

# Hadrosauride dinosaurers forben; funktionel morfologi og systematik

The forelimb of hadrosaurian dinosaurs; functional morphology and systematics

METTE ELSTRUP RASMUSSEN



Rasmussen, M.E.: Hadrosauride dinosaurers forben; funktionel morfologi og systematik. *Geologisk Tidsskrift*, hæfte 2, pp. 19–23. København, 1999–09–27.

Hadrosaurs (Ornithischia, Ornithopoda, Hadrosauridae), Late Cretaceous “duck-billed” dinosaurs, are often reconstructed with incorrectly articulated forelimbs. The palm of the manus is generally reconstructed facing backwards, but the morphology dictates a more medial orientation. This is supported by the orientation of manus prints from quadrupedal trackways of hadrosaurs. The position of manus prints of quadrupedal trackways furthermore suggests that lateral oscillations of the body occurred, when the animal was walking.

A cladistic analysis, based on 92 morphological characters from the forelimbs of 18 hadrosaur species (representing 13 genera), eight other ornithopods and the Early Jurassic ornithischian *Heterodontosaurus*, resulted in one single, most parsimonious tree. This tree is similar to other published phylogenies, and the family Hadrosauridae, as well as the two subfamilies Hadrosaurinae and Lambeosaurinae, are well defined, as is the group including hadrosaurs and the Early Cretaceous *Iguanodon* and *Ouranosaurus* (family Iguanodontidae).

The evolutionary trend of the ornithopod forelimb is traced. The early ornithopods, such as *Heterodontosaurus* were bipedal, while the forelimb of the intermediate-sized ornithopods was adapted for mass support. In the larger ornithopods, like hadrosaurs and iguanodonts, the forelimbs served several functions, and there are a clear functional division of the digits. Mass-support was the main function of the tree middle digits, the fifth digit could be used for manipulation, and perhaps the first digit of the iguanodonts served for defence or display.

Mette Elstrup Rasmussen, *Geologisk Museum, Københavns Universitet, Øster Voldgade 5-7, 1350 København K.*

## Indledning

Dette er et kort resumé af specialet »The Hadrosaurian Forelimb; Morphology, Function and inferred Phylogeny«, udfærdiget til kandidateksamen ved Geologisk Institut, Københavns Universitet, juni 1998 (Rasmussen, 1998a).

Hadrosaurene (på dansk: andenæbsøgler), der levede i Sen Kridt, var blandt de første dinosaurer, videnskaben havde kendskab til og siden den første blev beskrevet af Leidy (1858), har de flere gange været katalysatorer for ændringer i vores opfattelse af, hvordan dinosaurer generelt levede og så ud. Dele af forbenets form har været benyttet som grundlag for teorier om, hvordan disse dyr bevægede sig, hvad enten det var i vand eller på land (Osborn, 1912; Ostrom, 1964), eller på to eller fire ben (Brown, 1912; Paul,

1987). Alligevel er detaljerede studier af forbenets form og funktion sparsomme, og forbenet er forkert rekonstrueret i langt størstedelen af de tegnede, malede, computer-animerede eller opstillede skeletrekonstruktioner af hadrosaure. Ofte er håndled, albue og skulder »vredet ud af led« for at opnå en position af forbenet, hvor håndfladen vender bagud, som det også ofte ses i rekonstruktioner af de nært beslægtede ornithopoder *Iguanodon* og *Ouranosaurus* fra Tidlig Kridt (Rasmussen, 1998b).

Til dette projekt blev studeret originalt forbensmateriale af 47 hadrosaure og 12 andre ornithopoder, samt et antal afstøbninger af originale materiale. Materialet stammer hovedsageligt fra Nordamerika (for materialeliste, se Rasmussen 1998a). Omkring to tredjedele af materialet er komplet eller næsten komplet bevaret, mens resten bestod af enkelte eller få knogler

