

Systematik og palæøkologi hos sauropode dinosaurer (Dinosauria: Sauropoda)

PER CHRISTIANSEN



Per Christiansen: Systematik og palæøkologi hos sauropode dinosaurer (Dinosauria: Sauropoda). *Geologisk Tidsskrift*, hæfte 2, pp. 25–28. København 1996–06–18.

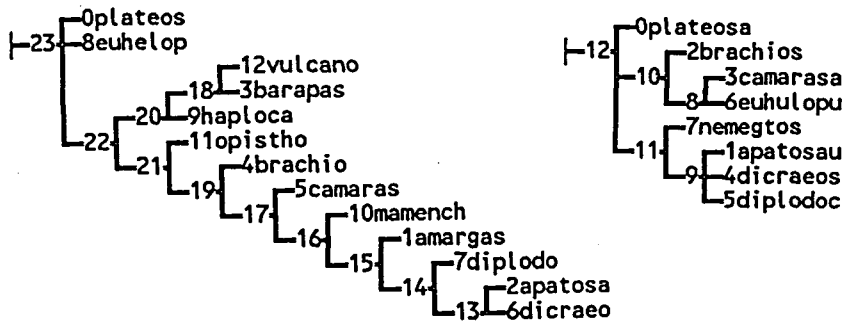
The phylogeny and palaeoecology of sauropod dinosaurs was investigated. Cladistic analyses on cranial and postcranial material, using the prosauropod *Plateosaurus* as outgroup, confirmed the monophyly of the Sauropoda, and monophyly of the families Diplodocidae, Brachiosauridae and Camarasauridae was supported, but not the Cetiosauridae, possibly due to inadequate material. Vulcanodontidae did not come out as the most plesiomorphic group, undoubtedly due to missing characters. Their anatomy and stratigraphy made it likely that they were the sister group of all other sauropods. The Titanosauridae was not included. The genus *Dicraeosaurus*, which, along with *Haplocanthosaurus*, had been placed in a separate family, Dicraeosauridae, by Bonaparte (1986), was kept within the Diplodocidae, but *Mamenchisaurus* lacked several synapomorphies uniting Diplodocidae, and came out as the sister group of the Diplodocidae. The new skull material from the genus, which is very different from Diplodocidae skulls, led to the erection of the family Mamenchisauridae, with *Mamenchisaurus*, and possibly including *Omeisaurus*. Mass estimates were made, and along with studies of sauropod anatomy and myology, and hence appearance, confirmed that earlier estimates had overestimated their mass. Centres of gravity were found by suspension of revised scale models, and the tripod stance of diplodocids was confirmed mathematically and morphologically. Blood pressures were calculated in various anatomical positions, and even *Barosaurus* in the tripod stance would not have had to generate higher systemic pressures than *Brachiosaurus*, which has a morphology that indicated this systemic pressure level in normal walking position. Calculations on basal metabolic rates and field metabolic rates were made for sauropods and recent and extinct mammalian megaherbivores, and problems of scaling were addressed. Comparisons with recent megaherbivores were made to calculate digestive efficiency and feeding rates. Contrary to popular opinion sauropods could have sustained an endothermic metabolism, and micro and macroanatomy, probable growth rates, probable appearance of the cardiovascular and lung systems, functional anatomy and probable thermoregulatory adaptations, made tachymetabolic endothermy the most likely solution.

Per Christiansen, Geologisk Institut, Øster Voldgade 10, 1350 København K.

Sauropodernes systematik

To separate kladistiske analyser blev foretaget. En omfattende postkranialt materiale, og omfattede 12 taxa og 69 karakterer, hvoraf to viste sig non-diagnostiske. Resultatet heraf kan ses i Fig. 1 (figuren til venstre). Den traditionelle klassifikation (McIntosh 1990) blev delvist understøttet, og det blev konkluderet, at ordenen Sauropoda, og familierne Diplodocidae, Brachiosauridae og Camarasauridae udgjorde monofyletiske grupper (naturlige slægtsskabsgrupper). Mono-

fyli hos Cetiosauridae kunne ikke underbygges, formentlig grundet for sparsomt materiale. *Mamenchisaurus* kom ud som søstergruppe til Diplodocidae, men manglede de fleste Diplodocidae apomorfier (fælles afledte træk). Den anden analyse var på kranie materiale, og omfattede 7 taxa og 20 karakterer, og understøttede også den traditionelle klassifikation (Fig. 1, figuren til højre). *Mamenchisaurus'* kranium var for fragmentarisk til at indgå, men dets meget plesiomorfe (oprindelige) struktur støttede førstnævnte



Figur 1. Forkortelser: Amargas: *Amargasaurus*; Apatosa: *Apatosaurus*; Barapas: *Barapasaurus*; Brachio: *Brachiosaurus*; Camaras: *Camarasaurus*; Dicraeo: *Dicraeosaurus*; Diplodo: *Diplodocus*; Euhelop: *Euhelopus*; Haploca: *Haplocanthosaurus*; Mamench: *Mamenchisaurus*; Opistho: *Opisthocoelicaudia*; Plateos: *Plateosaurus*; og Vulcano: *Vulcanodon*.

