

Gerhard Heilmann gav *DOF* et logo længe før ordet var opfundet – de Viber, som vi netop med dette nr har forgrebet os på og stiliseret. Ude i verden huskes han imidlertid af en helt anden grund.

Gerhard Heilmann og teorierne om fuglenes oprindelse

SVEND PALM

Archaeopteryx og teorierne

I årene 1912 - 1916 bragte DOFT fem artikler, som fik betydning for spørgsmålet om fuglenes oprindelse. Artiklerne var skrevet af Gerhard Heilmann og havde den fælles titel »Vor nuværende Viden om Fuglenes Afstamning«.

Artiklerne tog deres udgangspunkt i et fossil, der i 1861 og 1877 var fundet ved Solnhofen nær Eichstätt, og som fik det videnskabelige navn *Archaeopteryx*. Dyret var på størrelse med en due, tobenet og havde svingfjer og fjerhale, men det havde også tænder, hvirvelhale og trefingrede forlemmer med klør.

Da *Archaeopteryx*-fundene blev gjort, var der kun gået få årtier, siden man havde fået det første kendskab til de uddøde dinosaurer, af hvilke nogle var tobenede og meget fugleagtige. Her kom da *Archaeopteryx*, der mest lignede en dinosaur i mini-format, men som med sine fjervinger havde en tydelig tilknytning til fuglene, ind i billedet (Fig. 1).

Kort forinden havde Darwin (1859) med sit værk »On the Origin of Species« givet et videnskabeligt grundlag for udviklingslæren, og *Archaeopteryx* kom meget belejligt som trumfkort for Darwins tilhængere, som et formodet bindeled mellem krybdyr og fugle.

I begyndelsen hæftede man sig især ved lighederne mellem dinosaurer, *Archaeopteryx* og fugle, og dermed syntes spørgsmålet om fuglenes afstamning at være i hovedsagen afklaret: fuglene stammer fra krybdyrene med dinosaurerne som mellemed.

Denne klarhed skulle imidlertid kun vare kort, for snart begyndte man at få øje på forskellene mellem fugle og dinosaurer. Bl.a. manglede dinosaurerne fuglenes bevægelige kæbeled, quadratum, og deres veludviklede brystskelet. Den tvivl, der herved opstod, resulterede i den opfattelse, at fuglene slet ikke var beslægtet med dinosaurerne, og at lighederne blot skyldes konvergens, d.v.s. parallel udvikling.

I forbindelse med overvejelserne om fuglenes afstamning var en anden side af fuglenes oprindelse blevet berørt, nemlig spørgsmålet om vin-

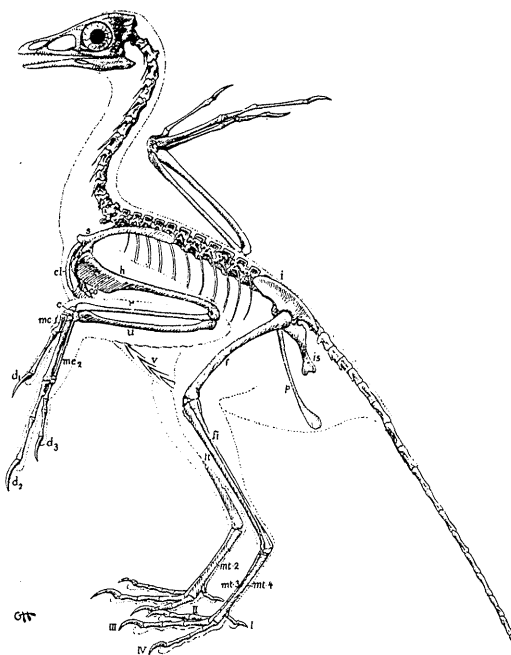


Fig. 1. *Archaeopteryx*. Fra Heilmann (1926).

