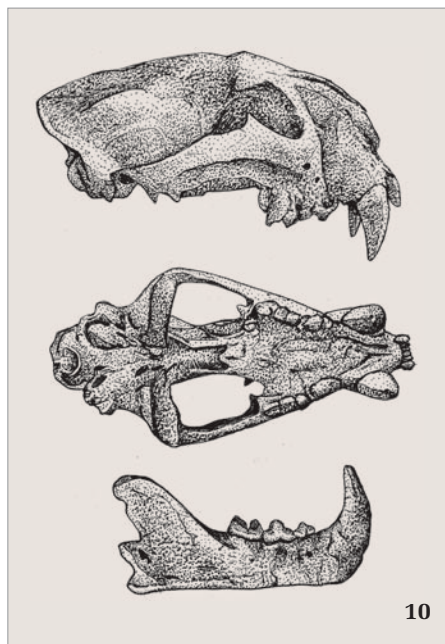
Nálezy menších kočkovitých šelem z celého období neogénu jsou naneštěstí velmi vzácné a úlomkovité, což činí jejich taxonomické určení až na výjimky problematickým, o následně evoluční interpretaci ani nemluvě. Dominantní role mezi tehdejšími kočkami náležela příslušníkům



8



9



10

koncem spodního miocénu. Tedy podstatně dříve, než máme doloženy fosilní nálezy (včetně těch sporných). Je třeba si ale uvědomit, že určení doby výše uvedenou metodou není přesné.

Velké kočky se od zbývajících zástupců čeledi liší řadou anatomických i etologických znaků. Jde především o schopnost charakteristického „řevu“ (u rodu *Panthera*), umožněného specifickým utvářením hlasového aparátu (střední část jazykly tvoří elastický vaz zajišťující větší pohyblivost hrtanu). K dalším znakům patří přetrvávající kulatá zornice i na světle nebo relativně malá neosrstěná plocha okolo nozder (rhinarium). Na lebce přední část jařmového oblouku nevystupuje před foramen infraorbitale. Některé tyto znaky jsou ale přítomny i u jiných koček, kulatá zornice se např. vyskytuje u rysů, gepardů a pum. Jinak se všechny druhy podčeledi Pantherinae vyznačují typickým kočičím morfotypem – úměrně své velikosti disponují mohutnou lebku se širokými jařmovými oblouky, relativně krátkými čelistmi s početně redukováným chrupem, avšak s výrazně vyvinutými špičáky a trháky (modifikované P⁴ a M₁). Somatický skelet charakterizují především silné končetiny

se zatažitelnými drápy, ohebná, ale pevná páteř s poměrně dlouhou ocasní částí, a úzký a hluboký hrudní koš.

Hyperkarnivorní (vysoce specializované na konzumaci masa) velké kočky představují vrcholové terestrické predátory současnosti, a to na všech kontinentech s výjimkou Austrálie a Antarktidy. Je známo celkem 7 obvykle rozlišovaných recentních druhů, které lze podle vzájemné příbuznosti rozdělit do tří skupin. První linii, jež se od ostatních velkých koček oddělila možná již před 9 miliony let (viz obr. 1), tvoří dnes dvojice levharta obláčkového a l. Diardova (*Neofelis nebulosa*, *N. diardi*), někdy česky označovaných jako pardál obláčkový a p. ostrovní. První se vyskytuje v kontinentální jihovýchodní Asii, druhý ve dvou poddruzích na Borneu a Sumatře. Jejich paleontologický záznam je však velmi slabě zdokumentován, protože nejstarší fosilní pozůstatky byly nalezeny až v uloženinách svrchního pleistocénu Vietnamu a Bornea (obr. 3). Druhou linii reprezentují rovněž asijské endemity, tygr (*Panthera tigris*) a irbis (*P. uncia*), řazený dříve do rodu *Uncia*. Podobně bývá tygr, pro zdůraznění systematické odlišnosti od následujících druhů, řazen do podrodu *Tigris*. Do třetí

