

Palaeoworld

This is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship.

PALAEOWORLD Editorial Office

State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy

Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences

Beijingdonglu 39, 210008 Nanjing, PR China

e-mail: palaeoworld@nigpas.ac.cn

PALAEOWORLD online submission:

<http://ees.elsevier.com/palwor/>

PALAEOWORLD full-text (Volume 15 –) available at:

<http://www.sciencedirect.com/science/journal/1871174X>

孔子鸟、扬子鳄及一兽脚类恐龙长骨组织结构和生长方式差异及其意义*

张福成 徐星 吕君昌 欧阳涟

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

提要 在总体上,根据典型的长骨髓腔大小、骨壁的致密程度及内环骨板是否存在及完整程度,可以把长骨划分为3种类型:骨髓腔大、骨壁致密、内环骨板发达完整;骨髓腔小、骨壁较为疏松、具有内环骨板;骨髓腔相对较小或无、骨壁疏松、无内环骨板。这些结构的不同实际上反映了外骨膜的附加性生长、骨内部的改造及内骨膜的吸收作用之间的相互关系。仅就生长速度或生长效率而言,骨髓腔大的骨组织结构反映了一种快速的、高效率的生长模式。根据现生脊椎动物组织结构与生理代谢水平之间的关系,推测北票龙的生长速度和新陈代谢水平介于孔子鸟与扬子鳄之间,应该更接近鸟类的,而不是现生爬行动物的。

关键词 孔子鸟 扬子鳄 兽脚类恐龙 组织结构 生长方式 生理意义

1 前言

鸟类的起源是古生物学界和鸟类学界所讨论的一个热点问题,这个问题实际还涉及鸟类与恐龙的系统关系、鸟类和恐龙是否为温血等诸多问题(Chen *et al.*, 1998; Ostrom, 1970, 1979; Martin, 1984; Hou *et al.*, 1995; Hou, 1995; 侯连海等, 1995; Feduccia, 1996; Padian *et al.*, 1998; Chiappe, 1998)。虽然这些研究的结果相同、相似或截然相反,但都是主要基于个体水平的形态类比。近年来,也有应用古组织学的方法和原理对这类问题的研究(Chinsamy *et al.*, 1994, 1995a, 1995b; 张福成等, 1998)。

古组织学是利用现代组织学的原理和方法,研究化石生物的组织结构,揭示它们的起源、进化及其生理等方面规律的科学。

由于鸟类是一类适应飞行的脊椎动物,它们的一些骨趋于愈合或丢失,所有的骨变轻、变薄。这使得鸟类化石的形成机率相对于其他门类的脊椎动物化石要少得多。这样,在有关化石鸟类的研究中,材料显得尤其缺乏与珍贵,这种情况在早期鸟类的研究中就更为明显,利用古组织学的研究方法可以从有限的材料中获取更多的信息。

古组织学的研究对象是古生物个体、器官水平以下的微观组织结构,是现代生物学和古生物学的一门新兴交叉学科。

动物死亡后,大部分有机质成分很快腐烂、分解,而骨骼、羽毛、鳞片、角质物等含有大量的无机盐或角质蛋白的硬组织则由于缓慢的石化作用而形成化石。

脊椎动物的骨组织主要是由骨基质和包埋于其中的骨细胞共同组成。骨在形成化石

* 中国科学院资源与生态环境研究“九五”重大项目(KZ951-B1-401)和国家自然科学基金(49672088)资助课题。

后,骨细胞等含有大量水分的结构形成孔隙,其他结构致密的无机盐和胶原纤维等骨基质形成化石组织的主要结构。虽然这种石化的组织结构经过长时间的变化,但仍然保存了与现代表脊椎动物相对应的结构,这是化石组织学研究的重要基础。

就脊椎动物这类具有内骨骼的动物而言,骨组织的化学成分非常类似,主要是由羟基磷酸盐组成。但是不同门类的脊椎动物的骨组织结构是不同的,具有类群或物种的特征。

骨起源于胚胎时期的中胚层间充质,它在成骨细胞和破骨细胞的共同作用下进行骨的发生与生长,两者共同作用的结果就使得骨的外部形态和内部结构不断地发生变化。这样,骨形成的速率、方式的不同及其所受的外界的影响的不同就可以在骨的内部组织结构上表现出来。换言之,骨内部的组织结构类型一方面具有物种的或类群的特征,即不同的物种或类群具有不同的结构;另一方面它也可以反映某一物种从生到死的外界环境的变化、该物种对环境的适应及其在生理上所采取的对策。

具体到化石鸟类及其他爬行动物的骨组织学研究,它涉及了有关鸟类的起源、鸟类与恐龙的系统关系、动物的恒温起源等诸多问题,所以有其重要意义。

有关鸟类起源及其生理等各种假说或理论主要是基于始祖鸟和其他爬行动物骨骼外部形态结构的相似性而推断出的。由于在石化、搬迁等过程中,骨骼受外力的作用而变形或部分丢失等原因,其外部形态结构可能发生变异,或者由于器官同功等作用,难免造成分类上的混乱,如同物异名或同名异物。这样,一个形态特征就成了不同学说的根据,形成了矛盾与尴尬的局面。同时,对现生鸟类的研究也表明,骨组织结构也具有性别、飞行能力等方面的差异。为了适应飞行生活,鸟类具有极强的生理代谢功能,具有完善的体温调节机制,在生理上属于温血动物。但是原始鸟类的体温调节机制如何是非常令人感兴趣的。所以对鸟类及其相近爬行动物的骨组织对比研究,有助于对其系统分类、生理及性别鉴定等问题的解答。

本文试图通过对几种现生和化石鸟类与爬行类的骨组织学对比研究,探讨它们的生长差异及其意义。

2 研究材料

本文的研究材料包括孔子鸟、扬子鳄和北票龙。

2.1 孔子鸟 *Confuciusornis* sp.

