

Chudozubí savci — tvrdý oříšek savčí fylogeneze

Jan Robovský

Savci jsou vybaveni velkým počtem rozdílných typů zubů, které se odlišují velikostí, tvarem, povrchovou ornamentací, přítomností řady hrbolků a lišt, rozdílnou mikrostrukturou skloviny apod. Zubní tkáň je velmi tvrdá, a tak se dobře zachovává ve fosilním záznamu, kde se často nacházejí právě pouze zuby. Obě tyto skutečnosti částečně vysvětlují velký zájem paleontologů a zoologů o savčí dentici. Není pochyb o tom, že zuby odrážejí řadu adaptací na zpracování potravy, na druhou stranu nesporně obsahují i výpověď o fylogenetických vazbách. Tento příspěvek se pokusí přiblížit problematiku některých skupin savců (tzv. chudozubých), kteří dentici velmi zredukovali, či o ni úplně přišli. Redukci dentice ztratili systematikové velký počet znaků, a proto jsou snahy o systematické zařazení těchto skupin savců nadále komplikované.

Již mezi prvními pokusy klasifikovat savce (18. stol.) se uváděla skupina chudozubých — *Edentata*. V rozdílných pojetích sem byli řazeni chudozubí v užším pojetí (*Xenarthra* — s pásovcem, mravenečníky a lenochody) společně s luskouny (*Pholidota*), hrabáči (*Tubulidentata*), vymřelými skupinami *Ernanodonta*, *Palae-anodonta* a *Taeniodonta* a z pohledu francouzského paleontologa G. Cuviera i ptakořitní s ptakopyskem a ježurou. Již v 19. stol. se ale objevují hlasy, že *Edentata* představují nepřírozenou skupinu a toto mínění se potvrdilo v průběhu 20. stol., kdy se *Edentata* zúžili u recentně žijících skupin pouze na *Xenarthra* a luskouny. Takto alespoň dnes vypadá paleontologický pohled, zoologové ale dodávají, že luskouni s chudozubými (*Xenarthra*) toho moc společného nemají. Luskouni a chudozubí v úzkém pojetí se řadou znaků opravdu liší, některé vlastnosti však hovoří pro jejich příbuznost (např. ztráta dentice, pozice a tvar některých kostí, tvar třmínku, pánve s křížovými obratli, sval *rectus thoracis lateralis*, tvarově podobné drápy či hlezenní kost). Je nutné si ale uvědomit, že tato zvířata mají společnou velkou hrabací aktivitu a často se potravně

specializují na sociální hmyz (termity, mravence). Vzniká tak vážné a podle současných poznatků opodstatněné podezření, že řada těchto společných znaků vznikla nezávislým souběžným vývojem (konvergencí) právě díky těmto aktivitám, a tedy nikoli vzájemnou fylogenetickou příbuzností.

Skupinu *Edentata* se v průběhu let sice podařilo rozdrobit na více skupin, ale jejich pozice ve fylogenetickém vývojovém stromu savců nebyla jistá. Proto se název *Edentata* (chudozubí v širším pojetí) přestal většinou používat, případně se toto jméno dává do uvozovek, aby bylo zřejmé, že jde o uměle vytvořenou sběrnou skupinu. Nutno zmínit, že u recentních chudozubých skupin máme k dispozici širokou škálu poznatků (např. kosti, měkké tkáně, chování) a stejně o jejich příbuzenských vazbách panuje nejistota. U fosilních taxonů, o kterých toho zákonitě víme mnohem méně, to jde tak daleko, že vlivem podobnosti kosterních znaků i v případě kompletních fosilií jednotliví paleontologové

Pásovec šestipásý (Euphractus sexcinctus) se vyznačuje hodně štětinatým krunýřem (Brazílie, Pantanal). Foto R. Šumbera



často tápají v diagnóze (jde o luskouna, mravenečníka či nějakého paleanodona?). V této patové situaci se naštěstí objevil nový soubor znaků, a to molekulární data, který už významně pomohl, alespoň v případě recentních skupin.

