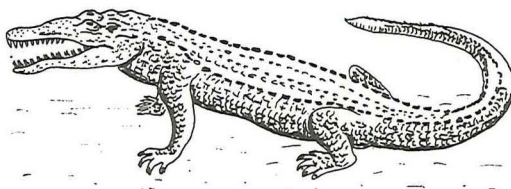


# Varmblodede Dinosaurer ?

af Niels Bonde

Et af de hedest debatterede spørgsmål i 1970'erne blandt palæontologer og andre med interesse for fortidens dyreliv har været de populære dinosaurers (kæmpeøgler) livsførelse: deres fysiologi, økologi, opførsel, samt totale dominans på landjorden i størstedelen af Jordens Middelalder (Mesozoikum).

Dinosaurer hører til i en naturlig slægtskabsgruppe kaldet Archosauria; denne gruppe omfatter også krokodiller, flyveøgler, fuglene og nogle primitive former, som betegnes Thecodontia. Nogle af disse primitive former regnes i almindelighed for at være stamformer (forfædre) for resten af archosaurerne. Se figur 1.



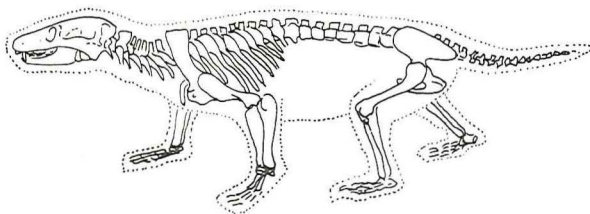
Figur 1. Thecodont fra Nordamerika - "Trias-tidens svar på krokodillerne". Bemærk næseåbningerne som sad langt tilbage på et par forhøjninger lige foran øjnene.

Flere grupper af dinosaurer samt krokodillerne og visse krokodille-lignende thecodonter bredte sig eksplosivt efter midten af Trias-tiden og også de første flyveøgler kom til. Samtidig var der en drastisk nedgang i antallet af pattedyrenes umiddelbare forfædre, Therapsida, som ellers havde domineret landfaunaerne i Perm og tidlig Trias-tid.

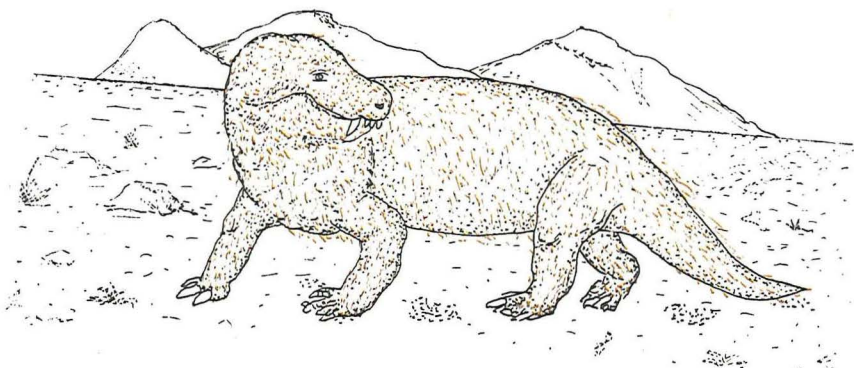
Dette kunne tyde på, at archosaurerne, især dinosaurerne, havde held til at udkonkurrere therapsiderne, hvoraf visse levede i ferskvand på flodhestemaner, og næsten helt erstattede dem på landjorden. De sidste therapsider er små former, og de egentlige pattedyr, som alligevel udvikledes i resten af Jordens Middelalder, nemlig Jura- og Kridt-tiden, er kun fåtallige muse- til rottestore dyr. De er meget sjældne fossilsfund, så det meste af Mesozoikum er totalt domineret af landjorden af dinosaurer. Hvad kan forklaringen være ?

Vi er indpodet med en lærdom om, at varmlødede, aktive og mere "intelligente" pattedyr er langt mere "avancerede" og succesfulde end vekselvvarme ("koldblødede"), sløve og dumme krybdyr, blandt hvilke dinosaurer ofte regnes for særligt dumme med deres utroligt små hjerner i forhold til kropsvægt.

