

Oprindelsen af fuglene – og af fuglenes flyvning

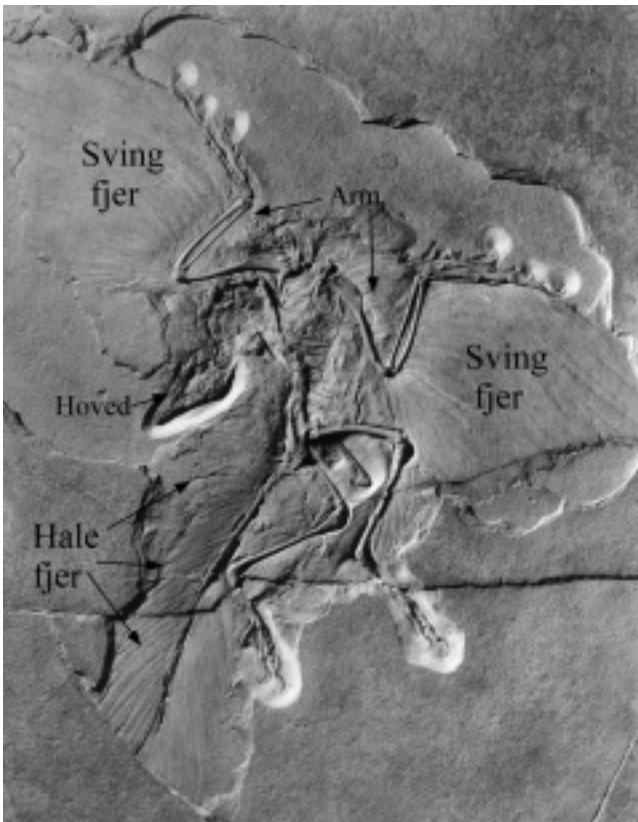
PER CHRISTIANSEN

Fundet af Oldfuglen *Archaeopteryx* i det sydlige Bayern i 1861 var en af de helt store palæontologiske opdagelser i det nittende århundrede, og den blev derfor også hurtigt verdensberømt. De nu i alt syv kendte eksemplarer er nogle af verdens mest studerede og omtalte fossiler. *Archaeopteryx* har været fuldstændig central i over 100 års debat om og forskning i fuglenes og flyvningens oprindelse, men en række nye fund i de senere år har gjort, at den i fremtiden vil spille en knap så fremtrædende rolle. I mange år var det den gældende opfattelse, at *Archaeopteryx* var nøglen til spørgsmålet om flyvningens, fjerenes og fuglenes oprindelse, hvori det implicit lå, at disse tre ting hang uløseligt sammen. Men det har vist sig ikke at være tilfældet.

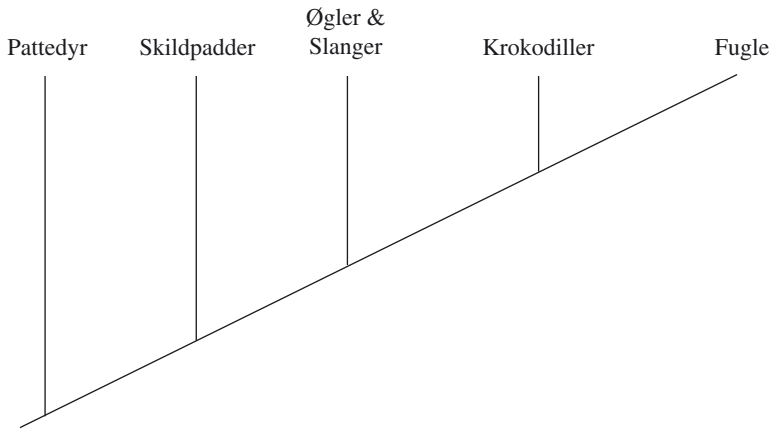
Archaeopteryx er på mange måder primitiv af en fugl at være, og der er mange forskelle mellem den og nutidens fugle. Men trods *Archaeopteryx'* primitive skelet og høje alder (145 millioner år) er dens svingfjer praktisk talt identiske med moderne fugles stive og asymmetriske svingfjer med lukkede faner. Kun flyvende fugle har sådanne fjer.

Flyvefjer

Der er mange forskellige slags fjer, og de kan se meget forskellige ud og have en række forskellige funktioner, hvor de vigtigste vel er flyvning og varmeisolering. En generaliseret fjer kan skitseres som en keratinstruktur, der vokser ud fra en cirkelformet papil i huden og har et centralt skaft med fjerstråler på hver side. Strålerne har små



Berlin-eksemplaret af *Archaeopteryx* er verdens berømteste fossil. Det blev fundet ved Blumenberg lige uden for den lille by Eichstätt i 1877 og købt af lægen Ernst Häberlein, søn til Karl Häberlein, der i 1862 havde solgt den første *Archaeopteryx* til British Museum i London. Efter Christiansen (2003).



