

Obratlovci jako pasivní a aktivní letci

Pouze tři skupiny létajících obratlovců jsou aktivními letci – pterosauři, ptáci a letouni. Mnohem početnější jsou letci pasivní, jejichž nové fosilní doklady stále nacházíme, naposledy např. i mezi druhohorními savci – rod *Velocitherium* ve spodní křídě Číny je dokonce zástupcem samostatného řádu. Při vzniku aktivních letců je důležitý počátek vývoje – stromoví čtyřnozí předkové pterosaurů a letounů vyvinuli odlišné konstrukce blanitých křídel a jejich pohyb na zemi byl a je značně omezený, neznáme žádný doklad „nelétavého“ pterosaura či netopýra. Naopak druhohorní předkové ptáků – dvounozí maniraptorní dinosauři – byli hbitými běžci a funkční nohy jim bez jediné výjimky zůstaly i po získání jednotné konstrukce opeřených křídel, a to dokonce i po ztrátě schopnosti letu v početných případech v různých skupinách.

Pasivně létající obratlovci

Pasivně létajících obratlovců vzniklo v geologické minulosti mnoho a řada jich vytrvává i dnes. Ve všech případech jde o způsob pohybu, resp. jeho usnadnění či zrychlení, ani jednou tato adaptace není spojena s predací, s lovem. V tomto bodě spočívá významný aspekt: aktivní letci na počátku svého vývoje – pterosauři, ptáci a letouni – mohli přední končetiny (budoucí křídla) používat k lapání skákající či letící hmyzí kořisti. Poprvé tento názor předpokládal John Ostrom r. 1976 u vývoje ptáků s tím, že okřídlená přední končetina prvotně sloužila jako lapák a teprve později byla použita pro aktivní let. Je pravděpodobné, že se tento pochod mohl opakovat také u přední končetiny pterosaurů a letounů s tím rozdílem, že lapák byl vybaven blánou. Tuto hypotézu podporují např. vlastnosti nejstarších pterosaurů: je známo, že svrchnotriasové rody *Preonodactylus*, *Peteinosaurus* a *Eudimorphodon* měly křídla poměrně krátká, s velkými drápy na volném 1.–3. prstu. Svědčí o tom i podobný, během jury přežívající konzervativní rod *Dimorphodon*, jehož dlou-

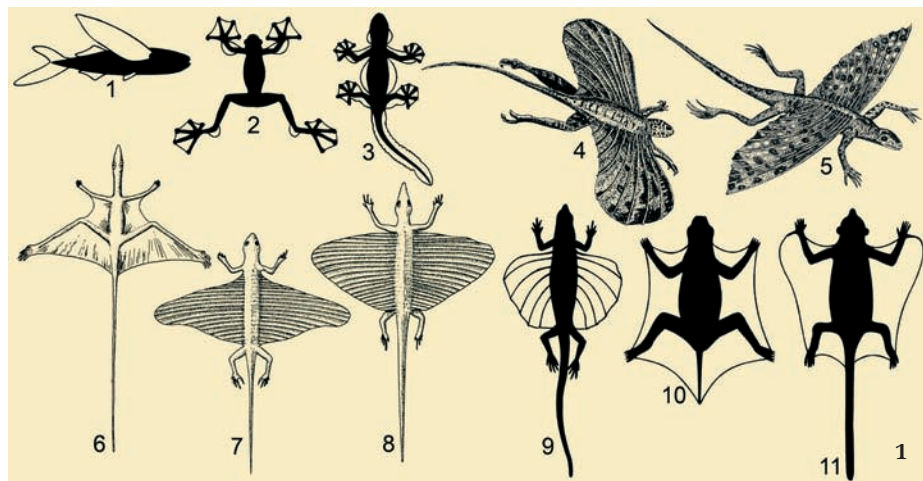
hé nohy a krátká křídla prozrazují, že byl jako výjimka mezi pterosauři rychlým běžcem a uchoval právě zmíněný model běžícího lovce hmyzu lapáním blanitými křídly.

