

# Závěr

Aktivní letci mezi obratlovci vznikali v geologické minulosti v pořadí: pterosauři (ve svrchním triasu), ptáci (ve svrchní juře), letouni (ve spodním eocénu). Přestože vývoj probíhal ve třech nezávislých liniích, všechny pravděpodobně použily na počátku stejný „nápad“ – lapání letící kořisti předními končetinami – budoucími křídly. Pterosauři a letouni žili původně na stromech jako čtyřnozí obratlovci a byli nejprve pasivními letci, při vzniku jejich blanitých křídel ustrnula úroveň nohou na nízkém stupni, pohyb na zemi byl již od počátku omezený a takový zůstal i nadále. Obě skupiny se schopnosti létat nevzdají – jsou vývojem odsouzeny k létání. Vývoj ptáků je zcela odlišný – jejich předchůdci byli na počátku běžícími lovci. Původně dominantní funkce nohou pro pohyb na zemi se sice při rozvoji křídel postupně snížila, ale zůstala u všech linií ptáků v různých úpravách zachována. Při ztrátě letu jsou nohy připraveny znovu převzít funkci pohybu, a to vysvětluje časté návraty k nelétavým formám.

## Pterosauři – zánik koncem druhohor

Létající plazi byli zřejmě v pořadí prvními obratlovci, kteří dosáhli aktivního letu. Tři rody: *Eudimorphodon*, *Preonodactylus* a *Peteinosaurus* ze svrchního triasu v severní Itálii před cca 220 miliony let jsou jejich nejstaršími doklady, a přesto představují už dokonalý a hotový model křídla stejné konstrukce jako u všech pozdějších pterosaurů. Pouze jejich chrup a lebka nesou ještě archaické znaky. Také u obou dalších skupin neznáme vlastní spojovací články. Období přechodu či vzniku letu bylo zřejmě krátké, a jeho pravděpodobnost zachování v geologickém záznamu je proto velmi nízká. Přitom však shoda ve stavbě letového orgánu (křídla) je nápadná a to nasvědčuje, že se tyto adaptace udály v malém okruhu populace.

Počátečním stadiem vývoje pterosaurů a savčích letounů byla malá stromová zvířata s tím rozdílem, že zrakově dobře vybavení diapsidní plazi – pterosauři byli aktivní za dne, kdežto synapsidní před-

chůdci savčích letounů byli jako noční predátoři vybaveni spíše dokonalým sluchem a čichem, a v tomto rámci se rozvíjeli i nadále. Nosné blány budoucích křídel využívali nejprve k lapání létající kořisti – hmyzu a v zápětí i k aktivnímu letu.

V průběhu druhohor se výskyt pterosaurů a složení jejich populací výrazně měnily. Optimum trvalo od svrchní jury do spodní křídy, kdy ocasatí ramforynchové a bezocasí pterodaktylové zažívali při celosvětovém rozšíření vrchol své druhové diverzity. Převládaly druhy malé a střední velikosti, velké byly vzácné. V závěru druhohor, tj. během střední až svrchní křídy, se skladba až dosud pestré společnosti pterosaurů obrací, malé formy jako zřejmý důsledek rozvoje ptáků skupiny *Neornithes* definitivně mizejí a nadále se vyskytují pouze středně velké až gigantické druhy dvou skupin – pteranodontů a azhdarchidů. Po vymření pteranodontů asi před 80 miliony let se rychle rozšířili pouze azhdarchidí a získali tak

