

Evoluce velkých koček

2. Africký exodus

K ikonickým savcům bezesporu patří lev (*Panthera leo*). Původ této majestátní kočky, stejně jako jeho nejbližších příbuzných, levharta (*P. pardus*) a jaguára (*P. onca*), je třeba hledat ve svrchním pliocénu Afriky. Jak ukázal předchozí díl článku (Živa 2017, 1: 43–48), velké kočky (podčeď Pantherinae) pocházejí ze Střední Asie, odkud pronikl některý z představitelů linie vedoucí v Asii k druhu *P. palaeosinensis* do Afriky, kde z něho vznikly rané formy všech tří uvedených druhů. Odtud se nejprve předek dnešního jaguára a později i lva postupně rozšířili zpět do Eurasie, kde první dal vzniknout tzv. evropskému „jaguáru“ – druhu *P. gombaszoegensis*, druhý známějšímu lvu jeskynnímu (*P. spelaea*). Jejich potomci se posléze dostali přes pevninskou šíji v oblasti dnešní Beringovy úžiny do Nového světa. V Severní Americe se někdy od konce předposledního glaciálu vyskytoval tzv. lev americký (*P. atrox*), který z ní, stejně jako předtím jaguár, nakonec pronikl až na jihoamerický kontinent. Na rozdíl od lvů a jaguárů zůstal areál levharta, jenž se začal šířit z Afriky dříve než lev, omezen na území Starého světa. Jeho ekologickou roli zastává v Americe puma (*Puma concolor*). Ačkoli velké kočky v průběhu evoluce čelily konkurenci mnoha dalších typů šelem, dokázaly se prosadit a udržely si své výsadní postavení na vrcholu potravního řetězce až do současné doby.

I když není úplně jasné, kdy na africký kontinent doputovali první zástupci velkých koček, dá se předpokládat, že se tak stalo někdy v průběhu spodního pliocénu (před 5,33–3,6 milionu let). Afrika už tehdy byla osídlena několika druhy kočkovitých šelem, mezi nimi dominovali příslušníci podčeďi Machairodontinae (viz Živa 2015, 3: 143–148). Ve velikostní škále se jejich představitelé pohybovali v rozmezí levharta (*Megantereon ekidoit*, *M. whitei*, *Dinofelis petteri*, *D. piveteaui*), velkého jaguára (*D. barlowi*) až lva (*Homotherium latidens*, *H. hadarensis*). Počátkem svrchního pliocénu se na afrických pláních objevil rovněž gepard (*Acinonyx* sp.). V té době se tam ve srovnání s dneškem vyskytovalo podstatně více druhů šelem hyenovitých (Hyaenidae). Vedle předků současných hyen to byla např. *Hyaena brevirostris* (obr. 4),

dorůstající o poznání větší velikosti než dnešní hyena skvrnitá (*Crocuta crocuta*). Na lov kořisti štváním se specializoval zvláštní druh hyeny *Chasmaporthetes nitidula*, podobně jako některé psovité šelmy (*Lycan, Canis*), jimž se ostatně podobal i svými tělesnými proporcemi a hyperkarnivorním chrupem (adaptovaným na výraznou masožravost).

Tento stručný výčet vypovídá, jak silně konkurenci a z ní vyplývajícímu selekčnímu tlaku byli vystaveni první příslušníci podčeďi Pantherinae. Není proto překvapivé, že z původního typu velké kočky, pocházejícího pravděpodobně z okruhu předků v úvodu zmíněného asijského druhu *P. palaeosinensis*, nakonec v nové domovině vznikly tak odlišné druhy jako lev a levhart. První z nich prodělal podstatnou změnu zejména co do velikosti

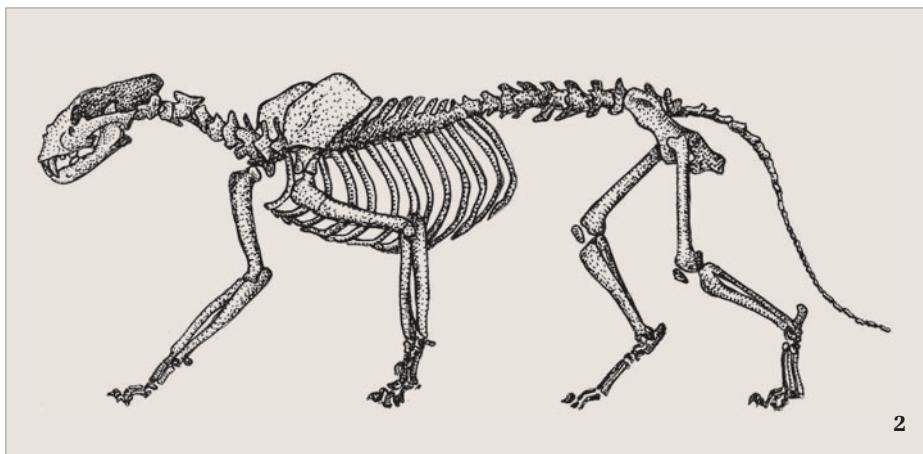
a představuje nyní mohutnou a silnou šelmu schopnou lovit i velkou kořist. Druhý vsadil spíše na přizpůsobivost různým typům prostředí, vzhledem ke své nižší hmotnosti také na částečně stromový (arborikolní) způsob života. Otazník se vznášá nad třetím druhem *P. gombaszoegensis*, jehož původ spatřují někteří autoři rovněž na africkém kontinentě.