Molekulární data — vítaná pomoc

Výsledky řady molekulárních analýz nepochybně přispívají k objasňování fylogenetických vazeb „chudozubých“ savců. Pomohly zejména rozhodnout, zda jejich případné společné morfologické znaky opravdu odrážejí fylogenezi, či spíše ekologické a funkční adaptace na potravu a hrabání. Molekulární data se osvědčila na nízké i vyšší taxonomické úrovni.

Z dílčích závěrů můžeme zmínit, že se podařilo např. izolovat mitochondriální DNA i z vymřelých lenochodů a srovnáním s recentními lenochody se ukázalo, že molekulární data zcela odpovídají tradičním morfologickým pohledům. Dvouprstí lenochodi (*Megalonychidae* — např. rod *Choloepus*) jsou přími příbuzní s vymřelými lenochody čel. *Mylodontidae* a tříprstí lenochodi (*Bradyrodidae* — např. r. *Bradyrus*) s vymřelými příslušníky čel. *Megatheriidae*. To znamená, že se stromový nebo pozemní způsob života vyvinul nezávisle v odlišných liniích lenochodů. Zatímco pozemní lenochodi změnám v pleistocenu podleli, stromovým formám se podařilo tuto krizi překlenout.

Molekulární data dále potvrdila předpoklady morfologů ve věci příbuznosti jednotlivých skupin chudozubých (*Xenarthra*). Mravenečníci jsou více příbuzní lenochodům (dohromady se obě skupiny nazývají *Pilosa*) než pásovcům (Gaudin a Branham 1998, Delsuc a kol. 2001). Na nižší taxonomické úrovni se tedy molekulární biologie osvědčila znamenitě.

Na úrovni řádů však molekulární údaje zcela odporují paleontologickým a některým morfologickým předpokladům o příbuznosti luskounů (*Pholidota*) a chudozubých (*Xenarthra*). Ostatně na této úrovni se vlivem molekulárních dat zcela změnil pohledy i na vztahy mezi ostatními savci (viz Vesmír 2002, 6: 318–325).

Nebudeme však zacházet do přílišných detailů. V zásadě se většina molekulárních prací (Madsen a kol. 2001, Murphy a kol. 2001) shoduje na tom, že se placentální savci dělí na tři veliké linie: *Afrotheria* (hrabáči, bécouni, zlatokrti, bodlíni a damani, sirény, chobotnatci), *Xenarthra* (chudozubí) a *Boreoeutheria* (primáti, tany, letuchy, hlodavci a zajícovci, hmyzožravci, letouni, šelmy a luskouni, kopytníci a kytovci). Chudozubí tedy představují izolovanou svébytnou linii, která se skupinou *Afrotheria* připadá v úvahu jako nejpůvodnější skupina placentálních savců s možným stářím kolem 90–100 milionů let (období křídy). Luskouni nemají s chudozubými nic společného a představují nejbližší příbuzné šelem. A hrabáč? Ten patří mezi *Afrotheria*, a tak nemá rovněž s luskouny ani chudozubými žádné blízké příbuzenské vazby.

Dále je zajímavé, jak paleontologové a morfologové dohledávají morfologické znaky podporující tyto nové skupiny a nutno říci, že se to většinou úspěšně daří (třeba i u luskounů a šelem, kytovců a hrochů či *Afrotheria*). V souhrnu je pak zřej-



Lopatku lenochoda s prokorakoidem můžeme považovat za hodně starobylý znak, nahoře. Foto J. Robovský ♦ Uprostřed dekorativní detail jednoho typu kostěných štítků z pancíře pásovice. Foto J. Robovský ♦ Mravenečník čtyřprstý (*Tamandua tetradactyla*) díky silným drápům snadno rozhrabává hnízda mravenců a termitů (Venezuela), dole. Foto M. Kratochvíl

mé, že bývalá umělá skupina „chudozubých“ v širším pojetí — *Edentata* nemá své opodstatnění, neboť spojovala zcela nepří-

buzné skupiny, které jsou si podobné pouze na základě konvergenčí.

