Stanislav Knor

Šavlozubí predátoři kenozoika 1.

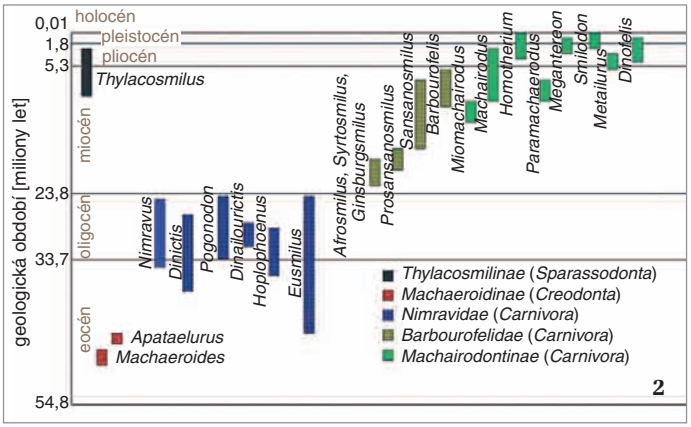
Vedle dinosaurů a mamutů jsou šavlozubí predátoři, často označováni nesprávným a zavádějícím názvem „šavlozubí tygři“, patrně nejznámější a nejpopulárnější vyhynulí tvorové. Ve skutečnosti jde o zástupce několika čeledí ze tří různých savčích řádů, které pojí jen pozoruhodná adaptace („šavlozubost“), coby ukázkový příklad konvergentní evoluce v rámci živočišné říše. Nejstarší z nich se objevili na samém úsvitu věku savců, ti nejmladší vyhynuli na sklonku pleistocénu před několika málo tisíci let a stali se tak *de facto* současníky soudobého druhu člověka *Homo sapiens*. Jejich tělesná stavba zahrnuje mnoho unikátních modifikací svědčících o vysoce specifickém způsobu zabíjení kořisti. Byla to rovněž adaptace velmi úspěšná, soudě podle toho, kolikrát se v průběhu evoluce nezávisle objevila a jak dlouho přetrvávala, než příslušná vývojová linie definitivně zanikla. V této souvislosti se vynořují dohady a spekulace, např. zda nebyli tito savci přehnaně potravně specializovaní, odkázáni jen na krev a vnitřnosti kořisti, protože jim chyběla schopnost rozžvýkat masité části, nebo že doplatili na vyhynutí velkých „tlustokožců“, kteří pro ně údajně představovali hlavní zdroj potravy apod. Jak snad vyplyne z následujících řádků, skutečnost je jako obvykle prozaičtější a zároveň složitější.

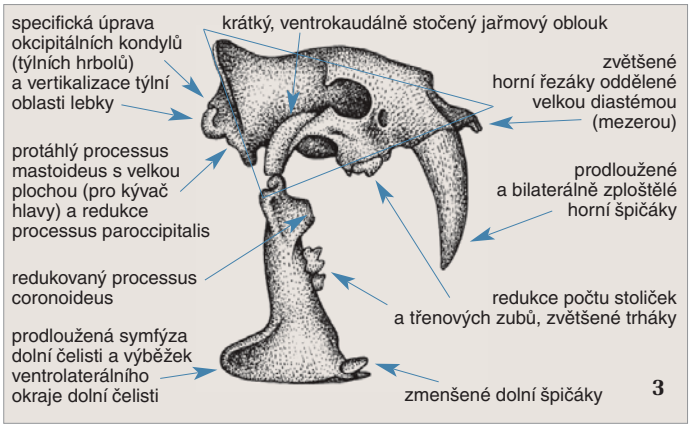
Ačkoli neexistuje žádná formální definice „šavlozubosti“, intuitivně si pod tímto pojmem lze představit výrazné disproporční prodloužení, oploštění a celkové zvětšení obou horních špičáků. I když účel této modifikace býval a vlastně bývá dodnes různý, nejčastěji šlo o adaptaci k lovu živé kořisti, tedy k zabíjení. Fenomén „šavlozubosti“ jako takový má dlouhou historii, sahající až ke skupině permských synapsidů, tzv. savcovitých plazů, kteří představovali dominantní složku tehdejší terestrické fauny. U pokročilých synapsidů se jejich dravé, ale i býložravé formy mnohdy vyznačovaly dlouhými a plochými špičáky (dentes canini), jež se jako první typ tvarově různorodého zubu diferencovaly z tvarově i funkčně stejnorodého (homodontního) chrupu jejich předchůdců. Jako příklad lze uvést dva podřády z řádu *Therapsida*, dravé gorgonopsidy (*Gorgonopsia*) a herbivorní anomodonty (*Anomodontia*). Je paradoxní, že mnohem delší a nápadnější byly tyto zuby u některých herbivorních zástupců zmiňovaného řádu (např. vzhledem bizarní *Tiarajudens eccentricus*); zřejmě sloužily při vnitrodruhových potyčkách, případně jako zbraň proti predátorům. První gorgonopsidi (např. *Eoarctops*) byli spíše menšího vzrůstu (ca 0,5 m dlouzí), zatímco vývojově pokročilejší, jako třeba *Lycaenops*, dosahovali velikosti dnešního průměrného psa. Ke konci existence této skupiny se v ní ale vyskytovaly i velké formy (3–4 m délky těla), jako byli představitelé rodů *Inostrancevia* nebo *Rubidgea*, vrcholoví predátoři své doby. Tito masožravci ovšem postrádali komplex sdružených morfologických modifikací lebky a postkraniálního skeletu souvisejících se šavlozubostí a přítomných u jejich pozdějších savčích následovníků. Šlo tak spíše o vzdálenou vnější podobnost založenou na přítomnosti prodloužených tesáků. Oba rody navíc spolu s mnohými dalšími nepřežily konec permu, kdy se staly obětí největšího masového vymírání v dějinách země. V průběhu následujícího období triasu dali přeživší terapsidi vzniknout prvním savcům (*Mammalia*) – ti svou počáteční adaptivní radiaci prodělali sice již v juře, tu hlavní však teprve během eocénu, tedy až několik milionů let po vyhynutí dinosaurů na přelomu křídy a třetihor (známé K/T hranici). V tomto období se také poprvé setkáváme s náznakem šavlozubosti u savců, a to v řádu kreodonti či prašelmy (*Creodonta*) z infratřídy placentálních savců (*Eutheria*). V této infratřídě se v průběhu kenozoika vyskytne stejná adaptace ještě u tří čeledí řádu šelem (*Carnivora*) a v rámci infratřídy vačnatých savců (*Metatheria*) u jedné čeledi z řádu *Sparassodonta*.

