

## Šavlozubí predátoři kenozoika 2.

V průběhu mladších třetihor neboli neogénu a ve starším úseku čtvrtohor (pleistocénu) dominovali šavlozubí predátoři své potravní nice téměř na všech kontinentech s výjimkou Austrálie a Antarktidy. V této době již šlo převážně o zástupce pravých šelem (*Carnivora*), a to z čeledí *Barbourofelidae* a *Felidae* (kočkovití). Pouze v Jižní Americe to v miocénu a počátkem pliocénu byli příslušníci vačnatého řádu *Sparassodonta* (představení v prvním díle, *Živa* 2015, 2: 91–96), které však i tam posléze vystřídaly jejich placentální protějšky. Ně- které z těchto šavlozubých šelem dosahovaly značných velikostí a mohly se tak směle měřit i s nejmohutnějšími současnými kočkami, jako jsou lvi nebo tygři. V kombinaci s nápadně dlouhými špičáky to z nich činilo jedny z nejimpozantnějších tvorů, kteří se kdy na Zemi vyskytovali. Ačkoli obě zmíněné čeledi daly vzniknout celé řadě takto obdařených druhů, poslední vyhynuly koncem starších čtvrtohor, aniž by po sobě zanechaly nástupce. Příčina zániku tak pozor- hodných savců zůstává nejasná, nejspíše spočívala v osudové kombinaci více nepříznivých faktorů, která nakonec udolala i tyto jinak mimořádně úspěšné predátory.

Jak již bylo uvedeno v předchozím pojednání, po vyhynutí šavlozubých zástupců nimravidů (čeleď *Nimravidae*) koncem oligocénu se počátkem miocénu šavlozubí predátoři v příslušných ekosystémech nevyskytovali. Ze Severní Ameriky v tomto období nemáme doklady ani žádných kočkovitých šelem. Zdejší ekologickou niku masožravců, obsazenou do té doby nimravidy, a dnes např. kočkovitými šelmami, tam v průběhu spodního miocénu dočasně vyplnily velké formy lasicovitých (*Mustelidae*). Největší druh, *Megalictis ferox*, přitom dorůstal velikosti dnešního jaguára. Zástupci pravých koček na tento kontinent dorazili z Eurasie přes pevninský most v místech dnešní Beringovy úžiny teprve začátkem středního miocénu. Blíže příbuzná čeleď *Barbourofelidae* pak ještě o něco později, až počátkem svrchního miocénu. Ve Starém světě sahá his-

torie kočkovitých poněkud hlouběji, a to do spodního oligocénu. Avšak na rozdíl od nimravidů, jejichž původ se datuje až do eocénu, zůstaly kočky po celý oligocén a spodní miocén omezeny pouze na Eurasii, kde také počátkem miocénu prodělaly první adaptivní radiaci. Šavlozubé typy se mezi nimi objevují poměrně pozdě, koncem středního miocénu (*Miomachairodus*). V tomto ohledu je předběhly pokročilejší formy pozoruhodných barbourofelidů.

### Řád šelmy (*Carnivora*)

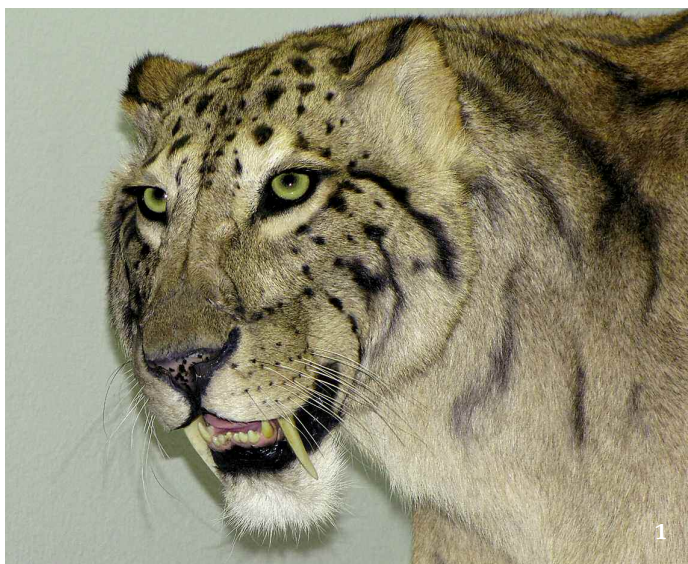
#### ● Čeleď *Barbourofelidae*

Původně byla tato skupina na základě určitých morfologických podobností taxonomicky řazena jako podčeleď v rámci čeledi *Nimravidae*, nověji ji pokládáme za samostatnou čeleď sdílející společné předky s kočkovitými. Původ barbourofelidů je s největší pravděpodobností třeba hledat

na africkém kontinentě, jehož izolace, trvající od spodní křídly až do spodního miocénu, nebyla patrně tak neprostupná. Předek nejprimitivnějších afrických barbourofelidů musel na africké území doputovat při některé z výměn savčích faun, jež v průběhu paleogénu opakovaně nastávaly v důsledku tvorby přechodných ostrovních řetězců a šelfových mostů mezi Afrikou a Eurasií. Geologicky nejstarší známý zástupce této čeledi, *Ginsburgsmilus napakensis*, stejně jako příslušníci rodů *Afromsilus* a *Syrto-smilus*, je doložen na základě spíše fragmentárních pozůstatků ze spodního miocénu Afriky, rod *Prosansanosmilus* pak z konce spodního miocénu Evropy. Šavlozubá adaptace je zvláště u afrických zástupců jen nepatrně naznačená, velikostí se tyto druhy blížily rysovi (s hmotností do 25 kg). Náležely tedy mezi menší šelmy, lovcí tomu úměrnou kořist. Teprve ve středním miocénu Evropy a Asie se s druhem *Sansanosmilus palmidens* (obr. 3) objevuje specializovaný šavlozubý predátor střední velikosti, schopný lovit i větší druhy kopytníků. Tato linie pokračuje druhem *Albanosmilus jourdani*, dosahujícím při maximální hmotnosti 80 kg zhruba rozměrů jaguára. Byla pro něj typická mohutná stavba přední části těla a zřetelně prodloužené špičáky, doprovázené protáhlým bradovým výběžkem. Svým výskytem spadá do konce středního miocénu Eurasie (savčí zóny MN 7/8, ca před 11,2–12,5 milionu let; MN biozóny jsou stratigrafické úseky neogénu definované charakteristickými společenstvy určitých savčích druhů nebo rodů, resp. jejich prvními či posledními výskytů na lokalitách). Jeho kořistí tak nepochybně byli tehdejší jelenovití (*Cervidae*), žirafovití (*Giraffidae*) a z již vyhynulých paleomerycidi (*Palaeomerycidae*), stejně jako široké spektrum prasatovitých (*Suidae*), oživujících prostředí subtropických dubovavřínových lesů.

