

Ptáci (*Aves*)

Při úvahách o vzniku letu byl vytvořen jako hypotetický představitel počátku ptačího vývoje rod *Proavis* a hned na počátku o něm byly vysloveny dvě teorie. První předpokládala, že *Proavis* žil na stromech a užíval pasivního letu či plachtění (plachtící, gliding proavis) podobně jako řada pasivních savců – letuch, poletuch apod. Druhá uvažovala o rychlém dvounohém, tedy bipedním běžci (běžící, running proavis), který se vznesl do vzduchu aktivním letem na prodloužených mávajících předních končetinách (křídlech) při lovu hmyzu.

Dolů ze stromů nebo ze země nahoru?

Obě teorie původu letu ptáků tedy předpokládají selekční tlak aktivního létání za rozhodující. Ve světle nových bádání je však vývoj létání složitějším pochodem ovlivňovaným v rámci koevoluce souborem vlastností chování. Ty souvisely zprvu s lovem, tedy se získáváním kořisti (létajícího hmyzu), a teprve druhotně s rozmnožováním, resp. s péčí o potomstvo.

O tomto problému se vede již dlouho zásadní diskuse, která trvá až dodnes. Přitom se vytvořily dva nesmiřitelné tábory – jejich zastánci formulují své argumenty tak logicky a podrobně, že po pozorném prostudování není lehké zaujmout objektivní stanovisko. Vše začalo již na sklonku 19. stol. a oba první protagonisté – učitel (O. Marsh) a žák (S. Williston) – působili

na yaleské univerzitě ve státě Connecticut v USA a oba se podíleli na úspěšných paleontologických expedicích.

Autorem teorie běhu (Cursorial Theory) byl v r. 1879 Marshův student na Yale a pozdější úspěšný lékař a všestranný přírodovědec Samuel Wendell Williston (1852–1918). Svůj názor formuloval takto: „Není tak nesnadné porozumět, jak se přední nohy dinosaura proměnily v křídla. Během dlouhého období triasu... probíhalo postupné prodlužování vnějších prstů a větší rozvoj šupin, podporující tak živočicha v běhu. Další proměna v peří byla snadná. Křídla musela být užívána v běhu, dále ke skokům a sestupu z výšek, a nakonec k létání.“

Další a podrobnější podporu této myšlenky vyjádřil nezávisle v letech 1907

a 1923 – bez znalosti Willistonových názorů – maďarský paleontolog baron Ferencs Nopsca. Pokládal počáteční opeřená křídla za nástroj či jakýsi „poháněč“ podporující běh silných nohou bipedního prvotního ptáka (Nopsca zavedl termín, který se hned ujal – running proavis – běžící prvotní pták): „...Můžeme docela dobře předpokládat, že ptáci vznikli z bipedních a dlouhoocasých běhavých plazů, kteří za běhu veslovali vzduchem máváním předních volných končetin.“

Autorem arboreální (stromové) teorie byl v letech 1880, 1881 Willistonův učitel na Yale profesor Othniel Charles Marsh: „Schopnost letu vznikala pravděpodobně mezi malými stromovými plazními ptáky. Jak to asi vzniklo, o tom máme důkazy u letu rodu *Galeopithecus* a létavých veveřek (*Pteromys*), u létavého ještěře (*Draco*) a létavé žáby (*Rhacophorus*). U prvotních stromových ptáků, kteří skákali z větve na větev, byla výhodná již počáteční pera na předních končetinách tím, že prodlužovala skok dolů a brzdila sílu pádu.“ Podle Marše byl na počátku letu ptáků pasivní klouzavý či plachtící let při seskoku z výšky padákovým způsobem. Tuto arboreální teorii zastával i rakouský paleontolog, profesor na vídeňské univerzitě Othenio Abel.

Zásadní stanovisko k problému ptačího letu přinesl r. 1976 rozhodný zastánce teorie běhu John Ostrom, shodou okolností opět na univerzitě v Yale (víme již, že Ostrom objevil archeopteryxe na deskách údajného pterodaktyla v haarlemském Teylerově muzeu). Říká: „Bohužel nemůžeme nikdy poznat, jak různé typy letu započaly. Nicméně to byla významná vývojová událost – a to ne jednou, ale vícekrát. Zdá se, že většina forem letu počala z vyvýšených míst. Avšak počátek letu ptáků byl odlišný. Nejzávažnějším klíčem

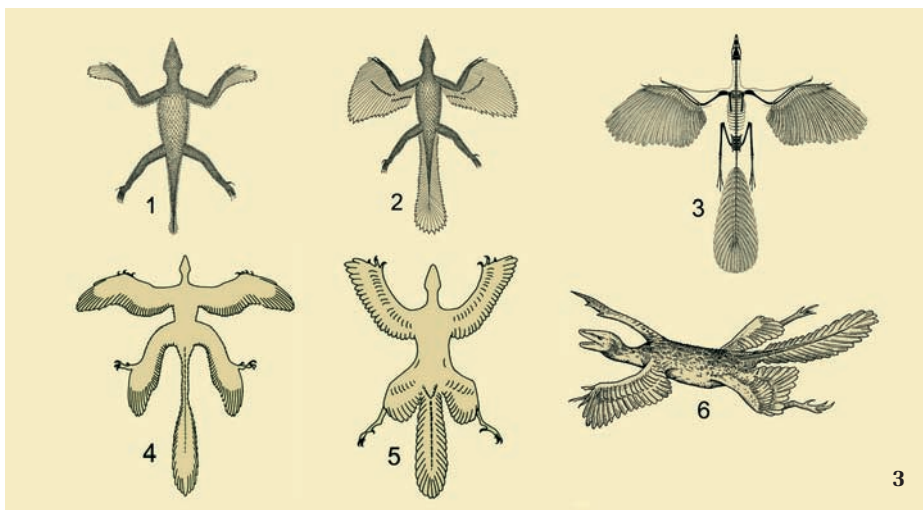
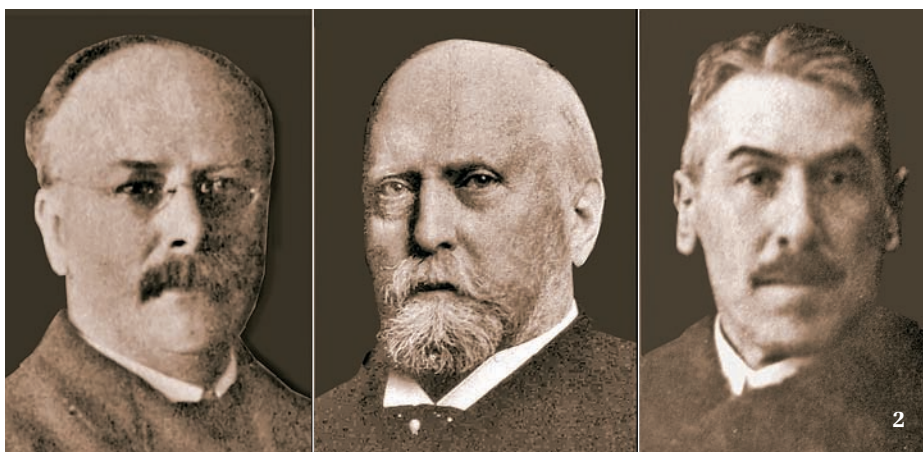


1 Rekonstrukce druhu *Caudipteryx zoui* jako lovce hmyzu – síťokřídlého hmyzu podobného dnešním motýlům rodu *Kalligramma haeckeli* (šířka rozpětí až 19 cm). Rod *Caudipteryx* může rovněž reprezentovat obecný model bipedního běžícího maniraptorního predátora – proavise. Orig. P. Major

2 Tři badatelé, kteří vyslovili první názory o počátcích letu ptáků. Zleva: Samuel Wendell Williston (1852–1918), lékař a paleontolog, zastával r. 1879 poprvé dnes uznávanou teorii běhu. V současné době je již málo známý, byl však jedním z neaktivnějších přírodovědců své doby – jako asistent O. Marsh (viz dále) vůbec poprvé (1880) zavedl při terénních výzkumech, možná díky své medicínské erudici, sádrové obaly ohrožených nálezů. Později byl profesorem paleontologie v Chicagu (1902). Je autorem mnoha prací o pterosaurech kansaské křídly a proslul také jako entomolog – moucha *Drosophila* známá v genetickém výzkumu nese jeho jméno – *D. willistoni*. Othniel Charles Marsh (1831–99), první zastánce stromové teorie, byl profesorem paleontologie na univerzitě v Yale a objevitelem prvních pterosaurů v souvrství Niobrara ve státě Kansas. Získal ze solnhofenských vrstev první nález pterosauru s otiskem letové blány a kosodélného kormidélka na ocasu (zastával správný názor, že vzhledem k asymetrickému obrysu bylo ve svislé poloze a kormidlovalo tedy směr letu). Maďarský paleontolog baron Ferencs Nopsca (1877–1933) znovu nezávisle oprávil mezitím zavrhanou teorii běhu. Byl to všestranný a současně excentrický přírodovědec, ucházel se např. o titul albánského krále (zcela vpravo)

3 V představách vývoje archeopteryxe vytvořili badatelé hypotetická stadia (fáze) tzv. proavisů, protoarcheopteryxů (1, 2 – pohledy shora). Postupně prodlužovaná pera na křídlech a ocasu měla úlohu padáku při seskocích a zvyšovala stabilitu při běhu za kořistí; 3 – kostra berlínského exempláře archeopteryxe s dochovaným opeřením křídel a ocasu při pohledu shora (rekonstrukce P. Wellnhofera, 2008). Rody *Microraptor* a „*Tetrapteryx*“ jsou podobné v utváření nosných ploch také na nohou, což umožňovalo vedle aktivního i pasivního letu: 4 – rod *Microraptor* z yixiangských vrstev spodní křídly provincie Liaoning v severovýchodní Číně je znám ve dvou druzích, schéma jedince shora, 5, 6 – představa hypotetického rodu *Tetrapteryx* stanoveného Williamem Beebem (1915) na podkladě letek na zadní straně nohou u berlínského exempláře archeopteryxe, pohled shora (5) a z boku (6); na tuto vlastnost upozornil již zoolog Britského muzea J. Evans při studiu berlínského exempláře r. 1881. Upraveno podle P. Wellnhofera (2008)

k tomuto problému může být důmyslný a unikátní model bipedních ptáků. „Ostrom později r. 1979 teorii běžícího lovce upravil ve smyslu maniraptorního modelu – předchůdci archeopteryxe svými končlou – ženými a opeřenými předními končetinami (anatomicky rukama) chytali v běhu



letící a skákající hmyz. To mohla být zároveň preadaptace (předstapen) aktivního letu. Tvorba letek na křídlech měla tedy podle této teorie podporovat rychlost běhu a získávání potravy. Ostromova teorie sice zprvu nebyla obecně přijímána, nicméně použití křídel k lovu mohlo hrát stejnou či obdobnou úlohu i na počátku vývoje pterosaurů či savčích letounů (*Chiroptera*) – i zde se nabízí sevření křídel k sobě jako způsob lovu, jako součást vývoje letu.