Je třeba rovněž připomenout, že s podobnou morfologickou úpravou špičáků se lze setkat nejen u masožravých (karnivorních), ale také u některých býložravých savců. Z vyhynulých typů jde např. o rod *Titanoides* (řád *Pantodonta*) ze svrchního paleocénu nebo známé *Uintatherium* a mladší *Eobasileus* (řád *Dinocerata*) z konce středního a počátku svrchního eocénu Severní Ameriky. Velmi specifický typ „šavlozubosti“ vykazují někteří vyhynulí i žijící zástupci přežvýkavých sudokopytníků (*Ruminantia*, *Artiodactyla*); z recentních kančilové (*Tragulidae*), kabaři (*Moschidae*), muntžaci (podčeleď *Muntiacinae*, jelenovití – *Cervidae*) a srnčíci (rod *Hydropotes*, podčeleď *Cervinae*; viz např. Živa 2012, 2: 90–92, 5: 257–260, 2013, 3: 139–141, 2014, 2: 86–89), z vyhynulých druhy čeledi *Palaeomerycidae* (*Giraffoidea*) z miocénu Eurasie a Afriky. Samcům těchto současných i vyhynulých druhů vyčnívají, resp. vyčnívaly ven z tlamy značně prodloužené, tenké a zahnuté špičáky eliptického průřezu, které u nich nahrazují, nebo svou funkcí předcházejí parohy při vzájemných soubojích o teritorium a samice (i když někteří, např. muntžaci, malé parohy již mají). Samice tento znak postrádají, takže je jasným projevem pohlavní

1 Šavlozubá šelma *Hoplophoneus mentalis* z čeledi *Nimravidae* (podčeleď *Hoplophoneinae*). Úplná kostra z lokality White River v Jižní Dakotě (USA), svrchní eocén až spodní oligocén. Nápadné jsou především, oproti např. dnešním kočkovitým (*Felidae*), zkrácené distální úseky končetin (metapodia) a rovněž nepřehlédnutelné mimořádně silné svalové úpony na kosti pažní a na lopatce. Patrné jsou rovněž prodloužené první dva krční obratle a naopak mírně zkrácená bederní část páteře. Ze sbírky Curyšské univerzity

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2015. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.





dvojtvárnosti (sexuálního dimorfismu) – na rozdíl od šavlozubých predátorů, u nichž byla takto vybavena obě pohlaví. Žádná z vyjmenovaných skupin býložravých savců ale nemá níže uvedené přidružené anatomické modifikace masožravých příbuzných. Šavlovité špičáky u nich byly v průběhu evoluce selektovány a fixovány v sociálním kontextu a nemají význam při získávání potravy, jak tomu bylo v následujících případech.

Sdílené modifikace lebky a postkraniálního skeletu

Na úvod je nutno říci, že stupeň popisované adaptace se lišil nejen mezi jednotlivými řády, ale i uvnitř téže čeledi, a to nejen mezi geologicky staršími a mladšími zástupci stejné evoluční linie. Výčet uvedených charakteristik se proto týká pouze evolučně nejpokročilejších typů, jmenovitě rodu *Thylacosmilus* (*Thylacosmilinae*, čeleď *Borhyaenidae*, řád *Sparassodonta*) u vačnatých a rodů *Eusmilus* (*Hoplophoneinae*, *Nimravidae*), *Barbourofelis* (*Barbourofelidae*), *Smilodon* a *Megantereon* (*Machairodontinae*, kočkovití – *Felidae*) z řádu šelem u placentálů, vykazujících extrémní variantu šavlozubosti.

Nejnápadnějším znakem, který okamžitě upoutá pozornost, je pár dlouhých, stranově zploštělých horních špičáků, výrazně (kupodivu ale ne u všech rodů, jak si ještě ukážeme) přesahujících dolní okraj spodní čelisti. Některé druhy mají jejich zadní i přední okraje navíc jemně vroubkované. Dolní špičáky jsou naopak relativně malé, velikostí a funkcí přidružené spíše k sousedním řezákům. Posledně jmenované byly mnohem vyvinutější než např. u dnešních kočkovitých či psovitých šelem, neboť sloužily patrně i k přenášení kořisti (vzhledem k nadměrným špičákům zvíře nemohlo využít úchopu celé tlamy). Ostatní typy zubů, třenové zuby (premoláry) a stoličky (moláry), byly početně redukované; ty, které tvořily trháky, však dosahovaly relativně značné velikosti. Nic tedy nebránilo v konzumaci větších kusů masa, odkrajovaných na způsob nůžek z těla kořisti. Rozhodně nebyli tito predátoři odkázáni živit se pouze vnitřnostmi nebo dokonce jen krví, jak dříve spekulovali někteří odborníci. Patrně se ale vyhýbali velkým kostem, o které by si mohli dlouhé špičáky vylomit.

Při pozornějším pohledu shledáme na lebce množství modifikací, které svým charakterem zjevně souvisejí se způsobem užití hypertrofovaných špičáků (obr. 3). Předně uveďme sníženou pozici kloubní čelistní jamky (fossa glenoidalis) s její kloubní ploškou (facies articularis) orientovanou dozadu a dolů (ventrokaudálně). To spolu se specifickým postavením kloubního výběžku spodní čelisti (processus articularis mandibulae, souběžně s podélnou osou jejich těla) a redukovaným korunním výběžkem (processus coronoideus mandibulae) umožňovalo rozevření tlamy až do úhlu 120°. Za stejným účelem byla celá rostrální část lebky vytočena směrem vzhůru (dorzálně), vztaženo k rovině vnější lebeční báze (basis cranii externa). U některých forem z ventrolaterálního okraje předního konce dolní čelisti (mandibuly) po obou stranách její protažené symfýzy (chrupavčitého kostního spoje) vybíhala dvojice kostěných laloků. Na ně oba špičáky naléhaly v celém svém průběhu vnitřní (lingvální) plochou. V tomto případě tedy zuby, byť značně prodloužené, vytažený okraj mandibuly zpravidla nepřečnívaly, nebo jen minimálně.

