

Da dinosaurerne fik fjer - Kompendium

Bent E. K. Lindow

lindow@snm.ku.dk

Gymnasielærerdag 2009

Workshoppen EVOLUTION

Statens Naturhistoriske Museum

Københavns Universitet

Indhold

Forord	2
Fjer - anatomi og udvikling	3
Fjers anatomi	3
Fjers udvikling – den gamle hypotese	5
Fjers biokemiske sammensætning	6
Fjers dannelse og udvikling	6
Fra dinosaur til fugl	10
Fuglenes nærmeste slægtninge	10
Fjers evolution	10
Op og flyve	13
Videre læsning og referencer	17

Forord

Dette kompendium er skrevet til Workshopen ”Evolution” på Statens Naturhistoriske Museum i forbindelse med Københavns Universitets Gymnasielærerdag den 30. januar 2009. I tilknytning til kompendiet findes på universitetets hjemmeside også en PowerPoint-præsentation med titlen ”Da dinosaurerne fik fjer”, der kan benyttes i et undervisningsforløb om emnet.

I dag ved vi, at fuglene udviklede sig for omkring 145 millioner år siden fra små, kødædende dinosaurer. Den ældst kendte fossile fugl, *Archaeopteryx*, blev fundet allerede i Bayern i Tyskland i 1861 og gav ophav til en længerevarende videnskabelig debat om fuglenes oprindelse. Først fra slutningen af 1960’erne begyndte man at få endelig afklaring på spørgsmålet. Her identificerede palæontologerne de første fossiler af en gruppe små til mellemstore, kødædende dinosaurer, dromaeosauriderne. De var ekstremt fuglelignende og havde en mængde anatomiske træk, som også kun findes hos fugle. Endelig har man fra midten af 1990’erne og fremad i Kina fundet fantastiske fossiler af små rovdinosaurer og fugle. De exceptionelle fossiler har bevaret aftryk af fjer og har dermed endelig slået fast, at fuglene nedstammer fra dinosaurerne.

Sideløbende hermed har forskere fra slutningen af 1990’erne og fremad underkastet selve fjers dannelselse, samt morfologiske og evolutionære udvikling nøjere studier. En mængde undersøgelser, har på mangfoldige måder bekræftet et udviklingsmønster, som man genfinder i fossiler af forhistoriske dinosaurer og fugle, og har forkastet gamle teorier fuldstændig.

Feltet omkring fjer og fugles evolution er i rivende udvikling, og der findes p.t. ikke nogen dansk bog, der opsummerer det fuldstændig. Dog vil jeg fremhæve to udmærkede værker der dækker emnet, nemlig udstillingskataloget til Zoologisk Museums udstilling *Fjer* (Strager *et al.*, 2006) og Per Christiansens bog *Dinosaurerne i nyt lys* (2004). Vil man give sig i kast med den engelske litteratur, er Luis Chiappes *Glorified Dinosaurs* (2007) den mest opdaterede oversigt over fuglenes udvikling, der eksisterer. En udvidet litteratur- og referenceliste findes bagest i dette kompendie.

I det følgende vil jeg gå i mere detaljer med fjers anatomi, dannelselse og morfologiske udvikling, samt gennemgå de mest opdaterede modeller for fjers og fugles evolution.

Kommentarer, forslag til forbedringer og korrektur er meget velkomne og kan mailes til forfatteren på email adressen: lindow@snm.ku.dk.

Fra tid til anden skriver jeg om nyt fra palæontologiens og geologiens verden på min internet-blog ”Stenfugle”. Her kommenterer jeg også på nye fund af forhistoriske fugle og dinosaurer, og skriver generelt om evolution, naturhistorie og formidling. På bloggen ligger der forskellige artikler og links, der kan bruges som yderligere internet-ressourcer for undervisningen i evolution og livets udvikling. Bloggens internet-adresse er: <http://stenfugle.blogs.ku.dk>.

Bent Lindow,

København, februar 2009.

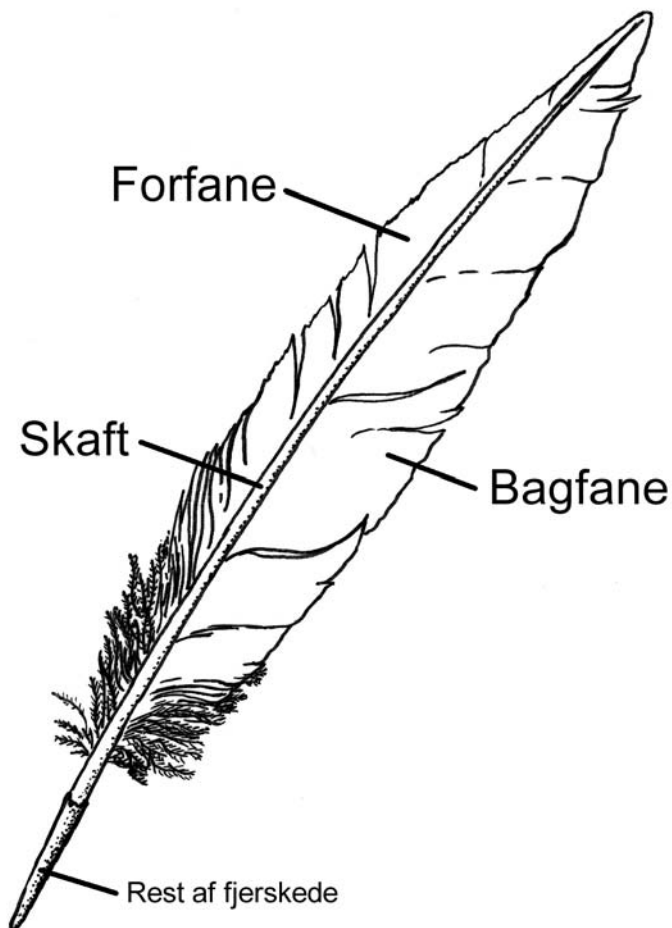
Fjer – anatomi og udvikling

Fjer er særlige strukturer i huden, der i dag kun findes hos fugle. Inden for de sidste 10 år har spektakulære fossile fund fra Kina imidlertid også gjort det klart at mange kødædende dinosaurer også havde fjer. Fundene viser, at fjer oprindeligt er udviklet som isolation; først efter en lang, gradvis proces, hvor fjerene blev mere komplekse, blev de til sidst anvendt til flyvning.