Mimo evropskou evoluční linii *Prosansanosmilus* – *Sansanosmilus* – *Albano-*

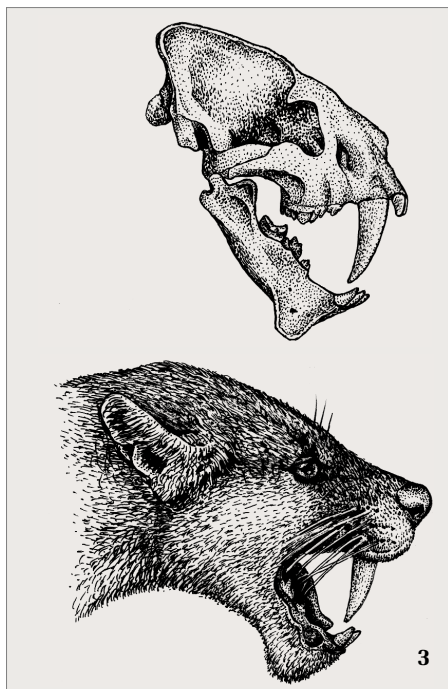
1 a 2 Detail hlavy a lebky šavlozubé kočky druhu *Megantereon cultridens* z lokality Senéze ve Francii (spodní pleistocén, stáří ca 1,6 milionu let). Originál kostry a zdařilý model zvířete v životní velikosti se nalézají v muzeu přírodní historie ve švýcarské Basileji.



*smilus* se v Eurasii a zejména v Severní Americe setkáváme ještě s rodem *Barbourofelis*. Na území Starého světa tento rod zastupuje druh *B. piveateui*, který spolu se *Sansanosmilus jourdani vallesiensis* ze svrchního miocénu Španělska náleží k nejmladším a také posledním eurasijským barbourofelidům. Nález ze střední části anatolského souvrství Sinap v Malé Asii je sice velmi fragmentární, nicméně taxonomicky jednoznačně určitelný (k typickým znakům patří hlavně dolní čelist se zachovanými zuby a charakteristickým bradovým výběžkem). Oba druhy vymírají počátkem svrchního miocénu (svrchní biozóna MN 9; ca před 9,6 milionu let), v souvislosti s tzv. valleskou krizí, kdy došlo vlivem změny klimatických podmínek k nahrazení dosud široce rozšířených subtropických lesů stepní a lesostepní formací, a tím i k vymizení různých rostlinných a na ně potravně vázaných živočišných druhů.

Pojítka mezi tímto eurasijským a severoamerickými druhy rodu *Barbourofelis* zůstává nejasná. Americké druhy jsou pravděpodobně monofyletické a jejich předkem byl zřejmě asijský zástupce rodu *Sansanosmilus*. Přítomnost druhu *B. piveateui* na lokalitách centrální Anatólie tak představuje nejspíše důsledek zpětné migrace ze Severní Ameriky, odkud známe množství dobře zachovaných pozůstatků hned několika druhů vyskytujících se zde téměř až do konce miocénu. Dají se tak na nich přesvědčivě demonstrovat postupné evoluční proměny ústící do mimořádně progresivní specializace vývojově nejmladšího druhu *B. fricki* – zřejmě nejdvozenějšího šavlozubého morfotypu v celé evoluční historii placentálních savců. Rod *Barbourofelis* navíc vykazuje oproti ostatním zástupcům čeledi různé vysoce odvozené znaky, a to jak dentální, tak kosterní. Pozoruhodná je u něj zezadu uzavřená očnínice (orbita), znak u šelem zcela ojedinělý. S podobným jevem se setkáme u rovněž šavlozubého vačnatého tylakosmila z Jižní Ameriky (blíže první díl článku v Živě).

Geologicky nejstarší a rovněž nejmenší severoamerický druh *B. whitfordi* vykazoval jen mírný stupeň šavlozubé adaptace, nicméně u dvou následujících druhů *B. morrisoni* a *B. loveorum* byla již poměrně rozvinutá. U evolučně nejvyspělejšího druhu *B. fricki* (obr. 4 a 5) pak kulminovaly všechny její typické znaky do téměř groteskní podoby. Vedle mimořádně dlouhých a stranově zploštělých špičáků se u něj setkáváme s nápadně vyvinutým výběžkem na předním vnějším okraji dolní čelisti a rovněž s výrazně trojúhelníkovitým profilem krátké a vysoké lebky. Došlo i k redukci počtu zubů a naopak k hypertrofii těch zbývajících, což je patrné hlavně v případě trháků v dolní a zvláště pak v horní čelisti. V souvislosti s ontogenezí chrupu u těchto šelem se jeví jako pozoruhodná skutečnost, že k prořezání mléčných špičáků u nich docházelo poměrně pozdě, až když ostatní mléčné zuby jeví viditelné známky opotřebení, a přetrvávaly pak ještě dlouho po nabytí permanentní dentice. Rovněž specifický výčnělek na okraji dolní čelisti u nedospělých jedinců nebyl zprvu vyvinutý, což mimo jiné naznačuje správnost použití teorie funkční



matrix na jeho utváření. Za těchto okolností si mohli mladí, lovu schopní jedinci, kteří však dosud měli mléčné špičáky, dovolit případně zlomení jednoho nebo dokonce obou zubů, aniž by je to v dospělosti nějak handicapovalo. Dospělí jedinci druhu *B. fricki* měli permanentní špičáky tak dlouhé, že to některé badatele vedlo k úvaze o jejich sekundární sociální funkci. K efektivnímu zabití kořisti odpovídající velikosti by totiž stačily zuby podstatně kratší. V tomto případě však délka šavlovitých špičáků dosahovala zřejmě samé hranice použitelnosti. Tělesná stavba všech severoamerických barbourofelidů byla mimořádně robustní, svalové úpony na kostře připomínaly spíše medvěda než velkou kočkovitou šelmu. Disproporčně silné přední končetiny sloužily k manipulaci a znehybnění kořisti. Obdobné tělesné proporce byly společné všem druhům rodu *Barbourofelis*, které se lišily hlavně velikostí a stupněm rozvoje komplexu znaků souvisejících se šavlozubou adaptací a které se v počtu dvou nebo dokonce tří druhů často vyskytují ve fosilním záznamu po určitou dobu souběžně.

