

Evolucija pjevica

Kazimir, Anđelko

Undergraduate thesis / Završni rad

2019

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, Department of biology / Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Odjel za biologiju**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:181:179920>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2025-02-23**



**ODJEL ZA
BIOLOGIJU**
Sveučilište Josipa Jurja
Strossmayera u Osijeku

Repository / Repozitorij:

[Repository of Department of biology, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek](#)



Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Odjel za biologiju

Preddiplomski sveučilišni studij Biologija

Anđelko Kažimir

Evolucija pjevica

Završni rad

Mentor: dr.sc.Alma Mikuška, docent

Osijek, 2019.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Završni rad

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Odjel za biologiju

Preddiplomski sveučilišni studij Biologija

Znanstveno područje: Prirodne znanosti

Znanstveno polje: Biologija

EVOLUCIJA PJEVICA

Andelko Kažimir

Mentor: dr.sc.Alma Mikuška, docent

Kratak sažetak završnog rada:

Vrapčarice (Passerine) je red ptica najbrojniji vrstama. Dijeli se na dva podreda - Oscine (Pjevice) i Suboscine (Ne-pjevice). Vrapčarice su monofiletička skupina ptica. Prve pjevice su se pojavile na južnoj Zemljinoj hemisferi u ranom tercijaru. Na sjevernoj hemisferi su pronađeni samo fosilni ostaci ne-pjevica (Suboscina) tog geološkog razdoblja. Vokalno učenje je imalo veliku ulogu u evoluciji i specijaciji vrapčarica. Bitnu ulogu u evoluciji vrsta ovog reda imale su različite morfološke prilagodbe u pogledu veličine tijela jer su za razliku od drugih ptica one gradile manja gnijezda .

Jezik izvornika: hrvatski

Ključne riječi: filogenija, subscine, oscine, vokalno učenje, evolucija gniježdenja

Rad je pohranjen: na mrežnim stranicama Odijela za biologiju te u Nacionalnom repozitoriju završnih i diplomskih radova Nacionalne i sveučilišne knjižnice u Zagrebu

BASIC DOCUMENTATION CARD Bachelor thesis

Josip Juraj Strossmayer University of Osijek

Department of Biology

Undergraduate university study programme in Biology

Scientific area: Natural sciences

Scientific field: Biology

EVOLUTION OF THE PASSERINE BIRDS

Andelko Kažimir

Supervisor: dr.sc.Alma Mikuška, docent

Short abstract:

Passerine is the most diverse order of Aves. It is divided in two suborders: Oscine and Suboscine. Passerine is monophyletic order. The first passerine lived in the southern hemisphere in the early tertiary. In the northern hemisphere, only the fossil remains of a non-passerine (Suboscine) were found in that geological period. Vocal learning had a big role in the evolution and specification of Passerine. An important role in the development of this order was also the morphology of the bodies that needed a small nest.

Original in: Croatian

Key words: phylogeny, suboscine, oscine, , vocal learning, evolution of nesting

Thesis deposited: on the Department of Biology website and the Croatian Digital Theses Repository of the National and University Library in Zagreb.

SADRŽAJ

1. UVOD	1
2. FILOGENIJA REDA PASSERIFORMES	2
2.1. Specijacija i demografija	3
3. EVOLUCIJA PJEVICA	5
3.1. Prva grančica u evolucijskom stablu pjevica	6
3.2. Separacija vrsta-razdvajanje kontinenata	6
3.3. Podred Suboscine	7
3.3.1. Porodica Furnariidae	8
3.3.2. Porodica Tyrannidae	8
3.3.3. Odnos vrsta podreda Suboscine Starog i Novog svijeta	9
3.4. Podred Oscine	10
3.4.1. Corvida	11
3.4.2. Passerida	11
3.4.2.1. Passeroidea (nine-primaried oscine)	12
4. EVOLUCIJA PJEVA PASSERINA	13
4.1. Evolucija složenosti u emitiranju pjesme kod Passerina	14
4.2. Vokalno učenje	15
4.3. Evolucija akustičke raznolikosti vrsta podreda Oscine	15
5. EVOLUCIJA GNIJEŽĐENJA PJEVICA	16
6. ZAKLJUČAK	18
7. LITARATURA	19

1.UVOD

Vrapčarice (Passerine) je najbrojniji red ptica. Jedan je od najraznolikijih redova među kralježnjacima. Rasprostranjene su širom svijeta. Najbrojnije su u tropima. Male su veličine te teže svega nekoliko grama iako postoje primjeri koji imaju masu i do 1.5 kg (npr. *Corvus corax*-obični gavran.) Passerine je pojam koji označava svaku ptičju vrstu reda Passeriformes, a ovaj red dobio je ime po običnom vrapcu (*Passer domesticus*.) U ovom radu će se razmotriti uzrok njihove bioraznolikosti i biogeografske rasprostranjenosti te će se objasniti poveznica vrapčarica i sintagme „evolucijski uspjeh“.

2. FILOGENIJA REDA PASSERIFORMES

Znanstvenici su tijekom povijesti pokazali veliko zanimanje za ptice i njihovu morfologiju i filogeniju. Bilo je mnogo rasprava o filogeniji i podrijetlu pojedine vrste. Sistematika se stalno mijenjala, a mijenja se i danas dobivajući najnovije spoznaje pomoću molekularnih istraživanja. Vrapčarke (Passeriformes) su najveći red u razredu ptica. Broje oko 6600 vrsta što je oko 60% danas poznatih vrsta ptica (BirdLife International 2018). Razlikuju se morfološki, žive u različitim ekološkim nišama, prilagođene su različitim životnim uvjetima. Široko su rasprostranjene. Najviše vrsta živi u tropskim krajevima. Vrapčarke (Passeriformes) se dijele na dva podreda - Oscine (Pjevice) i Suboscine (Nepjevice). One se razlikuju po strukturi vokalnog aparata (Raikow i Bledsoe 2000). Već 1758. znalo se za red Passeriformes, no filogenetski odnosi unutar reda Passeriformes predstavljali su veliku nepoznanicu (Payevsky 2014). Fürbringer je 1888. godine smatrao da postoje dvije porodice u ovom redu, a Dickinson 2003. godine red Passeriformes dijeli na 96 porodica. Sredinom 20. stoljeća u proučavanju filogenije ptica koristili su se proteini iz jaja metodom elektroforeze (Raikow i Bledsoe 2000). Sibley (1970.) iznio je podatke koji su vezani za problematiku sistematike reda Passeriformes npr: povezanost vrana i svračaka, zatim je zaključio kako su rodovi *Psaltriparus* i *Aegithalos* usko povezani i filogenetski bliži *Sylviidae*ima nego *Paridae*, te da *Medosasi* (*Nectariniidae*) i medari (*Meliphagidae*) nisu blisko srodni.