Fjer er dermed et glimrende eksempel på evolutionær *exaptation*. Exaptation den proces hvor evolutionen gradvist ændrer et organ eller organgruppe fra at have en funktion til at få en eller flere andre funktioner.

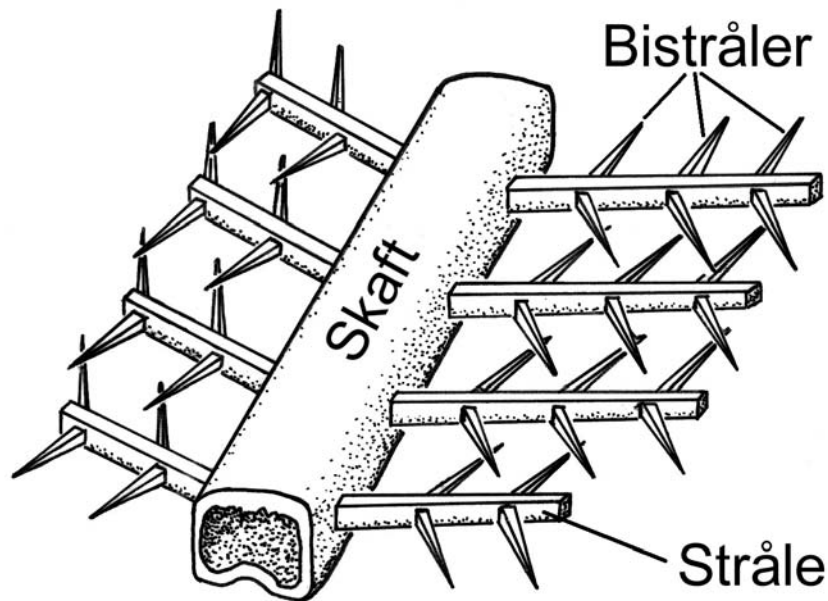
Fjers anatomi

Der findes mange forskellige slags fjer med forskelle i anatomi. En typisk *svingfjer* består af et langt skaft med to *faner* på hver side af skaftet; henholdsvis for- og bagfane (Figur 1).



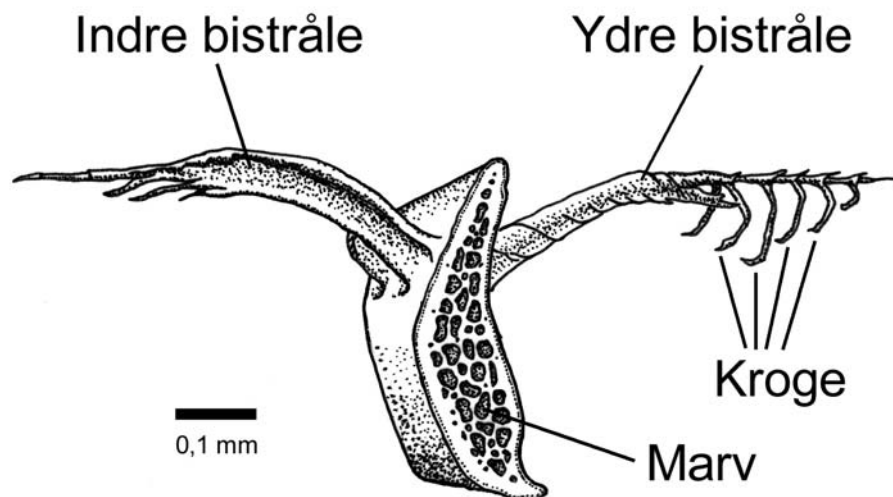
Figur 1. Svingfjer (efter Proctor & Lynch, 1993).

Fanerne består igen af *stråler*, der strækker sig ud fra skaftet, og strålerne forgrener sig igen i *bistråler* (Figur 2).



Figur 2. Skematisk oversigt over fanens struktur (efter Proctor & Lynch, 1993).

Bistrålerne opdeles igen i indre og ydre bistråler, alt efter om de sidder på den side af strålen, der er nærmest fjerens rod eller nærmest fjerens yderspids (Figur 3). De *indre bistråler* minder i tværsnit om et væltet komma, med en fortykket kant. De *ydre bistråler* bærer derimod fire til seks små kroge hver. Disse kan gribe fast i kanten på de indre bistråler, der sidder over for dem.



(c) Bent Lindow 2009

Figur 3. Snit igennem en stråle (efter Proctor & Lynch, 1993).

Bistrålerne griber dermed fast i hinanden, ligesom en naturlig velcrolukning. Det er dette system, der tillader fuglene at lukke fjerens faner sammen, når de er splittet ad. Prøv selv med fingrene skille fanerne på en fjer ad, så de bliver uordnede. Prøv derefter at lade fingrene løbe langs med fanerne og ”lyne dem sammen” igen.

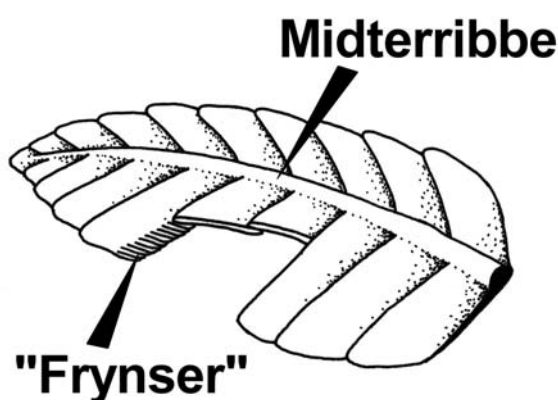
Dette fantastiske naturlige, system, der betyder at fuglefjer kan komme i uorden og derefter tillader fuglen selv at bringe dem i orden igen med sit næb, har gjort fuglefjer til de mest effektive strukturer til flyvning. En fugl kan flyve igennem tæt krat og få ”huller” i vingerne uden at der sker noget ved det – fjerene er dødt væv og fuglen kan reparere hullerne igen med sin naturlige lukkemekanisme. Ganske i modsætning til en flagermus eller de uddøde flyveøgler, hvor vingen består eller bestod af en levende hudmembran. De tåler eller tålte ikke samme hårdhændede behandling, uden at ejeren kommer fysisk til skade eller simpelthen ikke kan lette og flyve igen på grund af huller i vingens bæreplaner.