I en vis forstand er der ingen problemer knyttet til fuglenes placering mellem landhvirveldyrene, dvs. deres slægtskab med andre grupper. Næmlig hvis vi udelukkende ser på nulevende former. Her har det i over 100 år stået klart, at fugle og krokodiller er søstergrupper, idet de udgør de eneste nulevende archosaurer. Fjernere er de beslægtet med gruppen af øgler og slanger (nulevende lepidosaurer), skildpadderne og pattedyrene.

I jordens middelalder (perioderne Trias, Jura og Kridt, eller tilsammen Mesozoikum, for 245-65 mio. år siden) omfattede archosaurerne en række andre grupper, først og fremmest dinosaurer, men også f.eks. pterosaurer ("flyveøgler"). Den til tider ganske ophedede debat om fuglenes oprindelse har drejet sig om hvor i archosaur-systemet, de hører hjemme. Indtil for ikke så længe siden var der tre konkurrerende hovedskoler, der forfægtede en oprindelse hhv. blandt dinosaurerne (specifikt theropoderne, eller rovdinosaurerne), krokodillerne, og "pseudosuchierne", en gammel, dårligt kendt og vagt defineret gruppe af "thecondonter" (stam-archosaurer). I dag er der overvældende evidens for – og noget så nær enighed om – at fugle stammer fra dinosaurer, eller rettere, at fugle *er* dinosaurer.

Bemærk i øvrigt, at det, der normalt forstås ved "krybdyr", ikke udgør en naturlig gruppe, men er et skrab-sammen af alt hvad der hverken er pattedyr eller fugl. "Gruppen" kan altså kun defineres negativt, med mindre fuglene inkorporeres i den. Som det er, er ordet krybdyr uden indhold og kan ligeså godt udgå af sproget.

red.

bistråler, som kan være modificerede til krogagtige strukturer, så fjerens fane lukkes sammen (ligesom et velcrosystem). Kroppens konturfjer og flyvefjerene har sådanne kroge, så fanerne er "lukkede", og luften ikke suser gennem dem. Flyvefjerene er desuden asymmetriske, idet fanen på den bagudvendte side er langt bredere end på den fremadrettede side. Kun sådanne fjer har nogen aerodynamisk værdi, og hos fuglearter, der har mistet flyveevnen, er svingfjerens bygning hurtigt blevet forsimplet. Hvis en fossil fugl har store, stive, lukkede og asymmetriske svingfjer, kan man derfor betragte det som det stærkest tænkelige bevis på, at den faktisk var et flyvende dyr.

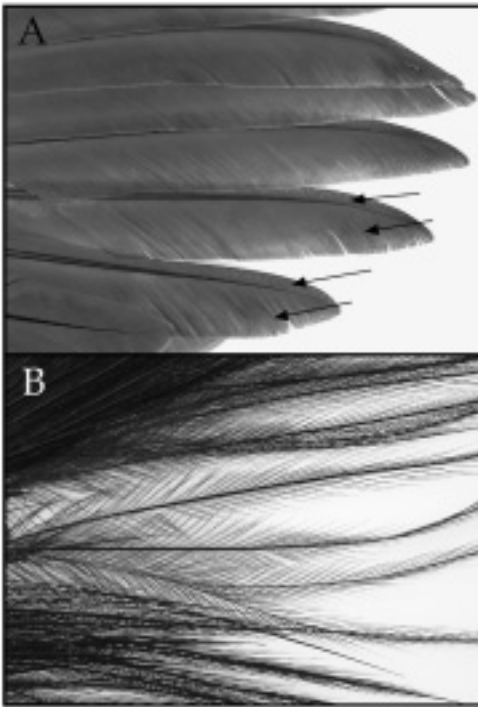
Som sagt havde *Archaeopteryx* sådanne fjer, så selvom skeletanatomen ikke var nær så speciali-

seret som hos senere fugle, må den have været et flyvende dyr. Men det kan undre, at så mange forskere i så mange år har antaget, at dens fjer – og deres funktion – var relevante for spørgsmålet om fjerens oprindelse. At *Archaeopteryx*' meget moderne udseende svingfjer skulle være den "oprindelige" fjer, virker ikke rimeligt. Det er langt mere sandsynligt, at svingfjeren er kulminationen på en lang række tidligere stadier hos dyr, der ikke kunne flyve, og som endnu ikke var blevet til det, vi normalt forstår ved fugle. Deraf følger, at fjer må have fandtes hos dyr, vi næppe ville kalde fugle, og at oprindelsen af fuglene, flyvningen og fjerene er tre separate begivenheder i livets udvikling. Og det har da også vist sig at være tilfældet.