genes og flyveevnens opståen. I den nulevende fauna findes adskillige eksempler på dyr med en vis flyveevne, f.eks. flyveegern, flyvende agamer *Draco*, og naturligvis flagermus, der alle har tilknytning til træer. Derfor var det nærliggende at drage den slutning, at fuglenes forfædre – som under ét blev kaldt »proavis« – havde udviklet flyveevnen ved at springe omkring i træerne. I ligheden mellem forlemmerne hos *Archaeopteryx* og Hoatzinens *Opisthocomus* unge, der kan klatre i træer og buske, så man en bekræftelse af denne opfattelse. Men i 1907 mente Franz Nopsa at kunne påvise, at *Archaeopteryx* og dens forfædre (proavis) ikke kunne have klatret i træer, og at hvirveldyr, der lever i træer, er fundamentalt forskellige fra *Archaeopteryx*. Han fremsatte i stedet den teori, at proavis var tobenene dyr, der løb på jorden, og som var nære slægtninge til de tobenede dinosaurer, theropoderne.

Hermed var der så to modstående teorier om fuglenes oprindelse: den »arboreale«, hvorefter proavis var firbenede træ-klatrende dyr, der ikke var beslægtet med dinosaurerne, og den »cursoriale«, hvorefter proavis var løbende slægtninge til dinosaurerne.

Det var i korthed situationen, da DOFT bragte de to første af de fem artikler.

Heilmann's teori

Den første artikel handlede om *Archaeopteryx* og andre fortidsfugle. Den anden handlede om »Fugleligheder blandt fortidsøgler«; i denne artikel sammenlignede Heilmann *Archaeopteryx* og fuglene med de forskellige dinosaurer og de uddøde flyveøgler, Pterosaurerne. Ved denne sammenligning fandt han, at Pterosaurerne trods deres flyveevne ikke kunne være slægtninge til fuglene. Dinosaur-ordenen Ornithischia, hvis bækken har en vis lighed med *Archaeopteryx*'s og fuglenes, var også udelukket som fugleforfædre. De små fugleagtige theropoder, coelurosaurerne (bl.a. *Compsognathus* (Fig. 2), der ligesom *Archaeopteryx* var fra Jura-tiden, og hvis fossil iøvrigt også var fundet i stenbrud ved Solnhofen), havde derimod en så stor lighed med *Archaeopteryx*, at de måtte være nære slætninge til fuglenes stamfædre – eller måske selv være fugleforfædre, hvis ikke de ligesom andre dinosaurer havde manglet nøgleben (claviculæ). Fuglene har i forbrystet en U-formig knogle, »ønskebenet« eller furcula, som er de sammenvoksede claviculæ, og denne knogle fandtes også hos *Archaeopteryx*.

I stedet foreslog Heilmann en ældre krybdyr-gruppe fra Trias, parasuchia – senere kaldt pseudosuchia – som fuglenes og dinosaurernes fælles forfædre. Pseudosuchierne, der også er stamfædre til pterosaurerne og krokodillerne, havde de claviculæ, som dinosaurerne manglede. De havde også længere bagben end forben, og flere af dem, bl.a. *Ornithosuchus*, bevægede sig på bagbenene (Fig. 3).

Teorien om pseudosuchierne som fælles fugle/dinosaurer-stamfædre blev samme år fremsat af Broom (1913), men Heilmann kom altså først med teorien.

I den femte artikel, der kom i 1916 med overskriften »Førfuglen Proavis«, undersøger Heilmann, hvordan mellemformerne (proavis) mellem pseudosuchierne og fuglene har set ud, og hvordan de kan have levet. Han hæftede sig også ved, at fuglene og *Archaeopteryx* havde en bagtå, som han mente kun kunne være opstået og udviklet, fordi deres forfædre levede i træer.

På dette grundlag formulerede han den teori, at de tobenede pseudosuchier, der havde udviklet sig ved at løbe på jorden, udspaltedes i to grupper, hvoraf den ene forblev cursoriale og blev til dinosaurerne, medens den anden blev arboreale og udviklede vinger og flyveevne ved at springe fra gren til gren og fra træ til træ.

Med sine artikler i DOFT forenede Heilmann altså de to modstående teorier i én, der forklarer fuglenes og dinosaurernes slægtskab og flyveevnens oprindelse.