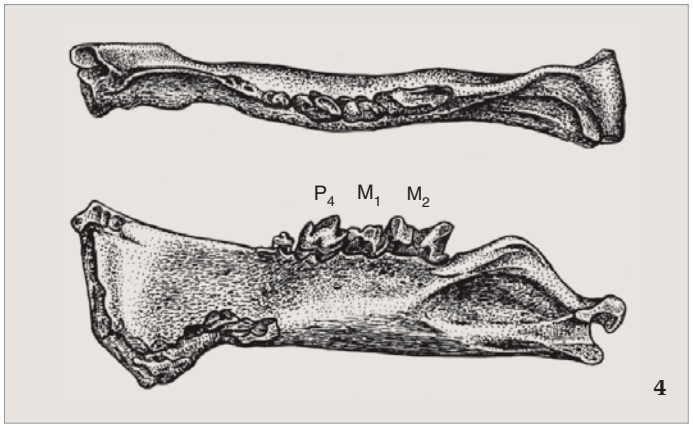
Další modifikace lebky (viz obr. 3) zahrnují vertikalizovanou týlní oblast s úpony šíjové (nuchální) svaloviny (což lebce propůjčuje profil ve tvaru pravoúhlého trojúhelníku), kaudálně prominující okcipitální kondyly (dozadu vyčnívající týlní hrboly), zvětšený a protáhlý bradavkovitý výběžek (processus mastoideus) a redukovaný processus paroccipitalis. Na to navazují morfologické změny postkraniálního skeletu (obr. 1), zvláště pak krční páteře (obr. 9), u které jde zejména o prodloužená těla obratlů a jejich příčných i trnových výběžků (processus transversales et spinales). Bederní páteřní oblast je naopak zkrácená a obratle zde vynikají svou mohutností. Mimořádně robustní je i stavba celé přední končetiny a jejího závěsného aparátu (lopatka – scapula). Distální části obou končetin, zeugopodia (vřetenní a loketní kosti, resp. holenní a lýtkové kosti) a metapodia (střední části autopodií – metakarpy na přední, resp. metatarzy na zadní končetině), bývají přitom většinou zkráceny. Výše uvedený soubor lebečních i postkraniálních modifikací měl zjevně za cíl co nejefektivnější užití dvojice zahnutých špičáků. To bylo realizováno rozsáhlým švihnutím krku a hlavy s otevřenou tlamou směrem shora dolů, provedeným mohutnými krčními svaly (k tomu sloužily výše popsané anatomické úpravy okcipitální části lebky a krční oblasti), v součinnosti se znehybněním kořisti svalnatými a silnými předními končetinami za současné stabilizace celého trupu predátora.

2 Chronologický přehled výskytu jednotlivých skupin šavlozubých predátorů. Upraveno podle: H. Ostende a kol. (2006)
3 Lebka severoamerické šelmy *Eusmilus sicarius* (*Hoplophoneinae*, *Nimravidae*) demonstrující typické, vysoce odvozené znaky šavlozubé adaptace, do různé míry sdílené většinou jejích nositelů napříč skupinami.
4 Dolní čelist kreodonta (prašelmy) druhu *Apataelurus kayi* (podčeleď *Machaeroidinae*, čeleď *Oxyaenidae*, řád *Creodonta*) ze středního eocénu Severní Ameriky vykazuje všechny charakteristické znaky poměrně pokročilého rozvoje šavlozubosti (zejména redukovaný processus coronoideus a protáhlý výběžek na okraji dolní čelisti).
5 Lebka kreodonta druhu *Machaeroides eothen* (podčeleď *Machaeroidinae*, čeleď *Oxyaenidae*), primitivnější formy s méně rozvinutými znaky šavlozubé adaptace. Střední eocén Severní Ameriky

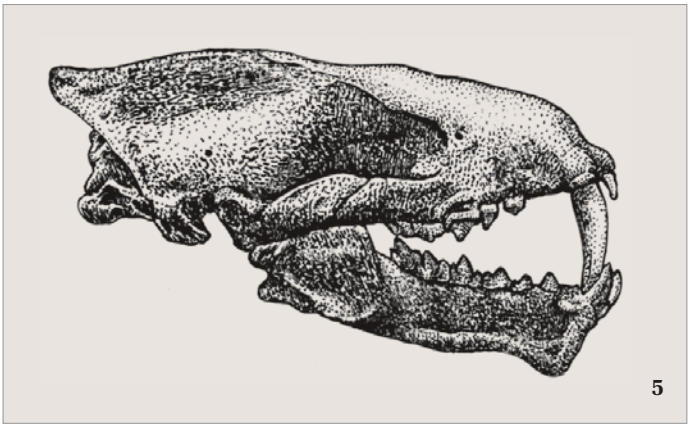
Dlouhé a ploché zuby byly přes svůj impozantní zjev příliš křehké, hlavně při působení torzní nebo boční tlakové síly, takže jim hrozilo v případě nenadálého pohybu kořisti poškození nebo dokonce zlomení. Útok šavlovitými špičáky proto směřoval s největší pravděpodobností na krk znehybněné oběti a způsob usmrcení zahrnoval přetětí jedné nebo obou krčních tepen (karotid), mající za následek téměř okamžitou ztrátu vědomí a smrt. Byla to tedy metoda mimořádně rychlá a účinná, alespoň ve srovnání s převažující technikou rdoušení používanou dnešními velkými kočkami coby vrcholovými predátory současnosti. Na základě celkové tělesné stavby těch nejspecializovanějších zástupců jednotlivých čeledí můžeme také usuzovat, že lovili hlavně náhlým přepadením ze zálohy nebo jen po krátkém pronásledování. Jak již však bylo uvedeno, jiné, ne tak specializované, přestože evolučně velmi pokročilé typy (např. z kočkovitých šelem tribus *Homotherini* z podčeledi *Machairodontinae*) se v mnoha ohledech od výše popsaného schématu tělesné stavby liší a vykazují v tomto směru různé velice rozdílné charakteristiky (viz příští, druhý díl článku).

Všechny tyto výrazné podobnosti týkající se vyhraněných funkčně-morfologických úprav somatického a zejména hlavového skeletu u vzájemně nepříbuzných skupin slouží často jako ukázkový příklad konvergentní evoluce. Nicméně, nápadná

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2015. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.



4


5

podoba v řadě sledovaných kosterních znaků nemusí být pouze důsledkem podobné souhry evolučních procesů ve smyslu shodně nasměrované selekce nahodilých změn, nýbrž může vyplývat ze vzájemného zákonitého působení okolních struktur a jejich funkce na modelaci a růst kostí. Tato skutečnost se může týkat např. uzavřené očnice (orbity) u druhu *Thylacosmilus atrox* a všech příslušníků rodu *Barbourofelis*, nebo kostěného výběžku na dolní čelisti u těchto i dalších druhů. Ten mohl vznikat v průběhu ontogeneze působením růstu špičáku, prostřednictvím vyvíjeného odstředivého tlaku na přilehlé připojení měkkých tkání tlamy k dolní čelisti, jejímu periostu a dásni. Mohlo tak docházet k remodelaci kosti a jejímu následnému vytažení směrem dolů (ventrálně) do podoby lalokovitého výběžku chránícího plochý šavlovitý špičák, jenž má přitom přirozenou tendenci směřovat do dutiny tlamy, nikoli mimo ni. Nakonec by se proto ocitl v jakémsi uzavřeném pouzdře nebo pochvě, tvořené z vnitřní, lingvální strany oním kostěným výběžkem krytým dásní (gingivou), a ze strany vnější (bukální) pak dolním pyskem a souvisejícím kožním lalokem. Nebyl by tedy při zavřené tlamě vůbec vidět, v rozporu s tím, jak jsou zvířata zobrazována na četných rekonstrukcích.