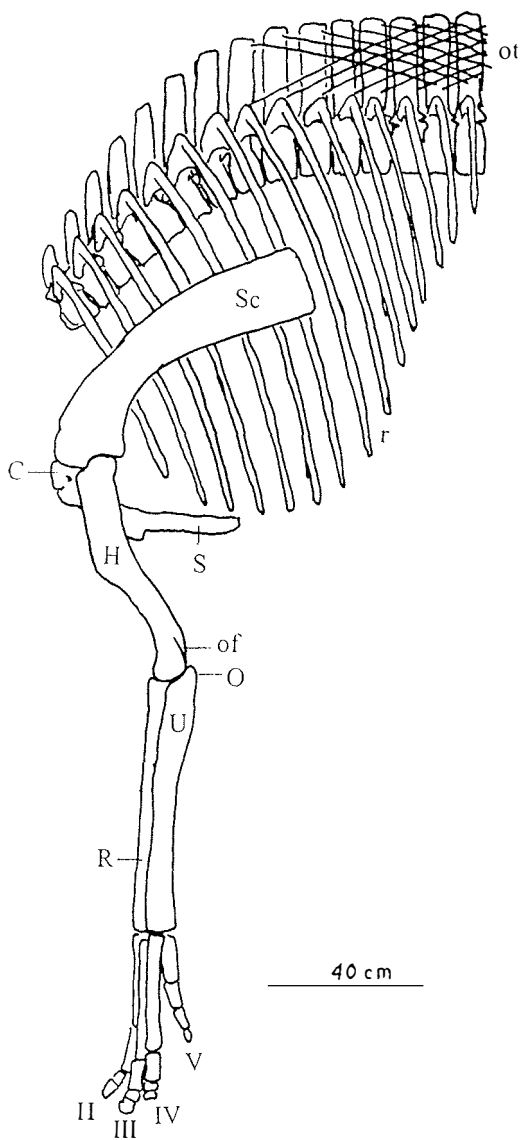


Fig. 1. Rekonstruktion af korrekt artikuleret venstre forben af hadrosauren *Maiasaura peeblesorum* set fra siden (Gentegnet fra Dilkes, 1993).

Forkortelser: C: ravnæbsben; H: overarmsknogle; O: tap; of: rende; ot: forbenede sener; R: spoleben; r: ribben; S: brystben; Sc: skulderblad; U: albueben; II: andenfinger; III: tredjefinger; IV: fjerdefinger; V: femtefinger.

*Reconstruction of the articulated left forelimb of the hadrosaur *Maiasaura* in lateral view. (Redrawn from Dilkes, 1993).*

Abbreviations: C: coracoid; H: humerus; O: olecranon process; of: olecranon fossa; ot: ossified tendons; R: radius; r: ribs; S: sternum; Sc: scapula; U: ulna; II: second finger; III: third finger; IV: fourth finger; V: fifth finger.

fra forbenet, dog klart associeret til kranie eller andet bestemt postkranialt materiale. Hovedparten af materialet stammer fra Nordamerika og bevaringsstilstanden er god. Knoglerne er hovedsageligt ikke, eller meget lidt deformerede og ledoverfladerne, der mens dyrene levede var bruskbeklædte, er tydeligt afgrænset. En rimelig præcis rekonstruktion af ledenes opbygning og bevægelighed er derfor mulig.

## Artikulering

For at opnå en korrekt artikulation af forbenet skal ledhovedet på overarmsknoglen (humerus) passe i ledskålen, der dannes af skulderbladet (scapula) og ravnæbsbenet (coracoid). Desuden skal tappens øverst på albuebenet (ulna) passe i renden bag på den nederste del af overarmsknoglen (Fig. 1). Det fremgår af underarmsknoglernes form, at spolebenet ikke krydser ind over albuebenet, men ligger permanent foran albuebenet, fra albuen til håndleddet. Der var således heller ikke mulighed for rotation af underarmen omkring sin akse, som det findes hos mennesket. Hos hadrosaurerne vender »hånden« med »hånd«fladen indad men også lidt skråt bagud når forbenet er strakt mod jorden, mens den, til sammenligning, vender indad hos iguanodonterne. Disse positioner afspejles også i orienteringen af »hånd«spor fra sporserier. Forskellen på orienteringen af hånden hos iguanodonter og hadrosaurer skyldes hovedsageligt forskellig opbygningen af håndleddene. Iguanodonternes håndrodsben var solide og kraftigt sammenvoksede, og det stabiliserede forbenet når dette understøttede kropsvægten. Håndleddets samlede ledoverflade mellem underarmen og håndroden var oval. Håndroden hos hadrosaurerne var dårligt forbenet, men halvcirkelformede ledflader i håndleddet, sikrede mekanisk stabilitet af leddet, når forbenet blev brugt til at støtte på (Dilkes, 1993). En rekonstruktion af forbenets muskulatur hos hadrosaurer generelt viser desuden, at kraftige muskler, der hæftede på indersiden af hånden ligeledes stabiliserede håndleddet ved vægtpåvirkning (Dilkes, 1993; Rasmussen, 1998a).

