

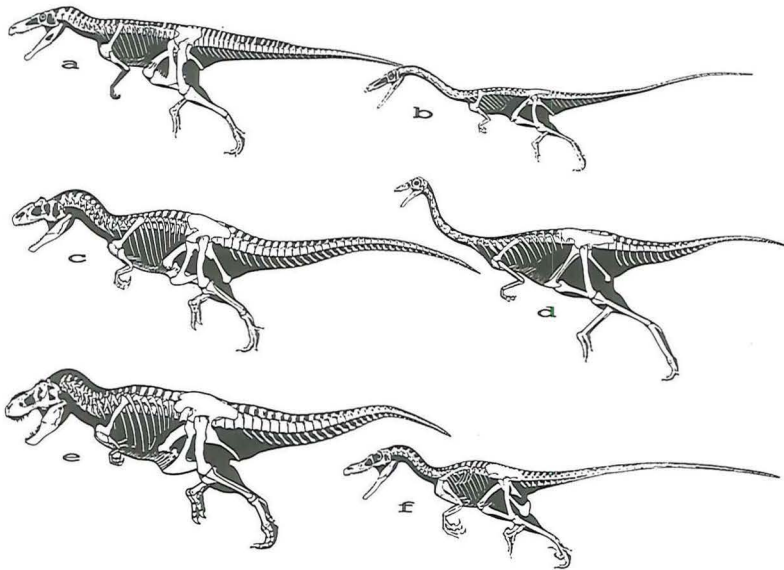
# Rovdinosaurernes fødeindtag og fysiologi - nye fund skaber ny indsigt

Per Christiansen

Rovdinosaurerne hører til blandt de mest berømte dinosaurer. Alle rovdinosaurer tilhører Theropoda ('uhyre-fødder'), et noget uheldigt navn, idet theropodernes fødder faktisk minder en hel del om fuglenes. Et bedre navn ville have været Ornithopoda ('fugle-fødder'), men dette navn blev desværre allerede i forrige århundrede givet til en gruppe, der tilhører den ene af de to hovedgrupper af dinosaurer, Ornithischia, blot fordi de har 3 fremadrettede tæer på foden - altså lidt fuglelignende, men ikke meget. Særlig uheldigt er det, fordi fuglene (Aves) selv faktisk er en undergruppe af Theropoda! Dinosaurerne er således overhovedet ikke uddøde, men findes meget talrigt i den moderne fauna, med omkring 10.000 arter på verdensplan.

Theropoderne, selv uden fugle, var en meget succesfuld gruppe. Allerede midt i Trias, for omkring 235 millioner år siden, levede de første theropoder. De var alle små, og ret primitive af dinosaurer at være, men alle dinosaurer havde en lang række avancerede træk, der holdt gruppen sammen, og anatomisk var de mere højtudviklede end de fleste dyr, der fandtes både før og samtidig med dem. Den lille *Eoraptor* fra Argentina, på kun en meter i totallængde, er sandsynligvis den tidligst kendte theropod. Da den er ret primitiv, er det ikke sikkert, at den er en rigtig theropod, men den kan være en basal dinosaur, altså en repræsentant fra før splittet imellem de to store hovedgrupper af dinosaurer, Saurischia (rovdyr + sauropodomorfer) og Ornithischia, der alle var planteædere.