analyse, og slægten fjernedes fra Diplodocidae, og fik egen familie, Mamenchisauridae, eventuelt inklusiv visse kinesiske cetiosaurider. I begge tilfælde blev prosauropoden *Plateosaurus* (Dinosauria: Prosauropoda) anvendt som outgroup (repræsentant for anden, nærtbeslægtet gruppe), grundet sin velkendthed. Det blev konkluderet, at avancerede medlemmer af den sandsynligvis parafyletiske gruppe (en ikke naturlig slægtskabsgruppe) Prosauropoda, var sauropodernes forfædre, sandsynligvis Melanorosauridae. En mere detaljeret gennemgang af betydningen af ovennævnte udtryk kan findes i Bonde (1976).

Funktionel anatomi

Appendikular og axial skelettets morfologi blev undersøgt i detaljer, for at belyse deres funktion og mobilitet. Sauropodernes lange halse opviser mange af de samme anatomiske tilpasninger til stor mobilitet som giraffer (Dagg & Forster 1976). Således er der udprægede centrale kondylar/kotyler artikuleringer (kuglelejeled), de accessoriske ledforbindelser, zygapofyserne, er store og vinklet horisontalt i halsens proximale del hvor den største mobilitet må have været, og der er aldrig hyposphene/hyantra komplekser (knogleforbindelser der låser hvirvlerne sammen). Halsenes morfologi viser at de blev holdt i en 40–50° vinkel hos de fleste former, dog ikke Brachiosauridae og *Euhelopus* hvor de var mere vertikale. Studier af halshvirvler fra en række sauropoder viste, at de formentlig blev holdt oppe primært af et kraftigt ligament på siden af neuroapofyserne (torntappene), der er analogt med *ligamentum nuchae* hos pattedyr (Dimery, Alexander og Deyst 1985), og at halsmusklerne spillede en mindre rolle i dette, men primært var involverede i bevægelse af halsen. Ryggen var funktionelt tilpasset den store vægtbelastning, og var meget mere stiv end halsen, grundet platycoele (svagt konkave) eller amphiplatyske (flade) centra, og hypantrum/hyposphene komplekser, og i nogle tilfælde forbenede sener på siden af neuroapofyserne. Til-

pasningen til at rejse sig op på bagbenene hos Diplodocidae, der kunne bekræftes med udregninger af kroppens tyngdepunkt, kunne dokumenteres ved studier af axial skelettets morfologi, der opviste specialiseringer til dette som andre familier manglede. Halterne blev holdt fri af jorden af et kraftigt interspinal ligament, der forbandt neuroapofyserne fra midt på ryggen til flere meter ud på halen. For og baglemmer opviste stor konvergens med elefanter, og sauropoderne havde formentlig samme type lokomotion som disse. Håndens unikke struktur, med vertikale metakarpaler (mellemhåndsknogler) og ekstremt forkortede fingre, må have betydet, at baglemmerne spillede en større rolle i fremdrift end hos elefanter, hvilket bekræftedes af baglemmernes morfologi. Studier af muskelfæster blev foretaget, og sammenlignet med recente dyr, og understøttede en konvergent lighed med elefanter, og ikke med reptiler.

Vægtestimater og tyngdepunkter

Et af de største problemer i palæoekologi er, at finde dyrenes faktiske masse, idet dette er af stor betydning for næsten alle biologiske parametre. Tidlige forsøg med skalamodeller (Colbert 1962) var for upræcise, og modellerne for dårlige. Detaljerede udregninger af kropsproportionerne hos 5 slægter, for hvilke modeller kunne skaffes, blev foretaget, og modellerne ændret derefter. Vejning foregik i luft og vand, en metode der bygger på Archimedes' princip (Alexander 1985, 1989), og er den mest nøjagtige. Ydermere blev vægtestimater foretaget ud fra sammenhængen imellem lemmeknoglernes robusthed og kropsmassen (Ander-son, Hall-Martin og Russel 1985), selvom matematisk behandling viste, at denne metode var for usikker. En koncensus af vægtestimater baseret på sammenligning med de undersøgte slægter blev foretaget, og omfattede over 20 slægter og 38 arter. Vægtestimater for en række store recente og uddøde pattedyr blev foretaget, og sammenlignet med ovenstående. Kroppens tyngdepunkt blev fundet for de 5 modeller,

Tabel 1

	Længde	Vægt	Vægt på forben		Vægt på bagben	
			%	Kg	%	Kg
<i>Apatosaurus louisae</i>	20,9 m	19500 kg	24	4680	76	14820
<i>Brachiosaurus brancai</i>	21,3 m	37400 kg	55	20570	45	16830
<i>Cetiosaurus oxoniensis</i>	16,2 m	15200 kg	38	5776	62	9424
<i>Diplodocus carnegii</i>	25,6 m	15200 kg	22	3344	78	11856
<i>Mamenchisaurus hochuanensis</i>	20,4 m	14300 kg	49	7007	51	7293

og teorien om, at Diplodocidae skulle være tilpasset til at rejse sig op på bagbenene for at nå højt op i trætoppene (Riggs 1903, Bakker 1978, Dodson 1990), som følge af et tyngdepunkt der lå tæt ved hoften, kunne bekræftes. Samme tilpasninger blev diskuteret for en række andre former. Tabel 1 viser masseestimer og vægtfordeling på benene for de 5 modeller.

