

Waren die Dinosaurier Warmblüter?

Probleme in physiologischer und taxonomischer Hinsicht

Von Karl L. R a u s c h e r
Institut für Paläontologie der Universität Wien

Gekürzte und veränderte Wiedergabe des
Vortrages vom 19. November 1980

Z u s a m m e n f a s s u n g : Nach einer Definition der verwendeten Begriffe wird das Problem der Warmblütigkeit der ausgestorbenen Dinosaurier und die Möglichkeiten seiner Lösung behandelt.

Ausgehend vom Temperaturverhalten rezenter Reptilien wird eine Übersicht über Hypothesen und Theorien über die Warmblütigkeit der Dinosaurier gegeben und kritisch diskutiert. Als Ergebnis — dessen endgültige Bestätigung durch künftige Untersuchungen noch aussteht — wird eine Endothermie bei Dinosauriern angenommen. Auch

der Aspekt des Aussterbens wird unter diesem Gesichtspunkt besprochen.

Einleitung und Problemstellung:

Zunächst erscheint eine Definition der im folgenden verwendeten Begriffe notwendig. Sie erfolgt in Anlehnung an C. Mc GOWAN (1979) bzw. BAKKER (1974).

1. **Endothermie** (= Homoiothermie): Regelung der Körpertemperatur durch Metabolismus (Stoffwechsel).
 - 1 a. Zeitweise Endothermie = **Heterothermie** (z. B. Kolibris, Fledermäuse)
 - 1 b. Dauernde Endothermie = **Homöothermie** (z. B. Raubtiere, Huftiere, Primaten)
2. **Inertial-Homoiothermie**: Mehr oder weniger konstante Körpertemperatur ohne hohen Stoffwechsel (z. B. *Geochelone elephantopus*, *Dermochelys coriacea*).
3. **Bewegungsabhängige Stoffwechsel-Endothermie**: Höhere Körpertemperatur nur während der Aktivitätsphasen (z. B. Insekten, Thunfische).
4. **Ectothermie**: Körpertemperatur von regulierter Außentemperatur abhängig (z. B. meiste rezente Reptilien, ferner *Dimetrodon* [Perm], etliche Amphibien).

1.) Endothermie (= Homiothermie)

1a.) Heterothermie



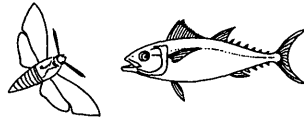
1b.) Homöothermie



2.) Inertial-Homiothermie



3.) Bewegungsabhängige
Stoffwechsel-Endothermie



4.) Ectothermie



5.) Poikilothermie



Abb. 1: Übersicht über das Körpertemperaturverhalten von verschiedenen Tiergruppen.

5. **Poikilothermie:** Keine Regelung der Körpertemperatur (z. B. Fische, viele Amphibien) (Abb. 1).

Zu den interessantesten und in den letzten Jahren wiederholt diskutierten Problemen der Wirbeltierpaläontologie zählt die Biologie der Dinosaurier und damit auch die Frage nach ihrer Warmblütigkeit.

Die Reptilien stellen eine Art „Drehscheibe“ des höheren Wirbeltierlebens dar. Sie haben sich endgültig vom Wasser unabhängig gemacht, obwohl manche ihrer Vertreter sekundär wieder zum aquatischen Leben zurückgekehrt sind. Die Reptilien sind die Stammgruppe sowohl der Säugetiere als auch der Vögel.

Am Beginn des Mesozoikums kommt es zu einem Aufblühen der Reptilien, das nicht nur zur Besiedlung zahlreicher Lebensräume der Landoberfläche, sondern auch zur Eroberung des Meeres und des Luftraumes geführt hat. Die Reptilien bleiben während des ganzen Mesozoikums die dominierende Wirbeltiergruppe, obwohl zur Triaszeit die Amphibien noch mit Großformen unter den Labyrinthodonten, wie *Mastodonsaurus* und *Plagiosaurus*, vertreten waren und in der jüngsten Trias bereits die ersten Säugetiere und im oberen Jura die ersten Vögel auftraten.

In der Fachliteratur wurde das Körpertemperaturverhalten bei fossilen Reptilien wiederholt erörtert. Der Erwerb der Warmblütigkeit ist mit verschiedenen morphologischen Umkonstruktionen, wie

Art der Ernährung, Blutkreislauf und Schutz vor Abgabe der Körperwärme verbunden. Die Endothermie wurde nicht nur von den Säugetieren und deren Stammformen unter den Reptilien, den Therapsiden und den Vögeln erworben, sondern konnte auch für die Pterosaurier nachgewiesen werden (vgl. WELLNHOFER, 1978). Für die Dinosaurier ist dies noch nicht der Fall, weshalb hier vorerst nur von Hypothesen gesprochen werden kann.

Temperaturverhalten bei rezenten Wirbeltieren: Die Galapagos-Landschildkröte (*Geochelone elephantopus*) ist im Verhältnis zu den meisten Dinosauriern ein kleines Reptil mit einem Körpergewicht bis zu 200 kg und vermag nach Mc GOWAN (1979) eine Kerntemperatur aufrechtzuerhalten, die sich während einer nächtlichen Absenkung der Außentemperatur um 20°C nur um 3°C ändert. Schwimmende Leder-schildkröten (*Dermochelys coriacea*) erzeugen nach FRAIR, ACKMAN & MROSOVSKY (1972) ausreichende Wärmemengen, um eine Kerntemperatur von 25°C aufrechtzuerhalten, die 18°C über der Temperatur des umgebenden Meerwassers liegt. Das ist nach KAYE & LABY (1966) sehr beeindruckend, wenn man bedenkt, daß Wasser eine über zwanzigmal größere Wärmeleitfähigkeit als Luft hat. Nach HADORN & WEHNER (1974) ist im allgemeinen bei tierischen Organismen, die in Wasser gelösten Sauerstoff aufnehmen, der Wärmeverlust 10^5 mal so groß wie bei luftatmenden Landtieren, denn Was-

ser besitzt nicht nur die 3000fache Wärmekapazität von Luft, sondern enthält auch nur 2,5% des Sauerstoffs eines gleichen Luftvolumens. Einige schnell schwimmende Fischarten, wie die Thunfische, besitzen trotzdem bis zu 10° C höhere Körpertemperaturen als die umgebende Wassertemperatur. Bei ihnen verlaufen die großlumigen Blutgefäße nicht längs der Wirbelsäule, sondern direkt unter der Haut, während im Körperinneren zwischen der Muskulatur arteriovenöse Wundernetze ausgebildet sind, die als Gegenstrom-Wärmeaustauscher arbeiten.

Die Vögel und Säugetiere haben durch die Entwicklung der Homoiothermie ihre Innentemperatur und damit ihre Stoffwechselaktivität von äußeren Temperaturbedingungen weitgehend unabhängig gemacht. Die Erzeugung hoher Körpertemperaturen erfordert gegenüber ectothermen und poikilothermen Organismen einen höheren Stoffumsatz und besondere Schutzvorrichtungen wie Haare, Federn und Unterhautfettgewebe gegen Wärmeverlust (HADORN & WEHNER, 1974).

