

Evolucija ptica

Brajković, Mislav

Undergraduate thesis / Završni rad

2019

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:070692>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-07-18**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET

BIOLOŠKI ODSJEK

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU

EVOLUCIJA PTICA

BIRD EVOLUTION

SEMINARSKI RAD

Mislav Brajković

Preddiplomski studij biologije

Undergraduate study of biology

Mentor: izv. prof. dr. sc. Damjan Franjević

Zagreb, 2019.

Sadržaj

1. Uvod	1
2. <i>Archaeopteryx</i> i podrijetlo ptica.....	2
2.1. <i>Archaeopteryx</i>	2
2.2. Podrijetlo ptica	3
3. Let i perje.....	7
3.1. Arborealna teorija.....	7
3.2. Kursorijalna teorija.....	8
3.3. Primjer drugih teorija nastanka leta	9
3.4. Perje	11
4. Ptice krede	12
4.1. <i>Jeholornis</i> , <i>Rahonavis</i> i <i>Confuciusornithidae</i>	13
4.2. <i>Enantiornithes</i>	14
4.3. <i>Ornithuromorpha</i>	15
5. Moderne ptice	17
5.1. Filogenetika i diverzifikacija.....	17
6. Socijalnost i bihevioralna evolucija ptica	23
7. Literatura	24
8. Sažetak.....	27
9. Summary.....	28

1.Uvod

Ptice su, zajedno sa sisavcima, skupina kralježnjaka koja je najviše proučavana. Danas su procjene brojnosti vrsta ptica dosegle brojku od 18 000 (Barrowclough i sur. 2016), dok su prijašnje procjene bile u rangu vrijednosti od 9000 do 10 000. Trenutni morfološki i molekularni rezultati ukazuju na to da trenutna taksonomija dosta podcjenjuje diverzifikaciju ptičjih vrsta. Međutim, postavlja se pitanje – što je bilo prije ovakve raznolikosti ptica? Kako su izgledale ptice prošlosti, a kako prva ptica? Svrha ovoga rada je prikazati evoluciju ptica od samog podrijetla do modernih ptica. O podrijetlu ptica se dugo vremena raspravljalo – ideju da ptice, kao npr. palčić (*Troglodytes troglodytes*) duljine 9 – 10,5 cm (Svensson 2009), spadaju u kategoriju Theropoda, koja uključuje dinosaure kao gigantski *Tyrannosaurus rex*, nekima je teško intuitivno prihvatiti, ali postoji mnogo fosilnih dokaza da je tomu tako (Xu i sur. 2014). Najstarija praptica je *Archaeopteryx* iz kasne jure, od koje je nađeno po više primjeraka od kojih su najpoznatiji berlinska i londonska praptica. *Archaeopteryx* pruža uvide u podrijetlo ptica i podrijetlo leta. O podrijetlu leta se raspravljalo od 19. stoljeća s arborealnom i kursorijalnom teorijom kao kandidirajućim objašnjenjima (Burgers i Chiappe 1999).

Da se promatrači ptica mogu vratiti u vrijeme krede, vidjeli bi nešto više nalik pernatom gmazu nego ptici. Od svojih predaka iz krede, ptice su se dosta promijenile, ali su im određena anatomska i bihevioralna svojstva ostala ista. Proučavanjem ptica krede mogu se vidjeti mnogi evolucijski koraci koji su rezultirali pticama koje imamo danas. Na kraju, ovaj će rad prezentirati kratki uvid u trenutnu raznolikost i sistematiku ptica, no prije svega toga, potrebno je vratiti se na sam početak priče – na prapticu *Archaeopteryx* i njezin položaj na filogenetičkom stablu.

2. Archaeopteryx i podrijetlo ptica

Do nedavno, podrijetlo ptica bio je jedan od najvećih misterija biologije – osobine kao što su: perje, bezubi kljunovi, šuplje kosti i vilica, ne dijele s niti jednom drugom živućom kategorijom životinja, stoga je teško zamisliti od koje su skupine proizašle. Nedugo nakon Darwinove knjige *Podrijetlo vrsta* (1859), fosili kao što je *Archaeopteryx* priznati su kao neprocjenjivi dokazi teorije evolucije (Clarke i Middleton 2006). Danas su fosili roda *Archaeopteryx* ključni nalazi za razumijevanje podrijetla ptica; kao što je to rekao američki paleontolog John H. Ostrom: „Pitanje podrijetla ptica ekvivalentno je pitanju podrijetla praptice – *Archaeopteryx*“ (Ostrom 1976). Prije nego što se odgovori na pitanje podrijetla ptica potrebno je reći nešto o samoj anatomiji ptice *Archaeopteryx*.

2.1. Archaeopteryx

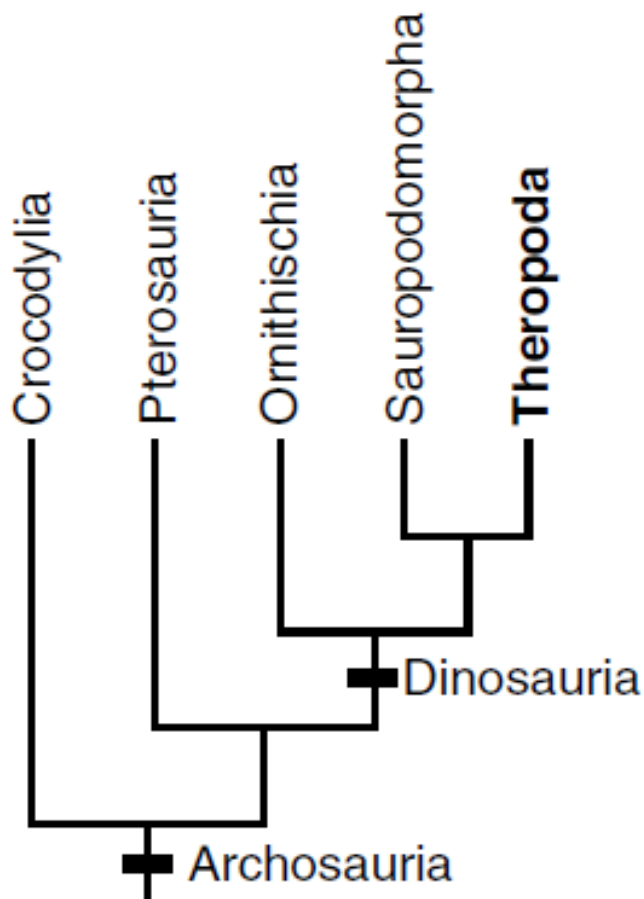
Archaeopteryx je bio otprilike veličine svrake (oko 250 mm u visinu) i živio je u vrijeme jure te je trenutno nađeno 12 njegovih primjeraka. Svaka je kost praptice *Archaeopteryx* očuvana, a zanimljivo je to što niti jedna od njih nije svojstvena samo pticama. Iz tog razloga, da nije nađeno perje praptice *Archaeopteryx*, ona ne bi bila shvaćena kao ptica (Carroll 1988). *Archaeopteryx* je, kao i sve moderne ptice, bipedalan, ali je malo vjerojatno da je bio terestrička kursorijalna životinja (Martin 1983). Neke od stvari koje razlikuju *Archaeopteryx* od modernih ptica su što *Archaeopteryx* nema šuplje kosti i ima dugi koštani rep. Prije se mislilo da su strukture praptice *Archaeopteryx*, kao što su vilica (furcula) i posebna konfiguracija zdjelice (pelvis), jedinstvene strukture ptica, ali su nađeni i kod nekih dinosaura. *Archaeopteryx* ima primitivne zube, vrat zakrivljen u obliku slova S i koštanu prsnu kost (sternum) kao kod modernih ptica. Zanimljivo je da je *Archaeopteryx* imao zračne komore u nekim svojim kralješcima, što indicira da je imao barem dvije zračne vrećice – strukture specifične za današnje ptice (Benton 2005). Stražnji udovi su jako slični manjim Theropodima (jedna od skupina dinosaura): kratko i blago zakrivljeno bedro (femur), goljenična kost (tibia) je ravna, a lisna kost

(fibula) jako tanka. Stopalo izgleda kao da je namijenjeno penjanju po drveću, a zdjelica i stražnje noge kretanju po tlu (Benton 2005). Krila i razmještaj perja roda *Archaeopteryx* izgledaju dosta slično trenutnim pticama.

Na to da je *Archaeopteryx* letio ukazuju asimetrično perje i krila, međutim nedostatak grebena prsne kosti na koji se hvataju letni mišići i nedostatak *foramen triosseum* (prolaz tetive malog letnog mišića), ukazuju na suprotno. Međutim, *Archaeopteryx* ima formirana krila i perje kao kod modernih ptica, prsni mišić u blizini vilice i u blizini male prsne kosti, asimetrična i zakrivljena perja – sva ta svojstva i rekonstrukcija mišića ukazuju na to da je *Archaeopteryx* ipak mogao uzletjeti s tla (Benton 2005). Međutim, u usporedbi s modernim pticama, *Archaeopteryx* nije bio spretn u zraku i mogao je letjeti samo pri većim brzinama (Rayner 2001).

