

Paleontologické objevy Charlese Darwina v Jižní Americe II. Jihoameričtí kopytníci

Velký druh savce *Toxodon platensis* objevený Charlesem Darwinem r. 1833 a popsáný Richardem Owenem o čtyři roky později byl prvním objevem velkého jihoamerického kopytníka vůbec; zahájil početnou řadu nálezů zcela neznámých savců, kteří žili v průběhu třetihor až čtvrtohor v prostoru Jižní Ameriky. Toxodonti tak uvedli na paleontologickou scénu pestrý okruh endemických savců, kteří jsou typičtí vzájemně souběžným (konvergentním) vývojem. Většina jich je víceméně podobná „pravým“ býložravým lichokopytníkům (*Perissodactyla*) a sudokopytníkům (*Artiodactyla*). *Toxodon* se např. svými tříprstými končetinami dokonale podobal nosorožcům a stavbou těla i lebkou dnešním hrochům – přesto však mezi ně nepatřil a stal se prvním známým představitelem pestrého řádu *Notoungulata* ze skupiny či nadřádu *Meridiungulata*.

První Darwinův objev

Svoji exkurzi na východě jihoamerické pevniny 26. listopadu 1833 líčí Ch. Darwin takto: „...vyrazil jsem na zpáteční cestu přímo do Montevidea. Když jsem zaslechl o velkých kostech u sousední farmy na toku Sarandis, malého přítoku řeky Río Negro, hned jsem se tam vypravil a od místního farmáře jsem za 18 pencí koupil velkou lebku toxodonta. Lebka byla zřejmě

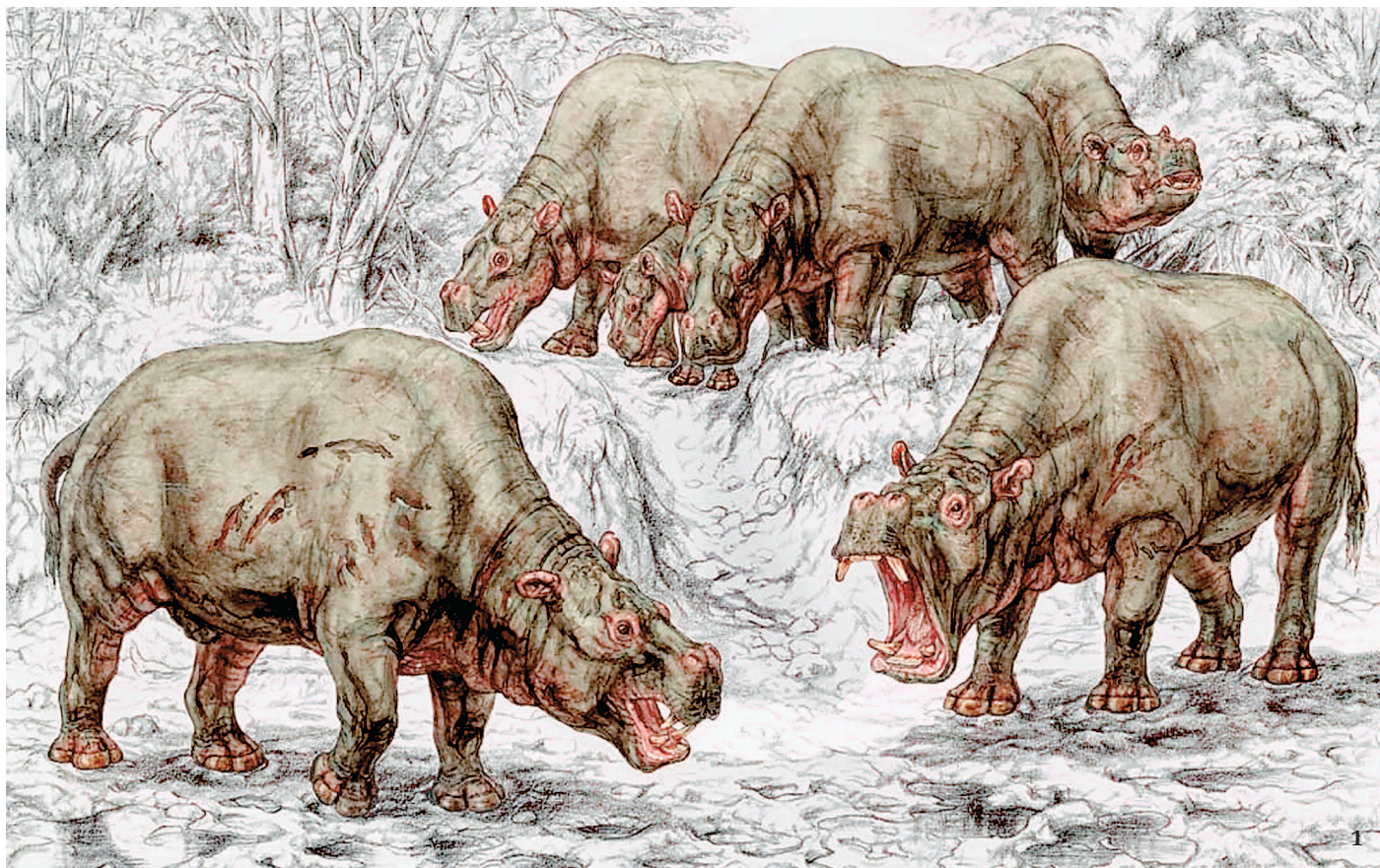
při objevu neporušená, ale jeho chlapani si zvolili lebku za cíl a několik zubů vytloukli kameny. S velkou dávkou štěstí jsem později 180 mil dále nalezl podobný zub, který se přesně hodil do zubní jamky na této lebce. Zbytky tohoto pozoruhodného zvířete jsem nalezl ještě na dvou dalších místech, takže muselo být kdysi hojně. V usazeninách rozsáhlého ústí řeky Río Negro jsou kosti zvířat velmi hojné... Jsem