Medens han arbejdede med den sidste artikel, blev Heilmann opmærksom på, at den danske

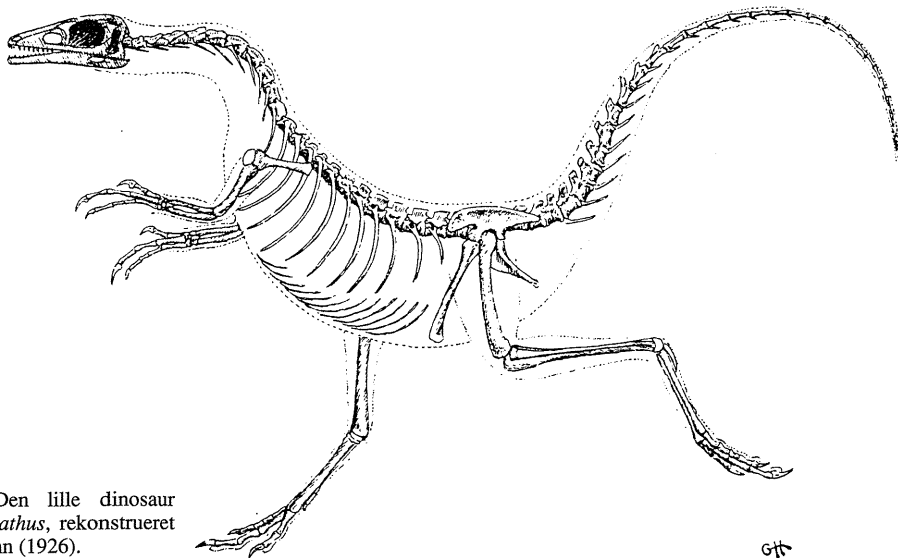


Fig. 2. Den lille dinosaur *Compsognathus*, rekonstrueret af Heilmann (1926).

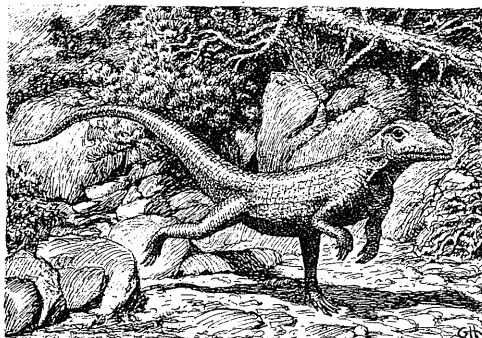


Fig. 3. Pseudosuchien *Ornithosuchus*, rekonstrueret af Heilmann (1926).

zoologi-professor J. E. V. Boas (1914) havde behandlet det samme emne i et tysk samleværk. Heri hævdede Boas, at fuglene stammede fra Ornithischierne, den dinosaur-orden, som Heilmann havde afvist som fugleforfader. Desværre for professoren indeholdt hans fremstilling alvorlige fejl, som Heilmann indigneret påpegede, og i sin 1916-artikel mere end antyder han, at Boas bevidst søger at vildlede. Hvad professoren følte ved således at blive irettesat, får man en fornemmelse af, da han i 1930 tog til genmæle og i et tysk tidsskrift nedladende omtalte Heilmann som en ornitologisk amatør og naturhistorisk tegner.

I udlandet vakte Heilmann's artikler nogen interesse (Abel 1922, Steiner 1922, Nopcsa 1923), men i Danmark blev de ignoreret. Trods den skuffende mangel på interesse arbejdede Heilmann videre med sine ideer og korresponderede med udenlandske forskere. I 1923 studerede han i Berlin det derværende eksemplar af *Archaeopteryx*, og resultatet af alt dette blev en bog, »The Origin of Birds«, der udkom i London i 1926 og året efter i New York.

Med dette værk, som er fremragende illustreret af ham selv, blev Heilmann's ideer verdenskendt – undtagen i Danmark – og der er næppe skrevet en bog eller artikel om fuglenes afstamning, der ikke refererer til Heilmann. Ved en international konference i 1984 udtalte en af arrangørerne (Ostrom 1985) om Heilmann's bog, at dens betydning ikke kan overvurderes og kun står tilbage for den oprindelige opdagelse af *Archaeopteryx*!