Geologicky nejmladší druh *B. fricki* sdílel své životní prostředí s dalšími významnými predátory, např. šavlozubou kočkovitou velkou lvice druhu *Nimravides catocopsis* (podčeleď *Machairodontinae*) nebo s největší psovitou šelmou všech dob *Epiyon haydeni* s lebkou až 32 cm dlouhou. Bohatou potravou nabídkou zajišťovala mimořádně rozmanitá tehdejší svrchnomiocenní savčí fauna. Mezi velkými herbivorními savci dominovali zástupci mastodontů (chobotnatci – *Proboscidea*) a nosorožců (*Rhinocerotidae*). Zvláště posledně jmenovaní možná představovali spolu s prvními jihoamerickými imigranty z řádu chudozubých (*Xenarthra*) potenciální kořist pro největšího zástupce těžkopádných barbourofelidů. Ohrožení touto neobyčejně robustní šelmou však mohli být i zmínění chobotnatci (*Mastodon*, *Amebelodon*), kteří zpravidla v kohoutku dosahovali nejvýše okolo 2 m. Hlavně mladí jedinci se v případě kolektivního útoku

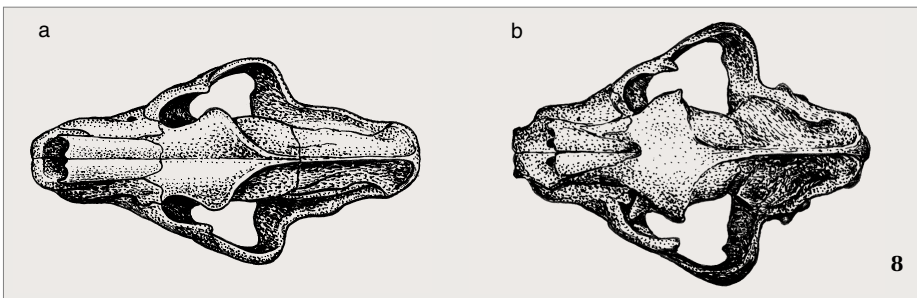
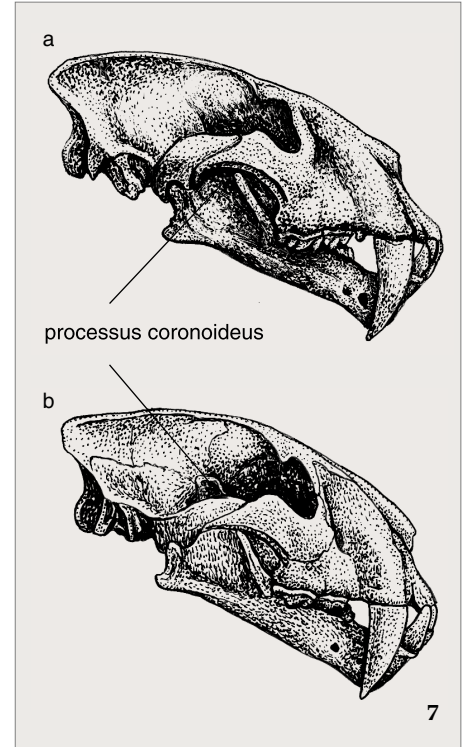
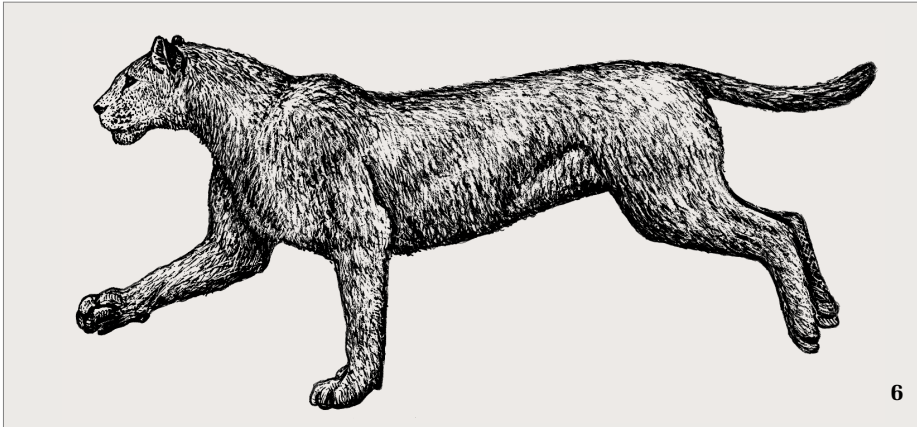
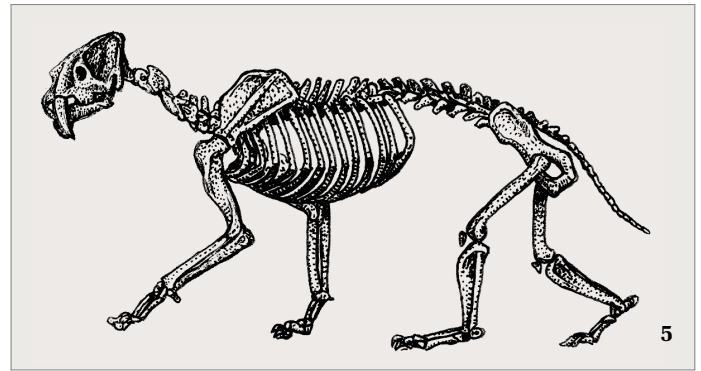
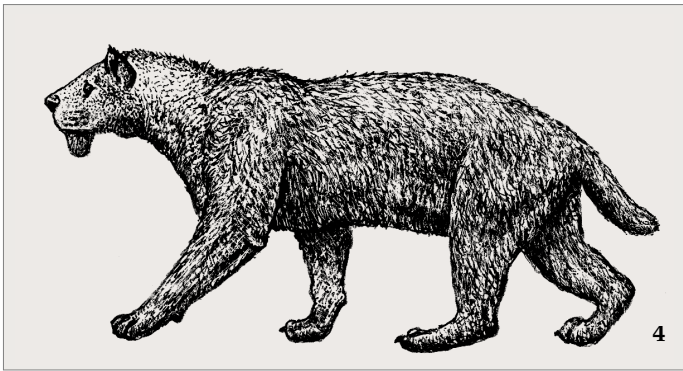
mohli stát relativně snadnou kořistí. Totéž platí i pro některé obří zástupce podřádu velbloudů (*Tylopoda*). Je otázkou, jakou loveckou taktiku barbourofelidi upřednostňovali, zda soliterní nebo lov ve skupině. Může se zdát, že vzhledem ke stavbě těla a zkráceným distálním oddílům končetin nelze usuzovat na schopnost rychlého, případně vytrvalostního běhu, který by jim umožnil dostihnout a skolit pohyblivější zvířata. Alternativou by mohl být lov ze zálohy. I ten ale bývá následován krátkým rychlým během, jak můžeme vidět např. u velkých druhů medvědů (*Ursidae*), vyznačujících se ještě robustnější tělesnou konstitucí. Možná tak nebyly lovecké možnosti barbourofelidů omezeny pouze na velké a relativně pomalé savce, ale v úvahu připadal i lov četných druhů koňovitých hipparionů a různých druhů sudokopytníků střední velikosti, např. protoceratidů (*Synthoceras*, *Syndoceras*), dromomerycidů (*Cranioceras*) nebo menších druhů velbloudů.

Na přelomu spodního a svrchního hemphillu, ke konci miocénu (ca před 6–7 miliony let) dochází na severoamerických pláních k prvnímu rozsáhlejšímu vymírání, jemuž padlo za obět spolu s některými dalšími velkými savci i uvedené trio predátorů. S druhem *B. fricki* tak definitivně vymřela celá čeleď *Barbourofelidae*. Je nesporné, že kromě změny prostředí a skladby kořisti to byl také příchod eurasijského rodu šavlozubé kočky *Amphimachairodus* (a zástupců medvědů), který v důsledku mezidruhové kompetice urychlil vymizení do té doby úspěšných predátorů.