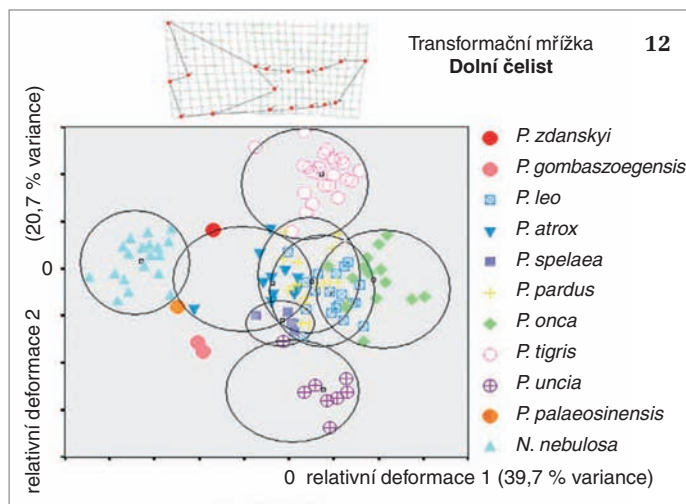
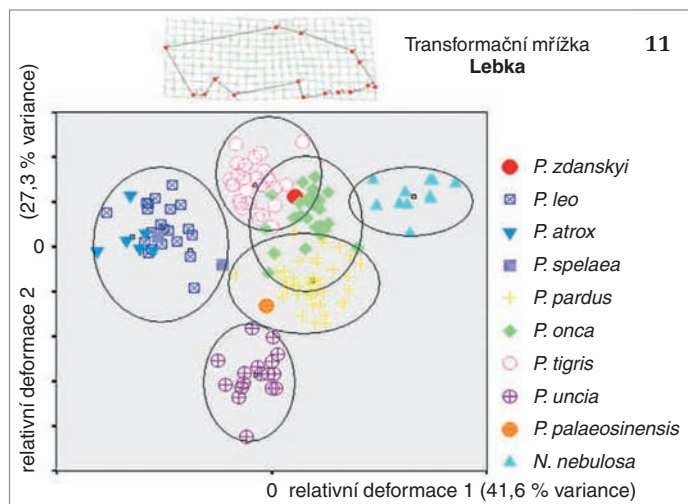
linie náležejí lev (*P. leo*), levhart neboli l. skvrnitý (*P. pardus*) a jaguár (*P. onca*). Většina z uvedených druhů se dále dělí na více geografických poddruhů, lišících se především velikostí, zbarvením a délkou srsti, ale i některými detaily v utváření lebky.

Přestože jsou fosilní nálezy zástupců podčeledi Pantherinae až na výjimky poměrně vzácné, a čím dále do minulosti vzácnější, podařilo se taxonomicky určit několik vyhynulých druhů i poddruhů a nastínit jejich možné vývojové souvislosti. Proto vědci řadí do druhé evoluční linie ještě druhy *P. blytheae* a *P. zdanskyi* a samozřejmě vyhynulé poddruhy tygra, do poslední zbývající tři fosilní zástupce – lva jeskynního (*P. spelaea*), lva amerického (*P. atrox*) a evropského „jaguára“ *P. gombaszoegensis*. Jako nejasné se v tomto systému jeví postavení vyhynulého druhu *P. palaeosinensis*, dříve pokládaného za nejprimitivnějšího představitele tygří větve.

Možná je to překvapivé, ale zatím nejstarší představitel velkých koček pochází z chladných oblastí Střední Asie. Asijský výskyt představuje také společný rys všech následně probíraných druhů těchto šelem.

● *Panthera blytheae*

Pozůstatky několika jedinců tohoto druhu byly objeveny na dvou lokalitách v kotlině Zanda na pomezí jihozápadní části tibetské náhorní plošiny a himálajského pohoří blízko čínsko-pákistánských hranic. Spolu s nimi zde byly nalezeny kosti dalších chladnomilných druhů savců (např. srstnatý nosorožec *Coelodonta tibetana*), svědčící pro existenci jejich významného evolučního centra v této části světa. Je však třeba si uvědomit, že v době vzniku fosiliferných uloženin obou lokalit (spodní pliocén – svrchní miocén, asi před 4,42, resp. 5,95 miliony let) tato místa ležela přibližně o 1 000 m níže vzhledem k hladině moře a globální klimatické podmínky byly o něco vlidnější než dnes. Nálezy druhu *P. blytheae* zahrnují fragmenty horních i dolních čelistí, izolované zuby a jednu téměř kompletní lebku. Lebka, mírně zploštělá tlakem nadloží (obr. 7), dosahuje přibližně stejné délky jako u levharta obláčkového a vykazuje řadu morfologických charakteristik typických pro velké kočky. Jde např. o dobře vyvinuté frontální sinusy v postorbitální (zaočnicové) oblasti nebo umístění frontoparietálního švu v místě postorbitální konstrukce (zúžení). Téměř kruhovým průřezem špičáků a některými znaky na lebce připomíná *P. blytheae* dnešního irbise, do jehož systematické blízkosti bývá také zařazován. Je zajímavé, že špičáky a řezáky, na rozdíl od promelárů, vykazují značný stupeň opotřebení. Ačkoli byl nálež z těchto důvodů svými objeviteli prezentován jako zatím geologicky nejstarší druh podčeledi Pantherinae, jiní autoři oponují a zpochybňují třeba přítomnost longitudinálního žlábků na špičáku. Také poukazují na skutečnost, že se mnohé z uváděných diagnostických znaků vyskytují i u jiných skupin kočkovitých a nikoli pouze u velkých koček. Přes tyto výhrady se zdá být *P. blytheae* (obr. 5) na pozici nejstaršího známého zástupce velkých koček z dosud objevených fosilí přece jen nejhodnějším kandidátem.



