



Lelčík horský (*Aegothales albertisi*) patří do čeledi Aegothelidae, která je příbuznější rorýsům a kolibříkům než pravým lelkům. Přesto je lelkům podobný, poněvadž předek celé skupiny Caprimulgimorphae (dříve Strisores) vypadal taky tak nějak. Pohoří Finisterre, Papua Nová Guinea. Snímek © David Storch. 27
Modrá čísla u popisek odkazují k fylogenetickému stromu na s. 560.

DAVID
STORCH

Fylogeneze ptáků

Vyřešeno?

Prof. David Storch, Ph.D., (*1970) vystudoval biologii na Přírodovědecké fakultě UK v Praze. Zabývá se makroekologií a evoluční ekologií, přednáší na Přírodovědecké fakultě UK a na Přírodovědecké fakultě JU. Je spoluautorem knih *Úvod do současné ekologie*, *Biologie krajiny: biotopy České republiky* a *Jak se dělá evoluce* a editorem časopisu *Ecology Letters*. Spolu s P. A. Marquetem a J. H. Brownem editoval knihu *Scaling biodiversity*. Je ředitelem Centra pro teoretická studia, společného pracoviště UK a AV ČR. V letošním roce získal Cenu předsedy GAČR.

Evoluce ptáků zajímala lidi odedávna. Příbuzenské vztahy hlavních skupin ptáků byly však po desetiletí předmětem sporů a až v posledních pár letech jsme získali dobrou představu, jak ptačí fylogenetický strom opravdu vypadá. A tím také překvapivě informace o dynamice evolučního rozrůžňování a molekulární podstatě evolučních změn.

Stručná historie ptačí fylogenetiky

Ptáci jsou asi vůbec nejprozkoumanější skupinou živočichů a díky nim jsme se dozvěděli mnohé o ekologii, fyziologii i evoluci. Jejich příbuzenské vztahy byly však dlouho záhadou. Už od Linnéových dob existovalo několik klasifikačních schémat založených na ptačí morfologii, ta se však většinou shodovala jen v hrubých rysech – například v tom, že

ptáci se primárně dělí na příbuzenstvo pštrosů (do něhož byly občas zařazovány i jihoamerické tinamy) a zbytek. Paralelně existovalo více ptačích „systémů“ odrážejících různé alternativní fylogenetické stromy (viz rámeček na protější straně). Ornitologové se sice jakžtakž shodovali ve vymezení ptačích řádů, jenže i tady existovala spousta variací a výjimek, zvláště u větších a rozmanitějších „řádů“, jako byli brodiví, krátkokřídlí nebo veslonozí. Hlavní problém dlouho byl, že neexistoval způsob, jak rozhodnout, který „systém“ je bližší realitě. Každý taxonom sdružoval skupiny ptáků na základě jím oblíbených znaků a neexistovala robustní standardizovaná metodologie, která by spory rozhodla.

1) Sibley C. G., Ahlquist J. E.: *Phylogeny and classification of birds: A study in molecular evolution*. Yale University Press, New Haven, CT, 1990.

Taková metodologie se začala prosazovat až na konci dvacátého století. V šedesátých letech vznikla kladistika, která sestavuje fylogenetické stromy na základě minimálního počtu změn stavů znaků během postupného štěpení linií. Později byla nahrazena pravděpodobnostními metodami, které přímo modelují evoluci analyzovaných znaků a hledají takový její průběh (tedy takové větvení stromu), jemuž nejlépe odpovídá rozložení stavů znaků u současných organismů (přičemž těmito stavy jsou už skoro výhradně sekvence nukleotidů v DNA). Ve fylogenetice ptáků došlo k revoluci v polovině osmdesátých let, kdy Charles Sibley a Jon Ahlquist publikovali fylogenetický strom (a systém) založený na analýzách ptačí DNA.¹ Ten byl jiný než většina klasických stromů založených na morfologii: třeba kondory tradičně řazené mezi dravce řadil k čápům – a některé bizarní sdílené znaky, např. ochlazování nohou močí, to jakoby potvrzovaly. To je totiž docela typický průběh reakce na nové fylogenetické hypotézy (byť tato úplně nová nebyla). Prvotní nesouhlas časem vystřídá zjištění, že i nejpodivnější seskupení taxonů nějaký smysl dává. Konec konců kondor vypadá skoro jako čáp marabu a fosilní kondoři byli čápům ještě podobnější.