Flyvningens begyndelse

I mange år antog man, at fuglene kom fra en udefinerlig gruppe af små, firben-lignende og trælevende archosaurer. De formodedes at have udviklet længere skæl på arme og hale, der så enten havde udviklet frynser langs kanten eller måske var blevet splittet op indefra, så fjerens grundstruktur langsomt dannedes. Disse små dyr begyndte at svæveflyve mellem grenene, og gradvist blev skællene længere og længere, og mere og mere fjeragtige.

Imidlertid har fjer og krybdyrskæl ikke særlig meget til fælles (Brush 1996, 2000, 2001). Keratinstrukturen er ikke ens, selvom de begge hovedsagelig består af β -keratin, og ontogenien er også forskellig; skæl vokser ikke fra en papil i huden. Biokemiske og genetiske analyser har påvist en række forskelligheder mellem skæl og fjer, så det er tvivlsomt om fjer er udviklet fra noget, der har lignet skællene hos nulevende krybdyr.



Fjer med asymmetriske faner. Svingfjer hos flyvende fugle (A, en Tjur) er stive og har stærkt asymmetriske faner, hvor de enkelte fjerstråler er lukket sammen af modificerede bistråler, der ligner en slags kroge. Hos en flyvelos fugl (B, kasuar) er fanerne åbne, der er ingen kroge, og de er også mere simple og symmetriske. Sådan så arm- og halefjerene ud hos mange avancerede rovdinosaurer, men hos nogle dromaeosaurer lignede de flyvefjer. Efter Christiansen (2003).

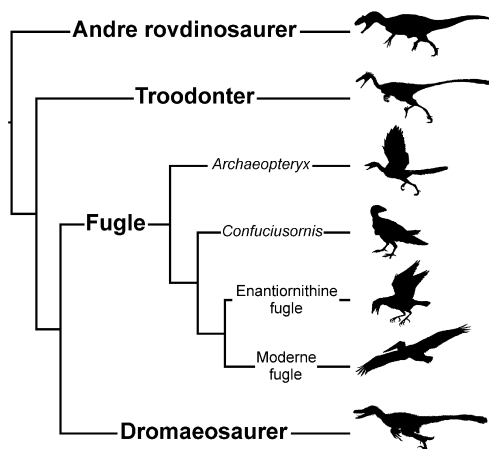
Med erkendelsen af, at fugle udvikledes fra små, avancerede rovdinosaurer, slog debatten ind på et nyt spor. Siden 1970'erne har man vidst, at de meget fugleagtige dromaeosaurer var fuglenes nærmeste slægtninge. Måske var flyvningen slet ikke startet fra træerne, men fra jorden? Rovdinosaurer syntes nemlig alle at have levet på jorden. Så det blev foreslået, at disse meget langarmede dyr, med udadvendte skulderled og i det hele taget skeletter, der meget mindede om *Archaeopteryx*', begyndte at udvikle længere skæl på armene, som så gradvist blev mere og mere fjeragtige. Dyrene kunne være begyndt at baske med armene, når de løb, for dermed får man faktisk mere fart på. De mindre former kunne være startet med at svæveflyve korte strækninger på denne måde, og ganske langsomt være blevet bedre til at flyve.

Den stringente kobling, først mellem små trælevende "thecodonter" og svæveflyvning i træer, og siden mellem rovdinosaurer og flyvning fra jorden op, er imidlertid urimelig. Blot fordi man ud fra anatomien kan vise, at fugle er beslægtede med rovdinosaurer, og de kendte rovdinosaurer synes at have været jordlevende dyr, følger ikke, at flyvningen opstod fra jordoverfladen. Vi ved ganske enkelt ikke, hvordan mange af de mindre rovdinosaurer levede. Mange kunne udmærket have færdedes i træerne, i det mindste noget af tiden – de havde i hvert fald anatomien til det. Det er også mest rimeligt at antage, at flyvningen faktisk startede "fra-træerne-ned", som det normalt betegnes, fordi det simpelthen er lettere for en klumset svæveflyver at dale nedad end at svæve tæt ved jorden. At lette fra jorden er stadig en af de mere krævende præstationer for fugle den dag i dag.

Hvad siger fossilerne?

Indtil for nylig, ikke ret meget! I mange år var problemet netop, at man ikke havde rodfæstet spekulationerne om flyvningens opståen i fuglenes slægtskabsforhold, og at *Archaeopteryx* stod så alene. Vi havde brug for mange flere dromaeosaurer, især de meget tidlige, der var tættere på udspaltningen mellem fuglene og dromaeosaur-gruppen – og vi havde brug for bløddele, og især for fjer.