Aves

Sauriuyae

Confuciusornithiformes

Confuciusornithidae

Confuciusornis

取样部位 左侧股骨。长 58mm, 骨干中部压扁后宽度 8mm。

产地与层位 辽宁省北票市上园镇四合屯村,义县组泥页岩。

2.2 北票龙 *Beipiaosaurus inexpectus*

Dinosauria Owen 1842

Theropoda Marsh 1881

Coelurosauria sensu Gauthier 1986

Therizinosauroida Russell and Dong 1993

Beipiaosaurus inexpectus

取样部位 右侧股骨。长 265mm, 骨干中部压扁后宽度 40mm。

产地与层位 辽宁省北票市上园镇四合屯村, 义县组泥页岩。

2.3 扬子鳄 *Alligator sinensis*

Reptilia

Diapsida

Archosauromorpha

Crocodylia

Eusuchia

Crocodylidae

Alligator

取样部位 左侧股骨。长 162mm, 骨干中央最细处直径 15mm。

现生种类。

3 方法

研究方法一般包括材料的准备、切片的制备及显微镜的观察与拍照等等。光学显微镜样品制备主要依 Chinsamy 等 (1992)、段雨霞 (1987)、Enlow (1954)、Enlow 等 (1956)、Buffrenil 等 (1990) 等, 包埋剂为环氧树脂 6101#, 固化剂为三乙醇胺。

电子显微镜的样品还需对样品进行抛光、超声波清洗、酸蚀刻、镀金等处理。

4 结果

4.1 孔子鸟

孔子鸟的股骨由于长期受到上下围岩的挤压作用, 骨壁大体上由圆筒状变成上下贴合的平行板状(图版 I, 图 1)。

孔子鸟股骨横切面骨组织结构主要由 3 部分组成: 内环骨板、外环骨板及中间的哈弗氏骨板。

外环骨板的绝大部分都是由排列非常有序的胶原纤维和沉积在其间的骨盐构成, 它们所形成的薄板状结构就是骨板。该骨板只含极少量的、腔隙也非常狭小的孔隙, 缺少各种腔隙和陷窝是外环骨板的一个主要特征。

在中间的哈弗氏骨板区域可见有大量的哈弗氏系统; 既有清楚的、处于中央的哈弗氏管, 也有外周的、呈同心圆状排列的同心层骨板。

哈弗氏骨板和内环骨板之间的反转线明显。该线外侧即为富含脉管的哈弗氏骨板层, 内侧的内环骨板缺少类似哈弗氏管的脉管结构, 只有少量的、径也相对非常细小的管道结

构。

哈弗氏骨板层和哈弗氏管大小和形状都不一样,大的要比小的大数倍之多,表明哈弗氏系统处在不同的生长阶段。在一些骨单位之间,有一些残留的板层结构,它们是被侵蚀后的骨单位——间骨板(interstitial lamellae)。在靠近内环骨板和哈弗氏骨板的界限边缘,一些哈弗氏骨板的骨单位,有明显的被内环骨板压侵的痕迹。同时,内环骨板的厚度变异也较大(图版1,图2)。

如上所述,孔子鸟股骨的微观组织结构与现生鸟类的非常相似(张福成等,1998)。

4.2 北票龙

北票龙股骨中部的横切面显示出清晰的内环骨板的结构。

内环骨板厚度约100-150 μm ,总体上与骨的外表面平行,虽然也有局部凹凸结构的存在。内环骨板主要由板层骨组织构成,其内部分布有少量腔隙或脉管结构。

内环骨板与其外侧骨板间的反转线轮廓清晰。在该反转线外侧,所有与内环骨板衔接部位,都具有板层被反转线截断的现象。

在该反转线外侧骨板的内二分之一左右的范围内,腔隙结构非常发达。腔隙结构周围是板层骨组织,它们以平行的板层结构层层排列,近腔隙中心的多层骨板完整。这些腔隙形状大小各异。该区域在总体外观上非常类似于典型的松质骨,但是在其内部的改造性生长上,总体处于一种向心沉积生长阶段,而不是离心侵蚀吸收阶段。

在该区域的外侧,与之等宽的宽度范围内完全是发育程度不等的次级骨单位。该部分区域的骨组织结构非常类似于孔子鸟的哈弗氏骨板。北票龙的骨单位走向变动较大,有相当部分与该骨的长轴形成一定的角度,不同于孔子鸟的排列均一。

在整个骨干横切面的外侧边缘的骨组织类型是初级的编织或纤维骨组织,其内部包埋有初级骨单位,它们共同形成所谓的纤维-板层联合体。但是在部分的脉管结构周围未见典型的板层结构。

在密集的次级骨单位区域以外、宽度为500-600 μm 之间的最外侧区域内也富含脉管结构。这些脉管结构周围有的有环形骨板,有的未见它们的清晰排列。分布于该区域的骨单位与周围骨组织未见反转线,属于初级骨单位。包埋这些骨单位的组织是编织或纤维骨组织,它们共同组成纤维-板层联合(图版1,图3)。

