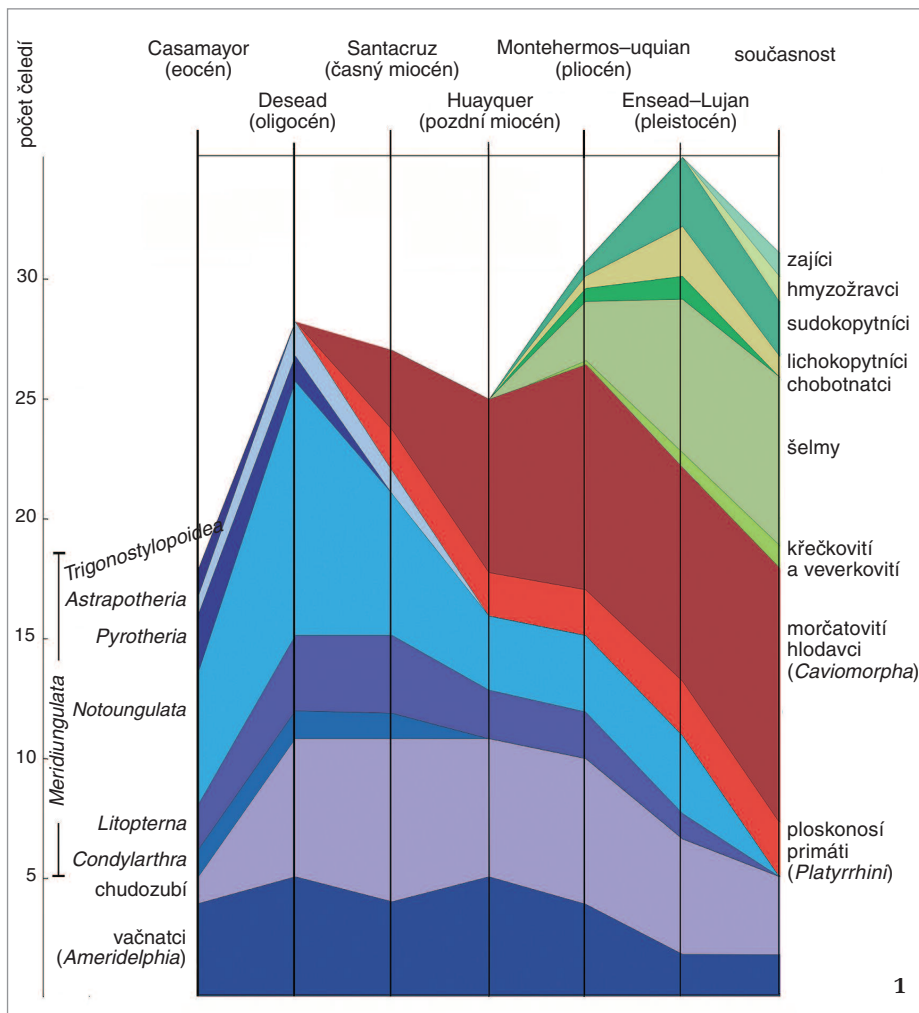


Paleontologické objevy Charlese Darwina v Jižní Americe IV. Velká americká výměna

