

exemplářům – vzácnost a význam archeopteryxe spočívá také v evolučním a historickém kontextu. V evolučním jasně ukazuje na přímé příbuzenské vztahy dinosaurů a ptáků (již 150 let a nezávisle na nových genetických studiích) a v historickém s ohledem na dobu, kdy byly první nálezy učiněny. Píše se r. 1861 a od vydání Darwinova díla O původu druhů uplynuly dva roky.

Archeopteryx je ale tvrdým evolučním oříškem i pro současné paleontology a evoluční biology. Dokonce i některé odborné učebnice pro vysoké školy ho uvádějí jako ukázkový model tzv. mozaikové evoluce – tedy jakýsi propletenec plazích a ptáčích

znaků. Nutno přiznat, že pokud by se nezachovaly zkamenělé otisky peří, archeopteryx by se patrně nikdy tak nejmenoval a nebyl by ptákem, ale jen jedním z mnoha jurských dinosaurů.

Odborná a zároveň popularizující studie nás provede od objevu malého otisku prírka přes nálezy prvních úplných koster archeopteryxe až po moderní anatomické studie. Objasní také současný pohled na problematiku vzniku peří, letu, anatomie a evoluce dinosaurů a ptáků. Vznikl tak ucelený obraz, navíc doplněný o unikátní autorovy fotografie.

Vydávat v současnosti přírodovědné texty je nesmírně obtížné. Zvláštní číslo

Živy věnované vzniku letu u obratlovců je proto mimořádnou událostí. Nemohlo vzniknout bez výrazné finanční podpory a už vůbec ne bez pečlivé práce redakce. O to příjemnější je zjištění, že mecenášství – tedy podpora vědy, tak jak ji známe z našich zemí 19. stol., nezmizelo jako dinosaurů na konci křídly. Poděkování na tomto místě patří jak nakladatelství Academia, Středisko společných činností AV ČR, v. v. i., tak Severočeským dolům, a. s., za finanční podporu.

Doufáme, že mimořádné číslo zaujme nejen pravidelné čtenáře Živy, ale osloví i širší veřejnost se zájmem o paleontologii a přírodní vědy obecně.

Ivan Horáček

## Obratlovcí a létání – předmluva zoologa

**Toto číslo Živy věnované létání obratlovců je jedno z mála monotematických sešitů ve 155leté historii časopisu. Na první pohled, ve spektru všech specifíků a zajímavostí provázejících nejrůznější jevové formy života, představuje téma záležitost spíše okrajovou, speciální a omezenou – týká se pouze tří skupin, z nichž jedna se navíc našich časů vůbec nedožila. Přesto existují dosti silné důvody, proč pokládat létání obratlovců za předmět zasluhující obecné pozornosti. Možná lépe než kde jinde lze právě zde ukázat dynamiku evoluce, potenciál vývojových přestaveb i to, jak obtížně a nesamozřejmě se k poznávání těchto skutečností dospívá, a na pozadí těchto zkušeností i to, jak neúplné jsou asi naše znalosti podobných jevů i dnes.**

V mnoha ohledech představuje schopnost aktivního letu jeden z vrcholů organické evoluce. Ovládnutí vzdušného prostoru radikálně mění pro nositele tohoto přízvisobení výměr evolučního hřiště i pravidla hry. Z ní se vytrácí většina predátorů, pozemní překážky, znesnadňující přístup k rozptýleným zdrojům, či omezující vlivy pozemních kompetitorů. K dosažení nejrůznějších cílů se tu otevírá spousta nových možností a obzorů, které pro jiné prostě nejsou dostupné.

Neudivuje, že skupiny, jimž se do vzdušného prostředí podařilo vstoupit, předčí jiné skupiny počtem druhů, rozšířením, rozmanitostí adaptací či počtem unikátních specifíků, které u jejich příslušníků nacházíme. Aktivně létající živočichy lze bez nadsázky označit za neúspěšnější větve příslušných mateřských taxonů. Hmyz vzlétnuvší do vzdušných sfér koncem devonu (asi před 360 miliony let) převyšuje dnes počtem druhů všechny zbylé skupiny mnohobuněčných organismů, ptáci, s prvními výskyty na přelomu jury a křídly (asi před 130 miliony let), jsou dnes nejpočetnější skupinou čtyřnohých (kvadrupedních) obratlovců a netopyři se od spodního eocénu (před 55 miliony let), kdy se poprvé objevili, stačili stát druhým

nejpočetnějším řádem savců. S vyhynulými ptakoještěry – pterosaury lze podobná srovnání podnikat dosti obtížně – o jejich skutečném druhovém bohatství víme jen velmi málo, relevantní informace o diverzitě společenstev existují jen z několika lokalit, která je jejich mateřská skupina a s kterou linií diapsidních plazů jsou bezprostředně příbuzní, není dosud vůbec jasné. Nicméně i ze stávajícího fragmentárního záznamu je více než zřejmé, že šlo o skupinu velmi diverzifikovanou a vývojově bezpochyby velmi úspěšnou.