Morfologija, anatomija i ponašanje vrsta su bile osnova za sistematiku ptica. No, zbog konvergentne evolucije i adaptacije, te metode nisu uvijek bile pouzdane. Tijekom 20. stoljeća razvojem molekularne biologije i njenih metoda dobivaju se novi uvidi u filogenetske odnose ptica, te dolazi do velikih promjena u sistematici. Danas sistematičari koriste više metoda kojima proučavaju srodstvene odnose među vrstama; uzimaju u obzir anatomiju tijela, njihovu molekularnu povezanost i sličnost u ponašanju. Filogenetski odnosi među vrstama prikazuju se vizualno s evolucijskim stablom čije grananje prikazuje specijaciju i odvajanje vrsta, nastajanje potomaka od njihovog zajedničkog pretka, a bliskost grana ovoga stabla znači i blisku srodnost promatranih vrsta. Pri procjeni filogenije nekih vrsta uzimaju se u obzir i podaci npr. DNA-DNA hibridizacije ili se koristi gel elektroforeza koju su prvi primjenjivali Sibley i Ahlquist 1980. Prikaz filogenetskih odnosa porodica u redu vrapčarki prema Sibley i Ahlquist (1980) prikazan je na Slici 1.

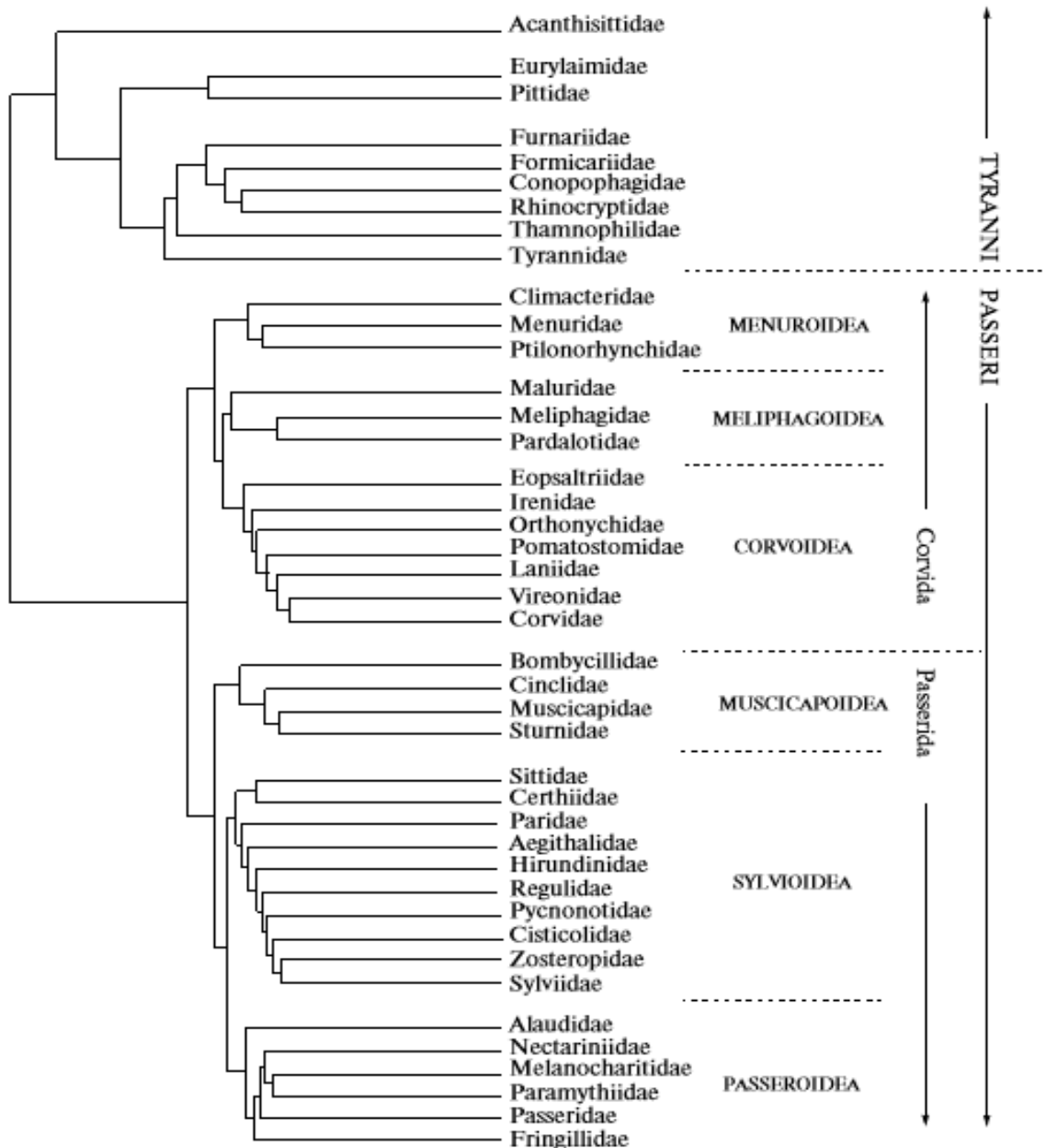
Sibley i Ahlquist smatraju se najvažnijim taksonomistima ptica 20. stoljeća jer su došli do mnogih podataka koji su ornitolozima u budućim eksperimentima bili od pomoći. Tehnika DNA-DNA hibridizacije uspoređuje veliki broj sljedova DNA. Ova genetička metoda može pokazati genetsku udaljenost među vrstama, ali ne upućuje nužno na njihovog zajedničkog pretka. Prema novijim istraživanjima kao što je istraživanje Raikow i Bledsoe (2000) koji su koristili veliki skup anatomskih podataka i novih DNA studija, danas sve više prevladava mišljenje da su vrapčarke (Passeriformes) monofiletička skupina.

2.1. Specijacija i demografija

Mutacije, promjene u genetičkom materijalu su bitan faktor evolucije. Smatra se kako duljina generacijskog vijeka neke vrste utječe na brzinu evolucije iste. Kod ptica s kasnijom spolnom zrelošću i dugim životnim vijekom generacije, brzina evolucije DNA je sporija nego kod ptica koje počinju odgajati ptiće u ranoj dobi i imaju kraći životni vijek (Payevsky 2014). Raznovrsnost ptica pjevica najveća je u tropskim krajevima, a kada se neki prostor popuni dolazi do usporavanja naseljavanja ekoloških niša, te ravnoteže među vrstama tog područja. Red Vrapčarica (Passeriformes) sadrži najviše vrsta od svih redova ptica. Pitanje „Zašto je red Passeriformes vrstama najbogatiji?“ je i danas aktualno i postoje mnoge hipoteze, ali i dalje nema konačnog odgovora. No na kraju nije toliko ni bitan broj vrsta kako bi se mogao koristiti pojam „evolucijski uspjeh vrapčarica.“ Bitnije je usporediti taj evolucijski napredak s nekim taksonom koji je blisko vezan s vrapčaricama. Tako Raikow (1988) navodi da je usporedba sestrinskih skupina odgovor na problem kategoričke nejednakosti.

