WIKTORIA GORNIG

*Instytut Biologii Środowiskowej
Zakład Paleozoologii
Sienkiewicza 21, 50-335 Wrocław
E-mail: wiktoria.gornig@uwr.edu.pl*

CZY TYRANOZAUER MIAŁ SKRZYDŁA? PIÓRA U NIEPTASICH DINOZAUROW

WPROWADZENIE

Nie ma prawdopodobnie grupy prehistorycznych zwierząt wywołujących takie emocje, jak dinozaury. Z tego zainteresowania korzystają zarówno placówki naukowe i muzea, przyciągając rzesze spragnionych wiedzy entuzjastów, jak i przemysł filmowy, odzieżowy czy zabawkowy, komercjalizując pradawne gady. W związku z tym pojawiają się rozmaite interpretacje dotyczące prawdopodobnego wyglądu tych mezozoicznych krewniaków ptaków. Najbardziej rozpowszechnionym i zakorzenionym wyobrażeniem są oczywiście pokryte łuskami, zębate potwory, wyglądające po prostu „gadzio”.

Celem niniejszego artykułu jest zaprezentowanie obecnego stanu wiedzy dotyczącej pokrycia ciała dinozaurów piórami, ze szczególnym uwzględnieniem jednego z najsłynniejszych przedstawicieli grupy, tyranozaura (*Tyrannosaurus rex*).

SYSTEMATYKA DINOZAUROW

Dinozaury stanowią dużą, monofiletyczną grupę archozaurów (Archosauria) i pozostają najlepiej rozpoznawalnymi przedstawicielami kładu. Są blisko spokrewnione z żyjącymi dziś krokodylami i z wymarłymi pterozaurami. Powstały w triasie jako pierwotnie dwunożne zwierzęta z chwytną dłoń. Od początku jury gwałtownie różnicowały się, tworząc mnogość form i gatunków. Powszechnie dinozaury dzielimy na dwie grupy: dinozaury ptasiomiedniczne (Ornithischia) oraz gadziomiedniczne (Saurischia). Mimo że zgodnie z nazewnictwem podział ten opiera się m.in.

na budowie miednicy, zdaniem większości badaczy odzwierciedla on rzeczywiste pokrewieństwo między przedstawicielami każdej z tych grup. Dinozaury ptasiomiedniczne były w większości dużymi, nierzadko uzbrojonymi i mocno wyspecjalizowanymi roślinożercami, dinozaury gadziomiedniczne obejmowały gigantyczne długoszyje zauropody (Sauropoda) i drapieżne teropody (Theropoda) (Ryc. 1). O tych ostatnich można powiedzieć, że w sensie filogenetycznym żyją do dziś - ich potomkami są ptaki (BENTON 2004). W ostatnich latach pojawiły się również alternatywne hipotezy dotyczące klasyfikacji dinozaurów, łączące ze sobą teropody i dinozaury ptasiomiedniczne w kład Ornithoscelida (BARON i współaut. 2017), ale do ich ostatecznego potwierdzenia lub wykluczenia potrzebne są dalsze badania i analizy.

SKĄD SIĘ BIORĄ PIÓRA?

Pióra stanowią najbardziej skomplikowane pokrycie ciała wśród kręgowców i obecnie występują tylko u ptaków. Wyróżnia się wiele typów piór, które w zależności od budowy i miejsca występowania spełniają rozmaite funkcje: lotne, termoizolacyjne, pokazowe, a nawet dotykowe (PRUM 1999, STETTENHEIM 2000, PRUM i BRUSH 2002).

Niewiele wiadomo na temat dokładnego pochodzenia piór i dziś można się tylko domyślać, jaką pierwotną funkcję miały spełniać. Istnieje kilka hipotez: wyewoluowały, aby pomóc utrzymać stałą temperaturę ciała, chroniły przed wodą, miały pełnić funkcje pokazowe lub dotykowe. Starsza i swego czasu niezwykle popularna hipoteza, mówią-

Pióra są dość wytrzymałymi strukturami, ale rzadko ulegają fosylizacji. Niemniej ich odciski są znajdowane w niektórych typach drobnoziarnistych skał, m.in. w wapieniach czy cieniutkich łupkach (NORELL i XU 2005). Pióra znane są także z mezozoicznych bursztynów (SCHLEE 1973, XING i współaut. 2016).

PIÓRA U TEROPODÓW

Nie mamy w tej chwili żadnych wątpliwości, że wiele nieptasich teropodów było opierzonych. Są na to liczne bezpośrednie dowody. Wśród nich między innymi: odciski w skałach (XU i współaut. 1999, 2003), ślady przyczepu piór na kościach łokciowych (TURNER i współaut. 2007, DEPALMA i współaut. 2015, FUNSTON i CURRIE 2016), wykształcenie pygostylu (zrośniętych kręgów ogonowych), na którym oparte są pióra (LEE i współaut. 2014), a nawet tak spektakularne znaleziska, jak opierzony ogon młodocianego dinozaura zachowany w bursztynie (XING i współaut. 2016). W niektórych przypadkach skamieniałości są tak dobrze zachowane, że można zaobserwować i zbadać tak drobne struktury jak melanosomy, co z kolei umożliwia poznanie kolorystyki wymarłych gadów (LI i współaut. 2010, 2012; ZHANG i współaut. 2010). Melanosomy to niewielkie organella, które występują w komórkach zwanych melanocytami i produkują barwnik melaninę (VINTHER i współaut. 2008). Najwięcej skamieniałości o tak dobrym stanie zachowania pochodzi z chińskiej prowincji Yixian.