Pattedyrenes aner, de mest avancerede therapsider, fremstilles som meget pattedyrlignende: aktive med ”pattedyr-lemmestilling” (inde under kroppen, ikke ud til siden som f.eks. hos krokodiller og firben), pattedyragtigt tandskifte (hvilket nogle palæontologer mener kan være tilpasning til diegivning), benet ekstra ganeloft og specialiserede, flerspidsede eller knudrede kindtænder (letter langvarig behandling af føden i munden), stor næsehule med næsemuslinger (antyder veludviklet lugtesans og forvarmning af indåndingsluft), samt sandsynligvis med beklædning af hår (små gruber i snudens knogler viser, at der har været knurhår). Alt dette tyder på aktivitet og højt stofskifte, som holder temperaturen oppe over omgivelsernes og på et ret konstant niveau, altså varmløshed af den type, der kaldes endoterm (= indre varme), og som er karakteristisk for fugle og pattedyr i dag. Isolering i form af hår (fjer eller tykt fedtlag er andre muligheder) må ses som en tilpasning til at holde på varmen, hvilket især er en fordel i tempereret og koldt klima. Se figur 2 og 3.



Figur 2. Thrinaxodon, en pattedyrlignende therapsid fra Trias i Sydafrika. Placeringen af lemmerne er mere pattedyragtig end hos nutidige krybdyr, som har lemmerne stikkende ud til siden og ofte har bugen slæbende mod jorden.



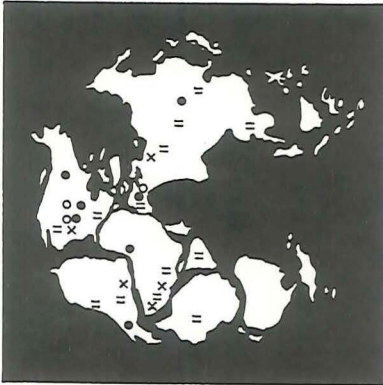
Figur 3. Den avancerede therapsid Cynognathus (”den hundekæbede”) fra Trias-tid. Den er nært beslægtet med nutidens pattedyr, og er her rekonstrueret med pels.

Hvordan kunne så veltilpassede (vel-adaptede) landdyr blive udkonkurreret til næsten udryddelse af tidlige dinosaurer fra Trias, hvis disse var sløve, vekselvarme dyr, hvis aktivitet var stærkt afhængig af omgivelsernes temperatur og svingede med denne ?

Klimaforholdene i Trias-tiden

Lad os først se hvordan Jorden så ud i Trias-tid, da ”kampen” fandt sted - hvor nødvendig og fordelagtig var egentlig varmblodethed dengang ?

Det store ”superkontinent” Pangæa lå som et V ret pænt symmetrisk omkring ækvator og havde relativt ensartet og høj temperatur over store områder, men med mere markant opdeling hvad nedbøren angår -- således var store dele af Jorden ret tørre og ørkenagtige, så typiske rødlig, sandede aflejringer dannedes. Der fandtes ingen særlig høje bjergkæder, og klimabælter, som vi kender i dag, blandt andet eksisterede store temperaturforskelle ikke i Mesozoikum (Trias-Jura-Kridt). Se figur 4.



- Kridt = Trias
- Jura × Perm

*Figur 4. De sammenhængende verdensdele - Pangæa - ved overgangen mellem Perm og Trias, inden kontinentdrift for alvor satte ind. Kortsymbolerne viser berømte lokaliteter med krybdyrfund.*

I den forudgående Perm-tid lå hele Pangæa ca. 30° sydligere, i tidlig Perm så sydligt, at en større istids gletcher brede sig over store dele af sydkontinentet, Gondwanaland, i dag omfattende Sydamerika, Afrika, Indien, Australien og Antarktis. Der var da højere relief på bjergene efter nyligt overståede kraftige foldninger ved sammenstødet mellem de kontinentplader, som dannede det samlede Pangæa. I det hele taget var klimaforholdene meget mere forskelligartede og med en skarpere nord-syd zonerings fra tropiske egne ved palæoækvator til det nedisede polarområde.

Under og lige efter sådanne forhold i Perm-tiden havde therapsiderne udviklet deres måske ikke helt fuldkomne varmeregulation, var altså blevet mere eller mindre endoterme og ret pattedyrlignende.

Dinosaurernes gruppe, Archosauria, hvortil også krokodiller, fugle og flyveøgler hører, var dengang måske endnu ikke opstået ved udspaltning fra sine nærmeste slægtninge (firben/slange gruppen); den tidligste archosaur kendes først fra slutningen af Perm-tiden. Se figur 5.

I den efterfølgende Trias-tid med jævnt varmt klima var der måske ikke nær så stor fordel ved før-pattedyrenes endotermi - det er jo meget energikrævende at holde en ensartet høj temperatur, og da energien fås fra føden, kunne fodemængden måske være et problem, især i plantefattige, tyndt beboede og tørre områder. Sådanne steder kan et langsomt stofskifte være en fordel, fordi det kræver mindre mad og aktivitetsniveauet kan holdes tilpas højt gennem opvarmning ved solbagning.

En vekselvarm krybdyrfysiologi kan altså have været mere økonomisk, og derfor haft en bedre tilpasning end de pattedyrlignende specialiseringer på store dele af Pangæa i Trias.

