

Санкт-Петербургский государственный университет

Биологический факультет

Кафедра зоологии позвоночных

Бойцова Елизавета Андреевна

**Онтогенетические изменения в гистологии костей конечностей
орнитомимида (*Theropoda, Ornithomimidae*) из позднего мела
Узбекистана.**

Выпускная квалификационная работа бакалавра

по направлению подготовки биология

Работа выполнена на кафедре
зоологии позвоночных СПбГУ

Научный руководитель:
доцент кафедры
зоологии позвоночных СПбГУ,
к. б. н. Скучас Павел Петрович

Санкт-Петербург

2017

ОГЛАВЛЕНИЕ

1. Введение.....	3
2. Материалы и методы.....	7
3. Гистологические особенности строения костей конечностей тетрапод.....	11
3.1. Основные понятия, используемые для описания гистологического строения костей.....	11
3.2. Особенности гистологии костей конечностей теропод (Dinosauria, Theropoda).....	16
4. Результаты.....	18
5. Обсуждение.....	33
5.1. Вариабельность в гистологии бедренных костей биссектинского орнитомимида.....	33
5.2. Онтогенетические изменения в гистологии костей биссектинского орнитомимида.....	34
5.3 Сравнение гистологии костей биссектинского орнитомимида с другими орнитомимидами.....	36
5.4. Медуллярная кость у биссектинского орнитомимида.....	38
6. Выводы.....	41
7. Благодарности.....	42
8. Список использованной литературы.....	43

1. Введение

Тероподы – это группа бипедальных ящеротазовых динозавров, включающая птиц (Osmólska et al., 1972; Padian, 2004). Они были широко распространены в юрском и меловом периодах и имели широкий диапазон размеров, различные морфотипы и пищевые специализации (Fastovsky, Smith, 2004; Weishampel et al., 2004; Zanno, Makovicky, 2011).

Эффективным методом для разностороннего изучения палеобиологии теропод являются гистологические исследования их костей. Этот метод позволяет изучать физиологические особенности – терморегуляторные возможности (Chinsamy, 1990; Chinsamy, Hillenius, 2004), стратегии роста, возраст (Erickson, 2005; Bybee et al., 2006; Erickson et al., 2006), время достижения половой зрелости (Lee, Werning, 2008), половой диморфизм (Schweitzer et al., 2005), состав и численность особей в популяциях и поведение (Erickson et al., 2006; Varricchio et al., 2008; Ibricic et al., 2013; Ibrahim et al., 2014). Несмотря на многочисленные гистологические исследования костей теропод, онтогенетические изменения в гистологии этой группы изучены не столь подробно по сравнению с другими крупными группами динозавров, такими как орнитоподы и завроподы (Horner et al., 2000; Klein, Sander, 2008; Stein et al., 2010; Zhao et al., 2013).

Орнитомимиды – группа целурозавровых теропод близкородственная *Maniraptora* (Makovicky et al., 2004; Рис. 1). Орнитомимиды характеризуются уникальной комбинацией морфологических черт, таких как наличие пропорционально небольшого черепа с крупными орбитами, наличие беззубых челюстей, при жизни покрытых кератиновым клювом, длинная шея и приспособленные к бегу мощные задние конечности. Эти признаки определяют их внешнее сходство с современными крупными нелетающими птицами (Osborn, 1917; Nicholls, Russell, 1958; Osmólska et al., 1972; Russell, 1972; Kobayashi et al., 1999; Norell et al., 2001; Makovicky et al., 2004; Barrett, 2005; Longrich, 2008).

