

Létaví plazi

Létaví plazi – pterosauri představují první úspěšný model aktivně létajícího obratlovce. Mají v rámci diapsidních plazů hodně společného s dinosaury – vznikli během triasu, shodně dosáhli značného rozšíření a vymřeli na sklonku křídy. Značný počet vývojových linií s řadou bizarních a obrovitých forem svědčí o tom, že byli v druhohorní přírodě velmi úspěšní.

Charakteristika pterosaurů

Český termín ptakoještěř je zavádějící. Vývojová linie pterosaurů proběhla totiž samostatně a s ptáky nemá nic společného. Rozdíl spočívá již v začátcích jejich vývoje – domníváme se, že předky pterosaurů nebyli dvojnózí (bipední) běžci jako u ptáků, ale menší, ještěrkám podobní čtyřnózí plazi lovící hmyz – pravděpodobně převážně na stromech ve dne. Vzhledem k tomu, že pterosauri byli spolu s ptáky pravými plazy – *Eureptilia* (viz dále na str. 44 a 45), je jejich denní aktivity a dobrá zraková orientace na počátku vývoje pravděpodobným předpokladem, i když později někteří z nich mohli být i nočními predátory. Totéž platí i o počátcích ptáků, rovněž odvozených diapsidních plazů.

O smyslovém vybavení pterosaurů nás spolehlivě informují „mozky“, zachované vzácně na některých nálezích. Jde o přirozené výlitky mozkových dutin jemnou usazeninou, které ve vhodném prostředí vytvářejí víceméně přesný obraz samotného mozku a umožňují tak porovnání s mozky žijících obratlovců. Tento směr bádání – tzv. paleoneurologie – je pro rekonstrukci úrovně smyslů fosilních forem velmi důležitý a poučný. V r. 1926 zooložka Tilly Edingerová, o které se ještě dále zmíníme, podrobně popsala mozky pterosaurů a upozornila na jejich nápadnou podobu s mozkem ptáků. Poučné je zejména srovnání s výchozím typem nejbližší žijícího příbuzného diapsidního plaza, např. krokodýla. U pterosaurů je nápadné zkrácení čichových laloků, ex-

panze asociálního centra koncového mozku, zvětšení mozečku a optických laloků, jejich posun lateroventrálně do boku a celkové připodobnění k mozku archeopteryxe a ptáků (obr. 9). Podobnost vývoje mozku u diapsidních pterosaurů a ptáků je vsutku nápadná. Jde o názornou ukázkou konvergentního vývoje ovlivněného selekčním tlakem podobného typu pohybu, tj. aktivního letu spojeného s predací. Lze říci, že se pterosauri v počátcích svého vývoje shodovali s ptáky ve zrakově orientovaném aktivním létání, byli tedy denními predátory.

Zároveň předpokládáme, že se pterosauri v počátcích svého vzniku podobali savcím letounům tím, že byli stromovými (arborikolními) hmyzožravci. Byli však aktivní za dne, zatímco letouni jsou od počátku predátory za šera a v noci.

Nejstarší známé doklady pterosaurů pocházejí ze svrchního triasu ze dvou nalezišť v severní Itálii u obce Cene u Bergama – v tence vrstevnatých tzv. zorzinských vápencích, které náležejí střední a svrchní části stupně nor (stáří cca 220 milionů let). Zde byly nalezeny v jedné vrstvě dva rody – větší *Eudimorphodon ranzii* o rozpětí křídel 1 m a menší *Pterinosaurus zambellii* o rozpětí křídel 60 cm. Třetí nález je ze stejných zorzinských vápenců z blízké obce Endenna – *Preonodactylus buffarinii* s rozpětím křídel 1,5 m, což dokládá hned na počátku diferenciaci na různé vývojové větve očitě vidně společného původu a se shodnou, již hotovou konstrukcí křídla.

Rozmanitá úprava chrupu však svědčí o dalších zdrojích potravy na mořském pobřeží v teplém klimatickém pásu (např.





1 Pterosauri různých skupin v druhohorách, vysvětlivky na schématu. A – *Rhamphorhynchoidea*: 5 – *Rhamphorhynchus*, 7 – *Preonodactylus* (jura až spodní křída); B – *Pterodactyloidea*: 1 – *Dzungaripterus* (jura až spodní křída), 2 – *Phobetor* (svrchní jura až spodní křída), 3 – *Ctenochasma* (svrchní jura), 4 – *Gnathosaurus* (svrchní jura), 6 – *Pterodactylus* (svrchní jura). Orig. P. Major

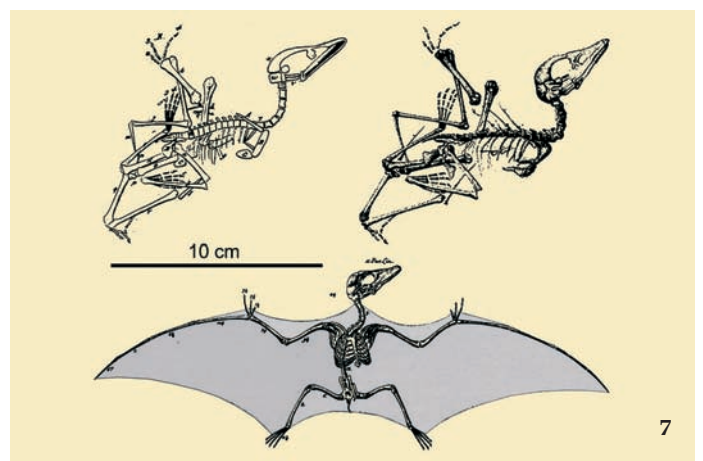
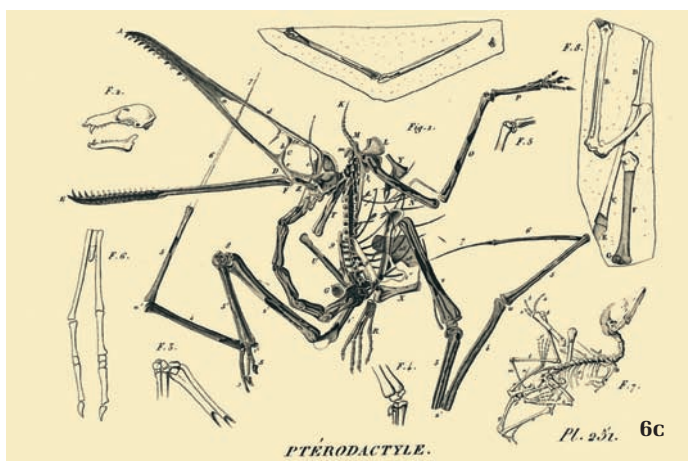
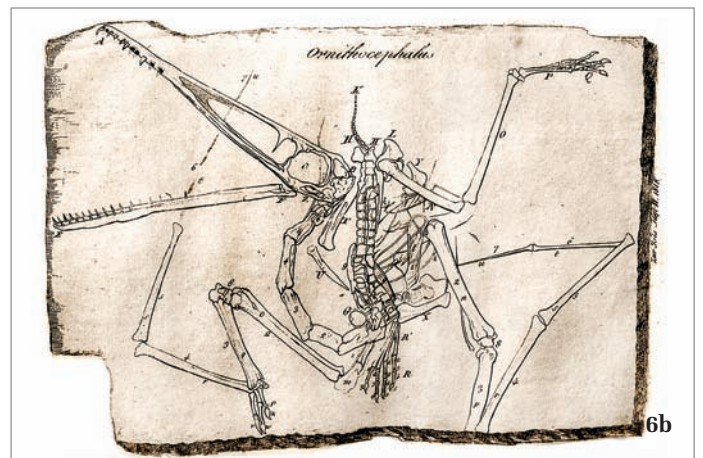
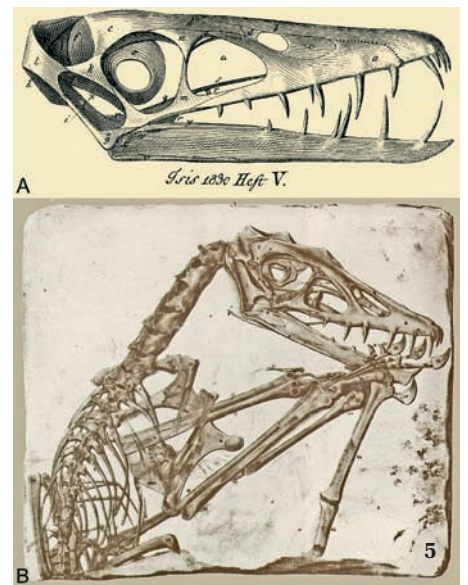


plankton a dokonce hned na počátku ryby, kořistí mohla být i mláďata soukmenovců atd.). Podobně jako u dinosaurů hrála stálejší prostředí mesozoické přírody významnou roli také v životě pterosaurů – týkalo se to především rozmnožování, tj. snůšky vajec, péče o mláďata – podrobnosti budou asi navždy zahaleny tajemstvím. Pokud tyto podmínky trvaly, zástupci dinosaurů a pterosaurů se úspěšně rozvíjeli – stačí přehlédnout bohatství jejich typů právě na sklonku druhohor. Porušení stálých podmínek na konci křídly však neúčinkovalo stejně. Pro obě skupiny plazů – dinosaurů a pterosaurů (a pro řadu skupin bezobratlých) znamenalo poměrně rychlý zánik bez jediné výjimky. Naopak pro jiné živočichy – např. ptáky a savce – byly tytéž proměny výzvou k dalšímu bouřlivému a úspěšnému rozvoji.