### ● Čeleď kočkovití (*Felidae*)

Příslušníci této čeledi jsou specializovaní, výhradně masožraví (hyperkarnivorní) zástupci řádu šelem. Vyznačují se zkrácenou rostrální částí lebky a redukovánými zubními vzorcem s výraznými trháky a zejména špičáky. Pohybují se po prstech končetin (jsou digitigrádní) a až na výjimky disponují zatažitelnými (retraktilními) drápy. Nejbližší příbuznou čeledí byli vyhynulí barbourofelidi. K nejstarším zástupcům linie kočkovitých šelem řadíme oligocenní druhy *Proailurus lemanensis* a (podle některých autorů) *Stenogale julieni*, známé z fosilních nalezišť Quercy a Saint-Gerand-Le-Puy ve Francii.

Prvotní uniformitu čeledi vystřídal rychlá ekomorfolitická radiace forem a speciace druhů spojená s následujícím rodem *Pseudaelurus*. Ten dal v krátké době vzniknout v Evropě čtyřem druhům, další byly popsány ze středního miocénu Číny a z konce spodního a středního miocénu Severní Ameriky. V Evropě se rod udržel o něco déle, např. největší a nejdvozenější druh *P. quadridentatus* (s tělesnými rozměry menší pumy) přetrvával od spodního až do svrchního miocénu. Tento druh řada autorů pokládá za prvního představitele podčeledi *Machairodontinae*. Je třeba rovněž vzpomenout již zmíněný severoamerický rod *Nimravides*, zastoupený na tomto kontinentě čtyřmi druhy, který vykazuje znaky paralelní k rozvíjející se šavlozubé adaptaci u starosvětských druhů *Miomachairodus pseudailuroides* a *Machairodus aphanistus* (viz dále). V tomto



3 Rekonstrukce lebky a pravděpodobného vzhledu hlavy druhu *Sansanosmilus palmidens* z lokality Sansan ve Francii (střední miocén, MN5; blíže v textu)

4 a 5 Rekonstrukce vnějšího vzhledu a kostry druhu *Barbourofelis fricki* ze svrchního miocénu Severní Ameriky. Lebka i postkraniální skelet vykazují všechny typické modifikace spojené s velmi pokročilou šavlozubou adaptací.

6 Pravděpodobný celkový vzhled druhu *Machairodus aphanistus* (svrchní miocén, Eurasie), který se proporcerami neliší od současných velkých koček.

7 Vzájemné porovnání morfologie lebek rodů *Amphimachairodus* (a) a *Machairodus* (b). Za pozornost stojí zejména redukovaný korunní výběžek (processus coronoideus) na dolní čelisti u prvních z nich. Lebky nejsou zakresleny ve stejném měřítku.

8 Porovnání proporcí lebek druhu *M. aphanistus* (a; španělská lokalita Batallones-1) a recentního lva (*Panthera leo*; b) případě ale zřejmě jde o konvergentní vývoj a nezávislý vznik z okruhu místních druhů rodu *Pseudaelurus*, někdy řazených do rodu *Hyperailurictis*. Mezi druhy rodu *Pseudaelurus* je nutno hledat také předky všech dnešních kočkovitých šelem, tedy těch s „kónickými“ zuby.

### ● Podčeleď *Machairodontinae* Tribus *Metailurini*

Sdružuje nejméně specializované příslušníky podčeledi. První z nich se objevují relativně pozdě, až ve svrchním miocénu. Celkově tvoří velmi nesourodou skupinu, do níž se obvykle zahrnují rody *Metailurus*, *Stenailurus*, *Adelphailurus* a *Dinofelis*, dosahující velikosti menšího levharta až malého tygra. Jejich systematické postavení v rámci podčeledi *Machairodontinae* je však nejasné, vzájemné vývojové vztahy rovněž. Pro všechny byly typické jen mírně prodloužené, zato však stranově zploštělé špičáky. Nejde tedy o „šavlozubost“ v pravém smyslu tohoto slova, protože postrádají pokročilé morfologické adaptace vysoce specializovaných šavlozubých predátorů (blíže viz první díl článku).

Největší druhové rozmanitosti i tělesné velikosti dosahoval rod *Dinofelis*, známý především ze Starého světa, ale i ze Severní Ameriky. Jeho zástupci byli do určité míry ekologickou i morfologickou obdobou dnešních velkých koček podčeledi *Pantherinae*, od nichž se odlišovali mimo jiné zmíněným utvářením špičáků. Nejvíce druhů bylo popsáno z pliocénu a počátku pleistocénu Afriky, odkud máme ze svrchnomiocenní lokality Lothagam doložené vůbec nejstarší výskyt tohoto rodu. Nejlépe dochované jsou pozůstatky druhů *D. barlowi* a *D. piveteaui* z jižní Afriky,

u nichž jsou k dispozici téměř kompletní lebky a části končetin. Byla to zvířata poměrně robustní tělesné stavby s mohutnými předními končetinami, dorůstající rozměrů přesahujících největší dnešní levharty. *D. barlowi* vykazoval relativně nejvyšší stupeň (i když ve srovnání s nejspecializovanějšími příslušníky jiných tribů podčeledi stále jen mírný) šavlozubé adaptace v rámci tribu *Metailurini*. Pozůstatky rodu *Dinofelis* známe rovněž ze spodního pliocénu Evropy, kde se krátce vyskytoval druh *D. diastemata*, a z pliocénu Indie (*D. cristata*) i Číny (*D. abeli*; největší druh s délkou lebky až 30 cm). Z Gruzie pochází krásně zachovaná lebka blíže neurčeného druhu. Ze Severní Ameriky byl popsán jediný druh – *D. paleonca*. Poslední výskyt rodu je zdokumentován z východoafričických nalezišť, kde se stáří nálezů pohybuje okolo jednoho milionu let (závěr spodního pleistocénu).

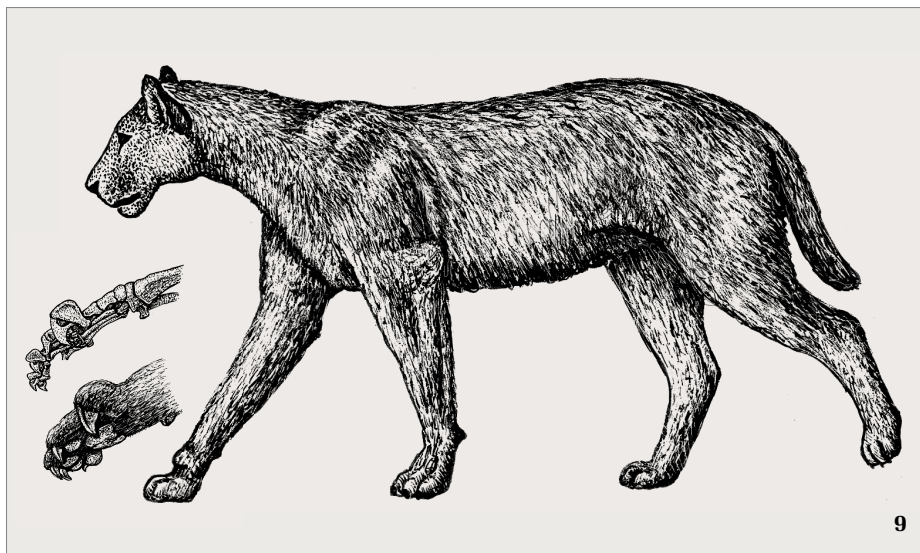
### Tribus *Homotherini*

Jeho nejstarší představitel, již zmíněný *Miomachairodus pseudailuroides*, byl doložen pouze z lokalit Yeni Eskihisar a Eçme Akçacoy (souvrství Sinap) v Turecku (koniec středního až začátek svrchního miocénu; MN 7/8 a MN 9; 12,5–9,5 milionu let). Jak napovídá jeho druhový název, svou morfologií připomíná vývojově starší menší druh *Pseudaelurus quadridentatus*,

