

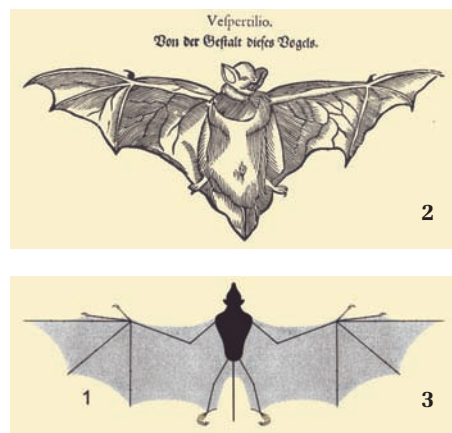
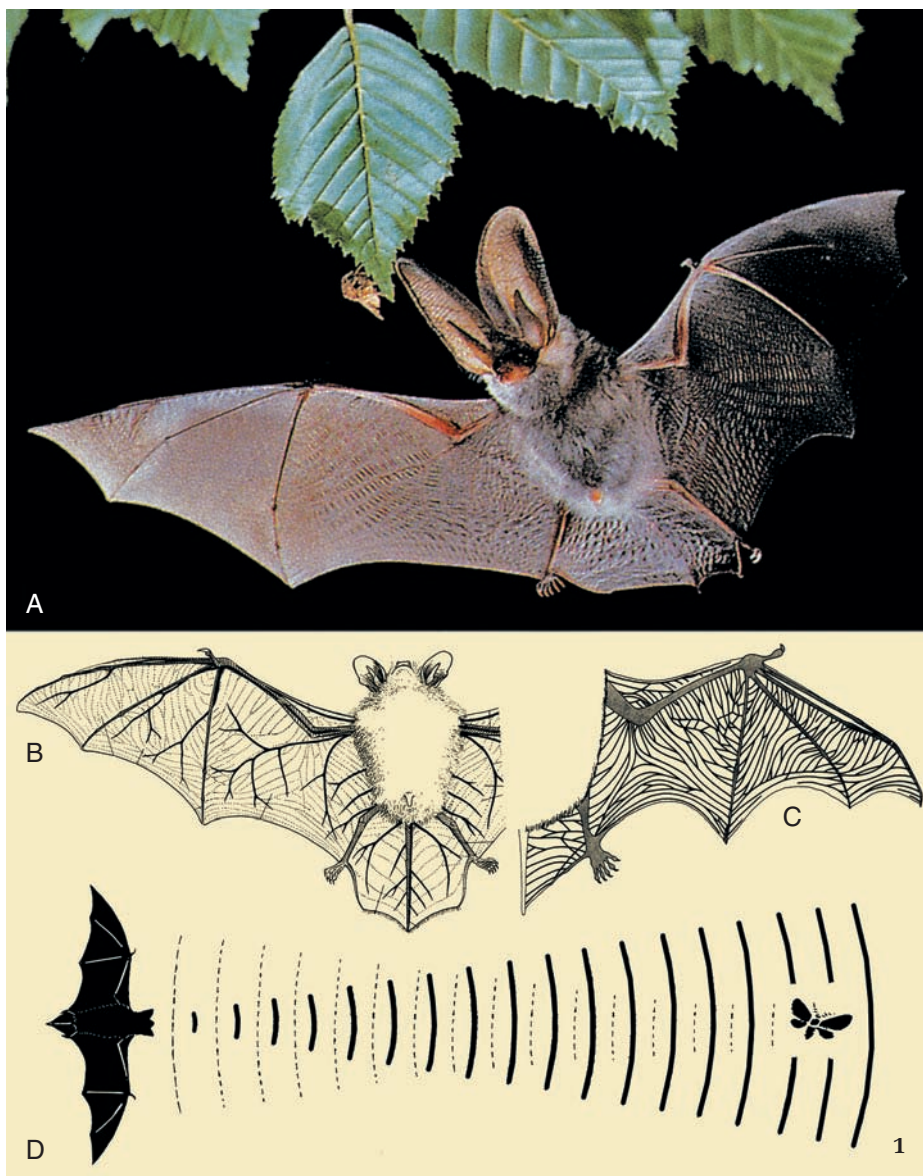
Aktivně létající savci – letouni

