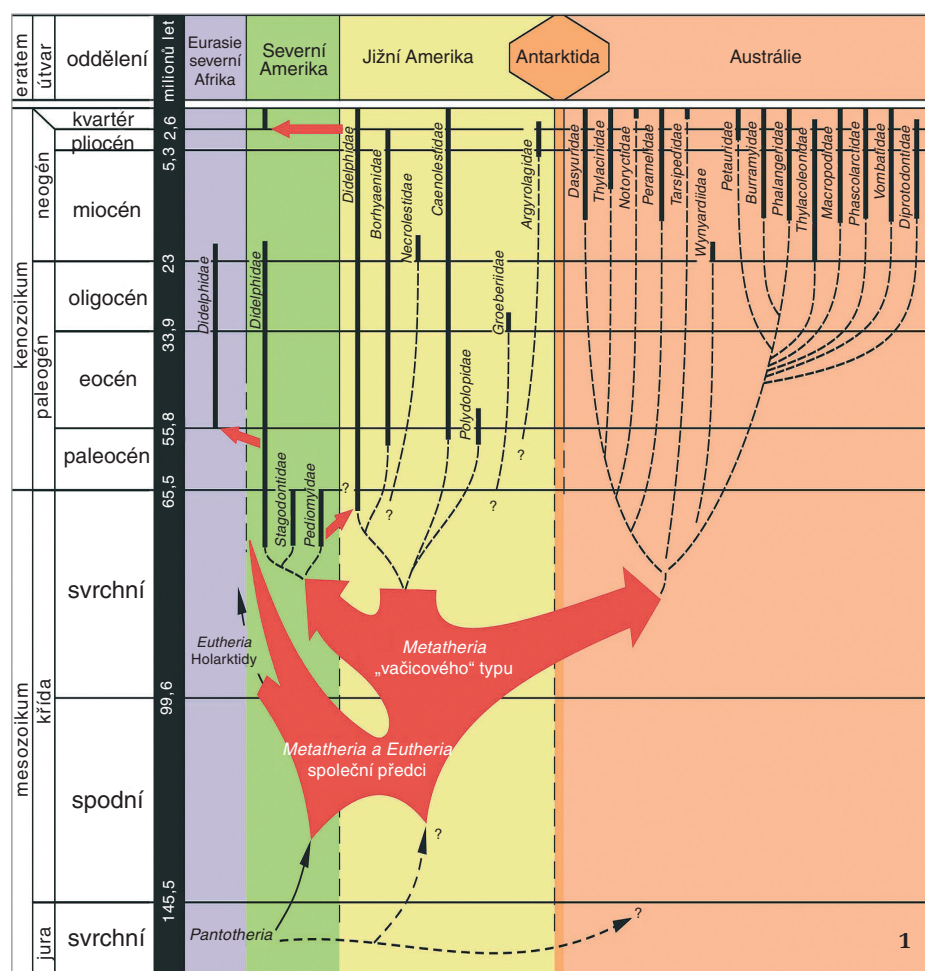


Paleontologické objevy Charlese Darwina v Jižní Americe

V. Další osudy savců

S jihoamerickými vačnatci jsem se poprvé setkal v severním Ekvádoru při výzkumu čtvrtohorních sopečných popelů v pohoří And. Při proplavování nálezo- vých vrstev jsme objevili drobnou spodní čelist, která velkým předním řezá- kem připomínala rejskovitého hmyzožravce (*Soricidae*), její dovnitř skloněný úhlový výběžek (blíže v textu, obr. 4) však prozradil, že jde o vačnatce vačika (*Caenolestes*), který se v Jižní Americe dodnes vyskytuje. Ch. Darwin při své cestě fosilie vačnatců nenašel, některé recentní druhy však pozoroval a ulovil v přírodě (obr. 2). V poslední kapitole o osudech jihoamerických savců se vrátíme do období svrchní křídly a starších třetihor, kdy proběhlo první osídlení tohoto kontinentu vačnatci a zvláštní skupinou kopytníků – meridiungulátů (Živa 2009, 4: 181–184) ze Severní Ameriky. Došlo i tehdy ke zpětné migraci savců jako později na přelomu třetihor a čtvrtohor v rámci tzv. Velké americké výměny (Živa 2009, 6: 280–284)? Zdá se, že touto otázkou se nikdo příliš vážně nezabýval – a také pro ni dlouho neexistoval žádný nále- z. K obratu došlo v létě r. 1913 ve státě Wyoming v Bighornské pánvi – její severní část zvaná Clark's Fork se vzácnými vrstvami vzniklými na rozhraní paleocénu a eocénu vydala nečekaný objev meridiungulátů. Nejprve se ale podívejme na vačnatce.