Příklady pasivních letců mezi obratlovci (obr. 1):

- létající ryby (1 – *Exocoetus*, asi 100 druhů čeledi *Exocoetidae*) – ryba se vymrštila nad hladinu pohybu ocasní ploutve a letí pak nad hladinou ve výši kolem 1 m i výše na vzdálenost až 50 m, nosnou plochou jsou zvětšené vybočené prsní ploutve

- létající žáby (2 – *Rhacophorus*) – stromové žáby využívající jako nosné plochy blan mezi prsty obou končetin a zčásti i rozšířených míst na končetinách

- diapsidní plazi (3–9), kteří jako nosnou plochu pro plachtící let na krátké vzdálenosti využili různé varianty celkem shodného modelu – do boku rozšířených žeber s kožovitou blánou mezi nimi. Jde o nezávisle vzniklé pokusy u rodů v různých geologických obdobích: případ gekona (*Ptychozoon*, *Gekkonidae*, jihovýchodní Asie) je obdobný případu létající žáby – využívá jako nosnou plochu blány



mezi zploštělými prsty obou končetin a zčásti i rozšířených míst na trupu a končetinách

- pasivní letci u savců – letucha *Cynocephalus* (10 – řád letuchy – *Dermoptera*, jihovýchodní Asie) a velká létavá veverka *Petaurista* (11 – *Petauristidae*, hlodavci – *Rodentia*) obdobně užívají elastickou kůži napjatou při letu mezi roztaženými končetinami, krkem a ocasem pro plachtění mezi stromy, přistávají obvykle ve svislé poloze na kmenech stromů.

