

Polveutuvatko linnut dinosauruksista?

Raimo Hissa

Liskolintu eli maapallolla ainakin 147 miljoonaa vuotta sitten. Mutta mistä se tuli? Lintujen alkuperästä on saatu uusia kiehtovia tietoja.

Lintujen varhaisimmat esimuodot löytyvät sieltä mistä nisäkkäidenkin eli alkumatelijoiden joukosta. Ne taas polveutuivat sammakkoeläimistä, ne kaloista, jne. Mutta kun kysytään, milloin jokin liskojen tietty kehityslinja haarautui lintumaisiin muotoihin, ollaankin perimmäisten kysymysten äärellä. Eli milloin linnun näköinen lisko on lähempänä lintua kuin matelijojta. Oliko liskolintu (*Archaeopteryx lithographica*) lintu vai pieni lentämään oppinut dinosaurus? *Archaeopteryx* tarkoittaa vanhaa siipeä ja *lithographica* on muisto siitä, että kalkkikiviliuskeita, joista liskolinnut löytyivät, käytettiin jo Rooman vallan aikoina rihvelitauluina ja sittemmin myös litograafisessa painatustyössä (kuva 1).

Monet tutkijat ovat pohtineet lintujen varhaisinta alkuperää viime aikoina eri puolilla maailmaa. Valitettavasti kovin selkeää käsitystä lintujen varhaisimmasta alkuperästä ei ole vielä syntynyt. Muutamia vastakkaisia näkemyksiä esit-

täviä oppikuntia on myös putkahtanut esiin. Lintujen evoluutiota ja lentotaidon varhaisinta kehitystä koskeva tutkimus on epävarmoissa kanteissa lähinnä siksi, että fossiilinäytteitä on vielä suhteellisen vähän käytettävissä. Eräänä avainkysymyksenä on ollut esim. Jurakaudella 130–180 miljoonaa vuotta sitten eläneen liskolinnun asema lintujen kehityslinjassa. Fossiililöytöjen ikä on 147 miljoonaa vuotta ja jotkut tutkijat näkevät liskolinnun vain eräänä omituisena lentämään oppineena ja sittemmin sukupuuttoon kuolleen dinosaurusten sukulaisena (kuva 2).²² Viimeisimmät tiedot viittaavat kuitenkin siihen, että liskolintu on, jos ei nyt suorastaan välilenkki, niin ainakin välimuoto, joka on edeltänyt nykylintujen kehitystä.

Lintujen alkuperästä ja lentotaidon kehityksestä ovat viime vuosina kirjoittaneet laajoja ja mielenkiintoisia artikkeleita mm. Feduccia,⁴ Thulborn,²² Olson,¹¹ Gauthier,⁵ Gauthier & Padian,⁶ Carroll,² Wellnhofer,²⁴ Witmer,²⁷ Ostrom,^{12, 13, 14} Martin,⁹ ja Tarsitano.^{20, 21}



Kuva 1. *Archaeopteryx lithographica* n fossiloituneet jäänteet (Berliinin näyte, mittakaava 10 cm). © J. H. Ostrom

Fig. 1. The Berlin specimen of *Archaeopteryx lithographica*.

Tarkoitukseni on tässä katsauksessa esittää yhteenvedot lintujen evoluution alkuvaiheita koskevista viimeaikaista näkemyksistä.

Erilaisia teorioita

Jo 1809 Lamarck tuli, Witmerin mukaan,²⁷ siihen käsitykseen, että linnut polveutuivat kilpikonnista! Ja ei tällä hyvä, linnuista polveutuivat Monotremat eli nokkaeläin ja nokkasiili – nehan munivat! Lintujen ajateltiin polveutuvan lentoliskoista eli pterosauksista, olivathan ne hyviä lentäjiä, tai puusta toiseen loikkineista sisiliskojen näköisistä otuksista.

Kuitenkin jo varsin varhain nämä teoriat hylättiin. Lentoliskojen lentoratkaisut olivat aivan omaperäisiä ja toisaalta niin "valmiita", ettei siltä pohjalta kehitystä voi olla edes nähtävissä lintujen suuntaan. Viimeisetkin pterosaukset kuolivat sukupuuttoon yhdessä dinosaurusten kanssa 65–66 miljoonaa vuotta sitten.

S.W. Williston²⁶ otaksui 1879, että linnut polveutuivat dinosauruksiin kuuluneista theropodeista, jotka olivat takajaloilleen nousseita nopeita ja suurisilmäisiä juoksentelijoita (kuva 6). Tämä käsitys on saanut viime aikoina yhä laajempaa kannatusta.^{14, 24} Vuonna 1865 Evans³ oletti, että neljä vuotta aikaisemmin Solnhofenista, Baijerista, löydetty *Archaeopteryxin* fossiloitunut jäännös voisi olla matelijoita ja lintuja yhdistävä lenkki. Vain muutama vuosi aiemmin eli 1859 oli ilmestynyt Charles Darwinin *The Origin of Species* (Lajien synty). Olisi luultu, että tämä löytö jos mikä riemastuttaisi evoluution kannattajia. Niinhän se tekikin, mutta Darwin itse oli suhteellisen vaisu. Hän tyytyi vain toteamaan: "How little we as yet know of the former inhabitants of the world" (kuinka vähän tiedämme maapallon aikaisemmista asukkaista).²⁷

Jo 1868 maineikas tutkija T. H. Huxley asettui kannattamaan Evansin kehittämää aja-



Kuva 2. *Archaeopteryx lithographica*. Taiteilijan näkemys. Norman & Milner (1989).