Archaický řád placentárních aktivně létajících savců letounů (*Chiroptera*) je jediný svou dvojitou adaptací – aktivním letem a unikátním vybavením pro lov létajícího hmyzu – echolokací. Patří k nejstarším a nejhonějším, tvoří více než 20 % dnešních savců. Nedávný výzkum došel k počtu 1 116 druhů a 202 rodů, přičemž 40 rodů je fosilních. To řadí letouny v druhovém bohatství hned za hlodavce – mimo Antarktidu se vyskytují na všech kontinentech. Maximální diverzity dosahují letouni v tropech – v neotropických oblastech Jižní a Střední Ameriky žije místy ve stejné oblasti až 100 sympatrických druhů. To vše umožňuje bohatá nabídka hmyzu. Diverzita letounů všech kontinentů zákonitě klesá s přibývajícím zeměpisnou šířkou. Je tedy logické, že nejčastější výskyt fosilních letounů je na nalezištích někdejších tropů či subtropů, kde během unikátního teplotního optima za celou dobu třetihor – eocénu – někdy před 60 miliony let vznikli. Proč jsou letouni po dobu svého trvání (kolem 50 milionů let) tak úspěšní, navzdory tomu, že si stále udržují svůj původní a značně archaický vzhled i způsob života? Odpověď úzce souvisí s jejich původem a není jednoduchá.

Charakteristika řádu

Letouny charakterizují dvě výrazné vlastnosti – adaptace přední končetiny k aktivnímu letu a u jednoho podřádu – netopýři (*Microchiroptera*) – echolokační úprava sluchového ústrojí. Nosná plocha přední končetiny – křídla – je u letounů vyřešena kožovitou blánou napjatou jednak mezi 2.–4. prstem se značně prodlouženými prstními články (daktylopatagium či chiroptagium) a dále mezi 4. prstem, trupem a zadní končetinou (plagiopatagium) a někdy i mezi zadní končetinou a ocasem (uropatagium).

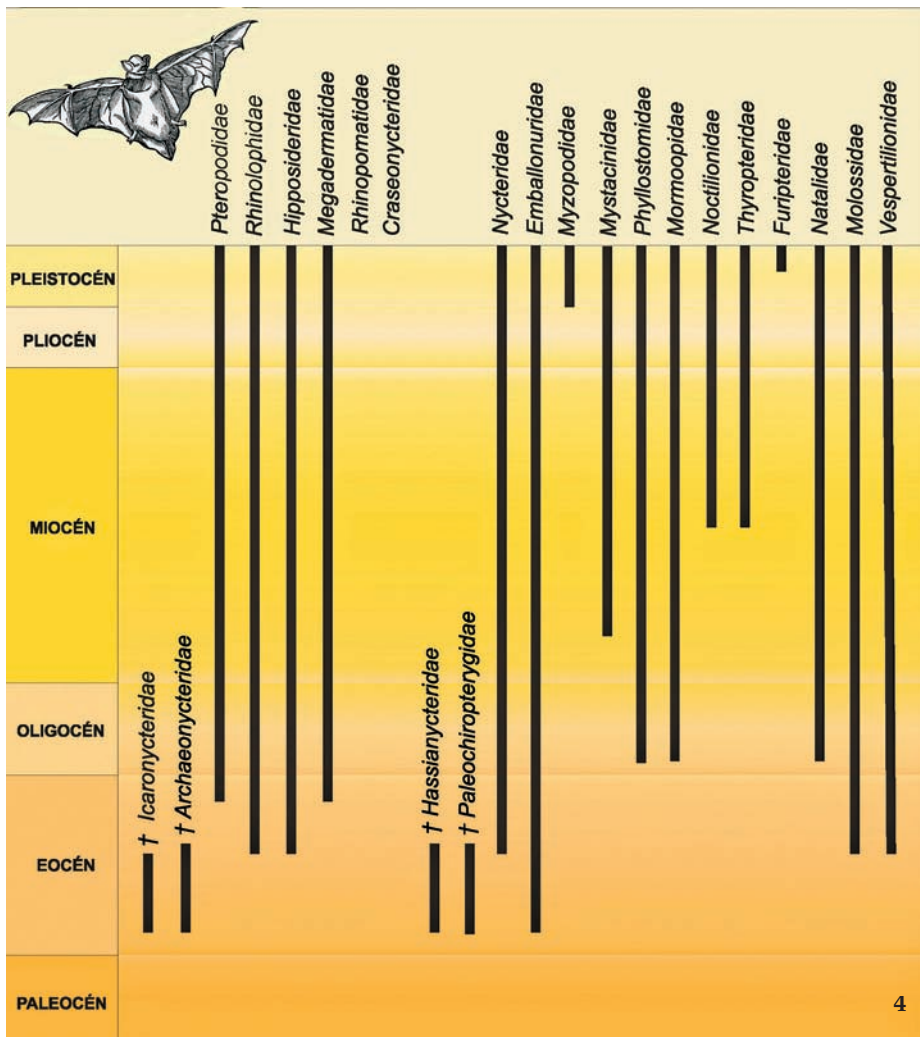
Podobně jako u pterosaurů dosud neznáme přechodný spojovací článek mezi letouny a příbuzným nelétavým savcem – letouni tedy nemají svého archeopteryxe. Existence a načasování takového vývojového přechodu bylo a je předmětem diskuse, všichni se však shodují v tom, že šlo o relativně rychlou vývojovou událost, která se odehrála na neznámém místě během mladších druhohor – v křídě či nejpozději na samém začátku třetihor. Jedny z nejstarších dokladů letounů pocházejí ze starších třetihor, ze spodního eocénu Severní Ameriky – jsou to rody *Oonychnycteris* (popsaný v r. 2008) a *Icaronycteris* (obr. 6A, 7A, B). Oba již představují „hotové“ netopýry v téměř shodné podobě s recentními letouny.