První objevitelé pterosaurů překvapila stavba jejich křídla, v němž vyztužení nosné plochy tvořily prodloužené prstní člán-

2 Badatelé, kteří zkoumali nejstarší objev krátkoocasého pterosauru. Zleva: Cosimo Alessandro Collini popsal létavého plaza r. 1784 v pojednání O několika zoolitech v Kabinetu přírodních věd v Mannheimu. Jeho obdivuhodně přesný obraz i popis neznámého živočicha vzbudily mezi tehdejšími badateli neobvyklý zájem. Georges Cuvier, Samuel Thomas von Soemmering a Lorenz Oken se však ve svých úsudcích s Collinim neshodovali. Collini správně rozpoznal, že dlouhé kosti přední končetiny sloužily k létání a že mezi nimi a tělem byla napjata blána. Rovněž bylo možné je v klidu složit jako křídlo. Zároveň však vyloučil příbuznost s ptáky a zavrhl i souvislost s netopýry s ohledem na dlouhou lebku. Nakonec nález pokládal za neznámého mořského živočicha. G. Cuvier se v r. 1801 vyjádřil, že to byl jistě plaz, a také stavba jeho přední končetiny svědčila o křídle. Jeho úsudek proto zněl: létající plaz. Cuvier navíc rozpoznal, že blanitou nosnou plochu křídla vyztužoval jediný prst a r. 1809 navrhl jméno *ptéro-dactyle* (létající prst). Von Soemmering, chirurg a všestranný učenec pověřený vedením vévodského kabinetu přírodnin v Mnichově, popsal nález jako druh netopýra pod novým jménem *Ornithocephalus antiquus*. To se setkalo s podrobnou a ostrou kritikou L. Okena v r. 1818 a 1819, v níž podporuje Cuvierův názor: „...sama lebka dokazuje jednoznačně příslušnost k ještěřům – jak to může tvrdit studovaný chirurg?“

3 Historická vyobrazení a rekonstrukce pterosaurů. A – jedna z prvních rekonstrukcí pterosaurů nakreslená W. Hawkinsem pod vedením R. Owena kolem r. 1850 zobrazuje jeden z objektů první velké výstavy vyhynulých živočichů konaná v proslulém Krystalovém paláci v Londýně v r. 1854. Exponáty byly vystaveny v přilehlém parku jako velké modely (zajímavé je, že jedinec sedící v popředí má složená křídla již podle dnešních představ); B – dramatické setkání dvou druhů pterosaurů za letu je z pojednání zoologa E. Newmana z r. 1843, který je pokládal dokonce za vačnaté netopýry s velkýma ušima; C – pterosaur *Pterodactylus antiquus* loví vážku uprostřed druhohorní přírody, zatímco jedinec v pozadí odpočívá na skále. Autorem často zveřejňované rekonstrukce s dokonalou fantastní atmosférou je slavný ilustrátor Verneových románů F. Riou v knize Život před potopou Louise Figuiera z r. 1863



ky jediného (4.) prstu. To svým způsobem připomínalo křídlo netopýra, který má však nosnou plochu – patagium – mezi prstními a záprstními (metakarpálními) kostmi 2.–5. prstu přední končetiny. Někteří z nich proto opakovaně mylně soudili, že jde o vývojové předchůdce letounů nebo o určitou variantu létajících savců podobných letounům.

Vlastní nosnou plochou křídla pterosaurů byla poměrně úzká kožovitá vláknitá blána, tedy obdoba netopýřího křídla. Byla však napjata mezi trupem, stehenní částí nohy a anatomicky 4. prstem přední končetiny, na přední straně křídla byla ještě vyztužena krátkou zápeštní kostí (pteroideum), tři první prsty opatřené drápy byly krátké. Tato velice svérázná a konstruktivně

ne zcela dokonalá úprava je bez jediné výjimky společná u všech pterosaurů, což nasvědčuje jejich jednotnému, monofyletickému původu. Přes tento „konstrukční handicap“ byli ptakoještěři v druhohorní přírodě úspěšnými a výlučnými vládci vzduchu a dosáhli značného paleogeografického rozšíření na tehdejších kontinentech. Další zvláštností kostry bylo spojení dvou částí páteře s lopatkovým pletencem – notarium – a s pánevním pletencem – synsakrum (ptáci mají jen jediné, odlišně upravené synsakrum). Létavé plazy spojuje s letouny vývojově významná okolnost: ani v jediném případě morfologicky neomezili a ani nezměnili letovou schopnost svých křídel a zároveň si uchovávali původní či „konzervativní“ podobu nohou.

Jejich pohyb na zemi byl a je proto u obou nápadně omezený. Souvisí to přímo s jejich vznikem – pterosauri i letouni se shodně vyvinuli ze stromových čtyřnohých lovců hmyzu. Naopak ptáci již od prvních stadií vývoje vytvořili řadu nelétavých forem s různě redukovanými křídly a jejich nohy si přitom vždy uchovaly dominantní funkci běhu („přstrosí model“). I to přímo souvisí s jejich vznikem z dvounoých maniraptorních dinosaurů, kteří lovlili svou kořist na zemi rychlým během.

Nosná blána křídel u pterosaurů

Již Ital Cosimo Alessandro Collini prokázal při prvním popisu tehdy zcela neznámého živočicha na malé desce solnhofenského vápence (obr. 6) vynikající

4a, b *Pterodactylus kochi*, pozitivní (a) a negativní deska (b) ze solnhofenských vápenců v Eichstättu je ukázkou skvělého zachování fosilií. Délka lebky je 8,3 cm, rozpětí křídel cca 0,5 m

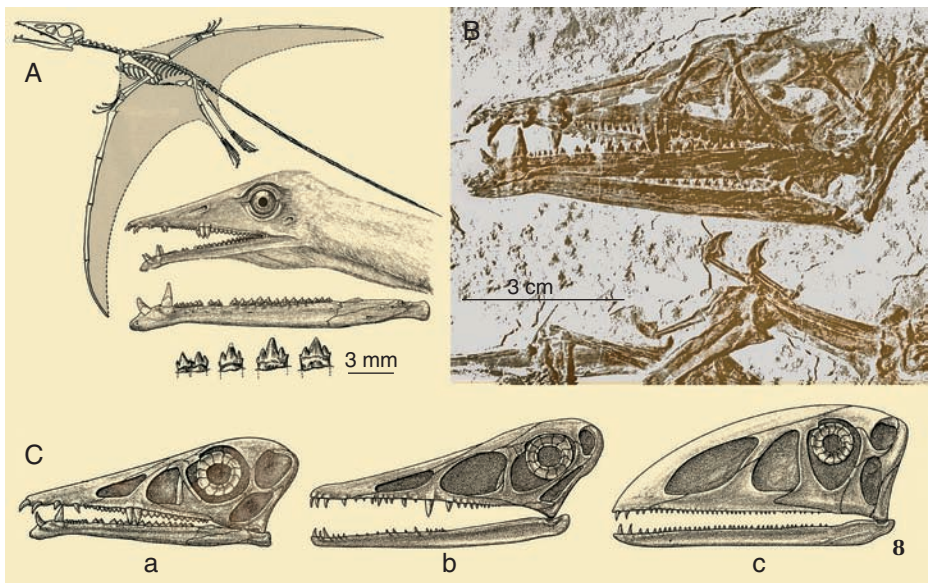
5 Tato deska z okolí Eichstättu je druhým historickým dokladem pterosaura v pořadí, představuje však odlišnou větev. Roku 1830 popsal profesor přírodních věd na univerzitě v Bonnu Georg August Goldfuss (1782–1848) nejprve v časopise *Isis* nápadně mohutnou lebku (A) s tímto komentářem: „...toto zvíře je napůl krokodýl a napůl *Monitor* (= varan), je oděn jako pták, nicméně s úmyslem stát se netopýřem.“ O rok později Goldfuss popsal celý nálezy podrobněji pod jménem *Pterodactylus crassirostris*. Teprve r. 1861 Johann Andreas Wagner, profesor geologie na univerzitě v Mnichově, stanovuje po prostudování dalšího jedince nový rod *Scaphognathus* a řadí jej k ocasatým pterosaurům – ramforynchům.

Scaphognathus crassirostris patří k nejvýznamnějším pterosaurům solnhofenských vrstev – dosud jsou známy pouze dva zmíněné nálezy. Délka lebky je 11,6 cm, rozpětí křídel 90 cm

6a, b, c *Pterodactylus kochi*. První objev létavého plazu či pterosaura z r. 1784 je typem rodu *Pterodactylus* stanovený G. Cuvierem r. 1819; a – originál desky původně ve věvodských sbírkách v Mannheimu je dnes uložen ve Státní bavorské paleontologické sbírce v Mnichově, b – vyobrazení v člancích L. Okena z r. 1818 a 1819 v jím založeném časopise *Isis*, c – tabule v rozsáhlém díle G. Cuviera nazvaném *Výzkumy fosilních kostí v letech 1823–36*

7 S. T. von Soemmering získal v r. 1817 ze Solnhofenu vůbec první exemplář s viditelnou blánou křídla, který patřil letuschopnému mláděti

pozorovatelský talent. Všiml si, že zvíře mohlo dlouhé kosti přední končetiny v klidové poloze skládat a že mezi nimi byla pravděpodobně napjata blána (membrána) – mohla to snad být křídla. Francouz Georges Cuvier to v r. 1809 ve svém názoru o létajícím plazu (reptile-volant) potvrdil. Samuel Thomas Soemmering sice pokládal tohoto živočicha za netopýra, tedy za savce, a existenci letové blány uznával, uváděl však, že na rozdíl od nich letovou kožovitou blánu napíná jen jediný, a to 4. prst. Soemmering měl navíc to štěstí, že v r. 1817 získal ze Solnhofenu vůbec první exemplář malého pterosaura s viditelnou blánou křídla (o rozpětí křídel přibližně 25 cm) a nazval jej *Ornithocephalus brevis* (obr. 7). Dnes je známo, že šlo již o letuschopné mládě rodu *Pterodactylus* s nápadně krátkou juvenilní lebku, která ovlivnila Soemmeringovo neplatné jméno. Nález měl opravdu na křídlech slabě viditelné obrysy blány a to také Soemmering pohotově ve své zprávě vyobrazil – byl to první hmatatelný důkaz. Tento nález má ještě další význam, který vyšel najevo až v poslední době po objevu pterosaurůvajec se zárodky s nápadně vyvinutými křídly – vyplývá z něj, že mláďata mohla záhy po vylíhnutí létat. To dokazuje přítomnost mláďat (jako právě tento první případ, dnes je jich známo více



z různých nalezišť) současně s dospělci v oblastech, kam mohla doletět jen sama.

Další dva doklady letové blány – tentokrát dokonce s jasně viditelnou vláknitou strukturou – zveřejnili v r. 1882 profesori geologie Karl Alfred Zittel z univerzity v Mnichově a Othniel C. Marsh z univerzity v Yale v USA. Pozoruhodné bylo, že oba doklady byly na dvou nálezech rodu *Ramphorhynchus* ze Solnhofenu (obr. 10) – Zittel získal mimořádně dobře zachované křídlo a Marsh unikátní celou kostru s viditelnými blánami, dokonce s otiskem kosodélného praporce na konci ocasu. Podstatným poznatkem obou studií bylo, že blána pterosaurů je zcela odlišná od blány letounů. Další podobný nález jinak hojně druhu v Solnhofenu – *Pterodactylus kochi* – byl již delší dobu ve vídeňském Přírodovědném muzeu (obr. 10A), teprve r. 1919 u něho Othenio Abel objevil mimořádně dobře zachovanou blánu, která u stovky dalších exemplářů není znatelná. Tak mohla být nakonec nosná blána u pterosaurů podrobně popsána a vyhodnocena.

