

Fylogenetiske aspekter af aksialskelettets morfologi hos Coelurosauria (Dinosauria: Theropoda)

PETER MAKOVICKY



Makovicky, P.: Fylogenetiske aspekter af aksialskelettets morfologi hos Coelurosauria (Dinosauria: Theropoda). *Geologisk Tidsskrift*, hæfte 4, pp. 8–11. København 1996–12–05.

The past twenty years have witnessed a great interest in theropod phylogeny, particularly because it has become evident that birds evolved from derived carnivorous dinosaurs. In spite of this increased attention, most phylogenetic works have relied heavily on cranial and appendicular characters with little attention paid to the axial skeleton. This study was undertaken in order to find phylogenetically significant characters from this part of the skeleton. Eleven coelurosaurian taxa were examined and a total of 43 characters was identified and coded for each taxon. The characters were polarized using Allosauroidae and *Dilophosaurus* as outgroups, and were subjected to quantitative cladistic analysis. Monophyly of the Coelurosauria was well corroborated, and its internal structure was determined as (*Coelurus* + (Tyrannosauridae + ((Avialae + (*Ornitholestes* + Dromaeosauridae)) + ((Therizinosauroidae + (Oviraptorosauria + *Microvenator*)) + (Troodontidae + (Ornithomimosauria + Avimimidae)))))). This hypothesis conforms broadly with those of other workers in the field, but also proposes several new taxic associations. Corroboration of the node sequence with the stratigraphic record is hampered by the paucity of coelurosaurian fossils. Albeit vertebral characters alone cannot give a full understanding of coelurosaurian relationships, this study clearly demonstrates their utility in the diagnosis of larger clades as well as terminal taxa.

Peter Makovicky, Afdeling for Historisk Geologi og Palæontologi, Geologisk Institut, Øster Voldgade 10, DK-1350 København K.

Introduktion

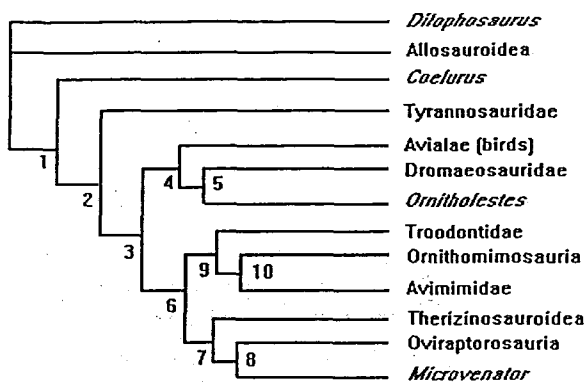
Slægtskabsforholdet mellem rovdinosaurer (Theropoda) har været i fokus de seneste 20 år, efter det er blevet klart at fuglenes afstamning ligger indenfor denne gruppe (Ostrom 1976, Currie 1985, Gauthier 1986, Russell & Dong 1993, Clark et al. 1994, Holtz 1994). Interessen har været særlig stor omkring Coelurosauria, der udgør en monofyletisk gruppe af små rovdinosaurer plus fugle kendt fra det sene Jura samt Kridt, og en del spektakulære fund indenfor de sidste fem år har medført et meget bedre kendskab til de forskellige taxa indenfor gruppen. Imidlertid er de publicerede slægtskabshypoteser (Gauthier 1986, Holtz 1994) hovedsageligt baserede på karakterer fra kraniet og lemmeknogleerne. En undersøgelse af aksialskelettet på en række taxa, der har været henført til denne gruppe, blev foretaget for nærmere at belyse anatomen samt for at identificere karakterer med fylogenetisk signifikans.

Materialer og metoder

I alt 11 monofyletiske taxa af coelurosaurer blev undersøgt, hovedsageligt fra fossilt materiale eller afstøbninger, suppleret med litteraturstudier. Det drejer sig om følgende taxa:

Ornithomimosauria BARSBOLD 1976, Avimimidae KURZANOV 1981, Troodontidae (GILMORE 1924), Dromaeosauridae MATTHEW et BROWN 1922, Avialae GAUTHIER 1986, *Ornitholestes* OSBORN 1903, *Coelurus* MARSH 1881, Therizinosauroidae (MALEEV 1954), Oviraptorosauria BARSBOLD 1976, *Microvenator* OSTROM 1970, Tyrannosauridae OSBORN 1905.

I alt 43 statistisk uafhængige karakterer med fylogenetisk signifikans blev identificeret i aksialskelettet. Disse blev undersøgt for allometrisk uafhængighed,



Figur 1. Kortest mulige fylogenetiske træ for de elleve undersøgte coelurosaur taxa. Tallene angiver grupperinger indenfor træet. Træets længde = 81 trin; konsistens indeks (CI) = 0.617; homoplasi indeks (HI) = 0.444; retentionsindeks (RI) = 0.680.

