

# Paleontologické objevy Charlese Darwina v Jižní Americe III. Příchod hlodavců a primátů

V tomto díle budeme sledovat další osudy savců Jižní Ameriky, kteří badatelům přinesli nová překvapení. Charles Darwin podrobně vylíčil svá pozorování tří rodů hlodavců – kapybary (*Hydrochoerus*) v ústí La Platy, tukotuka (*Ctenomys*) a aguti (*Dasyprocta*) ve stepích Patagonie. S primáty se setkal pouze jednou v pralesním prostředí v okolí Buenos Aires v dubnu 1832. Fosilní hlodavce (kapybaru a tukotuka) objevil jen ve čvrtohorách severní Patagonie u Punta Alta. Příchod hlodavců a primátů na jihoamerický kontinent byl odhalen teprve nedávno ve vrstvách svrchního eocénu v Bolívii a o jejich původu vzplanuly hned vášnivé spory. Shoda panovala jen v tom, že při své migraci museli překonat moře. Při studiu fosilních savců z egyptského naleziště Fajjúm (Fayum) zaujala mnichovského paleontologa Maxe Schlossera jejich nápadná podobnost s jihoamerickými druhy hlodavců a primátů a dospěl k závěru, že pocházejí z Afriky. Jiní badatelé však byli přesvědčeni o jejich příchodu ze Severní Ameriky. Schlosserova zapomenutá teorie se však nakonec potvrdila.

Max Schlosser vyslovil svůj názor o africkém původu jihoamerických hlodavců a primátů v monografii z r. 1911. Až do r. 1900 bylo z Afriky známo jen málo fosilních dokladů savců, a byla proto podle H. F. Osborna pokládána za „...temný kontinent pro paleontologii, protože postrádá fosilní doklady minulosti savců.“ To přestalo platit koncem 19. stol., kdy v okolí oázy Fajjúm 65 km jihozápadně od Káhiry bylo objeveno jedno z nejvýznamnějších světových nalezišť. Fosilie se zde vyskytují ve dvou úrovních. Starší svrchno-eocenní vrstvy zvané Qasr El Saghra vznikaly v příbřežním mořském prostředí Tethydy (na jejímž místě je dnes Středozemní moře), mladší spodnooligocenní vrstvy na svazích pouštního hřebenu Djebel Qatrani se ukládaly na pevnině až po

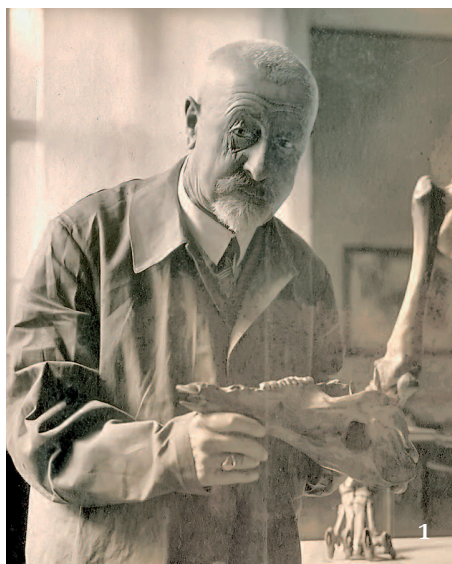
ústupu moře na sever, v korytech pomalých meandrujících říčních toků. Ty byly v tropickém vlhkém a teplém prostředí bažin a mokřadů obklopeny hustým pralesem. Dnes víme, že v severní Africe panovala tato situace ve stejné době na více místech.

Fauna egyptského Fajjúmu žila během starších třetihor na rozhraní eocénu a oligocénu před zhruba 34–31 miliony lety. Celková mocnost mladší formace Djebel Qatrani je 340 m. Na rozdíl od Evropy, kde došlo k ochlazení, zde panovalo stále stejné klima. Celé souvrství završuje série čtyř čedičových lávových proudů, významných pro stanovení geologického stáří.

Toto naleziště objevili v r. 1877 němečtí geologové z Berlína, kteří při mapování starších mořských vrstev našli zbytky

zubů velkého tvora popsaného jako nejstarší předek zubatých kytovců – *Zeuglodon*. Od r. 1898 oblast podrobněji zkoumali britští geologové H. J. L. Beadnell a C. W. Andrews, kteří v obou úrovních Fajjúmu objevili bohaté fauny. Kolem r. 1900 místo navštívil také pražský rodák Richard Markgraf, který se živil jako hudebník v Káhiře; záhy se ukázalo jeho velké sběratelské nadání. Markgraf se nedaleko Fajjúmu usídlil a až do své smrti r. 1916 se zde věnoval sběru fosilií pro několik světových muzeí. Jeho předností bylo, že si všímal nejen velkých objektů, ale sbíral i fosilie malých druhů obratlovců. Markgrafovou zásluhou tak byly ve Fajjúmu objeveny vůbec první doklady hlodavců a primátů: mají velikost od cca 5 mm do několika cm. Svoje sběry nabídl Eberhardu Fraasovi z Přírodovědného muzea ve Stuttgartu, kde jsou dosud. Z velkých savců se zachovaly doklady kytovců, chobotnatců, damanů, hyenodontů atd. Mezi nejcněnější nálezy patří nejstarší doklady vyšších primátů (opic a předchůdců hominidů) a zástupců nové čeledi hlodavců *Phiomyidae*. Nápadné je jejich druhové bohatství nashromážděné v posledních letech expedicí Dukeovy univerzity z Durhamu (USA), vedené Elwynem Simonsem – z hlodavců čeledi *Phiomyidae* rody *Phiomys*, *Metaphiomys*, *Paraphiomys*, *Gaudeamus* a *Phiocricetomys* a z primátů zástupci čeledi *Parapithecidae* (rody *Apidium*, *Parapithecus*, *Qatrani*), *Proteopithecidae* (*Proteopithecus*) či předchůdci hominidů z čeledi *Propliopithecidae* (rody *Aegyptopithecus*, *Catopithecus*, *Oligopithecus*, *Propliopithecus*).