Na pomoc zastáncům teorie běhu v ptačím letu však podle našeho názoru přichází jednoduchá evoluční úvaha. Jestliže platí všeobecná shoda, že původ ptáků vychází z teropodních, tedy bipedních maniraptorních dinosaurů a že většina těchto plazů byli běžci, pak je nepravděpodobné, že by byli stromoví. Dále, že způsobem úspěšného lovu menších teropodů (hbitých až bleskurychlých predátorů), byl právě Ostromův model běhu spojený s lapací úlohou budoucích křídel. Jeho role může tedy být při vzniku letu klíčová – sám život na stromech vznikl u ptáků později v souvislosti s bezpečným hnízděním.

Nové pohledy na původ ptáků

Nejnovější překotné objevy v čínských mladších druhohorách (viz dále) znovu otevřely problémy kolem vzniku a vývoje ptáků a zároveň také kolem jejich blízkého vztahu k dinosaurům. Rozhodující je dokonalé zachování těchto nových fosilních dokladů, které svou kvalitou převyšuje všechny dosavadní nálezy. Navíc pocházejí právě z onoho období druhohor, kdy lze významnou fází vývoje ptáků očekávat – těsně nad rozhraním mezi jurou

a křídou, resp. v průběhu spodní křídly. Naše znalosti se tak posouvají velký krok vpřed, avšak přesto ani dnes nelze vyslovit jednoznačný názor. Chybějí nám totiž fosilní doklady předpokládaných prvopůčátků ptačího vývoje ze starších druhohorních útvarů – z triasu a následné spodní jury.

Zde existuje jen několik dokladů. Jsou to jednak tříprsté stopy nohou z období svrchního triasu, nápadně podobné ptačím stopám, známé ze Severní Ameriky, jižní Afriky a z Austrálie (obr. 3 na str. 8). Nikdy však nebyly doprovázeny kosterními nálezy, a tak se domníváme, že jde o menší dvounohé teropodní dinosaury, mezi nimiž byli s velkou pravděpodobností i předkové ptáků. Jediným kosterním dokladem je problematický objev ve svrchnotriasovém souvrství Dockum ve státě Texas (USA). Jde o shluk drobných kostí, které byly nejprve popsány jako doklad prvotního ptáka *Protornis texensis*, přičemž byla sestavena i rekonstrukce připomínající archeopteryxe. Následná zkoumání nálezu však tuto interpretaci opakovaně a přesvědčivě zpochybnila s tím, že jde o zbytky několika jedinců malých drobných plazů. Nález z dokumských vrstev byl tedy určen mylně a je neplatný.

V novější době, zejména v posledních letech, se naše vědomosti o rozvoji ptáků během mesozoika značně prohloubily. Podobně jako u ostatních velkých skupin obratlovců – např. létavých plazů či savců – se potvrdila myšlenka několika vývojových proudů či linií podobných pestrobarevné mozaice. Nové objevy z období posledního oddílu mesozoika – křídly



4 Křídlo – orgán ptačího letu, vybavený ustáleným souborem různě utvářeného perí, fascinovalo renesančního malíře Albrechta Dürera (1471–1528). Akvarel a kresba perem z r. 1512 zpodobňuje křídlo mandelíka (*Coracias*). Sběrka grafického umění Albertina, Vídeň

5 Hlavy a lebky tří rodů vývojově příbuzných diapsidních obratlovců z okruhu teropodních dinosaurů naznačují vývojovou cestu k ptákům trvajících 200 milionů let. Proměna lebek (vpravo) je celkově ovlivněna dvěma trendy: vylehčením celé konstrukce a zvětšováním mozkové části lebky – neurokrania (koncového mozku, mozečku a optických laloků). Zdola: *Compsognathus* (*Saurischia*, *Theropoda*, *Coelurosauria*, svrchní jura) má tékodontní zuby v alveolách s mezizubními ploténkami (primitivní znak archosaurů a všech teropodů), zadní hrana zubů je lehce vroubkovaná jako u všech masožravých teropodů, lebka nebyla pohyblivá (kinetická). *Archaeopteryx* (*Maniraptora*, *Avialae*, svrchní jura) má také tékodontní zuby (12) s mezizubními ploténkami. Sklerotikální prstenec v očnici je u všech obratlovců s výjimkou savců. *Archaeopteryx* měl 11–12 dílků (tzv. sklerálií), prstenec mají všichni současní ptáci (většinou 14). Při otevření čelisti se nasunuly nosní kosti (nasalia) dozadu přes kosti čelní (frontalia). Nahoře vrána (*Corvus cornix*, *Neornithes*, *Aves*): kinetika lebky je stejná u většiny současných ptáků – při otevření zobáku se lebeční kryt mezi zobákem a mozkovou částí lebky prohne nahoru. Vlevo orig. P. Major (2008), lebky archeopteryxe a vrány podle P. Wellnhofera (2008), *Compsognathus* podle K. Peyerové (2006)

(v časovém rozmezí mezi 145–65 miliony let) nám odhalují další vývojové větve ptáků či spíše opeřených živočichů podobných ptákům, u nichž se v různém poměru kombinují starobylé i moderní znaky. Zvláště aktuální je skutečnost, že tento vývoj opakovaně provázela ztráta schopnosti letu, přičemž typické úpravy na kostře zůstávaly i nadále zachovány. Celá spleť fylogeneze ptáků se tím ještě dále komplikuje.



Převratným archivem těchto dokladů je oblast severovýchodní Číny v provincii Liaoning, v okresu Yixiang. Stáří tamních tzv. jeholských vrstev spadá do období spodní křídly do stupně barému, tedy do období v časové návaznosti na svrchnojurskou úroveň archeopteryxe v solnhofenských litografických vápencích.

Posun v našich znalostech však nevyvolalo jenom bohatství fosilních dokladů ptáků s dokonale zachovaným perím (dokonaleji než v Solnhofenu). Nové nálezy z Yixiangu nám přinesly překvapivé doklady toho, že perí bylo zřejmě obecně rozšířeno také u několika větví drobných teropodních dinosaurů. Dokazují, že zmíněný okruh teropodních dinosaurů měl „letky“ na předních a u zcela nového objevu i na zadních končetinách, zřejmě pro manévrování při rychlém běhu za kořistí a pro pasivní let (plachtění). Právě mezi těmito doklady různých typů malých teropodních běžců lze spatřovat již zmíněný model běžícího praptáka rodu *Proavis*, např. na rekonstrukci zřetelně opeřeného, avšak ještě nelétajícího rodu *Caudipteryx* (obr. 1). O příbuznosti teropodních běžců či maniraptorů s ptáky se sice uvažovalo již dříve, ale o existenci perí nám nepřímé nálezy prostředí dosud žádnou informaci neposkytovalo. Lze proto říci, že vývojový vynález perí spojoval určitý okruh teropodních dinosaurů již v raném období vývoje jako jejich společný znak. Také pozdější adaptace perí k létání, např. vznik letek ptačího křídla a rýdovacích per ocasu nemusí být výlučným „objevem“ ptáků.

Jaký byl tedy prvotní účel perí? Dopusud se často jako primární uváděla tepelná izolace v souvislosti s postupující teplotností a vysokou aktivitou u těchto malých predátorů. Nabízí se však jiné, pravděpodobnější vysvětlení – u zrakově orientovaných maniraptorů s dokonalým barevným viděním mohlo jít zprvu o pestrobarevné zvýraznění v rámci předvádění (pohlavní výběr), a teprve druhotně o jeho využití pro tepelnou izolaci.

Postavení ptáků v zoologickém systému
Zoologové jsou dnes zajedno v tom, že ptáci (*Aves*) jsou spolu se savci (*Mammalia*) třídou teplotekrevných obratlovců. Vznikali pravděpodobně i společně během triasu

a spodní jury. V obou případech jsou potomky vyšších obratlovců – amniotů (blatnatých – *Amniota*) a rovněž sdílejí společný osud, přestože vznikli z různých skupin – diapsidů a synapsidů. Úspěšně přežili globální katastrofu na rozhraní křídly a třetihor, zatímco jejich četní a rozmanití vývojoví předchůdci beze zbytku vymřeli.

Zde odbočíme první obecnou poznámkou o novém pojetí vyšších obratlovců (*Amniota*). Až donedávna se dělili na plazy (*Reptilia*), ptáky a savce. Dnešní pojetí zavádí v dělení amniotů dva nadřazené základní pojmy – *Sauropsida* a *Synapsida* (obr. 6). *Sauropsida* dělíme na *Parareptilia* (sem patří želvy – *Chelonia*), *Eureptilia* (vlastní plazi, *Diapsida* – plazi s diapsidní lebkou) a ptáky. Mezi *Eureptilia*/*Diapsida* patří *Archosauromorpha* (archosauři – krokodýli, pterosauři a dinosauři) a *Lepidosauromorpha* (sem patří v podstatě dnešní plazi – *Lepidosauria*). *Synapsida* jsou starobylou linií amniotů, kam patří *Pelycosauria* a *Therapsida* (např. se „savicovitými plazy“ z triasu – *Cynodonta*). Na vrcholu vývoje synapsidů jsou nejvyšší obratlovci – savci.