Jenže Sibley a Ahlquist nepoužili korektní fylogenetickou metodu – jejich postup byl založen na hybridizaci izolovaných řetězců DNA různých druhů a zjišťování, jaká teplota je nezbytná pro odtržení těchto řetězců; postup předpokládá, že čím podobnější si jsou řetězce, tím hůře (při vyšší teplotě) se oddělí. V jistém smyslu to byl krok zpět, poněvadž rekonstruovali fylogenetický strom nikoli podle předpokládané evoluční sekvence změn, ale podle celkové podobnosti ptáků, byť na molekulární úrovni. Potíž těchto metod založených na podobnosti spočívá v tom, že se nedokážou vyrovnat se situací, kdy se různé skupiny vyvíjejí odlišnou rychlostí, a tak nerozliší rychlou evoluci dané skupiny od jejího časného odštěpení od ostatních linií. Ukázalo se tedy, že ani tohle není správná cesta k rekonstrukci „pravé“ fylogeneze.

Když se na sklonku století začaly konečně rozumnou fylogenetickou metodou analyzovat genové sekvence, vznikla řada různých dílčích fylogenetických stromů, které mnoho otázek vyjasnily. Ukázalo se, že ptáci se skutečně dělí primárně na Palaeognathae („běžci“ spolu s tinamami) a Neognathae, přičemž Neognathae se dále dělí na skupinu Galloanserac, pro kterou bychom mohli použít tradiční český termín „drůbež“ (zahrnuje totiž vrubozobé – tedy kachny, husy atd. – spolu s hrabavými, kam patří i slepice nebo krocan) a zbytek (Neoaves). Vztahy uvnitř Neoaves však vycházely pokaždé jinak. To se změnilo, až když se začalo analyzovat velké množství genů najednou a z fylogenetiky se stala fylogenomika.

Vyřešeno!

Fylogenetické stromy publikované v posledním desetiletí založené na velkém množství genů už si jsou natolik podobné, že získáváme



Elegantní faeton žlutobílý (*Phaethon lepturus*) si k hnízdění občas vybírá podivná místa – lesy několik kilometrů ve vnitrozemí Tahiti i krátery aktivních havajských sopek. Tahiti, Francouzská Polynésie. Snímek © Tomáš Grim. 22



Plameňák Jamesův (*Phoenicoparrus jamesi*) se rozmnožuje u zamrzajících vysokohorských jezer bolivijského Altiplana. Hnízdí v koloniích, které mohou čítat několik tisíc párů. Kuželovité hnízdo s prohlubní na vrcholu staví samec i samice z bahna vyhrabaného v okolí. Mláďe po vylíhnutí kryje bílé prachové peří, má rovný zobák a červené nohy. Plameňáci se živí mikroorganismy (řasami, rozsvikami, prvoky), drobnými měkkýši a korýši; Laguna Canapa. Snímek © Stanislav Vaněk. 34

FYLOGENEZE A SYSTÉM

Fylogenezí myslíme to, jak se postupně rozvíjely jednotlivé evoluční linie, a *fylogenetický strom* je schéma tohoto větvení – ideálně v podobě grafu propojujícího linie podle jejich příbuznosti, kdy jednotlivé uzly (okamžiky štěpení) jsou datované, tedy lokalizované na časové ose a odpovídají době, kdy se větve skutečně rozdělily (viz rubriku Data a souvislosti na s. 560). Naproti tomu *systém* je hierarchická soustava názvů jednotlivých taxonů, které odpovídají souborům „větví“ fylogenetického stromu. Dnes požadujeme, aby taxony charakterizovaly pouze monofyletické skupiny (klady), tedy soubory větví fylogenetického stromu, které představují všechny potomky jednoho předka; na druhou stranu netrváme už na tom, aby každý pojmenovaný taxon odpovídal nějaké kategorii typu „čeleď“, „nadčeleď“, „řád“ ap. Systém tedy v optimálním případě odpovídá fylogenetickému stromu, ale nepopisuje ho beze zbytku (to by každý klad charakterizovaný každým uzlem musel mít své jméno, což by bylo přinejmenším nepraktické). Systémy byly ovšem vytvářeny už v předevolučním období, kdy samozřejmě o žádnou snahu reflektovat evoluci a postupné štěpení nešlo.



