

我国晚白垩世恐龙与现代爬行类及鸟类 骨组织的比较研究¹⁾

姚锦仙 张 昀

庞 其 清

(北京大学生命科学学院 北京 100871)

(河北地质学院地质系 石家庄 050031)

摘要 报道了我国山西北部晚白垩世蜥臀目巨龙科的一种大型恐龙和鸟臀目甲龙科的一种小型恐龙的骨组织结构特征, 以及这两种恐龙的骨组织与现代鸟类和现代爬行类的典型骨组织比较研究的结果。通过对两种恐龙的腿骨、肢骨近端部、肋骨、椎骨微观结构的观察, 获得了对这些恐龙骨组织基本结构特征的认识。通过对这两种恐龙的腿骨组织与现代爬行类湾鳄(*Crocodylus porosus*)和非洲鸵鸟(*Struthio camelus*)的腿骨组织进行的直观比较和应用计算机图象分析及统计方法进行的比较研究, 获得如下的结果: (1)两种恐龙的骨组织和现代爬行类的典型骨组织之间有显著差异; (2)两种恐龙的长骨组织具有快速后生生长特点, 因而比较接近现代鸟类骨组织的生长模式; (3)两种恐龙、非洲鸵鸟和湾鳄的腿骨组织的血管分布密度有统计学的显著差异, 恐龙的骨组织血管密度介于非洲鸵鸟和湾鳄之间。

关键词 恐龙, 骨组织, 图象分析, 血管密度

中图法分类号 Q915.864, Q915.865

一、前 言

关于白垩纪末恐龙绝灭的原因有很多种解释, 例如: “竞争失败说”, “陨星撞击说”, “宇宙射线激增说”, “气候变化说”, “疾病说”等, 但迄今仍无定论。对恐龙生理特征的研究可能有助于了解有关恐龙进化的一些细节, 进而了解白垩纪末的绝灭事件中可能存在的生物学因素, 对恐龙骨组织的比较研究则是揭示恐龙生理特征的一条途径。因为, 几乎所有脊椎动物的骨组织都由相同的化学成分和基本结构单元组成, 所不同的只是微观形态结构上有变化。恐龙的骨组织亦然, 它是由胶原纤维组成的骨基板、嵌在骨基板中的骨细胞和与胶原纤维紧密结合的无机成分羟基磷灰石($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{OH})$)共同构成。在恐龙骨骼石化的过程中, 虽然有机成分, 包括骨细胞和血管等都趋于降解, 其空隙被次生矿物充填, 但是骨组织的微观结构仍保存完好(Chinsamy & Dodson, 1995), 包括原来含有血管、淋巴、神经和结缔组织的腔管, 其数目、形状和大小也基本上保存(Chinsamy, 1993)。因而, 我们可以将恐龙化石骨组织与现代脊椎动物的骨组织进行比较, 从而获取一些推断恐龙生理特征的依据。这也是我们进行图象分析比较的前提。

1) 国家自然科学基金资助项目, 项目号: 49672089。

收稿日期: 1996-11-13

对恐龙骨组织的研究始于本世纪三十年代德国古生物学家 Gross(1934), 他发现一种蜥脚类腕龙 (*Brachiosaurus*) 的骨组织与幼猛犸的骨组织相似 (Chinsamy & Dodson, 1995), 从此古生物学家们希望在此找到证据来解答恐龙是恒温动物还是变温动物的问题。到本世纪六十年代, 法国古生物学家 Ricqlès 发现蜥脚类、兽脚类、鸟脚类恐龙的骨组织中都具有高度血管化的纤层骨 (fibrolamellar bone)。七十年代美国的 Bakker 引用恐龙的这一特征作为“恐龙是恒温动物”的证据 (Bakker, 1972)。1974 年 Bakker 和 Galton 提出恒温动物“恐龙纲” (Class Dinosauria; Bakker & Galton, 1974) 的新概念, 标志着“恐龙是恒温动物”的观点发展到了高峰期 (Reid, 1987a)。八十年代, Ricqlès 谨慎地指出, 恐龙有可能是一种生理上属于中间类型的动物 (Ricqlès, 1980)。Reid 在一种蜥脚类恐龙的腰带中观察到由带 (zone) 和环 (annuli) 组成的类似现代爬行类动物骨组织的十七条生长轮 (growth rings; Reid, 1987b)。不久后, Ricqlès 在蜥脚类恐龙的肱骨中, Reid 在蜥脚类、兽脚类、鸟脚类、剑龙类等骨组织中发现了生长轮。Reid 还指出 1934 年 Gross 曾观察到生长轮, 但那时还未认识它 (Chinsamy & Dodson, 1995)。1987 年 Reid 指出, 推断恐龙是恒温动物还是变温动物不能直接由骨组织类型来判断 (Reid, 1987a)。近年来的研究表明这个问题很复杂, 不能简单地由恐龙骨组织的某些形态特征来确定恐龙是恒温动物还是变温动物。但恐龙骨组织的研究仍是一个活跃的领域, 人们试图通过恐龙骨组织的研究来了解恐龙生理学方面的特征, 例如: 恐龙骨生长模式, 骨质沉积速率, 整体生长速率, 生长策略, 及它们如何适应极端环境等问题 (Chinsamy, 1994)。

