

## Opbygningen af dun

af Bjarne Nielsen

I Panurus 2005 nr 3-4 havde Johannes Erritzøe skrevet en fyldig artikel (*Erritzøe, 2005*) om, hvordan fjer er opbygget. Et af punkterne i artiklen handlede om dun. Som en slet skjult hentydning til undertegnede havde Johannes Erritzøe undladt at skrive særligt udførligt om lige netop dette emne, da han udmærket er klar over, at jeg tidligere har lavet en meget omfattende undersøgelse af præcis opbygningen af dun.

Min undersøgelse blev udført som et speciale-projekt i forbindelse med mit daværende biologistudium på Københavns Universitet, der blev afsluttet i juni 1985. Resultatet af undersøgelsen har siden ligget godt begravet i nogle flyttekasser og ventet på, at jeg skulle tage mig sammen til at få lavet en eller evt. flere artikler om emnet. Nu må tidspunktet så være kommet, hvor 20 års støv bankes af flyttekasserne, de adskillige hundrede billeder findes frem fra deres mørke og nogle ord forfattes som supplement til Johannes Erritzøes udmærkede arbejde.

Som nævnt ovenfor er det godt 20 år siden, at min undersøgelse blev færdiggjort, og derfor vil samtlige illustrationer, det være sig tegninger, grafer eller fotografier, være af minimum samme alder. Dog mener jeg ikke, at det har den store betydning rent fagligt i denne sammenhæng, da det burde være yderst usandsynligt, at der skulle være sket nogen forandring i opbygningen af dun i den periode.

For alle illustrationers vedkommende *kan* kvaliteten være påvirket af, at de er indscannet efter (papir-)originaler.

I denne artikel har jeg valgt at fastholde de artsnavne, der var gældende på det tidspunkt, hvor jeg lavede undersøgelsen. Navnene følger Walthers' systematik (*Walthers, 1980*) af den simple årsag, at det dengang var den senest publicerede. Da det væsentlige i denne sammenhæng er dunets opbygning, forekommer det mig ikke at være af afgørende betydning hvilke navne, der er hæftet på de enkelte arter.

### Projektet

Oprindeligt gik mit projekt ud på at undersøge, om man kunne bruge opbygningen af dun hos forskellige arter til at sige noget om deres taxonomi og fylogeni, dvs. deres indbyrdes slægtskab og udviklingen af dette.

Jeg håbede desuden, at min undersøgelse kunne give et fingerpeg om, at der var en eller anden form for sammenhæng mellem dunets opbygning/udseende og det klima, som den pågældende art bebor.

I denne artikel vil jeg dog ikke komme nærmere ind på hverken taxonomien, fylogenen eller klimatilpasningen, men alene omtale den rent fysiske opbygning af et dun.

En af mine projektvejledere, Jon Fjeldså, havde tidligere oversat en udmærket bog, "Europas fugles reder, æg og unger" (*Harrison, 1977*), hvor man bl.a. kunne se dundragtens farver og mønstre ved unger af mange forskellige fuglearter. Derudover havde han selv lavet en del sammenlignende undersøgelser af dundragtens farver og mønstre på ryggen af især unger af vadefugle (*Fjeldså, 1977* og *Fjeldså, udateret*).

Mit projekt var egentlig en fortsættelse af dette arbejde, og jeg benyttede mig derfor for en stor del af dun, som Jon Fjeldså havde indsamlet over hele verden til brug i sit arbejde. Yderligere hentede jeg dun hos en del arter i Zoologisk Museums righoldige magasin med skindlagte fugle.

For at få en vis konsekvens i og sammenlignelighed mellem dunene, tog jeg kun dun fra ryggen mellem vingerne af ungerne, og i første omgang koncentrerede jeg mig om at få så mange arter af måge- og vadefugle (*Charadriiformes*) som muligt. Til sammenligning tog jeg derefter dun fra en del andre grupper, som jeg formodede ud fra andre karakterer var nærtrelaterede til disse. Det resulterede i, at jeg endte op med at undersøge i alt 105 arter måge-vadefugle, 18 arter tranefugle (*Gruiformes*), 7 arter af hver af hønsfugle (*Galliformes*) og andefugle (*Anseriformes*), 4 arter sandhøns (*Pteroclididae*), 2 arter af hver af lommer (*Gaviiformes*), stormfugle (*Procellariidae*) og

suler (*Sulidae*) samt 1 art af hver af skarver (*Phalacrocoracidae*), storke (*Ciconidae*) og tinamuer (*Tinamidae*).

For at foregribe begivenhedernes gang kunne jeg konstatere, at dunets opbygning var yderst ensartet næsten uanset hvilken art eller gruppe af fugle, jeg kiggede på. I langt de fleste tilfælde var eneste afvigelse fra normaltypen et spørgsmål om størrelse. De få undtagelser, jeg stødte på, vil blive nævnt undervejs i beskrivelsen.

## Metode

Når jeg havde indsamlet nogle dun, blev de rensset i en systematiseret arbejdsgang, der involverede Biotex, sprit af forskellig finhedsgrad samt ultralyd. Efter grundig tørring kunne der ske flere ting med dunet.

Nogle blev monteret på en stub ved hjælp af noget så enkelt som en klat neglelak. Stubben er en lille plade med holder, der bruges, når man skal se præparater i et scanningelektronmikroskop (SEM). Stub med neglelak og dun bliver (blev !) belagt med et få molekylert tykt lag guld inden scanningen. (På de fleste SEM-billeder kan stubben ses i baggrunden)

Andre dun blev indstøbt i en meget hård epon-blanding. Efter et par døgn polymerisering (hærdning) ved 60°C kunne der laves ekstremt tynde snit af præparatet i en ultramikrotom. Snittene blev derefter farvet med bl.a. uranylacetat og blycitrat, hvorefter de var klar til at blive scannet i et transmissionelektronmikroskop (TEM).