s nímž sdílí řadu zejména dentálních charakteristik. Liší se hlavně velikostí těla a délkou více zploštělých špičáků, jakož i náznakem vroubkování na hraně jejich vnitřního i vnějšího oblouku. Jeho současníkem a zřejmě i místním potravním konkurentem byl barbourofelid *B. piva-teaui*. Počátkem svrchního miocénu se v souvislosti s rozsáhlou imigrací dalších savčích druhů objevuje i pokročilejší *Machairodus aphanistus* (obr. 6), jeden z prvních velkých druhů podčeledi *Machairodontinae*, který s hmotností do 200 kg dosahoval tělesné velikosti lva. Jeho první výskyt v Evropě se datuje zhruba před 11,1 milionu let – jde o nejpůvodnější formu, někdy klasifikovanou jako samostatný druh *M. laskarevi* (odlišuje se hlavně přítomností druhého dolního třenového zubu –  $P_2$ ). I v případě tohoto druhu je na moldavské lokalitě Kalfa zachycen souběžný výskyt s barbourofelidy, tentokrát z rodu *Sansanosmilus*. Tato skutečnost vrhá poněkud jiné světlo na běžně přijímanou teorii kompetičního vyloučení slabšího druhu silnějším, pokud oba sdílejí v ekosystému stejnou niku. V tomto případě je zjevné, že dokud byla nabídka potravního kořisti dostatečně široká, oba druhy si nepřekážely, a teprve zmíněná ekosystémová změna koncem valléského období iniciovala vymizení menšího z obou konkurentů. Ze stejného období je znám z afrického kontinentu (Tunis) druh *M. robinsoni*, který rovněž vykazuje některé primitivnější dentální charakteristiky (relativně velké třenové zuby vzhledem ke stoličce  $M_1$ , zvláště  $P_3$ ).

*M. aphanistus*, jehož typový exemplář byl popsán z německé svrchniomiocenní lokality Eppelsheim, náleží k nejlépe zdokumentovaným zástupcům rodu. Stalo se tak především na základě bohatých nálezů (včetně celých lebek a koster) ze španělské lokality Batallones-1 nedaleko Madridu – umožnily vytvoření představy o celkovém vzhledu i detailním morfologickém uzpůsobení. Tělesnou stavbou se druh blížil dnešním velkým kočkám z podčeledi *Pantherinae*, a to jak proporcemi končetin, tak délkou bederního úseku páteře. Rovněž utváření lebky zatím postrádalo řadu specifických rysů typických pro nástupnické rody *Amphimachairodus* a *Homotherium*. Z celého komplexu adaptací charakterizujících šavlozubé predátory jsou u tohoto druhu v podstatě přítomny jen prodloužené a výrazně zploštělé špičáky. V této souvislosti je zajímavý výskyt neredukovaného korunního výběžku (*processus coronoideus*), na který se upíná žvýkací sval (*musculus temporalis*). Jeho redukce totiž prodlužuje celkovou délku tohoto svalu a umožňuje zvířeti doširoka otevřít tlamu a efektivněji použít dlouhé špičáky. Uvedené skutečnosti jsou pěkným dokladem tzv. mozaikové evoluce, kdy se zpočátku vyskytují v rámci dané evoluční linie jen některé z pokročilých odvozených (apomorfních) znaků, zatímco jiné, byť by byly funkčně provázané s těmi předešlými, přetrvávají ve své původní (pleziomorfní) formě. Druh *M. aphanistus* byl typický pro celé valléské období svrchního miocénu.

Následujícímu turolskému stupni (savčí biozóny MN 11 až 13, odpovídá mio-



9

cenním mořským stupněm svrchní torton a messin; 9–5,3 milionu let) dominoval vyspělejší nástupce *Amphimachairodus giganteus*, který již vykazoval pokročilejší stupeň morfologických úprav souvisejících se „šavlozubostí“. Byly zjevně výsledkem selekčního tlaku diktovaného potřebou co nejučinnějšího použití šavlovitých zubů, jež, jak jsme už uvedli, představují první stupeň této adaptace (alespoň tomu tak je v této evoluční linii). Relativní velikost špičáků byla přitom u obou druhů víceméně stejná (obr. 7), absolutní naproti tomu velmi variabilní, daná rozměry příslušného jedince. Špičáky druhu *A. giganteus* však byly více stranově zploštělé a s pilovitým ostřím na předním i zadním okraji. Fungovaly spíše jako řezný než bodný nástroj. Dolní špičáky měl naopak co do velikosti redukované a funkčně náležely spíše k řezákům (dolním i horním), na rozdíl od dnešních velkých koček relativně dosti zvětšeným (viz první díl). Celá lebka byla zřetelně protažená, hlavně v rostrální částe, a také relativně užší než např. stejně dlouhá lebka lva nebo tygra (obr. 8). Spodní čelist měla oproti předchozímu druhu výraznější boční bradový výběžek (výběžek ventrolaterálního okraje dolní čelisti), stranově kryjící prodloužený špičák.

*A. giganteus* měl velký rozsah zeměpisného rozšíření. Vyskytoval se na území od dnešního Španělska na západě, přes tzv. řecko-iránskou bioprovincii a Střední Asii až po východní Čínu, odkud jsou známy výborně zachované lebky, některé více než 40 cm dlouhé (starší nálezy byly původně popsány jako *Machairodus palanderi*). Blízký, možná identický druh žil koncem svrchního miocénu rovněž v Africe (lokality Toros-Menalla, Čad) a byl popsán na základě neúplných pozůstatků jako *M. kabir*. Zmiňovaný jedinec měl úctyhodné rozměry – např. maximální šíře distální části kosti pažní dosahovala 107 mm. Pro srovnání, u současných lvů a tygrů kolísá mezi 70–95 mm. Podle toho byla pomocí regresní analýzy stanovena hmotnost zvířete na 350–490 kg. Musíme ovšem vzít v úvahu skutečnost, že další zjištění ohledně vyvinutosti svalových úponů a velikosti epikondylů svědčí spíše pro lehčí, méně robustní tělesnou stavbu této šelmy. To plně koresponduje s eurasijskými nálezy

9 Rekonstrukce celkového vzhledu a detail pravé přední tlapy druhu *Lokotunjailurus emageritus* vytvořená na základě téměř kompletní kostry z lokality Lothagam (konec miocénu východní Afriky). Charakteristické jsou především relativně menší hlava a delší metapodia, stejně jako spíše štíhlé končetiny.