I 1980'erne begyndte billedet at vende. Før da blev tidlige fugle kaldt for "palæontologiens guldklumper", fordi de var så sjældne. Men med opdagelsen af Las Hoyas i Spanien tog tingene for alvor fart. I disse aflejringer fra Tidlig Kridt for omkring 120 millioner år siden fandt forskerne en række fugle, der på mange måder var mere primitive end moderne fugle, men mere avancerede end *Archaeopteryx*. Nogle, blandt andet



Et forsimplet diagram over fuglenes tidlige udvikling. *Archaeopteryx* og til dels de kinesiske confuciusornithider har mange primitive træk. Enantiornithinerne var den dominerende fuglegruppe i Kridt, men uddøde ved periodens afslutning. Moderne fugle kendes først fra Sen Kridt. Efter Christiansen (2003).



Proavis (Heilmann 1926). Heilmann's hypotetiske Proavis dannede i mange år skole for spekulationer om fuglenes og flyvningens opståen, idet disse to ting blev kædet sammen.

den gråspurvestore *Eoalulavis*, havde rester af fjerdragten bevaret. Fine skeletter af *Iberomesornis* og *Concornis* (Sanz et al. 2002) bidrog med masser af ny viden om fuglenes udvikling efter *Archaeopteryx*.

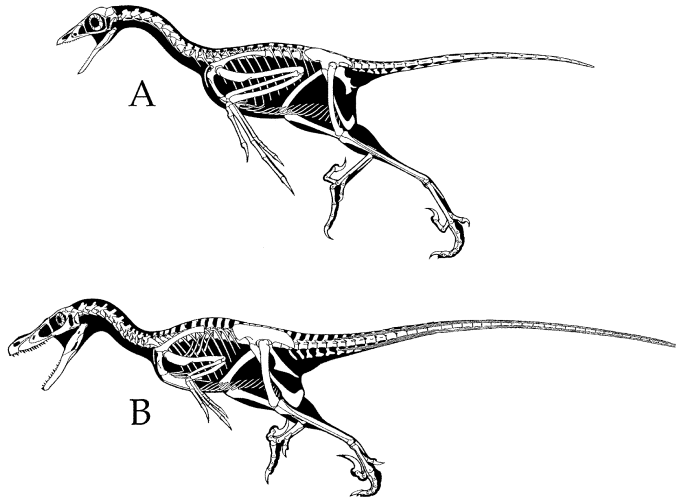
I begyndelsen af 1990'erne begyndte fuglefosiler i stort tal at dukke op i Asien og Sydamerika (Chiappe 1991, 1995, 1996, Chiappe & Walker 2002). Nogle var meget mærkelige, blandt andet de flyveløse alvarezsaurider, som man stadig skændes om (Chiappe et al. 1996, 2002, Novas 1996, 1997, Chiappe 2001, Norell et al. 2001, Sereno 2001, Novas & Pol 2002). Andre var mere ligetil og gav megen ny viden om, hvad der skete mellem *Archaeopteryx* og moderne fugle. Midt i 1990'erne begyndte de første fossiler at dukke op fra Yixian-formationen (ca 125 mio. år gammel) i Liaoning-provinsen i det nordøstlige Kina. Herfra har vi efterhånden en række fjerede dinosaurer, og antallet af fugle er nærmest eksploderet (Chiappe et al. 1999, Zhou & Hou 2002, Zhou & Zhang 2002). Med alle disse fund fik vi omsider mulighed for at studere tidlige fugle, der var mere avancerede end *Archaeopteryx*, samt en masse nye rovdinosaurer. Og helt signifikant var mange af disse dromaeosaurer. For første gang begyndte et videnskabeligt funderet billede at tegne sig af fuglenes tidlige udvikling, og af flyvningens oprindelse.