Atter andre dun blev undersøgt i et ganske almindeligt mikroskop, hvor de ydre karakterer såsom antal, størrelser og specielle karakteristika blev fastslået.

Forskellen på SEM og TEM, er at førstnævnte viser præparatets overflade, medens sidstnævnte viser, hvordan det ser ud indeni.

Samtlige 150 arter blev undersøgt i almindeligt mikroskop, i alt 82 arter i SEM og desværre kun 1 art i TEM (kunne ikke få bevilling til at få lavet flere tyndsnit !).

## Overordnet struktur

Når man ser "udefra" på en unge med dun, ser det ud, som om dens dundragt består af en masse "hår", der ligger i en uorganiseret og sammenfiltret masse. Man får ikke rigtig nogen fornemmelse af det enkelte dun og endnu mindre af det enkelte dunds bestanddele og opbygning.

Denne opfattelse af uorden er blevet opfattet som en mere eller mindre nødvendig forudsætning for dundragtens egenskaber som et isolerende og i nogle tilfælde vandskyende værn mod omverdenen.

Virkeligheden ser imidlertid fuldstændig anderledes ud: ... *et dun er en endda overordentlig velordnet og regelmæssig struktur.*

Dun sidder, ligesom det er tilfældet med fjer (*Lucas & Stettenheim, 1972*), i en skede. Men hvor en fjer består af et skaft, med tilhørende strukturer i form af stråler, bistråler og kroge, har et dun intet skaft, men er derimod en samling af ca. 15 stråler (*Charadriiformes*), der sidder cirkulært i en kreds med enden af strålen nede i skeden. Fra hver af disse stråler udgår et antal bistråler, der i nogle tilfælde er udstyret med gevækster, torne, lidt analoge med fjerens kroge.

I sjældne tilfælde, f.eks. hos visse andefugle er dunene opbygget på samme måde som fjer med en kraftig (hoved-)stråle, hvorfra der udgår sidestråler med tilhørende bistråler og ofte ret veludviklede torne. Til forskel fra forholdene hos fjer så har andedun også bistråler på den kraftige "hoved"-stråle mellem sidestrålernes udspring (fig. 15).

## Stråle

En stråle er i tværsnit nærmest klokkeformet med en bred og en smallere side (fig. 01). Hvor man hos fjer kan tale om en overside og en underside, alt efter om siden af fjerens vender bort fra

respektive ind mod fuglen, har det selvsagt ingen mening ved dun, da hver stråle i et dun via sin placering i kredsen har sin egen orientering. Derfor vil termerne ventralside om den bredeste af strålens sider og dorsalside om den smalleste blive brugt. Hver af dunets stråler er placeret i skeden således, at de har den brede side, ventralsiden, ind mod skedens centrum og den smalle, dorsalsiden, vendende bort fra centrum.

For at forvirre begreberne lidt har nogle forfattere, bl.a. Fjeldså (*Fjeldså, udateret*), kaldt den brede side "outer surface" og den smalle "inner surface". Det er selvsagt lidt misvisende, eftersom strålernes "inner surface" i så tilfælde skulle vende udad, dvs. bort fra dunets centrum, og "outer surface" skulle vende indad, dvs. ind mod centrum.

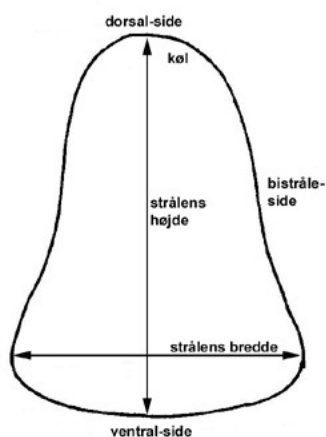


Fig. 01. Tværsnit af stråle

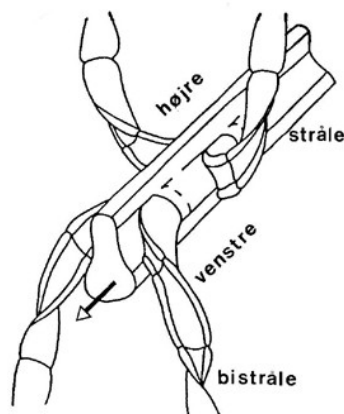


Fig. 02. Orientering af bestanddele

De to sider mellem dorsal- og ventralside kaldes lateralsider eller bistrålesider, da det er fra disse, at bistrålerne (se senere) udgår. Når dunet orienteres liggende på ventralsiden og man kigger ud mod terminalfilamentet benævnes bistrålesiderne henholdsvis venstre og højre side (fig. 02).