Pierwsze znane nauce pióra zachowane w materiale kopalnym należą do słynnego praptaka archeopteryksa (*Archaeopteryx lithographica*) odkrytego w 1861 r. Zwierzę to miało na ciele kilka typów piór, w tym zaawansowane asymetryczne lotki stadium piątego występujące na ogonie i kończynach, tworzące skrzydła. Występowały one także na kończynach dromeozaurydów (*Microraptor*, *Zhenyuanlong*) oraz na ogonach niektó-

rych troodonów (*Jianianhualong*) (NORELL i XU 2005, LÜ i BRUSATTE 2015, XU i współaut. 2017).

Struktury z symetrycznymi chorągiewkami występowały między innymi na ogonach i przednich kończynach owiraptorozauroidów (*Caudipteryx*, *Similicaudipteryx*, *Protarcheopteryx*), na ogonach niektórych dromeozaurydów (*Changyuraptor*) i troodontydów (*Jinfengopteryx*) (Ryc. 2), czy obu parach skrzydeł bazalnych eumaniraptorów (*Anchiornis*) (HAN i współaut. 2014, XU i GUO 2009).

Protopióra stadium trzeciego wykazano na ciele należącego do compsognatydów *Sinosauropteryx*, na przednich kończynach należącego do ornitomimozauroidów *Ornithomimus*, u owiraptorozauroidów (*Caudipteryx*, *Protarcheopteryx*), a także najprawdopodobniej u prymitywnego tyranozauroida *Dilong* (XU i współaut. 2010, ZELENITSKY i współaut. 2012).

Pozbawione stosiny pęczki promieni (stadium 2) występowały m.in. u compsognatydów (*Sinosauropteryx*, *Sinocalliopteryx*), tyranozauroidów (*Dilong*, *Yutyranus*) czy dromeozauroidów (*Sinornithosaurus*) (JI i współaut. 2007, XU i współaut. 2010).

Nierozgałęzione monofilamenty (stadium 1) występują zarówno u bardziej zaawansowanych celurozaurów takich jak alwarezauridy (*Shuvuuia*), jak i mniej zaawansowanych teropodów, jak *Sciurumimus* o niepewnej pozycji systematycznej (SCHWEITZER i współaut. 1999, XU i GUO 2009, RAUHUT i współaut. 2012). Niezwykle struktury tego stadium (ang. elongated broad filamentous feathers, EEBF; wydłużone szerokie filamentowe pióra) prezentowały także terizinozaurydy. U wczesnokredowego *Beipiaosaurus inexpectus* (Ryc. 3) na głowie, szyi i przednich kończynach znajdowały się długie i sztywne protopióra o prawdopodobnej funkcji wizualnej (XU i współaut. 2009). Podobne elementy odnaleziono na grzbiecie nieco młodszego *Jianchangosaurus yixianensis* (PU i współaut.

Ryc. 2. *Jinfengopteryx elegans*, upierzony przedstawiciel troodonów – zaawansowanych nieptasich dinozaurów (rys. W. Gornig).

Ryc. 3. *Beipiaosaurus inexpectus* – długie „kolce” na głowie, grzbiecie, kończynach i ogonie to protopióra typu EEBF (rys. W. Gornig).

2013), a być może nawet u tyranozauroidów i kompsognatydów (XU i współaut. 2010).

Najbardziej bazalnym teropodem, u którego na pewno obserwujemy pióra, jest wspomniany *Sciurumimus albersdoerferi* znaleziony w osadach późnej jury. Jego nazwa oznacza „udający wiewiórkę” i odnosi się do długiego, pokrytego puszystymi protopiórami ogona, który rzeczywiście może przypominać tę samą część ciała wiewiórek. Pióra były prostej budowy, nierozgałęzione, przypominające stadium 1 ich ewolucji (RAUHUT i współaut. 2012). *Sciurumimus* jest gatunkiem o niepewnej pozycji systematycznej między innymi dlatego, że jedyne znane szczątki należą do osobnika młodocianego. Badacze klasyfikują go albo jako bazalnego celurozaura (GODEFROIT i współaut. 2013) albo wręcz jako przedstawiciela prymitywniejszych megalozauroidów (RAUHUT i współaut. 2012, 2018).

ZRÓŻNICOWANIE UPIERZENIA TEROPODÓW

Oprócz piór odpowiadających swoim wyglądem poszczególnym stadiom rozwojowym proponowanym przez PRUMA (1999), w materiale kopalnym znajdują się także struktury, które różnią się od tych proponowanych w modelu. Protopióra pędzelkowate, składające się z pojedynczej osi, rozgałęzione promieniście wyłącznie na samym końcu pokrywały m.in. ciała *Sinornithosaurus*, *Beipiaosaurus* czy *Yi* (XU i współaut. 2009, 2015). U niektórych grup bardzo wczesnych ptaków (*Confuciusornithiformes*, *Enanthiornithes*) oraz niektórych skansoriopterygidów (jak *Epidexipteryx*) stwierdzono występowanie unikatowych wstążkowatych piór na ogonie (ang. proximally ribbon-like pennaceous feathers, PRPF; proksymalnie wstążkowate chorągiewkowe pióra). Pióra te miały nie-źródnicowaną na promienie część proksymalną, natomiast na końcach wykazywały typową, chorągiewkową strukturę (O'CONNOR i współaut. 2012). U *Epidexipteryx* potwierdzono także występowanie innego rodzaju elementów, gdzie promienie ułożone były równolegle do siebie i wyrastały ze wspólnej, membranopodobnej struktury (ZHANG i współaut. 2008).