přesvědčen, že ani jedno z těchto zvířat nezahynulo v bažinách současných řek, ale jejich kosti byly spíše odkryty či erodovány proudem vodních toků, které se na dně zařezávaly do starších vrstev, kde byly kosti původně uloženy. Lze proto usuzovat, že celá oblast pamp je rozsáhlým pohřebištěm těchto zvířat.“

Několik měsíců po Darwinově návratu z cesty lodí *Beagle* přednášel R. Owen 19. dubna 1837 o nálezů lebky na schůzi Geologické společnosti v Londýně. Uvedl nové rodové jméno *Toxodon* a vyslovil pozoruhodný názor: „...tento živočich představuje další krok ve stupních savčích druhů, kteří vedou od hlodavců přes tlustokožce až ke kytovcům.“ Rodové jméno zvolil na podkladě Darwinova nálezů zubu (obr. 3), který svým zakřivením připomínal luk (řecky toxon).

Georges G. Simpson k tomu r. 1980 poznamenává: „...tehdejší Owenova myšlenka jistě nevyjadřovala vývojový názor, protože Owen nebyl nikdy zastáncem vývoje. Jeho úsudek dnes na první pohled nedává smysl, ale je dokladem jeho víry ve sled bytostí stvořených Bohem. Tím, že svého nového toxodonta řadí k velkým čtyřnohým kopytnatým tlustokožcům vyslovil vcelku správný názor – ale určitě tím nemyslel na jeho původ – tj. na fylogenetické souvislosti.“ Owenův úsudek však svědčí také o tom, že se vlastně stal – jako řada badatelů po něm – prvním obětí vývojové konvergence (tj. podobnosti nepřibuzných zvířat) jihoamerických druhů, které v jejím

1 Toxodonti (řád *Notoungulata*) jsou typickým příkladem souběžného vývoje. Způsobem života v povodí řek i zjevem se podobali hrochům, jejich končetiny však byly tříprsté, připomínající nosorožce. Orig. P. Major (2005)