Fig. 2. *Archaeopteryx lithographica* according to Norman & Milner (1989).

tusta.⁸ Huxley kuitenkin meni pidemmälle kuin Evans pohdinnoissaan ja päätyi ajatuksen, jonka mukaan sekä liskolinnulla että dinosauksilla on yhteinen kantamuoto ja linnut eivät siis polveudu dinosauksista. Niiden yhteinen esi-isä juontaa peräti Permikaudelta, 220–270 miljoonaa vuotta sitten eläneistä alkumatelijoista. Jo silloin alkanut kehitys johti dinosauksiin ja toisaalta lintuihin ikäänkuin sisarlinjoina. Yhteistä näille ryhmille ovat monet anatomiset ratkaisut kalon rakenteissa ja ennen kaikkea takaraajoissa. Molemmissa ryhmissä esiintyi myös siirtymistä pelkästään takajalkojen käyttöön. Tästä johtui nilkkaluiden yhteenliittyminen ja piteneminen. Ne näyttävät kävelleen ikäänkuin varpaislaan, kuten teki myös *Arch-*

aeopteryx.

Huxleyn pohdinta oli niin urauurtava, että hänen näkemysensä vaikuttaa vieläkin. Mainittakoon, että Willistonkin, vuosikymmenet asiaa pohdittuaan, päätyi lopulta myös Huxleyn kannalle. Williston oli saanut varsin pontevan vastustajan Vogtista jo 1880-luvulla. Vogt perusteli näkemystään sillä, että dinosaurusten näennäinen yhdennäköisyys monissa anatomissa piirteissä, esim. takaraajojen rakenteissa, on pikemminkin vain seurausta samansuuntaisesta kehitystrendistä, joka taas johtui samantapaisesta saalistustavasta.

Ennenkuin tarkastellaan tämän vuosisadan teorioita lintujen kehityksestä, lienee syytä pysähtyä tarkastelemaan hiukan lähemmin kuuluisaa liskolintua.

Onko *Archaeopteryx* lintu vai dinosaurus?

Liskolinnusta on käytävissä seitsemän näytettä (kuva 4). Näistä kuusi on joko osittain tai täydellisesti säilynyttä ja yhdestä on merkinä vain hyvin säilynyt höyhenjäänne. Liskolinnun höyhen on tarkalleen samantapainen rakenteeltaan ja varmasti myös aerodynaamisilta ominaisuuksiltaan kuin nykylintujen sulka.

Löydetty liskolinnut olivat vajonneet suolaisen meren rantaletteeseen 147 miljoonaa vuotta sitten Baijerissa. Alueella vallitsi trooppinen ilmasto ja otukset hukkuivat luultavasti hapettoman laguunin kalkkipitoiseen lietteeseen. Niiden ikä on voitu määrittää samaan aikaan kerrostuneiden merieläinten ja kasvijätteiden mukaan. Teksasista äskettäin löydettyä ja mahdollisesti vielä vanhempaa löytöä tutkitaan edelleen.

Samoihin aikoihin liihottelivat lentoliskot, pterosaukset, ilmojen suvereeina hallitsijoina. Niihin verrattuna *Archaeopteryx* oli surkea räpistelijä, joka tuskin pääsi puunlatvaa ylemmäksi.

Liskolintu oli pulun tai kanan kokoinen ja sillä oli sulat ja höyhenet aivan kuten nykylinnuilla. Se kykeni myös taistamaan siipensä kyynärpästä ruumiin kylkeä pitkin, tosin ei niin taitavasti kuin nykylinnut. Sen olkavarressa ja hartiaassaluiden asento oli muuttunut samankaltaiseksi kuin nykylinnuilla. Liskolinnun kasvu pysähtyi tietyssä määrämässä. Jos se olisi ollut lisko, olisi se kasvanut matelijoiden tavoin läpi elämän.