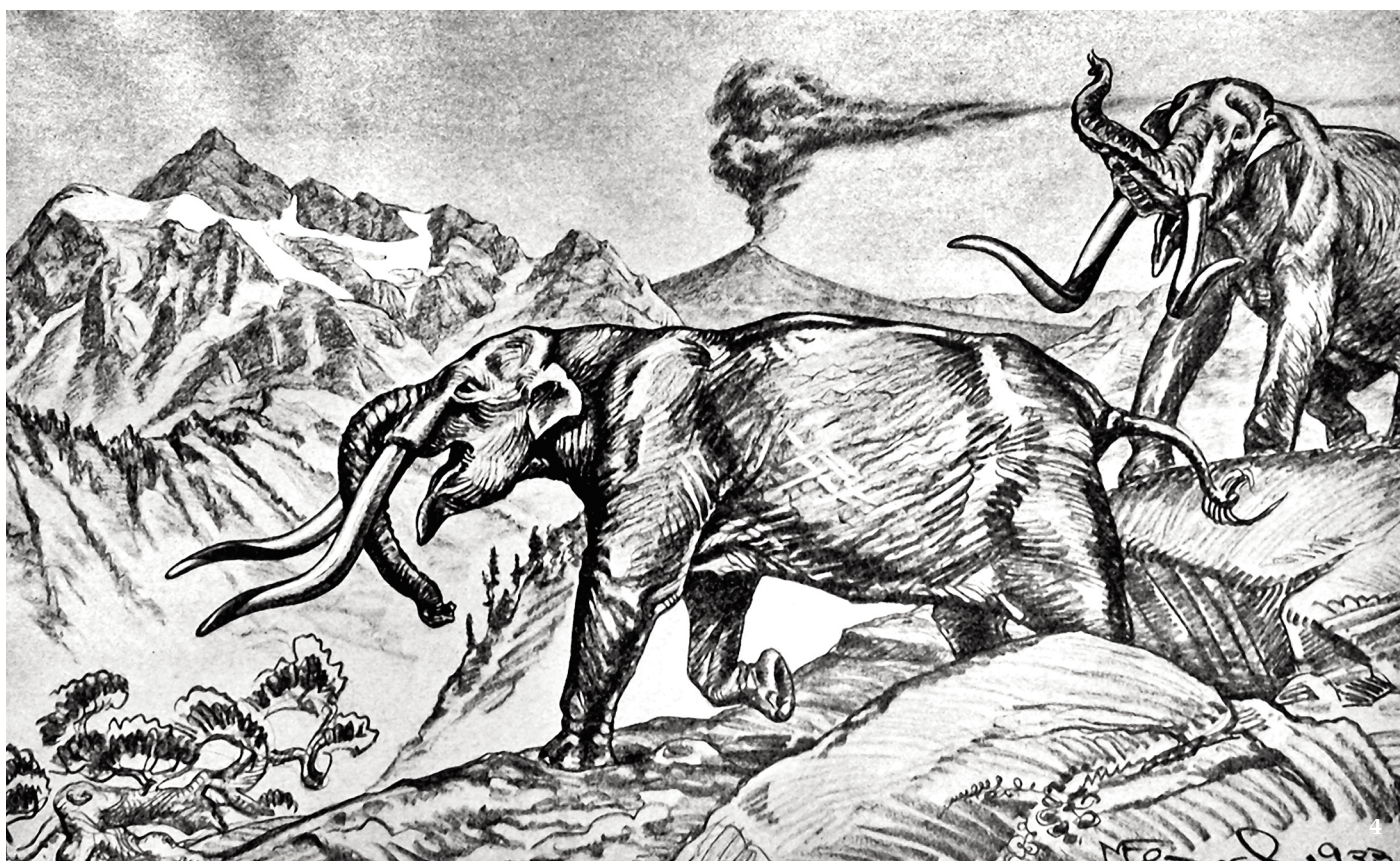
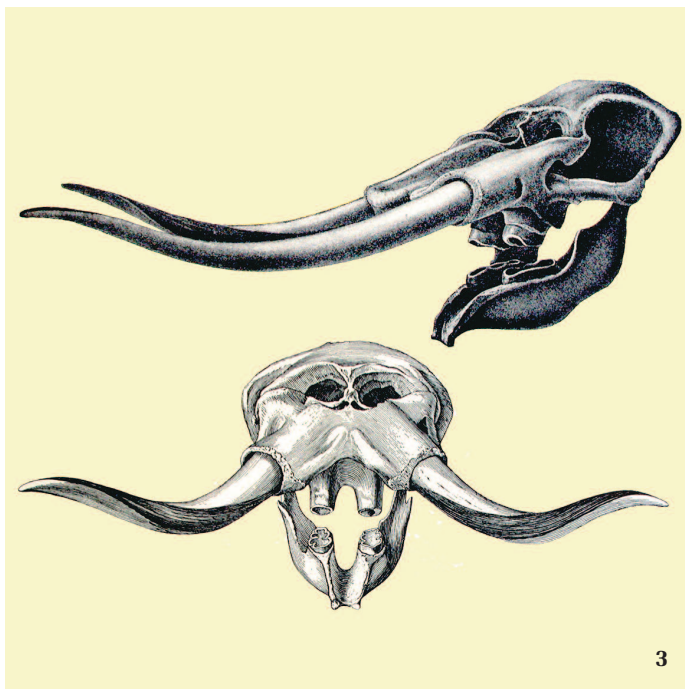
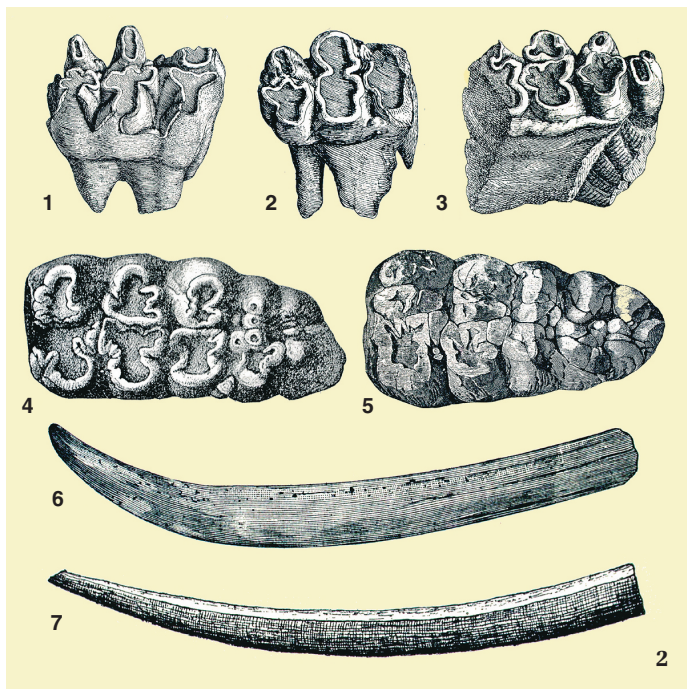
Poslední migrační vlna savců – Velká americká vzájemná výměna savčích faun mezi oběma kontinenty (Great American Interchange) započala v Americe asi před 5–3 miliony let a vyvrcholila před dvěma miliony let. Měla jednoduchou příčinu: na sklonku třetihor Jižní Amerika přestala být ostrovem (kterým byla od konce druhohor, tedy asi před 70 miliony let) a spojila se Panamskou šíjí se Severní Amerikou. To vyvolalo lavinovitý příchod moderních savčích řádů ze severu, naopak na sever putovalo jenom několik zástupců endemických či ostrovních skupin jihoamerických savců. Součástí migrace ze severu byl i člověk, který hrál v dalším vývoji jihoamerické fauny stále významnější roli. Celý jev byl z obecného hlediska ovlivňován jednak samotnou – velmi nestálou – geologickou situací úžiny a jednak klimatickými podmínkami. Obousměrná migrace neprobíhala naráz, ale spíše po etapách. Na její existenci upozornil poprvé r. 1893 mnichovský paleontolog K. A. Zittel. Podle něho „...jde o jednu z nejpozoruhodnějších migrací v geologickém záznamu.“ Alexander von Humboldt a později i Charles Darwin objevili první doklady této vlny ve čtvrtohorních usazeninách.