Hlodavci (*Phiomyidae*) a primáti (*Parapithecidae* a *Proteopithecidae*) z Fajjúmu zasáhli do vývoje třetihorní zvířeny Jižní Ameriky zásadním způsobem. Významnou úlohu v tomto objevu sehrál už zmíněný M. Schlosser. Zde je nutno dodat, že svého času byla právě v Mnichově uložena nejuplněnější sbírka jihoamerických savců v Evropě – jako dar Florentina Ameghina Karlu Zittelovi; sbírka byla bohužel zničena v r. 1945 při náletu. Z Ameghinovy kolekce se zachránilo jen několik drobných objektů zapůjčených před válkou do Přírodovědného muzea v Basileji. Vedle štítků krunýřů chudozubých glyptodontů a několika masožravých vačnatců borhyenidů to byli právě hlodavci (obr. 5).



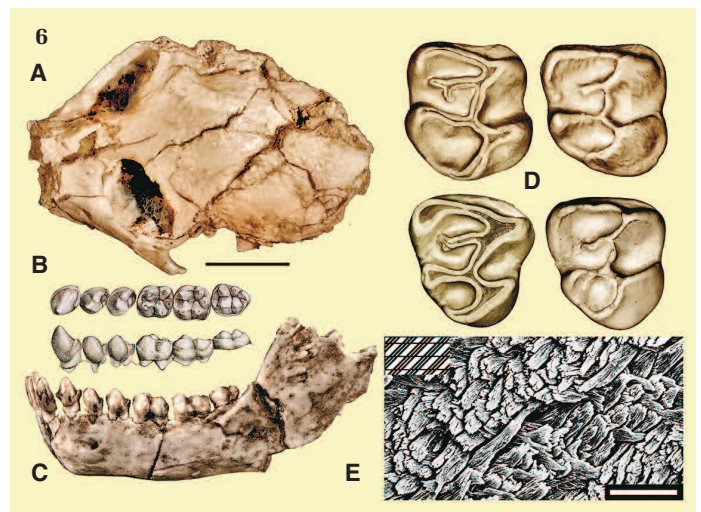
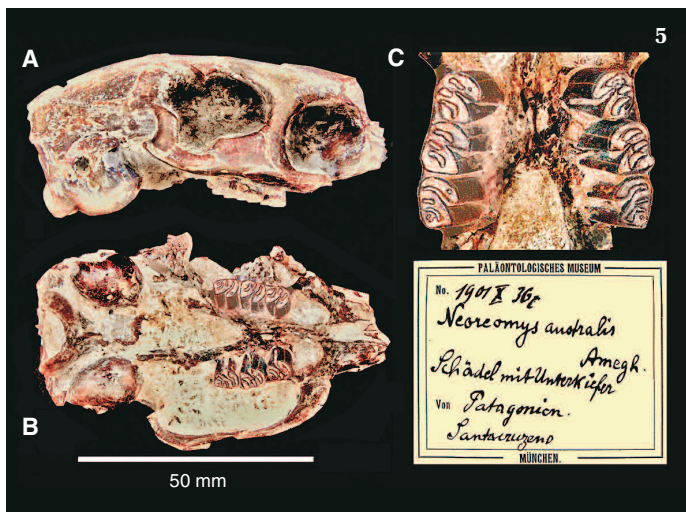
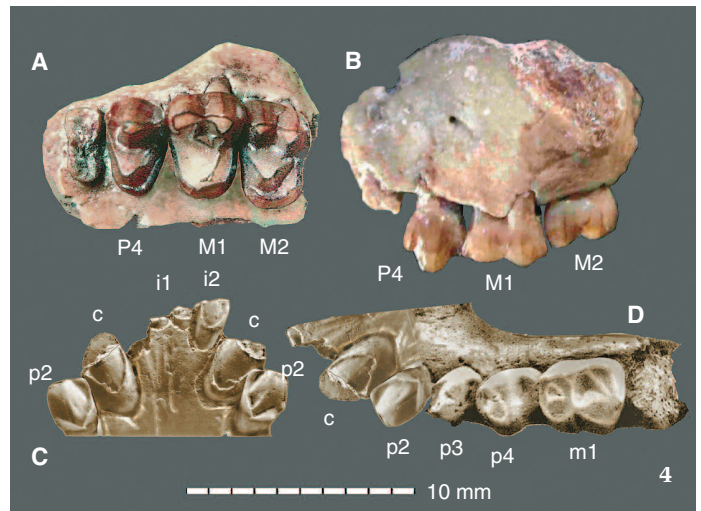
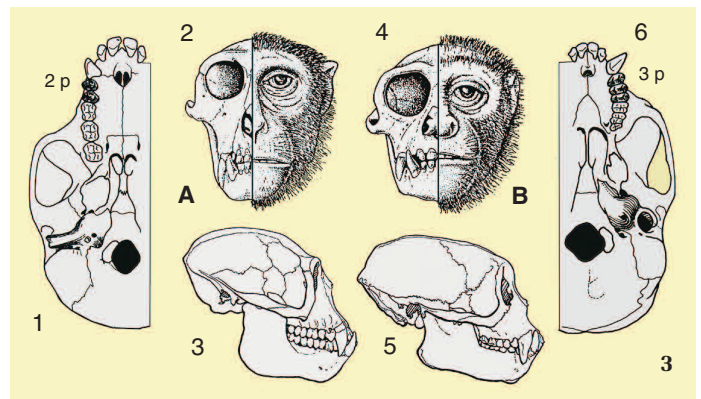
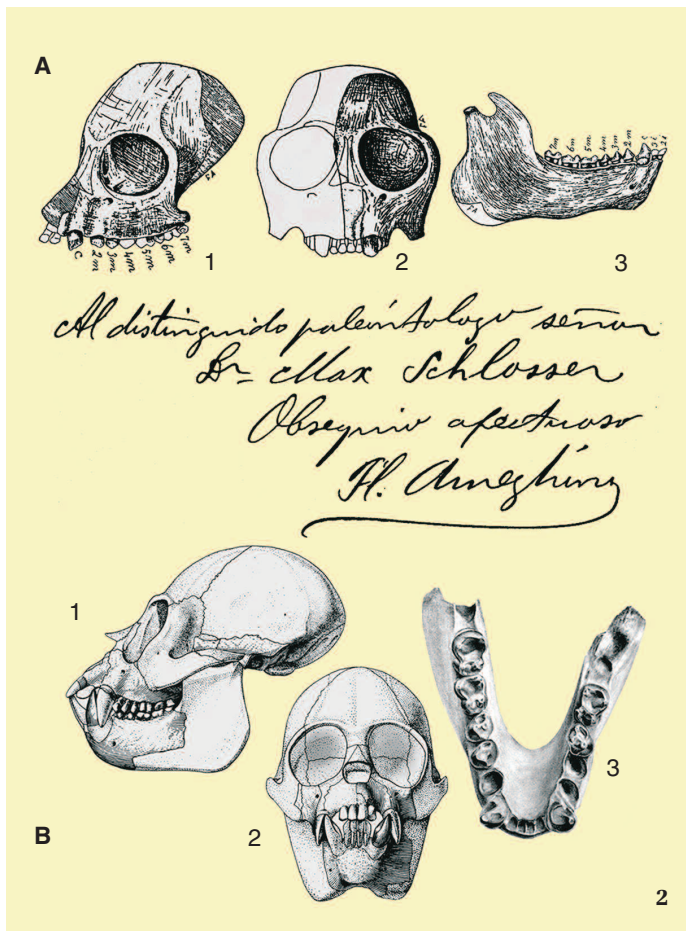
1 Mnichovský paleontolog Max Schlosser (1854–1932) upozornil už r. 1911 na africký původ jihoamerických hlodavců a primátů a na jejich přímou souvislost s výchozími druhy z Fajjúmu. Jeho názory však byly zapomenuty a teprve o 50 let později uvedeny jako převratný objev.