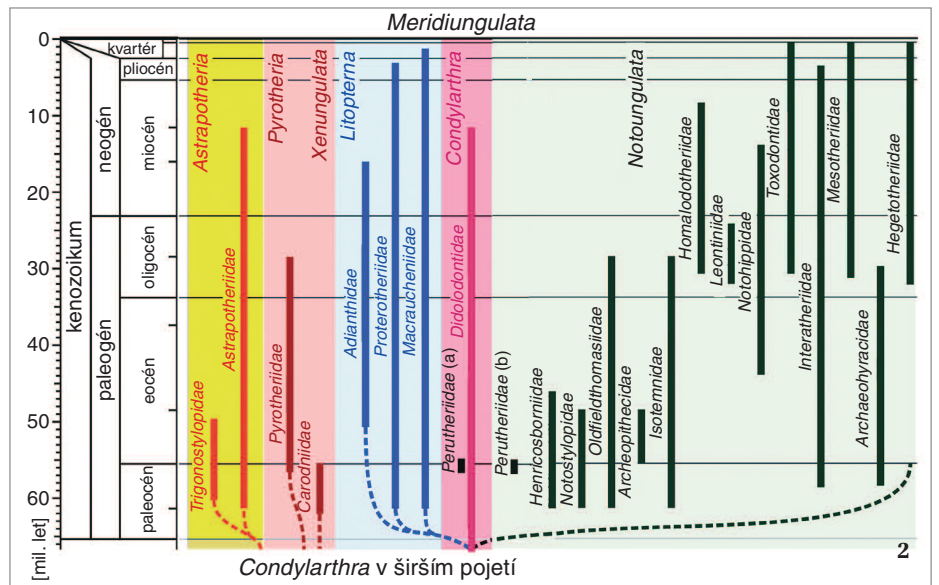
rámci napodobovaly zástupce již známých savců. A tak opakovaně vznikaly teoretické úvahy o původu mnoha savců, dokonce i člověka, v Jižní Americe.

Původ meridiungulátů

Z vývojového schématu jihoamerických meridiungulátů na obr. 2 vyplývá, že pocházeli nejméně ze tří skupin zvláštního řádu *Condylarthra* již během křídy v závěru druhohor. Jde o starobylý řád významný svou klíčovou úlohou v dalším vývoji savců, zejména kopytníků. Do řádu *Condylarthra* zahrnujeme nespecializované všežravé savce, kteří se již od svrchní křídy a během starších třetihor vyskytovali na kontinentech Jižní a Severní Ameriky, Eurasie a Afriky s výjimkou Austrálie. Jejich typickým představitelem byl všeobecně rozšířený rod *Phenacodus* (obr. 6 a 7). *Condylarthra* se pak na oddělených pevninách vyvíjela samostatně, i když občas docházelo v rámci migrací k vzájemným výměnám. V úplné izolaci probíhal další rozvoj po celé období třetihor pouze na jediném kontinentu – v Jižní Americe. Sem zástupci prvních kopytníků pronikli migrací ze Severní Ameriky a vytvořili celkem pět vývojových větví (taxonomicky řádů) endemických jihoamerických meridiungulátů. *Toxodon* byl představitelem nejpočetnějšího řádu *Notoungulata* a rod *Macrauchenia*, objevený také Ch. Darwinem, byl zástupcem řádu *Litopterna*.

Už v počátcích rozvoje meridiungulátů byla jejich významnou vlastností adaptace končetin a chrupu. Šlo o reakci na globální změny životního prostředí během třetihor: panovalo stále sušší klima a lesní vegetace ustupovala travnatým plochám. Býložraví kopytníci se tak ocitli v prostředí suchých a otevřených savan a stepí, s převládající vegetací různých druhů travin. Analýza jihoamerických fosilních půd prokázala přítomnost charakteristických travních pylových zrn v paleocénu na samém počátku třetihor, a první druhy meridiungulátů s vysokými korunkami stoliček jsou doloženy ze spodního oligocénu. Z toho vyplývá, že tyto změny probíhaly na půdě jihoamerického ostrova mnohem dříve než na ostatních pevninách, kde se obdobné změny prostředí spolu s adaptacemi kopytníků objevují až během miocénu se značným zpožděním mnoha milionů let.