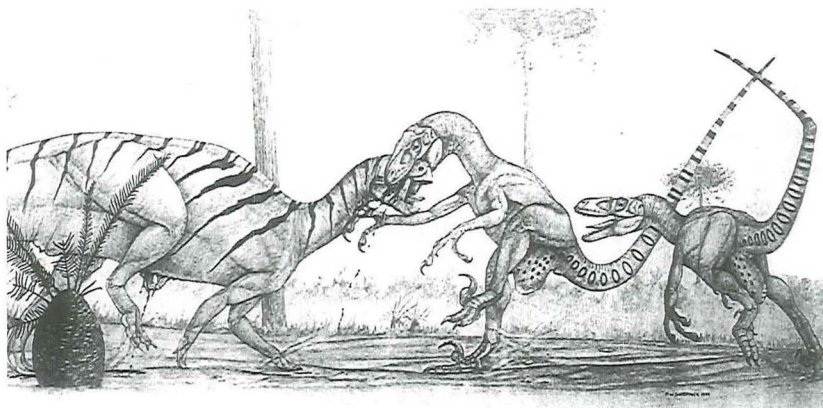
En anden primitiv form er den omkring 3 meter lange *Herrerasaurus*, også fra Argentina, og den lidt mindre *Coelophysis* fra det sydlige USA (figur 1). Som alle tidlige dinosaurer løb disse former på lange, slanke, muskuløse bagben, mens forbenene ikke havde med bevægelse at gøre, men formentlig blev brugt til fødeindsamling og lignende.



Figur 1. Sammenlignende morfologi hos en række rovdinosaurer. a: Herrerasaurus ischigualastensis (3,5 meter lang); b: Coelophysis bauri (2,7 meter); c: Allosaurus fragilis (9 meter); d: Gallimimus bullatus (5 meter); e: Tyrannosaurus rex (11 meter); f: Deinonychus antirrhopus (3 meter). Efter Paul, G.S.: *Predatory Dinosaurs of the World*, Simon & Schuster, 1988.

Medlemmer af mange dinosaurgrupper begyndte senere at gå på alle fire, ofte i forbindelse med at de blev større, dette gælder for eksempel Ceratopsia, Ankylosauria og Sauropoda. Theropoderne derimod forblev tobenede.

Alle senere theropoder - både meget store former som allosaurer, abelisaurer eller tyrannosaurer og små avancerede, meget fuglelignende former som dromaeosaurer (figur 2 og 3) - var i store træk ret lig de tidlige former, et bevis på det biologisk succesfulde i theropodernes anatomiske konstruktion. En lang række karakterer, ofte ret subtile, ændredes dog, men det var ofte træk, der havde at gøre med byttefangst, sanseorientering eller fødeindtag. Dette gælder bl.a. for de meget store hoveder hos de store former. De havde meget kraftige kæbemuskler og kraftige halse, der også var meget muskuløse, idet de skulle kunne holde til at nedlægge



Figur 2. Den mandsstore dromaeosaur *Deinonychus* angriber ornithopoden *Tentosaurus* i midt Kridttidens (120 mio år siden) Nordamerika (tegnet af Michael Skrepnick). Og sådan kendes dromaeosaurerne i dag, især efter de to *Jurassic Park* film: Som langbenede, avancerede, varmblodede - og skællede. Vores populære forestilling om dem er stærkt influeret af vores holdning til deres udseende. Men det vi ser her er helt galt - de havde fjer over hele kroppen! På krop, ben og noget af halen var det ret primitive, hårlignende fjer, som kendes fra adskillige andre theropoder og tidlige fugle, men på armene havde de rigtige, lange fjer. Ikke bare var dyrenes anatomi fuglelignende - de lignede simpelthen fugle.

et stort bytte. Forlemmerne reduceredes kraftigt hos visse grupper, især hos de ret primitive abelisaurer og de meget avancerede tyrannosaurer (figur 1).

Visse grupper udviklede højt specialiserede våben til at nedlægge bytte med. Dromaeosaurerne, kendt fra filmene *Jurassic Park* og *The Lost World*, hvor formen *Deinonychus* (fejlagtigt kaldet *Velociraptor* i filmene) var en af hovedskurkene, udviklede meget lange arme med enorme hænder, der var meget fleksible. På hver finger sad en stor, krum klo, og deres underben og fødder var tilpasset en helt ny form for byttefangst.