Bei den meisten Reptilien hingegen ist nach ZISWILER (1976) der Metabolismus und die äußere Aktivität von der Umgebungstemperatur abhängig. Neben der optimalen Umgebungstemperatur hat jede Reptilart ihre typische Temperaturaktivitätsspanne. Unterhalb dieser Spanne verfällt das Tier in Kältestarre. Bei tagaktiven Tieren liegt die maximale Aktivität nahe dem Temperaturschmelzpunkt, bei

welchem die Tiere Schutz suchen und sich verkriechen, um sich vor Überhitzung zu schützen.

Obwohl nach ZISWILER (1976) der optimale Körpertemperaturbereich bei vielen Reptilien relativ hoch ist (bei Landschildkröten um 30°C , Teju-Echsen um 40°C , Leguane um 35°C), kann sie bei Bewohnern kälterer Zonen auch relativ niedrig liegen (z. B. bei *Sphenodon punctatus* aus Neuseeland um $10\text{--}12^{\circ}\text{C}$). Der Umfang der Temperaturaktivitätsspanne ist an die Gegebenheiten des Lebensraumes angepaßt und umfaßt etwa für die in der feuchten Mangrovezone lebende Bänderschwanzameive (*Ameiva taeniura*) nur einen Bereich von 35° bis 39°C , während sie für den wüstenbewohnenden Berberskink (*Eumeces algeriensis*) von 12° bis 32°C reicht. Einige rezente Schuppenkriechtiere zeigen bescheidene Ansätze zur Temperaturregulation. So ist von einigen Schlangen und Echsen bekannt, daß sie ein Temperaturgefälle zwischen Kopf und Körper aufrecht erhalten können. Von einigen Varanen und Riesenschlangen weiß man ferner, daß sie in der Lage sind, durch ihren Metabolismus die Körpertemperatur wesentlich über der Umgebungstemperatur zu halten. Reptilien gemäßiger oder kalter Zonen verbringen die kühle Jahreszeit in Kältestarre, oft gemeinschaftlich an geschützten Stellen, zum Beispiel im Wurzelwerk von Bäumen. Süßwasserschildkröten können die kalte Jahreszeit auf dem Grund von Gewässern überdauern, wobei sie ihren bescheidenen Sauerstoffbedarf durch die Haut-

und Kloakenatmung decken. Sämtliche Lebensvorgänge von Reptilien in Kältestarre laufen stark verlangsamt ab.

Übersicht über einige Hypothesen und Theorien über die Warmblütigkeit bei fossilen Reptilien: Ansätze und erste Versuche einer Temperaturregulierung finden sich bereits bei permischen Pelycosauriern (z. B. *Dimetrodon* und *Edaphosaurus*). Sie besitzen stark verlängerte Dornfortsätze der Rumpfwirbel, deren Bedeutung wiederholt diskutiert wurde. Nach A. S. ROMER (1953) dürfte es sich um eine Art Sonnensegel handeln, das zur Temperaturregelung verwendet wurde (Abb. 2).

Nun zu den Therapsiden als Stammgruppe der

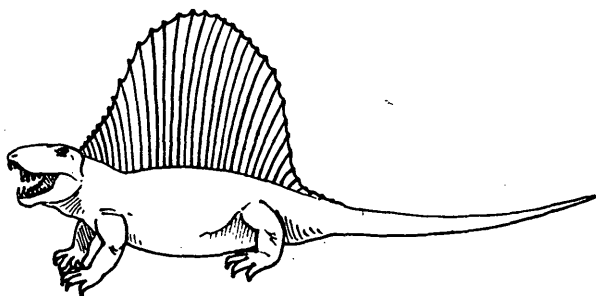


Abb. 2: *Dimetrodon* (Pelycosauria) mit auffällig verlängerten Dornfortsätzen der Wirbel. Maximale Körperlänge um 3,5 Meter. Habitusrekonstruktion (nach PEYER 1950, umgezeichnet).

Säugetiere. Innerhalb der Therapsiden werden zwei Hauptgruppen unterschieden. Die zunehmend herbivoren Anomodontia und die zumindest primär carnivoren Theriodontia, unter denen die Stammformen der Säugetiere zu suchen sind. Unter den Therapsiden der Trias treten im Skelett und Gebiß zunehmend säugetierhafte Merkmale auf, die vermuten lassen, daß auch in physiologischer Hinsicht eine Annäherung an das Säugetierniveau eingetreten war. Ein Haarkleid ist zwar nicht nachgewiesen, doch lassen sich verschiedene Merkmale in diesem Sinn deuten (BRINK, 1956). So sind bei *Watsoniella* (Bauriamorpha) aus der Ober-Trias Gruben und Foramina am Fazialschädel nachgewiesen, die nicht nur auf eine entsprechend gute Versorgung der Gesichtspartie mit Nerven und Blutgefäßen und damit auf eine Art Lippenbildung schließen lassen, sondern verschiedentlich auch als Gruben für Spürhaare (= Vibrissae) interpretiert werden (vgl. BROILI & SCHRÖDER, 1935) (Abb. 3).

Da Vibrissen spezialisierte Haare sind, wäre bereits dadurch bei diesen bauriamorphen Therapsiden ein Haarkleid und damit eine gewisse aktive Regelung der Körpertemperatur, also eine Endothermie anzunehmen. Diese Annahme wird durch die knöchernen Turbinalia in der Nasenhöhle bekräftigt, die nicht nur zur Vergrößerung der Riechfläche, sondern auch zur Anwärmung der Atemluft dienen. Eine Anpassung, die in der gemäßigten Klimazone zweifellos einen evolutiven Vorteil bedeutete. Da die

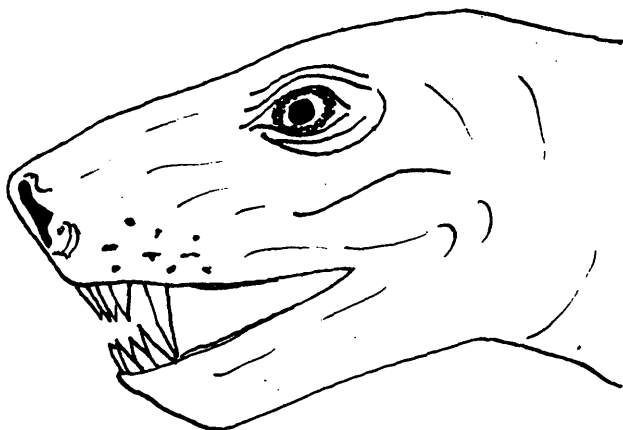


Abb. 3: *Watsoniella breviceps* (Bauriamorpha); Rekonstruktion des Kopfes. — Verkleinert. Nach BROILI und SCHRÖDER (1935) umgezeichnet.

Endothermie einen erhöhten Stoffwechsel voraussetzt, erscheint auch eine raschere Aufbereitung der Nahrung zweckmäßig, wie sie für evoluierte Therapsiden nach dem heterodonten Gebiß angenommen werden kann (vgl. Abb. 4).