At vekselvarme dinosaurer af denne grund skulle have haft mere succes end therapsiderne overbeviser dog næppe flertallet af palæobiologerne, dertil er "troen" på pattedyrfysiologiens generelle overlegenhed nok for rodfæstet. Det omstridte debatspørgsmål har i 70'erne i stedet været, om ikke også dinosaurerne var varmblodede.

#### Varmblodede dinosaurer ?

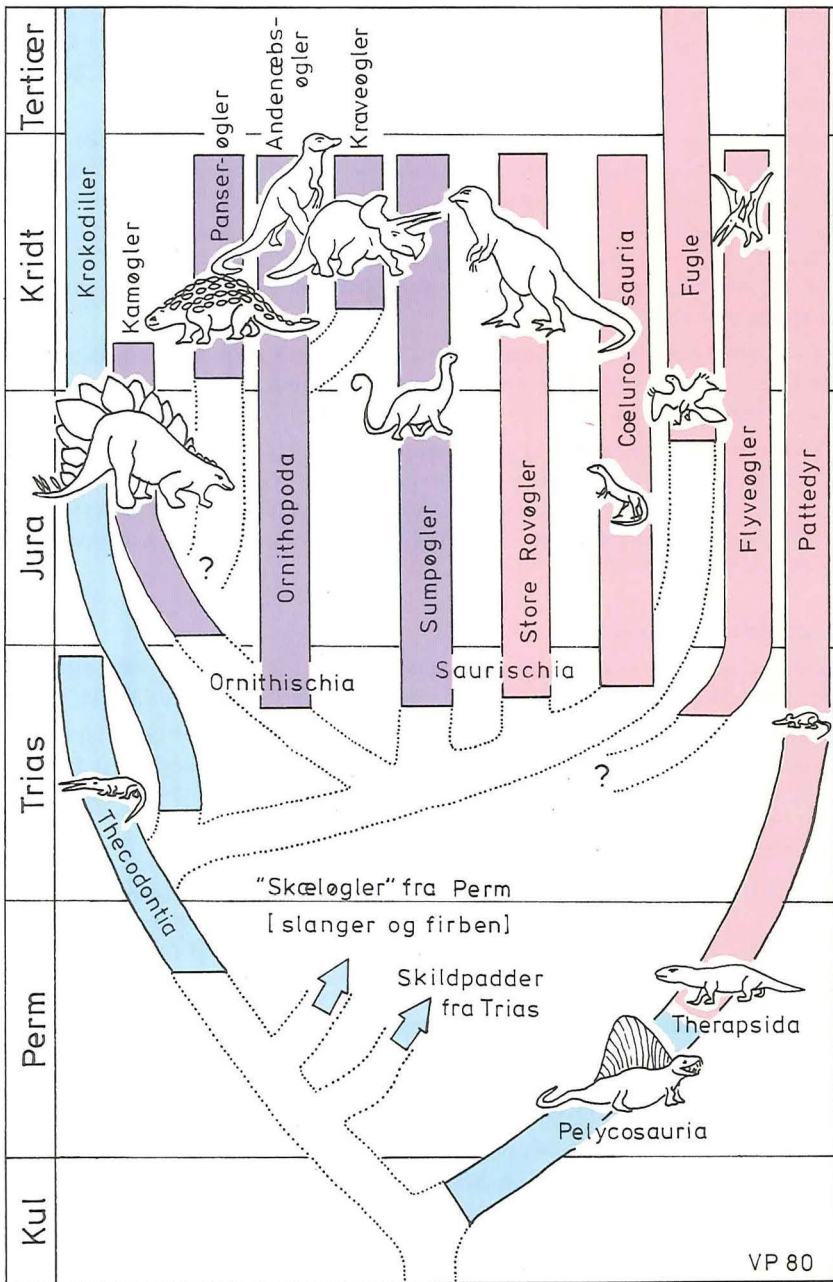
Noget sådant har visse dinosaurspecialister forsøgt at begrunde med argumenter, som tildels er ret utraditionelle, og som ikke har undgået hård kritik.

Et direkte argument har været knoglernes mikroskopiske struktur, idet knoglerne hos de fleste fugle og pattedyr (altså endotermer) er meget rigt forsynet med blodkar, mens der er meget færre kar i vekselvarme dyrs knogler (f.eks. hos nutidens padde og krybdyr, inkl. krokodiller).

Det har vist sig, at både therapsider og dinosaurer og endda visse af thecodonterne har knogler rigt forsynet med blodkar, så derfra sluttede man sig til endotermien. Det kan dog også tænkes, at rig blodkarforsyning har at gøre med hurtig vækst, snarere end at den hænger direkte sammen med temperaturen. Se figur 6.

