

Usazeniny spodnokřídových sladkovodních jezer

Pro další vývoj ptáků je spodní křída obdobím překotných experimentů. V závěru druhohor představuje – při postupně slábnoucí konkurenci létavých plazů – pestrá směs starobylých i pokročilých vývojových linií s mnoha bizarními nelétavými formami. Ve srovnání se současnými ptáky je však úroveň vyspělosti jejich organismu až na výjimky velmi nízká a to sehraje na přelomu křídý a třetihor v rámci celosvětové krize prostředí osudovou roli. V obnovené třetihorní přírodě přežijí jen ti, kteří se stihli včas přizpůsobit.

Las Hoyas ve Španělsku

V r. 1985 počali španělští paleontologové zkoumat jemně vrstevnaté vápence na nalezišti Las Hoyas v provincii Cuenca ve středním Španělsku, které na první pohled připomínaly deskovité litografické vápence Solnhofenu. Mnohem větší bohatství všech skupin živočichů spolu s rostlinami však prozradilo usazeniny sladkovodních jezer, jejichž geologické stáří bylo stanoveno jako spodní křída (130 milionů let). Byly zde nalezeny tři rody ptáků různé vývojové úrovně (v bodech 2 a 3 na obr. 7 na str. 45): *Iberomesornis* (obr. 8 a 9) velikosti vrabce náleží zvláštní linii blízké archeopteryxovi s volnými prsty na křídlech, má však poprvé ocasní pygostyl. Další dva rody, větší *Concornis* a malý *Eoalulavis*, jsou nejstaršími zástupci početné skupiny křídlových ptáků skupiny *Enantiornithes*. U rodu *Eoalulavis* je poprvé doloženo pero ukotvené na redukovaném 1. prstu – alula, které má významnou funkci při manévrování za pomalého letu.

U *Enantiornithes* známe dnes již přes tisíc druhů o velikosti vrabce až káně, a zřejmě šlo o nejúspěšnější druhohorní ptačí skupinu s kosmopolitním rozšíře-

ním. Zdá se, že její zástupci byli spíše obyvateli vnitrozemských zalesněných břehů jezer než přímořských krajů. Na kostře zůstaly zachovány ještě starobylé znaky (např. drobné zuby v čelistech s výjimkou mongolského rodu *Gobipteryx*), tarzometatarsus na noze nebyl zcela srostlý a na křídlech jsou jako u archeopteryxe stále ještě nesrostlé prsty se srpovitými drápy.

Jeholské vrstvy, provincie Liaoning v Číně

Nové nálezy posledního desetiletí v severovýchodní Číně převyšují svým bohatstvím a dokonalostí zachování všechny dosavadní objevy. Lze říci, že jde o nejvýznamnější paleontologický objev 20. stol. Jezerní uloženiny dvou tamních souvrství Jiufotang a Yixiang vytvářejí nadřazenou sedimentární skupinu Jehol. Časové rozpětí či interval nálezových poloh je cca 18 milionů let (128 až 110 milionů let) a spadá do středního úseku spodní křídý. Yixiangské vrstvy jsou tedy přibližně o 25 milionů let mladší než solnhofenské litografické vápence svrchní jury a časově jsou zhruba obdobou španělského naleziště v Las Hoyas.

Bohatství a rozmanitost dokladů rostlinstva i všech živočišných skupin jsou diametrálně odlišné od stagnujících bezkyslíkatých vod solnhofenských slaných lagun. Ty byly zřejmě smrtící pastí s pustým okolím, zatímco souvrství Yixiang vznikalo v mělkých sladkovodních jezerech obklopených kypící přírodou spodnokřídových tropů – v tom se podobalo nalezišti Montsec a Las Hoyas obdobího stáří ve Španělsku. Odlišný je také původ jeholských vrstev. Horizontálně zvrstvený opakovaně přeplavený kal sopečného původu, tj. vápnitý tuft místy s příměsí živých látek, se střídá s polohami hrubého sopečného tufu či popela. Blízké erupce sopek doprovázené spadem popela spolu se závany horkých sopečných plynů byly pravděpodobnou příčinou hromadné smrti živočichů, a proto nejbohatší nálezy pocházejí zpravidla z vrstev na těsném kontaktu s tufy. Jejich neutrální či alkalický chemismus příznivě ovlivňuje zachování kosterní tkáně, živých látek navíc zaručují unikátní zachování tzv. měkkých znaků. Proto jsou časté doklady srsti, peří, chrupavčitých i rohovinových částí, např. drápů nebo ptačích zobáků zachované na povrchu vrstev jako tmavý povlak.