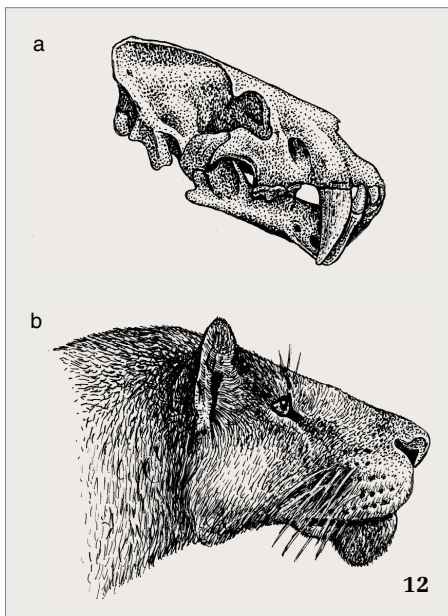
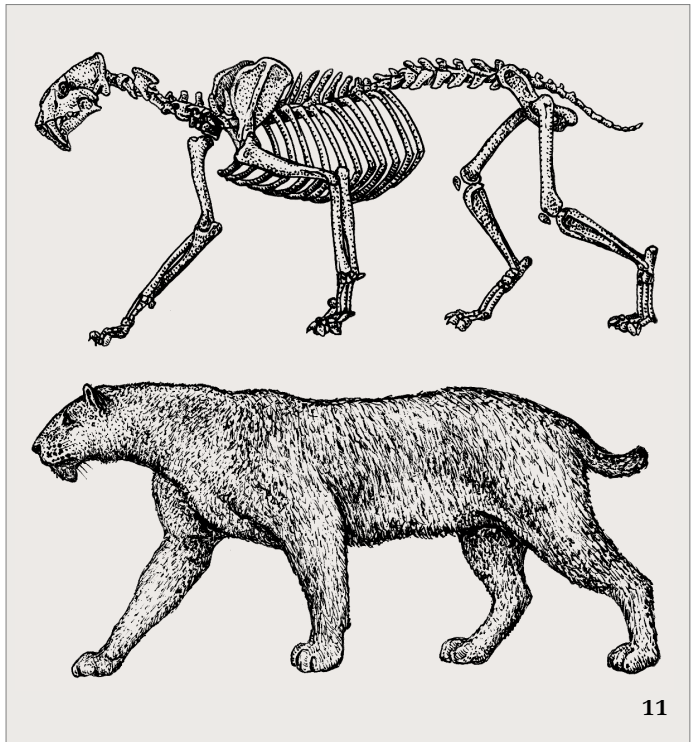
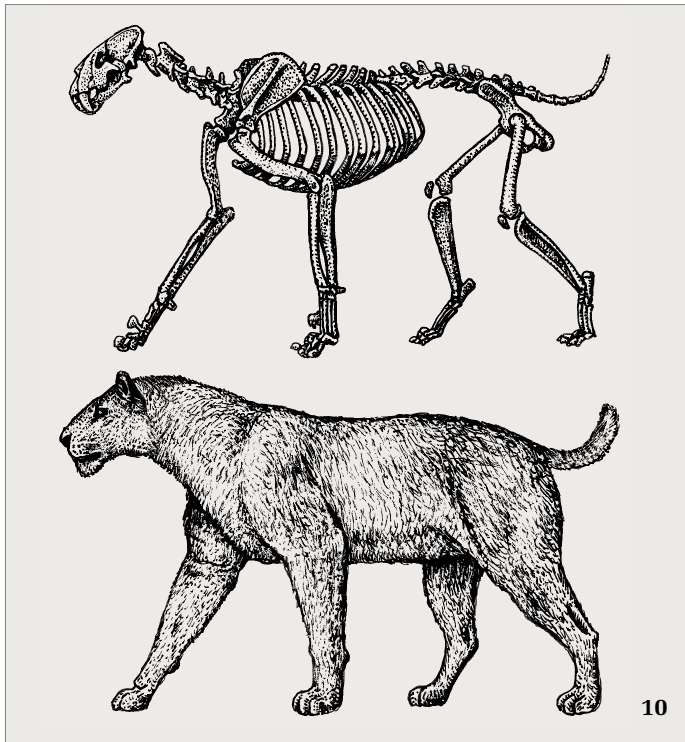
10 Rekonstrukce vzhledu a kostry druhu *Homotherium latidens* z lokality Senéze ve Francii (spodní pleistocén, stáří ca 1,6 milionu let). Výška v kohoutku okolo 110 cm

11 *Megantereon cultridens* z té samé lokality. Výška v kohoutku asi 70 cm

12 Rekonstrukce lebky a pravděpodobného vzhledu hlavy druhu *Homotherium latidens*. Upraveno podle různých zdrojů uvedených v přehledu literatury na webové stránce Živy.

Všechny kresby M. Chumchalové

rodu *Amphimachairodus*, které dokládají spíše štíhlé zvíře s proporcionálně delšími končetinami. Nejvyvinutějším prstem na přední končetině byl první prst (palec), navíc posunutý proximálním směrem (na svislé končetině vzhůru, takže se nedotýkal podkladu) a velmi pravděpodobně opatřený ostrým srpovitým drápem. Ostatní prsty byly mnohem menší. Pokud jde o páteřní skelet, soudě podle amerického druhu *A. coloradensis*, nebyl bederní úsek páteře příliš zkrácen. V tomto směru nejen rod *Amphimachairodus*, ale i všechny další rody tohoto tribu značně vybočují ze somatického morfotypu charakteristického pro vysoce specializované šavlozubé predátory, tedy např. zástupce rodů *Thylacosmilus*, *Eusmilus*, *Barbourofelis* a *Smilodon*. Ostatně ani špičáky nedosahovaly u žádného z představitelů tribu *Homotherini* zdaleka takové relativní délky jako u výše jmenovaných. Z uvedených skutečností se dá usuzovat na vysoce pohyblivý (kursoriální) typ šelmy přizpůsobený ke štvání rychlé kořisti. Při dostižení byla stržena k zemi právě k tomu uzpůsobeným drápem prvního prstu, aby se následně zanořily do její krční oblasti dva ostré pilovité špičáky. Tento obraz koresponduje i s doloženým lesostepním a savanovitým prostředím, jež dominovalo tehdejšími biotem a rozprostíralo se v širokém pásu napříč celou Eurasií, v Severní Americe



a v severní Africe. Uvedené modifikace, hlavně běžecké dovednosti a disproportionální velikost 1. prstu, kulminovaly u příbuzného rodu *Lokotunjailurus* z konce miocénu severní (*L. fanonei*) a východní Afriky (*L. emageritus*, obr. 9), který se tak vzdáleně podobal dnešnímu gepardovi.

