

Przeciwptaki

PIOTR GRYZ

www.ornitofrenia.pl

PTAKI TO PRASTARA GRUPA ZWIERZĄT, KTÓREJ WIĘKSZA CZĘŚĆ HISTORII PRZYPADA NA MEZOZOIK – OKRES, KIEDY NA ZIEMI ŻYŁY DINOZAURY. NIEDAWNE ODKRYCIA POTWIERDZAJĄ, ŻE JUŻ WTEDY LASY I INNE ŚRODOWISKA BYŁY PEŁNE ROZMAITYCH GATUNKÓW. POŚRÓD NICH DOMINOWALI PRZEDSTAWICIELE WYMARŁEJ I WCIĄŻ ZAGADKOWEJ GRUPY ENANTIORNITÓW (ENANTIORNITHES).

Najstarsze ptasie skamieniałości pochodzą sprzed ok. 160 Ma (megaannum – milionów lat temu), choć zapewne ptaki pojawiły się wcześniej (Chatterjee 2015). Większość „nowoczesnych ptaków”, jakie znamy dziś, powstała jednak znacznie później – ok. 50 Ma, czyli po zakończeniu ery mezozoicznej i zagładzie dinozaurów. Nietrudno więc zauważyć, że lwia część ptasiej ewolucji przypada na wcześniejszy okres, kiedy to przynajmniej przez 100 milionów lat ptaki dzieliły naszą planetę z dinozaurami. Był to też najistotniejszy okres w ich historii. To wtedy zatraciły gadzie cechy, takie jak zęby, długi, składający się z wielu kręgów ogon czy pazury w skrzydłach. W tym też czasie po raz pierwszy wzbily się w powietrze, a potem udoskonaliły swoje zdolności lotne. Jednakże nim to się stało, natura, eksperymentując, tworzyła różne przedziwne gatunki. Jednym z takich eksperymentów, początkowo bardzo udanym, byli przedstawiciele zagadkowej podgromady enantiornitów (Enantiornithes). Była to najlicniejsza i najbardziej zróżnicowana grupa ptaków w czasach dinozaurów. Choć jeszcze 40 lat temu nie wiedziano o jej istnieniu, najnowsze odkrycia sukcesywnie dostarczają nam nowych informacji na jej temat.

PRZECIWPTAKI

W XX w. nasza wiedza dotycząca lądowych ptaków z czasów dinozaurów była bardzo uboga i praktycznie ograniczała się do znanych z Bawarii praptaków (*Archaeopteryx*) oraz różnych izolowanych fragmentów kostnych, których przypisanie do którejkolwiek ze znanych grup nie było możliwe. Na takie właśnie szczątki w 1970 r. natrafił paleontolog José F. Bonaparte w miejscowości El Brete w Argentynie. U stóp gigantycznego roślinożernego dinozaura (*Saltasaurus*) leżały drobne ptasie kości, których wiek oszacowano na 70–66 Ma (późna kreda), czyli schyłek panowania dinozaurów. W 1981 r. ich oględzin dokonał paleornitolog Cyril A. Walker (1939–2009) – kustosz Muzeum Historii Naturalnej w Londynie. Nie wiedział



wtedy, że właśnie odkrył nową, najlicniejszą grupę mezozoicznych ptaków (Walker 1981).