Moguće je da je na evolucijski napredak i brojnost vrsta pjevica utjecao mehanizam stopala. Njihovo stopalo je izgubilo većinu mišića prednjih prstiju. To je dovelo do stabilnijeg zahvata. Tri prsta stopala su okrenuta prema naprijed, a jedan straga. Na stopalu su mišići *flexor digitorum longus* i *flexor hallucis longus* koji pomažu u savijanju prstiju. Prednji prsti nisu tetivama vezani za stražnji prst tako da su jedni o drugima neovisni. Pjevice (Passerine) imaju jednostavnu strukturu stopala. Kao primjer spomenute hipoteze može poslužiti usporedba pjevica i reda Coliiformes (mišjakinje). Mišjakinje su afrički red ptica koji broji samo šest vrsta. Stopalo im je dosta složeno i mogu ga koristiti u raznim prilikama. Ovaj red je brojao tisuće vrsta, a danas je spao na šest, dok su pjevice bile malobrojne, a danas čine većinu vrsta ptica. Prema Raikow i Bledsoe (2000) nema dokaza

da oblik stopala za pjevice pruža uvjerljivo objašnjenje za bogatstvo njenog reda. Tako da to ostaje samo pretpostavka. Bogatstvo pjevica je rezultat različitih čimbenika poput male veličine tijela, kratkog generacijskog vijeka, života u krošnjama ili brzog metabolizma. Koji je imao glavnu ulogu, buduća istraživanja tek trebaju otkriti.



Slika 1. Filogenetski odnosi porodica vrapčarki prema podacima DNA-hibridizacije (Sibley i Ahlquist, 1990)

3. EVOLUCIJA PJEVICA

Razvojem molekularno-genetičke tehnike DNA hibridizacije poboljšala se kvaliteta proučavanja ptica, komparativne studije ptica kojima su se proučavale njihove sličnosti i razlike pa i filogenetska povezanost te evolucijski razvoj. O saznanjima evolucije ptica pjevica nisu samo doprinijela molekularna istraživanja već i pronađeni fosilni ostaci koje su paleontolozi zadnjih desetljeća prikupili. Tek nedavno su otkriveni najstariji fosilni ostaci pjevica po kojima se može pretpostaviti da su se pojavile u kasnom oligocenu, iako su postale brojnije tek u miocenu (Olson 1988, Mourer-Chauvire 1995). Prve pjevice su živjele na južnoj hemisferi u ranom tercijaru. Na sjevernoj hemisferi jesu pronađeni fosilni ostaci koji pripadaju pticama ranog tercijara, no ti fosili pripadaju ne-pjevicama (Suboscine). Primjer pronađenog fosila je predstavnik reda Coraciiformes (smrdovrane). Pjevice su tek u srednjem miocenu postale uobičajene na prostorima sjeverne hemisfere. Kada su otkriveni fosili pjevica južne polutke u Queenslandu (Australija) koji su pripadali eocenskom razdoblju moglo se zaključiti kako su nastale i prije, već kada je Australija bila dio Antarktika (Edwards i Boles 2002).

Molekularni sat je izraz kojeg koriste evolucionisti kako bi procijenili vrijeme u kojem je došlo do razdvajanja dviju vrsta na evolucijskom stablu. Ova metoda je omogućila usporedbu genetičkog materijala tj. nukleotidnih sekvenci kod pjevica. Prema Raikow i Bledsoe (2000) ako su dvije svojte najbliži rođaci (sestrinski taksoni), i ako su se genomi pojedinačnih kopija razvili istom brzinom, onda bi udaljenost i od jednog i drugog taksona do trećeg taksona trebala biti ista. Kod pjevica se proučavao mitohondrijski genom, ali i nuklearne sekvence. Izgleda da nuklearne sekvence vjernije prikazuju evolucijske odnose među pticama. Krajem 20. stoljeća provodile su se analize podataka mitohondrijskih sekvenci koje su dale netočnu sliku evolucije ovog reda. Zaključak tih istraživanja je bio da su Passeriformes parafiletična skupina. Iako je sestrinska skupina vrstama reda Passeriformes i dalje nepoznata, danas se zna da one jesu monofiletičan red (Ericson i sur. 2003). Moguće je da su podaci dobiveni mitohondrijskim sekvencama dali krive predodžbe o evoluciji zbog uzorkovanja srodno udaljenih vrsta. Postoji hipoteza kako su djetlići sestrinska skupina pjevica, no ona nije dobila veliku naklonost ornitologa netom nakon što su rezultati DNA-DNA hibridizacije odbacili ovu hipotezu (Ericson i sur. 2003).

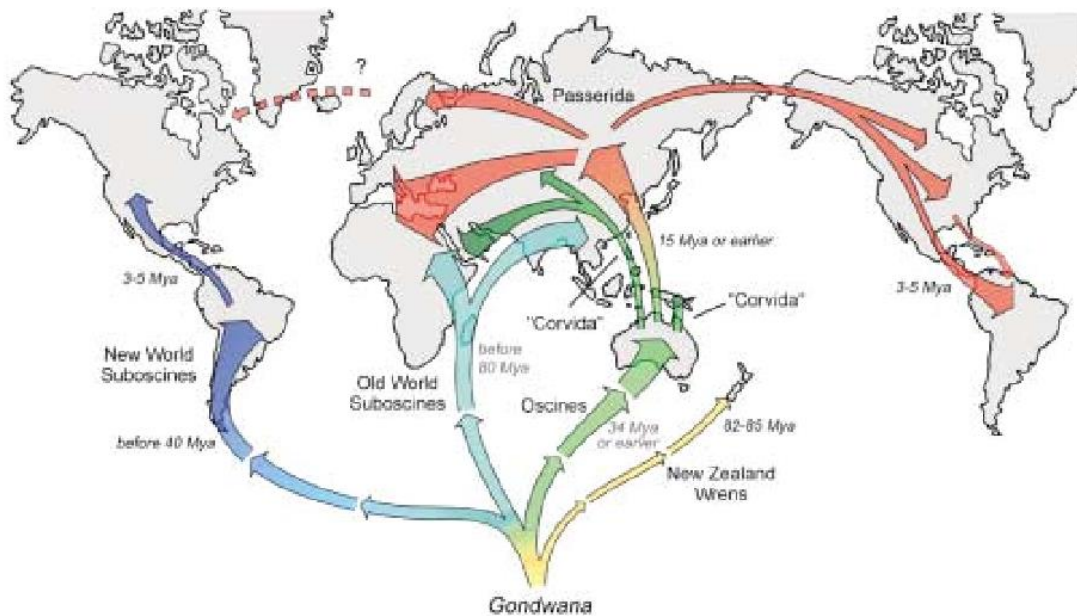
3.1 Prva grančica u evolucijskom stablu pjevica

Prije 60-70 milijuna godina dogodile su se mnoge promjene unutar reda Passeriformes. Novi Zeland se prije 82 milijuna godina odvojio od Gondvane. Na njemu su opstali novozelandski carići (ili novozelandski palčiči) (Acanthisittidae). Novozelandski carići nastali su prije oko 80 milijuna godina (Ericson i sur. 2003). Oni su endemska porodica ptica Novoga Zelanda. Danas su živeće još tri vrste. U povijesti su se sistematičari susreli s problemom gdje postaviti ovu porodicu, u koji podred reda Passeriformes: u Oscine ili Suboscine. Ove ptice nisu imale dovoljno morfoloških karakteristika po kojima se moglo točno zaključiti spadaju li u podred Oscine ili Suboscine. Edwards i Boles (2002) su zaključili da ova skupina posjeduje primitivne oblike za nekoliko morfoloških svojstava, uključujući morfologiju stremena i pjevala, koji im je spriječio jasan položaj kao Oscine (pjevice) ili Suboscine (ne-pjevice). Još jedan argument koji objašnjava problem kategoriziranja ove porodice u podred Oscine ili Suboscine, je dao Feduccia 1975. godine kazavši kako novozelandskim carićima nedostaje pjevalo koje je karakteristično za vrste podreda Oscine, a njihov stapes (kost srednjega uha) nije loptastog oblika koji označava vrste podreda Suboscine. Naposljetku su neki sistamatičari Acanthisittidae ipak postavili u podred Suboscine. Nije se moglo sa sigurnošću zaključiti predstavlja li ova porodica prvu granu iz koje su se razvile vrste iz podreda Suboscine ili Oscine, ali svakako se nalazi pri dnu evolucijskog stabla reda Passeriformes. Problematiku pokazuje i podatak da se čak ni na osnovu DNA-DNA hibridizacije nije moglo zaključiti u koju skupinu one konačno spadaju. Autori su ipak sugerirali da bi novozelandski carići trebali biti dodijeljeni trećem podredu Tyranni kao sestrinska skupina podredima Suboscine i Oscine (Passeri) (Ericson i sur. 2003).