Pelikán bílý (*Pelecanus onocrotalus*). Pelikáni (7 druhů) žijí ve všech zoogeografických oblastech a patří ke společenským ptákům – nejenže létají na loviště v hejnech, ale dokážou společně i lovit. Mláďata jsou po vylíhnutí černá a neopeřená. Pelikán bílý hnízdí v jihovýchodní Evropě, Asii, tropické a subtropické Africe, zimuje v Africe a na jihu Asie. Snímek © Petr Pokorný. 15

– se značným zpožděním třeba oproti savcům² – robustní představu o příbuznosti hlavních skupin ptáků. V letech 2006³ a 2008⁴ vyšly fylogenetické analýzy udělané na základě pěti, respektive devatenácti genů, které odkryly vztahy uvnitř skupiny Neoaves. Asi největším šokem bylo (opět!) rozdělení tradičního řádu dravců, tentokrát v tom smyslu, že sokolovití (*Falconidae*) nemají nic společného s ostatními „dravci“, ale jsou blízce příbuzní pěvcům a papouškům. V roce 2012 byla publikována fylogeneze všech ptáků až na druhovou úroveň⁵ (tedy stromček všech téměř deseti tisíc druhů!), jež vycházela hlavně ze zmíněných dvou nových stromů, ale doplnila je v podstatě všemi dostupnými molekulárními daty, která byla k dispozici, a když chyběla, poskládala fylogenetický strom podle klasických taxonomických představ. Nic nového z hlediska větvení hlavních skupin už sice nepřinesla (touto metodou ani nemohla), ale tím, že zahrнула všechny ptáky, umožni-

la provádět analýzy, které byly dřív nemyslitelné.

A v loňském roce byl publikován fylogenetický strom⁶ založený na něčem, o čem se před dvaceti lety nikomu ani nesnilo (viz rámeček na této straně) – totiž na kompletních osekvenovaných genomech zástupců všech tradičních ptačích řádů! Neliší se zas tolik od výše zmíněných fylogenetických stromů, řadu problémů však řeší (viz rubriku Data a souvislosti na s. 560). Neoaves se překvapivě dělí primárně na skupinu nově označovanou jako Columbea – která zahrnuje měkkozobé (tedy holuby a hrdličky), stepokury (jejichž blízkost k holubům už byla známa), madagaskarské mesity, ale taky potápky a jejich příbuzné plameňáky – a pak skupinu Passerea, která zahrnuje ostatní ptáky. Ta se dělí na řadu nezávislých linií, z nichž dvě největší zahrnují jednak velkou část ptáků nějak vázaných na vodu (*Aequornithia*), jednak skupinu suchozemských ptáků *Telluraves* zahrnující pravé dravce, sovy, různé skupiny původního řádu srostloprstí spolu s trogony a myšáky, šplhavce, seriemy, ale také zmíněné sokolovité, papoušky a konečně pěvce.

BIOLOGIE VE VĚKU CERN

Loňská studie v *Science* má 105 autorů, přičemž na celém projektu *Avian Phylogenomics Project* se podílí 80 institucí z celého světa (většina sekvenování ovšem probíhá v Číně). Projekt už teď stál miliony dolarů, ale to je teprve začátek; cílem je osekvenovat všech deset tisíc ptačích druhů! Znít to šíleně, ale tohle je asi cesta, která teď ekologicky a evolučně zaměřenou biologii čeká. Netroškařit, ale po způsobu fyziků v CERN vytvářet gigantická konsorcia, která usilovnou prací na jedné klíčové věci dosáhnou něčeho, na co by si jednotlivé laboratoře ani nesáhly a co bude představovat pevný základ pro desítky let dalších výzkumů. Začalo to projektem mapování lidského genomu (HUGO) v osmdesátých letech minulého století, ale dnes podobný způsob organizace proniká i do tak tradičních oblastí, jako je právě systematika, ekologie nebo biogeografie. Koneckonců podobně monstrózním projektem je *Map of Life* (<https://mol.org>), jehož cílem je shromáždit snadno dostupná data o prostorové distribuci všech druhů na Zemi.

2) *Viz Vesmír* 81, 318, 2002/6.