Chudozubí v užším pojetí — *Xenarthra*

Věnujme se dále už jen jedné skupině bývalých „chudozubých“ savců (*Edentata*), a to řádu *Xenarthra* (v češtině opět zvaného chudozubí). Tato dvouznačnost vlastně přestává vadit, protože výraz *Edentata* se již nepoužívá. Chudozubí (*Xenarthra*) zahrnují tři vysoce diferencované a pozoruhodné skupiny — mravenečníky (*Vermilingua*) se čtyřmi recentními druhy, pásovice (*Cingulata*) s 20 současnými druhy a lenochody (*Phyllophaga* = *Tardi-grada*) s pěti recentními druhy.

Molekulární práce z nedávné doby (viz výše) jasně ukazují, že *Xenarthra* představují svébytný řád pravděpodobně křídlového původu, což plně odpovídá morfologickým datům. Kromě různých jiných příznačných vlastností mají především i v dospělosti přítomný prokorakoid (jedna z kostí pletence lopatkového — viz obr.) a septomaxillu (jedna z čelistních kostí). Obě tyto charakteristiky dokonce představují natolik původní znak, že jej z recentních savců nenalezneme už u žádných jiných placentálních savců, ale pouze u ptakořitných (*Monotremata*).

Dále se vyznačují především přidatným, tzv. xenartrálním skloubením bederních a případně i několika hrudních obratlů, které dalo název celé skupině. Toto skloubení zpevňuje páteř a umožňuje především větší hrabací schopnost. Nevyskytuje se ani u luskounů, ani u fosilní skupiny *Palae-anodonta*, na druhou stranu se uvádí u některých kočkovitých šelem, u fosilního kreodonta r. *Patriofelis* (kreodonti byli vzdálení příbuzní šelem) či u hlodavců pytlonošů r. *Geomys* (Rose a Emry 1993).

Z dalších společných znaků lze jmenovat redukci chrupu, ať už formou redukce skloviny či počtu zubů. Dermální (kožní) kostěný pancíř se vyskytoval či vyskytuje u pásovců (viz obr.) a u některých vymřelých lenochodů (*Mylodon*). Někdy se dokonce považuje přítomnost pancíře za společný znak pro celý řád — tento názor předpokládá sekundární redukci pancíře u mravenečníků a mnoha lenochodů. Za původní vlast se všeobecně pokládá Jižní Amerika a právě rozmanitost všech tří linií by měla být odrazem izolace Jižní Ameriky v průběhu téměř celých třetihor.

Co se týká jednotlivých skupin, pásovice se vyznačují především kostěným pancířem, přítomností kolíkovitých zubů (často ve značném počtu), všežravostí a výbornými hrabacími schopnostmi. Vymřelý pásovec r. *Utaetus* ze spodního eocénu Patagonie měl oproti recentním formám dokonce vrcholky zubů pokryté sklovinou, což ukazuje, že redukce dentice proběhla až druhotně. Recentní pásovice (čel. *Dasypodidae*) lze označit za dosti konzervativní linii, neboť si udrželi řadu charakteristik, které nalézáme u forem ze starších třetihor. Některé jiné linie pásovců však vykazovaly mnohem vyšší míru specializace. Například čel. *Peltephilidae* s výraznými předními zuby a mohutným sagitálním lebečním hřebenem zahrnovala možná masožravé či mrchožravé formy. Navíc měla tato zvířata (např. r. *Peltephilus*) na přední části čelistních kostí dva výrazné kostěné výběžky — jakési rohy. I tyto specializované formy