Det er dog ikke alle fjer, hvor bistrålerne har kroge. Andre typer fjer er udviklet til andre funktioner, hvor ikke er nødvendigt at have denne lukkemekanisme. For eksempel har dun og de dunede dele af dækfjer (fjerene på kroppens yderside) ikke kroge på bistrålerne, da deres formål er at varme.

Fjers udvikling – den gamle hypotese

Fjer er som beskrevet ovenfor en yderst kompleks struktur, der forgrener sig tre gange (skaft med stråler med bistråler og kroge). Nogle fjer har endda et biskaft; et ekstra skaft, der udspringer ved siden af hovedskaftet og selv kan besidde stråler, bistråler og kroge (Prum, 1999).

Den gamle hypotese for fjerens udvikling var til gengæld slående enkel: Fjer var omdannede krybdyrskæl, der gradvist havde udviklet sig. I løbet af udviklingen blev skællet opdeles gradvist på tværs (forløber for stråler) og der udvikledes en fortykket midterribbe (skaftet). Senere udvikledes der ”frynser” foran og bagpå de tværgående opdelinger, der igen gradvist udvikledes til stråler, bistråler og kroge (Figur 4).



Figur 4. Den gamle og forkerte model for en fjers gradvise udvikling fra et fladt krybdyrskæl (efter Kardong, 1998).

Hypotesen og dens tilhørende model er dog helt forkert. Fjers biokemiske sammensætning er helt anderledes end ”krybdyrskæl”; de dannes heller ikke på samme måde; og endelig er en fjer *ikke* en flad struktur (som et firbens skæl), men en rørformet struktur, der senere folder sig ud og bliver flad (Prum & Brush, 2002).

Ikke desto mindre kan man tit og ofte finde den gamle model beskrevet i ellers udmærkede moderne lærebøger om sammenlignende anatomi hos hvirveldyr eller ornitologi. Det skyldes at stort set al vores faktuelle viden om fjers dannelse og anatomiske udvikling først er grundigt undersøgt og revideret indenfor de sidste ti år!

Fjers biokemiske sammensætning

Fuglefjer består af to slags *keratiner* (hornstof); enkle α -keratiner og de mere komplekse β -keratiner. Også skællene på oversiden af fugles fødder består af α - og β -keratiner. Den samme sammensætning findes i skællene hos krokodiller, hvilket afstammer deres fælles aftsamning (både fugle og krokodiller tilhører archosaurernes gruppe) (Brush, 1996; Prum & Brush, 2002).

Den biokemiske sammensætning er helt forskelligt fra firbens (lepidosaurer) skæl, der udelukkende består af α -keratin (Brush, 1996; Prum & Brush, 2002).

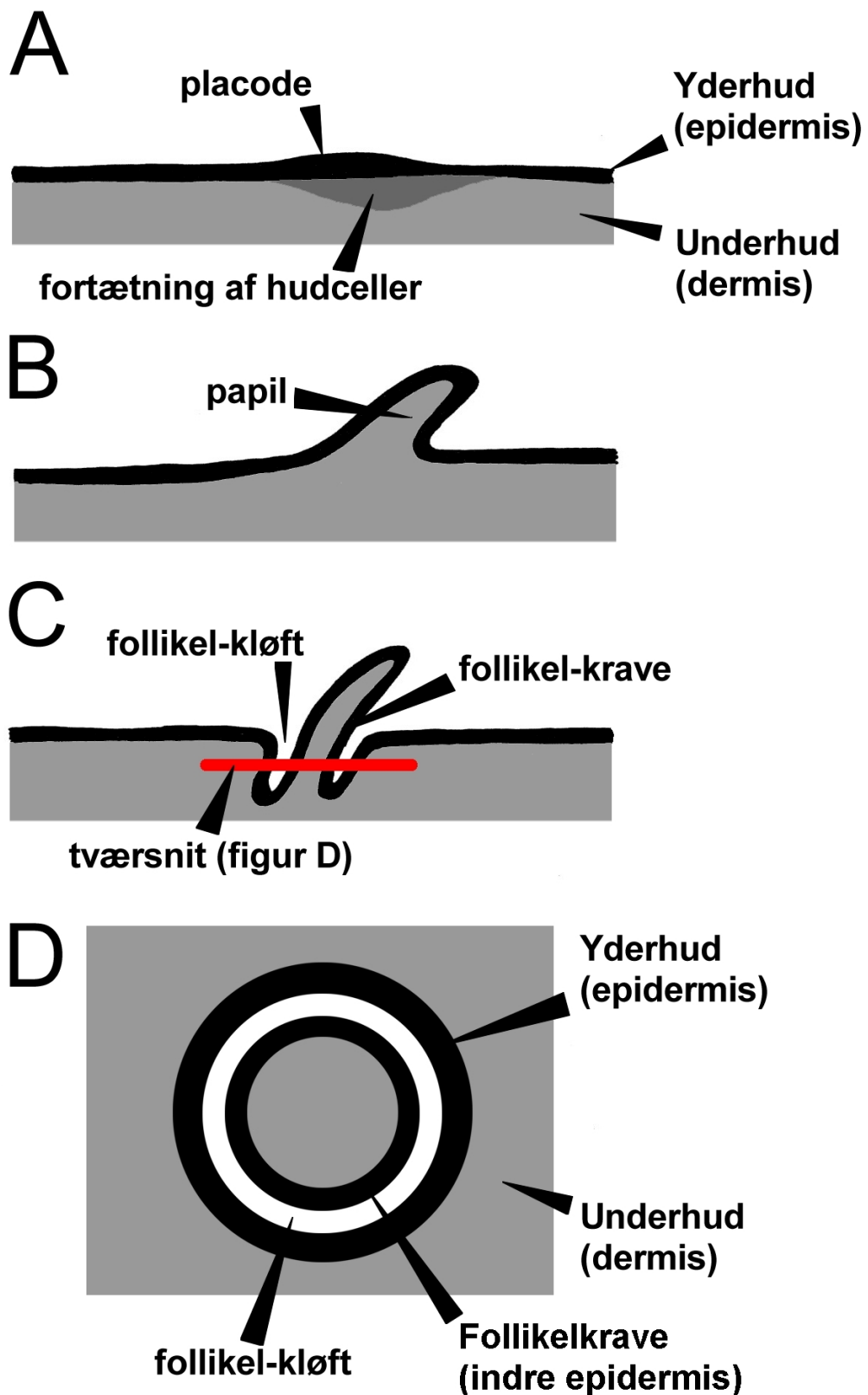
Endvidere dannes fjer fra en *placode*, en rund struktur, i modsætning til skæl, der dannes som en fortykket plade i huden. Dog består skællene på undersiden af fugles fødder udelukkende af α -keratiner. Det er et primitivt træk, der er bevaret hos fugle, og skællene på føddernes underside er dermed homologe med firbens skæl (Prum & Brush, 2002).