První objevy pterosaurů

Prvním badatelem, který zhlédl nejstarší objev pterosaura, byl již zmíněný C. A. Collini (1727–1806), rodák z toskánské Florencie. Tento renomovaný historik a přírodovědec měl za sebou hvězdnou kariéru – byl nejprve sekretářem slavného spisovatele a filozofa Voltaira a poté jej r. 1760 osud zavál až do města Mannheimu, do služeb falckého kurfiřta Karla Theodora. Ten právě založil Kabinet přírodních věd a pověřil Colliniho jeho správou a shromažďováním dalších vzácných objektů. V r. 1784 Collini získal cennou desku vápence z okolí Eichstättu se záhadnou raritou (obr. 6) – jen málokterá fosilie vzbudila takový rozruch a vášnivě diskuse v odborných kruzích, a to pokaždé nově vyobrazena. Byla na ní kostera nevelkého zvířete s protáhlou lebku (o délce přes 10 cm) s dlouhými jemně ozubenými čelistmi. Collini ji v témže roce velmi přesně vyobrazil a v popisu prokázal vynikající pozorovatelský talent. Vyloučil rozhodně příslušnost zvířete k ptákům a připustil souvislost s netopýry, i tuto možnost však nakonec zavrhl vzhledem k tvaru lebky. A tak jediným vodítkem jeho dalších úvah byly možné zdroje potravy – domní

8 Geologicky nejstarším dokladem pterosaura je druh *Eudimorphodon ranzii* (A, B) nalezený r. 1973 ve svrchnotriasových vápencích naleziště Cene u Bergama v severní Itálii. Představuje již dokonalý model se všemi typickými znaky křídel (odhadované rozpětí bylo cca 1 m), avšak s nezvykle utvářeným chrupem (tříhrbolové „stoličky“ dole), který svědčí o výchozím raném stadiu hmyzožravce; A – rekonstrukce kostry s křídly, rekonstrukce hlavy s unikátně rozrušeným chrupem připomínajícím savčí špičáky a stoličky a spodní levá čelist, dole detail tříhrbolových zubů. Čelisti o délce 6 cm obsahovaly kolem 114 zubů, B – detail nálezu lebky s 1.–3. prstem s drápy (4. prodloužený prst již vyztužoval nosnou plochu křídla jako u všech následujících pterosaurů). Ve spodní řadě (C) rekonstrukce lebek tří prvních rodů pterosaurů ze svrchního triasu, všechny ze stejné oblasti severní Itálie: a – *Eudimorphodon*, b – *Preondactylus*, c – *Pterodactylus*

val se, že to byly ryby a koryši, jejichž doklady již ve sbírce měl ze stejných vrstev solnhofenské oblasti. Nakonec dospěl k názoru, že jde o dosud neznámé mořské zvíře. Na závěr pojednání vyslovil nadčasovou myšlenku: „...abychom porozuměli funkcím všech částí jeho těla, musíme zít v úvahu povahu prostředí, jeho potravu, jeho nepřátele a ostatní okolnosti jeho přirozeného chování a rozmnožování.“

Pojednání o záhadném tvorů si všiml G. Cuvier (1769–1832) a po podrobném prostudování celé kostry na Colliniho přesném vyobrazení rozpoznal a ve dvou pojednáních popsal (1801, 1809), že řada kostí a zejména lebka mají nesporné znaky plazů. Potvrdil také Colliniho domněnku, že tento tvor měl schopnost létat. Označil ho proto jako reptile volant – ptéro-dactyle (létající plaz – doslova létající prst). Jeho úsudek vysvětluje již z titulu druhého, podrobnějšího článku: „Pojednání o kostře létajícího plazu z okolí Eichstättu (Cuvier píše Aichstedt), kterého někteří přírodovědci pokládají za ptáka, my však stanovujeme rod patřící k plazům pod jménem ptéro-dactyle.“

Georges Cuvier se narodil v Alsasku jako Georg Küfer v městě Mömpelgard (Montbéliard). Absolvoval gymnázium ve Stuttgartu, studoval spisy G. L. Leclerc de Buffona a C. Linnéa. Od r. 1795 žil v Paříži, kde přijal francouzské znění svého jména a prožil závrtnou životní kariéru – r. 1796 se stal členem Národního institutu, r. 1808 univerzitním radou, r. 1811 Rytířem čestné legie, v r. 1814 ho Napoleon jmenoval státním radou a univerzitním kancléřem, r. 1818 odmítl nabídku stát se ministrem vnitra. Byl členem Akademie, 1819 byl jmenován baronem. Roku 1832 nečekaně zemřel po onemocnění cholerou. Vydal řadu významných spisů a založil vědní obor srovnávací anatomie.

Cuvier chtěl později nález z Eichstättu prostudovat podrobněji i v originále, ale deska s prvním pterodaktylem byla po Colliniho odchodu z Mannheimu nezvěstná. Později se ukázalo, že se celá sbírka přírodnin v rámci dědictví panovnického rodu po r. 1810 přestěhovala do Mnichova. Zde byl kustodem sbírek anatom a chirurg S. T. von Soemmering (1755–1830), který na rozdíl od Cuviera, zastávajícího ve vývoji života na Zemi teorii katastrof, byl stoupencem Jeana Baptisty Lamarcka v jeho učení postupného vývoje a sledu na sebe navazujících stále složitějších forem života. Colliniho-Cuvierova deska záhadného zvířete hned vzbudila jeho pozornost, a tak ji popsal v nových pojednáních (1810, 1812) nikoli však jako plazu, ale jako savce – neznámý druh netopýra nazval *Ornithocephalus* (zvíře s ptačí hlavou) *antiquus*. V souladu s Lamarckem se domníval, že tento živočich představuje přechod k ptákům, hovořil přímo o řadě stupňů (Stufenfolge) od savců k ptákům. Soemmering správně uvádí, že na rozdíl od netopýrů letovou kožovitou blánu napínal jen jediný, 4. prst (jako lodní stěžeň) a že potravou byl létající hmyz. Zmiňuje se také výstižně o tehdejších prostředích: „...kolem dnešního povodí Dunaje panovalo tehdy horké jihoindické klima“. Roku 1817 popsal Soemmering z další desky solnhofenského vápence menšího jedince. Šlo o asi 7 cm dlouhou kostru mláděte pterosaura (obr. 7), u něhož Soemmering vůbec poprvé dokázal existenci letové blány křídla (o rozpětí křídel asi 25 cm). Srovnal nový objev s kostrou netopýra rodu *Vespertilio* a nazval ho *Ornithocephalus brevirostris* – také nyní byl pevně přesvědčen, že u obou nálezů jde o nový druh netopýra. S tímto názorem však tvrdě narazil.

Proti Soemmeringovi vystoupili polemicky dva badatelé současně v nově založeném prvním evropském přírodovědném časopise *Isis* v r. 1818 a 1819. Zakladatel časopisu a zároveň po celou dobu jeho trvání do r. 1848 jediný redaktor Lorenz Oken (1779–1851), tehdy profesor v Jeně, později v Mnichově a posléze první rektor univerzity v Curychu, si oba originály v Soemmeringově sbírce dobře prostudoval. V první reakci vášnivě brání Cuvierův úsudek proti Soemmeringově „bludu“ (i když, jak přiznává, tak trochu proti své vůli – často totiž s Cuvierem vedl ostré polemiky), tentokrát je však na jeho straně a doslova říká: „Opravdu! Nikdy jsme si nepomysleli, že se budeme Cuviera jednou zastávat! Ale toto zde je opravdu pře-

spříliš! Jak to může vyslovit studovaný chirurg?“ O rok později, opět v časopise *Isis*, Oken znovu zdůrazňuje: „Jde o omyl: ... každá jednotlivá kost tohoto živočicha říká hlasitě a jasně: jde o ještěra z řádu plazů.“ A Cuvier při této příležitosti dává Colliniho objevu oficiální znění svého předtím jen formálně navrženého jména – *Pterodactylus*.

Cuvier se k tajemným nálezům vrací i později. Pokračuje v obhajování příslušnosti svého pterodaktyla na stránkách rozsáhlého díla *Recherches sur les Ossements fossiles* (Výzkumy fosilních kostí). Vyobrazuje zde slavnou desku znovu a podrobně rozebírá zásadní rozdíly její plazí kostry s kostrou savce – netopýra. Všimá si zejména odlišného utváření chrupu: „U netopýrů lze rozeznat tři funkční skupiny zubů – řezáky, špičáky a stoličky (funkčně rozlišené, v dnešní terminologii heterodontní) – zatímco *Pterodactylus* má jako většina plazů zuby jednoduché, špičaté a hlavně jednotné“ (funkčně nerozlišené, homodontní). Dále zmiňuje rozdíly u obratlů, žeber a páneve a ve stavbě končetin, které jsou podobné ještěřům, ale odlišné od ptáků a savců. Cuvierův závěr o létajících plazech s nosnou plochou vztuženou jedním prstem, kteří se živili hmyzem a malými živočichy, se postupně prosadil a platí dodnes.

Systém a vývoj pterosaurů

Létaví plazi se až donedávna dělili na dvě vzájemně navazující vývojové skupiny (podřády) – starší ocasaté ramforynchy (*Rhamphorhynchoidea*) a mladší bezocasé pterodaktyly (*Pterodactyloidea*). Nové doklady však toto dělení oslabují a přinášejí důkazy o přechodných typech a o přežívání některých linií ocasatých ramforynchů i během křídly.