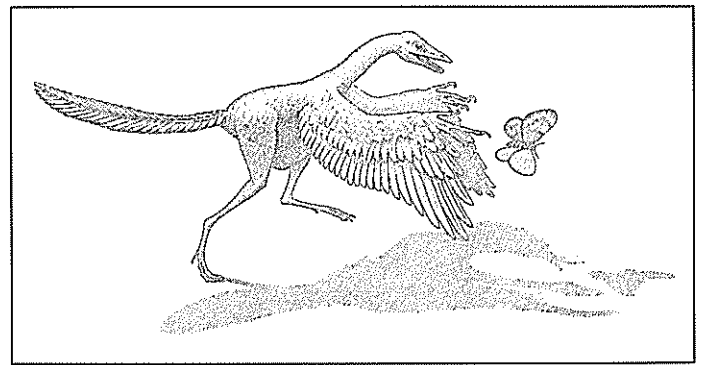
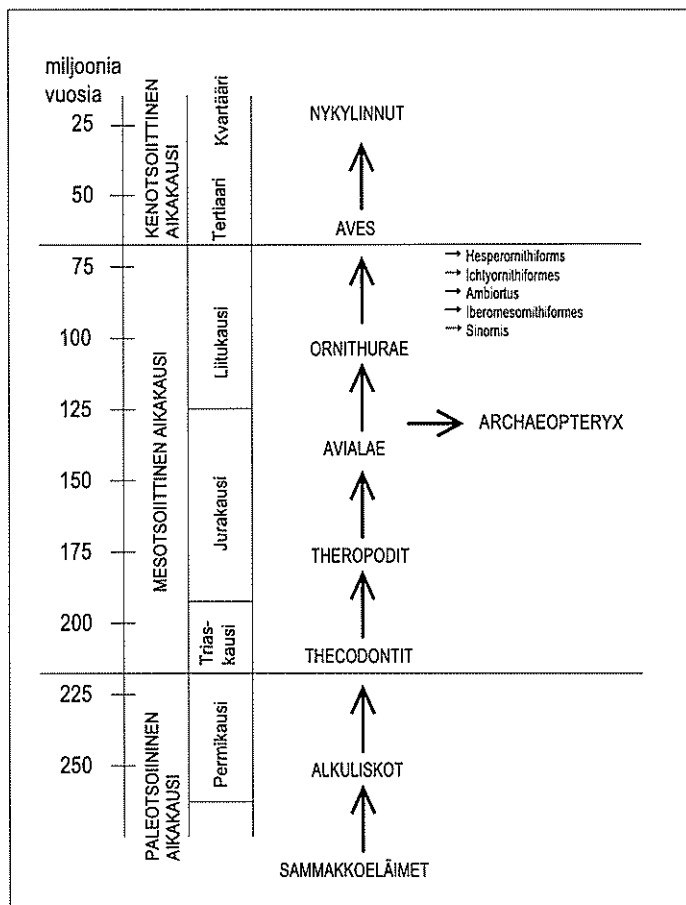
Liskolintu oli lentotaitoinen ja mahdollisesti vaihtolämpöinen. Tästä huolimatta se varmasti kykeni höyhenpeitteensä avulla ja hakeutumalla aurinkoiseen ympäristöön, ylläpitämään suhteellisen vakaan ja ympäristölämpötilaa korkeamman lämpötilan. Koska sulat ja höyhenet ovat hyvin virtaviivaisia, olivat ne mitä todennäköisimmin kehittyneet

ensisijaisesti palvelemaan lentotaitoa ja vasta toisella sijalla oli lämmönhukan estäminen. Lämmöneristyksen kannalta karvapeitekin olisi aivan hyvin riittänyt!

Liskolinnun luut olivat kiinteät ja täyteläiset. Vaikka nykylinnuilla on ontot luut, ei se välttämättä silti ole edellytyksenä lennolle (vrt. lepakot, joilla on kiinteät ja täyteläiset luut). Liskolinnun takaraajat olivat pitkänilkkaiset kuten nykylinnuilla, mutta sääret "pullistuiivat" hiukan sivulle. Se ei liioin liene ollut kovin hyvä juoksija. Nilkkaluut olivat vain osittain luutuneet yhteen, kun nykylinnuilla nilkka on yhtä luuta. Sillä oli jaloissaan kolme varvasta eteenpäin ja yksi lyhyt taaksepäin koukistunut varvas.

Siipilihakset muodostivat arviolta seitsemän prosenttia eläimen painosta. Siltä myös puuttui nykylinnuille tyypillinen rintalasta harjoineen. Nykylinnuilla sekä siiven alasvetäjälihakset että siiven ylöskohottajalihas kiinnittyvät alapäästään rintalastaan ja sen harjaan. Niiden yhteenlaskettu osuus linnun painosta on 20–30 %. Rintalastan puuttumisesta huolimatta liskolintu kykeni mahdollisesti jopa ponkaisemaan maasta lentoon lapaluuhun kiinnittyneiden lentolihasten ja tehokkaiden lihassolutyyppien ansiosta. Ruben¹⁶ arvelee, että liskolintujen lihassolu oli ns. liskotyyppiä, joka tekee mahdolliseksi nisäkäs- ja lintulihakseen verrattuna erittäin tehokkaan, vaikkakin vain hetkellisen voimantuoton. Lihasten anaerobisesta (hapettomasta) hengityksestä johtuen liskolintu saattoi silti lennähtää jopa kilometrin etäisyydelle, jota sitten seurasi pitkä levähdystauko. Lyhyitä lentopyrähdyksiä se sen sijaan saattoi suorittaa miten usein tahansa.