## Bevægelse

Fossile fodspor fra hadrosaurer er ret hyppige (Currie, 1995), mens sporserier, der inkluderer aftryk fra hånden er sjældne (Pérez-Lorente *et al.*, 1997). Håndspor i sporserier er altid placeret foran og lidt ud til siderne for fodsporene (Dilkes, 1993). Afstanden mellem højre og venstre håndspor i sporserierne er således relativt stor. Den er større end forventet ud fra min rekonstruktion af hadrosaurernes forben og skulderbælte (Fig. 2), som viser, at dyrene var smalle over brystet. Denne større afstand mellem parvise håndspor i sporserier end den rekonstruerede afstand mellem hænderne kan betyde, at hadrosaurerne svingede lidt fra

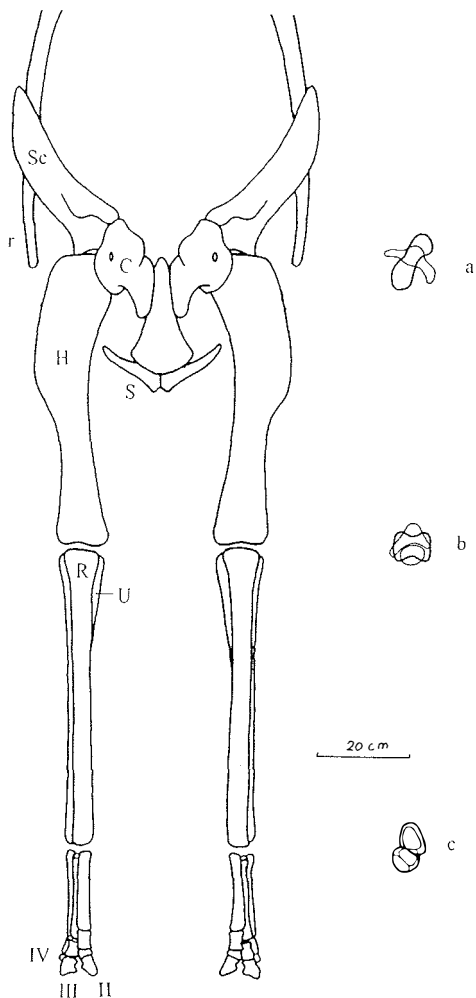


Fig. 2. Ny rekonstruktion af interartikulerede skulderbælte og forben af hadrosauren *Brachylophosaurus canadensis*, set forfra. Hos *B. canadensis* findes kun én forbenet håndrodsknogle som ligger mellem underarmen og mellemhåndsknogle til tredjefingeren. Bemærk at afstanden mellem forbenene er relativt lille. Forkortelser som i Fig. 1. a: Tværsnit af skulderledet. Glenoidet dannet af skulderblad og ravnæbsben med fed og overarmsknogle med tyndt. b: Tværsnit af albueledet. Overarmsknogle med fed, og albueben (øverst) og spoleben med tyndt. c: Tværsnit af håndledet. Albueben (øverst) og spoleben med fed og mellemhåndsknogle IV, II og II fra oven med tyndt. (OBS. tværsnit ikke i korrekt størrelsesforhold).

*New reconstruction of the interarticulated forelimb of the hadrosaur Brachylophosaurus canadensis in anterior view. Only one ossified carpal exist in B. canadensis between the forearm and metacarpal III. Note the relatively small distance between the forelimbs. Abbreviations as in Fig. 1. a: Cross sections of the shoulder. The glenoid made up by the scapula and coracoid in bold and the humerus in thin line. b: Cross sections of the elbow. The humerus in bold and the ulna (top) and radius in thin line. c: Cross sections of the wrist. The ulna (top) and radius in bold and metacarpals IV, III and II from the top in thin line. (NB. cross-sections not to scale).*

side til side med overkroppen, når de gik. Denne tolkning understøttes af, at bagføddernes spor peger en smule indad (Currie, pers. com.). Det meste af kropsvægten blev understøttet af bagbenene (Christian og Preuschoff, 1996), og de små sideværs svingninger foregik derfor med en rotationsakse omkring bagbenene. Kraftigt forbenede sener langs ryghvirvlerne hos hadrosaurerne (og andre dinosaurer) (Fig. 1), gjorde ryggen meget lidt fleksibel. Forkroppen har således måttet følge svingningerne, og da højre håndspor blev sat mens forkroppen var svunget en anelse mod højre og venstre spor mens forkroppen var svunget lidt mod venstre, blev afstanden mellem sporene større end den reelle afstand mellem 'hændene'.