2 První doklad fosilních primátů Jižní Ameriky objevil Carlos Ameghino v r. 1890 ve spodním miocénu Patagonie. Jeho bratr Florentino (který uvažoval o původu člověka v Jižní Americe) fosilii r. 1891 pojmenoval *Homunculus patagonicus* (A: 1–3). Dnes je pokládán za zástupce chápanů (*Atelidae*). V knihovně Paleontologického ústavu v Mnichově je výtisk Ameghinova popisu s vlastnoruční kresbou a věnováním M. Schlosserovi. Na základě tohoto materiálu Schlosser vyslovil svoji teorii. B: *Cebupitheciasarmientoi* (1, 2) a *Homunculus tatacoensis*

(3) byly nalezeny r. 1944 ve svrchním miocénu naleziště La Venta (Kolumbie).

*Cebupithecias* je pokládán za zástupce chvostanů (*Pithecidae*). Podle: F. Ameghino (1901, 1904) a R. A. Stirton (1951)

3 Tři základní rozdíly mezi úzkonosými primáty Starého světa – *Catarrhini* (A: makak – *Macaca*, 1–3) a ploskonosými primáty Nového světa – *Platyrrhini* (B: malpa – *Cebus*, 4–6) jsou patrné na bázi lebky (1, 6) a v utváření nosních přepážek a nozder (2, 4). Úzkonosí (A) mají jen dva horní třenové zuby (premolary, 2 p), bubínková výduť není vyklenutá a prstenec bubínku má tvar kostěné trubice zvukovodu, přepážka mezi nozdrami je úzká. Ploskonosí (B) mají tři horní zuby třenové (3 p), bubínková výduť je vyklenutá a prstenec bubínku ohraničen pouze jednoduchou prstěnicitou kůstkou. Přepážka mezi



nozdrami je široká. Podle: R. Hoffstetter (1975) a W. Gregory (1951)  
 4 První doklady geologicky nejstaršího primáta v Jižní Americe objevil v časném oligocénu Bolívie na nalezišti Salla Luribay r. 1965 Leonard Braniša a popsal Robert Hoffstetter (1969). Holotyp *Branišella boliviana* ze sbírky Přírodovědného muzea v Paříži. Horní levá čelist se zuby třenovými (P4) a stoličkami (M1, M2). A – okluzální, B – boční pohled. Foto O. Fejfar (2002). Japonská expedice Kjótské univerzity objevila r. 1996 na stejném nalezišti další materiál, např. spodní čelisti: C – okluzální pohled na přední část s řezáky (i1, i2), špičáky (c) a třenovými zuby (p2); D – pohled shora na levou část se zuby c, p2, p3, p4, m1. Podle: M. Takai a kol. (2000)  
 5 Hlodavec *Neoreomys australis* ze spodního miocénu Patagonie byl sou-

částí souboru fosilních savců Jižní Ameriky, věnovaného F. Ameghinem r. 1901 K. Zittelovi. Na základě tohoto nálezu vyslovil M. Schlosser teorii o africkém původu morčatovitých, protože stavba chrupu odpovídala čeledi hlodavců fomyidů z Fajjúmu. Lebka při pohledu z boku (A) a zespodu (B), detail chrupu (C), vpravo dole sbírkový štítek psaný Schlosserovou rukou. Foto O. Fejfar 6 Dva zástupci primátů z naleziště Fajjúm z období na přelomu svrchního eocénu a spodního oligocénu, souvrství Qasr el Saghra. A – *Proteopithecus silviae*, lebka shora, podle: E. L. Simons (1997). B, C – *Parapithecus fraasi*, Schlosserův holotyp – detail spodního chrupu (B) se zuby c, p1, p2, m1–m3 (nahore pohled na kousací plochy shora, dole vnější pohled); spodní levá čelist (C), vnější pohled. Sbírky Státního Přírodo-

vědného muzea ve Stuttgartu. Podle: J. Kálin (1961). Podle M. Schlossera se čeleď *Parapithecidae* svými vlastnostmi podobala jihoamerickým ploskonosým primátům a rod *Parapithecus* mohl být jejich vývojovým předchůdcem. Rod *Proteopithecus* (A) objevený ve Fajjúmu r. 1989 splňuje představu vývojového předchůdce ploskonosých ještě lépe. D – hlodavci čeledi *Phiomyidae* (*Meta-phiomys* sp.) z naleziště u oázy Zallah v Lybii (stejného stáří jako Fajjúm) – spodní stoličky, pohledy shora (nahore m2, dole m3). Sběr a foto O. Fejfar (1983). E – mikrostruktura spodního řezáku multiseriálního typu (viz dále) na podélném řezu u čeledi *Phiomyidae*, naleziště Fajjúm. Snímek z rastrovacího elektronového mikroskopu (zvětšení 2 000x). Podle: T. Martin (1991, 1994)