Z vývojového hlediska jsou skupiny sauropsidů (*Parareptilia* a *Eureptilia* spolu s ptáky) a synapsidů samostatnými vývojovými proudy amniotů, které se zrodily v mladším paleozoiku – během karbonu a permu. Ve světle nových dokladů proběhl vývoj sauropsidů a synapsidů shodně během druhohor. Raná stadia vývoje pocházejí pravděpodobně již z nejstaršího stupně tohoto útvaru – triasu. Suché a teplé prostředí na pevninách mělo na jejich vznik výrazný vliv – hlavním motivem byl rozvoj bohaté potravní nabídky na souši – členovců, především hmyzu. Avšak právě doklady těch nejstarších počátků vývoje jsou u savců vzácné, u ptáků dokonce zatím téměř neexistují. Víme jen, že cesty obou nových živočišných tříd se ve vývoji podstatně rozcházejí – všechny důležité životní vlastnosti i tělesné znaky jsou proto řešeny zcela odlišně. Tak např. společná teplotekrevnost (endotermie) řeší nezáhodnou ztrátu tepla rozdílným typem izolace – u synapsidů, resp. savců ochrannou vrstvou srsti, u diapsidních archosaurů (teropodních dinosaurů), resp. ptáků perím. Perí jako možný novotvar typický pro ma-

6 Vývoj čtyřnohých obratlovců (*Tetrapoda*) v geologické minulosti. Ze schématu vyplývá, že praví plazi (*Eureptilia*) s diapsidní lebkou byli během druhohor nejrozšířenějšími obratlovci vůbec. Ptáci se od nich odštěpili v průběhu triasu a jury, doklady však dosud chybějí. Čtyři typy lebek blanatých obratlovců (*Amniota*) jsou definovány podle spánkových otvorů: 1 – anapsidní nemají spánkový otvor (např. želvy), 2 – synapsidní mají jeden otvor omezený dorzálně spojením dvou kostí – zaočnicovou (postorbitale) a šupinovou (squamosum), např. pelykosauři, savcovití plazi, savci, 3 – diapsidní mají dva spánkové otvory nad sebou (např. dinosauři, pterosauři, krokodýli, ptáci), 4 – mořští druhohorní plazi (např. notosauři, plesiosauři a ichtyosauři) mají modifikovaný tzv. euryapsidní typ s jedním spánkovým otvorem omezeným ventrálně spojením kosti zaočnicové a šupinové. Archiv O. Fejřara

7 Přímé vývojové vztahy dinosauřů a ptáků v časovém rozmezí 250 milionů let od svrchního triasu do současnosti. Kmenový vývoj – fylogeneze ptáků probíhal v rámci dinosauřů s plazí pávně (*Saurischia*). Ptáci tvoří samostatnou větev, která se během jury oddělila od avepodních teropodních dinosauřů – maniraptorů se zvláštním utvářením přední končetiny k lovu a později k letu (blíže v textu)

niraptorní teropody (obr. 12) je ve srovnání se savčí srstí mnohem účinnější.

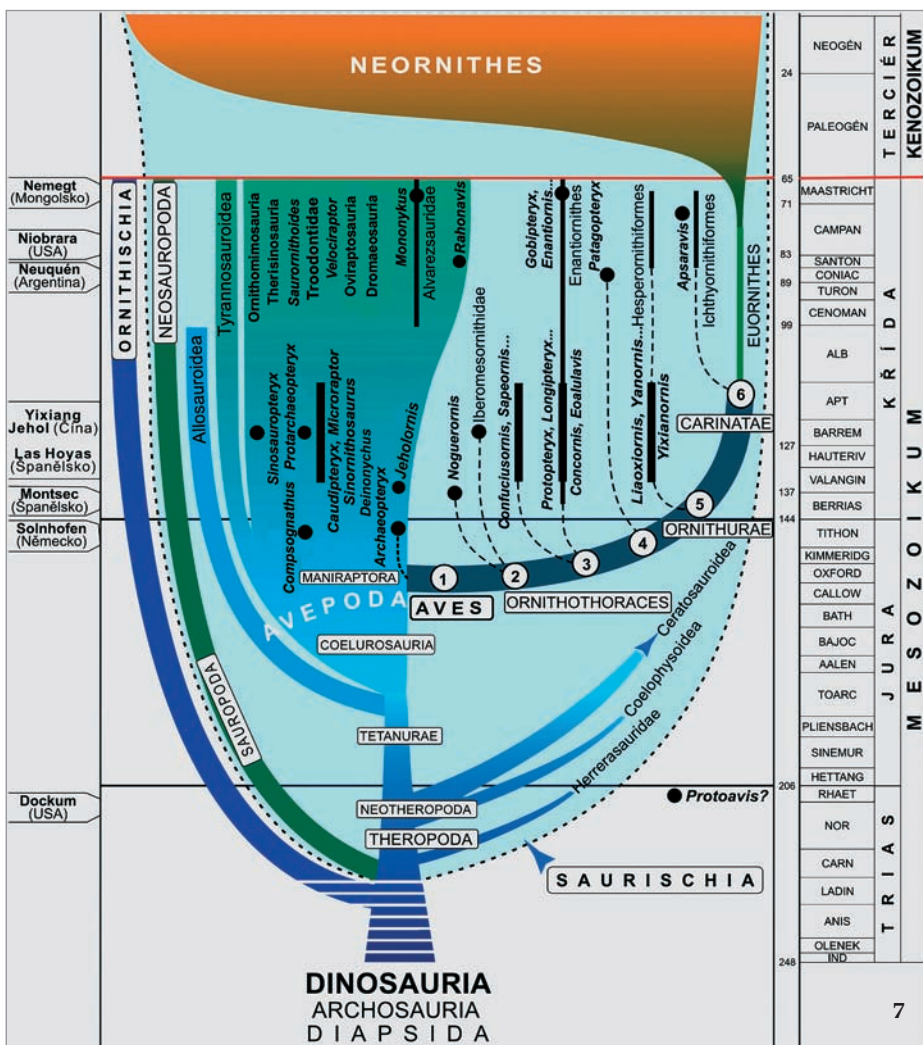
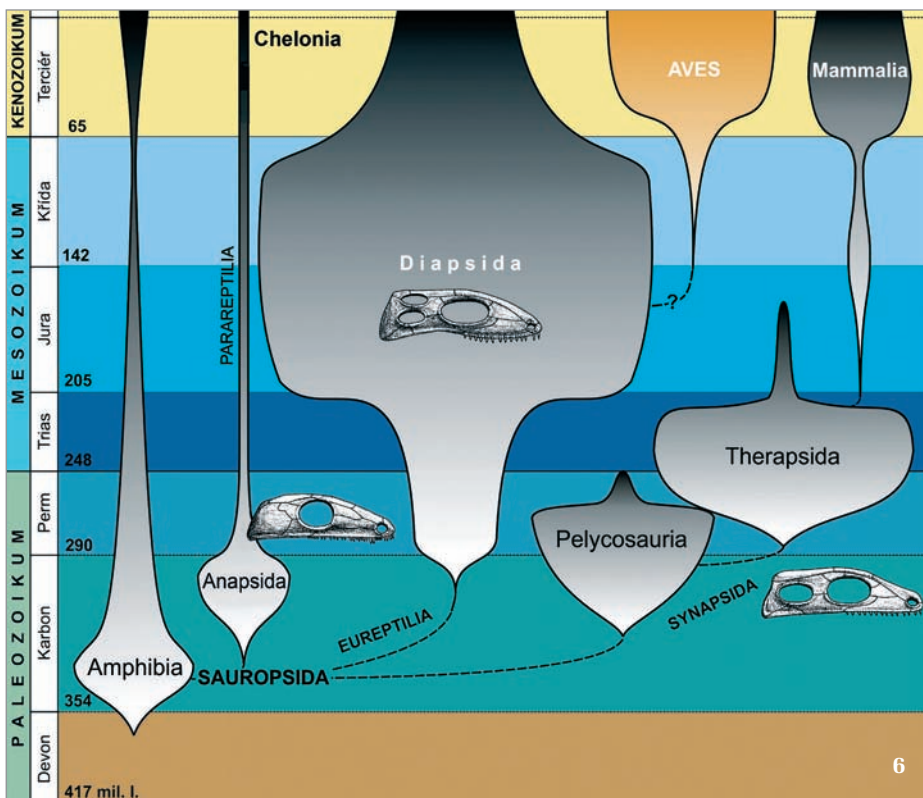
Třída ptáci patří do velké rodiny *Sauropsida* a zde do skupiny *Eureptilia* s diapsidní lebkou. Ptáci jsou tedy amnioti blízcí vyhynulým plazopánvým dinosauřům, létavým plazům a dnes žijícím krokodýlům. Na podobnost dinosauřů s ptáky upozorňovala řada badatelů již během 19. stol. Uvažovali např. ze stavby pánevních končetin, že se dinosauři pohybovali bipední chůzí na zadních nohou jako ptáci. V poslední době se uvádí, že tuto skutečnost vedle T. Huxleyho (1868, 1870) objevili nezávisle již Carl Gegenbauer (1863, 1864) a Edward D. Cope (1867).

Klíčový význam pohybových jednotek u teropodních dinosauřů a ptáků a modernizace ptačího organismu

Pro další úvahy o vývoji ptáků je třeba nyní zdůraznit okolnost, která se týká pohybu (lokomoce). Mezi významné úpravy tělesné konstrukce ptáků patří mj. vzájemné oddělení, resp. osamostatnění funkcí pohybových orgánů – křídel, nohou a ocasu.

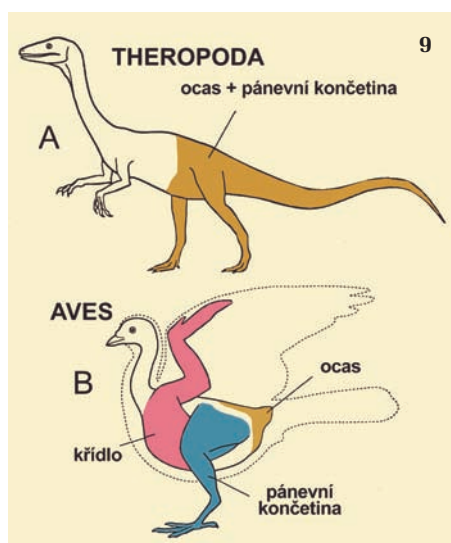
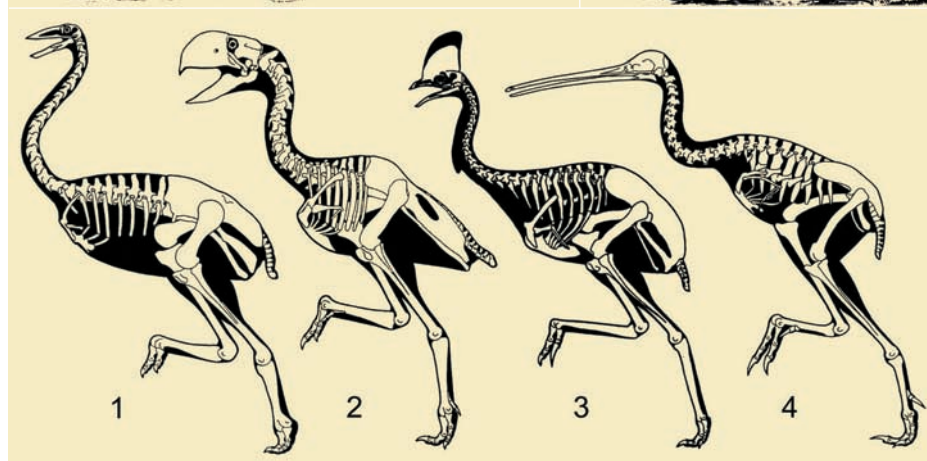
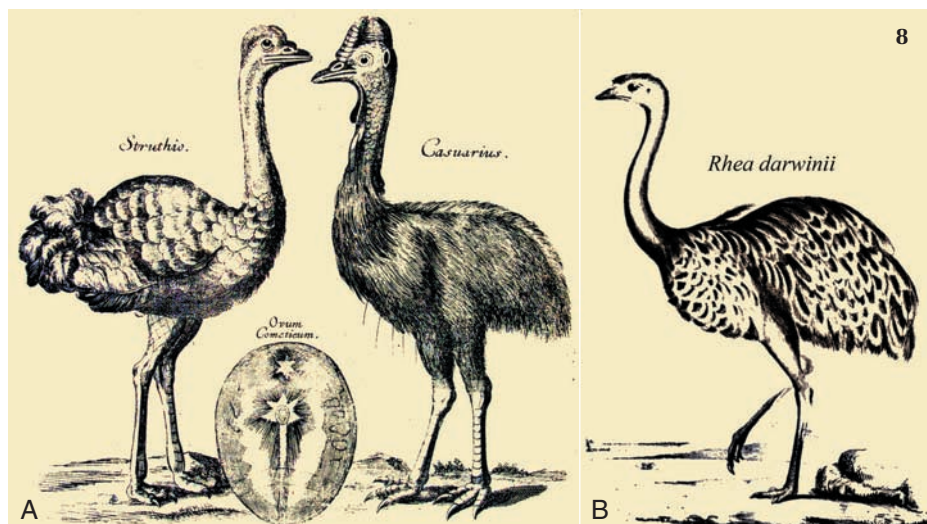
Model teropodních dinosauřů