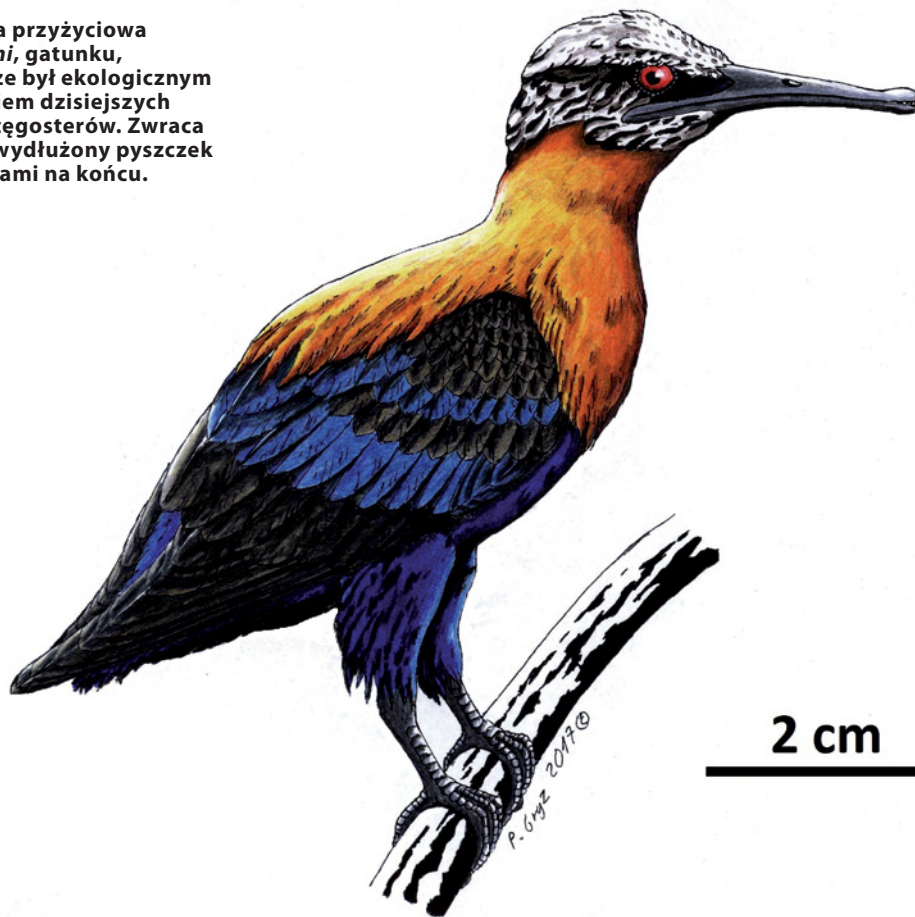
Kości należały do dość dużego ptaka, który charakteryzował się wyjątkowo nietypową budową odpowiedzialną za latanie stawu barkowego. Bardzo istotnym jego elementem jest połączenie stawowe dwóch kości – łopatki i kości kruczej. U dzisiejszych ptaków staw ten utworzony jest przez pełniącą funkcję sworznia wypukłość na łopatce oraz idealnie dopasowane do niej wgłębienie w kości kruczej. W znalezionych skamieniałościach staw ten był zbudowany dokładnie na odwrót. To z kości kruczej wystawał pełniący funkcję sworznia guzek, natomiast na przyległej części łopatki znajdowało się odpowiadające mu wgłębienie (np. Chatterjee 2015). Takiej budowy tego stawu nie stwierdzono do tej pory u żadnych innych ptaków. Dlatego C.A. Walker nazwał nowy gatunek *Enantiornis*, co można przetłumaczyć jako przeciwny lub odwrotny ptak. Ze względu na tak odmienną budowę stworzył też dla niego nową grupę enantiornitów (Enantiornithes). Jak się wkrótce okazało, miała ona więcej przedstawicieli, którzy posiadali też inne niezwykle cechy.

PTAKI CZY NIE PTAKI?

Odkrycie Walkera początkowo przeszło bez echa. Przypomniano sobie o nim dopiero na początku lat 90. XX w., kiedy w Hiszpanii (Las Hoyas) odkryto nowe, wspaniale zachowane skamieniałości ptaków z wczesnej kredy

fol. Jirgana Karlsen O'Connor

Rekonstrukcja przyżyciowa
Rapaxavis pani, gatunku,
 który być może był ekologicznym
 odpowiednikiem dzisiejszych
 pełzaczy lub tęgosterów. Zwraca
 uwagę silnie wydłużony pyszczek
 z kilkoma zębami na końcu.



2 cm

rys. Piotr Gryz

(ok. 125 Ma). Były to nowe gatunki posiadające charakterystyczną budowę stawu opisaną przez Walkera. Dzięki nim mogliśmy poznać też inne, nieznane dotąd cechy budowy tych ptaków. Zaskakiwała mieszanka cech prymitywnych i progresywnych. Na przykład, podobnie jak u współczesnych ptaków, kręgi ogonowe zlały się w jedną kość – pygostyl, który jednak u większości enantiornitów był znacznie dłuższy. Jak się jednak okazało – nie u wszystkich. Opisany w tym roku nowy gatunek, *Cruralispennia multidonta* (Wang i in, 2017), miał silnie skrócony pygostyl, który przypominał bardziej ten u ptaków współczesnych niż ten u swoich kuzynów. Na dodatek jest jednym z najstarszych znanych gatunków, co pokazuje, że już wczesne formy enantiornitów posiadały „nowoczesny” pygostyl.

Interesujące były również stopy wielu gatunków – przystosowane do obejmowania gałęzi. Okazało się też, że część przeciwptaków była zdolna do startowania z powierzchni ziemi i do aktywnego lotu. Świadczyły o tym zrośnięte w znacznym stopniu kości śródreźca i upierzenie skrzydeł przypominające dzisiejsze ptaki. Obejmowało ono asymetryczne lotki na skrzydłach i, co najciekawsze, u wielu gatunków także skrzydełko (np. *Eoalulavis*), które u współczesnych ptaków tworzy kilka piór położonych w okolicy stawu nadgarstkowego. Pełni ono niezwykle istotną funkcję – zmniejszając zawirowania powietrza, stabilizuje lot ptaka np. podczas lądowania.