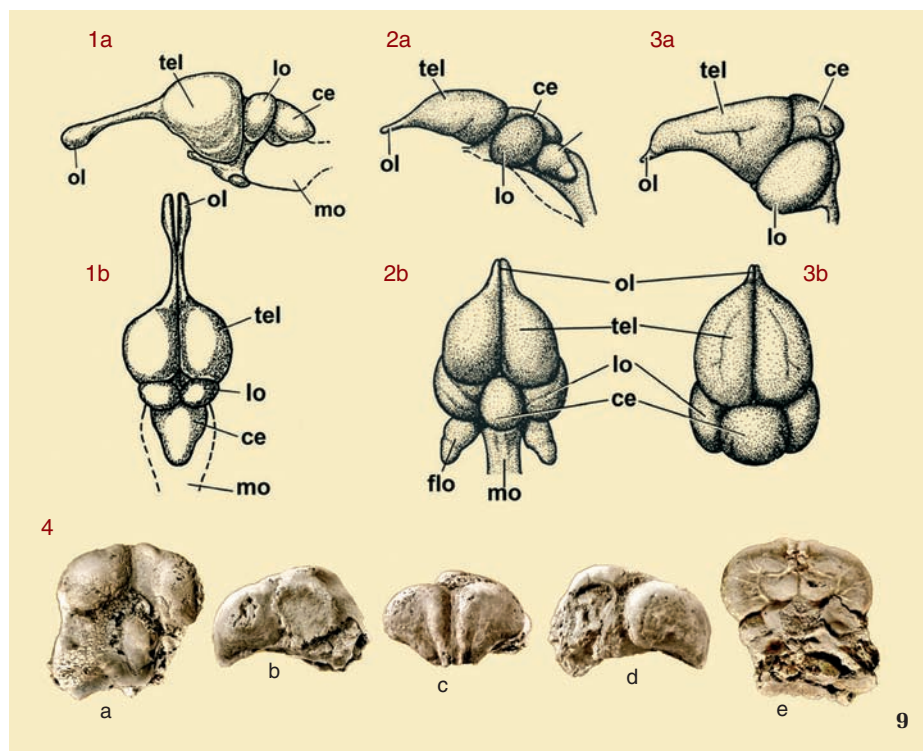
Ramforynchové

Dlouhoocasí létaví plazi byli ve svrchnojurských litografických solnhofenských vrstvách na vrcholu svého vývoje a na

konci jury před zhruba 135 miliony let z větší části vymřeli. Jejich typickou vlastností byl – až na vzácné výjimky – dlouhý ocas s přibližně 40 obratli vyztuženými tenkými provazci zkostnatělých (osifikovaných) šlach. Určitě to byl významný prvek v letu a vrstvy jemných kalových vápenců ve vzácných případech zachovaly na jeho špicí kosodélný praporec jako směřové kormidélko. Jeho pravou svislou (sagitální) polohu rozpoznal hned na počátku diskusí O. Marsh (jeho správným argumentem byl lehce nesouměrný obrys praporce), a to na podkladě originálu ze solnhofenských vrstev, který jako unikát získal již v r. 1873 pro sbírky své univerzity v Yale. Ramforynchové měli ve srovnání s krátkoocasými pterodaktyly kratší krk a větší lebku se silnějším chrupem v čelistech, týlní skloubení lebky v ose krku umožňovalo přímé držení hlavy při letu. Utváření chrupu jasně vypovídá, že se ramforynchové živili rybami a tento původní odhad potvrdil později vzácný objev kostí drobné rybky v břišní dutině. Příklady rodů ramforynchů (obr. 14 a 16):

▣ *Rhamphorhynchus* je nejhojnějším rodem solnhofenských vrstev a jeho pět druhů může představovat stadia ontogeneze, tedy růstovou řadu jediného druhu (obr. 16a–e). Délka lebky nejmenšího druhu *R. longicaudatus* s rozpětím křídel asi 40 cm byla 3 cm, druhu *R. gemmingsi* asi 12,5 cm a délka lebky největšího druhu *R. longiceps* s rozpětím křídel 1,75 m byla 19 cm. Na hrotech čelistí byl pravděpodobně špičatý zobák.

▣ *Dimorphodon* patří k prvním a zároveň geologicky nejstarším nálezům pterosaurů – pochází z tzv. modrých jílovců spodní jury (liasu) v jižní Anglii, odhalených na útesech mořského pobřeží u města Lyme Regis v hrabství Dorset. Pozoruhodné je, že ho objevila první známá profesionální sběratelka přírodnin, místní rodačka Mary Anningová (1799–1847). Ta poskytla svůj objev profesorovi geologie reverendu W. Bucklandovi, který jej



9 Srovnání tvaru a skladby mozků u krokodýla a u pterosaurů (1–3). Jejich doklady poprvé objevil anglický badatel H. G. Seeley r. 1871, byly podrobně popisovány např. u spodnojurského rodu *Paraphicephalus* s odkrytými částmi obou hemisfér koncového mozku.

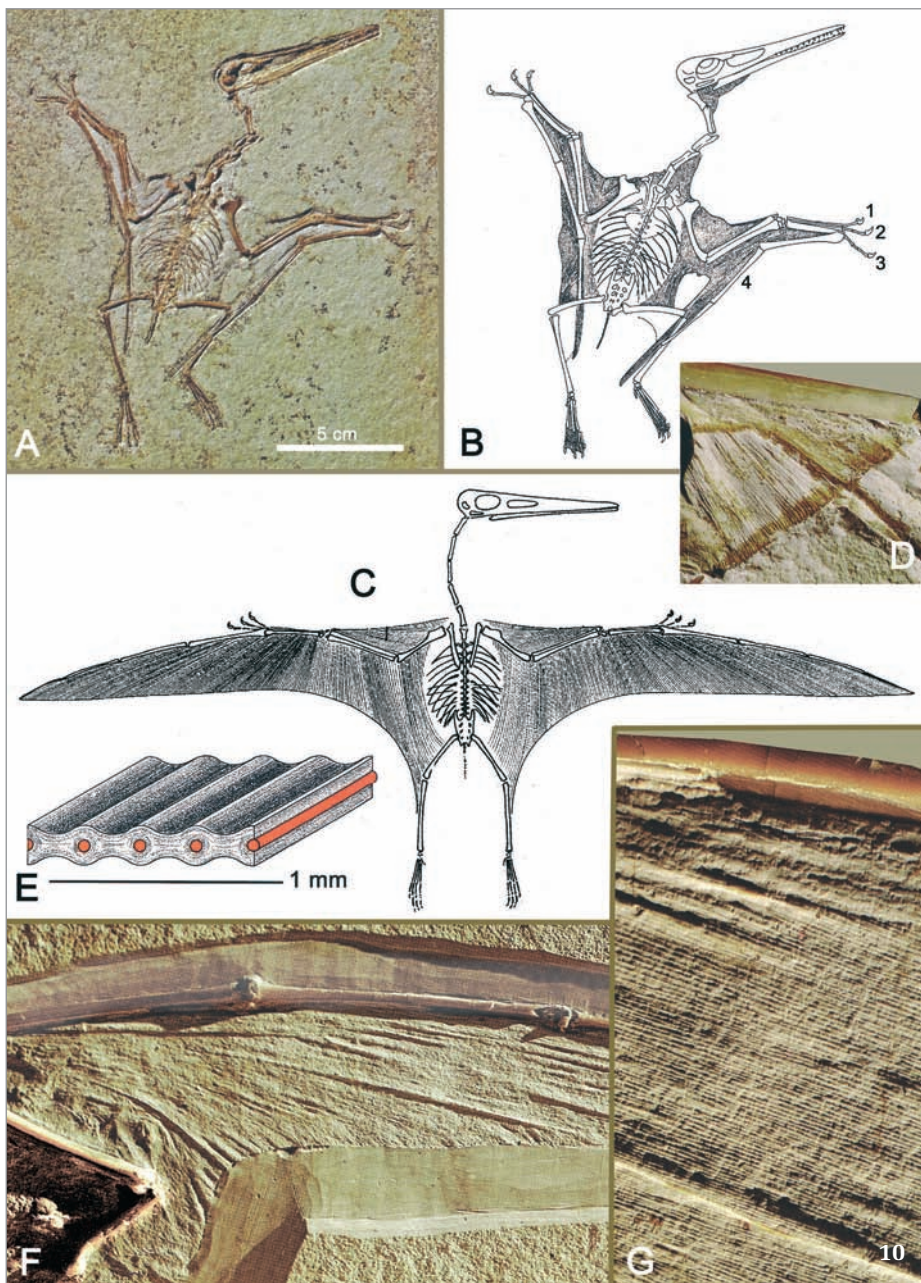
1a, b – krokodýl, 2a, b – rod ramforyncha *Paraphicephalus*, 3a, b – rod *Pterodactylus*; ol – čichový lalok (lobus olfactorius), tel – koncový mozek (telencephalon), pi – epifýza (pineální žláza), lo – zrakový lalok (lobus opticus), mo – prodloužená mícha (medulla oblongata), hy – hypofýza, ce – mozeček (cerebellum), flo – flocculus.

4 – unikátní nález přirozeného vylitku mozkovny jestřába (*Accipiter*) ze spodnomiocenních termálních travertínů z Tuchořic u Loun. Pohledy: a – shora, b, d z boku, c – zepředu (s viditelnými čichovými laloky), e – zespoda (s viditelnými cévami na bázi koncového mozku). Podle J. Mlíkovského (1977), foto O. Fejfar.

10 Nosná blána u pterosaurů. A – exemplář hojného druhu *Pterodactylus kochi* ze solnhofenských vrstev ve vídeňském Přírodovědném muzeu proslul unikátně zachovanou letovou blánou, kterou popsal Othenio Abel v r. 1919;

B – grafická interpretace ukazuje průběh a rozsah letových blan a dokonce i otisk hltanového potravního vaku pod lebkou; C – rekonstrukce letové blány vídeňského pterodaktyla s vyztužením aktinofibrilními vlákny, která zaručovala specifické vlastnosti nosné plochy při letu;

E – schéma letové blány pterosaurů s vlákny aktinofibril (o průměru 0,05 mm, červeně). Ačkoli podle novějších výzkumů je blána většinou stlačena do jedné roviny, ve skutečnosti se skládá ze tří vrstev – vrchní vláknité, střední se sítí svalů a spodní se sítí krevního zásobení; D, F, G – detaily vláknité struktury kožovité blány křídla rodu *Ramphorhynchus*



r. 1829 popsal pod jménem *Pterodactylus macronyx* (pterodaktýl s velkými drápy na volných prstech křídél i nohou). Na kostře však chyběla lebka a tu se podařilo objevit až r. 1858 opět na útěsech v Lyme Regis – nález popsal Richard Owen. Ukázalo se, že jde o nový rod s rozpětím křídel 1,4 m a s nápadně dlouhou (21,5 cm) a vysokou lebkou, dlouhý ocas se 30 obraty proradil příslušnost ke skupině ramforynchů. *Dimorphodon* měl poměrně krátká křídla a dlouhé mohutné nohy s nápadnými drápy, což vedlo k názoru, že byl dobrým běžcem a dobře šplhal po skalních útěsech. Vcelku jde o starobylý typ pterosaurů, období svrchnotriasových rodů *Eudimorphodon* a *Preonodactylus* – o tom svědčí i chrup dvojího typu (odtud Owenovo jméno). Je pravděpodobné, že se *Dimorphodon* vyvinul z okruhu těchto dvou rodů.