Původ a osudy vačnatců

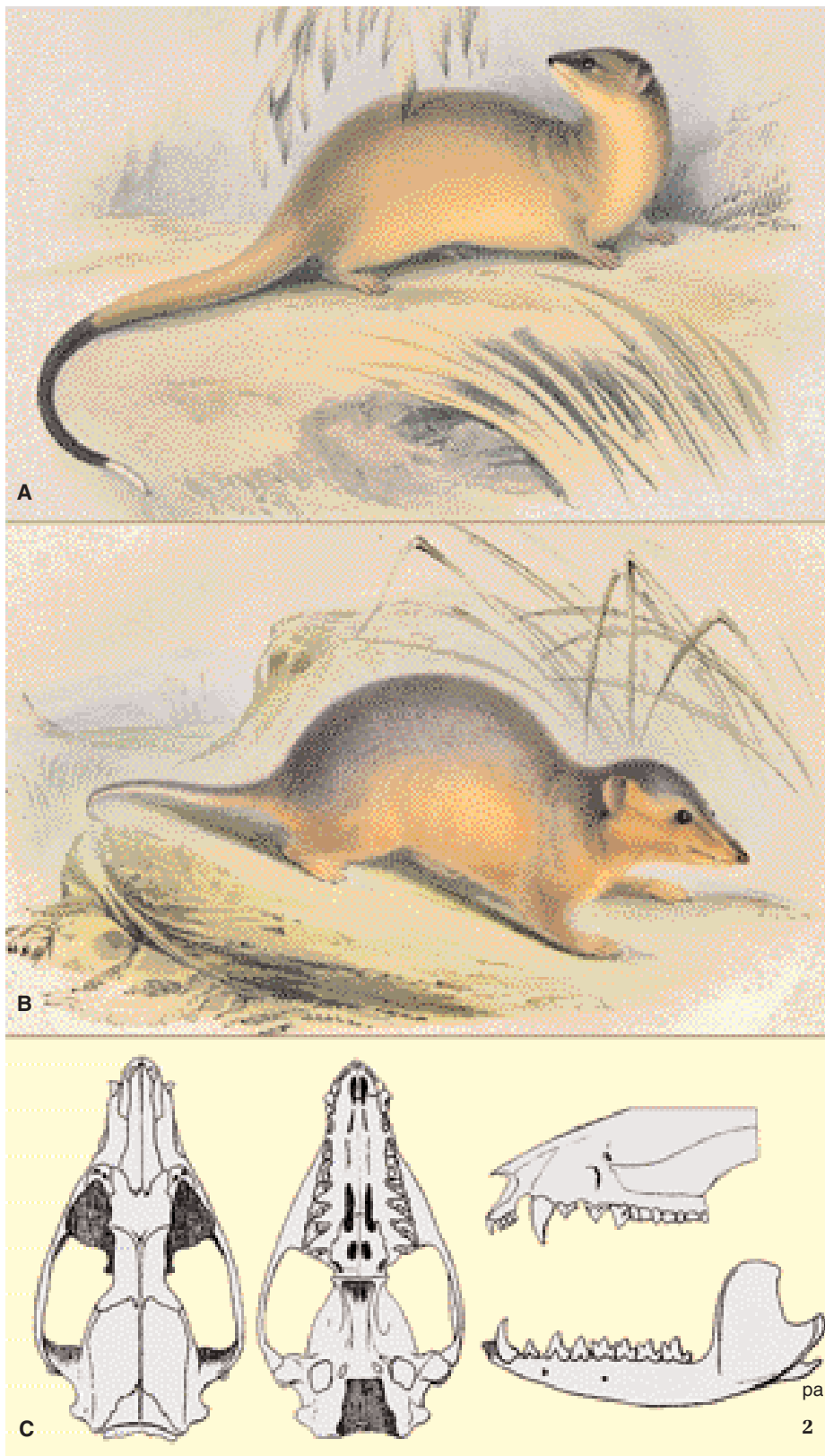
Jak již víme, v závěru druhohor byla ještě před úplným rozpadem jednotného kontinentu Pangey na nově vznikajícím ostrově Jižní Ameriky starobylá savčí zvířena složená ze tří skupin: chudozubých, „kopytníků“ *Condylarthra* a vačnatců. To byl základ vývoje v izolaci od ostatních kontinentů pro celé další období během třetihor.

Vačnatci (*Metatheria*, *Marsupialia*) jsou rovněž typickými obyvateli jiného kontinentálního ostrova – Austrálie, kde se v izolaci obdobné Jižní Americe také rozvinuli do četných skupin. Jejich osudy se však významně rozešly. V Austrálii byli vačnatci od samého počátku bez konkurence jiných savců – žila zde pouze jediná další skupina, a to vejcorodí savci (*Monotremata*), kteří jistě nepředstavovali účinnou konkurenci. V Jižní Americe jsou vejcorodí prozatím doloženi jedinečným nálezem fosilního ptakopyska v Patagonii; jde zřejmě o relikv druhohorních savců jižní polokoule, a jejich současná – vcelku úspěšná – existence v Austrálii je jedním z typických příkladů živých fosilií.

