



# PLOMES, DINOSAURES I OCELLS

## QUÈ VA SER PRIMER, LA PLOMA O L'OCELL?

- Escrit per
- Bernat Vila i David M. Alba
- Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont



**Figura 2**

Reconstrucció d'un *Velociraptor*.

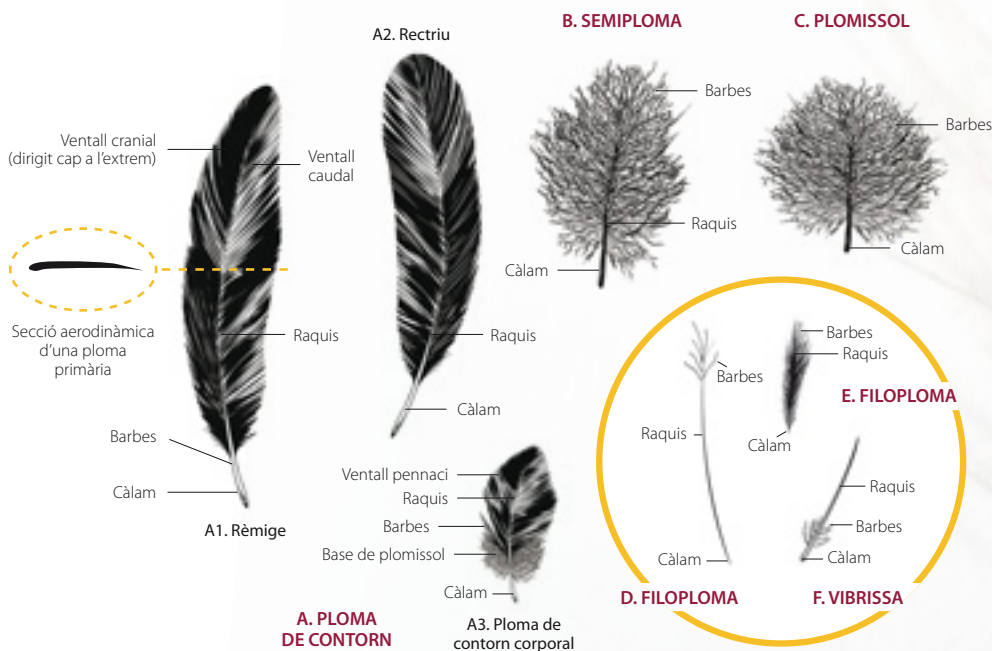
Durant molts anys, les plomes s'han considerat el caràcter distintiu de les aus. Malgrat que altres vertebrats voladors no presenten plomes, la funció aerodinàmica d'aquestes estructures en els ocells actuals podria dur a pensar que l'evolució d'aquesta estructura singular ha estat sempre relacionada amb l'origen del vol. Tanmateix, espectaculars troballes paleontològiques de la darrera dècada mostren que alguns dinosaures no voladors posseïen plomes que recobrien algunes parts del cos. L'estudi d'aquestes plomes fòssils condueix a una conclusió fascinant: les plomes no van ser originàriament una adaptació per volar, sinó que van haver de dur a terme una altra funció.

### Què són les plomes?

Les plomes són una complexa estructura tegumentària formada a partir de cèl·lules epidèrmiques. Es formen a partir d'una invaginació cilíndrica de l'epidermis (o papil·la de la ploma), que dona lloc a un fol·licle tubular que origina una estructura filamentosa i ramificada de queratina. A diferència del pèl dels mamífers o les escates dels rèptils, formats també a partir de la proliferació de cèl·lules epidèrmiques, les plomes presenten un eix principal, anomenat *raquis*, a partir del qual s'originen diverses ramificacions, anomenades *barbes*. Al seu torn, les barbes es ramifiquen successivament en uns filaments més petits, les *bàrbules*. El raquis, en l'extrem basal, s'expandeix per donar lloc a un eix tubular buit que s'insereix al fol·licle de la pell, anomenat *càlam* (fig. 1). A grans trets, podem distingir dos grans tipus estructurals de plomes: les de tipus pennaci, en què el raquis actua com a eix central i les barbes, unides entre si per les bàrbules, formen un ventall ampli; i el plomissol, en què el raquis és menys prominent