Man har derfor også fremført nogle mere indirekte argumenter, som angår dinosaurernes ernæringsfysiologi og økologiske samspil - det vil sige forhold, som kun med usikkerhed kan lade sig eftervise på fossilt materiale ved sammenligninger med nutidens dyreverden.

Som nævnt ovenfor forbruges der megen energi for at være endoterm, hvilket medfører, at i en fauna kan en bestemt mængde varmblodede rovdyr (målt som vægt eller "bio-masse") kun opretholde livet, hvis der er en stor biomasse af byttedyr til stede. F.eks. er der i en moderne savannefauna 20-30 gange større biomasse af planteædere (gauer, zebraer, antiloper etc.) end af rovdyr (løver,



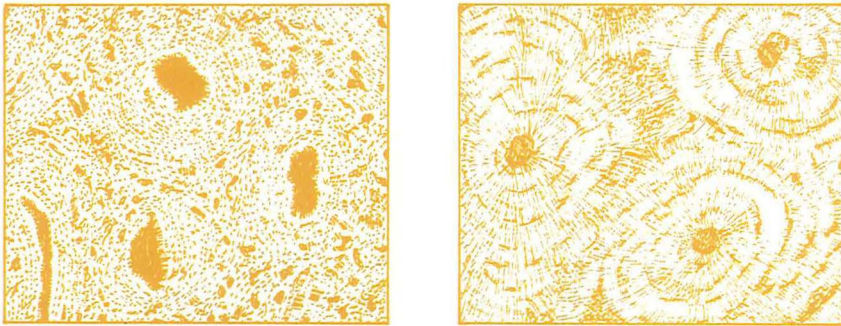
VP 80

Figur 5. Hovedforgreninger i krybdyrenes stamtræ. Det ses, at dinosaurer som sumpøgler, store rovøgler og coelurosaurer sandsynligvis er nærmere beslægtede med fuglene end med Ornithischia-gruppen blandt dinosaurerne. Blå farve viser en formodet vekselvarme som hos nutidige krybdyr. Rød farve angiver den stofskiftebetingedede varmbloedethed (endotermi) karakteristisk for fugle og pattedyr. Lilla farve viser grupper, som kan have været varmbloedede gennem stofskiftet - eller har haft en høj legemstemperatur betinget af stor størrelse og varmt klima.

geparder, leoparder, hyæner). I et sådant miljø i balance udgør rovdyrenes biomasse altså kun 3-5 % af byttedyrenes biomasse - et lignende forhold synes i øvrigt afspejlet i Tertiær-tidens rige pattedyrfaunaer.

I en fauna med vekselvarme rovdyr kan deres biomasse i forhold til byttedyrenes, uanset disses temperaturforhold, være op mod 40-60 %, fordi de vekselvarme rovdyr kræver meget mindre energitilførsel. Som eksempel kan nævnes de store komodovaraner, der lever af svin og småhjørte.

Dette viser, at der er en størrelsesorden (ca. 10 ganges) forskel på forholdene mellem endoterme og vekselvarme rovdyr. Den absolutte kropsstørrelse af rovdyrene spiller ikke nogen rolle for argumentet, f.eks. kan insekter som byttedyr opretholde en biomasse af edderkopper også på omkring 40 %.



Figur 6. Stærkt forstørrede tværsnit af knogler fra dinosaurer (til venstre) og pattedyr (til højre).

#### Forholdet rovdyr/byttedyr i fossile faunaer

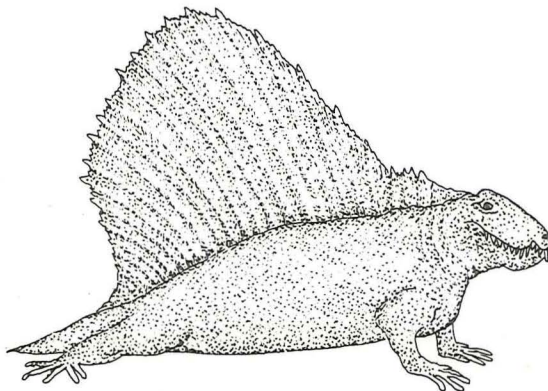
Da erfaringen viser, at store rovdyr i almindelighed lever af ret store byttedyr, og små rovdyr tager små bytter, så skulle det kunne lade sig gøre at få et indblik i den økologiske struktur i en fossil fauna, hvis man ud fra knoglefundene kan opgøre biomasseforholdet mellem store rov- og byttedyr eller mellem små rovdyr og byttedyr. Statistisk set har knogler af nogenlunde lige store dyr samme muligheder for at blive bevaret som fossiler - og senere blive fundet.