Vše nasvědčuje tomu, že oba pozdější ostrovní kontinenty byly ještě na konci druhohor a v nejstarších třetihorách vzájemně spojeny na jihu s Antarktidou tzv. Weddelskou provincií (obr. 10). Tuto migrační cestu zprvu naznačil a později obhájil G. G. Simpson (1939, 1972) a dnes je všeobecně přijata. Byla to mělkovodní oblast s četnými ostrovy, při kolísání hladiny průchodná jako migrační koridor se silnými filtračními účinky, které jednak podpořily migraci vačnatců a jednak z ní vyloučily obě archaické skupiny placentálních savců – chudozubé a meridiunguláty. Ti jsou sice ze západní Weddelské provincie Antarktidy doloženi, avšak dále do Austrálie neprošli – prokázal to nedávný nále- z vačnatců (rod *Antarctodolops* a zástupci dalších dvou čeledí), meridiungulátů, chudozubých a letounů ve vrstvách svrchního eocénu na Seymourově ostrově u západní Antarktidy (Woodburne a Zinsmeister 1984). Na australskou půdu doputovali během eocénu již jenom vačnatci; jakékoli doklady o osídlení Austrálie meridiunguláty či chudozubými chybějí.

Vačnatci během třetihor vytvořili dvě oddělené, vývojově dichotomické skupiny – australské vačnatce (*Australidelphia*) a jihoamerické vačnatce (*Ameridelphia*). V Jižní Americe se dále rozvinuly, resp. vznikly různé skupiny vesměs menších až středně velkých druhů řady čeledí: vačicovití (*Didelphidae*), *Necrolestidae*, vačikovití (*Caenolestidae*), *Polydolopidae*, *Groeberiidae*, *Argyrolagidae* nebo kolokolovití (*Microbiotheriidae*). Je zajímavé, že právě vačnatci úspěšně sehráli úlohu predátorů během třetihor v bohatě rozvinuté čeledi *Borhyaenidae*, která tak byla na vrcholu potravní pyramidy jihoamerické savčí fauny.

1 Přehled vývoje vačnatců (*Metatheria*: *Marsupialia*) v geologické minulosti. Ze společných předků z křídly se rozvinuly vývojové větve přežívající nyní hlavně v Jižní Americe a Austrálii. Jediná čeleď vačicovitých (*Didelphidae*) znovu pronikla z Jižní do Severní Ameriky v historické době. Podle: R. Hoffstetter (1975)



2 Dva druhy vačic – vačice tlustoocasá (*Lutreolina crassicaudata*; A, C) a vačice krátkoocasá (*Monodelphis dimidiata*; dříve též *Didelphis brachyura*; B) ulovené Ch. Darwinem při jeho expedicích v Jižní Americe (Valparaiso, Maldonado). O prvním druhu Darwin poznamenal: „Tito drobní živočichové obývají houštiny na kamenitých svazích blízko Valparaiso. Jsou zde velmi početní a lze je snadno chytit do pastí se sýrem nebo masem. Svůj ovjíjivý ocas hbitě využívají při pohybu na stromech. V jejich žaludku jsem rozpoznal larvy brouků; u druhého druhu jsem v žaludku objevil hojně

zbytky mravenců a termitů.“ C: Při popisu Darwinových vačic zobrazil zoolog Britského muzea G. Waterhouse lebku vačice tlustoocasé s charakteristickým chrupem se 4 řezáky, 3 třenovými zuby a 4 stoličkami, a s typickým dovnitř (mediálně) odkloněným úhlovým výběžkem (processus angularis – pa) na spodní čelisti. Podle: G. R. Waterhouse (1839) 3 Francouzský přírodovědec Georges Cuvier (1769–1832) mimo jiné zavedl metodu srovnávací anatomie. V r. 1822 předpověděl na základě lebky z eocenních sádrovců pařížského Montmartru, že jde o vačnatce čeledi vačicovitých

(*Didelphidae*) a dokázal to vypreparováním typických vakových kostí. Vpravo: tabule č. 152 z díla G. Cuviera O fosilních kostech (první vydání r. 1825) s řadou nálezů vačice rodu *Ampylotherium* v eocenních sádrovcích z Montmartru.

Na vypreparovaných pánevích koster jsou patrné párové vakové kosti. 4 Lebky vačnatců Jižní Ameriky se výrazně liší různými typy přizpůsobení k příjmu potravy. A: rod *Borhyaena* velikosti vlka až lva vytvořil typ masožravce, některé druhy mají dokonalý osteofágní typ chrupu (pro drcení kostí jako současné hyeny). B: rod vačička (*Caenolestes*) velikosti rejska představuje hmyzožravý typ malého savce s konvergentní podobou rejskovitých (*Soricidae*).

C, D: zástupce vymřelé čeledi *Polydolopidae* ze starších třetihor Patagonie připomíná zvětšeným třenovým zubem p3 některé druhohorní savce. Z archivu autora a podle: C. de Paula Couto (1979)

5 Správce pařížské botanické zahrady a zakladatel Přírodovědného muzea Georges-Louis Leclerc de Buffon (1707–88) poprvé popsal a vyobrazil vačnatce v 10. svazku svého díla *Histoire naturelle* (Přírodověda) z r. 1763. Samice vačice rodu *Didelphis* s mláďaty ve vaku (nahore) a lebka a pánev vačice při pohledu zespodu s párovými vakovými kostmi (dole).