目前, 国内对恐龙的研究侧重于解剖形态和分类, 对于恐龙骨组织微观形态研究极少。本文报道了近期在山西天镇发现的晚白垩世的蜥臀目巨龙科的一种大型恐龙和鸟臀目甲龙科的一种小型恐龙 (上述两种恐龙已确定为新属和新种, 分类学研究将有另文报道) 的骨组织微观结构的观察研究, 以及这两种恐龙长骨组织的微观结构 (包括“血管”分布密度) 与同属于爬行纲初龙亚纲 (Chinsamy, 1993) 的现存变温动物湾鳄 (*Crocodylus porosus*) 和恒温动物现代非洲鸵鸟 (*Struthio camelus*) 的比较研究结果。对这些已绝灭的和现生的动物的骨组织基本结构和血管分布的比较研究可为了解恐龙的生理特征提供一些线索。

二、材料与方 法

1. 材料

1) 实验所用两种恐龙骨化石是庞其清、程政武等于 1993 年发现并采获于山西天镇县赵家沟晚白垩世汇泉铺组 (庞其清等, 1996)。

两种恐龙的分类地位是:

a. 鸟臀目 (Order Ornithischia) b. 蜥臀目 (Order Saurischia)

甲龙亚目 (Suborder Ankylosauria) 蜥脚亚目 (Suborder Sauropoda)

甲龙科 (Family Ankylosauridae) 巨龙科 (Family Titanosauridae)

属、种待定 (新属种) 属、种待定 (新属种)

甲龙科恐龙骨骼产于山西天镇武家山, 取其胫骨 (河北地质学院地质系标本编号

H-05A, H-05B), 肢骨近上端部(H-10; 由于破损无法确定其代表胫骨还是股骨), 尾椎(H-07), 肋骨(H-09)。巨龙科恐龙骨骼产于山西天镇赵家沟乡王凤沟和武家山, 取其胫骨近上端部(H-06), 背椎嵴部(H-02), 肋骨(H-03; 属于另一个体)。样品均取自河北地质学院古生物标本室。

2) 实验所用非洲鸵鸟长骨由中科院古脊椎动物与古人类研究所侯连海教授提供。非洲鸵鸟在分类系统中属:

鸟纲(Class Aves)

平胸总目(Superorder Ratitate)

鸵形目(Order Struthioniformes)

非洲鸵鸟(*Struthio camelus*)

取非洲鸵鸟股骨(北京大学生命科学学院环境生物学与生态学系标本编号 StFe-01)。

3) 实验所用湾鳄长骨获于北京动物园。湾鳄在分类系统中属于:

爬行纲(Class Reptilia)

鳄目(Order Crocodylia)

鳄科(Family Crocodylidae)

湾鳄(*Crocodylus porosus*)

取湾鳄股骨(北京大学生命科学学院环境生物学与生态学系标本编号 CFe-01), 胫骨(CTi-01)。

2. 方法

骨组织薄片的制备 制片前对恐龙、湾鳄及鸵鸟的骨标本的大小、形状等进行测量、描述记录及照相。

1) 材料包埋: 由于骨化石易碎, 故切片前将材料用 3:1 的 Epon618 树脂和聚酰胺所配成的包埋剂包埋, 即按骨的大小折叠纸盒为容器, 在容器底放入 0.5-1cm 厚的包埋剂(Chinsamy & Raah, 1992), 数分钟后待其稍硬放入化石标本, 保证其底部较好包埋, 再倒入包埋剂, 使骨化石整体进入包埋剂中, 以标本周围有 0.5-1cm 厚的包埋剂为合适(Chinsamy & Raah, 1992), 真空抽气至气泡基本消失。将包埋的材料在室温下放置 24-48 小时, 使包埋剂完全聚合。鸵鸟及湾鳄骨标本可不经包埋直接切片。