Die wichtigste Großgruppe der Reptilien im Mesozoikum waren jedoch die Archosauria, die sich im Mesozoikum aus den Thecodontia entwickelt haben. Aus den Thecodontia haben sich außer den Krokodilen die nur fossil bekannten Saurischia, Ornithischia und Pterosaurier entwickelt.

Zunächst zu den Flugsauriern (Pterosauria). Bereits 1831 entdeckte GOLDFUSS streifenförmige,

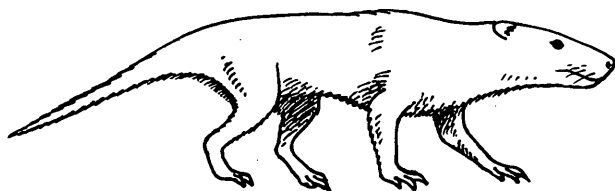


Abb. 4: *Thrinaxodon* (Therapsida) aus der Unter-Trias. Habitusrekonstruktion. Behaarung hypothetisch. Maximale Körperlänge über 0,5 Meter (nach HALSTEAD 1975, umgezeichnet).

feine Strukturen im Bereich der Flughaut bei dem Flugsaurier *Scaphognathus crassirostris* aus dem Jura und meinte sie auf einen Pelz von weichen, fast zoll-langen Haaren zurückführen zu können. Diese Deutung hat sich bei wiederholten Nachuntersuchungen des Originals nicht bestätigt (v. MEYER 1859, WELLNHOFER 1975). Im Jahre 1908 wurden von WANDERER an einem *Rhamphorhynchus* aus dem oberen Jura nadelstichartige Grübchen im Bereich von Weichteil-Abdrücken festgestellt. Aber erst 1925 wurden diese Grübchen von WIMAN mit einer Haarbedeckung in Beziehung gebracht, nachdem bereits 1923 durch DÖDERLEIN eine wellige Streifung beobachtet worden war, die den Eindruck einer wolligen Behaarung erweckte. Etwas später gelang BROILI (1927) der Nachweis einer Behaarung bei *Rhamphorhynchus* sowie dann auch bei *Pterodactylus* und *Dorygnathus* (BROILI, 1939).

Schließlich konnte SHAROV (1971) bei *Sordes pilosus* aus dem Ober-Jura des Karatau (Kasachstan) auch körperlich erhaltene Haare nachweisen. Danach bedeckten lange, dichte und ziemlich dicke Haare den ganzen Körper des *Sordes pilosus*, wobei sie ausreichend elastisch waren, um ganze Haarbüschel zu formen. Etwas lockerer war die Behaarung auf der Flughaut, den Fingern und der Haut zwischen den Zehen. Die Haare waren an diesen Stellen auch kürzer. Die Schwanzwurzel war ebenfalls behaart, während der übrige Schwanz nackt war.

Bei gut erhaltenen *Rhamphorhynchus*-Exemplaren (LEICH, 1964; WELLNHOFER, 1975) aus Solnhofen in Bayern läßt sich eine Verteilung der Haarfollikel beobachten. Auf einem Quadratmillimeter Körperhautfläche liegen etwa 20 feine, regellos angeordnete Eindrücke. Auch Abdrücke von Haarbüscheln und Einzelhaaren haben sich erhalten. Die Haare müßten demnach 2—3 Millimeter lang und 0,1 bis 0,05 Millimeter stark gewesen sein und dürften von einem dünnen Zentralkanal durchzogen worden sein (Abb. 5).

Die Entstehung und das Erscheinungsbild des Haarkleides der Pterosaurier blieb bisher ungeklärt. Fest steht jedenfalls, daß die Flugsaurier parallel zu den Vögeln einen neuartigen, möglicherweise von Reptilschuppen abgeleiteten, Wärmeschutz entwickelten. Die regellose Follikelanordnung schließt eine Homologie mit Säugerhaaren aus. Die hohen Ansprüche an die Zirkulation und Respiration die-

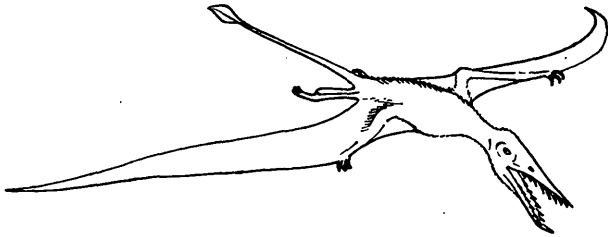


Abb. 5: *Rhamphorhynchus*. Habitusrekonstruktion. Flügelspannweite ca. 1 Meter (nach WELLNHOFER 1975, umgezeichnet).

ser fliegenden Wirbeltiere erforderten die Warmblütigkeit. Die Warmblütigkeit wurde bereits im Jahre 1866 von SEELEY, also lange vor dem Nachweis des Haarkleides, aus Analogie zur Lebensweise der Vögel gefordert. Auch eine Abtrennung von der Klasse der Reptilia wurde von ihm vorgeschlagen. Schon BROILI hielt es aber im Jahre 1927 „nicht für unwahrscheinlich, daß andere Reptilien der Vorwelt, welche wir scheinbar nackthäutig kennen, in Wirklichkeit Haare besaßen“. Im Grunde ist dieses Problem mit der Frage der Definition des Begriffes Reptil verbunden. Definiert man die Reptilien als **nicht endotherme** Amnioten, so muß man nicht nur die Pterosauria und die evoluierten Therapsiden, sondern wohl auch die Dinosaurier ausgliedern, wie dies etwa BAKKER (1974) und DESMOND (1975) vorschlagen.

Die Dinosaurier sind die bekanntesten Reptilien des Mesozoikums. Es lassen sich zwei Gruppen unterscheiden, die sich seit der Trias parallel entwickelt haben: Die Saurischia und die Ornithischia. Innerhalb der Saurischia werden meist die bipeden Theropoden und die quadrupeden Sauropodomorphen unterschieden. Erstere umfassen die eher kleinwüchsigen Coelurosauria (*Procompsognathus* — Trias, *Compsognathus* — Jura, *Ornithomimus* — Kreide) und die Carnosaurier (z. B. *Ornithosuchus* — Trias, *Allosaurus* und *Megalosaurus* — Jura, *Tyrannosaurus* — Kreide). Die Sauropodomorphen, die erstmalig zur Triaszeit auftreten, entwickelten sich in der jüngeren Jura- und älteren Kreidezeit zu richtigen Riesenformen, die mit einer Körperlänge von über 25 Metern zu den größten Landtieren gehörten (z. B. *Brachiosaurus*, *Diplodocus*, *Apatosaurus*). Die ausschließlich pflanzenfressenden Ornithischia werden in die bipeden Ornithopoda und in die quadrupeden Stegosauria, Ankylosauria sowie die Ceratopsia gegliedert. Die Ornithopoden haben mit den Iguanodonten und den Hadrosauriern zur Kreidezeit eine Fülle von großwüchsigen Arten hervorgebracht, die nach ihrer Lebens- und Ernährungsweise (z. B. Zahnbatterien zum Zerkleinern harter Pflanzenteile) zum Teil mit den Huftieren unter den Säugetieren verglichen werden können. Demgegenüber wirkten die quadrupeden Stegosauria, Ankylosauria und Ceratopsia eher schwerfällig und plump, doch das Gebiß war bei den

Stegosauria und Ankylosauria sehr schwach dimensioniert, wogegen das Gebiß der Ceratopsia gut entwickelt und mit scharf schneidenden Kanten versehen war.

