

PTÁCI (AVES)

Charakteristika

Ptáci jsou součástí monofyla Reptilia a představují teplokrevnou vývojovou větev archosaurních plazů, neboť vznikli z teropodních dinosaurů skupiny Maniraptora. Sdílejí tedy mnoho pleziomorfních znaků s žijícími plazy a zároveň řadu apomorfních znaků s příbuznými liniemi dinosaurů. Apomorfní znaky sdílené s teropodními dinosaurů byly často k funkční a strukturní dokonalosti dovedeny právě až u ptáků. Rozlišení apomorfního a pleziomorfního charakteru ptačích znaků je někdy obtížné, mimo jiné proto, že u jejich fosilních předchůdců nemáme dostatečné znalosti o struktuře měkkých tkání a orgánů. Jiným komplikujícím momentem je fakt, že některé znaky vznikaly postupně a paralelně a mohly být vytvořeny jiným způsobem v kmenových a korunových liniích. U ptáků vznikl nesporně nový způsob létání s pomocí křídel opatřených peřím a při zachování plné pohyblivosti zadních končetin. Dosáhli nejvyšší úrovně výměny látkové a nejvyšší pohybové aktivity ze všech obratlovců a osídlili celý svět kromě vodních hlubin. Jejich evoluční úspěšnost dokazuje to, že ač jsou nejpozději vzniklou velkou korunovou linií obratlovců, mají v dnešní době po kostnatých rybách nejvíce druhů.

Pleziomorfní znaky

- Kůže je suchá, jediná kožní žláza je kostrční, i ta však může být redukována. Na některých místech těla (zobák, běhák) zůstává rohovitý kryt plaziho typu.
- Lebka je tropibazická, monokondylní a částečně kinetická.
- Volná zadní končetina má mezotarzální kloub.
- Vylučovacím orgánem je zdokonalená ledvina (metanefros), jež odstraňuje jako hlavní odpadový produkt metabolismu kyselinu močovou.

Apomorfní znaky sdílené s dinosaurů

(apomorfie linie Maniraptora)

- Klíční kosti srůstají ve vidlici (*furcula*).
- Zadní končetiny slouží jako nohy k bipednímu pohybu a nikdy se neredukují. Palec zadní končetiny směřuje dozadu, ostatní prsty dopředu, výjimky jsou druhotné.
- Kost holenní (*tibia*) a proximální kosti zánártí srůstají v *tibiotarsus*.
- Tělo je kryto opeřením, ve kterém jsou rozlišeny různé typy per.