2) 切片与磨片: 用小型切片机将骨化石切成 1mm 厚的切片, 将切片一面磨平, 用冷杉胶粘于载玻片上, 磨另一面, 根据所观察骨组织的不同磨至不同的最适厚度, 然后表面抛光。

骨组织基本结构的观察 在光学显微镜下对各骨组织标本的基本结构, 如: 骨单位(osteon; 即哈佛氏系统 Haversian systems)、生长轮(growth rings)、密质骨(compact bone)、松质骨(cancellous bone)、板层骨(lamellar bone)、编织纤维骨(woven-fibroid bone)及骨小梁(trabeculae)等(布卢姆 & 福西特, 1984)进行观察、比较、记录和照相。在扫描电子显微镜(SEM)下对骨组织的立体结构进行观察。

骨组织血管分布的图象分析 选取湾鳄、非洲鸵鸟和两种恐龙长骨骨干所制薄片结构清晰的部位显微镜照相(如图版 II, 1、2、3、4), 利用图象分析系统将光学显微镜下所

得到的图象信息转换成电子图象,然后,应用自编的计算机程序进行图象分析,根据灰度不同,得到我们所要的测量数据,即血管分布密度。此处所说的“血管”是指血管、淋巴、神经和结缔组织留下的腔隙(cavities),由于这些腔隙中残留的有机质多呈深褐色,故在照片中易于与周边组织区分。样本的计算采用系统取样,即随机选定起始点,然后每隔三个视野测定一次。被检视野中所有暗色腔隙所占的总面积就是“血管”所占的总面积。

$$\text{“血管”密度} = \frac{\text{视野中骨组织腔隙总面积}}{\text{视野中骨组织总面积}} \times 100$$

在计算中为减少误差,对于照片中面积太大的腔隙予以忽略,即在面积计算时予以扣除(如图版 II, 1 中的大面积暗色腔隙在计算时被扣除)。

三、结 果

1. 甲龙科恐龙的骨组织

1) 胫骨(图版 I, 1)甲龙科恐龙的胫骨结构具有一般长骨的特征,外层 1-2mm 厚,为紧密排列的次级骨单位构成的密质骨;内层为疏松的海绵状松质骨,中心为中央骨髓腔(medullary cavity)。后者已被断裂的骨组织碎片和次生矿物质填充,神经、血管、结缔组织已失去。在横切面上,在中倍镜下可清晰地看到松质骨的骨小梁外层为板层骨组织,内层为编织纤维骨组织构成的核。在纵切面上,在低倍镜下可看到几乎彼此平行纵向排列的哈佛氏管(Haversian canals)和横向排列(长轴几乎与骨干长轴垂直)的伏克曼氏管(Volkmann canals);在中倍镜下,可清晰地观察到哈佛氏管周围定向排列的骨陷窝(lacunae)和许多骨陷窝的突起,即骨小管(canaliculi)。依据横切面和纵切面的观察画出的甲龙科恐龙骨单位(即哈佛氏系统)的结构图解,如图 1 所示。

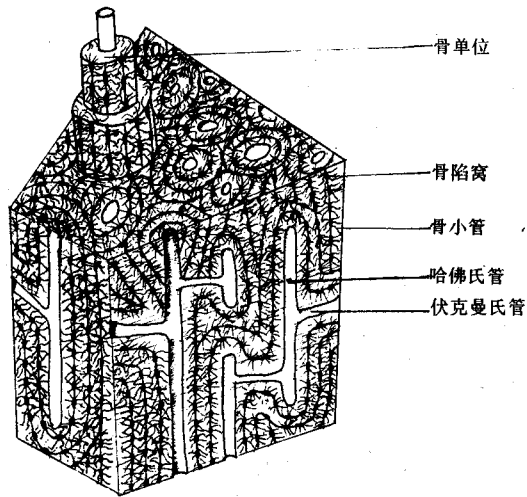


图 1 甲龙科恐龙胫骨骨单位(即哈佛氏系统)结构图解

Fig.1 Diagram of the osteons (Haversian systems) of the ankylosaurid tibia

2) 腿骨近端部 由外围 0.5-1mm 厚的密质骨围绕内部海绵状的松质骨构成,无中央髓腔。在横切面上,中倍镜下可看到松质骨外层骨小梁几乎均由编织纤维骨组织构成,松质骨内层骨小梁的外部为板层骨组织,内为编织纤维骨组织构成的核。在纵切面上,近端部的骨小梁几乎都由编织纤维骨组织构成,端部则渐渐出现外为板层骨组织,而内为编织纤维骨组织的骨小梁。