Rent praktisk opgør man antallet af fundne individer af rov- og byttedyr af passende kropsstørrelse i en fossilsamling fra et bestemt fundsted eller en bestemt geologisk formation over et lidt større område. Optællingen er dog ikke uden problemer: hvis man vil have et rimeligt statistisk materiale, må man vælge at tælle ret robuste og bestembare knogler, og for at være sikker på ikke at tælle det samme individ mere end een gang, må man i visse tilfælde nøjes med at opgøre f.eks. antallet af højre lårbensknogler fra et fundsted. Fra disse tal må palæontologen med sin anatomiske viden så give et skøn over biomasse af rov- og byttedyr.

Trods usikkerhederne er det nok meget sjældent, at tilfældige bevaringsforhold og fundomstændigheder vil resultere i et rovdyr/byttedyr forhold, som er forkeft med en faktor 10 (for stort eller for lille), sammenlignet med forholdet, da dyrene levede. Med fund fra mange velundersøgte og righoldige lokaliteter igennem hele Mesozoikum bliver billedet næppe særlig utroværdigt.

En fejlkilde kunne være store forskelle i gennemsnitlig livslængde for rov- og byttedyr, idet langlevende dyr giver færre lig per tidsenhed og dermed også leverer færre knogler at "fossilisere". Men der er ingen grund til at tro, at rovdyrene har været specielt langlevende - man kan tværtom formode, at visse af de langt større planteædere, som sumpøglerne (sauropoderne) må være blevet særligt gamle, måske over 100 år, for at nå så enorm størrelse.

Det viser sig, at i alle de optalte dinosaurfaunaer er rovdyr og byttedyr forholdet mindre end 5 %, rovdyrene har altså været enormt byttekrævende og derfor sandsynligvis endoterme.



*Figur 7. Finneøglen Dimetrodon fra tidlig Perm-tid var 3-4 m lang og er toppen på fødepyramiden i faunaer med vekselvarm fysiologi. Måske er det store hudsejl mellem ryghvirvlernes torntappe et tidligt forsøg på temperaturregulering ved solopvarmning (homioi term varmbloedethed).*

Tilsvarende optællinger på faunaer i Perm-Trias med therapsider som dominerende rovdyr giver 10-15 % rovdyr. Blandt deres forløbere i tidlig Perm-tid, nemlig i faunaer domineret af pelycosaurer, med f.eks. *Dimetrodon* ("finne-øgle") som største rovdyr, findes 40-50 % rovdyr i forhold til planteædere, altså tal typiske for vekselvarme rovdyr. Byttedyrenes temperaturforhold kan som nævnt ikke belyses på denne måde. Se figur 7.

Det kunne altså se ud som om pattedyrenes nærmeste forfædre, therapsiderne var mindre effektive endotermer end dinosaurerne. Dette angiver nogle palæobiologer som grunden til dinosaurernes dominans i Mesozoikum fra sen Trias-tid.

Dette utraditionelle billede af dinosaurer som højaktive, varmblodede dyr, mere konkurrenceedygtige end therapside pattedyr, har naturligt nok vakt modstand, bl.a. på grund af de omtalte usikkerhedsfaktorer, og den igangværende debat har til tider været ret hed og personlig.