Apomorfni znaky ptáků

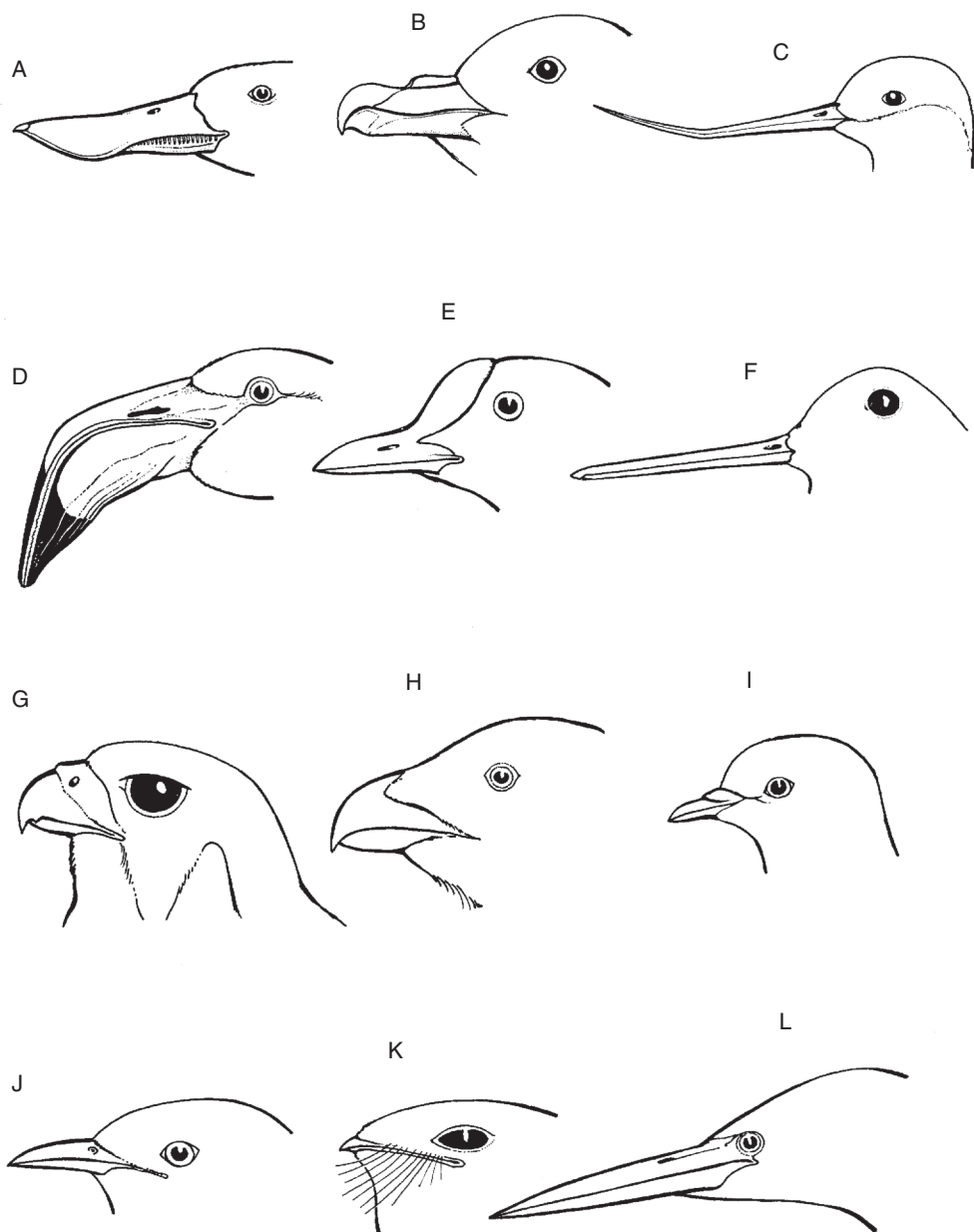
- Získali jedinečnou schopnost aktivního letu.
- Došlo k rozsáhlému srůstání kostí na lebce, přední končetiny jsou změněny v křídla, jejich kostra je charakteristickým způsobem přestavěna a v distální části zkrácena.
- Ke srůstu oporných elementů došlo rovněž v pletenci zadní končetiny a některých částech páteře.
- Otvor v acetabulu zanikl.
- Koncový mozek je zvětšen další expanzí dorzálního komorového hřebene.
- Oko je zdokonaleno a dosahuje největší ostrosti vidění v celé živočišné říši.
- Vnitřní ucho má zdokonalenou stavbu, je vytvořena *cochlea*, *ductus cochlearis* a Cortiho orgán.
- Jsou vytvořeny relativně malé plíce se vzdušnými vaky.
- Srdce je čtyřdílné, komory jsou úplně odděleny. Je zachována pouze pravá aorta, levá během zárodečného vývoje mizí.
- Tělesná teplota je regulována vnitřními fyziologickými mechanismy, ptáci jsou endotermní.
- Zvláštní úprava ledviny (Henleova klička) vylepšuje účinnost hospodaření s vodou.
- Vejce mají vápenitou skořápku, ptáci je zahřívají a chrání během zárodečného vývoje a pečují o vyvíjející se mláďata.
- Došlo ke zvýšení různorodosti genomu zvýrazněním úseků s rozdílným poměrem zastoupení AT- a GC-bází.