Kunstneren Heilmann

I betragtning af den betydning, Heilmann og hans ideer fik for international forskning, er det overraskende, at han ikke var videnskabsmand, men kunstmaler og tegner.

Gerhard Heilmann – eller Heilman, som han senere kaldte sig – var født i 1856 og altså en ældre mand, da hans berømte bog udkom. Efter studentereksamen gik han i gang med et ingeniørstudium, som han forlod for at læse medicin. Dette studium gennemførte han delvist, men forlod også det for at blive kunstmaler. Han blev en anerkendt kunstner og var i nogle år knyttet til Den Kongelige Porcelainsfabrik som en af de førende dekorations-kunstnere. Men det var især som tegner, han gjorde sig gældende, og det var ham, der tegnede de pengesedler, der gjaldt indtil 1946, og hvoraf især »plovmanden« huskes. Som tegner interesserede Heilmann sig især for dyre- og fuglemotiver, og som medlem af den nystiftede DOF tegnede han foreningens logo med de flyvende Viber. Som illustratør bistod han foreningens daværende formand E. Lehn Schiøler med »Danmarks Fugle«, og i 1928-30 udgav han sammen med sin ven A. L. V. Manniche trebindsværket »Danmarks Fugleliv«, som ældre ornitologer vil huske.

I 1940 – 80 år gammel – udgav Heilmann en fantastisk bog, »Universet og Traditionen«, hvori han stiller sin enorme viden om universets opståen og livets udvikling op imod Skabelsesberetningen og Biblen. Med urette blev bogen opfattet som et angreb på religionen, og Heilmann skrev derfor – 84 år gammel – endnu en bog, »Kirken og Videnskaben«, hvori han viser, hvilken overtro og uvidenhed Kirken har påført vor kultur. – Heilmann døde i 1946.

Med »The Origin of Birds« ansås fuglenes oprindelse for praktisk taget afklaret. Nopcsa (1923, 1929) forsøgte med nogle skarpsindige artikler at fastholde sin cursorial-teori, og Lowe (1935, 1944) forsøgte at indsætte dinosaurerne som fugleforfædre, men dette forsøg blev effektivt nedgjort af Simpson (1946), som med henvisning til Heilmann fastslog, at ligheden mellem dinosaurerne og fuglene skyldes konvergens, og at en påstand om, at fuglene stammer fra dinosaurerne, er »intet mindre end fantastisk!«. Hermed var Heilmann's autoritet fastslået.

Efter Heilmann

I den følgende årrække var der praktisk taget ingen, der tvivlede på Heilmann's teori, og enkelte »dinosaur-tilhængere« (Holmgren 1955, Glutz von Blotzheim 1958) blev negligeret.

I begyndelsen af 70'erne begyndte Heilmann's autoritet imidlertid at vakle. Denne fase blev indledt med fremkomsten af en teori, efter hvilken ligheden mellem fuglenes og Ornithischierne



Fig. 4. Heilmann's (1926) hypotetiske proavis.

bækken skyldes fælles oprindelse hos en gruppe tobenede, cursoriale »præ-proavis«, der spaltedes i Ornithischierne og arboreale proavis (Galton 1970). Walker (1972) foreslog, at fugle og krokodiller har fælles oprindelse i nogle firbenede, arboreale proavis i Trias. Og Ostrom (1973, 1974, 1976) genoplivede Nopcsa's cursorial-teori med det ny – urigtige – argument, at *Archaeopteryx* ikke kunne sidde på en gren. Da der er fundet flere coelurosaurer med claviculæ, mente Ostrom også at kunne imødegå dette argument fra Heilmann, og han foreslog, at fuglenes stamfædre var dinosaurer.

Hermed var der igen flere uforenelige teorier, der konkurrerede om at forklare fuglenes oprindelse.

Konflikten mellem de modstående teorier skyldes den frapperende lighed mellem *Archaeopteryx* og de fuglelignende theropoder, hvoraf nogle havde claviculæ. Men de mest fuglelignende dinosaurer var samtidige med *Archaeopteryx* eller yngre. Allerede af den grund kan de ikke være fuglestamfædre.