1 Křídlo a echolokace letounů. A – netopýr dlouhouchý (*Plecotus austriacus*) při nočním lovu, B a C – průběh elastických vláken a prokrvení blány křídla n. pestrého (*Vespertilio murinus*, B) a n. řasnatého (*Myotis nattereri*, C); D – v průběhu vývoje se u netopýrů vytvořil aktivní orientační systém – vysílají intenzivní ultrazvukové signály, které se po odrazu od překážky nebo hmyzí kořisti vrací. Dokonalý smyslový Cortiho orgán zavěšený v prostorově rozšířeném hlemýždi vnitřního ucha (cochlea) je schopen ozvěny analyzovat a rozeznat v naprosté tmě vzdálenost, směr, podobu, velikost, strukturu i pohyb cílů, od kterých se ozvěny odrážejí. Jde tedy obecně o adaptaci usnadňující efektivní lov létavého hmyzu

2 Netopýra rodu *Vespertilio* z díla o čtvernohých zvířatech Historia animalium quadrupedum (Curych 1555) pokládal jeho autor Konrad Gesner za „ptáka, který kojí svá mláďata“

3 Schéma křídel *Archaeopterus transiens* – jediný doklad fosilního kaloně (*Megachiroptera*) ze spodního oligocénu, lignitová sloj v Monteviale, severní Itálie



4 Rekonstrukce fylogeneze letounů (*Chiroptera*) během kenozoika založená na morfologických datech. Podle N. B. Simmonsově a J. H. Geislera (1998)

5 Ukázka lebek dnešních rodů letounů. 1 – kaloni (*Megachiroptera*) – *Megaloglossus* (*Pteropodidae*); 2–4: netopýři (*Microchiroptera*), 2 – *Taphozous* (*Emballonuridae*), 3 – *Noctilio* (*Noctilionidae*), 4 – *Desmodus* (*Phyllostomidae*)

6 Ukázky fosilních letounů. A – *Icaronycteris index*, dosud nejstarší doklad netopýra ze spodního eocénu Severní Ameriky (exemplář Přírodovědného muzea v Karlsruhe), B–E: nálezy ze středního eocénu v Messelu; B – rtg snímek lebky největšího zdejšího druhu netopýra *Hassianycteris messelensis*, C – rtg snímek celé kostry nejmenšího messelského netopýra *Palaeochiropteryx tupaiodon*; snímky B, C, provedené zvláště citlivou metodou, umožňují odhalit detaily zakryté horninou (např. tvar a polohu zubů, vnitřního ucha, zbytky potravy) a mají zásadní význam pro správné určení i u dalších nálezů v Messelu. D – rtg snímek páru hlemýžďů vnitřního ucha, v nichž je uložen smyslový Cortiho orgán, na lebce druhu *Hassianycteris messelensis*. Rozborem vnitřního ucha asi 500 nalezených netopýrů bylo dokázáno, že u všech 7 druhů v Messelu již byla vyvinuta echolokace. E – unikátní doklad březí samice druhu *Palaeochiropteryx tupaiodon* se dvěma embryi ve spodní části tělní dutiny, která mají úplný mléčný chrup