Kvalita zachování fosilií v yixiangských vrstvách je ještě dokonalejší než v Solnhofenu a v Las Hoyas. Zcela na bázi celého souvrství byla na nalezišti Lujiatun v tufech dokonce nalezena trojrozměrná a nedeformovaná těla žab, plazů a dokonce i primitivních savců se zřetelnými otisky srsti (např. rody *Zhangheotherium*, *Jeholodens* a *Eomaia*). Podíl sopečné činnosti na vzniku jeholských vrstev hraje navíc významnou úlohu při stanovení přesného stáří.

Není divu, že v jezerních vrstvách převládají různé druhy ryb a obojživelníků. Z vyšších obratlovců jsou hojně létaví plazi (pterosauři) a hlavní skupiny velkých křídlových dinosaurů: býložravých sauropodů, rohatých ceratopsidů a obrněných ankylosaurů. Mezi nejzávažnější objevy však patří malí teropodní dinosauri ze skupiny maniraptorů. Pro vědce to nebyla žádná novinka, v druhohorních jurských a křídlových nalezištích jsou celosvětově jejich doklady již dlouho dostatečně známy. Zcela nečekaným přínosem jeholské série však byla společná vlastnost této skupiny, která se objevila právě díky ideálním podmínkám zachování. Nové rody, např. *Sinosauropteryx*, *Sinornithosaurus*, *Caudipteryx* atd. (obr. 5, 6, 7), již měly různé typy peří a jednotlivé typy per lze sestavit do vývojových stadií. Z tohoto objevu vyplývá závažný závěr, že se peří – až dosud specifický znak třídy ptáků – vyvinulo dříve, ptáci tedy zdědili opeření již od svých plazích předchůdců neotero- podů. Doklady v jeholských vrstvách do-

1, 2 Nálezy peří ve spodní křídě (stáří cca 137 milionů let) jsou nejstaršími doklady po archeopteryxovi. Pero ptáka *Ilerdopteryx viai* z deskovitých vápenců naleziště Montsec v provincii Lérida ve Španělsku (obr. 1) a obrysové pero ze souvrství Santana v Brazílii – poprvé se zbytky barevného vzoru (obr. 2). Podle P. Wellnhofera (2008)





konce prozradily, že opeření maniraptor-
ní dinosaurů měli vyvinuty již všechny
typy per, jak je známe u ptáků, tj. pera ob-
rysová (pennae), krycí (tectrices), letky (re-
miges), rýdovací (rectrices) a prachová
(plumae). Různé podoby peří přitom mo-
hly vzniknout opakovaně a nezávisle
u různých linií. O příčinách vzniku peří
existují četné úvahy, v každém případě je
ale jisté, že peří bylo pro funkci letu po-
užito až v druhém plánu, tedy v rámci pre-
adaptace. Nejpozoruhodnější je přitom
fakt, že důkazy dokonalého peří ptačího
typu u archeopteryxe pocházejí již z doby
25 milionů let před yixiangskými dokla-
dy opeřených dinosaurů.

Z vlastních ptáků v jeholských vrstvách
převládá pouze jediný rod *Confuciusornis*
(obr. 3), který se vyskytuje v neuvěřitelném
množství nálezů rozptýlených ve všech
světových muzeích. Naopak ostatní rody
ptáků – *Changhengornis*, *Liaoningornis*,
Sinornis ad. – byly nalezeny jen v několi-
ka málo exemplářích. To nasvědčuje tomu,
že diverzita spodnokřídových ptáků byla
ještě nevyvážená a nebyla dosud ovlivně-
na vzájemnou konkurencí.