Wiele opierzonych celurozaurów, szczególnie tych bardziej zaawansowanych, było pokrytych rozmaitymi typami piór, podobnie jak u dzisiejszych ptaków (MARTYNIUK 2012). Wykazano także różnice w upierzeniu między osobnikami juwenilnymi i dorosłymi. Przednie kończyny młodych *Ornithomimus edmontonicus* pozbawione były dużych piór na, które występowały u osobników dorosłych. Pióra te mogły odgrywać jakąś rolę

w życiu dorosłego osobnika, np. w godach (ZELENITSKY i współaut. 2012). Również młodociane *Similicaudipteryx yixianensis* miały inne pióra niż osobniki dorosłe. Między innymi brakowało im drugorzędowych lotek, a pierwszorzędowe były znacznie krótsze niż te, które znajdowały się u przedstawicieli w pełni dojrzałych (XU i współaut. 2010).

Ciekawym, prawdopodobnym zjawiskiem jest także występowanie różnego typu pokryć na różnych częściach ciała. Taka sytuacja może występować u późnojurajskiego kompsognatyda *Juravenator starki*. Dolna część ogona tego dinozaura była pokryta łuskami, natomiast górna najprawdopodobniej prostymi filamentami (GÖHLICH i CHIAPPE 2006, CHIAPPE i GÖHLICH 2010).

Wiele nieptasich celurozaurów miało tzw. pennibrachia, czyli przednie kończyny z długimi piórami o budowie skrzydła, ale nie służące do lotu czy szybowania (SULLIVAN i współaut. 2010). Najwcześniejsze pojawiły się u ornitomimozauroidów; składały się z prostych piór o niepołączonych promykami chorągiewkach i najprawdopodobniej dobrze sprawowały się w rytuałach godowych (ZELENITSKY i współaut. 2012). U terizinozauroidów pennibrachia tworzone były przez wydłużone szerokie filamentowe pióra (XU i współaut. 2009). U owiraptorozaurów złożone były już z dobrze wykształconych, symetrycznych piór. Warto wspomnieć, że wiele szczątków tych zwierząt znajdowano w gnieździe w charakterystycznej siedzącej pozycji z przednimi kończynami rozłożonymi na boki, co sugeruje wysiadanie jaj i osłanianie ich za pomocą długich piór (FUNSTON i CURRIE 2016). Część niewielkich dromeozauroidów miała dobrze rozwinięte skrzydła, które umożliwiały szybowanie, a w przypadku *Microraptor* być może nawet lot (DECECCHI i współaut. 2016). U innych (*Velociraptor*, *Dakotaraptor*) występują charakterystyczne guzki na kości łokciowej, wskazujące na występowanie mocnych lotek, pomimo faktu, że zwierzęta te były stosunkowo duże i lokomocja w powietrzu była u nich wykluczona. Najprawdopodobniej guzki te stanowiły pozostałość po niedużych szybujących/latających przodkach. Ich potomkowie (*Velociraptor*, *Dakotaraptor*) używali pennibrachiów np. do stabilizacji pozycji ciała przy polowaniu, ochrony młodych czy wysyłania sygnałów wizualnych, zarówno agonistycznych, jak i antagonistycznych (DEPALMA i współaut. 2015, TURNER i współaut. 2007).

Warto wspomnieć, że u części dinozaurów skrzydła występowały zarówno na kończynach przednich, jak i na tylnych. Dotyczyło to kilku bazalnych eumaniraptorów (*Anchiornis*), bazalnych awiali (*Sapeornis*, *Pedopenna*) i niektórych bazalnych dromeozau-

rów (*Microaptor*, *Changyuraptor*) (ZHENG i współaut. 2013, HAN i współaut. 2014).

Niektórzy badacze nie zgadzają się z tym, że ślady filamentów niektórych prymitywniejszych celurozaurów (*Sinornithosaurus* czy *Dilong*) są faktycznie protopiórami, a pozostawione w skałach odciski interpretują raczej jako pozostałości po włóknach kolagenowych (LINGHAM-SOLIAR i współaut. 2007). Zważywszy jednak na to, że ślady struktur są stosunkowo duże w porównaniu do tych, które pozostawiają kolagenowe włókna, ułożone podobnie jak pióra współczesnych ptaków i dodatkowo zawierają ślady melanosomów, można z dużym prawdopodobieństwem uznać, że są to jednak pozostałości protopiór (XU i współaut. 2010).

Protopióra z całą pewnością pojawiły się u przodka celurozaurów. Wśród innych grup teropodów (Coelophysoidea, Ceratosauria, Carnosauria oraz Megalosauroida, jeżeli wykluczmy *Sciurumimus*) dotychczas nie odnaleziono śladów tego typu pokrycia. Co więcej, istnieją odciski ich łusek. Należy przy tym mieć na uwadze, że pióra są strukturami, które mogą się w materiale kopalnym nie zachować lub zostać niechcący pominięte przez badaczy (BARRETT i współaut. 2015).

PIÓRA U DINOZAUROW PTASIOMIEDNICZNYCH (I NIE TYLKO)?