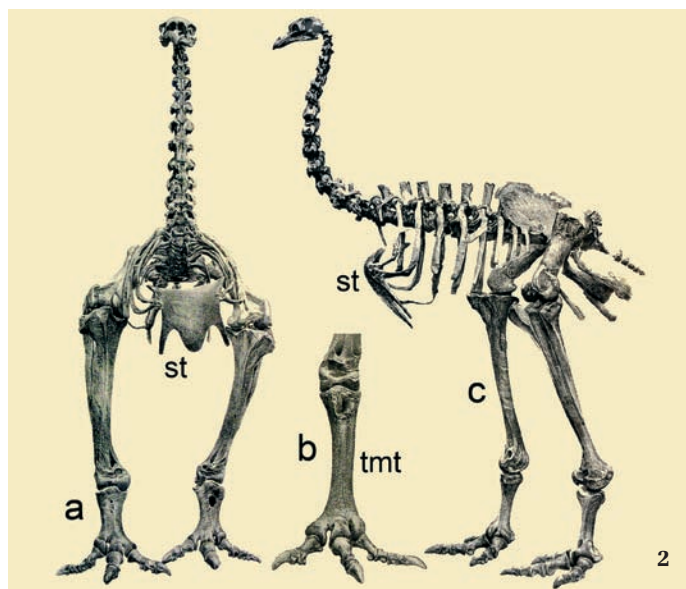
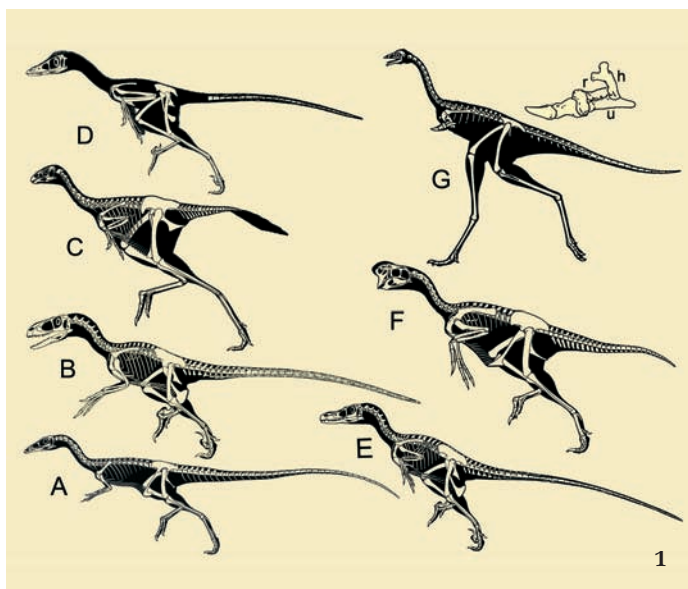
v posledních 15 milionech let existence pterosaurů primát jediné vývojové větve s celosvětovým rozšířením na všech kontinentech. Jsou mezi nimi druhy s rozpětím křídel 1–2 m i obří s rozpětím 5–12 m. Čeleď *Azhdarchidae* s 5–6 rody tak získala primát posledních pterosaurů, kteří se na samém konci druhohor stali jednou z četných obětí globální krize.

## Ptáci

V raných stadiích vývoje ptáků hrála významnou roli postupná osamostatnění tří pohybových jednotek v kombinaci s již existujícím tělním pokryvem – peřím. S tím zároveň probíhalo zdokonalování dýchací a cévní soustavy a tomu se přizpůsobovala i stavba kostry. Tato optimalizace ptáčích organismů, uskutečněná v průběhu křídy ve vývojovém proudu „vrcholných“ moderních ptáků *Euornithes*–*Neornithes*, byla příčinou jejich překonání globální katastrofy na rozhraní druhohor a kenozoika.

Potvrdila se Willistonova-Nopscova teorie, že vývoji aktivního letu ptáků předcházela bipední pohyb či běh na zemi, který souběžně vymánil přední končetinu (budoucí křídlo) z podílu na pohybu po zemi a na podpoře váhy těla. Badatelé znovu potvrdili základní úvahy C. Gegenbauera, E. D. Copea a T. Huxleyho, že stavbu nohy zdědil předek archeopteryxe beze změny po maniraptorních teropodních dinosaurů. John Ostrom odmítl úvahy, že vzájemná podobnost teropodních dinosaurů a ptáků spolu nesouvisí a je pouhou analogií. Dokázal naopak, že stavba končetin malých maniraptorních teropodů a archeopteryxe má společné předky a je proto homologická. Dále prokázal, že vysoká rychlost při lovu hmyzu jako podmínka vzletu byla v počátcích vývoje výlučně v roli nohou.

Na základě těchto úvah vznikla Ostromova kurzoriální teorie lovu (The cursorial predator theory), kdy primární úlohou „prvotního křídla“ bylo již na úrovni teropodů lapání kořisti addukčním pohybem předních opeřených končetin. Tato vlastnost byla preadaptací pohybu křídel ptáčích letu a s tím podle Ostroma souviselo také přizpůsobení peří na prvotních křídlech. Stavba kostry maniraptorů a zejména předních končetin (obr. 1), se již výrazně



1 Neoteropodní dinosauři (*Avepoda*), maniraptoři s ptačím typem zadní i přední končetiny, kteří žili během křídly. Většinou byli opeření a měli další znaky i na kostře (např. kost vidličná, uncinátní výběžky, prsní kost ad.) naznačující, že byli aktivními letci (někteří dokonce lépe přizpůsobenými než archeopteryx), později schopnost letu ztratili.