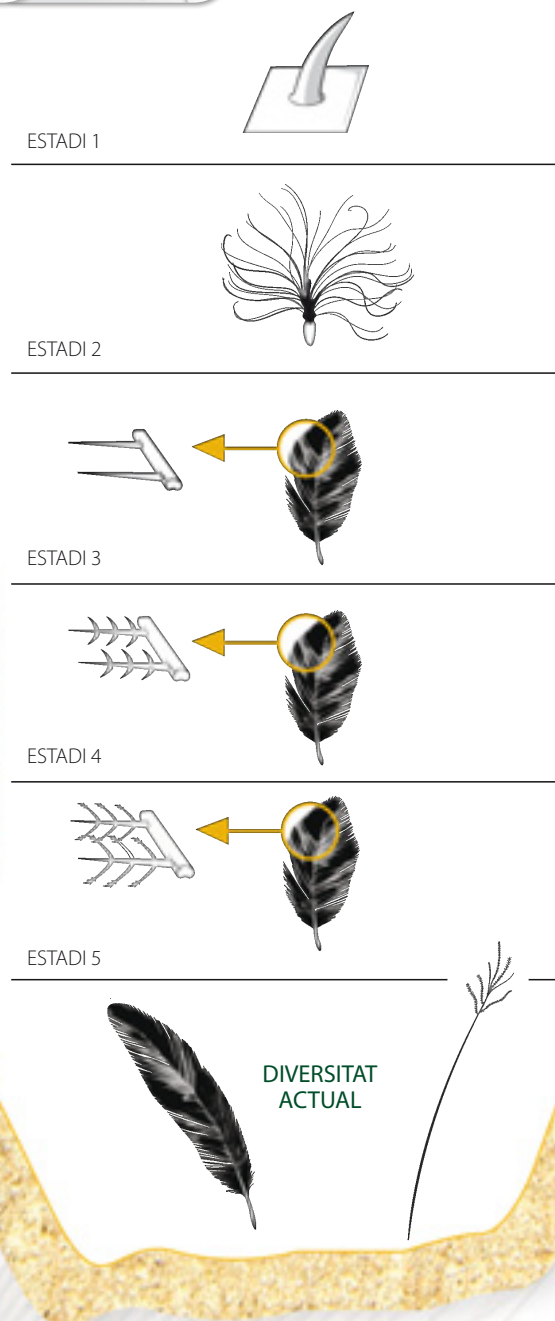
i les barbes i les bàrbules es disposen en un floc. A la natura trobem combinacions d'ambdós tipus estructurals, amb plomes que presenten un ventall de tipus pennaci i una base de plomissol (Prum i Brush, 2002).

A partir d'aquesta estructura bàsica podem trobar una gran varietat de plomes en funció de la disposició i el desenvolupament dels elements estructurals (raquis, barbes i bàrbules). La major part del cos dels ocells és cobert de plomes, ja siguin plomes cobertores (que recobreixen el cos) o plomes de vol (o *pennes*), que inclouen les plomes de les ales (*rèmiges*) i les de la cua (*rectrius*). El plomissol és format per plomes molt petites que constitueixen el plomatge intern dels ocells. Altres tipus de plomes inclouen les semiplomes (a mig camí entre les plomes cobertores i el plomissol, amb una funció d'aïllant tèrmic) i les filoplomes (molt especialitzades i semblants a un cabell, relacionades amb el sentit del tacte), entre d'altres (Kellner, 2004).



**Figura 1.** Elements principals de les plomes i la variació morfològica i estructural (adaptat de Kellner, 2004).  
© Il·lustració: Javier Sánchez.





D'altres han estat identificades dins d'ambre fòssil. Entre les plomes associades a esquelets més o menys articulats, destaquen els diversos exemplars d'arqueòpterix de les calcàries litogràfiques de Solnhofen, que presenten plomes exquisidament preservades en diverses regions del cos, com les ales i la cua. Nous descobriments, realitzats principalment a Liaoning (la Xina), i corresponents al Cretaci inferior (fa uns 125 milions d'anys), han ampliat enormement el registre fòssil de les plomes i dels vertebrats plumífers. Inicialment es va pensar que es tractava d'ocells basals, però les anàlisis filogenètiques posteriors indiquen que hi ha representats diversos llinatges de dinosaures teròpodes celurosaures, els quals conserven amb un detall força acurat les estructures tegumentàries (Padian i Ji, 2001).