Desuden var de tobenede theropoder, coelurosaurerne, i udpræget grad tilpasset til at løbe på jorden, og dinosaur-teorien står derfor med vanskeligheden at forklare, hvordan sådanne løbere gradvist har kunnet udvikle vinger og flyveevne. Hvis proavis gradvist udviklede vinger, hvad brugte de dem så til, før de kunne flyve? Allerede Nopcsa (1907) var opmærksom på dette pro-

blem og foreslog, at proavis med forlemmerne »roede« sig gennem luften for at sætte farten op. Da Heilmann skrev til ham om problemet, svarede Nopcsa, at fjervinger kunne være opstået »som pynt«! Under den genoplivede diskussion er der fremkommet en broget flora af teorier. Ostrom (1973, 1974) foreslog, at proavis udviklede vinger til insektfangst, Peters & Gutmann (1976) at de tjente til at holde balancen i hurtigt løb. Harrison (1976) foreslog, at vingerne oprindeligt blev brugt til at skræmme forfølgere; Caple, Balda & Willis (1983) at de blev udviklet, så proavis kunne hoppe op efter flyvende insekter; og Thulborn & Hamley (1985) at de blev brugt til at kaste skygge, når proavis fangede fisk på lavt vand.

Ingen af disse forslag forklarer flyveevnens oprindelse. Det er ikke tilstrækkeligt at have vinger, de fysiologiske og neurologiske forudsætninger må også udvikles for at kunne flyve. Navnlig det at lette fra jorden kræver betydelig muskelpkraft, hvilket igen forudsætter udvikling af skelettet og af stofskiftet, der leverer energi til musklerne. Alt dette skal udvikles samtidigt og gradvist, så proavis stadig bedre tilpasses sit miljø.

Til gengæld er det let at forklare, hvordan en trælevende proavis gradvist kan udvikle vinger, først som faldskærm, senere som bæreflader til svæveflyvning, og endelig som propel/bæreflade til aktiv flyvning. Eksempler på sådanne stadier findes i den nulevende hvirveldyr-fauna. Men her er problemet, hvordan en tobenet proavis med lange bagben har kunnet leve i træer, sådan som Heilmann viser med sin rekonstruktion fra 1926 (Fig. 4). Nopcsa (1907, 1923 og 1929) har nemlig ret i, at sådanne dyr med lange bagben, lang stiv hale og forenkede, side/bagudbøjede håndled, ikke kan have været gode til at klatre i træernes grene. Schestakowa (1927), der interesserede sig for udviklingen af fuglenes side/bagudbøjede håndled, kalder ligefrem Heilmann's 1926-proavis for »ein Ding der Unmöglichkeit genannt werden muss«!

Afslutning

Til afslutning var det interessant at undersøge, om der er en farbar vej ud af konflikten mellem de to teorier.

Vurderer man dem overfor hinanden, må man erkende, at den cursoriale teoris problemer er betydeligt større end den arboreales. Problemet med Heilmann's teori er »kun«, at man vanskeligt kan forestille sig tobenede pseudosuchier og



Fig. 5. Forfatterens forslag til en klatrende proavis (se teksten).

Archaeopteryx klatre omkring mellem træernes grene!

Dette problem er imidlertid let løst, for i Trias og Jura, hvor udviklingen fra pseudosuchie til fugl fandt sted, var løvtræerne endnu ikke opstået! Derimod var de lavstammede koglepalmer, cycadeerne, meget udbredte. Disse palme-lignende træer havde en nøgen stamme, der kronedes af en flad roset af lange »palmeblade«. Hvis de tobenede pseudosuchier klatrede i sådanne træer, måtte de gå op ad stammen og hage sig fast med klørerne på de side-bøjede hænder (Fig. 5).

Ved gradvist at forbedre evnen til at klatre på den måde, ville proavis også gradvist udvikle netop de skeletdele og muskler, som fuglene bruger til flyvningen, herunder de sidelæns bagud-drejede håndled. Med denne modifikation synes problemerne ved Heilmann's teori at kunne løses, så proavis forbliver funktionsdygtig på alle stadier.