3) 肋骨(图版 I, 2) 外围有 0.5-1mm 厚的密质骨,内部松质骨由外而内逐渐疏松,内层松质骨为海绵状。在密质骨的最外层观察到休止线(restlines)。密质骨由次级骨单位

构成, 呈一系列同心圆排列, 粘合线明显, 松质骨的骨小梁几乎全由板层骨构成。

4) 椎骨 由外向内逐渐疏松, 外围为 0.5–1mm 厚的密质骨, 向内为松质骨, 再向内松质骨呈海绵状, 中央无髓腔。局部密度骨层下即为海绵状松质骨, 无中间过渡, 其骨小梁均为编织纤维骨组织构成。在大部分区域, 密质骨之内的松质骨的骨小梁的外层为板层骨组织, 内层为编织纤维骨组织。中央的海绵状松质骨的骨小梁几乎都由板层骨组织构成。

2. 巨龙科恐龙的骨组织

1) 胫骨近端部(图版 I, 3) 外层有 0.5–1mm 厚的密质骨, 内为海绵状松质骨, 中央无髓腔。外部松质骨的骨小梁的外层为板层骨组织, 内层为编织纤维骨组织。而内部的松质骨的骨小梁几乎都由板层骨组织构成。

2) 肋骨 外层为排列紧密的密质骨。纵切面上可看到松质骨的骨小梁由板层骨组织构成。中间为编织纤维骨组织构成的核, 板层骨的骨陷窝围绕哈佛氏管规则排列。

3) 椎骨 背椎椎嵴外围为 0.5–1mm 厚的密质骨, 内为松质骨。在密质骨外层可见到休止线。椎骨的密质骨中可见到次级骨单位。

3. 图象分析结果

由表 1 可看出湾鳄、巨龙科恐龙、甲龙科恐龙和非洲鸵鸟的密质骨不同区域的“血管”密度不同。

表1 湾鳄、巨龙科恐龙、甲龙科恐龙和非洲鸵鸟的密质骨不同区域的“血管”密度(%)

Table 1 Vascularisation of specific regions of the compact bone of *Crocodylus porosus*, titanosaurid and ankylosaurid dinosaurs, *Struthio camelus*

	外层区 peripheral to mid-cortical	中层区 mid-cortical to medullary	内层区 perimedullary
湾鳄 <i>Crocodylus porosus</i>	4.27; 2.64	3.80; 2.84; 4.90; 6.31	—
巨龙科恐龙 titanosaurid dinosaur	5.36; 9.09	5.32; 5.80; 10.58	—
甲龙科恐龙 ankylosaurid dinosaur	5.90; 7.41; 10.02	13.60; 14.63; 15.31; 17.79	—
非洲鸵鸟 <i>Struthio camelus</i>	6.77; 12.7; 21.25	11.07; 28.41; 17.38; 19.43	30.16

表2 湾鳄、巨龙科恐龙、甲龙科恐龙和非洲鸵鸟的密质骨“血管”密度

Table 2 Vascularisation of compact bone of *Crocodylus porosus*, titanosaurid and ankylosaurid dinosaur, *Struthio camelus*

	湾鳄 <i>Crocodylus porosus</i>	巨龙科恐龙 titanosaurid dinosaur	甲龙科恐龙 ankylosaurid dinosaur	非洲鸵鸟 <i>Struthio camelus</i>
“血管”密度(%) vascularity (blood vessels density)	4.13	7.23	12.09	18.40
样本容量(n) sample size	6	5	7	8
标准偏差(s) standard deviation	1.37	2.44	4.40	8.20

由表 2 可看出湾鳄、巨龙科恐龙、甲龙科恐龙和非洲鸵鸟的密质骨平均“血管”密度不同:湾鳄的最低,为 4.13%;非洲鸵鸟的最高,为 18.40%;两种恐龙的介于它们之间,巨龙科恐龙为 7.23%,甲龙科恐龙为 12.09%。不同物种骨组织平均“血管”密度具有统计学的显著性差异。