Fødeindtag og metabolisme

Den basal metaboliske rate og den aktive metaboliske rate blev udregnet for en række sauropoder og recente og uddøde megaherbivore pattedyr. Ved sammenligning med recente megaherbivore pattedyr, udregnedes fordøjelseseffektivitet, og studier af sauropodernes hoveder og tænder godtgjorde, at de rev plantemateriale af træerne, der blev slugt uden forarbejdning. Forarbejdning af føden skete i store kråser fyldt med sten, der formentlig var homologe med kråsen hos nulevende fugle. Kråsestenene blev formentlig slugt med vilje som hos nulevende fugle og krokodiller, og blev med tiden stærkt slidte, hvilket kunne dokumenteres hos undersøgte sten fundet med sauropodhalshvirvler. Fødeindtagsrater blev udregnet, og det blev konkluderet, at sauropoder kunne have spist nok til at opretholde en høj cellulær (tachymetabolsk) fysiologi, i modsætning til den generelle opfattelse (Ostrom 1978, Weaver 1983). Beregninger af vækstrater, sammenligning af knoglehistologi hos dinosaurer, pattedyr og reptiler (Ricqlès 1974), og den sandsynlige konfiguration af hjerte-lunge systemet sandsynliggjorde, at sauropoderne var tachymetabolske endotermer. Udregninger af varmebalance og sammenligninger med recente pattedyr viste, at de ikke behøvede at overophedes hvis de havde været endoterme, i modsætning til hvad mere teoretiske modeller synes at vise (Spotila, Lommen, Bakken og Gates 1973).

Acknowledgements – Tak

This is a very short review of a Master of Science Thesis. I am indebted to Dr. Wolf Dieter Heinrich and Professor Hans Peter Schultze for their kind assistance

during my stays at the Museum für Naturkunde in Berlin. Thanks are also due to Dr. Hans Baagøe and the staff at the Zoological Museum in Copenhagen for kind assistance during my studies of the collections of large mammals. I am especially indebted to my supervisor Niels Bonde at the Geological Institute in Copenhagen, for much inspiration.

Litteratur

- Alexander, R. McN. 1985: Mechanics of the posture and gait of some large dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 83, 1–25.
- Alexander, R. McN. 1989: *Dynamics of Dinosaurs and other Extinct Giants*. 167 pp. Columbia University Press.
- Anderson, J. F., A. Hall-Martin og D. A. Russel 1985: Long bone circumference and weights in mammals, birds and dinosaurs. *Journal of Zoology* 207, 53–61.
- Bakker, R. T. 1978: Dinosaur feeding behavior and the origin of flowering plants. *Nature* 274, 661–663.
- Bonaparte, J. F. 1986: The early radiation and phylogenetic relationships of the Jurassic sauropod dinosaurs, based on vertebral anatomy. In Padian, K. (ed.) *The Beginning of the Age of Dinosaurs*, 247–258. Cambridge University Press.
- Bonde, N. 1976: Nyt om menneskets udviklingshistorie. *Dansk Geologisk Forenings Årsskrift for 1975*, 19–34.
- Colbert, E. H. 1962: The weights of dinosaurs. *American Museum Novitates* 2076, 1–16.
- Dimery, N. J., R. McN. Alexander, og K. A. Deyst 1985: Mechanics of the ligamentum nuchae of some artiodactyls. *Journal of Zoology* 206, 341–351.
- Dodson, P. 1990: Sauropod palaeobiology. In Weishampel, D. B., P. Dodson og H. Osmolska (eds.) *The Dinosauria*, 402–407. University of California Press.
- McIntosh, J. S. 1990: Sauropoda. In Weishampel, D. B., P. Dodson og H. Osmolska (eds.) *The Dinosauria*, 345–401. University of California Press.
- Ostrom, J. H. 1978: A new look at dinosaurs. *National Geographic* 154, 152–185.
- Ricqlès, A. J. de 1974: Evolution of endothermy: Histological evidence. *Evolutionary Theory* 1, 51–84.
- Spotila, J. R., P. W. Lommen, G. S. Bakken og D. M. Gates 1973: A mathematical model for body temperatures of large reptiles: Implications for dinosaur ecology. *American Naturalist* 107, 391–404.
- Weaver, J. C. 1983: The improbable endotherm: The energetics of the sauropod dinosaur *Brachiosaurus*. *Palaeobiology* 9, 173–182.