

## Evoluce ranných primátů

Protože první primáti se vyvinuli velice dávno, není divu, že je obtížné jejich fosílie odlišit od jiných skupin placentálních savců, především od hmyzožravců.

První savci se vyvinuli v třetihorách (mezozoiku), do začátku čtvrtohor (kenozoika) tvořili málo významnou skupinu, povětšinou nočních živočichů. Jejich prudký rozvoj nastal počátkem čtvrtohor, kdy nastala adaptivní radiace primátů. Na začátku této éry dostali savci příležitost obsadit prázdné ekologické niky, opuštěné vymřelými dinosaurů.

V průběhu paleocénu byla Evropa a Severní Amerika spojeny v jeden kontinent. Západní a východní část severní Ameriky byly od sebe odděleny velkými jezery a severozápad severní Ameriky byl spojen s severovýchodní Asií, část jižní Ameriky, Afriky a Evropy byla v této době pod hladinou moře. Klima bylo v paleocénu teplé a vlhké, hory vyrostly do výšky. Smíšené lesy se rozšířily do oblasti dnešního Norska a Aljašky a dále na sever pokračovaly jehličnaté lesy. Celý západ spojených států byl pokryt subtropickým pralesem a savanou. Zde se vyvinuli ranní primáti.

## Nejranější primáti (paleocenní primáti 65 – 53 mil. let)

Na konci třetihor v křídě, žil zřejmě dnes nejstarší známý druh primáta, z něhož bylo nalezeno jen několik zubů. Jeho fosílie byla objevena v Dakotě v severní Americe. Je nazýván

## Purgatorius

Purgatorius, podle svého naleziště Purgatory Hill. Tento živočich nese některé znaky ze kterých usuzujeme na jeho příslušnost k primátům: oblé hrbolky na stoličkách (na rozdíl od ostrých hrbolků hmyzožravců), podle zubů se dá usuzovat, že byl adaptován k požívání ovoce a listů, nebo snad i hmyzu. Jeho zubní vzorec ještě nese znaky zubního vzorce nejstarších savců (3 – 1 – 4 – 3). Nevíme jistě, zda již patřil skutečně mezi primáty, protože měl velké množství primitivních znaků.

## Altiatlasius

V roce 1990, bylo nalezeno 10 drobných zoubků v Maroku a tyto zuby byla datovány na 60 mil. let B.P. a byly přiřazeny rodu Altiatlasus, nazvaného podle pohoří Atlas. Altiatlasius je považován za nejranějšího primáta, který je doložen fosilním nálezem, jeho srovnávací anatomie nám dává obraz o tom jací tito primáti byli. Robert Martin si jej představoval jako malého savce s noční aktivitou, který se pohyboval po stromech. Tento primát obýval tropické a subtropické pásmo. Nevážil více než 500g. Byl anatomicky specializován pro efektivní pohyb ve stromech. Měl dlouhé nohy, kůže na ploskách nohou a prstech měla již lištovitě rýhy, svědčící o vyvinutém hmatu. Byl všežravcem, živil se ovocem a malými živočichy, hlavně hmyzem. Vývoj stereoskopického vidění mu pomáhal při lovu. Lovil tím způsobem, že kořist sledoval a najednou rychle vyskočil dopředu, uchvátil svou oběť a ihned ji snědl.

Nález zubů Altiatlasia potvrzuje teorii, že ranní primáti se vyvinuli v Africe a odtud se rozšířili do Eurasie. Problém je v tom, že v Eurasii nacházíme mnohem více druhů primátů z tohoto období než v Africe. Přitom hovoříme o tom, že tito primáti se vyvinuli v Africe, to znamená, že bychom měli jejich fosilní pozůstatky v Africe také objevit. V současné době probíhají rozsáhlé výzkumy na lokalitách s paleocenními vrstvami. Velkým průlomem a potvrzením afrického původu ranných primátů by byl nález kosterních pozůstatků in situ v geologické vrstvě. Na tento nález zatím čekáme.

Dalším velice rozšířeným rodem v paleocénu byl rod Plesiadapis, nalezený v Evropě a severní Americe. Tento rod žil do počátku ranného eocénu. Plesiadapis je známa z fragmentů lebky a několika kostí končetin. Z těchto nálezů plyne, že se jednotlivé druhy od sebe velikostí dost

lišily (od velikosti veverky po recentní kočku domácí). Na jejich skeletu jsou jasné známky znaků typických pro primáty jako zlepšování zraku (ještě ne zcela dokonalé stereoskopické vidění). Podrželi si však také velké množství primitivních znaků jako je absence postorbitální zápor, která odděluje obličejovou část od mozkovny. Plesiadapidae stejně jako další paleocenní primáty nesou velké množství variant přizpůsobení se předních zubů, které jsou veliké a prognátní (vystouplé dopředu).

Na základě těchto dentálních znaků předpokládáme, že tyto živočichové asi nebyli předky mladších forem primátů. Pravděpodobně přímý předek recentních primátů doposud nebyl nalezen.

Celkově můžeme stavební plán těla těchto ranných primátů přirovnat ke stavbě těla recentních poloopic.

Abychom pochopili způsob rozšíření nejstarších primátů na Zemi, musíme charakterizovat tehdejší prostředí, ve kterém žili.

Před 250 mil. let, v pozdních druhohorách (paleozoikum) neexistovaly kontinenty jak je známe dnes. Existoval jeden celistvý kontinent zvaný Pangea. Ten se před 250 mil. let rozdělil na jižní (jižní Amerika, Afrika a Austrálie) část zvanou Gondwana a severní část (Evropa, severní Amerika a Asie), zvanou Laurasie (obr. 9-2a). V průběhu třetihor se oba kontinenty začaly pohybovat a Gondwana se rozdělila na jednotlivé dnes známé kontinenty, Laurasia se také začala dělit, ale Evropa a Amerika zůstaly spojeny prostřednictvím Grónska. Eocén začal asi před 56,5 mil. let a trval 21 mil. let. V jeho průběhu se od sebe začaly oddělovat Severní Amerika a Evropa což se završilo na konci tohoto období, ve středním miocénu. Asie byla od Evropy severní Ameriky izolovaná tzv. Turgaiskou úžinou. Po oddělení severní Ameriky v pozdním eocénu se Evropa na východě znovu spojila s Asií a vytvořila tak dnes známou Eurasii. Jižní Amerika, Afrika a Austrálie byly obklopeny oceány a v Antarktidě se začaly tvořit ledovce.

Jak se kontinenty začaly pohybovat nastala prudká změna podnebí. V paleocénu a mezozoiku byly kontinenty nahloučeny okolo rovníku. Proto v ranných a středních fázích eocénu převládalo teplé a vlhké počasí, které se minimálně měnilo (nestřídaly se roční období) a tropické klima dosahovalo tehdy svého vrcholu. V pozdním eocénu se s pohybem kontinentů na sever začalo ochlazovat, začala se střídat roční období, podnebí bylo sušší a různorodější. To mělo za následek změnu vegetace, která se z tropické měnila na kontinentální.

V eocénu již existovaly téměř všechny řády moderních primátů. Primáty byli široce rozšířeni a ke konci eocénu se objevili anthropoidea a hominoidea.

Výše zmíněné geologické podmínky umožnily průnik primátů na více kontinentů, např. plesiadapidy nacházíme jak v Evropě tak v severní Americe. Naopak v Asii se primáty začínají vyskytovat až v pozdním eocénu kam se dostali po uzavření Turgaiské úžiny.

**Eocenní primáty (53 – 37 mil. let)**

většina primátů se objevila v průběhu eocénu. Byli podobní poloopicím to znamená lorisům a lemurům. Předpokládá se, že na zemi v této době žily asi 4 čeledi a více než 37 rodů.

Předpokládáme, že v eocénu největšího rozmachu dosáhli právě poloopice, které v současnosti čítají jen 17 recentních druhů, žijících převážně na Madagaskaru).

Kořeny eocenních primátů nacházíme v paleocénu a v ranném eocénu, odkud máme poměrně hodně druhů. Kromě ranně eocenních druhů nacházíme u vymřelých druhů dvě hlavní morfologické linie. Jednu představují zástupci čeledi Adapidae a druhou zástupci patřící do čeledi Omomyidae. V ranném eocénu se příslušníci obou čeledí vyskytovali v Evropě i v severní Americe.

## Ranně eocenní primáti

### Altanius

Tento ranný primát pochází z ranně eocenních vrstev z Mongolska. Byl objeven v 80. letech 20. století (1984, další nálezy 2001). K dispozici máme několik čelistí, jejichž zubní morfologie ukazuje jasně dentici primátů.

### Cantius

Tento ranný primát byl popsán za základě dalších lebečních znaků nejen čelistí a zubů. Bylo objeveno tisíce kosterních pozůstatků které byly zařazeny do 10 druhů (*C. abditus*, *C. fructivorus*, *C. actius*, *C. angulatus*, *C. mckennai*, *C. nunienus*, *C. ralstoni*, *C. trigonodus*, *C. venticolus*). Geologicky nejstarším druhem je *Cantius torresi*, který byl objeven v Americe v Wyomingu a je znám pouze ze zubů (jiné kosti objeveny nebyly). U mladších nálezů (ale pořád datovaných do raného eocénu) máme již nálezy dalších částí skeletu – fragmenty lebek a končetin. Vrstvy z nichž máme fosilní nálezy jsou velice blízko sebe, lze tedy vysledovat vývojové linie v rodu *Cantius*. Nejstarší nálezy postkraniálního skeletu ukazují, že příslušníci rodu *Cantius* se pobybovali ve větvích ve vertikální poloze a měli adaptaci k zavěšování a lpění, jeden z druhů byl patrně s denní aktivitou, morfologie chrupu ukazuje ještě na adaptaci k hmyzožravosti, ale již také k plodožravosti.

### Teilhardina

Tento rod byl objeven na stejné lokalitě jako zástupci rodu *Cantius*, tedy Bighornské pánvi ve Wyomingu a také v ranně eocenních vrstvách v Evropě a Asii. Lebka je popsána na základě nálezů z Asie. Jedná se o nejstarší kompletní lebku praprimáta. Tato lebka má krátký šňupák a relativně velkou mozkovnu. Jedná se o malého primáta s ostrými hřebeny na zubech, což indikuje adaptaci k hmyzožravosti. Stoličky se však již začínají zaoblovat a tak hovoříme i o adaptaci k plodo nebo listožravosti. Asijské nálezy jsou řazeny do druhu *T. asiatica*, evropské nálezy do druhu *T. belgica*, americké nálezy do druhu *T. americana*.

### Donrusselia

Jedná se o drobného ranně eocenního primáta objeveného v Belgii. Jeho anatomické znaky vedoucí k ostatním a hlavně následujícím druhům primátů tak dobře vytvořeny jako u rodů *Cantius* nebo *Teilhardina*. Zdá se však, že se jedná o příbuzný rok příslušníkům eocenní čeledi *Adapidae*.

## Eocenní primáti

### Adapidea

Tato skupina byla v minulosti řazena na úroveň čeledi, dnes se hovoří spíše i skupině čeledí řazených do skupiny *Adapoidních* nebo *Adapiformních* primátů.

