

Doklady vývoje ze svrchní křídý

Na sklonku 20. stol. byly objeveny nové a podstatně mladší doklady ptáků ze svrchní křídý, nápadné je velké množství nových rodů s celosvětovým rozšířením. Dále se rozvíjejí četné linie druhohorních ptáků a jedna z nich – *Neornithes* – zaujímala dominantní roli. Až dosud silná konkurence pterosaurů ustupovala, zcela zmizely jejich malé formy. Množil se také počet nelétavých druhů ptáků, kteří se dále vyvíjeli jako obávaní dvounozí predátoři.

I z tohoto období však byly v poslední době nalezeny vzácné „ptačí latimerie“ – např. druh *Rahonavis ostromi* ze svrchní křídý (stupeň maastricht) Madagaskaru, tedy typicky přežívající typ někdejšího jižního superkontinentu Gondwany. I ten vykazuje mozaiku pokročilých znaků (ptačí odvrácený 1. prst – vratiprst na noze a asi 10 papil na loketní kosti jako úchyty druhotných letek) a současně archaických vlastností (dlouhý neredukovaný ocas bez pygostylu, kosti hlezňová a patní netvoří s holenní kostí tibiotarzus a ani 3.–4. metatarzy dosud nesrůstají a nevytvářejí tarzometatarzus). Vývojově významnou vlastností je hyperextenze extrémně zaklonitelného 2. prstu na noze zakončeného ostrým srpovitým drápem. To byl typický útočný znak velmi rozšířený u většiny maniraptorních dromaeosauridů (např. rodů *Sinornithosaurus* a *Deinonychus*), náznaky jsou patrné i u archeopteryxe. Rod *Rahonavis* je tak dokladem přežívající

starobylé linie, která zřejmě souvisí s raným vývojem a jistě nebyla daleko od okruhu archeopteryxe. Opět důkaz, jak málo toho dosud víme o křídové avifauně.

Senzační objev svrchnokřídových mořských břehů v srdci Ameriky

Klasický a nejlépe známý záznam ptáků a pterosaurů tohoto období je ve vrstvách svrchní křídý v souvrstvích Fort-Pierre a Niobrara (stáří asi 90 milionů let) ve státech Kansas a Nebraska v USA. Jsou to mělkovodní usazeniny pobřeží severo-jívního mořského zálivu uprostřed severoamerického kontinentu, charakteristické ústřicovými lavicemi někdejšího pobřeží. Četné paleontologické expedice po r. 1870 pod vedením Othniela Marsha z univerzity v Yale zde objevily množství téměř výhradně mořských fosilií – 48 druhů ryb, 37 druhů plazů (např. největší mořskou želvu *Archeolon*, velké dravce – plazy skupiny mosasaurů – *Thallosaurus*, *Mosa-*

saurus, *Tylosaurus* ad.) a pět rodů ptáků. Oblast proto patří k nejbohatším světovým nalezištím svrchnokřídového stáří. Početné nálezy výlučně vodních či mořských ptáků reprezentují již výrazně modernější úroveň vývoje v několika vývojových liniích. Spojuje je zkrácený ocas s redukováným počtem obratlů ukončený pygostylem, žebra s uncinátními výběžky, někteří dobří letci (*Ichthyornis*) mají typickou ptačí prsní kost s vysokým kýlem pro úpon silných létacích svalů, jiné rody (*Hesperornis*) jsou naopak nelétavé. Expedice v letech 1870–72 objevily kolem 100 jedinců ptáků.

Přítom je důležité, že svrchní křída byla stále ještě doménou pterosaurů a dinosaurů – niobrarská křída poskytla ve stejných vrstvách první doklady posledních létavých plazů Nového světa, zejména v r. 1876 velmi hojný rod *Pteranodon* (již r. 1910 byly ve sbírkách yaleské univerzity doklady v počtu kolem 600 jedinců). Ukázalo se, že právě v tomto období, krátce před vymřením celého řádu pterosaurů, se vyvinula řada největších a zároveň nejbizarnějších draků s délkou lebky až 2 m a s rozpětím křídel i přes 10 m. Je však pravděpodobné, že tyto obrovští letci – plachtící větroně či obdoba dnešních albatrosů – již nepředstavovali vážnou konkurenci ptákům, kteří počali na sklonku druhohor postupně obsazovat uvolněné niky malých a středních aktivních letců. Zástupci pravých ptáků byli při nedávných výzkumech objeveni i v původním materiálu Marshových expedic.