Z tymi zaawansowanymi cechami budowy kontrastowały inne, bardzo prymitywne. Szczególnie interesująca

była budowa skoku. U dzisiejszych ptaków składa się on z kości stępu, które jako osobne elementy są widoczne tylko na etapie życia płodowego. Później zrastają się ze sobą, tworząc jedną kość (Kobryń i Kobryńczuk 2006). U pierwszych ptaków i ich gadzich przodków także u dorosłych osobników kości stępu nie były jeszcze w pełni zrośnięte, a u enantiornitów stopień ich zrośnięcia był nawet niższy niż u najprymitywniejszych i najstarszych ptaków (*Archaeopteryx*). Cecha ta sprawiła, że część naukowców początkowo podważała ptasią tożsamość przeciwptaków. Najlepiej obrazuje to wypowiedź wybitnego paleornitologa Storrsa L. Olsona: „jakkolwiek miały ptasi szkielet skrzydła, z prawdziwą kością nadgarstkowo-śródręczną, to morfologia kości skoku jest tak różna od tej u ptaków współczesnych, że pierwszą reakcją wielu badaczy, w tym moją, było stwierdzenie, iż nie zostały poprawnie oznaczone jako ptaki” (Bocheński 1996).

LAWINA ODKRYĆ

Mniej więcej w tym samym czasie, kiedy opisywano skamieniałości z Hiszpanii, odkryto także nowe stanowiska w Chinach. Były one niesłychanie bogate w szczątki prehistorycznych zwierząt, w tym przeciwptaków. Dodatkowo okazało się, że niektóre ze skamieniałości odkrytych wcześniej w innych częściach świata także należały do enantiornitów. Ruszyła potężna lawina odkryć, która trwa do dziś. W 1995 r. znano zaledwie 13 gatunków



Cratoavis cearensis z Brazylii był typowym leśnym enantiornitem z wczesnej kredy. Miał szeroko rozwierany pyszczek, zaopatrzony w liczne zęby, oraz dwie silnie wydłużone sterówki ogona.

rys. Piotr Gąsny

enantiornitów, które umiejscowiono w 6 rzędach i 6 rodzinach (Martin 1995). Dzisiaj znany ok. 90 gatunków grupowanych w jednym lub kilku rzędach oraz 12 rodzinach (Zelenkov i Kurochkin 2015). Skalę współczesnych odkryć obrazuje fakt, że co roku opisuje się 3–8 nowych gatunków enantiornitów. Ich skamieniałości znane obecnie z Argentyny, Brazylii, USA, Kanady, Meksyku, Francji, Hiszpanii, Węgier, Rumunii, Rosji, Libanu, Madagaskaru, Uzbekistanu, Mongolii, Chin, Birmy i Australii. Najstarsze pochodzą sprzed ok. 130 Ma z Chin (np. *Protopteryx*, *Eopengornis*), a najmłodsze sprzed 70–66 Ma z obu Ameryk i Mongolii (np. *Enantiornis*, *Avisaurus*, *Gobipteryx*) (Mayr 2016). Niestety, obecny stan wiedzy nie pozwala na jednoznaczną odpowiedź, gdzie i kiedy się pojawiły oraz od jakiej grupy pochodzą. Większość z nich posiadała jednak cechy mogące je łączyć z innymi archaicznymi grupami ptaków.

PTAKI BEZ OGONA?

Większość ptaków posiada charakterystyczne, wachlarzowato osadzone w ogonie pióra zwane sterówkami. Pełnią one różne funkcje, np. służą jako sterczki, stateczniki, hamulce aerodynamiczne, stanowią podparcie, a w niektórych przypadkach przekształciły się w imponujące ozdoby wykorzystywane podczas toków. Enantiornity także je posiadały, jednak w odróżnieniu od dziś żyjących ptaków większość znanych gatunków miała tylko dwie (np. *Protopteryx*, *Dapingfangornis*, *Eopengornis*) lub cztery (*Paraptopteryx*) sterówki. Były one wydłużone, wstęgowate i na końcu rozszerzone. Nie mogły więc spełniać żadnych funkcji aerodynamicznych, a jedynie pokazowe. Brak właściwych sterówek zapewne upośledzał zdolności

lotne, jednak nie uniemożliwiał lotu. Wśród dziś żyjących gatunków są takie, które mają nieproporcjonalnie małe sterówki, a mimo to dobrze latają (np. sawanki).