3.2 Separacija vrsta-razdvajanje kontinenata

Populacije se odvajaju barijerama poput izdizanja planina, erupcije ili odvajanjem kontinenata. Gondwana je bio superkontinent koji se razdvojio na više dijelova te je to razlog raznolikosti biljnog i životinjskog svijeta. Ovo odvajanje djelovalo je i na daljnju evoluciju ptica. Značajan dio evolucije vrsta Oscina dogodio se u Australsko-papuanskoj regiji. Pretpostavlja se da vrste potječu od pretka koji je migrirao u Australiju s kopna Azije čim je australska ploča nanešena dovoljno daleko prema sjeveru u odnosu na Antarktiku, kako bi omogućila kolonizaciju (Sibley i Ahlquist 1990). Desetak godina

poslije dolaze nove hipoteze kojima se navodi kako je ovaj predak vjerojatno već živio na teritoriju Australije netom nakon što je ona odvojena od Antarktika krajem krede. Dijelovi nekadašnje Gondvane su se počeli kretati prema sjeveru što je rezultiralo obogaćenjem faune sjeverne hemisfere. U Australiji je pronađen dokaz u obliku *carpometacarpusa*, kosti koja se nalazi između zapešća i zglobova, koja je pripadala vrsti iz podreda Suboscine koja je živjela u miocenu. Da je netočna hipoteza koja tvrdi da je raznolikost svih ptica posljedica eksplozivnog tercijarnog zračenja, dokazuju genetički podaci o mutacijama gena koji su bili uzrok cijepanju taksona već sredinom krede (Ericson i sur.2003).



Slika 2. Putovi rasprostriranja Passerina iz Gondwane na temelju filogenetskih i biogeografskih podataka (Ericson i sur. 2002)

3.3 Podred Suboscine

Suboscine su skupina ptica koje se nalaze u redu Passeriformes. Sastoje se od dvije monofiletičke skupine, koje se geografski dijele na Suboscine Novog svijeta i Suboscine Starog svijeta. Morfološki se razlikuju od vrsta iz podreda Oscine prije svega po kolumeli, maloj košćici smještenoj u uhu, koja kod vrsta iz reda Oscinae nalikuje na lopticu. Vrste iz podreda Suboscine nisu bile dobro prilagođene kompeticiji s vrstama podreda Oscine.

Živjele su na području Afrike, Aziji i Novom svijetu. Na području Novog svijeta vrste reda Suboscine su brojnije nego na području Starog svijeta. Razlog je tomu vjerojatno to što su one u odnosu s vrstama podreda Oscinae bile slabiji kompetitori. Po vrsti pjevala Suboscine se dijele na dvije skupine. Jedna skupina ima mišićavije pjevalo od ove druge. Primjeri porodica s pjevalom složenije građe su (Dendrocolaptidae), strmorepke (Rhinocryptidae) i Conopophagidae. Ove porodice nastanjuju Novi svijet. Primjer vrsta ptica iz podreda Suboscine s jednostavnijim pjevalom su manakini (Pipridae.) DNA-DNA hibridizacija i podaci nukleotidne sekvence pokazali su kako su Suboscine Novog svijeta, koju čine Furnariidae i Tyrannidae, monofiletična skupina (Ericson i sur. 2003).

3.3.1. Porodica Furnariidae

Furnariidae je porodica koja broji oko 240 vrsta. Često ih se naziva „ovenbirds“. Smatra se kako je ovo parafiletička skupina jer ne postoje jasne taksonomske granice među vrstama koje spadaju u ovu porodicu. Ove zaključke potkrepljuju istraživanja DNA sekvenci koja nisu otkrila monofiletičnost na proučavanim taksonima. U taksonomskom stablu Melanopareia se nalazi pri dnu. Nekada se Melanopareiu smatralo pretkom svih pjevica. Ipak ornitolozi su pokazali veći interes za Dendrocolaptinae koja broji 50 vrsta. To je monofiletička skupina kod koje se razvila sposobnost penjanja po stablima i to vertikalno pomoću oštih kandži. Mišići su im omogućavali jaču fleksiju i slabiju ekstenziju. Ova prilagodba se smatra veoma bitnom za ptice koje se kreću vertikalno po površinama. Dok ptica na horizontalnoj podlozi koristi svoje mišiće ekstenzore stražnjih udova kako bi se suprotstavila gravitaciji, jedinka na vertikalnoj površini mora koristiti svoje fleksore kako bi izbjegla padanje s drveta (Raikow i Bledsoe 2000). Tetive mišića nogu su okoštane poput šipke, pomažu ptici pri vertikalnom penjanju. Bledsoe i Raikow (1997) su tu anatomsku prilagodbu opisali kao sposobnost od sprječavanja istegnuća fleksornih tetiva obzirom na takav način života ptice. Dendrocolaptinae, su osim po mišićima adaptirale i morfologijom kljuna.

3.3.2. Porodica Tyrannidae

Dvije su skupine vrsta podreda Suboscine Novoga svijeta. Za jednu se smatra da je parafiletička, a za drugu da je monofiletička grupa ptica. Tyrannidae je porodica s vrlo razgranatim evolucijskim stablom. Evolucijski su se brzo razvijale, mijenjale. Iako je i kod ove porodice filogenija ostala neriješena, smatra se kako je ova skupina monofiletička. U svom radu Sibley i Ahlquist (1990) spominju kako su neočekivani rezultati analize DNA-

DNA hibridizacije rezultirali uvođenjem Contingidae i Pipridae unutar porodice Tyrannidae, pri čemu je ona postala parafiletična.