Indukčním vlivem a funkcí přilehlých tkání na tvorbu a přetváření kostní tkáně se zabývá teorie funkční matrix, jejíž platnost lze doložit přesvědčivými skutečnostmi nebo experimenty. Kupř. mozkovna, a stejně tak očnice, se nezvětšují aktivně, nýbrž pasivně tlakem rostoucích mozkových struktur, resp. oka. Proto poruchu v expresi genů řídících diferenciaci a zvětšování mozku, který pak zůstane malý a nevyvinutý, provázejí rovněž malé rozměry hlavy. Růst příslušných dermálních kostí tedy zjevně není dán pouze geneticky. Jako další příklady můžeme uvést nevytvoření šípového hřebene lebky (crista sagittalis externa) u laboratorních potkanů, pokud je jim v rané fázi ontogeneze přetnut oboustranně spánkový sval (musculus temporalis), nebo změna (zvětšení, napřímení) čelistního úhlu (angulus mandibulae) následkem kompletní ztráty chrupu.

Je možné, že mezi hypertrofovanými špičáky a ventrolaterálním výběžkem přední části dolní čelisti s její prohloubenou symfýzou je u šavlozubých predátorů obdobná příčinná souvislost. Pokud by špičák jen pasivně bočně přiléhal k výběžku a měl tak svou vnější plochu zubu volně exponovanou, musel by být kostěný výběžek výsledkem obdobného selekčního procesu v rámci nahodilých odchylek, jako tomu bylo u šavlovitých špičáků. Vzhledem k tomu, že pravděpodobnost souběžného výskytu nahodilých jevů se rovná součinu jejich pravděpodobností, nezdá se být taková varianta příliš reálná. Selekční tlak by v tomto případě musel být mimořádně silný, což je v rozporu se skutečností, že u některých rodů (*Megantereon*, *Smilodon*) docházelo spolu se zvětšováním špičáků naopak k redukci až vymizení této údajně ochranné struktury. Stejně tak ani u dnešních kabarů, u nichž dosahují tenké špičáky značné délky, se s podobným útvarem na spodní čelisti nesetkáváme. Navíc, největší ohrožení integrity těchto zubů nastávalo při jejich používání, kdy případná ochrana by byla stejně k ničemu.

Proto je možné odvodit následující. O existenci v průběhu fylogeneze se zvětšujícího čelistního výběžku, resp. o jeho postupném vymizení, rozhodovalo to, zda rostoucí zub směřoval po celou dobu růstu dovnitř, nebo v určitém momentu pokračoval přes dolní pysk vně tlamy. Jen tak lze racionálně vysvětlit, proč u druhů *Thylacosmilus atrox* (obr. 6 a, b), *Barbourofelis fricki*, *Eusmilus sicarius*, *E. bidentatus* (obr. 7 c, d), *Hoplophoneus mentalis* (obr. 7 a, b) nebo *Megantereon cultridens* byl výběžek vyvinutý do té míry, že ani velmi dlouhý špičák jeho dolní okraj nepřesahoval, a naopak u druhů *Megantereon inexpectatus*, *Smilodon fatalis* (obr. 6 c, d) a *S. populator*, disponujících stejně rozvinutými špičáky, byl výběžek přítomen pouze v podobě slabého náznaku. V každém případě, pokud horní špičáky výrazně nepřesahovaly dolní okraj spodní čelisti (a tak tomu bylo u mnohých těchto predátorů, včetně těch, kteří měli přední konec dolní čelisti sice prohloubený, ale bez nápadného výběžku, např. rod *Homotherium*), neexistuje z hlediska funkční a topografické anatomie jediný relevantní důvod, aby špičáky vyčnívaly z tlamy. Podobnou myšlenku vyslovil v 70. letech 20. stol. náš zoolog Vratislav Mazák v souvislosti s paleolitickou soškou kočkovité šelmy z jihofrancouzské jeskyně Isturitz, kterou popsal jako *Homotherium latidens*, ačkoli zvíře nemá ani náznak prominujících špičáků. Vzhledem k uvedeným obecným zákonitostem však můžeme tuto myšlenku vztáhnout i na všechny ostatní druhy splňující odpovídající morfologická kritéria.

Systematický přehled

Vačnatí (*Metatheria*)

● Řád *Sparassodonta*

Zástupci tohoto řádu, náležející do sesterské skupiny všech dnešních vačnatců (*Marsupialia*), se v průběhu paleogénu a neogénu endemicky vyskytovali v Jižní Americe (a také v Antarktidě před jejím zaledněním koncem paleogénu, na konci druhohor a počátku třetihor ještě spojené s Jižní Amerikou přes tzv. Weddelskou provincii, také např. Živa 2010, 1: 41–45), kde vyplňovali ekologickou niku řádů kreodontů a šelem na jiných kontinentech (s výjimkou Austrálie). Řád *Sparassodonta* tvořilo několik čeledí, z nichž nejznámější jsou *Borhyaenidae*. Období jejich největšího rozkvětu spadá do spodního miocénu (lokální faunistický stupeň Santacruz), ačkoli první formy jsou známy již ze spodního paleocénu (rod *Mayulestes*). Čeleď zahrnovala malá až velmi rozměrná zvířata (s délkou lebky okolo 50 cm) s krátkými končetinami, relativně velkou hlavou, typicky karnivorním chrupem a u některých i se zatažitelnými drápy.

Ve středním miocénu se pak objevuje první zástupce podčeledi *Thylacosmilinae* (v odborné literatuře někdy považované za samostatnou čeleď *Thylacosmilidae*), *Patagosmilus goini*, známý jen na základě zlomkovitých dokladů. Nicméně se zachovala klíčová, rostrální část lebky s prodlouženými špičáky, které jeho systematickou příslušnost spolehlivě potvrzují. Jen o něco mladší nález, rovněž ze středního miocénu, reprezentuje druh *Anachlysictis gracilis*.