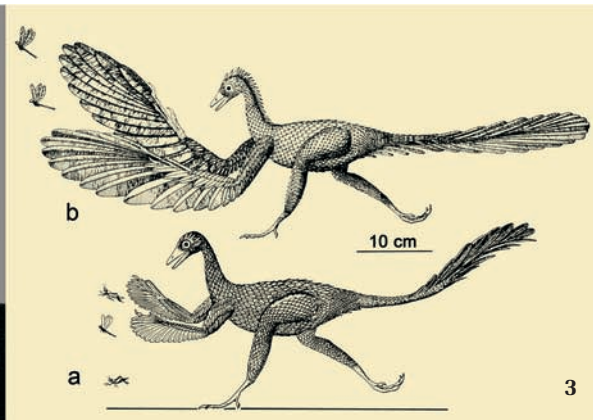
A – *Compsognathus* ze svrchní jury Německa (Solnhofen) a Francie, B – *Deinonychus* objevený J. Ostromem (1990) ve spodní křídle státu Montana, USA, C – *Caudipteryx* ze spodní křídly Yixian-gu („pštrosí“ model dnešních běžců), D – *Sinornithosaurus* ze spodní křídly Yixian-gu, E–G: rody *Velociraptor* (E), *Oviraptor* (F) a *Mononykus* (G, nelétavý „pštrosí“ model ptáka se záhadnou adaptací zkrácených předních končetin, snad k rozrušování termitických hnízd) byly objeveny v r. 1923 ve svrchní křídle Mongolska a doplněny novými nálezy v r. 1990

2 Ilustrace R. Owena k popisu nelétavého ptáka moa z jižního ostrova Nového Zélandu (1856). *Dinornis elephantopus* (a, c) a detail levé nohy *D. giganteus* (b) s výrazným rozdílem v délce tarzometatarzu (tmt). Masivní prsní kost (st) prozrazuje minulost aktivních letců. Kostry nejsou fosilní a pocházejí z holocenních usazenin. Ptáci moa byli vyhubeni domorodými Maory ještě před příchodem Evropanů. Owen popsal téhož roku z Nového Zélandu 13 druhů rodu a stanovil samostatnou čeleď *Dinornithidae*

3 John Ostrom modifikoval v r. 1979 dvě fáze ve vývoji předchůdců archeopteryxe, tzv. proavisů – jejich postupně zvětšující se pera na předních končetinách měla v rychlém běhu stabilizační funkci a zároveň sloužila sevřením křídel při lovu letícího či skákajícího hmyzu. Tento pohyb byl v dalším vývoji využit při aktivním letu. Ostromova teorie lovu během z r. 1976 vysvětlovala i vznik aktivního letu pterosaurů a letounů

podobá ptákům. Právě u nich potvrdily teoretické Ostromovy předpoklady doklady opeření nalezené ve spodnokřídlovém jeholském souvrství Yixian-gu.

Nové nálezy v Číně však přinesly i důkazy opakované ztráty letu. Americký badatel Stephen Gould vyslovil v r. 2000 názor, že jeden z nově objevených rodů *Caudipteryx* byl nelétavým ptákem. Říká, že „ve skutečnosti u prvních ptačích letců neexistoval vývojový tlak zachovat schopnost létat“ (jako je tomu u pterosaurů a letounů). To potvrdily i další nálezy. Některé rody, např. *Sinosauropteryx* s velkou prsní kostí, mohli být dokonce k aktivnímu letu přizpůsobeny lépe než archeopteryx. Z toho vyplývá, že druhohorních předků ptáků vzniklo v rámci maniraptorních dinosaurů více a vznik ptáků probíhal v řadě paralelních linií – byl tedy polyfyletický. Tomu více odpovídá opakovaná ztráta letu v průběhu mladších druhohor, jak to předpověděl T. Huxley. A je tu ještě jeden významný znak: nelétavé rody se vyznačují ve srovnání s „klasickými“ teropody vyšším rozvojem mozku a to je také další důkaz, že prošly stadiem aktivních letců.



Příčina ztráty letu může mít dvě alternativy. První připouští vznik několika linií ptáků a jejich druhotnou nelétavost. Vysvětluje to prostředí v závěru druhohor – období celosvětových rozsáhlých mořských transgresí, kdy se při zaplavit kontinentů na jejich okrajích vytvořila četná souostroví, kde vznikaly z ptáků nelétavé druhy. Druhá teorie pokládá maniraptorní teropody za obecně velmi úspěšnou a značně rozšířenou skupinu pozemních opeřených predátorů-běžců. Mnohé druhy této skupiny se ptákům velmi podobaly, ale hranici aktivních letců nepřekročily, řadu forem (linií) lze pokládat za „ptáky ve stavu zrodu“. Přítomnost prokazatelných a morfologicky významných ptačích znaků na kostře fosilních druhohorních forem je pro stanovení ptačí minulosti jediným kritériem.