В ходе экспедиций, возглавляемых Л.А. Несовым (1977-1994) и международной Узбекско-Российско-Британско-Американско-Канадской (URBAC) экспедицией (1997-2006) в пустыне Кызылкум (Узбекистан), в отложениях верхнемеловой (турон) биссектинской свиты был собран значительный материал по орнитомимидам, включающий в себя более 800 образцов. Данный материал представляет собой изолированные краниальные и посткраниальные кости, отнесённые к одному формально неопisanному таксону (Sues, Averianov, 2016). Согласно результатам филогенетического анализа, орнитомимид из биссектинской свиты занимает сравнительно базальное положение среди представителей семейства *Ornithomimidae*, между *Archaeornithomimus asiaticus* и *Sinornithomimus dongi* (оба вида из позднего мела Китая) (Sues, Averianov, 2016; Рис. 2).

Массовый материал по биссектинскому орнитомимиду дает возможность изучать возрастные изменения не только скелетных элементов, но и изменения гистологии костей в онтогенезе.

Таким образом, целью работы является выявление онтогенетических изменений в гистологии костей конечностей биссектинского орнитомимида.

Для этого предполагалось решить следующие задачи:

- детально описать гистологические срезы разноразмерных бедренных костей биссектинского орнитомимида;
- сравнить гистологическое строение костей биссектинского орнитомимида с таковым у других орнитомимид;
- выявить палеобиологические особенности биссектинского орнитомимида;
- реконструировать эволюционные тенденции в гистологическом строении костей представителей семейства *Ornithomimidae*.