Seitdem Owen vor rund 150 Jahren die Dinosaurier als gesonderte Tiergruppe benannte, haben sich ihnen viele Wissenschaftler gewidmet. Abgesehen von den rein morphologischen Befunden sind in den letzten Jahren besonders ihre physiologischen Eigenschaften (z. B. Stoffwechsel und Körpertemperatur) diskutiert worden. Waren die Dinosaurier warmblütig oder waren es wechselwarme Tiere? Hatten sie eine konstante Körpertemperatur ähnlich jener der Säugetiere und der Vögel oder war bei ihnen eine sogenannte Inertial-Homoiothermie ausgebildet? Informationen darüber lassen sich ähnlich wie bei den Therapsiden nur mittels Indizien erlangen.

Die Hypothese der Warmblütigkeit hat sowohl eifrigste Verfechter als auch leidenschaftliche Gegner gefunden. Die Diskussion ist auch gegenwärtig noch keineswegs abgeschlossen, so daß bis heute keine dieser Theorien oder Hypothesen allgemein anerkannt ist.

Abgesehen von möglichen Befunden in Form von Indizien an den Dinosauriern selbst wurden vor allem vergleichende Untersuchungen an rezenten Reptilien zur Lösung herangezogen. Beobachtungen und Experimente, die Colbert und seine Mitarbeiter (COLBERT & al. 1946) in der Biologischen For-

schungsstation Archbold in Florida an Alligatoren (*Alligator mississippiensis*) in ihrer natürlichen Umwelt durchführten, zeigten, daß der Anstieg der Körpertemperatur bei direkter Sonnenbestrahlung entscheidend von der Körpergröße abhängig ist (Erhöhung der Körpertemperatur bei einem einige hundert Gramm schweren und 30 cm langen Exemplar ... 1°C in 90 Sekunden, Erhöhung der Körpertemperatur bei einem 30 Pfund schweren und 2 m langen Exemplar ... 1°C in 15 Minuten). Überträgt man diese Werte auf Dinosaurier, so würde dies bedeuten, daß ein ca. 10 Tonnen schwerer Dinosaurier 86 Stunden ständige Sonnenbestrahlung benötigt hätte, um seine Körpertemperatur um 1°C zu erhöhen. Eine — wie bereits DESMOND (1975) feststellt — absurde Vorstellung. Man muß — auch wenn die obigen Werte ein Jahr später (COLBERT & al. 1947) korrigiert wurden und zugleich zeigten, daß bei Erreichung der optimalen Innentemperatur durch Sonneneinstrahlung die Tiere (Alligatoren) ohne Möglichkeit der Abkühlung dem Hitzetod erlagen — vielmehr annehmen, daß die immense Körpermasse die Dinosaurier in die Lage versetzte, Wärmeenergie über Nacht zu speichern, ähnlich den Galapagos-Schildkröten. Zu berücksichtigen ist außerdem, daß für die Jura- und Kreidezeit ein wesentlich ausgeglicheneres Klima anzunehmen ist als gegenwärtig, wo wir uns in einer kryogenen Periode befinden. Die Dinosaurier konnten anscheinend auf Grund ihres Masse-Oberflächen-

verhältnisses eine hohe Temperatur aufrecht erhalten, obwohl sie in physiologischer Hinsicht vielleicht doch „ectotherme Organismen“ waren. Es ist daher schwer vorstellbar, daß ein Kaltblüter, dessen Gewicht das einer großen Elefantenfamilie weit überstieg, mit Hilfe der Sonne eine konstant hohe Körpertemperatur aufrecht halten konnte. Die Widersprüche, die ein sonnenbadender, ectothermer Zehn-tonner bietet, schienen für die Wissenschaftler unauflöslich zu sein. Die Inertial-Homoiothermie kann jedoch nur für große Vertreter der Dinosaurier gelten. Wie sah es aber bei kleineren Vertretern wie zum Beispiel den Coelurosauria beziehungsweise bei den Jungtieren mit der Temperaturregulierung aus? Auf diese Organismen kann die Inertial-Homoiothermie nicht angewendet werden. Erst zwei Jahrzehnte nach den Versuchen Bogerts und Colberts wurde das Problem der Warmblütigkeit bei den Dinosauriern wieder aufgegriffen, diesmal unter einem gänzlich anderen Gesichtspunkt.

Nach der Auffassung von DESMOND (1975) bedeutet die aufrechte bipede Haltung für den großen Raubdinosaurier *Tyrannosaurus rex* (Abb. 6) aus der Ober-Kreide eine enorme Anstrengung. Gleiches sei auch für die quadrupeden Sauropodomorphen anzunehmen, weshalb die großen Dinosaurier schon für die Ruhestellung große Energiemengen benötigt hätten. Eine Auffassung, die sehr zweifelhaft erscheint, da der Muskeltonus und die Funktion von (verknöcherten) Sehnen nicht berücksichtigt wurde.

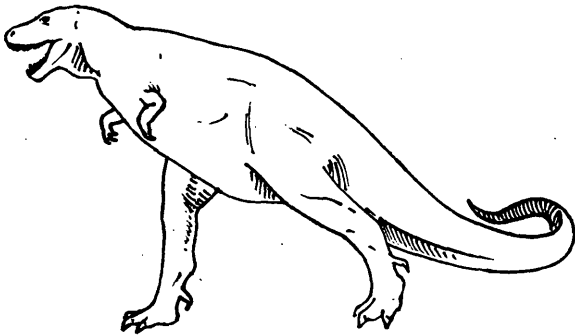


Abb. 6: *Tyrannosaurus rex* (Carnosaurier) aus der Ober-Kreide von Nordamerika. Habitusrekonstruktion. Kopfhöhe über 5 Meter (nach AUGUSTA & BURIAN 1956, umgezeichnet).

Bereits 1969 hatte der amerikanische Paläontologe OSTROM das herkömmliche Bild der Dinosaurier als kaltblütige träge Kriechtiere in Frage gestellt. Ostrom's Überlegungen gehen davon aus, daß eine Korrelation zwischen aufrechter Körperhaltung und rascher Fortbewegung einerseits und hoher stabiler Körpertemperatur und hoher Stoffwechselrate andererseits besteht. Demnach müßten die Dinosaurier schon aus diesem Grund Warmblüter gewesen sein. Offen ist allerdings das Problem, wieso sich die Dinosaurier gegenüber den vermutlich gleichfalls warmblütigen Therapsiden und Säugetieren in der Ober-Trias durchsetzen konnten.