Fjers dannelse og udvikling

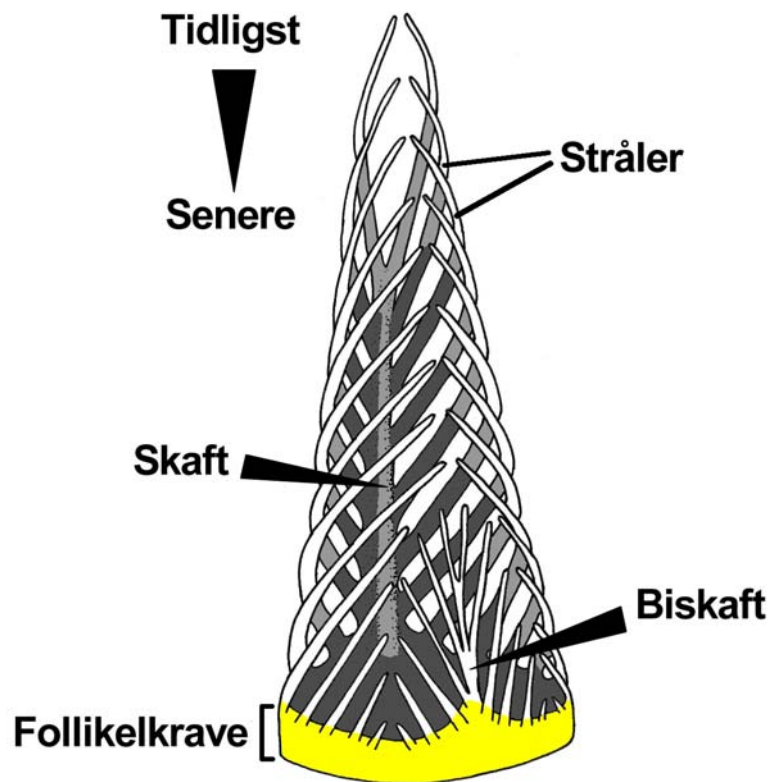
Fjer dannes fra en *placode*; placoder findes kun hos fugle og kun ved fjer og føddernes overskæl. Placoden opstår i yderhuden (*epidermis*) over en fortætning af hudceller i underhuden (*dermis*), og udvikles igennem et komplekst biokemisk sammenspil mellem underhud og yderhud (Figur 5A; Prum, 1999; 2005).

Fortsæt celledeling i underhuden danner en *papil*. Papillens celler deler sig hurtigst på rygside og den bliver derfor buet med en klar over- og underside (Figur 5B).

Derefter folder yderhuden indad og danner en kløft rundt om papillen (Figur 5C-D). Papillen bliver herefter omdannet til en rørformet *follikel*; det inderste lag yderhud bliver til *follikelkraven*. Det er i follikelkraven at fjeren som sådan vokser og dannes.



Figur 5. Skematisk model over udviklingen af en fjer-follikel. Se teksten for forklaring på de enkelte trin (A-D) (efter Prum, 1999: Fig. 2).



Figur 6. Skematisk model over dannelsen af skaft, biskaft og stråler i follikelkraven (efter Prum, 1999: Fig. 3).

Fjer er unikke blandt forgrenede biologiske strukturer, da de vokser og forgrener sig fra deres basis, *follikelkraven*, og ikke ved at opdele spidsen. I follikelkraven vokser fjerens ved at de fjerdannende celler, *keratinocytter*, deler sig og løbende bliver skubbet opad ved fortsat deling i lagene under sig. Efterhånden som de ældre keratinocytter skubbes opad, isoleres de fra næringsstoffer som underhudens pulpa hidtil har forsynet dem med, og til sidst dør de. De medfører at den ældste del af en fjer er den yderste spids, der dannes før de dele, der er nærmest kroppen. Den nederste del af fjerens skaftet dannes til sidst (Prum, 1999).

Fjerens forskellige bestanddele (skaft, biskaft, stråler, bistråler etc.) dannes i follikelkraven ved celledeling, som igen styres af et kompleks sammenspil mellem fire forskellige signalproteiner; *Bone Morphogenetic Protein 2 og 4*; *Noggin* og *Sonic Hedgehog* (Harris *et al.*, 2002; Yu *et al.*, 2002). Disse signalproteiner er i forvejen kendt for at en hovedrolle i forbindelse med dannelsen af lemmer og fingre (se f.eks. Zimmer, 1998 og Shubin, 2008).

Signalproteinerne har forskellige funktioner (Harris *et al.*, 2002; Yu *et al.*, 2002):

Bone Morphogenetic Protein 2 og 4 (BMP2 og BMP4) fremmer celledelingen, og er med til at danne skaft og stråler. *Noggin* indgår i et kompleks sammenspil med BMP2 og BMP4, hvor det hæmmer celledelingen og dermed afgrænser stråler og skafts form. Endelig fremkalder *Sonic Hedgehog* celledød (apoptosis) og danner dermed mellemrummene i mellem skaft og stråler.