Rintalastan sijaan liskolinnulla oli irralliset "lisäkyllit" suojaamassa sisäelimiä, aivan kuten kaikilla muinaisliskoilla tai tämänpäivän krokotiileilla ja sisiliskoilla. Hartian alapuolella rintakehän etupuolella oleva korppiluu tarjosi sii-



Kuva 3. Yalen yliopiston paleontologian professori J. Ostrom kuvaa *Archaeopteryxin* tämän näköiseksi, juoksemalla hyönteisiä pyydystäväksi ja siipiä apunaan käyttäväksi eläimeksi.

Fig. 3. Restoration of the skeleton of *Archaeopteryx*. According to Ostrom (1976).

ven liikuttajalihaksille myös vahvan tukipinnan. Siipilihakset kiinnittyivät lisäksi solisluusta muodostuneeseen hankaluuhun, joka näyttää olleen jopa vahvempi kuin nykylinnuilla.

Kämmenluut eivät olleet kasvaneet yhteen kuten tämän päivän linnuilla. Kolme sormea pystyi liikkumaan itsenäisesti ja ne päättyivät kynsiin. Kynsin liskolintu takertui puun runkoon hypättyään lentoon

naapuripuusta. Takaraajojen erikoinen asento ja siiven kynnet viittavat ketterään kapuamiseen runkoa ylös. Liskolinnun suussa oli terävät hampaat. Kaikilta nykylinnuilta hampaat puuttuvat. Pään etuosa oli nokkamainen, vaikka varsinaista sarveistunutta nokkamateriaalia ei vielä olekaan nähtävissä. Silmäkuoppien perusteella voidaan otaksua, että sillä oli suuret silmät nykylintujen tapaan. Liskolinnulla oli häntä,

jossa oli 23 nikamaa. Sen selkärangassa nikamat eivät olleet vielä luutuneet yhteen nykylintujen tapaan.

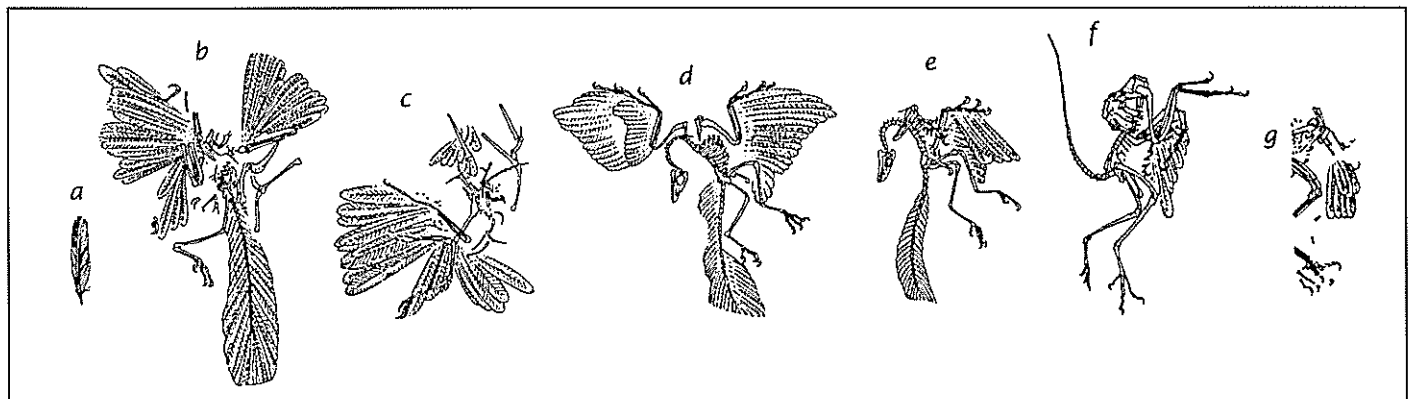
Liskolinnussa on siis paljon lintumaista mutta myös niin paljon liskoa, että esim. Thulborn²² ja Martin⁹ pitävät otusta vain eräänä takajaloilla juoksevien pienten theropodiliskojen tai niiden esimuotojen erilaistumana, joka sittemmin hävisi maapallolta eikä siis ole aito nykylintuja ja matelijoita yhdistävä lenkki.

Ovatko linnut sitten theropodien jälkeläisiä?

Broom¹ esitti 1906 ajatuksen, jonka mukaan linnut olisivat kehittyneet dinosauruksiin kuuluneiden theropodien rinnakkaisryhmänä. Pterosaurukset olisivat sukua molemmille. Vuonna 1913 hän kuvasi Trias-

kaudella, siis 180–220 miljoonaa vuotta sitten eläneiden thecodontteihin (joista ainakin dinosaurukset polveutuvat) kuuluneen *Euparkeria*-liskon fosiiloituneet jäänteet. Se kuului ns. *Pseudosuchia*-ryhmään ja on mahdollisesti theropodien, pterosaurusten, liskolinnun ja lintujen yhteinen kantamuoto. Tämä käsitys antoi tukea vanhalle Huxleyn väittämälle ja vaikutti ratkaisevasti muun muassa Heilmannin pohdintoihin v.1926. Heilmann⁷ otaksui, että linnut eivät voi polveutua pterosauruksista. Hänen perustelunsa halvaannuttivat kaiken lisäselvityksen puoleksi vuosisadaksi.