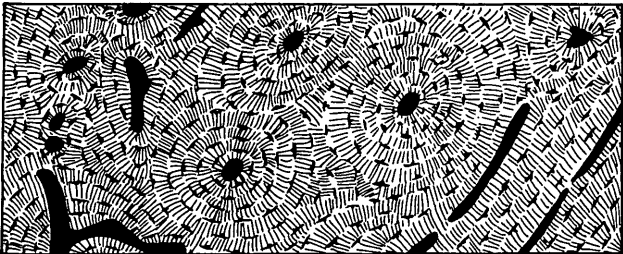
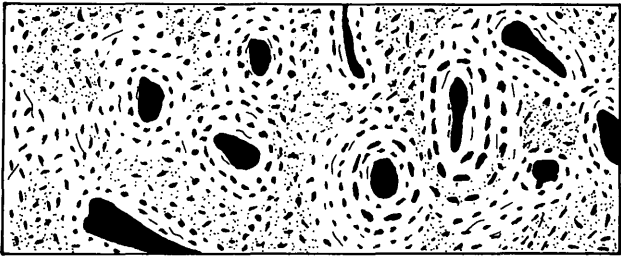
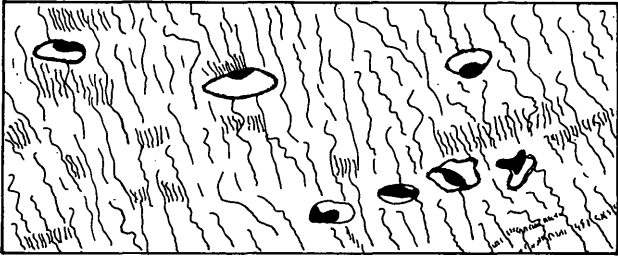
Falls die Dinosaurier wirklich Warmblüter waren, scheiden sie als Wärmeindikatoren praktisch aus. RUSSELL (1973) hat fossile Hadrosaurier weit innerhalb des kreidezeitlichen Polarkreises Kanadas und am Yukonfluß gefunden. Die Begleitflora, der unter anderem Baumfarne und Sumpfpfyzypressen angehören, deutet darauf hin, daß damals keine polare Klimazone existierte. Dennoch zwang die lange Dunkelheit der Wintermonate die Hadrosaurier entweder ohne Sonne zu leben, oder in wärmere, südlicher gelegene Gebiete abzuwandern. Beide Möglichkeiten aber wären nach den derzeitigen Vorstellungen über die Dinosaurier schwer zu erklären: wenn die Dinosaurier Kaltblüter waren, wie konnten sie dann Monate in ununterbrochener Dunkelheit verbringen? Da fehlendes Sonnenlicht auch das Pflanzenwachstum behindert, dürfte es wahrscheinlicher sein, daß pflanzenfressende Hadrosaurier über weite Strecken wanderten, um ihren Nahrungsbedarf zu stillen. Wenn aber die Hadrosaurier im Sommer am Yukon lebten, dann hätten sie zumindest 500 Meilen weit ziehen müssen, um allein den Südrand der kreidezeitlichen Arktis zu erreichen (DESMOND 1975). Woher nahmen sie die Ausdauer und die Energie für solche Züge? RUSSELL's Entdeckung aus dem Jahr 1973 ist wahrscheinlich ein Beweis dafür, daß die Dinosaurier alles andere als Kaltblüter waren. Mit dem Vorstellungsmodell eines warmblütigen Dinosauriers wurde auch eine grundlegende Neubeurteilung ihrer sonstigen phy-

siologischen Eigenschaften sowie anatomischer Merkmale notwendig. Während bei Säugetieren und Vögeln das arterielle und venöse Blutkreislaufsystem durch zwei Herzkammern getrennt ist, kommt es bei den Eidechsen mit nur einer Herzkammer zur Vermischung von arteriellem und venösem Blut. Fortschrittlicher verhalten sich die ähnlich den Dinosauriern gleichfalls zu den Archosauriern zu zählenden Crocodilia mit zwei — allerdings unvollständig getrennten — Herzkammern. Die Annahme, die Dinosaurier seien Warmblüter gewesen als richtig vorausgesetzt, würde bedeuten, daß auch sie zwei voll getrennte Herzkammern und damit auch einen getrennten Körper- und Lungenkreislauf besessen haben.

Unabhängig von Ostrom und Russell gelangte der französische Paläontologe RICQLÈS (1969) zu ähnlichen Schlußfolgerungen, obwohl er von völlig anderen Befunden ausging. RICQLÈS (1969) wies nach, daß die Knochenstruktur zahlreicher Dinosauriergattungen jener von Säugetieren viel ähnlicher ist als von rezenten Reptilien. Markknochen sind abgesehen von ihrer Funktion als tragendes inneres Gerüst ein aktives, stets in Umbau befindliches und für die Lebensvorgänge bedeutendes Organ. Im roten Knochenmark entstehen Erythrozyten (rote Blutkörperchen) und das Knochengewebe speichert Kalzium. Dieses Kalzium wird von Hormonen „abgerufen“. Ein energie-intensiver Organismus mit hoher Stoffwechselrate und verstärkten Organfunk-

tionen stellt auch an seine Knochen erhöhte Anforderungen, und das macht sich im histologischen Feinbau des Knochens bemerkbar. Nach RICQLÈS (1969) bildet die Knochenstruktur einen präzisen Maßstab für das Aktivitätsniveau eines Tieres. Daher können fossile Knochen, sofern ihre primäre Struktur erhalten ist, zur Beurteilung physiologischer Eigenschaften ausgestorbener Tiergruppen herangezogen werden. Diese auffallenden Übereinstimmungen in der Knochenstruktur wertete RICQLÈS (1969) als Beleg für einen aktiven Stoffwechsel der Dinosaurier und damit für deren mögliche Warmblütigkeit (Abb. 7). Etwas später jedoch (1974, 1976) deutete er seine gewonnenen histologischen Befunde lediglich als einen Hinweis auf eine rasche Wachstumsrate und nur mehr indirekt auf eine verhältnismäßig hohe Stoffwechselrate im Vergleich zu lebenden Reptilien. Ricqlès zögerte jedoch, für die Dinosaurier eine derart hohe Stoffwechselrate, wie sie uns von Vögeln und Säugetieren bekannt ist, vorzuschlagen (DESMOND 1975).