Otázkou je, jak jsou tyto primáti objevení v ranně eocenních vrstvách příbuzní svým následovníkům. Tradičně se uvádí, že rody *Cantius* a *Donrusselia* patří do vývojové linie příslušníků čeledi *Adapidae*. Můžeme je charakterizovat jako stromové čtvernožce, kteří byli adaptovaní k zavěšování a lpění ve větvích, s různými potravními specializacemi od hmyzožravosti ke plodožravosti a listožravosti. Měli šavlovité řezáky, velmi často srostlou mandibulární symfýzu a u mnoha z nich se vyskytoval vyznačený sexuální dimorfismus patrný na rozdílné velikosti špičáků. Lebka byla relativně těžká s malou mozkovnou a velkým obličejem. Stavbu jejich těla můžeme přirovnat ke stavbě těla lemurů i když jejich vztahy k recentním druhům lemurů jsou nejasné. Mnoho badatelů tvrdí, že příslušníci čeledi *Adapidae* jsou vývojově (grady) na úrovni poloopičích předka, ve vývojové řadě k primátům. Jako synapomorfni znaky, které mají tuto skutečnost potvrzovat jsou považovány lopatovité

řezáky, foramen lacrimale nacházející se uvnitř očníce, přítomnost velkého foramen zygomaticofaciale, mesiální jamka na špičáku a dobře vyznačený sexuální dimorfismus ve velikosti špičáků a velikosti těla a nakonec srostlá mandibulární symfýza.

#### Notharctinae

Jedná se o čeleď žijící v sev. Americe, která povstala patrně z příslušníka rodu *Cantius* nebo jemu podobného praprimáta. Jednalo se o denní stromové živočichy adaptované k listožravosti. Byla to hojně rozšířená skupina primátů od raného eocénu v Americe od Rocky Mountains do oblasti Kalifornie. Radíme sem rody *Smilodectes* a *Notharctus*, z nichž byly nalezeny kosterní pozůstatky jak lebky tak postkraniálního skeletu. Byli poměrně velcí, asi jako lemuři. Měli vyvinutý sexuální dimorfismus, byli stromoví, žili v tlupách a lze si je představit jako recentní lemury nebo koukoly, ale s velkým tělem. Vymřeli patrně v důsledku změny klimatu – ochlazení. Neznáme jejich následovníky, ale jsou považováni za možné předky amfipitéků, kteří byli rozšířeni v pozdním eocénu v Asii.

#### Cercamoniidae

V Evropě vzniklo z rodu *Cantius* nebo jemu podobného druhu velké množství eocenních primátů, které často radíme do společné čeledi *Cercamoniidae*.

Druhy řazené do této čeledi jsou velice variabilní a liší se v mnoha znacích. Je to patrně tím, že mnoho z jednotlivých taxonů je popsáno na základě jediného nálezu. Velikost těchto primátů od malých druhů vážících asi 0,5kg až po 4 kg druhy. Mezi příslušníky této čeledi byly rozšířeny všechny potravní adaptace (tedy plodožravost, listožravost i hmyzožravost). Variabilita postkraniálního skeletu není dobře popsána, ale předpokládají se adaptace ke kvadrupedii i zavěšování a lpění ve větvích.

Nejvíce zástupců je popsáno v Evropě, ale známe také druhy z Asie a Afriky i severní Ameriky. Jediný severoamerický rod se nazývá *Mahgarita* a žil v pozdním eocénu v Texasu, je podobný evropskému rodu *Eurolemur*. Na základě analýzy kraniálních znaků zástupců rodu *Mahgarita* se předpokládá vztah mezi adapoidy a úzkonosými opicemi nebo dokonce lidoopy. Afričtí zástupci této čeledi jsou řazeni do rodu *Aframomys*, který je v zubních znacích velice podobný oběma rodům *Mahgarita* i *Eurolemur*. Asijské zástupce patří do rodu *Anchomomys* a jsou popsáni na základě nálezu několika zubů datovaných do středního miocénu.

Zástupci této čeledi žili od raného eocénu do raného oligocénu.

Je zajímavé, že čeleď *cercamoniinae* je stále více středem pozornosti paleoantropologů a uvažuje se o jejich zástupcích jako o možných adapoidních předcích lidoopů a naopak do pozadí ustupují teorie upřednostňující dříve čeleď *Adapidae* a *Notharctinae*.

Velmi zajímavý nález byl učiněn v roce 2003 na lokalitě Messel v Německu, datované do středního pleistocénu. Byly zde objeveny kosterní pozůstatky zvířat, jejichž těla byla uložena ve vodě, která měla zvláštní složení, které zabránilo dekompozici měkkých tkání, takže se dochovala mumifikovaná těla. Mezi zvířaty bylo také několik primátích druhů. U jednoho, patřícího do čeledi *cercamoniinae* se zachoval žaludek i s obsahem. Ukázalo se, že se tento primát živil semeny a ovocem.

#### Adapidae

Do této čeledi radíme rody *Adapis* a *Leptadapis*. Spolu s příslušníky čeledi *Notharctinae* jsou dnes nejlépe prostudovanou skupinou eocenních praprimátů.

Příslušníci této čeledi jsou známi po dlouhou dobu. Např. rod *Adapis* byl objeven v roce 1821 ve Francii a popsal ho sám velký Cuvier.

Jejich fosilní pozůstatky byly objeveny v pozdně eocenních vrstvách v Paříži, poté co z nich zmizela většina příslušníků čeledi *cercamoniidae*. Nejstarší doklad jejich přítomnosti máme ze středního pleistocénu z Asie. A jak se zdá do Evropy se rozšířili přes blízký východ.

Po dlouho dobu byli příslušníci rodu *Adapis*, s druhem *Adapis parisiensis* považováni za nejstarší primáty. Zástupci čeledi *Adapidae* se v některých znacích podobají moderním Lemurům a lorisům. Neměli ovšem zubní znaky charakteristické pro recentní lemury. Jejich vztah k moderním lemurům a lorisům není dodnes znám.

Lebka adapidů má protažený čumák (obr. 9-1). Poměr velikosti mozkovny k velikosti obličeje větší než u většiny savců. Studie zabývající se mozkovnou ukazují zvětšení frontálního mozkového laloku. Má postorbitální záporu (sevření). Očnice jsou již zcela uzavřené a směřují dopředu, to znamená že se jejich zorná pole překrývají. A lze u nich tedy uvažovat o stereoskopickém vidění. Podle malých očí soudíme, že se jednalo o živočicha s denní aktivitou.

*Adapidae* měli krátké, lopatovité řezáky, posazené v čelisti vertikálně. Horní a dolní špičáky se překrývaly a vykazují znaky sexuálního dimorfismu těchto ranných primátů. první dolní premolár byl sektoriální. Většina adapidů měla 4 premoláry v každém kvadrantu. Rozdíly v dentici různých druhů adapidů ukazují na různé potravní adaptace včetně specializací na ke hmyzožravosti, býložravosti se specializací na ovoce nebo listí. obr.

Vážili 500g. Na prstech rukou a nohou měli nehty. Několik dochovaných relativně kompletních koster má dlouhé nártý, nohy a ocas. Uvažuje se o tom, zda neměli chápavý ocas. Na nohou diverguje palec, což je adaptace na pohyb skokem s následným lpěním. Všechny tyto znaky ukazují na jejich adaptaci ke stromovému způsobu života. Ovšem recentní lemuři a lorisové nemají všechny znaky, které nacházíme u adapidů, což může být způsobeno odděleným vývojem madagaskarských lemurů vlastně v izolaci na ostrově.

#### Amhipithecidae

Zástupci této čeledi jsou známi z nálezů zubů z asijských lokalit a jsou datovány do středního eocénu. Jedná se o rody *Amhipithecus* (objeveny oba v Barmě) a *Pondaungia*. O těchto rodech se spekulovalo, že se jedná o adapoidy nebo již o jasně definované příslušníky podřádu *Anthropoidea*. Na konci 20. století, v souvislosti se snahou zjistit jestli skutečně pocházejí primáti z Asie bylo objeveno poměrně hodně nových nálezů a na jejich základě byly popsány nové rody *Siamopithecus* a *Myanmarpithecus*. Nové nálezy zahrnující fragmenty lebky i postkranálního skeletu jasně ukazují na to, že příslušníci této čeledi mají znaky jasně opičí a ne lidoopí. Zubní znaky ukazují na příbuznost s *Notharctina* i když mají také poměrně dost odlišných znaků.

Přesto zástupci čeledi *Amhipithecinae* zůstávají pořád jako možná záloha na předka lidoopů. Jednak jejich znaky velká čelist s širokým zubním obloukem, ploché stoličky se silnou sklovinou – všechny tyto znaky byly použity k definici podřádu *anthropoidea*.

#### Sivaladapidae

V jižní Asii přežili příslušníci skupiny adapidů i globální ochlazení na přelomu eocénu a oligocénu, zatímco v severněji položených oblastech většina primátů vymřela. Tyto druhy nacházíme ve vrstvách v Indii a Pakistánu. Byli to poměrně velcí živočichové, vážili asi 4 kg (byly objeveny pozůstatky všech kostí skeletu). Byli adaptováni k listožravosti, obývali tropický prales. Nejranějšího zástupce máme z eocenních vrstev v Číně a jedná se o rod *Hoanghoni*. Tito živočichové by mohli být považováni za kandidáty na předky nártounů (alespoň na základě analýzy jejich DNA a struktury měkkých tkání), bohužel jejich výskyt ve vrstvách není kontinuální a po několik milionů let jsou ve výskytu hyáty. Proto toto spojení je nutné brát s otazníkem.

## Omomyidea

Na rozdíl od nejasností panujících ohledně fylogenetických vztahů ve skupině Adapiforme, mezi omomyidy panuje jasno. Jsou neodiskutovatelně podobní nártounům. Můžeme u nich pozorovat některé naprosto shodné znaky. Např. zástupci rodu *Necrolemur* mají srostlou tibií a fibulu jako nártouni. Tento rod byl objeven v pozdně eocenních vrstvách v pařížské pánvi.

## Anaptomorfidae

Tito malí stromoví primáti adaptovaní k hmyzožravosti se vyvinuli patrně z některého ze zástupců rodu *Teilhardia*. Výzkum jejich kosterních pozůstatků v souvislosti s jejich uložením v geologických vrstvách nám pomohlo porozumět tempu a způsob jakým probíhala evoluce omomyidů. Jak se nově ukazuje zástupci této skupiny a jejich fosilní nálezy mají větší hodnotu pro evoluční studie než pro studie taxonomické. Anaptomorfidae jsou velmi obvyklým a velmi variabilním druhem rozšířeným v severní Americe. Řadíme sem druhy *Tetonius* a *Shoshosinus*. Lebka *Tetonia* byla objevena již v 19. století a byla důležitá pro taxonomii primátů v té době. Oba rody *Tetonius* i *Shoshosinus* byly často řazeny do kladu k nártounům a vzdáleně tedy jako potenciální předkové lidoopů. Posledním přeživším zástupcem byl *Trogolemur*, který žil od středního do pozdního miocénu v oblasti rocky mountains po vymizení notharctinů z této oblasti.