Med undtagelse af nogle af de allertidligste former gik alle rovdinosaurer på 3 tæer - tå nummer 2-4 (figur 1, 2) - mens dromaeosaurerne kun gik på to. Anden-tåen var meget specialiseret, med kraftige muskelfæster på knoglerne og enormt stor bevægelighed i ét, og kun ét plan,

nemlig op og ned. Yderst sad en kæmpestor, krum slagteklo, der formentlig blev brugt til at flå byttet i stumper og stykker med. Dromaeosaurernes primære våben sad altså ikke i hovedet, men i fødderne, et højst usædvanligt træk for et landrovdyr.

Deres frygtelige udseende til trods lignede dromaeosaurerne fuglene meget og regnes for fuglenes nærmeste slægtninge (figur 3). Som alle rovdinosaurer havde de hule rørknogler og hvirvler, der tydeligt bar præg af, at et luftsæksystem (udposninger der står i forbindelse med lungerne) har været tilstede i dem, ligesom hos fugle. Mange rovdinosaurer havde også ønskeben og luftsække i kraniet, og hos dromaeosaurerne er dette også meget fuglelignende. Særlig fuglelignende er også tre anatomiske træk: Et bagudvendt skamben (pubis), uncinat processer (tværforbindelser) på ribbenene, og en håndrod, der tillod hånden at klappes op imod underarmen (figur 3).

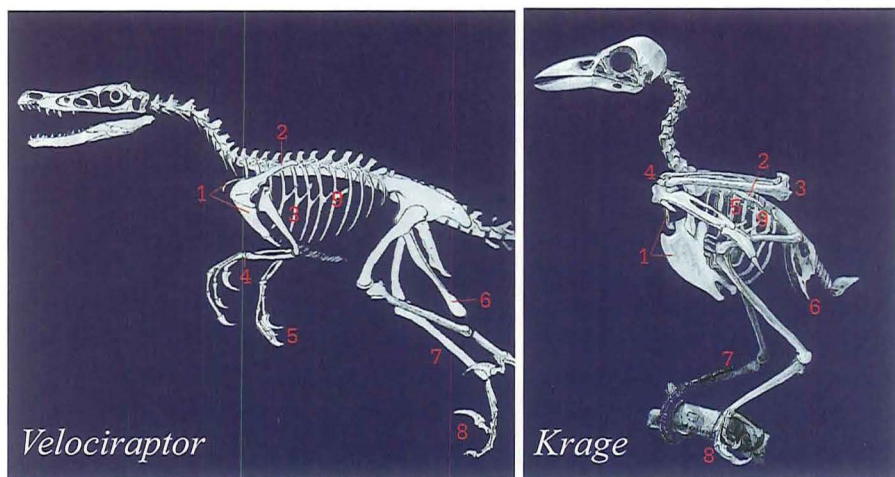
Visse rovdinosaurer var dog nok ikke kødædere, f.eks. de avancerede og fuglelignende ornithomimosaurer ('strudseøgler') og oviraptorosaurer (figur 1). De levede hovedsagelig sidst i Kridt (for 85-65 millioner år siden) i Nordamerika og Asien, og de havde et hornnæb som fuglene. Dette var sandsynligvis udviklet uafhængigt af fuglenes næb. Vi ved nemlig, at de tidlige ornithomimosaurer, som *Pelicanimimus* og *Harpymimus*, havde små tænder. Andre avancerede rovdinosaurer havde også hornnæb, undertiden i kombination med reducerede tænder.

Rovdinosaurernes makroanatomi tyder kraftigt på, at de var endoterme ('varmblodede') som moderne fugle og pattedyr, en konklusion der understøttes stærkt af knoglehistologiske undersøgelser, hvor knoglernes vækstmønster undersøges. Disse viser alle, at rovdinosaurerne, som alle andre dinosaurer, voksede meget hurtigt, og at de havde et primærknoglevæv, der var meget lig, i visse træk endog fuldstændig identisk med, det man finder hos nulevende pattedyr og fugle, og meget forskelligt fra krybdyrs.