7 *Chiroptera*. A – nejstarší doklad (první nález, holotypus) rodu *Icaronycteris* ze spodního eocénu Severní Ameriky; B – *Icaronycteris index*, rekonstrukce kostry z bočního pohledu; C, D a E – ukázky detailů chitínových částí hmyzu ze žaludku netopýrů z Messelu; 2 400× zvětšená šupina motýla (D), vnější chitínová stěna (zvětšeno 600×) s „osrstěním“ (E) a šupina z křídla motýla (zvětšeno 1 000×) prokazují potravu nejmenšího druhu netopýra z této lokality *P. tupaiodon*, u něhož šupiny motýlů převažují – jde o potravní specializaci. Zároveň jsou zde obsahy žaludku jediným zdrojem dokladů motýlů, protože v messelských vrstvách jsou jejich zbytky velkou vzácností (tvrdší schránky brouků jsou mnohem hojnější); F – rod *Archaeonycteris*, střední eocén, Messel. Obr. 6 a 7 podle W. Koenigswalda a G. Storch (1998), upraveno



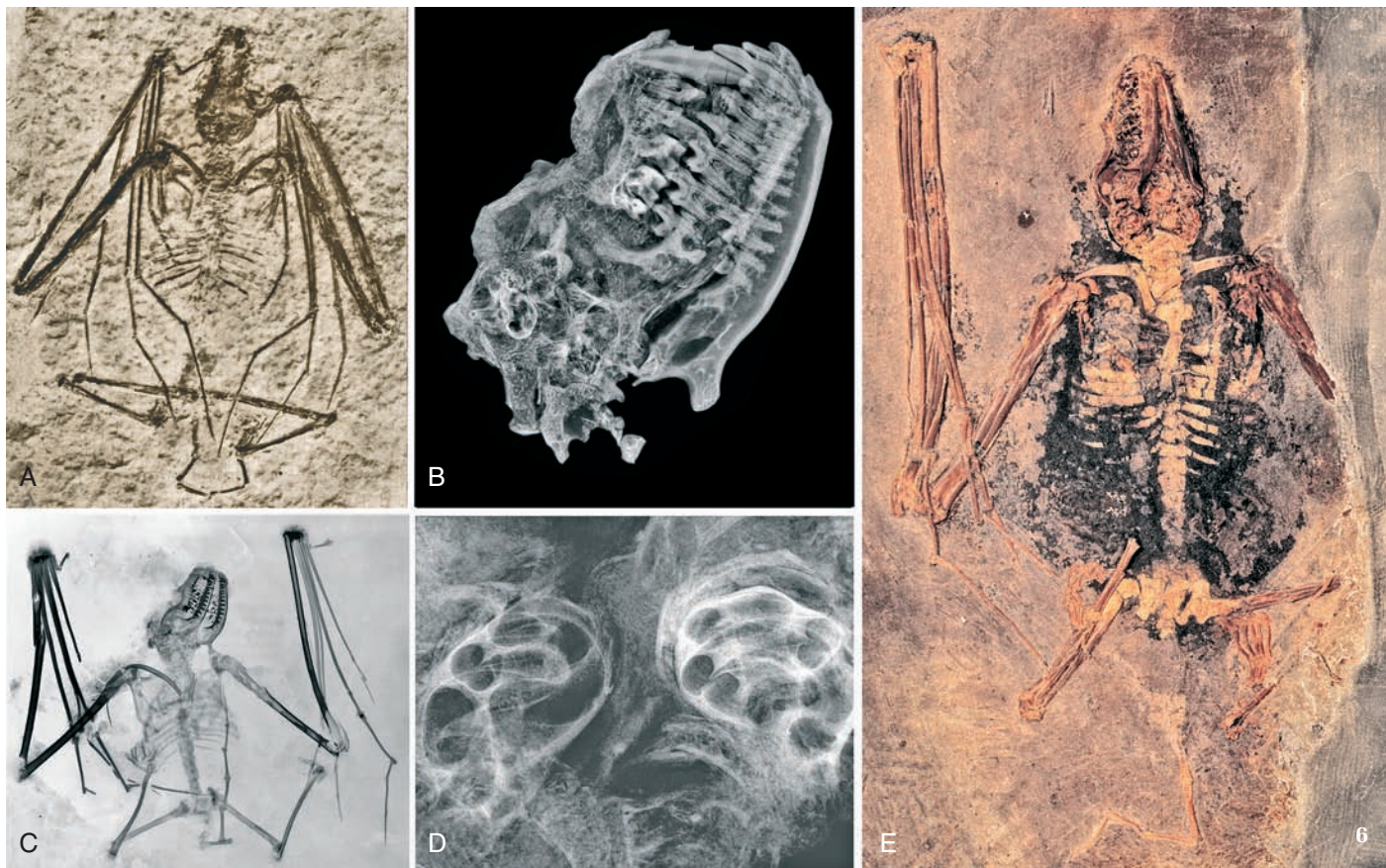
Onychonycteris má drápy na všech prstech křídla (na prvních třech větších, na 4. a 5. menší). Rody *Icaronycteris* a *Archaeonycteris* (obr. 7F) mají drápy na prvních dvou prstech, u podřádu kaloni (*Megachiroptera*) pouze na 1. prstu (palec).