Actualment es considera que els ocells van evolucionar a partir d'un grup de dinosaures celurosaures, però les noves troballes indiquen que molts d'aquests dinosaures emplomats no estan directament relacionats amb l'origen dels ocells. Entre els tàxons descoberts, el més primitiu és un petit celurosaure anomenat *Sinosauropteryx*, el qual presenta unes petites estructures integumentàries tubulars i filamentosos, denses, fines i curtes situades al voltant del cap, el coll, l'esquena i la cua. També el tiranosauroidu *Dilong* presenta una mena de protoplomes que en cobreixen el cos. I dins el clade dels maniraptors (que agrupa oviraptorosaures, terizinosauroides, dromeosàurids, troodontids i ocells), tant els gèneres més primitius (com el terizinosauure *Beipiasaurus* o el petit oviraptorosaure *Caudipteryx*) com els representants més derivats (com *Microraptor*, *Sinornithosaurus*, *Velociraptor* [fig. 2], *Pedopenna*, *Protarchaeopteryx*, *Rahonavis* o *Jinfengopteryx*) presenten plomes que en cobreixen el cos o les extremitats (vegeu les referències dels treballs originals a Turner *et al.*, 2007a i 2007b; Xu, 2006; Xu i Zhang, 2005; Qiang *et al.*, 1998). Finalment, també es coneixen estructures tegumentàries en altres teròpodes, com els alvarezsàurids (Currie, 2003).

### Estadis evolutius de les plomes

Durant els darrers anys s'han proposat diversos models, basats en les evidències fòssils i embriològiques, per tal d'explicar l'evolució d'aquestes estructures tegumentàries fins a originar la diversitat de plomes que trobem actualment en els ocells. A banda d'alguns petits matisos pel que fa a la consideració dels diferents estadis evolutius de les plomes com a novetats evolutives

### Les plomes en el registre fòssil

La troballa de plomes fòssils no és freqüent, però està ben documentada des de fa molt de temps en alguns jaciments de preservació excepcional (Kellner, 2004). Així, trobem plomes aïllades en localitats mesozoiques d'arreu del món (la Xina, el Kazakhstan, Mongòlia, Rússia, el Japó, Austràlia, el Canadà, els Estats Units, el Brasil, França, Espanya i Alemanya), d'edats compreses entre el Titonià inferior (fa uns 150 milions d'anys) i el Campanià (fa uns 83 milions d'anys). Algunes d'aquestes plomes s'han trobat en jaciments on s'han recuperat esquelets d'ocells fòssils, com ara *Noguerornis* (Montsec, Catalunya), arqueòpterix (*Archaeopteryx*, Solnhofen, Alemanya), *Eoalulavis* (Las Hoyas, Espanya) o *Confuciusornis* (Liaoning, la Xina).

**Figura 3.** Estadis evolutius de les plomes segons el model de Prum i Brush (adaptat de Chiappe, 2007).  
© Il·lustració: Javier Sánchez.

Dilong (tiranosauroides)  
 Sinosauropteryx  
 Caudipteryx (oviraptorosaures)  
 Beipiaosaurus (terizinosaurids)  
 Sinornithosaurus (dromeosaurids)  
 Microraptor (dromeosaurids)  
 Protarchaeopteryx  
 Pedopenna  
 Ocells

#### CELUROSAURES

#### MANIRAPTORS

Presència de plomes amb ventall  
 Presència inferida de plomes amb ventall  
 Presència de plomes filamentososes

(Xu, 2006), tots els autors estan d'acord que les plomes no són homòlogues amb les escates dels rèptils actuals. Un dels models proposats (Prum i Brush, 2002) inclou cinc etapes, que s'inicien amb l'emergència del fol·licle plomar per invaginació de l'epidermis a la papil·la de la ploma, i continuen amb l'addició progressiva d'una sèrie de novetats morfològiques que afegeixen complexitat a l'estructura (fig. 3). Però, per més versemblants que siguin aquests estadis evolutius, i per més que s'ajustin a la diversitat de tipus de plomes i el desenvolupament ontogenètic en els ocells actuals, la seva existència pretèrita no es pot corroborar sense recórrer a l'evidència que proporciona el registre fòssil. El que és encara més complex: cal tenir en compte en quin tipus d'organisme van evolucionar per primer cop aquestes plomes incipients per poder testar les hipòtesis evolutives sobre la funció original de la ploma des d'un punt de vista selectiu.