však předčili v míře specializovanosti jiní, a to obří pásovice z čel. *Glyptodontidae*. Představovali zvířata s mohutným pancířem z polygonálních kostěných štítků, obrovskou lopatkou a pánví (pánevní synsakraum), s robustními drápy, ocasem a končetinami. Jejich chrup ukazuje na rostlinnou potravu a stavba mozku dokládá výborné čichové schopnosti. Glyptodonti z mladších třetihor dosahovali obrovských rozměrů, v pleistocénu pak tvořili spíše menší formy. Zajímavé je i to, že tato skupina dorazila v pleistocénu také do Severní Ameriky. Nejstarší pásovice jsou známi od svrchního paleocénu, ale jejich vývojovým vrcholem diverzity bylo období od středního miocénu do pozdního pleistocénu (21–35 rodů) oproti zhruba desítky rodů v eocénu, oligocénu, středním miocénu a recentu (McKenna a Bell 1997).

Lenochodi se v průběhu evoluce vymezili na pozemní a stromové formy (o mořském lenochodu bude zmínka níže). U lenochodů se setkáváme se stále dorůstající kolíkovitou denticí a u čel. *Megalonychidae* najdeme špičkovité první třenové zuby. U některých rodů se vyskytoval kostěný dermální pancíř (čel. *Megalonychidae*, *Mylodontidae*). Stejně jako mnozí pásovice, také lenochodi ve třetihorách vytvářeli řadu obřích forem, a to v různých fylogenetických liniích (*Megalonychidae*, *Megatheriidae*, *Mylodontidae*). Vyhynutí velkých lenochodů se datuje až na přelom pleistocénu a holocénu. Zástupci čel. *Megalonychidae* se dostali až do Severní Ameriky a osídlili také Antily (Karibské moře). Některé z těchto ostrovních forem z Haiti, Kubu a Portorika dosahovaly velikosti až medvěda baribala. Rod *Megalonyx* dorazil dokonce do severní Kanady a na Aljašku. U všech těchto zástupců je na rozdíl od pásovců obvykle uvažována pouze býložravost (viz dále jiný pohled R. Fariñi). Lenochodi jsou sice doloženi již od středního eocénu, ale jejich rozmanitost se výrazně zvýšila až v miocénu. Hlavní rozvoj potom spadá stejně jako u pásovců do pleistocénu (McKenna a Bell 1997).

Početné pleistocenní formy pásovců a lenochodů představovaly na jedné straně výrazně specializované typy, které však na straně druhé snadněji podlehly řadě změn ekosystémů obou amerických kontinentů v závěru pleistocénu, možná i v kombinaci s vlivem člověka.

Mravenečníci pravděpodobně mají společné kořeny s lenochody. Fosilní záznam je značně prořídilý, a tak nám chybí detailní pohled na proměny mravenečníků v čase. V současnosti žijí tři odlišné rody (dva stromové — vzájemně dosti odlišné; jeden pozemní). Mravenečníci se objevují až ve spodním miocénu a jejich různorodost do dnešních dnů zřejmě nikdy nepřesáhla čtyři rody (McKenna a Bell 1997).

Všechny tři skupiny chudozubých se samozřejmě odlišují řadou dalších anatomických, karyologických či etologických vlastností. Zmiňme tedy alespoň několik nových objevů a pohledů, které se u chudozubých vyskytly v oboru paleontologie.

Eurotamandua — evropský eocenní mravenečník?