Referencer

- Abel, O. 1922: Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. – Jena.
 Boas, J. E. V. 1914: Phylogenie der Wierbeltiere. – Kultur der Gegenwart 3 (4), Vol. 4: 530-573.
 Boas, J. E. V. 1930: Über das Verhältnis der Dinosaur zu den Vögeln. – Morph. Jb. 64: 233-247.

- Broom, R. 1913: On the South-African pseudosuchian *Euparkeria* and allied genera. – Proc. Zool. Soc. Lond. 1913: 619-633.
 Caple, G., R. P. Balda & W. R. Willis 1983: The physics of leaping animals and the evolution of pre-flight. – Am. Nat. 121: 455-476.
 Darwin, C. 1859: On the Origin of Species by Means of Natural Selection. – London.
 Galton, P. M. 1970: Ornithischian dinosaurs and the origin of birds. – Evolution 24: 448-462.
 Glutz von Blotzheim, U. 1958: Zur Morphologie und Ontogenese von Schultergürtel, Sternum und Becken von *Struthio*, *Rhea* und *Dromiceius*. – Revue Suisse Zool. 65: 609-722.
 Harrison, C. J. O. 1976: Feather and flight in *Archaeopteryx*. – Nature 263: 762-763.
 Heilmann, G. 1912: Vor nuværende Viden om Fuglenes Afstamning. – Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 7: 1-71.
 Heilmann, G. 1913: Fugleligheder blandt Fortidsøgler. – Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 8: 1-92.
 Heilmann, G. 1914: Træk af Fosterudviklingen hos Krybdyr og Fugle. – Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 9: 1-91.
 Heilmann, G. 1914: Anatomisk-Biologisk Sammenligning. – Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 9: 92-160.
 Heilmann, G. 1916: Førfuglen Proavis. – Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 10: 73-144.
 Heilmann, G. 1926: The Origin of Birds. – London.
 Holmgren, N. 1955: Studies on the phylogeny of birds. – Acta Zool. 36: 243-328.
 Nopcsa, F. 1907: Ideas on the origin of flight. – Proc. Zool. Soc. Lond. 1907: 223-236.
 Nopcsa, F. 1923: On the origin of flight in birds. – Proc. Zool. Soc. Lond. 1923: 463-477.
 Nopcsa, F. 1929: Noch einmal Proavis. – Anat. Anz. 67: 265-300.
 Ostrom, J. H. 1973: The ancestry of birds. – Nature 242: 136.
 Ostrom, J. H. 1974: *Archaeopteryx* and the origin of flight. – Q. Rev. Biol. 49: 27-47.
 Ostrom, J. H. 1976: *Archaeopteryx* and the origin of birds. – Biol. J. Linn. Soc. 8: 91-182.
 Ostrom, J. H. 1985: Introduction to *Archaeopteryx*. Pp. 9-20 i: Hecht, M. K., J. H. Ostrom, G. Viohl & P. Wellnhofer (red.): The beginning of birds. – Eichstätt.
 Peters, D. S. & W. F. Gutmann: Die Stellung des Urvogels »*Archaeopteryx*« im Ableitungsmodell der Vögel. – Nat. Mus. Frankfurt 106: 265-275.
 Schestakowa, G. S. 1927: Die Entwicklung des Vogel-flügels. – Bull. Soc. Nat. Moscou 36: 163-210.
 Simpson, G. G. 1946: Fossil penguins. – Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 87: 1-95.
 Steiner, H. 1922: Die ontogenetische und phylogenetische Entwicklung des Vogelflügelskelettes. – Acta Zool. 25: 307-356.
 Thulborn, R. A. & T. L. Hamley 1985: A new palaeoecological role for *Archaeopteryx*. Pp. 81-89 i: Hecht, M. K., J. H. Ostrom, G. Viohl & P. Wellnhofer (red.): The beginning of birds. – Eichstätt.
 Walker, A. D. 1972: New light on the origin of birds and crocodiles. – Nature 237: 257-263.