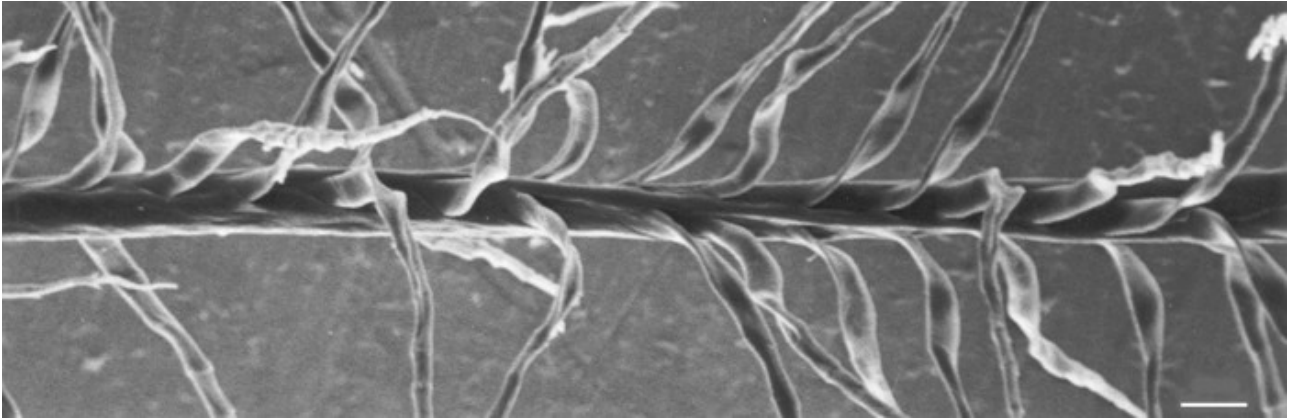
Termerne *ventralside*, *dorsalside* samt *lateralsider/bistrålesider* er oprindeligt brugt af Rutschke (*Rutschke, 1959/60*).

Alle stråler ender i et terminalfilament, der er en hårlignende del af strålen uden bistråler.

Strålens dimensioner ændres fra basis ud mod terminalfilamentet. Således er højden ca. dobbelt så stor som bredden ved basis samtidig med, at ventral- og dorsalside er nogenlunde lige bredde. Jo længere ud af strålen man kommer, jo mere lig hinanden bliver højde og bredde, medens dorsalsiden bliver mindre og mindre for til sidst knap at kunne anes. Den yderste del af strålen inklusive terminalfilamentet er nærmest cirkelrundt.

Denne opbygning betyder, at strålen ved basis er sammentrykt højre-venstre og derfor bøjelig i dette plan, medens den længere ude, hvor den er tilnærmelsesvis cirkelrund, er lige bevægelig i alle plan. Dog vil den yderste del af terminalfilamentet ofte være forholdsvis stift, hvilket er medvirkende til, at dununger som regel ser "strithårede" ud.

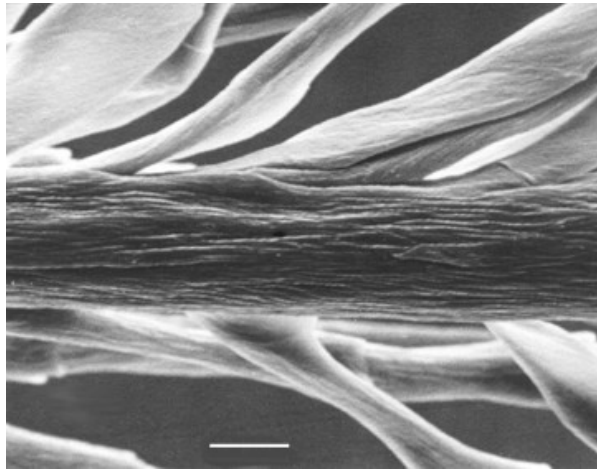
Hos nogle arter, bl.a. Mudderklire og Stenvender, er strålen snoet om sin akse, hvilket gør, at den ser ud til at have bistråler til skiftevis den ene og den anden side (fig. 03). I alle de tilfælde, hvor den type stråler observeredes, var de højresnoede !!



**Fig. 03. Snoning af stråle**

”Shore plover”, *Thinornis novaeseelandiae*. Mål : 25 µm

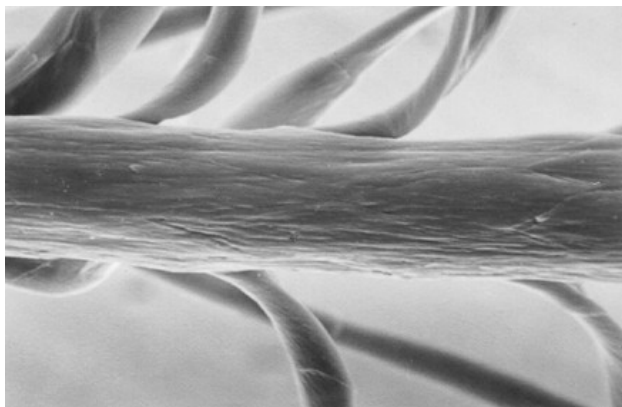
Strålen har ikke nogen glat overflade. Som det kan ses af fig. 04, er der snarere tale om en meget ujævn overflade med riller af forskellig længde og bredde. Denne struktur ses i hele strålens længde.



**Fig. 04. Strålens rifling**

”Towny-throated dotterel”, *Eudromias ruficollis*. Mål : 10 µm

På strålens overflade kan man desuden se grænserne mellem de tenformede overfladeceller (fig. 05a og 05b). I et tværsnit af strålen betyder cellernes facon og indbyrdes placering, at man vil skære nogle af dem i den smalle del (fig. 06, celle 1 og 16) og andre i den brede (fig. 06, celle 17 og 18).