Na přelomu 70. a 80. let 20. stol. popsal německý paleontolog G. Storch ze středního eocénu fosilního mravenečníka *Eurotamandua joresi* a fosilního luskouna *Eoma-*



Pleistocénní pásovec r. Glyptotherium s délkou přes 2 m a obřím pancířem představoval velmi specializovanou formu pásovců. Orig. P. Ríha

nis waldi a oba tyto popisy se staly paleontologickou senzací (Storch 1978, Storch 1981). Obě zvířata totiž pocházejí ze známých messelských živičných břidelic (Messel, Německo), které představují jedinečný archiv eocenní fauny a flóry. Messelské břidlice patří mezi nejvýznamnější fosilní lokality světa, protože ze zachovaných zvířat známe celé kostry, srst, peří a dokonce i obsahy žaludků. Objevy tohoto mravenečníka a luskouna jsou však významné nejen pro jejich dokonalé zachování a stáří, neboť v obou případech jde o nejstarší známé zástupce obou skupin, ale hlavně kvůli vyplývajícímu geografickému vazbám. Na řád *Xenarthra* se totiž do té doby pohlíželo vždy jako na čistě americkou skupinu (především jihoamerickou, ale některé fosilie pocházejí i ze Severní Ameriky).

Pokud je *E. joresi* mravenečníkem, pak máme hned několik zajímavých hypotéz, jak jeho přítomnost v Evropě vysvětlit. Můžeme např. tvrdit, že původ mravenečníků je v Evropě, odkud migrovali přes Severní Ameriku do Jižní Ameriky. Nutné je na tomto místě dodat, že mezi Severní Amerikou a Evropou byl v eocénu opravdu migrační koridor, který vedl přes Grónsko, a tak se často nacházejí podobné formy na těchto dnes hodně vzdálených územích (třeba nelétavý pták r. *Diatryma* a messelský r. *Gastornis*, výskyt vačnatců v Evropě apod.). Dodejme pro zajímavost, že v r.

2004 byl popsán z messelských břidelic i kolibřík (Mayr 2004), dnes se kolibříci vyskytují jen v Americe.

Nebo byl původ mravenečníků v Severní Americe (či v Jižní Americe) a odtud migrovali do Jižní Ameriky (resp. do Severní) a dále do Evropy. Někteří autoři dokonce poukazují ve spojitosti s dikobrazočetelnými hlodavci (podřád *Hystricognathi*) a opicemi na možnost, že významnou roli při migracích měla Afrika, avšak doposud neexistují pro tuto alternativu v případě chudozubých žádné doklady.

Musíme si ale uvědomit, že pokud není *E. joresi* příslušníkem řádu *Xenarthra*, pak pojitko s Jižní Amerikou není třeba vůbec hledat. Jak již bylo zmíněno, paleontologie má problémy rozlišit chudozubé skupiny, a tak byly původní diagnózy zpochybněny. Po mnoha diskusích se nakonec ustálil názor, že r. *Eomanis* je asi opravdu luskoun, ale r. *Eurotamandua* spíše představuje příslušníka řádu *Palaeanodonta* (Rose a Emry 1993). Tato skupina je známa od svrchního paleocénu do spodního oligocénu a svůj vrchol zažila v eocénu (Storch 2001). Paleanodonti byli nalezeni v Evropě, Asii a Severní Americe, a tak ani r. *Eurotamandua* není ničím geograficky netypickým.

Ať již paleontologové obhajovali eurotamanduu jako mravenečníka (G. Storch) nebo jako paleanodonta (R. J. Emry), všichni se shodovali na tom, že luskouni, chudozubi a *Palaeanodonta* jsou příbuzné skupiny a *Eomanis* a *Eurotamandua* představují určité přechodné formy či pojitka. Paleonto-

logové tak stále ožívají původní pojetí „chudozubých“ jako *Edentata*. Zoologové a molekulární biologové však s tímto pohledem z již uvedených důvodů rozhodně nesouhlasí.

Na závěr messelského zastavení zmiňme zvláštnost obsahu žaludku u r. *Eomanis*. Jako příslušník luskounů by měl mít v břišní dutině termity či mravence. Pouze u jednoho z pěti jedinců byly nalezeny malé kousky hmyzí kutikuly, u ostatních jen rostlinný materiál (lístky). Jednou z hypotéz je, že se *Eomanis waldi* živil mravenci transportujícími jako dnešní mravenci r. *Atta* nastříhané rostlinné listy (Richter 1988, MacPhee 1994).