3) Ericson P. G. P., Anderson C. L., Britton T., Elzanowski A., Johansson U. S., Källersjö M., Ohlson J. I., Parsons T. J., Zuccon D., Mayr G.: Diversification of Neoaves: Integration of molecular sequence data and fossils. *Biol. Lett.* 2, 543–547, 2006.

4) Hackett S. J. et al.: A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320, 1763–1768, 2008.

5) Jetz W., Thomas H. G., Joy J. B., Hartmann K., Mooers A. O.: The global diversity of birds in space and time. *Nature* 491, 444–448, 2012.

6) Jarvis E. D. et al.: Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science* 346, 1320–1331, 2014.

Hoacín chocholatý (*Opisthocomus hoazin*) je jediný recentní druh skupiny hoacínů. Žije v tropech Jižní Ameriky. Živí se listy a pupeny, které shromažďuje ve voleti, kde mu s trávením pomáhají symbiotické mikroorganismy, podobně jako je tomu u kopytníků (Vesmír 89, 502, 2010/9). Mláďata mají v ohbí křídel dva volné „prsty“ s drápkou, s jejichž pomocí obratně šplhají po větvích. U dospělých jsou tyto prsty již zarostlé v křídle; řeka Yacuma v Národním parku Madidi v bolivijské Amazonii. Snímek © Stanislav Vaněk. 26



Zajímavé je, že základní skupiny ptáků sdílejí často netriviální vlastnosti. Proč se třeba podařilo domestikovat pouze ptáky z již zmíněné skupiny Galloanserae? Jako by u nich byla nějaká predispozice k domestikaci, která moc nesouvisí s žádnými zjevnými vlastnostmi, třeba s velikostí těla nebo počtem vajec ve snůšce (velké ptáky s velkými snůškami totiž najdeme i v jiných skupinách). Podobně je zvláštní, že žádný druh z druhově nesmírně bohaté skupiny Telluraves, zahrnující ptáky od „dravců“ po pěvce, nepřešel na vodní způsob života, přestože její sesterská skupina je skoro celá vodní. U Telluraves najdeme sice ptáky žijící u vody nebo i občas ve vodě, jako je ledňáček nebo skorec, ovšem u žádného z nich nevznikly „vodní“ adaptace, které jsou běžné u jiných, často vzájemně nepřibuzných skupin (třeba plovací blány nebo lemy). Některé velké skupiny ptáků jsou zjevně v určitých rysech konzervativní, aniž je úplně zřejmé proč.

Evoluce a explozivní radiace

Máme tedy už celkem dobrou představu o fylogenetické příbuznosti současných ptáků. Co to však říká o evoluci? Nový fylogenetický strom je datován (viz rámeček na této straně) a plyne z něj jedna zásadní věc: skupina Neoaves se rozštěpila na řadu fylogenetických linií ve strašně krátkém čase, někdy kolem hranice křída–terciér (čili na přelomu druhohor a třetihor). Zdá se, že prvotní rozdělení na Columbea a Passerea proběhlo těsně před touto hranicí, ale to hlavní intenzivní štěpení se událo až po ní, tedy po velkém vymírání, kdy vymřela i většina dinosaurů, z nichž zbylo právě jen pár linií ptáků. Je pravděpodobné, že tato rychlá ra-

diace Neoaves souvisí s tím, že velkým vymíráním se na Zemi uvolnily zdroje, které mohly různé linie ptáků začít využívat.

Rychlá radiace by vysvětlovala, i proč se tak dlouho nedařilo sestavit fylogenetický strom ptáků, a zatímco o prvních dvou divergencích panovala shoda, fylogeneze Neoaves byla zcela nejasná. Pokud totiž jednotlivá štěpení následují rychle za sebou (v geologickém časovém měřítku), zděděné vlastnosti druhů se mezi jednotlivými štěpeními nestačí měnit tak rychle, aby následnost štěpení vůbec zanechala nějaký signál. Efektivně takovou situaci nelze odlišit od polytomie, ...s. 562