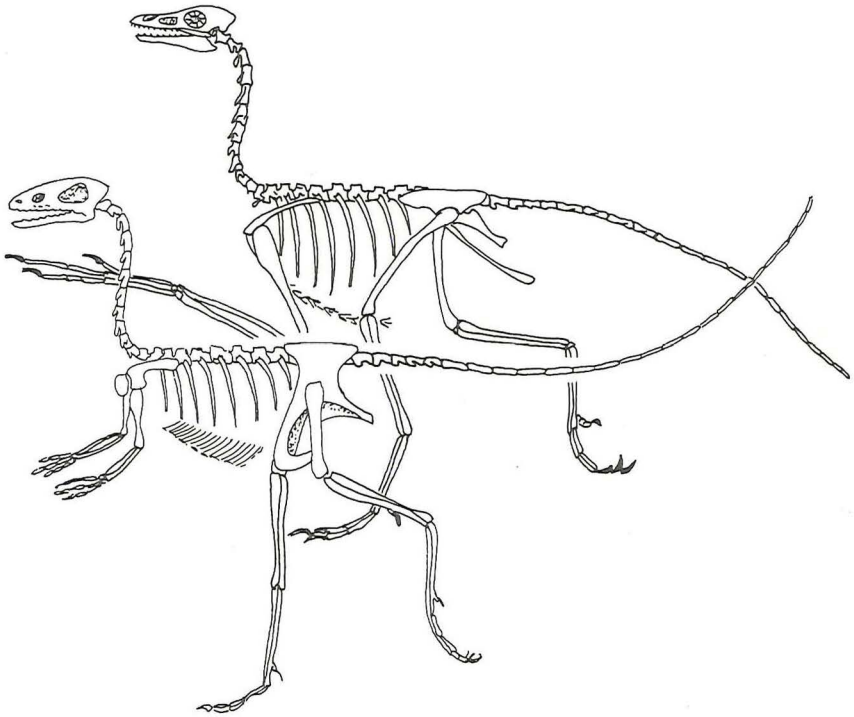
### Fuglenes oprindelse

I diskussionen har også været anvendt ideer om fuglenes afstamning og dermed deres systematiske placering i forhold til dinosaurer. Der er ikke megen tvivl om, at dinosaurers nærmeste nulevende slægtninge er fuglene. Der er nogen uenighed om, præcist hvilken dinosaur-gruppe, der er allernærmest beslægtet med fuglene (altså er disses "søstergruppe"), men de fleste argumenter synes at pege på små rovdinosaurer, som kaldes Coelurosauria. De havde ret lang hals og lang hale, og de gik oprejst på bagbenene, som var meget fuglelignende, og de havde forlemmer, hvis skelet med reduceret fingerantal ser ud næsten fuldstændigt som hos øglefuglen *Archaeopteryx*, og om denne ved man, at den havde fjer, også langs med den lange hale, og veludviklede vinger (aftryk af fjerbeklædningen er kendt. Nogle hævder, at hvis fjeraftryk ikke var fundet, ville *Archaeopteryx* være blevet betragtet som en lille coelurosaur. Se figur 8 og 9.

Coelurosauria er altså nok hvad man traditionelt ville betragte som en slags stamgruppe for fuglene. Alle kendte coelurosaurer har dog lidt for specielle træk til at kunne være fuglenes direkte forfædre, så i en mere præcis sprogbrug kalder vi coelurosaurer og fugle for "søstergrupper", fordi vi regner dem for hinandens allernærmeste slægtninge, de har haft en fælles forfaderart, som ikke var stamform for nogen anden gruppe.

Ligesom fuglene kan coelurosaurer derfor have været varmblodede, eventuelt kan visse også have haft fjer eller fjerlignende skæl, der jo normalt ikke vil blive bevaret som fossil. Disse to karakteristika, endotermi og fjer, kan tænkes at være udviklet hos fugles og coelurosaurers fælles forfædre før opsplitningen i de to grupper. De lidt fjernere slægtninge, som er de store rovdinosaurer, med *Tyrannosaurus* som den største, kan vi ved en tilsvarende følgeslutning også forestille os som endoterme. Se figur 10.





Figur 8. Den første fugl *Archaeopteryx* (øverst) må være udviklet fra en *coelurosaur* som den 30 cm lange *Compsognathus* (nederst). Der er små forskelle i bækkenet, og *Archaeopteryx* havde længere "forben" (vinger).

Jo fjernere slægtninge til fuglene vi diskuterer blandt dinosaur-gruppen, jo rimeligere er det at antage, at de pågældende grupper ikke var varmblodede, for vi ved, at inden for archosaurerne har fuglenes nærmeste nulevende slægtninge, krokodillerne, bevaret det oprindelige primitive træk, at være vekselvarme.

Planteæderne og dermed byttedyrene blandt dinosaurerne fordeles på to grupper, som er noget fjernere beslægtet med fuglene end rovøglerne er. Den ene gruppe er sauropoderne med de kolossale sumpøgler som *Brontosaurus*, *Diplodocus* og *Brachiosaurus*, af hvilke nyligt fundne slægtninge kan have vejjet op mod 100 ton (=15-20 store hanelefanter)! Se figur 11.

Den anden gruppe af byttedyr er Ornithischia (= dem med fugleagtigt bækken), med så forskellige former som kamøgler (*Stegosaurus*), panserøgler (*Ankylosaurus*) og næsehorns- eller kraveøgler (*Triceratops*, *Protoceratops*) samt den store gruppe Ornithopoda (betyder "fuglefødder", selv om baglemmerne ikke

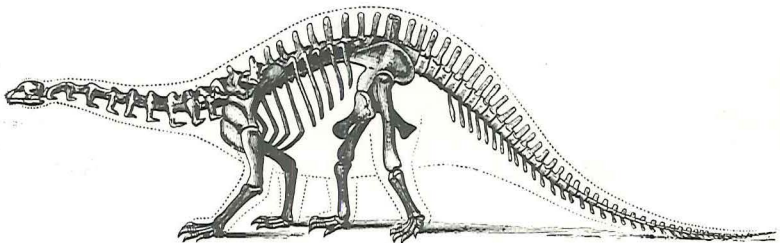


*Figur 9. Det nyeste eksemplar af Archaeopteryx blev fundet for godt 25 år siden, men er først beskrevet i 1970erne.*