Byli obří lenochodi masožravými dravci?

Poněkud odvážné pohledy na způsob života obřích lenochodů a pásovců nabízí uruguayský paleontolog Richardo Fariña. S pomocí biomechaniky se snaží odhadovat z tělesných proporcí především rozsah pohyblivosti a také různé adaptace zvířat. V případě obřích pásovců (např. *Doedycurus*, *Glyptodon*) je dokumentována celá řada poškozených krunyřů, což je spojováno se souboji samců. Fariña odhadl sílu úderů palcátovitých ocasů směřovaných na krunyř soupeře a došel ke dvěma zajímavým závěrům: obří pásovcí měli v přední části krunyře rozsáhlé tukové těleso pro tlumení nárazů a pohybovali se v mnohem větší míře vzpřímeně na zadních končetinách (bipedně).

V případě obřích lenochodů megaterií (např. *Megatherium americanum*) zachází R. Fariña v úvahách ještě dále. Uvažuje u těchto zvířat nejen o mnohem výraznější pohyblivosti, než se předpokládalo v minulosti, ale považuje je přímo za bipední masožravce. Podle jeho výpočtů byli schopni ulovit dokonce obří pásovce (Fariña a Blanco 1996). Na dravý způsob života usuzuje především z kvalitativních a kvantitativních charakteristik končetin, např. drápy na předních končetinách u r. *Megatherium* dosahovaly délky až 18 cm. Je však ale nutné dodat, že např. dentice hovoří jasně pro býložravý způsob života a hypotéza o dravosti se tudíž jeví poněkud nepatřičně.

Na druhou stranu mají práce Fariñi svůj přínos přinejmenším v tom, že obří lenochody a pásovce zbavují atributů neohrabanosti a představují je jako pohyblivá, poměrně aktivní zvířata s řadou možných specifických typů chování např. při soubojích, námluvách či vlastním páření.

Mořský lenochod *Thalassocnus*

Miocenní a pliocenní sedimenty z formace Pisco v Peru se oprávněně řadí k významným světovým fosilním lokalitám, ať již počtem fosilií nebo jejich významností. Nejenže zde byli v 90. letech 20. stol. vykopáni tzv. mroží delfini *Odobenocetops peruvianus* a *O. leptodon* (Živa 2004, 5: 227–230), ale také neméně pozoruhodní mořští lenochodi (*Thalassocnus*). Oba taxony (*Odobenocetops* a *Thalassocnus*) mají vcelku podobný osud. Oba byly objeveny v polovině 90. let (1993 a 1995) a za jejich popisem stojí Christian de Muizon. Nově objevený lenochod byl vymezen nový r. *Thalassocnus* a patří do čel. *Megalonychiidae*. V r. 1995 byl popsán první druh (*Thalassocnus natans*) a do dnešních dnů byly popsány další čtyři druhy (de Muizon a kol. 2004).

Nález těchto lenochodů byl překvapivý ze dvou důvodů. Velká početnost fosilních dokladů značí koloniální způsob života, což nebylo rozhodně očekáváno na lokalitě, kde se v průběhu pliocénu vyskytovala poušť, která by neměla být schopná uživit takové množství zvířat. Druhým překvapivou skutečností je řada morfologických znaků, které lze dnes najít u recentních zvířat silně vázaných na vodní způsob života (např. bobr, vydra, sirény). Šlo tedy zřejmě s vysokou pravděpodobností o mořské zástupce lenochodů, což nabízí také odpověď ohledně potravy — lenochodi se neživili pouštními rostlinami, ale mořskou vegetací. Žili patrně podobně jako dnešní ploutvozočci, potravu hledali ve vodě a zbytek aktivity se odehrával na pláži.