## Omomyidae

Ekologie omomyidů ukazuje, že se jedná o severoamerickou tropickou obdobu evropských cercamoniidů. Opět u nich vidíme adaptace od hmyzožravosti, listožravosti až k plodožravosti. Někteří byli lehčí než 200g, jiní vážili více než 2500g.

Je možné, že omomyidae a nártouni se vyvinuli z ranných adapidů. Omomyidae se oddělili první v ranném eocénu v Evropě, severní Americe a Asii a přežili až do ranného oligocénu. Jsou považováni za nejrozšířenější skupinu ranných primátů. Za jejich předka je považován rod podobný rodu *Steinius*.

Představiteli této čeledi jsou rody *Omomyis*.

Nejprostudovanějším druhem je *Omomyis cacrteri*, který se dochoval v mnoha stovkách zubů, kostí postkranálního skeletu z americké lokality Bridgerská pánev.

Byli to malí živočichové. Omomyidae mají mnoho odlišných znaků od adapidů. Lebka (obr. 9-2) má krátký šňupák s čelistí tvaru V. Očnice jsou uzavřené a u některých druhů, již existuje postorbitální zápora. Veliké očnice svědčí o jejich noční aktivitě. Foramen occipitale magnum je již na lebce posunut dopředu, což svědčí o tom, že hlava byla posazená kolmo nad páteří.

Dolní řezáky vystupovaly ven a částečně byly zahrocené. Špičáky byly malé a nepřekrývaly se, a nepředstavovaly znak sexuálního dimorfismu. Přední dolní premoláry nebyly sektoriální. Většina zástupců této čeledi má redukovaný počet zubů a má méně premolárů než 4.

Předpokládá se, že byli většinou hmyzožravci, snad i plodožravci. Tibií a fibulu měli srostlou a tarzální kůstky prodloužené, znaky podobné dnes žijícím nártounům. (obr. 9-4). Dnes jdou však považováni za podobné spíše čeledi makiovitých (*Cheirogaleidae*). Byli stromoví a pohybovali se po 4 nohou.

Dalšími rody jsou *Hemiacodon*, který rovněž nemá adaptace podobné nártounům. Tento druh nemá ani srostlé tibií s fibulou i když má prodlouženou os naviculare a morfologicky srovnatelnou s antropoidy i strepsirhiny.

Po vymření notharctinů v severní Americe, vznikly některé velké druhy omomyidů, velikostně srovnatelné s moderními lemury. Zubní adaptace ukazují na plodožravost a listožravost. Jedná se o rody *Ourayia*, *Rooneyia*, *Macrotarsius*. Dolní končetiny *Ourayie*

ukazují, že byli adaptovaní pro lpění ve větvích a patrně tato adaptace byla silnější než u současných makiovitých, kterým jsou opět podobní. Lebka pozdně eocenního rodu Rooneyia je tak specifická, že ji nelze přirovnat k žádnému ze současných primátů a je považována za možného předka vývojové linie současných nártounů.

#### Microchoeridae

Poslední čeledí, která patří ke skupině Omomyidů je čeleď Microchoeridae. Její zástupci žili v pozdním eocénu v Evropě a patří sem tři rody: drobný Pseudoloris, který má zubní znaky podobné nártounům. Velký Microchoerus, který již má hrbolky na stoličkách, což svědčí o adaptaci k plodožravosti. Dále sem patří středně velký rod Necrolemur, jehož lebka i postkraniální skelet nese znaky podobné nártounům.

Geologicky starší jsou příslušníci rodu Nannopithecus, kteří žili ve středním pleistocénu v Evropě a měl by být spojovacím článkem mezi ranně eocenním druhem Teilhardina a pozdně eocenními microchoeridy. Zubní znaky příslušníků tohoto rodu připomínají anaptomorfidy.

### **Evoluce moderních primátů podřádu anthropoidea Oligocén 37 – 25 mil. let**

V oligocénu se podřád Anthropoidea, který v současné době zahrnuje opice, velké primáty a člověka, teprve formoval. To znamená, že se musím vrátit zpět do eocénu, kde budeme hledat jejich původ.

Ovšem v průběhu oligocénu se od sebe oddělili primáti a opice starého světa a adaptovali se na různé ekologické niky.

#### Původ podřádu anthropoidea

Prvním důkazem existence pořádu anthropoidea byly objevy učiněné v letech 1927 – 1938 v pozdně eocenních vrstvách v Barmě. Další dva nálezy se objevily v roce 1978 v těch samých vrstvách a jsou datovány 40 mil. B.P. (obr. 9-3). Z pozdního eocénu pocházejí také rozrušená lebka s mandibulou a několik zubů, náležející ke dvěma antropoidním rodům. Byly objeveny v egyptském Fayúmu. Nejnovější nálezy z Ománu a Alžírsko ukazují, že původ antropoidních primátů leží v mnohem ranějších dobách.

Obecně můžeme konstatovat, že tito první zástupci podřádu anthropoidea neměli srostlou mandibulární symfýzu. Byli malí asi jako drápkaté opičky. Žili v chladnějším a sušším prostředí než jejich předchůdci. Předpokládáme, že žili současně s čeledí cercamoniidae ze skupiny adapidů. Tito ranní eocenní příslušníci podřádu anthropoidea byli malí, plodo nebo hmyzožraví. Pohybovali se po čtyřech nohou, žili ve stromech. Zdá se, že tito eocenní předkové antropoidů se pravděpodobně vyvinuli v Africe, nezávisle na adapoidno-omomyidno-tarsoidní radiaci známou z nálezů v severních kontinentech. Většina těchto primátů byla objevena na lokalitě El Fayum v Egyptě.

Nová čeleď fosilních antropoidů byla popsána v roce 1994 na základě nálezů v Shanghuanu v provincii Jiansu v Číně. tyto nálezy jsou datovány do středního eocénu a jsou datovány na základě biostratigrafie 45 mil. B.P. Nálezy se skládají z několika částí čelistí. tyto nové nálezy potvrzují, že anthropoidea jsou velice starou skupinou. Ovšem dodnes se neví na kterém kontinentě se vyvinuli.

#### Oligocenní primáti z lokality Fayum

V průběhu Oligocénu se podnebí stále ochlazovalo a vysušovalo. Začaly se střídát roční

období. Ve většině oligocenních vrstev primáti chybí. Předpokládá se, že v severních chladných teritoriích vymřeli.

Ačkoliv nalezišť oligocenních primátů je málo, fayumské naleziště v Egyptě poskytlo velice rozsáhlou kolekci fosilií těchto primátů. V průběhu oligocénu byl fayum porostlý tropickými lesy, které hraničily se středozezemním mořem. Lesy, bažiny a řeky se staly domovem plazů, hmyzožravců, netopýrů, krokodýlů, velkým býložravců, miniaturním slonům, vodnímu ptactvu a především co nás nejvíce zajímá, velkému množství druhů primátů. V průběhu milionů let měnilo středozezemní moře tvar a polohu a dnes se nachází asi o 160 km severněji od Fayumu. Dnes tropické lesy vystřídala poušť obývaná minimálním počtem organismů.

Vrstvy bohaté na fosilie primátů se nacházejí v útvarech ze kterých je složena formace Jebel Quatarani. Tato formace je silná 350 m a je převrstvena bazaltovou vrstvou datovanou potaš argon na 31 mil. let B.P.

Někteří autoři však věří, že spodek této formace je starý alespoň 40 mil. let a některé ranné fosilie mohou potom spadat do pozdního eocénu. (obr. 9-4)

Členy podřádu Anthropeidea můžeme rozdělit na tři infrařády. Infrařád platyrrhini (ploskonosi), který zahrnuje opice nového světa a infrařád catarrhini (úzkonosí), který zahrnuje opice starého světa, nehumánní primáty a člověka. Oba tyto podřády zahrnují fosilní i žijící druhy. Třetím infrařádem je infrařád parapithecoidea nezahrnuje ani jeden recentní taxon. Do něj řadíme ranně oligocenní primáty z pouště Fayum.

Tzv. základní antropoidé – nejstarší primáti

Nejzákladnějším rodem pro interpretaci vývoje podřádu antropoidea je rod *Proteopithecus*, s druhem *Proteopithecus sylviae* z něhož máme kompletní lebku a několik čelistí včetně zubů a pár kostí končetin. Byl objeven ve vrstvě L-41 ve formaci Jebel Quatrani a dále na lokalitě jezera Messel, jejíž vrstvy lze paralelizovat s vrstvami Jebel Quatrani (obě lokality stejná vrstva nálezu – stejně datovaná). Má pořad ještě primitivní zubní vzorec 2.1.3.3, který vidíme dnes jen u ploskonosých opic. Právě zástupce rodu *Proteopithecus* je považován za možného předka opic nového světa. Jinak je to taxon, o kterém je pořad čas od času diskutováno z hlediska interpretace vývoje podřádu antropoidea, a je uvažováno pořad o možnosti, že by mohl být i předkem vedoucím k lidoopům.

Dalšími rody objevenými na lokalitě el Fayúm, které mají ještě tři premoláry jsou rody *Arsinoea*, rod popsán na základě nálezu jediné čelisti a tedy zatím velmi málo probádaný a *Serapia* rod, který je považován za předka příslušníků infrařádu parapithecoidea. Dalším rodem, který neoddiskutovatelně patří mezi parapithecoidní primáty je *Quatrana*, také pocházející z vrstvy L-41, jako např. *Proteopithecus*.

Tito primáti z lokality el Fayúm, kteří mají ještě tři premoláry, jsou patrně důkazem vývoje a mohutné radiace tzv. precatarhinů (pre úzkonosých opic, pre katarhinních antropoidů) v Africe. Další nálezy na jiných lokalitách v Africe např. rodů *Algeripithecus* a *Tabelia*, které jsou datovány od středního eocénu a jsou popsány na základě nálezu izolovaných zubů, jen tuto radiaci a rozvoj těchto primátích taxonů potvrzují.

Parapithecoidea

Další nálezy z tohoto období, již můžeme zařadit do infrařádu parapithecoidea. Do něj řadíme ranně oligocenní primáty z pouště Fayum. Nálezy do něj řazené jsou velmi dobře prostudované a považujeme je za předky opic starého světa přesně podřádu antropoidea. Mají pořad ještě zubní vzorec 2.1.3.3.

Infrařád parapithecoidea zahrnuje velké množství rodů a druhů. Jedná se o malá zvířata. Jeden



z druhů váží asi 300g a je nejmenším známým fosilním druhem primáta ve starém světě.

Parapithecoidea nesou velké množství antropoidních znaků. Byli velcí asi jako veverky. Protože měli relativně malé očníce vzhledem k velikosti mozkovny, předpokládáme, že byli denní živočichové. Jejich dolní čelist měla tvar V. Špičáky ukazují na velký sexuální dimorfismus. Stoličky měly nízké zaoblené hrbolky, charakteristické pro ovocnou potravu. Silná sklovina svědčí o louskání tvrdých oříšků. Jejich zubní vzorec je 2.1.3.3./2.1.3.3. V zásadě se podobá zubnímu vzorci recentních druhů opic starého světa a je považován za zubní vzorec z něhož se vyvinul zubní vzorec primátů. Ovšem má jeden premolár navíc, což nemá ani jeden z recentních druhů primátů. Mají velké čichové oblasti v mozku a mozek celkově relativně malý, čímž se odlišují od současných vyšších primátů.