Weitere Untersuchungen stellte BAKKER (1972), ein Schüler Ostroms, an. Anlaß dazu war der Fund zweier Dinosaurier aus der Kreide der Gobiwüste (Mongolei) durch die polnisch-mongolische paläontologische Expedition im Jahr 1971 (siehe KIELANJAWOROWSKA & BARSBOLD 1972). Der Raubdinosaurier *Velociraptor* umklammerte mit seinen langen Greifhänden den Schädel eines kleinen pflanzenfressenden Ornithischiers (*Protocera-*



tops) und dokumentierte damit einen Kampf, der für beide tödlich endete. Wie BAKKER (1972) betont, ist das zahlenmäßige Verhältnis zwischen Räubern und Beutetieren bei (kaltblütigen) Reptilien und (warmblütigen) Säugetieren erheblich verschieden, was mit dem unterschiedlichen Energiebedarf von Warm- und Kaltblütern zu erklären ist. Warmblütige Tiere benötigen bis zu zehnmal soviel Nahrung wie eine Eidechse. Wie läßt sich diese Kenntnis auf die fossilen Dinosauriergemeinschaften übertragen? Wenn ihre Population konstant bleiben soll, dann kann eine Tiergemeinschaft nur eine begrenzte Anzahl von Räubern dulden. Warmblütige Raubtiere töten häufiger und dürfen daher im Verhältnis zu den Pflanzenfressern nicht zu zahlreich werden. In gut eingespielten Populationen steuern die Beutetiere den Raubtierbestand. BAKKER (1972) wies nun nach, daß in den fossil belegten Reptilgemeinschaften des mittleren Perm weit mehr Raubechsen gelebt haben als in den Säugetiergemeinschaften etwa des Oligozän und des Pliozän. Bei den kreidezeitlichen Dinosauriern glich aber das Verhältnis Räuber — Beutetier eher dem Verhältnis bei den Säugetiergemeinschaften. „Die Analyse des

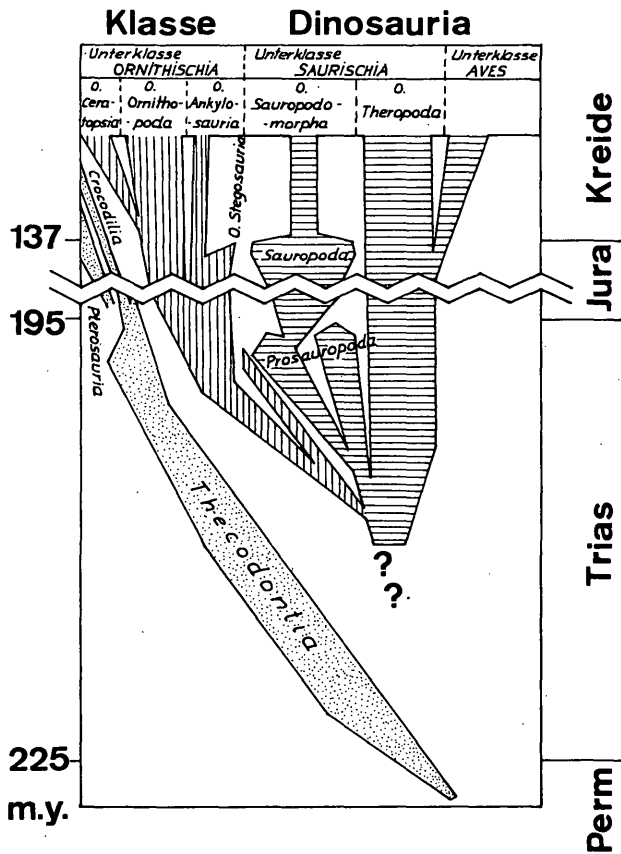
Abb. 7: Stark vergrößerte Schnitte durch die Knochen einer rezenten Eidechse (oben), eines Dinosauriers (Mitte) und eines Säugetieres (unten). Vergleiche die Ähnlichkeit der Histologie des Dinosaurierknochens mit jener des Säugetierknochens (nach CHARIG 1979, umgezeichnet und verändert).

Energieflusses deutet stark darauf hin, daß der Energiehaushalt der Dinosaurier dem Energiebedarf großer Säugetiere angeglichen war“ (BAKKER 1972). Die Schlußfolgerungen Bakker's wurden vielfach kritisiert (z. B. keine Berücksichtigung unterschiedlicher Fossilisationsbedingungen, Vorauswahl der Fundexemplare, unterschiedliche Lebenserwartung etc.). Immerhin ist der Denkansatz Bakker's im Grunde beachtenswert und dürfte, unter Ausschaltung gewisser Fehlerquellen, in Hinkunft zu brauchbaren Resultaten führen.

Auf die funktionellen Untersuchungen von W. K. GREGORY (1912), an Hand von Gliedmaßenproportionen auf die Laufgeschwindigkeit von Dinosauriern zu schließen, sei hier nur hingewiesen.

Wie bereits aus dem Titel des Vortrages zu entnehmen ist, haben die neuen Vorstellungen über die Körpertemperatur der Dinosaurier auch zu taxonomischen Konsequenzen geführt. So bewerteten BAKKER (1974) und DESMOND (1975) die Dinosaurier auf Grund der angenommenen Warmblütigkeit als eigene Klasse (Dinosauria) innerhalb der Wirbeltiere, wobei die Endothermie als einmaliger Erwerb gedeutet wird (Abb. 8).

Abb. 8: Klassifikation der Dinosaurier nach BAKKER (1974); umgezeichnet und verändert. Die Vögel (Aves) nur als Unterklasse der als eigene Klasse bewerteten Dinosaurier. m. y. = Millionen Jahre.



In diesem Zusammenhang ist Ostrom's These (1973, 1974) von der Warmblütigkeit der Dinosaurier (Saurischia) interessant. Ostrom nimmt an, daß die Vögel als Abkömmlinge der Saurischia die hohe Stoffwechselrate von diesen ererbt hätten. Für die Ableitung der Vögel von den Coelurosauria innerhalb der Saurischia spricht *Archaeopteryx*, sofern man ihn als zur Wurzelgruppe der modernen Vögel (Neornithes) gehörig betrachtet. Wie stand es mit der Flugfähigkeit von *Archaeopteryx*? *Archaeopteryx* unterscheidet sich von den Coelurosauriern — abgesehen von den Federn — vor allem durch die längeren Vorderextremitäten, die auf eine von jener der Coelurosauria abweichende Funktion schließen lassen. Waren die Flügel primär Fangorgane, wie es OSTROM (1974) annimmt? Die Ausbildung von Brustbein und Schultergelenk sprechen eher für einen Gleitflieger denn für einen aktiven Flieger (vgl. HALSTEAD 1969), so daß die Annahme gerechtfertigt erscheint, die Befiederung diene ursprünglich nicht dem Flugvermögen. Allerdings ist zu berücksichtigen, daß den Federn bei *Archaeopteryx* nach FEDUCCIA & TORDOFF 1979 eine aerodynamische Funktion zukommt. Das Vorhandensein von Federn kann als Schutz vor Wärmeverlust und damit als Beweis für die Warmblütigkeit angesehen werden, eine Erkenntnis, zu der bereits OWEN (1874) gelangt war. Demnach waren die Federn eine Prädisposition zum Fliegen und nicht eine Anpassung an das Fliegen. Das Gefieder

bildete sich vielleicht schon bei den Vorgängern von *Archaeopteryx* aus, wodurch die kleinen, warmblütigen Coelurosaurier vor Wärmeverlust geschützt waren. Die Betonung liegt hier auf klein, denn erst die geringe Größe der Coelurosaurier erklärt, warum Federn überhaupt notwendig wurden. Eine Verminderung der Körpergröße bedeutet ja, daß die Oberfläche im Verhältnis zur Masse größer wird. *Archaeopteryx* war aber nicht größer als eine Krähe, und auch viele Coelurosaurier bewegten sich in diesen Größendimensionen.