2.2. Podrijetlo ptica

O podrijetlu ptica debatiralo se već preko 100 godina s theropodnim dinosaurima i bazalnim archosauromorphima kao najčešće predloženim pretcima (Forster i sur. 1998). Povijesno gledano, svaka skupina gmazova bila je predložena za najbližeg pretka pticama, ali je danas najviše prihvaćen pogled da su ptice evoluirale iz skupine dinosaura zvani Theropoda (Chiappe i Dyke 2006). Nisu samo gmazovi bili predloženi kao preci ptica, nego se neko vrijeme smatralo da su im sisavci najbliži srodnici (Benton 2005). Oboje su endotermne životinje, četverodijelnog srca, sa složenim mozgom i termalnom izolacijom (perje ili dlake). Međutim, sparivanjem ptica i sisavaca dobije se polifilija te zapravo postoji malo morfoloških dokaza u fosilima za takav pogled. Molekularne metode svrstavaju krokodile kao najbliže živuće srodnike ptica, a ne sisavce – makar određeni geni u sisavaca, kao gen za mioglobin i 18S-rRNA, pokazuju srodnost s pticama, ali je ta srodnost shvaćena kao rezultat konvergencije (Hedges 1994). Sada je potrebno pregledati 4 skupine gmazova koje su predložene za najbližeg srodnika ptica: Ornithischia, Crocodylia, Pseudosuchia i Theropoda. Njihova međusobna srodnost je prikazana na **Slici 1**.



Slika 1. Kladogram skupine Archosauria. Skupina Theropoda i Sauropodomorpha zajedno tvore Saurichia, a skupina Pseudosuchia nije prikazana na kladogramu, ali uključuje skupinu Crocodylia i još neke bliske skupine koje isto nisu prikazane na kladogramu, al ne uključuje Pterosauria. Kladogram preuzet iz rada: Clarke, J., & Middleton, K. (2006). Bird evolution. *Current Biology*, 16(10), R350-R354.

Hipoteza da je skupina Ornithischia najbliži predak pticama uglavnom je temeljena na sličnoj građi zdjelice između tih skupina, moguće i kod roda *Archaeopteryx* (Martin 1983, Ostrom 1976). Danas se zna da unatoč istoj orijentaciji zdjelice modernih ptica i dinosaura skupine Ornithischia, postoje mnogi dokazi da rod *Archaeopteryx* (ipak) nije imao tako oštru orijentaciju zdjelice kako se prije mislilo, što znači da dokaz na bazi zdjelice propada. Isključujući zdjelicu, skupina Ornithischia ne pokazuje nikakva druga svojstva koja bi indicirala na bliskost s pticama (Ostrom 1976).

Pitanje podrijetla ptica zakomplicirala je hipoteza da su ptice i krokodili proizašli iz iste skupine gmazova. Na prvi pogled to zvuči malo vjerojatno, jer ipak krokodili nemaju kinezu lubanje i imaju potpuno drugačiju građu zdjelice. Fosil *Sphenosuchus* se prikazuje kao dokaz ove hipoteze. Taj se fosil smatra sestrinskom skupinom krokodila, ali pokazuje određene osobine koje bi mogle biti povezane s modernim pticama. Glavni problem ove hipoteze jest što je par anatomskih osobina primitivnog gmaza skupine Archosauria (iz kasnog trijasa) izjednačen s anatomskim obilježjima nekoliko modernih ptica te su te sličnosti prikazane kao homologne, a ne homoplastične strukture (Ostrom 1976). Moderne ptice i *Sphenosuchus* imaju određene sličnosti, ali kada se *Sphenosuchus* uspoređi s rodnom *Archaeopteryx* koji je vremenski bliže, tih sličnosti ima sve manje, što ne bi očekivali da je *Sphenosuchus* najbliži srodnik pticama.

Dosta se dugo mislilo da su najbliži srodnici ptica (time i rodu *Archaeopteryx*) dinosauri skupine Pseudosuchia. Oko cijele skupine Pseudosuchia bilo je mnogo zabuna jer je ta skupina svakoj skupini autora predstavljala nešto drugo. Bazalni Archosauria, kao *Euparkeria* smatrani su najbližim ptičjim srodnicima (Benton 2005). Na kraju je pseudosuchiansko podrijetlo ptica odbačeno otkrićem novih fosila koji više ukazuju na to da su ptice podrijetlom theropodni dinosauri. Postoji nekoliko sličnih anatomskih svojstava između roda *Archaeopteryx* i skupine Pseudosuchia. Od njih samo omjer goljenice i bedrene kosti ima više sličnosti s skupinom Pseudosuchia od skupine Theropoda (Ostrom 1976), u svim ostalim osobinama je *Archaeopteryx* sličniji s theropodnim dinosaurima, nego Pseudosuchia.

U proteklih 40 godina, nova su fosilna otkrića promijenila paradigmu gledanja na podrijetlo ptica – otkriveno je da su ptice podrijetlom od terestričkih, mesojednih dinosaura Theropoda (u tu skupinu spadaju npr. *Velociraptor* i *Deinonychus*). Otkrićem prvog fosila roda *Archaeopteryx* znanstvenici nisu odmah povezali ptice s dinosaurima, nego je tek 1916. Gerhard Heilmann objavio knjigu *O podrijetlu ptica* u kojoj je povezo ptice s gmazovima (Padian i Chiappe 1998). Heilmann je ukazao već tada na iznimnu sličnost theropodnih dinosaura i roda *Archaeopteryx*, ali je na kraju prihvatio da je *Archaeopteryx* archosauromorfnog podrijetla (preciznije podrijetla Pseudosuchia). Na taj je zaključak došao gledajući da dinosauri skupine Theropoda nemaju ključne kosti (os clavicula) spojene u vilicu, a ptice i drugi gmazovi imaju (sada znamo da i neki gmazovi skupine Theropoda imaju vilicu). To bi značilo da su theropodni dinosauri izgubili povezanost ključnih kosti, a Heilmann i ostali znanstvenici su tada vjerovali da

se strukture koje se izgube evolucijom, ne mogu ponovo „re-evoluirati“ (Chiappe i Dyke 2006). Tom logikom, ako ptice imaju vilicu, a theropodni dinosauri ne, onda oni ne mogu biti preci ptica jer ne mogu ponovo „re-evoluirati“ vilicu. Heilmannovi su zaključili dugo dominirali promišljanjima o podrijetlu ptica, sve dok John H. Ostrom nije 1970. „oživio“ ideju da su ptice direktni preci theropodnih dinosaura (Padian i Chiappe 1998). U to je doba počeo i razvitak tada nove metode – kladistike, koja je potvrdila Ostromove ideje. Ostrom nije koristio kladistiku da pokaže podrijetlo ptica u skupini Theropoda, nego je koristio tradicionalne metode.

Sada se zna da su se mnoga svojstva, koja su prije bila vezana isključivo za ptice, pojavila puno prije ptica u njihovih theropodnih predaka. Neke od tih osobina su: lagane i šuplje kosti, tri prsta na ruci gdje je drugi dugačak, vilica, obrnuta zdjelica i dugi stražnji udovi s tri prsta na stopalu – sva ova svojstva su nađena kod theropodnih dinosaura prije života ptica. Nabrojena su svojstva imala drugačije funkcije u životu theropodnih dinosaura nego u današnjih ptica i tek su kasnije ta svojstva postala značajna za let i ostale funkcije za život ptica (Padian i Chiappe 1998).

3. Let i perje

Jedno od najosobitijih životinjskih obilježja je let koji se, gledajući samo kralježnjake, razvio više puta neovisno. Let kralježnjaka može se podijeliti na pasivan (koristi se samo uzgon) i aktivan (mahanje krila). Primjeri pasivnog leta su npr. leteća vjeverica kojoj je let kao spuštanje padobranom ili leteći gušteri koji klize zrakom. Aktivan let se kod kralježnjaka može vidjeti kod ptica i šišmiša, ali moguće i kod izumrlih pterosaura (Ostrom 1979). U istraživanju o podrijetlu leta u ptica gledaju se osobine praptice *Archaeopteryx* čije su mozaične karakteristike i ptica i gmazova omogućile da se sastave temeljno različiti načini njenog života – to je prouzročilo da se naprave suštinski drugačije teorije nastanka leta (Garner 1999). Postavljene su dvije različite teorije koje bi objasnile podrijetlo leta: arborealna teorija i kursorijalna teorija. Arborealna teorija govori o tome kako je let nastao kod arborealnih životinja koje su živjele na stablima, a kursorijalna od dvonožnih terestičkih životinja. Ovdje je važno napomenuti da te dvije teorije nisu jedine u objašnjavanju nastanka leta ptica i da postoji mnogo međusobno isključivih varijanti jedne i druge teorije.

3.1. Arborealna teorija

Arborealna teorija zahtijeva da su preci ptica bili arborealne životinje koje su živjele na drveću, gdje su veći fitness imale one jedinke koje su mogle što dalje i bolje doskočiti na ostale grane. Time je postojala selekcijska prednost nad bilo kojim anatomskim svojstvima koja bi povećala površinu tijela relativno prema masi tijela – takva svojstva generirala bi uzgon i usporavala brzinu pada te na kraju rezultirala klizanjem po zraku (Ostrom 1979). Prema arborealnoj teoriji, *Archaeopteryx* je bio arborealna životinja koja se svojim kandžama penjala po drveću. Po arborealnoj se teoriji evolucija leta događala prema određenim „glavnim“ hipotetskim stadijima:

- 1) Ancestralna četveronožna životinja
- 2) Bipedalna životinja

- 3) Bipedalni i arborealni život (uključuje penjanje)
- 4) Skakanje između drveća
- 5) Blago usporavanje pada (poput padobrana)
- 6) Klizanje po zraku pomoću uzgona
- 7) Aktivan let (mahanje krilima)

Svaki je stadij u drugoj ekološkoj niši te time djeluju i nove, drugačije selekcijske sile – po ovom modelu je *Archaeopteryx* primjer jedinke u stadiju klizanja zrakom (Ostrom 1974). Nove adaptacije i ključne inovacije su barem minimalno bile preadaptirane za sljedeći stadij u nizu. Određena svojstva jednog stadija mogu pokazati mozaik s drugim stadijem – kao što je slučaj kod praptice *Archaeopteryx* (Bock 1965). *Archaeopteryx* ima određena svojstva koja podupiru arborealnu teoriju, a neka od njih su: postojanje vilice, primarna i sekundarna perja prednjih udova, obligatna bipedálnost zbog građe udova, tri duge kandže specijalizirane za penjanje i noga građena za kretanje po drveću – obrnuto orijentirani hallux (Ostrom 1974). Pobornici arborealne teorije argumentiraju da je *Archaeopteryx* klizao po zraku (nešto slično kao današnja leteća vjeverica), stoga je morao biti arborealan te nije mogao nastati kursorijalno jer nije mogao „klizati“ od tla prema zraku.