Endelig er det i follikelkraven at farvestoffer indlejres i fjeren (Prum, 1999).

Overordnet kan man opsummere en fjers dannelse som sådan: En hul, spids kegle vokser opad. Når den når follikelkraven, opdeles den og splittes op til en forgrenet struktur, med forskellige niveauer af kompleksitet (alt efter om skaft, stråler, bistråler og kroge er tilstede eller fraværende). Når strukturen er kommet tilstrækkeligt langt op og har mistet sin dækkende fjerskede, folder fjeren sig ud.

Holder man sig denne generelle model for øje: en hul kegle der kan opsplittes og få forskellige niveauer af forgrening, kan man følge med i fjerens trinvis evolution hos dinosaurerne.

Fra dinosaur til fugl

Stort set alle fund af fjerede dinosaurer er gjort i de omkring 125 millioner år gamle Liaoning-afljæringer i Kina. Området var i begyndelsen af Kridttiden en sø i et område, der med jævne mellemrum blev ramt af kraftige askeskyer fra vulkanudbrud. En mængde dyr, heriblandt fugle, flyveøgler, pattedyr og små dinosaurer blev fanget i askeskyerne og omkom, for så senere at blive begravet i søen. Bevaringsforholdene på bunden af søen var så exceptionelle (og miljøet på bunden af søen så giftigt) at ikke kun knogler, men også bløde strukturer såsom skæl, fjer, pels, vingemembraner hos flyveøgler og endda maveindhold er bevaret.

Fuglenes nærmeste slægtninge

Moderne slægtskabsanalyser af skeletter af primitive fugle og dinosaurer har fastlagt af fuglenes nærmeste slægtninge var dromaeosauriderne; en gruppe små til mellemstore, kødædende dinosaurer. De var ekstremt fuglelignende og havde en mængde anatomiske træk, som også kun findes hos fugle: ønskeben; et bækken med bagudrettet skamben; hule knogler med luftsække og relativt lange arme 50-80 % af benlængden). Endvidere er dromaeosauriderne berømte (og berygtede) for at have en enorm seglformet ”slagteklo” på 2. tå på deres bagben (Christiansen, 2004).

Dromaeosauriderne varierede meget i størrelse, selvom deres skeletter mere eller mindre fulgte samme bygningsplan. Den hidtil kendte dromaeosaur er den lille *Microraptor*, der ikke vejede mere end 2-3 kilo (og i øvrigt havde korte vinger på både for- og bagben!). Større, kendte former er den 2 m lang og 15-20 kilo tunge *Velociraptor*; den 3 meter lange og 50-70 kilo tunge *Deinonychus* og endelig kæmpemæssige former som den op til 8 meter lange og måske op i mod 1 ton tunge *Utahraptor* (Christiansen i Strager *et al.*, 2006)

Fjers evolution

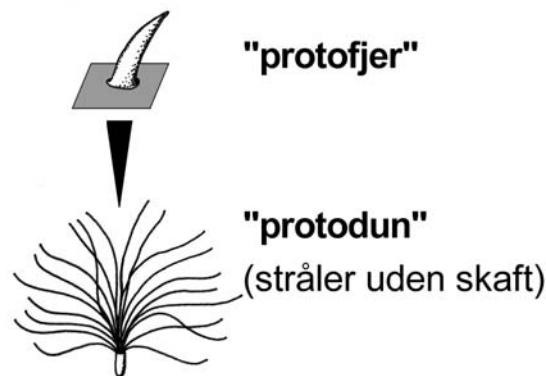
De hidtil ældst kendte fjer er bevaret på kroppen af den lille kødædende dinosaur *Epidexipteryx* fra det indre Mongoliet (Zhang *et al.*, 2008). Fjere ligner dog ikke nutidige fuglefjer, men er korte, rørformede og håragtige strukturer. Man har fundet aftryk af tilsvarende ’protofjer’ over hele kroppen hos flere forskellige små kødædende dinosaurer, blandt andet *Sinosauropteryx* og *Beipiaosaurus* fra de noget yngre Liaoning-afljæringer i Kina (Figur 7).



Figur 7. Tegning af protofjer langs halsen på den kødædende dinosaur *Beipiaosaurus* (efter Xu *et al.*, 2009: Fig. 2A).

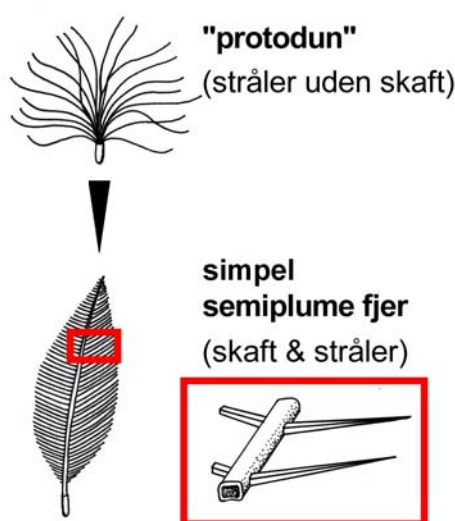
Der er ikke er tegn på, at nogle af disse dinosaurer kunne flyve (deres arme er alt for korte og de har ikke tegn på svingfjer). Derfor må fjerene oprindeligt være udviklet som isolation, da de i form minder om hår. Et isolerende lag på overkroppen ville også være fordel for små, aktive og sandsynligvis ensvarme ("varmblodede") kødædende dinosaurer.

Endvidere minder protofjerene i deres grundform om tynde, forlængede versioner af de kegleformede stadie en fuglefjer har *inden* den forgrener sig ved celledifferentiering i follikelkraven. Derefter har protofjerene kunne udvikle sig yderligere til et 'protodun' ved påbegyndende celledifferentiering i follikelkraven styret af sammenspillet mellem ovennævnte signalproteiner (Figur 8; Harris *et al.*, 2002).