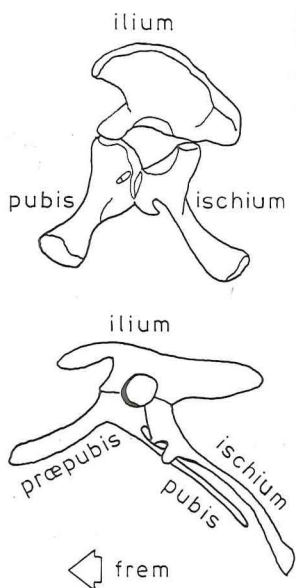


*Figur 10. Kridttidssceneri omkring uhyret Tyrannosaurus. Sandbar Cemetery, Dinosaur National Monument, Utah.*

ligner fuglenes nær så meget, som rovøglernes gør). Blandt de sidste er ande-næbsøglerne (med *Hadrosaurus* og *Trachodon*) en meget succesrig gruppe med mange arter, som nok har levet i større flokke, især i og tæt ved vand, idet der er fundet aftryk af svømmehud mellem fingrene og tærne (i et sådant miljø vil de ivoigt have særligt nemt ved at fossilisere). Både panser-, krave og ande-næbsøgler udspaltedes ikke førend i Kridt-tiden, og grupperne blomstrede hurtig op, sandsynligvis tilpasset en nys opstået fødekilde, blomsterplanterne, som bredte sig hastigt i den periode. Se figur 10, og 12-15.



Figur 11. Sumpøglen *Brontosaurus* ("Tordenøglen") fra yngre Jura-tid i det vestlige USA var 20 m lang og har vejlet omkring 30 tons. Den er identisk med VARV's mascot "Peter", som er gengivet i figur 5.



Figur 12. Bækkenstrukturer hos rovøgler og sumpøgler (øverst) og ande-næbsøgler, kraveøgler, panserøgler og kamøgler (nederst). Det nederste bækken minder med det bagudrettede skamben om fuglenes, som dog kun har et antydet præpubis-frem-spring. Krybdyrene kan deles i to grupper: *Saurischia* (med øglebækken) og *Ornithischia* (med fuglebækken). Ilium = hofteben, ischium = sædeben, pubis = skamben.

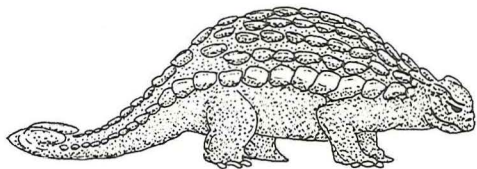
Om disse byttedyr giver det ernæringsfysiologiske og økologiske argument ingen indici, hvad kropstemperatur angår. Deres knoglestruktur ligner dog varmblodede dyrs og i stedet for at forestille sig sumpøglerne som sløve, langsomme vandplanteædere for det meste neddykket i ferske vande (for også at få hjælp til at bære den store vægt), så regner nogle forskere dem nu for aktive landdyr, der økologisk kan betragtes som en blanding mellem elefant (vægten, søjlebenene) og giraf (lang hals, lille hovede), og som kan have ædt det øverste løvhang i træerne.



*Figur 13. Kamøglen Stegosaurus, 9 m lang, fra Jura-tid. Ryggens benplader, som muligvis kunne lægges ud til siden, har været et værn mod de samtidige store rovøgler. Ole Berthelsen foto.*

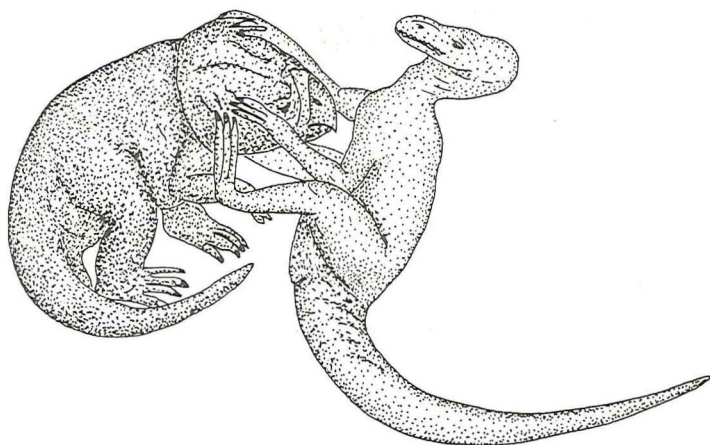
Det er nu ganske problematisk at forestille sig, at de var varmblodede som pattedyrene, for en elefant spiser sin egen vægt i grøntfoder på omkring en måned, og den bruger op til 18 timer i døgnet på fouragering og har meget store, effektive tænder til at sondermale føden med. Det har derfor været foreslået, at sauropoderne åd en mere næringsrig kost end elefanterne, f.eks. snegle og muslinger samlet med de stumpede, svage tænder fra bunden af de søer og sumpe, hvor man kan forestille sig dyrene vadende omkring. Der er en ret stor sandsynlighed for, at sauropoderne havde "mavesten", som mange fugle; man har fundet passende mængder af afrundede sten ved sauropod-skeletter nogenlunde der, hvor maven har været. Findeling og opløsning af den indtagne føde i tarmsystemet ved knusning, syrepåvirkning og/eller gæring, også mens dyrene sov, kunne måske betinge, at de blot skulle sluge føde i en mere begrænset del af deres vågne tid.