## Systematik

En kladistisk analyse baseret på forlemmernes morfologi, blev foretaget på en gruppe af 18 hadrosaurer, 8 andre ornithopoder fra Sen Jura til Sen Kridt samt den lille ornithischie *Heterodontosaurus* fra Tidlig Jura (Fig. 3). En liste over studeret materiale kan findes i Rasmussen (1998a). *Hypsilophodon*, *Dryosaurus*, *Tsintaosaurus* og *Shantungosaurus* blev studeret ud fra litteraturen (Rasmussen 1998a). Formålet med en karakteranalyse var i første omgang at undersøge, om forskellene mellem hadrosaurernes forben er ubetydelige, som det tidligere blev antaget (f.eks. Lull & Wright, 1942), eller om de er tilstrækkeligt markante og eventuelt afspejler de indbyrdes slægtskabsforhold i gruppen, som de kendes fra analyser af kranemateriale. I skelettet af forben og skulderbælte blev der fundet 92 informative karakterer til analysen, der resulterede i et mest sandsynligt træ, som illustrerer den mest sandsynlige hypotese på slægtskabsforholdet (Fig. 3). På dendrogrammet (Fig. 3) er familien Hadrosauridae (10) repræsenteret som en naturlig slægtskabsgruppe bestående af de to underfamilier, Hadrosaurinae (hadrosaurer uden hovedkam, 17) og Lambeosaurinae (hadrosaurer med hovedkam, 11). Gruppen af hadrosaurer, *Iguanodon* og *Ouranosaurus* (6) er holdt sammen af 15 karakterer. Den relative position af hadrosaur-arterne i dette dendrogram, er i overensstemmelse med langt størstedelen af tidligere publicerede slægtskabstræer (f.eks. Fastovsky og Weishampel, 1996), ligesom dette også generelt er tilfældet med placeringen af de øvrige ornithopoder, der indgik i analysen. Kun *Bactrosaurus johnsoni* (normalt betragtet som en oprindelig hadrosaurid) og *Lambeosaurus magnicristatus* findes i uventede positioner. Mulige forklaringer herpå er, at det undersøgte materiale var relativt dårligt bevaret, og at knoglerne i *Bactrosaurus*' tilfælde var fra unge individer (hos unge dyr har knoglerne ikke nødvendigvis opnået de distinkte former, som kendetegner de voksne individer). Udeladelse af disse to arter fra analysen havde ingen indflydelse på slægtskabsforholdet hos de øvrige arter. Den kladistiske analysen viste altså, at der

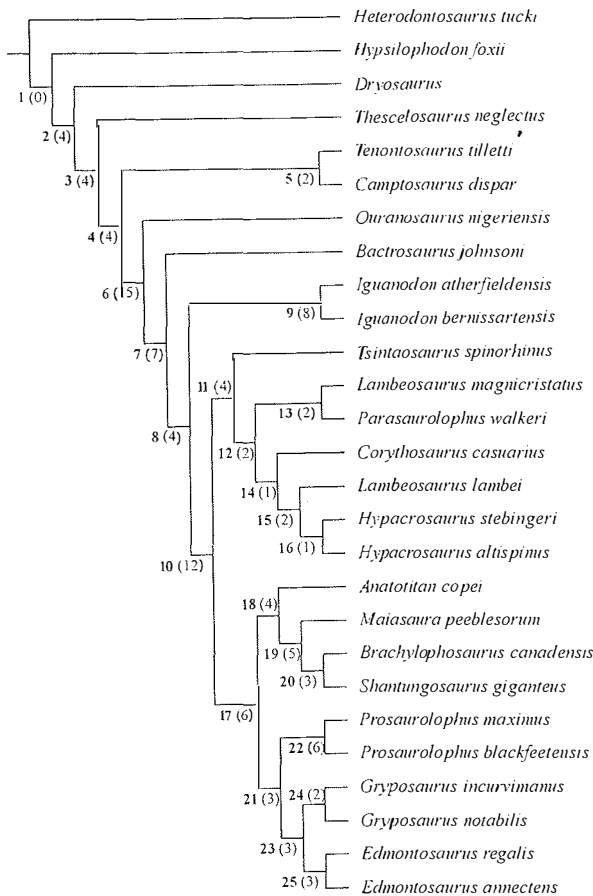


Fig. 3. Kladogram over udvalgte ornithopoder samt *Heterodontosaurus* baseret på forelimb morfologi. **6**: overfamilien Iguanodontoidea (Iguanodontidae + Hadrosauridae); **10**: familien Hadrosauridae; **11**: underfamilien Lambeosaurinae; **17**: underfamilien Hadrosaurinae. Tallene i parentes angiver mængden af karakterer der støtter en given gren (node) på træet. Datamatrix og liste over anvendte karakterer kan ses i Rasmussen (1998b).