## Zapomenutý badatel

Do Schlosserových rukou se fajjúmský fosilní materiál dostal zásluhou E. Fraase. A tak vyšla výše zmíněná monografie, v níž M. Schlosser všechny druhy podrobně popsal a vyobrazil. Při vyhodnocení bohaté fauny uvažoval o jejím dalším vývoji a dospěl k nečekanému závěru: nové druhy hlodavců a primátů z Fajjúmu přinašejí jasné důkazy o tom, že jsou přímými předky současných morčatovitých hlodavců (*Caviomorpha*) a ploskonosých primátů (*Platyrrhini*) Jižní Ameriky. Je pozoruhodné, že Schlosser o svém, tehdy kontroverzním, názoru vůbec nepochyboval – domýšlel podrobně i způsoby migrace těchto druhů ze západních oblastí Afriky do Jižní Ameriky a místo pevninského mostu předpokládal „souostroví, takže migrace byla spíše pasivní.“ Současně předpověděl i její načasování do oligocénu nebo časného miocénu, což odpovídalo tehdejšímu stavu poznání, dokonce bez hlubší znalosti fosilních dokladů v Jižní Americe. Uvádí: „...muselo tedy existovat spojení mezi Starým světem a Jižní Amerikou; jistě však nešlo o nějaký široký pevninský most, protože v takovém případě by byla výměna fauny mezi oběma kontinenty mnohem intenzivnější.“ Toto pojetí migrace jako jedno z prvních předcházelo myšlence G. G. Simpsona o pasivní migraci či dopravě živočichů na plovoucích přirozených vorech (waif-raft transport), nebo postupným šířením z ostrova na ostrov (island-hopping) v geologické minulosti.

Schlosser měl tehdy pro vzájemné srovnání fajjúmských a jihoamerických hlodavců a primátů jen omezený fosilní materiál hlodavců ze spodního miocénu (faunistic-ky stupeň Santacruz) Patagonie, který tehdy byl v Ameghinově mnichovské sbírce (obr. 5). Vztahy k jihoamerickým primátům mohl odvodit jednak porovnáním s jejich současnými druhy, jednak využitím Ameghinovy publikace z r. 1901 o novém druhu primáta *Homunculus patagonicus* ze spodního miocénu Patagonie. Zde je na místě se zmínit o Ameghinově pevném přesvědčení, že Jižní Amerika byla pravlastí či vývojovým centrem většiny savců, tedy i člověka. Početné doklady různých skupin z třetihorních vrstev proto pokládal za předchůdce na ostatních kontinentech. Pečlivě sledoval zvláště objevy primátů, které měly jeho pojetí původu člověka podpořit. Objevil je r. 1891 ve sběrech svého bratra (obr. 2) a nazval je symbolicky *Homunculus patagonicus*. Záhy k nim přibýly další rody a druhy ze stejných vrstev: *Homunculites*, *Pitheculus*, *Homocentrus* a dokonce *Anthropus perfectus*. Dnes jsou Ameghinovy druhy primátů pokládány za doklady vřešťanů (*Alouattinae*) a chápany (*Atelinae*) v rámci ploskonosých primátů.

## Nejstarší doklady hlodavců a primátů v Jižní Americe

V r. 1964 potomek slovenských přistěhovalců z Prešova Leonard Braniša, profesor geologie na bolivijské univerzitě v La Pazu, objevil na nalezišti Salla Luribay jihovýchodně od jezera Titicaca bohatou savčí faunu ve vrstvách na hranici svrchního eocénu a spodního oligocénu. Jeho nejvýznamnějším objevem byla horní če-



list malého druhu primáta, kterou Robert Hoffstetter z Přírodovědného muzea v Paříži nazval v r. 1969 na počest nálezce *Branisella boliviana* (obr. 4). Byl to geologicky nejstarší doklad ploskonosého primáta na půdě Jižní Ameriky, doprovázený na nalezišti řadou nových druhů morčatovitých hlodavců; i ty patří k nejstarším dokladům hlodavců. Stáří vrstev bylo stanoveno na 26 milionů let.

Od r. 1990 prozkoumalo Salla Luribay několik dalších paleontologických expedic, které objevily řadu druhů hlodavců, ale jen části lebky a spodních čelistí jediného druhu primáta *Branisella boliviana* (Takai a kol. 2000). To přivedlo badatele k názoru, že druhově rozrůzněni hlodavci migrovali z Afriky dříve než jediný zástupce primátů. Vyhodnocení úplnějších nálezu *B. boliviana* odhalilo, že tento druh vývojově souvisel pouze s jednou skupinou jihoamerických ploskonosých – s podčeledí kosmanů (*Callithricinae*) a z toho vyplývá, že se ostatní linie ploskonosých vyvinuly z dalších, zatím neznámých druhů. K diferenciaci těchto skupin mohlo dojít buď ještě v Africe, nebo až po příchodu do Jižní Ameriky. Pro tyto hypotézy, které se týkají i jiných skupin živočichů, prozatím fosilní doklady chybějí (obr. 8).

Analogicky to odpovídá fosilním dokladům morčatovitých hlodavců – ti jsou však na rozdíl od jediného typu primáta již diferencováni do čtyř samostatných čeledí, každá s jedním rodem (Hoffstetter a Lavocat 1970, 1971, 1976; Patterson a Wood 1982): *Octodontidae* (*Migraveramus*), *Echimyidae* (*Sallamys*), *Dasyproctidae* (*Incamys*) a *Dinomysidae* (*Branisamys*). I v tomto případě mohl předchodzí vývoj morčatovitých proběhnout ještě na africké půdě.