Všechny plazopánvé teropody – suchozemské dvounohé chodce a běžce – spojovala shodně až na výjimky vlastnost pouze jedné pohybové jednotky – zadní (pánevní) končetiny byly funkčně spojené s dlouhým a svalnatým ocasem (obr. 9). Z vývojového hlediska je pozoruhodné, že toto řešení pohybu bylo u většiny teropodů bez ohledu na velikost prakticky obdobné a obecně značně ustálené. Vzájemný poměr ocasu a nohou se sice u jednotlivých skupin měnil, ale nikdy nebyl způsob pohybu dále vylepšen např. adaptací nohou, jako je tomu u ptáků (např. k potá-



pění a pádlování ve vodě, šplhání apod.). Pouze jeden vývojový proud teropodů z této pohybové uniformity vybočil – maniraptorů využívající k lovu nezkrácené přední končetiny. V jejich rámci existovalo množství typů, mezi něž patří právě i ptá-

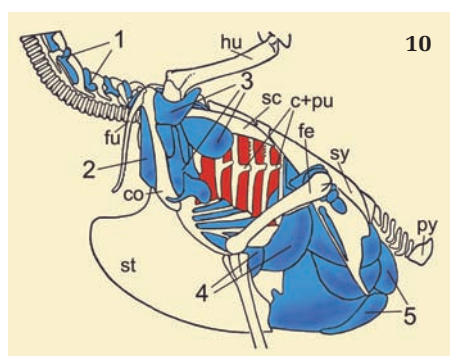
kům podobní archeopteryxové (*Archaeopterygiformes*). Vyvinula se u nich nová jednotka letu – křídlo, přičemž však dosavadní pohybová jednotka – zadní končetina a nezkrácený ocas – zůstala nezměněna a dosud funkčně vzájemně propojena.



Proporce končetin archeopteryxe se přitom odlišují od současně žijících menších maniraptorů jen málo.

Model ptáků

Ptáky lze z hlediska pohybu charakterizovat jako létající teropody s třemi samostatnými pohybovými jednotkami (obr. 9). Postupně se totiž u nich funkčně oddělil ocas, nohy a křídla (vždy s výraznou úpravou a inervací svalů). Tato úprava se ve vývoji ukázala v protikladu k ostatním teropodům jako velmi úspěšná a určitě byla příčinou velké diverzity ptáků, nesrovnatelné s relativní jednotvárností ostatních „nelétavých“ teropodů. Optimální úroveň této ptačí pohybové trojkombinace dosáhla na vrcholu vývoje skupina moder-



ních ptáků (*Neornithes*). Ti jistě díky těmto a dalším novým vlastnostem úspěšně přežili globální katastrofu na sklonku křídly. Jejich explozivní rozvoj proto spadá do následujícího kenozoika (třetihor a čtvrtohor) a trvá až dodnes. W. Buckland proto navrhol pro kenozoikum souborné jméno „věk ptáků“. To se však neujalo.

Nyní se dostáváme k základní vlastnosti ptáků – ke schopnosti létat. Objevy archeopteryxe nás poučily, že již ve svrchní juře mělo křídlo funkční nosnou plochu tvořenou primárními a sekundárními letkami. U archeopteryxe tedy vzniklo křídlo jako nová samostatná pohybová jednotka, v tom se dokonale přiblížil ptačímu modelu. Jeho ocas vybavený po obou stranách symetrickými letkami byl však dosud vyztužen nezkrácenými ocasními obratli bez posledních srostlých obratlů, tj. bez pygostylu. Všechno nasvědčuje tomu, že ocas vytvářel spolu s nohama stále ještě vzájemně neoddělenou pohybovou jednotku teromorfního typu a lze tedy archeopteryxe definovat jako létajícího teropoda

8 Příklady nelétavých ptáků.

A – africký pštros (*Struthio*) a novoguinejský kasuár (*Casuarius*) v ilustraci z encyklopedie H. G. Valentiniho z r. 1744; B – nandu Darwinův (*Rhea darwinii*) objevený Darwinem v Argentině; 1 – tzv. sloní pták *Aepyornis*, kvartér Madagaskaru; 2 – dravý pták skupiny tzv. forusracoidů *Diatryma*, eocén Evropy a Severní Ameriky; 3 – kasuár (*Casuarius*), recent, Nová Guinea; 4 – kiwi (*Apteryx*), recent, Nový Zéland. Podle G. S. Paula (2001), upraveno

9 Pohybové jednotky. A – u zástupců velkých dravých dinosaurů teropodů (např. rodů *Tyrannosaurus*, *Megalosaurus*) a B – u moderních ptáků (*Neornithes*). U výše zmíněných teropodů byla pouze jedna pohybová jednotka – zadní (pánevní) končetiny byly funkčně spojeny s dlouhým svalnatým ocasem. U ptáků se ocas, nohy a křídla funkčně oddělily a osamostatnily na tři nezávislé pohybové jednotky umožňující dokonalé manévrování za letu. Podle S. M. Gatesyho a K. M. Middletona 1997, upraveno

10 Optimalizace ptačího organismu v oblasti dýchání (respirace) vzdušnými vaky (modře) propojenými s plícemi (červeně) a navíc pronikajícími do svaloviny a některých kostí. Tím je umožněno efektivní okysličování krve při létání. Vaky: 1 – krční, 2, 3 – meziklíčkové, 4 – přední a zadní hrudní, 5 – břišní. Plíce ohraničené žebry s příčnými uncinátními výběžky (které jsou přítomny i u maniraptorních dinosaurů) jsou spojeny se zadním hrudním vakem, novotvarem plic – neopulmo. Objem vaků a prohánění vzduchu je ovlivněno činností svalů za letu. Vaky dále snižují hustotu těla, tvoří rezonátory při vydávání zvuku a mají funkci při regulaci tělní teploty. fu – kost vidličná (furcula), co – kost krkavčí (coracoideum), st – kost prsní (sternum), hu – kost pažní, sc – lopatka (scapula), c+pu – žebra s příčnými uncinátními výběžky (processus uncinati), sy – pánevní spojené kosti v synsakrum, fe – kost stehenní (femur), py – zakončení zkrácené ocasní páteře pygostylem

se dvěma samostatnými pohybovými jednotkami – jednak křídly a pak nohama s ocasem. Byl sice schopen aktivního letu, ale měl zřejmě omezené manévrovací schopnosti. Ty vytváří právě ona třetí jednotka samostatného a funkčního ptačího ocasu ukončeného na kostře posledními srostlými obratli. Vlastnosti archeopteryxe tedy dosud nevybočily z rámce malých teropodních dinosaurů – maniraptorů.

S létáním souvisí sled adaptací měkkých znaků, které se nemohou ve fosilním stavu zachovat. Některé však lze odvodit podle úponů na kostě, např. svalstvo křídel (prsni svaly zaujímají u dnešních ptáků 11 až 44 %, u archeopteryxe jen 7 % tělní hmoty). Dále jsou to vysoký metabolismus a účinný dýchací mechanismus za podpory vzdušných vaků (nejvýkonnější mezi obratlovci vůbec), srdce se čtyřmi oddíly jako u savců a konečně zdokonalená ledvina plazího typu (odstraňuje produkt metabolismu – kyselinu močovou),

11 Hnízda vajec a způsoby hnízdění u dinosaurů. Model hnízdícího teropodního maniraptora rodu *Oviraptor*, rekonstruovaný podle několika nálezů v Mongolsku a Číně z posledních let, pravděpodobně představuje prvotní způsob hnízdění druhohorních ptáků. Nález kostry přímo na hnízdě vajec (A) dokládá složené nohy sedícího dinosaura a přední (možná opeřené) končetiny podél těla jako ochrana snůšky (B). Vejce byla v tomto případě uspořádána ve spirále a střed těla spočíval uprostřed snůšky. Podle M. A. Norella a kol. (1995). Velký ptákoopáný dinosaur skupiny hadrosaurů rodu *Maiaasaura* (hmotnost cca 2,5 tuny) ze svrchní křídly Severní Ameriky zpodobňuje odlišný model hnízdění (C). Snůška vajec (vpravo) byla uložena do okrouhlých prohlubní vyplněných tlející rostlinnou drtí a přikryta hlínou či pískem, po vyhlutí mláďat bylo hnízdo upraveno jako prohlubeň (vlevo) umožňující následnou poměrně dlouhodobou péči. Podle J. R. Hornera a R. Makely (1979). Hnízda byla seskupena v pravidelných odstupech v početných skupinách či koloniích užívaných mnoho generací po sobě (D). Podle D. Normana (1985), upraveno



kteřá souvisí s důležitým hospodařením s vodou. Tyto změny ve vývoji neproběhly naráz, ale uskutečňovaly se postupně. Křídlové doklady ptáků tak představují četné paralelní vývojové linie s kombinací starobylých i pokročilých znaků. Někteří z nich ztratili schopnost létat, a jejich křídla se proto různě zredukovala.

Podle nových objevů měli zástupci křídlových ptáků téměř celosvětové rozšíření, což jistě souviselo se stále ještě vzájemně spojenými zemskými kontinenty ve starších druhohorách, a osídlili jak mořská pobřeží, tak rozmanitou přírodu vnitrozemí. Na vrcholu tohoto vývoje existuje již od svrchní křídly skupina nových či pravých ptáků zvaná *Neornithes*, u nichž byly zmíněné úpravy už na sklonku křídlové doby uskutečněny současně a na dokonalé úrovni. Výsledkem těchto úprav je rychlý a vytrvalý let (ptačí tahy, migrace) a dále schopnost přizpůsobování se změnám prostředí. Podle geologického záznamu přežily globální krizi zemského prostředí na konci křídly úspěšně mj. dvě skupiny suchozemských obratlovců – savci a z ptáků právě zmíněná skupina *Neornithes*.