Ciekawe, że podobne pióra ogona posiadały też inne prehistoryczne ptaki, np. *Confuciusornis*, a nawet jeden z najstarszych znanych gatunków – *Epidexipteryx*, który nie wiadomo, czy był już ptakiem, nadzwyczajnym dinosaurem czy reliktywnym archozaurem. Czyżby więc pióra ogona łączyły enantiornity z tymi gatunkami i były wskazówką co do ich pochodzenia? W tej chwili jest to nadal zagadką, a jej rozwikłanie paradoksalnie utrudniły najnowsze odkrycia. Otóż w 2009 r. opisano nowy gatunek – *Shanwenia cooperorum* (O'Connor i in. 2009), posiadający przynajmniej 6 wydłużonych sterówek, które na dodatek były wachlarzowato ułożone, podobnie jak u dzisiejszych ptaków. Kolejnych zaskakujących informacji dostarczył *Parapengornis eurycaudatus* (Hu i in. 2015), posiadający tylko 2 długie pióra ogona, ale za to znacznie szersze i sztywne, przypominające te u dzięciołów, co w połączeniu z ostrymi pazurami mogło wskazywać na adaptację do wspinaczki po pniach drzew. Kolejny gatunek, *Feitianius paradisi* (O'Connor i in. 2015), miał przynajmniej 12 różnej długości sterówek reprezentujących przynajmniej 2 różne morfotypy. Wszystkie były łukowato zagięte w dół i do złudzenia przypominały pióra ozdobne samców dziś żyjących cudowronek (Paradisaeidae). Najniezwyklejszy był jednak ogon *Chiappeavis magnapremaxillo*, który składał się z 8 skróconych i wachlarzowato ułożonych sterówek i mógł – jak u większości ptaków – pełnić funkcje aerodynamiczne (O'Connor i in. 2017). Warto zaznaczyć, że wszystkie wymienione gatunki należą do najprymitywniejszych i najstarszych enantiornitów, co pokazuje, że już wczesne formy miały różne typy ste-

Przypuszczalny wygląd stepowego enantiornita *Gobipteryx minuta* z późnej kredy Mongolii. Charakteryzował go mocny i szeroki dziób. Wiele szczegółów biologii tego gatunku poznaliśmy dzięki prof. dr. hab. A. Elżanowskiemu.



rys. Piotr Głysz

rówek, pełniących, podobnie jak u dzisiejszych ptaków, różne funkcje. Warto też wspomnieć, że właśnie ukazał się artykuł (Peteya i in., 2017), w którym opisano barwy upierzenia enantiornita. Okazało się, że przynajmniej część ciała jednego z gatunków pokrywały za życia opalizujące pióra, jak u dzisiejszych błyszczaków czy szpaków.

W KORONACH DRZEW

Początkowo enantiornity były małymi nadrzewnymi ptakami zamieszkującymi lasy i posiadającymi szeroko rozwierające się paszcze pełne drobnych zębów. Pomagały im one zapewne w chwytaniu bezkręgowców i kruszeniu ich pancerzy. Potwierdzają to najstarsze znane skamieniałości z Chin i Hiszpanii (np. *Protopteryx*, *Iberomesornis*). U niektórych gatunków liczba zębów w szczęce została zredukowana (np. *Rapaxavis*) bądź zanikły one całkowicie (*Gobipteryx*).

Leśne enantiornity były zapewne wróblowymi czasu dinozaurów, zajmującymi ich nisze ekologiczne w tamtym czasie. Jednak możliwe, że były wśród nich również drapieżniki. W roku 2014 na podstawie okazów znalezionych w Chinach opisano nową dla nauki rodzinę bohaiornisów (Bohaiornithidae; Wang i in. 2014). Obecnie obejmuje ona 6 gatunków charakteryzujących się dość dużymi rozmiarami (wielkości wrony), silnym pyskiem, mocnymi zębami i długimi, zakrzywionymi pazurami u nóg, wskazującymi na drapieżny tryb życia. Ekologia tej grupy pozostaje jednak w dużej mierze nieznana, a niektóre cechy nie pozwalają uznać bohaiornisów za pełne odpowiedniki współczesnych ptaków szponiastych. Bardziej prawdopodobne, że takim odpowiednikiem był znany z Argentyny *Soroavisaurus australis*, przedstawiciel rodziny awizaurów

(Avisauridae), który miał znacznie mocniejsze, chwytne stopy, również zaopatrzone w ostre pazury.