*Cladogram of selected ornithopods and Heterodontosaurus based on forelimb morphology. 6: the superfamily Iguanodontoidea (Iguanodontidae + Hadrosauridae); 10: the family Hadrosauridae; 11: the subfamily Lambeosaurinae; 17: The subfamily Hadrosaurinae. The numbers in parentheses depicts the number of characters supporting a given node. For datamatrix and list of characters, see Rasmussen (1998b).*

kan hentes information om slægtskabsforhold fra ornithopodernes forben, også indenfor familien Hadrosauridae.

## Udviklingstendenser i ornithopodernes forben

Alle ornithopoder kunne gå eller løbe på bagbenene alene, mens forbenenes primære funktion var forskellig arterne imellem. En udviklingstendens i forbenets funktion syntes at kunne spores igennem ornithopodernes evolution.

Ornithopoderne stammer fra små, tobenede ornithischier, af nogen lighed med *Heterodontosaurus* (Weishampel, 1990). De tidlige ornithopoder havde forholdsvis slanke hænder med adskilte fingre af meget forskellig længde, der ikke kunne overstrækkes. De brugte antageligt sjældent forbenene til at gå på, men mere til at gribe om ting eller grave/kradse med. De mellemstore ornithopoder, som f.eks. *Camptosaurus* (Sen Jura) og *Tenontosaurus* (Tidlig Kridt), havde meget mere robuste hænder med korte fingre der kunne overstrækkes, hvilket er en tilpasning til at bruge forbenet til at støtte på, som de formodentlig jævnlige gjorde (Norman & Weishampel, 1990). Hos de store ornithopoder som hadrosaurerne og *Iguanodon* var der en funktional opdeling af hånden. Førstefingeren (svarende til menneskets tommel) var hos *Iguanodon* en kraftig pig, der muligvis blev brugt til forsvar (Norman, 1980). Førstefingeren var reduceret væk hos hadrosaurerne. De tre midterste fingre kunne overstrækkes og var tilpasset til at støtte på. Hos hadrosaurerne dannede de en trefod-lignende struktur med, anden- og fjerdefingeren strakt til hver side af tredje-fingeren (Rasmussen, 1998a). Disse tre fingre blev holdt sammen af kraftige, tværgående ligamenter, der sikrede fleksibilitet og støtte af dårligt definerede led (dvs. næsten flade modstillede ledflader uden strukturer der kunne afgrænse og retningsbestemme ledets bevægelser) fingerknoglerne imellem (Dilkes, 1993). En elastisk 'handske' af hud omgav således fingrene, der pga. de tværgående ligamenter ikke var separate. Denne 'handske' er bevaret på flere hadrosaur-fossiler (se illustration i Lull & Wright, 1942). Den blev oprindeligt, fejlagtigt, betragtet som svømmehud, hvilket var et af hovedargumenterne i den nu for længst afviste forestilling om, at hadrosaurerne hovedsageligt levede i vand og ikke på land (Osborn, 1912).

Mellemhåndsknoglerne af de tre midterste fingre var forlænget, specielt hos hadrosaurerne, og den korte femtefinger berørte derfor ikke jorden, når dyret støttede på forbenet. Femtefingeren var meget bevægelig og stillet modsat de øvrige fingre. Den kunne derfor bruges til at håndtere ting med, måske i forbindelse med redebygning eller lignende (fingerens yderlige position kombineret med underarmens begrænsede mulighed for rotation omkring sin akse, samt en stor bevægelighed af dyrets hals, antyder, at femtefingeren formodentlig ikke blev brugt til indsamling af fødemateriale).