Hvis rovdinosaurerne har været varmblodede, har det naturligvis haft store implikationer for deres økologi og tillige for den eksterne morfologi hos småformer, der ikke kan have været nøgne, som de ellers altid afbildes. Hvis de var nøgne, ville de ikke kunne termoregulere ordentligt, selv i varme klimaer, og det er højst usandsynligt, at de ikke har kunnet det. Visse forskere har da også i årevis hævdet, at vores billede af især

de små rovdinosaurer simpelthen måtte være forkert, da det var i stærk modstrid med de fleste andre anatomisk træk, men mange palæontologer har rystet på hovedet af dette. De seneste par år, er der dog fundet flere små rovdinosaurer med fjer over hele kroppen, og adskillige af disse former er endnu ikke beskrevet. Netop ekstern beklædning (hår, fjer) regnes af de fleste zoologer for det endegyldige bevis på en høj cellulær fysiologi og dermed et bevis på, at de har været varmlodede.

Endotermi vil også have haft konsekvenser for dyrenes fødebiologi. Hos endotermiske dyr er passagetiden for føden igennem fordøjelsessystemet langt hurtigere end hos ektotermiske ('koldblodede') dyr, idet deres høje energiomsætning forudsætter kontinuerlig tilførsel af store mængder



Figur 3. Sammenlignende morfologi af dromaeosaur (*Velociraptor*) og nulevende krage (*Corvus*), med forskellige karakterer nummereret. De regnes normalt for fuglekarakterer, men var altså også til stede hos visse andre theropoder.

1: ønskeben og stort, forbenet brystben; 2: aflangt, tyndt skulderblad; 3: hule rørknogler; 4: halvmåneformede håndrodsknogler; 5: hånden morfologi, der ganske vist ikke ligner moderne fugles, men meget ligner de tidlige fugles; 6: bagudvendt skamben; 7: kun baglemmer bruges til gang; 8: fødder med 2-4 pegende fremad; 9: uncinat processer (tværforbindelser) på ribbenene. Der kendes faktisk nu en primitiv fugl, *Rahonavis*, fra Sen Kridt fra Madagascar, der også havde en stor krum slagteklo på anden tåen! Efter National Geographic Magazine.

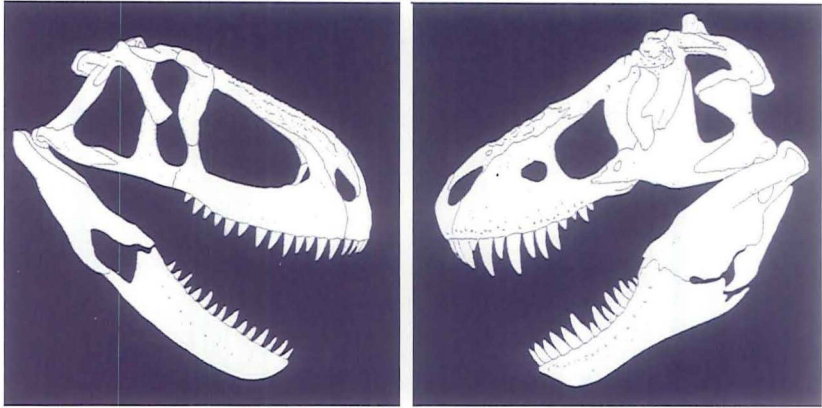
energi. Dette betyder f.eks., at knogler eller knoglesplinter ikke kan opløses særlig effektivt, mavesyrems lave pH-værdi til trods, idet knoglerne simpelthen ikke befinder sig længe nok i maven til at blive opløst. Madens surhedsgrad neutraliseres dog naturligvis af galden, før den fortsætter ind i tarmsystemet, for ellers ville dette tage skade. Men knoglesplinter kommer relativt uskadt igennem fordøjelsessystemet hos store endoterme rovdyr. Dette er tilfældet hos moderne rovpattedyr, mens derimod store krokodiller sagtens kan fordøje selv ret store knogler.