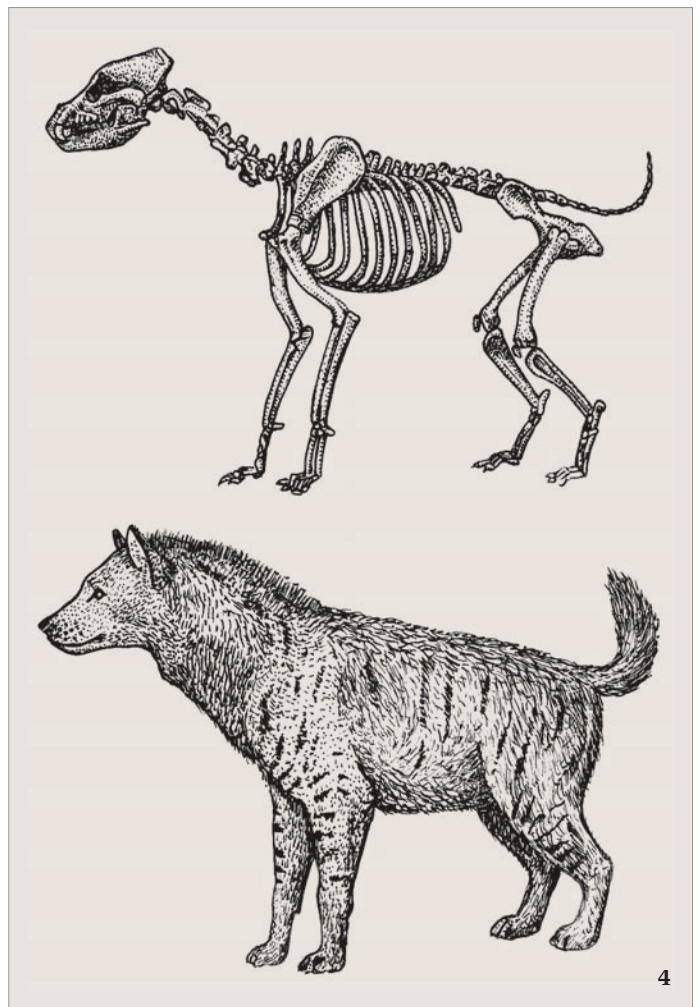
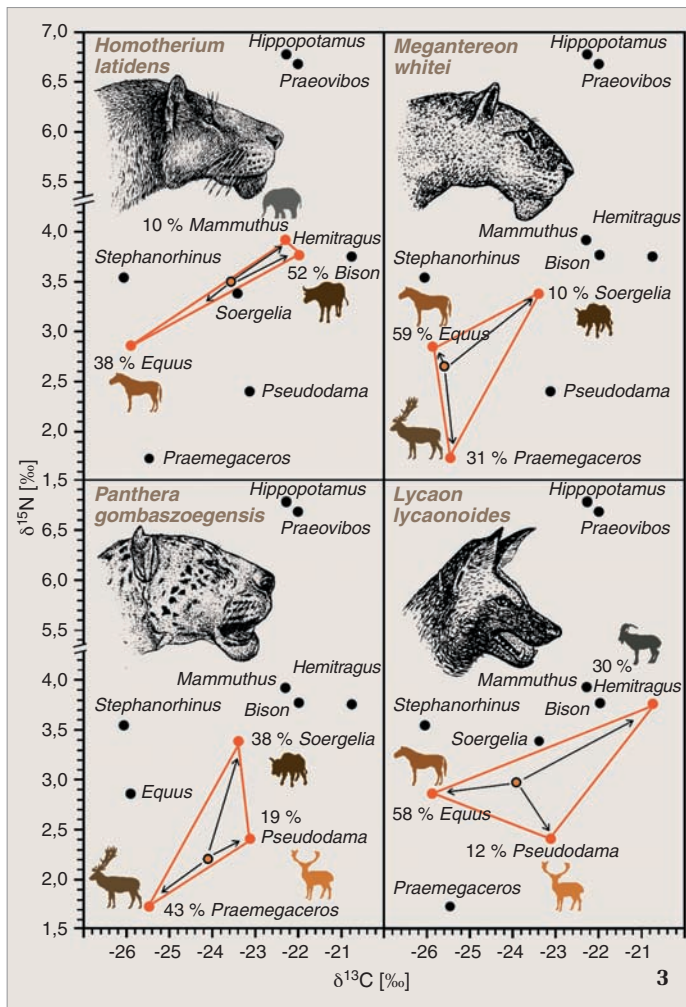
Panthera gombaszoegensis

Poněkud obtížně vyslovitelné druhové jméno této vyhynulé velké kočky bylo zvoleno podle slovenské obce Gombasek, kde se ve stejnojmenném lomu na okraji Slovenského krasu našly její kosterní pozůstatky spolu s dalšími fosiliemi z období konce spodního až počátku středního pleistocénu. Šlo o historicky první nález, který maďarský paleontolog M. Kretzoi popsal v r. 1938 původně jako *Leo gombaszoegensis*. Tento druh se však v Evropě objevil mnohem dříve. Jeden z geologicky nejstarších výskytů byl zaznamenán ve svrchních vrstvách uloženin holandské lokality Tegelen, datované v rozmezí 2,4–1,7 milionu let. Dalšími nalezišti podobného stáří jsou např. bulharská lokalita Slivnica (ca 1,9 milionu let), gruzínská Dmanisi (1,77 milionu let) nebo dvojice italských Olivola a Valdarno a řecká Gerakarou (ca 1,7 milionu let). Až dosud byl druh *P. gombaszoegensis* zaznamenán na více než 50 lokalitách, hlavně z evropského území. Nejbohatším nalezištěm je středopleistocenní Château Breccia ve Francii, odkud pocházejí mimo jiné dvě téměř kompletní lebky a množství postkraniálních zbytků čtyř jedinců.

Původ *P. gombaszoegensis* zůstává nejasný. Domněnku o vzniku na africkém kontinentě podporují některé nálezy kosterních fragmentů ve východní a jižní části Afriky, z doby před 3,5, resp. 1,5 milionem let. Jde především o část horní čelisti z východoafrické lokality Laetoli v Tanzanii, která morfologií zubů (zejména třenových zubů P³ a P⁴) odpovídá spíše jaguárovi než lvu, na nějž zase upomíná svou velikostí. Druhý nález byl uskutečněn na území Boltovy farmy (lokality Bridge Cave) v transvaalské oblasti v jižní Africe. Skládá se z několika úlomků včetně čelistních

- 1 Rekonstrukce lebky a vnějšího vzhledu druhu *Panthera gombaszoegensis*
- 2 Rekonstrukce kostry téhož druhu podle téměř kompletního nálezu z francouzské lokality Château Breccia





se zuby, které se opět svou morfologií blíží více druhu *P. gombaszoegensis*, méně připomíná lva nebo levharta. Názory odborníků se v otázce jejich evoluční interpretace však značně liší. Jedni považují zejména starší z obou nálezů za pozůstatky lva, jiní za doklad představitel bazální linie rodu *Panthera*, z něhož postupně vznikli jaguár, levhart i lev. Podobně nejednoznačně jsou hodnoceny mladší pozůstatky z Boltovy farmy. Nic to ale nemění na skutečnosti, že africký kontinent poskytl druhý nejstarší doklad zástupce podčeledi Pantherinae, vyznačujícího se rysy druhů, které se mimo Afriku objevily až s časovým odstupem v řádu milionů let. Je proto docela možné, že proces jeho speciace vedl i ke vzniku *P. gombaszoegensis*, který nakonec v Africe neobstál v konkurenci svého mohutnějšího příbuzného. Předtím než vymizel, se ale stačil zhruba před dvěma miliony let rozšířit do Eurasie. Absence jeho dalších fosilních pozůstatků na africkém území tuto hypotézu nevyklučuje, stačí připomenout, jak ojedinelé jsou doklady existence jeho asijských příbuzných (*P. palaeosinensis*, *P. zdanskyi*) z téže doby.