V poslední době naznačily ještě starší nálezy v úrovni raného eocénu na tektonické kře indického subkontinentu, že centrum vývoje letounů mohlo být právě tam. Tento subkontinent představoval součást jižního kontinentu Gondwany, který se od ní na sklonku křídly oddělil a zvolna se sunul Indickým mořem na sever. Během starších třetihor se nakonec spojil s kontinentem jižní Asie. Tato kolize vyvolala rozsáhlé horotvorné pohyby, při

kterých vznikla mohutná hradba Himálaje. O málo mladší naleziště s početnými doklady letounů jsou v evropském středním eocénu. Dokonale zachované fosilní letouny pocházejí zejména z živičných jílovců v německém Messelu a ze slojí nejspíše německého uhlí v Geiseltalu v Německu. V Messelu patří letouni dokonce k nejhodnějším savcům a jsou zde již rozrušeni do 7 druhů ze tří vyhynulých čeledí. Příčina tohoto zcela neobvyklého výskytu (fosilní doklady netopýrů patří obecně k velkým vzácnostem) spočívá v povaze naleziště. Nálezové vrstvy se usazovaly na hlubokém dně jezera v sopečném kráteru a nad jeho hladinou buď s dozvuky sopečné činnosti nebo s vlastní tvorbou jezerních usazenin.

Pro netopýry lovcí hmyz nad jezerem představovala vrstva dusivého plynu, zejména v bezvětrí, účinnou past. To vysvětluje jejich dokonalé zachování ve všech věkových kategoriích s obrysy měkkých částí těla včetně křídel, embrya u samic (obr. 6E), sluchového ústrojí (obr. 6D) a zejména obsahu žaludku (obr. 7), v němž lze určit složení potravy, např. druhy tropických motýlů, pylová zrna apod.

Stáří těchto vrstev je zhruba 55 milionů let a z vývojového hlediska je významné, že všechny tyto fosilní nálezy jsou již typickými letouny s hotovými křídly (ta už svou svéráznou stavbou odpovídají křídům dnešních zástupců) a vysokým stupněm echolokace.



Vývoj letounů

Nejstarší doklady letounů z uhelných slojí na nalezišti Vastan v Indii, v jezerním souvrství Green River ve Wyomingu (USA) a v západoněmeckém Messelu spadají do spodního a středního eocénu. Zdá se, že známé klimatické optimum eocénu hrálo klíčovou roli v nápadně současném objevení řady rodů na všech kontinentech s výjimkou Jižní Ameriky, kde je první výskyt zatím doložen až ve spodním oligocénu. V pozadí tohoto pozoruhodného jevu je optimální rozvoj létavého nočního hmyzu. Z období eocénu je tak známo 27 rodů letounů 14 čeledí (z toho 6 vyhynulých a 8 čeledí dodnes žijících). Rozbořem se dospělo k poznání jejich výrazné ekologické diverzity – byli již v různém stupni

vybaveni echolokací, někdy srovnatelnou s dnešními rody (např. eocenní africký rod *Tanzanycteris* měl extrémně velké hlemýžď vnitřního ucha – cochleu, která již zřejmě dokázala vyhodnotit i Dopplerův efekt při lovu hmyzu v husté vegetaci nebo nízko u země). Obsahy žaludku messelských druhů výrazně pomohly objasnit potravní preference (brouci, švábi, noční motýli atp.). Všechna tato pozorování přinesla poznatky o eocenním vývojovém optimu letounů – byli již schopni aktivního letu, měli echolokaci srovnatelnou s dnešními rody, byli výrazně taxonomicky i ekologicky rozruzněni a dosáhli rozšíření na téměř všech kontinentech. Globální eocenní klimatické optimum před asi 50 miliony let, které se již nikdy později

neopakovalo, bylo pro letouny klíčovým obdobím, kdy vznikli jako jeden z neúspěšnějších a nejrozmanitějších řádů savců.

Z vývojového hlediska je dále závažný problém jednoty letounů, zda oba podřády – netopýři a kaloni – mají společné předky (jsou monofyletičtí) nebo vznikli z odlišných nelétavých předků (jsou difyletičtí). V tom případě by představovali dvě konvergentní skupiny. V poslední době však jak morfologická studia, tak zejména genetické analýzy (např. sekvence nukleotidů, údaje mitochondriálních a nukleárních genů) podporují jednotu řádu letounů, který je tedy jednoznačně monofyletičtý.