### Et nærmere kig på tyrannosaurer

Tyrannosaurerne hører utvivlsomt til de mest berømte, og desværre dermed også mest misforståede, af alle dinosaurer. Der var ikke, som mange sikkert tror, kun en enkelt art. Det er lidt usikkert, hvor mange arter man med sikkerhed kender til, da en del bestemmelser er baseret på særdeles fragmentariske eksemplarer, men mindst 10 arter inden for familien Tyrannosauridae kendes med nogenlunde sikkerhed, hvortil måske yderligere et par stykker kan føjes. De stammer alle fra sen Kridt og kendes fra Asien og Nordamerika. De tidligste arter, såsom *Alioramus* og *Alectrosaurus*, var mellemstore former på 4-5 meter i total længde. De var ret slanke og havde, som alle store rovdinosaurer, ret store hoveder, men dog endnu ikke den ekstreme morfologi der findes hos de store, avancerede tyrannosaurer.

De avancerede tyrannosaurer blev de mest specialiserede og de mest ekstreme af alle store rovdinosaurer, man kender til. Alle store rovdinosaurer var langlemmede, og alle store former havde meget kraftige hoveder, lange tænder og særdeles kraftige kæbemuskler. I modsætning til de fleste mindre former havde de fleste store former dog ret små forlemmer.

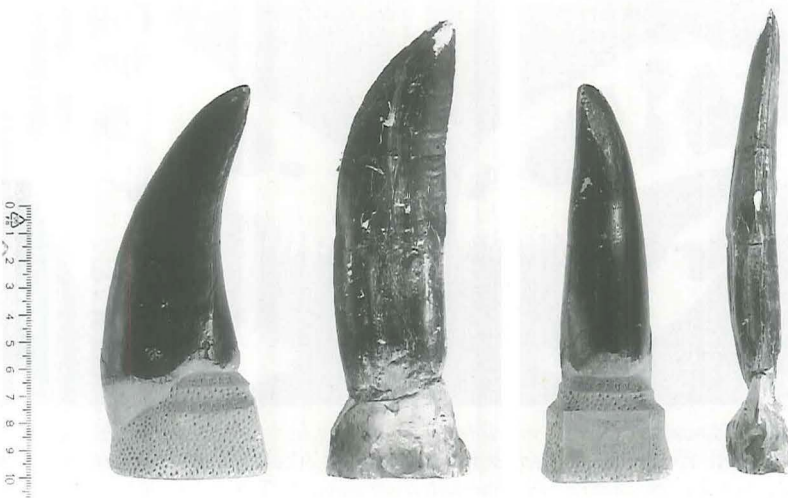
Hos store tyrannosaurer tages disse ting et skridt videre (figur 1 og 4). Hovedet bliver disproportionalt stort i forhold til kroppen, især hos de tre største former *Tyrannosaurus torosus*, *T. bataar* og *T. rex*, tænderne bliver også meget store og kraftige, med særdeles kraftige rødder, og kæbemusklerne bliver helt fantastisk veludviklede. Samtidig forstærkes hele kraniet, og halsen bliver meget kraftig. Til gengæld reduceres halen, kroppen bliver kortere og mere kompakt, og forlemmerne reduceres betydeligt. Baglemmerne derimod var længere, slankere og mere avancerede end hos andre store rovdinosaurer, og bækkenet meget stort med enorme muskel-



Figur 4. Sammenlignende morfologi af hovedet hos to gigantiske theropoder fra seneste Kridt. Til venstre den ret primitive *Abelisaurus comahuensis* fra Sydamerika, til højre den meget avancerede *Tyrannosaurus rex* fra Nordamerika. Bemærk de meget kraftigere kæber, betydeligt større og mere robuste tænder, den langt større nakkekam til fæste for halsmusklerne, samt det langt mere massive kranium hos *Tyrannosaurus*. Efter Czerkas, S. J. & Czerkas, S. A.: *Dinosaurs - A Global View*, Dragon's World Ltd., 1990.

tilhæftningspunkter. Omlægninger af ørets opbygning viser tillige, at deres hørelse var bedre end de fleste andre rovdinosaurers, og deres øregang vendte fremad. Det gjorde deres øjne også, og de havde således stereoskopisk syn. De store tyrannosaurer maksimerede altså alle de træk, der har med jagt og byttefangst at gøre, på bekostning af resten af kroppen. Tænderne var heller ikke knivbladslignende som hos andre rovdinosaurer (figur 5), men langt tykkere og kraftigere, nærmest som store pløkke. De var ikke særligt skarpe, og de har ikke kunnet skære i nær samme grad som hos andre former. Derimod synes de bedre designet til at blive hamret direkte igennem kød og, om nødvendigt, knogler i et særdeles kraftigt, knusende bid.