Ptáci niobrarské křídý byli zřejmě obyvateli mořských břehů a živili se lovem ryb. Vykazují přítom různé typy adaptací podobných dnešním. Jsou zde rozčlenění do dvou linií (v bodech 5 a 6 na obr. 7 na str. 45) – dokonalí letci (rod *Ichthyornis* velikosti holuba) a první nelétaví specialisté na lov ryb pod vodou podobní dnešním potáplicím a potápkám, kteří dokonce schopnost letu ztratili (*Hesperornis*, obr. 5). Tento rod druhotně ztratil kýl prsní kosti a z křídla je zachován jen tenký rudiment pažní kosti. Jednu vlastnost však od plazích předků přece jen zdělili – někteří z nich mají ještě v čelistech zuby v alveolách jako archeopteryx, u jiných je ale už pravý zobák. Na počátku převládal názor, že zubaté čelisti měli všichni ptáci této svrchnokřídové úrovně a Othniel Marsh pro ně dokonce vytvořil zvláštní skupinu „zubatých ptáků“ – *Odontornithes*. Její platnost pozdější výzkumy zpochybnily s tím, že jde o tzv. umělou kategorii zoologického systému, která zahrnuje vývojově nesourodé linie. Podobných případů je v taxonomii ptáků celá řada, např. vývojově nesouvisějící skupiny vzájemně podobných nelétavých běžců (*Ratitae*).

V bohatém materiálu fosilních ptáků z niobrarské křídý rozpoznal Marsh ještě jeden vzácnější rod – *Apatornis*, kterého pokládá za blízce příbuzného hojnějšího rodu *Ichthyornis*. Teprve v r. 2002 však americký ornitolog Samuel Hope došel k vývojově velmi závažné skutečnosti, že *Apatornis* byl již zástupcem moderních ptáků (*Neornithes*), jako nejstarší představitel skupiny kachnovitých (*Anseriformes*). Podobné doklady jsou nyní známy i z ostatních nalezišť nejmladší křídý,



např. z Antarktidy, Jižní i Severní Ameriky, Mongolska, západní Eurasie atd. Navíc byli také objeveni zástupci dalších současných skupin (např. kormoránů, pelikánů, racků, kurových a dokonce papoušků). Je to jasný důkaz, že se moderní ptáci rozvinuli již na sklonku druhohor a niobrarský Marshův *Apatornis* byl jejich prvním známým dokladem.