1 Schéma sledu savčích faun Jižní Ameriky během třetihor a čtvrtohor, dělených na podkladě savčích společností na faunistické stupně. Endemické řády jihoamerických savců (znázorněné modrými odstíny) známe již od eocénu a kulminují během oligocénu, kdy z Afriky imigrují dva další řády (znázorněné červenými odstíny): hlodavci (*Rodentia*) a primáti (*Primates* – *Platyrrhini*). Od závěru pozdního miocénu až do současnosti se spojením se Severní Amerikou rozbíhá Velká americká výměna savců (znázorněná zelenými odstíny). Do Jižní Ameriky proniká řada eurasijských holarktických řádů a naopak jihoamerické řády chudozubých (*Xenarthra*) spolu s vačnatci (*Marsupialia* – *Ameridelphia*) a s některými morčatovitými hlodavci (*Caviomorpha*) se šíří v protisměru na severoamerický kontinent. Původní endemičtí jihoameričtí kopytníci *Meridiungulata* během holocénu vymírají a spolu s nimi také všechny rody koní a chobotnatců z nových nedávných migrantů ze severu. To je největší známé vymírání na jediném kontinentu: celkem vyhynulo 45 jihoamerických rodů. Upraveno podle: G. G. Simpson (1980)

2 První historické doklady chobotnatců ze čtvrtohor Jižní Ameriky. 1–3: Tři stoličky objevené Alexandrem von Humboldtem v hornatých oblastech And v Ekvádoru (1), Chile (2) a Bolívii (3) byly popsány a vyobrazeny G. Cuvierem (1806, 1818, 1824) jako první důkazy o pronikání chobotnatců na jihoamerický kontinent. H. F. Osborn v nich rozpoznal doklady dvou rozdílných skupin se dvěma rody: *Cordillerion* a *Cuvieronius*. Podle dnešního pojetí však jihoameričtí mastodonti patří k jediné čeledi *Gomphotheriidae* s trojločnými (trilofodontními) stoličkami (m1 a m2), ve dvou podčeledích – *Cuvieroninae* (s rody *Cuvieronius* a *Haplomastodon*) a *Anancinae* (s rody *Stegomastodon* a *Notiomastodon*); rod *Cordillerion* je neplatný. 1: „Mastodon de Cordillères, Cuvier, 1806“ = *Cuvieronius hyodon* – Quito, Ekvádor; 2 a 3: *Mastodon humboldtii* Cuvier, 1818 = *Cuvieronius hyodon* – Concepcion, Chile (2) a Chiquitos, Bolívie (3); 4: *Cuvieronius hyodon* – Tarija, Bolívie. Podle: P. Gervais (1855); 5: *Cuvieronius hyodon* – Buenos Aires, Argentina. Podle R. Lydekker (1886); 6: *Stegomastodon superbus* – Pergamino, Buenos Aires. Podle F. Ameghino (1888); 7: *Notiomastodon platensis* – Tarija, Bolívie. Podle F. Ameghino (1888) 3 Druh mastodonta *Cuvieronius hyodon* se vyskytoval hlavně v horských oblastech And – je jediným chobotnatcem se spirálně stočenými kly. Podle: C. H. Burmeister (1889) 4 Rekonstrukce mastodonta *C. hyodon*. Podle: H. F. Osborn (1934). Všechny obr. z archivu autora



1



Humboldtovy a Darwinovy objevy Velké výměny

Již první fosilní doklady chobotnatých mastodontů nalezené Humboldtem v horských oblastech And způsobily v Paříži pozdvižení. Je to patrné z pozornosti, jakou těmto nálezům věnoval G. Cuvier ve svých zprávách z let 1806–24. To se později opakovalo i při Darwinových obdobných nálezích mastodontů a koní. Dopad těchto objevů byl hlavně v obecné rovině: poprvé zde byl hmatatelný důkaz o pohybu živočišných druhů v minulosti a poprvé se začalo uvažovat o existenci migrace.

Lze si snadno představit, že tak rozsáhlá invaze nové a odlišné fauny ze severu

způsobila značnou proměnu ve složení původní jihoamerické zvířeny. Skutečnost je ale jiná. Dnes máme důkazy o tom, že skupiny jihoamerických kopytníků meridiungulátů vymíraly postupně v důsledku paleoekologických změn již v průběhu třetihor a s migranty ze severu se proto nakonec setkaly jen některé poslední rody. Sama konkurence severoamerické fauny tedy nehrála tak významnou roli, jak se dříve předpokládalo – lze o ní uvažovat jen v případě imigrace pravých šelem (zejména kočkovitých, psovitých, medvědovitých a medvídkovitých), které potlačily konvergentní predátory (borhyenidy) z řadačnatců a dravé ptáky čeledi *Phorusrhacidae*. Velká výměna se však nedotkla tří

skupin jihoamerických savců: morčatovitých hlodavců (*Caviomorpha*), ploskonosých primátů (*Platyrrhini*) a starobylého savčího řádu chudozubých (*Xenarthra*). Je zajímavé, že se to projevilo i v jejich úspěšné a rozsáhlé migraci do Severní Ameriky – pouze ploskonosí primáti, vázaní na prostředí tropických pralesů, migrovali jen do Střední Ameriky. Z původních kopytníků meridiungulátů pronikl na sever do středoamerické Nikaraguy jen jediný, zřejmě reliktní, rod *Mixotoxodon*.