● Irbis

Velká kočka adaptovaná na vysokohorské prostředí Střední Asie (obr. 14). Její fosilní nálezy jsou velmi skrovné a čítají jen několik kosterních fragmentů z himálajského podhůří Siválík starých 1,4–1,2 milionu let. Jde zřejmě o sesterský taxon tygra, s nímž měl irbis někdy před více než 3,5 milionu let společného předka.

● *Panthera zdanskyi*

Holotyp tohoto druhu sestává z kompletní, jen mírně deformované lebky se zuby a ze spodní čelisti (obr. 10) pocházející z oblasti Lung-tan středochínské provincie Kan-su. Stáří fosilie bylo určeno v rozmezí 2,55–2,16 milionu let (spodní pleistocén, marinní stupeň gelas). Tentokrát jde opravdu o nezpochybnitelného představitele velkých koček, neboť se tvarem lebky s dlouhými špičáky blíží tygřímu morfotypu. Dolní čelist (mandibula) vykazuje naopak více evolučně původnějších (pleziomorfních) charakteristik. Tento paradox svědčí o mozaikovitě evoluci tygra, pro kterou je typický nestejnoměrný vývoj různých znaků. Ty původní tak často přetrvávají vedle progresivních. Kromě uvedeného exempláře existuje ještě paratyp stejného druhu – přední část horní čelisti se zuby, jež byla původně mylně přiřazena k *P. palaeosinensis* (viz dále v textu). I zde zaujme relativní velikost špičáků, podobně jako u tygra (obr. 9).

Z velikosti a proporcí pozůstatků se dá usuzovat na zvíře vzrůstem i tělesnou stavbou odpovídající dnešnímu jaguárovi; jeho hmotnost byla pomocí regresní analýzy stanovena asi na 77 kg. Ze systematického hlediska by podle mínění svých objevitelů měli příslušníci druhu *P. zdanskyi* tvořit sesterskou linii k té vedoucí k recentnímu tygovi. Nelze však vyloučit ani možnost, že tvořili její součást. Zdá se to být dokonce pravděpodobnější. Představitel tygří evoluční linie se totiž v té době museli již vyskytovat, neboť podle molekulárních analýz současných tygrů se odhaduje její osamostatnění někdy před 3,5 milionu let, přičemž její vznik je kladen rovněž na území dnešní Číny. Nevyhnutelně by tak vedle sebe žily dva podobně velké druhy predátorů, které by měly zřejmě identické nároky jak na zdroje potravy, tak na typ teritoria – obývaly by lesní biotopy a lovily kopytníky střední velikosti. Kdyby nezávisle vznikly ze spo-

lečného předka na geograficky relativně vzdálených místech, vzhledem k očekávanému rychlému šíření úspěšných druhů by na sebe záhy narazily. Nic takového ale známé paleontologické doklady neukazují. Proto *P. zdanskyi* nejspíše představuje nejpůvodnější formu tygra. Každopádně od předpokládané doby vzniku tygří linie ca před 3,5 milionu let (průměr rozptylu odhadu) až do prvního doloženého výskytu druhu *P. tigris* (ca 1 milion let) jsou z území předpokládaného výskytu k dispozici fosilie pouhých dvou jedinců. Svědčí to mimo jiné o tom, jak vzácné jsou fosilizační procesy, a plně potvrzuje smutný fakt neúplnosti fosilního záznamu. Otázka, kdy se druh *P. zdanskyi* objevil a kdy došlo k jeho vyhynutí, popřípadě k transformaci do dalšího vývojového stupně této linie, zůstává nezodpovězená.