6 Lebky vačnatců (A–C) a kočkovité šelmy rodu *Barbourofelis* (D). A: lebka současné severoamerické vačice virginské (*Didelphis virginiana*) je ukázkou výchozího typu vačnatců – její archaická podoba se v průběhu vývoje po dobu cca 70 milionů let téměř nezměnila (mědirytina z Buffonovy *Přírodovědy*, 10. díl z r. 1763). B: lebka australského vakovlka rodu *Thylacinus* je ukázkou masožravé adaptace, která se konvergentně silně podobá lebce psa. C: extrémní adaptace lebky rodu *Thylacosmilus* z jihoamerického pliocénu je příkladem konvergence s placentálními šelmami, tzv. šavlozubými „tygry“, nejlépe s rodem *Barbourofelis* (D) ze severoamerického pliocénu. Obdoba jednotlivých detailů lebek je dokonalá; rod vačnatce *Thylacosmilus* dokonce předstihl šavlozubost šelem tím, že jeho tesáky trvale dorůstaly jako např. řezáky u hlodavců. Dalším výjimečným znakem konvergence je zadní uzavření očné v obou případech. Z archivu autora

7 Ukázky horního chrupu fosilních vačnatců. A: *Asiadidelphis* z asijského spodního eocénu, Zaissanská pánev, Kazachstán. B: *Ampylotherium* ze sopečných popelů spodního oligocénu, Dětaň, Doupovské hory, Česká republika. C: *Garatherium* ze spodního eocénu, El Kohol, Alžírsko. D: *Pediomya*, nejstarší doklad vačnatce ze svrchní křídly, Montana, USA. Z archivu autora

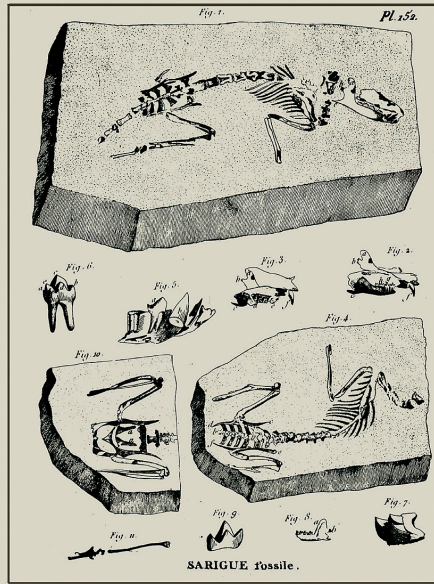


RECHERCHES
SUR LES
OSSEMENS FOSSILES,
PAR
GEORGES CUVIER.

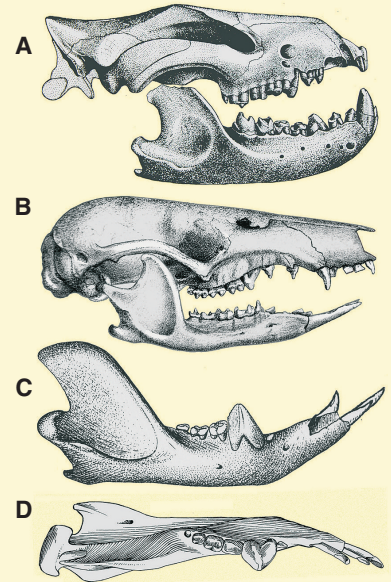
ATLAS.



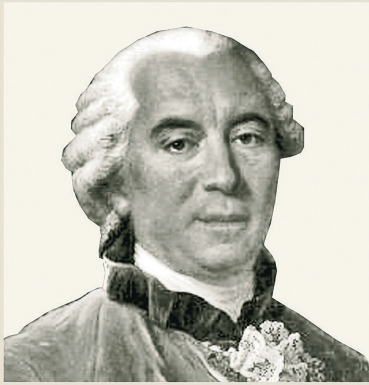
PARIS
1825



3



4

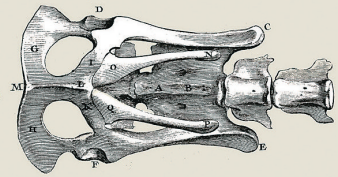
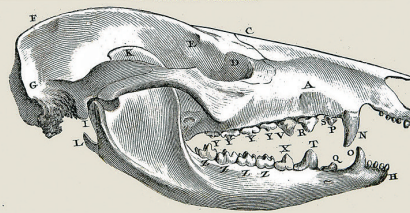


HISTOIRE
NATURELLE,
GÉNÉRALE ET PARTICULIÈRE,
AVEC LA DESCRIPTION
DU CABINET DU ROI.

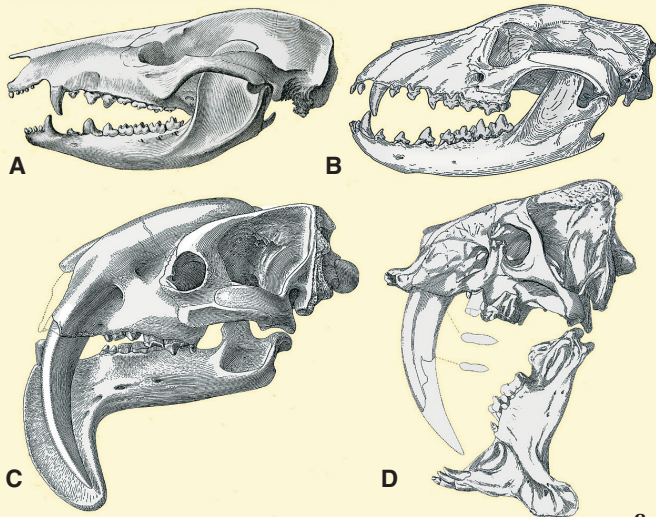
Tome Dixième.