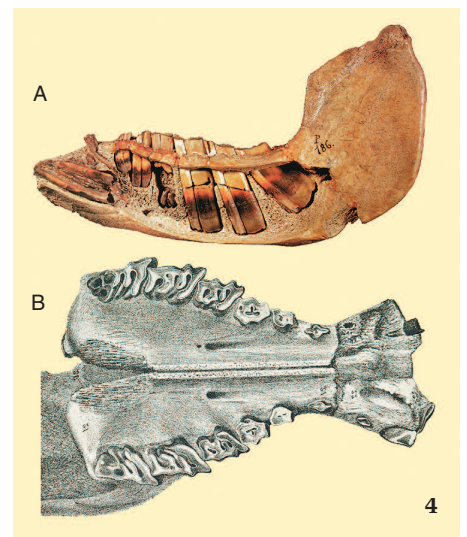
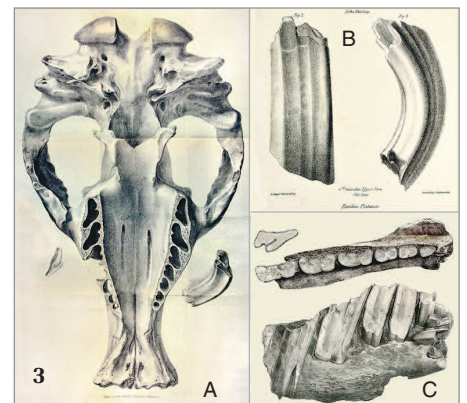
Izolovaný vývoj jihoamerických kopytníků však provázela řada dalších zvláštností. Např. zástupci „výchozího“ řádu *Condylarthra* přežívali v jihoamerických třetihorách dlouho, až do miocénu, zatímco v Severní Americe a v Eurasii vymřeli již dávno v průběhu starších třetihor. Badatelé pro ně v Jižní Americe vytvořili čeleď *Didolodontidae*, která soustřeďovala vývojově konzervativní listožravé rody s nízkými korunkami stoliček (např. paleocénní a eocénní *Asmithwoodwardia*, *Didolodon* ad.), žijící zřejmě v enklávách pralesů v povodí řek. Paleontologická expedice univerzity v MontPELLIÈRE v oblasti Lago Umayo u jezera Titicaca v Peru v r. 1967 objevila další čeleď meridiungulátů *Perutheriidae* s druhem *Perutherium altiplanense*. Jeho stáří bylo původně stanoveno do svrchní křídy, novými testy se však opravilo na



2 **Fylogeneze jihoamerických kopytníků ze skupiny Meridiungulata, která zahrnuje celkem pět vývojových větví. Jejich původ lze odvodit až ze tří skupin řádu Condylarthra. Upraveno podle: R. L. Carroll a kol. (1993)**

3 **Lebku velkého býložravce (A, délka cca 80 cm) a část spodní čelisti (C) koupil Ch. Darwin v listopadu 1833 od farmáře v okolí ústí Río Negro nedaleko Montevidea. Později našel stoličku téhož druhu zvířete (B), která se přesně hodila do jedné z alveol. Zahnutý tvar zubu přivedl autora odborného popisu R. Owena r. 1837 ke stanovení rodového jména Toxodon. Tvar bezkořenové stoličky prokazuje typickou vlastnost většiny meridiungulátů – neustálý růst jako adaptaci na spásání stepních trav. T. platensis byl pro vědu první známý zástupce fosilní endemické savčí fauny Jižní Ameriky. Nálezy pocházejí ze čtvrtohorních říčních usazenin. Podle: R. Owen (1837)**

4 **A – levá spodní čelist mláďete Toxodon platensis (originál F. Ameghina, 1901) s odejmutou vnější stěnou čelisti, kdy je vidět sloupcovité stále dorůstající zuby. B – R. Owen popsal r. 1853 další rod čeledi Toxodontidae – Nesodon, podle lebky se zachovaným chrupem; patrová část lebky. Podle: R. Owen (1853)**
 5 **Postup rekonstrukce vzhledu Toxodon platensis. A – kostra podle popisu R. Lydekera (1894), B – svalová studie a detaily hlavy, C – celková rekonstrukce. Orig. P. Majora (B, C, 2005)**