Wśród dinozaurów nie tylko teropody mogły mieć pióra i protopióra. Niektórzy naukowcy upatrują tych struktur u dinozaurów ptasiomiednicznych. *Kulindadromeus zabaikalicus* żyjący w środkowej jurze był jednym z najbardziej niezwykłych przedstawicieli tej grupy. Jego głowę, szyję i tułów pokrywały struktury niezwykle podobne do piór stadium 1. W obszarach ramienia i uda miał natomiast struktury przypominające stadium 3. Dodatkowo, na jego łydkach znaleźć można wyjątkowe, wstążkopodobne elementy, nieprzypominające żadnych z występujących dziś piór. Reszta ciała zwierzęcia (dolne części kończyn i ogon) pokryta była zróżnicowanymi łuskami (GODEFROIT i współaut. 2014). *Tianyulong confuciusi* był późnojurajskim heterodontozaurem (LIU i współaut. 2012) znalezionym w formacji Yixian (prowincja Liaoning). Jego grzbiet pokryty był stosunkowo długimi, nierozgałęzionymi, włóknistymi filamentami (ZHENG i współaut. 2009). Podobne struktury znaleziono u występującego we wczesnej kredzie na podobnym obszarze *Psittacosaurus*. U tego gatunku rząd długich na około 16 centymetrów, sztywnych i grubych filamentowych wytworów występował tylko w proksymalnej części ogona. W związku z tym wyklucza się

termoregulacyjne funkcje tych struktur (nie okrywają całego ciała zwierzęcia). Najbardziej prawdopodobne jest, że mogły one pełnić funkcje pokazowe (np. podczas godów). Poza tym całe ciało *Psittacosaurus* było pokryte łuskami (MAYR i współaut. 2002).

Sięgając nieco dalej i już poza grupę dinozaurów, spokrewnione z nimi pterozaurowie (*Pterosauria*) również charakteryzowały się niezwykłym pokryciem ciała, tak zwanymi pyknofibrami (ang. pycnofibers). Były to filamentowe struktury zarówno pojedyncze, jak i rozgałęziające się, przypominającymi stadia 1 i 2 rozwoju ewolucyjnego piór. Struktury różniły się morfologią w zależności od tego, na której części ciała występowały (WANG i współaut. 2002, YANG i współaut. 2018).

POTENCJALNA HOMOLOGIA?

Nie wiadomo, czy pióra teropodów i filamentowe struktury występujące na ciałach dinozaurów ptasiomiednicznych i pterozaurów są homologiczne. Jeżeli tak, znaczyłoby to, że struktury te pojawiły się już we wczesnym triasie, jeszcze przed rozdzieleniem się wszystkich linii. Naukowcy pod tym względem zachowują jednak dużą dozę sceptycyzmu (NORELL i XU 2005, BARRETT i współaut. 2015).

Zostało zauważone, że filamentowe struktury u *Psittacosaurus* i *Tianyulong* różnią się morfologią od protopiór teropodów. Potencjalna homologia z protopiórami jest możliwa, ale prawdopodobne jest także, że elementy te są mocno przekształconymi łuskami (MAYR i współaut. 2002, BARRETT i współaut. 2015). Z kolei duże zróżnicowanie filamentów pterozaurów może być potwierdzeniem homologii tych struktur u wszystkich trzech grup (YANG i współaut. 2018). U zauropodów jednak do tej pory nie wykazano żadnych elementów, które mogłyby być homologiczne z piórami. Istnieją natomiast dowody, że ich skóra była pokryta łuskami, nawet w stadium embrionalnym (CORIA i CHIAPPE 2007). Także u bardziej prymitywnych teropodów, takich jak np. ceratozaury, próżno szukać protopiór (XU i GUO 2009). Oczywiście wciąż istnieje prawdopodobieństwo, że łuski mogły ulec redukcji np. w związku z dużymi rozmiarami.

Należy również zwrócić uwagę na fakt, że nie dysponujemy zbyt bogatą kolekcją odcisków skóry dinozaurów i taksonów pokrewnych z czasów, kiedy następowało ich najbardziej kluczowe różnicowanie się. Nie ma żadnych odcisków z okresu późnego triasu (znaleziono jedynie tropy), a te z okresu wczesnej i środkowej jury są bardzo rzadkie (BARRETT i współaut. 2015). Większość znanych nam odcisków potencjalnego pokrycia

Ryc. 4. Przedstawienie dorosłego osobnika gatunku *Yutyrannus huali*. Zwierzę to dorastało do 9 metrów długości i było w całości pokryte prostymi protopiórami (rys. W. Gornig).

ciała pochodzi z górnej jury i kredy, kiedy większość głównych grup dinozaurów była już wykształcona i żyły także pierwsze ptaki. Najwcześniejsze znane odciski pokrycia ciała pterozaurów również pochodzą z przełomu środkowej i górnej jury (YANG i współaut. 2018). Pozostaje jedynie czekać na dalsze odkrycia i badania, które mogą rozwiązać zagadkę pokrycia ciała mezozoicznych gadów.

KRÓL-TYRAN – W PIÓRACH CZY W ŁUSKACH?

Ponieważ w tytule niniejszej pracy odwołano się do najsłynniejszego mezozoicznego drapieżnika, tyranozaura (*Tyrannosaurus rex*), warto omówić, jak wyglądało pokrycie jego ciała w świetle wszystkich dostępnych nam informacji.

Tyranozauroidy (Tyrannosauroida) to grupa zaawansowanych i drapieżnych teropodów, które żyły na terenach Ameryki Północnej i Eurazji. Znane są od środkowej jury; wiadomo też, że przetrwały aż do samego wymierania kredowego. Charakteryzują się wyspecjalizowanym uzębieniem. W obrębie linii można zaobserwować trend na powiększanie rozmiarów ciała i redukcji przednich kończyn. W obrębie grupy znajduje się zaawansowana rodzina tyranozaurydów (Tyrannosauridae), do której należy *Tyrannosaurus rex* (HOLTZ 2004, CURRIE i współaut. 2003, XU i współaut. 2004).