3.2. Kursorijalna teorija

Kursorijalna teorija pretpostavlja podrijetlo ptica od bipedalne, slične dinosauru životinje, čiji su udovi postepeno postali krilima čije je lepršanje pomagalo pri trčanju (Ostrom 1974). Prema kursorijalnoj teoriji, mahanje krilima tijekom trčanja produciralo bi malen uzgon koji bi služivao u hvatanju plijena (npr. kukaca), jedinke bi tada mogle bolje hvatati plijen te bi jedinke s većom lokomocijom i većim uzgonom imale i veći fitness. Neki od dokaza u građi praptice *Archaeopteryx* da je let nastao kursorijalno su: cijeli set stožastih zuba, manus s kandžama, predatorna građa prednjih udova, theropodna zdjelica s obrnuto orijentiranim halluxom, spojeni metatarsus i metatarzalni zglob te theropodna građa stražnjih udova – navedeni dokazi su u sukladnosti s bipedalnim predatornim životom praptice *Archaeopteryx*

(Ostrom 1974). Suvremenici kursorijalne teorije također argumentiraju kako je građa noge od praptice *Archaeopteryx* više prilagođena trčanju nego penjanju (Ostrom 1979). Većina je dokaza kursorijalne teorije temeljena na podrijetlu ptica iz theropodnih dinosaura koji su bipedalni, kursorijalni predatori. Zajednički je predak ptica i Theropoda tako isto trebao biti bipedalni, kursorijalni predator, što podupire kursorijalan nastanak leta. Pobornici kursorijalne teorije ukazuju na mnoge probleme arborealne teorije u objašnjavanju nastanka leta. Po arborealnoj teoriji dvonogi je predak postao arborealan, ali su sve današnje potpuno arborealne životinje četveronožne (Ostrom 1979). Kod arborealnih životinja koje klize zrakom (npr. leteće vjeverice), membrana krila je spojena s tijelom te se produžuje između prednjih i stražnjih udova. Kod takvih su životinja proksimalni, a ne distalni, elementi udova produženi, međutim kod ptica (i pterosaura) distalni su elementi produženi, a proksimalni nisu, te stražnji udovi nemaju nikakvu ulogu u podupiranju membrane krila (Carroll 1988).

3.3. Primjer drugih teorija nastanka leta

Ne mogu se sve teorije staviti pod dihotomiju kao arborealne ili kursorijalne jer je sama rekonstrukcija podrijetla leta vrlo problematična. Podrijetlo leta dosta se bazira na proučavanju malenog broja primjeraka fosila koji predstavljaju samo malen broj vrsta koji je u to doba živio. Krajem 20. stoljeća prezentirana je tzv. „pouncing proavis“ teorija. Po toj teoriji, ni arborealne ni kursorijalne teorije ne mogu predvidjeti redosljed u nastajanju određenih svojstava u evoluciji ptica, dok „pouncing proavis“ teorija savršeno predviđa promatrani redosljed (Garner i sur. 1999). Ta teorija gleda na primitivne ptice kao na predatore koji su specijalizirani za zasjedu iz povišenih mjesta koristeći svoje kandže za napad. Ovdje je selekcija djelovala na one jedinke s većom kontrolom tijela i lokomocijom tijekom zračnog napada te su te jedinke imale veći fitness. Tijekom vremena, uzgon je postao dovoljno jak da bi takva primitivna ptica mogla samo u letu zgrabiti plijen (slično kao današnje sove i orlovi). Na prvi pogled, ova teorija zvuči kao modificirana arborealna teorija, ali je ovdje ključno da selekcija nije djelovala na favoriziranje dužeg leta, nego na bolju kontrolu tijela. U tom su slučaju riješene određene kontradikcije u evoluciji leta (Garner i sur. 1999).

Tablica 1. Sažetak predviđenih i promatranih svojstava ovisno o teoriji. Istaknuto je označen točno predviđen kladistički redosljed stečenih svojstava. Samo „pouncing proavis“ teorija točno previđa svih 5 svojstava. Tablica preuzeta iz rada: Garner, J. P., Taylor, G. K., & Thomas, A. L. R. (1999). On the origins of birds: the sequence of character acquisition in the evolution of avian flight. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266(1425), 1259-1266.

feature	cladistic sequence	arboreal theory	cursorial theory run-jump-glide version	cursorial theory flapping-start version	pouncing proavis theory
ancestral state	bipedal cursor	arboreal	cursor	bipedal cursor	leaping cursor (with some climbing ability)
feather asymmetry	vane asymmetry evolves after the appearance of an aerodynamic wing	vane asymmetry evolves simultaneously with the appearance of an aerodynamic wing	vane asymmetry evolves simultaneously with the appearance of an aerodynamic wing	vane asymmetry evolves simultaneously with the appearance of an aerodynamic wing	vane asymmetry appears after the appearance of an aerodynamic wing
placement of the wings	flight surfaces first appear distally on the forelimbs, separated from the body wall	wings evolve proximally to distally, or in concert along the length of the forelimb; always continuous with the body wall	wings evolve proximally to distally, or in concert along the length of the forelimb; always continuous with the body wall	flight surfaces appear distally on the forelimbs, only later becoming continuous with the body wall	flight surfaces appear distally on the forelimbs, only later becoming continuous with the body wall
weight reduction	weight-reducing synapomorphies do not appear until after <i>Archaeopteryx</i> , as wing efficiency improves	weight-reducing synapomorphies evolve simultaneously with the appearance of an aerodynamic wing	weight-reducing synapomorphies evolve simultaneously with the appearance of an aerodynamic wing	weight-reducing synapomorphies evolve simultaneously with the appearance of an aerodynamic wing	weight-reducing synapomorphies appear after the evolution of an aerodynamic wing, under selection for flight efficiency
transition from theropodan to avian gait	transition to avian gait occurs late in avian evolution, simultaneously with adaptations for powered flight	transition to avian gait occurs late in avian evolution, simultaneously with adaptations for powered flight	transition to avian gait occurs late in avian evolution, simultaneously with adaptations for powered flight	transition to avian gait occurs simultaneously with the evolution of an aerodynamic wing	transition to avian gait occurs late in avian evolution, simultaneously with adaptations for powered flight

Teorija je nastala gledajući kada su u evoluciji nastala određena svojstva i uspoređujući ih s predviđanjima svake od teorija (arborealna, kursorijalna i „pouncing proavis“). Primjerice, u kladističkoj sekvenci se asimetrija perja javlja nakon nastanka aerodinamičnog krila kao što se

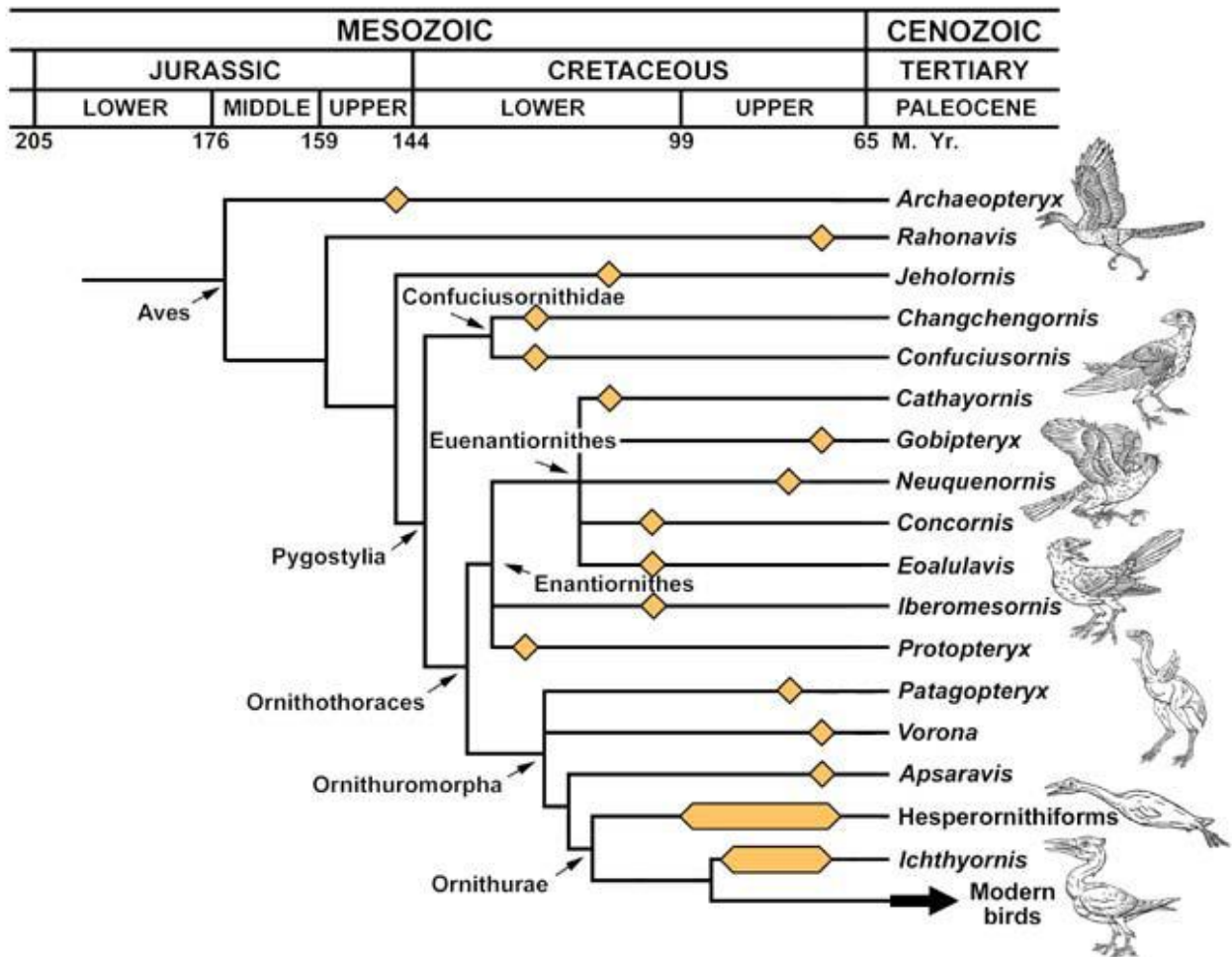
vidi na **Tablici 1**. Simetrična perja su za let nestabilna jer će svaka rotacija smanjivati brzinu leta, zato i arborealna i kursorijalna teorija zahtijevaju da asimetrija perja evoluirala istodobno kada i krila (pošto je ovdje let selekcijska sila). Obje teorije ne uspijevaju predvidjeti opažanu kladističku sekvencu, dok se prema „pouncing proavis“ teoriji asimetrija perja javlja nakon pojave aerodinamičnog krila (**Tablica 1**). „Pouncing proavis“ teorija shvaća asimetričnost perja kao sekundarnu osobinu jer je pticama predatorima u „pouncing proavis“ teoriji let bio „drag-based“, a ne „lift-based“ kao u ostale dvije teorije. Nastavljajući ovom logikom, ni arborealna ni kursorijalna teorija ne uspijevaju predvidjeti kladističku sekvencu svojstva u **Tablici 1**. U drugu ruku, „pouncing proavis“ teorija točno predviđa promatranu kladističku sekvencu (Garner i sur. 1999).