Fra *Archaeopteryx* til moderne fugl

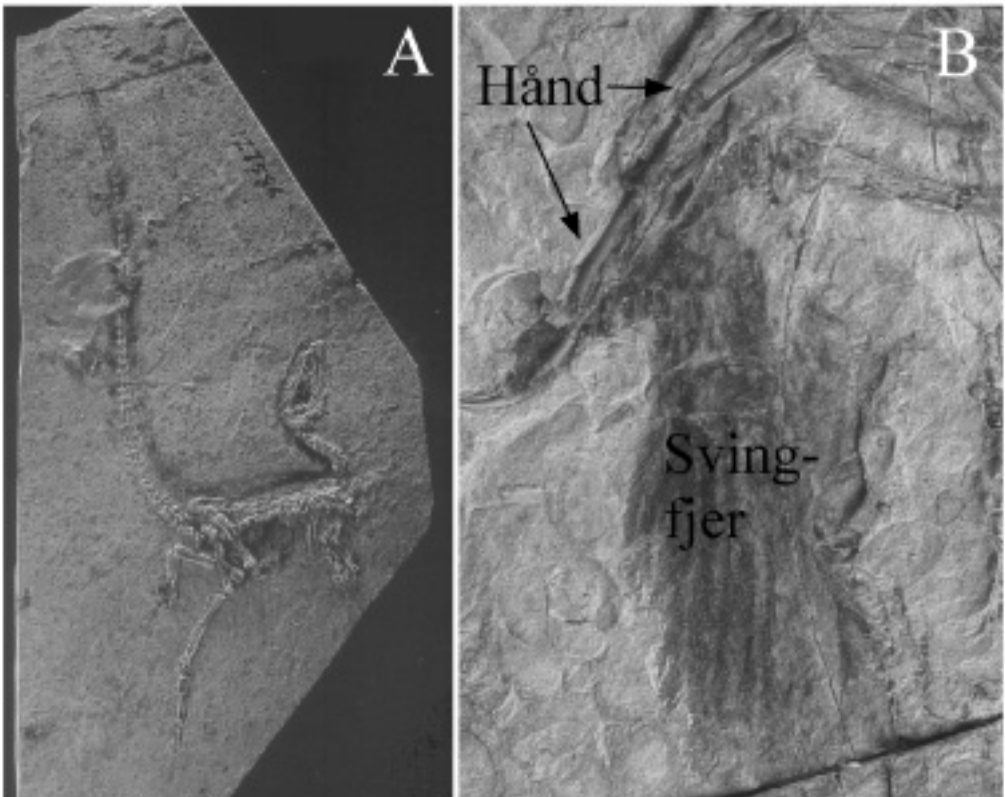
Noget af det, der først kom på plads, var hvordan udviklingen efter *Archaeopteryx* var forløbet. *Archaeopteryx* regnes primært for en fugl på grund af fjerene. Givetvis har den masser af såkaldte fuglekarakterer i skelettet, men stort set alle disse fandtes også hos dromaeosaurer, og mange af dem også hos andre rovdinosaurer.

Hos de lidt mere avancerede confuciusornithider fra Yixian-formationen er der sket en del. Disse fugle ligner stadig *Archaeopteryx* meget, men selvom fingrene er frie, er håndroden begyndt at vokse sammen med anden-fingern (der bærer svingfjerene), brystbenet er noget større, skulderleddet vender mere opad (hos *Archaeopteryx* vender det udad og kun lidt opad), kroppen er lidt mere kompakt (kun 13 ryghvirvler i stedet for *Archaeopteryx*' 14), og bækkenet er mere veludviklet. *Archaeopteryx* havde en lang hale med 21-22 hvirvler, men hos de kinesiske fugle var halen stærkt reduceret med de yderste hvirvler vokset sammen til et pygostyl (gump), så halefjerene kunne sidde i en vifte ligesom hos moderne fugle. Halen kunne nu bruges til at styre med.

Mange af de spanske, sydamerikanske og asiatiske fugle tilhører gruppen Enantiornithes, en stor og vidt udbredt fuglegruppe fra Kridt, der helt



Oldfuglen *Archaeopteryx* (A) havde et skelet, der i mange henseender havde en forbløffende lighed med skeletterne hos dromaeosaurerne, her *Velociraptor* (B), og sidstnævnte har et hav af karaktertræk, der tidligere blev anset for unikke for fugle. Efter Christiansen (2003).



Den lille og på flere punkter primitive rovdinosaur *Sinosauropteryx* (A) havde en tæt pels af hårlignende fjer, der dækkede hele kroppen. Mere avancerede rovdinosaurer, såsom oviraptorosuren *Caudipteryx*, havde dels håragtige fjer og dun på kroppen, men også langt større fjer med fane på halen og langs håndens anden finger (B). Her sidder fuglens svingfjer. Efter National Geographic, juli 1998.

forsvandt ved periodens afslutning. Hos disse fugle var der sket en yderligere modernisering af flyveapparatet, brystmuskulaturen var blevet endnu større, og kroppen endnu mere kompakt. Visse eksemplarer har noget af fjerdragten bevaret, og her kan man se en vigtig nyherhvelse, alulaen (tommelvingen). Det er en lille ansamling fjer, der sidder ved første finger, og som modvirker "stalling" ved langsom flyvning. Dyrene var også mindre (de fleste enantiornithine fugle var på størrelse med spurve, mens *Archaeopteryx* og *Confuciusornis* havde været af kragestørrelse).

De mest iøjnefaldende ændringer under fuglenes tidlige udvikling var knyttet til flyvningen. Under den indbyrdes konkurrence var perfektioneringen af flyveevnen vigtig for fuglene, da de først var gået i luften og var begyndt at leve på en anden måde end selv de mest fugleagtige rovdinosaurer. Men andre karaktertræk, som vi normalt ikke forbinder med fugle i dag, var ikke væsentlige for flyvning, f.eks. tænder, og derfor var der ikke så vigtigt at udvikle et hornnæb i stedet. Mange af de senere fugle bibeholdt da også tænder i munden. Andre udviklede et rigtigt hornnæb, f.eks. allerede confuciusornithiderne, og det samme gælder visse enantiornithine fugle (f.eks. *Gobipteryx*), mens andre stadig havde tænder (f.eks. *Sinornis*). Også andre, i øvrigt moderne fugle fra Sen Kridt (*Ichthyornis*, *Baptornis*, *Hesperornis*) havde tænder i munden.