Dette understøttes af resten af kraniets morfologi samt en række fund, bl.a. af den store nordamerikanske ceratopsid *Triceratops*, på hvilken spidsen af en tyrannosaurtand blev fundet 5 centimeter inde i lårbensknoglen, samt fund af sønderbidte halehvirvler fra hadrosaurer. Et par af disse var faktisk helede igen på trods af den kraftige læsion, hvilket beviser at dyret levede videre, så det var altså ikke altid, at tyrannosau-



Figur 5. Modeller af tænder fra to gigantiske theropoder. A) viser tænderne set fra siden, mens de i B) er set forfra. I begge fotos er venstre tand fra den meget avancerede Tyrannosaurus rex og den højre fra den ret primitive Carcharodontosaurus saharicus. Bemærk de meget kraftigere og pløklignende tænder hos Tyrannosaurus. Modellerne viser kun den del af tanden, der stak op over kæben, roden var endnu længere hos begge former. Foto: G. Brovad.

rerne ramte plet! Disse fund beviser også, at tyrannosaurerne var rigtige jægere, og ikke blot ådselædere, som nogen forskere faktisk har foreslået. Fortænderne var D-formede i tværsnit, med den flade side indad, næsten som en dejskraber, og de var sandsynligvis specialiserede til at skrabe kød af knogler. Dette træk findes ikke hos andre rovdinosaurer. Tyrannosaurernes kranier og tænder peger derfor på, at de har kunnet manipulere føden, f.eks. en lille smule tygning og findeling, i stedet for bare at sluge den. Sandsynligvis forekom dette også hos andre rovdinosaurer, men tyrannosaurernes tænder synes mest velegnede til dette.

### Den vægtige evidens

Det er vanskeligt at sætte navn på de fossile ekskrementer - koproletter - man finder, idet disse jo findes isolerede, ofte uden nogen som helst tilknytning til hverken skeletter eller fodspor. Hvis man i aflejringer fra sen Kridt i Canada finder en koproлит med planterester i, og det har man flere



steder fundet, stammer den naturligvis fra en planteæder, og man kan derfor se bort fra rovformerne. Men er den så fra en af de mange arter hadrosaurer eller ceratopsier, eller er den fra en ankylosaur? Kunne den måske være fra en ornithomimosaur eller caenagnathid, måske en form man ikke kender som skelet endnu? Det er næsten umuligt at svare på.

Imidlertid kan koprolitter forekomme under omstændigheder, hvor deres identitet synes langt mere sikker. For nylig er en kæmpe koprolit, dobbelt så stor som nogen hidtil kendt, fra en stor rovdinosaur blevet beskrevet. Den er hele 44 cm lang, 13 cm høj og 16 cm bred, og denne størrelse, kombineret med, at den er fra Maastrichtian (seneste Kridt) i Nordamerika gør, at det er næsten sikkert, at den stammer fra en tyrannosaur. Det vides naturligvis ikke hvilken art, og selvom *Tyrannosaurus torosus* teoretisk var rigeligt stor nok til at have produceret den, tyder alderen på, at den nok stammer fra selveste *T. rex*. *T. torosus* er ikke fundet i lag så unge som denne koprolit, det er *T. rex*'s tidsperiode. Koprolittens indhold fører ny viden med sig om rovdinosaurernes fødebiologi.