3.4. Perje

Let roda *Archaeopteryx* u uskoj je vezi s fosiliziranim perom bez kojega bi bilo jako teško odrediti da je taj rod zapravo ptica. Gledajući s perspektivne razvojne biologije, ljuške i perje su homologne strukture, gdje oboje zahvaćaju i mezodermalno, a ne samo epidermalno tkivo (Carroll 1988). Perje nije samo asocirano s letom, nego i s temperaturnom izolacijom – smatra se da je primarno nastalo za temperaturnu izolaciju, a sekundarno za let (Ostrom 1974). Mislilo se da je perje jedinstvena struktura ptica, međutim, otkrićem fosila theropodnog dinosaura *Sinosauropteryx*, danas se zna da to nije istina (Xu i sur. 2014). Za perje postoji nekoliko glavnih morfologija, od monofilamentnog perja do vrlo kompleksnog letnog perja. Neki dinosauri skupine Theropoda imali su perje čije su prvobitne funkcije uključivale termoregulaciju i komunikaciju, a ne let. Nedavna istraživanja ukazuju na važnost komunikacije u evoluciji perja u ptica i Theropoda, preciznije komunikacija bojom perja (Xu i sur. 2014). Raznolikost boje perja povezano je s različitim morfologijama perja, čime se otvara mogućnost nastanku asimetričnog letnog perja.

4. Ptice krede

Osim *Archaeopteryx*, nije poznata niti jedna praptica jure, stoga je teško išta reći o takvim prapticama. Na svu sreću, ptice krede i njihova filogenija dobro su proučene, što daje mogućnost o potpunijem istraživanju evolucije ptica. Znanje o pticama krede treba zahvaliti mnogim nalazištima iz Kine, gdje je pronađena većina fosila o kojima će se govoriti u ovom poglavlju.



Slika 2. Filogenetski odnosi glavnih ptica krede. Stablo je anotirano žutim kvadratićima koji označavaju u kojem je razdoblju ptica živjela. (napomena: prema novijim istraživanjima *Rahonavis* nije na ovom položaju kao u ovom stablu). Slika preuzeta iz rada: Chiappe, L. M., & Dyke, G. J. (2006). The early evolutionary history of birds. *Journal-Paleontological Society of Korea*, 22(1), 133.

4.1. Jeholornis, Rahonavis i Confuciusornithidae

Kineska pokrajina Liaoning, smještena na sjeveroistoku Kine pored Sjeverne Koreje, jedno je od najvažnijih fosilnih nalazišta ptica iz krede (Chiappe i Dyke 2006). Fosili te pokrajine bili su ključni za razumijevanje evolucije između vrste *Archaeopteryx* i modernih ptica. Jedan od primjera tih fosila je *Jeholornis*, koji pokazuje prijelazno stanje između vrste *Archaeopteryx* i današnjih ptica (**Slika 2**). *Jeholornis* je druga poznata ptica koja ima dugi, koštani rep (kod ptice *Jeholornis* rep se sastoji od 27 kralježaka) jako sličan skupini Dromaeosauridae (jedna od skupina u Theropoda), čime indicira na srodnost ptica i Dromaeosauridae. Isto kao *Archaeopteryx*, *Jeholornis* je imao zube, ali kod njega dolazi do redukcije. Gornja i donja čeljust ptice *Jeholornis* su kraće, dublje i snažnije nego kod roda *Archaeopteryx*, čime se ukazuje na specijaliziranu prehranu sjemenkama (Zhou i Zang 2003). Često se s *Jeholornis* povezuje *Rahonavis* koji, također, ima dugi, koštani rep i smatra se najbazalnijom pticom kasne krede (Benton 2005). *Rahonavis* je nađen na Madagaskaru, veličine je gavrana, a najvažnija mu je karakteristika što mu je kostur morfološki mozaik između theropodnih dinosaura i nekih odlika ptica (Foster i sur. 1998). Nedugo nakon prvog opisa ptice *Jeholornis*, pronađena je još jedna ptica asimetričnog perja i dugog repa – *Shenzhouraptor* (Chiappe i Dyke 2006). *Shenzhouraptor* sadrži mnoga važna obilježja za istraživanje početka leta kod ptica (Ji i sur. 2002).

Kratkorepe su ptice krede po postanku bliže modernim pticama od gore navedenih dugorepih. Kratkorepa ptica *Sapeornis* smatra se najprimitivnijom od njih. Sadrži veliki raspon krila (otprilike kao današnja *Cathartes aura*), malu zubatu lubanju i vjerojatno hrskavičnu ključnu kost. Kod ptice *Sapeornis* se po prvi put u evoluciji ptica nalazi vilica oblika bumeranga s kutom od preko 100° između grana i skraćenim hypocleiidumom – svojstvo isto kao kod današnjih ptica. (Chiappe i Dyke 2006). *Confuciusornis* i *Chengchengornis* bazalni su članovi skupine Pygostylia (**Slika 2.**) te zajedno tvore skupinu Confuciorithideae. Za Confuciorithideae se smatra da su primitivni u mnogo obilježja: diapsidna lubanja s dizajnom koji potpuno limitira kinezu craniuma (fuzija kosti lubanje), fuzija kosti ramena i prednji udovi kraći od prije navedenih ptica. *Chengchengornis* ima jako zakrivljen kljun i par razlika u kosturu od *Confuciusornis*. *Confuciusornis* isto kao *Archaeopteryx* ima primitivno krilo s nespojenim

carpometacarpusom, tri nereducirana prsta i generalnu konformaciju ramene kosti (Hou i sur. 1995).

4.2. Enantiornithes

Skupina Enantiornithes je, po nađenim vrstama, najraznolikija skupina rane krede gdje je blizu jedne trećine tih fosila nađeno u Liaoning pokrajini. Neke od osobine te skupine su: leđa s manje od 13 prsnih kralježaka, vranjača oblikovana za potporu leta i foramen triosseum koji služi za prolaz tetive letnih mišića (Benton 2005). Vrsta *Protopteryx* smatra se najprimitivnijim pripadnikom Enantiornithes (**Slika 2.**) koji pokazuje mnoge prijelazne oblike od vrste *Confuciusornis* prema modernim pticama. Fosili ptice *Protopteryx* sadrže zanimljiv tip perja koji ima oblik nečega između ljustaka i modernih pera - time ukazuje na podrijetlo perja iz produženih ljustaka (Zhang i Zhou 2000). S današnjim pticama, *Protopteryx* ima zajedničko: mehanizam vranjače (*os coracoidea*) i male kosti anteriorno od nje – *os procoracoidea*. U modernih je ptica razvoj kosti *procoracoidea* indikator leta: slabi letači, kao fazani, imaju reduciranu kost *procoracoidea*, dok ptice poput jastreba imaju jako razvijenu. Sama prisutnost kosti *procoracoidea* s grebenom prsne kosti, razvijenim deltoidnim prsima i specifičnom građom ramene kosti, ukazuje na to da je *Protopteryx* sadržavao nadvranjačine i prsne mišiće slične kao i moderne ptice. *Protopteryx* se smatra primitivnijim od ostalih ptica u skupini Enantiornithes jer nema fuzioniran *carpometacarpus* i nema fuzioniran *tibiotarsus* – svojstva koje imaju današnje ptice. Kao *Archaeopteryx* i *Confuciusornis*, *Protopteryx* ima nereduciranu *alulu* s kandžom, iako je kod ptice *Protopteryx* ta kandža relativno mala (Zhang i Zhou 2000). Za razliku od vrste *Protopteryx*, *Eoalulavis* sadrži prvi primjer *alule* koja je građena kao kod svih modernih ptica – *alula* je struktura za poboljšavanje leta pri malim brzinama (Benton 2005). *Eoalulavis* je zbog *alule* mogao puno bolje letjeti pri malim brzinama, dok *Archaeopteryx* samo pri većim (poglavlje 2.1.). U skupini Enantiornithes općenito dolazi do smanjenja veličine jedinke (do otprilike veličine vrane ili drozda), a manja veličina jedinke ukazuje na manju masu što olakšava let. To pokazuje na to da su oni imali sofisticiraniji let od svojih predaka. Enantiornithes su reprezentirani sa zubatim i malim jedinkama *Protopteryx*, *Eoenantiornis*, *Longipteryx*,

Concornis i *Eoalulavis* (Chiappe i Dyke 2006). Kod kasnijih enantiornithes dolazi do porasta veličine tijela kao kod vrste *Gobipteryx* koji je bio bez zuba (Chiappe i sur. 2001).