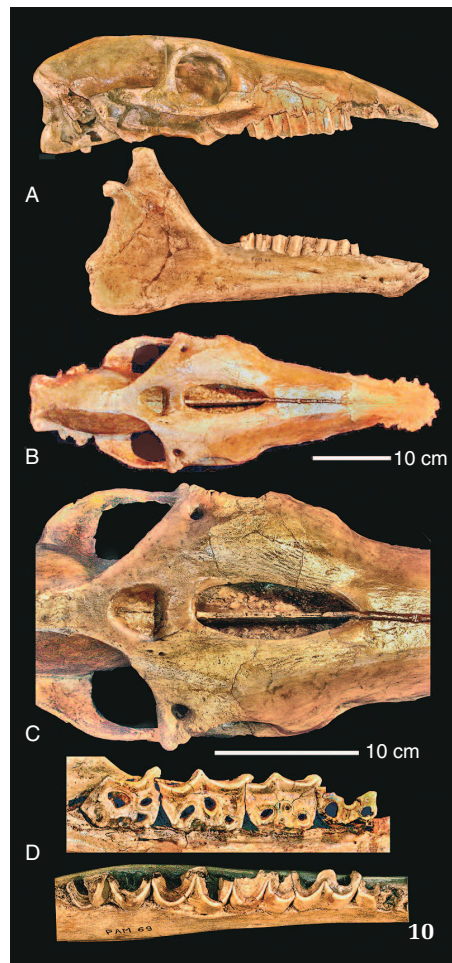
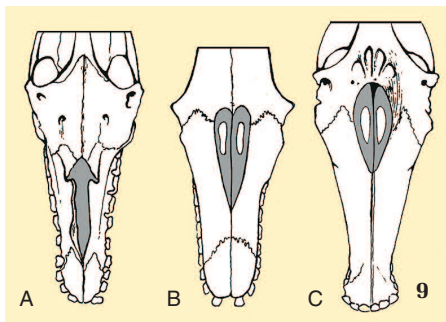
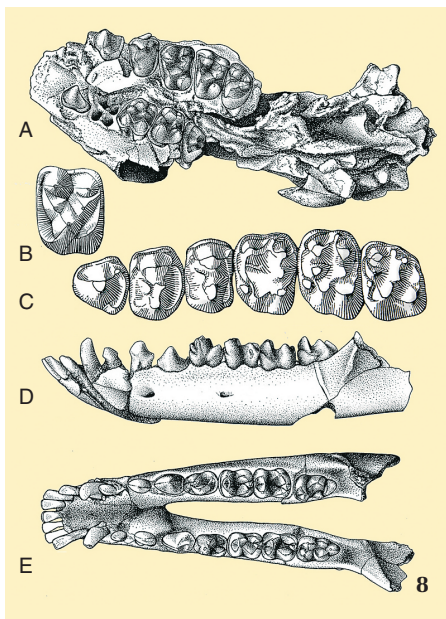
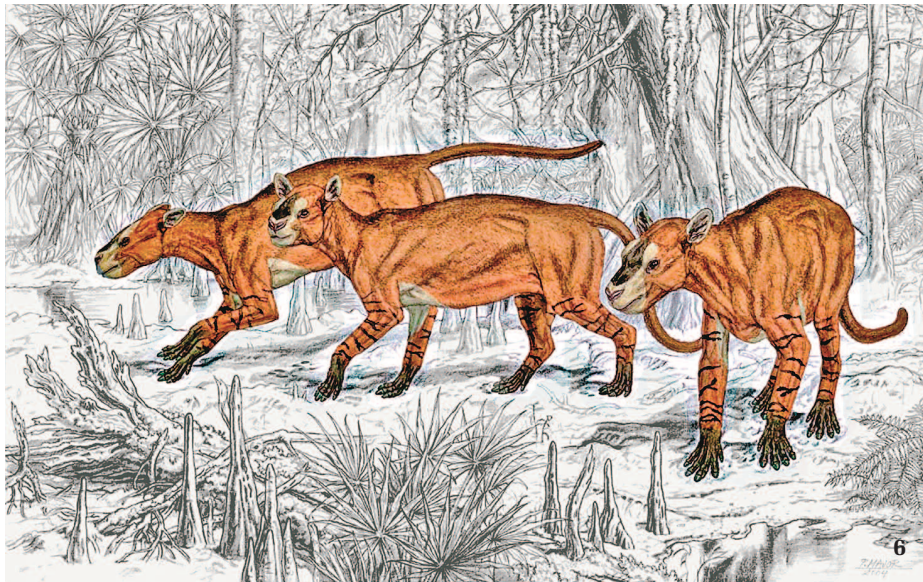
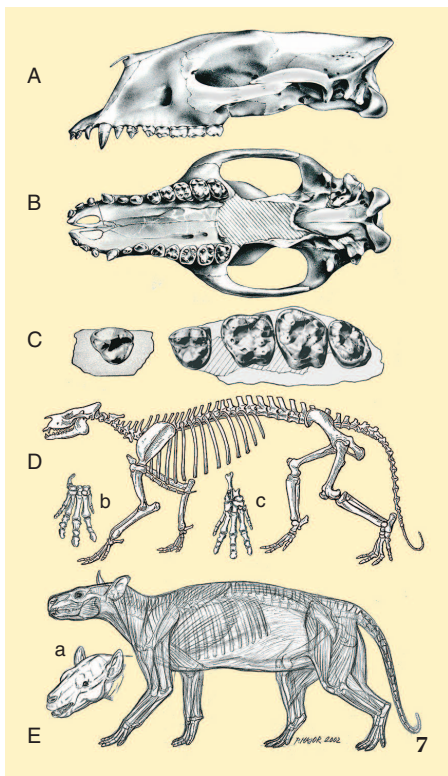
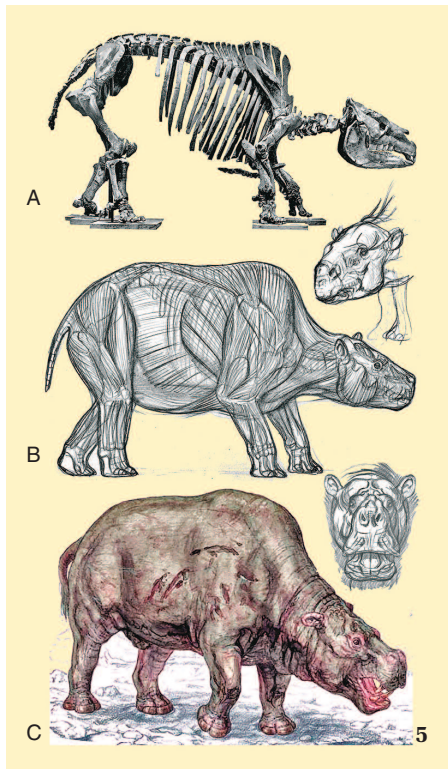