Nemalé výhody a fenomenální přednosti nezískali však všichni tito živočichové zadarmo. Nejen v naší společnosti je vstupenka do klubu vzdušných letců mimořádně drahá. Konstruktivní úpravy a další technické předpoklady létání nelze dosáhnout jinak než kompletní přestavbou tělesné organizace a radikální změnou vývojových plánů zohledňujících konstrukční invarianty, které vývojová regulace nelétavých předků vůbec nezná. Navíc samotný aktivní let je záležitostí nutně předpokládající neobyčejně komplexní a složité mechanismy neuromotorické a smyslové integrace, o nichž se nelétavým příbuzným ani nesní, stejně jako o energetických výdajích, které aktivní let vyžá-

duje. Pro ilustraci: jednotkový energetický výdej při aktivním letu netopyra je více než 25× vyšší než výdej tvrdě pracujícího horníka. Dokázat průběžně aktivizovat takto obrovské objemy metabolické energie předpokládá extrémně výkonné a efektivní mechanismy látkové výměny (včetně dýchání, krevního oběhu a vylučování) a podobně dokonalé mechanismy zajišťující odpovídající energetický příjem, dlouhodobé hospodaření s energií a omezující neefektivní energetické ztráty. Poslední faktor je u aktivních letců zvláště závažný – díky fyzikálním omezením vztakové účinnosti křídla (plocha křídla vs. hmotnost těla atd.) jsou létající obratlovci vesměs drobní živočichové (největší ptakoještěři, jako *Quetzalcoatlus* s rozpětím až 12 m, vážili jen kolem 40 kg, největší létající ptáci – labuť, drop, albatros – váží asi 20 kg), povrch jejich těla je však díky křídům mimořádně velký – při extrémně vysoké úrovni metabolismu, nutné k aktivnímu letu, by bez velmi účinných obranných mechanismů mohly ztráty tepla a vody výrazně převýšit energetické možnosti organismu. I tento dosti nelehký úkol létající obratlovci zvládli – každá skupina po svém – neúčinněji však jistě ptáci, jejichž péřový šat, specificky stavěné (parabronchiální) plíce se vzdušnými vaky a urikotelní ledvina (produkující kyselinu močovou) představují v uvedeném směru jasný vrchol evolučního vývoje.

Aniž bychom rozebírali detaily, shrňme, že možnost aktivního letu nenápadně posouvá rozvrh evoluční hry do velmi vypjatých poloh a nutí své účastníky hrát vabank: do možnosti aktivního letu, sli- bujícího exkluzivní přístup k nejrůznějším zdrojům, je nutné investovat všechny prostředky, které má adaptivní potenciál účastníka hry k dispozici. Nicméně, jak každý řemeslný hráč potvrdí, riskovat se sice musí, ale spolehat na náhodu se ne vždy vyplatí. Tento zkušenostní algoritmus si musíme důkladně připomenout i v hledání odpovědi na otázku, co vedlo ke vzniku létání u obratlovců, jak vypadaly jeho počátky a co víme o tomto předmětu bezpečně.

Právě uvedeným otázkám je věnováno toto číslo. Prof. Oldřich Fejfar, vůdčí osobnost naší vertebrální paleontologie, podává velmi plastický a do detailů propracovaný přehled nejstarších fosilních dokladů jednotlivých skupin létajících obratlovců, včetně peripetie strhující historie příslušných objevů. Přehled, který současně ná-