Mnozí autoři (např. H. Hemmer a kol. 2001) pokládají druh *P. gombaszoegensis* za konspicivický (druhově totožný) s americkým jaguárem. Označují ho tedy *P. onca gombaszoegensis*, což ukazuje na původně holarktické rozšíření, které však není vůbec doloženo paleontologickými nálezy. Místem nejvýchodnějšího známého výskytu je tádžické Lakhuti, od ostatních lokalit navíc geograficky hodně izolované.

Morfometrické analýzy spodních čelistí (viz obr. 11 v prvním dílu) a vybraných typů zubů (C^1 , P^3 a P^4 – obr. 7) takovou systematickou blízkost rovněž nepotvrzují. V každém případě i přes výhrady asi opravdu jde o příbuzné druhy, přičemž předchůdce jaguára mohl pocházet z nějaké izolované severoasijské populace *P. gombaszoegensis*. Svou roli při vzniku odlišností mohly v důsledku tzv. efektu zakladatele sehrát procesy genetického driftu, vzhledem ke zpravidla nízkému počtu migrujících jedinců.

Starší spodnopleistocenní nálezy pocházející ze středozezemní oblasti někteří odborníci označují jako poddruh *P. gombaszoegensis toscana*, zatímco ty gruzínské jako *P. g. georgica*. Ostatní evropské nálezy z konce spodního a ze středního pleistocénu jsou jimi klasifikovány jako *P. g. gombaszoegensis*. Nakolik je dělení oprávněné, těžko posoudit. Jistě víme pouze to, že druh vykazuje určitou variabilitu, která ale může být podmíněna jak pohlavním dimorfismem, tak přirozenými individuálními rozdíly v rámci jedné populace. Svou roli v tomto směru sehrály určitě i anagenetické změny (odehrávají se pouze v jedné fylogenetické linii) v průběhu času, ať již nahodilě (genetický drift, zpravidla neutrální), nebo způsobené nějakým selekčním tlakem (např. zvětšování, nebo zmenšování tělesné velikosti). Celkově druh *P. gombaszoegensis* obýval Evropu a západní část Asie (kromě Gruzie je znám např. rovněž z Izraele nebo Tádžikistánu) po dobu nejméně 1,6 milionu let. V jejím průběhu se vystřídal několik globálních klimatických

Diagram potravní preference dominantních druhů šelem zjištěné na základě poměru izotopů uhlíku a dusíku ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) z jejich fosilních pozůstatků ze španělské spodnopleistocenní lokality Venta Micena

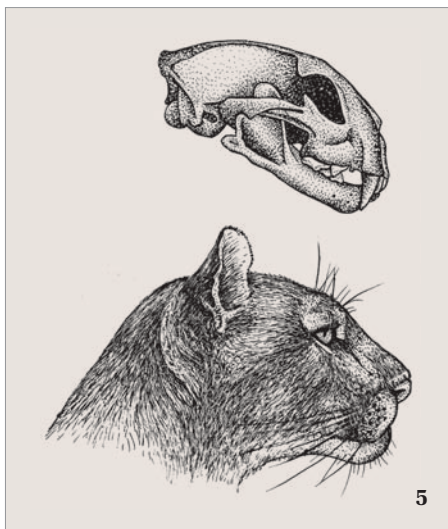
4 Rekonstrukce kostry a vnějšího vzhledu druhu *Hyaena brevirostris*. Největší jedinci dorůstali výšky v kohoutku až 1 m a hmotnosti přes 110 kg. Délka jejich lebky mohla přesahovat 35 cm.

5 Rekonstrukce lebky a vnějšího vzhledu kočkovité šelmy *Puma pardoides*

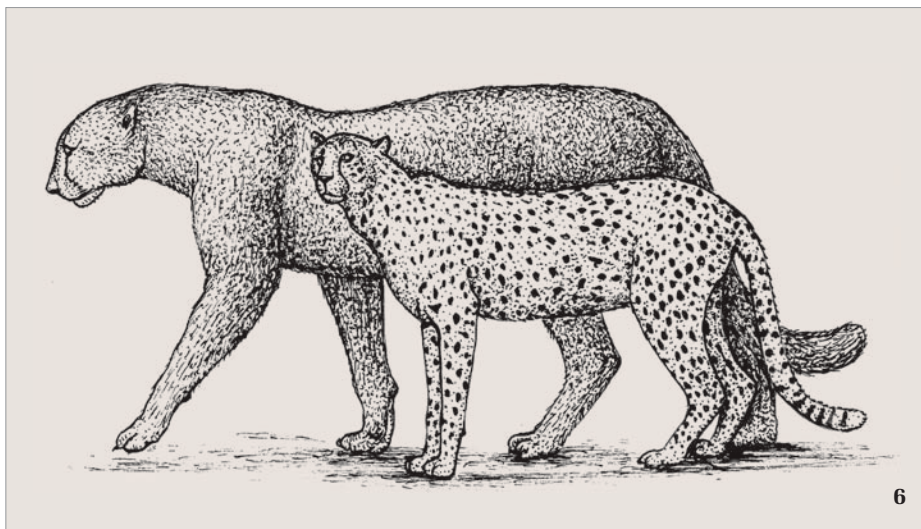
6 Porovnání velikostí recentního geparda *Acinonyx jubatus* (v popředí) a pleistocenního druhu *A. pardinensis*. Morfologicky se vyhynulý druh od toho současného příliš neliší.

