

TETRAPTERYX, HEILMANN OG PROAVIS

Niels Bonde & Kasper Hansen

Det mest berømte danske palæontologiske værk er Gerhard Heilmanns 'Fuglenes Oprindelse' i en oprindelig dansk udgave som føljeton: 'Vor Nuværende Viden om Fuglenes Afstamning' i Ornitologisk Tidsskrift, 1913-16 og i en engelske udgave fra 1926, 'The Origin of Birds'. Den må være størrelsesordner hyppigere refereret end noget andet palæontologisk arbejde af en dansker. I den mest brugte internationale lærebog om fossile hvirveldyr, Harvard-professoren A.S. Romer's 'Vertebrate Paleontology' (2. udgave fra 1945 og 3. udgave fra 1966) er Heilmanns bog en af de få i den lange litteraturliste, der får rosede ord med på vejen: 'A well illustrated and readable discussion of bird origins, with an account of Jurassic and Cretaceous birds, the reconstruction of a hypothetical 'Proavis', and a résumé of the archosaurian reptile groups' (dvs. krokodiller, flyveøgler og dinosaurer inklusive fugle). Enkelte andre værker får højst en linie. Man kan stort set heller ikke i dag diskutere fugles oprindelse uden at nævne Heilmann!



Figur 1. Gerhard Heilmann som kunstmaler, årstal ukendt.

Gerhard Heilmann

Gerhard Heilmann (1859–1946) var en dansk kunstmaler på den Kongelige Porcelænsfabrik (elev af P.S. Krøyer), tegner og amatørornitolog, illustratør af mange fuglebøger og måske mest kendt som tegneren bag den berømte 'Plovmand', altså den gamle 500 kr. seddel (figur 1). Da han i 1914 blev irriteret over nogle påstande om fuglenes opståen fremsat af den kendte zoolog og professor ved Landbohøjskolen, J.E.V. Boas (1855–1935) – påstande som også i dag må siges at være ret urimelige (bl.a. skulle dinosaurgruppen Ornithischia være fugleforfædre) – gav Heilmann sig til at gennemføre den mest grundige undersøgelse af problemet, som nogensinde havde været udført. Undersøgelsen omfattede sammenlignende anatomi, fossiler, embryologi (fosterudvikling) og blev sat i relation til de eksisterende idéer om evolution (udviklingshistoriens forløb), de såkaldte 'lovmæssigheder'. På den tid (som i visse kredse i dag) stræbte biologien efter at ligne den formodede fornemste naturvidenskab, fysikken, og skulle derfor helst have 'natur-love', der lignede Newtons tyngdelove og andre simple fysisk-kemiske sammenhænge, som set i den herskende positivistiske filosofis lys udtrykte 'sandheden' om denne verden. Blandt de vigtigste biologiske 'love' om udviklingshistorie var 'Dollos lov' (belgisk hvirveldyr -(vertebrat)-palæontolog, 1857-1931) og 'Häckels biogenetiske lov'. Häckel var tysk zoolog (1834 – 1919) og evolutionsteoretiker, som i sine felttog for Darwins evolutionsteori skabte mange af de tekniske termer, som vi helt selvfølgelig bruger i dag, såsom 'ontogeni' for individets udvikling fra undfangelse til død og 'fylogeni' for udviklingshistorien eller 'stamtræet' – Häckel var 'verdensmester' i at tegne pittoreske stamtræer.

'Dollos lov' siger, at et organ, der er gået tabt i udviklingen, aldrig kan vende tilbage. Den 'biogenetiske lov' siger, at ontogenien gentager (rekapitulerer) fylogenen, dvs. at de morfologiske (formmæssige) stadier, som fostret gennemløber, afspejler, at forfædrene var nået til nogle tilsvarende stadier tidligere i udviklingsliniens historie. Det mest berømte udtryk for denne lov om rekapitulation er vel det faktum, at alle hvirveldyr - inklusive mennesket og andre pattedyr - på et tidligt fosterstadium har gællespalter, eller noget der tydeligt svarer til det. Der er ingen tvivl om, at nutidens hvirveldyr, både landdyr (tetrapoder) og fisk nedstammer fra tidlige former, der havde gællespalter som voksne. På tilsvarende måde kan man argumentere, at alle organismer starter som encellede, f.eks. som en befrugtet ægcelle (ikke al knop-skydning kan dog beskrives på den måde), hvilket stemmer overens med, at der i de første mere end 3 milliarder år af livets udviklingshistorie kun eksisterede éncellede organismer. De flercellede opstod for mellem en halv og en hel milliard år siden.

Heilmann mente, at Boas' fremstilling stred imod Dollos lov, og han var meget lidt 'diplomatisk' i sin kritik (bibeholdt som fodnoter i den engelske udgave) af Boas, som var en internationalt velanskrevet zoolog og anatom. Boas skrev bl.a. den lære-

bog i zoologi, som siden slutningen af 1800-tallet blev trykt i 6 reviderede udgaver, og som også blev brugt ved Københavns Universitet i 1960-erne i efterfølgeren M. Thomsens revision – simpelthen kaldt 'Boas-Thomsen', da en af os (NB) var student. Heilmann, som nok må have været ret stædig, måske genstridig også på skrift, ragede uklar med et par andre fagzoologer, f.eks. den højt anerkendte pattedyr- og fugleekspert Herluf Winge (1857-1923), inspektør på Zoologisk Museum. I det hele taget kom han i et stærkt modsætningsforhold til de danske akademikere på feltet. På Geologisk (da Mineralogisk) Museum fortalte den dengang eneste danske vertebrat-palæontolog, Dr. Eigil Nielsen (1910 – 1968), som i øvrigt var en fremragende og ivrig populærformidler), med stor fornøjelse sine studenter, om dengang Heilmann ville præsentere sine ideer for museets eneste palæontolog, docent J.P.J. Ravn (specialist i fossile snegle og muslinger), som nærmest 'smed ham amatøren ud'.