Figure 1. Shortest possible phylogenetic tree found for the eleven coelurosaurian taxa examined in this study. Numerals are used to demarcate specific nodes. Tree length = 81 steps; consistency index (CI) = 0.617; homoplasy index (HI) = 0.44; retention index (RI) = 0.680.

for at sikre at ændringer i den enkelte karakter ikke er et udtryk for en størrelsesrelateret ændring i skelettet snarere end en fylogenetisk forandring. Karaktererne blev underlagt kladistisk analyse, en metode der grupperer taxa på basis af avancerede fællestræk (evolutionære nyskabelser). Karakterer, der er alment nedarvet fra tidligere udviklingstrin, har ingen fylogenetisk værdi i denne type af analyse. Polarisation, d.v.s. bestemmelse af om karaktererne er avancerede (evolutionære nyskabelser), eller primitive (nedarvet fra tidligere udviklingstrin), sker ved sammenligning af karaktererne hos de undersøgte taxa med to eller flere nært beslægtede taxa, udenfor den undersøgte gruppe (outgroups). I denne analyse blev karaktererne polariseret med *Dilophosaurus* og *Allosauroida* som outgroups, og den samlede karakter matrix blev analyseret v.h.a et computer-program (PAUP ver. 3.1/ MacIntosh). Programmet blev kørt under både ACCTRAN og DELTRAN optimering for at belyse begge mulige placeringer af tvetydige karakterer på det resulterende kladogram (træ). Tvetydigheden er meget ofte resultat af bevaringsforholdene, d.v.s. at pågældende skeletdel ikke er bevaret på de kendte eksemplarer af det pågældende taxon.

Der blev fundet et korteste træ, der udtrykker den mest parsimoniske (simple) slægtskabshypotese for de elleve taxa på baggrund af de anvendte karakterer (Fig. 1). Dette træ krævede i alt 81 trin, og havde et relativt højt konsistens indeks (CI) på 0.617, selvom det afslører en del "støj" i form af konvergens og reverser. De enkelte grupperingers stabilitet indenfor træet blev undersøgt ved at generere strict-consensus

træer med hhv. 82, 83 og 84 trin. Denne metode samler alle genererede træer med en længde, der er kortere end, eller lig med det angivne antal trin, således at kun de grupperinger, der er stabile i alle træer, gives. Dette viste at grupperne 1 (Coelurosauria) samt 3 var mest stabile, mens grupperne 5 og 9 også er stærkt støttet af de anvendte data. Grupperne 2, 4, 6 og 7 er kun støttet utvetydigt i det korteste træ samt træerne med 82 mulige trin, mens grupperne 8 og 10 hver især kun støttes af en enkelt karakter og er kun stabile i det korteste træ.

Diskussion

Den fundne slægtskabshypotese er i bred overensstemmelse med en del nyligt præsenterede fylogener af Theropoda eller mere eksklusive grupper indenfor Theropoda (Bakker et al. 1988, Clark et al. 1994, Holtz 1994). Monofyli af Coelurosauria opretholdes igen alle de undersøgte træer, i lighed med de fleste arbejder, og modsat Russell & Dongs (1993) slægtskabshypotese. Sidstnævnte studie bruger meget fjernt beslægtede outgroups hvilket skaber stor usikkerhed omkring polariseringen af flere karakterer. Ligesom en del nye arbejder, afviser den præsenterede slægtskabshypotese, at de massive tyrannosaurider er nærmere beslægtede med de store allosauroider end de lettere byggede coelurosaurer. I modsætning til Holtz (1994), er der ikke her fundet støtte for en monofyletisk gruppe omfattende tyrannosaurider, troodonter og ornithomimosaurer. De højere coelurosaurer er delt i to undergrupper, der her betegnes som Gruppe 4 og Gruppe 6. Gruppe 4 kan synonymiseres med Maniraptora (Gauthier 1986), men omfatter som gruppe færre taxa end oprindeligt foreslået. Med undtagelse af avimimiderne, genfindes en monofyletisk gruppe omfattende de samme taxa som Gruppe 6, hos Clark et al. (1994). Denne gruppe udviser den største anatomiske diversitet indenfor Theropoda.

Brugen af et stort antal helt nye karakterer (29 ud af 43, samt 6 med ny polaritet) har afsløret adskillige nye slægtskabsforhold. Et af disse er søstergruppeforholdet mellem avimimider og ornithomimosaurer. Denne gruppering holdes sammen af en utvetydig synapomorfi i hvirvelsøjlen, nemlig en lateral fordybning på siden af de sakrale hvirvellegemer. Samtidig støttes denne affinitet tilsyneladende af andre synapomorfier i bækkenet og baglemmet, som en bred kanal mellem skambenene, besiddelse af en stor antitrokanter (ekstern ledflade på hofteskålens overrand) på hoftebenet, og en proximalt indsnævret mellemfods struktur. Placeringen af *Ornitholestes* som søstergruppe til dromaeosauriderne er ligeledes en ny fylogenetisk hypotese. Undersøgelse samt beskrivelse af hvirvelsøjlen hos sidstnævnte taxon har afsløret flere avancerede fællestræk, både i hals- og halehvirvlerne. Dromaeosauridae er ofte sat som søstergruppe til Avialae

(Gauthier 1986, Holtz 1994), men en del af de forelåede synapomorfier er enten forkert kodet eller forkert polariseret.