7 Morfometrická analýza zubů C^1 , P^3 a P^4 recentních i fosilních druhů velkých koček metodou rozboru hlavních komponent (vlevo) a metodou relativních deformací (vpravo)

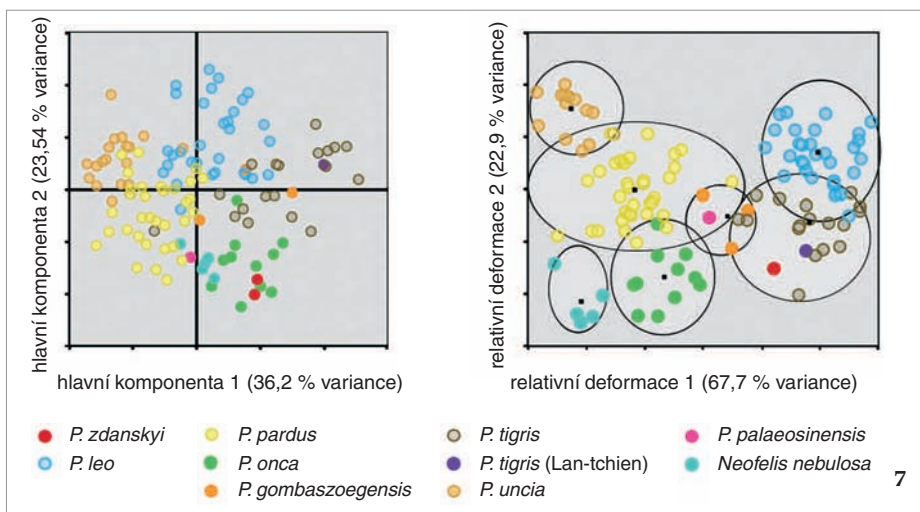
výkyvů (glaciálů a interglaciálů) a s nimi docházelo i ke změně charakteru vegetace a doprovodné fauny. To se týkalo i ostatních šelem, jejichž druhová skladba se postupně měnila, což se neobešlo bez vlivu na teritoriální a kompetiční vztahy mezi jednotlivými druhy. V době, kdy se tento předpokládaný předek jaguára v Evropě objevil, panovaly příznivé klimatické podmínky tegelenského období. Terestrické ekosystémy oživovalo hned několik druhů kočkovitých šelem, podobně jako v Africe i Asii hlavně zástupci podčeledi Machairodontinae, jmenovitě druhy *Homotherium*



5



6



7

latidens a *Megantereon cultridens*. Spolu s nimi se v Evropě, Africe a západní Asii tehdy vyskytoval velký gepard *Acinonyx pardinensis* (obr. 6) a z řady lokalit (např. Saint-Vallier nebo Untermassfeld) je také známa *Puma pardoides* (obr. 5), příbuzný druh dnešní americké pumy. Obě šelmy se vzhledem ke své velikosti zcela jistě zaměřovaly na podobný typ kořisti jako *P. gombaszoegensis*, i když systematicky nepatří mezi velké kočky. Konkurenci uvnitř této potravní gildy (skupiny zaměřené na srovnatelnou skladbu potravy) ještě vyostřovala přítomnost několika druhů hyen (*Hyaena perrieri*, *H. brevirostris* a *Chasmaporthetes lunensis*). Toto unikátní a druhově rozmanité společenské velkých šelem se pak v Evropě udrželo v podstatě nezměněné po celý spodní pleistocén.

Vzhledem k relativně četným a částečně dokonce úplným nálezům lze na jejich základě vykreslit *P. gombaszoegensis* jako poměrně mohutné zvíře, větší a těžší než recentní jaguár. Je zajímavé, že geologicky starší nálezy dvou lebek z lokality Olivola ukazují v průměru na jedince větších rozměrů než pozdější nálezy ze středního pleistocénu (Château Breccia). První, zachovalější, dosahuje délky okolo 320 mm. U druhé, neúplné, lze na základě zygomatické šířky 204 mm (největší vzdálenost mezi jářmovými oblouky) odvodit ještě větší rozměry. Třetí spodnopleistocenní lebka této šelmy pochází z naleziště Gerakarou 1 a je podstatně menší (273 mm). Patřila zřejmě samici. Oproti tomu větší

z obou lebek z mladší francouzské lokality Château Breccia měří 288 mm, obdobné velikosti je i lebka z přibližně stejně staré lokality Grotte d'Artenac. Tomu odpovídají odhady hmotnosti příslušných jedinců v rozmezí 70–210 kg pro *P. g. toscana*, resp. 90–120 kg pro *P. g. gombaszoegensis*. Dlužno dodat, že jiní badatelé na základě studia rozdílů délky a šířky stoličky M_1 mnohem většího počtu jedinců z 11 lokalit konstatovali závěr přesně opačný, tj. v průměru větší jedinci u *P. g. gombaszoegensis*. Hmotnostní průměr pro celý druh pak H. Hemmer (2004) stanovil zvláště u samců a samic na 150–190, resp. 100–130 kg. To odpovídá podstatně vyšším hodnotám než u dnešního jaguára. Příčina údajného rozdílu ve velikosti uvedených poddruhů není jasná. Kromě zmíněných vlivů připadá v úvahu dopad klimatických oscilací. V chladných obdobích jsou u teplokrevných živočichů zvýhodněni větší jedinci kvůli nižším tepelným ztrátám (mají relativně menší povrch těla). Mohlo také jít o důsledek selekčních tlaků v gildě velkých šelem v průběhu spodního a středního pleistocénu. V každém případě musela vzájemná kompetice s druhem *H. latidens*, jenž byl pravděpodobně od počátku hlavním konkurentem *P. gombaszoegensis*, vést k upřednostnění větších a silnějších jedinců. Oba druhy se totiž pohybovaly blízko stejné velikostní kategorie, i když průměrná hmotnost u druhu *H. latidens* byla přece jen o něco vyšší (ca 180 kg). Největší samci však mohli vážit i přes 250 kg.

Další potenciální soupeř *M. cultridens* byl sice menší, ale velmi robustní, s průměrnou hmotností okolo 80 kg.

Jednou z posledních lokalit, kde se lze setkat se všemi výše zmíněnými druhy šelem pohromadě, je severoněmecký Untermassfeld z období tzv. epivillafranku (před 1,2–0,9 milionu let). Toto pozoruhodné naleziště nabízí pohled na bohatou savčí tanatocenózu (nakupení uhynulých organismů) vzniklou v důsledku údoňní záplavy řeky Werra. Vedle exotických druhů, jako byl např. hroch *Hippopotamus amphibius antiquus*, nosorožec *Stephanorhinus etruscus* nebo mamut (*Mammuthus* sp.), se zde vyskytovala řada dalších herbivorních savců, kteří tvořili potravní základnu pro pestrou škálu velkých predátorů. Jejich nejoblíbenější kořisti byli možná různí jelenovití (Cervidae), zastoupení druhem *Eucladoceros giulii*, jelenem *Cervus* cf. *nestii*, losem *Alces carnutorum* a srncem *Capreolus cusanooides*. Avšak bezpochyby i ostatní velcí kopytníci, jako bizoni (*Bison menneri*), koně (*Equus wuesti*) a prasata (*Sus scrofa priscus*), se často stávali terčem loveckých pokusů nejen kočkovitých šelem, ale také hyen (*H. brevirostris*) a psovitých šelem (*Canis lupus mosbachensis*, *Xenocyon lycaonoides*). Navzdory této poměrně bohaté potravní nabídce a částečně odlišným preferencím jednotlivých druhů šelem ohledně lovné zvěře (obr. 3) a biotopu, mezi nimi muselo občas docházet k fyzickým konfrontacím. Vyhnulé velké (i šavlozubé) kočky se patrně stejně jako ty recentní vyznačovaly potřebou rozsáhlého teritoria, které bývá u samců až několikrát rozlehlejší než u samic. V jeho rozsahu zpravidla nestrpí nejen jiného samce, ale ani dalšího predátora s podobnými potravními nároky. Z tohoto pohledu je zajímavé, že se mezi tolika sympatrickými druhy úspěšně vytvořila bezmála půldruhého milionu let trvající rovnováha.