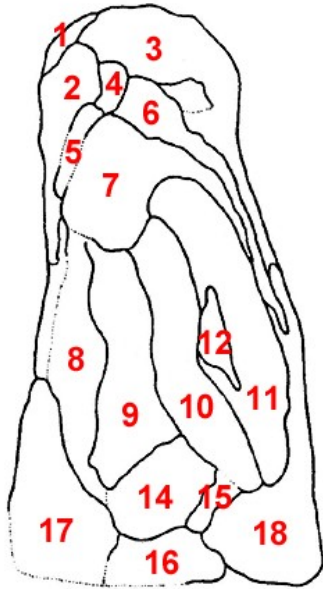
**Fig. 05a.** Tenformede celler på strålens overflade  
Amerikansk klyde, *Recurvirostra americana*



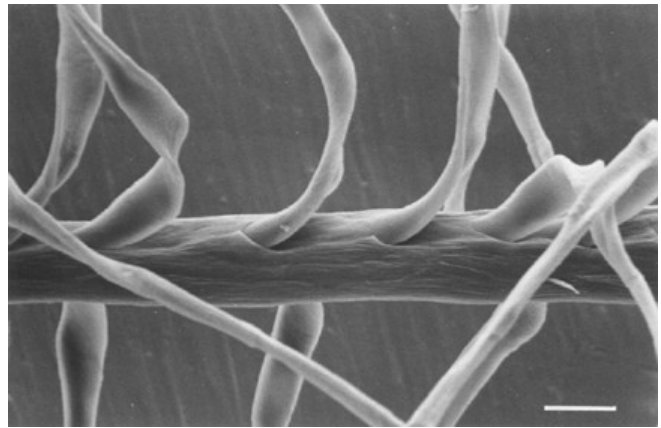
**Fig. 05b.** Samme skematisk  
Mål: 25 µm

## Bistråle

Dunets karakteristiske udseende skyldes især den store mængde af bistråler, der udgår fra strålens sider. Tidligere troede man (*Rutschke, 1959/60*), at bistrålerne omslutter strålen på samme måde som græssernes blade omslutter stænglen, men det viste sig ikke at være korrekt. I stedet omslutter strålen bistrålerne, der er indlejrede som i en slags lomme (fig. 07). På fig. 06 ses bistrålen i sin lomme inde i strålen som cellerne 11 og 12.



**Fig. 06.** Tværsnit af stråle  
Indisk ørkenløber, *Cursorius coromandelicus*  
Mål: celle 16 = 2  $\mu$ m

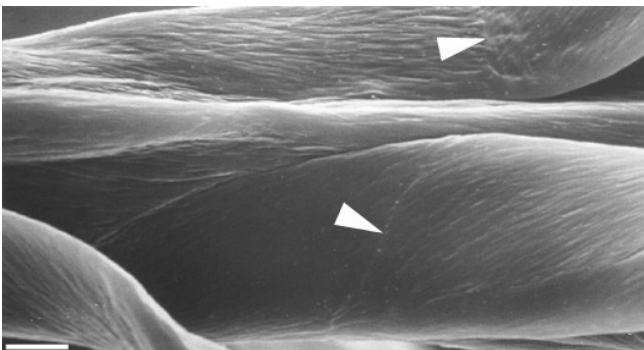


**Fig. 07.** Bistrålernes indlejring i strålen  
Strandskade, *Haematopus ostralegus*  
Mål: 25  $\mu$ m

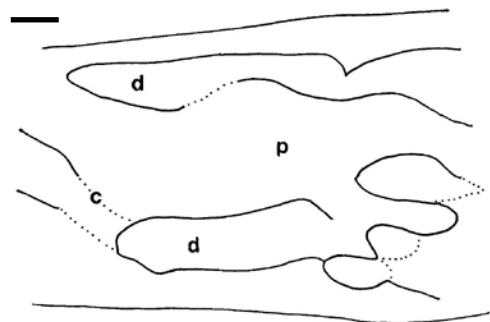
Som det også fremgår af fig. 06 og 07, er bistrålerne meget flade i den inderste (proximale, *proximal = tæt på*) del nær strålen, medens den længere ude (distalt, *distal = langt fra*) bliver nærmest cirkelrund.

Den basale flade del af bistrålen udgøres af 3-5 celler. Et par celler kan ses på fig. 08, hvor cellegrænserne mellem dem er markerede med pile.

Antallet af celler i den distale runde del af bistrålen varierer betydeligt, men er oftest større end antallet af flade, basale celler, som regel mellem 10 og 25 celler.



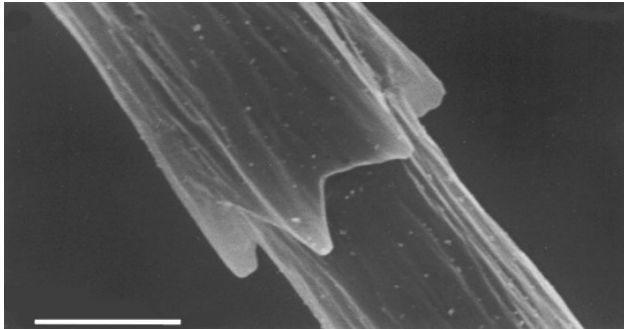
**Fig. 08.** Basale, flade bistråleceller  
Hjejle, *Pluvialis apricaria*  
Mål: 5  $\mu$ m



**Fig. 09.** Bistrålecellers indfatning  
Indisk ørkenløber, *Cursorius coromandelicus*  
Mål: 1  $\mu$ m

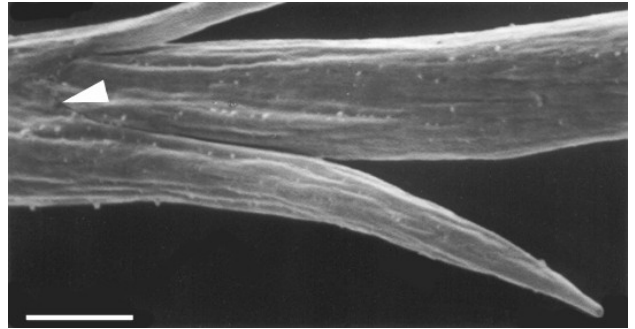
Bistrålen er opbygget nærmest som en teleskopstang, hvor cellernes distale ende omslutter den efterfølgende celledes proximale ende. I fig. 09, der er en skematiseret fremstilling af et TEM-billede, kan ses, at den distale celle (d) er forankret med udløbere fra og i den proximale celle (p) på samme måde, som når man fletter fingre.