Anatomické charakteristiky orgánů budovaných z měkkých tkání ani strukturální vlastnosti genomu není možné hodnotit u fosilních nálezů. Není proto vyloučeno, že také některé z uvedených apomorfii vznikly již na fylogenetické úrovni skupiny Maniraptora.

Morfologie

Mezi dnešními ptáky velikostně převládají pěvci, tj. druhy průměrně velké jako vrabec. Nejmenší jsou však kolibříci a za vůbec nejmenšího ptáka se považuje kolibřík kubánský (*Calypte helenae*), který i s ocasem měří 6 cm a váží 1,5 g. Největším žijícím ptákem je naopak pštros dvouprstý, který dorůstá přes 2 m výšky a kolem 100 kg hmotnosti. Nejmohtnější vymřelí ptáci byli novozélandští moové (*Dinornithidae*), kteří měřili až 3,6 m na výšku a vážili kolem 500 kg. Podobnou hmotnost měli vymřelí madagaskarští běžci *Aepyornithidae*, ale byli trochu nižší (asi 3 m), zato měli vůbec neobjemnější vejce, velká 25 × 34 cm a těžká 10 kg (hmotnost odpovídá sedmi pštrosím vejcím). Létající ptáci dosahují pochopitelně menší velikosti. Největší, alespoň rozpětím křídel kolem 3,5 m, jsou mezi žijícími druhy albatros stěhovavý a kondor velký. I v tomto případě v minulosti existovali ještě větší létající ptáci. Celkově tedy patří ptáci mezi menší obratlovce, gigantické formy jako u plazů a savců se u nich nevyskytují.

Kůže ptáků je tenká a takřka neobsahuje kožní žlázy. Někteří ptáci mají drobné mazové žlázy ve stěně zevního zvukovodu (např. kurové), ale jedinou původní kožní žlázou je



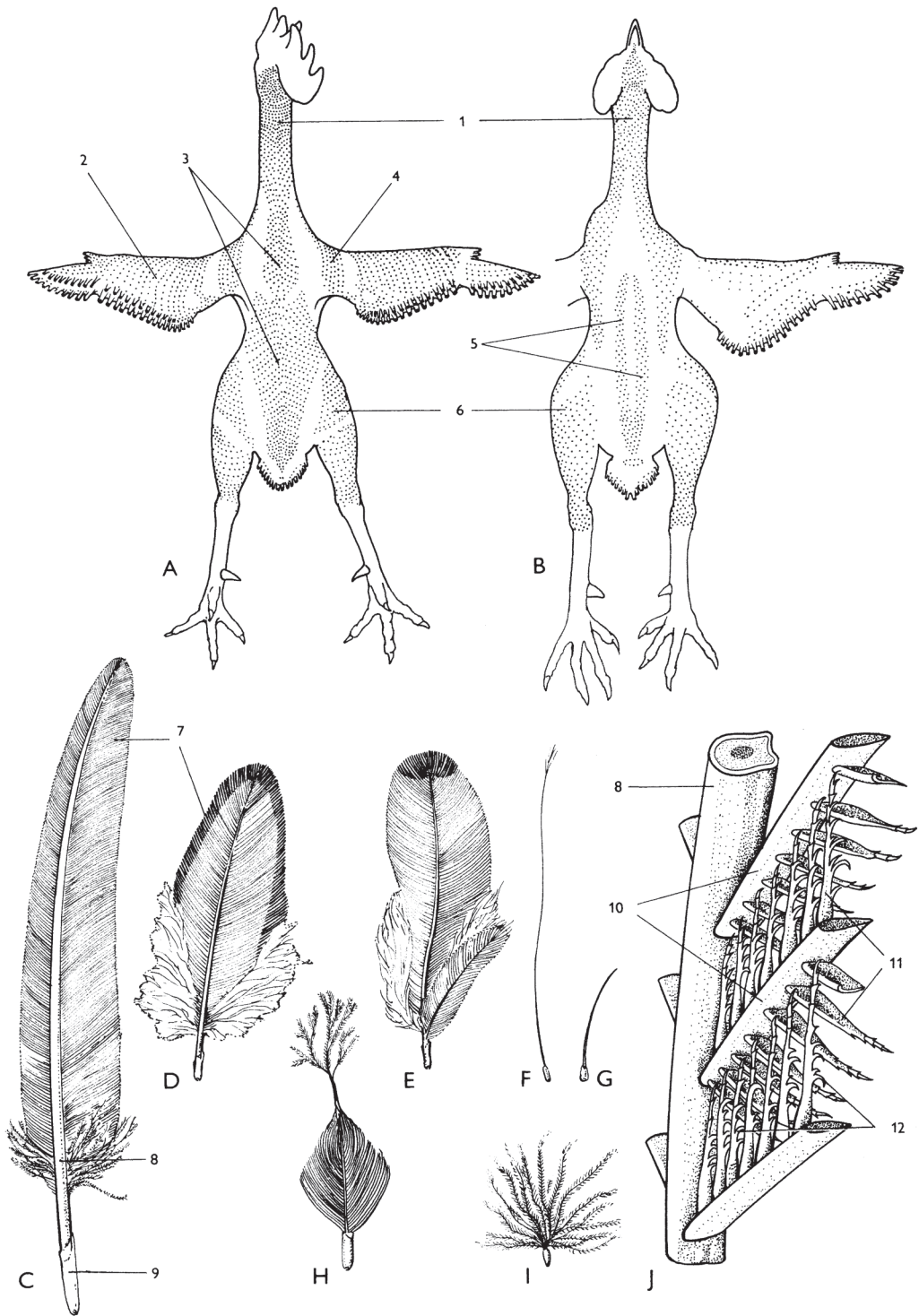
Obr. 113 Variabilita v utváření ptačích zobáků (příklady z evropské avifauny). A – lžičák (rod *Anas*), B – buřňák (*Fulmarus*), C – tenkozobec (*Recurvirostra*), D – plameňák (*Phoenicopterus*), E – lyska (*Fulica*), F – sluka (*Scolopax*), G – sokol (*Falco*), H – tetřev (*Tetrao*), I – holub (*Columba*), J – kukačka (*Cuculus*), K – lelek (*Caprimulgus*), L – bukáček (*Ixobrychus*). MK