4.3. Ornithuromorpha

Za skupinu Ornithuromorpha, smatra se da su primitivni preci modernih ptica, ali se precizna genealogija samih Ornithuromorpha još savršeno ne zna. Najpoznatiji bazalni Ornithuromorpha je *Patagopteryx* (**Slika 2.**) koji je veličine kokoši i neletačica, ali on ne pokazuje neka obilježja brzo trčućih ptica kao npr. noj (Benton 2005). *Patagopteryx* se stavlja kao sestrinska skupina Ornithurae i nije predak skupini Ratities (u tu skupinu spadaju npr. kivi i noj) kako se prije mislilo (Chiappe 1996). Važnost vrste *Patagopteryx* je što se kod nje počinje javljati produživanje vrata i heterocelni kralješci koje imaju trenutne ptice. Uz pticu *Patagopteryx*, često se spominju *Yanornis* i *Yixianornis* koji su sličnih obilježja, međutim, njihovo je međusobno srodstvo trenutno nepoznato (Chiappe i Dyke 2006). Za pticu *Apsaravis* također se smatra da spada u skupinu bazalnih Ornithuromorpha, iako ta ptica ima mnogo obilježja sličnih današnjim pticama. Možda najvažnije od tih obilježja je zdjelica u kojoj su sjedna i preponska kost široko razdvojene. U *Apsaravis* javlja se apomorfija u automatskoj ekstenziji *manusa* (terminalni dio prednjih udova – kod ljudi šaka i zglob) kod leta. Trenutno nema dokaza o takvoj koordiniranoj ekstenziji nigdje u evoluciji ptica prije ptice *Apsaravis* (Norell i Clarke 2001). Srodnije modernim pticama su ptice skupine Hesperornithiformes (**Slika 2.**) koje su živjele su tijekom gornje krede, a najpoznatija su im obilježja to što su ronile i što su bile neletačice (Carroll 1988). U Hesperornithiformes prvi se puta javlja srašavanje kosti lubanje na način kao kod modernih ptica (Bühler i sur. 1988). Neke poznate Hesperornithiformes su: *Enaliornis*, *Baptornis*, *Parahesperornis* i *Hesperornis*. *Hesperornis* ima dug vrat, jake stražnje noge za plivanje, reducirane prednje noge i visok je preko jedan metar (Benton 2005). Uz Hesperornithiformes često se povezuju *Ichthyornis* (**Slika 2.**) te oni zajedno tvore skupinu Ornithurae. Od ptica *Ichthyornis* trenutno postoji samo jedna vrsta – *Ichthyornis dispar*. Građom kostura većinom je sličan modernim pticama, iako je imao zube (Chiappe i Dylke 2006). *Ichthyornis* je isto vodena ptica, ali je manja od *Hesperornis* te ima koštanu prsnu kost i

razvijena krila za let isto kao moderne ptice. *Ichthyornis* je vrlo srodan modernim pticama. Teško je reći točno kada su se javile moderne ptice, jer je većina fosila iz skupine Neornithes fragmentirana – nađene su samo pojedine kosti. Za pticu *Vegavis* se može reći da je najstarija poznata ptica koja se može staviti u skupinu Neornithes i srodna je s Anseriformes (patke) (Clarke i sur. 2005).

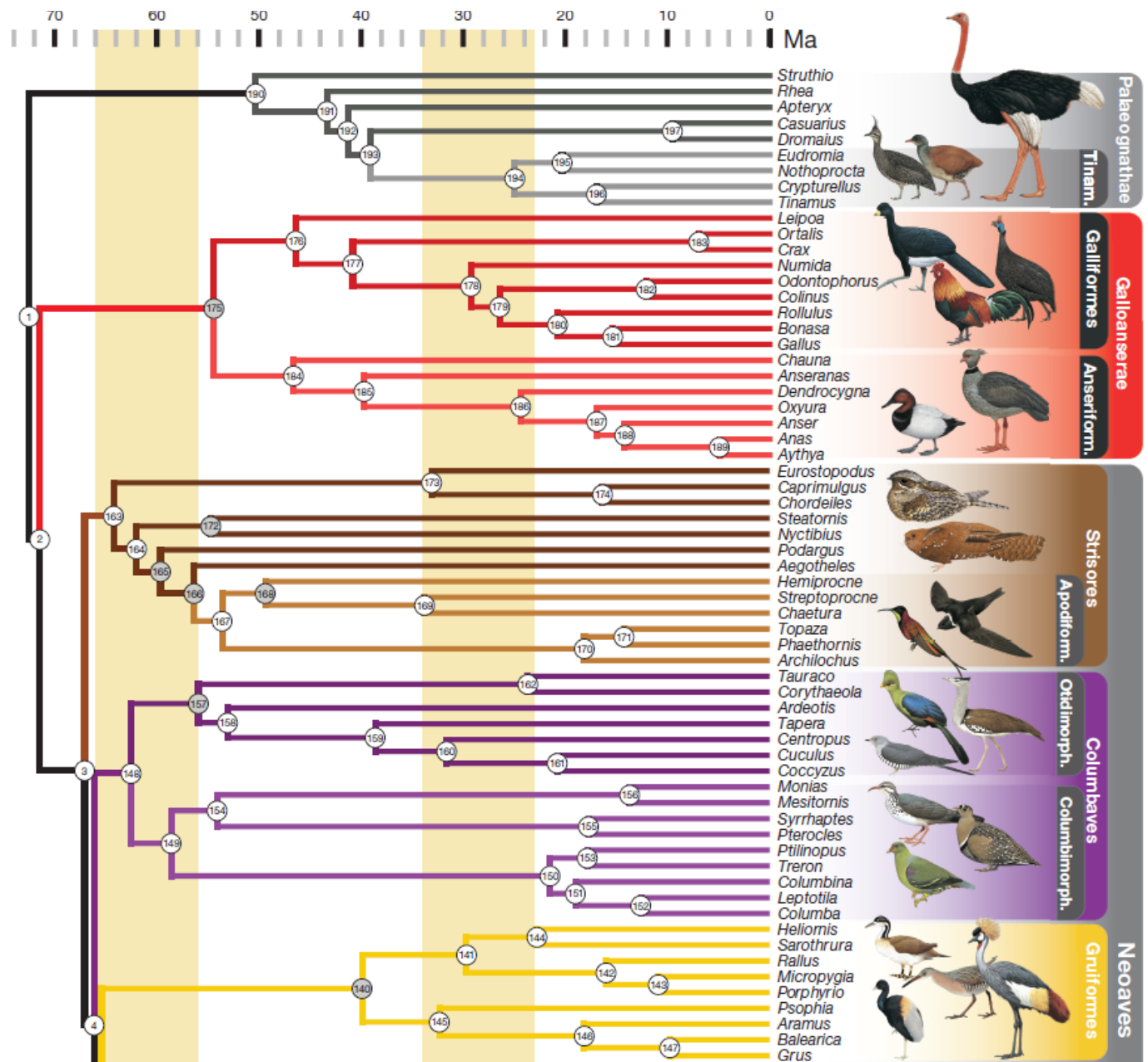
Tradicionalan pogled na evoluciju ptica bio je da se događa sporo i postepeno, međutim, postoji ideja da se tijekom prijelaza iz krede u tercijar dogodila “eksplozivna” evolucija ptica u trajanju od 10 milijuna godina rezultirajući raznolikošću današnjih ptica (Feduccia 1995). Prema tom modelu, došlo je do velikog izumiranja tijekom kraja mezozoika i učinka uskog grla (bottleneck effect) u ptica koji se događao paralelno s evolucijom sisavaca tijekom ranog tercijara. Enantiornithes, Hesperornithes, Ichthyornithes i ostale skupine, izumrle su u “kreda – tercijar barijeri”, a skupina kao Neornithes preživjela je izumiranje i diverzificirala se tijekom kenozoika (Benton 2005). Druga “eksplozivna” radijacija ptica dogodila se u kasnom oligocenu i ranom miocenu, kada je brojnost vrsta pjevica (Passeriformes) brzo porasla (Feduccia 1955). Ovaj model baziran je na promatranju fosila, međutim, drugi modeli temeljeni na molekularnoj sistematici govore kako je diverzifikacija ptica počela već u mezozoiku. (Chiappe i Dyke 2006).