Til gengæld fik han meget fin hjælp, når han korresponderede med og lånte af udenlandske zoologer og museumsakademikere, som han takkede varmt. Alt dette kan tydeligt læses i forordet til den engelske udgave: 'It is in Denmark a difficult and thankless task to study Paleontology. At our university, neither Paleozoology nor Paleontology is taught, not to speak of Paleobiology. Hence it is no wonder that, even among highly cultivated men, dense ignorance as to the importance of these subjects prevails; their very names are hardly known. Anything like the great benevolence and good-will I have met with from several foreign scientists, I am sorry not to be able to record of my own countrymen'.

Heilmanns værk om fuglenes oprindelse dominerede den internationale scene og lærebøgerne i omkring 50 år, indtil John Ostrom, dinosaurekspert fra Yale University, i 1966 genbeskrev 'øglen med den frygtelige klo', *Deinonychus*, fra Montanas tidlige Kridt i stor detalje. Han konkluderede, at den slags rovdinosaurer (her familien Dromaeosauridae – siden 'Jurassic Park' ofte, men misvisende, kaldt 'raptorer') er fuglenes nærmeste slægtninge. Særligt gjorde Ostrom opmærksom på de meget store ligheder mellem dromaeosaurer og *Archaeopteryx* (øglefuglen – af Heilmann kaldt 'oldfuglen'), som blev beskrevet i 1861 fra den sent jurassiske 'lithografiske skifer' eller Solnhofen kalksten i Sydtykland bare 2 år efter Darwins 'Arternes Oprindelse', og som har vingernes og halens fjer bevaret.

Historisk set er dette dog den ældste idé om afstamningen, som allerede 'Darwin's bulldog', vennen Thomas Huxley (1825–1895) havde fremsat. Han navngav den dyregruppe, som han mente rummede både krybdyr og fugle, nemlig Sauropsida, og pegede på dinosaurer som de nærmeste fugleslægtninge, specielt den lille *Compsognathus*, som var blevet beskrevet i 1850-erne også fra den 'lithografiske skifer' (figur 2). *Archaeopteryx* (øglefuglen), regnede han simpelt hen for en fugl, og den havde ikke så fremtrædende plads i hans argumentation.



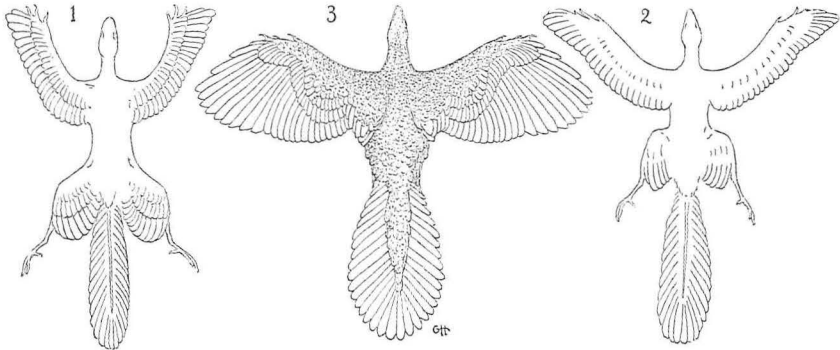
Figur 2. Den lille fuglelignende dinosaur Compsognathus fra den litografiske Solnhofen-kalksten, Sen Jura i Bayern. Afstøbning fra samlingen på Geologisk Museum i København.

Heilmann satte sig altså op imod denne idé og gjorde det med en grundighed bakket op af så mange detaljer, at den palæontologiske og zoologiske verden lod sig overbevise. Hans væsentligste argument var, at der ikke kendtes nogen dinosaur, som havde nøgleben. Dinosaurerne kunne derfor umuligt være stamformer for fugle, der har meget veludviklede nøgleben sammensmeltet til 'ønskebenet'. Det ville stride fuldstændigt imod 'Dollos lov'. Man kan altså ikke acceptere et udviklingsforløb, hvorunder nogle former først mister et markant træk som nøgleben for derefter bare at genudvikle det senere. I løbet af de seneste 15 år har det vist sig, at Heilmanns indvending ikke gælder, for mange af rovdinosaurerne viser sig at have nøgleben, faktisk ofte sammenvoksede lige som fuglenes ønskeben (nogle har tidligere været mistolket som forreste bugribben). Og de er også fundet hos ganske enkelte af de planteædende dinosaurer (faktisk beskrevet allerede omkring 1920). Heilmanns egen analyse af skeletligheder viste da også, at en primitiv fugl som Archaeopteryx i høj grad lignede de små rovdinosaurer – men Dollos lov forbød ham altså at tyde dette som nært slægtskab.