■ *Scaphognathus* je vzácný, jsou známy jen dva exempláře. První, popsaný r. 1830, patří k nejstarším solnhofenským objevům. Je zachována jen přední část těla s nápadně mohutnou lebkou, a proto jej profesor přírodních věd na univerzitě v Bonnu Georg August Goldfuss (1782–1848) pokládal za krátkoocasého pterodaktyla a nazval jej

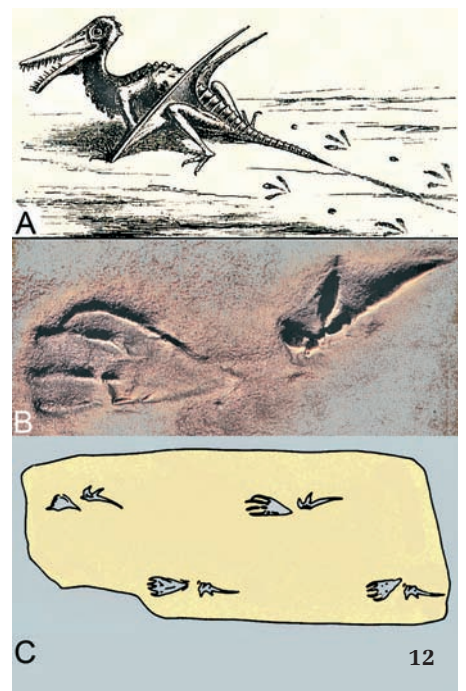
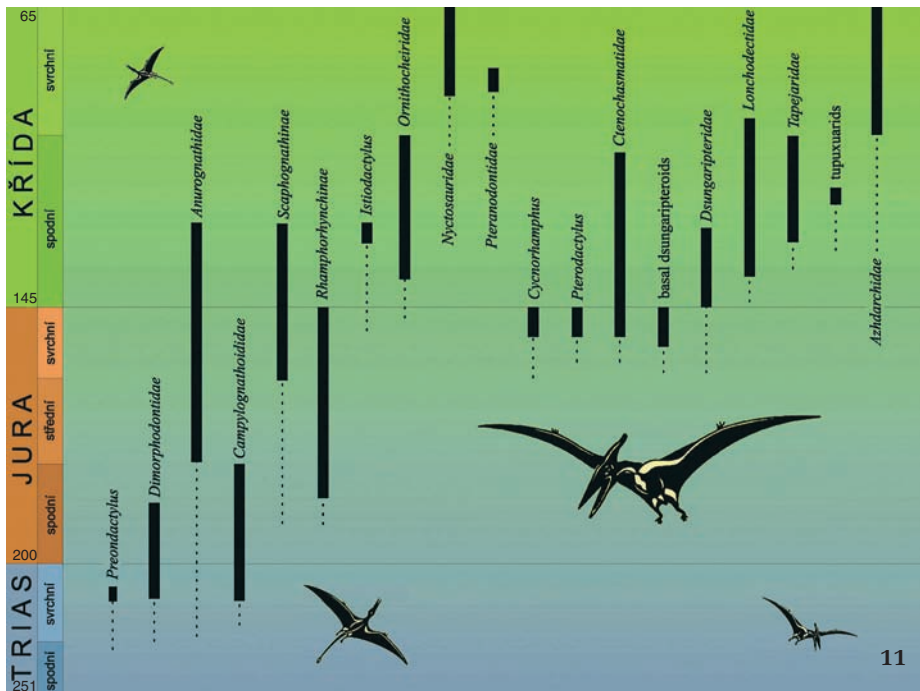
Pterodactylus crassirostris (tzn. s masivní tlamou). První popis druhého nálezu pterosaurů přednesl na 8. sjezdu přírodovědců a lékařů v Heidelbergu v r. 1829. Text vyšel o rok později s vyobrazením lebky (obr. 5A) v časopise *Isis* Lorenze Okena, jednoho z organizátorů zmíněného sjezdu. Text popisu je zajímavý a poučný, zmiňuje se např. vůbec poprvé o existenci pokryvu těla pterosaurů připomínajícího srst savců, a to na obvodu letové blány a na hřbetu (jde dokonce tak daleko, že hovoří o podobnosti s peřím!). Svůj úsudek uzavírá G. A. Goldfuss takto: „...toto zvíře je napůl krokodýl a napůl *Monitor* (varan), je oděn jako pták, nicméně s úmyslem stát se netopýrem.“ Teprve další nález mladého jedince (s rozpětím křídel asi 50 cm) z lomu v Mühlheimu u Eichstättu prozradil vedle delšího ocasu přítomnost i další vlastnosti ramforynchů – mnichovský paleontolog Johann A. Wagner pro něho r. 1861 stanovil nový rod *Scaphognathus*. Goldfussův originál patří dospělému jedinci s rozpětím křídel přibližně 90 cm.

■ *Anurognathus* se zcela vymyká z běžného rámce pterosaurů, existuje pouze jediný doklad. Patří k nejmenším zástupcům

ramforynchů – paradoxně s kratičkým ocasem a nápadně dlouhými křídly, délka lebky je jen 3 cm, délka trupu pouze 5 cm, zato rozpětí křídel více než 50 cm. Také nezvykle vysoká a krátká lebka svědčí o tom, že byl jako lovec hmyzu obdobou netopýrů.

Pterodaktylové

Krátkoocasí létaví plazi – pterodaktylové představující mladší fázi vývoje pterosaurů – se oddělili s velkou pravděpodobností někdy během jury ze starší skupiny dlouhoocasých ramforynchů. Přechodné vývojové stadium mezi nimi není známé a protože svrchnotriasové solnhofenské litografické vrstvy již obsahují řadu jejich odlišných zástupců, svědčí to o delším předchozím vývoji. Obě skupiny solnhofenských pterosaurů jsou právě v tomto období skoro stejně hojné, ramforynchové však ustupují na sklonku jury do pozadí, a v křídle tak dominují převážně pterodaktylové. A právě ti se v závěru druhohor při celosvětovém rozšíření bohatě rozvinuli a na konci svého vývoje dokonce vytvořili dosud největší známé letce všech dob.



11 **Fylogeneze pterosaurů** probíhala během druhohor a trvala asi 170 milionů let. Nejstarší doklady jsou datovány začátkem svrchního triasu v severní Itálii, kde známe již hotový model pterosaurů, takže jejich počátky spadají pravděpodobně již do středního triasu. Létaví plazi se až donedávna dělili na dvě vzájemně navazující vývojové skupiny (podřády) – starší ocasaté ramforynchy (*Rhamphorhynchoidea*), kteří na konci jury vymřeli, a mladší bezocasé pterodaktily (*Pterodactyloidea*), kteří se objevili ve svrchní juře a vývojové optimum zažili během křídly. Nové doklady však toto dělení oslabují a přinášejí důkazy jednak o přechodných typech a jednak o přežívání dvou linií ocasatých ramforynchů (*Anurognathidae*, *Scaphognathinae*) ve spodní křídě. Svrchní křídly a jejího závěru se dožívají jen dvě čeledi krátkoocasých pterodaktylů – severoameričtí nyktosauri (*Nyctosauridae*) a jihoameričtí azdarchidi (*Azdarchidae*). Pterosaurus stihl podobný osud jako většinu dinosaurů, žádný nepřekročil hranici křída–třetího-ry. Výjimku tak tvoří jen odvození teropodní dinosaurů – ptáci

12 **Stopy pterosaurů.** Albert Opper se zajímal jako první o četné stopy na vrstevních plochách solnhofenských vápenců.

Jeden typ nazval *Ichnites lithographicus* a domníval se, že mohou patřit archeopteryxovi. Později se ukázalo, že šlo o stopy korýše ostrorepa rodu *Mesolimulus*. Opperovým objevem se inspiroval Francouz L. Figuier v knize *Život před potopou* z r. 1863 a ilustrátor F. Riou v ní zpodobnil kráčejičího pterosaura se stopami zanechanými na pláži solnhofenské laguny (A). Detail skutečných pravostanných stop pterosaura, vlevo otisk chodidla nohy, vpravo otisk 1.–3. prstů křídla (B). Část série stejných stop na vrstevní ploše jemných říčních pískovců svrchnojurského souvrství Morrison ve státě Utah (USA). Upraveno podle W. Stokese (1957)

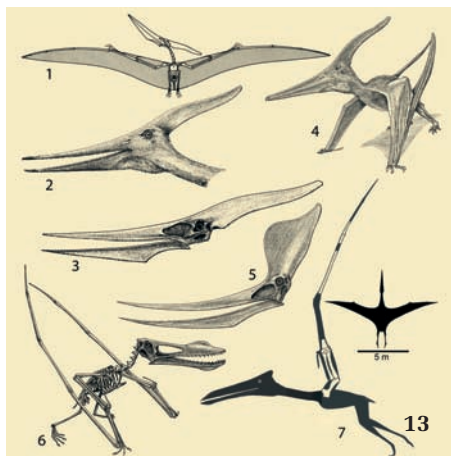
13 **Příklad lebek a rekonstrukcí skupiny pterodaktylů.** 1–4: Významný velký druh pterosaura *Pteranodon ingens* ze svrchní niobrarské křídly ve státě Nebraska (USA) patří zároveň k posledním mohykánům pterosaurů. Byl jedním z posledních zástupců létavých plazů druhohor. 1 – rekonstrukce jedince s rozpětím křídél až 7 m, 2 – rekonstrukce hlavy, 3 – lebka dlouhá až 1,8 m, 4 – rekonstrukce jedince a kostry za chůze, 5 – lebka příbuzného druhu ze stejných vrstev *P. sternbergi* (délka lebky cca 2 m), 6 – rod *Anhanguera* ze spodnokřídového naleziště souvrství Santana v Brazílii, rekonstrukce chůze po zemi – lovil ryby za letu nad hladinou vnošením spodní čelisti, 7 – *Quetzalcoatlus northropi* z nejmladší křídly v západní Texasu patří k největším (rozpětí křídél až 12 m, hmotnost 85–90 kg) a zároveň ke geologicky nejmladším pterosaurům těsně před jejich vymřením; rekonstrukce startu při běhu na zemi, vpravo silueta jedince za letu