4.3 扬子鳄

在外观上,扬子鳄股骨的横切面可以划分为两个部分,即内侧的松质骨和外侧的密质骨。

其内侧的松质骨占横截面的大部分,内部只有很小的、类似髓腔的构造,但未见内环骨板或类似内环骨板的结构。松质骨的骨组织结构组成绝大部分来源于外骨膜的附加性生长,组织类型属于板层骨。这种类型的骨组织以含有脉管和细胞的数量少和分布随机为特征。同时在这些板层结构中,也含有次级骨组织的成分,主要是这些板层组织内被吸收后又重新沉积的产物。在这部分区域骨组织的改建主要是在骨内部进行的,侵蚀腔由小变大,直至趋向融合。

外侧的板层骨组织结构致密,在来源上与其它种类,包括鸟类和哺乳类,甚至一些恐龙的相应结构相似,都是外骨膜附加性生长的产物。但是,这些板层骨组织在光学显微镜下显示出明暗交替、宽窄不同的带状条纹,也就是所谓的生长环,不同于其它类群。在该层的最

外侧边缘也可见刚被包埋的脉管结构(图版 1, 图 4)。

5 分析与讨论

5.1 骨和骨组织类型及其形成过程

5.1.1 几种骨组织类型及其相互间的关系

动物骨骼由于其种类、大小、所处的生长阶段、同种动物的不同骨、同一骨的不同部位等方面的不同,它们的生长方式也不尽相同(Enlow *et al.*, 1956, 1957, 1958; Ricqlès, 1974)。

典型的长骨骨干横向上的增粗,主要通过骨干外骨膜的附加性生长而形成。以这种方式形成的骨组织由于所包含的纤维的粗细及其走向不同,一般可以划分为两种类型。

一类主要以编织骨或纤维骨为代表。这类骨组织所包含的胶原纤维束一般都较粗大,它们的排列或走向较为随机,相互间没有特定的关系,也不形成薄片层。由于这类骨组织的形成并不涉及重吸收与重建等过程,所以属于初级骨组织。编织骨中的骨细胞分布无规律,体积较大,单位体积内的细胞数量也多于板层骨内的。这类骨组织一般可以根据内部所含脉管的数量、走向与空间结构等特征,还可以划分为杂合、网状、层状等类型。

这种纤维或网状骨组织和它所包埋的板层初级骨单位,共同构成了一种混合的初级骨组织——纤维——板层联合体(Ricqlès, 1980, 1974)。

另一类以板层骨为代表。这类骨组织所包含的胶原纤维束一般都较细,以高度有规律地成层排列为特征。纤维束排列成层,与骨盐和有机基质紧密结合共同构成骨板。在总体上,这些纤维束的排列平行于骨干的表面。其内部的骨细胞比编织骨中的要小,其胞体大多存在于相邻骨板之间的钙化基质内,也有部分存在于板层内。

通常这类板层骨组织并不是在骨膜下沉积,而是在包含脉管的隧道壁上进行向心方向上的层层沉积而形成。这种中间包含有脉管、周围是环形板层骨组织的结构就是骨单位,是高度脉管化的密质骨的主要组成部分。

同样,初级骨单位也可以产生在骨膜下的板层骨内,共同组成板层-带状模式(Ricqlès, 1980, 1974)。

板层-带状模式这种结构所包含的脉管要少于纤维-板层联合体的。

与初级骨单位相类似的另一种结构是次级骨单位。次级骨单位与初级骨单位的本质不同在于前者在形成之前首先要有一个对原有组织的重吸收过程。这个过程首先是破骨细胞沿脉管周围吸收原有的骨组织形成隧道;其后成骨细胞再进行向心地逐层沉积与钙化形成板层骨组织。

在新形成的次级骨单位之间,被重吸收后的原有组织残余就是间骨板。

5.1.2 长骨生长与改建的一般过程

长骨通过骨膜的附加性生长得以增粗。但是其实际过程要比这复杂得多,它主要包括内、外骨膜的附加性生长与吸收、骨内部的次级性改造等许多过程。所以,一个骨的横切面要包括多种不同来源的骨组织及其残余(插图 1)。

在总体上,一个长骨的生长改造过程一般包括:

A. 骨骺和骨干之间的干骺端,随着骨的纵向延伸直径逐渐变细,这主要是外骨膜的吸

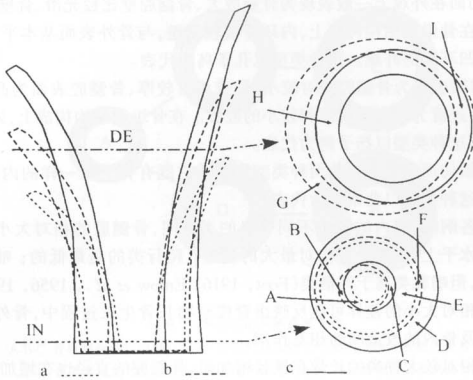


插图1 长骨骨干及与骨骺间骨改造性生长示意图;纵切面(左)和横切面(右)

a) 生长的较早阶段或此时的骨或骨组织; b) 生长的中间阶段或此时的骨或骨组织; c) 生长的较晚阶段或此时的骨或骨组织。IN) 该长骨骨干的横向增长部及其横切面; A) (a)的一部分, 在(b)期后被骨内膜重吸收; B) (a)的一部分, 在(b)期后被骨内膜重吸收, (c)后又被骨内膜重新沉积; C) 存在于(b)期中的(a)的残余, (c)期后被骨内膜重新吸收; D) 通过在(b)表面的附加性生长而产生的部分(c); E) 存在于(b)和(c)中的(a)的残余; F) 通过在(a)表面进行附加性生长产生的一部分(b), 其后又变成(c)的一部分。DE) 该长骨骨干与骨骺之间的横向降低部及其横切面; G) (b)的一部分, 在(c)期后被骨外膜重吸收; H) (c)的一部分, 是在骨内膜在骨髓腔表面进行附加性生长而产生的; I) 外骨膜重吸收后, 存在于(c)中的(b)的残余。