DATOVÁNÍ FYLOGENETICKÝCH STROMŮ

Fylogenetická metoda sama o sobě generuje jen schéma větvení, tedy hierarchii kladů (kladogram). Chceme-li zjistit, kdy k různým větvením došlo, musíme zkombinovat informace o rychlosti mutací (molekulární hodiny) se znalostí fosilního záznamu. Kdybychom třeba věděli, že první plameňáci se ve fosilním záznamu objevují před padesáti miliony lety a jejich sesterská skupina, totiž potápky, se od plameňáků liší dejme tomu v pěti procentech nukleotidů v sekvenci DNA, můžeme odhadnout, že za deset milionů let dojde k záměně přibližně jednoho procenta nukleotidů. Tuto kalibraci molekulárních hodin můžeme použít na datování dalších fylogenetických štěpení (třeba když se dvě linie liší o dvě procenta nukleotidů, mohly se oddělit tak před dvaceti miliony let). Potíž je, že molekulární hodiny tikají různě rychle u různých skupin a taky u různých genů. To se řeší tak, že se dají dohromady data o různých genetických vzdálenostech a různých událostech ve fosilním záznamu a hledá se (s pomocí bayesovské statistiky) taková kombinace dat, která na sebe nejvíc sedí. Pořád nicméně hrozí riziko chyby, spočívající jednak v nekompletnosti fosilního záznamu, jednak v nesprávném přiřazení fosilií k fylogenetickým liniím. Kdybychom třeba najednou zjistili, že plameňáci žili ve skutečnosti už o dvacet milionů let dříve, datování celé fylogeneze by se posunulo, poněvadž by jednak byly špatně nakalibrované molekulární hodiny, jednak by se nutně posunulo datování větvení i všech předků plameňáků a potápek. Ještě horší by bylo, kdyby se ukázalo, že ta zkamenělá noha plameňáka vůbec nepatří plameňákovi, ale třeba někomu z brodivých. Bohužel i takovéhle omyly nastávají dosti často.



Arassari panamský (*Pteroglossus frantzii*) žije na v západní části Kostariky a v Panamě. Je všežravý a jeho jazyk nese po stranách třásnitě výběžky (odtud rodový název *pteroglossus* – perojazyčný). Živí se tropickým ovocem, ale nepohrdne ani hmyzem, ještěrkami či vejci. Hnízdí ve stromových dutinách. Mláďata jsou holá a na patkách mají sedací mozoly, které je chrání před otláčením v nevystlaném hnízdě. La Garita, Zoo Ave, Kostarika. Snímek © Stanislav Vaněk. 7

tedy náhlého a současného „rozprsknutí“ předka celé skupiny do spousty nezávislých linií. Na molekulární úrovni se to projevuje nekompletním tříděním linií (viz rámeček na této straně), důsledkem čehož stromečky získané pomocí jednotlivých genů nekopírují skutečnou fylogenezi.

Genomická data u ptáků ukázala, že tomu tak skutečně bývá a že to je důvod, proč i molekulárně vycházejí fylogenetické stromy různě podle toho, jaké geny se použily k analýze. Sovy například občas vycházejí jako příbuzné dravcům, jindy zase srostloprstým a šplhavcům. Ukázalo se, že spousta alel sov zkrátka pochází od společného předka všech těchto skupin, není sovám nijak vlastní, a tak není divu, že některé soví alely se náhodou také zafixovaly třeba u šplhavců a jiné zase u dravců. V poslední době se totiž ukazuje, že k dokončení speciace, tedy k řádnému genetickému oddělení dané linie spojenému se zafixováním mutací, je zapotřebí mnoha milionů let. Když je reálná doba mezi štěpeními jednotlivých li-

nií kratší, druhy se mezitím vlastně nestačí opravdu konstituovat a celá radiace má efektivně povahu polytomie, tedy jako by všechny linie skutečně vznikly současně.

Existuje i další důvod, proč se v minulosti nedařilo zkonstruovat spolehlivý fylogenetický strom na základě malého počtu genů – a je to docela znepokojivé. Teprve díky celogenomovým analýzám se ukázalo, že na genetické úrovni existují velmi výrazné konvergence: druhy s podobným způsobem života mají podobné sekvence genů. Když se sestavuje fylogenetický strom na základě exonů, tedy sekvencí, které se překládají do pořadí aminokyselin v bílkovinách, vyjdou nám jako příbuzné druhy, které mají jen podobný způsob života; třeba všichni draví ptáci se seskupí do jednoho kladu, plameňáci a potápky (patřící do Columbea) se přidruží k ostatním vodním ptákům ze skupiny Aequornithia a podobně. Na molekulární úrovni takovou konvergenci nikdo nepředpokládal; soudilo se, že vzdálené druhy s podobným způsobem života tyto své strategie zajišťují odlišnými molekulárními mechanismy. Plyne z toho, že molekulární znaky mohou být stejně nespolehlivé (z hlediska toho, jak svědčí o proběhlé fylogenezi) jako znaky morfologické. Jen jich je prostě hodně, takže se nakonec nějaký rozumný fylogenetický signál získá.