● Tygr

Výskyt této charizmatičké kočkovité šelmy byl v minulosti (alespoň podle dosavadních poznatků), stejně jako nyní, omezen na asijský kontinent, kde se až do nedávných dob vyskytovala v počtu 9 tradičně uváděných zeměpisných ras. Fosilní pozůstatky známe především ze středního a svrchního pleistocénu jihovýchodní Sibíře, Číny, jihovýchodní Asie, Sumatry a Jávy.

Geologicky nejstarší nálezy pocházejí právě z indonéské Jávy. Na tomto ostrově bylo pro pleistocén na základě radioizotopové analýzy vymezeno několik chronostratigraficky odlišných komplexů fauny, typických pro různé lokality. Počínaje druhým komplexem (Ci Saat, ca 1,2 milionu let) je doložen nález stehenní kosti a izolovaného zubu většího jedince rodu *Panthera*, bez bližšího druhového určení. Teprve ze dvou dalších jávských nalezišť (Trinil, ca 1 milion let a Kedung Brubus, ca 0,8 milionu let) byly pozůstatky klasifikovány jako vyhynulé poddruhy tygra *P. tigris oxygnatha* a *P. t. trinilensis*. Oba se vyznačovaly hmotností okolo 100 kg a od recentních tygrů se odlišovaly řadou anatomických rysů zejména ve stavbě dolní čelisti a morfologii některých zubů, hlavně premolárů a stoliček. Za evolučně vyspělejší pokládáme *P. t. trinilensis*, lišící se od primitivnější formy širším P_4 , který je zároveň kratší než M_1 . Morfologicky velmi podobné nálezy obdobného stáří byly objeveny i na území kontinentální Číny. Starobylá forma např. z lokalit v oblas-

11 Morfometrická analýza lebek recentních i fosilních druhů velkých koček
12 Morfometrická analýza dolních čelistí stejných druhů velkých koček jako na obr. 11, navíc s analýzou dvou mandibul druhu *P. gombazsoeensis*. Za pozornost stojí především rozdílná pozice druhu *P. zdanskyi* v obou diagramech a na druhém diagramu pozice *P. gombazsoeensis* vzhledem k současnému jaguárovi (*P. onca*). Z archivu autora (obr. 11 a 12)
13 Fosilní lebka tygra z čínské středopleistocenní lokality Tien-čchin-kchao (oblast Wan-sien, východní S-čchuan)
14 Samec irbise (*P. uncia*). Snímky S. Knora

ti Lan-tchien, pokročilejší mimo jiné z naleziště Čchou-kchou-tien, známého rovněž četnými kosterními nálezy čínské formy člověka vzpřímeného (*Homo erectus pekinensis*). Posledně jmenovaná forma tygra byla popsána jako další vyhynulý poddruh *P. t. acutidens*, který pravděpodobně dal v průběhu středního pleistocénu vzniknout další formě této kočky. Od předchůzích se liší především větší velikostí, dosahující až úroveň dnešního tygra ussurijského. Dochované pozůstatky několika jedinců z naleziště Tien-čchin-kchao (oblast Wan-sien, S-čchuan) se vyznačují mimořádnou mohutností – zvláště mnohem silnějšími kostmi předních i zadních metapodií (distální části končetin) než u dnešních tygrů i lvů.

Spojitosť těchto spodno- až středopleistocenních populací s nynějšími tygřími poddruhy zůstává nicméně nejasná, neboť ty mají podle genetické variability haplotypů mitochondriální DNA původ až ve svrchním pleistocénu, někdy před 157–59 tisíci let. Autoři studie (Luo a kol. 2004) ale vycházejí téměř jistě z minimálně dvojnásobně podhodnoceného odhadu doby oddělení vývojových linií tygra a levharta (v jejich podání tři miliony let), kterou používají ke kalibračním účelům. I tak by se však vznik zmiňovaných poddruhů datoval až do druhé poloviny středního pleistocénu. Jejich stáří je tedy zjevně mnohem mladší než geologické stáří tygřího druhu jako takového. Totéž ostatně platí i v případě jiných velkých koček. Příčinou tohoto jevu je zřejmě krátkodobá, zato výrazná početná redukce celkové populace na geneticky homogenní skupinu