Det er nemlig sådan, at mange forskere tidligere har påstået, at de store rovdinosaurer blot rev store kødlunser af, med hele eller brækkede knogler i, og slugte dem, ligesom moderne krokodiller. Imidlertid er rovdinosaurernes - og især tyrannosaurernes tænder - mere komplekse end nulevende krokodillers, og dette tyder på, at de sandsynligvis var mere selektive i deres fødeindtag. Koprolitten beviser, at dette er korrekt, idet den er fuld af små, tynde knoglesplinter. Det er disse, der for alvor fastslog koprolittens identitet som stammende fra en kødæder. Yderligere viser mineral-sammensætningen, at det virkelig drejer sig om en koprolit fra en kødæder. Det store indhold af små knoglesplinter viser, at selv store rovdinosaurer forarbejdede føden i munden, ligesom f.eks. store rovpatedyr.

Imidlertid er den nok vigtigste implikation af koprolitten nærmest blevet overset i de rapporter, der er fremkommet om den, idet disse stort set kun har fokuseret på tilstedeværelsen af fødeforarbejdning hos rovdinosaurerne. Tilstedeværelsen af store mængder af små knoglesplinter er nemlig et særdeles stærkt indicium på, at dyret, der producerede den, var endotermt. Endoterme dyr har en hurtig fordøjelse sammenlignet med ektoterme dyr af tilsvarende størrelse, ofte endog langt hurtigere. Dette er nødvendigt, hvis dyret skal optage nok energi til kroppens store energiomsætning. Endoterme dyr kan ikke, som de fleste ektoterme dyr,

beholde maden længe i fordøjelsessystemet, så de kan presse den sidste energi ud af den. Fra et energimæssigt synspunkt kan det langt bedre betale sig at udskille resterne og derefter tilføre ny energi i form af ny næring.

Store krokodiller æder store kødlunser, ofte med store knoglefragmenter i, i visse tilfælde endog halve lemmer. Alligevel er der normalt ikke knoglerester i deres afføring, og da specielt ikke små knoglesplinter. Krokodillers mavesyre er meget stærk, og føden forbliver i fordøjelsessystemet meget længere end hos f.eks. en løve eller en ulv. Derfor er selv store knoglestykker normalt blevet fuldstændig opløst, førend dyret udskiller resterne. Hos rovpattedyr er ekskrementerne imidlertid ofte fulde af knoglesplinter, såfremt rovdyret tilhører en art, der normalt indtager knoglemasse med føden. Den hurtige fordøjelse gør, at knoglesplinterne ikke i nævneværdig grad når at blive opløst, førend de igen udskilles.

Denne nye koprolit beviser altså, at ikke blot kunne visse - sandsynligvis de fleste - rovdinosaurer forarbejde føden, og var altså også forskellige fra krokodiller og andre 'krybdyr' i denne henseende, ligesom de er det på langt de fleste andre områder, men fordøjelsen hos rovdinosaurerne var hurtig ligesom hos moderne pattedyr og fugle. Da en hurtig fordøjelse er et særkendetegn for endoterme dyr, tyder koprolitten altså på, at rovdinosaurerne havde en høj energiomsætning. Dette skal så kombineres med alle de andre anatomiske karakterer, der tyder på, at dinosaurerne var endoterme. Disse udgør i sig selv en overvældende mængde indicier på endotermi, men man kan også anskue dette fra en mere filosofisk vinkel.

Hvis en forklaringsmodel, oprindeligt foreslået og senere udbygget ud fra ét sæt data, er korrekt, vil den være i stand til at forudsige karakteren på visse andre data, der endnu ikke er kendt, i dette tilfælde hurtig fordøjelse. Og når de første data på området så findes, vil de udgøre en meget stærk blindtest på, om modellen er korrekt. I dette tilfælde opførte de manglende data sig præcist, som de skulle, såfremt teorien om dinosaurer som fysiologisk langt mere avancerede end moderne krybdyr er korrekt. Det kan næppe være et tilfælde.

## Ordforklaringer

Gruppe: En naturlig slægtsskabsgruppe

Undergruppe: En naturlig slægtsskabsgruppe, blot mindre.