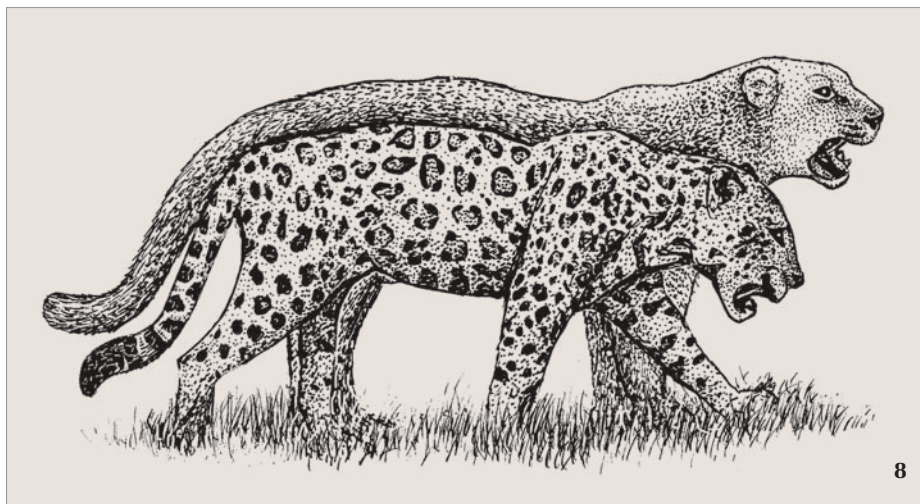
Ta byla narušena až v průběhu středního pleistocénu postupným příchodem levharta a poté obrovské formy lva *P. (Leo) fossilis*, uváděné též jako poddruh *P. spelae fossilis*, případně jako *P. leo fossilis*. Právě objevení se této velké šelmy zjevně představovalo stresující faktor pro její potenciální rivaly, mezi něž patřil i *P. gombaszoegensis*. Je pravděpodobné, že uvedená okolnost nakonec významnou měrou přispěla k vyhnutí této šelmy. Celý proces

je názorně zdokumentován na příkladu lokality Château Breccia. Zde byl v nejstarších uloženinách (tj. Breccia 4), které odpovídají počátku středního pleistocénu, *P. gombaszoegensis* jediným zaznamenaným představitelem podčeledi Pantherinae. Ve vrstvách Breccia 3, datovaných vzhledem k přítomnosti hraboše *Arvicola cantianus* biochronologicky do středu tohoto období, se ostatky *P. gombaszoegensis* mísí s fosiliemi druhu *P. s. fossilis*, naopak už jako jediného zastoupeného pouze v o něco mladších sedimentech Breccia 2. Podobný trend lze vysledovat i jinde. Je tedy patrné, že přinejmenším lokálně vytlačoval silnější lev svého slabšího konkurenta. Přesto se zdá, že *P. gombaszoegensis* existoval déle, než se předpokládalo. Nález z polské jeskyně Biśnik napovídá, že na některých místech přežíval až do doby ca před 350–300 tisíci let. Alespoň doprovodná fauna odpovídající období vymezenému MIS 10 a MIS 9 (mořský izotopový stupeň definovaný na základě změny poměru izotopů kyslíku $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) tomu nasvědčuje. Zhruba ze stejné doby máme doložen i poslední výskyt šavlozubé kočky v Evropě – druhu *H. latidens* (lokality Schönning, MIS 9, před 320–300 tisíci let). V této souvislosti je ale třeba mít na paměti, že se druhy objevují dříve a mizí později, než vypovídá fosilní záznam. Přesto je téměř jisté, že existence zmíněných dvou druhů výše uvedený časový interval nepřekročila.

Výzkumy klimatických a jiných přírodních podmínek na různých lokalitách svědčí o velké ekologické adaptabilitě druhu *P. gombaszoegensis*. Z paleobotanických rozborů vyplývá, že obýval lesní biotopy v teplejších obdobích interglaciálů i chladné glaciální stepi. Nepochybně také sledoval putující stáda zvěře, jež hlavně během chladnějších období překonávala dlouhé vzdálenosti. Průnik na severoamerický kontinent přes Beringii byl proto jen otázkou času. Důvod, proč se pravděpodobně nerozšířil také na jihovýchod Asie, zřejmě spočívá v tamější přítomnosti představitelů tygří linie velkých koček, kteří stejně jako dnes preferovali lesnaté a lesostepní oblasti a zaměřovali se na podobnou kořist.

Jaguár

V současnosti představuje jaguár jediný druh velké kočky na obou amerických kontinentech. Jeho předek doputoval do Nového světa zřejmě v období Irvingtonu (severoamerická savčí biozóna, ca před 1,8–0,2 milionem let), nejspíše v průběhu jedné z glaciálních epizod kromerského komplexu, magnetostratigraficky datované na dobu před 0,99–0,78 milionem let (závěr spodního pleistocénu). Někteří badatelé (např. Kurtén 1980) však referují i o mnohem starších lokalitách výskytu – např. Curtis Ranch, datovaný stejnou metodou do doby před 1,86 milionem let. Ačkoli charakter chronostratigraficky nejstarších nálezů je velmi fragmentární a neúplný, řada odborníků (např. Kurtén a Anderson 1980) se kloní k názoru, že se dají taxonomicky klasifikovat jako druh *P. gombaszoegensis*, resp. *P. onca gombaszoegensis* (viz poznámky výše). Z pozdější doby středního a svrchního pleistocénu, kdy již byl jaguár rozšířen na většině území Severní Ameriky (s výjimkou zaledněných oblastí),



8

byl z mnoha lokalit popsán jeho vymřelý poddruh *P. onca augusta*. Tato forma, jejíž typový exemplář pochází z pozdního Irvingtonu (střední pleistocén), dorůstala podstatně větších rozměrů těl než recentní zástupci druhu, a to až o 15–20 % (viz obr. 8). Tehdejší jaguáři tedy dosahovali v průměru obdobné hmotnosti jako jejich předpokládaný předchůdce *P. gombaszoegensis*. Měli také relativně delší metapodia (kosti distálních úseků končetin), což svědčí o běhavějším (kurzoriálním) způsobu života na otevřených pláních. Značná velikost pak tomuto poddruhu umožňovala lovit i těžší druhy kopytníků.