Den ydre grænse mellem to af de distale bistråleceller kan være udformet på forskellig måde. Ved de inderste, nærmest strålen, kan den proximale celle lave en lille "krave" med en række, 5-6, små spidser omkring den distale celledes ende (fig. 10). Længere ude ad bistrålen kan to af disse spidser udvikles til torne (i hvert fald har jeg ikke observeret mere end to torne ved nogen art) af endda anselig længde (fig. 11).



**Fig. 10. Krave på overgangen mellem to bistråleceller**

Hjejle, *Pluvialis apricaria*. Mål : 5  $\mu$ m



**Fig. 11. Torne distalt på bistrålecelle**

Almindelig kjoeve, *Stercorarius parasiticus*

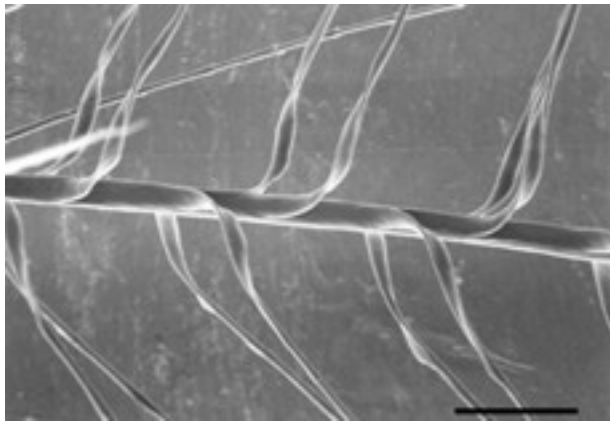
Mål : 5  $\mu$ m

Bistråleens opbygning med en flad proximal del og en mere eller mindre rund distal del gør, at den er bøjelig i den flade del og forholdsvis stiv i hele den runde del.

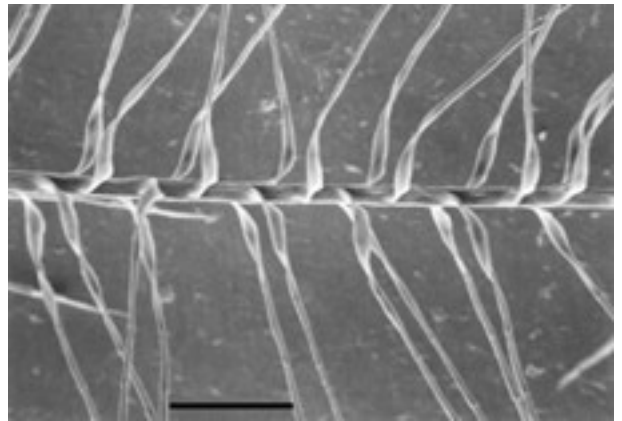
Bøjningen, der er et resultat af en snoning, i den proximale del er utrolig ensartet og gennemført næsten uanset art.

Bistrålerne vil på samme side ud ad strålen være skiftevis ventre- og højresnoet. En venstresnoet bistråle vil på venstre side af strålen altid vende nedad (ventralt) og på højre side opad (dorsalt), medens en højresnoet bistråle vil vende opad (dorsalt) på venstre side og nedad (ventralt) på højre side.

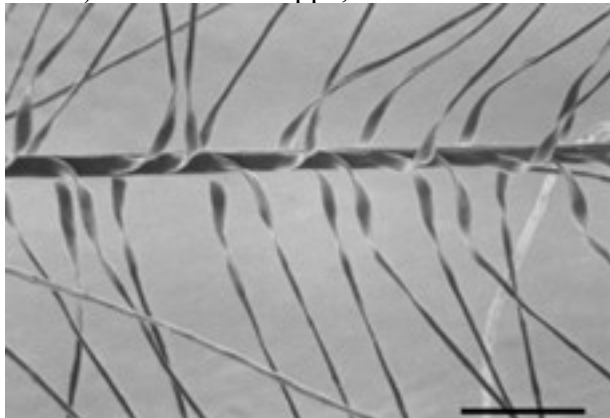
Et par bistråler på hver sin side af strålen vil altid vende samme vej (dorsalt eller ventralt), dvs. at en venstresnoet bistråle på venstre side altid har en højresnoet "makker" på den anden side af bistrålen, og at en højresnoet på venstre side altid sidder overfor en venstresnoet på højre side. En række eksempler på, at denne udformning virkelig er gennemført næsten 100%, kan ses i fig. 12 (næste side).