En aquest sentit, l'estudi de les estructures filamentososes en diversos teròpodes celurosaures i aus mesozoiques ha permès identificar els diversos estadis d'evolució de les plomes en el registre fòssil (fig. 4). Així, les estructures plomoses de *Sinosauropteryx*, *Beipiaosaurus*, *Dilong* i *Sinornithosaurus* representarien el segon esta-

di evolutiu, on l'estructura filamentosa inicial es comença a ramificar distalment (però, per a una interpretació alternativa, vegeu Lindham-Soliar *et al.*, 2007). *Caudipteryx*, *Protarchaeopteryx* i *Sinornithosaurus* representen un pas més enllà, ja que algunes de les plomes presenten un raquis ben desenvolupat i barbes diferenciades. Algunes plomes de la cua i de les extremitats de *Caudipteryx* i *Protarchaeopteryx* i del dromeosàurid *Microraptor* correspondrien al quart estadi evolutiu, amb plomes pennàcies rígides amb les bàrbules ben desenvolupades. Malgrat això, la curta longitud de les plomes de *Protarchaeopteryx* i *Caudipteryx* contradiu una funció aerodinàmica, que tampoc no es pot inferir a partir de l'esquelet, caracteritzat entre d'altres per unes extremitats anteriors curtes i poc adequades per al vol. Les plomes de *Microraptor*, en canvi, sí que són asimètriques i, per tant, compatibles amb una funció aerodinàmica; però, a diferència dels ocells actuals, les presenta tant en les extremitats anteriors com en les posteriors (fig. 5). Al darrer i cinquè estadi, finalment, les plomes pennàcies són més especialitzades i es troben situades no solament a la cua i les extremitats, sinó també a la resta del cos. Aquest és el cas d'*Archaeopteryx* i la resta d'ocells primitius del Mesozoic, on les plomes són ja més especialitzades i pràcticament

**Figura 4.** Principals clades de dinosaures teròpodes i tipologia de plomes (adaptat de Chiappe, 2007).  
 © Il·lustració: Javier Sánchez.





.....  
**Figura 5.** El gènere xinès *Microraptor* presentava plomes tant en les extremitats anteriors com en les posteriors.

indistingibles de les dels ocells actuals (Chiappe, 2007). Diversos estudis indiquen que les plomes dels arqueòpterixs presenten una estructura força moderna, amb una disposició asimètrica que s'ha interpretat com a indicadora d'una funció aerodinàmica (Feduccia i Tordoff, 1979), tal com s'esperaria en un ocell ja adaptat al vol.

### Per a què servien originàriament les plomes?

El fet que tots els ocells actuals presentin plomes va fer que, durant molt de temps, aquestes estructures tegumentàries es consideressin una adaptació al vol. Tanmateix, el fet que una determinada estructura desenvolupi una determinada funció en els organismes actuals no implica necessàriament que aquesta fos la funció original. Al capdavant, hi ha un bon nombre d'ocells actuals que han perdut la capacitat de volar (estruços, pingüins, etc.), i tanmateix conserven les plomes. Alhora, hi ha altres vertebrats voladors, com els ratpenats, que han desenvolupat la capacitat de volar activament sense presentar-ne. Els nous descobriments de dinosaures plumífers a la Xina, de fet, ens indiquen que les plomes no poden ser una adaptació al vol, ja que l'origen evolutiu precedeix la pretesa funció original, segons es desprèn de la resta de característiques anatòmiques



Fòssil de *Sinornithosaurus*

d'aquests dinosaures teròpodes. Així, en termes tècnics (Gould i Vrba, 1982), les plomes no serien una adaptació primària al vol, sinó una exaptació; és a dir, una estructura que originàriament no estava relacionada amb el vol, però que posteriorment va ser reaprofitada per dur a terme aquesta funció i va experimentar posteriorment adaptacions secundàries subsegüents.