Jestliže jsou ptáci přímými potomky plazopánvých dinosaurů – jak je to s vyhynutými dinosaurů na konci druhohor? Je pravda, že právě hnízdění a složitá péče o potomstvo ptáků v kombinaci s celkovou optimalizací organismu umožnily překonat kruté podmínky globální krize. Zde je na místě vzpomínka na příhodu, která se udála na konferenci o archeopteryxovi v Eichstättu v září 1984. Profesor John Ostrom na dotaz novinářů, zda opravdu věří, že ptáci jsou vlastně dinosauři, ukázal na hejno holubů na náměstí a odpověděl: „Ptáci jako dinosauři? Ale ovšem – podívejte se na ně... jsou stále mezi námi...“

### Letouni

V souvislosti s vývojem letounů se při debatách odborníků objevila otázka, v jakém pořadí jejich vlastnosti vznikaly – buď „napřed let“ (flight first), nebo „na před echolokace“ (echolocation first). Další teorie obhajovala vznik letu a sonaru současně (teorie vývoje v tandemu). Jasně je pouze to, že časní, dosud neznámí předkové letounů byli pasivně plachtící noční lovci hmyzu a i u nich se mohl uplatnit způsob lovu lapáním letící kořisti, který předcházal aktivnímu letu. Zastánci přednosti vývoje letu tvrdí, že aktivní let se vyvinul v předstihu, aby usnadnil pohyb v husté vegetaci a šetřil objem energie potřebné pro lov, a teprve pak se vyvinula echolokace pro stopování a vyhodnocení pohybu kořisti. Z hlediska vývojově společného původu letounů (monofylie) je upřednostněný vývoj letu logičtější. Vy-světlovaný – podobně jako u pterosaurů – morfologicky nápadně jednotnou adaptaci křídla k aktivnímu letu před dalším

rozvojem letounů a jednotný vznik echolokace až po rozdělení na kaloně a netopýry (na mega- a mikrochiroptera). Přednostný vývoj echolokace by byl právě opačný (tj. před rozdělením na kaloně a netopýry) a předpokládal by vývojově nepravděpodobnou druhotnou ztrátu echolokace u kaloňů. Nicméně jasné řešení tohoto problému může přinést až šťastný, avšak velmi nepravděpodobný objev raných vývojových stadií letounů buď s rozvinutými křídly (a bez znaků echolokace), nebo naopak s rozvinutou echolokací (a bez rozvinutých křídel). Zdá se, že první pravděpodobnější variantu naznačuje nedávný objev rodu netopýra *Onychonycteris* ve spodním eocénu souvrství Green River (stáří 52 milionů let) ve státě Wyoming v USA. Ve srovnání s ostatními eocenními rody má malou kochleu středního ucha a utváření křídel je téměř stejné jako u ostatních netopýrů.

Na rozdíl od ptáků, z nichž mnozí ve vývoji schopnost letu ztrácejí, letouni během asi 70 milionů let své existence bez jediné výjimky létavou adaptací nikdy neztratili a ani ji později nijak významně nemodifikovali. V tomto ohledu se zcela shodují s jinou skupinou obratlovců – s létavými plazy – pterosauri.

Při úvahách o předcích letounů se až dosud jevil z morfologického hlediska jako jejich nejstarší okruh v rámci skupiny *Archonta* – archaického okruhu savců, kam patří poletuchy (*Dermoptera*), primáti (*Primates*) a tany (*Scandentia*). Nové světlo však přinesla v poslední době opět genetická bádání – analýza sekvencí nukleotidů a údaje mitochondriálních a jaderných genů. Ty překvapivě vývojovou souvislost s archonty zcela vyloučily. Molekulární studie poskytly naopak vzájemně shodné důkazy o souvislosti s okruhem tzv. laurasiotérií, a v jejich rámci pak se dvěma sesterskými skupinami – buď se skupinou *Ferungulata* (tj. sudokopytníci – *Artiodactyla*, kytovci – *Cetacea*, lichokopytníci – *Perissodactyla*, šelmy – *Carnivora* a luskouni – *Pholidota*), nebo *Eulipotyphla* (tj. rejskovití – *Soricidae*, krkovití – *Talpidae*, ježkovití – *Erinaceidae*). To je ovšem velmi široká paleta možných předchůdců, přitom vzhledem ke společnému původu letounů padá v úvahu jen jedna výchozí skupina. A tak je řešení původu letounů obdobně otevřené jako u předchozích dvou skupin – dokud ho neumožní objev „na vhodném místě a ve vhodné fázi geologické minulosti“. A v tom je smysl i kouzlo paleontologie.