Remodeling growth of a schematic long bone at the metaphyseal and diaphyseal part, showing in longitudinal (left) and cross (right) section

a) the early growth stage or bone tissue; b) the middle growth stage or bone tissue; c) the late growth stage or bone tissue. IN) increasing part in transverse and cross section of the long bone in the diaphysis; A) part of (a), but resorbed by the endosteum after (b); B) part of (a), but resorbed by the endosteum after (b), and re-deposited by the endosteum after (c); C) remnants of (a) in (b), and resorbed by the endosteum after (c); D) part of (c) by periosteal appositional growth on (b); E) remnants of (a) in (b) and then in (c); F) part of (b) by periosteal appositional growth on (a) and become part of (c). DE) decreasing part and cross section of the long bone in the metaphysis; G) part of (b), and resorbed by periosteum after (c); H) part of (c) which re-deposited by endosteum on the surface of medullary cavity; I) remnants of (b) in (c) after periosteal resorption.

(部分参考 Enlow, 1962; Ricqlès, 1980; 上海第一医院, 1981 等)

收及内骨膜的添加共同作用的结果。

B. 骨干部的骨逐渐长粗。这主要是外骨膜在骨干表面进行附加性生长的结果。同时, 在内骨膜也存在有骨组织的吸收作用。但是从骨干最后形成的结果看, 这种吸收作用在不同的动物类群间具有较大的差异(插图 2, 3)。

5.1.3 3种不同的长骨横切面外观类型

在所研究的材料中, 股骨骨干的横切面一般可以划分为下述 3 种类型。

A. 长骨横切面在外观上一般表现为骨髓腔大、骨髓腔壁比较光滑、骨壁薄,较少分布有骨小梁等结构。在骨组织结构构成上,内环骨板较完整,与骨外表面基本平行,少见由于重吸收而产生的凸凹不平的外观。这种类型以孔子鸟为代表。

B. 骨干横切面表现为骨髓腔相对较小、骨壁相对较厚、骨髓腔表面为凸凹不平的骨小梁结构,向外逐渐过渡为较大的腔隙和较小的腔隙。在骨组织结构构成上,未见有较为连续的内环骨板结构,这种类型以扬子鳄为代表。

还有的骨干横切面介于上述的两种类型之间。它既有孔子鸟一样的内环骨板,也有扬子鳄的松质骨。这种类型以北票龙为代表。

在脊椎动物各纲间、纲内的各个不同等级的类群间,骨髓腔的相对大小存有不同的差异。在总体平均水平上,鸟类具有相对最大的髓腔;爬行类的是最低的;哺乳类和两栖类的介于两者之间,但哺乳类高于两栖类(Foot, 1916; Enlow *et al.*, 1956, 1957, 1958)。

这种骨髓腔相对大小的差异可能反映出脊椎动物长骨生长过程中,骨外膜的附加性生长与骨内膜吸收及骨内的改造间的相互作用。

鸟等骨髓腔相对较大种类的长骨在横径增加时,骨髓腔的直径也在增加,两者的增加速度差异相对较小,即外骨膜的附加性生长的速度略高于内骨膜对骨壁的吸收速度。这种附加性生长与吸收共同作用的结果是,骨干内、外径几乎同步增加,骨壁的厚度在生长过程中相对缓慢增加。

在上述的这种生长改建过程中,内骨膜重吸收所占的比重相对较大,而骨组织内部的重吸收相对较小,或者虽然重吸收的量也较大,但是被较高的重建所抵消。这样生长的骨在外观上骨髓腔相对较大、骨壁相对较薄,髓腔表面较为平整,骨壁较为致密,密质骨占有绝大部分。在组织结构上,内环骨板较完整、密质骨部分多为原始的编织纤维骨组织,或主要由次级骨单位所组成的板状骨组织,内部很少有较大的重吸收腔。

长骨的另一种生长模式以大多数爬行动物为代表。这类动物长骨的外周直径与骨髓腔直径增加的速度差异较大,外骨膜的附加性生长的速度远高于内骨膜对骨壁的吸收速度。它们共同作用的结果是骨壁的厚度在生长过程中随着外骨膜的附加性增长而增大,而骨髓腔显得相对较小。

但是从骨髓腔面到骨干外表面之间,这种骨具有一个相对较宽的骨松质区域。这说明这种骨在生长改建过程中,内骨膜的重吸收所占的比重相对较小,而骨组织内部的重吸收相对较大。其结果就是骨髓腔虽然相对较小,但是在环髓腔的一个较宽的区域内骨松质相对较发达。在组织结构上内环骨板相对不完整,从内到外腔隙的大小和数量逐渐降低。这种骨组织类型的一个极端例子的扬子鳄,它的股骨内部完全没有类似骨髓腔的结构,骨内部完全是网眼结构较大的松质骨结构。北票龙的骨生长方式介于前两者之间,即有骨内的次级骨组织改造,也有骨内膜的重吸收与添加。