S poslední migrací savců je spojen další obecný jev: vznik druhů v novém prostředí. Nejlépe je to vidět na čeledi křečkovitých hlodavců (*Cricetidae*, obr. 11), kteří pronikali do volných oblastí savan



a stepí a vytvořili zde dokonce nové čeledi. Vznikly i nové rody (např. *Anotomys* a *Ichthyomys*), které žijí ve vodě a živí se malými rybami. Mnohé svým chrupem napodobily typy třetihorních rodů a jsou dosud součástí jihoamerické fauny. Zároveň ale není vyloučeno, že některé nové druhy vznikaly již ve východní oblasti či kontinentu – s tím jsme se setkali již v předchozí kapitole o primátech a hlodavcích (Živa 2009, 5: 232–236).

Projevilo se to i při objevech prvních chobotnatců. Zuby mastodontů nalezené Humboldttem na území Ekvádoru a Chile (obr. 2) popsal G. Cuvier jako dva druhy a H. F. Osborn je později považoval za doklady dvou rodů: *Cordillerion* a *Cuvieronius*. I na jihoamerické půdě byla u chobotnatců nápadná variabilita, a tak byly popisovány další „nové“ rody a druhy, které se však záhy ukázaly jako neplatné (při nálezech fosilních chobotnatců obecně platí, že jejich druhy lze spolehlivě určit pouze při nálezů celých lebek, současně se zachovaným chrupem a typickými kly). Teprve opakované revize sběrů z celého kontinentu dospěly k jednoduššímu obrazu. Nejprve H. F. Osborn ve své rozsáhlé monografii *Proboscidea* (1934) vytvořil tři podčeledi jihoamerických mastodontů celkem se 30 druhy, z nichž některé byly doloženy v mladších třetihorách i na půdě Severní Ameriky. Teprve další studie G. G. Simpsona a P. de Couro (1955) dospěla k jednoduchému závěru, že jihoameričtí chobotnatci patří k jediné vývojově starobylé čeledi mastodontů *Gomphotheriidae* s tzv. trojlaločnými (trilofodontními) prvními a druhými stoličkami a tvoří dvě podčeledi *Cuvieroniniinae* a *Anancinae*. Počet mastodontů na půdě Jižní Ameriky se nakonec ustálil na čtyřech rodech a družích rozšířených v několika oblastech podle prostředí – v horských oblastech And, travnatých stepích (savany, pampy) a v nížinách deštných pralesů (obr. 12): *Cuvieroniniinae* s dvěma rody – *Cuvieronius* (druh *C. hyodon*) a *Haplomastodon* (*H. waringi*) a podčeleď *Anancinae* se dvěma rody – *Stegomastodon* (druh *S. superbus*) a *Notiomastodon* (*N. platensis*).



Je zajímavé, že rozvoj stejné čeledi mastodontů probíhal obdobně také během třetihor v Eurasii. Zde byli mastodonti postupně nahrazeni „modernější“ čeledí slonovitých (*Elephantidae*) s lamelovou stavbou stoliček, lépe přizpůsobenou ke změnám rostlinné potravy v měnícím se klimatu a prostředí (Živa 2008, 1: 37–41). Na sklonku třetihor pronikli sloni Beringovou úžinou také do Severní Ameriky, kde vznikl nový druh *Parelephas columbi* obecně rozšířený v pleistocénu Severní Ameriky (nejvíce nálezů se uvádí ze státu Florida, nejjižnější doklad je ze státu Pueblo v Mexiku). Osborn uvádí ve zmíněné monografii nález tohoto druhu z r. 1850 z Francouzské Guayany (fragmenty dvou stoliček ve sbírkách montpelliérské univerzity, popsán r. 1929 jako *P. columbi cayennensis*), který je jediným svědectvím migrace pravých slonů do Jižní Ameriky – zatím však jde pouze o jediný a málo průkazný doklad.

Záhada hromadného vymírání tzv. savčí megafauny v Americe: dopad čtvrtohorního vulkanismu?

V průběhu holocénu potkal mastodonty spolu se slonovitými na obou kontinentech Nového světa stejný osud: během krátkého intervalu asi před 5 000 lety vymřeli. Mastodonti vymírají také v Eurasii a jejich poslední společné výskyty se slony spadají do začátku holocénu v Africe. Sloni se dodnes udrželi v jižní a jihovýchodní Asii a v Africe.