Set i en moderne udviklingshistorisk (fylogenetisk) ramme er 'Dollos lov' så rimelig? Både ja og nej. Hvad angår komplicerede træk som hele organer (en hel knogle, et helt lem, et komplekst sanseorgan), så er 'loven' nok ganske rimelig – det er usandsynligt at præcist 'det samme' skulle dukke op igen efter at være mistet. Men set fra et moderne molekylærfylogenetisk synspunkt (dvs. rekonstruktion af fylogeni, stamtræer, ved hjælp af molekyler som proteiner eller specielt DNA eller RNA, altså det basale arvemateriale), så er 'loven' umulig at 'overholde'. For i et DNA- eller RNA-molekyle (kernesyrer bestående af en spiralsnoet dobbelt-streng) kan der i hver position, som holder molekylets to streng sammen, kun sidde en ud af fire forskellige nucleotider (kvælstofholdige baser, enten puriner eller pyrimidiner). Derfor er mulige ændringer i disse vigtige positioner yderst begrænsede, og i en lang udviklingshistorie må ændringer på en bestemt plads nødvendigvis nogle gange føre til samme nucleotid, som engang tidligere har været i den position – altså en modstrid med Dollos lov.

Set fra et metodologisk (altså videnskabsteoretisk) synspunkt, der vedrører rekonstruktion af fylogener (stamtræer) kan 'Dollos lov' nemlig bedst anskues som en regel om at forbyde (eller i al fald begrænse) de såkaldte 'reverser'. Disse er nemlig karaktertræk i et udviklingsforløb, hvor man kan være nødt til at acceptere, at der i den bedste - simpleste - 'model' for fylogenen eller stamtræet er visse træk, som er ændret på et tidspunkt for så senere at 'vende tilbage' til den oprindelige udformning i en eller flere undergrupper. Det er dog umuligt at acceptere dette med hensyn til komplicerede karaktertræk eller hele organer. F.eks. kan man ikke forestille sig, at en dyregruppe, der én gang har udviklet vinger, derefter reducerer dem, således at de helt er forsvundet, på et senere tidspunkt udvikler vinger igen. Men at simple

ændringer i proportioner og antal (f.eks. finnestråler og -pigge hos fisk, skælrækker hos fisk og krybdyr) og overfladisk ornamentik kan svinge frem og tilbage gennem udviklingshistorien, er meget mere sandsynligt (svarende til de simple ændringer i molekylær fylogeneri), da den genetiske baggrund for sådanne ændringer sandsynligvis er en enkelt eller ganske få ændringer (mutationer) i arvematerialet – og derfor teoretisk acceptabel.



Figur 3. (1) og (2) er *Tetraopteryx*-stadiet og *Archaeopteryx*-stadiet efter W. Beebe, gengivet af Heilmann 1917 sammen med hans egen rekonstruktion af *Archaeornis* (3), det navn der i 1890-erne var blevet givet til Berlin-eksemplaret af dets beskriver, tyskeren Dames (se foto i VARV 2005,4).

Den hypotetiske *Proavis*

William Beebe (1877-1962) var en amerikansk ornitolog, der i 1915 fremkom med den første detaljerede hypotese om, at stamformen til *Archaeopteryx* og alle nulevende fugle var den såkaldte '*Tetraopteryx*' eller 'fire-vinge'. Kort tid herefter i sidste del af den danske udgave af 'Fuglenes Oprindelse' præsenterede Heilmann (1916) sin egen udgave af en stamform til fuglene; '*Proavis*', som efter hans opfattelse måtte have haft korte 'svingfjer' på forlemmet og - inspireret af Beebes '*Tetraopteryx*' - en lille fjerbræmme på låret. For Beebe var tilstedeværelsen af lange fjer i én række på lårene, som han konstaterede meget tidligt hos dunungerne fra duer, en vigtig begrundelse for vingebræmmerne på bagbenene. Selvom Heilmann ikke selv kunne konstatere nogen tydelig bræmme af større fjer på lårene hos de dueunger han selv undersøgte, så lod han sin *Proavis* inspirere af *Tetraopteryx*-idéerne.

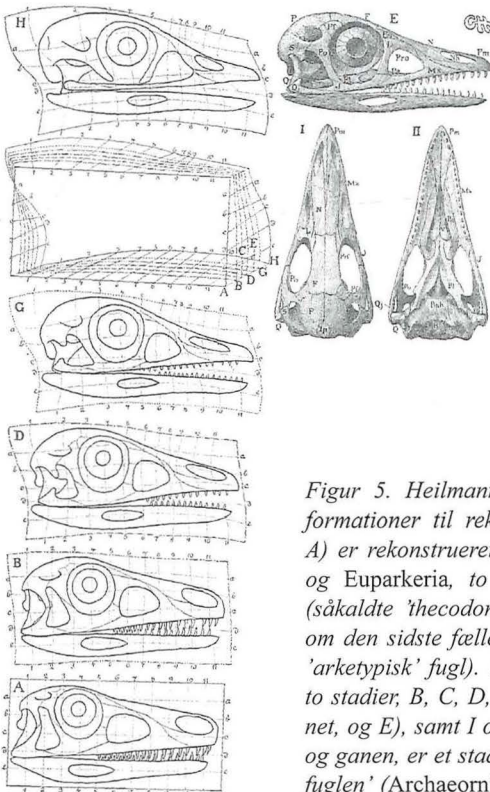
'*Proavis*' lignede nærmest et svævende krybdyr med skællene let flossede i kanten bag armene og langs halen ('stimuleret af luftmodstanden', figur 3). Heilmann forestillede sig, at de blev videreudviklet til fjer med skaft og stråler. Men moderne forskning i fjers opståen viser, at en sådan afledning er helt gal, for lagene i skæl og fjer er slet ikke sammenlignelige på den måde, man traditionelt har opfattet det. Så en

fjer kan ikke afledes af et krybdyrskæl, og de består da også af to forskellige typer af keratin (hornstof). Fugle har faktisk kun 'krybdyrkeratin' på skællene under tærerne, mens både fjerene og 'skællene' på resten af fødderne er af en ny type keratin (fikeratin), så 'skæl' på fødderne og endda på oversiden af tærerne kan meget let ændres til rigtige fjer, som det kendes fra flere avlede hønse-racer. Bemærk at pattedyrenes keratin i hår er af en tredje type.