Nykyisin theropodikannattajat ovat kuitenkin saaneet uutta tuulta purjeisiinsa. Gauthierin⁵ mukaan *Coelurosaurus*-liskoisiin kuuluvat kaikki theropodit, joista lintujen arvellaan polveutuneen.



Kuva 4. *Archaeopteryx lithographica* fossiilijäänteet: a) sulka, löydetty 1860, b) Lontoossa säilytettävä näyte, 1861, c) Maxbergin näyte, 1956, d) Berliinin näyte, 1876, e) Eichstättin näyte, 1951, f) Solnhofenin näyte, 1987, g) Haarlemin näyte, 1855, tunnistettu 1970. Wellnhoferin (1990) mukaan.

Fig. 4. Six skeletons and one isolated feather imprint of *Archaeopteryx lithographica*: a) Feather found in 1860, b) London specimen, 1876, c) Maxberg specimen, 1956, d) Berlin specimen, 1876, e) Eichstätt specimen, 1951, recognized in 1970, f) Solnhofen specimen, recognized in 1987, g) Haarlem specimen, found in 1855, recognized in 1970. According to Wellnhofer (1990).

Näihin kuului myös hyvin paljon liskolintua muistuttava *Compsognathus*-lisko. Aivan uutena taksonomisena ryhmänä on tuotu esiin theropodeihin kuuluva ja eniten lintuja muistuttava *Maniraptora*-ryhmä. Niiden suhteettoman pitkiksi ojentuneet ja takaraajoja pidemmät eturaajat olivat jo selvästi lintumaisia piirteitä. Niillä oli myös hyvin rakentunut korppiluu ja nopeaan juoksuun soveltuvat pitkät takaraajat. Ne kykenivät ilmeisesti ensimmäisinä kylkeä vasten. Höyhenpeitteisiä ne eivät kuitenkaan olleet eivätkä liioin lentotaitoisia.

Ostromin mukaan lentotaito on ensisijaisesti kehittynyt maassa juoksentelien lajien parissa.^{12, 13} Tämä vapautti eturaajat muihin tehtäviin (kuva 3). Padianin ja Gauthierin käsitykset ovat Ostromia myötäileviä.⁶ Wellnhofer taas olettaa mielestäni ilmeisen oikein, että lentotaito on kehittynyt puusta maahan loikkineiden parissa.²⁴ Siis vaikka pääasiassa saalistettiin maassa, välillä kavuttiin puuhun, josta liideltiin alas, juoksenneltiin ja kiivettiin takaraajojen ja siiven etureunan kynsien avulla takaisin puuhun. Vasta myöhemmin opittiin vaativampaan lentosuoritukseen eli siis maasta lentoon ponkaisuun.

Mitä *Archaeopteryxin* jälkeen?

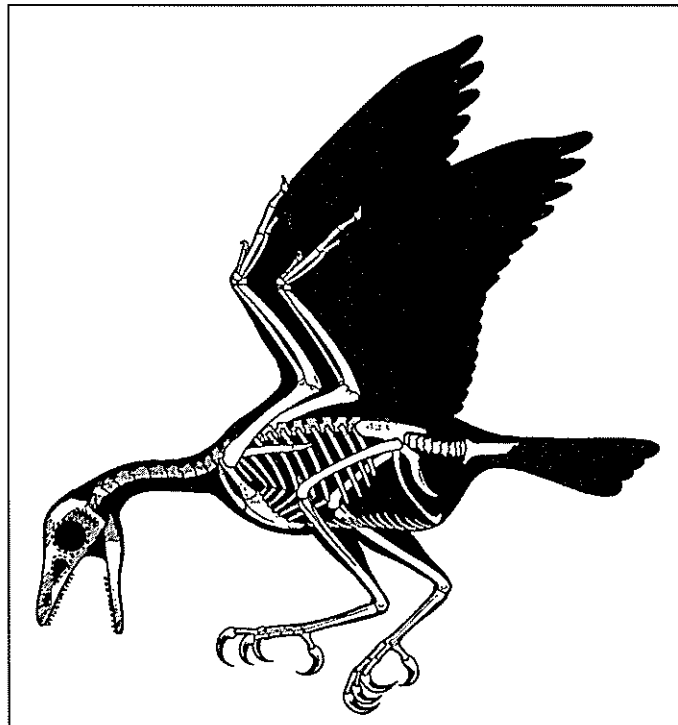
Koillis-Kiinasta on hiljattain löydetty varpusen kokoisien linnun fossiloituneet jäänteet.¹⁵ Sille annettiin nimeksi *Sinornis santensis* (kuva 5). Ympäriivään sedimenttiin takerkuneiden eläin- ja kasvinäytteiden perusteella sen iäksi on arvioitu 135 miljoonaa vuotta eli se on "vain" 10–15 miljoonaa vuotta nuorempi kuin *Archaeopteryx*. Anatomiset piirteet viittavat siihen, että se on ollut jo selvästi parempi lentäjä kuin *Archaeopteryx* ja on siten lähempänä nykylintuja. Selkärangan nikamat olivat osittain luutuneet yhteen. Sen

hänkä oli muuttunut pyrstömäiseksi, nikamia oli jäljellä enää kahdeksan. Hartian rakenne oli myös kehittynyt lintumaiseen suuntaan ja antoi siten mahdollisuuden nostaa siivet ylös selkäpuolelle. Tähän ei *Archaeopteryx* vielä kyennyt. Onkin arveltu, että *Sinornis* viihtyi mieluummin puussa kuin maassa.