kostrční žláza (*glandula uropygii*). Je to párová žláza uložená nad posledním obratlem. Její olejovitý sekret se dostává jedním nebo více otvory ven, někteří ptáci ho vytlačují zobákem a roztírají po peří. Kostrční žláza bývá nejvyvinutější u vodních ptáků, vylučovaný sekret může sloužit i k odrazení predátora (u kachny pižmové, dudka), jindy je redukována a její funkce je nahrazena drobným prachem (kasuáři, dropi, papoušci, holubi aj.). Pokožka ptáků vytváří četné rohovité struktury. Horní a dolní čelisti, které tvoří zobák, jsou kryty souvislým povlakem rohoviny zvaným ramfotéka (*rhamphotheca*). Ramfotéka horní části zobáku přechází obvykle na přední část patra. Zobák je pro ptáky, kteří nemohou nic uchopovat do hrudních končetin, neobyčejně důležitým orgánem a má rozmanitý tvar (obr. 113). Rohovitý kryt, tvořený štítky a šupinami, se vytváří na běháku a také na prstech nohy, souborně se označuje jako podotéka (*podotheca*). Uspořádání těchto rohovitých útvarů je důležité zvláště v taxonomii pěvců. Rohovité struktury na nohách mohou tvořit ostruhy (samci kurů) nebo rourkovité útvary na spodině prstů k držení kluzké kořisti (orlovec říční). Prsty nesou vždy rohovité drápy, i ty mohou být modifikovány jako „kopyta“ u pštrosa nebo hřebínkovité drápy na palci lelka a volavek. Rohovité útvary se mohou objevovat i na hlavě nebo na křídlech.