jedinců, případně několik málo příbuzensky spřízněných skupin (efekt hrdla láhve) v relativně nedávné minulosti. V této souvislosti spekulují někteří badatelé o vlivu exploze supervulkánu Toba, k níž došlo na Sumatře asi před 73 tisíci let. Datum však nekoresponduje s předpokládanou dobou vzniku recentních tygrů poddruhů a rovněž zóna největší destrukce byla situována mimo hlavní rozšíření druhu. Např. ve 3 000 km vzdálené Indii, kde vrstva spadu sopečného popela místy dosahovala až 6 m, jsou fosilní pozůstatky tygra doložené až ke konci pleistocénu před méně než 20 tisíci let.

Existuje také nesporný doklad evoluční kontinuity mezi tygrími populacemi z doby před a po výbuchu supervulkánu, jenž poskytla jávská lokalita Ngandong z konce středního a počátku svrchního pleistocénu, proslulá nálezy archaického *Homo sapiens* (podle jiných spíše pokročilé „erektoidní“ formy rodu *Homo*). Z tohoto naleziště byla popsána vyhynulá forma tygra s charakteristicky utvářenou týlní oblastí, nazvaná *P. t. soloensis*. Šlo o zvláště mohutný poddruh. Hmotnost největšího jedince je odhadována na 470 kg, čímž se řadí k největším kočkovitým šelmám všech dob. Téměř shodnou stavbou týlní části lebky se vyznačoval i dnes již člověkem vyhubený tygr jávský (*P. t. sondaica*), který ale naopak patřil k nejmenším poddruhům. Vzhledem k velmi malé možnosti, že jde o náhodnou podobnost, lze předpokládat přímou vývojovou souvislost mezi oběma formami. Změny v jejich velikosti byly nepochybně nepřímou způsobeny kolísáním klimatu, jež prostřednictvím tvorby ledovců ovlivňovalo úroveň oceánské hladiny, a tím rozlohu oblasti jejich výskytu, včetně propojení s asijskou pevninou. Střídání období růstu ledovců (vedlo ke snižování hladiny oceánů) a jejich tání měnilo opakovaně během celého pleistocénu šelfové moře a soubor mnoha ostrovů dnešní Indonésie na souvislý pevninský blok a obráceně (obr. 15). Ostrovní populace větších savců (při průměrné hmotnosti vyšší než 1 kg) přitom dosahují zpravidla mnohem menšího tělesného vzrůstu než populace kontinentální. Trvá-li izolace na relativně malé ploše dostatečně dlouho, vyvine se tzv. ostrovní nanismus

(u zvířat s hmotností nižší než 1 kg může naopak dojít ke vzniku ostrovního gigantismu). Také klimatické podmínky ovlivňují velikost savců, větší formy daného druhu se vyskytují v chladnějších oblastech a naopak (Bergmanovo pravidlo).

Kombinace těchto dvou vlivů měla nepochybně dopad i na tělesnou velikost zástupců tygrů populací, které se postupně vyskytovaly v sundské oblasti – ať už šlo o kontinuální výskyt, nebo výsledek migrace z kontinentální Asie. Mimořádné rozměry *P. t. soloensis* však možná měly i jinou příčinu. Mohlo jít o adaptaci na lov velkých býložravců, o které v této oblasti nebyla nouze. Ze stejné lokality byly popsány dva druhy chobotnáců (*Elephas hysudrindicus* a *Stegodon trigonocephalus*), nosorožec jávský (*Rhinoceros sondaicus*), dva druhy velkých turů (*Bos palaeosondaicus* a *Bubalus palaeokerabau*) a menší druh hrocha (*Hexaprotodon sivalensis*). Většina jejich představitelů přitom spadala do limitu velikostní kategorie 4 000 kg, považované vědci za dostupnou pro největší jedince dané šelmy. Menší kořisti, hlavně jeleny (*Axis lydekkeri*, *Rusa hippelaphus*, *R. javanicus*) a prasata (*Sus macrognathus*, *S. brachygnathus*), pak lovily další dva druhy šelem – levhart (*P. pardus*) a dhoul (*Cuon alpinus*), které tak poddruhu tygra nijak potravně nekonkurovaly. O geologickém stáří lokality se mezi odborníky stále vedou diskuze a časový interval jejího možného umístění je poměrně široký. Z výše uvedeného ale vyplývá, že spadá buď do období posledního, nebo spíše předposledního glaciálu. Během posledního interglaciálu se hladina oceánu díky teplejšímu klimatu nacházela výše než v současnosti a rozloha ostrovů byla tudíž ještě menší. Proto je značně pravděpodobné, že přítomnost *P. t. soloensis* mohla být výsledkem migrace části středopleistocenní populace tygra ze severu zřejmě někdy počátkem předposlední doby ledové, kdy byl podobný typ již rozšířen na území dnešní Číny. Přesto je možné, že se v sundské oblasti přece jen odehrála jedna z klíčových změn genotypu na cestě k tygrovi, jak ho známe dnes. Opakované ostrovní izolace téměř jistě měly za následek změny ve frekvenci alel příslušných genů (genetický drift) a s tím souvi-