Sinornista kolme miljoonaa vuotta nuorempi on äskettäin Espanjasta löydetty pienikokoinen ja täsmälleen *Archaeopteryxin* ja nykylintujen välimuotoa edustaneen linnun fossiloitunut jäännös.¹⁷ Löytä-

ter Wellnhoferin mielestä *Archaeopteryx* todella on muinaisliskoja ja lintuja yhdistävä lenkki; ellei suoranainen esimuoto, niin joka tapauksessa lintujen varhaisimpien esimuotojen läheinen sisaryhmä.

Liitukaudella 130–65 miljoonaa vuotta sitten lintujen erilaistuminen ja lentotaidon kehitys jatkui. Keski-Aasiasta on löydetty 125 miljoonaa vuotta eläneen *Ambiortus dementjev* -lajin fossiloituneet jäänteet. *Ambiortuksella* oli vahva rintalasta harjoineen. Liskolintuun verrattuna sillä oli varmasti jo verrattoman



Kuva 5. Liitukaudella 135 miljoonaa vuotta sitten eläneen *Sinornis santensis* rekonstruktio. Sereno & Chenggang (1992).

Fig. 5. A reconstruction of *Sinornis santensis*, from the Lower Cretaceous of China. Sereno & Chenngang (1992).

jät olettavat sen edustaneen lukuisista lajeista koostuvaa *Iberomesornithiformes*-lahkoa. Löydetyn lajin, *Iberomesornis romerali*, hartian rakenne muistuttaa hyvin paljon nykylintujen hartiaa, mutta lantion seutu ja takaraajat olivat kuin *Archaeopteryxin*.

Kaikissa näissä Jura- ja Liitukauden vaihteessa ja Liitukauden alkupuolella eläneissä lajeissa on vielä niin paljon liskolintua muistuttavia piirteitä, että tunnetun paleontologin Pe-

hyvä lentokyky ja siten hyvä lentotaito saavutettiin 15–20 miljoonassa vuodessa. Sen välikämmenluut olivat myös luultavasti liittyneet toisiinsa ja tarjosivat siten hyvän tukipinnan lentosulille.

Liitukaudella eleli vesistöjen liepeillä myös *Enaliornis*, josta sittemmin tuli moneen sukuun haarautuneen ja monilajisen *Hesperornithiformes*-lahkon varhainen edustaja. Lahkon edustajilta puuttui rintalastan harja ja eturaajat olivat ly-

hyet. Ne olivat kuitenkin menettäneet lentokykynsä sopeutuessaan "kuikkamaiseen" sukkeluelämään. Niillä oli myös hampaat. Lahkon suurin edustaja oli parimetrinen *Hesperornis*. Samannäköinen *Baptornis advenus* oli tätä pienempi.

Samoihin aikoihin eleli myös monilajinen ja ehkä moneen sukuun jakautunut *Ichthyornithiformes*-lahko, johon kuuluneet linnut olivat lokin ja tiiran kokoisia ja näköisiä sekä varmasti myös hyviä lentäjiä. Näistä parhaiten tunnettu on lokinnäköinen *Ichthyornis*. Sen ei silti katsota olevan minkään nykylinnun esimuoto, sillä kaikki *Hesperornithiformes*- ja *Ichthyornithiformes*-lahkon edustajat kuolivat sukupuuttoon samoihin aikoihin kuin dinosaurukset ja pterosaurukset, siis viimeistään 65 miljoonaa vuotta sitten.

Argentiinasta on löydetty niin ikään Liitukaudella eläneen *Enantiorniksen* jäänteet. Se oli hyvä lentäjä. Mongoliasta on löydetty *Gobipteryx minuta* ja myös sen pesä munieneen. Luultavasti se oli *Enantiorniksen* sukulainen. Baja-Kaliforniasta on löydetty edellisiä muistuttava *Alexornis anticedem*. Näiden hampaallisten lintujen ohella ainakin ulappalintujen (*Procellariiformes*) eli albatrossien ja myrskylintujen sekä rantalintujen (*Charadriiformes*) esimuodot on tunnistettavissa jo Liitukauden fossiilikertymistä. Monesti fossiililöytöjen perusteella on kuitenkin tehty liiankin pitkälle meneviä johtopäätöksiä eikä täytävä varmuutta ole siitä, mikä Liitukaudella todella vielä minäkään nykyisen lintulahkon edustaja, vaikka ne rakenteellisesti saattavat nykylintuja muistuttaakin.²⁷ Nykylintujen esimuodot tulevat esiin vasta Eosiinikaudella 65–36 miljoonaa vuotta sitten ja yleistyvät vasta Oligoseeni- (36–25 miljoonaa vuotta sitten) ja Mioseenikaudella (25–13 miljoonaa vuotta sitten). Welty ja Baptist²⁵ ovat arvelleet, että maapallollamme on elänyt ainakin 150 000 lintulajia. Tämä on