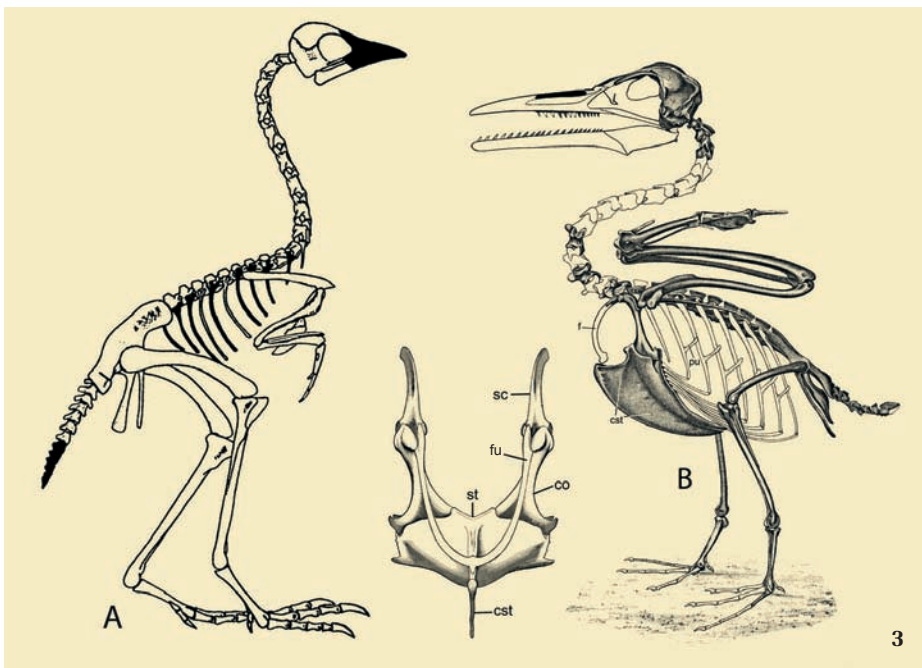
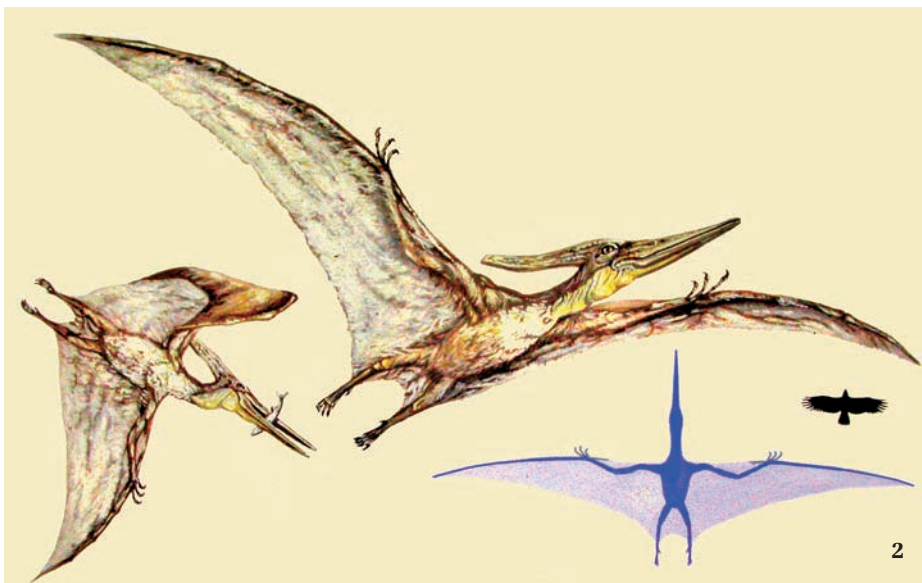
O. Marsh si v monografii o skupině *Odontornithes* (1880) všiml další výjivo- vě závažné okolnosti – zachování lebek