Podobný osud potkal i další skupiny savců, např. koně (*Equidae*), ale i některé šelmy a sudokopytníky. Je známo, že pestrý vývoj čeledi koňovitých probíhal celé třetihory na území Severní Ameriky, odkud jednotlivé druhy migrovaly přes Beringovu úžinu v několika etapách svého vývoje do Eurasie a dále do Afriky. Poslední dvě vlny či vývojové linie „pravých“ koní, odvozené ze společného severoamerického rodu *Pliohippus*, směřovaly rovněž touto cestou: nejprve asi před 11 miliony let to byli tzv. tříprstí zástupci rodu *Hippotherium* a *Hipparion* a v druhé vlně cca před 2–3 miliony lety praví jednoprstí koně rodu *Equus*, tj. poslední vývojový



5 Krajina v okolí hlavního města Ekvádoru Quito je budována většinou opakovaně přemístěnými sopečnými popely označovanými místním názvem *cangaua*. Vzácně zachované původní a neporušené série popelových vrstev (na obr.) se ukládaly za vysokých teplot, a proto jsou bez paleontologických nálezů.

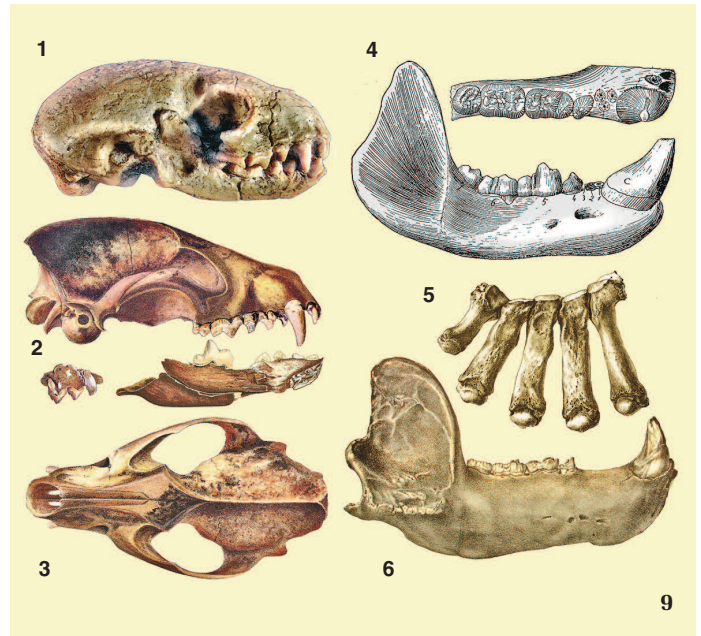
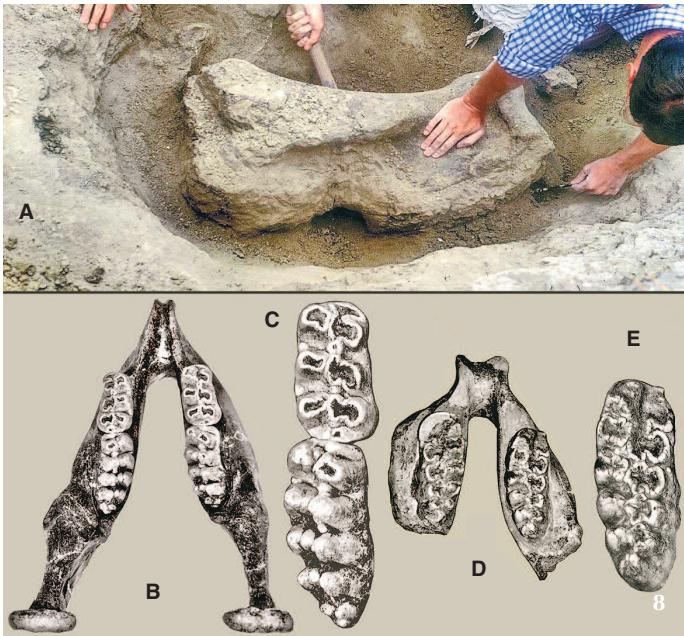
6 Naleziště Quebrada Cuesaca u městečka Bolívar je v sopečné oblasti, kde Alexander von Humboldt r. 1802 při své cestě na jih objevil první doklady mastodontů (obr. 2). Kosterní nálezy jsou zde uloženy ve vrstvách přemístěných sopečných popelů s několika půdními horizonty.

7 Jedním z cílů paleontologické výpravy florentinské univerzity v letech 1983–91 do Ekvádoru bylo nalézt i drobné fosilní druhy savců; nálezové vrstvy se proto proplavovaly na jemných sítích. Přitom byl úspěšně využíván rychlý proud vody v původních kanálech Inků, které jsou dodnes funkční a pečlivě udržované místními zemědělci. Nahoře: nedaleko naleziště Quebrada Cuesaca se nachází dobře zachovaná část cesty Inků, vydlážděná říčními valouny (ve výšce kolem 2 000 m n. m.).

8 Výprava do severního Ekvádoru se pohybovala v Humboldtových stopách. Objevila na nalezištích z mladších čtvrtohor doklady rodu *Haplomastodon*. A, B, C: naleziště Quebrada Cuesaca. A – vyzvedávání pažní kosti mláďete mastodonta uložené v sopečném popelu; B – spodní čelist se dvěma stoličkami (m2, m3); C – detail pravostranných stoliček; D, E: Quebrada Colorada, Punin-Chimborazo. D – spodní čelist starého jedince s poslední stoličkou (m3); E – detail pravostranné stoličky