四、讨 论

Chinsamy 和 Dodson (1995) 认为,现代鸟类的骨组织与现代爬行类的骨组织有三个主要区别(图 2, 图 3): (1)现代鸟类形成具有快速生长的纤层骨,而现代爬行类则趋于形成慢速生长的板层骨,这是最显著的区别。(2)骨血管在骨组织的存在方式不同,现代鸟类的初级骨单位环绕着骨血管呈同心圆状排列;若初级骨单位被吸收,则由内部产生的次级骨板填充,形成次级骨单位,骨血管仍被次级骨单位环绕。尽管现代爬行类也具有丰富的骨血管,但极少被环绕在初级或次级骨单位中。(3)大多数现代鸟类的骨组织在成熟期能停止生长,即限定的生长(determinate growth),其证据可在其慢速生长的密质骨外缘区见到,即后期骨为板层骨,外缘有显示生长结束的休止线。相反,大多数现代爬行类的骨组织属非限定生长(indeterminate growth),其骨在轴向和径向的增长都是终生的,因而,在现代爬行类中后期骨缺少外缘的休止线。

根据以往学者们的研究,除上述区别之外,现代鸟类与现代爬行类的骨生长模式也显著不同。现代爬行类骨的生长是年周期性地中断生长,产生一系列类似树木年轮的同轴心线,称为生长轮。此生长轮由带(zone)和环(annuli)的区域交替组成。带相对较宽,产生于骨质迅速沉积时期,有丰富的血管。环相对较窄,产生于骨质沉积慢的时期,属于无血管区域。带可能形成于一年中有利于生长的季节,环则可能形成于相对不利的时期。因此一条带和一条环一起代表爬行动物一年的生长。如果这个解释是对的,则计算骨中

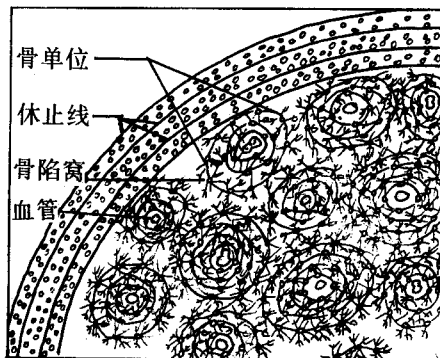


图 2 现代鸟类的密质骨示意图
(资料据 Chinsamy & Dodson, 1995)

Fig.2 Compact bone of modern birds

(Redrawn from Chinsamy & Dodson, 1995, fig.3 and fig.4)

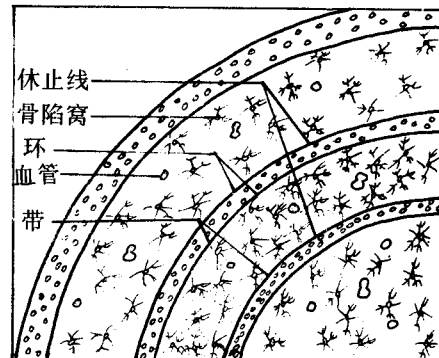


图 3 现代爬行类的密质骨示意图
(资料据 Chinsamy & Dodson, 1995)

Fig.3 Compact bone of modern reptiles

环或带的数目可得知爬行动物的年龄。现代鸟类的骨中一般都观察不到生长轮,只是在处于生长期的骨受到创伤时,骨形成会暂停,留下痕迹。此外,生长轮的存在与动物的代谢率、习性之间有联系。我们所观察的两种恐龙虽分属于两个目,但它们的骨组织基本特征相同。与现代鸟类和现代爬行类的骨组织相比,它们的骨组织基本特征和生长模式更接近现代鸟类,而与现代爬行类骨组织差异较显著,表现在如下方面:

(1) 这两种恐龙都不具有类似现代爬行类骨组织中的由带和环组成的生长轮(但在某些恐龙中曾发现过生长轮结构。Chinsamy & Dodson, 1995; Chinsamy & Rubidge, 1993; Reid, 1984)。

(2) 在两种恐龙的松质骨的骨组织中都有编织纤维骨组织和板层骨组织,密质骨都有类似现代鸟类的初级或次级骨单位,且骨血管都在骨单位的环绕中,而不象现代爬行类那样骨血管在骨单位之外。