Figur 4. Heilmanns habitusrekonstruktion af 'Proavis' til hans danske udgave i 1917: 'Førfugle i et Triaslandskab', to hamner, der slås, samt to svævende og et klatrende dyr, baseret på lerfigurer lavet efter rekonstruktionen vist i figur 6. (Se også figur 7).

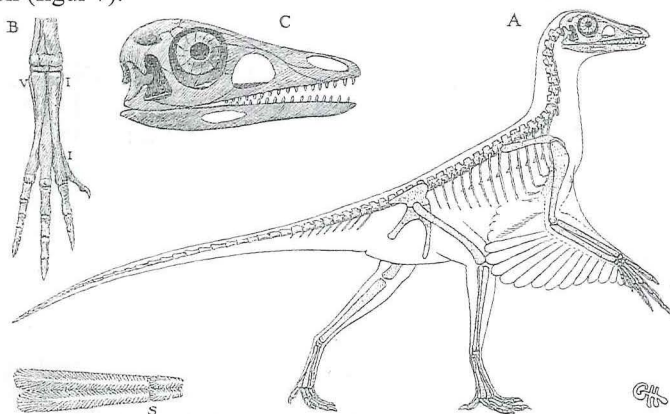
Der er en interessant historie bag Heilmanns rekonstruktion af sin hypotetiske 'Proavis' (figur 4), der er et fantasi-navn og dermed ikke et rigtigt zoologisk, systematisk navn, der er tilknyttet en faktisk organisme, fossil eller nulevende. Han benyttede nemlig i 1916 som den første en metode udviklet i en lille artikel i 1914 af den engelske anatom D'Arcy Thomson, som for at kunne lave præcise sammenligninger mellem formen af forskellige dyr og deres organer tegnede dem ind i net, hvor liniernes skæringspunkter skulle gå igennem 'tilsvarende punkter' på de sammenlignede dyr/organer. Mest kendt i dag er nok tegninger af forskellige menneskeaber og menneskers vækststadier af kranierne set i profil, hvor fosterkraniet af mennesket er tegnet ind i et kvadratisk net, og de mere udvoksede kranier og chimpansestadierne fra foster til voksen derfor får netværk, der er mere og mere forvredne i bestemte regioner. De viser også, at det voksne menneskekranium i proportionerne er meget mere 'baby-lignende' end et voksent chimpansekranium, mens der næsten ingen forskel er på de to arters fostre.



Figur 5. Heilmanns brug af D'Arcy Thomson's net-transformationer til rekonstruktion af 'mellemformer' af kranier: A) er rekonstrueret som en mellemting mellem Ornithosuchus og Euparkeria, to rimeligt velkendte, primitive archosaurer (såkaldte 'thecondonter') fra Trias, mens H) er Heilmanns ide om den sidste fælles forfader for alle nutidige fugle (en slags 'arketypisk' fugl). Nettet viser deformationerne mellem disse to stadier, B, C, D, E og G med B, D og G skitseret i hvert sit net, og E), samt I og II, det samme kranium set fra kranietaget og ganen, er et stadium, som Heilmann mente måtte ligne 'oldfuglen' (Archaeornis). C) er Proavis' kranium og kan ses på figur 6, C.

Heilmann greb denne idé til at rekonstruere 'mellemformer', i dette tilfælde mellem et kranium, der var en 'mellemproportional' mellem to dengang velkendte, primitive, triassiske archosaurer *Ornithosuchus* og *Euparkeria* af gruppen 'thecodonter', der regnedes som stamformer for alle andre archosaurer inklusive krokodiller og fugle og en 'arketypisk' fugl baseret på sammenligning af nutidige formers kranier (figur 5). Det kvadratiske net blev så tegnet på den 'primitive' form, og et net gennem tilsvarende punkter på den 'typiske moderne fugl', som blev stærkt 'forvredet'. Dernæst kan man konstruere et net med alle punkter halvvejs mellem de to første nets skæringspunkter, og så blive ved med at lægge net halvvejs ind imellem de net, man i forvejen har. Man kan så tegne eksempelvis kranier ind i nettene og få en tilpas 'glidende overgang mellem disse stadier og dermed bruge dem til at illustrere en slags udviklingsrække.

Heilmann havde dengang kun et fotografi af *Archaeornis* fra Berlin og beskriveren Dames' ret dårlige tegning af dens kranium fra 1884 til sin rådighed, og da dette ikke var detaljeret nok til at kunne tegnes ind i et net, benyttede Heilmann derfor et moderne fuglekranie. Han valgte så et af sine konstruerede 'mellemstadier' som sit 'Proavis'-kranium. For resten af skelettet tog han hvert knoglekompleks, som forben, bagben, bækken, og rekonstruerede mellemformer mellem de to triassiske formers skelet og *Archaeornis*, som han kunne tegne af fra fotoet. Således blev fantasi-stamformen *Proavis* stykket sammen, både som skelet (figur 6) og i en habitusrekonstruktion (figur 7).