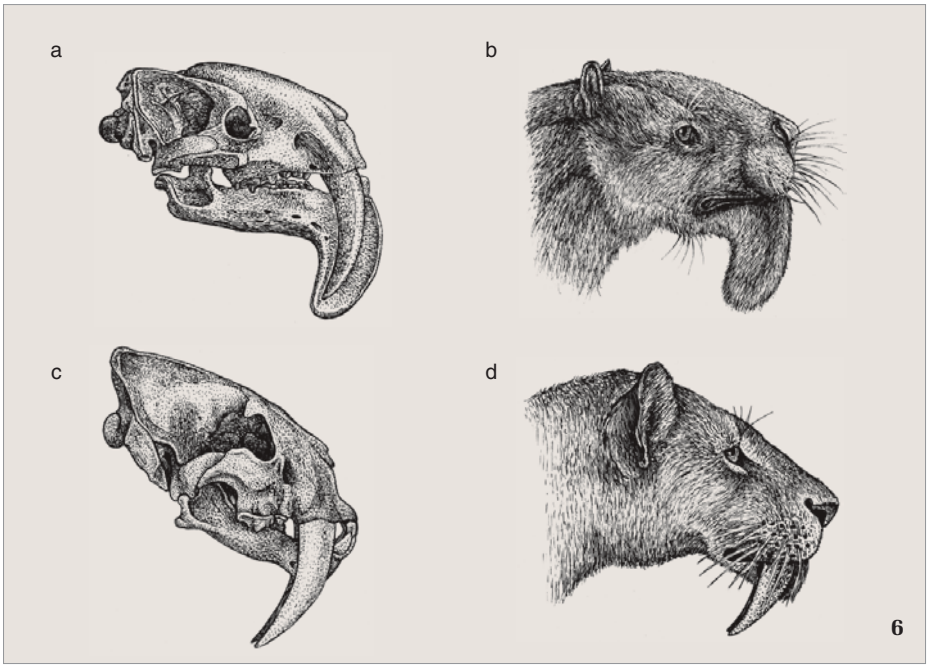
Nejznámějším a nejlépe zdokumentovaným (dvě téměř kompletní lebky) je nepochybně druh *Thylacosmilus atrox* ze svrchního miocénu až spodního pliocénu Argentiny. Pokročilé modifikace na jeho lebce i postkraniálním skeletu svědčí (viz obr. 8a), že to byl v mnoha ohledech nejspecializovanější šavlozubý predátor vůbec. Dosahoval velikosti a hmotnosti dnešního jaguára (*Panthera onca*) a zcela jistě zastával i jeho roli vrcholového predátora na tehdejším jihoamerickém kontinentě. Vyznačoval se poměrně robustní stavbou těla s krátkými končetinami, přičemž zvláště ty přední byly masivní (obr. na 3. str. obálky). Postrádal však zatažitelné (retraktilní) drápy, které se vyskytovaly nejen u všech ostatních šavlozubých predátorů, ale i u jeho nejbližších příbuzných z čeledi *Borhyaenidae*. Na rozdíl od placentálních protějšků měl horní špičáky s otevřenými kořeny, a tedy neukončeným růstem,

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2015. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.

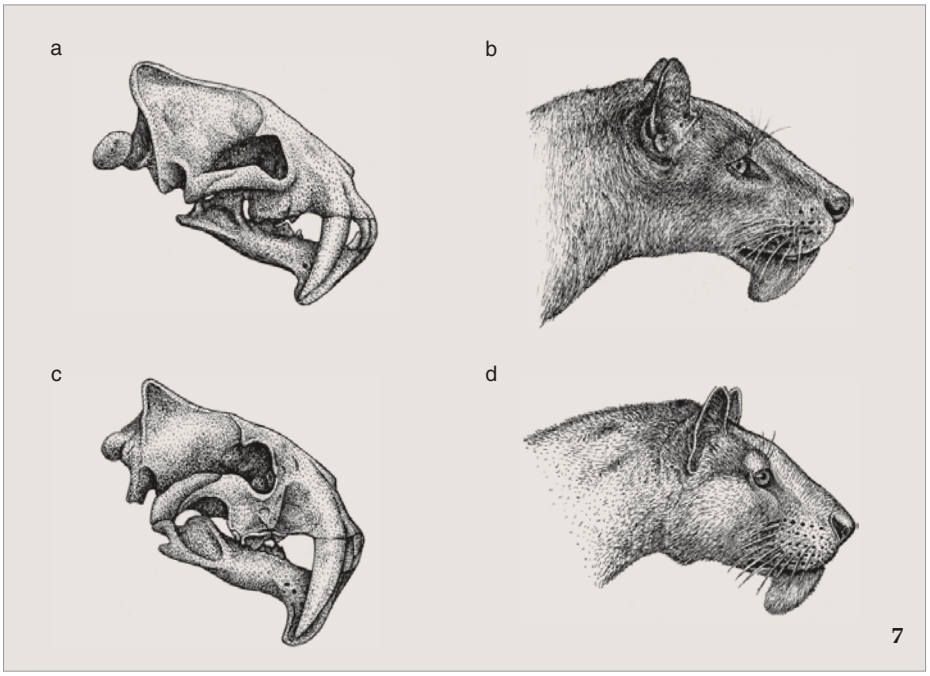
podobně, jako je tomu u dlátovitých řezáků hlodavců (*Rodentia*), zajícovců (*Lagomorpha*) nebo stoliček hrabošů (*Microtinae*, *Muridae*). Na jejich vnější straně probíhá podélně ostrá hrana – rovněž znak zcela ojedinělý a u jiných šavlozubých (ale i ostatních) predátorů nevídaný. Na ostří zubu přitom není přítomno žádné vroubkování. Dolní čelist má jen drobný processus coronoideus, zatímco výběžek na ventrolaterálním okraji její přední části je mohutný a kryje délku šavlovitého špičáku v celém rozsahu. Na lebce trojúhelníkového profilu chybí šípový hřeben (crista sagittalis externa) a její rostrální část je značně modifikována přítomností mohutných zubních kořenů. Očnice mají zezadu uzavřené, což je unikátní jev mezi jihoamerickými vačnatými predátory z řádu *Sparassodonta*. U všech ostatních známých představitelů čeledi *Borhyaenidae* se nic podobného nevyskytuje. Stejný anatomický rys byl v rámci odpovídajícího ekomorfotypu opětovně popsán pouze u kočkovitých šelem rodu *Barbourofelis*, jenž se shodou okolností vyznačuje obdobným stupněm rozvoje šavlozubé adaptace. I v tomto případě jde mezi placentálními šelmami o naprosto ojedinělý jev. Do jaké míry odráží tato anatomická zvláštnost funkční aspekty lebeční stavby, spojené se způsobem užívání šavlovitých špičáků, zůstává nejasné. Nicméně i tento shodný detail přispívá k tomu, že druhy *Thylacosmilus atrox* a *Barbourofelis fricki* představují jeden z nejpřesvědčivějších dokladů konvergentní evoluce, jaký si lze vůbec představit.

Na základě morfometrických měření, komparativních anatomických studií a simulací funkce a síly svalů dolní čelisti bylo zjištěno, že stisk čelistí byl u *T. atrox* vzhledem k jeho rozměrům slabý. Je však jasné, že tento aspekt nehrál při zabíjení kořisti podstatnou úlohu. Vzhledem k anatomické stavbě šíjové oblasti a prodlouženého krku, provázené schopností doširoka otevřít tlamu, je zřejmé, že útok probíhal švihnutím celé hlavy s následným zabodnutím dlouhých zakřivených zubů do vyhlédnutých partií kořisti. Tím se zřejmě nelišil od ostatních predátorů vykazujících srovnatelný stupeň šavlozubé adaptace (viz úvodní stať). *Thylacosmilus* lovil nejspíše zástupce místní megafauny z řádu chudozubí (*Xenarthra*, viz též Živa 2009, 3: 132–136), kopytníků řádů *Notoungulata* a *Litopterna* i hlodavců (pliocenní druh *Josephoartigasia monesi* byl jejím více než důstojným reprezentantem – tento největší hlodavec všech dob měl hmotnost okolo 900 kg).