Dilong paradoxus to dość prymitywny przedstawiciel tyranozaurydów, znany z wczesnej kredy z formacji Yixian (zachodni Liaoning, Chiny). Był stosunkowo mały (największy znany osobnik mierzył 1,6 metra długości), z długim pyskiem i (jeszcze) trójpalczystymi dłońmi. *Dilong* był wyjątkowym tyranozauridem, pod tym względem, że całe jego ciało pokryte było prostymi protopiórami (XU i współaut. 2004). Mogło mieć to związek m.in. z małymi rozmiarami ciała; mniejszym zwierzętom trudniej utrzymać ciepło niż większym, ze względu na mniej ko-

Ryc. 5. Przedstawienie dorosłego osobnika gatunku *Tyrannosaurus rex* (rys. W. Gornig).

zystny stosunek objętości ciała do jego powierzchni (MEIRI i DAYAN 2003). W 2012 r. opisano natomiast kolejnego prymitywnego tyranozauroida, tym razem sporo większego. *Yutyrannus huali* był wczesnokredowym drapieżnikiem mierzącym nawet 9 metrów długości i ważącym około półtorej tony, a zarazem największym znanym opierzonym teropodem (Ryc. 4). Wszystkie znane nauce okazy tego gatunku prezentują ślady protopiór i sugerują, że całe zwierzę było nimi okryte (XU i współaut. 2012).

Na podstawie odkryć opierzonych bazalnych tyranozauroidów postawiono dość śmiałą tezę, że być może bardziej zaawansowane formy z rodziny tyranozaurydów również mogły mieć ciała okryte mniej lub bardziej zaawansowanymi piórami (XU i współaut. 2012). Najnowsze badania wykazały, że jest ona nieprawdziwa (Ryc. 5). Przeanalizowano odciski skóry zarówno samego *Tyrannosaurus rex* (z okolic szyi, miednicy i ogona), jak i blisko spokrewnionych z nim rodzajów: *Albertosaurus* (okolice brzucha i niezidentyfikowanej kończyny), *Daspletosaurus*, *Gorgosaurus* (okolice ogona) oraz *Tarbosaurus* (okolice brzucha). Wszystkie okazy miały skórę pokrytą łuskami. Jeżeli pióra występowałyby, musiałyby znajdować się wyłącznie w szczytowych partiach grzbietu (BELL i współaut. 2017). Sama czaszka tyranozaurydów również została zbadana i na podstawie powierzchni kości wykazano, że była pokryta przede wszystkim płaskimi łuskami i rogowymi wytworami w okolicy oczu (CARR i współaut. 2017).

DLACZEGO TYRANOZAUUR W TOKU BADAŃ „ZYSKAŁ”, A POTEM „STRACIŁ” PIÓRA?

Wiele wskazuje na to, że u tyranozaurydów pióra uległy wtórnej redukcji. Samo zjawisko redukcji piór nie jest nowością wśród ptaków. U żyjących współcześnie ptaków paleognatycznych pióra stadiów 4 i 5 uległy redukcji do stadium 3. U nielotnych papug kakapo pióra na skrzydłach utraciły już swoją asymetryczność (MARTYNIUK 2012). W przypadku współczesnych ptaków reduk-

cja piór związana jest z nielotnym trybem życia. U tyranozaurów redukcja prymitywnego upierzenia aż do łusek mogła mieć inne implikacje. Warto mieć na uwadze, że większość zaawansowanych późnokredowych tyranozaurydów była olbrzymimi zwierzętami, żyjącymi w gorącym klimacie i prowadzącymi aktywny tryb życia. Utrata protopiór mogła pozwalać na bardziej efektywne regulowanie temperatury i zapobiegała przegrzaniu się organizmu (BELL i współaut. 2017).

Znane nauce odciski skóry tyranozaura i jego najbliższych krewniaków nie pozostawiają wątpliwości, że była pokryta łuskami. Należy jednak postawić pytanie, czy były to łuski homologiczne z łuskami krokodyli. Wiemy, że ptaki również mają łuski; jest to tak zwana podoteka, która pokrywa ptasie nogi od kości goleniowej (lub niżej) po końce palców. Podoteka składa się z dwóch rodzajów łusek: dużych i prostokątnych tarczowatych i małych siatkowatych (STETTENHEIM 2000).

Przyglądając się ptasim nogom możemy zaobserwować, że stopień pokrycia ich łuskami i piórami różni się w zależności od gatunku (a u ptaków udomowionych nawet w zależności od rasy). W przypadku np. puchacza śnieżnego (*Bubo scandiacus*) czy pardwy mszarnej (*Lagopus lagopus*) stopy są pokryte piórami niemal całkowicie, łuski występują jedynie na ich spodniej stronie. U nieptasich dinozaurów również można zaobserwować różnorodność w pokryciu dolnych kończyn piórami, przy czym najprymitywniejsze formy są opierzone aż do palców (ZHENG i współaut. 2013). Eksperymenty wykazały, że zmieniając sekwencje niektórych genów można sprawić, by pierwotnie opierzone nogi stały się pokryte łuskami, a te z łuskami opierzone, co znaczyłoby, że wykształcanie piór i podoteki ma wspólny mechanizm genetyczny (DHOUILLY 2009, ZHENG i współaut. 2013). Być może podobne zjawisko występowało także u tyranozaurydów i w rzeczywistości ich łuski są wtórnie zredukowanymi piórami.