Før man blev fugl

Det mest interessante er dog nok udviklingen før *Archaeopteryx*. Vi vidste allerede, at stort set alle de skeletkarakterer hos *Archaeopteryx*, der kan hævdes at være fugleagtige, var til stede hos rovdinosaurer, især dromaeosaurerne. De kan altså ikke opfattes som tilpasninger til flyvningen. Fundene af fjerede dinosaurer viste samtidig, at fjerene i starten ikke så synderlig fjeragtige ud og helt sikkert ikke havde noget at gøre med flyvning, men tjente til at regulere kropstemperaturen hos små, varmlodede dinosaurer. Mere avancerede former (f.eks. oviraptorosaurus *Caudipteryx*) havde større, "rigtige" fjer på arme og hale, men dog ikke flyvefjer. Store fjer synes altså heller ikke at være opstået i forbindelse med flyvning eller svæveflyvning.

På det allersæneste er der dukket små dromaeosaurer op med store dele af fjerdragten bevaret, så vi nu i nogen detalje kan sige, hvad der skete omkring fuglenes oprindelse. Der kendes mindst fem arter dromaeosaurer fra Yixian-formationen

og den lidt yngre Jiufutang-formation, men de første man beskrev var ganske ukomplette. De havde masser af fjerrester, der lå spredt rundt om dem, men komplette fjerdrager var der ikke tale om. Derimod havde den flot bevarede *Sinornithosaurus* en række forskellige fjertyper bevaret, både håragtige fjer og op til 6 cm lange fjer med smalle faner, hvor man tydeligt kan se skaftet og det typiske fiskebensmønster af stråler. Disse fjer sad på armene, lårene og noget af kroppen, og langs halen, helt som man kunne forvente det hos en meget fugleagtig dromaeosaur. Imidlertid er det noget andet, der for alvor gør de kinesiske dromaeosaurer interessante.

Det ene er deres slægtskabsforhold. Med hensyn til mange vigtige karakterer er de nemlig de mest primitive dromaeosaurer, man kender. De former, man i 1970-80'erne udråbte som særlig fugleagtige, er det da ganske vist også, men de har samtidig en række avancerede karakterer. Derfor er de "primitive" kinesiske former ekstra relevante for fuglenes og flyvningens opståen. Og de er små. Mens de "klassiske" dromaeosaurer, f.eks. *Deinonychus*, *Velociraptor* og *Sauromitholestes*, alle er 1,5-3 meter lange (og *Utahraptor* og *Achilloinator* næsten dobbelt så store), er de kinesiske på størrelse med duer og høns. Nye eksemplarer har bevaret store dele af fjerdragten. Det første chok kom med opdagelsen af *Cryptovolans* (Norell et al. 2002), der havde meget store svingfjer på armene – svingfjer med stærkt asymmetriske, lukkede faner! Så *Cryptovolans* kunne åbenbart flyve (eller i det mindste glideflyve), og det var noget fuldstændig nyt og uventet at finde en flyvende dinosaur uden for det, vi normalt kalder fugle. Det er stort set alt vi kan sige i øjeblikket, for fundet mangler endnu at blive analyseret i detalje.

For ganske nylig er en ny art af *Microraptor* blevet beskrevet (Xu et al. 2003), og den er endnu mere chokerende. På armene har den store, stive svingfjer med stærkt asymmetriske faner, der ikke står tilbage for *Archaeopteryx'* berømte svingfjer, og langs halen sad op til 19 cm lange fjer, på samme måde som hos *Archaeopteryx* (men skelettet er klart en dromaeosaur-hale og dermed noget forskellig fra *Archaeopteryx*). Men også på benene har de seks kendte eksemplarer af denne *Microraptor* aerodynamiske fjer, der bliver længere og længere ud mod foden! Ude på selve foden sidder der fjer, der er over dobbelt så lange som lårbenet. Dyret minder i forbløffende grad om det hypotetiske dyr *Tetrapteryx*, forslået som en forløber for fugle af William Beebe (1915). Men igen er det for tidligt at sige præcist hvordan dette