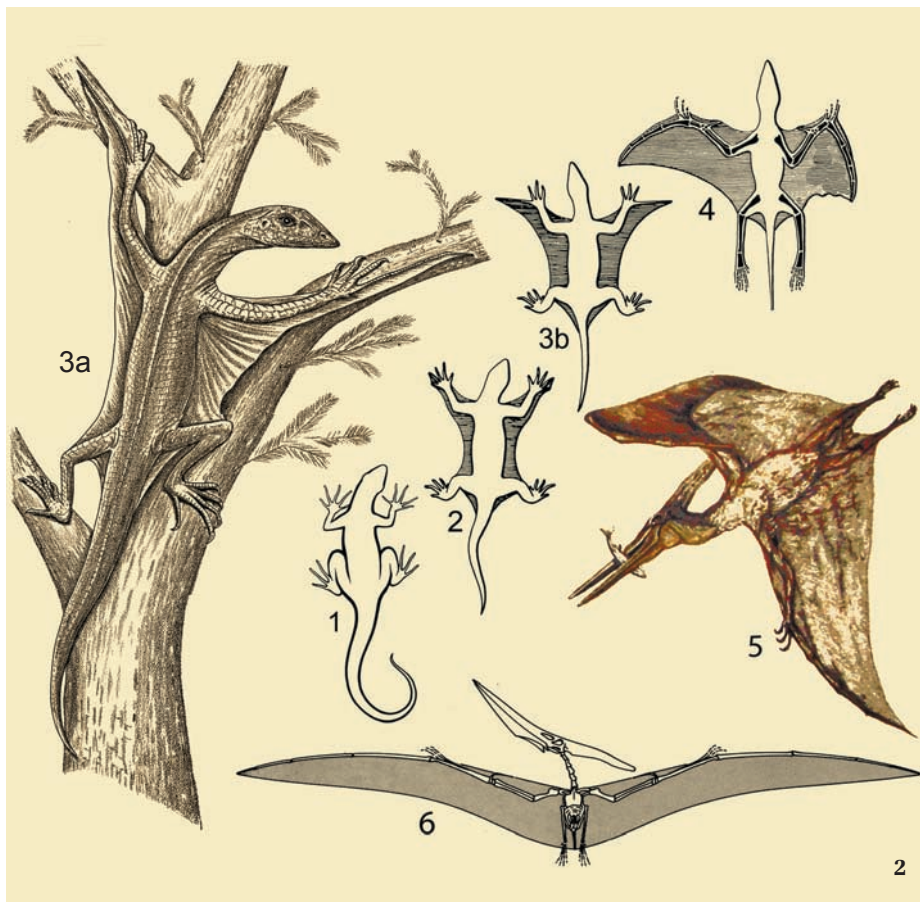
Aktivně létající obratlovci

Vývoj aktivního letu u obratlovců měl jednoduchou společnou příčinu – zmíněnou adaptaci k lovu létavého hmyzu. Z toho vyplývá, že předchůdci tří skupin aktivních obratlovců (diapsidní plazi – pterosauři a ptáci a synapsidní savci – letouni – *Chiroptera*) byli původně hmyzožravci. Není divu, že toto „vývojové zadání“ proběhlo nezávisle a v různých geologických obdobích. Pokusme se stručně shrnout jeho tři postupná řešení.

Řešení první: létaví plazi (*Pterosauria* neboli ptakoještěři). Nejstarší doklady jsou ze svrchního triasu, z jižních svahů Alp severní Itálie u města Bergamo, z Rakouska a Grónska, což byly části jednotného kontinentu Pangea v teplých oblastech někdejšího rovníku. Šlo o časově první model aktivních letců mezi obratlovci, nesoušející s vývojem ptáků. Jejich typická létavá vlastnost – jednotná a unikátní stavba křídla – je již plně vyvinuta, takže vlastní vznik probíhal pravděpodobně během starších období triasu, možná ještě dříve během permu. Jak asi vypadala přechodná vývojová stadia? Domníváme se, že dobere zrakově vybavení pterosauři byli podobně jako prvotní ptáci v počátcích svého vývoje denními predátory létajícího hmyzu. Je pravděpodobné, že jejich životním prostředím byly porosty vegetace a vyhřáté skalní útesy.

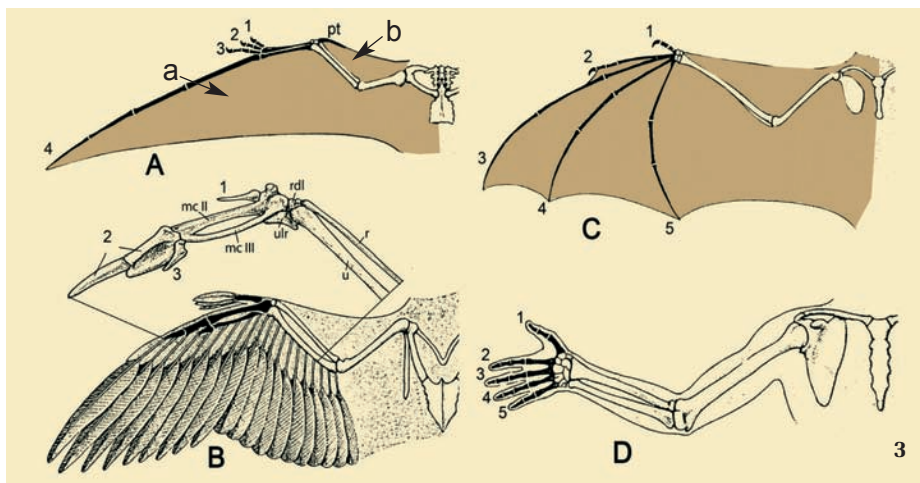
Z čistě technického hlediska nebylo první řešení letu pterosaurů příliš šťastné. Díváme-li se s odstupem dnešními očima na konstrukci křídla, byla dost těžkopádná, a co horšího – nepřipouštěla další inovaci letu, jak o tom svědčí velmi bohaté fosilní doklady v průběhu celých druhohor. Když si srovnáme pestrou paletu pterosaurů potravních adaptací čelistí a lebky během jejich dlouhého vývoje 160 milionů let – jejich křídlo se sice neustále zvětšovalo, ale svou stavbou setrvalo