O ile obecne badania dowodzą, że dorosły tyranozaur nie był opierzony, to nie można wykluczyć obecności piór u osobników młodocianych (Ryc. 6) (BELL i współaut. 2017). Okrycie ciała współczesnych ptaków jest dość dynamiczne. Osobniki młodociane często różnią się swoim pokryciem od osobników dorosłych i zdarza się, że w trakcie rozwoju tracą część piór (np. na głowach indyków, kazuarów, sępów). Dinozaury nie stanowiły wyjątku. Jako przykłady można wymienić wspomniane wcześniej *Ornithomimus* i *Similicaudipteryx*.

Pisklęta tyranozaura były bardzo małe, a kredowy świat obfitował w zagrożenia. Obec-

Ryc. 6. Przedstawienie młodocianego przedstawiciela gatunku *Tyrannosaurus rex* okrytego hipotetycznymi piórami pełniącymi rolę termoizolacyjną i kamuflażową (rys. W. Gornig).

ność piór mogłaby nie tylko chronić przed utratą ciepła, ale również zapewniać odpowiedni kamuflaż. Tym tropem poszło American Museum of Natural History w Nowym Jorku, które w marcu tego roku otworzyło wystawę, gdzie można podziwiać małe opierzone tyranozaury.

Streszczenie

Dinozaury są najbardziej popularnymi mezozoicznymi kręgowcami lądowymi i grupą wyjściową dla ptaków. Wśród szeregu wyróżniających cech ptaki charakteryzują się wyjątkowym okryciem ciała – piórami. Do tej pory pióra wykazano u kilkudziesięciu gatunków nieptasich dinozaurów należących do grupy teropodów. Struktury homologiczne do piór mogły wykształcić się także u dinozaurów ptasiomiednicznych, a nawet u pterozaurów. Żeby to potwierdzić lub wykluczyć, należy kontynuować badania oraz czekać na dalsze odkrycia.

LITERATURA

- BARON M. G., NORMAN D. B., BARRETT P. M., 2017. A new hypothesis of dinosaur relationships and early dinosaur evolution. *Nature* 543, 501-506.
- BARRETT P. M., EVANS D. C., CAMPIONE N. E., 2015. Evolution of dinosaur epidermal structures. *Biol. Lett.* 11, 20150229.
- BELL P. R., CAMPIONE N. E., PERSONS W. S., CURRIE P. J., LARSON P. L., TANKE D. H., BAKER R. T., 2017. Tyrannosauroid integument reveals conflicting patterns of gigantism and feather evolution. *Biol. Lett.* 13, 20170092.
- BENTON M., 2004. *Origin and relationships of dinosaurs*. [W:] *The Dinosauria*. WEISHAMPEL D. B., DODSON P., OSMÓLSKA H. (red.). University of California Press, Berkeley, 7-19.
- CARR T., VARRICCHIO D. J., SEDLMAYR J. C., ROBERTS E. M., MOORE J. R., 2017. A new tyrannosaur with evidence for anagenesis and crocodile-like facial sensory system. *Scient. Rep.* 7, 44942.
- CHANG C., WU P., BAKER R. E., MAINI P. K., ALIBARDI L., CHUONG C. M., 2009. Reptile scale paradigm: Evo-Devo, pattern formation and regeneration. *Int. J. Develop. Biol.* 53, 813-826.
- CHIAPPE L. M., GÖHLICH U. B., 2010. *Anatomy of Juravenator starki (Theropoda: Coelurosauria) from the Late Jurassic of Germany*. Neues Jahrbuch Für Geologie Und Paläontologie - Abhandlungen 258, 257-296.
- CORIA R. A., CHIAPPE L. M., 2007. Embryonic skin from Late Cretaceous sauropods (*Dinosauria*)