Figur 8. Model for den trinvise udvikling af "protofjer" til "protodun" ved begyndende forgrening i follikelkraven (efter Prum 1999: Fig. 5).

Det næste trin i fjers udvikling, der kan dokumenteres hos dinosaurerne er længere fjer på armene og halen hos nogle dinosaurer. De fossile fjers struktur viser tydeligt at de har haft et centralt skaft og stråler, måske med bistråler og muligvis endda kroge. I den trinvise model for fjers evolution er dette tilføjelse af yderligere en kompleks en forgrening som et skaft til ovennævnte "protodun" (Figur 9).



Figur 9. Model for den trinvise udvikling af et "protodun" til en simpel semiplume fjer (efter Prum 1999: Fig. 5).

Disse fjer er blandt andet dokumenteret hos den kalkunstore dinosaur *Caudipteryx* (Figur 10).

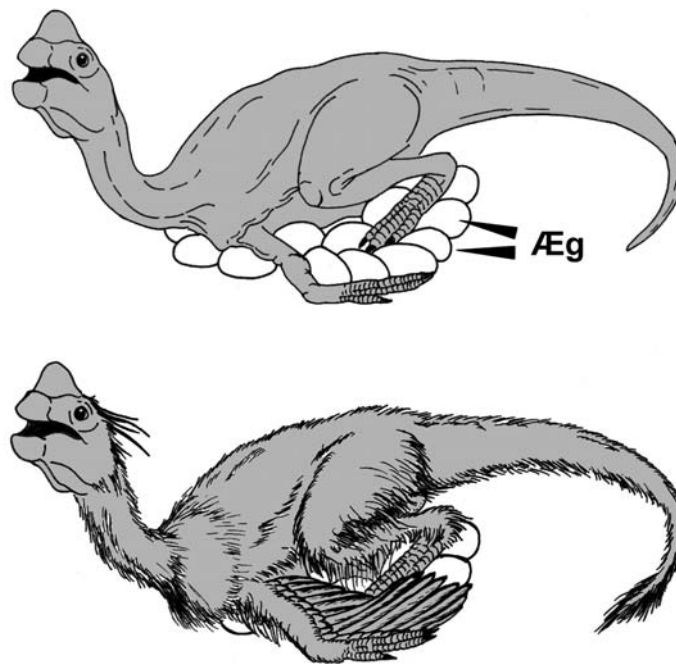


Figur 10. Rekonstruktion af den kødædende dinosaur *Caudipteryx* med stive fjer langs armene og på halen, ligesom de blev fundet på det originale fossil. *Caudipteryx* blev 80-90 cm lang og vejede 6-7 kilo (efter Luis Rey).

Ikke kun hos *Caudipteryx* men også hos en række større kødædende dinosaurer er der fundet rester af lange fjer på armene – en slags ”minivinger”. Disse dinosaurer var dog alt for tunge og deres arme alt for korte til, at de kunne flyve med deres små vinger. Spørgsmålet er derfor: Hvilken funktion havde disse ”halve vinger” og hvad kunne den evolutionære fordel være ved at gradvist udvikle længere vinger?

En oplagt mulighed var selvfølgelig opvisningsformål (både seksuelt og skræmmeeffekt), som man oplever det hos moderne fugle.

En anden velunderbygget hypotese er, at de lange fjer på armene dækkede over æg og unger, når kødædende dinosaurer rugede. Palæontologer har fundet en del fossile skeletter, der viser at de kødædende oviraptorider rugede på deres æg i en rede. En hel koloni af oviraptoriden *Citipati* er fundet, hvor de rugende dinosaurer var blevet begravet levende på deres reder af et jordskred. Fjer var dog ikke bevaret i de aflejringer hvor man fandt de rugende dinosaurer. Men man ved fra andre fossiler, at oviraptoriderne havde korte ’protofjer’ på kroppen og lange fjer på armene. En rekonstruktion af rugende oviraptorider henholdsvis med og uden fjer, hvor armenes position er nøjagtigt aftegnet som på fossilerne, viser at oviraptoriderne ville kunne dække over og ruge på et meget større antal æg, end hvis de ikke havde haft fjer (Figur 11; Hopp & Orsen, 2004).



Figur 11. Rekonstruktion af den oviraptoride dinosaur *Citipati* rugende på sin rede, henholdsvis med og uden fjer (efter Hopp & Orsen, 2004).

Det ville på kortsigt være en evolutionær fordel for den enkelte dinosaur, at den havde lidt længere fjer på armene. Den ville kunne dække og udruge et lidt større antal æg end sine artsfæller og dermed få mere afkom. På længere sigt ville det betyde at arveanlæggene for længere fjer ville blive hyppigere indenfor hele arten i en selvforstærkende proces.

Op og flyve

Det næste trin har været, at forklare hvorfor vingen udvikledes. De lange svingfjer skal have opnået et vist areal, før de kan skabe opdrift nok til at fuglen kan flyve. Endvidere skal der være en funktionel årsag og evolutionær fordel til, at dinosaurer begynder at baske med vingen – det der en dag blev til et egentligt vingeslag.

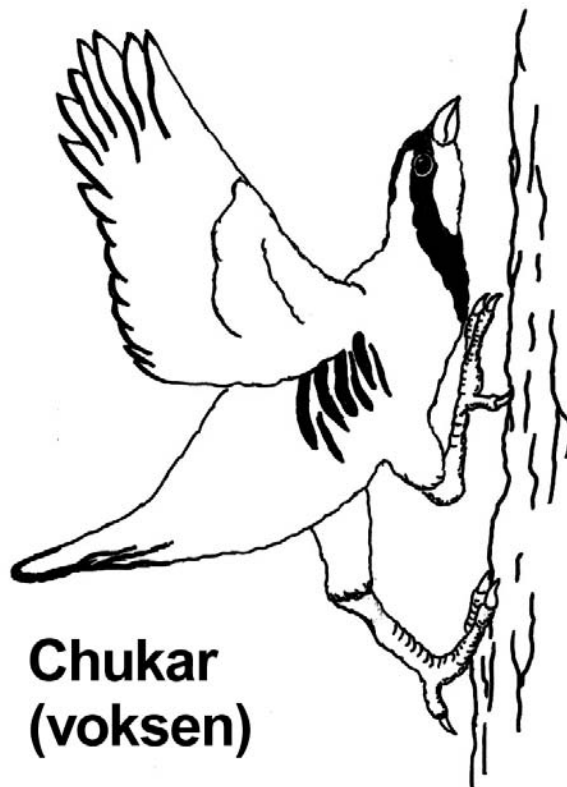
Siden 2003 har Kenneth Dial fra University of Montana sammen med flere andre forskere studeret dette spørgsmål. Og gennem praktiske forsøg med levende fugle, har de fundet en solid og ganske elegant løsning på spørgsmålet (Bundle & Dial, 2003; Dial, 2003a, 2003b; Dial *et al.*, 2006, 2008; Tobalske & Dial, 2007).