spodní paleocén, a tak je tento druh dalším potomkem jedné vlny severoamerických migrantů – buď v rámci nejstarších didolodontidů, nebo notoungulátů.

Osídlování Jižní Ameriky severoamerickými savci bylo zkoumáno s velkou pozorností a badatelé se dnes shodují na tom, že na jih pronikly možná již během svrchní křídy pouze tři skupiny savců: *Condylarthra*, prvotní chudozubí (*Xenarthra*) a vačnatci – *Marsupialia* (ti jediní pokračovali přes Antarktidu dále až do Austrálie). Je důležité, že mezi nimi chyběly šelmy – úlohu predátorů hráli zprvu jen plazi (zejména krokodýli) a ptáci (dravé nelétavé rody obřích rozměrů *Pelecornis* a *Phorusrhacos* objevené C. Ameghi-

nem ve středním miocénu souvrství Santa Cruz). Masožravci se však mezi savci záhy vyvinuli překvapivě jenom v rámci vačnatců čeledi *Borhyaenidae*.

Proč na jih pronikly jen tři řady savců, však stále zůstává záhadou. Domníváme se, že jednotvárný a nápadně chudý ráz příchodících savců lze vysvětlit stavem tehdejšího „spojení“ obou amerických kontinentů na přelomu křídy a terciéru. Geologové zde v závěru druhohor předpokládají proměnlivé souostroví při kolísající mořské hladině v tektonicky neklidné sopečné oblasti, což mělo jistě na průchodnost koridoru silný filtrační účinek. Přitom jsou noví osídlenci ze severu shodně na nízkém stupni vývoje, což naznačuje, že



6 Rod *Phenacodus* (řád *Condylarthra*) byl nesespecializovaný savец z přelomu křídý a starších třetihor rozšířený v Laurasii a podobný prvním migrantům osidlujícím Jižní Ameriku. Orig. P. Major (2005)
7 Příklad savce řádu *Condylarthra* (rod *Phenacodus*), který na rozhraní křídý a třetihor osídlil Jižní Ameriku z Laurasie a stal se zde jedním z výchozích typů pro vývoj meridiungulátů. Lebka v pohledu z boku (A), zespu (B) a detail horního nízkokorunkového bunodontního chrupu (C); podle: J. G. M. Thewissen (1990); D – kostra s detaily chodidel končetiny přední (b) a zadní (c); podle: W. Gregory (1951); E – svalová studie s detailem hlavy (a) v kresbě P. Majora (2002)

8 Příklady nálezů prvních osídlenců Jižní Ameriky z řádu *Condylarthra*, z nichž se vyvíjely četné linie meridiungulátů. B – první doklad (holotyp) rodu *Asmithwoodwardia* nalezený Carlosem Ameghinem v paleocenních vrstvách Patagonie a popsáný jeho bratrem Florentinem v r. 1897 a 1901 (kresba z r. 1901); A, D, E – nové nálezy rodu *Asmithwoodwardia* z r. 1979. Lebka v pohledu zespu (A), spodní čelist v pohledu z boku (D) a shora (E). C – chrup horní levé čelisti rodu *Didolodus* (popsáný r. 1897). Ameghinův holotyp. Podle: G. Simpson (1948)
9 V rámci čeledi *Macraucheniiidae* (řád *Litopterna*) objevili paleontologové vývo-