jející častější šíření nových mutací v relativně malé populaci. K tomu však muselo dojít asi před koncem spodního pleistocénu, na úrovni trinilských vrstev. Jako zajímavost lze uvést, že z nich holandský lékař E. Dubois popsal i první nález člověka vzpřímeného (*H. erectus*) vůbec.

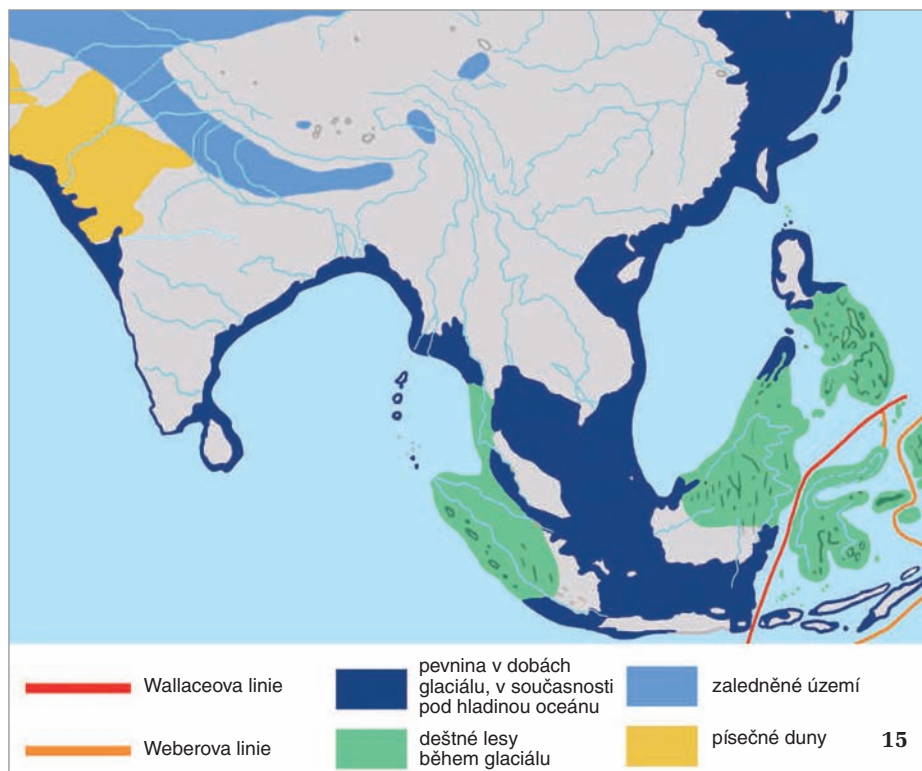
Nálezy fosilních pozůstatků tygra bývají často vedlejším produktem při pátrání na paleoantropologických lokalitách, kterým se po stránce chronostratigrafie dostává velké péče. To platí jak pro území Číny, tak pro indonéské ostrovy nebo třeba Vietnam. Naneštěstí mají uvedené sledy uloženin značné geochronologické rozpětí a ne všude se dá provést přesné měření stáří jednotlivých vrstev a konkrétních fosilií pomocí vhodných radioizotopů. Kromě některých jiných metod jsou pak vědci odkázáni hlavně na využití relativní stratigrafie, jež vychází z míry podobnosti ve složení fauny s lokalitami, kde je tzv. absolutní datování proveditelné. Bohužel tento způsob není v některých případech ani zdaleka uspokojivý. Navíc v minulosti mohlo docházet i k sekundárním změnám uložení fosilií, což proces vyhodnocování ještě více komplikuje. Není proto divu, že odhady stáří některých tygrů z kamenělin mnohdy velmi kolísají. To samozřejmě ztěžuje jejich případné fylogenetické interpretace a následné vyhodnocení vývojových vztahů mezi jednotlivými tygrími formami. Dosavadní poznatky svědčí spíše pro nestejnou vývoj v rámci různých populací na poměrně široké geografické bázi, provázený migracemi, přičemž rozhodující převahu nakonec získala evolučně nejpokročilejší populace z hlediska adaptace na daný typ prostředí a kořisti. V tomto směru se patrně uplatnily hlavně zvětšující se tělesné rozměry a hmotnost, které příslušné jedince zvýhodnily ve vnitrodruhové (intraspecifické), ale i mezidruhové (interspecifické) konkurenci. Poslednímu nasvědčuje i skutečnost, že ve středním pleistocénu, kdy se na čínských lokalitách objevuje první větší forma tygra (*P. t. acutidens*), mizejí z fosilního záznamu dva druhy o poznání menších šavlozubých koček – *Megantereon inexpectatus* a *Homotherium ultimum* (poslední výskyt na zmíněném nalezišti Čchou-kchou-tien).