Význačným kožním útvarem je **pero**, jež ptáky kvalitativně odlišuje od všech ostatních obratlovců s výjimkou teropodních dinosaurů. Hotové pero je epidermová struktura, která vznikla složitou přestavbou plazí šupiny. Ontogeneticky vznikají pera z pokožkové papily, do níž zasahuje škárová papila s výživnými cévami, tzv. pulpa. Během růstu pera se pulpa táhne celým jeho základem (budoucím brkem), ale před ukončením růstu se škárová papila stáhne zpět a buňky pokožky se uspořádají do řad odpovídajících budoucím větvím a paprskům. Před výměnou pera při pelichání začne škárová papila na spodině starého pera růst do hloubky, kde vytvoří novou papilu, jež vytlačí staré pero, a spolu s novou pokožkovou papilou vzniká pero nové. Každé pero je spodním koncem zanořeno v tzv. perovém váčku (*folliculum*) v kůži.

Základní typy per jsou **obrysová** (*pennae*) a **prachová** (*plumae*), jak ukazuje obr. 114. Obrysové pero je tvořeno centrálním stvolem (*scapus*), po jehož stranách je prapor (*vexillum*). Spodní, dutá část stvolu, jež zakotvuje pero v kůži a nese prapor, je brk (*calamus*). Horní, plná část stvolu nesoucí prapor je osten (*rhachis*). Prapor tvoří větve (*rami*), vyrůstající v jedné rovině na obě strany z ostnu. Z každé větve vyrůstají opět v téže rovině na obě strany paprsky (*radii*). Paprsky horní řady směřující ke špičce pera jsou opatřeny háčky (*hamuli*) a jinými drobnými strukturami, kterými se pevně zachycují za paprsky výše umístěné sousední větve – tím vzniká souvislá plocha praporu. Obrysová pera dále dělíme na několik typů. Krycí pera (*tectrices*) kryjí hlavu, krk, trup a nohy; nazývají se také krovky, jsou hlavními nositeli zbarvení a dávají tělu aerodynamický tvar. Jejich distální část obvykle tvoří prapor, proximální je prachová, nezřídka mají dvě části a kratší z nich se nazývá paosten (*hyporhachis*). Letky (*remiges*) jsou dlouhá pera tvořící nosnou plochu křidel. Mají nesouměrný prapor, jehož vnější, ke špičce křídla směřující část je úzká a pevnější, vnitřní část je širší a měkčí. Rýdovací pera (*rectrices*) narůstají u dnešních ptáků vějířovitě místo chybějícího ocasu; bývají rovněž prodloužená a symetrická.

Pera prachová u dospělých ptáků leží pod obrysovými a významně se podílejí na tepelné izolaci. Mají krátký stvol a jejich větve tvoří prapor. Paprsky jsou zkrácené a nenesou háčky, ale jen kratičké výrůstky. Prachové peří mláďat je odlišné tím, že větve nevycházejí