Jeden rod, který do této skupiny patří, *Apidium* je znám ze stovek fosílií a je jedním z nejběžněji nacházených savců ve Fayúmu (9-5). je datován asi na 30 mil. let. Jeho druh se nazývá *Apidium phimonese*. Jedná se o malého primáta velkého asi jako kotul (*saimiri*), živícího se plody. Základními znaky je srostlá mandibulární symfýza, srostlá futura metopica, velké středoušní kanálky a další znaky ukazující na příbuznost s vyššími primáty. Zuby zástupců rodu *Apidium* jsou velmi podobné rodu *Parapithecus*, protože v chrupu dolní čelisti jim chybí dolní řezáky, což je velice ojedinělý znak mezi primáty. Na postkranilální skeletu je nápadné spojení tibie a fibuly vazem, což připomíná adaptaci k lpění ve větvích, ale na druhé straně se nejedná o znak, který se vyvinul z nártounů. Tarzální kůstky se nártounům nepodobají vůbec, naopak jsou krátké, podobné vyšším primátům.

Podstatně mladším rodem který je považován za příbuzný rodu *Apidium* je rod *Oreopithecus*, s druhem *Oreopithecus bambolii*, který žil asi před 10 – 12 mil. lety na území dnešní Itálie. Ovšem někteří vědci jejich podobné znaky vysvětlují konvergencí, nikoliv vztahem předka a potomka. O *Oreopithecovi* budeme hovořit později.

Jak se tedy dívat na rané oligocenní primáty? Většina interpretací jejich vývoje je řadí jako sesterskou skupinu, která předcházela objevení společného předka ploskonosých i úzkonosých opic. Celá situace ale není jednoznačná, předpokládá se, že v těchto ještě velmi primitivních skupinách existuje hodně paralelních znaků, které lze jen velmi těžko odlišit od znaků apomorfních a to vnáší chyby do taxonomie.

#### Čeď Propliopithecidae

Zbytek fayumských primátů, kteří jsou mladší a předpokládá se, že se objevili až po oddělení opic starého a nového světa, náleží do infrařádu catarrhini (úzkonosí). Čeď Propliopithecidae zahrnuje skupinu vymřelých druhů, které žily v Africe a Evropě od ranného eocénu do pozdního miocénu. Tyto druhy a snad některé další, ještě neobjevené daly asi vzniknout opicím starého světa a hominoidům.

Propliopithecidae mají stejný zubní vzorec jako cercopithecoidae a hominidae (2-1-2-3). Jejich základní stavební plán se podobá primátům starého světa. I když některé dentální znaky ukazují na podobnost s chrupem pozdějších opic, na druhé straně je jejich chrup mnohem primitivnější než u ostatních druhů opic starého světa. Je charakterizován relativně širokými dolními řezáky, špičáky, které vykazují sexuální dimorfismus, a sektoriálními premoláry. Tito primáti mají ještě velmi primitivní morfologii, na což ukazuje otevřená mandibulární symfýza.

Předpokládá se, že se živili ovocem a byli aktivní ve dne.

Jejich vznik je opět předmětem spekulací. Někteří autoři se domnívají, že se vyvinuli

z některého z druhů pozdně eocenních primátů, tzv. základních antropoidů. Jiná teorie říká, že skutečný předek úzkonosých primátů musel mít srostlou mandibulární symfýzu. To znamená, že opět se dostáváme na pole diskuse.

Do této čeledi patří poměrně hodně rodů, které nesou znaky od primitivních až po vysoce odvozené. Rody v pořadí od nejprimitivnějších k odvozeným: *Catopithecus*, *Oligopithecus*, *Moeripithecus*, *Propithecus*, *Aegyptopithecus*.

První tři rody byly nalezeny v pobřežních usazeninách Ommánu datovaných na rozhraní eocénu a oligocénu (*Catopithecus*, *Oligopithecus*, *Moeripithecus*).

Z *Catopithecus* máme několik lebek i kosti postkraniálního skeletu. Byl to malý, primát připomínající velikostí recentní kosmany. Na prvním dolním moláru je patrný paraconid a na horních molárech se nacházejí zatím drobné hypocony. Stoličky mají poloopičí vzhled. Je zajímavé, že před tím, než se našla lebka a byly k dispozici jen izolované zuby, mnoho badatelů si kladlo otázku zda *Catopithecus* a jeho příbuzný *Oligopithecus* byli poloopice nebo vyšší primáti. Premoláry *Catopithecus* jsou velké. Naopak řezáky jsou malé a lopatovité. Jak u špičáků tak ve velikosti těla pozorujeme sexuální dimorfismus. Právě zástupci rodu *Catopithecus* jsou velmi dobře prostudováni.

Další dva (*Propithecus*, *Aegyptopithecus*) jsou datovány do raného oligocénu a jsou považovány za předky catarrhiních opic. Pocházejí z pouště fayúm.

Do rodu *Propithecus* jsou řazeny tři druhy: *Propithecus haeckeli*, *P. chirobates* a *P. markafi*.

První nález fosílie z rodu *Propithecus* pochází z roku 1907. Není datován, protože není známa jeho stratigrafická poloha.

Za nejstaršího zástupce tohoto rodu je považován *P. haeckeli*, který nese žádné odvozené znaky. Byl popsán na základě jednoho nálezu. Dalším druhem *P. chirobates*, který je lépe prostudovaný, protože v letech 1977 a 1979 byly ve fayumské poušti objeveny jeho nové nálezy. Byl objeven ve vrstvách datovaných na 27 – 28 mil. let a je pravděpodobně mladší než předcházející druh *P. haeckeli*. Proto není s podivem, že má více odvozených znaků. Starší teorie předpokládaly příbuznost *Propithecus* s gibbony, ale nové, mnohem lépe zachované nálezy ukázaly, že to není pravděpodobné.

Nejznámějším zástupcem *Propithecus* je rod *Aegyptopithecus*. Zástupce je *Aegyptopithecus zeuxis*. Je datován asi na 28 mil. let. První fosilní nález byl učiněn již v roce 1906, jsme dnes rádi, že máme několik lebek a pár kostí postkraniálního skeletu (obr. 9-6). Nejkompletnějším nálezem dosud je lebka z roku 1966, která je téměř kompletní. Samci rodu *Aegyptopithecus* vážili asi okolo 6 kg a byli největší z fayumských primátů.

*Aegyptopithecus* svými znaky představuje přechodnou formu, mezi fosilními druhy (eocenních poloopic a miocenních primátů). Nejprimitivnější znaky nese jeho lebka. Připomíná znaky prosimií (poloopic), opic i primátů. Jeho dlouhý čenich a relativně malý mozek (30 – 40 cm<sup>3</sup>) nám připomínají adapidy. Velikostí se nachází někde mezi poloopicemi a primáty. Velikost očních ukazuje, že byli denní živočichové a rozšíření zrakových oblastí v mozku a úbytek oblastí čichových jsou důkazem toho, že zrak pro ně byl důležitější než čich (to všechno lze vypořádat z výlitků mozku). Jejich zuby ukazují na příslušnost k hominidní vývojové linii především zubní vzorec 2 – 1 – 2 – 3). Zubní znaky a čelisti se podobají znakům miocenních a pliocenních hominidů. Mají srostlou mandibulu. Oklusální plocha stoliček je podobná jako u úzkonosých opic. V posledních několika letech došlo k přehodnocení názorů na vývoj zubů opic starého světa. Dříve se předpokládalo, že způsob uspořádání hrbolků

stoliček u opic starého světa je starý a primitivní a vzorec hominidů je více odvozený. Po reexaminaci některých fosilních nálezů bylo zjištěno, že je tomu právě naopak, že starší a primitivnější je vzorec uspořádání hrbolků primátů a opičí je odvozený.

Analýza dochovaných kostí postkraniačního skeletu ukázala, že *Aegyptopithecus* se pohyboval po čtyřech po stromech (obr. 9-7). Proporce končetin odpovídají proporcím vřešťana. Ačkoliv *Aegyptopithecus* měl ocas, tento nebyl chápavý. Měl velice silně vyvinuté svalstvo. Byli adaptováni k plodožravosti.

Více nálezů fosilií *Aegyptopitheců* umožnilo analýzu variability uvnitř druhu (*Aegyptopithecus zeuxis*). Variabilita velikosti těla a špičáků ukazuje na sexuální dimorfismus. Recentní primáti, kteří žijí v malých sociálních společenstvech, která zahrnují rodičovský pár a potomky nemají téměř žádný sexuální dimorfismus. Naproti tomu ve velkých komunitách je sexuální dimorfismus velice silně vyvinutý. Fakt, že *Aegyptopithecus* má vyhraněný sexuální dimorfismus vede k předpokladu, že žil ve složitých sociálních strukturách, které se skládaly z mnoha dospělých a mláďat.

Nejmłodším oligocenním rodem je rod *Kamoyapithecus*, který byl objeven v severní Keni. Tento rod je popsán především na základě zubů. Bohužel nálezy jsou špatně zachovány a mají silný oklusální obrus. Především oklusální plocha stoliček připomíná zuby miocenních primátů, kdežto velikost a tvar je podobný oligocenním primátům, zejména *Propliopithecovi* a *Aegyptopithecovi*.

## Evoluce primátů

Miocenní primáti 25 – 5 mil. let

Pokud nazveme eocén věkem poloopic, oligocén věkem ranných primátů, miocén je věkem hominoidů, tedy vyšších primátů.

V kontrastu k fosilním úzkonosým opicím, kteří se odštěpili od společného předka v ranném miocénu, nadčeleď Hominoidea, zahrnující dnes opice a lidi, je v miocenních fosilních vrstvách silně zastoupena množstvím druhů i fosilií. Miocenní fosilie známe již asi jedno století. Poprvé byl miocenní druh popsán v roce 1856 ve Francii, to znamená tři roky před publikací Darwinovy teorie.

Doposud bylo nalezeno několik tisíc fosilií hominoidů, především zuby a čelisti. Dostaly mnoho různých vědeckých jmen, což mělo za výsledek nepřesnou naprosto chaotickou taxonomii, která zahrnovala více než 20 rodů a 100 druhů a naprosto neodpovídala skutečným příbuzenským vztahům jak mezi nimi navzájem, tak předkům i potomkům. V 60 letech byly revidovány všechny dosud známé fosilní nálezy a E.L. Simonsem a Davidem Pilbeamem a většina miocenních primátů byla rozdělena do dvou velkých skupin – skupiny podobných šimpanzům a skupiny podobných lidem. S novými nálezy se v pozdějších letech ukázalo, že toto zjednodušení bylo přece jen moc rozsáhlé.

Jak definovat hominoida?