Slika 3. *Rupicola peruvianus* (Contingidae), web1



Slika 4. *Ceratopira erythrocephala* (Pripridae), web2

3.3.3 Odnos vrsta podreda Suboscine Starog i Novog svijeta

Kroz duže razdoblje postojale su nedoumice jesu li podred Suboscine Starog svijeta monofiletička grupa ili ne. Krajem 20. stoljeća potvrđeno je kako to jest monofiletična skupina (Ericson i sur. 2003). Sistematičari, evolucionisti i ornitolozi su se našli pred novim pitanjem, a to je kako su onda obje skupine vrsta podreda Suboscine, i Starog i Novog svijeta - monofiletične? Jasno je da su se u povijesti ptice podijelile, ali pitanje je što je tomu bio uzrok. Jedna hipoteza kaže kako su se vrste podreda Suboscine Novog i Starog svijeta odvojile razdvajanjem kontinenata. Ipak ova se hipoteza ne uzima sigurnom jer usporedbom evolucije ptica i vremena razdvajanja kontinenata, doba se razlikuju. Druga je hipoteza prihvatljivija. Kao objašnjenje monofiletičnosti suboscina dvaju svjetova uzima se Kergulenska visoravan koja se u kasnoj kredi odvojila od Antarktika. Taj događaj je omogućio širenje vrsta podreda Suboscine u Afriku i Aziju. Danas je ta visoravan pod oceanom. Na području Starog svijeta poznate su tri porodice, ali jedna od njih nastanjuje samo Madagaskar. Taj otok nastanjuju Philepittidae, dok ostatak Starog svijeta nastanjuju porodice Eurylamidae i Pittidae i to uglavnom Afriku i južni dio Azije. Suboscine Starog svijeta su dosta anatomske raznolike, iako broje mali broj vrsta. Podred Suboscine u Novom svijetu ima 22 puta veću raznolikost od raznolikosti podreda

Suboscine Starog svijeta- 1098 prema pedesetak vrsta (Raikow i Bledsoe 2000). Smatra se da je kod vrsta iz podreda Suboscine koje su živjele na području Novog svijeta do opsežne evolucijske radijacije došlo u kenozoiku kada je Južna Amerika bila geografski izolirana (Ericson i sur. 2003).

3.4 Podred Oscine

Evolucijska radijacija vrsta podreda Oscine dogodila se u Australiji. Vrste podreda Oscine dijele se na Corvidae (Vrane) i Passeridae (Pjevice). Filogenetski odnosi vrsta podreda Oscine su još uvijek nedovoljno razjašnjeni. Evolucijski starije vrste koje pripadaju podredu Oscine su vrste porodica Ptilonorhynchidae (vrtlarice) i Certhiidae (puzavci). Kako Ericson i sur. navode (2003) procijenjeno vrijeme za podjelu vrsta roda Menura od ostatka vrsta podreda Oscine je 53 milijuna godina što ukazuje na to da je radijacija vrsta podreda Oscine započela mnogo prije nego se Australija odvojila od Antarktika sredinom tercijara. Sibley (1974) naglašava kako pjevalo ptica iz porodice Menuridae ima 4 mišića manje od pjevala drugih vrsta iz podreda Oscine. To je jedna od morfoloških značajki po kojima se razlikuju od ostatka vrsta ove skupine. Feduccia i Olson (1982.) su smatrali da vrste porodice Menuridae pripadaju podredu Suboscine. Daljna istraživanja anatomije i molekularnih markera ove porodice koja broji samo dvije vrste pokazali su da su filogenetski bliži vrstama podreda Oscinae (Ericson i sur. 2003). Vrste iz porodice Puzavaca su jedne od evolucijski najstarijih pripadnika podreda Oscinae i imaju vrlo specifično pjevalo koje se razlikuje od svih predstavnika Passeriformes (Ames, 1987 . u Ericson i sur.2003).

Najraniji fosilni ostaci ptica iz podreda Oscine u Australiji pripadaju ranom eocenu (prije oko 50 milijuna godina). Do danas nisu pronađeni fosilni ostatci iz ranog tercijara na području Europe (Mayr i Manegold 2004). Na europskom kopnu pronađeno je nekoliko izoliranih kostiju koje pripadaju geološkom razdoblju oligocena. Starost im se procjenjuje na 24 milijuna godina. Tragovi najranijih ostataka vrsta iz podreda Oscine pronađeni su na lokalitetu Coderet i Gannat u današnjoj Francuskoj. Roux 2002. godine navodi jedan stariji fosilni uzorak s europskog kopna koja datira oko 31 milijun godina, ali ne postoje detaljniji podatci o ovom fosilnom nalazu. Istraživanja na molekularnim markerima fosilnih ostataka pokazala su da su se pjevice iz podreda Oscinae, u koje se ubrajaju sve europske vrste i većina vrsta Starog svijeta raširile u Europu s australske kontinentalne ploče. (Barker i sur.

2002; Ericson i sur. 2002a, 2003). Iako najstariji fosilni ostaci pjevica Europe pripadaju oligocenu, nije sigurno jesu li one tek tada došle ili možda u eocenu. Zbog manjka fosilnih ostataka teško je sa sigurnošću dati točnu tvrdnju kada se to dogodilo (Mayr i Manegold 2004).

3.4.1 Corvida

Nedavna istraživanja dala su rezultate po kojima bi se skupina Corvida mogla podijeliti na tri odvojene skupine ptica: Menuroidea, Meliphagoidea i Corvoidea. Metodom DNA-DNA hibridizacije - rezultati su pokazali da se radijacija Corvida dogodila u Australo-papuanskoj regiji. Neke vrste Corvida su imale bolju sposobnost radijacije tako da su se raspršile na prostore Afrike, primjerice svračci. Ali mnoge od njih su bile ograničene u tome. Upravo je to razlog zašto je Australo-papuanska regija bogata ovim skupinama ptica. Australo-papuanske pjevice su formirale skupinu Corvida. Smatra se da korijeni ove grupe potječu iz Australije, a ne s područja u kojima je danas dosta raširen, Africi i Aziji (Ericson i sur 2003).