Příčiny vyhynutí druhu *T. atrox* nejsou dosud objasněny. Dlouho se spekulovalo o ekologickém vytlačení v důsledku kompetice s vývojově pokročilejšími placentálními savci, zvláště pak z podčeledi *Machairodontinae*. Nyní převládá názor, že k jeho vymizení došlo ještě před příchodem těchto savců ze Severní Ameriky. Jisté je, že ke konci pliocénu existovaly v Jižní Americe již jen tři druhy původních masožravců z řádu *Sparassodonta*. V průběhu miocénu a pliocénu byli jejich konkurenty hlavně nelétaví draví ptáci z čeledi *Phorusrhacidae*, jejichž někteří zástupci dosahovali značných rozměrů (lebka 70 cm, výška těla přes 2 m). Koncem miocénu se na tomto kontinentě vyskytoval i nejmohutnější létavý pták všech dob, gigantický dravec (nebo mrchožrout) *Argentavis magnificens*, s rozpětím křídel více než 7 m. Pro takové obry ptačí říše nebyl ani tylakosmilus soupeřem. Možná to byli oni, kdo v průběhu neogénu zásadně ovlivnil postupné snižování diverzity v rámci čeledi *Borhyaenidae*. Její úplný zánik včetně vymizení tylakosmila ale bude mít přece jen příčinu v příchodu placentálních savců ze severu. Velká americká výměna probíhala v několika fázích, přičemž první se odehrála přes řetězec vulkanických ostrovů ještě před definitivním spojením obou kontinentů pevninským mostem (Živa 2009, 6: 280–284). Je možné, že se po příchodu masožravých placentálů rozšířili paraziti a nejrůznější choroby, kterým původní druhy savců podlehly. Nebylo by to poprvé ani naposled, kdy k něčemu podobnému došlo. Rovněž nelze vyloučit přímou potravní konkurenci nebo fyzické střety. Absence



6

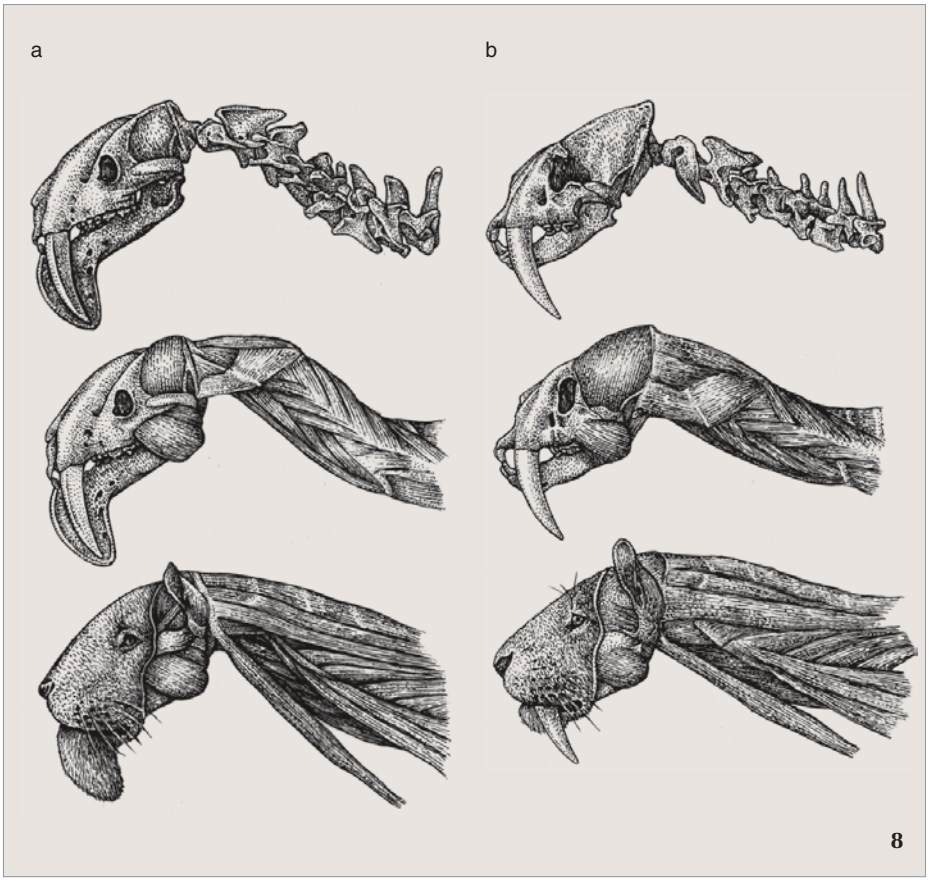


7

6 Lebka a rekonstrukce vzhledu hlavy vačnatého šavlozubého predátora *Thylacosmilus atrox* (a, b) z řádu *Sparassodonta* (podčeleď *Thylacosmilinae*, čeleď *Borhyaenidae*), ze svrchního miocénu až spodního pliocénu Jižní Ameriky, a kočkovité šelmy *Smilodon fatalis* (c, d) z podčeledi *Machairodontinae* (*Felidae*, *Carnivora*) ze středního až svrchního pleistocénu Severní Ameriky

7 Zobrazení lebky a pravděpodobného vzhledu hlavy severoamerické šelmy *Hoplophoneus mentalis* (*Nimravidae*, *Carnivora*; a, b), svrchní eocén až spodní oligocén, a šelmy druhu *Eusmilus bidentatus* (*Nimravidae*; c, d) ze spodního oligocénu Evropy. I přes nápadnou podobu obou druhů vznikly možná nezávisle z primitivnějších příslušníků čeledi *Nimravidae*. Pak by ovšem podčeleď *Hoplophoneinae* byla polyfyletická. Konečné rozřešení taxonomických vztahů mezi jednotlivými rody a druhy je však obtížné, neboť existuje jen velmi málo kosterních pozůstatků.

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2015. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.



8 Postupná rekonstrukce kostry, svalů a dalších tkání hlavy a šíjové části krku u druhů *Thylacosmilus atrox* (a) a *Smilodon fatalis* (b). Je zřejmá obdobná funkční morfologie krku v podobě protáhlých obratlů, zesílených svalových úponů a průběhu vlastních svalů. Jejich celková podobnost je o to pozoruhodnější, že se vývojové linie obou druhů od sebe oddělily nejpozději před zhruba 160 miliony let. Všechny kresby M. Chumchalové. Upraveno podle různých zdrojů uvedených v přehledu literatury na webové stránce Živy

fosilií totiž případnou koexistenci vačnatých a placentálních šavlozubých predátorů nevylučuje. Nepřítomnost ve fosilním záznamu neznamená automaticky absenci reálnou. Druhy se velmi pravděpodobně objevují dříve a mizejí později, než trvá jejich paleontologicky doložitelný výskyt. Nezbývá tedy, než se smířit se skutečností, že fosilní nálezy jsou neúplné a neposkytují v tomto směru vyčerpávající odpověď. Budoucnost však může přinést mnohá překvapení.