Většina fosilních taxonů řazených do nadčeledi hominoidea nesou znaky společné s recentními zástupci tohoto taxonu. Recentní zástupci čeledi hominidae a hylobatidae ale také nesou znaky, které se liší od těch fosilních druhů např. od prokonzula. Jedná se tedy o autapomorfnní znaky. Proto se dnes upřednostňuje dělení na dvě větve, větev vedoucí k úzkonosým opicím a větev vedoucí k lidoopům. A proto jsou dohromady spojováni prokonsulidi (praprimáti s podobnými znaky vedoucími k hominidům) a hominoidi a užívá se pro ně také termín prokonsuloid, aby bylo odlišeno že catarrhini a hominoidi jsou sesterské ne následnické taxony. Většina znaků, která k tomuto rozdělení vedla je dentálních, protože jak

je známo, k dispozici máme především dentální nálezy.

Prostředí v němž se vyvinuli

Před začátkem středního miocénu byla Afrika od Evropy a Asie izolována mořem. Fossilní nálezy jednoznačně ukazují, že v ranném miocénu se zvířata v Africe vyvíjela odlišně než v Evropě a Asii.

Ve středním miocénu se dostala do kontaktu afro-arabská tektonická deska s asijskou deskou a mezi oběma kontinenty se vytvořil pozemní most. Na základě fossilních nálezů lze rekonstruovat migraci asijských druhů do Afriky a afrických druhů včetně hominoidů do Asie. To bylo asi před 16 – 14 mil. let. (obr. 9-8). Síly, které spojily tyto dvě tektonické desky společně se sopečnou činností a zemětřeseními vyvolaly horotvornou činnost a vyvolaly vznik pohoří. Nová pohoří měla vliv na podnebí. Na jejich straně odvrácené od moře ležela země v dešťovém stínu a dostávala tudíž málo vláhy. Navíc se v průběhu miocénu postupně ochlazovalo podnebí.

Výsledkem těchto geologických a klimatických změn bylo, že se rozšířily ledovce a to především v Antarktidě a na Islandu. V Africe, Asii a Evropě se v nížinných oblastech, které byly doposud pokryty tropickými lesy, vytvořilo množství různorodých prostředí. Tropické lesy ustoupily a byly nahrazeny mnohem řidším stromovým porostem a lesnatými savanami (porostlými travou a sem tam stromy), pravými savanami a semiaridními oblastmi. (obr. 9 – 9).

Mnoho zvířat, která byla adaptována na život na stromech přežila, ale soutěž o přežití se přiosťřila. Jiné populace se začaly přizpůsobovat novému prostředí. V tomto prostředí začala adaptivní radiace hominoidů.

Předpokládá se, že tyto ranné formy se vyvinuly z oligocenních primátů jako jsou fayumští, ale přesné vztahy k nim ještě dobře neznáme. Kosterní pozůstatky příslušníků těchto taxonů pocházejí z Afriky, Evropy a Asie. Předpokládáme však, že se vyvinuli v Africe a výchozího předka hledáme mezi zástupci čeledi pliopithecidae. Tito živočichové žili v eurasii a už mají stejný zubní vzorec jako recentní lidoopi. Bohužel se zatím nenašli v Africe.

Nejstarším známým nálezem hominoida je Kamoyapithecus část horní čelisti z Losodoku v Keni, která byla datována metodou Argon draslík do oligocénu asi 34 – 27 mil. let B.P. Kromě tohoto nálezu nejstarší nálezy raných hominoidů pocházejí z fossilních vrstev ve východní Africe, které jsou datovány na 22 – 14 mil. let B.P. Jeho dentální znaky se ovšem od pliopithecidů liší.

Taxonomie miocenních fossilních hominoidů je velmi sporná a překrývá se. Nejlepší bude rozdělit je na tři hlavní skupiny. Nejedná se o taxonomické kategorie; ve skutečnosti druhy do nich zařazené náleží do různých čeledí.

První skupinou miocenních primátů jsou dryomorfové, kteří žili od ranného do středního miocénu ve východní Africe a Eurasii. Druhou skupinu tvoří ramamorfové ze středního miocénu z východní Afriky a Eurasie. Poslední skupinou jsou pliomorfové. Tato skupina nese mnoho primitivních znaků. Její zástupci žili v ranném a středním miocénu v Eurasii.

V průběhu pozdního miocénu se většina hominoidů z fossilních vrstev vytratila. V tomto období dominovaly úzkonosé opice. Jediný ramamorf, z rodu Giganthropithecus přežil do pleistocénu a to v Číně, kde byl současníkem rodu Homo.

Dnes se opět kloníme k dalšímu rozdělení na nadčeď prokonsuloidea a hominoidea a potom ranné hominidy.

### Prokonzuloidea (dříve Dryomorfové)

První fosílie primáta, byla nalezena ve Francii v roce 1856. Patřila do evolučně velmi úspěšné skupiny Afrických a Euroasijských primátů známých jako dryomorfové. Východoafričtí dryomorfové žili před 22 – 14 mil. let B.P., zatímco evropské formy se vyskytovaly mezi 13 – 9 mil. let B.P. Fosílie dryomorfů jsou také známy z Číny.

Primatologové předpokládají, že východoafričtí dryomorfové, kteří jsou starší, nesou primitivnější znaky než jejich mladší potomci, kteří již mají znaky odvozenější. Proto řadí starší formy z východní Afriky do rodu *Proconsul* a mladší formy, které se vyskytovaly zejména v Evropě do rodu *Dryopithecus*. Dnes je pohled na tyto skupiny takový, že za nejprimitivnější hominoidy považujeme právě prokonsulidy, kdežto dryopitéky nikoli.

Jedná se o druhy *Proconsul heseloni* 1993, *P. nyanzae* 1950 (oba druhy objeveny na ostrově Rushinga v Keni), *Proconsul africanus* 1933 z lokality Koru a *P. major* 1950 z lokality Songhor. Zbytky lebek ukazují mnoho primitivních znaků, charakteristických pro primáty starého světa. Jsou to úzká dolní čelist s robustním jařmovým obloukem. Dentální znaky ukazují jasně hominoidní zubní vzorec. Zuby jsou charakterizovány typickým dryopitéčím vzorem Y5 (obr. 9-8). Což je postavení hrbolků dolních stoliček které dědíme dodnes. Zubní znaky zahrnují vertikálně postavené řezáky a špičáky, které s nepřekrývají, a sektoriální (řezací) dolní první premoláry a tenkou sklovinu na stoličkách. Šířka čelisti mezi špičáky je menší než u recentních druhů primátů a má za efekt mnohem užší v více do V zahrocenou dolní čelist (obr. 9 – 10). To je v protikladu s zubním obloukem tvaru U u moderního šimpanze a gorily. Lebka druhu *Proconsul africanus* (obr. 9-11) má prognátní obličejovou část a nemá nadočnicové oblouky. Je mnohem gracilněji stavěná než recentní primáti. Právě velikost špičáků a tvar prvního dolního premoláru jsou diagnostické znaky používané pro oddělení hominidů od pongidů. Lebek se našlo jen malé množství. jednu velice dobře zachovalou lebku objevila Mary Leaky na ostrově ve Viktoriině jezeře v Keni. Na této lebce nejsou patrně žádné znaky, které nacházíme u moderních pongidů (velké čelisti, a obličej). Z postkranálního skeletu prokonsula toho nebylo mnoho nalezeno, jedná se o fragmenty, ne o ucelené části kostry. Několik kostí postkranálního skeletu bylo nalezeno v Keni na ostrově Rushinga, kde se našlo několik kostí končetin, fragmenty lebky a čelistí, několik obratlů a žeber. Předpokládá se, že byli velice variabilní od velikosti středně velké opice až po velikost dospělého šimpanze. Výjimkou je nález juvenilního jedince druhu *Proconsul africanus*, který za živa vážil asi 15 – 20 kg. Jeho zadní končetiny jsou delší než přední, což je typický znak pro opice. Ne pro primáty (obr. 9-12). Tento živočich žil na stromech, pohyboval se po čtyřech a neměl vyvinuté vzorce chování typické pro recentní primáty. Nález posledního křížového obratle v roce 1984 ukazuje, že prokonzulové stejně jako recentní primáti neměli ocas.

Ze všech druhů prokonzulů považujeme za nejdůležitější znaky prokonzulů sensu stricto, což je *P. heseloni* a *P. nyanzae*, na jejichž podkladě je rod *Proconsul* definován. Proto se pro ně razí nová taxonomie a oba druhy by měli být překlasifikovány do druhu *P. africanus*, kdežto ostatní druhy by měly být řazeny do zcela nového rodu *Ugandapithecus*.

Další rody řazené mezi Prokonsulidy jsou *Micropithecus*, *Samburupithecus*. Ostatní podobně datované rody *Rangwapithecus*, *Nyanzapithecus* a *Makobopithecus* jsou velice málo prozkoumány, mají primitivnější znaky než prokonzulové a zatím není zcela jasné jejich postavení v taxonomii nadčeledi hominoidea.

### *Micropithecus*

*Micropithecus* jedná se o malého úzkonosého primáta s širokými řezáky a dlouhou řadou

zadních zubů s nízkými oblými hrbolky. Pozorujeme u nich sexuální dimorfismus ve velikosti těla. Mohli vážit asi 34,5 kg. Podle některých autorů by zástupci tohoto rodu měli být více příbuzní skupině hominoideů než prokonsulidů, ale zubní morfologie je řadí k prokonsulidům.

#### Samburupithecus

Další prokonsuloid. Je popsán na základě jediného fragmentu dolní čelisti datovaného do pozdního miocénu z lokality Samburu v Keni (1997). Jeho objevitelé jej řadí do kladu vedoucím k člověku. Jako společného předka člověka a lidoopů. Tento rod však nese velké množství znaků spíše ukazujících na prokonsuloidea, např. nízké processus zygomatici, silnou sklovinu s velmi členitým reliéfem korunky. Jinými autory se spíše považován za pozdního prokonzuloida. Velikost zubů ukazuje, že byl velký asi jako gorila a proto se kloní spíše k jeho zařazení k prokonzulidům.

#### Ranní hominoidé

Do této nadčeledi jsou řazeny taxony pocházející především z Afriky. Hlavními zástupci jsou Afropithecus a Morotopithecus, ale je jich mnohem více, pocházejí také z eurasiie.

#### Afričtí hominoidé

##### Afropithecus

Afropithecus byl objeven Leakeyovými v roce 1986 a jeho kosterní pozůstatky nacházíme na více lokalitách v severní Keni. Je datovaný na datované na 17- 17,5 milionů let. Má velmi silnou zubní sklovinu, ovšem morfologie lebky připomíná Aegyptopithecus. Proto u něj můžeme pozorovat mozaiku primitivních znaků. Má robustní a prognátní maxillu, horizontálně postavené řezáky, velké špičáky s nízkou korunkou, velké premoláry a velmi silný žvýkací aparát. Velikostí se blíží prokonzulovi nyanzae, rovněž postkraniální morfologie je podobná prokonzulům. Někteří autoři dokonce tvrdí, že jejich kosti postkraniálního skeletu nelze od sebe morfologicky odlišit. To znamená, že postkraniální skelet je podobný prokonzulům, ale lebeční znaky jsou zcela odlišné.