Figur 6. Heilmanns rekonstruktion af førfuglen 'Proavis', hvor hvert skeletelement er rekonstrueret som kraniet (C) med metoden i figur 5, og lermodeller er lavet af knoglerne og er aftegnet, f.eks. foden (B). (A) viser hele skelettet med svingfjer skitseret, og (S) viser hvordan Heilmann forestillede sig krybdyrskæl med fligede kanter blive 'forlænget og opsplittet af luftmodstanden' til lange svingfjer med dækfjer, en idé der både funktionsmæssigt, keratin-kemisk og strukturelt på celleniveau er umulig, men alligevel stadig accepteres af visse forskere og det meste af populærlitteraturen.

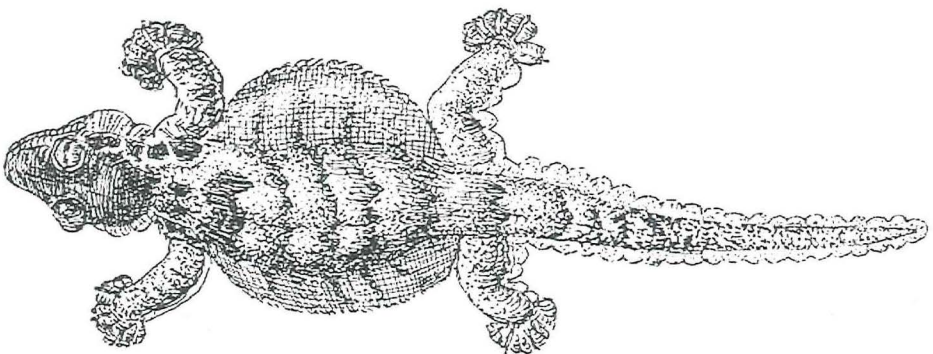


Figur 7. 'Proavis' rekonstruktion fra den engelske udgave 1926 af 'Origin of Birds'. Den har nu fået en lille 'lårvinge', tildels inspireret af Beebe's 'Tetrapteryx' og dueungerne i figur 10, men dog mest af den svævende gekko i figur 9, der også har en bred hudflap på siden af krop og hals, sådan som Heilmann forestiller sig, at 'Proavis' også har haft som svævebrømme.

Da Heilmann i 1923 personligt havde set Berlin-eksemplaret af *Archaeornis* og dygtigt tegnet kraniet af i stor detalje under lup, så viste det sig pudsigt nok, at kraniet fra *Archaeornis* var næsten identisk med det hypotetiske mellemstadium, han tidligere havde valgt som model for sin 'Proavis'. Han blev så nødsaget til at vælge et mere 'primitivt' mellemstadium til sin rekonstruktion af *Proavis* i den engelske udgave af sin bog der udkom i 1926. For at fortsætte pudsighederne skal det bemærkes, at det nyeste fund af *Archaeopteryx*, som er blevet købt til et privat museum i Texas og beskrevet Science i 2005, er et fremragende fossil med velbevarede fjeraftryk, og det har det hidtil bedst bevarede kranium, der nu viser sig at se ud næsten som Heilmanns *Proavis* fra 1926-bogen. Så hvis der i dag skulle fremstilles en ny hypotetisk *Proavis*, måtte der vælges et endnu mere primitivt mellemstadium, end Heilmann forestillede sig.

Heilmanns rekonstruktioner

Det er bemærkelsesværdigt, at Heilmann som kunstner og især maler og tegner også var skulptør og omhyggeligt lavede små 3-D lerfigurer, både af skeletdele og habitusrekonstruktioner, og først derefter tegnede han dem. Som det ses både på *Proavis*-skelettet med omrids af fjerdragten og på begge habitusrekonstruktioner af *Proavis* kæmpende og svævende, så antog Heilmann, at der først blev udviklet fjer på arme og hale (dog også som en bræmme langs siden af kroppen og halsen og på lårene som vist på figur 7). Dette var ikke inspireret så meget af 'Tetrapteryx' som af en trælevende gekko, *Ptychozoon* ('folddyret', figur 8), der kan svæve relativt langsomt ned fra træerne, fordi den har hudflapper langs kroppens sider og smallere flapper langs siden af halen og halsen, samt på bagsiden af både for- og baglemmer.



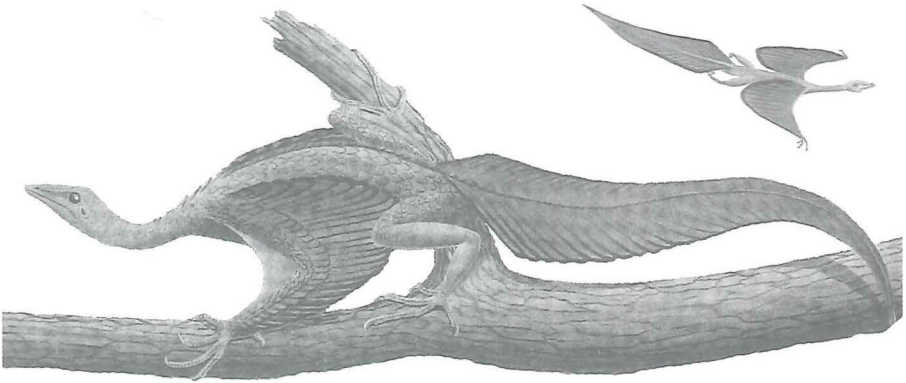
Figur 8. *Ptychozoon*, 'folddyret', den svævende gekko fra Asien med hudbræmmer langs siden og på lemmerne som inspirerede Heilmanns sene udgave af 'Proavis'.