Maximálního rozšíření dosáhl tygr až koncem pleistocénu a v průběhu holocénu, kdy ovládl coby vrcholový predátor území od Malé Asie přes Zakavkazí, Přední a Zadní Indii, Čínu až po japonské ostrovy. Z nich však spolu s další pleistocenní megafaunou v době poledové vymizel. Stejný osud ho potkal na Srí Lance nebo Filipínách, kam před posledním vzestupem mořské hladiny také přechodně pronikl. V současné době patří tygr ke kriticky ohroženým druhům, některé jeho poddruhy – t. turanský (*P. t. virgata*), t. javánský a t. balijský (*P. t. balica*) – byly již člověkem ve 20. stol. vyhubeny, v případě jiných – t. čínského (*P. t. amoyensis*), t. sumaterského (*P. t. sumatrae*, obr. 4) – jsou početní stavy kriticky nízké. V posledních desetiletích znepokojivě ubylo i dosud nejpočetnějšího tygra indického (*P. t. tigris*). Za zmínku stojí, že přes pokrok v molekulárněbiologických analýzách a morfologických studiích existují v současnosti mezi vědci rozdílné pohledy na taxonomii recentních tygrů. Tygr usurijský (*P. t. altaica*) je podle některých názorů totožný s t. turanským, tygr čínský je zase nesnadno odlišitelný od t. indočínského (*P. t. corbetti*). Jiní autoři naopak vyčleňují od t. indočínského jako poddruh tygra malajského (*P. t. jacksoni*). Uvažuje se i o postavení tygra sumaterského jako samostatného druhu, stejně tak tygra javánského s poddruhem t. balijským.

● *Panthera palaeosinensis*

Vyhynulý druh velké kočky (obr. 8) popsáný na základě téměř kompletní lebky a spodní čelisti. Pochází ze svrchního pliocénu až spodního pleistocénu severní Číny, přesná datace není známa. Svým nálezem (rakouským paleontologem Otto Zdanským) byl tento druh původně zařazen do komplexu tzv. hipparionové fauny, jež ožívovala Asii ve svrchním miocénu a spodním pliocénu. Nicméně koně rodu *Hipparion*, podle kterého je zmíněný komplex pojmenován, přežívaly na některých místech (např. Ni-chou-wan) spolu s dalšími archaickými elementy (*Zygodon*, *Antilospira*) až do konce spodního pleistocénu. Světlo do tohoto problému nevnese ani nález horní čelisti z oblasti Lung-tan v čínské provincii Kan-su, jehož stáří bylo stanoveno na 2,5–2,15 milionu let. Byl totiž na základě shodných rysů přeuročen jako výše zmíněný paratypus druhu *P. zdanskyi*.

Kraniální i dentální morfologie holotypu *P. palaeosinensis* připomíná spíše lva a levharta než tygra, za jehož předka byl mnoha autory považován. Podle posledních studií patří zřejmě do příbuzenstva lva a levharta, s nimiž možná sdílel i společného předka. Ojedinelý nález s nejasnou stratigrafickou pozicí, jakož i nedostatečné znalosti o geografickém rozšíření přesnější interpretaci evolučních vztahů tohoto druhu neumožňují. Některé nejisté nálezy na japonských ostrovech ukazují na možnost jeho reliktního přežívání až do svrchního pleistocénu. Nalezený jedinec *P. palaeosinensis* dosahoval velikosti statného levharta, za předpokladu podobných proporcí, zejména pokud jde o poměr hlavy a těla. Způsobem života šlo s největší pravděpodobností o soliterního



lovce zaměřeného na menší až středně velké kopytníky.