Placentálové (*Eutheria*)

● Řád kreodonti (*Creodonta*)

Tento řád představuje dosti nesourodou skupinu (a je proto otázkou, zda není polyfyletický), tvořenou dvěma rozdílnými čeleděmi *Oxyaenidae* a *Hyaenodontidae*, lišícími se mimo jiné i tím, jakými zuby u nich byly tvořeny tháky. V obou případech šlo o stoličky, u čeledi *Oxyaenidae* M^1 a M_2, u druhé M^2 a M_3. U dnešních šelem (řád *Carnivora*) jsou to P^4 a M_1. První zástupci byli popsáni ze svrchního paleocénu, geologicky nejmladší druh *Dissopsalis carnifex* přežil až do svrchního miocénu jižní a východní Asie. Příslušníci tohoto řádu mají výraznou tendenci k hyperkarnivorii (striktní masožravosti), podobně jako mnohé šelmy, s nimiž se souběžně vyskytovali po celou dobu své existence. Největší rozmanitosti dosáhly obě čeledi ve svrchním eocénu, kdy jejich zástupci dominovali celé nice masožravců. Již během následujícího oligocénu je však v této roli postupně nahradily pravé šelmy. Čeledi *Oxyaenidae* a *Hyaenodontidae* daly vzniknout rovněž obřím formám (*Sarkastodon*, resp. *Megistotherium*), překonávajícím velikostí i nejmohutnější současné šelmy.

Pozice podčeledi *Machaeroidinae*, kam náležejí jediné dva rody ze středního eocénu Severní Ameriky vykazující určitý (byť odlišný) stupeň šavlozubosti, byla v rámci tohoto řádu dlouho nejasná. Nyní ji převažující názor badatelů řadí do čeledi *Oxyaenidae*. Geologicky starší a menší rod *Machaeroides* z počátku středního eocénu, zastoupený dvěma druhy, se vyznačuje pouze mírnou formou této adaptace, tedy lehce prodlouženými špičáky a náznakem mandibulárního výběžku. Jinak měli zástupci tohoto rodu, ač malého vzrůstu, poměrně robustní stavbu těla s krátkými, silnými končetinami. Není pochyb, že byli na svou dobu výkonnými a obávanými lovci. Ze dvou druhů rodu má *M. simpsoni* primitivnější dentální charakteristiky a jeví se jako evolučně původnější, starší typ. U téměř úplně zachované lebky (viz obr. 5) pokročilejšího *M. eothen* ale stále nacházíme jen mírný náznak šavlozubé adaptace. Druhý rod podčeledi, zastoupený jediným druhem *Apataelurus kayi*, již vykazuje na dolní čelisti (obr. 4) všechny charakteristické znaky poměrně pokročilého rozvoje šavlozubosti (lebka s horními špičáky se bohužel nedochovala). Dorůstal zhruba velikosti rysa a byl tak podstatně větší než oba předešlé druhy. Jeho původ a vývojové vztahy k rodu *Machaeroides* jsou ale vzhledem k fragmentárním nálezům nejasné. Jisté je pouze to, že ani tento geologicky mladší rod nepřežil závěr středního eocénu. Důvod jeho zániku zůstává otázkou, možná, že nebyl úspěšný v kompetici s nastupujícími šelmami čeledi *Nimravidae*, které ekologickou niku šavlozubých predátorů obsadily počátkem svrchního eocénu.

● Řád šelmy (*Carnivora*)

Do této skupiny náležejí mimo jiné celkem tři čeledi (*Nimravidae*, *Barbourofelidae* a *Felidae*), u jejichž zástupců se v průběhu evoluce vyskytla šavlozubá adaptace. Ačkoli jsou příbuzenské vztahy mezi nimi nejasné a předmětem odborných diskuzí, všechny tři charakterizuje hyperkarnivorie a kočičí ekomorfotyp jejich představitelů. Jsou pro ně tudíž typické následující znaky: zkrácená rostrální část lebky, redukovaný zubní vzorec (postrádají zadní moláry a přední premoláry), v různé míře zvětšené špičáky, nápadné tháky s ostrou hranou a zatažitelné drápy na končetinách. Tělesná stavba je různorodější, od šplhavých (skansoriálních) po pozemní běhavé (kursoriální) typy, lehce až velmi robustně stavěné, s krátkými i dlouhými končetinami. Původ řádu *Carnivora* spadá do spodního paleocénu Severní Ameriky, odkud byl popsán na základě fragmentárních nálezů jeho nejstarší rod *Ravenictis*. Je možné, že řád šelem je difyletický a jeho skupiny *Feliformia* (zahrnující kočkovité, cibetkovité, promykovité, hyenovité aj. čeledi) a *Caniformia* (psovití, lasicovití, medvědovití, ploutvonožci aj.) vznikly nezávisle na sobě z některých příslušníků čeledi *Cimolestidae* někdy koncem křídy nebo počátkem paleocénu. Obě se zásadním způsobem liší ve stavbě sluchové oblasti (utváření sluchové výdutě – bulla auditoria), ale také v uspořádání karotických artérií a cévního zásobení mozku.

O obtížnosti rozřešení vývojových vztahů a taxonomické klasifikace jednotlivých žijících a vyhynulých skupin v rámci řádu *Carnivora* svědčí skutečnost, že je dosud nevyjasněná i pozice čeledi *Nimravidae*. Ta zahrnuje množství rodů, pro které (až na dva) jsou typické do různé míry prodloužené a ploché špičáky. Pro velkou morfologickou podobnost dříve náležela do čeledi kočkovitých jako podčeleď *Nimravinae*. Její příslušníci se od koček liší přítomností jednokomorové, jen částečně osifikované sluchové výdutě bez rozdělujícího bilaminárního septa. Navíc mají jinak uspořádané otvory pro vstupy a výstupy nervů a cév na lebeční bázi. Nyní jsou proto *Nimravidae* pokládáni za samostatnou čeleď, již někteří autoři dokonce zařazují na základě specifických dentálních znaků do skupiny *Caniformia*.