Ať již všechny popsané druhy platí či nikoli (může jít o jeden v čase se měnící druh), je podstatné to, že zde máme linii lenochodů, u níž krok za krokem můžeme vidět morfologické změny (např. na dentici a hlavně na lebce), konkrétně větší specializovanost na mořské prostředí ve fylogenetické a časové posloupnosti. Pohled na dentici ukázal, že vývojově starší zástupci měli na zubech nápadné rýhy ukazující, že lenochodi požírali mořskou vegetaci v mělkých vodách spolu s velkým množstvím plážového písku, který mohl rýhy způsobit. Fylogeneticky mladší zástupci již tyto rýhy neměli a lze důvodně předpokládat,

že potravu získávali ve větších hloubkách (de Muizon a kol. 2004). Na konci pliocénu a začátku pleistocénu došlo k ochlazení a změna teploty mohla se promítna v zborcení jemných vazeb v ekosystému, což v konečném efektu vedlo k vymření i těchto unikátních zvířat.

Madagaskarský nedořešený otazník

Pro úplnost uvedme ještě jedno zvíře, které nám také ilustruje složitost morfologie ve vztahu k chudozubým. V r. 1894 se z kvartérních sedimentů na Madagaskaru podařilo vykopat pozoruhodného savce, který byl pojmenován na základě podobnosti s recentním hrabáčem (*Orycteropus*) jako *Plesiorycteropus madagascariensis*. Český název neexistuje, a tak s jistotou rezervou navrhuji české označení pahrabáč, s přihlédnutím k názvům jako pakůň, pajezura či paovce.

V čem je problém? Pahrabáč má totiž řadu odlišností oproti hrabáčovi, a tak první debaty hovořily o možné vazbě na hrabáče jen s rezervou. Na pahrabáče se ale po popisu poměrně brzy zapomnělo a o jistých pochybách o jeho příbuznosti k hrabáčovi o to více. Pokud si na něho někdo v paleontologických publikacích vůbec vzpomněl, pak byl pahrabáč *P. madagascariensis* prostě uváděn jen jako madagaskarský hrabáč, kterému se kdysi podařilo překlenout moře mezi Madagaskarem a Afrikou a byl pěknou paralelou k madagaskarským hrochům (tři druhy rodů *Hippopotamus* a *Hexaprodon*), kterým se to také povedlo. Jen zřídka se objevil nějaký pokus se jím více zabývat. Jeden z posledních učinil ve své vyčerpávající monografii R. MacPhee (1994). Vymezil nový druh pahrabáče (*P. germainepette-rae*) a pokusil se posoudit příbuzenskou vazbu pahrabáčů k ostatním savcům.

Ukázal se však zvláštní problém — pahrabáč nese řadu znaků, které se jinak vyskytují u zcela nepříbuzných řádů savců. Proto se MacPhee rozhodl, že vymezí vlastní nový savčí řád, který nazval *Bibymalagasiasia* (podle malgašského jazyka zvířata Madagaskaru). Ani kladistické zhodnocení obsažené v práci nepomohlo, někdy byl pahrabáč příbuzný hrabáčovi, jindy chudozubým a luskounům i různým skupinám kopytníků. V celkovém zhodnocení studie se zdálo, že pahrabáč s hrabáčem ukazují na původní „prakopytníky“ (*Condylarthra*) a jsou tak z recentních zvířat příbuzní nejbližší patrně všem ostatním kopytníkům. Z tohoto pohledu je překvapivé, že nejsou známé starší fosilie pahrabáče než z pleistocénu. Doposud nejnovější práce (Asher a kol. 1999) se opět přiklání k blízké příbuznosti hrabáče a pahrabáčů. Nejhorší je skutečnost, že morfologie, ač má k dispozici fosilní zbytky téměř celého zvířete, není schopna tuto příbuznost jednoznačně posoudit. Ve vazbě k oběma studiím lze nyní říci, že pahrabáč je s hrabáčem opravdu příbuzný, má ale řadu svébytných znaků — toto je závěr, který byl ostatně vysloven už krátce po jeho objevení.