Korrelation mellem sekvensen af forgreningspunkterne med den første stratigrafiske forekomst af de forskellige taxa er svær p.g.a af knapheden på fossiler før sent i Kridttiden. Divergensen mellem allosauroid- og coelurosaurinien skete i Nedre Jura (Serenó et al. 1994), men coelurosaur fossiler er praktisk taget ukendte før Kimmeridgien, hvor adskillige linier allerede var udviklet, herunder de tre taxa indenfor Maniraptora. De tre Gruppe 9 taxa, Troodontidae, Avimimidæ og Ornithomimosauria, må være ældre end Barremien som vist af fundet af ornithomimosauren *Pelecanimimus* (Pérez-Moreno et al. 1994) men er muligvis endnu ældre (Chure 1994). Fylogenen dikterer at Gruppe 7 også er opstået før den tid. *Microvenator* og den primitive therizinosaur *Alxasaurus* er begge henført til Albien, hvilket angiver minimumsalderen for forgreningerne indenfor Grupperne 7 og 8. Selvom denne fylogeni dikterer at tyrannosaurid og dromaeosaurid linierne opstod i Sen Jura, er der endnu ikke fundet bevis for dette.

Denne undersøgelse demonstrerer at der er mange vigtige fylogenetiske karakterer i aksialskelettet hos coelurosaurer, og at disse bør inddrages i fremtidige arbejder indenfor emnet. Omend aksialskelettets karakterer alene ikke kan afklare samtlige slægtskabsforhold indenfor gruppen, er den brede overensstemmelse mellem dette studie og andre arbejder et tydeligt bevis på deres nytteværdi.

Taksigelse

Min dybeste taknemlighed går til min specialevejleder i Kanada, Dr. Philip Currie, for hans uvurderlige hjælp med alle aspekter af dette arbejde. Jeg skylder også min hjemlige vejleder, Lektor Niels Bonde, en særlig tak for hans opmuntrende støtte til dette projekt, samt hans villighed til altid at være til rådighed med gode råd, både angående systematisk teori og mere praktiske sager. Jeg er taknemlig til alle ved Royal Tyrrell Museum of Palaeontology for deres venlighed og hjælp under mit ti måneders ophold ved museet. Dr. Hans-Dieter Sues, Dr. Mark Norell, Dr. Luis Chiappe, Dr. John Horner, Dr. David Varrichio og Ms. Mary Ann Turner arrangerede adgang til deres respektive samlinger, og/eller diskuterede velvilligt forskellige aspekter af dette arbejde. Dette projekt blev delvist støttet af et rejsetilskud fra Geologisk Institut.

Litteratur

Bakker, R. T., Williams, M. & Currie, P. J. 1988: *Nanotyrannus*, a new genus of pygmy tyrannosaur, from the latest Cretaceous of Montana. *Hunteria* 1 (5), 1–26.

Chure, D. J. 1994: *Koparion douglassi*, a New Dinosaur from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of Dinosaur National Monument; The Oldest Troodontid (Theropoda: Maniraptora). *Brigham Young University Geology Studies* 40, 11–15.

Clark, J., Perle, A. & Norell, M. A. 1994: The Skull of *Erlicosaurus andrewsi* a Late Cretaceous "Segnosaur" (Theropoda: Therizinosauridae) from Mongolia. *American Museum of Natural History Novitates* 3115, 1–39.

Currie, P. J. 1985: Cranial anatomy of *Stenonychosaurus inequalis* (Saurischia, Theropoda) and its bearing on the origin of birds. *Canadian Journal of Earth Sciences* 22, 1643–1658.

Gauthier, J. 1986: Saurischian monophyly and the origin of birds. In Padian, K. (ed.) *The Origin of Birds and the Evolution of Flight*. *Memoirs of the California Academy of Sciences* 8, 1–55.

Holtz, T. R. Jr. 1994: The phylogenetic position of Tyrannosauridae: implications for theropod systematics. *Journal of Palaeontology* 68 (5), 1100–1117.

Ostrom, J. H. 1976b: *Archaeopteryx* and the Origin of Birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, London 8, 91–182.

Pérez-Moreno, B. P., Sanz, J. L., Buscalioni, A. D., Moratalla, J. J., Ortega F., & Rasskin-Gutman, D. 1994: A unique multitoothed ornithomimosaur from the Lower Cretaceous of Spain. *Nature* 370, 363–367.

Russell, D. A. & Dong, Z.-M. 1993: The affinities of a new theropod from the Alxa Desert, Inner Mongolia, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30, 2107–2127.

Serenó, P. C., Wilson, J. A., Larsson, H. C. E., Dutheil, D. B. & Sues, H.-D. 1994: Early Cretaceous Dinosaurs from the Sahara. *Science* 266, 267–271.