- of *Auca Mahuevo*, Patagonia, Argentina. *J. Paleontol.* 81, 1528-1532.
- CURRIE P. J., HURUM J. H., SABATH K., 2003. *Skull structure and evolution in tyrannosaurid dinosaurs*. *Acta Palaeontol. Pol.* 48, 227-234.
- DECECCHI T. A., LARSSON H. C. E., HABIB M. B., 2016. *The wings before the bird: an evaluation of flapping-based locomotory hypotheses in bird antecedents*. *PeerJ.* 4, e2159.
- DEPALMA R. A., BURNHAM D. A., MARTIN L. D., LARSON P. L., BAKKER R. T., 2015. *The first giant raptor (Theropoda: Dromaeosauridae) from the Hell Creek Formation*. *Paleontol. Contribut.* 14, 1-15.
- DHOAILLY D., 2009. *A new scenario for the evolutionary origin of hair, feather, and avian scales*. *J. Anat.* 214, 587-606.
- FUNSTON G. F., CURRIE P. J., 2016. *A new caenagnathid (Dinosauria: Oviraptorosauria) from the Horseshoe Canyon Formation of Alberta, Canada, and a reevaluation of the relationships of Caenagnathidae*. *J. Vertebrate Paleontol.* 36, e1160910.
- GODEFROIT P., CAU A., DONG-YU H., ESCUILLIÉ F., WENHAO W., DYKE G., 2013. *A Jurassic avialan dinosaur from China resolves the early phylogenetic history of birds*. *Nature* 498, 359-362.
- GODEFROIT P., SINITSIA S. M., DHOAILLY D., BOLTOSKY Y. L., SIZOV A. V., MCNAMARA M. E., BENTON M. J., SPAGNA P., 2014. *A Jurassic ornithischian dinosaur from Siberia with both feathers and scales*. *Science* 345, 451-455.
- GÖHLICH U. B., CHIAPPE L. M., 2006. *A new carnivorous dinosaur from the Late Jurassic Solnhofen archipelago*. *Nat. Lett.* 440, 329-332.
- HAN G., CHIAPPE L. M., JI S. A., HABIB M., TURNER A. H., CHINSAMY A., LIU X., HAN L., 2014. *A new raptorial dinosaur with exceptionally long feathering provides insights into dromaeosaurid flight performance*. *Nat. Comm.* 5, 1-9.
- HOLTZ T. R., 2004. *Tyrannosauroides*. [W:] *The Dinosauria*. WEISHAMPEL D. B., DODSON P., OSMÓLSKA H. (red.) University of California Press, Berkeley, 111-136.
- JI S., JI Q., LÜ J., YUAN C., 2007. *A New Giant Compsognathid Dinosaur with Long Filamentous Integuments from Lower Cretaceous of Northeastern China*. *Acta Geol. Sinica* 81, 8-15.
- LEE Y.N., BARSBOLD R., CURRIE P. J., KOBAYASHI Y., LEE H. J., GODEFROIT P., ESCUILLIÉ F., CHINZORIG T., 2014. *Resolving the long-standing enigmas of a giant ornithomimosaur *Deinocheirus mirificus**. *Nature* 515, 257-260.
- LI Q., GAO K.Q., VINTHER J., SHAWKEY M. D., CLARKE J. A., D'ALBA L., MENG Q., BRIGGS D. E. G., PRUM R. O., 2010. *Plumage color patterns of an extinct dinosaur*. *Science* 327, 1369-1372.
- LI Q., GAO K. Q., MENG Q., CLARKE J. A., SHAWKEY M. D., D'ALBA L., PEI R., ELLISON M., NORELL M. A., VINTHER J., 2012. *Reconstruction of Microraptor and the Evolution of Iridescent Plumage*. *Science* 335, 1215-1219.
- LINGHAM-SOLLAR T., FEDUCCIA A., WANG X., 2007. *A new Chinese specimen indicates that 'protofeathers' in the Early Cretaceous theropod dinosaur *Sinosauropteryx* are degraded collagen fibres*. *Proc. Royal Soc. B, Biol. Sci.* 274, 1823-1829.
- LIU Y. Q., KUANG H. W., JIANG X. J., PENG N., XU H., SUN H. Y., 2012. *Timing of the earliest known feathered dinosaurs and transitional pterosaurs older than the Jehol Biota*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 323, 1-12.
- LÜ J., BRUSATTE S. L., 2015. *A large, short-armed, winged dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous of China and its implications for feather evolution*. *Scient. Rep.* 5, 1-11.
- MARTYNIUK M., 2012. *A Field Guide to Mesozoic Birds and Other Winged Dinosaurs*. Pan Aves Vernon, New Jersey.
- MAYR G., PETERS D., PLODOWSKI G., VOGEL O., 2002. *Bristle-like integumentary structures at the tail of the horned dinosaur *Psittacosaurus**. *Naturwissenschaften* 89, 361-365.
- MEIRI S., DAYAN T., 2003. *On the validity of Bergmann's rule*. *J. Biogeogr.* 30, 331-351.
- NORELL M. A., XU X., 2005. *Feathered dinosaurs*. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* 33, 277-299.
- O'CONNOR J. K., CHIAPPE L. M., CHUONG C., BOTTJER D. J., YOU H., 2012. *Homology and potential cellular and molecular mechanisms for the development of unique feather morphologies in early birds*. *Geosciences* 2, 157-177.
- PRUM R., 1999. *Development and evolutionary origin of feathers*. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 285, 291-306.
- PRUM R. O., BRUSH A., H. 2002. *The evolutionary origin and diversification of feathers*. *Quart. Rev. Biol.* 77, 261-295.
- PU H., KOBAYASHI Y., LÜ J., XU L., WU Y., CHANG H., ZHANG J., JIA S., 2013. *An unusual basal Therizinosaur dinosaur with an ornithischian dental arrangement from Northeastern China*. *PLoS One* 8, e63423.
- RAUHUT O. W. M., FOTH C., TISCHLINGER H., NORELL M. A., 2012. *Exceptionally preserved juvenile megalosauroid theropod d. RAUHUT inosaur with filamentous integument from the Late Jurassic of Germany*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109, 11746-11751.
- RAUHUT O. W. M., PINUELA L. D., CASTANERA J. C., GARCÍA-RAMOS I., SÁNCHEZ C., 2018. *The largest European theropod dinosaurs: remains of a gigantic megalosauroid and giant theropod tracks from the Kimmeridgian of Asturias, Spain*. *PeerJ.* 6, 1-34.
- SCHLEE D., 1973. *Harzkonservierte fossile Vogelfedern aus der untersten Kreide*. *J. Ornithol.* 114, 207-219.
- SCHWEITZER M. H., WATT J. A., AVCI R., KNAPP L., CHIAPPE L., NORELL M., MARSHALL M., 1999. *Beta-keratin specific immunological reactivity in feather-like structures of the Cretaceous Alvarezsaurid, *Shuvuuia deserti**. *J. Exp. Zool.* 285, 146-157.
- STETTENHEIM P. R., 2000. *The integumentary morphology of modern birds - an overview*. *Am. Zool.* 40, 461-477.
- SULLIVAN C., HONE D. W. E., XU X., ZHANG F., 2010. *The asymmetry of the carpal joint and the evolution of wing folding in maniraptoran theropod dinosaurs*. *Proc. Royal Soc. B, Biol. Sci.* 277, 2027-2033.
- TURNER A. H., MAKOVICKY P. J., NORELL M. A., 2017. *Feather quill knobs in the dinosaur *Velociraptor**. *Science* 317, 17-21.
- VINTHER J., BRIGGS D. E., PRUM R. O., SARANTHAN V., 2008. *The colour of fossil feathers*. *Biol. Lett.* 4, 522-525.
- WANG M., O'CONNOR J. K., XU X., ZHOU Z., 2019. *A new Jurassic scansoriopterygid and the loss of membranous wings in theropod dinosaurs*. *Nature* 569, 256-259.
- WANG X., ZHOU Z., ZHANG F., XU X., 2002. *A nearly completely articulated rhamphorhynchoid pterosaur with exceptionally well-preserved wing membranes and 'hairs' from Inner Mon-*