Zpočátku jaguár soupeřil jen s šavlozubými kočkami druhů *Smilodon gracilis* (později *S. fatalis*) a *Homotherium serum*. Na konci středního pleistocénu, koncem předposlední doby ledové, se však v Severní Americe objevil další druh – *P. (Leo) atrox*, zvaný též lev americký. V tuto dobu rovněž dochází k postupnému omezení oblasti severoamerického výskytu jaguára i jeho tělesných rozměrů. Relativně hojně žil ještě na východě a jihovýchodě Severní Ameriky, tedy všude tam, kde chyběl větší konkurent. Platí to zvláště pro oblast Floridy, která tehdy zaujímal díky nižšímu stavu oceánské hladiny rozsáhlejší plochu. Soudě podle paleoenvironmentálních studií tam převládalo teplé klima s hojností srážek a bujnou vegetací, takže zhruba stejné podmínky, jaké upřednostňuje jaguár i dnes. S tím koresponduje také zmenšení jeho velikosti a s ní související změna potravních preferencí. Hlavní kořist jaguára zřejmě alespoň lokálně představovaly především již vyhynulé druhy pekari *Platygonus compressus* a *Mylohyus nasutus*. Oba druhy byly podstatně vzrostlejší než dnešní pekari a na některých nalezištích mají jejich ostatky podíl až 95 %. Hojní byli i pozemní gigantičtí lenochodi rodu *Megalonyx*, koně, tapíři, lamy (*Paleolama*) a jeleni (*Odocoileus*). Z ostatních šelem stojí vedle šavlozubého smilodonta za zmínku krátkolebý medvěd *Tremarctos floridanus* a vlk *Canis dirus*.

Jižní Ameriky dosáhl jaguár ve středním pleistocénu, jak vypovídá půl milionu let stará fosilie nalezená v Bolívii. Na tomto kontinentě pak zřejmě přežil dobu hromadného vymírání druhů na konci pleistocénu, jež postihlo jeho populaci na severu. Nasvědčují tomu analýzy mitochondriální DNA (mtDNA), které kladou

8 Porovnání velikosti recentního jaguára (*P. onca*, jedinec v popředí) a vyhynulého pleistocenního poddruhu *P. onca augusta*

9 a 10 Rekonstrukce celkového vzhledu pleistocenního evropského poddruhu levharta (*P. pardus spelaea*, 9) vytvořená na základě paleolitické kresby z Chauvetovy jeskyně (10)

11 Samice a samec lva (*P. leo*).

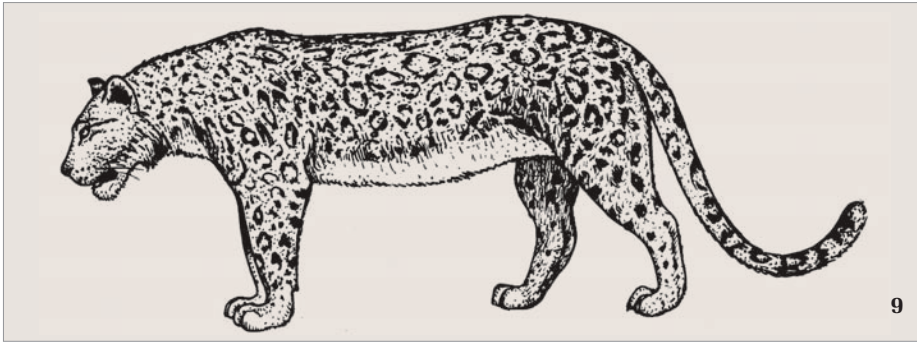
Mohutná hřiva představuje typický samčí sekundární znak a její vznik patrně souvisí se sociálním způsobem života těchto koček. Foto S. Knor

počátek dnešních populací před 510–280 tisíci let.

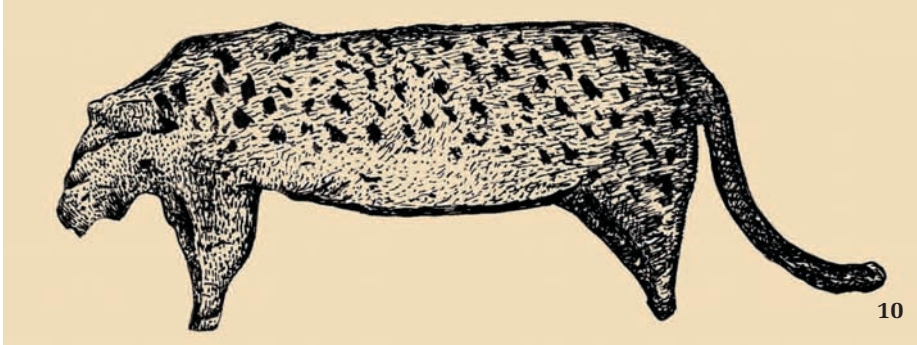
Porovnáním sekvencí mtDNA za účelem určení jednotlivých linií jaguára a stanovení jejich příbuznosti bylo zjištěno, že většina pochází ze severní části Jižní Ameriky. Odtud probíhala rekolonizace Střední a jižní části Severní Ameriky v holocénu. Takřka navlas stejný osud postihl americkou pumu, která ke konci pleistocénu na severu rovněž vyhynula, aby se pak z jihu postupně rozšířila zpět. Zatímco jihoamerické pumy vykazují poměrně velkou genetickou diverzitu, jejíž počátek spadá do období před 300–200 tisíci let, populace jejich severoamerických příbuzných sdílejí několik málo společných předků z doby před 12–10 tisíci let.