A PARIS,
DE L'IMPRIMERIE ROYALE.

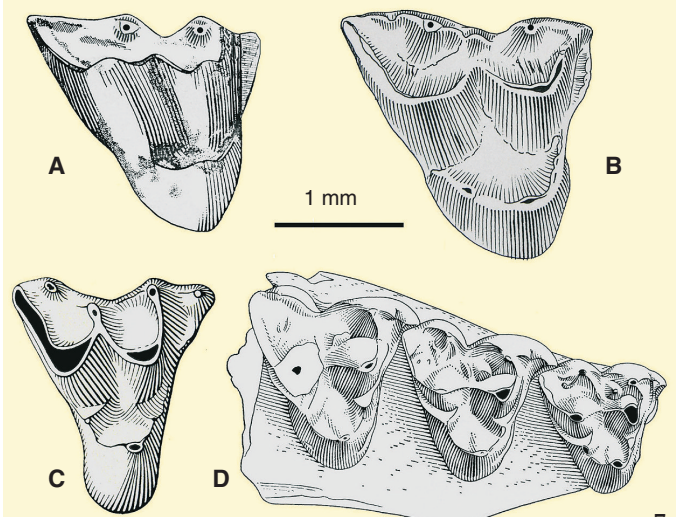
M. DCCLXIII



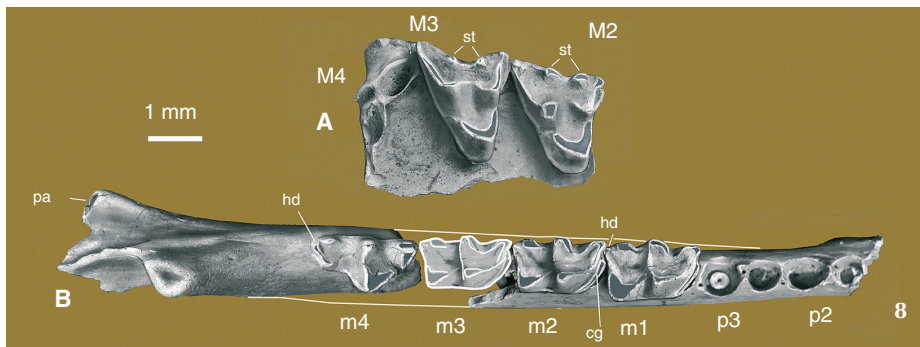
5



6



7



8 Fragmenty horní (A) a spodní (B) levé čelisti vačnatce *Peratherium* z miocénu Chebské pánve, Dolnice u Chebu. Ukázka typického chrupu čeledi vačivovití se čtyřmi stoličkami: trojúhelné horní stoličky s typickými vnějšími hrbolky (stylii – st), spodní stoličky s výrazným zadním hrbolem (hypoconulid – hd) a předním valem (cingulum – cg), dovnitř odkloněný úhlový výběžek (processus angularis – pa). Foto M. Mazuch (2009)

9 Schéma migrací vačnatců v geologické minulosti. Vznik vačnatců se předpokládá v Severní Americe během svrchní křídly; šířili se jednak na jih Jižní Amerikou a Antarktidou do Austrálie (červené šipky), jednak jediná čeleď vačivovitých migrovala do Eurasie a severní Afriky (žluté šipky). Vlevo dole současné rozšíření vačnatců (žlutě).

Podle: R. Hoffstetter (1975)

10 Weddelská provincie (na obr. šrafovaně) představovala v závěru druhohor a ve starších třetihorách oblast mělkého moře s řadou ostrovů mezi Jižní Amerikou a tehdy ještě spojenými kontinenty Antarktidou a Austrálií, která umožnila migraci vačnatců do Austrálie.

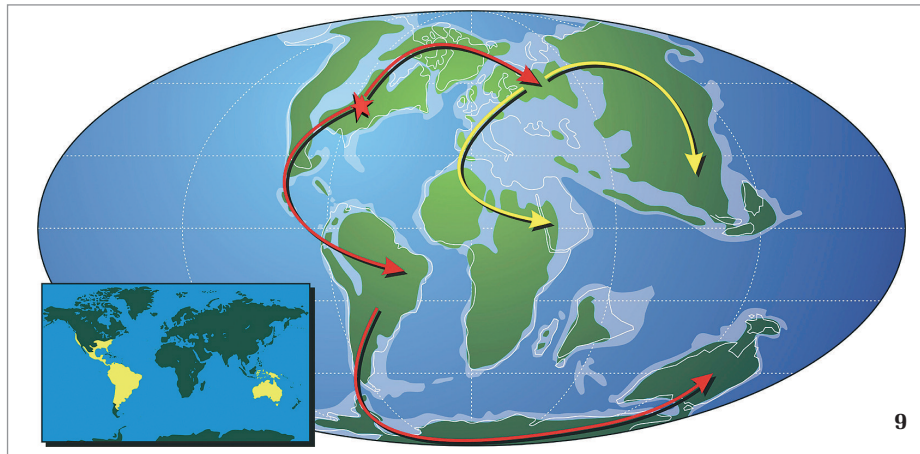
Podle: J. Cracraft (1975)