Evoluční centra

S přihlédnutím k dosud známým faktům lze konstatovat, že primárním evolučním centrem podčeledi Pantherinae byl asijský kontinent, odkud pocházejí zatím nejstarší nálezy velkých koček. Afrika pak sehrála roli druhotného evolučního centra, když tam z Asie pronikl nějaký představitel linie vedoucí v původní domovině k druhu *P. palaeosinensis*. To by potvrzovalo i skutečnost, že proti nejstarším údajným fosilním pozůstatkům lva a levharta z východoafrické lokality Laetoli (stáří 3,46 milionu let) vykazuje lebka a dentice *P. palaeosinensis* pleziomorfnější charakter.

Z ekologického pohledu stojí za povšimnutí, jaká byla v průběhu spodního pleistocénu jen na území dnešní Číny diverzita velkých kočkovitých šelem, a nejen jich. Např. v oblasti Lung-tan tehdy lovil kromě druhu *P. zdanskyi* (a možná i *P. palaeosinensis*) šavlozubé kočky rodu *Homotherium* a *Megantereon*. Vyskytoval se zde velký gepard *Acinonyx pardinen-sis linxiaensis*, početně zastoupení měly i šelmy hyenovitě (Hyaenidae), a to hned tři druhy – *Pachycrocuta licenci*, *Crocuta honanensis* a *Chasmaporthetes progressus*. Poslední představoval zvláštní štíhlý typ hyeny s relativně dlouhými končetinami, vybavený hyperkarnivorní denticí. Nechyběly ani šelmy psovité (Canidae) v podobě druhů *Canis teilhardi* a *C. brevcephalus*, lovcí nejspíše stejně jako hyeny ve smečkách. Komplikované soužití tolika druhů šelem obdobného potravního zaměření umožňovaly hlavně jejich dílčí potravní specializace. Předpokládá se, že šavlozubé kočky lovil o něco větší kořist než ostatní kočky stejné velikostní kategorie, a gepard se podobně jako dnes soustředil na rychlé antilopy. Dalším důvodem mohl být různorodý charakter prostředí spolu s větší druhovou pestrostí

15 Schematická mapa jižní a jihovýchodní Asie v obdobích kulminujících pleistocenních zalednění, provázených maximálním poklesem hladiny oceánu. Důležitý geografický předěl představuje Wallaceova linie, oddělující orientální oblast od tzv. Wallacey, která se vyznačuje směsicí asijských a australských druhů. Za tuto hranici nikdy nepronikl žádný druh velkých koček. V místech jejího průběhu je oceán natolik hluboký, že se protilehlé souše nikdy nepropojily pevninskými mosty.

Upraveno podle různých zdrojů. Všechny orig. M. Chumchalová, pokud není uvedeno jinak

potenciální kořisti. Vedle koní (*Hipparion sinense*, *Equus eisenmannae*) se zde hojně vyskytovali tuři (*Leptobos brevicornis*, *Hemibos gracilis*), jeleni (*Nipponicervus longdanensis*) a gazely (*Gazella blacki*). Dnešního pozorovatele by určitě zaujalo bizarní chalikoterium druhu *Hesperotherium sinense*, patřící k posledním zástupcům vyhynulé čeledi lichokopytníků (Chalicotheriidae, Perissodactyla).

Během středního pleistocénu začínají některé archaické druhy z asijského kontinentu mizet, přičemž obměna se nevyhnula ani kočkovitým šelmám. Dominantními druhy se spolu s tygrem stávají lev a levhart, oba afrického původu, podobně jako výhradně pleistocenní velká kočka *P. gombaszoegensis*. Ve svrchním pleistocénu byla již druhová skladba velkých koček v Asii, s výjimkou lva jeskynního (*P. spelaea*), shodná s tou dnešní. Jak bylo výše uvedeno, vznik a vývoj dalších druhů velkých koček zůstává spjatý hlavně s Afrikou, odkud se lev a předek dnešního jaguára dostali přes Eurasii až do Severní Ameriky. Ale o tom si řekneme příště.

Seznam použité a doporučené literatury najdete na webovém stránce Živy.