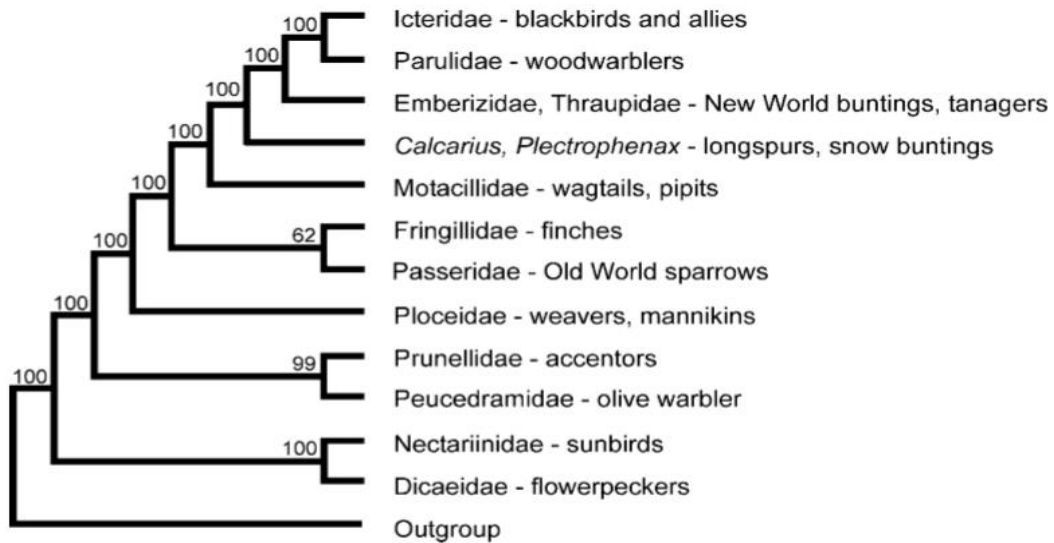
3.4.2 Passerida

Većina Corvida ostala je živjeti na kopnu Australije. Nisu imale velike radijacije po svijetu. Za Passeride je suprotna situacija. Za njih se čak prije mislilo da su imigratori (da uopće nisu nastali na kopnu Australije), no te hipoteze nisu dobro potkrijepljene dokazima pa nisu previše uzete u obzir.) Passerida čine samo 14% faune pjevica Australije (Ericson i sur 2003). Za Passeride se smatra da su monofiletička skupina iako njene vrste nemaju neko zajedničko morfološko obilježje. Ipak, molekularnim istraživanjima pronađena je umetnuta aminokiselina u kodirajućoj regiji jezgrenog c-myc gena koja je prisutna kod svih vrsta Passerida (Ericson i sur 2000). Ako se uzme u obzir monofilija kod Passerida, onda se može pretpostaviti da je njen predak iz Australije, migrator koji se raširio u Stari svijet, nastanivši jugoistočnu Aziju. To ukazuje da je podrijetlo pjevica istočna Gondvana (Australija i Nova Gvineja). Ova skupina se sastoji od tri nadporodice: Muscicapoidea čiji je primjer vodenkos, Sylvioidea u koju spada carić i treća-Passeroidea za koju su karakteristični vrapci. Sibley i Ahlquist su 1990. godine postavili rod Picathartes i vrstu roda Chaetops na granicu između Corvida i Passerida. Smatra se kako bi oni mogli biti sestrinska skupina svih Passerida. Imaju onu karakteristiku koju imaju vrste Passerida-aminokiselinu u c-myc genu. Odnos ova dva roda koji imaju bazalnu poziciju u radijaciji Passerida i ostalih vrsta Passerida ornitolozi zovu sinapomorfija (Ericson i sur 2003).

Podaci DNA sekvenci opisuju Passeroideu i Muscicapoideu kao monofilne, ali ne i Sylvoideu, treću nadporodicu skupine Passerida.

3.4.2.1. Passeroidea („*Nine-primaried Oscine*“)

Krajem 20. stoljeća provedena su istraživanja na vrstama ptica koje su svrstane u skupinu engl: „*nine-primaried Oscine*“ i koje žive na području Novog svijeta. To je skupina ptica iz nadporodice Passeroidea koja je dobila ime po devet primarnih perja koja se jasno mogu uočiti na krilima. Većina ptica ima ih deset. „*Nine primaried Oscine*“ su evolucijski jedna od najmlađih skupina ptica. To su u ptice koje se hrane sjemenkama i njihova evolucija se ubrzavala paralelno s razvojem kritosjemenjača. U „*nine-primaried Oscine*“ spadaju vrapci (Emberzidae.) Bliski njima su vrste iz porodice Fringillidae, no one ne spadaju u *nine-primaried oscine*. Fringillidae su se raširile u Novi svijet. Često se nazivaju "vrapci i zebe Starog svijeta" da bi se priznalo njihovo navodno geografsko podrijetlo“ (Ericson i sur. 2003). Najvjerojatnije su prešle iz Azije u Sjevernu Ameriku preko Beringova prolaza. A onda su se raširile i u Južnu Ameriku. Po morfološkim karakteristikama ptice „*nine-primaried oscine*“ povezuje se prije s porodicom Fringillidae, ali rezultati DNA hibridizacije daju drugačije pretpostavke. Ako je vjerovati molekularnim istraživanjima ova skupina Novog svijeta je monofiletična. Provedenim analizama na Icteridae Novog svijeta i Parulidae (male, šarene ptice) Novog svijeta pokazalo se kako su blisko srodne. Parulidae nisu blisko vezane s Passerinama Starog svijeta. Icteridae se također razlikuju od ptica zvanih „*blackbirds*“ Starog svijeta. Koja je vanjska skupina od „*nine-primaried oscine*“ koja je doselila u Novi svijet teško je utvrditi. Postoje rezultati nekih istraživanja. U jednom se prikazuju vrste iz skupine Motacillidae i neki rodovi (npr. *Petronia*) bliskima „*nine-primaried oscinama*“ Novog svijeta. Druga analiza daje za skupine Fringillidae, Passeride i Motacillida izraz „*outgroups nine-primaried oscines*“ koje su doselile u Novi svijet. Umetanje tri aminokiseline u c-myc gen karakteristično je za sve vrste koje pripadaju *nine-primaried oscinama* Novog svijeta. Možda najbolje pokazuje povezanost tih vrsta s porodicom Fringillidae i Motacillidae to što i one imaju te aminokiseline u c-myc genu. Ipak, one ne postoje kod Petronije i Montifringille.



Slika 5. Odnosi unutar nadporodice Passeroidea (Ericson i sur. 2003)

4. EVOLUCIJA PJEVA PASSERINA

Kod ptica kao i kod mnogih životinja je bitna glasovna komunikacija. Ona omogućuje poziv na parenje ili može biti znak za uzbunu i opasnost. Pjev je zasigurno jedan od glavnih čimbenika za kvalitetnu komunikacije vrsta reda Passeriformes. Postoje složeni i jednostavni oblici pjeva. Mužjaci najčešće pjev koriste u komunikaciji s drugim mužjacima kako bi pokazali dominantnost, a prema ženkama kako bi ih pozvali na parenje. Znanstvenike je zanimala veza između raznolikosti pjeva i broja vrsta. Baptista i Trail (1992.) spominju u svom radu kako anatomija i složenost pjevala ne mora nužno utjecati na složenost i kvalitetu pjeva. Vrste unutar istih skupina mogu se dosta razlikovati kvalitetom pjeva. Papige također mogu pjevati, ali njihovo pjevalo ima manje mišića od pjevala vrsta iz podreda Oscine. Neke ptice mogu pjevati 1 do 2 tona, a neke poput *Etythrurare gouldiae* imaju kompleksan pjev sastavljen od 3 nepovezane harmonije tonova

(Baptista i Trail 1992). Jedna vrsta se izdvaja po broju tipova pjeva, *Amphispiza quinquestriata* koja ima bogat „vokabular.“ Čak može otpjevati 200 tonova (Groschuopf i Mills ,1982 u Baptista i Trail 1992). Promatrala se i uloga vokalnog učenja na složenost specijacije. Tako Baptista i Trail (1992) navode da istočne populacije Sjeverne Amerike vrste *Cistothorus plaustris* uče oko 150 tipova pjeva dok istočno-njujorške populacije oko 50. Neke vrste ptica iako imaju razvijeno vokalno učenje, ne broje mnogo vrsta u porodicama, primjer su Menuridae. Vokalno učenje kroz imitaciju razvilo se tijekom evolucije ptica najmanje tri puta: kod papiga, kolibrića i pjevica (Baptista i Schuchmann 1990).