Et af de steder, hvor man kan finde en ufuldstændig 'halv vinge' i dag, er hos fugleunger. Mens fuglen vokser sig større, vokser deres svingfjer langs bagsiden af armen sig gradvist længere og længere, og bliver til sidst til en vinge.

Imens fjerene på armen er 'for korte' til at den kan flyve, har de alligevel en klar økologisk funktion: de tillader fugleungen at løbe hurtigt op ad stejle eller lodrette skrånninger. Dial og hans kollegers studerede kyllinger af Chukarhøns (*Alectoris chukar*), en hønsefugl i

fasanfamilien. Chukarhøns er redeflyende; det vil sige at kyllingerne kan bevæge sig rundt på egen hånd 12 timer efter at de er udklækket. I de første uger kan de ikke flyve, men har alligevel brug for at kunne komme hurtigt op i træer og skråninger, hvis de bliver angrebet af rovdyr.

Chukar (kylling)



Chukar (voksen)

Figur 11. Løbende chukarhøns, der forcerer stejle overflader, mens de basker med vingerne (efter Dial, 2003a og Dial *et al.*, 2008).

Og når Chukar-kyllingen skal løbe hurtig op af en stejl stamme eller lignende, så basker den som en gal med sine små stumpede, befjerede arme. Det er dette fænomen som Dial og hans kolleger har undersøgt. Baskeriet giver dog ikke direkte fuglen mere fart på. Effekten er mere indirekte. Det viser sig, at vingeslagene i stedet skaber en aerodynamisk kraft, der er rettet nedad mod fødderne. Det forbedrer fuglens 'vejpgreb' mod underlaget og medfører dermed at den kommer hurtigere op ad skråningen. Med andre ord har vingeslagene lidt den samme effekt som spoileren har på en Formel 1-bil.

Fuglens bevægelsesmetode kaldes WAIR – 'Wing Assisted Incline Running'; "vingeunderstøttet skråningsløb" på dansk, om man vil. En anden interessant detalje ved WAIR er, at det er det eksakt samme vingeslag som fuglen bruger når den flyver, som når den løber op ad en skråning. Det er altså ikke nødvendigt, at den skal ændre den måde og retning, den slår med vingerne på.

Voksne chukarhøns bruger vingerne på samme måde, når de løber op ad stejle skråninger og kan faktisk forcere lodrette træstammer (Figur 12).

Dermed kan man se den klare evolutionære fordel, som de små kødædende dinosaurer har haft ved at have fjer på armene: Når de skulle hurtigt op i træerne, på flugt fra større, kødædende dinosaurer, så ville de kunne få bedre vejgreb op ad stammen ved at baske med armene. Og i det lange løb var det de dinosaurer, der nået hurtigst op i træet, der overlevede og fik mest afkom: dem med de længste fjer på underarmene. Deres gener for længere fjer blev givet videre til næste generation og så fremdeles til sidst var fjerene lange og overfladen stor nok til at en egentlig vinge, der kunne flyve, var opstået.

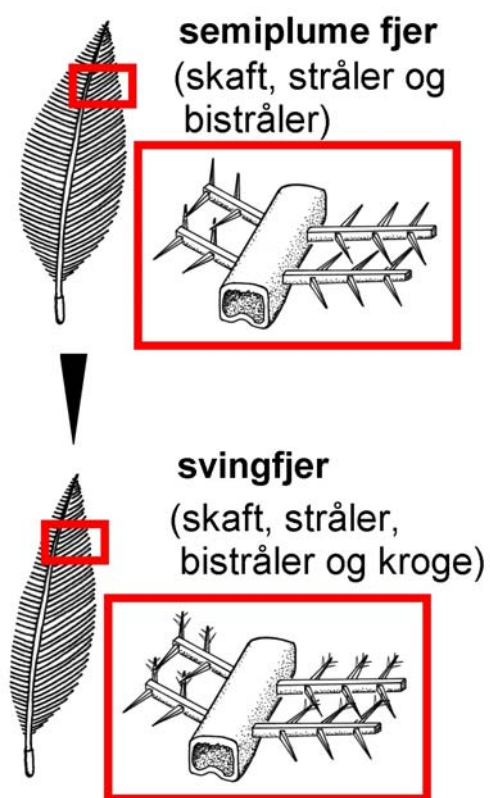
Det var det trin, der blev opnået med oldfuglen *Archaeopteryx* for 145 millioner år siden. *Archaeopteryx* var et lille dyr på størrelse med en krage eller en skade. Dens skelet er ikke særlig fugleagtigt; tværtimod. Skelettet minder mest af alt om en dromaeosaurid dinosaur, kraniet har små tænder i kæberne og ikke noget næb. De relativt lange arme har tre frie fingre med veludviklede kløer; hos nutidens fugle er de tre fingre vokset sammen og kløerne er som regel forsvundet. Endelig er halen en lang knoglet krybdyr-hale; ikke en kort gumpehale som hos nutidige fugle (Lindow, 2008).

Så hvis man kun kigger på skelettet, er der umiddelbart bare tale om en lille kødædende dinosaur.