5.1.4 孔子鸟、北票龙和扬子鳄的骨组织形成分析

孔子鸟 孔子鸟的内环骨板与中间的哈弗氏骨板间,具有一较为明显的界线一粘合线或反转线。在该界线的内侧的部分次级骨单位只保存靠近外侧的一半,说明在骨的改造生长过程中,这个部位有骨内膜的重吸收作用的发生,使有的次级骨单位被完全吸收,有的只剩下一半;其后,又有骨内膜在被侵蚀后的髓腔表面进行附加性的生长,由于这个附加性生长涉及了对原有骨的组织吸收作用,所以产生的骨组织属于次生性的骨组织。这种吸收

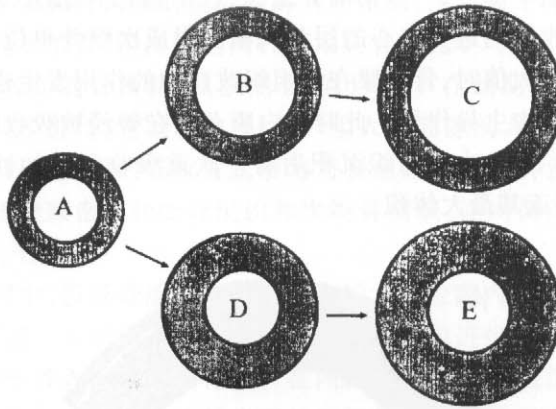


插图 2 骨增粗的两种极端方式

A-B-C: 骨壁厚度增加缓慢, 因为外骨膜的附加性生长和内骨膜的吸收的差异较小;

A-D-E: 骨壁厚度增加快速, 因为外骨膜的附加性生长和内骨膜的吸收的差异较大。

Two extreme patterns of growth in diaphysis

A-B-C: The thickness of the bone wall increase slowly, for the difference between the periosteal apposition and the endosteal resorption are smaller than in A-D-E;

A-D-E: The thickness of the bone wall increase quickly, for the difference between the periosteal apposition and the endosteal resorption and bigger than in A-B-C.

与沉积产生了反转线。由于哈弗氏骨板与内环骨板之间的反转线的内侧, 还具有一个类似反转线的构造, 说明内侧的内环骨板在形成之前, 已有了对较外侧的内环骨板的吸收的发生, 所以内环骨板也不是骨内膜的一次连续沉积的产物, 至少存在有两期的骨内膜的沉积过程。

另外, 这条反转线的总体轮廓平行于骨干外表面, 说明骨内膜的重吸收作用是以一种总体比较平均的方式向外推进的。

在哈弗氏骨板的内侧二分之一左右, 绝大部分是次级骨单位, 各骨单位间有反转线的存在。在完整的骨单位之间充斥着被吸收后的骨组织残余——间骨板。从该部分各骨单位的脉管直径大小的差异和骨单位产生的先后顺序判断这些骨单位有的属于发育成熟的骨单位, 有的正处在发育之中。

在哈弗氏骨板的外二分之一区域内脉管数量较少。处在该区域内的骨单位数量也较少, 分布零散, 次级骨单位占有绝大部分。该区域的其它骨组织是骨外膜附加性生长的产物——编织纤维骨组织 (Ricqlès, 1980, 1974)。

孔子鸟的外环骨板由于没有对前期沉积的编织纤维骨组织的重吸收而没有反转线, 脉管分布明显少于哈弗氏骨板层的。

至此, 可以得出孔子鸟股骨横向生长的简单模式 (插图 2, A-B-C)。

在横向生长的早期, 骨外膜的附加性生长和骨内膜的重吸收作用同时进行, 生长的速度略高于吸收的速度。但是这种差异可能小于现代鸟类的, 如红嘴鸥和白额鸢等 (张福成等, 1998), 因为孔子鸟的骨壁相对较厚。

在这种内、外骨膜的骨组织产生, 生长与吸收作用的同时, 骨内部的改建也在同时进行。

在较早生成的初级骨组织部分,一些初级骨组织,包括编织骨组织和初级骨单位被吸收,板层骨组织在这些重吸收腔内进行向心的层状沉积而形成次级骨单位。

在骨生长接近其最大值时,骨内膜在骨组织改建中的作用发生逆转,由重吸收占主导作用转化为以附加性生长占主导作用。此时骨内膜开始在曾经被吸收的骨髓腔壁上进行次生性板层骨组织的沉积。在这次骨组织沉积后有一次重吸收和附加性生长(插图 3, A)。此时,骨的生长可能已接近其最大体积。

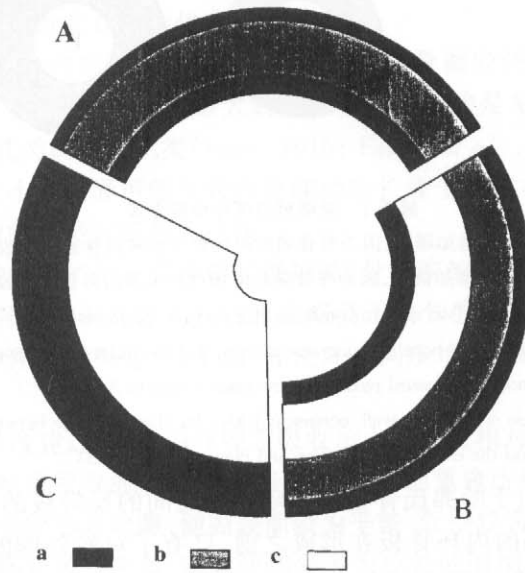


插图 3 长骨干横切面示意图:示 3 种不同的结构类型

A)具有大的骨髓腔和薄的骨壁;B)具有中等大小的骨髓腔和骨壁;C)具有非常小的、或完全缺失骨髓腔,相应具有非常厚的骨壁。 a) 板层骨; b) 编织或纤维骨; c) 松质骨。

Schematic drawing of three different kinds of diaphyseal cross sections of long bones

A) cross section with big medullary cavity and thin bone wall; B) cross section with middle size medullary cavity and bone wall; C) cross section with small, or lack of medullary cavity and thick bone wall. a) lamellar bone; b) woven or fibrous bone; c) cancellous bone.