5. Moderne ptice

Sve su poznate ptice kenozoika srodne s *Ichthyornis* i *Hesperornis*, ali fosili ukazuju na to da su barem neke moderne skupine ptica postojale i diverzificirale se krajem mezozoika (Carroll 1988). Kada su u pitanju ptice kenozoika, njihovih je fosila vrlo malo u usporedbi s fosilima mezozoika. Trenutno je najosnovnija podjela ptica na skupine Paleognathae i Neognathae (Dyke 2001). U Paleognathae spadaju ptice kao što su: kivi, noj, kazuar, emu te izumrle vrste kao što su moa i slonovka (Carroll 1988). Kada se gleda na tipičnu pticu skupine Paleognathae, mogu se primjetiti određena svojstva i ptica i Theropoda, ali ta skupina ima i određene sinapomorfije, primjerice u građi lubanje (Benton 2005). Skupina Neognathae najveća je skupina ptica u koju spadaju sve ostale žive ptice. Filogeniju skupine Neognathae vrlo je teško konstruirati te se ona i danas stalno mijenja.

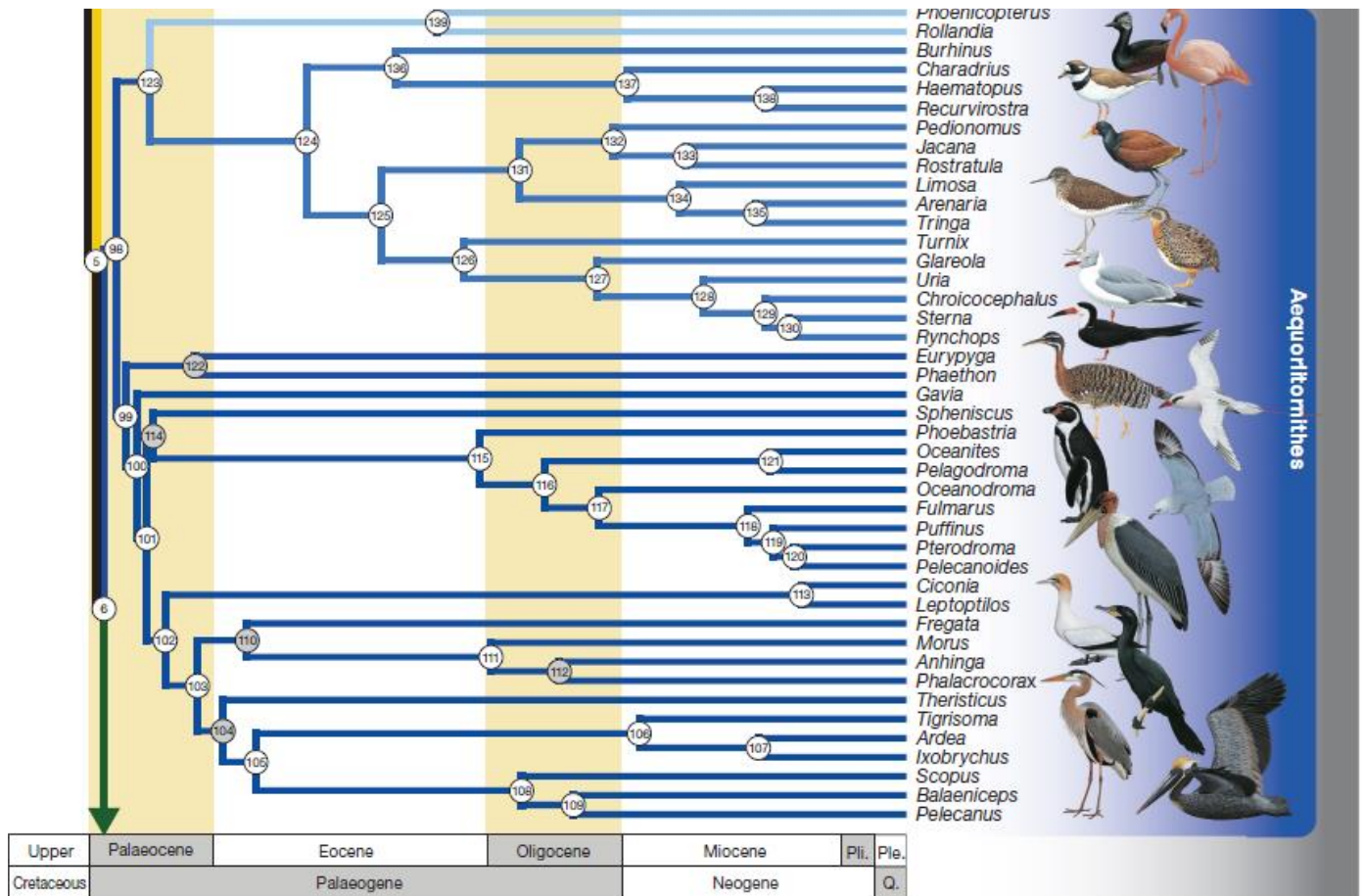
5.1. Filogenetika i diverzifikacija

Od 1998. se zna da ptice imaju međusobno drugačiji redoslijed nekih mitohondrijskih gena i da su ti redoslijedi nastali neovisno jedan od drugog po više puta (Mindell i sur. 1998). To ukazuje na paralelnu evoluciju mitohondrijskog slijeda gena ptica koje je davalo nade za izradu filogenetičke analize. Na kraju ispada da mitohondrijski slijed nije koristan marker za analizu filogenetike ptica - to znači da rekonstrukcija preciznog filogenetičkog stabla nije tako lako riješena. Razlike u redoslijedu mitohondrijskih gena su bile korisne u filogenetičkim analizama nekih skupina životinja npr. Arthropoda (Gibb i sur. 2006). Sekvenciranje sljedeće generacije (Next-generation sequencing) i Bayesian analize su omogućile konstrukciju najpreciznije trenutne filogenetike ptica (**Slika 3., Slika 4., Slika 5., Slika 6.**).



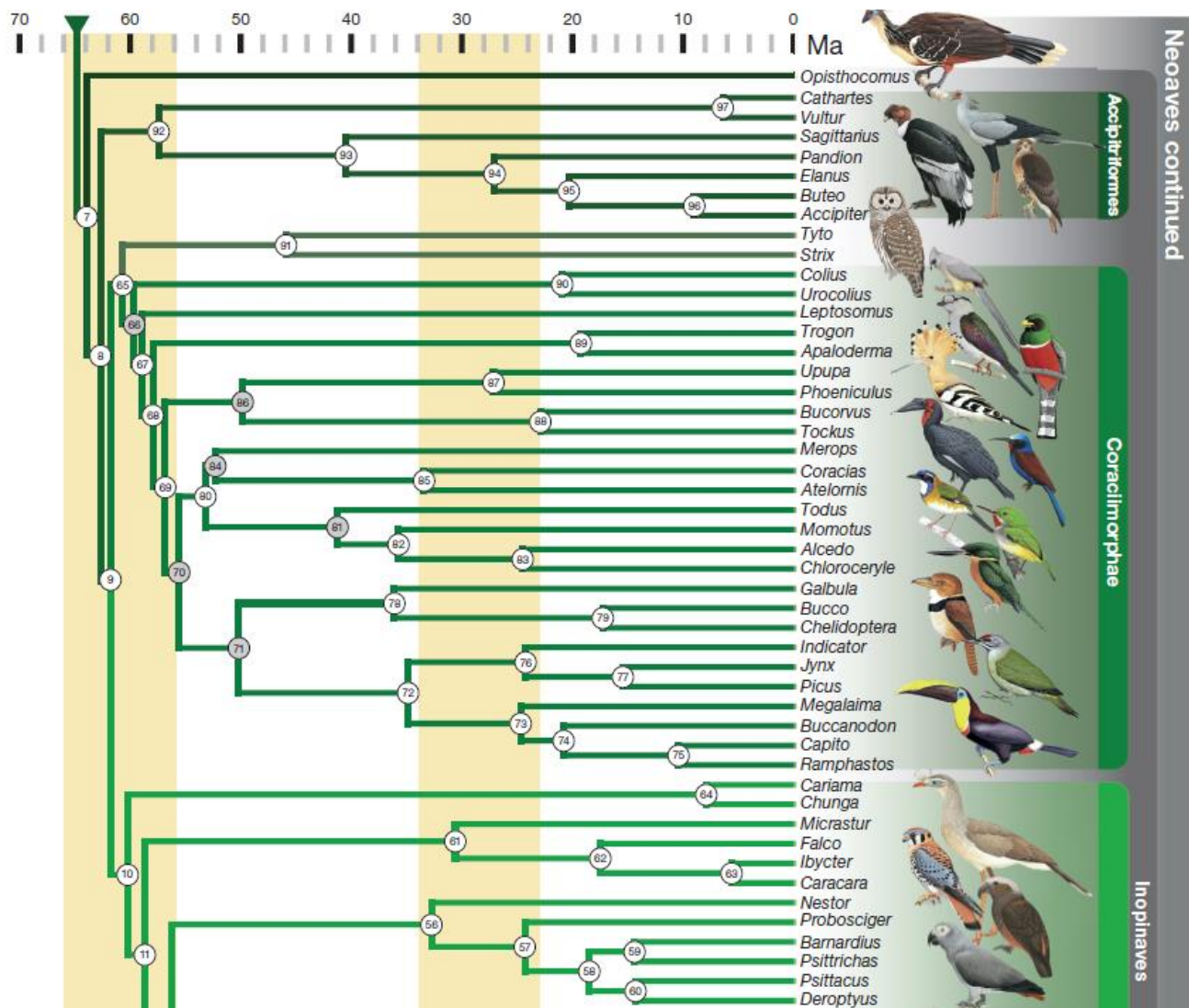
Slika 3. Filogenetika ptica – Paleognathae, Galloanserae, Striaores, Columbaves i Gruiformes. Filogenetika 198 vrsta ptica, Bayesian analiza 256 filogenetičkih lokusa koristeći ExaBayes, svi kladiji su poduprijeti s posterior probability 1.0 osim kladija br 109. Slika preuzeta iz rada: Prum, R. O., Berv, J. S., Dornburg, A., Field, D. J., Townsend, J. P., Lemmon, E. M., & Lemmon, A. R. (2015). A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature*, 526(7574), 569.