## Africký nebo severoamerický původ?

O původu jihoamerických hlodavců a primátů se po r. 1980 rozsáhle diskutovalo (obr. 9), až vznikly dva nesmiřitelné tábory, které se shodovaly jen v načasování migrace – během přelomu eocénu a oligocénu. První skupina zastoupená dvěma francouzskými badateli René Lavocatem a Robertem Hoffstetterem zastávala zapomenutou Schlosserovu hypotézu afrického původu; druhá, pod vedením Američana Alberta Elmera Wooda, byla přesvědčena o tom, že oba řády vznikly v Severní Americe a migrovaly souostrovím karibské oblasti. Postupně se v průběhu této debaty přidávali další vědci a oba tábory přinašely nové argumenty či jejich nové kombinace. Významnou úlohu přitom sehrála

7 Schlosserova teorie afrického původu morčatovitých hlodavců a ploskonosých primátů nutně předpokládala překročení Atlantského oceánu, a to přes skupinu ostrovů. Tento předpoklad se podrobnými výzkumy mořského dna v rámci teorie jeho rozšiřování na mořských hřbetech (Tarling 1982) potvrdil: přibližně v úrovni rovníku existují dvě vyvýšeniny (Ceará a Sierra Leone) a dále na jih práh Rio Grande a hřbet Walvis (Velrybí hřbet). Ty mohly při poklesu hladiny během starších třetihor vytvářet skupinu ostrovů. Navíc bývá uváděno i příznivé mořské proudění.

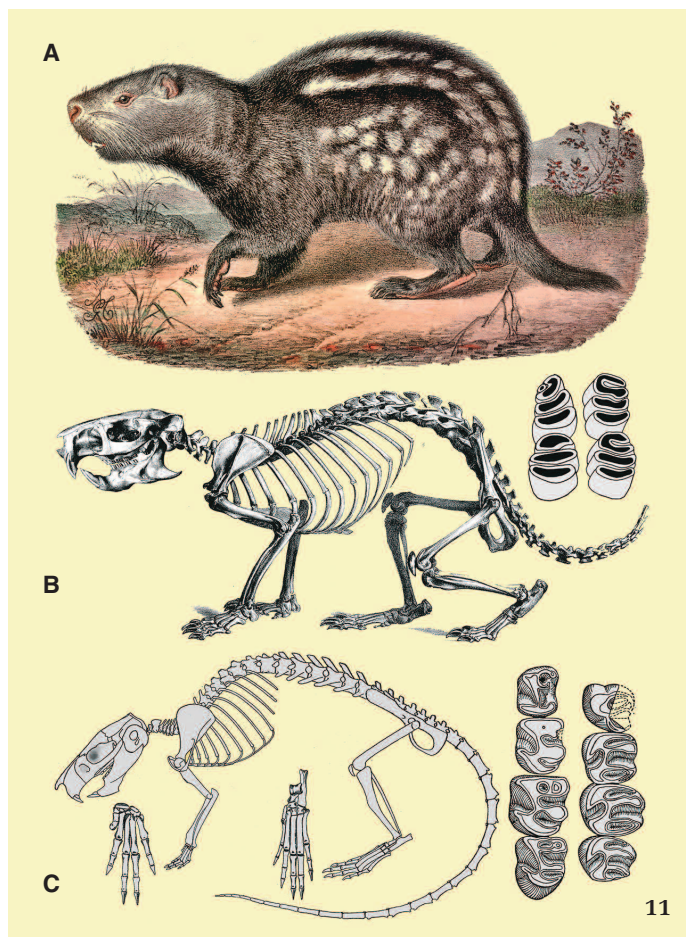
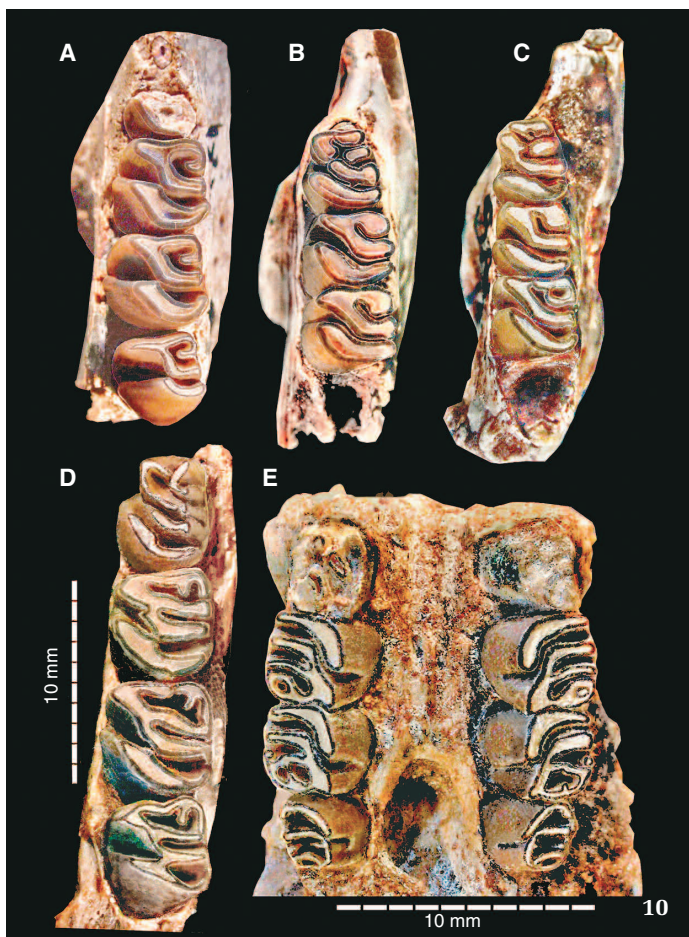
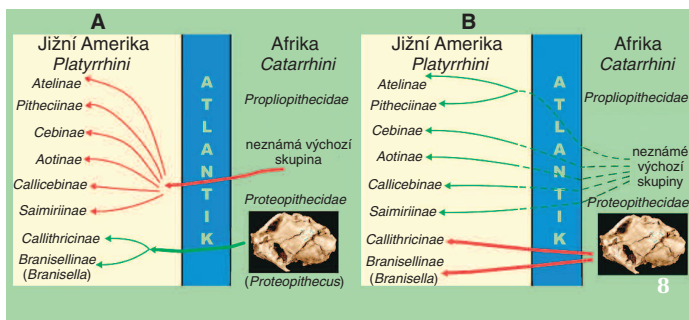
8 Dvě pojetí afrického původu ploskonosých primátů předpokládají, že vývoj vyšších primátů proběhl během eocénu v severní Africe. Vycházejí ze skutečnosti, že rod *Proteopithecus* byl vývojovým předchůdcem jihoamerického fosilního primáta rodu *Branisella* a jen jedině současně podčeledi kosmanů (*Callithricinae*). Předchůdci dalších 6 současných skupin ploskonosých jsou zatím neznámí. Obě pojetí osídlení se liší v tom, že výchozí migranti se buď dále vyvíjeli až na cílovém kontinentu (A), nebo vytvořili základní vývojové linie již na africké půdě před migrací (B). Podle: M. Takai a kol. (2000)