11 Lebka a chrup jihoamerického malého kopytníka čeledi *Notostylopidae*: druh *Notostylops murinus* popsán F. Ameghinem r. 1897 ze spodního eocénu Patagonie z naleziště Río Chico v souvrství Casamayor-Musters. A: boční pohled, B: horní a spodní chrup, C: pohled na lebku zesponu. Tento náleze se shodoval s podobnými nálezy v Severní Americe a Asii a vedl k domněnce o migraci notostylopidů z Jižní Ameriky. Pravděpodobně jde o konvergentní vývoj ze společných předků v Severní Americe. Podle: C. de Paula Couto (1979)

12 A: *Arctostylops steini* – první náleze kopytníka typu jihoamerických meridiungulátů z čeledi *Arctostylopidae* v paleocénu pánve Clark's Fork ve státě Wyoming (USA). B–F: *Palaeostylops iturus* byl objeven paleontologickou expedicí Amerického přírodovědného muzea ve východní části pouště Gobi (Mongolsko) v souvrství Gashato podobného stáří. Podle současných názorů jde o dokonalelou obdobu meridiungulátů, vývojový paralelismus ze společných předků, rozšířený ve starších třetihorách v Eurasii. A, D–F: spodní pravé čelisti; B, C: horní levá čelist. Podle: W. D. Matthew (1915) a W. D. Matthew a W. Granger (1925)

důkaz existence vačnatců ve starších třetihorách Starého světa – dnes jsou určeni jako rody *Peratherium* a *Amphiperatherium*.

Podzěji paleontologové postupně objevili další výskyt vačnatců v třetihorách Evropy, Asie a Afriky. Vždy šlo o zástupce jediné čeledi vačivovitých (*Didelphidae*), která zahrnuje archaické a velmi konzervativní potomky výchozí skupiny vačnatců. Přitom její rody byly v třetihorních společenstvech poměrně hojně zastoupeny, pokaždé šlo o doklady teplého lesního prostředí v blízkosti jezer nebo řek. Také je pozoruhodné, že právě vačivovití dosáhli téměř kosmopolitního rozšíření – a dnes patří k úspěšné skupině savců Sever-



9



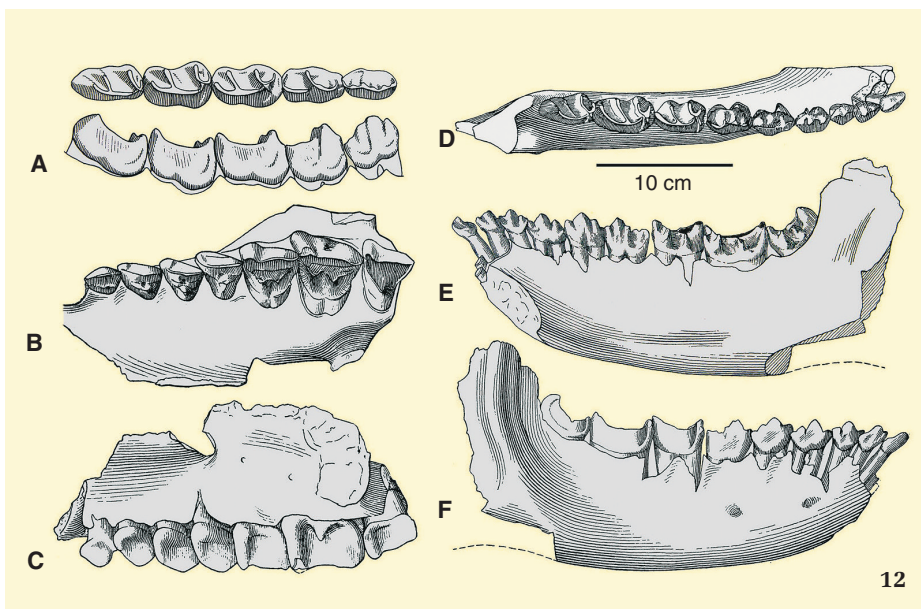
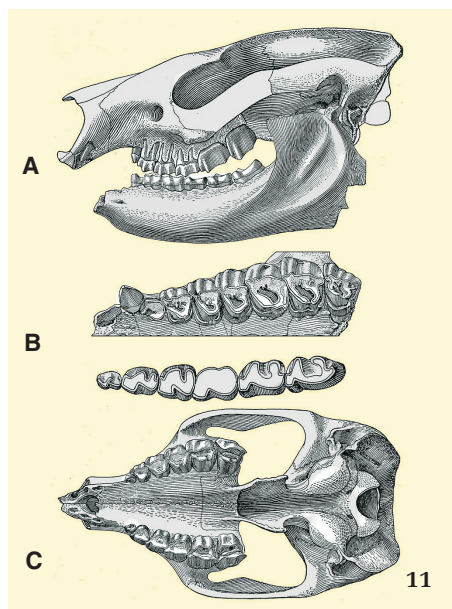
10