Kako se vidi na **Slici 3.**, skupina Paleognathae je sestrinska skupina svim ostalim pticama, međutim u nju je stavljena skupina letećih ptica Tinamidae kao sestrinska skupina pticama emu i kazuaru. Sljedeće na slici odvaja se (**Slika 3.** crveno) skupina ptica Galloanserae koja se sastoji od skupina Anseriformes (patke) i Galliformes (kokoške). U monofiletičkoj skupini Neoaves, nalazi se 5 glavnih kladija: Strisores, Columbaves, Aequorlornithes, Gruiformes i Inopinaves. Strisores (smeđe **Slika 3.**) sadržava legnjeve i ostale njihove noćne srodnike te, ne toliko noćne, Apodiformes (čiope i kolibrići). Columbaves (ljubičasto **Slika 3.**) je noviji kladij koji se sastoji od dvije monofiletičke skupine Columbimorphae (npr. golubovi i grlice) i Otidimorphae (droplje i kukavice). Treći kladij skupine Neoaves su Gruiformes u koji spadaju ždralovi (Prum i sur. 2015). Plavo označeno na **Slici 4.** jest skupina morskih ptica Aequorlornithes. Aequorlornithes je vrlo kompleksna skupina koja sadrži pingvine, njorke, flamenke, rode, čaplje, galebove, plijenore, itd., koji uglavnom svi datiraju do eocena.

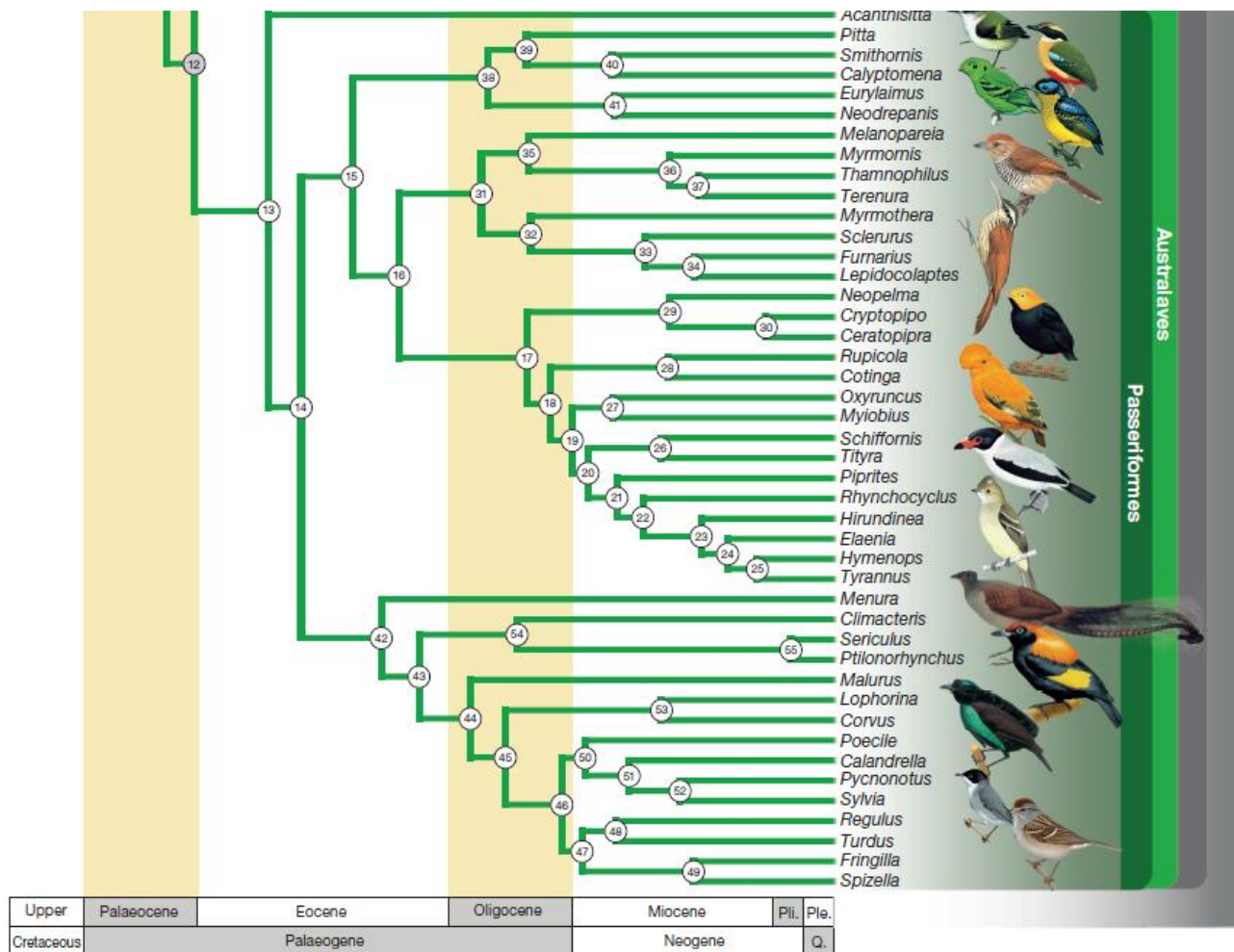


Slika 4. Filogenetika ptica – Aequoriformes. Filogenetika 198 vrsta ptica, Bayesian analiza 256 filogenetičkih

lokusa koristeći ExaBayes, svi kladiji su poduprijeti s posterior probability 1.0 osim kladija br 109. Slika preuzeta iz rada: Prum, R. O., Berv, J. S., Dornburg, A., Field, D. J., Townsend, J. P., Lemmon, E. M., & Lemmon, A. R. (2015). A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature*, 526(7574), 569.



Slika 5. Filogenetika ptica – Accipitiformes i Coraciimorphes. Filogenetika 198 vrsta ptica, Bayesian analiza 256 filogenetičkih lokusa koristeći ExaBayes, svi kladiji su poduprijeti s posterior probability 1.0 osim kladija br 109. Slika preuzeta iz rada: Prum, R. O., Berv, J. S., Dornburg, A., Field, D. J., Townsend, J. P., Lemmon, E. M., & Lemmon, A. R. (2015). A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature*, 526(7574), 569.



Slika 6. Filogenetika ptica – Passeriformes. Filogenetika 198 vrsta ptica, Bayesian analiza 256 filogenetičkih lokusa koristeći ExaBayes, svi kladiji su poduprijeti s posterior probability 1.0 osim kladija br 109. Slika preuzeta iz rada: Prum, R. O., Berv, J. S., Dornburg, A., Field, D. J., Townsend, J. P., Lemmon, E. M., & Lemmon, A. R. (2015). A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature*, 526(7574), 569.

Za Inipinaves se lako vidi da je najbrojniji i najkompleksniji kladij od navedenih (sivo – **Slika 5.** i **Slika 6.**). Od Inipinaves se prvo odvajaju Accipritiformes (**Slika 5.** tamnozeleno) (grabljivice) u kojem su rodovi kao: *Buteo* (škanjci), *Vultur* (kondori) i *Accipiter* (jastrebovi). Skupina sovke (Strigiformes) prikazana je kao sestrinska skupina Coraciimorphae (**Slika 5.**). Coraciimorphae se ugrubo može podijeliti na Piciformes (djetlovke – npr. djetlići i tukani) i Coraciiformes (smrdovrane – npr. vodomari i pupavac). Nakon skupine Coraciimorphae, na stablu je prikazana skupina Australaves u kojoj su ptice skupine Passeriformes, papige i *Falco*

(Slika 6). Passeriformes je jako kompleksna skupina koja sadrži preko pola vrsta ptica (60%). Skupini Passeriformes je sestrinska skupina sokolovki (*Falco*), što je jako zanimljivo pošto sokolovi na prvu ruku izgledaju kao ptice grabljivice (Accipitiformes). Nekoliko porodica pjevica je znano iz gornjeg oligocena i donjeg miocena Europe, ali je i dalje teško odrediti od kuda je podrijetlo ove velike skupine ptica. Fosili sugeriraju Europu oligocena/miocena, ali neke molekularne metode ukazuju na to da pjevice potječu iz južne hemisfere, međutim precizni rezultati se još ne znaju (Benton 2005).

Ova filogenija podupire mnoge hipoteze o evoluciji ptica – primjerice, da su kolibrići i čiope, koji su oboje dnevne ptice, nastali od pretka koji je bio noćna ptica (Prum i sur. 2015). Također podupire hipoteze o odnosu sokolova i papiga s pjevicama (Passeriformes), odnosu sova i klada Coraciiformes, te identifikaciji novog klada morskih ptica koji indicira koliko je zapravo jako evolucijsko ograničenje na ekološku diverzifikaciju ptica (Prum i sur. 2015).

6. Socijalnost i bihevioralna evolucija ptica

Za svaku pticu može se pokazati da je socijalna barem u nekom dijelu godine ako ne i kroz cijelu godinu (Fisher 1954). Sama socijalnost ptica može biti evolucijski korisna. Kao primjer, neka se uzmu britanske sjenice koje su počele koristiti boce mlijeka kao izvor hrane. Sjenice su naučile kako otvoriti bocu i piti iz nje te se takvo ponašanje počelo širiti, ali ne genetički, već su ptice učile jedna od druge i, pošto su sjenice relativno socijalne ptice, trenutno je oko milijun sjenica počelo prakticirati pijenje mlijeka i otvaranje boca (Wyles i sur. 1983). Gledanje ponašanja ptica može ukazati i na njihovo podrijetlo, primjerice otkrića mjesta gniježđenja Mongolije i Montane ukazuju na to da su neka reproduktivna ponašanja ptica proizašla iz dinosaura (Padian i Chiappe 1998). Ti theropodni dinosauri nisu odjednom izlegli po više jaja te ih ostavili kao većina današnjih gmazova, nego su gnijezdo postupno popunjavali kako to rade i moderne ptice. Također je pronađen fosil theropodnog dinosaura *Oviraptor* kako leži na jajima i štiti ih slično kao ptica (Padian i Chiappe 1998). Kako bi se objasnile određene anatomske razlike u pticama, postavljena je hipoteza kako ponašanje može biti glavna pokretačka sila u evoluciji, a ne okolišne promjene (Wyles i sur.1983). Inovacija u ponašanju znači nekakvo negenetičko podrijetlo neke vještine organizma, a takva se vještina prenosi socijalno - promatranjem i imitacijom.