北票龙 北票龙的内环骨板与其外侧的骨板间也具有一条反转线。该界线外侧的板层骨组织有明显被侵蚀的痕迹,说明骨内膜重吸收作用曾经发生。其后,骨内膜的附加性生长作用增强,转而进行附加性生长,产生平行于骨髓腔表面的板层骨组织。由于涉及对原有骨组织的重吸收,所以这种骨组织属于次级骨组织。类似于鸟类,这种重吸收和重建也是以一种总体比较平均的方式向外推进的。

内环骨板外侧相当于哈弗氏骨板的组织结构不同于鸟类。该部分内侧二分之一左右的区域具有发达的腔隙结构,有的腔隙直径竟达 $800\mu\text{m}$ 。这种腔隙的总面积占该区域总面积的三分之一强。腔隙周围是围绕该腔平行排列的板层骨组织。

在外侧的二分之一部分的骨组织几乎全是典型的次级骨单位,其间的粘合线非常清晰。但是,靠近内侧的哈弗氏管排列似乎比较杂乱,有相当部分不平行于股骨的长轴;而近外侧的骨单位脉管长轴似乎更垂直股骨长轴,这与孔子鸟不同。

骨外膜的附加性生长和骨内膜的重吸收的共同作用,使北票龙骨干的直径、骨壁的厚度及骨髓腔的直径都得到了增大,但由于这两种作用具有较孔子鸟为小的速度差异,所以形成骨壁较厚、骨髓腔直径较小的骨横切面(插图 2, A-D-E)。在此期间,骨内部的近骨髓腔侧的骨内重吸收作用也同步进行,它以骨内吸收、产生大的腔隙的方式参与对骨内部的改建。而类似于鸟类的、主要以骨内膜的吸收方式参与对骨组织的改建并没有突出表现出来。其结果就产生了外侧是比较致密的初级骨组织和次级骨组织,而内侧产生的是具有较大腔隙结构的松质骨(插图 3, B)。

在其后的生长过程中,板层骨组织在松质骨中的大量腔隙内开始逐层沉积,腔隙变得越来越小,其成因有待于进一步研究。骨内膜首先在骨髓腔内进行吸收,其后进行板层骨组织的沉积,生成平行于骨干外表面的内环骨板。在内环骨板的附加性沉积之前应该有一个对松质骨的重吸收过程,比较完整和光滑的内环骨板与其外侧组织间的反转线就是证明。

扬子鳄 扬子鳄的股骨组织结构完全不同于孔子鸟和北票龙的。

扬子鳄的初级密质骨部分主要由板层骨组织构成。板层骨内部零散、随机地包埋骨陷窝,这完全不同于编织纤维骨组织中的骨陷窝的排列方式。同时,在这种包埋过程中,一些小腔隙也被包埋进来。

由皮质部到髓腔部,腔隙结构逐渐数量增多、空间增大。在髓腔接近中央的部分,增大了腔隙相互沟通与融合,形成较大的腔隙。

扬子鳄不形成类似于孔子鸟和北票龙一样的内环骨板的结构,所以扬子鳄没有完整的骨髓腔结构。

推测在股骨横向增长过程中,外骨膜进行骨膜下的附加性生长,产生板层骨组织。这种板层骨组织缺少脉管结构。

但是在骨的内部改建过程中,完全看不到骨内膜作用的痕迹。所有的吸收作用完全是在骨组织内部进行的。其过程可能是由较小的吸收腔隙内部的破骨细胞破坏腔隙内的原有组织,使腔隙逐渐增大,直至融合,或在部分区域产生部分融合。其结果就是骨干中央没有一个较为完整的界面或环形骨板结构,只是腔隙的融合,或完全是这种融合后的残余——骨小梁结构。

总之,通过骨微观组织结构的研究,可以推断骨的一些附加性添加、吸收及骨内部的改造等生长过程。进而可以通过对物种或类群与其生理现象的关联性研究,总结出一般性规律,为化石生物的生理学的研究提供基础。

5.2 长骨组织类型的生理意义

5.2.1 孔子鸟骨组织及生理学意义

孔子鸟的骨组织结构与现生鸟类的非常类似,推测孔子鸟和现代鸟类在骨生长方式、生长速度和对外界环境较小的依赖等方面的相似性,从而推测孔子鸟应具有较快的生长方式和较高的新陈代谢水平及具有一定飞行能力(张福成等, 1998)。

5.2.2 孔子鸟骨组织与其它几种化石鸟类的异同及意义

孔子鸟的骨组织结构特征与产于周口店的鸡形目鸟类(中更新世)、山东沂南的上新世的鸟类、*Paracathartes* (北美始新世, Houde, 1988)、*Lithornis* (北美始新世, Houde, 1988) 及 *Hesperonis* (美洲晚白垩世, Houde, 1987) 的具有非常类似的构造。尽管它们之间也有一些细微变化,但是都属于高度脉管化的纤维——板层骨组织或编织——板层骨组织,可以