1 Pasivní letci mezi obratlovci. 1 – příklad létající ryby (*Exocoetus*), 2 – příklad létající žáby (*Rhacophorus*, jihovýchodní Asie), 3–9 diapsidní létaví plazi, nezávisle vzniklé pokusy u rodů v různých geologických obdobích: 3 – gekon (současný rod *Ptychozoon*, jihovýchodní Asie), 4 – *Icarosaurus* (svrchní trias, New Jersey, USA), 5 – *Kuehnosaurus* (svrchní trias, Anglie), 6 – *Sharovipteryx* (svrchní trias, Kirgizie), 7 – *Daedalosaurus* (svrchní perm, Evropa, Madagaskar), 8 – *Coelurosauravus* (svrchní perm, Madagaskar), 9 – současný rod *Draco* (*Agamidae*, jihovýchodní Asie), 10 a 11 savci: 10 – letucha *Cynocephalus*, 11 – velká létavá veverka *Petaurista*, oba jihovýchodní Asie. Blíže v textu

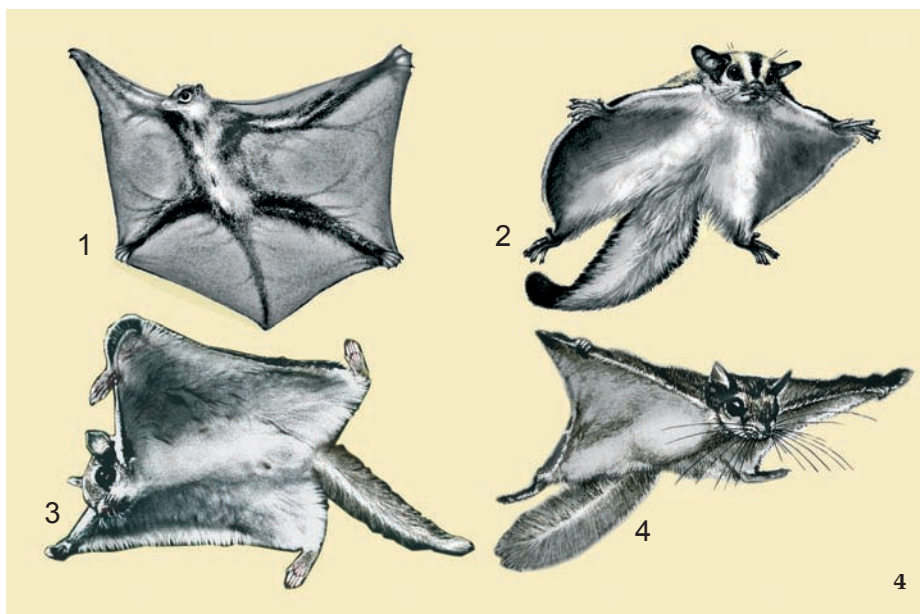


2 Počátky pterosaurů sahají na začátek druhohor (asi před 220–230 miliony let). 1–4: stadia vývoje pterosaurů dosud nedoložená fosilními nálezy, a proto jen předpokládaná; předchůdci létavých plazů byli pravděpodobně drobní stromoví ještěři s postupně dokonalejší schopností pasivního plachtění, která se posléze vyvinula do aktivního letu se svéráznou stavbou křídel (upraveno podle W. F. Gutmanna a D. S. Peterse 1985); 3a – hypotetická rekonstrukce zpodobňuje je stádium 3b (podle P. Wellnhofera 1991); 5, 6 – rekonstrukce jednoho z posledních rodů pterosaurů ze svrchní křídy Severní Ameriky: *Pteranodon* měl rozpětí křídel až 9 m. Orig. P. Major