9 Na problému původu primátů a hlodavců v Jižní Americe se významně podíleli: Abbé René Lavocat (1909–2007) z univerzity v Montpellier, původně katolický kněz, Albert Elmer Wood (1910–2002) z Amherst College v USA a Robert Hoffstetter (1908–99), profesor paleontologie na Sorbonně a zároveň paleontolog pařížského Přírodovědného muzea. Lavocat s Hoffstetterem zastávali stejně jako Schlosser teorii afrického původu, Wood byl naopak zastáncem severoamerického původu.

10 Výběr z kolekce fosilních hlodavců z naleziště Salla Luribay v Bolívii ve vrstvách časného oligocénu. A–C: *Incamys bolivianus*: A – spodní levá čelist se zuby (p4–m3), B a C – spodní levé čelisti se zuby (p4–m2 až m3). D, E: *Branisamys luribayensis*: D – spodní levá čelist se zuby (p4–m3), E – patrová část lebky s řadami zubů (P4–M3). Sbírkový Přírodovědného muzea v Paříži. Foto O. Fejfar

11 Dva příklady jihoamerických morčatovitých hlodavců (*Caviomorpha*). A, B – současný druh pakarana (*Dinomys branickii*), odvozený od rodu *Branisamys*. Podle: W. C. H. Peters (1873). C – *Platypittamys brachyodon* z oligocénu Patagonie podle A. E. Wooda (1949). Rozdíl cca 30 milionů let se projevuje na lebkách a chrupu: u současného druhu (B) je plně vyvinuta hystrikomorfni stavba (viz obr. 12) a chrup má zvýšené (hypsodontní) korunky, u fosilního druhu (C) je hystrikomorfni stavba v počátcích vývoje a chrup má ještě nízké (brachyodontní) korunky.

znovu Afrika: právě v průběhu diskuzí přibýly k dosavadním objevům z Fajjúmu nové, geologicky starší doklady paleocenních a eocenních hlodavců i primátů v Maroku, Alžírsku a Ománu. To vše přispívalo k závěru, že Afrika zaujímá v původu nejstarších antropoidních primátů



stále významnější roli – je velmi pravděpodobné, že skutečně byla centrem jejich vývoje.

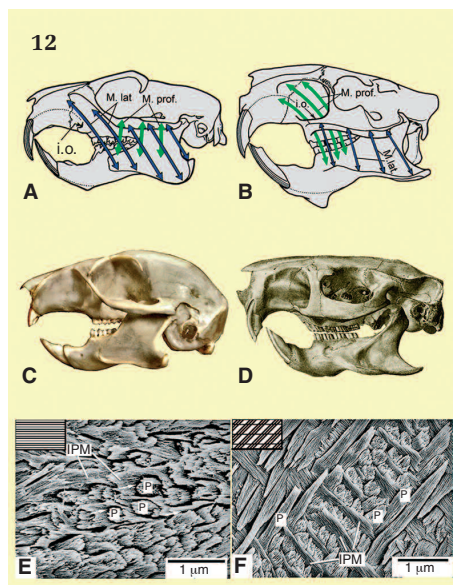
V 80. letech byl také vysloven názor, že dva původně spojené kontinenty někdejší Gondwany – Jižní Ameriku a Afriku – mohl v závěru druhohor obývat původní soubor primátů ještě předtím, než se počaly od sebe odtrhávat. Jejich oddělení pak ovlivnilo izolaci populací (tzv. vikariánční model – Hershkovitz 1977, Ciochon a Chiarelli 1980), a to vyvolalo vznik dvou současných vývojových větví primátů – úzkonosých (*Catarrhini*) a ploškonosých (*Platyrrhini*). Tento názor však byl záhy opuštěn z celé řady důvodů, např. vzhledem k odlišným savčím faunám obou kontinentů během kenozoika a hlavně proto, že Afrika se oddělila od Jižní Ameriky již během spodní křídly, kdy přítomnost „společných“ primátů nepřipadala v úvahu. Proti starobylosti primátů na půdě Jižní Ameriky hovoří i minimální diverzita jejich nejstarších nálezů – i po opakovaných výzkumech jde stále o jediný druh *Branisella boliviana*. To je mimo jiné v rozporu se zmíněným rozmanitým společenstvem primátů ve Fajjúmu.