(3) 在两种恐龙的骨组织中均发现类似于现代鸟类骨组织的休止线,例如甲龙科恐龙的肋骨中,巨龙科恐龙的椎骨嵴部。

(4) 甲龙科的小型恐龙,其胫骨的“血管”密度更接近于非洲鸵鸟的。

尽管如此,我们还不能肯定这两种恐龙就属于恒温动物。Reid(1987a)曾经指出如下几点:次级骨单位和纤层骨的存在并不限于恒温动物,且不是所有的恒温动物都具有这两种骨组织;纤层骨在原始的兽孔类(不被认为是恒温动物)中也发现了;一些恐龙具有典型的板层骨结构,有生长轮,类似现代爬行类的。

骨组织微观结构的观察也显示在这两种恐龙的肢骨的近端部和甲龙科恐龙的胫骨中都存在编织纤维骨组织,表明有高的骨生长速率。编织纤维骨组织存在于许多四足类动物的胚胎期和一些鸟类的骨组织中。在现今的脊椎动物中,编织纤维骨组织也是非慢速生长的变温动物的特征(Buffrenil & Maizin, 1990)。这两种恐龙的长骨骨组织中存在编织纤维骨组织,可以说明它们的长骨具有快速的后生生长速率,它们的生长模式可能近似于现代鸟类的生长模式,而不象属于变温动物的现代爬行类的周期性生长模式。但是目前我们还没有足够的证据来证明这两种恐龙具有整体快速后生生长,因为不能从单个骨或骨的局部的生长去推断其整体生长。理想情况是检验一系列不同发育阶段的个体的完整骨骼(Chinsamy, 1994),但这很难做到。我们对骨组织的观察还发现,甲龙科恐龙胫骨横切面局部多孔性增加(H-05A),这可能是由于骨质的重吸收与重建过程不平衡造成。因为在个体发育的最初阶段,骨组织可能由编织纤维骨组成的松质骨构成,随后转变为密质骨或不太疏松的松质骨,当个体发育到一定阶段,其骨质沉积可能的过程是:(1)内部:骨血管的外缘部分再吸收,使原来的血管增大,并且有可能与相邻的骨血管腔合并,使原先为密质骨的部分转变为松质骨,原先为松质骨的部分变得象海绵般疏松(H-05A)。(2)重吸收后骨小梁重建,骨板向心沉积,产生板层骨,但有些骨小梁间仍会残留一些编织纤维骨(H-05A)。(3)随着重吸收与重建的进行,产生海绵状的由几乎都为板层骨组成的骨小梁结构。(4)与此同时,在密质骨部分局部骨重建的持续,可使原来的次级骨再重建,产生更次级骨。

以上是我们对这两种恐龙长骨的生理特征所作的初步推测。此外,图象分析的结果显示这两种恐龙的长骨“血管”密度介于湾鳄与非洲鸵鸟的长骨“血管”密度之间,结合骨

组织微观结构的观察,可以认为这两种恐龙的后生生长速度比湾鳄的快。但是,对于是否可由骨组织“血管”分布密度推断代谢速率和判断是“恒温”或“变温”则仍有待进一步研究确证。由于恐龙个体大小的差异悬殊,及所研究的恐龙骨骼材料有限,故本研究中不同恐龙个体所计算的等面积的骨组织在各自整体骨骼中所占的比例不同,大型恐龙中取来制片的骨标本占整体骨骼体积的比例相对较小,代表性较差,造成数据上难以避免的误差,使得图象分析结果较粗略。但这些结果在一定程度上仍能说明一些问题。

综上所述,我们可以看出,关于恐龙的生物学问题很多,而且可能不同种类恐龙在生理上差异甚大,所以问题也很复杂。尽管如此,恐龙骨组织的研究仍有助于了解恐龙的生理特征,并进而可以探讨恐龙盛衰及绝灭的原因。

致谢 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所的侯连海教授和北京动物园的黄世强、肖方为我们提供了宝贵的材料,中科院植物所的朱为庆教授和中国地质科学院测试中心王小红同志在研究过程中给予我们很大的帮助,作者在此表示衷心感谢。