Turová fauna býložravých savců byla mimořádně bohatá. Kromě četných druhů rodu *Hipparion*, tříprstých koní původem ze Severní Ameriky, vyskytujících se v početných stádech a tvořících převažující složku tehdejší bioty, se zde nalézala hojnost turovitých sudokopytníků, zejména různých antilop (např. *Palaeoryx*, *Tragoportax*), gazel (*Gazella*), krátkokrkých (*Paleotragus*, *Helladotherium*) a dlouhokrkých žiraf (*Bohlinia*, *Giraffa*), prasat (*Microstonyx*) a mnoha dalších pozoruhodných tvorů. Jako příklad lze uvést ankylotéria (*Ancylotherium*) a chalicotéria (*Chalicotherium*) – savce z řádu licho-kopytníků (*Perissodactyla*), jejichž prsty nebyly zakončeny kopyty, nýbrž drápy,

starobylé chobotnatce deinotéria (*Deinotherium*), mastodonty a také rohaté i bezrohé nosorožce (např. *Chilotherium*). Uvedená skladba savčí fauny se pochopitelně měnila s místem svého regionálního výskytu a v čase. Přes značnou velikost však *Amphimachairodus giganteus* ty největší zástupce turovácké fauny, popř. jejich africké a severoamerické ekvivalenty, nelovil, nanejvýš tak jejich mláďata. Soustředil se spíše na kopytníky střední až větší velikosti (do 1 000 kg). Velkou vnitrodruhovou variabilitu tohoto druhu vysvětlují někteří odborníci pohlavní dvojtvárností a usuzují z toho na život ve smečce s hierarchickým uspořádáním (s dominantním samcem, jako např. u recentních lvů), a tedy i kolektivní způsobu lovu. Podobný velikostní rozdíl nacházíme však u solitérně žijících tygrů, takže tento argument se nezdá být postačující. Jisté je, že život ve smečce by skýtal velkou výhodu, protože i takto mohutný predátor čelil konkurenci v podobě obrovských medvědů rodu *Agriotherium* a jen o málo menších hyen rodu *Adcrocuta* a *Percrocuta*. Přesto byl rod *Amphimachairodus* mimořádně úspěšný a podařilo se mu v několika příbuznýchruzích dosáhnout velkého geografického rozšíření. Často je pokládán za rod parafyletický, neboť v širším pojetí by měl zahrnovat i zástupce rodu *Homotherium*. Přechodnou formu vedoucí k tomuto rodu patrně představuje druh (*Amphi*)*Machairodus kurteni* z konce miocénu Střední Asie.

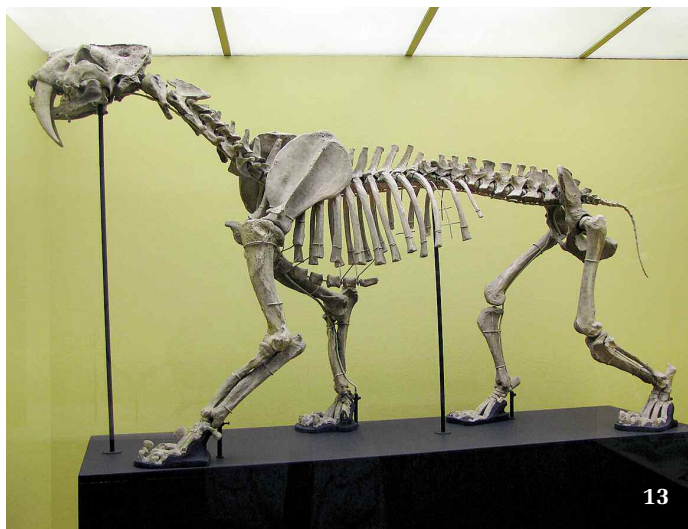
Samotný rod *Homotherium* se objevuje koncem spodního pliocénu v Eurasii a o něco později v Africe a Severní Americe. Popsáno bylo více druhů (např. z našeho území *H. moravicum*), přičemž až na druhy *H. serum* (Severní Amerika) a *H. hadarensis* (Afrika) byly zbývající ztotožněny s druhem *H. latidens* (obr. 10 a 12). Všechny tři se vyznačovaly poměrně zvláštní tělesnou stavbou, přední končetiny měly dlouhé, zadní naopak relativně kratší, takže se jim linie hřbetu směrem

k ocasu musela poněkud svažovat, podobně jako probíhá u dnešních hyen (*Crocuta*, *Hyaena*). Stejně jako u předchozích rodů *Amphimachairodus* a *Lokotunjailurus* svědčila morfologická úprava samotného autopodia (nejdistálnějšího úseku končetiny) opět pro adaptaci k běhu a z toho plynoucí způsobu lovu. Je zajímavé, že rod *Homotherium* vymizel nejdříve v Africe, odkud máme poslední nálezy datované zhruba do období před 1,5 milionem let. V Asii a v Evropě to bylo o dost později, někdy počátkem předposlední doby ledové (ca před 300 tisíci lety). Nedávno však došlo k objevu spodní čelisti této šelmy v šelfové oblasti dna Severního moře (v poslední době ledové šlo o souš – Doggerland), jejíž stáří bylo radiokarbonovou metodou určeno na 28 tisíc let. Je proto možné, že nějaká reliktní evropská populace přečkala téměř až do konce poslední doby ledové, nebo šlo o migraci přes území tzv. Beringie ze Severní Ameriky, kde tento rod žil až do konce pleistocénu.

Ze Severní Ameriky někdy před jedním milionem let pronikl rod *Homotherium* také do Jižní Ameriky, odkud byl popsán druh *H. venezuelensis*. Ten ovšem nápadně připomíná *Xenosmilus hodsonae*, severoamerický druh přibližně stejného geologického stáří, který se v mnoha ohledech vymyká somatickým standardům tohoto tribu, neboť máme před sebou zvíře velmi svalnaté a robustní konstituce. V tomto směru se oba druhy podobají spíše posledním zástupcům tribu *Smilodontini*, i když většinou dalších charakteristik odpovídají svému zařazení. Soudě podle doprovodných kosterních zbytků v jeskyni na Floridě, kde *X. hodsonae* patrně přebýval, živil se hlavně vyhynulými druhy pekarí.

#### Tribus *Smilodontini*

Zahrnuje vůbec nejspecializovanější šavlozubé predátory podčeledi *Machairodontinae* (*Felidae*). Za jeho nejpůvodnější zástupce jsou považovány rody *Paramachairodus* a *Promegantereon*. Na první ze



13



14

jmenovaných musíme však pohlížet jako na bazální člena celé skupiny s tím, že stojí mimo hlavní evoluční linii. Má totiž zřetelně pilovité ostří plochých a mírně prodloužených špičáků, což je progresivní znak, který chybí nejen u druhého rodu *Promegantereon*, ale i u jeho možných následovníků z rodu *Megantereon*. Zástupci obou rodů, druhy *Paramachairodus orientalis*, *P. maximiliani* a *Promegantereon ogygia* ze všech dnešních koček nejvíce připomínaly levharta obláčkového. Zatímco z prvních dvou druhů jsou známy jen zlomkovité pozůstatky, druhý je dobře zdokumentován díky uceleným kosterním nálezům z již zmíněné lokality Cerro de los Batallones-1. Jeho vývojová spojitost s pokročilejšími pliocenními a pleistocenními rody *Megantereon* a *Smilodon* je však spíše spekulativního rázu.