ŻYCIE W CIENIU DINOZAUROW

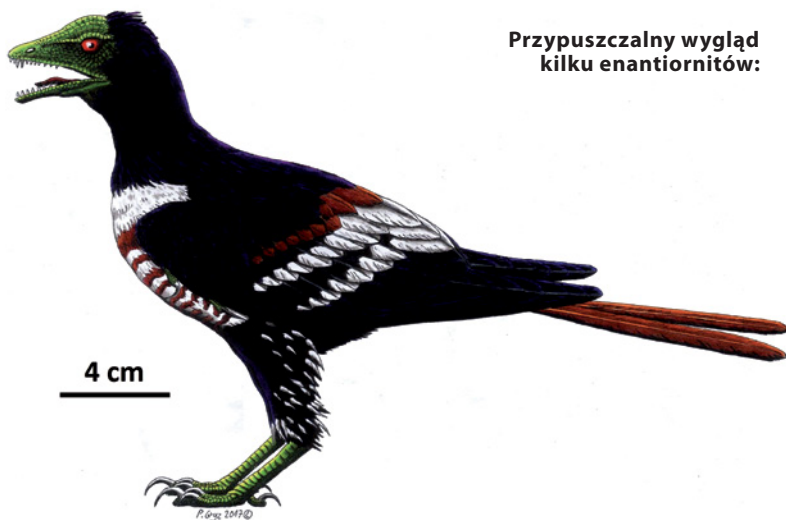
Istnieją dowody, że część enantiornitów, także tych leśnych, związana była ze środowiskiem wodnym. Potwierdza to np. zawartość żołądka wspomnianego *Eoalulavis hoyasi* z Hiszpanii, którego ostatnim posiłkiem była krewetka (Sanz i in. 1996). Jednak jedną z najciekawszych grup tworzyli przedstawiciele rodzin longipteryksów (Longipterygidae) i longirostrawisów (Longirostravisidae). Były to niewielkie i przeważnie nadrzewne ptaki z charakterystycznymi, wydłużonymi pyskami i kilkoma zębami znajdującymi się jedynie na ich końcu. Przedstawiciel pierwszej rodziny – *Longipteryx chaoyangensis*, był zapewne ekologicznym odpowiednikiem zimorodka i polował na ryby w podobny sposób. Wydłużony i delikatny dziób należącego do drugiej rodziny *Longirostravis hani* był natomiast nieco zakrzywiony i bardzo przypominał dzioby dzisiejszych siewkowych, sondujących błoto. Być może ptak ten zdobywał więc pokarm w podobny sposób. Również przystosowany do sondowania dziób miał jego bliski kuzyn – *Rapaxavis pani*, jednakże budowa jego stóp wskazuje na nadrzewny tryb życia. Dlatego uważa się za bardziej prawdopodobne, że był ekologicznym odpowiednikiem pełzaczki (Certhidae) i tegosterów (Dendrocolaptidae) i podobnie jak one wyciągał zdobycz spod kory drzew.

Wśród przeciwptaków z pewnością były również gatunki stricte wodne. U *Yungavolucris brevipedalis* z późnej kredy Argentyny stopa była krótka, szeroka i asymetryczna, co sugeruje, że mogła być za życia zaopatrzona w błonę pławną lub płyty skórne ułatwiające pływanie. Zapewne część enantiornitów, jak np. długonogi *Lectavis brenticola* z Argentyny, prowadziła tryb życia podobny do dzisiejszych ptaków brodzących. Z kolei rozprzestrzenienie niektórych rodzajów, jak np. *Martinavis* z Argentyny, Francji i USA, wskazuje, że były one transoceanicznymi migrantami lub nawet gatunkami typowo morskimi.