Původ této čeledi lze vysledovat do konce středního eocénu Asie, v Severní Americe se objevují o něco později, až počátkem svrchního eocénu. Zatímco některé rody (např. *Nimravus*) se vyznačují sice zploštělými, avšak jen mírně protaženými špičáky, jiné (jako třeba *Hoplophoneus* a *Eusmilus*, řazení společně do podčeledi *Hoplophoneinae*) mají naopak všechny atributy vysoce specializovaných šavlozubých

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2015. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.

predátorů. Zvláště rod *Eusmilus* představuje vrchol této adaptace mezi nimravidy. Je znám jak z Evropy (*E. bidentatus* z francouzské lokality Phosphorites du Quercy), tak ze Severní Ameriky (*E. sicarius*). Evropský zástupce rodu má vůbec nejnižší počet zubů mezi šelmami. Kromě špičáků jsou všechny typy zubů redukovány, počtem i velikostí (s výjimkou trháků). Týká se to dokonce horních řezáků v počtu čtyř místo obvyklých šesti. Jde o významný rozdíl oproti jiným šavlozubým predátorům, u nichž byly řezáky zachovány vždy v původním počtu a dosahovaly naopak proporcionálně větší velikosti než u šelem s kónickými zuby. Celkově má tedy *E. bidentatus* pouhých 26 zubů. Pro srovnání, u dnešních kočkovitých šelem napočítáme průměrně 30 zubů. Americký druh, který byl větší a vývojově pokročilejší, s tělesnou velikostí jaguára, představoval jednoho z nejspecializovanějších šavlozubých predátorů. Pro úplnost musíme zmínit, že určitými rysy připomíná *E. sicarius* rod *Hoplophoneus*, proto je k němu některými badateli při - řazován. Tato problematika však zatím zůstává nedořešena.

Příslušníci čeledi *Nimravidae* jsou často známi na základě téměř úplných koster (*Hoplophoneus mentalis*, *Dinictis felina*), neboť mnozí pocházejí ze světoznámých paleontologických lokalit, jako je např. formace White River v Jižní Dakotě (USA), významné naleziště fosilních obratlovců. Tamější uloženiny, zahrnující sled vrstev od spodního eocénu po střední oligocén, obsahují jedinečné a komplexní doklady o tehdejších terestrických ekosystémech. Pozoruhodné jsou hlavně pozůstatky savců, ale i jiných obratlovců. Zajímavou a ucelenou expozici věnovanou nálezům z této lokality mají v paleontologické sekci zoologického muzea Curyšské univerzity. Je zde také vystavena kompletní kostra druhu *H. mentalis*, na níž lze vysledovat řadu charakteristických, úvodem zmíněných rysů (obr. 1). I když šlo o relativně nevelké zvíře (asi jako levhart obláčkový – *Neofelis nebulosa*), má robustně stavěnou přední část těla, především přední končetiny. Na lopatce najdeme výrazně vyvinutou spina scapulae, rovněž na pažní kosti jsou patrné nápadné drsnatiny (tuberositas) a hřebeny (cristae) sloužící jako úponové plochy pro silné pažní svaly. Metapodia na obou končetinách jsou výrazně zkrácená. Podobné znaky můžeme pozorovat i na dochovaných fragmentech kostry druhů rodu *Eusmilus*. Všechny tyto šelmy byly nepochybně lovci, kteří kořist napadali spíše ze zálohy nebo po krátkém spurtu, nikoli dlouhým štvaním. Ostatně anatomická stavba jejich potenciální kořisti byla podobná, také spíše podsaditá s krátkými končetinami.

Je zřejmé, že se pozornost šavlozubých nimravidů zaměřovala na kořist odpovídající velikosti, tedy hlavně na početné oreodonty (větší *Eporeodon*, menší *Merycoidodon*; sudokopytníci – *Artiodactyla*), nosorožce (*Hyracodon*, *Caenopus*) a na předchůdce dnešních koní (*Mesohippus*), velbloudů (*Poebrotherium*) i jelenovitých. Tyto šelmy se pak samotné musely mít na pozoru před mohutnými všežravými entelodonty (*Archaeotherium*) – gigantickými, prasatům podobnými sudokopytníky, kteří je jistě nejednou připravili o těžce nabytou kořist. Nebyli však jediní, s kým šavlozubí nimravidi soupeřili o potravu. Svou ekologickou niku sdíleli s mnoha dalšími druhy, z nichž mnozí byli též hyperkarnivorní – především kreodonti čeledi *Hyaenodontidae*. Její nejznámější druh, *Hyaenodon horridus*, přitom na sklonku své evoluční pouti měl lebku dlouhou až 40 cm a dosahoval tudíž značných rozměrů. Je proto pravděpodobné, že se nacházel na vrcholu potravní pyramidy hned vedle těch nejspecializovanějších nimravidů. Příslušníci různých druhů nimravidů ale zcela jistě bojovali o kořist a teritorium i mezi sebou, stejně, jako je tomu mezi různými druhy vrcholových predátorů dnes. Dokladem těchto antagonistických vztahů je kupř. nález rozsáhlé léze na lebce druhu *Nimravus bumpensis*, jež svým charakteristickým tvarem odpovídá průniku šavlovitého špičáku. Původcem tohoto fatálního zranění byl proto nejspíše jeho současník, druh *Eusmilus sicarius*.

Na území Eurasie se situace během svrchního eocénu a oligocénu od poměrů v Severní Americe podstatně nelišila, zastoupení jednotlivých skupin bylo vzhledem k migracím mezi oběma geografickými celky až na výjimky velice podobné. Kontinenty Afriky, Jižní Ameriky, Antarktidy a Austrálie byly v té době od těch na severu z větší části izolovány, a měly (kromě především afrického kontinentu, např. řád *Creodonta*) do značné míry odlišnou, větši - nou endemickou faunu.

9 a 10 Lebka a část krční páteře severoamerické šelmy druhu *Hoplophoneus mentalis* (*Nimravidae*, obr. 9) se všemi typickými adaptacemi uvedenými na obr. 3 a v textu. Na výběžku dolního okraje mandibuly téhož exempláře (obr. 10) je jasně patrný vyvýšený okraj, vymezující prostor, kam zapadal konec šavlovitého špičáku. Ze sbírky Curyšské univerzity. Snímky S. Knora

Vyhynutí těchto archaických, byť v mnoha ohledech vysoce pokročilých predátorů nejspíš souvisí se změnou prostředí následkem ochlazování a vzrůstající aridizací klimatu v průběhu oligocénu. Následné rozšiřování travnatých ploch v podobě stepí a savan stimulovalo rozvoj pohyblivosti a běžeckých schopností (kursoriality) jejich potenciální kořisti a také zvětšování její tělesné velikosti. Svou roli jistě sehrál i nízký encefalizační index (zjednodušeně poměr velikosti mozku k velikosti těla) těchto šelem, svědčící o nepříliš rozvinutém intelektu. Stejný osud nicméně potkal i většinu jejich dravých konkurentů z řádu *Creodonta*, všechny ostatní příslušníky čeledi *Nimravidae* a nakonec mnohé z pů - vodních zástupců ostatních savčích čeledí a řádů.

Je zajímavé, že po vyhynutí šavlozubých nimravidů koncem oligocénu se v průběhu celého spodního miocénu již nese - tkáváme s žádným nositelem této adaptace. První zástupci čeledi *Barbourofelidae* (*Afrosmilus*, *Syrtosmilus*), která ještě spolu s podčeledí *Machairodontinae* kočkovitých šelem převzala pomyslnou štafetu, pocházejí až z počátku středního miocénu Afriky. O těchto skupinách se více dozvíte v příští části seriálu.

Seznam citované literatury je uveden na webové stránce Živy.

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2015. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.