W a r m b l ü t i g k e i t u n d A u s s t e r b e n :
Zum Abschluß sei noch auf einen Themenkreis hingewiesen, der mit der Warmblütigkeit der Dinosaurier in Zusammenhang gebracht wird, nämlich das Aussterben. Das Aussterben der Dinosaurier am Ende der Kreidezeit ist seit Jahrzehnten Anlaß zu Diskussionen über die vermutlichen Ursachen. RUSSELL's (1965) Untersuchungen führten zu einer neuerlichen Auseinandersetzung mit diesem Ereignis, das nicht nur die Dinosaurier, sondern auch die Pterosaurier, Ichthyosaurier, Sauropterygia und Mosasaurier unter den Reptilien, sowie die Ammoniten, Rudisten und Planktonforaminiferen als Wirbellose betraf. Es kann hier nicht auf die zahlreichen Hypothesen eingegangen werden, die von seuchenhaften Erkrankungen bis zu außerirdischen Ereignissen (z. B. Supernovae bzw. Meteoriteneinschlägen mit entsprechenden Folgewirkungen) reichen, sondern es sollen lediglich einige für das Aussterben

der Dinosaurier relevante Gesichtspunkte aufgezeigt werden. Wichtig für die Beurteilung des Problems ist, daß die übrigen Reptilien (Krokodile, Eidechsen, Schlangen, Brückenechsen und Schildkröten) die Kreide-Tertiär-Grenze ebenso überlebten wie die Säugetiere, Amphibien und Vögel. Geht man von der Voraussetzung aus, die Dinosaurier waren Warmblüter und die primäre Ursache für das Aussterben an der Kreide-Tertiär-Grenze war eine Klimaverschlechterung, die sich in einer ausgeprägten Saisonalität der Jahreszeiten und gelegentlichen Frösten auch in niederen Breiten manifestierte, so wird ihr Aussterben verständlich. Während nämlich die übrigen Reptilien und die Amphibien als Kaltblüter unwirtliche Zeiten in Lethargiestadien überdauerten und die Säugetiere und Vögel als Warmblüter mit **Kälteschutz** (Haare bzw. Federn) überlebten, waren die Dinosaurier praktisch einer Klimaverschlechterung schutzlos preisgegeben. Was sich zunächst als Evolutionsvorteil erwies, dürfte nun den Dinosauriern zum Verhängnis geworden sein. Die mit einer fehlenden Oberflächenisolierung kombinierte Endothermie war nur für ausgeglichene klimatische Verhältnisse geeignet.

Diskussion: Einer der wichtigsten Einwände, die gegen die Warmblütigkeit erhoben wurden, betrifft die Gehirngröße der Dinosaurier (vgl. FEDUCCIA 1973). Die Gehirne von Vögeln und Säugetieren sind relativ groß, was in auffallendem Gegensatz zu den meist kleinen Gehirnen der Dino-

saurier steht. Lediglich die am höchsten organisierten Dinosaurier, wie etwa die Struthiomimiden, besaßen große Gehirne (RUSSELL 1972). Abgesehen davon ist jedoch überhaupt nicht erwiesen, daß die Warmblütigkeit unbedingt ein größeres Gehirn erfordert. Die Regelung der Körpertemperatur erfolgt durch das Stammhirn, also nicht durch das Großhirn, wie etwa H. v. DITFURTH (1976) betont, was auch JERISON (1973) bestätigt.

Das speziell bei Säugetieren gut entwickelte Großhirn hat andere, neue Aufgaben (z. B. Verhalten, willkürliche Muskelbewegungen, Seh-, Sprach- und Hörvermögen, Körperempfindungen, Raumorientierung und Rechts-Links-Unterscheidung).

Ansatzpunkt für weitere Kritik ist auch der Energiehaushalt. Die Warmblütigkeit erfordert sehr viel Energie und dementsprechend große Nahrungsmengen sowie deren Aufbereitung. Bei Säugetieren erfolgt die Zerkleinerung bzw. Aufbereitung der Nahrung meist durch das heterodonte Gebiß und den Magen, bei Vögeln übernehmen vielfach Kropf und Kaumagen diese Funktionen. Während die Iguanodonten, die Hadrosaurier und die Ceratopsia als pflanzenfressende Dinosaurier ein leistungsfähiges, zum Teil aus Zahnbatterien bestehendes Gebiß besaßen, waren die riesigen Sauropoden (z. B. *Diplodocus*, *Brachiosaurus* usw.) mit nur wenigen stiftförmigen Zähnen ausgestattet. Da Magensteine von Sauropoden bisher nicht gefunden wurden, muß

bei diesen Formen die Frage nach der Nahrung und ihrer Aufbereitung offen bleiben.

Weitere Befunde, die mit einer Homöothermie, wie sie für rezente Säugetiere charakteristisch ist, nicht ganz in Einklang stehen, sind Wachstumsringe an Dinosaurierzähnen aus der Ober-Kreide durch JOHNSTON (1979) ähnlich jenen von Krokodilen als ectotherme Formen. Sie weisen auf ein periodisches Wachstum hin, wie es sowohl durch Jahres- als auch Trockenzeiten bedingt sein kann.

Dieser Beitrag soll keinesfalls eine definitive Aussage vermitteln, sondern ist nur eine Art kurzer Zwischenbericht über die derzeit am häufigsten diskutierten Erwägungen bezüglich der Endothermie der Dinosaurier. Manche der vorgebrachten Gedanken mögen bestätigt werden, manche nicht.

Literaturverzeichnis

- AUGUSTA, J., & Z. BURIAN, 1956: Tiere der Urzeit. — Prag (Artia).
- BAKKER, R. T., 1972: Anatomical and ecological evidence of endothermy in dinosaurs. — *Nature* **238**, 81—85, London.
- BAKKER, R. T., & P. M. GALTON, 1974: Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates. — *Nature* **248**, 168—172, London.
- BRINK, A. S., 1956: Speculations on some advanced mammalian characteristics in the higher mammal-like reptiles. — *Palaeont. Africana* **4**, 77—96.
- BROILI, F., 1927b: Ein Rhamphorhynchus mit Spuren von Haarbedeckung. — Sitz.-Ber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., Jg. 1927, 49—67, München.
- BROILI, F., & J. SCHRÖDER, 1935: Beobachtungen an Wirbeltieren der Karrooformation. — Sitz.-Ber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., **33**, München.