Čínská oblast Liaoning (obr. 4) poskyt-
la nedávno opět ve spodnokřídových vrst-
vách Jiufotang další ohromující doklad.
Jde tentokrát o dinosaura jménem *Micro-
raptor* ze skupiny *Dromaeosauria*. První
nález z r. 2000 prozrazoval jen malého pre-
dátora (odtud jeho rodový název), další
doklady však ukázaly udivující vlastnosti.
Dokonalé prostředí jemných jezerních
tufitů zachovalo opět výrazné opeření po
celém těle včetně hlavy, tentokrát však
jsou letky nejen na předních, ale i na zad-

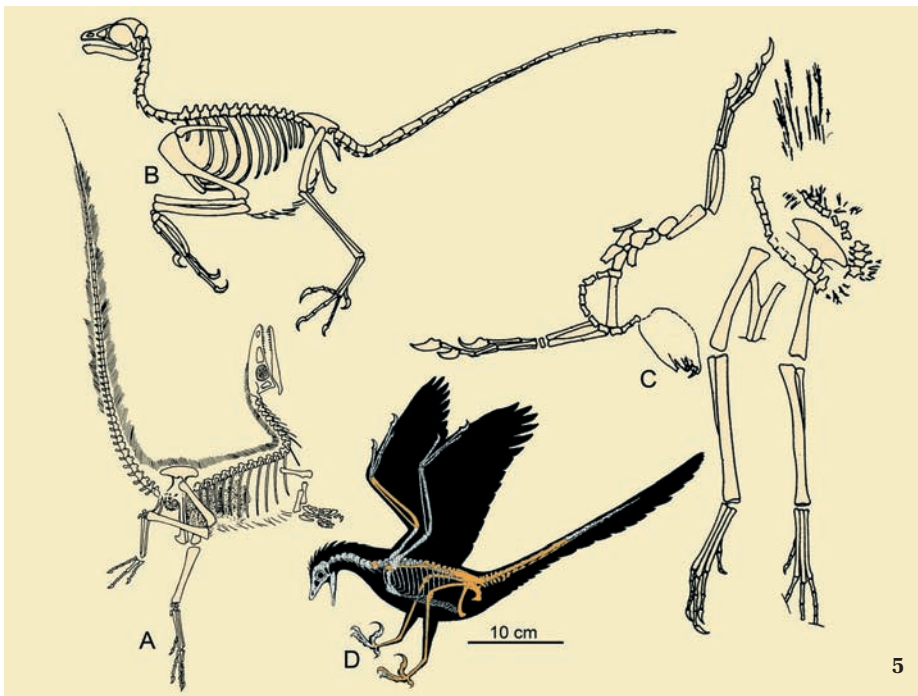
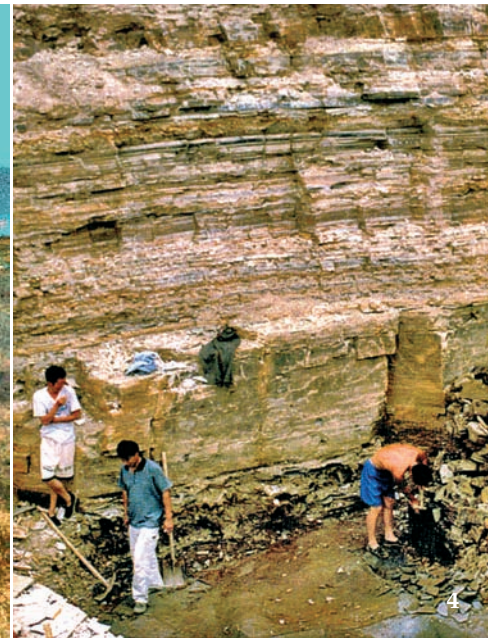
ních končetinách! Křídla s primárními
i sekundárními letkami a se třemi volnými
prsty s drápy se podobají archeoptery-
xovi a soudobým ptákům z Liaoningu.
Nohy jsou utvořené jako u stromových
druhů ptáků a na zadní straně mají řadu
letek podobně uspořádaných jako na křídle.
Tento znak však nebyl nový – zoolog
Britského muzea John Evans (objevitel vý-
litku mozku u londýnského exempláře
archeopteryxe) studoval později r. 1881
také berlínský exemplář a zjistil u něj na
zadní straně holenních kostí nohou do-
brou letky jako na křídlech. Usoudil, že
šlo o další přídatné nosné letové plochy.
Tuto myšlenku později podpořil i americk-
ý zoolog William Beebe (1915), který
pokládal archeopteryxe za čtyřkřídlný typ
letce a označil jej jménem *Tetrapteryx*
(obr. 3 na str. 43). Jeho tehdejší představa
se téměř shoduje s rekonstrukcí čínského
mikroraptora! Dlouhý, zřejmě nepohyb-
livý ocas opatřený oboustranně vějířem
letek se opět podobá archeopteryxovi.
Microraptor žil podle prvních rozborů na
stromech a jeho čtyři „křídla“ prozrazují
spíše pasivního letce.