V jejich rámci se vyvinul snad nejdokladnější příklad konvergence mezi savci – pliocenní šavlozubý vačnatec rodu *Thylacosmilus*, který je do nejmenších detailů podobný placentálním šavlozubým kočkovitým šelmám např. ze skupiny nimravidů (svrchnomiocenní rod *Barbourofelis* aj.; obr. 6). Mezi borhyenydy vznikla též doba osteofágní šelmy hyeny – rod *Borhyaena* (obr. 4) a řada menších vačnatých „šelem“, např. vzdálená analogie australského vakovlka *Prothylacinus*. V Austrálii se vačnatci vyvíjeli odlišně – vedle malých a středních typů zde vznikli velcí býložravci (např. *Diprotodon*). Rozvoj predátorů na vrcholu potravní pyramidy však byl na rozdíl od Jižní Ameriky omezený – v rámci čeledi *Dasyuridae* vznikla např. doba kunovitých šelem – kunovec (*Dasyurus*), dábel (*Sarcophilus*) a vymřelé rody vakovlka (*Thylacinus*) a vakovlva (*Thylacoleo*).

Žili vačnatci také v Eurasii a Africe?

Důkazy o existenci vačnatců v Evropě jsou staršího data – stalo se tak na slavném veřejném zasedání Akademie věd v Paříži r. 1822, kdy Georges Cuvier ohlásil svůj

první náleze vačnatce v eocenních sádrovcích přímo v srdci Paříže na návrší Montmartre. Tuto horninu zde těžili již ve starověku Římané. Cuvier ve starých stolách objevil bohatou eocenní faunu – mezi jiným i desku s celou kostrou malého savce. Na základě stavby chrupu usoudil, že jde o vačnatce. Jejich existence v australské a americké přírodě nebyla neznámá – již dříve je podrobně popsal a vyobrazil např. Georges-Louis Leclerc de Buffon v 10. svazku *Histoire naturelle* (Přírodověda) z r. 1763 (obr. 5). Ve shodě se svou naukou srovnávací anatomie, kterou založil, Cuvier nyní prohlásil, že veřejnou preparaci dalších detailů na kostře odhalí vakové kosti popsané Buffonem, a tím poskytne další důkaz, že jde doopravdy o zástupce vačnatců. Za velkého zájmu akademiků Cuvier preparaci kostry sám provedl – a k velkému údivu skutečně vakové kosti odhalil (obr. 3). Tím potvrdil, že jde opravdu o vačnatce, příbuzného současnému severoamerickému rodu vačice (*Didelphis*). Celý sál poté propukl v nadšené ovace a událost vešla do dějin jako významná propagace vědy a zvláště Cuvierovy srovnávací anatomie. Zároveň to byl první



ní a Jižní Ameriky.

V Africe byli vačicovití objeveni v 80. letech 20. stol. nejprve ve spodním eocénu na nalezištích El Kohol v Alžíru (*Garratherium*) a Chambi v Tunisu (*Kasseritherium*) a dále na nalezišti Fajjúmu v Egyptě s proslulou spodnooligocenní faunou (*Qatranitherium*). Stejný rod byl doložen r. 1992 v arabském Ománu na nalezišti Taqah, které je poněkud starší obdobou Fajjúmu. V Evropě nechybějí v žádné fauně miocenního stáří, na našem území je známe ze severočeských třetihorních pánví – nejstarší doklad u nás je ve spodnooligocenních sopečných popelch Doupovských hor (obr. 7). V Asii byl popsán nález ze spodního oligocénu Zaisanské pánve v Kazachstánu r. 1990 (*Asiadidelphis*). Z Eurasie a Afriky vačicovití mizí během miocénu, kdy se měnila skladba rostlinné potravy (plodů), na kterou byli tito stromoví savci vázáni.

Meridiunguláti mimo Jižní Ameriku?

Zvláštnímu nadřádu jihoamerických kopytníků *Meridiungulata* se věnoval druhý díl tohoto seriálu (Živa 2009, 4: 181–185). Dlouhou se předpokládalo, že jde o endemickou výhradně jihoamerickou skupinu – než byly jejich doklady nalezeny i v Severní Americe. Bylo to v období „zlatého věku“ severoamerické paleontologie obratlovců s věhlasnými badateli jako Edward D. Cope, Othniel Ch. Marsh, Henry F. Osborn či William D. Matthew a řadou dalších. Matthew byl v Osbornem nově založeném oddělení paleontologie obratlovců Amerického muzea přírodních věd v New Yorku nejmladším členem a věnoval se tehdy především výzkumu savců nejstarších třetihor v oblastech severoamerického středozápadu; mimo to sledoval i výzkumy expedic do Jižní Ameriky navazující na pionýrské objevy Humboldta, Darwina a bratří Ameghinů. Nadějným zdrojem nových nálezů starších třetihor v USA bylo již zmíněné souvrství Bighornské pánve ve Wyomingu.