在现生鸟类中找到可对比的种类(Foot, 1916)。

但是,所有上述的化石种类和现生种类都与产于南美的巴塔哥尼亚鸟(*Paragopteryx deferrariisi*)和反鸟(*Enantiornithes* indet., PVL-4237, Chinsamy *et al.*, 1994, 1995a)的骨组织结构截然不同。这种不同,一方面说明早期鸟类内外结构进化的不同步性,另一方面也说明早期鸟类生理及系统演化的一定关系及其与恐龙的关系(张福成等, 1998)。

产于南美的这两类鸟类与其它所有的化石种类和现生种类在骨组织结构上的截然不同说明至少在孔子鸟生活的时代,鸟类就已经在骨组织结构的系统演化上具有两条不同路线,进而推断它们在生理系统演化上也有类似的结果。

当然,对产于南美的这两类鸟类的骨组织结构的原始性,也不能排除它们是一种逆进化的结果或者其他可能,在此基础上的一些推测就会不同于上述的推论。总之,由于研究材料和已经发表的材料所限,上述的任何推测都可能是暂时和不完整的,需要对更多的化石种类进行骨组织学方面的研究。

5.2.3 北票龙的骨组织结构及意义

古组织学的研究涉及到有关恐龙的是否为温血动物的争论。认为恐龙是温血动物的一个主要基点是,一些恐龙的骨组织结构非常类似于现生的哺乳动物和鸟类,而在现生的爬行动物中找不到可对比的种类(Enlow *et al.*, 1956, 1957, 1958, 1962; Bakker, 1972; Ricqlès, 1974)。当然反对者也存在(Chinsamy *et al.*, 1995a)。

北票龙的骨组织结构与现生的哺乳动物和鸟类及孔子鸟具有相似之处:含有大量的哈弗氏脉管、次级骨组织改造程度非常高、具有次生性的内环骨板;但是也有不同之处:内环骨板反转线内侧的骨松质样的结构的腔隙非常大,这未见于所发表的鸟类,不论是现生还是化石种类。它可能反映了与孔子鸟不同的生长方式。

北票龙的骨组织结构的骨松质也不同于扬子鳄的。前者的骨松质是纤维-板层联合体被吸收、沉积后形成的;后者的则是在板层-带骨联合体上形成的,两者的形成基础是不同的。另外,北票龙的松质骨骨髓腔一侧因为具有内环骨板而具有一个完整的骨髓腔;而扬子鳄不具有类似结构,骨髓腔与骨松质内的大小腔隙相通。

总之,仅就骨组织结构而言,北票龙与现生哺乳动物、鸟类及孔子鸟具有更多的相似性,而不同于现生爬行动物,包括扬子鳄的。推测北票龙在生理上应该更接近于内温动物,而不是相反。

5.2.4 两个难题

在古组织学与古生理学研究的理论上,如何正确评价古生物与现生生物及其环境的一一对应关系可能是该门学科最亟待解决的问题。

对古组织学、古生理学的研究必然要涉及古生物和现生生物的分类系统及其所应用的假说、理论及方法。组织学与形态学或在形态学基础上的分类学是两种不同水平上的研究,所以任何涉及古组织学或古生理学与系统分类的一些关联性推论或假说都是需要慎重求证的。在古鸟类组织学原始资料不足的情况下,就更应该如此。随着骨组织原始资料的不断积累、原始资料基础上理论不断发展,及其它们之间的协同促进,一定会对鸟类起源、进化及一些种类的绝灭等理论提供更完整的补充或修正资料。

致谢 金帆、赵宏、娄玉山、段雨霞等先生提供技术帮助或审阅、修改文稿并提出中肯建议,作者致以衷心感谢!