jovou řadu rodů (*Theosodon*, *Scalabrinitherium* a *Thoatherium*) s postupujícím vývojem chobotu, tj. se třemi stadii posunu nosních otvorů dozadu do polohy typické pro chobotnaté savce. Podle: C. P. de Couto (1979)
10 Lebka a spodní čelist (A) rodu *Macrauchenia* (délka cca 50 cm, pohled z boku) popsáného r. 1840 R. Owenem podle Darwinových nálezů z ledna 1834. Detaily téže lebky: pohled shora (B), detail dozadu posunutého nosního otvoru s prohlubní pro úpon svalů chobotu (C), detail chrupu horní a spodní čelisti (D). Na obr. sběry R. Tournouera z pleistocénu Argentiny, Přírodovědné muzeum v Paříži. Snímky O. Fejfařa (2005)



jejich příchod na jihoamerický kontinent proběhl na samém počátku jejich dalšího vývoje. Lze proto soudit, že Jižní Ameriku ze severu osídlila ještě nerozrušená reprezentace savců před vývojovou „explozí“, která na severních kontinentech probíhala na počátku třetihor.

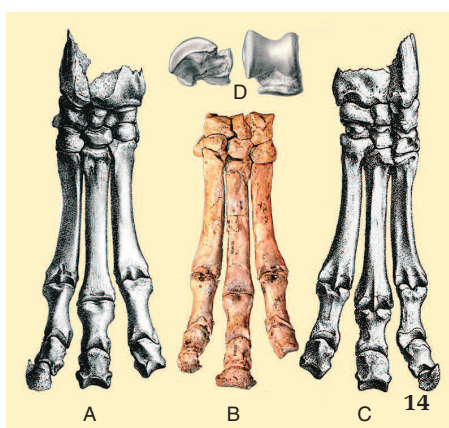
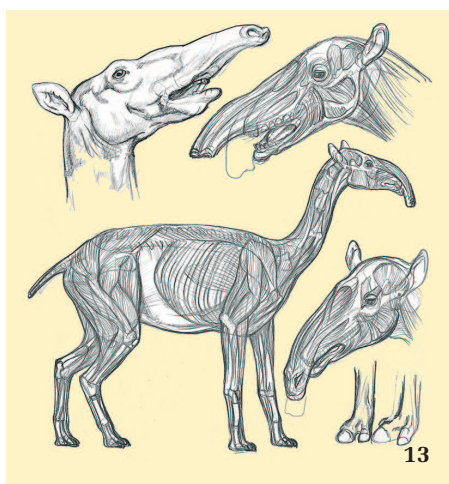
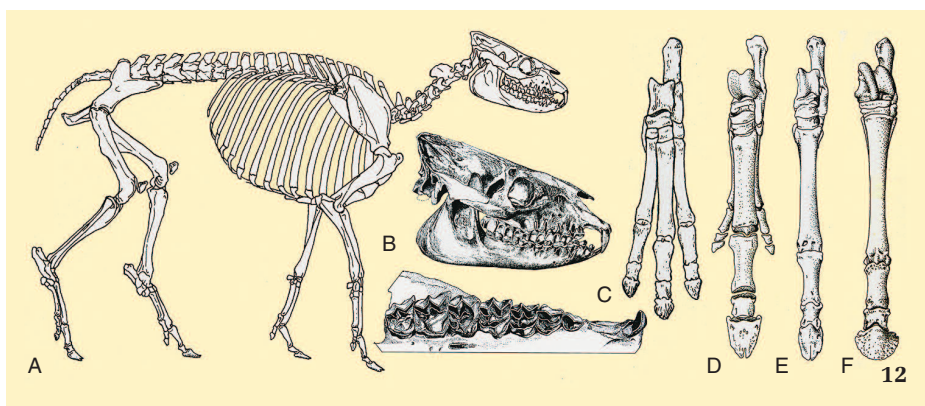
Závažné je také to, že tři základní (výchozí) skupiny savců měla jenom Jižní Amerika, na ostatních kontinentech v té době bylo výchozích skupin savců více. Výjimku tvoří rovněž ostrovní kontinent Austrálie, kde vývoj savců probíhal v rámci jediné skupiny vačnatců, kteří sem během starších třetihor postupně dospěli ze Severní Ameriky přes Jižní Ameriku a tehdy nezaledněnou a tudíž průchozí Antarktidu.