Levhart

Tento druh je v současnosti nejrozšířenější (Afrika, jižní a východní Asie) a nejpčetnější z velkých koček. Vděčí za to především univerzalitě, díky níž je schopen přežít v nejrůznějších typech prostředí, ať jde o nehostinné polopouště, savany, tropické lesy, nebo smíšené lesy mírného pásu. Geologicky nejstarší nálezy levharta pocházejí z Afriky, u některých je ale taxonomická identifikace obtížná. To se týká hlavně fosilních fragmentů z jezerních sedimentů tanzanského naleziště Laetoli (počátek svrchního pliocénu, ca před 3,46 milionu let), přisuzovaných jeho nejpůvodnější formě. Spolu s nimi se našly i pozůstatky poněkud většího druhu kočkovité šelmy, klasifikované stejně problematicky jako primitivní forma lva. V každém případě ale existují další lokality prokazující africký původ – jednou z nich je souvrství Šungura na dolním toku řeky Omo v Etiopii, jehož vrstvy označe-



9



10

né C až G vznikaly ca před 2,85–1,9 milionu let. I zde však fragmentární charakter ostatků ztěžuje taxonomické určení. První naprosto nezpochybnitelný doklad levhartí existence proto představují až nálezy z Olduvajské rokle v Tanzanii (souvrství Bed 1, ca 1,8–1,75 milionu let). Mimo Afriku je levhart z této doby zastoupen pouze sporným nálezem z pákistánského podhůří Siválik, jehož stáří bylo určeno před dvěma miliony let. Jeho morfologie se však podle některých badatelů blíží spíše *P. gombaszoegensis*. Na evropském kontinentě máme levharta poprvé doloženého z francouzské lokality Le Vallonet (konec spodního pleistocénu, ca před 0,9 milionu let). Přibližně ve stejné době se v Evropě objevují první hyeny skvrnitě (*C. crocuta*). Je zajímavé, že krátce nato mizí z evropského fosilního záznamu šavlozubé kočky rodu *Megantereon* a stejně tak evropská puma *Puma pardoides*. O něco později i velký druh geparda *A. pardinensis*. Je však

dost nepravděpodobné, že by mezi těmito událostmi mohla být přímá souvislost. Spíše tyto druhy podlely konkurenčnímu tlaku ostatních šelem jako celku, nejspíše během nějaké déletrvající ekosystémové krize (přechodný úbytek kořisti, parazitární epidemie, extrémní klimatické výkyvy). Konci spodního pleistocénu předcházely dva do té doby nejchladnější teplotní výkyvy, odpovídající MIS 22 a MIS 20, které ji mohly spustit.

V průběhu středního pleistocénu obýval levhart již téměř celou Eurasii, s výjimkou severních částí. V Evropě rozlišují někteří autoři celkem čtyři časově vymezené poddruhy *Panthera pardus begoueni*, *P. p. sickenbergi*, *P. p. antiqua* a *P. p. spelaea*. Nakolik je ale jejich existence projevem vývoje v rámci jedné fylogenetické linie, nebo naopak opakovaných migrací z Afriky, případně Asie, nelze s jistotou říci. Není prokázán evoluční vztah mezi posledním, morfologicky nejlépe zdokumentovaným

poddruhem *P. p. spelaea* a jakýmkoli recentním poddruhem, snad s výjimkou levharta perského (*P. p. saxicola*). Jemu se také jeskynní levhart podobal vnějším vzhledem, jak vypovídá kresba paleolitického člověka na stěně jeskyně Chauvet v jižní Francii (obr. 10). Za pozornost stojí i fakt, že genetická diverzita recentních afrických populací levharta je vyšší než u současných asijských populací (i když taxonomové nyní rozlišují jediný africký poddruh levharta a několik asijských poddruhů – v minulosti bylo afrických poddruhů popsáno více). Získaná data ukazují na jejich původ před 825–470, resp. 300–170 tisíci let. Mohla by ukazovat na diskontinuitu eurasijských populací a opětovnou imigraci z Afriky, popřípadě i zpětnou migraci do Afriky. Jde v podstatě o stejný fenomén, jaký nastal u pumy a jaguára v Americe počátkem holocénu, jen proběhl hlouběji v minulosti. Něco podobného se ostatně událo i v případě následujícího druhu.

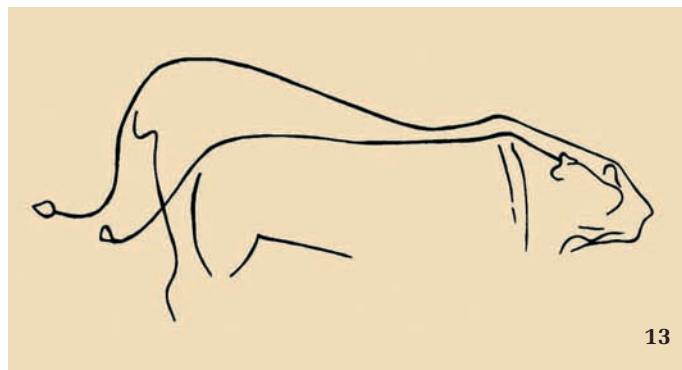
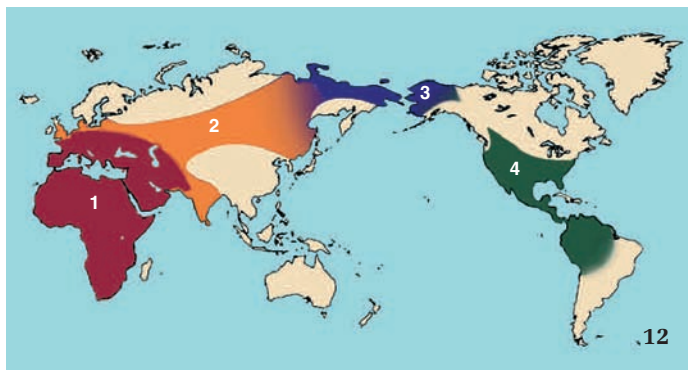
Lev

Jako u levharta i nejstarší pozůstatky této majestátní kočky nebo spíše jejich přímých předchůdců jsou velmi úlomkovité a stálým předmětem diskuzí. Totéž platí o vůbec nejstarším dokladu většího druhu rodu *Panthera* na známém nalezišti Laetoli. Zahrnuje pozůstatky šelmy velikosti menšího lva, sestávající z části horní čelisti se dvěma premoláry, fragmentu dolní čelisti, několika řezáků a několika postkranálních elementů. Další podobné nálezy pocházejí ze starších vrstev etiopského souvrství Šungura, vrstva G (2,33–1,9 milionu let), svou velikostí rovněž neodpovídají recentnímu lvu. Nejstarší fosilie, charakterem téměř totožné s recentním lvem, byly objeveny až v mladší vrstvě Bed 1 Olduvajské rokle. Znamé jsou také ze souvrství Okote lokality Koobi Fora v severní Keni (1,62–1,39 milionu let) nebo z vrstvy F souvrství Šungura, jehož vulkanické podloží se datuje před 1,39 milionem let. Řada objevů takového stáří byla učiněna též v jižní Africe (lokality Kromdraai, Sterkfontein, Swartkrans). Z areálu výše zmíněné Boltovy farmy byl na základě několika fragmentů popsán druh *P. shawi*, jenž však zřejmě patří do okruhu těchto spodnopleistocenních lvích populací.