Senere bredte der sig fjer sig til resten af dyret som konturfjer, idet skællene blev 'flossede' i kanterne. På arme/vinger har Heilmanns *Proavis* meget lange 'svingfjer' på underarme og nogle ret lange et stykke op af overarmen, mens mellemhånden blot har ganske korte fjer og fingrene ingen. Det er helt urimeligt, for hans egne rekonstruktioner af *Archaeopteryx*' svingfjer viser, at de længste er fæstnede på mellemhånden og ud på 2. finger ('primære svingfjer'), mens de er kortere på underarmens albueben ('sekundære'), og der er normalt slet ingen fæstnet over albuen hos fugle. Dette 'fuglemønster' med de yderste svingfjer som de længste (bortset fra de 2-3 alleryderste, som korter af) er blevet bekræftet hos de fund af velbevarede, små og fjerede dinosaurer som *Caudipteryx* og *Microraptor*, hvis yderste svingfjer også er længere end de inderste. Hos den firvingede *Microraptor* gui ses, at dette mønster endda er gentaget på bagbenene, hvor de yderste fjer på mellemfoden er meget lange og længere end dem på underbenet (VARV 2005,4 og 2006,3).

Heilmann forestillede sig, at det var 'luftens pres' langs bagsiden af lemmerne og siden af hale og krop under spring og svævning ned fra træerne, der fik skællene på de partier til at 'forlænges' og danne en 'bære-/svævebræmme'. Dernæst fik luftmodstanden disse lange skæl til at 'splitte op langs kanterne' og blive gradvist mere fjerlignende. Samtidigt bevirkede klatren med fingerklørerne, at næstyderste fingerled blev længere. Dernæst spredtes fjer til resten af kroppen.

Heilmann havde altså – ligesom den samtidige pattedyrsystematiker Herluf Winge (med hvem han også ragede uklar i brevvekslinger) og de fleste af den tids palæontologer – en fuldstændig Lamarckistisk opfattelse af udviklingen: Miljøets påvirkning skaber et 'behov', som organismen reagerer på ved at udvikle de relevante træk/organer (her fjer), noget der strider fuldstændigt mod 'det centrale dogme' i moderne molekylærgenetik. Her kan det nemlig sandsynliggøres, at det ikke er muligt for de ydre hændelser og erfaringer for organismen og dens celler (proteinerne m.v.) direkte og hensigtsmæssigt at påvirke de gener (DNA), der via kønscellerne nedarves i næste generation.

Heilmanns *Proavis* er derfor på flere måder ikke så vellykket, så det er besynderligt, at næsten alle disse 'fejltolkninger' er gentaget i den mest moderne lærebog om fuglenes oprindelse ved amerikaneren Alan Feduccia (1996 og 1999). Han viser en slags 'proavis-stadium', måske lidt mere primitivt end Heilmanns og har gentaget de samme fejl med svingfjerens proportioner og har tilmed sat dem på en form med både fem fingre og tæer (primitivere end 3 + 4 som hos fugle og de fleste rovdinosaurer). Dette er inspireret af et lille fossil, *Megalanacosaurus*, fra Trias i Norditalien, der blev fundet uden bagkrop, men med lidt 'spids snude' på en noget 'opsvulmet' hjernekasse med store øjne og dermed svagt 'fuglelignende' i kraniet. Ellers minder fossilets forkrop og forlemmer ikke spor om fugle, men kunne dog tydes som måske klatrende. Nogle få år senere fandtes en hel lille *Megalanacosaurus*, som viste, at



Figur 9. Feduccias rekonstruktion af et 'proavis-stadium' modificeret fra hans lærebog (*The Origin of Birds*, 1999). Det er baseret på en lille protorosaur, *Megalancosaurus* og har her ca. 80 år efter Heilmann de samme fejl, samt lidt flere, og i øvrigt nøjagtigt den samme idé om fuglenes afstamning, som Heilmann havde. Det på trods af den nu helt nye viden om de fjerede rovdinosaurer fra Kina og omfattende analyser af over 1000 skeletkarakterer, der klart viser, at fugle er meget nært beslægtede med avancerede rovdinosaurer som *dromaeosaurerne*.

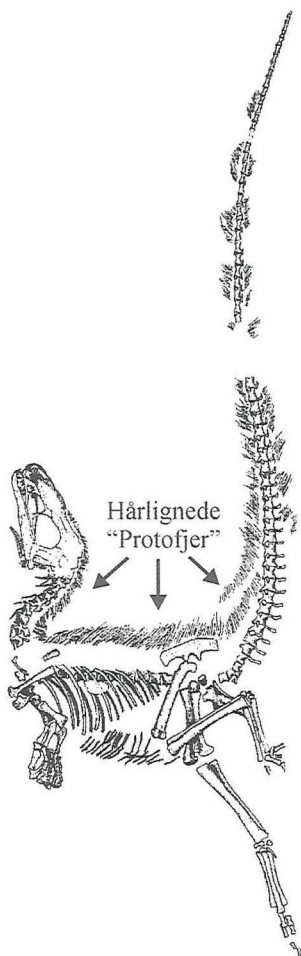
'fugle-idéen' er helt gal, for den har helt almindelige krybdyr-baglemmer og en meget kraftig og høj hale krummet som en krog i spidsen (måske til at gribe om grene). Med sine formodede 'gribehænder' kunne den så være mere 'kamæleon-agtig' - mente beskrivere - da sådanne dyr klamrer sig fast til grenene og nødigt vil slippe taget for at give sig til at 'svæve'. Andre mener, at den høje sammentrykte hale med høje torntappe, som også kendes hos nogle nære slægtninge, kunne være en svømmehale – også et dårligt udgangspunkt for en fugl.