Divná dynamika diverzifikace

Publikovaná fylogeneze ptáků vrhá světlo na dynamiku evoluční diverzifikace. V posledních letech probíhá bouřlivá diskuse o tom, zda rozrůžňování druhů během fylogeneze má tendenci se postupně zpomalovat, nebo postupuje pořád přibližně stejnou rychlostí.

NEKOMPLETNÍ TŘÍDĚNÍ LINIÍ (*INCOMPLETE LINEAGE SORTING*)

Představme si druhy A, B, C, z nichž druhy B a C sdílejí odvozenou alelu *a*, zatímco druh A má původní alelu *A* (kterou sdílí s řadou dalších druhů). Měli bychom tendenci to interpretovat tak, že druhy B a C jsou si nejbližší příbuzné a druh A je sesterskou linií kladu (B + C), u nějž ještě alela *a* nevznikla. Jenže to tak být vůbec nemusí – mutace vedoucí k alele *a* mohla vzniknout už u společného předka všech tří druhů, kde ale koexistovala s alelou *A* (čemuž říkáme ancestrální polymorfismus), potom se mohl klidně oddělit druh C, u něhož se alela *a* zafixovala, stejně jako později u druhu B, zatímco u druhu A (který je ve skutečnosti nejbližším příbuzným druhu B) se náhodou nakonec zafixovala jen původní alela *A*. Když tedy dva druhy sdílejí stejnou alelu, může to být pozůstatek původního (ancestrálního) polymorfismu, a nikoli nutně stopa společného blízkého původu (alternativně to může být hybridizací nedokonale oddělených druhů).

Je zřejmé, že kdyby štěpení skupiny Neoaves pokračovalo stejnou rychlostí jako v prvních patnácti milionech let, dnes bychom tu měli ne deset tisíc ptačích druhů, ale něco přes čtyři miliony. Za přibližně patnáct milionů let totiž z jednoho předka vzniklo podle nového fylogenetického stromu 32 nových linií, což odpovídá jednomu rozštěpení každé linie za tři miliony let; čili za 66 milionů let od konce křídy to dělá 2^{22} druhů (rače si to přepočítat). Je tedy jasné, že diverzifikace se musela zpomalovat, a to poměrně hodně. Na druhou stranu je to trochu podvod – když jsme si jako počátek vybrali období opravdu rychlého rozrůžňování, tak nutně musí vyjít, že co přišlo potom, bylo zásadní zpomalení; maximální rychlost je zkrátka neudržitelná; nemůžeme tu mít miliony druhů ptáků. Kdybychom místo toho začali prvotním rozdělením moderních ptáků na Palaeognathae a Neognathae (asi před 100 miliony let), vyšlo by nám, že diverzifikace je nejdříve pomalá, a až potom se zrychluje (aby se nakonec zas zpomalila).

Problém je, že diverzifikace, kterou pozorujeme na fylogenetických stromech, neodráží jen speciace, tedy jak rychle nové druhy vznikají, ale (a asi především) jak rychle zanikají, a jakou mají tedy šanci se zachovat do současnosti. Rozdělení druhu jednou za tři miliony let je ve skutečnosti docela běžná rychlost speciace, typická pro řadu současných ptačích radiací. To, co je na radiaci Neoaves divné, je, že všech těch dvaatřicet linií přežilo do současnosti. Je velmi pravděpodobné, že později vznikaly druhy stejně rychle, pouze většina z nich (nebo z jejich potomků) nepřežila. Navíc i na začátku třetihor mohlo ve skutečnosti vzniknout ještě mnohem víc linií, které se ale nezachovaly; těch dvaatřicet je vlastně jen spodní odhad založený na tom, co přežilo do dneška.