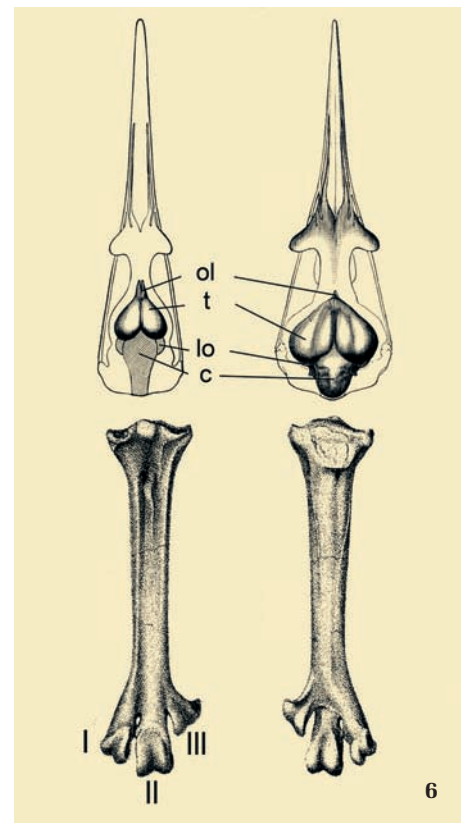
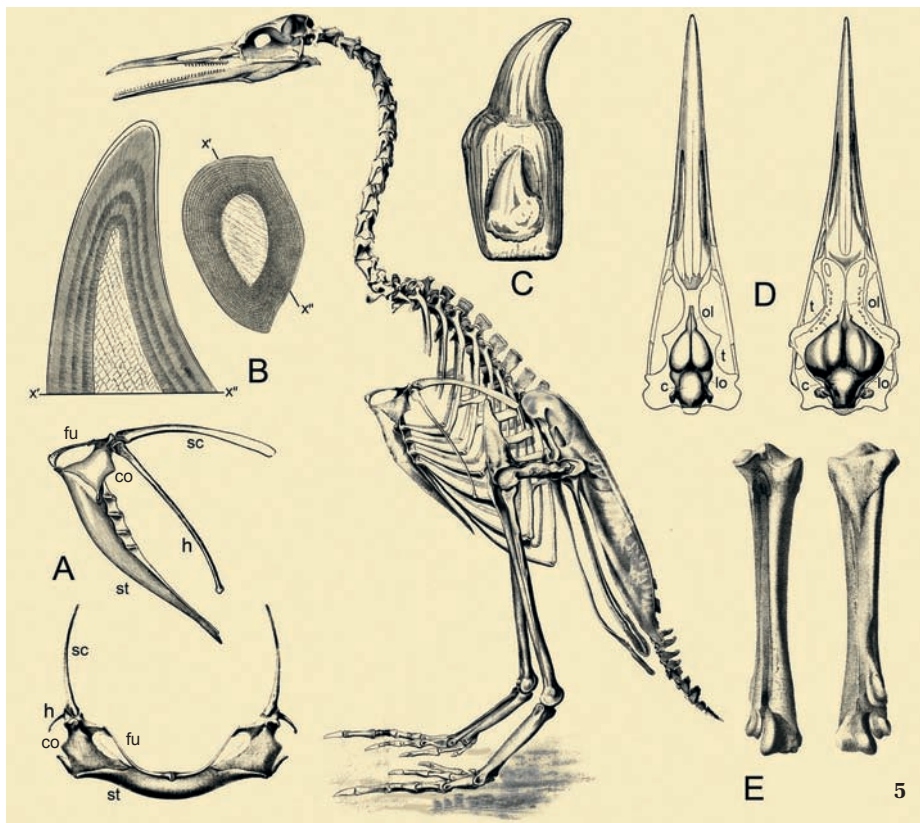
1 Proslulé naleziště svrchnokřídových ptáků a pterosaurů v okolí řeky Smoky Hill River v západním cípu státu Kansas objevili paleontologové yaleské univerzity náhodou při návratu z expedice ve státě Colorado v r. 1870. V době ukládání tohoto niobrarského souvrství kansaské křídly byl kontinent Severní Ameriky rozdělen severojižním mořským zálivem, na jehož březích žila početná hejna ptáků a pterosaurů. Následující expedice zde našly bohatý fosilní materiál, který byl později popsán v řadě monografií. Jde zejména o pět rodů ptáků – *Hesperornis*, *Parahesperornis*, *Ichthyornis*, *Baptornis* a *Apatornis* a dva rody pterosaurů *Pteranodon* a *Nyctosaurus*

2 Rekonstrukce druhu pterosauru *Pteranodon ingens*, který představoval v době objevu r. 1876 největšího známého létajícího obratlovce o rozpětí až 7 m. Byl to první doklad pterosauru bez zubů v čelistech a s ostrým zobákem (odtud jméno bezzubý a létající plaz). S. W. Williston věnoval později niobrarským pterosaurům velkou monografii (1892–93). Orig. P. Major

3 Dva typy svrchnokřídových ptáků představujících vývojovou mozaiku na sklonku křídly. A – nelétavý asi 50 cm vysoký rod *Patagopteryx* z jižní Argentiny (stupeň kampan patagonské svrchní křídly) patří jako *Hesperornis* do skupiny *Ornithurae*, B – menší „zubatý pták“ *Ichthyornis dispar* z niobrarské svrchní křídly, nazývaný „křídlový racek“, byl dobrým letcem a jako reprezentant linie *Ichthyornithiformes* je již nejbližším příbuzným moderních ptáků s výrazným kýlem na prsní kosti (*Carinatae*) a tím i hlavního vývojového proudu *Euornithes* a *Neornithes*. Uprostřed je detail mohutné kosti prsní s výrazným klínem (crista sterni, cst) a lopatkového pletence: st – prsní kost, co – kost krkavčí, fu – kost vidličná, sc – lopatka