POLSKI ENANTIORNIT

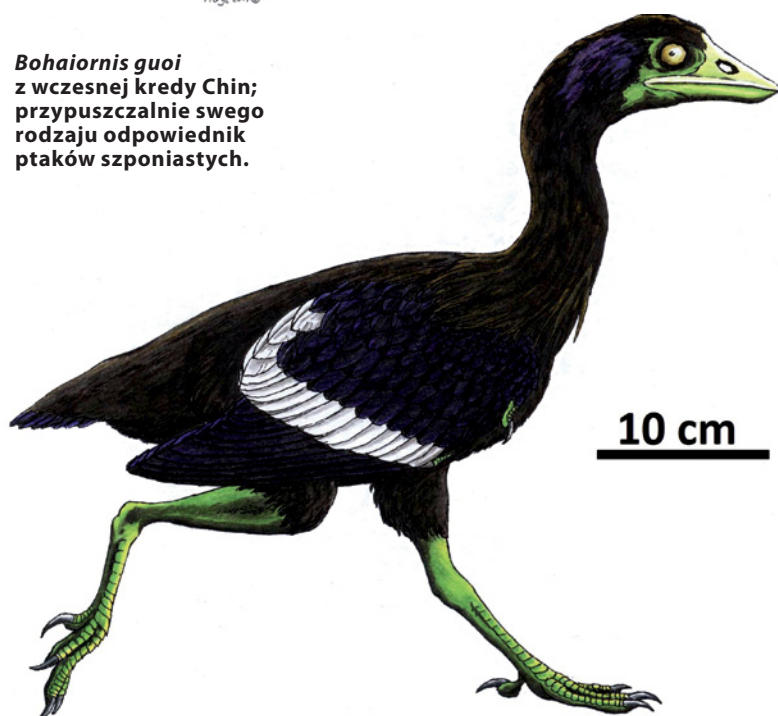
Mało kto wie, że znaczny udział w poznaniu biologii enantiornitów mają Polacy. W 1971 r., podczas ostatniej, ósmej polsko-mongolskiej wyprawy paleontologicznej na pustynię Gobi (Mongolia), w Khermin Tsav odnaleziono dwie czaszki niezidentyfikowanego gatunku ptaka. Pochodziły z późnej kredy (71–70 Ma). Oprócz nich znaleziono skamieniałe skorupki jaj i szkielety embrionalne. Opisał je jako nowy dla nauki gatunek – *Gobipteryx minuta*, polski paleornitolog Andrzej Elżanowski (Elżanowski 1974, 1981), początkowo sądząc, że jest to prehistoryczny kuzyn strusi (pamiętajmy, że o istnieniu enantiornitów dowiedzieliśmy się dopiero w 1981 r.).

Gobipteryks był ptakiem wielkości wrony (dł. 30–40 cm), a charakteryzował się mocnym i szerokim dziobem, przystosowanym zapewne do rozgniatania twardych nasion i pancerzy drobnych zwierząt. Znalezienie osobników

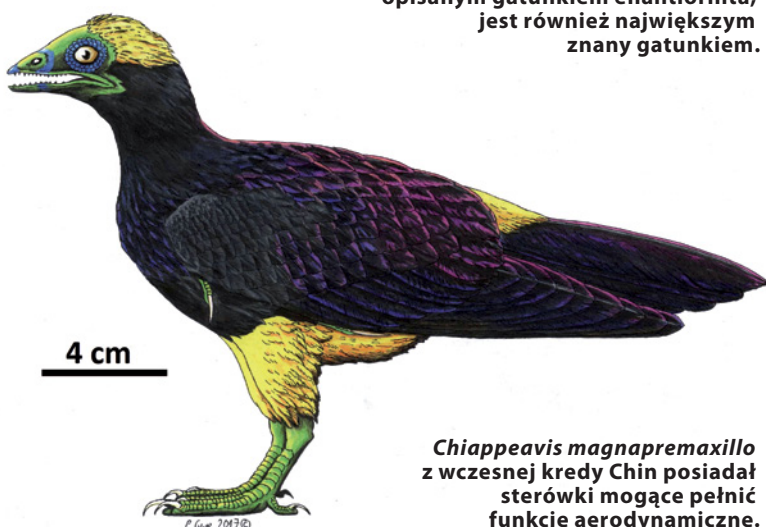


Przypuszczalny wygląd kilku enantiornitów:

***Bohaiornis guoi* z wczesnej kredy Chin; przypuszczalnie swego rodzaju odpowiednik ptaków szponiastych.**



***Enantiornis leali* z późnej kredy Argentyny był pierwszym opisanym gatunkiem enantiornita; jest również największym znany gatunkiem.**



***Chiappeavis magnapremaxillo* z wczesnej kredy Chin posiadał sterówki mogące pełnić funkcje aerodynamiczne.**

w różnym wieku pozwoliło zbadać tempo wzrostu tych ptaków, zanim jeszcze dowiedziano się, do jakiej grupy należą. Okazało się, że gobipteryks był skrajnym zagniazdownikiem, u którego następował przyspieszony rozwój skrzydeł, dzięki czemu pisklęta były zdolne do lotu niedługo po wylęgu. Badania histologiczne kości kończyn, które w przekroju przypominały słoje drzewa, wykazały obecność kilku koncentrycznych linii świadczących o zahamowaniu wzrostu. Tak więc młode enantiornity początkowo rosły niezwykle szybko, a następnie tempo wzrostu znacznie malało i choć po wylęgu prawdopodobnie były już samodzielne, potrzebowały kilku kolejnych lat na uzyskanie dojrzałości.