7. Literatura

Barrowclough, G. F., Cracraft, J., Klicka, J., & Zink, R. M. (2016). How many kinds of birds are there and why does it matter?. *PLoS One*, *11*(11), e0166307.

Benton, M.J. 2005, Vertebrate paleontology, third ed, *Blackwell Science Ltd*, Bristol, pp. 265-275

Bock, W. J. (1965). The role of adaptive mechanisms in the origin of higher levels of organization. *Systematic Zoology*, *14*(4), 272-287.

Burgers, P., & Chiappe, L. M. (1999). The wing of Archaeopteryx as a primary thrust generator. *Nature*, *399*(6731), 60.

Bühler, P., Martin, L. D. and Witmer, L. M. 1988. Cranial kinesis in the Late Cretaceous birds *Hesperornis* and *Parahesperornis*. *Auk* *105*:111-122

Carroll, R.L. 1988, Vertebrate paleontology and evolution, *W. H. Freeman and Company*, pp. 338-357

Chiappe, L. M. (1996). Late Cretaceous birds of southern South America: anatomy and systematics of Enantiornithes and Patagopteryx deferrariisi. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, *30*(A), 203-244.

Chiappe, L. M., Norell, M., & Clark, J. (2001). A new skull of *Gobipteryx minuta* (Aves: Enantiornithes) from the Cretaceous of the Gobi Desert. *American Museum Novitates*, *1*(2:), 1-16.

Chiappe, L. M., & Dyke, G. J. (2006). The early evolutionary history of birds. *Journal-Paleontological Society of Korea*, *22*(1), 133.

Clarke, J. A., Tambussi, C. P., Noriega, J. I., Erickson, G. M., & Ketcham, R. A. (2005). Definitive fossil evidence for the extant avian radiation in the Cretaceous. *Nature*, *433*(7023), 305.

Clarke, J., & Middleton, K. (2006). Bird evolution. *Current Biology*, *16*(10), R350-R354.

Dyke, G. J. (2001). The evolutionary radiation of modern birds: systematics and patterns of diversification. *Geological Journal*, *36*(3-4), 305-315.

- Feduccia, A. 1995. Explosive evolution in Tertiary birds and mammals. *Science* 267:637-638
- Fisher, J. (1954). Evolution and bird sociality. *Evolution as a process* (ed. Huxley, J. et al.), 71-83.
- Forster, C. A., Sampson, S. D., Chiappe, L. M., & Krause, D. W. (1998). The theropod ancestry of birds: new evidence from the Late Cretaceous of Madagascar. *Science*, 279(5358), 1915-1919.
- Garner, J. P., Taylor, G. K., & Thomas, A. L. R. (1999). On the origins of birds: the sequence of character acquisition in the evolution of avian flight. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266(1425), 1259-1266.
- Gibb, G. C., Kardailsky, O., Kimball, R. T., Braun, E. L., & Penny, D. (2006). Mitochondrial genomes and avian phylogeny: complex characters and resolvability without explosive radiations. *Molecular Biology and Evolution*, 24(1), 269-280.
- Hedges, S. B. (1994). Molecular evidence for the origin of birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(7), 2621-2624.
- Hou, L. H., Zhou, Z., Martin, L. D., & Feduccia, A. (1995). A beaked bird from the Jurassic of China. *Nature*, 377(6550), 616.
- Ji, Q., Ji, S., You, H., Zhang, J., Yuan, C., Ji, X., ... & Downs, T. B. W. (2002). Discovery of an Avialae bird from China, *Shenzhouraptor sinensis* gen. et sp. nov. *Geological Bulletin of China*, 21(7), 363-369.
- Martin, L. D. (1983). The origin of birds and of avian flight. In *Current ornithology* (pp. 105-129). Springer, Boston, MA.
- Mindell, D. P., Sorenson, M. D., & Dimcheff, D. E. (1998). Multiple independent origins of mitochondrial gene order in birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(18), 10693-10697.
- Norell, M. A., & Clarke, J. A. (2001). Fossil that fills a critical gap in avian evolution. *Nature*, 409(6817), 181.
- Ostrom, J. H. (1974). Archaeopteryx and the origin of flight. *The Quarterly Review of Biology*, 49(1), 27-47.

Ostrom, J. H. (1976). Archaeopteryx and the origin of birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 8(2), 91-182.

Ostrom, J. H. 1979, Bird Flight: How Did It Begin? Did birds begin to fly "from the trees down" or "from the ground up"? Reexamination of Archaeopteryx adds plausibility to an "up from the ground" origin of avian flight, Sigma Xi, The Scientific Research Society, *American Scientist*, Vol. 67, No. 1 (January-February 1979), pp. 46-56.

Padian, K., & Chiappe, L. M. (1998). The origin of birds and their flight. *Scientific American*, 278(2), 38-47.

Prum, R. O., Berv, J. S., Dornburg, A., Field, D. J., Townsend, J. P., Lemmon, E. M., & Lemmon, A. R. (2015). A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature*, 526(7574), 569.

Rayner, J.M.V. (2001) On the origin and evolution of flapping flight aerodynamics in birds, in *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds* (eds J. Gauthier and L.F. Gall), Yale Peabody Museum, New Haven, pp. 363–385.

Svensson, L. (2009), Ptice Hrvatske i Europe, 2nd ed (1. Hrv izd – 2018.), *Udruga Biom*, Zagreb, pp. 336.

Wyles, J. S., Kunkel, J. G., & Wilson, A. C. (1983). Birds, behavior, and anatomical evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 80(14), 4394-4397.

Xu, X., Zhou, Z., Dudley, R., Mackem, S., Chuong, C. M., Erickson, G. M., & Varricchio, D. J. (2014). An integrative approach to understanding bird origins. *Science*, 346(6215), 1253-1293.

Zhang, F., & Zhou, Z. (2000). A primitive enantiornithine bird and the origin of feathers. *Science*, 290(5498), 1955-1959.

Zhou, Zhonghe, and Fucheng Zhang. Jeholornis compared to Archaeopteryx, with a new understanding of the earliest avian evolution, *Naturwissenschaften* 90.5 (2003): 220-225.

8. Sažetak

Ptice su jedna najvećih i najraznolikijih skupina kralježnjaka kojoj su trenutne procjene broja vrsta dosegnule brojku od 18 000. Ova ogromna diverzifikacija samo je ostatak od davne evolucijske radijacije još u periodu juri s najstarijom prapticom - *Archaeopteryx*. Svrha ovoga rada bila je predstaviti evoluciju ptica od praptice *Archaeopteryx* do modernih ptica. *Archaeopteryx* je neprocjenjiv nalaz koji je neopisivo utjecao na razmišljanja o podrijetlu ptica. Nakon velikih rasprava o tome koja je skupina najbliži srodnik pticama, danas je konsenzus da su to theropodni dinosauri kao npr. *Oviraptor* i *Caudipteryx*. Za prapticu *Archaeopteryx* smatra se da je mogla letjeti, ali se postavlja pitanje kako je nastao let. Na to pitanje odgovaraju arborealna i kursorijalna teorija, međutim debata o tome koja od njih dvije, ako i jedna, je ispravna, i dalje traje.

Za podrobnije razumijevanje evolucije ptica zaslužna je Liaoning pokrajina u Kini u kojoj su pronađeni mnogi ključni fosili ptica krede. Ptice krede nisu bile nalik današnjim pticama, ali se kod njih sve više i više vidi anatomskih sličnosti s modernim pticama. Kod prijelaza iz krede u tercijar, dolazilo je do masovnih izumiranja te su na kraju preživjele skupine koje su se diverzificirale u današnje ptice. Današnja filogenija ptica vrlo je kompleksna te se svako malo otkrivaju nove razlike u odnosu na prethodna istraživanja, što znači da cijela priča o evoluciji ptica još nije gotova.

9. Summary

Birds are considered one of the most abundant and diverse vertebrate groups, with modern estimates of 18 000 species. This emerge diversification is just a remnant of ancient evolutionary radiation which can be traced back to Jurassic and *Archaeopteryx*. The purpose of this paper is to present avian evolution from *Archaeopteryx* to modern birds. *Archaeopteryx* is considered the most valuable fossil that has enormously affected field of bird evolution. The origin of birds is one of the most enduring and dramatic evolutionary debates which has been resolved with theropod dinosaurs as the closest relatives. It is known that *Archaeopteryx* could fly, but the origin of flight is still under debate with arboreal and cursorial theory as explanations, but those theories are now in underdetermination.

Lioling Province of China, from which many Cretaceous bird fossils were found, has had a vast influence on understanding of bird evolution. Cretaceous birds weren't like modern birds, although they are gradually having more and more anatomical similarities with modern birds. During the great extinction of Late Cretaceous period, many of modern bird groups managed to survive and diversify. Current bird phylogeny is very complex and every so often new changes are being made, which indicates that the story of avian evolution is not yet finished.