## Tak

En varm tak skal rettes til min vejleder Niels Bonde, Geologisk Institut, Københavns Universitet og min medvejleder Philip J. Currie, Royal Tyrrell Museum of Palaeontology, Alberta, Canada, samt til Philippe Taquet, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris for værdifuld vejledning til under mit ophold her. Tak til Michael K. Brett-Surman, Jim Carpenter og Fedor Steeman for faglig assistance. Den hjælp jeg modtog på museer jeg besøgte i Canada, USA, Belgien og Frankrig, har været meget værdifuld og jeg er taknemlig overfor de venlige sjæle der husede mig rundt om i verden. Jeg sætter stor pris på den økonomiske støtte jeg har fået under udførelsen af mit speciale. Til hjælp under min uddannelse fik jeg tildelt midler fra Skræddermester Jens Peter Larsen og Anna Larsens Mindefond, Overretssagfører P. A. Hansens legat, Legat for uddannelsessøgende i Vordingborg Kommune og Frederiksberg Kommunes uddannelseslegat. Endvidere blev jeg støttet økonomisk af Erasmus netværket i systematisk biologi og Den Ingwersenske Fond til et tremåneders ophold ved Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris og af Knud Højgaards Fond, Hotelejer Anders Månsson og hustrus legat, og Geologisk Institut, Københavns Universitet til et firemåneders ophold ved Royal Tyrrell Museum of Palaeontology, Alberta, Canada.

Endelig vil jeg takke Ella Hoch, Geologisk Museum, Københavns Universitet, for gennemlæsning af en tidligere udgave dette manuskript.

## Litteratur

- Brown, B. 1912: The osteology of the manus in the family Trachodontidae. Bulletin of the American Museum of Natural History 31, 105–107.
- Christian A. & Preuschoft, H. 1996: Deducing the body posture of extinct large vertebrates from the shape of the vertebral column. Palaeontology 39, 801–812.
- Currie, P.J. 1995: Ornithopod trackways from the Lower Cretaceous of Canada. In Sarjeant, W. A. S. (ed.) Vertebrate fossils and the evolution of scientific concepts 5, 431–444. Gordon and Breach Publishers.
- Dilkes, D.W. 1993: Growth and locomotion in the hadrosaurian dinosaur *Maiaasaura peeblesorum* from the Upper Cretaceous of Montana. 425 pp. Unpublished Ph.D. thesis. Graduate Department of Zoology, University of Toronto. Tilgængelig hos UMI på: <http://www.umi.com>
- Fastovsky, D. E. & Weishampel, D. B. 1996: The evolution and extinction of the dinosaurs. 460 pp. Cambridge University Press.
- Leidy, J. 1858: *Hadrosaurus foulkii*, a new saurian from the Cretaceous of New Jersey. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 10, 215–218.
- Lull, R. S. & Wright, N. L. 1942: Hadrosaurian dinosaurs of North America. Geological Society of America, Special Papers 40, 1–242.
- Norman, D. B. 1980: On the ornithischian Dinosaur *Iguanodon bernissartensis* of Bernissart (Belgium). Koninklijk

- Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen Verhandeling 178, 1–104.
- Norman, D.B. & Weishampel, D.B. 1990: Iguanodontidae and related ornithopods. In Weishampel, D. B., Dodson, P. & Osmólska, H. (eds.) The Dinosauria. 484–485. University of California Press.
- Osborn, H.F. 1912: Integument of the Iguanodont Dinosaur *Trachodon*. Memoirs of the American Museum of Natural History (New series) 1, 33–54.
- Ostrom, J.H. 1964: A reconsideration of the paleoecology of hadrosaurian dinosaurs. American Journal of Science 262, 975–997.
- Paul, G.S. 1987: The science and art of restoring the life appearance of dinosaurs and their relatives: A rigorous how-to guide. In Czerkas, S.J. & Olson, E.C. (eds.) Dinosaurs past and present, vol. II, 5–49. University of Washington Press.
- Pérez-Lorente, F., Cuenca-Bescos, G., Aurell, M., Canudo, J.I., Soria, A.R. & Ruiz-Omeñaca, J. I. 1997: Las Ceradicas tracksite (Berrisian, Galve, Spain): Growing evidence for quadrupedal ornithopods. Ichnos 5, 109–120.
- Rasmussen, M. E. 1998a: The hadrosaurian forelimb – Morphology, function and inferred phylogeny. 170 pp. (+27 app., 163 fig.). Upubliceret speciale til opnåelse af cand. scient. graden ved Geologisk Institut, Københavns Universitet.
- Rasmussen, M.E. 1998b: Notes on the morphology and the orientation of the forelimb of *Ouranosaurus nigeriensis*. Oryctos 1, 127–130.
- Weishampel, D.B. 1990: Ornithopoda. In Weishampel, D. B., Dodson, P. & Osmólska, H. (eds.) The Dinosauria. 484–485. University of California Press.