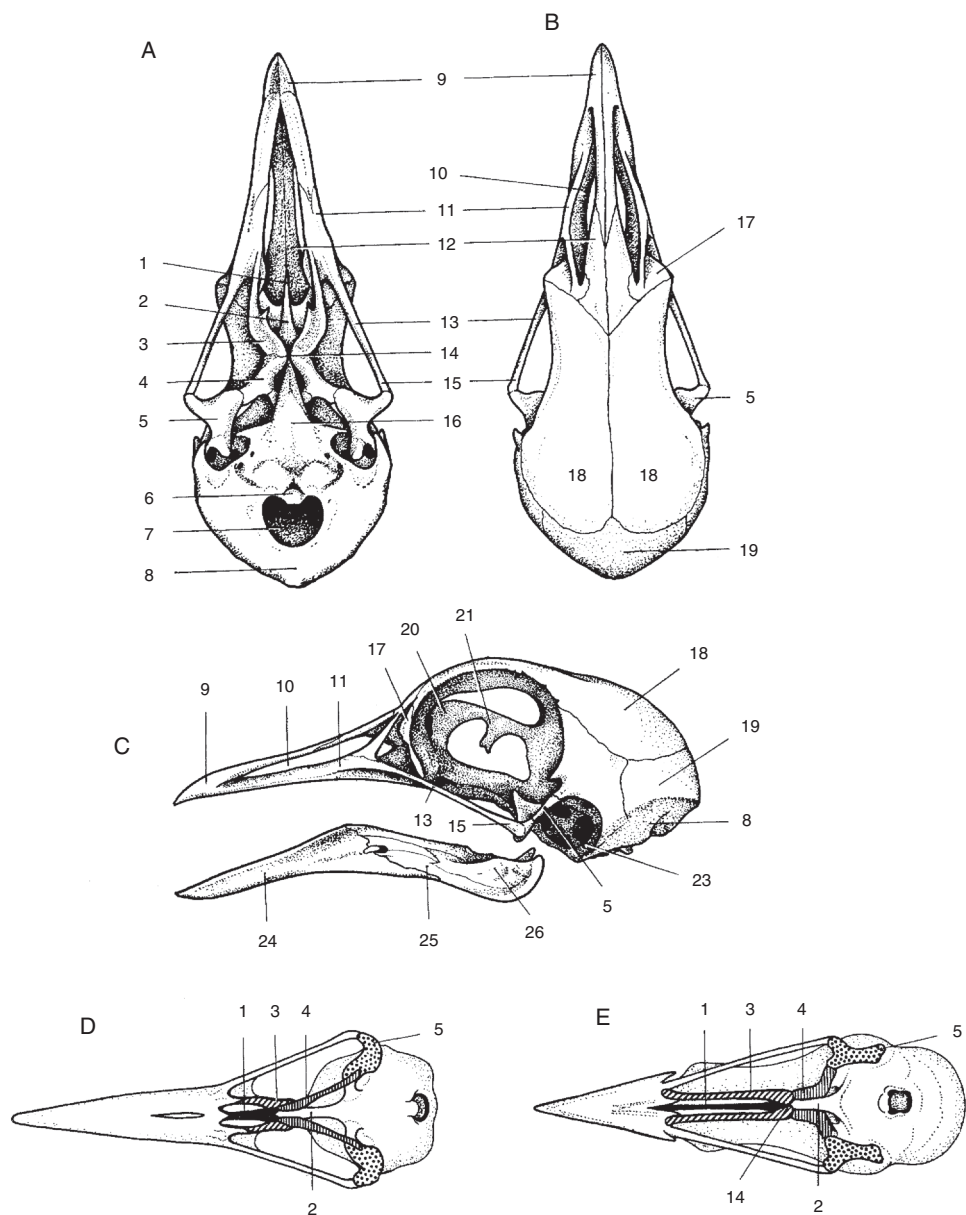
ze stvolu, ale přímo z báze pera, jde o přetvořené špičky definitivních obrysových per. Takzvaný drobivý prach tvoří pera s brkem a dlouhými postranními vlákny, jež na distálních koncích uvolňují drobné částice („prach“), udržující ostatní peří v dobrém stavu. Tato pera podobná prachovým jsou patrně přeměněná pera krycí. Dalším specializovaným typem jsou vlasová pera (*filoplumae*), která nesou malý prapor umístěný obvykle na špičce, někdy prapor úplně chybí. Vyskytují se u báze krycích per nebo volně (např. na hlavě). Hmatovou funkci mají vibrisy, rostoucí v koutcích zobáků, kolem nosních otvorů nebo očí; nemají prapor a podobají se hmatovým chlupům savců. Další specializovaná pera mohou být u ústí kloaky, kostrční žlázy nebo i jinde.