Pahrabáci tak představovali menší zvířata s pravděpodobnou absencí zubů, silnými drápy a dominantním čichem (zrak byl naopak výrazně redukován). Charakteristiky končetin, pánce a obratlů ukazují na zjevné adaptace k hrabání a také šplhání. Tato zvířata však zřejmě nebyla schopna jako

hrabáč rozhrabat rozsáhlé termití stavby. Místo toho prohrabovala lesní substrát či vyhledávala menší hnízda mravenců nebo termitů na stromech. *Plesiorycteropus* vyhynul asi před jedním tisícem let a jeho vymizení je spojováno s pokročilou fragmentací lesních porostů člověkem.

Což není dost konvergencí?

Již jsme si řekli, že zrovna chudozubí jsou strhujícím dokladem morfologických konvergencí. Na závěr tohoto příspěvku budou uvedeny ještě dva případy, kdy se u dvou skupin nepříbuzných zvířat (pekari, starobylý jurský savec) objevily konvergenční některé znaky, které jsme považovali za jedinečné pro hrabáče či chudozubé.

Zuby hrabáčů postrádají sklovinu a vykazují zvláštní stavbu, kdy zubní dřev obklopují dentinové sloupky. Touto úpravou zubů se nevyznačují žádní jiní savci, alespoň se to donedávna myslelo. V r. 1998 byly ale popsány podobné zuby u miocenních pekariů (Pickford a Morales 1998). Pekari jsou příbuzná prasatům a ač se dnes vyskytují jen na americkém kontinentu, v třetíhorách obývala i Starý svět (Evropa, Asie a Afriku). Nalezené zuby byly původně dokonce určeny jako hrabáči a jejich současný výskyt u pekariů má spojitost ve větší odolnosti zubů proti zvýšenému obrusu. Jejich potrava obsahovala patrně velký podíl půdy, která zuby poškozovala. Bohužel nevíme, zda se tato zvířata živila mravenci či termity jako hrabáč. Vysvětlení by tak bylo možná jasnější.

Nedávno publikována studie (Luo a Wible 2005) opět ukázala, že vlivem podobného způsobu života došlo u některých zvířat i ke stejným morfologickým adaptacím. Druh *Fruitafossor windscheffeli* pochází z pozdní jury (asi před 150 miliony let) a jde o velice původního savce, příslušníka linie, která se odštěpila hned za ptakořitnými (*Monotremata*) a je tak mnohem původnější než linie vačnatců a placentálních savců. Výchť primitivních znaků je značný, uvedme jen, že např. sluchové kůstky byly ještě spojeny s dolní čelistí apod. Pro náš příspěvek je významný tím, že měl velmi jednoduché zuby srovnatelné s pásovci či hrabáčem a kromě toho také dokonce stejné kloubení obratlů v bederní oblasti jako řád chudozubí. Z dalších znaků vyplývá, že toto zvíře bylo hrabavé, a tak se mu xenartrální kloubení velmi hodilo. Vidíme, že morfologické znaky mohou být mnohdy plastické a poslušné adaptačním trendům.

Na úplný závěr je nutno dodat, že morfologie je stále velmi potřebná pro posouzení fylogenetických vazeb a její význam možná překvapivě narůstá od 90. let 20. stol. Je to logické, protože je nutné konfrontovat výsledky molekulárně biologických metod, a tak řada v minulosti zapadlých morfologických pohledů začíná pod vlivem molekulární biologie svoji renesanci.

Není pochyb o tom, že všichni chudozubí savci představují podivná a pozoruhodná zvířata, která přímo vybízejí k vědeckému výzkumu. Nutno však dodat, že právě tento výzkum chudozubých může pro vědce představovat pohybování se v určité nejistotě. Řada otázek je ještě otevřená a snad se brzy dočkáme doplnění znalostí či přímých zodpovězení.