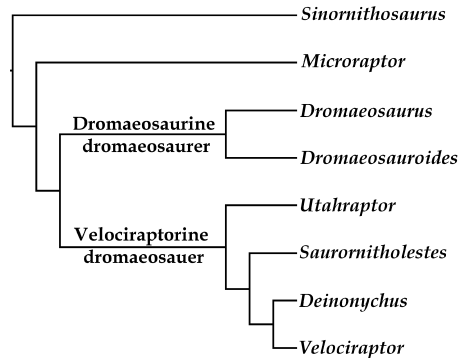
Flere af de små dromaeosaurer fra Kina er udstyrede med en mængde forskellige fjerstrukturer. Nogle har sågar meget store, stive svingfjer med stærkt asymmetriske, lukkede faner, et bevis på, at de i det mindste kunne glideflyve. Helt overraskende har visse former også sådanne flyvefjer på benene – helt ud på foden! Her ses en rekonstruktion af den hønestore *Microraptor* (efter Xu et al. 2003).

dyr har fløjet. Ydermere viser flere eksemplarer noget andet helt uventet – en alula ved første finger! Så måske er alulaen slet ikke noget, fuglene udviklede for at blive bedre til at flyve, men noget, der var til stede fra starten som et nedarvet træk fra de glideflyvende dyr, der gav ophav til både dromaeosaurer og fugle. Nogle, blandt andet Dames (1884), har faktisk tidligere tilskrevet *Archaeopteryx* en alula, men beviserne er ikke stærke.

Sammenfatning

Hvad kan vi konkludere indtil videre? Det er givet, at fjer opstod langt tilbage i rovdinosaurernes historie, længe før fuglene, og måske endda før dinosaurerne. Også mange skeletkarakterer, der traditionelt er blevet anset for fugleagtige, var til stede hos mange rovdinosaurer og fremkom gradvist i løbet af gruppens udvikling (f.eks. ønskeben, udadvendt skulderled, langt skulderblad, forholdsvis stort brystben).

Det helt nye er, at sågar *flyvning* ikke er eksklusivt for fugle. Tilsyneladende var allerede den fælles stamform for fugle og dromaeosaurer i stand til at flyve, eller i det mindste glideflyve. Vi ved, at begge grupperes tidligste medlemmer lignede hinanden i meget stor detalje, og de levede



Kladogram over dromaeosaurer. De kinesiske dromaeosaurer (*Sinornithosaurus*, *Microraptor*) er mere fuglelignende og betydeligt mindre end de "klassiske" dromaeosaurer, f.eks. *Deinonychus* og *Velociraptor*. *Dromaeosauroides* er fundet på Bornholm. Efter Christiansen (2003).

sandsynligvis også nogenlunde ens: små dyr, der fløj eller glidefløj rundt i trækroneerne. Siden gik de hver sin vej. Fuglene begyndte at perfektionere flyvningen, og dette prægede deres udvikling. Dromaeosaurerne, der nok aldrig blev særlig gode til at flyve, "landede" igen og udviklede sig til storvildtjægere. Men de "typiske" dromaeosaurer med deres enorme slagtekløer var altså ikke dem, der lignede fuglenes mest – dromaeosaurerne startede selv i det små.

Vi kan også udpege en favorit blandt de to hypoteser om flyvningens opståen, "fra-træerne-ned" og "fra-jorden-op". Det er "træerne", der vel hele tiden har været den mest rimelige forklaring, og som nu synes bekræftet af de nye fossiler. *Microraptor's* lemmer er ikke så lange og slanke som mange andre dromaeosaurers (mens små former hos andre rovdinosaurer er meget langbenede), og de har lange fjer helt ud på foden – det kan man simpelthen ikke løbe rundt på jorden med. Skeletanatomien har forlængst vist, at mange mindre rovdinosaurer udmærket *kunne* have levet i træer, men nu er der god evidens for, at nogle af dem også *gjorde* det.

De kommende år vil byde på mange nye analyser af disse fantastiske fund. Det flyger allerede med spekulationer om disse fossilers betydning for mange af de gamle spørgsmål om flyvning og fugle, men endnu er det for tidligt at konkludere ret meget. Vi har simpelthen ikke studeret dem nok endnu. Men der er ikke megen tvivl om, at vi om bare 4-5 år vil have et helt andet og langt mere velunderbygget billede af, hvad det egentlig var, der førte til oprindelsen af en af hvirveldyrenes helt store succeser, fuglene.