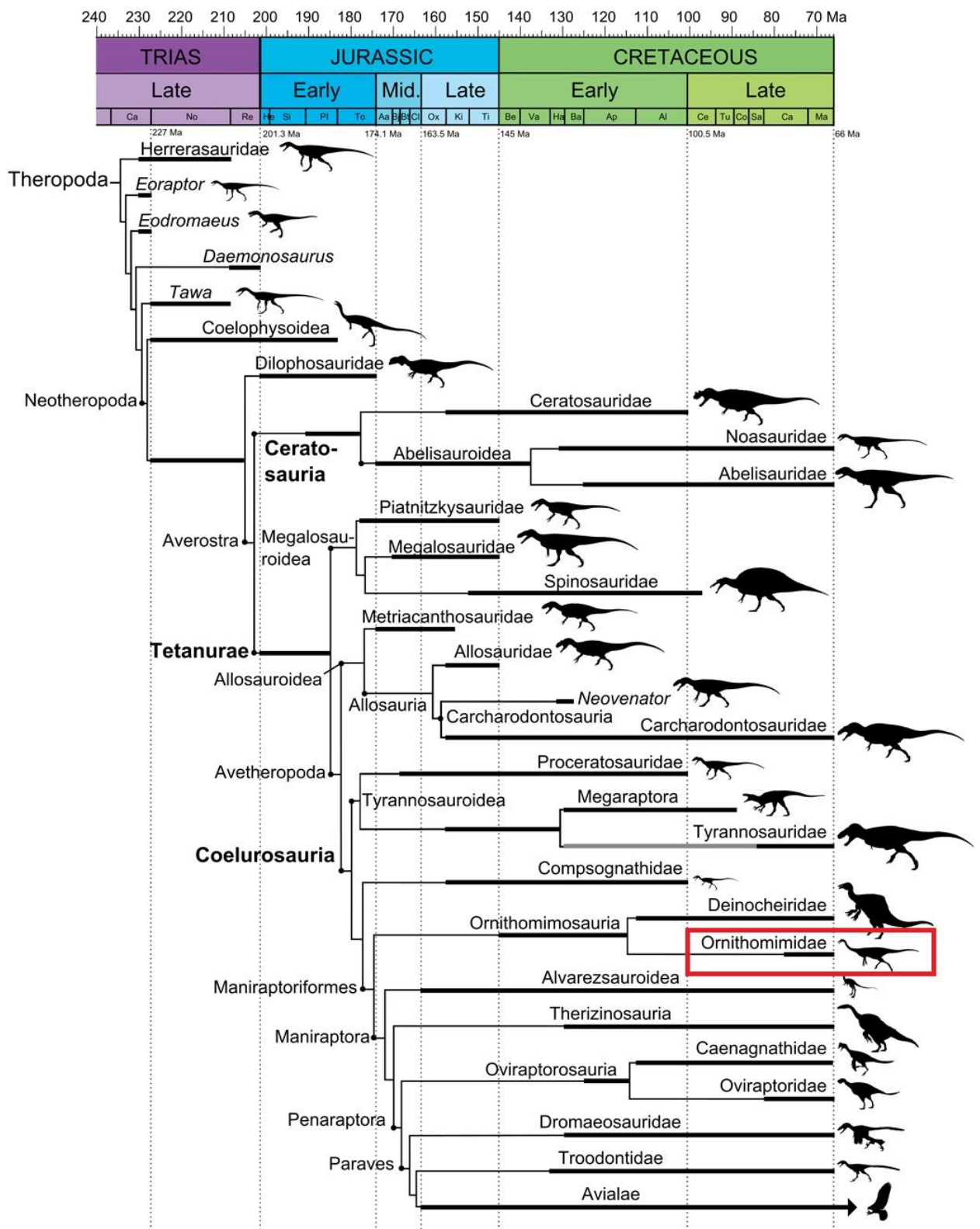


Рисунок 1. Филогенетическое дерево теропод (взято из Hendrickx et al., 2015). На дереве отмечено положение семейства Ornithomimidae.

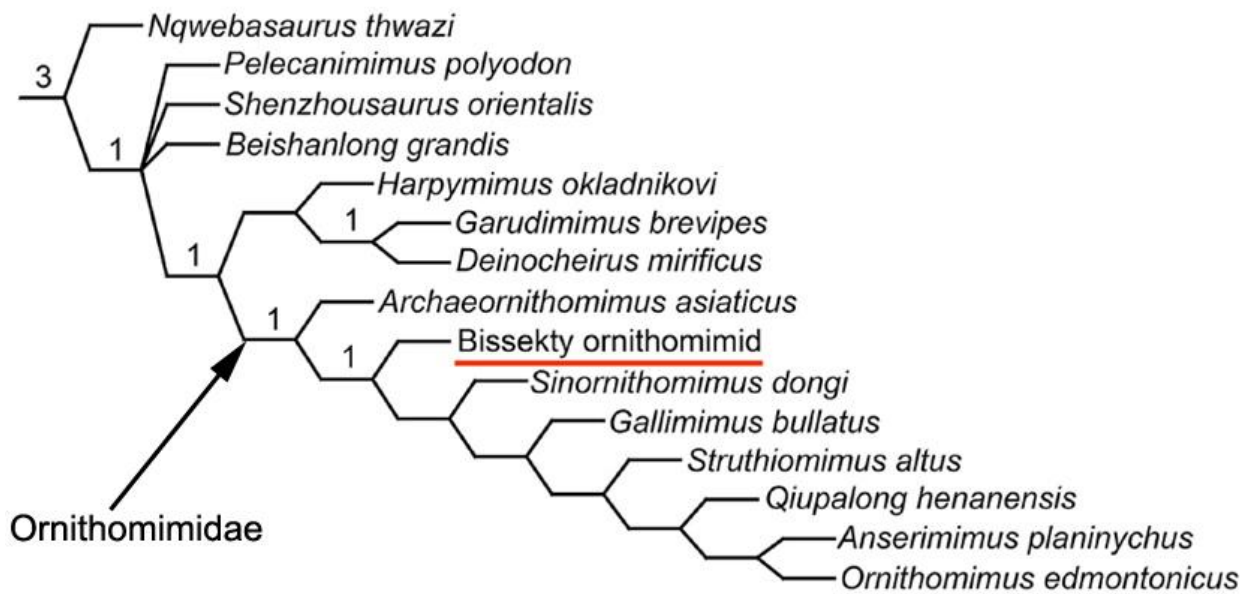


Рисунок 2. Положение биссектинского орнитомимида внутри Ornithomimosauria (взято из Sues, Averianov, 2016, с изменениями).