Oběti globální krize, která vyhubila mnoho skupin bezobratlých i obratlovců v moři i na pevninách, se naopak staly početné konzervativní vývojové linie jak primitivních savců, tak i křídlových ptáků a všech velkých pterosaurů, dinosaurů a mořských plazů. Není klíčem úspěšného přežití křídlové katastrofy právě vysoká úroveň zmíněných adaptací?

Problém ztráty letu ve vývoji ptáků

Zde musíme učinit další významné odbočení. Lze jistě namítnout, že plazi i savci ve vývoji také vytvořili model úspěšných a aktivních letců (modelů pasivních letců je známo ještě mnohem více, dokonce i u nižších obratlovců). Již jsme dříve zmínili, že to byli jednak létaví plazi – pterosauri (žili během druhohor a vyhynuli

spolu s dinosaury na konci křídly), a jednak dnešní létaví savci – letouni (*Chiroptera*). Oba obdobné modely letu jsou sice méně dokonalé než peří, nicméně velmi úspěšné. Nosnou plochu vytvořila jemně osrštěná a prokvená kožní blána se zcela rozdílně řešenou kosterní výztuží křídel. U všech těchto skupin letců zatím neznáme přechodný model křídel – doklady v nejstarším geologickém záznamu mají sveráznou úpravu křídel již hotovou.

Významnou skutečností také je, že mnozí ptáci – v ostrém protikladu k létavým plazům a letounům – schopnost letu ve vývoji ztrácejí, dá se dokonce říci, že redukce křídel (bezletovost), se u různých skupin ptáků vyskytuje často a nezávisle. Přitom nohy ptáků se ve vývoji různě přizpůsobují (ke šplhání, uchopování kořisti, plavání apod.), není však známa úplná redukce nohou. Na rozdíl od ptáků létaví plazi i letouni během mnoha milionů let své existence vlastní adaptaci k letu bez jediné výjimky nikdy neztratili a ani její konstrukci nijak významně nemodifikovali. Také jejich zadní končetiny, které ve srovnání s křídly měly již na počátku vývoje při pohybu roli značně omezenou, zůstaly v průběhu existence obou skupin bez podstatných změn.

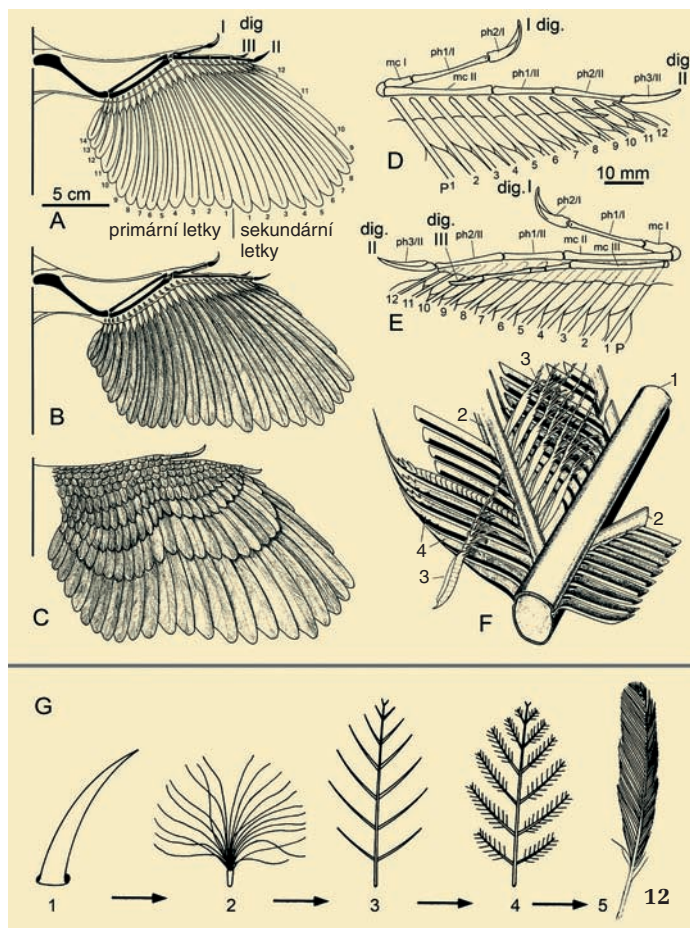
Na Zemi přežívá celá řada nelétavých ptáků (obr. 8). Jsou to např. současný africký pštros (*Struthio*), australský emu (rod *Dromaius* a jeho příbuzný novoguinejský kasuár (*Casuarus*), novozélandský kiwi (*Apteryx*) a jihoamerický nandu (*Rhea*). Fosilní afričtí pštrosi jsou známí v hojném počtu v mladších třetihorách Evropy (např. v Maďarsku, Řecku) a Asie (Čína, Mongolsko). Pozoruhodnější jsou výskyt velkých nelétavých ptáků na velkých ostrovech, kde buď savčí predátoři nebyli, nebo nebyli hojní – i tam jde o druhy vyhynulé nedávno. Oba ostrovy Nového Zélandu obývalo množství nelétavých ptáků moa (13 druhů rodu *Dinornis* čele-

di *Dinornithidae*) až do příchodu Maorů před asi 1 000 lety, pro něž byli ptáci vítanou kořistí – počty ptáků moa pak rychle klesaly a poslední byl zahuben r. 1775. Druhým místem výskytu podobných ptáků byl Madagaskar, kde žili tzv. sloní ptáci (elephant birds – tři druhy z rodu *Aepyornis*, čeledi *Aepyornithidae*). I ti dosáhli značných rozměrů (výšky až 3 m, hmotnosti asi 500 kg) a zejména se vyznačovali silnými graviportálními nohama, jimiž se podobali slonům. Byli vyhubeni údajně r. 1649. Je zajímavé, že nálezy ze spodního oligocénu Egypta (před cca 30 miliony let) na nalezišti Fayum (rod *Stromeria*) byly s madagaskarskými ptáky srovnatelné a maďarský zoolog Kálmán Lambrecht je r. 1929 pokládal za předky současných pštrosů. Jak na Madagaskaru, tak i na novozélandských ostrovech a v Jižní a Střední Americe se tyto ptáci vzájemně podobají, což je však výsledkem souběžného vývoje (konvergence). Je pravděpodobné, že vznikli nezávisle z různých létavých imigrantů, kteří na ostrovy doletěli a zde ve specifických podmínkách schopnost letu ztratili.

Fylogeneze ptáků – příklad mozaikového vývoje

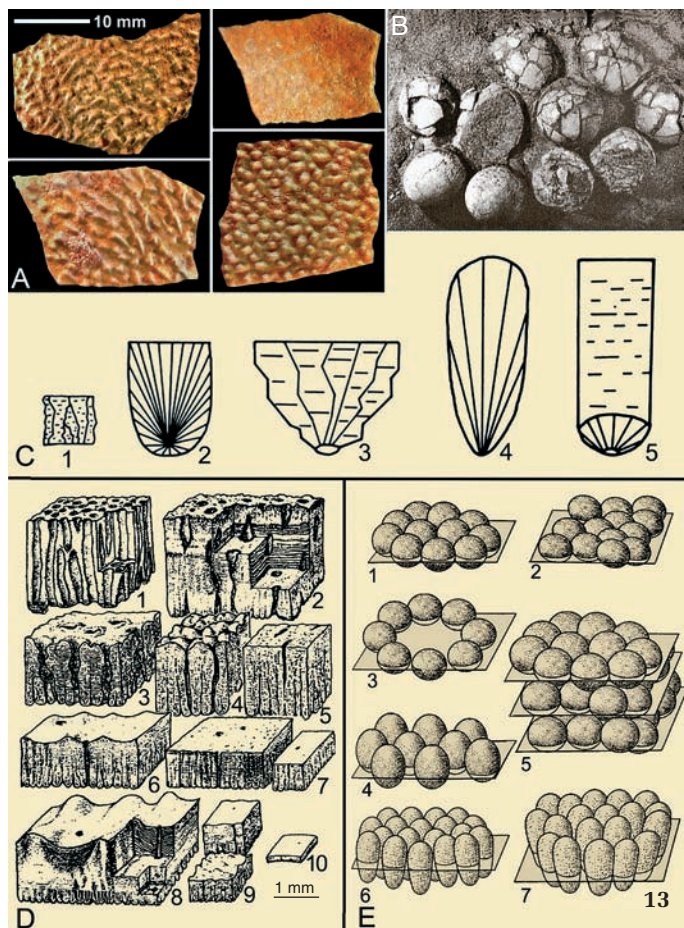
Archeopteryx z litografických vápenců v okolí Solnhofenu z nejmladšího úseku jury si udržuje primát nejstaršího dokladu létajícího opeřeného obratlovce už téměř 150 let. V posledním desetiletí byla objevena nová bezprostředně mladší naleziště vyplňující alespoň zčásti chybějící časový interval – spodní část křídlového útvaru. Časová mezeza období svrchní jury však stále čeká na svůj geologický záznam ptačí fylogeneze.

Nové spodnokřídlové doklady ptáků nyní přinesly informace o tom, co následovalo zhruba 25 milionů let po archeopteryxovi. Ukázalo se množství svrchní jury však stále čeká na svůj geologický záznam ptačí fylogeneze.