Referencer

- Beebe, C.W. 1915: A Tetrapteryx stage in the ancestry of birds. – *Zoologia* 2: 38-52.
- Brush, A. 1996: On the origin of feathers. – *J. Evol. Biol.* 9: 131-142.
- Brush, A. 2000: Evolving a protofeather and feather diversity. – *Am. Zool.* 40: 631-639
- Brush, A. 2001: The beginnings of feathers. Pp 171-179 i J.A. Gauthier & L.F. Gall (red.): New perspectives on the origin and early evolution of birds. – Peabody Museum of Natural History, New Haven.
- Chiappe, L.M. 1991: Cretaceous birds of Latin America. – *Cretaceous Res.* 12: 55-63.
- Chiappe, L.M. 1995: The phylogenetic position of the Cretaceous birds of Argentina: Enantiornithes and *Patagopteryx defarrarisi*. – *Courier Forschungsinst. Senckenberg* 181: 55-63.
- Chiappe, L.M. 1996: Early avian evolution in the southern hemisphere: The fossil record of birds in the Mesozoic of Gondwana. – *Mem. Queensland Mus.* 39: 533-554.
- Chiappe, L.M. 2001: Phylogenetic relationships among basal birds. Pp 1143-156 i J.A. Gauthier & L.F. Gall (red.): New perspectives on the origin and early evolution of birds. – Peabody Museum of Natural History, New Haven.
- Chiappe, L.M. & C.A. Walker 2002: Skeletal morphology and systematics of the Cretaceous Euenantiornithes (Ornithothoraces: Enantiornithes). Pp 240-267 i L.M. Chiappe & L.M. Witmer (red.): Mesozoic birds: Above the heads of dinosaurs. – Univ. California Press, Berkeley.
- Chiappe, L.M., S.-A. Ji, Q. Ji & M.A. Norell 1999: Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda: Aves) from the Late Mesozoic of North-eastern China. – *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 242: 1-89.
- Chiappe, L.M., M.A. Norell & J.M. Clark 1996: Phylogenetic position of *Mononykus* (Alvarezsauridae) from the Late Cretaceous of the Gobi Desert. – *Mem. Queensland Mus.* 39: 557-582.
- Chiappe, L.M., M.A. Norell & J.M. Clark 2002: The Cretaceous, short-armed Alvarezsauridae: *Mononykus* and its kin. Pp 87-120 i L.M. Chiappe & L.M. Witmer (red.): Mesozoic birds: Above the heads of dinosaurs. – Univ. California Press, Berkeley.
- Christiansen, P. 2003: Rovdinosaurer fra Bornholm. – Forlaget Carlsen A/S.
- Dames, W. 1884: Über *Archaeopteryx*. – *Paläontol. Abh.* 2: 119-198.
- Heilmann, G. 1926: The origin of birds. – H.F. & G. Witherby, London.
- Norell, M.A., J.M. Clark & P.J. Makovicky 2001: Phylogenetic relationships among coelurosaurian theropods. Pp 49-57 i J.A. Gauthier & L.F. Gall (red.): New perspectives on the origin and early evolution of birds. – Peabody Museum of Natural History, New Haven.
- Norell, M.A., Q. Ji, K. Gao, C. Yuan, Y. Zhao & L. Wang 2002: "Modern" feathers on a non-avian dinosaur. – *Nature* 416: 36-37.
- Novas, F.E. 1996: Alvarezsauridae, Cretaceous basal birds from Patagonia and Mongolia. – *Mem. Queensland Mus.* 39: 675-702.
- Novas, F.E. 1997: Anatomy of *Patagonykus puertai* (Theropoda, Avialae, Alvarezsauridae), from the Late Cretaceous of Patagonia. – *J. Vert. Paleontol.* 17: 137-166.
- Novas, F.E. & D. Pol 2002: Alvarezsaurid relationships reconsidered. Pp 121-125 i L.M. Chiappe & L.M. Witmer (red.): Mesozoic birds: Above the heads of dinosaurs. – Univ. California Press, Berkeley.
- Sanz, J.L., B.P. Pérez-Moreno, L.M. Chiappe & A.D. Buscalioni 2002: The birds from the Lower Cretaceous of Las Hoyas (Province of Cuenca, Spain). Pp 209-229 i L.M. Chiappe & L.M. Witmer (red.): Mesozoic birds: Above the heads of dinosaurs. – Univ. California Press, Berkeley.
- Sereno, P.C. 2001: Alvarezsaurids: Birds or ornithomimosaurs? Pp 69-98 i J.A. Gauthier & L.F. Gall (red.): New perspectives on the origin and early evolution of birds. – Peabody Museum of Natural History, New Haven.
- Xu, X., Z. Zhou, X. Wang, X. Kuang, F. Zhang & X. Du 2003: Four-winged dinosaurs from China. – *Nature* 421: 335-340.
- Zhou, Z. & L. Hou 2002: The discovery and study of Mesozoic birds in China. Pp 160-183 i L.M. Chiappe & L.M. Witmer (red.): Mesozoic birds: Above the heads of dinosaurs. – Univ. California Press, Berkeley.
- Zhou, Z. & F. Zhang 2002: A long-tailed, seed-eating bird from the Early Cretaceous of China. – *Nature* 418: 405-409.

Per Christiansen
 Zoologisk Museum,
 Universitetsparken 15
 2100 København Ø