Další rod, který je velmi podobný prokonzulům a také afropitékům je rod Heliopithecus, současník Afropitéka, který je popsán pouze na základě fragmentu maxilly a několika zubů (1987). Oba nesou znaky které můžeme pozorovat u pozdějších taxonů objevených v Eurasii. Předpokládáme, že oba rody jsou si velmi blízce příbuzné a že jsou příbuznější těm euroasijským hominoidům než prokonzulidům.

##### Morotopithecus

Byl objeven v roce 1963 a 1997 v Ugandě a je datován na 21 – 17 mil. let. K dispozici je lebka a část horní čelisti. Po dlouhou dobu se předpokládá, že kosterní pozůstatky patří prokonzulovi major, ale porovnáním obou vzorků se ukázaly odlišnosti. Morotopithecus byl asi stejně velký jako prokonzul major, tedy větší než Afropithecus a prokonzul sensu stricto. Má široké patro, velké přední zuby, zvláště špičáky a velmi široký nosní otvor. Největší odlišnosti jsou však na postkraniálním skeletu, který se zdá velmi moderní a podobný hominoidům. Nejnovější nálezy umožnily popsat ramenní kloub, kyčelní kloub a páteř. Ukazuje se plochá cavitas glenoidalis, která umožňuje velký rozsah pohybu horních končetin, než končetin dolních. Dále processus transversi jsou podobné jako u hominoidů, především ony jsou nejbližším hominoidním znakem Morotopitéka.

#### Euroasijské hominoidé

Heliopithecus a Afropithecus měli velmi robustnější čelisti a zuby než prokonzulidé žijící v ranném miocénu. Právě tyto znaky jsou považovány za základní adaptace, které umožnili

těmto primátům rozšíření do eurasie a to asi před 17 mil. let.

V té době byla snížena hladina světových moří a mnoho suchozemských živočichů migrovala mezi Afrikou a Eurasií. Koncem raného miocénu se posunuly jižní kontinenty směrem na sever a spolu s dalšími geologickými procesy (alpínské a himálajské vrásnění, na pólech vznikly ledovce a v Asii monzunové větry) vznikly nové cesty, které umožňovaly migrace nebo naopak vznikly bariéry, které migaci jinde zamezily. Tyto horotvorné procesy způsobily kolísání hladiny světových moří a právě v miocénu byla hladina pokleslá a umožňovala migrace. Asi před 17 mil. let. Se tedy mohli primáti (*Afropithecus* a *Heliopithecus*) rozšířit z Afriky do Eurasie.

Nejstarší nálezy zubů z eurasie máme datovány do raného miocénu asi 16,5 mil. let. Za nejstaršího euroasijského hominoida považujeme cf. *Griphopithecus*, popsáno na základě nálezu zubů v Německu (1902) (Engelsweis), další skelety byly objeveny v Turecku (Candir a Pasalar), asi stejného data. Mladší nálezy máme z Děvínské Nové Vsi na Slovensku datované na 14-15 mil. let., velké množství skeletů. Německý nález má moderní morfologii – silnou sklovinu a tenší vrstvu dentinu. Turecké nálezy jsou bohatší asi 1000 kostí a jedná se o druh *Griphopithecus alpani*. Má robustní mandibulu, široké ploché stoličky se silnou vrstvou skloviny. Velikost zubů ještě ukazuje staré znaky (M1 je menší než M2). Studium mikroabraze zubů odhalilo potravní adaptaci k požívání tvrdého ovoce (tvrdá slupka). Dva nálezy postkraniálního skeletu – dialýza humeru a ulny z lokality Klein Hadersdorf v Rakousku ukazují morfologii podobnou prokonzulům a z toho se zdá, že *Griphopithecus* byl velký čtvernožec specializovaný k pohybu ve větvích, velikost těla a další adaptace měl shodné s prokonzulem *nyanzae*.

Východoafričtí hominoidé se silnou zubní sklovinou, datování do středního miocénu. Krátce po objevení se *Griphopithecus* v západní eurasii, byly migrace mezi Afrikou a eurasií přerušeny zvýšením hladiny světových moří asi před 15 mil. let. V této době se v Africe, především podle nálezů z Keni, objevili hominoidé podobní v dentálních znacích *Griphopithecovi*. Jedním z nich je *Equatorius* (1999), datovaný asi na 15 mil. let a objeven na lokalitě Tugen Hilus nebo Maboko v Keni. Tyto nálezy byly původně řazeny do rodu *Kenyapithecus*. *Equatorius* je velmi podobný *Griphopithecovi*, ale liší se od něj morfologií řezáků, které měly menší korunky. Kromě zubů a lebek máme k dispozici také postkraniální skelet, včetně končetin a páteře. Stejně jako *Griphopithecus* je také *Equatorius* v postkraniální morfologii podobný *Prokonzulovi nyanzae*.

Dalším rodem je *Nachoalpithecus* (1998) byl objeven v Samburské pánvi v Keni a máme od něj téměř všechny části skeletu. Za nejzásadnější znak, který ho řadí do hominidní linie je délka *processus palatinu*. Ostatní znaky jsou však mnohem primitivnější a nepodobné větví vedoucí k člověku. Postkraniální skelet je v celku podobný ostatním hominoidům ze středního miocénu, ale liší se od ostatních tím, že má zvětšenou horní končetinu. Jinak se jedná o stromového kvadrupeda jako u ostatních rodů. Zvětšené horní končetiny ukazují na adaptaci k zavěšování a vyřezují ho z linie vedoucí k člověku.

*Kenyapithecus* (1962). Právě příslušníci tohoto rodu jsou považováni za nejprogresivnějšího středně pleistocenního hominoida, mnozí autoři dokonce za nejranějšího hominida. Máme však poměrně málo nálezů z lokality Fort Ternan v Keni, i když další kosterní pozůstatky se údajně našly v Turecku. Stejně jako všichni miocenní hominoidi má *Kenyapithecus* ploché velké stoličky se silnou sklovinou a na maxille má dlouhou os *zygomaticum*, což je považováno za synapomorfní znak v linii hominidů. Názory na tento taxon se různí, někteří badatelé tvrdí, že *Kenyapithecus* a *Equatorius* jsou samostatné druhy a že jde o příslušníky jednoho rodu a že *Kenyapithecus* se vyvinul z *Equatoria* (považováno za pravděpodobnější). Zástupce rodu *Kenyapithecus* byl objeven také na turecké lokalitě Pasalar datované na 16 mil. let. Pokud by to byla skutečně pravda, posunula by se datace počátku čeledi hominidae na 16

mil. let.

Posledním zásadním středně miocénním hominoidem je Otavipithecus objevený pouze v jižní Africe a datovaný na 13 mil. let, na lokalitě Berg Aukas v Namibii (1992). Z jeho kostry máme horní čelist, kus kosti čelní a pár kostí postkraniálního skeletu. Jeho nálezci tvrdí, že se jedná o příslušníka hominidní linie. Jiní autoři ale jeho znaky přirovnávají ke znakům prokonzulidů (menší M1 než M2, dlouhá M3, rovnoběžné zubní řady, úzká přední část dolní čelisti atd.). Podle dalších je podobný Afropitékovi a proto je správně zařazený v hominoidní linii.

### **Ranní hominidé**

Ranní hominidé byli dříve řazeni do skupiny ramamorfů. Dnes je tato skupina dělena na dvě vývojové větve, které patří do samostatných podčeledí: na fosilní ponginy a fosilní homininy.

Pozůstatky příslušníků této skupiny jsou nacházeny v Evropě a Asii, ačkoliv několik fosílií bylo objeveno také ve východní Africe. Největší naleziště se nacházejí v Řecku, Maďarsku, Turecku, Pakistánu, Indii a Číně. Od prvních nálezů bylo zatím popsáno mnoho různých rodů a druhů.

### **Podčeleď ponginae**

#### **Rod Sivapithecus**

Nejstarším zástupcem patřícím do této skupiny je rod Sivapithecus. V posledních letech bylo objeveno v Eurasii velké množství fosilních pozůstatků této skupiny. Např. v Číně v lokalitě Lufeng bylo objeveno 1000 zubů a 5 částečně zachovalých lebek datovaných asi na 8 mil. let. Dalších 50 jedinců bylo nalezeno na Potwarské plošině datované asi 7 - 13,5 mil. let v pohoří Siwalik v Pakistánu plus několik jedinců nalezených na indické straně pohoří Siwalik. Pakistánská kolekce je nejkompletnější, zahrnuje asi 15 dolních čelistí, z toho několik intaktních, mnoho kostí postkraniálního skeletu a několik poškozených lebek, se zachovalou obličejovou částí. Další naleziště, i když ne tak bohatá jako čínská a pakistánská poskytla další nálezy např. 20 jedinců ze tří lokalit v Turecku (12 - 13 mil. let B.P.), další z Maďarska z pohoří Rudabánya (okolo 11 mil. let B.P.) a ze severního Řecka z okolí Soluně, kde bylo objeveno 12 - 13 jedinců, datovaných 10 - 12 mil. let.

Sivapitékové mají silnou zubní sklovinu stoliček a relativně velkou M1. Což je z evolučního hlediska jeden z nejdůležitějších znaků. Z recentních druhů se silná sklovina vyskytuje jen u lidí. Gorily a Šimpanzi mají sklovinu tenkou, orangutani středně silnou. Široký nosní otvor. Další charakteristické znaky ramamorfů můžeme vidět v obličejové části lebky. Jejich obličej je konkávně prohnutý s prognátními řezáky jako tomu je u recentních orangutanů. Tento znak můžeme pokládat za odvozený, vedoucí k vývojové linii orangutanů nebo lidí. Hrbolky premolárů a molárů jsou nízké u molárů mohou být zcela ploché. Stoličky jsou ve srovnání s hominidními velké. Špičky jsou relativně malé a sexuálně dimorfní (pravděpodobně jako u recentních goril nebo orangutanů) a střední řezáky jsou široké. První dolní premolár má velice variabilní tvar, většinou má morfologii jaká se vyskytuje u úzkonosých opic (to znamená je sektoriální). Někdy se přídatný hrbol zvětšuje jako předzvěst tohoto odvozeného znaku u hominidů nebo to může být paralelismus mezi naší a ramamorfní linií.

Postkraniální skelet je u nich také dobře prostudován. Jsou na něm pozorovány směsi adaptace ke kotníkochůzi a zavěšování. Předpokládá se, že u nich převládala adaptace k životu ve stromech. To vede k domněnce, že Sivapithecus je nejprimitivnějším hominoidem. Předpokládá se, že se vyvinul paralelně s ostatními pozdně miocénními hominidy jako jsou rody Oreopithecus, Dryopithecus, Ouranopithecus a Lufengapithecus a Gigantopithecus.



Zubní znaky svědčí o tom, že se živil drobnými objekty, s adaptací spíše na tvrdou potravu jako je tráva a semena, to znamená na sušší a nechráněná stanoviště. Podobné zubní znaky mají živočichové, kteří jsou také specializovaní na určitý druh potravy a prostředí. Jsou to např. paviáni dželada nebo medvídci panda. Tento názor ovšem nesdílí všichni antropologové. Někteří tvrdí, že zuby sivapitéků byly adaptovány požívání ovoce a tvrdých slupek. Další předpokládají, že je možné, že se jedná o přizpůsobení se, které nemá v recentních druzích analogii.