Badania Elżanowskiego zostały potwierdzone późniejszymi pracami innych naukowców, a kolejne szczątki tego gatunku, znalezione przez Rosjan, pozwoliły na zaklasyfikowanie gobipteryksa do enantiornitów. Na jednym ze wzgórz, także w Khermin Tsav, natrafiono na ślady największej znanej kolonii lęgowej tych ptaków. Znalezione tam setki jaj oraz szczątków osobników w różnym wieku. Różnobiegunowe i nieco owalne jaja o wymiarach 40 × 20 mm były ułożone równomiernie obok siebie na piasku, w pozycji prawie pionowej. Położenie kolonii sugeruje, że znajdowała się na suchym stepie lub pustyni, nad brzegiem zbiornika wodnego, a obfitość szczątków wskazuje, że była wykorzystywana przez wiele sezonów. Okazało się też, że tworzyło ją przynajmniej kilka gatunków.

Ciekawych informacji dostarczyła także inna, odkryta w Transylwanii kolonia (Dyke i in. 2012). Musiała być bardzo liczna, ponieważ charakteryzowało ją niezwykle zagęszczenie. Skorupki jaj stanowiły 70–80 proc. fragmentu skalnego o wymiarach 80 × 50 × 20 cm, tak więc w kolonii na 1 m² musiało się znajdować 46 jaj. Były one składane w dołku na piasku, a cienka warstwa mułowca, który je pokrywał, wskazuje, że kolonia padła ofiarą powodzi. Tak więc przeciwptaki musiały borykać się z podobnymi problemami co dzisiejsze ptaki wodne.

Enantiornity otwartych terenów były interesujące też z innych powodów. Po pierwsze, występowała u nich tendencja do zwiększania rozmiarów ciała, czego przykładem może być chociażby gobipteryks czy największy znany gatunek enantiornita – wspomniany *Enantiornis leali* – o rozpiętości skrzydeł szacowanej na ok. 1,2 m. Stepowe środowisko wymusiło też przystosowanie do na-

ziemnego trybu życia, w efekcie czego niektóre gatunki, jak mongolski *Elsornis keni*, stały się wtórnie nietlotne.

EWOLUCYJNA ŚLEPA ULICZKA

Ze względu na mieszaną cech prymitywnych i progresywnych początkowo przeciwptaki uważano za ogniwo pośrednie między praptakami i ptakami nowoczesnymi. Jak się jednak okazało, było to błędne przekonanie, a enantiornity okazały się ślepą uliczką w ewolucji ptaków. Ze względu na ich różnorodność w pewnym momencie podgromada przeciwptaków stała się workiem, do którego wrzucano wszystkie małe mezozoiczne ptaki o niejasnym pokrewieństwie. Wprowadziło to niemały zamęt i zatarło jeden istotny fakt w ewolucji ptaków. Otóż równoległe z enantiornitami dynamicznie ewoluowała druga wielka grupa – Euornithes, do której należą wszystkie dziś żyjące ptaki. Jej przedstawiciele już w czasach dinozaurów byli dość liczni i prawie tak różnorodni jak enantiornity. Wiele gatunków było również podobnego pokroju i zajmowało te same nisze ekologiczne. Pamiętajmy też, że równoległe z enantiornitami i Euornithes żyły różnorodne gatunki określane mianem opierzonych dinozaurów.

Istnienie tylu grup jednocześnie ukazuje niebywale bogactwo tamtych ekosystemów i zapewne wywoływało zaciętą rywalizację. Przeciwptaki z czasem mogły paść ofiarą tej rywalizacji i, dodatkowo, zmieniających się warunków klimatycznych pod koniec okresu panowania dinozaurów. Mimo to ich gwałtowne i jednoczesne zniknięcie (podobnie jak dinozaurów) wciąż jest zagadką. Jak więc widać, pomimo coraz liczniejszych odkryć ukazujących bogactwo enantiornitów są one wciąż tajemniczą grupą ptaków, a wiele prehistorycznych zagadek dalej wymaga rozwikłania.

Specjalne podziękowania dla prof. Jingmai K. O'Connor z Instytutu Paleontologii Kręgowców i Paleoantropologii Chińskiej Akademii Nauk w Pekinie za udostępnienie zdjęć skamieniałości do artykułu.

Literatura

Bocheński Z.M. 1996. Ptaki Kopalne. Polska Fundacja Ochrony Przyrody PRO-NATURA, Kraków.