Darwin objevuje další řád savců

O nález dalšího kopytníka vypráví Darwin v zápisu ze 6. ledna 1834: „U přístavu Sv. Juliana jsem našel v červeném jilu v nadloží vrstvy šterku polovinu kostry pozoruhodného kopytníka přibližně velikosti velblouda. Patří do stejné skupiny tlustokožců *Pachydermata* spolu s nosorožcem, tapírem a vymřelým paleotériem. Ve stavbě kostry a zejména dlouhým krkem však připomíná spíše velblouda než guanaco a lamu.“ Také tento nález popsal R. Owen r. 1840, a to jako nový druh *Macrauchenia patachonica*. Byl to první známý zástupce dalšího řádu meridiungulátů, pro který Florentino Ameghino r. 1889 definoval řád *Litopterna*. Jeho další zástupci tří čeledí vytvářeli ještě dokonalejší konvergenční lichokopytníkům, dokonce s přesnou obdobou jednoprsté (monodaktylní) končetiny koní (obr. 12).

Owen vyobrazil zprvu jen Darwinem nalezené krční obratle a části chrupu rodu *Macrauchenia*. Teprve později byla objevena celá kostra. Opět šlo o konvergentní vývoj vlastností – končetiny byly jasné lichokopytné, a to na dokonalejší úrovni eocenních předchůdců koní – paleotérií (Owen se již v prvním popisu o této značné podobnosti zmínil a naznačoval přímou souvislost). Tomu také odpovídala stavba lebky a chrupu. Jedna vlastnost na lebce je však doslova šokující: na první pohled připomíná lebku tapíra a chobotnatců – nosní otvor je posunut dozadu a za ním je ohraničená deprese (jáma) pro úpon svalů (obr. 10). Tyto znaky přesvědčivě dokazují, že *Macrauchenia* měla krátký chobot. Dnes známe řadu shodně utvářených lebek tohoto rodu a o chobotnatém a lichokopytném býložravci, který se podobal současně velbloudu, koni i tapírovi, nemůže být pochyb. Paleontologové dokonce objevili v rámci čeledi *Macraucheniiidae* vývojovou řadu tří rodů (*Theosodon*, *Scalabrinitherium* a *Thoatherium*) s postupujícím vývojem chobotu, tj. se třemi stadii posunu nosních otvorů do polohy typické pro chobotnaté savce (obr. 9).

V následující části seriálu se zmíníme o posledních fázích vývoje jihoamerických savců – o příchodu hlodavců a primátů na počátku oligocénu z Afriky a o druhé masivní migrační vlně ze severu – tentokrát moderních savců na sklonku třetihor v rámci tzv. velké meziamerické výměny, a nakonec o dnes nenápadných, ale v minulosti výrazných vačnatcích.



11 Druh *Macrauchenia patachonica* je dalším příkladem konvergentního vývoje. Stavbou kostry připomíná sudokopytného velblouda, jeho končetiny jsou však lichokopytné a chobot byl podobný jako u tapíra. Rekonstrukce P. Majora (2005)

12 F. Ameghino popsal v r. 1887 unikátní nález celé kostry rodu *Theosodon* z řádu *Litopterna* (A). B – lebka a detail pravé horní čelisti s konvergenční selodontního chrupu; C–F: další zástupci řádu představují konvergentní typy podobné lichokopytníkům, dokonce lze sledovat postupný vývoj přesné obdoby jednoprsté (monodaktylní) končetiny koní; autopodia zadní končetiny rodů *Theosodon* (C), *Scalabrinitherium* (D) a *Thoatherium* (E), F – kůň (*Equus*). Podle: C. P. de Couto (1979)

13 Svalová studie a rekonstrukce jihoamerického rodu *Macrauchenia* v kresbách P. Majora (2005)

14 Ukázky chodidla přední končetiny rodu *Macrauchenia* napodobující přesně „lichokopytný“ model, který byl téměř shodný s končetinou eocenního evropského předchůdce koní rodu *Palaeotherium*. Pohledy zepředu (A, B) a zezadu (C). D – tvar hlezňové kosti je z boku a shora rovněž podobný lichokopytníkům. Podle: H. Burmeister (1864, A, C, D); B – sběr R. Tournouera z pleistocénu Argentiny v Přírodovědném muzeu v Paříži. Foto O. Fejfar (2005)