Men da det første eksemplar blev fundet i 1861, var der ingen tvivl om, at det her var en forhistorisk fugl. For der var tydelige aftryk af fjer i kalkstenen under vingerne og ned langs halen. Fjer kendtes dengang kun hos en eneste gruppe hvirveldyr: fuglene – man havde ganske enkelt fundet den tidligst kendte fugl!

At der er bevaret aftryk af fjer sammen med skelettet, er i sig selv ganske exceptionelt. Det er ekstremt sjældent at kroppens bløde dele såsom hud, indvolde, muskler og fjer bevares; de er det første der spises af ådselædere og nedbrydes af mikroorganismer. Men miljøet på bunden af den fortidige lagune var simpelthen stygt. Der var galopperende iltsvind og sammen med et ekstremt højt saltindhold, betød det at ingen ådselædere kunne leve der. Fjerene at dannede et aftryk i mudderet, inden de og de andre bløddele endelig rådne væk og da kalkmudderet senere hærdede til kalksten, blev aftrykket af fjerene bevaret.

De sidste træk, der skulle udvikles i fjerens trinvis evolution var tilføjelsen af kroge på bistrålerne, der holdt strålerne sammen og gav en hel overflade eller bæreplan til at give opdrift, samt en gradvis mere asymmetrisk fjer (Figur 12).



Figur 12. Model for det sidste trin i fjerens trinsvist mere komplekse form; fra en kompleks semiplume fjer til en svingfjer (efter Prum 1999: Fig. 5).

For at opsummere, så tyder alle fakta på, at fjer oprindeligt er udviklet som hår- eller pels lignende isolation hos små kødædende dinosaurer. Senere har længere fjer på armene fungeret som skærm for æg og unger hos rugende rovdinosaurer. Disse "halve vinger" har givet mindre kødædende dinosaurer en aerodynamisk fordel ved løb op af stejle flader og træstammer under flugt fra rovdyr. Sideløbende kan svingfjerene have fungeret i opvisningsformål (seksuelt og skræmmeeffekt). Først til sidst er svingfjer udviklet til flyvning (egentlig vinge). Igennem hele den evolutionære proces er fjer blevet gradvist mere komplekse.

Videre læsning og referencer

Videre læsning

Christiansen, P. (2004): *Dinosaurerne i nyt lys*. Gads Forlag, 264 s.

Strager, H., Post, M. H. & Engel, J. (2006): *Fjer*. Zoologisk Museum, Københavns Universitet, 115 s.

Chiappe, L. (2007): *Glorified Dinosaurs. The Origin and Early Evolution of Birds*. John Wiley & Sons, Hoboken, 263 s.

Referencer

Brush, A.H. (1996): On the origin of feathers. *Journal of Evolutionary Biology* **9**, pp 131-142

Bundle, M.W. & Dial, K.P. (2003): Mechanics of wing-assisted incline running. *The Journal of Experimental Biology* **206**, pp 4553-4564

Dial, K.P. (2003): Wing-assisted incline running and the evolution of flight. *Science* **299**, s. 402-404

Dial, K.P. (2003): Evolution of avian locomotion: Correlates of flight style, locomotor modules, nesting biology, body size, development and the origin of flight. *The Auk* **120**, pp 941-952

Dial, K.P., Randall, R.J. & Dial, T.R. (2006): What Use Is Half a Wing in the Ecology and Evolution of Birds? *Bioscience* **56** (5), s. 437-445

Dial, K.P., Jackson, B.E. & Segre, P. (2008): A fundamental avian wing-stroke provides a new perspective on the evolution of flight. *Nature* **451**, s.985-989

Harris, M.P., Fallon, J.F. & Prum, R.O. (2002): *Shh-Bmp2* Signaling Module and the Evolutionary Origin and Diversification of Feathers. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* **294**, pp 160-176

Hopp, T.P. & Orsen, M.J. (2004): Dinosaur Brooding Behavior and the Origin of Flight Feathers, s. 234-250 i: Currie, P.J., Koppelhus, E.B., Shugar, M.A. & Wright, J.L. (red.): *Feathered Dragons. Studies on the Transition from Dinosaurs to Birds*. Indiana University Press, Bloomington, Indiana.

Kardong, K.V (1998): *Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution. Second Edition*. WCB McGraw-Hill, 747 s.

Lindow, B.E.K. (2008): *Archaeopteryx*, s. 361-388 i: Brian Regal (ed.): *Icons of Evolution. An Encyclopedia of People, Evidence, and Controversies. Volume II*. Greenwood Press, Westport, Connecticut

- Proctor, N.S. & Lynch, P.J. (1993): *Manual of Ornithology*. Yale University Press, New Haven, 340 s.
- Prum, R.O. (1999): Development and Evolutionary Origin of Feathers. *Journal of Experimental Zoology (Mol. Dev. Evol.)* **285**, s. 291-306
- Prum, R.O. (2005): Evolution of the Morphological Innovations of Feathers. *Journal of Experimental Zoology (Mol. Dev. Evol.)* **304B**, pp 570-579
- Prum, R.O. & Brush, A.H. (2002): The evolutionary origin and diversification of feathers. *The Quarterly Review of Biology* **77** (3), pp 261-295
- Shubin, N. (2008): *Your Inner Fish. A Journey into the 3.5-billion-year History of the Human Body*. Pantheon Books, 230 s.
- Tobalske, B.W. & Dial, K.P. (2007): Aerodynamics of wing-assisted incline running in birds. *The Journal of Experimental Biology* **210**, s. 1742-1751
- Xu, X., Zheng, X. & You, H. (2009): A new feather type in a nonavian theropod and the early evolution of feathers. *Proceedings National Academy of Sciences* **106** (3), s. 832-834
- Yu, M., Wu, P., Widelitz, R.B. & Chuong, C.-M. (2002): The morphogenesis of feathers. *Nature* **420**, s. 308-312
- Zhang, F., Zhou, Z., Xu, X. Wang, X. & Sullivan, C. (2008): A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers. *Nature* **455**, s. 1105-1108
- Zimmer, C. (1998): *At the Water's Edge. Macroevolution and the Transformation of Life*. The Free Press, New York, 290 s.