Hvis de ikke var endoterme, og som fugle og pattedyr i stand til at holde en høj ensartet kropsvarme ved hjælp af et højt stofskifte, så kan de have været homoiotherme, det vil sige have haft en kropstemperatur, der ganske vist var bestemt af omgivelserne, men som alligevel var ret konstant høj, fordi dyrene var så store og klimaet så forholdsvis varmt. Dermed ville deres fødekrav have været mindre, så det synes meget rimeligt at antage, at sauropoderne ikke var endoterme, men sandsynligvis homoiotherme.



*Figur 14. Panserøglen Ankylosaurus fra Kridt-tid kunne blive 5 m lang og var beklædt med et tæt dække af solide benplader.*

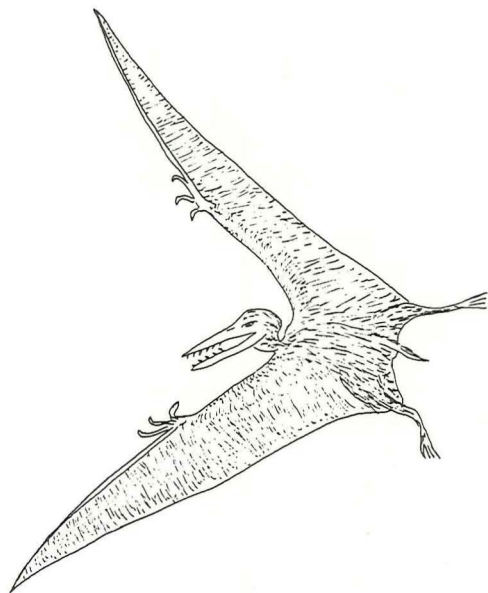
Alle dinosaurer, såvel dem der går på bagbenene, som dem der går på alle fire, har lemmer i position inde under kroppen, og dermed er denne hævet fri af jorden. Dette antyder en høj aktivitet og effektiv bevægemechanik med avance-



*Figur 15. Rekonstruktion fra et enestående skeletfund fra Kridt-tiden i Mongoliet - visende en 2 m lang, forsvarsløs kraveogle (Protoceratops) angrebet af en rovcoelurosaur (Velociraptor). En sandstorm begravede de kæmpende, hvis komplette skeletter er bevaret i dødsstilling.*

ret koordination af muskelarbejde og sanser. Blandt de nulevende dyr kendes lignende lemmestilling kun hos fugle og pattedyr, altså hos endotermer.

Det er også værd at bemærke, at en anden archosaurgruppe, nemlig flyveøglerne næsten med sikkerhed må have været endoterme. Dels må dyr af den størrelse have højt stofskifte for at kunne klare energikravene til flyvning, dels har man enkelte fund med aftryk af et dække af "hårlignende" skæl bevaret - altså en varmeisolation. Se figur 16.



*Figur 16. Flyveøglen Pterodactylus fra Jura-tid var på størrelse med en spurv og kan have levet af flyvende insekter. Spor af flyvehud og af en hårlignende beklædning er fundet, og flyveøglerne må anses for at have været varmbloodede.*

En simpel hypotese vil hermed være, at alle de mere avancerede archosaurer (fugle, dinosaurer, flyveøgler) var endoterme, et træk der således kun behøver at være opstået en gang i gruppen, efter at krokodillerne tidligt var spaltet fra. Alt i alt er det en ganske rimelig ide, at (i al fald nogle) dinosaurer har været varmbloodede.

Krokodillerne, som holder til i tropisk/subtropiske vande, er da muligvis den eneste større archosaurgruppe, som har kunnet klare sig med den primitive fysiologi uden varmbloodethed.

Til gengæld var - ud over fuglene - kun krokodillerne forskånet for den totaluddøen, som ramte de andre archosaurgrupper i Kridttidens slutning efter 140 millioner års dominans. Den gåde er man meget langt fra at have løst, selv om det aldrig har skortet på forslag.