参 考 文 献

- 庞其清,程政武,杨剑平等,1996.山西天镇晚白垩纪恐龙动物群发掘简报.河北地质学院院报,19(3-4):227—235
- 布卢姆 W,福西特 D W,1984.组织学.佳木斯医学院《组织学》编译小组译.北京:科学出版社
- Bakker R T,1972. Anatomical and ecological evidence of endothermy in dinosaurs. *Nature*, **238**: 81—85
- Bakker R T, Galton P M, 1974. Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates. *Nature*, **248**: 168—172
- Buffrenil V D, Mazin J M, 1990. Bone histology of the ichthyosaurs: comparative data and functional interpretation. *Paleobiology*, **16**(4): 435—447
- Chinsamy A, Raah M A, 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Paleontol. Afr.*, **29**: 39—44
- Chinsamy A, 1993. Image analysis and the physiological implications of the vascularisation of femora in Archosaurs. *Mod. Geol.*, **9**: 101—108
- Chinsamy A; Rubidge B S, 1993. Dicotylodont (Therapsida) bone histology: phylogenetic and physiological implications. *Paleontol. Afr.*, **30**: 97—102
- Chinsamy A, 1994. Dinosaur bone histology: implication and inferences. *Paleontol. Soc. Spec. Pub.*, **7**: 217—227
- Chinsamy A, Dodson P, 1995. Inside a dinosaur bone. *Am. Sci.*, **83**: 174—180
- Gross W, 1934. Die Typen des mikroskopischen Knochenbaues bei fossilen Stegocephalen und Reptilien. *Z. Anat.*, **103**: 731—64
- Reid R E H, 1987a. Bone and dinosaurian “endothermy”. *Mod. Geol.*, **11**: 133—154
- Reid R E H, 1987b. Lamellar-zonal bone with zones and annuli in the plevis of a sauropod dinosaur. *Nature*, **292**: 49—51
- Reid R E H, 1984. Primary bone and dinosaurian physiology. *Geol. May.*, **121**(6): 589—598
- Ricqles A de, 1980. Tissue structure of dinosaur bone: functional significance and possible relation to dinosaur physiology. In: Thomas R D K, Olson eds. A cold look at warm-blooded dinosaurs. AAAS Selected Symposium No.28. Boulder: Westview Press, 103—139

HISTOLOGICAL STUDY ON THE LATE CRETACEOUS DINOSAUR'S BONES, AND COMPARISON WITH MODERN REPTILIAN AND AVIAN BONES

YAO Jinxian ZHANG Yun¹⁾

(College of Life Science, Peking University Beijing 100871)

PANG Qiqing

(Hebei Geology College Shijiazhuang 050031)

Key words dinosaur, bone histology, image analysis, vascularity

Summary

The present paper describes the histological aspects of two individual skeletons, assigned to species of Ankylosauridae (Ornithischia) and Titanosauridae (Saurichia) respectively, newly discovered from the Late Cretaceous Huiquanpu Formation in northern Shanxi Province, and reports the results of comparison between the dinosaur's, the modern reptilian and avian limb bones.

The observation on the thin sections of dinosaur's limbs, ribs and vertebrae has revealed their microstructural and histomorphological features. Comparative histological study on the limb bones of the dinosaurs, the modern crocodile (*Crocodylus porosus*) and of the ostrich (*Struthio camelus*) was carried out, and an image analysis on the microphotographs of the compact bone of these bone samples by using a computer system was also performed, and obtained the following results.

Results and conclusions

1. The bone tissues of the two dinosaurs do not show distinctive difference in general histological characteristics.
2. The dinosaur bone tissue shows significant difference from that of modern reptile (the crocodile); however, it shows a certain histological similarity to the modern avian (ostrich) bones. Unlike the crocodile, the dinosaur bones have not growth rings in their bone tissue. The cancellous of the two dinosaurs has both

1) Correspondence to: Prof. ZHANG Yun, College of life science, Peking University, Beijing, 100871, China.
E-mail: YunZHANG @pku. edu. cn.

woven-fibroid and lamellar bone tissues. The compact bone of the dinosaurs, like that of the bird ostrich, has primary and secondary osteons, formed by concentric arrangement of bone matrix around blood vessels. In contrast, in the modern reptilian crocodile, blood vessels are rarely located within primary and secondary osteons.

3. The restlines, which sign the end of the growing period, that are common in bone tissue of modern birds, are also found in the ankylosaurid ribs and titanosaurid vertebra creasts.

4. Vascularity (density of vessels) of the leg compact bone of the dinosaurs, the crocodile and the ostrich has been measured by image analysis. It demonstrates that statistically significant differences of vascularity exist among the dinosaurs, crocodile and ostrich. The two dinosaurs have the vascularity values between that of the crocodile and ostrich, but the ankylosaurid tibia has a vascularity that relatively close to that of *Struthio camelus*.