Velká americká muzea tehdy využívala služby profesionálních sběratelů, kteří byli po důkladném výškolení pověřeni sběrem v určité oblasti a v konkrétním souvrství. Jedním z nich byl William Stein, potomek

německých vystěhovalců, který pracoval také v řadě expedic, mimo jiné i do Patagonie. Matthew jej pověřil po několika sezónách právě sběrem v paleocenních vrstvách Clark's Fork. Při zpracování Steinovy zásilky na konci r. 1913 Matthew objevil šokující objekt: v rukou měl jasný doklad jihoamerických kopytníků – meridiungulátů řádu *Notoungulata* – avšak ze severoamerického kontinentu! Byla to spodní čelist s řadou typických zubů – o příslušnosti k meridiungulátům nemohlo být pochyb. Matthew se rozhodl o tomto přelomovém objevu referovat na výročním shromáždění nedávno založené americké Společnosti pro výzkum fosilních obratlovců (Society of Vertebrate Paleontology). V duchu však o pravosti nálezu pochyboval, zejména proto, že W. Stein se v předchozím roce účastnil výpravy Chicagského muzea do argentinské Patagonie. Obrátil se proto na Steina s „choulostivým“ dotazem, zda některé ložské nálezy z Patagonie omylem nepřiložil do zásilky letošních sběrů z Wyomingu. W. Stein obratem odpověděl s ujištěním, že čelist jistě pochází z pánve Clark's Fork a určitě nemohla být za objekt z Patagonie zaměněna.

Teprve pak W. Matthew svoje sdělení o prvním dokladu notoungulátů na severoamerické půdě přednesl, což podle očekávání vyvolalo velkou pozornost a vášnivou diskuzi. Vedle samotného objevu posluchače překvapilo i vysoké geologické stáří na počátku třetihor. Na Steinovu počest pojmenoval r. 1915 Matthew nový druh *Arctostylops steini* (obr. 12). Nyní vstoupil do debaty o této záhadě evropský vědec – Max Schlosser z Paleontologických sbírek při univerzitě v bavorském Mnichově, jenž sehrál v historii bádání jihoamerických savců ještě významnější roli – o něm jsme se zmínili už ve třetím díle (Živa 2009, 5: 232–236). Schlosser patřil v oboru fosilních savců k nejlepšímu žákům prof. Karla Zittela a od r. 1923 začal postupně se skupinou dalších paleontologů vydávat nové a doplněné mnohasvazkové dílo svého učitele *Základy paleontologie*. Toto vydání je významné tím, že jde o souhrn všech dosavadních světových objevů, přičemž Schlosser ve svazku o savcích nové obje-

vy kriticky posoudil a zároveň je zařadil do systému. Tak tomu bylo i v případě Matthewova druhu *A. steini*: Schlosser pro něho vytvořil novou čeleď *Arctostylopidae*, která byla uznána a platí dodnes.

Zanedlouho se shodou okolností našly další doklady této čeledi – nečekaně až v mongolské poušti Gobi. Objevila je paleontologická expedice newyorského Amerického přírodovědného muzea do Mongolska, vedená H. F. Osbornem a později R. Ch. Andrewsem a W. Grangerem v letech 1922, 1923 a 1925. V souvrství zvaném Gashato přibližně stejného stáří jako pánve Clark's Fork byly nalezeny fosilie velmi podobné druhu *A. steini*. Tyto další doklady Schlosserovy nové čeledi popsal r. 1925 opět W. Matthew spolu s Walterem Grangerem jako dva druhy nového rodu *Palaeostylops* (*P. iturus* a *macrodon*).

Paleontologické výzkumy starších asijských třetihor v letech 1976–87 přinesly doklady 6 dalších arktostylopsidů: v Číně, Kazachstánu a dokonce v Turecku. Rody *Allostylops*, *Gashatostylops*, *Anatolostylops*, *Sinostylops*, *Bothriostylops* a *Kazachostylops* vytvářejí dokonce různé vývojové větve, které se šířily na rozsáhlém území Asie. Výskyt těchto kopytníků obdobně vysokého geologického stáří na vzájemně vzdálených místech celé Laurasie vyvolal proto množství otázek. Jejich původ lze vysvětlit dvěma alternativami: podle původního Matthewova názoru to byli potomci jihoamerických notoungulátů, kteří ještě ve starších třetihorách zamířili zpět na sever. Podle G. G. Simpsona (1980) však šlo spíše o potomky předků notoungulátů z řádu *Condylarthra*, kteří vznikli na přelomu křídy a třetihor ještě v oblastech Severní Ameriky – tj. před jejich migrací na jih.

Ve světle dalších objevů arktostylopsidů se stal zřejmý i sám William D. Matthew obětí vývoje dvou paralelismu, kdy tito kopytníci vytvořili ze společných předků dvě paralelní – vzájemně velmi podobné – vývojové větve: jedna migrovala na jihoamerický třetihorní ostrov, kde se rozvinula do řady linií, a druhá se dále vyvíjela na kontinentech severní polokoule, zde ovšem v silné konkurenci ostatních