zorně ilustruje spletité cesty, jimiž se občas ubírá interpretace fragmentárního fosilního záznamu, i historii názorových přestaveb, jejichž prizmatem dnes barvitou mozaiku ustavování letuschopnosti vnímáme. Čtenář zde získá bezpochyby nejucelenější informaci o tomto předmětu, pokládám nicméně za potřebné připomenout, že jde o téma natolik komplexní a členité, že sebedokonalejší přehled mnohé zohlednit nemůže. O tom, který z transformačních kroků ústících do komplexu letových přízpůsobení byl v dané skupině oním úhelným kamenem měnícím dynamiku vývoje, lze většinou pouze spekulovat. K úspěšnému zvládnutí příslušného úkolu bylo třeba nejen přestavby hrudní končetiny a jejího pohybového aparátu, ale stejně tak somatomotorických kompenzací omezené použitelnosti hrudní končetiny k pozemní lokomoci, shora naznačených přestaveb metabolických mechanismů nebo celé baterie detailů reprodukční biologie, včetně embryonálního a postnatálního vývoje. Mnohé z těchto souvislostí následující text explicitně připomíná, včetně fascinujících paleobiologických detailů, které náleží posledních desetiletí přínášejí. Je třeba zdůraznit, že Fejfarova mozaika umožňuje i různá alternativní čtení tématu – zkusme si srovnat výpověď o kritických vývojových fázích a zúčastněných faktorech z doby před 20 lety a dnes, zamysleme se třeba, nakolik změnil obraz předmětu současné nálezy z pokladnice spodnokřídové fauny – jeholské formace v Číně.

S těmito ohledy se můžeme zamyslet i nad otázkou, nakolik úplné a relevantní jsou znalosti o dalších stránkách pojednávaného tématu. O kolika faktorech a skutečnostech, které byly fakticky ve hře, nevíme vůbec nic? Namátkou, jeden za všechny.

Jedním z univerzálních genomických znaků obratlovců je přítomnost genu pro bílkovinu amelogenin, která vytváří nezbytné prostředí pro vznik zubní skloviny. Tento gen je v obratlovcím genomu přítomen pouze v jediné kopii, jeho struktura je mimořádně konzervativní. U dvou skupin došlo nicméně k rozsáhlé deleci cent-

rální části genu kódující 63 aminokyselin, a tedy k funkční deleci (vyřazení) genu. Těmito skupinami jsou moderní ptáci a želvy, jediné skupiny obratlovců, u nichž zuby primárně chybějí. V souvislosti s naším tématem tak vyvstává hned celá řada otázek: kde a kdy k této události došlo? Jak ovlivnila své nositele? Jak se s ní vyrovnali? Nakolik je evoluce moderních ptáků produktem zoufalé záchranné akce z nouze ctnost? A nakolik právě z této události vzešly další apomorfie ptačí organizace (specializovaná keratinizace s vysokým obsahem beta-keratinů, zobák apod.)? Odpovědi ponecháme čtenáři k úvaze – datového aparátu k nim poskytuje následující přehled nezanedbatelné množství – připomeneme nicméně, že v živém světě mívá každá mince dvě stránky. A možná tak tomu je i v případě delece amelogeninu. Jak ukázala genomická analýza, gen pro amelogenin je situován uprostřed série genů pro různé imunoglobuliny a zmíněná deleční mutace je produktem asymetrické inverze uvnitř příslušného chromozomálního ramene. Dalším důsledkem této inverze je tak souvislý komplex vzájemně navazujících genů bílkovin imunitního systému a možná právě proto není náhodou, že se želvy dožívají sta let a stejně jako u ptáků se u nich takřka nevyskytuje zhoubné bujení. O podobných věcech však lépe nemluvit – důkaz, že tyto souvislosti mají skutečně jisté kauzální pozadí, nemáme (a zjevně jen tak mít nebudeme) a se spekulacemi se ve vědě nepracuje. I na tomto místě se tak raději omezíme pouze na připomínku, že leccos z faktorů, které mohly mít na vzniku příslušných evolučních událostí nemalý podíl, neznáme, a jistotu o všech skrytých souvislostech, fakticky stojících v pozadí, nebudeme mít nikdy.

Bohužel, u vzniku létajících obratlovců jsme nebyli, a co vše bylo ve hře, se asi nikdy nedovíme. Shora zmíněné poučení řemeslného hráče nám nicméně připomíná, že fatálně riskantní krok směrem k létání musel být stimulován čímsi velmi nenáhodným, čímsi, co se zaručenou efektivitou kompenzovalo spoustu handicapů, které přechodné články létajících obrat-

lovců – monstra s prodlouženými ručičkami, neohrabaná ve vzduchu i na zemi a fatálně zranitelná – musela mít. Co asi bylo tímto klíčovým faktorem, co činilo vstup do vzdušného prostředí tak atraktivní? Únik před predátory a podobné argumenty s ohledem na náročnost přízpůsobení sotva obstojí. Muselo jít o něco, co jinde dostupné nebylo a co vstup do vzdušného prostoru stimulovalo zcela bezprostředně a jednoznačně.