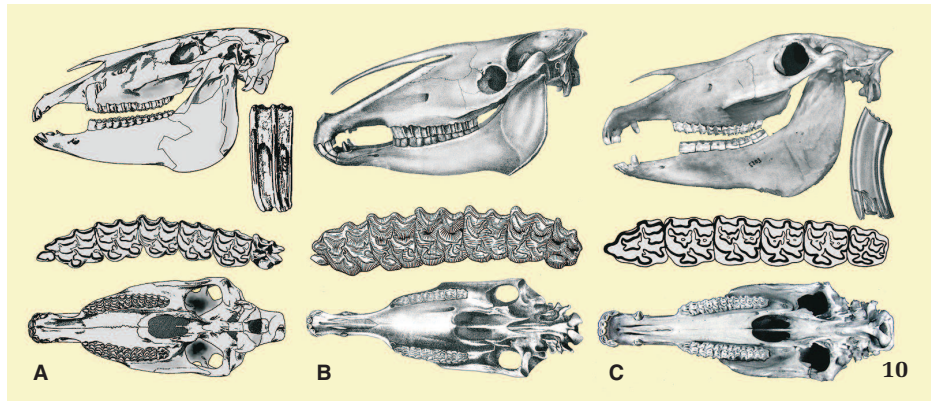
9 Také pravé šelmy (*Carnivora*) pronikly do Jižní Ameriky během Velké americké výměny na sklonku třetihor a ve čtvrtohorách. 1: k prvním migrantům této vlny již v pozdním miocénu patří zástupce kunovitých skunků (*Mephitinae*), současný rod *Conepatus*;

2, 3: rod psa (*Canis*) poprvé objevil v jeskyních Brazílie dánský badatel C. W. Lund r. 1839; 4–6: do Jižní Ameriky

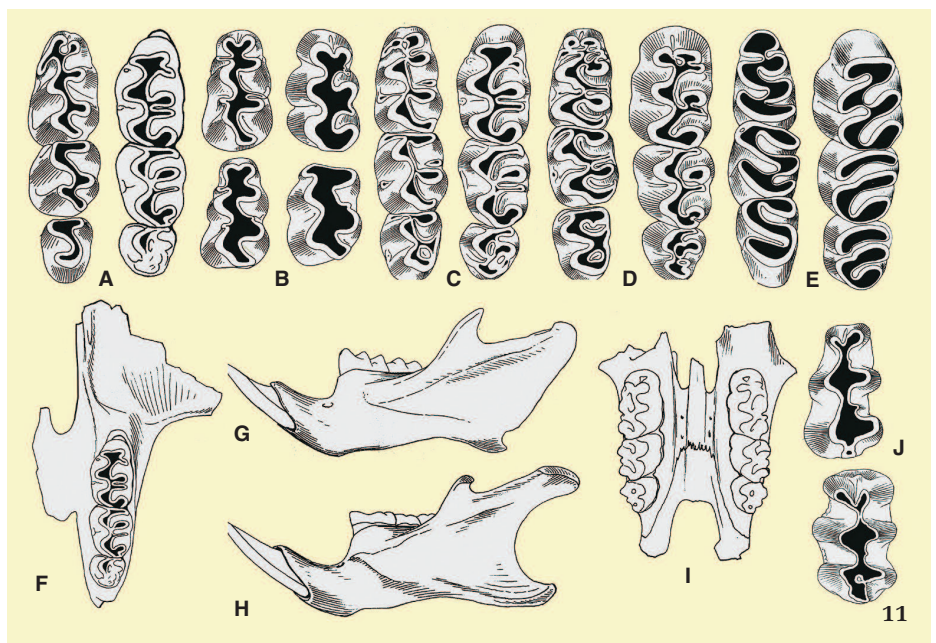


pronikly také medvědotivé šelmy (*Ursidae*); 4 – vymřelý rod *Pararctotherium* (kresba F. Ameghina z r. 1904) byl příbuzný jinému vymřelému rodu *Arctodus*; 5 a 6 – fosilní doklady medvěda brýlatého rodu *Tremarctos*, 5: záprstní kosti (metacarpalia) pravé přední tlapy, 6: pravá spodní čelist. Podle: C. W. Lund (1839), P. Gervais a F. Ameghino (1880, 1889)

10 Významnou skupinou velkých býložravců v rámci Velké americké výměny byli koně. Všechny linie pravých současných koní se vyvinuly ze severoamerického pliocenního rodu *Pliohippus* (A). Do Jižní Ameriky pronikly dva nové rody – *Hippidion* (B) a *Neohippidium*; nakonec se zde objevuje současný rod koně (*Equus*, C), který vznikl ještě na severoamerické půdě. Nahoře: boční pohled na lebky se spodní čelistí (u lebky rodu *Pliohippus* a koně *Equus* jsou napravo boční pohledy na sloupovité stoličky s vysokou korunkou, typické pro výjimečně pokročilé rody koňů); uprostřed: pohled na okluzální (skusnou) plochu horních řad zubů; dole: pohled na lebky zespodu. V průběhu holocénu koně v Severní a Jižní Americe vymřeli a nazpět se dostali ve zdomácnělé formě až v historické době v rámci výprav španělských dobyvatel.