12 Opeření křídel, autopodium křídla archeopteryxe a struktura pera dnešního ptáka. Pravé křídlo archeopteryxe podle berlínského exempláře s polohou a uspořádáním letek (A–C, pohledy shora). A – primární letky 1–12 (remiges primarii) na metacarpale II a na 1. a 2. článku druhého (II) prstu, a sekundární letky 1–14 (remiges secundarii) na loketní kosti při maximálním rozpětí křídla, B – rekonstrukce letek téhož křídla, C – rekonstrukce téhož křídla s opeřením letek i krycím peřím. První prst (I) byl volně pohyblivý, drápy prstů byly obráceny dopředu dolů; D a E – kostra autopodia křídla archeopteryxe shora (dorzální pohled D) a zdola (ventrální pohled E). Jsou znázorněny primární letky P 1–12 a jejich volné připojení na metacarpale II a na 1. a 2. článek druhého prstu (dig II), prst 1 (dig I) je volný; F – schematická stavba obrysového pera současného ptáka s naznačeným spojením paprsků (4) a háčků (3) na větvích (2), 1 – osten (rachis); G – vývoj peří (stadia 1–5) na podkladě rozboru nálezů spodnokřídových ptáků formace Yixiang v provincii Liaoning v Číně: 1 – válcovitě duté vlákno vychlípené pokožky – podle některých badatelů může jít o novotvar typický pro teropodní diapsidy, 2 – bazální válcová cívka se rozčleňuje do tenkých jednoduchých vláken, 3 – tvorba centrální větve (brka) se souměrnými sériovými jednoduchými výběžky, 4 – výběžky se dále oboustranně symetricky větví. Další stadia vedou k symetrickým nebo asymetrickým praporcům letek spojeným k sobě háčky – např. nejstarší doklad letky archeopteryxe – 5

13 Typy povrchových skulptur a vnitřních struktur dinosaurůvajec. A – ukázka povrchu dinosaurůvajec ptákopánvých dinosaurů skupiny protoceratopsidů ze sběru z Bayn Dzaku v poušti Gobi (tloušťka cca 0,8–1 mm, vpravo nahoře vnitřní plocha). Orig. O. Fejfar B – hojná kulovitá vejce typu *Spheroolithus* patří ptákopánvým dinosaurům skupiny hadrosaurů, Guriliin Tsav, Mongolsko. Podle K. Michailova, K. Sabatha a S. Kurzanova (1994) C – základní typy vnitřní struktury vajec amniotů: 1 – gekonoidní, 2 – testudoidní, želví, 3 – krokodyloidní, 4 – dinosauroidní a 5 – ornitoidní, ptačí. J. J. Moratalla a J. E. Powell (1994), upraveno D – schematické znázornění příčných řezů a povrchové skulptury vajec mongolské křídly. Vejce typu: 1 – *Faveoololithus*, 2 – *Dendroolithus*, 3 – *Spheroolithus*, 4 a 5 – *Ovalolithus*, 6 až 8 – protoceratopsidní typy, 9 – ornitoidní či elongatoolitní typy teropodů, 10 – vejce ptáka rodu *Gobipteryx*. Podle K. Sabatha (1991) E – typy seskupení jednotlivých typů vajec v hnízdech: 1 až 5 – v jedné rovině či v několika vrstvách nad sebou, v kruhu či do spirály, 6 a 7 – protáhlá vejce jsou špičatým koncem obrácena dolů a dostředně sešikmena. Podle nových nálezů patří vejce tohoto typu oviraptoriním teropodům i protoceratopsidům, liší se však vnitřní strukturou. Podle K. Michailova, K. Sabatha a S. Kurzanova (1994)



teropodních dinosaurů – *Neotheropoda*. Na jejich celosvětovém rozšíření se jistě podílela vzájemná poloha kontinentálních desek, které byly během jury a spodní křídly stále ještě propojeny – definitivně se začaly odtrhovat až od střední křídly. Každá z těchto linií má jakoby na přesáčku směr starobylých i moderních znaků. Jde o typický mozaikový způsob vývoje. Tuto vlastnost evoluce vyslovil pokračovatel R. Owena v Britském muzeu v Londýně Sir Gavin de Beer.

V r. 1954, při podrobné revizi londýnského exempláře archeopteryxe, byl tento anglický paleontolog inspirován k formulaci obecné vlastnosti vývoje obratlovců: „Fylogenetická evoluce obratlovců probíhá v různých časových úrovních (v heterochronii), přičemž jejich vlastnosti (znaky, orgány) se nezávisle a různým tempem přeměňují tak, že nedochází k výrazným skokům, ale k rychlým a nerovnoměrným změnám. Jde tedy o mozaikový způsob vývoje doprovázený posunem vlastností a probíhajícími odlišným tempem a v různé době.“ To je původní znění tzv. Watsonova pravidla, které de Beer pojmenoval na počest svého učitele, profesora paleontologie Davida M. S. Watsona. Je přímo šité pro vývoj ptáků během druhohor.

Vývojové vztahy dinosaurů a ptáků

První část našeho vyprávění o vzniku ptáků jsme zakončili úvahou o možnosti opakované ztráty letu u ptáků. Problém ztráty schopnosti létat je v poslední době v souvislosti s vývojem teropodů předmětem diskuse. V r. 2000 ho poprvé nastolil Stephen Gould v eseji o vývoji ptáků. Ptačí vlastnosti na kostře, které rozpoznali již T. H. Huxley, C. Gegenbauer a E. D. Cope,

vskutku napovídají, že celá řada maniraptor-
torních neoteropodů by mohla vlastně být
nelétavými potomky doposud neznámých
praptáků. I v minulosti prvním opeře-
ním letcům nic nebránilo ztratit schop-
nost létat a bylo by překvapením, kdyby
tomu bylo naopak. Dokonalé obdoby toho-
to jevu známe např. již z karbonu a permu,
kdy první úspěšní suchozemští čtvernož-
ci rovněž ztráceli své právě nabyté kon-
četiny při návratu zpět do vody, nebo při
vzniku kytovců ve starších třetihorách
apod. V pozadí všech těchto „zpětných“
vývojových kroků byla určitě lákavá po-
travní nabídka ve vodním prostředí.

Z tohoto hlediska jsou teropodní dino-
sauři jako celek velkou hádankou. Jsou mezi
nimi doopravdy nelétavé formy někdejších
opeřených letců? Na tuto otázku ne-
lze prozatím jednoznačně odpovědět.
V podstatě lze vyslovit dvě alternativy:

■ Neoteropodní maniraptorři měli létající
minulost. Jestliže tuto variantu přijmeme,
můžeme z toho usuzovat, že v pozdní juře
mezi neoteropody existovalo více paralel-
ních linií praptáků současných s archeo-
pteryxem. Ty zřejmě neměly dlouhého
trvání a jejich fosilní doklady z jury proto
dosud chybějí – zatím známe pouze jejich
potomky, kteří schopnost letu ztratili. Tato
úvaha je sice lákavá, ale bez konkrétních
nálezů zůstává hypotézou. Co však mohlo
způsobit jejich ztrátu letu? Je dost pravdě-
podobné, že ji mohla hned v počátku ovliv-
nit velká konkurence početných létavých
plazů (pterosaurů), kteří vznikli již na
sklonku triasu a právě koncem jury zaží-
vali optimum své diverzity a celosvětového
rozsíření. Pterosauri byli v oné kritické
době opravdu výlučnými vládci vzduchu.

■ Ptačí kosterní znaky maniraptorů ne-
souvisejí s jejich létací minulostí. Nutně se
tedy vyvinuly v jiných souvislostech, než
byla schopnost létat. Mohl je ovlivnit např.
hbitý lov hmyzu a rychlá smyslová reakce.
Také vznik peří nemusel mít na samém
počátku účel tepelné izolace (jak se často
uvádí), ale mohl souviset např. s barevným
zvýrazněním či sexuální předváděním.
Létací minulost avepodních neoteropodů
proto nemusela být všeobecným jevem
a možná se uskutečnila jen v několika pří-
padech. Ptačí kosterní znaky spolu s peřím
mohli v tomto případě maniraptorní neo-
teropodi použít při vývoji letu jako soubor
preadaptací. Převaha pterosaurů ve vzdu-
chu mohla na samém počátku ovlivnit re-
lativně pomalý nástup směru vývoje ke

vzniku ptáků – tedy cca 60 milionů let po
vzniku pterosaurů. V této souvislosti je
nápadné, že vlastní vývojová exploze mo-
derních ptáků proběhla až na počátku ke-
nozoika, když konkurence pterosaurů ve
vzduchu již přestala existovat.

Znáznorně si nyní vývojové vztahy di-
nosaurů a ptáků podrobně (obr. 7). Silně
zjednodušená vývojová větev převážně
býložravých ptákoopánvých dinosaurů
Ornithischia probíhá počínaje svrchním tri-
sem až do konce křídly (po dobu kolem 165
milionů let) souběžně s rozvojem plazopá-
nvných dinosaurů *Saurischia*. V témže
časovém rozpětí se plazopánvní bohatě
rozčlenili na výlučně čtyřnohé *Sauropoda*
(rozmach těchto těžkopádných býložrav-
ců spadl hlavně do jury a spodní křídly,
zástupci *Neosauropoda* ve svrchní křídě
jsou vzácní) a na převážně karnivorní dvou-
nohé *Theropoda*.

Skupina teropodů má pro vývoj ptáků
klíčový význam. Již na počátku svého vý-
voje v závěru triasu se vyznačují společ-
nými znaky na kostře (duté kosti, dvou-
nohý pohyb, tříprstá noha), tj. vesměs
znaky, které později převezmou ptáci. Je-
ště v triasu se mezi teropody vyvinula sku-
pina *Neotheropoda*, která obsahovala prv-
ní středně velké hbité dinosaurů predátory
zprvu v nejstarší skupině *Herrerasauridae*
a později v závěru triasu ve skupinách
Ceratosauroida a *Coelophysioidea* – jsou
to místy velmi hojně pohybové hbití jurští
masožravci, jakési „miniatury“ pozděj-
ších křídlových obrů allosaurů a tyrano-
saurů.

Během jury teropodi vytvořili skupinu
Tetanurae, zprvu bizarní velkohlavé drav-
ce. Později se rozvětvili na řadu linií men-
ších predátorů soustředěných do počet-
né a pestré skupiny coelurosauridů.

Skupinou *Tetanurae* se teropodi rozvi-
nuli do následujících linií:

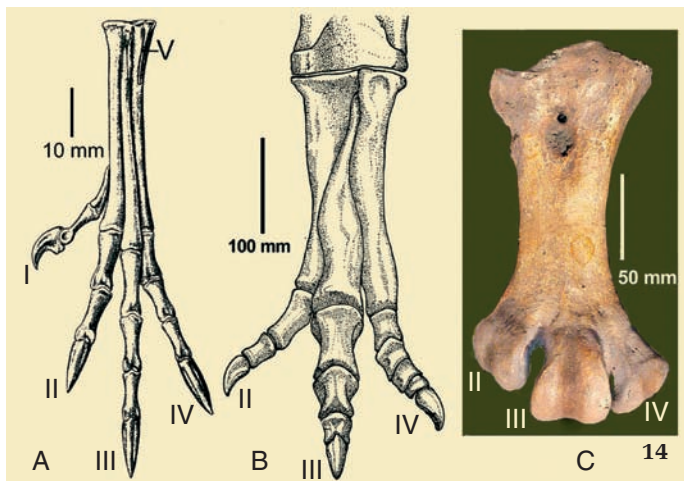
■ *Allosauroida* tvořili starší archaicky
stavěnou dobu svrchnokřídlových obro-
vitých masožravců tyranosaurů (ti byli
pokládáni za jejich spřízněné potomky,
ukázalo se však, že jsou paralelní speci-
lizovanou větví následující skupiny). Patří
sem již dlouho známý rod *Megalosaurus*
z jihoanglické jury, u něhož si T. H. Hux-
ley všiml ptačího patního kloubu a založil
na něm svou teorii o úzkém vztahu dino-
saurů a ptáků.