Na evropský kontinent dorazil lev až během středního pleistocénu, poprvé je zdokumentován na italské lokalitě Isernia (ca před 600 tisíci let). Tehdy měla jeho populace nejspíše obsazenou již většinu západní Asie. Její představitelé byli podstatně větší než dnešní lev a podle některých autorů (Argant a kol. 2006) se měli větší velikostí odlišovat i od pozdějších eurasijských lvů. Hmotnost vzrostlých samců mohla přesahovat až 350 kg. Tato forma lva byla pojmenována *P. (Leo) fossilis*, spíše však šlo o chronospecies – časově vymezené druhy, ve skutečnosti jeden druh plynule se měnící v rámci anagenetické evoluce, tzv. lva jeskynního *P. (Leo) spelaea*. Nálezy této mohutné kočky byly zaznamenány na řadě evropských lokalit (např. Boxgrove, Mauer, Mosbach, Petralona, Tiraspol). Z našeho území jde třeba o Stránskou skálu u Brna. Podle některých autorů ale není pro odlišení těchto dvou (pod)druhů žádný důvod. Zjištěné rozdíly



11



přičítají běžné populační variabilitě v prostoru a čase. Adrian Marciszak a spolupracovníci (2013) uvádějí srovnání rozměrů množství lebek obou forem, přičemž některé geologicky mladší (ze svrchního pleistocénu) jsou dokonce mohutnější než většina starších. Největší lebky mají úctyhodné rozměry, jedna dosahuje celkové délky 475 mm. Pro srovnání, vůbec největší zaznamenaná lebka afrického lva měla celkovou délku 419 mm. Přesto se zdá, že určité morfologické rozdíly mezi oběma skupinami opravdu existují. Mladší a hojnější nálezy z konce středního a svrchního pleistocénu, klasifikované jako *P. (Leo) spelaea*, se vyznačují relativně mohutnější lebkou, s kratší a širší rostrální částí a odlišně modifikovanou spánkovou a šíjovou oblastí. Ze středního pleistocénu Číny (lokalita Čchou-kchou-tien 1) byla popsána forma *P. (Leo) youngi* srovnatelné velikosti, dokládající progresivní šíření tohoto druhu (či druhového komplexu). Během uvedeného období se jeskynní lev rozšířil po celé Eurasii a na počátku předposlední doby ledové (Riss, Saal) se dokonce svým poddruhem *P. (Leo) spelaea vereshchagini* vyskytoval v oblasti Beringie a na Aljašce. Tamější biota tvořila součást ekosystému sprašové stepi (blíže viz např. Živa 2010, 3 a 4), táhnoucího se přes Sibiř, Ural, východní a střední Evropu až do Portugalska. V dalším postupu dále do nitra severoamerického kontinentu tomuto lvu bránilo spojení laurentinského a kordillerského ledovce, jež představovalo zcela neprostupnou bariéru znemožňující migraci zvířete. Teprve ke konci této ledové doby se průchod uvolnil a zároveň stoupající oceánská hladina izolovala aljašské populace velkých savců od sibiřských. Trasy migrací tím nabraly odlišný severojižní směr a dovedly řadu druhů až do Mexika, případně ještě dále. Krátce poté se poprvé objevila forma lva zvaná *P. (Leo) atrox* na rozsáhlém území severoamerického kontinentu jižně od ledovce a přes Střední Ameriku se posléze dostává až do jihoamerického Peru. Donedávna panovaly mezi odborníky neshody o taxonomickém zařazení lva amerického, který co do mohutnosti nijak nezaostával za největšími eurasijskými jedinci. Nové morfometrické analýzy (jejich výsledky jsme ukázali na obr. 11 a 12 v prvním dílu), jakož i poslední molekulárněbiologické studie, ovšem shodně potvrzují blízkou příbuznost všech uvedených lvích druhů, pokud můžeme vůbec mluvit o samostatných druzích. Dá se odůvodněně předpokládat, že by se jedinci těchto populací, byť morfologicky poněkud odlišní, mohli vzájemně neomezeně křížit,



jelikož by mezi nimi chyběl jakýkoli typ reprodukční bariéry. Samci pleistocenních lvů byli ještě bez hřív a jedinci se zřejmě nesdružovali do smeček, jak činí recentní afričtí a asijské lvi. Tyto vlastnosti – nepochybně spolu úzce související – získal druh v Africe před 320–190 tisíci let, kdy se také datuje vznik současných populací. Někdy během poslední doby ledové začali tito lvi pronikat na Blízký východ a dále do Malé Asie, Persie a Indie, přičemž se místy možná střetávali s příslušníky původní palearktické populace jeskynních lvů. Stopy v jejich genetické výbavě tato hypotetická setkání ale nezanechala. Koncem pleistocénu celá původní holarktická populace lva následovala mnoho dalších zástupců tehdejší megafauny a vyhynula. Tím se symbo-

12 Mapa postupného šíření druhového komplexu lva v průběhu pleistocénu. 1 – časný střední pleistocén (počátek mindelského, resp. elsterského glaciálu), 2 – období ca před 300 tisíci let (Riss, Saal), 3 – před 300–120 tisíci let, 4 – poslední glaciál (před 70–10 tisíci let) 13 Paleolitická kresba lvího páru. V popředí samice, vzadu mohutnější samec. Na jeho siluetě je jasně patrný šourek, nikoli však hřívá.

14 Lebka amerického lva *P. (Leo) atrox*. Upraveno podle různých zdrojů. Všechny orig. M. Chumchalová 15 Kresba jeskynních lvů z francouzské Chauvetovy jeskyně z období svrchního paleolitu (kultura aurignacien), stáří kresby se odhaduje na 30–32 tisíc let. Z archivu autora

licky uzavírá pleistocenní anabáze nejen velkých koček, které na své pouti za kořisti osídlily téměř všechny kontinenty. Ty současné si své místo v přírodě dosud obhájily a nezbyvá než doufat, že se jim podaří zdolat všechny nástrahy, nyní hlavně ze strany člověka, i do budoucna.

Seznam použité a doporučené literatury je uveden na webové stránce Živa.