4 Paleontologická expedice univerzity v Yale do niobrarské křídly v Kansasu a Nebrasce kolem r. 1870 vedená profesorem Othniem Marshem (nahore uprostřed). První zleva ve spodní řadě je Marshův žák Samuel W. Williston, později lékař, znalec fosilních plazů a přírodovědec. Pozoruhodné je vyzbrojení skupiny, což Marsh vysvětlil ve své monografii tím, že expedice byla pod stálou hrozbou indiánů z kmene Dakota (Siouxů) a na ochranu ji doprovázela četa federálních vojáků





5 Mezi „zubaté ptáky – *Odontornithes*“ v niobrarské svrchní křídě patří bezkřídlý druh *Hesperornis regalis* podobný dnešním potápkám (*Podicipedidae*) a potáplicím (*Gaviidae*). Patří k hojným nálezům, celkově bylo nalezeno kolem 500 jedinců. Spolu s dalšími podobnými rody je dokladem vysoké specializace vodních ptáků již na sklonku křídly a společně reprezentují jako linie *Hesperornithiformes* rozvětvenou a během křídly rozšířenou skupinu *Ornithurae*. Jako důsledek ztráty letu jsou na kostře (z boku, výška 96 cm) patrné tyto změny: téměř úplná redukce křídla na rudiment pažní kosti, značná redukce prsní kosti, která již ztratila kýl pro úpon létavých svalů. A – detail prsní kosti a redukované křídlo (st – prsní kost, co – kost krkavčí, h – kost pažní, sc – lopatka), B – průřezy korunkou tékodontního zubu ukazují tenkou sklovinu a strukturu dentinu, C – boční pohled na celý zub se zárodkem další generace zubu v kořenné části, D – pohled shora na lebky rodů *Hesperornis* (vlevo) a dnešní potáplice (vpravo) se schématem mozků: ol – čichový lalok, t – koncový mozek, c – mozeček, lo – zrakový lalok, E – tarzometatarzus prozrazující nesouměrnou stavbu autopodia plovací nohy

6 Lebky rodu *Ichthyornis* (vlevo) a dnešního rybáka (*Sterna*, vpravo) se schématem mozků (popis je stejný jako na obr. 5), tarzometatarzus prozrazuje nesouměrnou stavbu autopodia plovací nohy. Obr. 5 a 6 podle O. Marshe (1880)

7 Rekonstrukce „zubatých ptáků“ v niobrarské svrchní křídě. Aktivní letec *Ichthyornis dispar* (vlevo, kostra uprostřed) a nelétavý *Hesperornis regalis* (vpravo, kostra vlevo) lovil ryby a potáplěl se za kořisti podobně jako potápky a potáplice, jimž se stavbou těla v rámci konvergentního vývoje podobal. Orig. P. Major

ptáků niobrarské křídly dovoľovalo rekonstruovat tvar, a tím i vývojovou úroveň jejich mozku. Marsh usoudil, že mozky či lépe výlitky mozkovny (endokrania) rodů *Hesperornis* a *Ichthyornis* jsou vývojově na poloviční cestě mezi mozky plazů (např. krokodýlů) a obdobných typů dnešních ptáků. Zejména koncový mozek (telencefalon) a mozeček (cerebellum) jsou

méně rozvinuté, mají však již jasně ptačí charakter, u obou rodů se již dobře vyvinuly zrakové laloky (lobi optici). Tento vývojový trend byl později rozpoznán i u dalších podobných nálezů fosilních lebek, např. mezi savci. Významně se o to zasloužila již v předchozích kapitolách zmíněná zooložka Tilly Edingerová, zakladatelka oboru paleoneurologie.