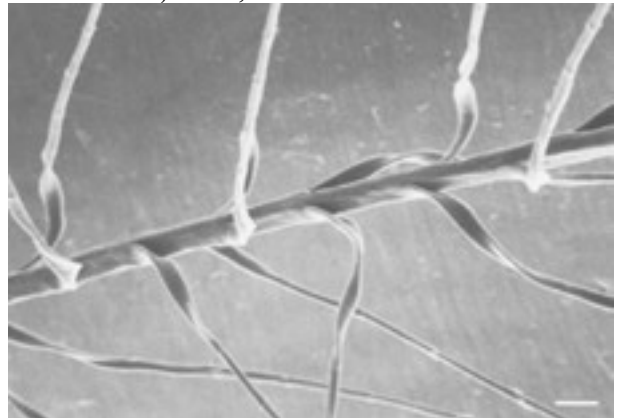
a) Stor kobbersneppe, *Limosa limosa*



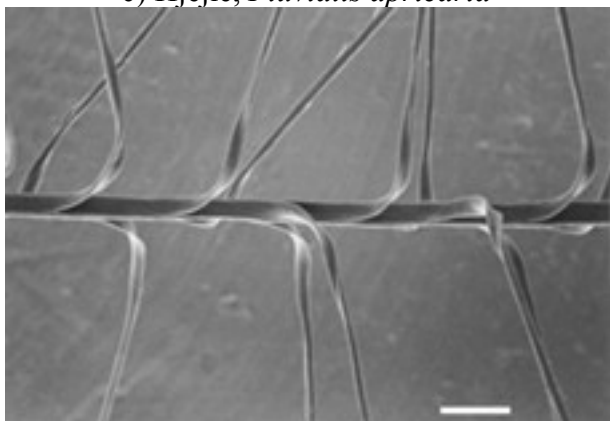
b) Vibe, *Vanellus vanellus*



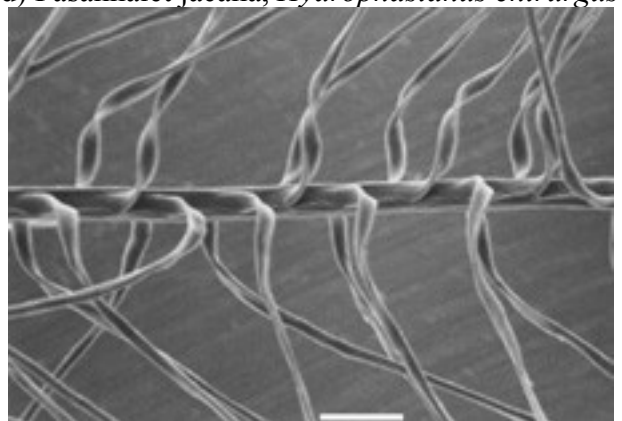
c) Hjejle, *Pluvialis apricaria*



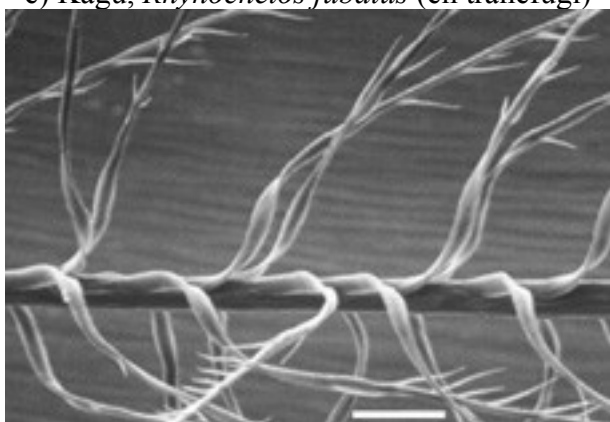
d) Fasanhalet jacana, *Hydrophasianus chirurgus*



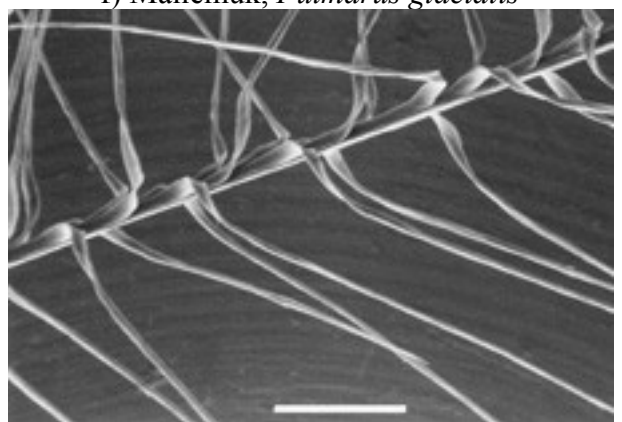
e) Kagu, *Rhynochetos jubatus* (en tranefugl)