Každopádně byl začátek třetihor nějak divný, když vzniklo tolik linií, které se pak udržely až dodnes. Muselo to být buď tím, že jich vzniklo ještě nesrovnatelně víc, takže byla šance, že z nich aspoň některé zanechají potomky až do současnosti, nebo se v té době zkrátka skoro nevymíralo. Je klidně možné, že vlivem předchozího masového vymírání byla Země skutečně „prázdná“, pro pár druhů tu bylo k dispozici obrovské množství zdrojů a ty druhy mohly nabýt obrovských populací, které mají velmi malou pravděpodobnost vymření. Později už na jeden druh připadalo méně zdrojů, populace se zmenšovaly a rychlost vymírání rostla, až se přiblížila rychlosti speciace a diverzita ptáků se dostala přibližně do rovnovážného stavu.

Tahle představa ovšem předpokládá, že ptáci byli předtím, v době křídy, nějak drženi na uzdě, nejspíš konkurencí se svými dinosaurými příbuznými, a teprve když ostatní dinosauri vymřeli, nastal jejich rozkvět. Pravda, těžko si představíme konkurenci ptáků s obřími dinosauri, jako byl *Triceratops* nebo *Tyrannosaurus*.

Jenže linie dinosaurů vedoucí k ptákům měla tendenci se postupně zmenšovat dávno před koncem křídy, takže v té době na Zemi žila spousta drobných dinosaurů/ptáků, kteří mohli sdílet zdroje s moderními ptáky. Ptáci určitě nikdy nebyli ekologicky dominantní, už kvůli odlehčené kostře a ztrátě zubů (díky celogenomovým studiím se zjistilo, že ptáci opravdu sdílejí mutace vedoucí k inaktivaci drah směřujících k tvorbě zubů). Po vymření ostatních dinosaurů se však možná ukázalo, že schopnost letu, umožněná právě těmito odlehčeními, je na „prázdné“ planetě zatraceně výhodná.

Ultimátní ptačí strom

Loni publikovaný fylogenetický strom je dobrý kandidát na konečnou vizi hrubé ptačí fylogeneze. Ne že by byl nutně celý pravdivý (tedy reflektující reálnou sekvenci štěpení jednotlivých linií) – fylogenetické metody jsou pořád v mnoha ohledech nespolehlivé a hlavně pravděpodobnostní, takže jistotu tam nehledejme. Na druhou stranu nejlepší metody, které jsou k dispozici, byly aplikovány na data, která se už moc vylepšit nedají. Víc informací, než je v celých genomech, totiž už sotva získáme. Jistě, existují transkriptomy, proteomy, metabolomy a další potenciální hory informací o každém druhu, jenže ty všechny jsou primárně odvozené z genomu (protože ten jediný se přímo dědí), takže sotva poskytnou o proběhlé fylogenezi nějakou informaci navíc. Nelze sice vyloučit další vylepšování metod rekonstrukce fylogeneze, které možná pomohou vyřešit pár zbývajících nejasností, ale moc se toho už asi měnit nebude. Ovšem pořád zbývá fylogeneze na nižších úrovních, tedy příbuzenské vztahy linií uvnitř hlavních skupin. Vzhledem k tomu, že konsorcium, které publikovalo uvedený základní strom, má v úmyslu brzy osekvenovat genomy všech ptačích druhů, můžeme se těšit na úplnou fylogenezi ptáků, která umožní do mnohem větší hloubky řešit základní evoluční a ekologické otázky týkající se genetické podmíněnosti adaptivních změn a dynamiky diverzifikace a adaptivní radiace. A klást nové otázky, které by dosud nikoho ani nenapadly. ☞



Myšáci hnědokřídlí (*Colius striatus*) jsou legrační opeřenci – poklimbávají na větévkách, často zavěšení v úhlu, z něhož má člověk pocit, že se tito afričtí endemiti záhy zřítí. Big Babanki, Bamenda Highlands, Kamerun. Snímek © Tomáš Grim.



Zoborožec rudozobý (*Tockus erythrorhynchus*). Snímek © Petr Pokorný.

7) Lee M. S. Y., Cau A., Naish D., Dyke G. J.: Sustained miniaturization and anatomical innovation in the dinosaurian ancestors of birds. *Science* 345, 562-566, 2014.