3 Křídla aktivně létajících obratlovců jsou homologickými orgány – tj. různě upravenou přední končetinou (rukou, latinsky manus). A: křídlo pterosaurů má bez výjimky u všech shodnou stavbu – nosnou plochou je kožovitá prokrvená a zvláště vyztužená blána – patagium, mezi prodlouženým 4. prstem, přední částí zadních končetin a přední částí ocasu je to tzv. cheiropatagium (a). Malá blána napjatá na přední straně křídla mezi předloktím, pažní kostí a bází krku – propatagium (b) je vyztužena zvláštní tenkou kostí kloubně spojenou se zápěstím – tzv. pteroidem (pt), orientace této kosti mohla mít funkci při manévrování za letu jako alula u současných ptáků. Prsty 1.–3. jsou volné a zkrácené, ukončené drápy, 5. prst ruky u pterosaurů není vyvinut; B: křídlo ptáka s nosnou plochou tvořenou letkami (primárními a sekundárními) na pro většinu létajících ptáků typicky pozmeněné (redukované) kostě autopodia (zvětšeno na schématu Bb); C: křídlo letounů má bez výjimky u všech (i u fosilních jedinců) shodnou stavbu: nosnou plochou je kožovitá prokrvená pružná blána (patagium), mezi 2.–5. prstem ruky (cheiropatagium), mezi 5. prstem ruky a zadní končetinou (plagiopatagium) a zadní končetinou a ocasem (uropatagium); D: ruka člověka



4 Pasivní letci se vyvinuli nezávisle u různých skupin savců žijících na stro-mech: 1 – letucha (*Cynocephalus*, *Dermoptera*), 2 – vačnatci (*Marsupialia*): vakoveverka (*Petaurus*, vakoveverkovití – *Petauridae*), 3 a 4 – hlodavci (*Rodentia*): šupinatka (*Anomalurus*, šupinatkovití – *Anomaluridae*), poletuška (*Glaucomys*, poletuchy – *Petauristinae*). Nedávno byla objevena kostra pasivně létajícího drobného hlodavce z čeledi *Eomyidae* v eocénních vrstvách v německém Messelu