5. The long bones of the two dinosaurs having woven-fibroid tissue, which signs rapid postnatal growth of bones, indicates that growth model of the dinosaur's long bones is essentially the same as that of modern birds.

6. A cross-sectional view of the ankylosaurid tibia shows local increased porosity, due to the quantitative imbalance between absorption and reconstruction of the bone tissue.

Description of the dinosaur's bone tissues

1. Ankylosaurid bone tissue

1) The tibia (Plate I, 1). The outer compact bone (1-2 mm thick) consists of secondary osteons; the inner is cancellous; the central region is medullary cavity filled with detritus and secondary minerals. At a cross section, the cancellous trabeculae have a lamellar bone surface and with a core of woven-fibroid tissue. At a longitudinal section, under low magnification, the Haversian canals almost parallel to each other, and Volkmann canals often transverse the diaphysis. The lacunae orientationally arranged around the Haversian canals, and canaliculi can be seen under high magnification.

2) The leg bone (the portion near the upper terminus). The outer compact bone (0.5-1mm thick) surrounds the inner cancellous, no medullary cavity. At a cross section, under medium magnification, the outer trabeculae of cancellous consist of woven-fibroid tissue, and the inner trabeculae have a lamellar bone surface and a woven-fibroid core. At a longitudinal section, trabeculae are found, which is composed of woven-fibroid tissue, the trabeculae of the terminal portion have a lamellar bone surface and a woven-fibroid core.

3) The rib (Plate I, 2). The outer compact bone (0.5-1mm thick) consists of

secondary osteons; cements are clear; the compact bone surface has restlines; porosity of the inner cancellous gradually increases from peripheral to perimedullary; the cancellous trabeculae consist of lamellar bone.

4) The vertebra. The vertebra gradually getting porous from peripheral to center: the outer is compact bone (0.5–1mm thick), the inner cancellous, the deeper region, being spongy cancellous and no medullary cavity. In some parts of the compact bone, the cancellous tissue is completely spongy without gradient. The trabeculae consist of woven-fibroid tissue. In most part of compact bone, the cancellous trabeculae have a lamellar bone surface and a core of woven-fibroid tissue.

2. Titanosaurid bone tissue

1) Proximal terminal tibia (Plate 1, 3). The outer is compact bone (0.5–1mm thick), the inner is cancellous, and no medullary cavity. The outer cancellous trabeculae have a lamellar bone surface and a core of woven-fibroid tissue. The inner cancellous trabeculae consist of lamellar bone.

2) The rib. The outer is compact bone. In a longitudinal section, the cancellous trabeculae consist of lamellar bone, with a core of woven-fibroid tissue; the lacunae of the lamellar bone are orientationally arranged surround Haversian canals.

3) The vertebra. The outer compact bone (0.5–1mm thick) of the vertebra crest has restlines near the surface. The compact bone of vertebrae consist of secondary osteons.

图版说明 (Explanations of plates)

图版 I (Plate I)

1. 甲龙科恐龙胫骨中围绕哈佛氏管 (H.c.) 定向排列的骨陷窝 (la.) 和骨小管 (即骨陷窝的突起) (H-05B纵切面)
Longitudinal section of the ankylosaurid tibia, showing orientation arrangement of the lacunae (la.) around Haversian canals (H.c.), and the canaliculi can be seen;
2. 甲龙科恐龙肋骨外围紧密排列的密质骨, 由一组呈同心圆排列的次级骨单位构成, 在密质骨的外层有休止线 (r.l.) (H-09横切面)
Cross section of the ankylosaurid ribs, showing the outer compact bone consisting of secondary osteons, compact bone surface have restlines;
3. 巨龙科恐龙胫骨近端部 外层松质骨的骨小梁表层为板层骨, 中间为编织纤维骨 (w.f.b) (H-06横切面)
Cross section of the titanosaurid tibia (near the upper terminus), showing the outer cancellous trabeculae with a lamellar bone surface and a core of woven fibroid tissue;
4. 湾鳄胫骨密质骨 (Ci-01横切面)
Cross section of compact bone of the tibia of *Crocodylus porosus*

图版 II (Plate II)

1—4 不同种间长骨密质骨血管分布

Vascularisation of compact bone of the long bones between the different species

1. 湾鳄 (*Crocodylus porosus*);
2. 巨龙科恐龙 (titanosaurid dinosaur);
3. 甲龙科恐龙 (ankylosaurid dinosaur);
4. 非洲鸵鸟 (*Struthio camelus*)