11 Proplavování nálezočných vrstev při výpravě florentinské univerzity se vyplátilo: byly nalezeny doklady fosilních křečkovitých hlodavců (*Cricetidae*), kteří během pleistocénu migrovali v rámci Velké americké výměny ze Severní do Jižní Ameriky. Pronikali do volných oblastí savan a stepí, vytvořili zde nové druhově bohaté čeledi a jsou stále součástí jihoamerické fauny. Mnohé druhy napodobily svým chrupem typy podobné třetíhonním rodům. Soubor pochází ze dvou nalezišť: Quebrada Cuesaca a La Calera z mladších čtvrtohor v provincii Carchi v severním Ekvádoru. A, F: *Phyllotis*; B: *Akodon*; C, H: nový rod *Copemydon* prokázal dosud neznámou imigraci severoamerických křečků (*Peromyscinae*); D, G, I: *Thomasomys*; E: *Sigmodon*; J: *Anotomys*. Podle O. Fejfar a kol. (1992)



článek koňovitých. Původu obou těchto linií do různých oblastí Eurasie a Afriky lze proto dobře využít i pro datování hornin mladšího kenozoika. Tyto migrace měly ještě jiný význam: jak uvidíme, poslední dvě vlny koní se svou migrací Beringovou úžinou ze severoamerického kontinentu zachránily před vymřením.

Také migrace koní ze Severní Ameriky na jih v rámci Velké americké výměny proběhla opět nejméně ve dvou etapách –

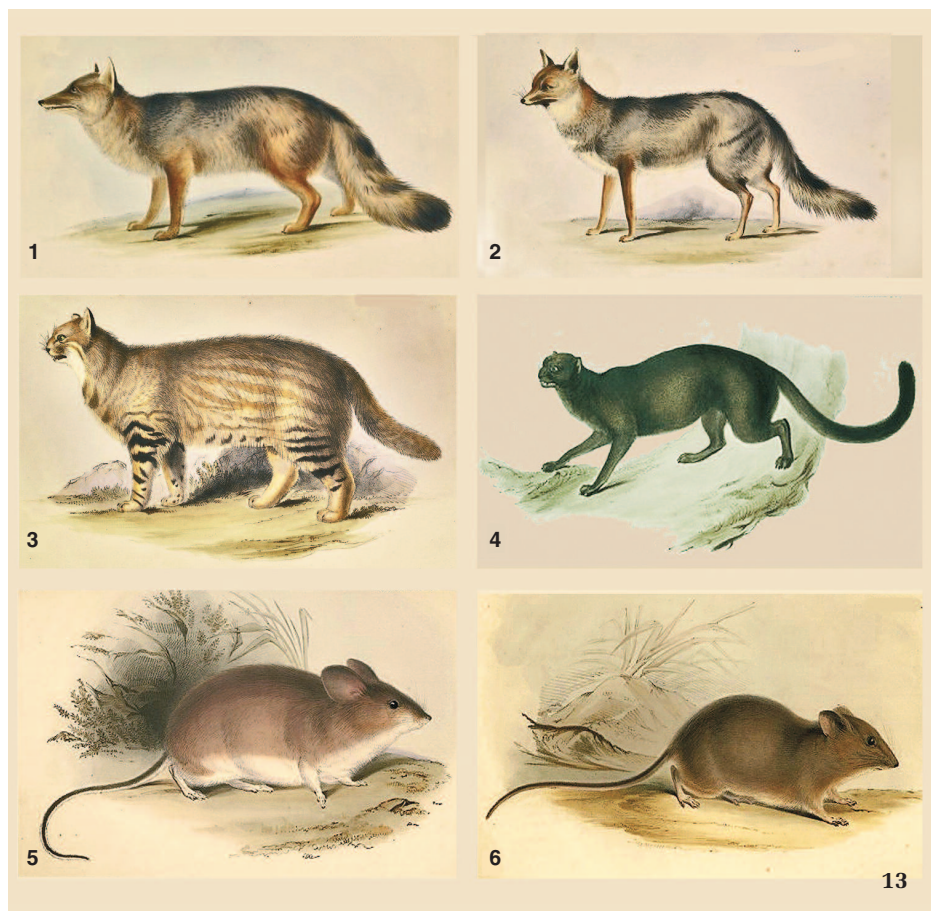
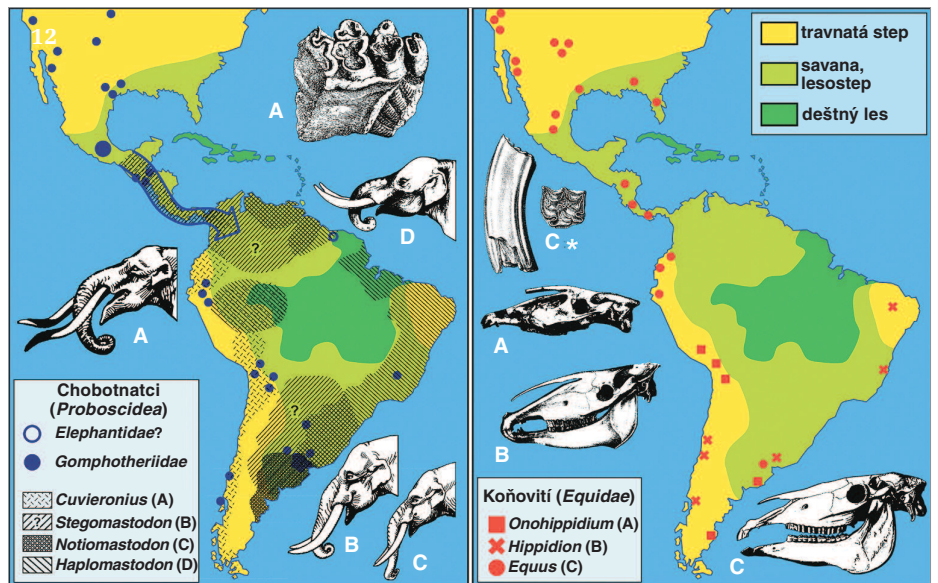
jejich společným předkem byl rovněž severoamerický rod *Pliohippus* (obr. 10). Nejprve na jihoamerickou půdu pronikly dva rody – *Onohippidium* a *Hippidion* (původně se předpokládalo jejich vznik až tam). O něco později je následoval i druh koně *Equus neogaeus*; přitom koně se na rozdíl od mastodontů šířili jen ve stepních oblastech. Četné nálezy převážně na pobřeží svědčí o jejich rychlém rozšíření během čtvrtohor. Paradoxně však