Però si originàriament les plomes no van evolucionar per poder volar, quina va ser la funció original? S'han proposat diverses hipòtesis, algunes més versemblants que d'altres. Les funcions que duen a terme les plomes en els ocells actuals ens proporcionen algunes pistes de la utilitat dels diferents tipus de plomes en els dinosaures. A banda de la funció aerodinàmica durant el vol actiu, en els ocells actuals les plomes ofereixen coloració per al camuflatge o l'exhibició sexual. També confereixen una morfologia més aerodinàmica al cos, repel·leixen l'aigua, produeixen sons o fins i tot actuen com a defenses químiques (Chiappe, 2007). Finalment, les plomes també contribueixen de manera molt significativa a regular la temperatura corporal (de la mateixa manera que el pèl ho fa en els mamífers). Per aquest motiu, la termoregulació constitueix una possible funció molt raonable de les protoplomes primigènies dels ancestres més primerencs dels ocells. Segons aquesta hipòtesi, les plomes haurien contribuït significativament a l'aïllament corporal en uns animals en via d'esdevenir endotèrmics (de sang calenta), com és el cas dels celurosaures, per als quals s'infereix un metabolisme més actiu que en altres grups de teròpodes (Chiappe, 2007). És igualment cert que les plomes probablement van assolir també ben aviat un rol en l'exhibició sexual, tal com permeten inferir les franges de coloració conservades en nombroses plomes fòssils.

### Dinosaures plumífers... , redefinint els ocells?

Històricament, l'ancestre dels ocells s'ha cercat entre les tortugues, els arcosauromorfs basals, els pterosaures i els cocodrils. Des de la dècada dels anys setanta del segle passat, però, noves troballes i anàlisis paleontològiques han donat cada cop més versemblança a la hipòtesi filogenètica segons la qual els ocells es van originar a partir d'un grup de dinosaures teròpodes.

Però el fet que molts dinosaures teròpodes presentin plomes planteja un dilema taxonòmic: com s'ha de definir el grup dels ocells? Quina és la característica que permet saber si un determi-



nat fòssil correspon a un ocell o a un dinosaure emplomallat? En certa mesura, la separació és arbitrària. Fins fa poc, encara es considerava que les plomes eren l'estructura que millor caracteritzava els ocells. Però atesa l'àmplia presència en alguns grups de dinosaures, que no presenten moltes de les altres característiques típiques dels ocells, això sembla poc aconsellable. Cal cercar altres caràcters derivats que defineixin el grup. De fet, la presència de plomes no prova per si sola que els ocells evolucionessin a partir de dinosaures; hi ha característiques esquelètiques molt més distintives que suggereixen un parentiu més estret que amb qualsevol altre tipus de vertebrat (Currie, 2003).

Els representants aviaris més primitius, com ara els arqueòpters, presenten l'estructura craniana típica dels arcosaures, el grup que inclou dinosaures, cocodrils i pterosaures, així com un acetàbul perforat i un procés ascendent de l'astràgal, característics dels dinosaures. Més concretament, els ocells comparteixen amb els teròpodes més primitius caràcters tan importants com el bipedisme, la pneumatització dels ossos i el peu tridàctil (Chiappe, 2007). D'altres caràcters aviaris, com la mà tridàctila i la presència de fúrcula, es troben en un grup més derivat de teròpodes, els tetanurs, que no solament inclouen els maniraptors sinó dinosaures de mida gran com *Tyrannosaurus*. Dins dels celurosaures, on s'inclouen la majoria de teròpodes amb plomes, trobem encara més caràcters aviaris, com és la presència de braços llargs i grans estèrniums. De fet, a mesura que ens apropem als representants més derivats d'aquest grup, com són els maniraptors, trobem cada cop un nombre més alt de caràcters comuns amb els ocells. Les semblances són tan

grans que en els maniraptors trobem estructures esquelètiques que, durant molt temps, es consideraren exclusives dels ocells, com és el cas del pigostil present en alguns oviraptorosaures.

En resum, cada vegada sembla més difícil traçar una frontera clara entre els celurosaures emplomallats i els ocells. Els celurosaures emplomallats no es poden considerar ocells pel que fa a l'estructura de l'esquelet i certament no posseïen la capacitat de volar activament, malgrat tenir plomes. Però els ocells sí que s'han de considerar dinosaures, si més no filogenèticament parlant, ja que van evolucionar a partir d'aquest grup. Actualment, els ocells constitueixen un dels grups de vertebrats més diversos, i una gran part de l'èxit evolutiu s'ha d'atribuir, sens dubte, a la capacitat de volar. Però el registre fòssil mostra que les aus no són cap altra cosa que un grup particular de dinosaures, que va reaprofitar les plomes preexistents per poder volar, i que gràcies a aquesta capacitat es va poder diversificar de manera molt espectacular.