Nicméně tato od počátku nerealistická hypotéza vikariance nevyloučila, že jihoameričtí primáti a hlodavci mají africký původ. Schlosserovu teorii zastával jeden z nejlepších znalců fosilní savčí zvířeny Jižní Ameriky R. Hoffstetter. Přitom bylo jasné, že jakákoli pokřídlová migrace mezi oběma oddělenými kontinenty musela překonat stále se zvětšující bariéru Atlantského oceánu. Geologové vypočítali, že rychlost vzdalování se obou kontinentů je kolem 2 cm za rok, to znamená v řádu milionů let stovky kilometrů. Průzkum mořského dna (obr. 7) však přinesl důkazy o tom, že během starších třetihor byly mezi oběma kontinenty oblasti práhů či hřbetů mořského dna s mělkými vodami (např. v úrovni rovníku hřbetu Ceará a Sierra Leone a kolem 30° jižní šířky práh Rio Grande a hřbet Walvis). Ty se mohly při kolísání mořské hladiny vynořit a vytvářet řadu ostrovů. Migraci z Afriky na západ mohlo navíc podporovat příznivé proudění teplého tropického moře. Dále byla zjištěna významná časová shoda těchto skutečností: příznivé okolnosti pro migraci z Afriky do Jižní Ameriky nastaly během globálního poklesu mořských hladin v časném

oligocénu před cca 30 miliony lety (šířka tehdejšího Atlantského oceánu s několika ostrovy byla zhruba 1 000 km), stáří nálezcových vrstev Fajjúmu je kolem 31 milionů let a stáří nálezcových vrstev rodu *Branisella* na Salla Luribay je 26 milionů let. Tím byla z geologického hlediska teorie o migraci a původu hlodavců a primátů z Afriky do Jižní Ameriky podpořena.

#### Další důkaz pro Schlosserovu teorii – mikrostruktura zubní skloviny

Ještě významnější podpora přišla nedávno ze zcela jiné oblasti: jde o studium mikrostruktury skloviny savčích zubů, zvláště řezáků, která je nejlépe propracována u řádu hlodavců (*Rodentia*). Hlodavci mají v horní i spodní čelisti dvojici vzájemně se obrušujících a stále dorůstajících zubů. Tuto typickou vlastnost mají již od počátku vývoje nejstarší fosilní nálezy z raného eocénu – zatím nebyl nalezen fosilní hlodavec s kořenovými řezáky omezeného růstu. Je důležité, že právě sklovina u stále dorůstajících řezáků získala komplikovanou strukturu bránící rychlému obroušení a podporující současné pevnost, pružnost a odolnost proti lomu. Jejich

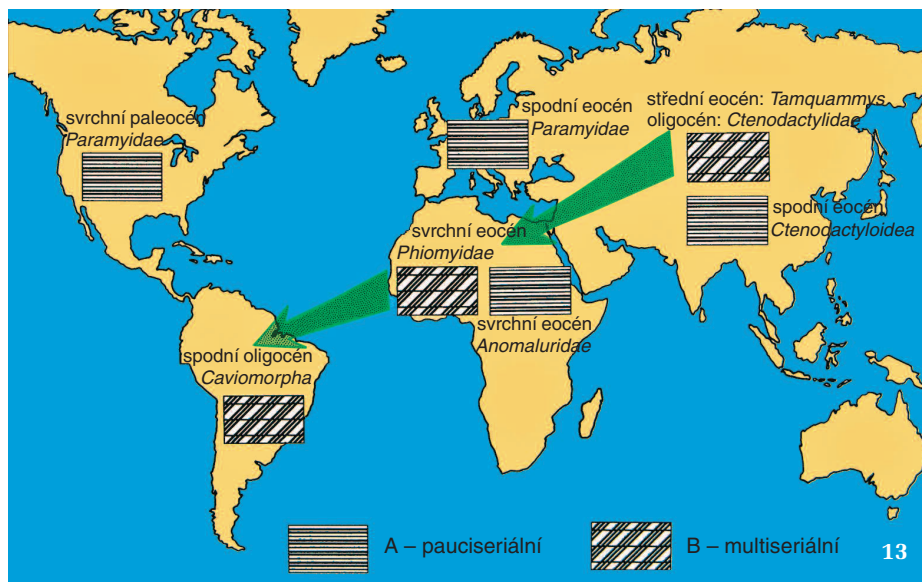


mikrostruktura, která je u různých skupin odlišná, hraje významnou roli např. ve vztazích vývojových linií.

Bylo zjištěno, že jednotlivé typy sklovinové mikrostruktury jsou výsledkem funkčních adaptací, a proto vytvářejí u různých skupin savců logicky množství paralel. Na druhé straně je však jednou získaná mikrostruktura velmi stabilní, a proto dobře charakterizuje vývojové linie. Významné také je, že sklovina nepodléhá změnám ani během života, ani ve fosilním stavu. Těchto vlastností lze dobře využít pro porovnávání a sledování příbuzenských či vývojových vztahů u fosilií. Obecně lze adaptivní proměny savčích sklovin nejlépe sledovat u dobře definované skupiny spolehlivě doložené fosilními i současnými druhy. Tímto tématem se dlouhodobě zabývá tým z Paleontologického ústavu univerzity v Bonnu, kde v letech 1991–94 provedl Thomas Martin podrobný rozbor sklovin řezáků nejméně u 100 druhů současných i fosilních hystrikomorfních hlodavců.

Již v prvních fázích výzkumu vyšlo najevo, že se mikrostruktura u řezáků hlodavců rozděluje na dva typy – pauciseriální a multiseriální. Pauciseriální je původnější a vyskytuje se bez výjimky u tzv. sciuromorfních hlodavců (viz další text). Multiseriální je odvozená a vyskytuje se u tzv. hystrikomorfních hlodavců. Tato studie významně přispěla mimo jiné k řešení našeho problému – odpověděla na otázku, se kterými skupinami, resp. liniemi hlodavců jsou jihoameričtí morčatovití příbuzní, jaký je jejich původ či odkud přišli (obr. 12 a 13). V 19. stol. stanovil švédský zoolog T. Tullberg dvě základní skupiny hlodavců podle stavby lebky, spodní čelisti a uspořádání žvýkacích svalů – *Sciuromorpha* (komplex veverkovitých) a *Hystricomorpha* (komplex dikobrazovitých). Znaky sciuromorfních hlodavců jsou starobylé, znaky hystrikomorfních odvozené v raných stádiích vývoje a jsou adaptovány k výkonnějšímu žvýkání. Uspořádání žvýkacích svalů obou skupin znázorňuje obr. 12.