U spodnokřídových čínských ptáků je
nápadný výskyt stále ještě vývojově ar-
chaických vlastností, které by se spíše ho-
dily do předchozí jury. Vyskytuje se zde
např. rod *Protarchaeopteryx* (obr. 5C) –
jeho jméno je však zavádějící. Zprvu byl
považován za mladšího zástupce skupiny
Archaeopterygiiformes, tedy za první do-
klad pokračování linie zastoupené až do
soudobé klasický praptákem z německého
Solnhofenu – ukázalo se však, že jde o ope-
řeného zástupce maniraptorního dinosau-

3 Ptačí druh *Confuciusornis sanctus*
ze spodní křídly Číny dokládají početné
nálezy s opeřením, které dovoluje rozlišit
pohlavní dimorfismus. Nálezy větších
jedinců (samců) se vyznačují nápadně
dlouhými ocasními pery, menší (samičky)
jedinci mají krátký ocas. Orig. P. Major

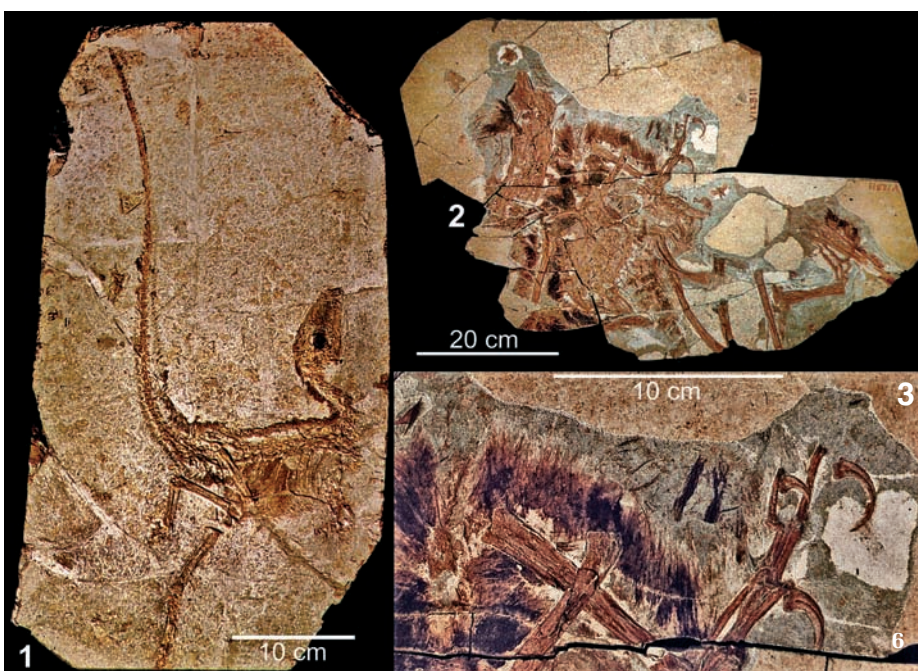
ra z okruhu tzv. compsognatidů. Tuto okol-
nost vysvětlují čínští badatelé jako důkaz
faunistického refugia ve spodní křídle,
v němž tehdy mohly přetrvávat archaic-
ké živé fosilie. Tyto výskyty však mohou
mít i obecný význam: svědčí o tom, že se
v okruhu opeřených ocasečných dinosau-
rů – coelurosauridů – obdobných jako ar-
cheopteryx vytvořilo již během svrchní
jury a spodní křídly několik vývojových
linií, které měly zřejmě na tehdy ještě spo-
jených kontinentech značné rozšíření.
Archeopteryx je tedy zatím jediným zná-
mým dokladem tohoto archaického okru-
hu už ze svrchní jury, zachovaným jen díky
vhodnému prostředí solnhofenských la-
gun. A mylně budí dojem, že jde o jediný
vzácný typ – zřejměj tomu tak nebylo. Uka-
zuje se, jak byla prorocká slova T. H. Hux-
leyho už v době objevu archeopteryxe:
„Kloním se spíše k hypotéze, že vedle
archeopteryxe existovalo během časového
rozptění druhohor mnoho dalších druhů
ptáků a že o nich nic nevíme prostě pro-
to, že jsme na takové horniny, ve kterých
jsou jejich zbytky zachovány, až dosud
nenarazili.“