## Conclusions

Les troballes paleontològiques de dinosaures plumífers, dutes a terme durant la darrera dècada, posen de manifest que les plomes i les estructures tegumentàries, presumiblement homòlogues però més primitives, estaven àmpliament distribuïdes en diversos llinatges de teròpodes celurosaures. Aquests dinosaures estan estretament emparentats amb els ocells, però tot i que presenten plomes, encara no havien adquirit la capacitat de volar i no es poden considerar ocells. Tot plegat, indica que les plomes es van originar abans que els ocells, i que la funció original no era aerodinàmica. I

## Referències bibliogràfiques

- CHIAPPE, L. M. (2007). *Glorified dinosaurs: the origin and early evolution of birds*. John Wiley & Sons, Inc., p. 263.
- CURRIE, P. J. (2003). «Feathered dinosaurs and the origin of birds». A: *The new panorama of animal evolution*. Proceedings of the 18th International Congress of Zoology, p. 55-60.
- FEDUCCIA, A.; TORDOFF, H. B. (1979). «Feathers of *Archaeopteryx*: asymmetric vanes indicate aerodynamic function». *Science*, núm. 203, p. 1021-1022.
- GOULD, S. J.; VRBA, E. S. (1982). «Exaptation; a missing term in the science of form». *Paleobiology*, núm. 8, p. 4-15.
- KELLNER, A. W. A. (2004). «A review of avian Mesozoic fossil feathers». A: *Mesozoic birds. Above the heads of dinosaurs*, p. 389-404.
- LINGHAM-SOLIAR, T. [et al.] (2007). «A new Chinese specimen indicates that "protofeathers" in the Early Cretaceous theropod dinosaur *Sinosauropteryx* are degraded collagen fibres». *Proceedings of the Royal Society of London B*, núm. 274, p. 1823-1829.
- PADIAN, K. [et al.] (2001). «Feathered dinosaurs and the origin of flight». A: *Mesozoic Vertebr. Life*, p. 117-135.
- PRUM, R. O.; BRUSH, A. H. (2002). «The evolutionary origin and diversification of feathers». *The Quarterly Review of Biology*, vol. 77, núm. 3, p. 261-295.
- QIANG, J. [et al.] (1998). «Two feathered dinosaurs from northeastern China». *Nature*, núm. 393, p. 753-761.
- TURNER, A. H. [et al.] (2007a). «Feather Quill Knobs in the Dinosaur Velociraptor». *Science*, núm. 317, p. 1721.
- (2007b). «A Basal Dromaeosaurid and Size Evolution Preceding Avian Flight». *Science*, núm. 317, p. 1378 i 1381.
- XU, X. (2006). «Feathered dinosaurs from China and the evolution of major avian characters». *Integrative Zoology*, núm. 1, p. 4-11.
- XU, X.; ZHANG, F. (2005). «A new maniraptoran dinosaur from China with long feathers on the metatarsus». *Naturwissenschaften*, núm. 92, p. 173-177.

### Bernat Vila

(Sabadell, 1980)



Llicenciat en geologia per la Universitat Autònoma de Barcelona (2003), actualment gaudint d'una beca predoctoral de l'Institut

Català de Paleontologia Miquel Crusafont per fer el doctorat sobre dinosaures sauròpodes del sud d'Europa. Ha publicat prop d'una quarantena d'articles en revistes especialitzades i ha editat dos llibres sobre dinosaures.

### David M. Alba

(Barcelona, 1975)



Llicenciat (1998) i doctor (2005) en biologia per la Universitat de Barcelona, actualment dedica a la recerca sobre

l'origen paleontològic, evolutiu i taxonòmic dels primats i altres mamífers fòssils del Miocè a l'Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont i a la Universitat de Barcelona (Bell-lloc). Ha publicat més d'un centenar d'articles en revistes especialitzades internacionals, a més d'articles i llibres sobre paleontologia de vertebrats i la fauna mitjana del Miocè a l'Institut Català de Paleontologia.