参 考 文 献

- 上海第一医学院主编, 1981. 组织学. 北京: 人民卫生出版社. 213-263.
- 张福成, 侯连海, 欧阳涟, 1998. 孔子鸟(*Confuciusornis*)骨骼微观组织结构初步研究. 古脊椎动物学报, **36**(2): 126-135.
- 段雨霞, 1987. 脊椎动物化石标本薄片制作法. 古脊椎动物与古人类, **19**(4): 372-373.
- Bakker R T, 1972. Anatomical and ecological evidence of evidence of endothermy in dinosaurs. *Nature*, **238**: 81-85.
- Buffrenil V, Ricqlès A de, Ray C E, Domning D P, 1990. Bone histology of the ribs of the Archæocetes (Mammalia; Cetacea). *J. Vert. Paleont.*, **10**(4): 455-466.
- Chen P J, Dong Z M, Zhen S N, 1998. An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. *Nature*, **391**(8): 147-152.
- Chiappe L M, 1998. Aves. In: Currie, P. J. and K. Padian (eds.). *Encyclopedia of Dinosaurs*. San Diego: Academic Press. 32-38.
- Chinsamy A, Chiappe L M, Dodson P, 1994. Growth rings in Mesozoic birds. *Nature*, **368**: 196-197.
- Chinsamy A, Chiappe L M, Dodson P, 1995a. Mesozoic avian bone microstructure; physiological implications. *Paleobiology*, **21**(4): 561-574.
- Chinsamy A, Dodson P, 1995b. Inside a dinosaur bone. *Am. Scientist*, **83**(2): 174-180.
- Chinsamy A, Raath M A, 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Palacont. Afr.* **29**: 39-44.
- Enlow D H, 1954. A plastic-seal method for mounting sections of ground bone. *Stain Technol.*, **29**(1): 21-22.
- Enlow D H, Brown S O, 1956. A comparative histological study of fossil and Recent bone tissue. Part 2. *Texas J. Sci.*, **8**(4): 405-443.
- Enlow D H, Brown S O, 1957. A comparative histological study of fossil and Recent bone tissue. Part 3. *Texas J. Sci.*, **9**(2): 186-214.
- Enlow D H, Brown S O, 1958. A comparative histological study of fossil and Recent bone tissue. Part 1. *Texas J. Sci.*, **10**(2): 187-230.
- Enlow D H, Brown S O, 1962. Functions of the Haversian systems. *Amer. Jour. Anatomy*, **110**: 268-306.
- Feduccia A, 1996. *The Origin and Evolution of Birds*. New Haven: Yale University Press. 1-138.
- Foot M D, 1916. *A contribution to the comparative histology of the femur*. Washington: The Smithsonian Institution. 1-242.
- Hou L H, Zhou Z H, Martin L D *et al.*, 1995. A beaked bird from the Jurassic of China. *Nature*, **377**: 616-618.
- Houde P, 1987. Histological evidence for the systematic position of *Hesperornis* (Odontornithes; Hesperornithiformes). *Auk*, **104**: 125-129.
- Houde P, 1988. *Paleognathous birds from the Early Tertiary of the Northern Hemisphere*. Cambridge, Massachusetts, Nuttall Club Monogr. 1-148.
- Martin L D, 1984. The origin of birds and of avian flight. In: *Current Ornithology*, vol. 1. New York: Plenum Press. 105-129.
- Ostrom J H, 1970. *Archaeopteryx*: Notice a "new" specimen. **170**: 537-538.
- Ostrom J H, 1979. Bird flight: How did it begin? *Amer. Sci.*, **67**: 46-56.
- Padian K, Chiappe L. M, 1998. The origin and early evolution of birds *Biol. Rev.*, **73**: 1-42.
- Peabody F E, 1961. Annual growth zones in living and fossil vertebrates. *J. Morphology*, **108**(1): 11-62.
- Ricqlès A De, 1974. Evolution of endothermy: histological evidence. *Evol. Theory*, **1**: 51.
- Ricqlès A De, 1980. Tissue structures of dinosaur bone-functional significance and possible relation to dinosaur physiology. In: Thomas, R. D. K. and E. C. Olson (eds.). *A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs*. AAAS Selected Sympos. No. 28. Boulder. Westview Press. 103-139.
- Spotila J R, Lommen P W, Bakken G S, Gates D M, 1973. A mathematical model for body temperatures of large reptiles: implications for dinosaur ecology. *Amer. Nat.*, **107**: 391-404.

SOME MICROSTRUCTURE DIFFERENCE AMONG *Confuciusornis*, *Alligator* AND A SMALL THEROPOD DINOSAUR, AND ITS IMPLICATIONS

ZHANG Fu-Cheng, XU Xing, LU Jun-Chang and OUYANG Lian

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044)

Key words: *Confuciusornis*, *Alligator*, Small Theropod Dinosaur, microstructure, physiology, growth

Abstract

There are dissimilar bone tissue patterns in different groups, on the basis of the study of the microstructure of *Confuciusornis* sp., *Alligator sinensis* and a small theropod dinosaur (IVPP V11559), which may reflect the dissimilar growth models among those groups. Those patterns include: A) big central medullary cavity, dense matrix bone wall, complete inner circumferential lamellae or lining bone; B) small central medullary cavity, cancellous bone wall, complete inner circumferential lamellae; C) very small central medullary cavity or none, cancellous bone wall, without inner circumferential lamellae or lining bone. These different patterns reflect their different growth patterns and relationship, including and between periosteal apposition growth, endosteal resorption and the inner bone remodeling.

The big central medullary cavity bone (pattern A) may reflected a fast growth and high efficiency growing mode, vice versa, if just concerning the growing character.

The bone tissue structure of the small theropod dinosaur (IVPP V11559) is quite similar to those of modern mammals and birds (including *Confuciusornis*), and rather different from the modern Chinese alligator. Those may suggest the growth patterns and physiology of the small theropod dinosaur (IVPP V11559) is more similar to those of mammals and birds, than to those of reptile.

The key problems are how to evaluate the logical relationship between the bone tissue structure and physiology of fossils and modern animals, and how to evaluate the environment changes in the long geological time span.

图 版 说 明

1. 孔子鸟股骨横切面, 示受挤压的情况(The transverse section of the femur *Confuciusornis* sp., shaped by matrix), $\times 16$ 。
2. 图 1 的局部放大, 孔子鸟股骨管状骨壁被压得贴合在一起(Local of fig. 1 in high magnification, the circular bony wall crushed into "two" parallel bony walls), $\times 80$ 。
3. 北票龙股骨横切面, 示编织骨和内侧的松质骨(The transverse section of the femur of a small theropod dinosaur, showing the woven bone and the inner cancellous bone tissue), IVPP V11559, $\times 12$ 。
4. 扬子鳄股骨横切面, 示内侧的松质骨和外侧的密质骨(The transverse section of the femur of *Alligator sinensis*, showing the cancellous and compact bone), $\times 15$ 。