4.1 Evolucija složenosti u emitiranju pjesme kod Passerina

Kod jedinki iste vrste ptica mogu postojati razlike u pjevu. Ptice koje dosele na novi prostor i žele tu osnovati svoj novi teritorij nailaze na prepreke. Jedan od razloga je taj što se njihov pjev donekle ili mnogo razlikuje od pjeva rezistentnih stanovnika. Ptice pjevom mogu proglasiti teritorij, ali novopridošle ptice ne uspijevaju u tome, barem ne u početku jer se njihov pjev razlikuje od dijalekta ptica koje na tom prostoru žive već duže vremena. Po pjevu pridošlice, lokalni stanovnici uviđaju njegove nedostatke te će tu jedinku nastojati istjerati iz tog kraja. Ptice mogu prepoznati strance za razliku od svojih susjeda, i pjesma strane jedinke im daje znak asimetrije koja omogućuje ptici-stanovniku da eskalira svoj agresivni odgovor koji je obično usmjeren protiv druge lokalne jedinke (Craig i Jenkins 1980). Lokalne ptice s vremenom povećavaju složenost svoje pjesme pa tako starije jedinke emitiraju složeniji pjev. Migrirajuća jedinka osjetit će nemir zbog atmosfere u kojoj se nalazi, bit će uznemirena i nastojat će se što prije prilagoditi novoj zajednici i okolini. Trudit će se izmijeniti svoj pjev i prilagoditi ga pjevu ptica s tog područja. Selektivnim učenjem s vremenom će naučiti pjevati slično pticama tog područja i time će prikriti svoje porijeklo i uspješno će se predstaviti kao lokalna jedinka. Ptice od mlade dobi počinju učiti pjevati, prije odrasle dobi u kojoj će joj pjev zaista biti potreban u konkurentnim odnosima. Neke vrste su teritorijalne samo u određeno doba godine. Imaju specifično sezonsko ponašanje. Vrste koje nisu sezonske mogu postepeno učiti pjevati dok bi sezonske jedinke trebale već u mladoj dobi prije same sezone naučiti svoj pjev. Pjev je u većini slučajeva bitan za muške jedinke iako postoje neke vrste kod kojih ženke isto imaju složen pjev koji im služi primjerice kod obrane. Kada lokalne ptice primijete promjene u

pjevu kojima pjev pridošlice sada nalikuju više njihovom, oni će se odlučiti za emitiranje još složenijeg pjeva kako ne bi omogućili novim jedinkama prednost i konkurenciju. Iстина da će oni uspjeti smanjiti lakoću podudaranja njihovog pjeva i pjeva nove jedinke, no mogli bi naići na problem. Ako jedinka previše promjeni svoju pjesmu, njegovi susjedi bi to mogli interpretirati kao pjev stranca, pa bi tu jedinku mogli prisiliti na selidbu. (Craig i Jenkins 1980).

4.2 Vokalno učenje

Danas je poznato da su ptice evoluirale iz razreda gmazova. Kod gmazova nije postojalo vokalno učenje nego se ono u razredu ptica (u nekim redovima) postepeno evolucijski razvijalo. Vokalno učenje ima veliku ulogu u evoluciji i specijaciji Passerina. Tokom vokalnog učenja od najranije dobi mlade ptice čine pogriješke u pjevu koje se s vremenom smanjuju. Što je uopće vokalno učenje? U razredu ptica ono se pojavljuje kod papiga, kolibrića i pjevica. Ima veliku ulogu u razvoju pjevica, primjerice u obrani od predatora, njime se može proglasiti teritorij jedinke, u migracijama pjev uspostavlja jače veze među pticama iste vrste, i možda najvažnija uloga vokalnog pjeva, u prostorima koja su bogata gustim raslinjem bilja, pjev može pomoći jedinki u potrazi za parom s kojom bi stvorila potomstvo. Pri vokalnom učenju ptice mogu naići i na probleme. Ako je u okolišu buka, mozak može shvatiti to kao krivo otpjevani ton i ignorirati osjetilno iskustvo (Sober i Brainard 2009). Vokalno središte u prednjem dijelu mozga kod vrsta podreda Suboscina nije pronađeno. Na vokalno učenje djeluje i prostor u kojem ptice žive jer kako Seddon (2005) navodi, pjesme nižih frekvencija dobro prolaze kroz gusto lišće, ptice kojima je stanište u šumi proizvode pjesme nižeg tona, za razliku od ptica otvorenih staništa. Danas su poznate tri hipoteze vokalnog učenja. Prva hipoteza govori o epigenetskim ograničenjima za razvoj djela mozga ptica koji je važan za kompleksno učenje (Jarvis 2006). Kao drugu hipotezu koja objašnjava vokalno učenje Jarvis (2006) ubraja i zajedničkog pretka modernih ptica. U zadnjoj, trećoj, navodi da mozak onih ptica kod kojih se nije razvila vokalizacija također imaju vokalno područje, ali je rudimentirano. (Jarvis 2006)

4.3 Evolucija akustičke raznolikosti vrsta podreda Oscine

Vokalni organ ptica naziva se pjevalo (lat. *syrinx*). Pjev ptica nastaje tako što struja zraka uzrokuje vibraciju tkiva. Pri stvaranju zvuka bitni su mišići, a njih kontroliraju centri za motoriku u mozgu. U građi pjevala koji stvara zvuk bitnu ulogu ima kolagen jer on prilagođava pjevalo na sile koje djeluju na nj tokom vibracije. Pjevalo ptica pjevica ima više mišića nego pjevala vrsta koje nisu pjevice. Iako je uobičajeno mišljenje da će ptice s više mišića u pjevalu imati i složeniji pjev, to nije kod svih vrsta tako. Primjerice, papige, iako ne spadaju u pjevice mogu pjevati, ali njihovo pjevalo ima tek 3 para mišića. Neuronska kontrola je jako bitna za svojstva zvuka koji nastaje pjevom. Jako je bitna biomehanika organa koji stvara zvuk. Zašto su ptice raznolike po pjevu, odgovor se vjerojatno krije u biomehaničkim svojstvima njihovih pjevala. Morfologija vibrirajućih tkiva pjevala može biti objašnjenje raznolikosti (Riede i Goller 2014).

5. EVOLUCIJA GNIJEŽĐENJA PJEVICA

Pjevicama je njihova malena veličina tijela omogućila razne evolucijske prilagodbe. Primjerice, nisu trebale ulagati veliku energiju u gradnju malenog gnijezda. Izgradnja malih gnijezda je bila velika prednost jer su mogli skriti gnijezda od predatora, a gradile su ih od lakih materijala. U kasnom kenozoiku došlo je do smanjenja šuma, područja su bila prostranija, bogata travnjacima. Razvijale su se biljke usporedo i kukci kojima su se hranile Passerine. Rane Passerine su imale gnijezda u rupama, npr. u tlu. Neke od njih su gradile nenatkrivena gnijezda, a treći oblik je bio omeđeni (Collias 1997).