f) Mallemuk, *Fulmarus glacialis*



g) Guanosule, *Sula variegata*

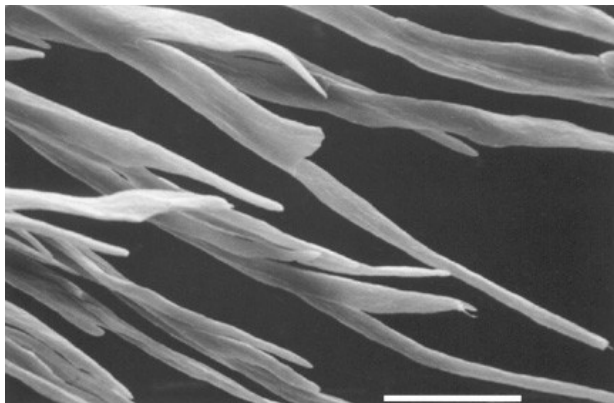


h) Topskarv, *Phalacrocorax aristotelis*

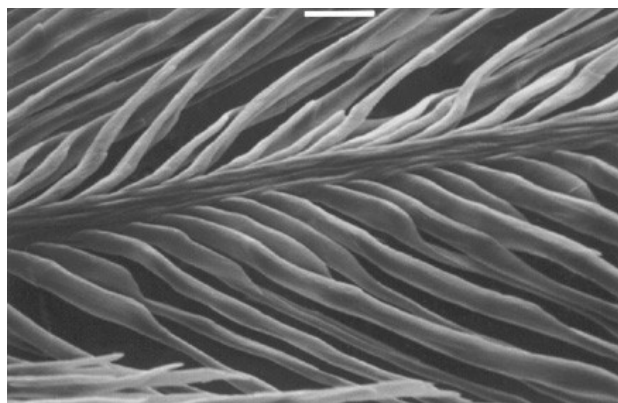
**Fig. 12. Bistrålerne bøjning.** Mål : a-c) samt h) - 100  $\mu\text{m}$ , d) - 25  $\mu\text{m}$ , e-g) - 50  $\mu\text{m}$



Undtagelsen, der bekræfter reglen, udgøres af sandhøns og steppehøns, der alle lever i meget tørre og varme områder. Deres dun er karakteristiske ved, at de ikke-snoede bistråler er affladede i praktisk taget hele deres længde, ligesom tornene er affladede (fig. 13). Da bistrålerne samtidig sidder meget tæt og i samme plan, udgør hver stråle med "tilbehør" nærmest en lille skællignende enhed (fig. 14).



**Fig. 13. Affladede bistråler og torn**  
 "Fourbanded sandgrouse", *Pterocles quadricinctus*  
 Mål : 25  $\mu$ m



**Fig. 14. Bistrålernes tætte placering**  
 "Fourbanded sandgrouse", *Pterocles quadricinctus*  
 Mål : 25  $\mu$ m

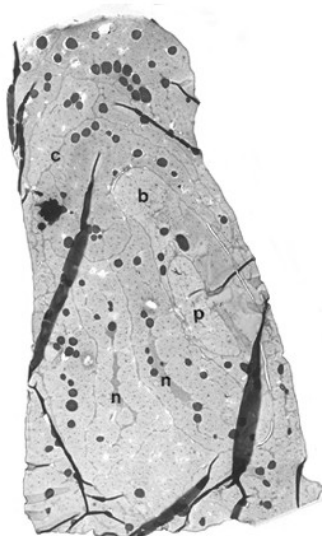
Sammenligningen med skæl kan endda føres videre, da de omtalte arter kan hæve og sænke dunene, for på den måde at muliggøre eller forhindre en større varmeafgivelse fra den underliggende hud. Det er jo en god egenskab at have, når man lever i et klima med ekstrem varme om dagen og ligeså ekstrem kulde om natten.

Måske har vi her en forklaring på eller i det mindste et indicium på, at dun kan være udviklet fra skæl !?!

(Så kom der alligevel lidt klimatilpasning og udviklingslære med !!)

### Melaningranula

I Johannes Erritzøes artikel (*Erritzøe, 2005*) nævnes, at mange af fjerenes farver skyldes, at de indeholder melaningranula. Det samme er tilfældet med dun. I alle dele af dunet findes melaningranula.

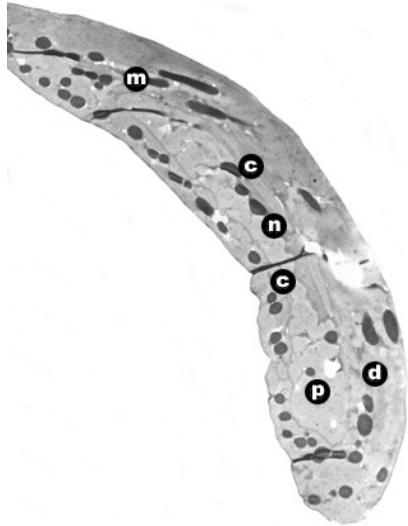


**Fig. 16 a. Tværsnit af stråle**

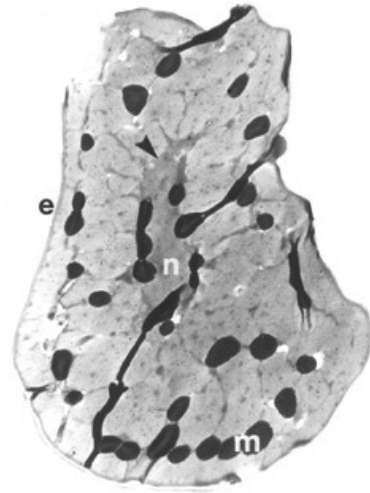


**Fig. 16 b. Tværsnit af terminalfilament**





**Fig. 16 c. Tværsnit af proximal bistrålecelle**



**Fig. 16 d. Tværsnit af distal bistrålecelle**

I fig. 16 a-d ses tværsnit af dunet i forskellige positioner hos en Indisk ørkenløber, *Cursorius coromandelicus*. Melaningranulaene er de sorte "klumper", der i strålen (fig. 16 a) og terminalfilamentet (fig. 16 b), der jo er strålens distale ende, ligger spredt i hele strukturen, medens de i såvel bistrålens proximale (fig. 16 c) som distale (fig. 16 d) del hovedsageligt ligger i to bånd, som henholdsvis en indre kreds omkring centrum (cellekernen) og en mere perifer kreds lige under overfladen.