■ *Coelurosauria* jsou výchozí skupinou
pro vývojový trend ptáků. Měli většinou
nápadně prodloužené přední končetiny –

dobrý předpoklad pro vývoj křídla. Proto
byly vytvořeny souborné názvy *Manirap-
tora* (dravci lovící rukama) a *Avepoda* po-
dle ptačích tříprstých nohou. Živil se
drobnými obratlovci a hmyzem. Patří sem
řada skupin, např. *Ornithomimioidea*, *Ovi-
raptorisauria*, *Dromaeosauridae* ad. Vedle
nápadně rozvinutých smyslových orgánů
(např. zraku a čichu) a relativně velkého
mozku měli společný soubor znaků: dlou-
hé přední končetiny, nezkrácený ocas,
vyvinuté prsní kosti, lopatkový pletenec
s kostí vidličnou, uncinátní výběžky na
žebrech a další mozaiku ptačích znaků na
kostře. Někdy na rozhraní triasu a jury se
od raných coelurosauridů oddělila větev
velkých dravců tyranosaurů (*Tyrannosau-
roidea*), dříve spojovaná s linií allosaurů.
Jejím typickým znakem byly nápadně
redukované dvoupřsté přední končetiny
a na noze zvláštní utváření zánártních
kostí – tarzometatarzus. Ten se vyskytuje
i u skupiny *Ornithomimioidea*, což pro-
zradilo vzájemné vývojové vztahy. Velmi
významným znakem coelurosauridů je
však přítomnost různých modifikací opeře-
ní, odhalených nálezy ve spodnokřídlových
jeholských vrstvách v Číně. S ohledem na
všechny tyto vlastnosti byla vyslovena teo-
rie o nelétajících potomcích neznámých
svrchnojurských letců. Linií *Archaeopte-
rygiiformes*, reprezentovanou nejstarším
známým druhem aktivně létajícího ope-
řence – archeopteryxem, lze v této souvis-
losti charakterizovat jako svrchnojurské
maniraptory, na které navázala skupina
ptáků. U nich už se peří diferencovalo do
typicky ptačích primárních i sekundár-
ních letek a rýdovacích per, zatímco kost-
ra neopouštěla konzervativní konstrukci.

14 Detail chodidla (autopodia) nohy
u rodů *Archaeopteryx* (*Archaeopterygi-
formes*, A), *Tyrannosaurus* (*Tyrannosau-
roidea*, B), *Dinornis* (*Neornithes*, C)

15 Nálezy vajec paleontologické expe-
dice amerického Přírodovědného muzea
v New Yorku (1922, 1923, 1925). Sním-
ky prvních nálezů hnízd dinosaurů
vajec (vpravo) obletěly v r. 1923 celý
svět a byly mylně přičteny tamnímu nej-
hojnějšímu ptákoopánvému rodu *Proto-
ceratops*. Dnes víme, že jde o hnízda
dinosaurů rodu *Oviraptor*.
Vlevo Roy Ch. Andrews u čerstvého
objevu



Badatelé již dříve vyslovili názor, že nebyť peří, archeopteryx by byl dodnes pokládán za lehce stavěného teropoda.

▣ Ptáci (*Aves*). Linie ptáků se oddělila od bazální úrovně maniraptorů pravděpodobně během svrchní jury. Podobně jako řada spřízněných maniraptorů byli ptáci od prvopočátku hmyzožraví, v průběhu křídy se však přizpůsobili lovu menších obratlovců, později i ryb.

Vývojový trend ptáků se pouze teoreticky předpokládá a uskutečnil se během jury až do konce křídy výchozími (uzlovými) body 1–6 (obr. 7). Předpokládáme, že jednotlivé vývojové větve křídových ptáků vycházejí z těchto bodů ještě během svrchní jury, fosilními důkazy jsou doloženy teprve v průběhu křídy, kdy vytvářejí pestrou mozaiku tzv. mesozoických ptáků. Ty lze seskupit do stále početnějších paralelních linií. Významným faktem je, že ani jediný zástupce těchto křídových ptáků nepřešel do třetihor.

Vývojová tendence ptáků je charakterizována stále pokročilejšími znaky a jejich kombinacemi. Jsou to zpočátku v prvním bodu zuby v čelistech s mezizubními ploténkami (obr. 21B, str. 35), ale bez vroubkovaných hran (jako u velkých masožravých teropodů 1. a 2. skupiny) a stále ještě nezkrácený ocas s méně než 26 obratlů. Druhý bod – *Ornithothoraces* – zvětšování prsní kosti, postupné zkracování trupu, funkční osamostatňování nohou a ocasu, adaptace křídel a vytváření pygostylu na konci zkráceného ocasu. Ve třetím bodu vzniká na pánvi synsakrum srůstem 8 a více obratlů a na noze se ustaluje kombinace

dvou kostí – tibiotarzus (ten se vyskytoval již u mnoha teropodů), kdy se distální konec holenní kosti spojuje se dvěma kostmi nártu – patní a hleznovou (její plochý výběžek pevně srůstá s přední stranou holenní kosti). Další novou, výlučně ptačí vlastností jsou tři zánártní (metatarzální) kosti 2.–4. prstu srostlé současně se zbylými kostmi nártu – tarzometatarzus. Patní ptačí kloub je tak intertarzální – mezi tibiotarzem a tarzometatarzem (a ne mezi holenní kostí a kostí hleznovou jako u savců). Bodem čtvrtým je skupina *Ornithurae* – zde se ustaluje počet dorzálních obratlů na 11 a na pánvi se přiklání protáhlá a tenká stydká kost (pubis) dozadu těsně pod kost sedací (ischium). Vývojový trend ptáků vrcholí v bodu 6 (*Carinatae*) a odbočuje poslední linií svrchnokřídových ichtyornisů, kteří zkombinovali špičkové letové vlastnosti moderních ptáků s ozubenými čelistmi.

Zároveň však *Carinatae* představují start moderních ptáků *Euornithes* (s definitivní ztrátou zubů a břišních žebér), a tak ještě během křídy vzniká základ pro celý další vývoj linie moderních ptáků – *Neornithes*. Podle celkové stavby kostry lze soudit, že ptáci jsou nyní vybaveni optimální úrovní cévní a dýchací soustavy se vzdušnými vaky, zaručující vytrvalost ptačího letu. Zde je zřejmě skryto úspěšné překonání globální katastrofy v závěru křídy a překotný rozvoj, tedy doslova vývojová exploze hned na počátku kenozoika.

Nejstarší doklady vývoje ptáků jsou problematické

Paleontologické doklady z nejstaršího útvaru druhohor – triasu jsou kontroverzní, ale je nutno se o nich zmínit. Údajný rod *Protoavis* byl objeven na jihu severoamerického kontinentu ve vrstvách svrchního triasu (souvrvství Dockum, Texas) – tedy o dobrých 80 milionů let před úrovní archeopteryxe – a byl zveřejněn jako nejstarší doklad ptáků. *Protoavis* je však paleornitology pokládán za nevěrohodný doklad a J. Ostrom z univerzity v Yale se domnívá, že nálezy neznámého menšího obratlovce jsou nesprávně interpretovány.

Dalšími triasovými doklady jsou již zmíněné stopy – *Ornithichnites* (obr. 3 na str. 8) – na povrchu pestrých triasových pískovců, otisky tříprstých nohou drobných až středně velkých živočichů, kteří se zřejmě pohybovali pouze na zadních nohách. Nové obdobné nálezy jsou známy jednak v jižní Africe z nejmladší úrovně rozsáhlé pánve Karroo triasového a spodnojurského stáří v souvrství zvaném Stormberg. V 70. letech zde francouzský paleontolog Paul Ellenberger z univerzity v Montpellier našel na povrchu jemných pískovců velké množství stop dvounohých tvorů spolu se zvláštními otisky, které pokládal za stopy peří na nohou a snad i na křídlech. Mohlo by jít o doklady dosud neznámých raných neoteropodů z oblasti tehdejší Gondwany. Obdobné nálezy pocházejí nově ze souvrství Santo Domingo v Argentině.

Jak se vyvíjelo rozmnožování ptáků?

Zmínili jsme se již o pozoruhodné shodě mezi moderními ptáky (*Neornithes*) a savci (*Mammalia*, *Eutheria*) v úspěšném přežití globální krize na konci druhohor, resp. na přelomu křídy a terciéru. Uvedli jsme, že jednou z příčin mohla být optimalizace ptačího i savčího organismu. To je však jen jedna stránka problému. Závažnou a možná ještě více rozhodující úlohu sehrál soubor vlastností souvisejících s rozmnožováním nebo s péčí o potomstvo. O vývoji těchto vlastností byla rovněž vyslovena řada úvah.

Pouze některé skupiny organismů vyžívají a pečují o svoje potomstvo, např. sociální hmyz (včely, vosy, termity atd.), v omezené míře plazi a hlavně savci a ptáci. Je možné, že významné znaky ptačího vývoje – vznik peří a jeho diferenciaci, schopnost létat, postupná ztráta chrupu a současně s tím vznik rohovinového zobáku – jsou souborem adaptací vyvolaných mj. i reprodukci. Právě zobák hraje totiž významnou úlohu vedle čištění peří též při stavbě hnízda, při hnízdění a krmení mláďat. Omezená péče o potomstvo u celé řady obratlovců je dobře známa, často se uvádí příklad krokodýlů, který může naznačovat obdobu u dinosaurů. Např. samice nilského krokodýla hlídá místo se zahrabanými vejci po dobu asi 90denní inkubace. Její úlohou není sezení na vejcích a následná péče, jde spíše o pomáhání při líhnutí či obranu potomstva před predátory. Je pravděpodobné, že tuto prvotní formu péče mohla mít i raná stadia druhohorních ptáků.