valtava määrä, kun otetaan huomioon, että tällä hetkellä lajeja on "vain" runsaat 9 200. On tietenkin mahdollista, että joku tämänpäivän suku tai laji olisi tunnistettavissa jo Liitu-kaudella. Joka tapauksessa viimeisten 65 miljoonan vuoden aikana on tapahtunut huima kehitys ja siksi fossiilinäytteiden perusteella tapahtuva lajimääritys puhtaasti anatomisiin piirteisiin nojautuen on epävarmaa.

Nykylintujen taksonominen luokittelu on muutenkin joutunut viime vuosina aivan uuteen valoon. Sibley ja Ahlquist^{18,19} ovat lintujen genomia tutkiessaan (DNA-DNA-hybridisaatiotutkimukset) romuttamassa klassisen ja lähinnä anatomisiin piirteisiin perustuvan lintujen nykyluokittelun.

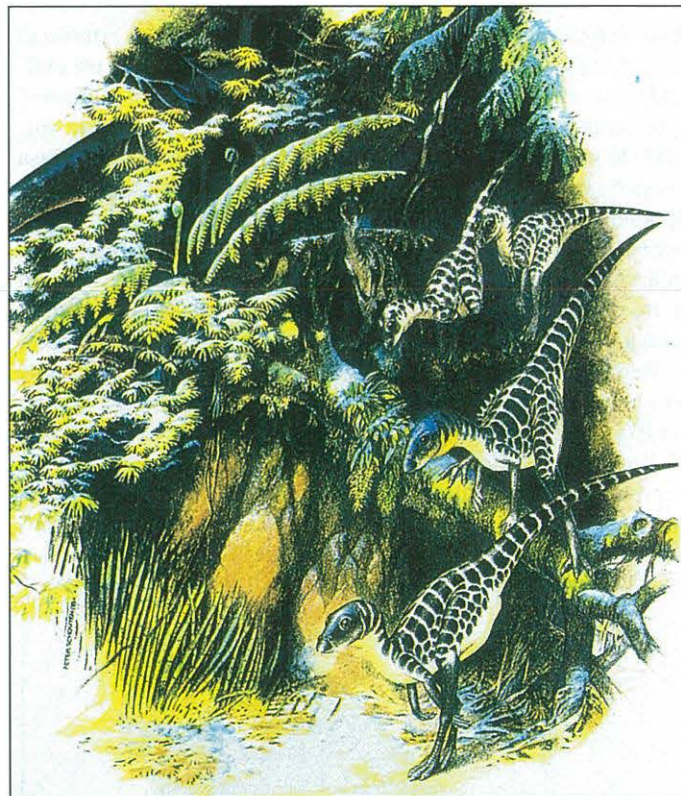
Summary: The origin of birds

The seven known specimens of *Archaeopteryx lithographica*, ageing 147 million years, provide anatomical evidence pertaining to the earliest stages in the evolution of birds and avian flight apparatus. The specimens make possible the reconstruction of hypothetical stages that certainly have occurred during the course of avian evolution. It is believed that *Archaeopteryx* and birds are derived directly from *Coelurosaurs*. They belonged to *Theropods* and were small, lightly build bipedal carnivorous dinosaurs.

In contrast to the enormous literature on *Archaeopteryx*, relatively little is still known about the phylogenetic history of the earlier lineages of birds. This is mainly based on the insufficient number of Mesozoic fossil birds. *Archaeopteryx* was clearly capable of gliding and primitive powered flight, as evidenced by flight feathers of modern avian design. Recent fossil bird skeletons, like *Sinornis santensis* and *Iberomesornis romerali*, ageing 130–135 million years, have shed new light on the early history following *Archaeopteryx*. At present it is believed that the earliest bird forms are directly derived from *Archaeopteryx*-like animals resembling its *Theropod* relatives.

Kirjallisuus

¹ Broom, O. 1906: On the early development of the appendicular skeleton of the ostrich, with remarks on the origin of birds. – Trans. So. Afr. Philos. Soc. 16:355–368.



Kuva 6. Monet pienimmistä dinosauruksista olivat nopeita ja pelkästään takajalkojensa varassa juoksentelevia suuriaivoisia ja suurisilmäisiä eläimiä. Kuvassa on esitetty 105 miljoonaa vuotta sitten eläneen *Leaellynasaura amigraphica* (hypsilodontti) rekonstruktio (Vickers-Rich & Rich: Natural History 4/1991, piirtänyt Peter Schouten).