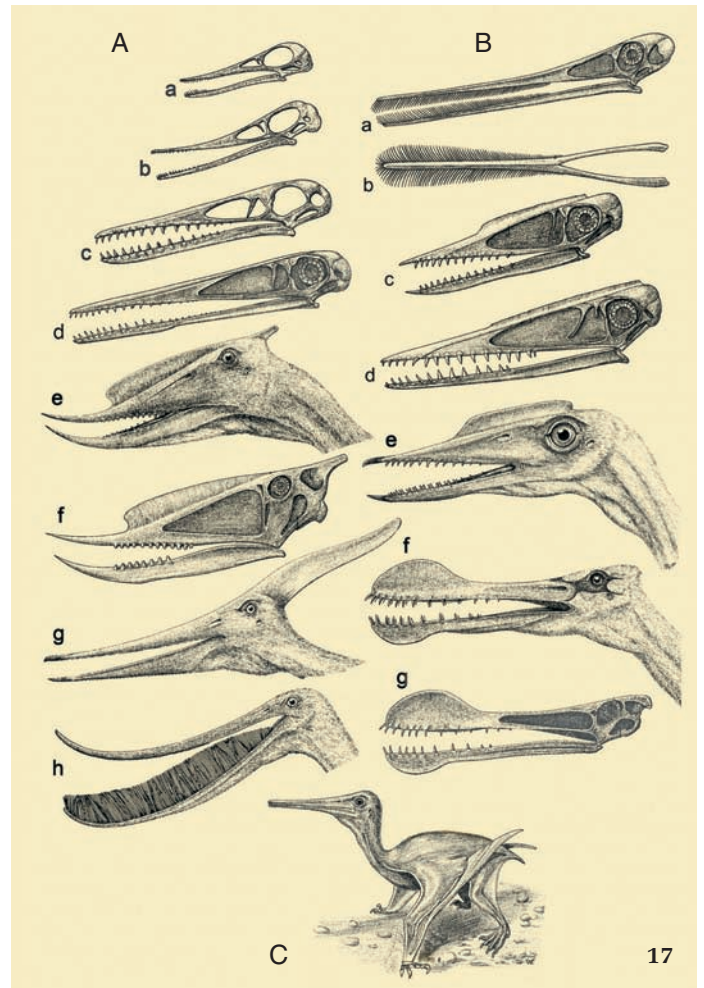
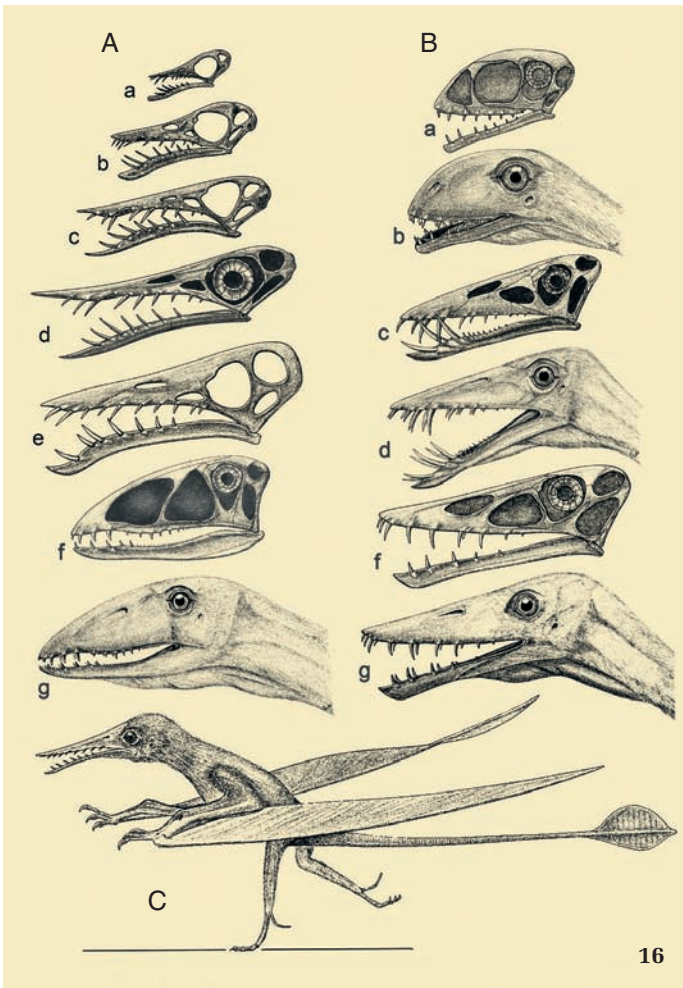
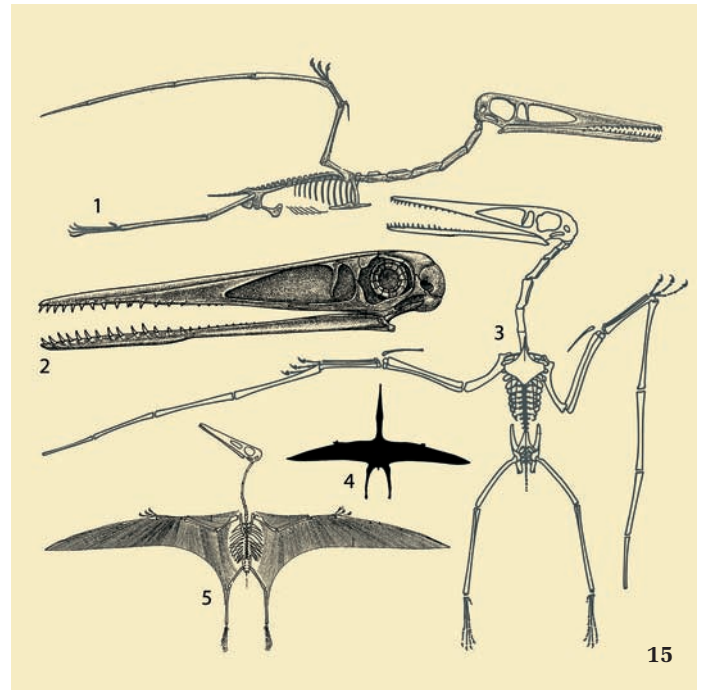
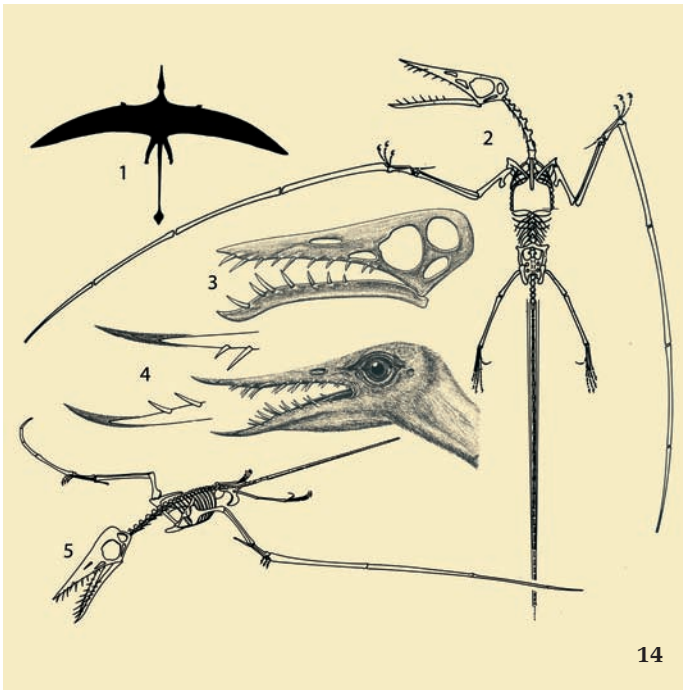
14 **Příklad dlouhoocasých ramforynchů.** *Rhamphorhynchus muensteri*: 1 – obrys těla shora, 2 a 5 – kostra zdola (2) a za letu z boku se skloněnou hlavou při lovu ryb (5), 3 – lebka z boku, 4 – rekonstrukce hlavy a obou čelistí s rohovinovými násadci „zobáku“. Podle P. Wellnhofera (1991)

15 **Příklad krátkoocasých pterodaktylů:** *Pterodactylus kochi*, jeden z nejhojnějších v Solnhofenu. 1 – kostra z boku, 2 – lebka z boku, 3 – pod hrudním košem je kosodélná prsní kost pro úpon létacích svalů, 4 – obrys těla shora, 5 – kostra s letovou blánou s naznačenou vláknitou strukturou

16 **Příklady lebek a rekonstrukcí hlav skupiny ramforynchů.** Aa–e: lebky druhů rodu *Rhamphorhynchus longicaudus* (a), *intermedius* (b), *muensteri* (c), *gemmingi* (d) a *longiceps* (e). Tyto různé velké a podobné lebky jsou ze solnhofenských vrstev, může však jít o vývoj jedinců jednoho druhu. Délka lebek je od 3 do 19 cm, rozpětí křídél 0,4–1,75 m; Af, g – pro hmyzožravý rod *Dimorphodon* jsou charakteristické dva typy zubů a vysoká lebka (f), rekonstrukce hlavy (g); Ba, b – vzácný hmyzožravý *Anurognathus* s rozpětím křídél 50 cm má vysokou a krátkou lebku (3 cm); Bc, d – rod *Dorygnathus* z vrstev spodní jury s rozpětím křídél 1 m byl lovcem ryb, jeho přední ostré, vzájemně do sebe zapadající zuby byly uzpůsobeny k zachycení kluzké rybí kořisti; Bf, g – také chrup vzácného rodu *Scaphognathus* s rozpětím křídél 90 cm a délkou lebky 11,5 cm svědčí o lovu malých ryb; C – rekonstrukce na prstech nohou běžícího rodu *Ramphorhynchus* se svisle orientovaným rýdovacím praporem na ocasu navržená K. Padianem (1983)

17 **Příklady lebek a rekonstrukcí hlav skupiny pterodaktylů.** Aa–d: různé velké lebky rodu *Pterodactylus* (od 3 do 19 cm, rozpětí křídél 0,4–1,75 m) ze solnhofenských vrstev byly popsány pod různými jmény, může však jít o růstovou řadu (ontogenezi) jednoho druhu; Ae, f – rod *Dzungaripterus* s příbuzným rodem *Phobetor* (délka lebky až 50 cm, rozpětí křídél 3–3,5 m) jsou velcí pterosauri ze svrchní jury až střední křídly Asie – ostré nahoru stočené čelisti se zobákem a sérií tupých masivních zubů byly přizpůsobeny k otvírání lastur a lovu korýšů, lebka měla na čelní straně plochý kýl účelný