Během postnatálního vývoje narůstá nejprve **prachový šat** mláďat (*neoptile*), někdy ve dvou generacích. Objevuje se zpravidla jen na určitých místech těla zvaných pernice (*pterylae*), mezi nimiž jsou neopeřené nažiny (*apteriae*). Opeření dospělých ptáků (*teleoptile*) je tvořeno obrysovými pery, která narůstají na pernicích, a prachovými pery, která narůstají jak na pernicích, tak na nažinách (alespoň některých). Nejméně jednou (některé druhy dvakrát i třikrát) do roka ptáci přepeřují čili pelichají. Tento proces zahrnuje jednak ztrátu starého peří (*ecdysis*), jednak tvorbu nového peří (*endysis*). Mnozí naši ptáci přepeřují po vyhnízdění, někteří tažní (vlaštovky, vlhy) až v zimovišti. Vodní ptáci, jako kachny, chřástalové nebo alky, ztrácejí při pelichání všechny letky najednou a musejí se v době pelichání ukrývat (často v rákosí), protože dočasně nejsou schopni letu. V ornitologii má zbarvení a utváření per značný význam pro určování ptáků. Rozlišují se různé typy letek (ruční – primární, loketní – sekundární, ramenní), krycích per křídel a ocasu (krovek). Pro manévrování za letu a přistávání je důležitá skupina pírek, kterou nese redukovaný 1. prst křídla; nazývá se křídélko (*alula*).

Zbarvení peří je dáno jednak přítomností pigmentů, jednak fyzikálně-optickými jevy na mikrostrukturách paprsků a větví, ale také kombinací obou možností. Nejčastější pigmenty jsou melaniny (černé, hnědé, tmavožluté) a lipochromy či karotenoidy (žluté, červené), vzácnější jsou porfyriny (zelené, růžové). Pigmenty mohou ptáci produkovat sami anebo je přijímají s potravou. Strukturní barvy jsou bílá (úplný odraz světla) a různé tóny modré, často s kovovým leskem. Řady odstínů se dosahuje souhrou melaninů a strukturních barev. Zbarvení se může měnit přepeřováním (např. u kačerů z prostého šatu do nápadného svačebního šatu) anebo ulamováním okrajových částí per (např. u samců pěnky tak do jara zmoudrá temeno hlavy).

Výjimečně se u ptáků v kůži a opeření mohou vyskytnout **jedovaté látky**. Nejznámějším příkladem jsou pěvci rodu *Pitohui* z čeledi žluvitých žijící na Nové Guineji, kteří mají na povrchu těla neurotoxické alkaloidy ze skupiny batrachotoxinů. Slouží patrně k chemické obraně proti ektoparazitům a predátorům. Toxin tyto ptáci pravděpodobně získávají z brouků, kteří jim slouží jako potrava.

Obr. 114 Rozložení, typy a stavba peří. A a B – pernice a nažiny (rod *Gallus*): A – hřbetní, B – břišní strany. C až J – typy peří: C – letka, D – krycí pero, E – krycí pero s paostnem, F – vlasové pero, G – šetřinové pero, H – obrysové pero vytlačující prachové pero mláďátek, I – prachové pero, J – detail mikroskopické stavby pera. 1 – pernice hlavová, 2 – křídelní, 3 – hřbetní, 4 – ramenní, 5 – břišní, 6 – stehenní, 7 – prapor (*vexillum*), 8 – osten (*rhachis*), 9 – brk (*calamus*), 10 – větve (*rami*), 11 – paprsky (*radii*), 12 – háčky (*hamuli*). KJ



Obr. 115 Ptačí lebka: obrazy nahoře představují lebku holuba (*Columba*) z bazální (A), dorzální (B) a laterální (C) strany; obrazy dole jsou schémata paleognátní (D) a neognátní (E) lebeční báze. 1 – vomer, 2 – praesphenoid, 3 – palatinum, 4 – pterygoid, 5 – quadratum, 6 – condylus occipitalis, 7 – velký týlní otvor (*foramen magnum*), 8 – occipitale, 9 – praemaxilla, 10 – nozdra, 11 – maxilla, 12 – nasale, 13 – jugale, 14 – bazipterygoidní kloubní spoj, 15 – quadratojugale, 16 – basisphenoid, 17 – lacrimale, 18 – frontale, 19 – parietale, 20 – ethmoidale, 21 – septum interorbitale, 22 – squamosum, 23 – petrosum, 24 – dentale, 25 – angulare, 26 – articulare. KJ