Odpověď je nasnadě: hmyz. Jak připomíná následující text, nejstarší ptakoještěři, *Rhamphorhynchidae*, byli bezpochyby drobní vzdušní lovci orientovaní na lov hmyzu, stejně jako nejmladší věkové kohorty pozdějších velkých forem. Mimochodem, alternativní paleobiologické analýzy interpretují pět různých velkých druhů rodu *Rhamphorhynchus* ze Solnhofenu jako jednotlivé věkové kohorty (ročníky) a naznačují, že skokový růst a věkové specifická orientace na potravu různé velikosti mohla být jedním ze základních paleobiologických specifík všech létajících plazů. Nelze proto vyloučit, že vymizení drobných forem v křídě bylo důsledkem kompetice s ptáky a možná právě jejich lovecké dovednosti postupně vytlačily hmyz z dosahu obtížně manévrujících ptakoještěřů. To přispělo k selekci obřích forem hladinových a šelfových sběračů, charakterizujících pozdně křídovou diverzitu skupiny, a tedy i k vyměnění této pozoruhodné skupiny na konci křídě, kdy kapacita podobných zdrojů dramaticky poklesla. Stejně tak je pravděpodobné, že soustředěný tlak ptačích predátorů včetně vysoce specializovaných vzdušných hmyzožravců typu klechů, rorýsů, srostloprstých a posléze počátkem třetihor i pěvců vedl k přesunu letové aktivity v mnohých skupinách hmyzu do nočních hodin, v nichž pro opticky orientované ptáky a ptakoještěře nebyl hmyz dosažitelný. Právě takovýto stav mohl vytvořit ideální vstupní podmínky pro vznik letounů. Neohrabané poletujícímu savčímu hmyzožravci stačilo proletět noční oblohou mezi sousedními stromy a byl nasycen. Ale, jak shora řečeno, u toho jsme nebyli. Bohužel.

## Citovaná a doporučená literatura

**Barthel K. W. (1978):** Solnhofen: ein Blick in die Erdgeschichte, Ott Verlag, 393 str.  
**Carpenter K., Hirsch K. F. a Horner J. R. (eds) (1994):** Dinosaur eggs and babies, Cambridge, 370 str.  
**Gutmann W. F. a Peters D. S. (1985):** Constructional and functional preconditions for the transition to powered flight in Vertebrates. In: Hecht, M. K., Ostrom J. H., Viohl G. and Wellnhofer P. (1985)  
**Gatesy S. M. a Middleton K. M. (1997):** Bipedalism, flight and the evolution of theropod locomotion diversity. Journal of Vertebrate Paleontology 17 (2): 308–329  
**Hecht, M. K., Ostrom J. H., Viohl G. a Wellnhofer P. (eds) (1985):** The Begin-

nings of Birds. Proceedings of the Internat. Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984. Eichstätt, 382 str.  
**Horner J. R. a Makela (1979):** Nests of juveniles provide evidence of family structure among dinosaurs. Nature 282: 296–298  
**Koenigswald W., Storch G. (eds) (1998):** Messel – ein Pompei der Paläontologie. Thorbecke Species, Sigmaringen, 151 str.  
**Michailov K. (1991):** Classifications of fossil eggshells of amniotic vertebrates. Acta Paleontologica Polonica 36: 193–238  
**Michailov K., Sabath K. a Kurzanov S. (1994):** Eggs and nests from the Cretaceous of Mongolia. In: Carpenter a kol. (1994)

**Moratella J. J. a Powell J. E. (1994):** Dinosaur nesting patterns. In: Carpenter a kol. (1994)  
**Norell M. A., Clark J. M., Chiappe L. M., Dazheveg D. (1995):** A nesting dinosaur. Nature 378: 774–776  
**Paul G. S. (2002):** Dinosaurs of the air. The evolution and loss of flight in dinosaurs and birds. John Hopkins University Press, Baltimore, 460 str.  
**Sabath K. (1991):** Upper Cretaceous amniotic eggs from Gobi Desert. Acta Paleontologica Polonica 36: 151–192  
**Simmons, N. B., Seymour, K. L., Habersetzer a Habersetzer J. (2008):** Primitive Early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation. Nature 451: 819–821  
**Wellnhofer P. (2008):** Archaeopteryx der Urvogel von Solnhofen. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 256 str.  
**Wellnhofer P. (1991):** The illustrated encyclopedia of pterosaurs. Salamander Books, London, 192 str.