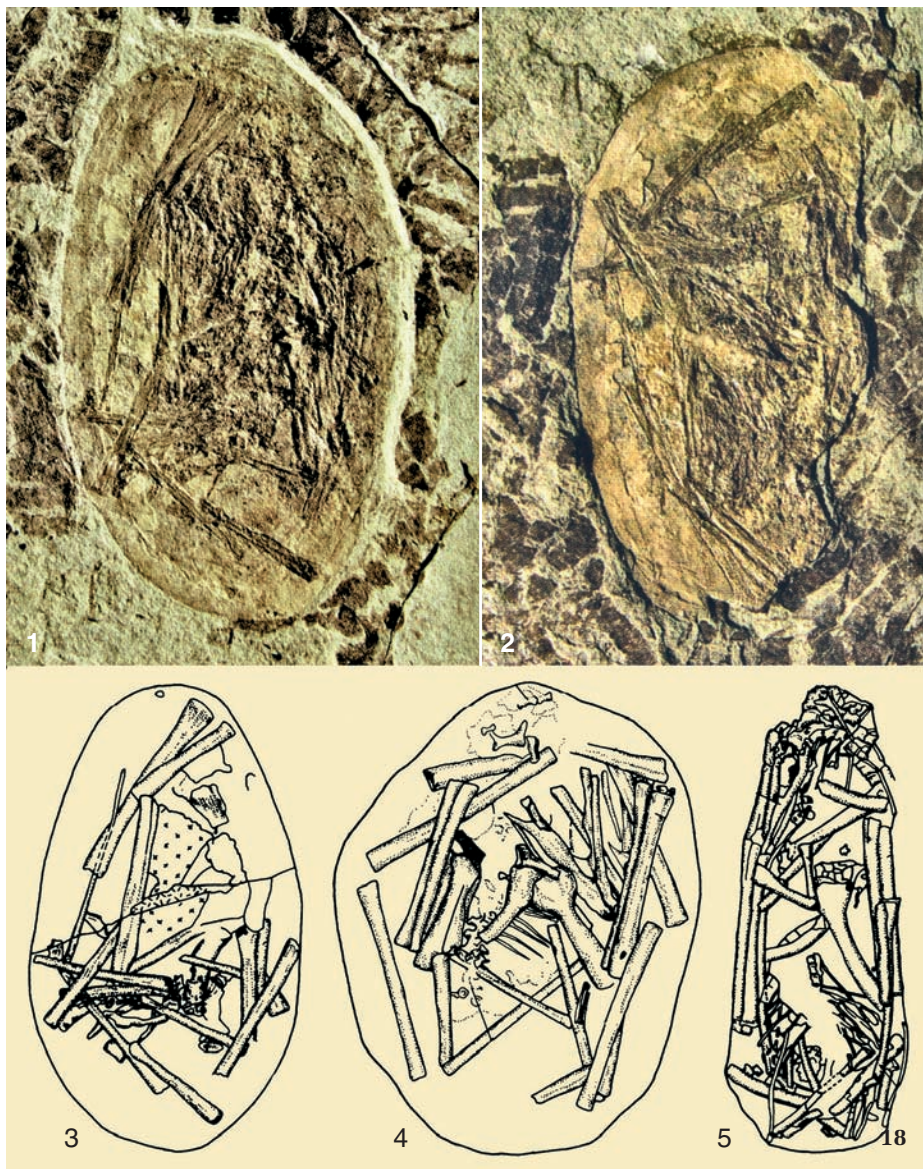




při kormidlování letu; Ag – *Pteranodon ingens* (délka lebky 1,8 m, rozpětí křídel až 9 m) z niobrarské křídly; Ah – hlava rodu *Pterodaustro* (délka lebky 24 cm, rozpětí křídel 1,33 m) ze spodnokřídového souvrství Lagarcito provincie San Luis v Argentině je dalším příkladem adaptace k získávání (procezování) mořského planktonu – hustý kartáč stovek tenkých zubů je pouze ve spodní čelisti, bezzubá horní čelist se při sevření vkládá do obou řad „kartáčového“ chrupu;

Ba, b – hustý hřebcovitý chrup (u dospělého exempláře může být 250–360 zubů!) poměrně vzácného rodu *Ctenochasma* je obdobou předchozího jihoamerického rodu *Pterodaustro* (délka lebky až 20 cm, rozpětí křídel 1,2 m) a je rovněž nezávisle vzniklou adaptací na cezení planktonu; Bc, d, e – rod *Germanodactylus* s typickým nízkým kýlem na lebce (délka 13 cm, rozpětí křídel až 1 m), na rekonstrukci mají čelisti ostří rohovinový zobák; Bf, g – velký rod *Tropeognathus*

s úzkou lebkou (délka cca 67 cm, rozpětí křídel až 6,2 m) pochází z bohatého naleziště spodnokřídového souvrství Santana v Brazílii – ve stejné době žil v Evropě příbuzný rod *Criorhynchus* rovněž se svisle zploštělými předními částmi čelistí (adaptace k lovu ryb za letu vnořením této části lebky pod hladinu) popsany R. Owenem r. 1874; C – boční pohled na hojný druh *Pterodactylus kochi*. Obr. 15–17 podle P. Wellnhofera (1991)



18 V r. 2004 vyšly hned dvě zprávy o vejcích pterosaurů, v obou případech ze spodní křídly – z jeholských vrstev východočínské oblasti Yixiang (1, 3, 4) a z oblasti San Luis v Argentině (2, 5). Jde o nevylíhlá embrya pterosaurů ve vejcích pravděpodobně s kožovitými obaly (délka je 40 mm). Určení druhů bylo v čínském případě jen rámcové (asi dvě formy krátkoocasých pterodaktylů z čeledi *Ornitocheiridae*), zatímco u argentinského exempláře byl stanoven rod *Pterodaustro*, který je také jediným druhem na nalezišti. Upraveno podle X. L. Wang a Z. Zhou (2004), D. M. Unwin (2006)

Francii (délka lebky 15 cm a rozpětí křídel 135 cm).

▣ Rody *Ctenochasma* a *Gnathosaurus* jsou velmi vzácné (je známo jen 6 exemplářů) a dokládají první adaptaci filtrování planktonu na hladině tropických lagun mezi korálovými útesy. Planktonofágie byla běžná i u řady rodů v křídle Jižní Ameriky. Druh *Ctenochasma gracile* (rozpětí křídel 120 cm, délka lebky 20 cm a počet zubů v čelistech 360) popsal r. 1857 Albert Opper a vzácný originál má pozoruhodnou minulost, která se úzce váže k nálezům archeopteryxe v téže době, ve stejné oblasti a stejným sběratelem. Pochází totiž z proslulé sbírky K. Häberleina z Pappenheimu (viz dále) a jako dar pro mnichovskou paleontologickou sbírku ho odkoupil bavorský král Maximilián II.

Gnathosaurus je ještě vzácnější (jsou známy jen dva exempláře) a patří k nejstarším objeveným pterosaurům. Již r. 1832 ho získal sběratel a nadšený evropský paleontolog hrabě Georg z Münsteru, který ho pokládal za druh krokodýla (G. von Münster udržoval čilé a přátelské styky i s naším badatelem hrabětem Kašparem Sternbergem, zakladatelem Vlastivědného muzea v Praze). Nález odborně popsal jiný proslulý paleontolog, povoláním účetní říšského sněmu ve Frankfurtu, Hermann von Meyer jako druh ještěra *Gnathosaurus subulatus*. Příslušnost k pterosaurům byla rozpoznána až v r. 1951, kdy byla objevena celá lebka s nízkým hřebenem (délka lebky 28 cm, počet zubů 130).

Rozmnožování pterosaurů

Přestože jsou pterosauri v solnhofenských vrstvách hojní, důkazy o jejich hnízdění či dokonce o nálezech vajec až donedávna zcela chyběly. V r. 2004 však obléty svět dvě senzační zprávy o vejcích pterosaurů, v obou případech ze spodní křídly a hned na dvou kontinentech – z jeholských vrstev východočínské oblasti Yixiang a ze souvrství Lagarcito oblasti San Luis v Argentině (obr. 18). Podobné nálezy byly známy již dříve, ale nikdy se neprokázal jejich pravý původ. Nyní však nebylo pochyb, že jde doopravdy o nevylíhlá embrya pterosaurů ve vejcích (délka 40 mm). Přitom určení jejich druhů bylo v čínském případě jen rámcové (asi dvě formy skupiny ornitocheirů), zatímco u argentinského exempláře byl stanoven přímo rod *Pterodaustro*, jediný známý druh na lokalitě. Jde o jednoho z nejpodivnějších pterosaurů potravně specializovaného na

Rozpětí křídel pterodaktylů dosahovalo až kolem 12 m. Později byly v libanonské křídle nalezeny duté válcovité kosti pokládáné za fragmenty dlouhých krčních obratlů, ve skutečnosti to byly silné prstní články křídel ještě větších rozměrů. Během rozsáhlé ekologické krize na konci druhohor potkal pterodaktily stejný osud jako dinosaury – žádný z nich nepřekonal hranici do kenozoika.

Ztráta dlouhého ocasu, který hrál u předchozích ramforynchů v letu významnou roli, výrazně ovlivnila tělesné proporce pterodaktylů. Především se prodloužil krk a hlava, s týlním otvorem posunutým dolů, takže hlava byla při letu skloněna šikmo dolů jako u pelikánů. Měli silnější a delší zadní končetiny opatřené blánami mezi prsty, které byly plovací, mohly však hrát i úlohu v letu při rejdrování. Významné změny postihlo utváření chrupu, který se buď celkově přeměnil na sérii stejných kuželových zoubků, nebo se vytvářely různé úpravy k filtrování planktonu na hladině lagun – zprvu to byly do boků vykloněné dlouhé zoubky nebo jakýsi hustý „kartáč“ – obdoba velrybích kostic, které mají vlastně stejný účel.

Proslulé naleziště svrchnokřídlových ptáků a pterosaurů v okolí řeky Smoky Hill River v západním cípu státu Kansas (USA) je v tzv. niobrarském souvrství kansaské

křídly (stupně coniak-santon), kdy byl kontinent Severní Ameriky rozdělen severojižním mořským zálivem. Na jeho březích žila početná hejna ptáků a pterosaurů, zejména hojný rod *Pteranodon* objevený v r. 1870 (již r. 1910 byly ve sbírkách univerzity v Yale doklady v počtu kolem 600 jedinců). Ukázalo se, že právě v tomto období – krátce před vymřením celého řádu pterosaurů – se vyvinula řada největších a zároveň nejbizarnějších draků s rozpětím křídel i přes 10 m a s délkou lebky až 2 m – např. rod *Quetzalcoatlus* (obr. 13) z nejmłodší křídly v západním Texasu (USA). Příklady rodů pterodaktylů (obr. 15 a 17):

▣ *Pterodactylus* je nejhojnější – dnes známe 6 druhů, např. *P. elegans* s rozpětím křídel 36 cm, *P. kochi* (nejhojnější druh) s rozpětím 40 cm, *P. longicollum* s rozpětím křídel 145 cm. Solnhofenský druh *P. grandis* s rozpětím křídel až 2,5 m je největší známý pterosaurus jurského stáří.
 ▣ *Germanodactylus* má dva druhy charakteristické nízkým podélným hřebenem na vrcholu lebky, který mohl nést chrupavčitý kýl usnadňující kormidlování pohybem hlavy za letu. Patří sem *G. cristatus* (s rozpětím křídel 98 cm a délkou lebky 13 cm) a o něco větší *G. ramphanistus* (rozpětí 108 cm a délka lebky 21 cm).
 ▣ *Gallodactylus* je znám poměrně velkým druhem *G. suevicus* z nalezišť v jižní

plankton, který „procezuje“ pomocí hustého kartáčovitého chrupu v obou čelistech (rozpětí křídel 1,40 m, délka lebky dospělého jedince 24 cm).