Je všeobecně známo, že dinosauri snášeli vejce a jejich snůšky jsou v různé podobě známy z druhohor po celém světě (obr. 13 a 15). Poprvé zlomky vajec objevil ve svrchní křídě francouzských Pyrenejí Jean-Jacques Pouech r. 1859, který je vzhledem k jejich velikosti určil jako vejce gigantických ptáků a udal jejich průměr celkem správně kolem 18 cm. Později však připouštěl, že mohlo jít o zlomky krupů velkých želv. Roku 1869 objevil geolog Philippe Matheron ve svrchní křídě v jiho-francouzské Provence dva druhy dinosaurů se zlomky vajec a paleontolog Paul Gervais r. 1877 poprvé prozkoumal jejich mikrostrukturu na příčných výbrusech. Po podrobném srovnání s vejci ptáků a pla-

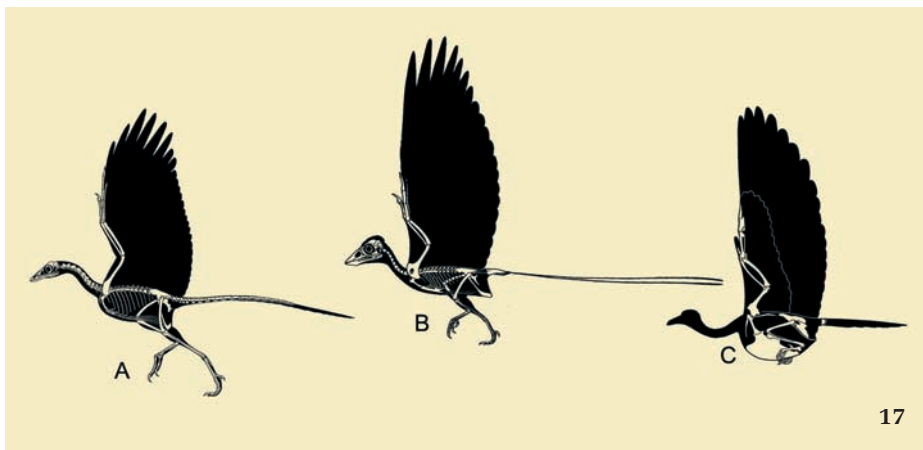
16 Paleontologická expedice Amerického přírodovědného muzea vedená Henry F. Osbornem a později R. Ch. Andrewsem a W. Grangerem překročila poprvé na jaře 1922 hranici Číny u města Kalgan na cestě do mongolské pouště Gobi (další expedice byly v letech 1923–25). Senzací byly určité „terénní“ automobily poskytnuté H. Fordem, toto řešení však bylo zrádné, následné výpravy používaly opět spolehlivější tradiční karavany dvouhřbých velbloudů



zů však nedospěl k jednoznačnému závěru – uvažoval také spíše o vejcích velkých želv. Nálezy ve Francii poté upadly v zapomnění.

Není pochyb o tom, že podrobnosti o hnízdění dinosaurů (obr. 11) mohou být vodítkem pro objasnění vývoje hnízdění ptáků. Protože ptáci jsou, jak nyní víme, vývojově odvozeni od teropodů, lze hledat souvislosti právě v jejich způsobech hnízdění. Ukázalo se, že protáhlá vejce typu *Elongatoolithus* patří teropodům, a jejich skořápka svou mikrostrukturou rovněž odpovídá ptačímu typu. Výzkumy dále prokázaly, že některé skupiny dinosaurů hnízdily podobně jako někteří ptáci mnoho generací po sobě v koloniích. Uvnitř vajec byly vzácně nalezeny drobné kostry embryí a byla objevena hnízda s vylíhlými mladými jedinci různého stáří spolu se zlomky skořápek vajec – z toho lze usuzovat, že mláďata setrvala poměrně dlouho v hnízdech. Ukázalo se, že právě takové nálezy umožňují spolehlivě identifikovat typy vajec s druhy dinosaurů dané oblasti. Badatelé J. R. Horner a R. Makela objevili v r. 1979 ve svrchní křídě státu Montana kolonie hnízd ptákoopánvého hadrosaura rodu *Maiaasaura* (obr. 11C) jejichž odstupy kolem 7 m odpovídaly délce těla dospělých jedinců (jejich hmotnost lze odhadnout na 2,5 tuny). Jedno hnízdo obsahovalo 11 vylíhnutých mláďat, jejichž obroušený chrup může svědčit o tom, že je rodiče zásobovali potravou. Hnízda o průměru 2 m a hloubce 0,75 m byla po snůšce protáhlých vajec o velikosti 12×9 cm pokryta vegetací, přičemž teplota vytvářená tléním mohla napomáhat líhnutí jako u dnešních tabonů čeledi *Megapodiidae* v jihovýchodní Asii a Austrálii. Ti kladou vejce špičkou dolů a následně kontrolují jejich polohu, protože v boční poloze se embrya spojují se skořápkou a hynou. I v tom lze spatřovat shodu s hnízdy dinosaurů.

V r. 1922 byla zahájena rozsáhlá a nákladná expedice Amerického muzea v New Yorku v mongolské poušti Gobi (obr. 16) vedená H. F. Osbornem a později (1923 až 1925) W. Grangerem a R. Ch. Andrewsem. Jejím původním posláním bylo na základě Osbornových teoretických úvah objevit doklady vývoje člověka – to se však na místě záhy ukázalo jako nesprávný předpoklad a celý záměr mohl skončit velkým fiaskem. Situaci však zachránily nečekané, mnohem starší objevy dinosaurů, a toho doma expedice náležitě „mediálně“ využila a situace tím byla zachráněna. Ve vrstvách svrchní křídly byla nejprve nalezena na proslulé lokalitě Flaming cliffs – Shabarakh-Usu (dnes Bayn Dzak) hnízda protáhlých vajec dinosaurů, jejichž snímky „jako první objev tohoto druhu“ tehdy oběhly celý svět. V té době zapomenutý primát nálezů ve Francii byl uznán teprve později. Vejce (délka asi 16 cm a šířka 7 cm) byla původně řazena k rodu *Protoceratops* na základě prosté úvahy, že šlo o tamní nejhojnější rod dinosaura. Tato metoda se záhy ukázala jako zavádějící, protože výprava tehdy neobjevila v hnízdech ani uvnitř vajec žádná dinosauří embrya, ani čerstvě vylíhlá mláďata. První doklad embrya dinosaura uvnitř vejce na jihomongolském nálezšti Ukhaa Tolgod (severovýchod pánve Ne-



mezt, opět ve svrchní křídě) v r. 1993 patřil okruhu oviraptorních teropodů a povrchová úprava i mikrostruktura vajec byly identické s vejci hnízd z r. 1923. Tak se ukázalo, že příslušnost k protoceratopsidům neodpovídala skutečnosti.

Americká expedice však učinila později významnější objev celé kostry menšího teropoda, spočívající na hnízdě podobných vajec. H. F. Osborn pokládal dinosaura při popisu z r. 1924 za predátora a dal mu odpovídající rodové jméno *Oviraptor* – zloděj vajec. Podle nového téměř shodného nálezu z r. 1993 jde však o samici oviraptora sedící na vejcích zavátou během prachové či písečné bouře (obr. 11A). Právě tyto objevy hnízdícího oviraptora (který tedy svoje jméno nese zcela neprávem) mohou představovat počáteční stádium hnízdění, který převzali i druhohorní ptáci. Byl vysloven názor, že peří na prodloužených předních končetinách, tj. prvotních křídlech (rekonstrukce rodu *Caudipteryx*, obr. 1) mohlo sloužit také k manipulaci s vejci u předchůdců ptáků, kteří ještě hnízdili na zemi. Během vývoje ptačího hnízdění byl počet postupně stále menších vajec silně redukován a ptáci vyvinuli rozmanité způsoby stavby a obrany hnízda na stromech. Uvažuje se rovněž o tom, že u raných typů ptáků se peří mohlo vytvářet zprvu jen po dobu hnízdění. Nevyřešenou otázkou zůstane vznik zahřívání sezením na vejcích.

Ve vývoji ptáků tak lze sestavit řadu hypotetických stádií hnízdění: 1 – nejranějším hnízdem byla vyhloubená jamka v zemi a vejce zakrytá rostlinnou drtí byla hlídána. V pozdějším vývoji rodiče na vejcích již seděli a chránili je tělem a opeřenými křídly, po vylíhnutí mláďat u hnízda určitou dobu setrvali; 2 – hnízdo bylo vybudováno na malé hromádce a vystláno rostlinnou drtí, vylíhlá nidifugní (nekrmivá) mláďata setrvala blízko hnízda a mohla být zčásti živena rodiči; 3 – v třetím stadiu (odpovídajícím archeopteryxovi) bylo hnízdo umístěno nízko nad zemí v křovinách nebo větvích menších stromů, rodiče mohli dodávat zčásti nidikolním (krmivým) mláďatům natravenou potravu vyvržením do hnízda; kvůli potravě rodiče opouštěli hnízdo plachtěním či krátkým aktivním letem na zem, nazpět šplhali pomocí drápů na křídlech; 4 – v posledním stadiu moderních ptáků (*Neornithes*) jsou hnízda na stromech dosažitelná aktivním letem. Jak již bylo uvedeno, nezbytným předpokladem koevolučního soubor-

17 Vývoj kostry a opeření křídla ve třech stádiích: A – svrchnojurský *Archaeopteryx* (*Archaeopterygiformes*) má dvě samostatné pohybové jednotky: křídla a nohy spolu s nezkráceným ocasem s ještě nesrostlými ocasními obratli, svalové vybavení křídla je na nejnižší úrovni; B – spodnokřídový *Confuciusornis* (*Ornithothoraces*) má již tři samostatné pohybové jednotky, nesrostlé prsty křídla, nízkou prsní kost a zkrácený ocas se srostlými ocasními obratli (pygostyl); C – současný holub – *Columba* (*Neornithes*) je vytrvalý a obratný letec, má tři dokonale oddělené samostatné pohybové jednotky (křídla, nohy a ocas), nápadně zvětšené kosti krkavčí (coracoid) a prsní s vysokým kýlem pro úpon létacích svalů, jednotným způsobem redukované autopodium křídla – na jeho 1. prstu je ukotvené pero (alula) a zkrácený ocas s pygostylem, optimální úroveň cévní a dýchací soustavy se vzdušnými vaky. Podle G. S. Paula (2002)

ru znaků byl vznik rohovinového zobáku jako klíčového nástroje v rámci péče o potomstvo, zprvu možná současně s ozubenými čelistmi. Primitivní zobák se nyní předpokládá i u archeopteryxe. Ztrátu zubů u ptáků lze dát do souvislosti s celkovou modernizací znaků v posledních stádiích vývoje v mladší křídě.

K vlastnímu rozvoji letu vedlo postupné přemísťování hnízd do bezpečí na koruny stromů. Schopnost letu přinášela řadu dalších výhod. Umožňovala přesunout hnízda na místa nedosažitelná nelétavým predátorům, dovolovala postupně stále delší potravní a sezonní migrace, a tím se podstatně rozšiřovaly oblasti potravních zdrojů. Péče o potomstvo mohla proto hrát významnou roli v rozvoji létání v rámci preadaptace. To vysvětluje zároveň skutečnost, že peří bylo u raných stádií (např. právě u archeopteryxe) na mnohem vyšší úrovni v porovnání s nízkou úrovní kosterních znaků. Časově náročný vznik vysoce detailní struktury peří tak mohl být v koevolučním vztahu s ranými stádii péče o potomstvo a teprve později s létáním. Rozhodně však bylo peří v této souvislosti mnohem výhodnější než leto- vá kožní blána pterosaurů, a i to mohlo hrát významnou úlohu v přežití během globální krize. Totéž se týká úlohy srsti a obdobné intenzivní péče o potomstvo u savců.