Neke porodice ptica mogu graditi više oblika gnijezda. Podaci (Collias 1984) pokazuju kako pjevice češće grade gnijezda u rupama nego ostale vrste ptica. Također, one grade češće gnijezda oblika „kupole“ nego ostale vrste ptica. Kada se uspoređuju vrste podredova Oscine i Suboscine navodi se kako su otvorena gnijezda češća kod vrsta podreda Oscine, dok vrste podreda Suboscine imaju u većini slučajeva omeđena gnijezda. Tek je 11 porodica koje pripadaju podredu Oscine koje imaju kupolasta gnijezda. Kada se uzme u obzir evolucijska povezanost gmazova i razreda ptica može se pretpostaviti kako je prvi oblik gnijezda ptica bio onaj sličan gmazovima. Gmazovi su imali gnijezda u rupama

u koje su polagali oplodena jaja. Smatra se kako su i primitivne ptice prva svoja gnijezda gradile u rupama. Tijekom evolucije počele su graditi i druge oblike gnijezda koja su im omogućavala veću sigurnost, ali i pokretljivost tijela u njima (Collias 1997). Tri živuće vrste novozelandskih carića (*Acanthisittidae*) grade ograđena gnijezda, često se gnijezdeći u rupama ili u pukotinama stijena (Collias 1997).

Mnoge vrste pjevica imaju više od jednog tipa gnijezda. Ostale vrste ptica uglavnom grade samo jedan tip gnijezda (Collias 1997). *Tyrannidae* i *Fumariidae* grade najraznovrsnija gnijezda među pticama. Gnijezda *Tyrannidae* se razlikuju po obliku, debljini i građevnom materijalu. Mogu se razlikovati po dubini ovisno o vrsti i načinu pričvršćivanja za podlogu. *Furnariidae*, porodica koja broji preko 200 vrsta ima uglavnom zatvorena gnijezda. Zaštićena su od vanjskih neprijatelja ili vremenskih nepogoda. Rijetko koja vrsta porodice *Furnariidae* gradi gnijezdo na otvorenom. Po obliku gnijezda ponekad se može predvidjeti način života pojedinog ptičjeg roda (Collias 1997).

Tablica 1. Usporedba gnijezda ptica obzirom na pojedinu skupinu (Collias 1997)

	Broj porodica	Gnijezdo u rupi	Nenatkrivena gnijezdo	Omeđeno gnijezdo
Porodice ne-vrapčarica	96	34	77	7
Porodice Vrapčarica	65	56	68	52
Usporedba podredova:				
Suboscine	12	50	42	58
Oscine	53	55	74	51
Usporedba po mjestu gnijezda:				
Gnijezdo na tlu	27	37	41	52
Gnijezdo iznad tla	62	44	63	48

6.ZAKLJUČAK

Nakon duge pauze u proučavanju evolucije ptica, ornitologija se počela ubrzano razvijati u 20. stoljeću šireći saznanja o evoluciji reda Passeriformes koji broji više od polovice svih danas živućih vrsta ptica. Molekularna biologija je imala velik značaj za dobivanje novih rezultata i otkrivanje istinitosti mnogih hipoteza. Obzirom na razvoj znanosti 21. stoljeća može se očekivati vrlo skori odgovor na pitanje koja je to nepoznata sestrinska skupina monofiletičnog reda Passeriformes.

7. LITERATURA

- Baptista, L.F., Schuchmann K.L. (1990) Song learning in the Anna Hummingbird (*Calypte anna*.) *Ethology* 84:15-26.
- Baptista, L.F., Trail P.W. (1992) The role of song in the evolution of Passerine diversity. *Systematic biology*. 41: 242-247.
- Barker, F.K., Barrowclough, G.F., Groth, J.G. (2002) A phylogenetic analysis for passerine birds: taxonomic and biogeographic implications of an analysis of nuclear DNA sequence data, *Proc. R. Soc. B*, , vol. 269, 295–305.
- BirdLife International (2018) State of the world's birds: taking the pulse of the planet. Cambridge, UK: BirdLife International.
- Bledsoe, A.H., Raikow R.J., Crowell L.S. (1997) Intra specific variation and evolutionary reduction of tendon ossification in *Dendrocincla* woodcreepers. *Condor* 99: 503 – 511.
- Collias, N. E., Collias, E.C. (1984) Nest building and bird behavior. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Collias, N. (1997) On the origin and evolution of nest building by passerine birds. *The Condor* 99: 253-270.
- Craig J.L., Jenkins P.F. (1980) The Evolution of complexity in broadcast song of Passerines. *Journal of Theoretical Biology* 95: 415-422
- Edwards, S.V., Boles, W.E. (2002) Out of Gondwana: the origin of passerine birds, *Trends Ecol. Evol.* , vol. 17, no. 8: 347–349.
- Ericson, P.G.P., Johansson, U.S., Parsons, T.J. (2000) Major divisions in oscines revealed by insertions in the nuclear gene *cmcy* a novel gene in avian phylogenetics, *Auk*, vol. 117, no. 4, 1069–1078.
- Ericson, P.G.P., Irestedt, M., Johansson, U.S. (2003) Evolution, biogeography, and patterns of diversification in passerine birds, *J. Avian Biol.*, vol. 34, no. 1, 3–15.

- Feduccia, A. (1975) Morphology of the bony stapes in the Menuridae and Acanthisittidae: evidence for oscine affinities, *Wilson Bull.*, vol. 87, no. 3, 418–420.
- Feduccia, A. Olson, S.L. (1982) Morphological similarities between the Menurae and the Rhinocryptidae, relict passerine birds of the Southern hemisphere, *Smithson. Contrib. Zool.*, vol. 366, 1–22.
- Jarvis E.D. (2006) Evolution of brain structures for vocal learning in birds: a synopsis. *Acta Zoologica Sinica*, 52:85-89.
- Mayr, G., Manegold A. (2004) The oldest European fossil songbird from the early Oligocene of Germany. *Naturwissenschaften* 91:173-177.
- Mourer-Chauvire, C. (1995) Dynamics of the avifauna during the Paleogene and the Early Neogene of France. Settling of the recent fauna. *Acta Zoologica Cracoviensia* 38: 325– 342.
- Olson, S.L. (1988) Aspects of global avifaunal dynamics during the Cenozoic, in *Acta XIX Congr. Int. Ornithology*, Ouellet, H., Ed., , vol. 2, 2023–2029.
- Payevsky, V.A. (2014) Phylogeny and Classification of Passerine Birds, Passeriformes. *Biology bulletin reviews* 4: 143-214
- Raikow, R.J. (1988) The analysis of evolutionary success. *Systematic Zoology* 37:76-79
- Raikow, R.J., Bledsoe A. (2000) Phylogeny and evolution of the passerine birds. *Bioscience* 50: 487-499
- Riede, T., Goller F, (2014) Morphological basis for the evolution of acoustic diversity in oscine songbirds. *Proc Biol Sci.* 281(1779): 20132306
- Roux, T. (2002) Deux fossiles d'oiseaux de l'Oligocene inférieur du Luberon. *Courr Sci Parc Nat Luberon* 6:38–57
- Seddon, N. (2005) Ecological adaptation and species recognition drive vocal evolution in Neotropical suboscine birds. *Evolution* 59:200– 215.
- Sibley, C.G. (1970) A comparative study of the eggwhite proteins of passerine birds, *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.*, vol. 32, 1–131.

Sibley, C.G., Monroe, B.L. (1990) *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*, New Haven, CT: Yale Univ. Press.

Sober, J.S., Brainard, M.S. (2009) Adult birdsong is actively maintained by error correction. *Nature neuroscience*, 2336

(Web 1) <http://www.peruaves.org/cotingidae/> (25.6.2019)

(Web2) <https://nhpbs.org/wild/forthebirdspipridae.asp> (25.6.2019)