Under alle omstændigheder er Feduccias idé helt irrelevant, og den gruppe, hvortil *Megalancosaurus* hører, de såkaldte Protorosauria, er beslægtede med meget primitive archosaurer tæt ved den fælles forfader til både fugle og krokodiller.

Også Heilmanns (og Feduccias) idé, at fjerene breder sig fra arme og hale ind over kroppen - fordi svæve-/flyve-evnen er det, der har sat gang i fjerudviklingen - er helt forkert med nutidens viden fra de fjerede dinosaurer (figur 9). De mest primitive blandt de små, avancerede rovøgler (gruppen *Coelurosauria*), som har 'hårlignende protofjer' altså *Compsognathus* slægtingen *Sinosauropteryx* fra NØ-Kina, har en sådan beklædning overalt på krop, lemmer, hals og oven på hovedet (figur 10).

Detaljerede studier har vist, at i det mindste nogle af disse protofjer er svagt fjerformet og forgrenede i al fald til den ene side og har et kort, kraftigt 'skaft' og er noget 'dunlignende', mens andre af disse op mod 4 centimeter lange strukturer synes helt ugrenede ('hårlignende'). Et vigtigt fund er den lille rovøgle *Shuvuuia* fra Mongoliet, der tilhører den besynderlige familie *Alvarezsauridae* som er kendetegnet ved eks-

Figur 10. Den lille *compsognathid* *Sinosauropteryx*, ca. en meter lang, fra tidlig Kridt i Kina bevaret med 'hårlignende' proto-fjer, hvoraf nogle faktisk er svagt grenede og noget dunlignende. Den var den første 'fjerrede dinosaur', som blev fundet midt i 1990-erne i de nu berømte søaflejringer i Liaoniong provinsen i Nordøst-Kina. (figur modificeret efter Currie & Chen 2001).



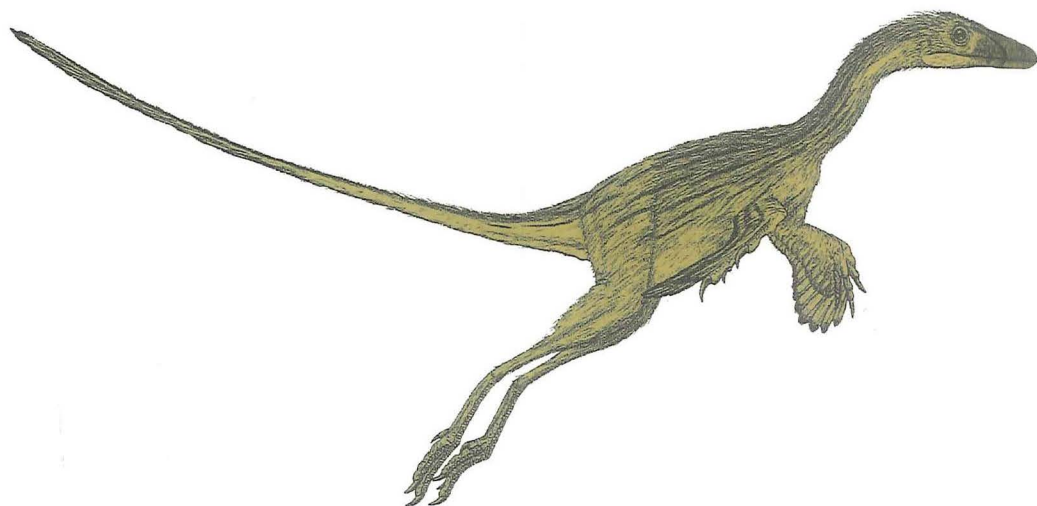
tremt forkortede forlemmer og en hånd med kun én stor klobærende finger. Selvom *Shuvuuia* er fundet i sandsten er der faktisk bevaret nogle tynde, hule og 'hårlignende' strukturer af et organisk materiale, som immunreagerer på samme måde som hornstof (fi-keratin) fra en andefugl.

Dette er nok det tætteste man kan komme på et egentligt 'bevis' for, at det er fuglenes specielle variant af keratin, der var til stede hos dinosaurerne og ikke den type keratin, der findes i krybdyrskæl og pattedyrhår.

Nogle mere avancerede former som *Beipiaosaurus*, en ret stor (5-6 meter) therizinisaur og *Sinornithosaurus*, en mellemstor (1-2 meter) dromaeosaur synes at have noget længere 'tjavsver' på armene – begyndende 'svingfjer' - som jo må have været brugt til noget helt andet end svævning/flyvning, måske som stærkt farvede signaler.

Caudipteryx, der er en primitiv slægtning til oviraptorosaurer (og dermed lidt fjernere slægtning af therizinosaurer) samt små, primitive dromaeosaurer som *Microraptor*, har rigtige svingfjer med de yderste som de længste. Kun hos *Microraptor* er de så lange og asymmetriske, at dyret har kunnet svæve og måske endda aktivt flyve (VARV 2006,3). De to sidstnævnte samt andre dromaeosaurer, der er bevaret med fjer, har ligesom *Archaeopteryx* (og *Archaeornis*) lange styrefjer yderst på siden af halen på et længere stykke hos *Archaeopteryx* og den tandbærende kinesiske fugl *Archaeovolansor*.