A tak jeholské vrstvy, o 25 milionů let
mladší než vrstvy v Solnhofenu, nám při-
nesly svědectví mj. o tom, že tyto archaic-
ké dlouhoocasé typy žily i během křídly.



4 Provincie Liaoning v severovýchodní Číně je z velké části budována horninami formace Yixiang. Jsou to tenké vrstevnaté sopečné popely jeholského souvrství a opakované výlevy sopečných hornin. Stepní travnatá krajina je rozbrázděna erozními rýhami, v nichž se v poslední době zakládaly odkryvy pro těžbu fosilií, které se dají dobře zpeněžit na místních trzích (odborníci z Paleontologického ústavu čínské Akademie věd v Pekingu tam získali první nálezy). Tato naleziště již poskytla velké množství paleontologických unikátů, mj. i první vejce pterosaurů (obr. 18 na str. 26)

5 Doklady archaických vývojových linií v závěru druhohor – opeření mani-raptorní dinosaurů (A, C) a bazální ptáci bez pygostylu (B, D). A – *Sinosauropteryx* (*Compsognathidae*, yixiangské vrstvy) s otisky hustého pokryvu vláken (filamentů) na ocase, hřbetu a krku, možná na celém těle; B – *Jeholornis prima* (*Aves*, jiufotangské vrstvy) je typickým archaickým ptákem se starobylými znaky dromaeosauridů a archeopteryxe, má např. nezkrácený ocas z 27 obratlů, archeopteryx jen z 21–22 obratlů; C – *Protarchaeopteryx robusta* (*Coelurosauria*, yixiangské vrstvy), opět s mozaikou znaků dromaeosauridů, na ocasní části jsou pera s centrální osou a oboustranným praporcem; D – *Rahonavis ostromi* (svrchní křída, severozápadní Madagaskar), části neúplné kostry jsou odlišeny barevně. Je o něco větší než londýnský exemplář archeopteryxe, má mozaiku starobylých i pokročilých vlastností (zprvu se uvažovalo o dokladu dvou různých druhů): 1) primitivní znaky jako archeopteryx – obdobná stavba lebky, téměř stejná křídla se třemi volnými prsty se srpovitými drápy, na 2. prstu nohy dozadu vykloněný dráp (hyperextenze jako u rodu *Deinonychus* je nyní potvrzena také u thermopolského exempláře archeopteryxe) a volné, dosud neroslé zánártní kosti, ocas minimálně s 13 obratli, obdobný tvar teropodní pánve; 2) pokročilé ptáčí znaky – lehce stavěná kostra, na loketní kosti jsou již hrbolky pro úchyty letek. *Rahonavis* je nápadně



blízký archeopteryxovi a představuje tak na sklonku druhohor významný doklad živé fosilie, jakousi ptačí latimerii