Et melaningranulum er ovalt-aflangt, sådan at forstå, at det er 2-3 gange længere (ca. 800 Å) end bredt og højt (ca. 250 – 350 Å). Denne form er sammen med melaningranulaenes orientering årsag til, at der ser ud til at være to forskellige slags/størrelser af melaningranula i den proximale bistråle (fig. 16 c). I bistrålens udvendige side (til højre på figuren) ligger melaningranulaene på tværs af bistrålen, medens de på indersiden ligger på langs med den. Det betyder, at der på den udvendige side ses længdesnit af melaningranulaene, medens der på indersiden ses tværsnit.

#### *Lidt tal - stråle*

De længste stråler i min undersøgelse fandtes hos

* Sort svane, <i>Cygnus atratus</i>	45.0 mm
* Australsk sule, <i>Morus serrator</i>	44.0 mm
* Lunde, <i>Fratercula arctica</i>	40.8 mm

Og de korteste stråler havde

* Lille præstekrave, <i>Charadrius dubius</i>	3.8 mm
* Sporevibe, <i>Vanellus spinosus</i>	5.3 mm
* Bjergpræstekrave, <i>Eupoda montana</i>	5.3 mm

#### *Lidt tal - terminalfilament*

Terminalfilamentets længde varierer en del fra slægt til slægt og fra art til art.

De længste terminalfilamenter fandtes i undersøgelsen hos

* Sølvmåge, <i>Larus argentatus</i>	8.7 mm
* Lille kobbersnepe, <i>Limosa lapponica</i>	6.2 mm
* Rødnæbbet måge, <i>Larus novaehollandiae</i>	5.9 mm

medens de korteste var hos

* Tyndnæbbet måge, <i>Larus genei</i>	1.0 mm
* "Grey-breasted seedsnipe", <i>Thinocorus orbignyianus</i>	1.2 mm
* Splitterne, <i>Sterna sandvicensis</i>	1.2 mm

Da terminalfilamentets længde i høj grad afhænger af strålens længde, er et mere rimeligt mål for terminalfilamentets længde nok at udtrykke det som, hvor stor andel af strålens samlede længde, det udgør. Udtrykt på denne måde bliver de længste

* Hanekam-jacana, <i>Irediparra gallinacea</i>	60.0 %
* "Collared plover", <i>Charadrius collaris</i>	51.1 %
* Nordamerikansk stor præstekrave, <i>Charadrius semipalmata</i>	51.1 %
* Amerikansk klyde, <i>Recurvirostra americana</i>	51.0 %
* Lomvie, <i>Uria aalge</i>	50.3 %

medens de korteste bliver

* Tyndnæbbet måge, <i>Larus genei</i>	8.7 %
* "Large-billed tern", <i>Phaetusa simplex</i>	11.3 %
* Lunde, <i>Fratercula arctica</i>	11.9 %

### Lidt tal - bistråle

Bistrålernes længde varierer på forskellig måde ud ad strålen. Hos langt de fleste arter er bistrålerne længst ca. midt på den bistrålebærende del af strålen og kortere både proximalt og distalt derfra, men hos enkelte arter findes de længste bistråler helt inde ved strålen, og de bliver derefter kortere og kortere ud ad strålen.

Som eksempler på de to typer kan nævnes:

	Proximale	Midterste	Distale
* Lomvie, <i>Uria aalge</i>	0.1 mm	0.7 mm	0.1 mm
* "Patagonian seedsnipe", <i>Thinocorus rumicivorus</i>	1.2 mm	0.8 mm	0.3 mm

### Afslutning

Som det nok fremgår af ovenstående, så er dun en meget velordnet og regelmæssig struktur, der er forbløffende ensartet igennem ihvertfald alle de arter og grupper af fugle, som jeg har undersøgt.

At der alligevel er nogle forskelle – store eller små – skyldes evolution, der har tilgodeset udviklingen af bestemte fordelagtige egenskaber i bestemte omgivelser.

Hvilke egenskaber, der er bedst egnede i hvilke omgivelser, samt deres fordeling i forhold til taxonomien, dvs. arternes indbyrdes slægtskab, vil blive behandlet i en senere artikel.

### Ordbog

terminalfilament	-	den yderste runde (og ofte stive) del af strålen, der ikke bærer bistråler
proximal bistråle	-	bistråle, der sidder tæt på skeden
distal bistråle	-	bistråle, der sidder langt fra skeden (og tættere på terminalfilamentet)
proximal bistrålecelle	-	de flade bistråleceller, der sidder nærmest strålen
distal bistrålecelle	-	de celler, der udgør den yderste, runde del af bistrålen
µm	-	10 <sup>-6</sup> m ~ 0.001 mm
Å (~ Ångstrøm)	-	10 <sup>-10</sup> m ~ 0.0000001 mm

### Litteratur

#### Erritzøe, Johannes

*Fjer – et af naturens mesterværker*

Panurus nr. 3-4, 39. årg., 2005

#### Fjeldså, Jon

*Guide to the Young of European Precocial Birds*

1977

**Fjeldså, Jon**

*The phyletic Affinities of Plovers, Charadriidae, and genealogic relationships within the Family.*  
(A Study based primarily upon the Colour Pattern of the neonatal Plumage)

**Harrison, Colin (på dansk ved Jon Fjeldså)**

*Europas fugles reder, æg og unger*  
Gads Forlag. 1977

**Lucas, A. M. and P. R. Stettenheim**

*Avian Anatomy. Integument*  
Agriculture Handbook 326.  
Washington D.C. 1972

**Rutschke, E.**

*Untersuchungen über Wasserfestigkeit und Struktur des Gefieders von Schwimmvögeln*  
Zoologische Jahrbücher  
Systematik, 87 : 441 – 506. 1959/60

**Walthers, Michael**

*The complete Birds of the World*  
1980