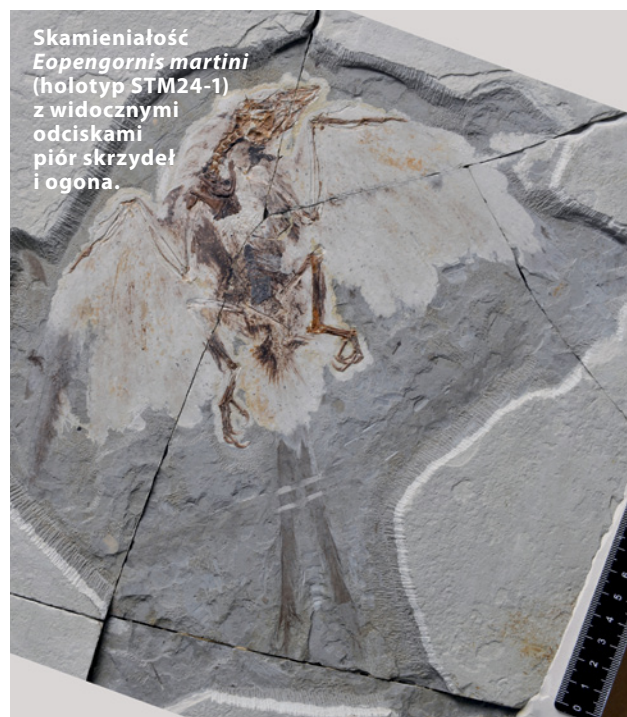
Chatterjee. 2015. The Rise of Birds: 225 Million Years of Evolution. Second edition. The Johns Hopkins University Press.

Dyke G., Vremir M., Kaiser G. i Nash D. 2012. A drowned Mesozoic bird breeding colony from the Late Cretaceous of Transylvania. *Naturwissenschaften* 99:435–442.

Elżanowski A. 1974. Preliminary note on the Palaeognathous bird from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica* 30: 103-109.

Elżanowski A. 1981. Embryonic bird skeletons from the Late Cretaceous of Mongolia. *Acta Paleontologica Polonica* 42: 147–176.

Hu H., O'Connor J.K. i Zhou Z. 2015. A New Species of Pengornithidae (Aves: Enantiornithes) from the Lower Cretaceous of China Suggests a Specialized Scansorial Habitat Previously Unknown in Early Birds. *PLoS ONE* 10 (6): e0126791.



Martin L.D. 1995. The Enantiornithes: terrestrial birds of the Cretaceous. *Cour. Forschungs. Senckenb.* 181: 23–36.

Mayr. G. 2016. Avian Evolution: The Fossil Record of Birds and Its Paleobiological Significance. Wiley-Blackwell.

Kobryń H. i Kobryńczuk F. 2006. Anatomia zwierząt 3. Wydawnictwa Naukowe PWN, Warszawa.

O'Connor J.K., Wang X., Chiappe L.M., Gao Ch., Meng Q., Cheng X. i Liu J. 2009. Phylogenetic Support for a Specialized Clade of Cretaceous Enantiornithine Birds with Information from a New Species. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29 (1): 188–204.

O'Connor J.K., Zheng X-R., Hu H., Wang X-L., Zhou Z-H. 2017. The morphology of *Chiappeavis magnapremaxillo* (Pengornithidae: Enantiornithes) and a comparison of aerodynamic function in Early Cretaceous avian tail fans. *Vertebrata Palasiatica* 55 (1): 41–58.

O'Connor J.K., Li Da-Qing, Lamanna M.C., Wang Min, Harris J.D., Atterholt J. i You H-L. 2015. A new Early Cretaceous enantiornithine (Aves, Ornithothoraces) from northwestern China with elaborate tail ornamentation. *Journal of Vertebrate Paleontology*. Edycja online: e1054035.

Peteya J.A., Clarke J.A., Li Q., Gao K-Q. i Shawkey M. 2017. The plumage and colouration of an enantiornithine bird from the Early Cretaceous of China. *Palaeontology* 60 (1): 55–71.

Sanz J.L., Chiappe L.M., Pérez-Moreno B.P., Buscalioni Á.D., Moratalla J.J., Ortega F., Poyato-Ariza F.J. 1996. An Early Cretaceous bird from Spain and its implications for the evolution of avian flight. *Nature* 382: 442-445.

Walker C.A. 1981. New subclass of birds from the Cretaceous of South America. *Nature* 292: 51-53.

Wang M., O'Connor J.K., Pan Y. i Zhou Z. 2017. A bizarre Early Cretaceous enantiornithine bird with unique crural feathers and an ornithuromorph plough-shaped pygostyle. *Nature Communications* 8: 14141.

Wang M., Zhou Z.-H., O'Connor J.K. i Zelenkov N.V. 2014. A new diverse enantiornithine family (Bohaiornithidae fam. nov.) from the Lower Cretaceous of China with information from two new species. *Vertebrata Palasiatica* 52(1): 31-76.

Zelenkov N.V. i Kurochkin E.N. 2015. Class Aves w Fossil vertebrates of Russia and adjacent countries. Fossil reptiles and birds. Part 3. Moscow: GEOS. P. 86-290.