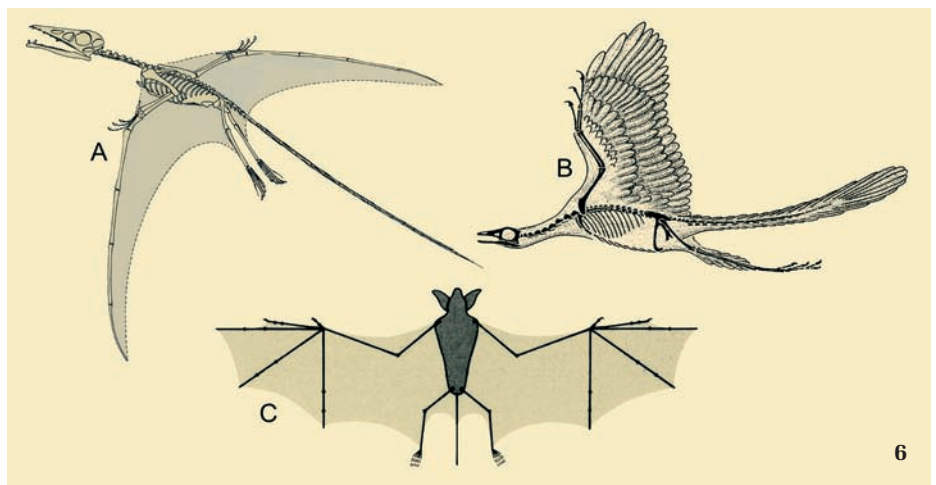
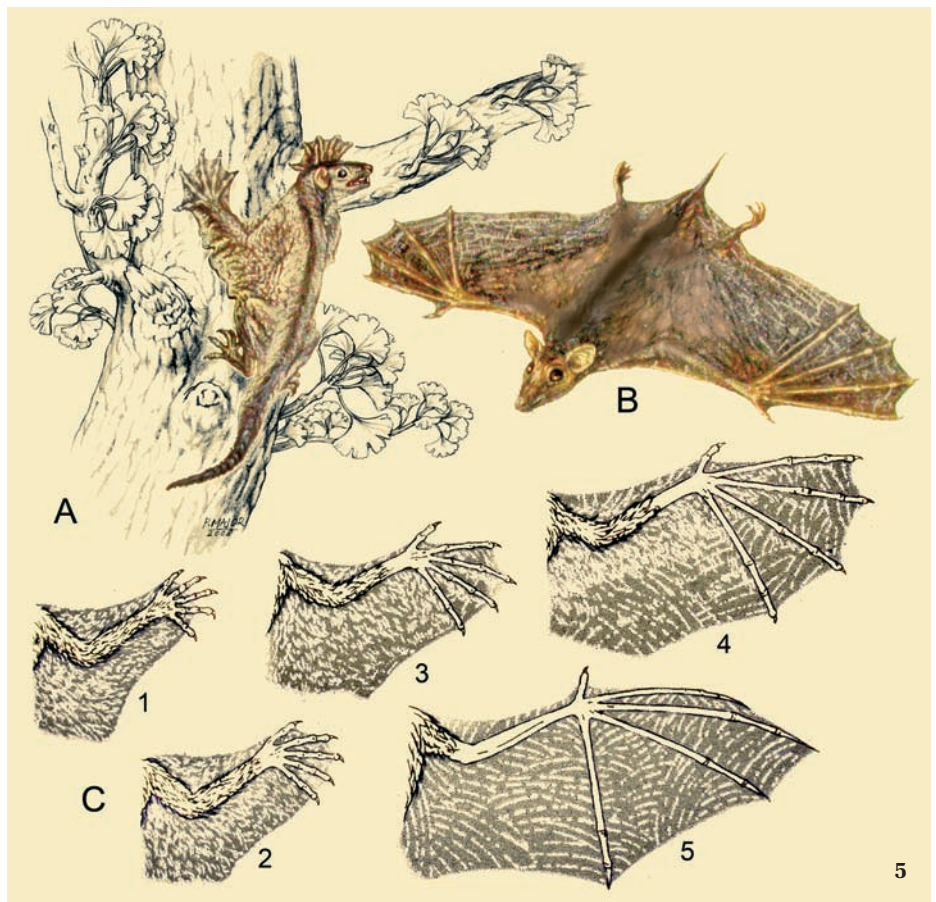
u stále stejného snadno zranitelného modelu jednoplošného kluzáku s nosnou kožovitou blánou vyztuženou jen jediným (anatomicky čtvrtým) prstem. Už pouhá zlomenina některého ze čtyř článků jediného nosného prstu znamená jistou smrt! Přesto si pterosauri udrželi celé druhohory roli vládců vzduchu. Plyne z toho ponaučení, že i technicky skromné konstrukce mohou být obecně úspěšné – a jak uvidíme – jejich existenci neukončí na konci druhohor vlastní technický handicap, ale souběh jiných vlivů, které s ním vůbec nesouvisejí.

5 Představy o vývoji letounů s hypotetickým stadiem stromového druhohorního savce, který lovil hmyz v korunách stromů a byl zprvu pasivním letcem s blánou mezi končetinami. Používal přední končetiny (jejich autopodia s napjatou blánou) jako lapáku. A: stádium 1 – rekonstrukce jedince na stromě; B: stádium 2 – jedinec již s vyvinutou kožovitou blánou napjatou mezi prsty ruky (chiropatagium), oběma končetinami (plagiopatagium) a mezi nohama a ocasem (uropatagium); v tomto stadiu mohl být charakter letu pasivní a současně mírně aktivní s použitím lovného pohybu (flexe či mávání). Orig P. Majora C: 1–5 – různé podoby vývoje křídel se rozrůstajícími se blánami mezi prsty a mezi tělem a zadní končetinou

6 Aktivní letci mezi obratlovci. A – rod *Eudimorphodon* (svrchní trias, Cene u Bergama, severní Itálie) patří k nejstarším dokladům pterosaurů, B – rekonstrukce letícího archeopteryxe z boku, C – rod netopýra *Archaeonycteris* (střední eocén, Messel, Německo) patří k nejstarším dokladům letounů. Konstrukce křídel aktivních letců je i u nejstarších dokladů již hotová a zcela odpovídá křídům všech dalších vývojových stadií pterosaurů a letounů. Stádium nejstarších ptáků v podobě archeopteryxe je v tomto ohledu zvláštní – odpovídá ze všech tří případů nejlépe typu přechodného – spojovacího článku, a to nejméně ve třech bodech: má ozubené čelisti s tékodontním chrupem teromorfního typu, nerostlé obratle bez pygostylu a volný I.–III. prst ruky (křídla)