Do tohoto rodu řadíme celkem tři druhy *Sivaopithecus sivalensis* (1879), datovaný mezi 9.5 – 8,5 mil. let., který nese velmi silnou afinitu k recentním pongidům i když např. je menší než současný šimpanz. Nemá znaky shodné, ale velice podobné.

*Sivapithecus indicus* (1910) je nejstarším druhem nálezy jsou datovány na 12,5-10,5 mil. let. Je nejmenším druhem ze všech sivapitéků (především se tak soudí podle velikosti zubů a čelistí). Posledním druhem je *Sivapithecus parvanda* (1988), který je naopak největší a datovaný na 10 mil. let. Podle dentálních znaků dosahoval velikosti recentní gorilí samice.

#### Fylogeneze a paleobiologie

Ukazuje se u sivapitéků na úzkou genetickou vazbu na rod *Pongo*. Také mikroabraze chrupu ukazuje na podobný typ stravy jako u šimpanzů. Liší se v typi stravy od goril a také od orangutanů, od kterých se také liší v adaptacích postkraniálního skeletu. Dříve se předpokládalo, že by měl být spíše podobný orangutanům, ale od toho se v poslední době ustupuje.

Podle biochemických analýz, které zkoumaly příbuznost orangutanů, afrických primátů a lidí a dokázaly, že první se od společného předka oddělili orangutani, a potom ve stejném okamžiku lidé a šimpanzi s gorilami (tvoří jednu skupinu). Asijské fosílie nesou biochemické znaky podobné orangutanům.

#### **Ankarapithecus**

Paralelně s nálezy kosterních pozůstatků z Asie řazených do rodu *Sivapithecus*, Byly objeveny kosterní pozůstatky v Turecku, v Anadolii, které byly dříve, v 80. letech 20. stol. řazeny do rodu *Sivapithecus*, ale dnes jsou překlasiřikovány do samostatného rodu *Ankarapithecus*, tak jak je zařadili jejich objevitelé v 60. letech. Druh *Ankarapithecus meteni* je popsán na základě nálezů fragmentů patra a dolní čelisti a to jak od samce tak samice a u samice je k dispozici poškozená lebka. Nová reexaminace kosterních pozůstatků z roku 2003 ukazuje, na homininní původ. A předpokládáme, že *Ankarapithecus* pochází ze stejného předka jako *Ponginae* a *Homininae*. Z rodu *Sivapithecus* byl vyřazen především proto, že znaky v okolí očních se liší a nese směs *Pongin* a *Hominin* znaků. Podle lebečních znaků se *Ankarapithecus* podobá *Sivapitékovi* a zástupcům rodu *Pongo*, ale nese také ještě hodně primitivní znaky, které ho staví na začátek vývojové větve *Ponginů*. Např. má mnohem silnější žvýkáčský aparát. Postkraniální skelet je velmi málo prostudovaný, předpokládá se adaptace ke stromovému životu a některé náznaky kotníkochovecké adaptace.

#### **Gigantopithecus**

Velmi zvláštním rodem mezi *Ramamorfy* je rod nazvaný *Gigantopithecus*. tento rod vyžaduje speciální pozornost. Jeho jméno vyjadřuje jeho vzhled – velká opice. Je to pravděpodobně největší primát, jaký kdy žil. Ačkoli panují rozpory v odhadu jeho skutečné velikosti, musel být aspoň 2,75 m vysoký a vážit minimálně 272 kg. Některé nálezy z Potwarské plošiny však jsou podstatně menší a na jejich podkladě byla velikost tohoto primáta odhadnuta asi na velikost dnešní gorily. (Pilbeam 1979).

V tradiční čínské medicíně jsou jeho zuby známé pod názvem dračí zuby a jsou používány jako přísada do různých lektvarů. V roce 1935 našel Ralph von Koenigswald zuby gigantopitěka v čínské lékárně v Hong-Kongu. Na sklonku 50. let a na začátku let 60. byly objeveny v jeskyních v provincii Kwangsi v jižní Číně tři mandibuly a přes tisíc zubů. Tyto nálezy patří do druhu *Gigantopithecus blacki*, který žil v Číně a Vietnamu v průběhu pleistocénu. *Gigantopithecus* tudíž žil souběžně s rodem *Homo*. Starší druhy gigantopitěka z pozdního miocénu, který žil v Indii a Pakistánu, patří do druhu *Gigantopithecus giganteus* (Pilgrim 1915). Nejstarším nálezem je indický nález, datovaný 5 - 9 mil. let, zatímco čínské nálezy jsou podstatně mladší datované 1 mil. - 500 000 let.

Zubní znaky gigantopitěka zahrnují relativně malé vertikálně postavené řezáky, redukované špičáky, které byly obroušeny do plocha asi žvýkáním tuhých rostlin. Neměl diastemu. Měl velké a ploché premoláry a moláry. Všechny tyto znaky se u gorily nevyskytují. V oblasti stoliček měl tělo mandibuly obzvláště silné.

Mladší nálezy z Číny ukazují, že zde žil v lesnatém prostředí, kdežto starší nálezy pocházející z Indie ukazují na více otevřenou krajinu. Co svými obrovskými čelistmi žvýkal je dodnes záhadou, s největší pravděpodobností byl býložravcem. Má mnoho společných zubních znaků s pandou. Pravděpodobně nepatřil do vývojové linie hominidů a proto přežil až do středního pleistocénu v Číně. K oddělení hominidů od společného předka došlo mnohem dříve. Ve středním pleistocénu se objevuje již plně rozvinutý rod *Homo* se svými odvozenými znaky. Je proto jednoznačné, že *Gigantopithecus* se musel vyvinout z jiných hominoidů někdy ve středním nebo pozdním miocénu a pravděpodobně vyhynul ve středním pleistocénu.

Někteří badatelé razí myšlenku, že druh *G. giganteus* nemá nic společného s *G. blacki* a proto by měl být přeřazen do samostatného rodu *Indopithecus*.

### **Lufengapithecus**

Je znám z mnoha tisíců fosilních nálezů, především z zubů a čelistí z provincie Yunnan v jižní Číně. Předpokládá se, že *Lufengapithecus* (1978) patří do vývojové větve ponginů. Zajímavé je, že se nálezy z různých lokalit liší ve velikosti těla. Zástupci tohoto rodu nesou obecné kraniální znaky podobné pongidům, ale naopak nemají většinu znaků, které nesou recentní ponginové a také *Sivapithecus*. Jejich zuby se spíše podobají v mnoha znacích pontonům než *Sivapithecus*. Obličejová část se nepodobá ani *Sivapithecus* ani pongunům, má široké očníce, posazené daleko od sebe, krátkou maxilu, stlačené korunky špičáků. Oblast nosu je podobná *Ankarapithecus*. Druh *Lufengapithecus lufengensis* (1978) byl objeven v okrese Lufeng je nejprostudovanější ze všech. Byly objeveny téměř všechny kosti skeletu. Tyto kosti nesou jasně moderní hominidní morfologii, např. články prstů jsou zakřivené a nesou silné svalové úpony, což ukazuje na adaptaci k zavěšování. Metatarsy jsou podobné *Sivapithecus*.

Předpokládá se, že *Lufengapithecus* je sesterským taxonem kladu *Pongo*, *Sivapithecus*, *Ankarapithecus*. Další výzkumy a publikace dosud nepublikovaných nálezů mohou tyto zařazení změnit, protože už teď někteří badatelé poukazují na zubní znaky podobné hominidům.

### **Khorapithecus**

Nálezy *Khorapithecus* máme z východní Asie – Thajsko. Tyto nálezy jsou datovány do středního miocénu a původně byly řazeny do rodu *Lufengapithecus*. Právě nálezy z posledních let (2003, 2004) vedly k reklasifikaci starších nálezů a byl ustaven nový rod *Khorapithecus*. Tento rod byl opět popsán na základě nálezů izolovaných zubů a dolní čelisti, které jsou velmi podobné *Lufengapithecus*, ale liší se v morfologii předních zubů a v morfologii dolní čelisti. Podle některých autorů se *Khorapithecus* podobá rodu *Pongo*. Zatím je však k dispozici velmi málo nálezů k nějaké jednoznačnější interpretaci.

### **Podčeled' homininae**

Podobně jako tomu bylo u podčeledi ponginae tak také u zástupců podčeledi homininae je řada nejasností a badatelé se různí v jejich taxonomické interpretaci.

### **Pierolapithecus**

Za nejstaršího zástupce podčeledi homininae je dnes považován *Pierolapithecus catalaunicus*.

### **Dryopithecus**

První nález řazený do rodu *Dryopithecus* byl objeven ve Francii v St. Gaudens v roce 1856 a byl zařazen do druhu *Dryopithecus fontani*, známý také z Rakouska, který je morfologicky velmi podobný rodu *Pierolapithecus*.

Dnes máme nálezy datované od konce středního miocénu (12-13 mil let) do pozdního miocénu (9 mil. let) z celé eurasie. (španělsko, gruzie, čína – *Dryopithecus wuduensis* (1988). Právě nejstarší nálezy z Francie a Rakouska ukazují, že byli současníci *Pierolapithecus* a *Sivapithecus*. Ze španělských lokalit máme *Dryopithecus crusafonti* (1992) a *Dryopithecus laietanus* (1944) a *Dryopithecus brancoi* (1901) jsou zase nejmladší druhy, opět známe z nálezů ze španělska, Maďarska a Německa.

Všechny čtyři druhy, které řadíme do rodu *Dryopithecus* mají dentální znaky velmi podobné rodu *Pan*, tedy šimpanzům. Jednoznačně mají chrup adaptovaný na ovocnou stravu, což prokazuje jak morfologie tak mikroabraze. Čelisti jsou gracilní, tenká zubní sklovina, slabé svalové úpony pro žvýkací svaly. Postkraniální skelet ukazuje jasně adaptaci ke stromovému způsobu života a to k zavěšování a ručkování a chybí mu znaky synapomorfní které mají na horních končetinách současní lidoopi. Jednalo se o stromového živočicha, plodožravce, s chrupem totožným s šimpanzem, který obýval tropický prales a předpokládá se, že mohl jíst i masitou stravu.

### **Ouranopithecus**

V roce 1973 byly objeveny na několika místech v Makedonii v Řecku, zbytky několika čelistí, zubů, částí obličejové a mozkovny. Datované mezi 10 – 9 mil. let. Byly popsány jako druh *Ouranopithecus macedonensis*.

Jedná se o velkého hominida, o velikosti asi samce šimpanze nebo samice gorily.

Morfologické znaky ukazují na podobnost s *Dryopithecus*, ale mají mnohem robustnější žvýkací svalstvo. Mají široký nosní otvor, orbity jsou hranaté. Kořeny *arcus zygomaticus* jsou nízké a jdoucí proti maxile. Tento znak je interpretován jako homoplastický s ranně miocénními hominidy, podobně jako to je u gracilních a robustních *australopitheců*. Mají slabé nadočnicové oblouky. Od všech ostatních hominidů se liší tím, že má velmi silnou zubní sklovinu, stoličky jsou silně ploché. Dolní čelist je také robustnější než u *Dryopitheců*. Např. na dolních čelistech pozorujeme rozdíly v gracilitě a robusticitě.