- golia, northeast China. Chinese Sci. Bull. 47, 226-230.
- XING L., MCKELLAR R. C., XU X., LI G., BAI M., PERSONS W. S., MIYASHITA T., BENTON M. J., ZHANG J., WOLFE A. P., YI Q., TSENG K., RAN H., CURRIE P. J., 2016. A Feathered dinosaur tail with primitive plumage trapped in mid-Cretaceous amber. *Curr. Biol.* 26, 3352-3360.
- XU X., GUO Y., 2009. The origin and early evolution of feathers: insights from recent paleontological and neontological data. *Vert. Palasiatica* 47, 311-329.
- XU X., WANG X. L., WU X. C., 1999. A dromaeosaurid dinosaur with a filamentous integument from the Yixian Formation of China. *Nature* 401, 262-266.
- XU X., ZHOU Z., WANG X., KUANG X., ZHANG F., DU X., 2003. Four-winged dinosaurs from China. *Nature* 421, 335-340.
- XU X., NORELL M. A., KUANG X., WANG X., ZHAO Q., JIA C., 2004. Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids. *Nature* 431, 680-684.
- XU X., ZHENG X., YOU H., 2009. A new feather type in a nonavian theropod and the early evolution of feathers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106, 832-834.
- XU X., ZHENG X., YOU H., 2010. Exceptional dinosaur fossils show ontogenetic development of early feathers. *Nature* 464, 1338-1341.
- XU X., WANG K., ZHANG K., MA Q., XING L., SULLIVAN C., HU D., CHENG S., WANG S., 2012. A gigantic feathered dinosaur from the Lower Cretaceous of China. *Nature* 484, 92-95.
- XU X., ZHENG X., SULLIVAN C., WANG X., XING L., WANG Y., ZHANG X., O'CONNOR J.K., ZHANG F., PAN Y., 2015. A bizarre Jurassic maniraptoran theropod with preserved evidence of membranous wings. *Nature* 521, 70-73.
- XU X., CURRIE P., PITTMAN M., XING L., MENG Q., LÜ J., HU D., YU C., 2017. Mosaic evolution in an asymmetrically feathered troodontid dinosaur with transitional features. *Nat. Comm.* 8, 14972.
- YANG Z., JIANG B., MCNAMARA M. E., KEARNS S. L., PITTMAN M., KAYE T. G., ORR P. J., XU X., BENTON M. J., 2018. Pterosaur integumentary structures with complex feather-like branching. *Nat. Ecol. Evol.* 3, 24-30.
- ZELENITSKY D. K., THERRIEN F., ERICKSON G. M., DEBUHR C. L., KOBAYASHI Y., EBERTH D. A., HADFIELD F., 2012. Feathered non-avian dinosaurs from North America provide insight into wing origins. *Science* 338, 510-514.
- ZHANG F., ZHOU Z., XU X., WANG X., SULLIVAN C., 2008. A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers. *Nature* 455, 1105-1108.
- ZHANG F. C., KEARNS S. L., ORR P. J., BENTON M. J., ZHOU Z. H., JOHNSON D., XU X., WANG X., 2010. Fossilized melanosomes and the colour of Cretaceous dinosaurs and birds. *Nature* 463, 1075-1078.
- ZHENG X., YOU H., XU X., DONG Z., 2009. An Early Cretaceous heterodontosaurid dinosaur with filamentous integumentary structures. *Nature* 458, 333-336.
- ZHENG X., ZHOU Z., WANG X., ZHANG F., ZHANG X., WANG Y., WEI G., WANG S., XU X., 2013. Hind wings in basal birds and the evolution of leg feathers. *Science* 339, 1309-1312.

KOSMOS Vol. 68, 4, 543-551, 2019

WIKTORIA GORNIG

Department of Evolutionary Biology and Ecology, Department of Paleozoology, 21 Sienkiewicza Str., 50-335 Wrocław,
E-mail: wiktoria.gornig@uwr.edu.pl

DID TYRANNOSAURUS HAVE WINGS? FEATHERS OF NON-AVIAN DINOSAURS

Summary

Dinosaurs are one of the most recognisable groups of mesozoic vertebrates. Among their characteristics are one of the most unique type of integument - feathers. Feathers has been confirmed in several dozens species of non-avian theropod dinosaurs. Structures potentially homologous to feathers could also have developed in ornithischian dinosaurs, and even in pterosaurs. In order to confirm or exclude it, one should still wait for further discoveries and research.

Key words: dinosaurs, integument, feathers, theropods, *Tyrannosaurus rex*