6 Nálezy malých opeřených teropodních dinosaurů s vláknitým pokryvem prvotního stadia peří, které připomíná pokrvy současného nelétavého ptáka kiwi. Spodnokřídové yixiangské vrstvy provincie Liaoning v severovýchodní Číně. 1 – *Sinosauropteryx prima* byl rychlým dvounohým predátorem (délka těla 90–120 cm), v oblasti jeho žaludku byly nalezeny čelisti dvou rodů malých savců; 2 a 3 – deska s nálezem maniraptora *Sinornithosaurus millenii* (*Deinonychosauria*, *Dromaeosauridae*, dva druhy) naznačuje úzkou souvislost s archeopteryxem, má dokonale zachovaný pokrv o výšce až 40 mm obdobný prachovému peří mladých ptáků. Na podkladě jeho rozboru byla v r. 2001 navržena postupná vývojová řada vzniku peří v pěti fázích (obr. 12 na str. 48), kdy rod *Sinornithosaurus* představuje 2. a 3. stadium

7 *Caudipteryx* (*Oviraptorosauria*, yixiangské vrstvy spodní křídly v Číně, délka 90–100 cm) byl možná druhotně nelétavým ptákem podobně jako dnešní kiwi. Má vyvinutá pravá pera s centrálním brkem – na „křídlech“ 14, na konci ocasu oboustranně 11, pera mají symetrické praporce. Jsou známy dva druhy. A – schéma prvního nálezu (holotypu) z r. 1998, B – deska v Přírodovědném muzeu ve Stuttgartu (foto O. Fejfar), C – detail opeření přední končetiny, D – detail oblasti břišní dutiny se shlukem žaludečních kamenů – gastrolitů – usnadňujících trávení. *Caudipteryx* byl zprvu pokládán za běžný typ maniraptorního teropoda, podrobné studium lebky však prozradilo přímý vztah se skupinou oviraptorů objevených již dříve expedicí amerického Přírodovědného muzea ve svrchní křídě Mongolska. To naznačuje, že rod *Caudipteryx* může být předchůdcem oviraptorů. Jeho zřetelná ptačí pera jsou pravděpodobně pozůstatky létavých předchůdců z počátku křídly

8 Doklady spodnokřídových pravých ptáků svědčí o velkém množství paralelních linií, jejich „ptačí“ adaptace jsou však zatím jen na nízké úrovni. A, C, D – Jiufotang, apt (A, C) a Yixiang, barrém (D), Las Hoyas, barrém (B). A – *Sapeornis* je poměrně velký pták s nápadně dlouhými křídly a krátkýma nohama, archeopteryxovi se podobá lebka se čtyřmi zuby na horní předčelisti a teropodní typ pánve, již se synsákrem, místo prsní kosti jsou jen hrudní žebra; B – *Iberomesornis* patří k nejrozšířenější pokročilé skupině *Enantiornithes*, zajímavá je primitivní „sauropodní“ pánev a uchopovací vlastnosti prstů nohy pro život na stromech; C – rod *Chaoyangia* patří do skupiny *Ornithurae* s moderní úpravou křídla a prsní kostí s výrazným kýlem; D – *Confuciusornis* je ze všech křídlových ptáků nejprimitivnější, vyskytuje se hojně ve více druzích, vždy s opeřením, volnými prsty s drápy na křídlech a s prvním zřetelným dokladem zobáku na diapsidní lebce, ocas je zakončen pygostylem

9 Originální deska druhu *Iberomesornis romerali*, Las Hoyas, Španělsko Obr. 7, 8, a 9 podle P. Wellnhofera (2008)