Někteří paleoantropologové si myslí, že *Ouranopithecus* má více znaků podobných *australopithecům* než miocénním primátům a pokládají ho za horkého kandidáta na předka hominidů.

### **Graecopithecus**

Asi 200km od lokality, kde byly objeveny kosterní pozůstatky *Ouranopithecus* se našly kosterní pozůstatky dalšího hominida, zařazeného do rodu *Graecopithecus* (1972). Nese velké množství znaků shodných s *Ouranopithecem* a mnozí badatelé tvrdí, že se jedná o nálezy

patřící do stejného rodu, který by měl být správně nazván *Graecopithecus*. *Graecopithecus* byl popsán na základě velmi špatně zachovalé mandibuly a fragmentárních stoliček dolní čelisti. Jako *Ouranopithecus* má silnou zubní sklovinu. *Ouranopithecus* má širší tělo mandibuly na úrovni druhé stoličky, první dolní stolička je mnohem menší než u *Ouranopithecus*. Lze tedy říci, že *Graecopithecus* je od *Ouranopithecus* odlišitelný morfologicky, je mladší a lokalita jeho objevení se geologicky liší od lokality, kde byl objeven *Ouranopithecus*. Je třeba dalších nálezů, pro vyvození nějakých závěrů.

### Oreopithecus

*Oreopithecus bambolii* byl objeven už v roce 1872 a od té doby vyvolal velký rozruch. Jeho kosterní pozůstatky byly považovány za prasečí, poloopičí, opičí i lidoopí. Za lidoopa je považován dosud. Je datován do pozdního miocénu asi na 6-7 mil. let. Byl objeven na několika lokalitách v Itálii a na Sardinii. V té době, byl italský poloostrov izolovaný od Evropy mořem a byl tedy ostrovem. Proto je velmi těžká interpretace. Také fauna se na jeho lokalitách velice liší od evropské, proto ty problémy. Předpokládá se, že *Oreopithecus* je výsledkem genetických procesů v ostrovním prostředí a proto nese mnoho unikátních adaptací, které ztěžují jeho zařazení do vývojového stromu hominidů.

Lebeční znaky ukazují na podobnost s *Dryopithecus* a africkými lidoopy, na druhé straně má zcela odlišné zubní znaky. Má malé řezáky a zcela unikátní morfologii oklusální plochy stoliček, kde nenachází hrbolek centroconid na čtyřhrbolkých stoličkách a hluboké brázdy. Dolní čelist je robustní a má velmi silný úpon pro m. masseter. Silné žvýkací svalstvo je také patrné na lebce, kde je silný sagitální hřeben. Postkranální skelet je prostudován kompletně. Axiální skelet a pánev je podobný hominidům. Přední končetiny jsou velmi dlouhé, přibližně stejně jako zadní končetiny. Ulna má krátký olecranon, což je unikátní znak ještě u jiných taxonů nepopsaný. Femur je krátký a robustní s velkou hlavici, kolenní kloub ukazuje na velký rozsah pohybu v několika rovinách. Ruce jsou dlouhé a úzké, kdežto nohy jsou krátké. Jak už jsem uvedla *Oreopithecus* je těžké zařadit nebo konstruovat nějaké fylogenetické vztahy. Přesto někteří badatelé předpokládají že se jedná o blízkého příbuzného *Dryopithecus*. Dokonce tvrdí, že jak *Oreopithecus* tak *Dryopithecus* jsou základními předky pongidů a že *Oreopithecus* byl stromový a že měl vyvinuté přesné držení.. dokonce rentgenové snímky pánevní kosti tvrdí, že mohl mít adaptaci k bipedii. Lebka však jasně ukazuje primitivní morfologii. Hypotézy o moderních znacích na postkranálním skeletu je nutné ještě ověřit, protože byly vytvořeny na základě rekonstrukce jedné ruky a neúplné nohy.

### Původ moderních hominoidů

V miocénu došlo k několika adaptivním radiacím hominoidů a hominoidům podobných primátů. Proto je miocén považován za zlatý věk Hominoidů. V tomto období se objevuje několik znaků důležitých pro hominoidy např. vymizení ocasu, zesílení rukou, adaptace k vertikálnímu pohybu.

V pozdním miocénu se začaly euroasijské taxony dělit a vymírat díky změně klimatu (ochlazení). Západoevropské druhy se rozšířily do Afriky a daly tam vznik africkým lidoopům a člověku. V jihovýchodní Asii se objevili první zástupci rodu *Pongo*.

Po návratu do Afriky se začali tamní hominoidové velice rychle vyvíjet. Gorily mají nejvíce starobylých znaků a to ve všech směrech (velikost, adaptace). Proto předpokládáme, že gorily se oddělily od společného předka první a asi za milión let se teprve od sebe oddělili šimpanzi a lidé. Linie vedoucí k člověku potom podlehla mnohem rychlejšímu vývoji než její příbuzní. Předek linie vedoucí k člověku, měl pořád znaky podobné evropským a africkým předkům a

patrně vypadal jako recentní šimpanzi. To znamená, že se předek člověka vyvinul ze stromového kotníkochoďce, který se živil ovocem, ale již měl tendence k všežravosti. Zatím neexistuje rekonstrukce přímé vývojové linie vedoucí k člověku, protože nemáme dostatek fosilních nálezů, které by umožnily rekonstrukci fylogenetických vztahů a předpokládáme, že většina dosud objevených fosilií nepředstavuje předky vývojové linie vedoucí k lidem a k člověku, ale spíše vedlejší vývojové linie a že přímý předek zatím nebyl nalezen.

Nejlepší by bylo, kdybych vám tady mohla ukázat schéma, s přesnými příbuzenskými vztahy hominoidů a jejich miocenních předků. V dobách, kdy fosilních nálezů bylo poskrovnu, paleoantropologové takováto schémata vyráběli. Jak nálezy přibývaly zjistili, že miocenní radiace primátů zahrnuje velké množství druhů. Všichni vlastně vymřeli a dnes nemáme žádné jejich recentní potomky, protože ti se v průběhu času proměnili v moderní populace. Vztah mezi sivapitéky a recentními orangutany je založen na několika podobnostech na lebce, ale zatímco lebeční znaky na sebe navazují, nové nálezy postkranialního skeletu ukazují, že zde takový vývoj neprobíhal. Gorila a šimpanz se pravděpodobně vyvinuli z pozdně miocenních primátů, kteří doposud nebyli objeveni. Také předkové gibbonů jsou nám neznámí.

Samozřejmě, že z našeho pohledu je snad nejdůležitější otázkou původ čeledi hominidae. Bohužel zde existuje velká časová mezera, od okamžiku, kdy se hominidé oddělili od společného předka s opicemi, která doposud není doložena fosilními nálezy.

Interpretace vývojových linií miocenních primátů se od sebe liší podle autorů, kteří je vypracovali. Obecně můžeme tyto interpretace shrnout do tří bodů:

1. Sivapithecus patří do vývojové linie orangutanů a nemá žádný vztah k dalším hominoidům. Podle této teorie se předpokládá, že oddělení se Afrických a asijských hominoidů se odehrálo nejméně před 14 mil. let. Není možné zjistit, kdy se vydělili z africké větve hominidů. Předpokládá se že ne dříve než před 14. mil. let, lépe vyhovuje 10 mil. let.
2. Sivapithecus patří jen do linie hominidů. To znamená, že orangutani se oddělili od společného předka dříve než před 15 mil. let, zatímco hominidé a afričtí primáti (gorily a šimpanzi) se oddělili někdy okolo 15 mil. let.
3. Sivapithecus je pravděpodobně předkem všech velkých primátů - orangutanů, šimpanzů, goril a lidí. První se oddělili orangutani asi mezi 10 - 15 mil. let, zatímco velcí afričtí primáti a lidé se oddělili mezi 5 - 6 mil. let.

### Pliomorfové

Objevili se poprvé před 16 mil. let v Evropě. Patří k nejranějším euroasijským hominidům. Zmizeli z fosilních vrstev asi před 12 mil. let B.P., ale v Číně přežili do 8 mil. let. Byli malí, velikostí připomínali dnešní gibbony. Vážili mezi 6 – 10 kg.

Pliomorfní rod Pliopithecus je považován za předka recentních gibbonů, nesl ovšem mnohem více primitivních znaků než dnešní gibboni, to znamená, že jejich příbuznost není vůbec jistá (obr. 9-16). Veliká robustní mandibula, silně vyvinuté žvýkáčké svaly (musculus temporalis) ukazují, že pravděpodobně se živil listy a jinými tuhými částmi vegetace. Analýza postkranialního skeletu ukazuje, že pliomorfové byli stromoví čtvernožci, adaptovaní ke lpění ve větvích podobně jako dnešní semibrachiatoři nového světa s chápavým ocasem. Ovšem pliopithecus nenese adaptace pro pravý typ brachyace, kterým se dnes pohybují gibboni a siamagové.

Dryomorfové jsou fyzicky velice různorodou skupinou ranných primátů. Vážili od 3,5 do 50 kg. Většina z nich byla plodožravá, někteří listožraví. Mnoho druhů bylo stromových, kvadrupedních, někteří měli vyvinuté tzv. lpění ve větvích. Zatímco jiní byli pozemní. Dryomorfové žili v různých ekologických nikách možná včetně původní niky, kterou zaujímaly úzkonosé opice. Dodnes není jasné, jak dryomorfové překonali euroasijský pozemní most, který spojoval oba kontinenty, v období, kdy se podnebí začalo ochlazovat. V tomto období začaly ustupovat lesy, což mohlo izolovat jednotlivé populace dryomorfů. Další skupina dryomorfů se ve fosilních vrstvách objevuje o několik milionů let později v západní Evropě (Německo, Rakousko, Francie, Španělsko) asi před 15 mil. let. Zatím se nepodařilo zjistit vztah těchto pozdních forem k formám raným z východní Afriky. Pravděpodobně při ústupu lesů zůstaly některé lesnaté niky, které umožnily se dryomorfům adaptovat na volnou krajinu.

Předpokládá se, že fosílie, které do této skupiny řadíme zahrnují několik vývojových linií, z nichž některé jsou blízce příbuzné recentním primátům a některé vymřely v průběhu evoluce a nezasáhly do evolučního dění. Dříve se antropologové domnívali, na základě porovnání zubního oblouku dryopitéků a pongidů, že dryopitéci patří mezi pongidy. Mají podobný tvar zubního oblouku (paralelní řady jako moderní primáti, ovšem u většiny z nich se zubní oblouk v jeho zadní části zužuje na rozdíl od primátů nebo parabolického zubního oblouku lidí.

#### Časová osa

Kenozoikum (čtvrtohory)	Pleistocén	1,8 mil. let
	Pliocén	5 mil. let
	Miocén	25 mil. let
	Oligocén	37 mil. let
	Eocén	53 mil. let
	Paleocén	65 mil. let

Mezozoikum (třetihory)

135 mil. let