Vejce byla v obou případech pravděpodobně krátce před vylíhnutím a jejich nález vyvolal dvě otázky. Měla kožnatý obal jako u většiny současných plazů, nebo tvrdou skořáčku jako u ptáků či např. krokodýlů? V případě čínských vajec šlo s jistotou o první případ, u argentinského nálezu byla sice zjištěna tenká vrstva kalcitových krystalů, ta je však známa i u kožnatých blan plazích vajec – pevnou „ptačí“ skořáčku tedy pterosauři zřejmě neměli. Embrya byla překvapivě pokročile vyvinutá, hlavně kosti křídla byly nápadně podobné dospělčům i v proporcích, což svědčí o schopnosti létat – u čínských vajec lze dokonce odhadnout rozpětí křídel na 30 cm. Navíc se u nich zachovala letová blána i s typickým vláknitým vyztužením.

Lze tedy předpokládat, že mláďata mohla záhy po vylíhnutí létat? Badatelé v této souvislosti poukázali na již dlouho známé doklady mladých jedinců popisovaných původně jako samostatné rody jak ze solnhofenské oblasti, tak v poslední době i ze spodní argentinské křídly (právě rod *Pterodaustro*) a dále v Mongolsku a Uzbekistánu. Jde vždy o jedince nápadně podobné zmíněným zárodkům ve vejcích. Přitom je důležité, že tato mláďata byla nalezena ve stejných vrstvách současně s hojnými dospělými jedinci. Nyní nám tuto okolnost potvrzují rozborů koster mláďat ještě ve vejcích. Položenou otázku tedy můžeme s velkou pravděpodobností zodpovědět kladně – mláďata byla záhy po vylíhnutí

schopna aktivně létat, dokonce společně se svými staršími soukmenovci. To se ovšem týká bezprostředně jejich potravy, během ontogeneze se povaha potravy nutně měnila – na počátku to byly jistě menší druhy létavého hmyzu.

Zbývá zodpovědět otázku – jak pterosauři hnízili? Asi sotva seděli na vejcích, pravděpodobně kladli vejce na vyhřátá místa do písku, nebo je zahrabávali do tlející vegetace jako ptáci taboni čeledi *Megapodiidae*. Doklady o tom zřejmě nenalezeme – možnost jejich zachování je mizivá (není náhodou, že neznáme fosilní snůšky vajec či hnízdiště jiných menších plazů, např. želv – až v r. 2008 bylo popsáno pět želvích vajec v těle 75 milionů let staré samice z kanadské Alaberty). Na druhé straně je, na rozdíl od letounů a ptáků, nápadná časná schopnost vylíhnutých pterosaurů ihned létat. Jaký byl selekční tlak ke vzniku této vlastnosti? Nehrál zde úlohu fakt intenzivního lovu mláďat přímo soukmenovci pterosaurů? Zdá se, že to mohla být ta pravá příčina – únik letem byl nejlepší obranou.

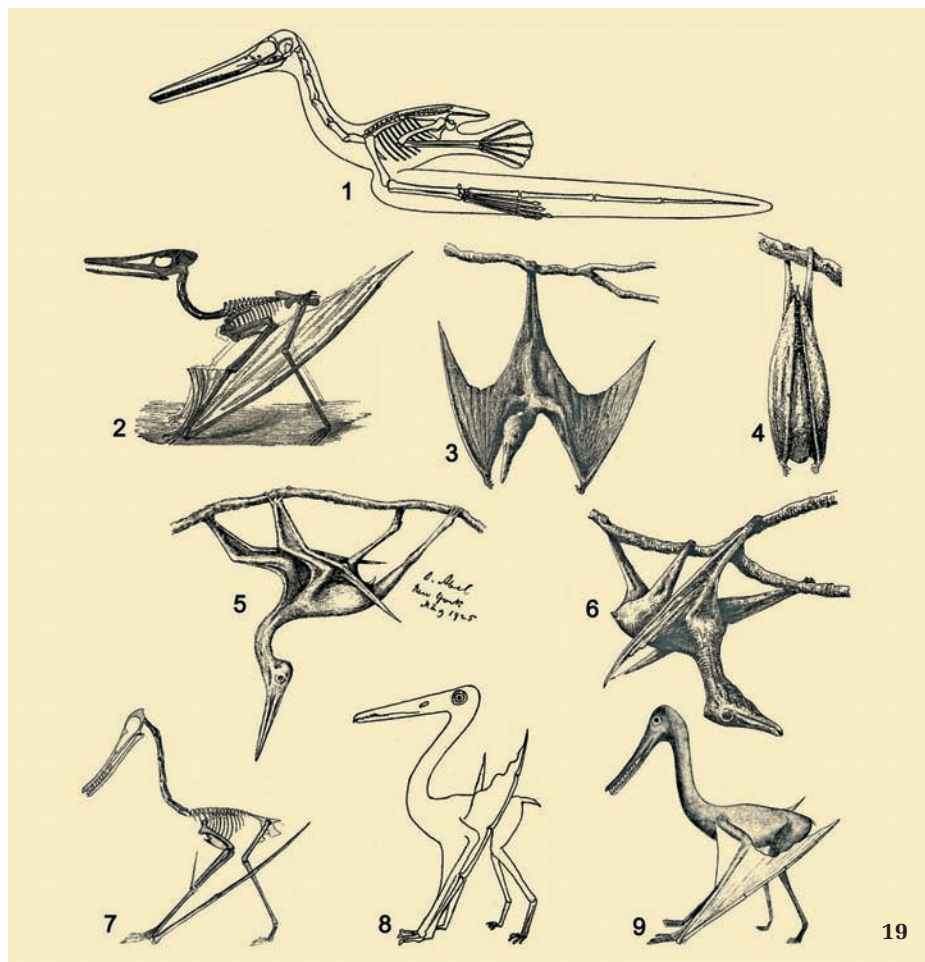
Jak se pterosauři pohybovali na zemi a jak odpočívali?

Jak víme, již nejstarší úvahy badatelů se shodovaly v tom, že pterosauři aktivně létali. Záhy se však objevily představy o tom, jak se vlastně pohybovali na zemi a jak odpočívali. Zajímavé je, že se zpodobnění jejich pohybu či stání na pevné zemi již v samotných počátcích bádání nápadně shodují a také složení křídla v klidu odpovídá dnešnímu stavu výzkumů. Pohyb pterosaurů na zemi souvisí s tím, že např. na povrchu solnhofenských desek byly již

dlouho známé početné stopy po lezení. První, kdo s touto myšlenkou přišel, byl v r. 1862 německý geolog a paleontolog Albert Oepel. Domníval se však, že objevil stopy archeopteryxe a nazval je *Ichnites lithographicus*. Pozdější bádání oboru tzv. ichnologie však tyto úvahy opravila – ukázalo se, že šlo většinou o dvojestopé doklady pohybu korýšů rodu *Mesolimulus*. Právě stopy pterosaurů na zemi objevil až William L. Stokes r. 1957 ve svrchnojurském souvrství Morrison ve státě Utah v USA (Morrisonské říční usazeniny jsou vrstvami proslulého naleziště Dinosaur National Monument) a popsal je pod jménem *Pteraichnus*. Z jeho schématu je zřejmé, že čtyři prsty nohou jsou obráceny dopředu, ale volné tři prsty „kráčejícího“ křídla (anatomicky ruky) jsou orientovány do boku (obr. 12C). Navíc jsou stopy nohou méně hluboké a mohou v řadě stop i chybět – z toho byl vyvozen závěr, že pterosaurus kráčel někdy jen na složeném křídle a tělo i s ocasem bylo vyváženo hlavou.

Existovaly však i jiné názory. Např. mnichovský zoolog Johann G. Wagler zveřejnil r. 1831 představu plovoucího pterodaktyla (obr. 19), který k pohybu používal blány mezi prsty nohou. Vídeňský profesor O. Abel (1875–1946) zase řešil ve svých kresbách odpočinek či spánek pterodaktylů zachycených ve větvích stromů obráceně tělem dolů, jak to známe u současných kaloňů (obr. 19).

Opustme nyní svět pterosaurů a věnujme se jejich úspěšnějším bratrancům – opeřeným teropodním dinosaurům – ptákům, kteří soubor s pterosaury o prvenství ve vzduchu vyhráli teprve na sklonku druhohor.



19 Jak se pterosauři pohybovali na zemi a jak odpočívali? Také toto téma zaměstnávalo badatele od prvních objevů.

1 – Johann G. Wagler, profesor zoologie v Mnichově pokládal ve své učebnici z r. 1830 pterodaktyly spolu se současnými ichtyosaury a plesiosaury za mořské živočichy s plovacími blánami, kteří své prodloužené přední končetiny užívali podobně jako dnešní tučňáci;

2 – profesor geologie na univerzitě v Tübingenu F. A. Quenstedt (1809–89) zpodobnil svůj objev druhu *Pterodactylus suevicus* se zvláštním pojetím vyztužení křídel třemi zápěstními kůstky; 3–6: způsob odpočinku rodu *Pterodactylus* v pojetí profesora paleontologie vídeňské univerzity O. Abela zavěšením ve větvích stromů tělem dolů jako u současných letounů, např. u kaloňů;

7–9: tři pojetí rodu *Pterodactylus* od anglického badatele a profesora geologie na King's College v Londýně Harry Goviera Seeleyho (1839–1909) ze spisu *Dragons of the Air. An Account of Extinct Flying Reptiles* (Vzdušní draci. Pojednání o vymřelých létavých plazech) z r. 1901. Seeley proslul svými spisy o fosilních plazech, je např. autorem platného dělení dinosaurů na *Ornithischia* (dinosaurů s ptačí páňví) a *Saurischia* (s plazí páňví). Vytvořil rovněž dva názvy pro létající plazy – *Saurornia* a *Ornithosauria*, ale název *Pterosauria* stanovený Johannem Jacobem Kaupem v r. 1834 má prioritu a je platný