12 Výskyt a rozšíření chobotnatců (vlevo) a koňovitých (vpravo) v závěru třetihor a během čtvrtihor ve středních a jižních částech Severní Ameriky a v Jižní Americe. Jednotlivé rody a druhy chobotnatců se v Jižní Americe přizpůsobily třem typům prostředí, tomu odpovídá i výskyt fosilních dokladů. Naproti tomu u koňů byl výchozí pliocenní rod *Pliohippus* již během miocénu přizpůsoben stepnímu prostředí, takže tři z něho odvozené rody – *Onhippidium* (A), *Hippidion* (B) a *Equus* (C) – se rozšířily jen v otevřených travnatých oblastech, tj. ve stepích a pampách. C* – Darwinův nález horní stoličky koně (podle: R. Owen 1838). Chobotnatci i koňoví bez výjimky vymřeli v průběhu holocénu na obou amerických kontinentech. Orig. O. Fejfar

13 Některé druhy současných savců ulovené Darwinem při jeho exkurzích na jihoamerické pevnině patří k migrantům Velké americké výměny. Byly popsány G. R. Waterhousem v druhém díle monografie *Zoologie z cesty lodí Beagle* (1837). 1, 2: psovitě šelmy *Canis azarae* (1; pes Azarův, nyní pes šedý – *Pseudalopex vetulus*) a *Canis magellanicus* (2; nyní pes horský – *P. culpaeus*); 3, 4: kočkovitě šelmy *Felis pajeros* (3; nyní kočka pampová – *Oncifelis colocolo*) a *Felis yagouaroundi* (4; nyní jaguarundi – *Herpailurus yagouarundi*); 5, 6: hlodavci čeledi myšovitých (*Muridae*) – *Mus galapagoensis* byla hojná jen na jediném ostrově Galapág – Chatham (5); *Mus darwini* (6) pochází z Patagonie a Chile (Port Desire, St. Julian a Santa Cruz, Coquimbo) – „obývá suchá kameňitá místa a byla chycena do pastí se sýrem“. Z archivu autora

záhy došlo se stejnou rychlostí k úplnému vymření koní i chobotnatců – paralelně na obou kontinentech Nového světa. Původní endemické jihoamerické kopytníky meridiunguláti, podivní chudozubí glyptodonti a velcí lenochodi vymírají již o něco dříve. To je největší známá extinkce na jediném kontinentu – během krátkého období celkem vyhnulo nejméně 45 rodů jihoamerických velkých savců.

Co bylo v pozadí tohoto neobvyklého jevu, je již dlouho předmětem četných úvah. Za hlavní příčinu se pokládá kombinace geologických proměn celého kontinentu (vznik nových pohoří a náhorních plošin) s náhlými změnami prostředí ovlivňovanými stále intenzivnějšími výkyvy ročních období. Othenio Abel (1927) uvažoval o plošné epidemii šířené hmyzem, dále se opakovaně přetřásá úloha prvních lovců; pro tento jev vznikl i zvláštní termín – overkill, tedy vyhubení intenzivním lovem. Proti tomu však lze namítnout malou hustotu osídlení člověkem. Navíc např. severoameričtí indiáni by sami nevyhubili zdroj své potravy – stáda bizonů, to mělo na svědomí až cílené a masové vybití bílými lovci. Také původní obyvatelé Afriky dodnes nevyhubili velké savce savan atd. Přitom oba kontinenty – Afrika a Jižní Amerika – jsou srovnatelné svou polohou, analogickou skladbou prostředí (deštných pralesů, savan a stepí) atd. Proč se hromadné vymírání Afriky vyhnulo?



Na katastrofickém průběhu vymírání v Jižní (i Severní) Americe se nutně podílel geologický faktor, který mohl vymírání velkých býložravců velmi účinně a hlavně rychle ovlivnit: jednou z možností je čtvrtohorní vulkanismus v severojižním řetězu pohoří Skalnatých hor a And. Vulkanická činnost v tomto rozsahu v Africe chybí a navíc se omezila na riftovou oblast východní části Afriky. O značném rozsahu sopečné aktivity v Andách si lze udělat obraz podle velkých mocností popelových vrstev (obr. 5) v celém průběhu tohoto pohoří. Přitom je jisté, že jemné prachové spady popelů při opakovaných erupcích odnášel vítr na východ kontinentu, kde účinně ničily vegetaci savan a stepí – prostředí býložravců, tj. posledních meridiungulátů, koní, mastodontů, chudozubých

glyptodontů a mylodontů aj. Prostředí pralesní vegetace s častými srážkami mělo větší schopnost regenerace a bylo zřejmě postiženo méně, což vysvětluje přežití pralesních obyvatel, např. primátů, do současnosti (amazonský deštný les se dokonce od konce poslední doby ledové výrazně rozšířil na úkor savan).

V posledním díle budeme sledovat další osudy jihoamerické fauny – záhadnou migraci prvních meridiungulátů na sever a původ a vývoj vačnatců.