Fig. 6. A small, agile and bipedal dinosaur *Leaellynasaura amigraphica* lived 105 million years ago. It had relative large brains and eyes. (Vickers-Rich & Rich: Natural History 4/1991, drawn by Peter Schouten.)

² Carroll, R.L. 1988: Vertebrate Paleontology and Evolution. – Witt Freeman Co, New York.
³ Evans, J. 1865: On portions of a cranium and of a jaw, in the slab containing the fossil remains of the *Archaeopteryx*. – Nat.Hist. Rev. 5: 415–421.
⁴ Feduccia, A. 1980: The age of birds. – Harvard University Press, Cambridge.
⁵ Gauthier, J. 1986: Saurischian monophyly and the origin of birds. – Teoksessa Padian, K. (toim.): The origin of birds and the evolution of flight. – Mem. Cal. Acad. Sci. 8.
⁶ Gauthier, J. & Padian, K. 1985: Phylogenetic, functional, and aerodynamic analyses of the origin of birds. – Teoksessa Hecht, M. K., Ostrom, J. H., Viohl, G. & Wellnhofer, P. (toim.): The beginnings of birds: Proceedings of the International Archaeopteryx Conference, Eichstätt 1984, s. 185–197. Brönnner & Daentler KG, Eichstätt.
⁷ Heilmann, G. 1926: The origin of birds. – London, Witherby.
⁸ Huxley, T. H. 1868: On the animals which are most nearly intermediate between birds and reptiles. – Ann. Mag. Nat. Hist. 24: 66–

75.
⁹ Martin, L. D. 1991: Mesozoic birds and the origin of birds. – Teoksessa Schulze, H. P. & Trueb, L. (toim.): Origins of the higher groups of the tetrapods, s. 485–540. Cornell University, New York.
¹⁰ Norman, D. & Millner, A. 1989: Hirmuliskot. – WSOY, Helsinki.
¹¹ Olson, S.L. 1985: The fossil record of birds. – Teoksessa Farner, P., King, J. & Parkes, K. (toim.): Avian Biology, vol. 8, s. 79–238. Academic Press, Orlando.
¹² Ostrom, J. H. 1974: *Archaeopteryx* and the origin of flight. – Q. Rev. Biol. 49:27–47.
¹³ Ostrom, J. H. 1976: *Archaeopteryx* and the origin of birds. – Biol. J. Linn. Soc. 8:91–182.
¹⁴ Ostrom, J.H. 1991: The question of the origin of birds. – Teoksessa Schulze, H. P. & Trueb, L. (toim.): Origins of the higher groups of the tetrapods, s. 467–484. Cornell University, New York.
¹⁵ Rao, C. G. & Sereno, P. C. 1990: Early evolution of the avian skeleton: New evidence from the lower Cretaceous of China. – J. Vert. Paleont. 10, 38-A.

¹⁶ Ruben, J. 1991: Reptilian physiology and the flight capacity of *Archaeopteryx*. – Evolution 45:117.
¹⁷ Sereno, P. C. & Chenggang, R. 1992: Early evolution of avian flight and perching: New evidence from the lower Cretaceous of China. – Science 255:845–848.
¹⁸ Sibley, C. G., Ahlquist, J. E. & Monroe, B. L. Jr. 1988: A classification of the living birds of the world based on DNA–DNA-hybridization studies. – The Auk 105:409–423.
¹⁹ Sibley, C. G. & Ahlquist, J. E. 1990: Phylogeny and classification of birds. – Yale Univ. Press, New Haven & London.
²⁰ Tarsitano, S. F. 1985: The morphological and aerodynamic constraints on the origin of avian flight. – Teoksessa Hecht, M. K., Ostrom, J. H., Viohl, G. & Wellnhofer, P. (toim.): The beginnings of birds. Proceeding of the International Archaeopteryx Conference, Eichstätt 1984, s. 319–332. Brönnner & Daentler KG, Eichstätt.
²¹ Tarsitano, S. F. 1991: *Archaeopteryx*: Quo vadis? – Teoksessa Schulze H.-P. & Trueb, L. (toim.): Origins of the higher groups of tetrapods, s. 541–576. Cornell University, New York.
²² Thulborn, R. A. 1984: The avian relationships of *Archaeopteryx*, and the origin of birds. – Zool. J. Linn. Soc. 82:119–158.
²³ Vickers-Rich, P. & Rich, T. H. 1991: The dinosaurs of winter. – Natural History 4:33–36.
²⁴ Wellnhofer, P. 1990: *Archaeopteryx*. – Sci. Am. 5:42–49.
²⁵ Welty, J. C. & Baptista, L. 1988: The life of birds. – Saunders College Publ., New York.
²⁶ Williston, S. W. 1879: "Are birds derived from dinosaurs?". – Kansas City Rev. Sci. 3:357–360.
²⁷ Witmer, L. M. 1991: Perspectives on avian origins. – Teoksessa Schulze, H.-P. & Trueb, L. (toim.): Origins of higher groups of tetrapods, s. 427–466. Cornell University, New York.

Kirjoittajan osoite/
 Author's address:
 Eläintieteen laitos
 Oulun yliopisto
 90570 Oulu