Rozšíření staršího a evolučně původnějšího rodu *Megantereon* se datuje od svrchního pliocénu po střední pleistocén v řadě druhů v Africe, Eurasii a Severní Americe. Nejznámější je *M. cultridens* ze spodního pliocénu až spodního pleistocénu Evropy (obr. 1 a 11). Dosahoval zhruba velikosti jaguára, byl robustně stavěný s dobře vyvinutou muskulaturou, zvláště na předních končetinách. Vpředu na obou dolních okrajích spodní čelisti měl výrazně vyvinuté kostěné výběžky, na které svou vnitřní plochou náležaly oba špičáky. Jediná téměř úplná kostra tohoto druhu pochází ze Senéze ve Francii (viz obr. 2). Původ rodu je nejasný, dlouho se jako nejstarší doklad uváděl nález asi 4,4 milionu let staré spodní čelisti ze severoamerické lokality na Floridě. To ovšem mnozí odborníci zpochybňují. Nedávno byla ze svrchnímiocenní lokality Toros Menalla v Čadu popsána rovněž spodní čelist, která se v řadě morfologických aspektů blíží tomuto rodu mnohem více. Je proto možné, že rod *Megantereon* má africký původ. V každém případě z tohoto kontinentu nejdříve vymizel – asi před 1,5 milionem let. O něco déle se udržel v Evropě, kde je naposledy zachycen na německé lokalitě Untermassfeld (0,9 milionu let). Poslední eurasijský druh *M. inexpectatus* pochází ze středního pleistocénu (lokality Čukutien v Číně; ca 400–500 tisíc let). Výběžky na dolní čelisti měl značně redukován, takže mu podobně jako u rodu *Smilodon* musely špičáky

vyčnívat ven z tlamy. Na území Severní Ameriky je doložen druh *M. hesperus*, který byl současníkem evropského *M. cultridens*.

Někdy před 1,5 milionem let se z něj vyvíjí *Smilodon gracilis*, který dává ca před 0,5 milionem let vzniknout většímu a pokročilejšímu *S. fatalis*, známému především na základě více než dvou tisíc jedinců z kalifornských asfaltových jam v Rancho la Brea. Ještě předtím, zhruba před jedním milionem let, se však *S. gracilis* dostává na jihoamerický kontinent, kde se z něj stal nejmohutnější savčí šavlozubý predátor všech dob, *S. populator*. Vnějšími rozměry sice největší jedince druhu *Amphimachairodus giganteus* pravděpodobně nepřekonal, hmotností zřejmě ano. Mohutnost jeho kostry byla opravdu mimořádná a extrémně vyvinuté svalové úpony svědčí o obrovské síle (obr. 13). Jde také bezpochyby o nejspecializovanějšího člena celé podčeledi *Machairodontinae*, vybaveného přímo ukázkovým komplexem všech modifikací spojených s šavlozoubou adaptací. U postkraniálního skeletu je nápadný především proporcionálně dlouhý krk a naopak krátký bederní úsek páteře i velmi krátká metapodia končetin (viz první díl článku). Odpovídající znaky jsou přítomny také na lebce (obr. 14). Není pochyb, že tyto vlastnosti byly uzpůsobením k lovu příslušníků tehdejší jihoamerické megafauny (chudozubých a kopytníků skupin *Notoungulata* a *Litopterna*). Uvedený druh byl jeden z mála šavlozubých predátorů, který se mohl odvážit napadnout i kořist z řádu chobotnatců, představovanou mastodonty druhu *Notiomastodon platensis*. Dalo by se říci, že druhem *S. populator* pomyslně vrcholí evoluce šavlozubého ekomorfortypu jako takového. Jeho vláda však netrvala dlouho. Před 10 tisíci lety se stal spolu s mnoha dalšími druhy velkých savců Severní a Jižní Ameriky obětí masového vymírání na konci pleistocénu. V této souvislosti se spekuluje nejen o klimatických změnách, ale i vlivu člověka.

#### Možné příčiny zániku

S poněkud odlišnou situací se v tomto ohledu setkáváme ve Starém světě, tj. na území dnešní Afriky a Eurasie. Vymizení zdejších četných druhů šavlozubých koček v průběhu miocénu až po pleistocén

13 a 14 Kostra a detail lebky druhu *Smilodon populator*. Za pozornost stojí velmi zkrácená metapodia končetin, dlouhý krk a celkově neobvykle robustní stavba skeletu. Na lebce je patrný početně redukovaný chrup, široký jařmový oblouk a hluboká fossa masseterica pro začátek a úpon žvýkáčeho svalu. Nápadné je rovněž velké foramen infraorbitale (otvor v horní čelisti pod očnicí), z něhož vybíhá stejnojmenný nerv, inervující mimo jiné i hmatové (sinusové) chlupy. Snímky S. Knora

nedoprovázely žádné katastrofické okolnosti. Většina z nich tak nejspíše podlehla vlivu měnicího se prostředí a hlavně konkurenci nastupujících velkých koček z podčeledi *Pantherinae*. Není náhodou, že se doba zániku posledních zástupců podčeledi *Machairodontinae* významně kryje s pozvolným šířením lva v Africe (i mimo ni) a tygra v Asii, přičemž oba tyto druhy předstihovaly i ty největší představitelé rodů *Dinofelis*, *Megantereon* a *Homootherium* jak velikostí těla, tak relativní velikostí mozku. Mimoto, šavlozubé kočky také patrně nedokázaly zužitkovat ulovenou kořist do té míry, jako jejich méně specializovaní příbuzní. Navíc si řada šelem, zejména lvi a hyeny skvrnitě (*C. crocuta*), osvojila život ve smečce a kolektivní způsob lovu a obrany, kterému je těžké vzdorovat. V této souvislosti si je třeba uvědomit, že šavlozubé kočky se v rámci své potravní gildy zaměřovaly na podobnou lovnou zvěř jako jejich konkurenti z řad jiných šelem, od kterých se etologicky lišily především způsobem lovu přepadením ze zálohy (i když ne vždy), a hlavně metodou usmrcení kořisti přetětím krčních tepen. Pokud však dochází k tak přímé potravni a teritoriální kompetici, rozhoduje u šelem většinou velikost a hrubá síla, případně početní výhoda organizovaného klanu. Převážně soliterně žijící šavlozubé kočky nepochybně byly skvělymi lovci, ovšem kořist je nutné ubránit, a ochránit je třeba i vlastní mláďata. Právě v těchto aspektech se s největší pravděpodobností ukázaly být těmi slabšími.

Použitou literaturu uvádíme na webové stránce Živý.