- BROILI, F., 1939: Über ein neues Wirbeltier aus dem oberen Jura von Franken. — Sitz.-Ber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., Jg. 1939, 133—138, München.
- CHARIG, A., 1979: A new look at the Dinosaurs. — London (William Heinemann Ltd.).
- COLBERT, E. H., COWLES, R. B. & BOGERT, C. M., 1946: Temperature tolerances in the American alligator and their bearing on the habits, evolution and extinction of the dinosaurs. — Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **86**, 331—373, New York.
- COLBERT, E. H., COWLES, R. B. & BOGERT, C. M., 1947: Rates of temperature increase in the dinosaurs. — Copeia **2**, 141—142, Northampton, N. Y., Baltimore.
- DESMOND, A. J., 1975: The Hot-Blooded Dinosaurs. A Revolution in Palaeontology. — London (Blond and Briggs).
- DITFURTH, H. v., 1976: Der Geist fiel nicht vom Himmel. Die Evolution unseres Bewußtseins. — Hamburg (Hoffmann & Campe).
- DÖDERLEIN, L., 1923: Anurognathus Ammoni, ein neuer Flugsaurier. — Sitz.-Ber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., Jg. 1923, 117—164, München.
- FEDUCCIA, A., 1973: Dinosaurs as Reptiles. — Evolution **27**, 166—169, Lancaster.
- FEDUCCIA, A., & H. B. TORDOFF, 1979: Feathers of Archaeopteryx: asymmetrical vanes indicate aerodynamic function. — Science **203**, 1021—1022, Washington.
- FRAIR, W., R. G. ACKMAN & N. MROSOVSKY., 1972: Body temperature of Dermochelys coriacea: warm turtle from cold water. — Science **177**, 791—793, Washington.
- GOLDFUSS, A., 1831: Beiträge zur Kenntnis verschiedener Reptilien der Vorwelt. — Nova Acta Acad. Leop. Carol. **15**, 61—128, Breslau und Bonn.
- GREGORY, W. K., 1912: Notes on the principles of quadrupedal locomotion and on the mechanism of the limbs in hoofed animals. — Annals N. Y. Acad. Sci. **22**, 267—294, New York.
- HADORN, E. & R. WEHNER., 1974: Allgemeine Zoologie. — 19. Aufl., Stuttgart (Thieme).
- HALSTEAD, L. B., 1969: The Pattern of Vertebrate Evolution. — Edinburgh (Oliver and Boyd).

- HALSTEAD, L. B., 1975: The evolution and ecology of the Dinosaurs. — London (Eurobook Ltd.).
- JERISON, H. J., 1973: Evolution of the Brain and Intelligence. — New York & London (Acad. Pr.).
- JOHNSTON, P. A., 1979: Growth rings in dinosaur teeth. — Nature **278**, 635—636, London.
- KAYE, G. W. C. & T. H. LABY., 1966: Tables of Physical and Chemical Constants. — London (Longman).
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z., & R. BARSBOLD., 1972: Results of the Polish-Mongolian palaeontological expedition — part IV. — Palaeont. Polonica **27**, 5—13, Warszawa.
- LEICH, H., 1964: Ein Rhamphorhynchus Rest mit wohl-erhaltener Flughaut. — Aufschluß **15**, 41—43, Göttingen.
- Mc GOWAN, C., 1979: Selection pressure for high body temperatures: implications for dinosaurs. — Paleobiology **5**, 285—295, Lawrence.
- MEYER, H. v., 1859/1860: Zur Fauna der Vorwelt. — Vierte Abt.: Reptilien aus dem lithographischen Schiefer des Jura in Deutschland und Frankreich. — VIII, S. 1—142, 21 lith. Taf. Frankfurt am Main (Verlag von Heinrich Keller, vormalig S. Schmerber'sche Buchhandlung) 1860.
- OSTROM, J. H., 1969: Osteology of Deinonychus antirrhopus, an unusual theropod from the Lower Cretaceous of Montana. — Bull. Peabody Mus. Nat. Hist., Yale University **30**, 1—165, New Haven, Connecticut.
- OSTROM, J. H., 1973: The ancestry of birds. — Nature **242**, 136, London.
- OSTROM, J. H., 1974: Archaeopteryx and the origin of flight. — Quart. Rev. Biol. **49**, 27—47, Baltimore.
- OWEN, R., 1874: Monograph of the fossil Reptilia of the Mesozoic Formations. I. Pterosauria. — Palaeont. Soc. **27**, 1—14, London.
- PEYER, B., 1950: Geschichte der Tierwelt. — Zürich (Büchergilde Gutenberg).
- RICQLÈS, A. de., 1969: L'histologie osseuse envisagée comme indicateur de la physiologie thermique chez les tétrapodes fossiles. — C. R. Acad. Sci. (D) **268**, 782—785, Paris.
- RICQLÈS, A. de., 1978: Recherches paléohistologiques sur les os longs de tétrapodes. — Annales de Paléontologie (Vertébrés) **64**, 85—111, Paris.

- ROMER, A. S., 1953: Vertebrate Paleontology. — 2nd ed. Chicago (Univ. Press).
- ROMER, A. S., 1959: Vertebrate Paleontology. — 3rd ed. Chicago (Univ. Press).
- RUSSELL, L. S., 1965: Body temperature of dinosaurs and its relationships to their extinction. — J. Paleontol. **39**, 497—501, Lawrence.
- RUSSELL, D. A., 1972: Ostrich dinosaurs from the Late Cretaceous of Western Canada. — Canad. J. Earth Sci. **9**, 375—402, Ottawa.
- RUSSELL, D. A., 1973: The environments of Canadian dinosaurs. — Canad. Geogr. J. **87**, 4—11, Ottawa.
- SEELEY, H. G., 1866: An epitome of the evidence that pterodactyles are not reptiles, but a new subclass of vertebrate animals allied to birds (Saurornia). — Ann. Mag. Nat. Hist. (3) **17**, 321—331, London.
- SHAROV, A. G., 1971: (Neue fliegende Reptilien aus dem Mesozoikum von Kasachstan und Kirgisien). — Akad. Nauk SSSR, Trudy Paläont. Inst. **130**, 104—113, Moskau (russisch).
- THENIUS, E., 1979: Die Evolution der Säugetiere. — Stuttgart & New York (Fischer).
- WANDERER, K., 1908: Rhamphorhynchus Gemmingi H. v. Meyer. Ein Exemplar mit teilweise erhaltener Flughaut aus dem kgl. Mineralog.-Geol. Museum Dresden. — Palaeontographica **55**, 195—216, Stuttgart.
- WELLNHOFER, P., 1975: Die Rhamphorhynchoidea der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands. III: Paläökologie und Stammesgeschichte. — Palaeontographica (A) **149**, 1—30, Stuttgart.
- WELLNHOFER, P., 1978: Pterosauria. — Handb. d. Paläoherpetologie, **19**, Stuttgart & New York (Fischer).
- WIMAN, C., 1925: Über Dorygnathus und andere Flugsaurier. — Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala **19**, 23—54, Uppsala.
- ZISWILER, V., 1976: Die Wirbeltiere. — Bd. 2, Stuttgart (Thieme).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 1982

Band/Volume: [121](#)

Autor(en)/Author(s): Rauscher Karl L.

Artikel/Article: [Waren die Dinosaurier Warmblütler? Probleme in physiologischer und taxonomischer Hinsicht. 35-67](#)