Řešení druhé: ptáci (*Aves*). Vznikli o asi 50 milionů let později na sklonku jury. Také oni byli dobře zrakově vybavenými denními lovci hmyzu. Na počátku vývoje – na rozdíl od stromových predátorů pterosaurů – však svou kořist lovili v rychlém běhu – jejich přechodná vývojová stadia vycházela z dvounohých teropodních dinosaurů.

Z technického hlediska bylo jejich řešení konstrukce křídla nesporně špičkové – nosná plocha tvořená zvláštním typem peří (letkami) zaručovala stálou obnovu a tím i minimální zranitelnost. A hlavně, byl to model otevřený nesčetným úpravám a variantám. Je tu však další klíčový krok – zárukou dokonalého ptačího letu je funkční osamostatnění či nezávislost tří pohybových jednotek – křídla, ocasu a nohou (na rozdíl od pterosaurů a letounů jsou u ptáků nohy přizpůsobeny různým funkcím a hrají stále významnou roli). Avšak navzdory chytrému řešení aktivního létání ptáci převaha pterosaurů v průběhu druhohor překvapivě vůbec neohrozili. Prosadili se až na samém sklonku křídly a během kenozoika, kdy pro ně nastal do slova čistý vzduch – bez konkurence právě vymřelých pterosaurů. Ptáci si však během vývoje, a to dokonce opakovaně, dovoluovali a stále dovoluují přímo nepochopitelný krok – vzdávat se schopnosti létat, kdykoli ta ztrácí svoje výhody. A právě to si pterosauri i letouni nedovolili ani jednou – při vsí konstrukční bídě svých modelů letu.



Řešení třetí: letouni (*Chiroptera*). Byli v pořadí poslední skupinou aktivních letců, a to nejvyšších obratlovců – savců, kteří využili lákavé příležitosti lovu létajícího hmyzu již na počátku třetihor. Někteří z nich (kaloni) záhy přesedlali na konzumaci výživných plodů či nektaru a pylu květů krytosemenných rostlin. Vznik letounů zřejmě ovlivnilo celosvětové klimatické optimum během eocénu, které následovalo po krátkodobém ochlazení na rozhraní křídly a třetihor. Teplotní eocenní maxima, která se již v další historii Země neopakovala, vyvolala nebývalý rozvoj hmyzu. Nika nočního lovu pak mohla hrát významnou roli u zrodu letounů – savců, kteří byli již v průběhu druhohor v důsledku denních aktivit dominantních plazů většinou nočními predátory vybavenými na rozdíl od denních plazů především dokonalým sluchem a čichem. Většinu jejich dalších vlastností (např. echolokaci) lze odvodit právě z předchozích preadaptací

druhohorních savců aktivních za šera a během noci. Nicméně jejich přechodná vývojová stadia se mohla podobat pterosaurům v tom, že lovili v prostředí stromové vegetace.

Na první pohled by se dalo předpokládat, že savci se svým moderním organismem přijdou při konstrukci letu s novým a ještě chytřejším řešením – ale není tomu tak. Podívejme se na křídlo netopýra: je to opětne uplatnění kožovité blány napjaté tentokrát mezi čtyřmi prsty přední končetiny, trupem a ocasem – jde tedy o variantu pterosaurího modelu. I přesto je tato nová proměna „ruky“ na křídlo zcela jedinečnou adaptací v rámci savců a obratlovců. Nelze se proto divit, že dávní badatelé pterosaury zprvu pokládali za předchůdce netopýrů. Kupodivu je však i tato staromódní konstrukce přes své očividné nevýhody docela úspěšná a ptáci ji nedokázali ani za celých přibližně 60 milionů let soužití s letouny ohrozit.