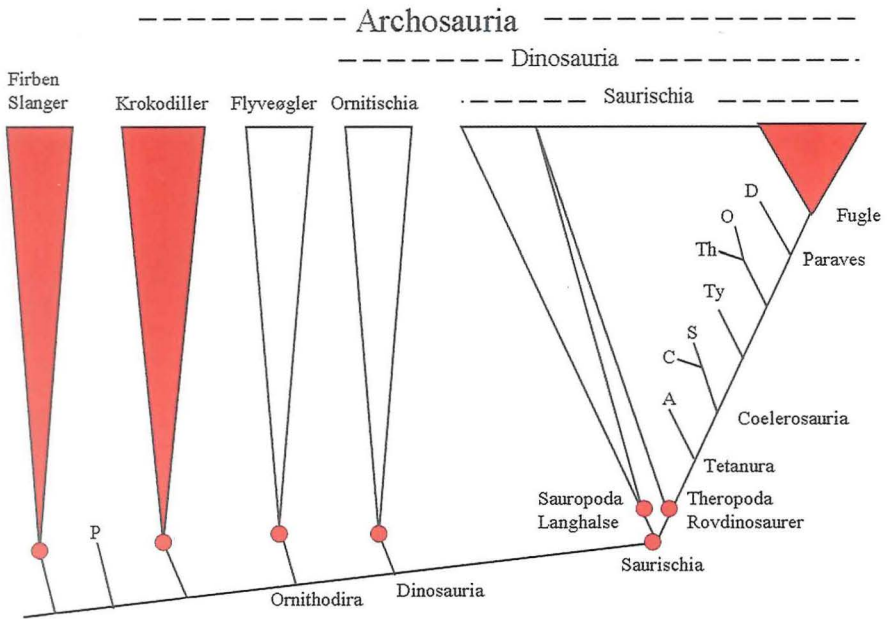
Derfor er Heilmanns (og Feduccias) rekonstruktion med de længste halefjer nærmest haleroden og gradvist kortere fjer ud mod spidsen også helt gal (figur 11).



Figur 11. Et bud på et meget realistisk 'proavis-stadium', som meget ligner en Caudipteryx, en fjeret oviraptorosaur fra Kinas tidlige Kridt, der var mindre end en meter lang og ude af stand til at flyve. Svæve har den næppe heller kunnet, men svingfjerene har nok kunnet afbøde og måske styre (sammen med halens fjer) et spring ned fra et træ, og så kan de jo være blevet brugt ved 'display' for at 'skræmme' rivaler og imponere hunnerne lige som hos fugle. (Modificeret fra Gregory Paul 2001).

Ingen fugle har nogensinde haft de længste styrefjer fæstnet helt inde ved halens rod, tværtimod er de inderste næsten 10 halehvirvler hos alle kendte former, fossile som nulevende, uden lange styrefjer, men er til gengæld meget bevægelige. De kan så dirigere de stivere ydre dele af halen, hvorpå der er styrefjer.

Fra midt i Kridttiden er den yderste del af halens hvirvler hos de fleste fugle sammenvoksede i et såkaldt pygostyl, dvs. en benstav, der støtter gumpen, hvorpå halefjerene er fæstnet. Hos de primitive fugle fra Kridttiden, var denne struktur meget længere end i dag, og Juratidens fugle som *Archaeopteryx* havde en lang 'normal' hale med frie halehvirvler. Dog var den yderste del af Jurafuglenes haler ret stiv på grund af delvist sammenvoksede ledtappe. Hos dromaeosaurer er den yderste del af halen yderligere afstivet fordi disse ledtappe er forlænget til lange, tynde ben, der hver strækker sig hen langs med 6-8 hvirvler i fire bundter. Også hos rovdinosaurer, der var noget mere primitive end coelosaurerne, var den yderste del af halen afstivet. Alle disse grupper kaldes derfor Tetanura (= stive haler, f.eks. den store *Allosaurus* fra Jura, figur 12).



Figur 12. Stamtræ for archosaurer: Røde grupper er nulevende, og en del fossile undergrupper er placeret i deres mest sandsynlige indbyrdes slægtskab, som tydeligt viser, at fugle er overlevende (rov-)dinosaurer meget nært beslægtet med former, som vi nu ved også havde rigtige fjer, dun og/eller 'hårlignende' protofjer. Alle de viste grupper hører til Diapsida (former oprindeligt med to tindingevinduer). A=Allosaurus, C=Compsognathus, S=Sinosauropteryx, Ty=tyrannosaurer, Th=therizinosaurer, O=oviraptorosaurer (inkl. Caudipteryx), D=dromaeosaurer; P=protosaurer: (OBS ! På stamtræet i vor artikel i VARV 2006(3), s. 3 er brugt de samme forkortelser for D og S, men tyrannosaurer er dér betegnet T, og C står for oviraptorosaurer Caudipteryx).

Heilmann lavede altså, trods flere oplagte fejlfortolkninger, et for hans tid utroligt detaljeret og derfor indflydelsesrigt studium om fuglenes oprindelse, mens han beklagede sig over de københavnske zoologers og palæontologers ringe viden og interesse for sagen. Heilmanns arbejde var 'Bibelen' inden for idéer om fuglenes oprindelse i omkring 50 år, indtil amerikaneren Ostroms beskrivelse af de nogenlunde velbevarede dromaeosaurer *Deinonychus* (= kæmpeklo), som han viste havde meget store ligheder med *Archaeopteryx*.

For at få genoprettet den hensygnende interesse for det klassiske naturhistoriske felt om hvirveldyrns udvikling og sammenlignende anatomi (inkl. menneskets) i universitetsregi, er det måske interesserede, vidende og gennemslagskraftige amatører som Gerhard Heilmann, der skal til i fremtiden.