Podstatné je to, že k hystrikomorfním hlodavcům patří všichni současní morčatovití (*Caviidae*) a jim příbuzné jihoamerické čeledi (skupina *Caviomorpha*) a také bez výjimky všechny nejstarší fosilní dru-



12 Dvě základní skupiny hlodavců: *Sciuromorpha* (komplex veverkovitých, A, C, E) a *Hystricomorpha* (dikobrazovití, B, D, F) se liší stavbou lebky, spodní čelisti a uspořádáním žvýkacích svalů. A – vnější žvýkací sval (*Musculus masseter lateralis*, modře) se upíná mezi boční stěnou horní čelisti a jařmovým obloukem a mezi dolní čelistí, vnitřní žvýkací sval (*M. m. profundus*, zeleně) se upíná mezi vnější stěnou spodní čelisti a jařmovým obloukem. Vnitřní očníkový otvor (foramen infraorbitale, i. o.) je malý a nepodílí se na žvýkání. B – vnější žvýkací sval (modře) se upíná mezi spodním/zadním okrajem spodní čelisti s výrazně dozadu protaženým úhlovým výběžkem a jařmovým obloukem, vnitřní žvýkací sval (zeleně) se posouvá vpřed a upíná se mezi vnější střední stěnou spodní čelisti, prochází velkým vnitřním očníkovým otvorem až na výrazně ohraničenou jámu na vnější stěně lebky; C – lebka veverkoby obecné (*Sciurus vulgaris*), D – lebka současného morčatovitého hlodavce pakarany (*Dinomys branickii*). Foto O. Fejfar (C), podle: W. C. H. Peters (1873); D). E, F: mikrostruktura sklovin řezáků hlodavců na podélném řezu na snímcích rastrovacího elektronového mikroskopu (zvětšení cca 2 000×), P – prizmata, IPM – meziprizmatická hmota; E – mikrostruktura pauciseriálního

typu: svazky mikrokrytalitů (prizmata) jsou téměř paralelní, nebo vzájemně jen mírně odkloněny – *Knighthomys depressus* (*Sciuridae*), časný eocén, Wyoming, USA; F – mikrostruktura multiseriálního typu: svazky mikrokrytalitů svírají ostrý až pravý úhel – současný druh morčatovitého hlodavce koro bambusový (*Kannabateomys amblyonyx*, *Echimyidae*), Brazílie. Podle: R. Hoffstetter (1975; A, B) a T. Martin (1992, 1994; E, F)

13 Výsledky studie mikrostruktury sklovin spodního řezáku fosilních hlodavců ze starších třetihor v globálním měřítku. Nejstarší hlodavci ve svrchním paleocénu v Severní Americe a ve spodním eocénu Eurasie a Afriky mají pauciseriální mikrostrukturu; lze ji proto pokládat za primitivní a původní. Pokročilejší a odvozená multiseriální mikrostruktura se objevuje poprvé ve středním eocénu Mongolska u nejstaršího zástupce gundiovitých (*Ctenodactylidae*) rodu *Tamquammys* a ve svrchním eocénu u čeledi *Phiomyidae* v severní Africe (Fajjúm, Egypt; Zallah, Lybie; Bir el Ater, Alžírsko). Nejstarší doklady morčatovitých na nalezišti Salla Luribay mají odvozený multiseriální typ sklovin (blíže v textu), který se zcela shoduje s multiseriální strukturou čeledi *Phiomyidae*. Podle: T. Martin (1992, 1994). Všechny obr. z archivu autora

typu: svazky mikrokrytalitů (prizmata) jsou téměř paralelní, nebo vzájemně jen mírně odkloněny – *Knighthomys depressus* (*Sciuridae*), časný eocén, Wyoming, USA; F – mikrostruktura multiseriálního typu: svazky mikrokrytalitů svírají ostrý až pravý úhel – současný druh morčatovitého hlodavce koro bambusový (*Kannabateomys amblyonyx*, *Echimyidae*), Brazílie. Podle: R. Hoffstetter (1975; A, B) a T. Martin (1992, 1994; E, F)

13 Výsledky studie mikrostruktury sklovin spodního řezáku fosilních hlodavců ze starších třetihor v globálním měřítku. Nejstarší hlodavci ve svrchním paleocénu v Severní Americe a ve spodním eocénu Eurasie a Afriky mají pauciseriální mikrostrukturu; lze ji proto pokládat za primitivní a původní. Pokročilejší a odvozená multiseriální mikrostruktura se objevuje poprvé ve středním eocénu Mongolska u nejstaršího zástupce gundiovitých (*Ctenodactylidae*) rodu *Tamquammys* a ve svrchním eocénu u čeledi *Phiomyidae* v severní Africe (Fajjúm, Egypt; Zallah, Lybie; Bir el Ater, Alžírsko). Nejstarší doklady morčatovitých na nalezišti Salla Luribay mají odvozený multiseriální typ sklovin (blíže v textu), který se zcela shoduje s multiseriální strukturou čeledi *Phiomyidae*. Podle: T. Martin (1992, 1994). Všechny obr. z archivu autora

sklovin. Multiseriální typ sklovin hlodavčích řezáků se zde přes vysokou prozkoumanost severoamerických třetihor nikdy nenašel (Martin 1991, 1994). Teorie A. E. Wooda o migraci předpokládaných předchůdců morčatovitých ze severoamerického kontinentu, na jejíž podporu byla vytvořena i zvláštní hypotetická skupina hystrikomorfních hlodavců *Franiomorpha* žijící údajně během eocénu až oligocénu, je ve světle tohoto argumentu neopodstatněná. Shodou okolností to platí o i původu ploskonosých primátů – také jejich předchůdci nebyli nikdy ve faunách starších třetihor v Severní Americe nalezeni. Schlosserova teorie afrického původu jihoamerických hlodavců i primátů byla tak po 90 letech nezvratně prokázána dvěma na sobě nezávislými disciplínami.