2. Материалы и методы

2.1. Характеристика материала. Многочисленный материал по орнитомимидам из отложений биссектинской свиты местонахождения Джаракудук представлен, в основном, изолированными элементами краниального и посткраниального скелета. Материал собран методами поверхностного сбора в ходе палеонтологических экспедиций, возглавляемых Л. А. Несовым и участниками международной экспедиции URBAC в пустыне Кызылкум (Узбекистан). Морфология бедренных костей биссектинского орнитомимида описана в работе Зюса и Аверьянова (Sues, Averianov, 2016).

2.2. Метод подготовки тонких срезов. Для палеогистологического исследования были сделаны тонкие срезы девяти разноразмерных бедренных костей биссектинского орнитомимида. В исследовании использовались только фрагменты бедренных костей. Для минимизации повреждения материала срезы сделаны с участков, наиболее близких к поверхностям слома, поэтому уровни среза для некоторых костей различаются (Рис. 3). Перед изготовлением срезов, у каждого образца измерялась ширина дистального эпифиза и диаметр дистальной части диафиза (Табл. 1). На основании опубликованных измерений целых бедренных костей биссектинского орнитомимида (Sues, Averianov, 2016), были посчитаны примерные длины бедренных костей, использованных в исследовании (Табл. 1). Образцы бедренных костей были разделены на три класса: малоразмерные - а, среднеразмерные - б, крупноразмерные - в. Образцы бедренных костей сфотографированы для сохранения информации о морфологии костей до нанесения повреждений в ходе изготовления срезов.

Для исследования были сделаны поперечные срезы всех образцов бедренных костей, а также продольные срезы некоторых костей для исключения ошибок в определении типов первичной костной ткани (Stein, Prondvai, 2014). С целью выявления гистовариабельности в пределах одного костного элемента, на одной среднеразмерной кости (экземпляр ZIN PH 304/16) сделано два дополнительных среза в середине проксимальной части диафиза и в дистальной части диафиза (Рис. 3, Табл. 1).

Методика проведения подготовки тонких срезов изложена в работах Чинзами и Раата (Chinsamy, Raath, 1992) и Ламма (Lamm, 2013). Срезы сделаны во Всероссийском научно-исследовательском геологическом институте имени А. П. Карпинского.

Этапы подготовки срезов:

1. Заливка части образца эпоксидной смолой для укрепления структуры ткани во избежание растрескивания в ходе распиливания, которое может повлечь за собой изменение микроанатомической структуры срезов.

2. Отделение части образца, залитого в смолу, от основного фрагмента кости.
3. Шлифовка одной стороны среза шлифовальными дисками разной абразивности.
4. Приклеивание образца к предметному петрографическому стеклу с матовой поверхностью, обеспечивающей лучшее оптическое разрешение.
5. Удаление (спиливание) излишка образца, до толщины среза приблизительно в 1 мм.
6. Шлифовка внешней поверхности до одинаковой толщины. В зависимости от оптических свойств кости, связанных с особенностями сохранности, толщина составляет от 120 μm до 20 μm .
7. Приклеивание покровного стекла для лучшей сохранности среза.
8. Маркировка предметного стекла с указанием названия, номера среза и уровня, на котором он сделан.

Готовые срезы изучены и сфотографированы с помощью светового поляризационного микроскопа (Leica 4500, Leica Microsystems, Wetzlar, Germany) в ресурсном центре «Геомодель» (Санкт-Петербургский государственный университет).

2.3 Место хранения материала. Использованный в работе костный материал хранится в палеогерпетологической коллекции Зоологического института РАН (ZIN PH), в Санкт-Петербурге. Подготовленные для исследования срезы хранятся на кафедре зоологии позвоночных СПбГУ.

2.4. Сокращения названий институтов. ЗИН – Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург; СПбГУ – Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург.

2.5 Терминология. В работе используется палеогистологическая терминология из публикаций: Francillon-Vieillot et al. (1990), Prondvai et al. (2014), Stein, Prondvai (2014).

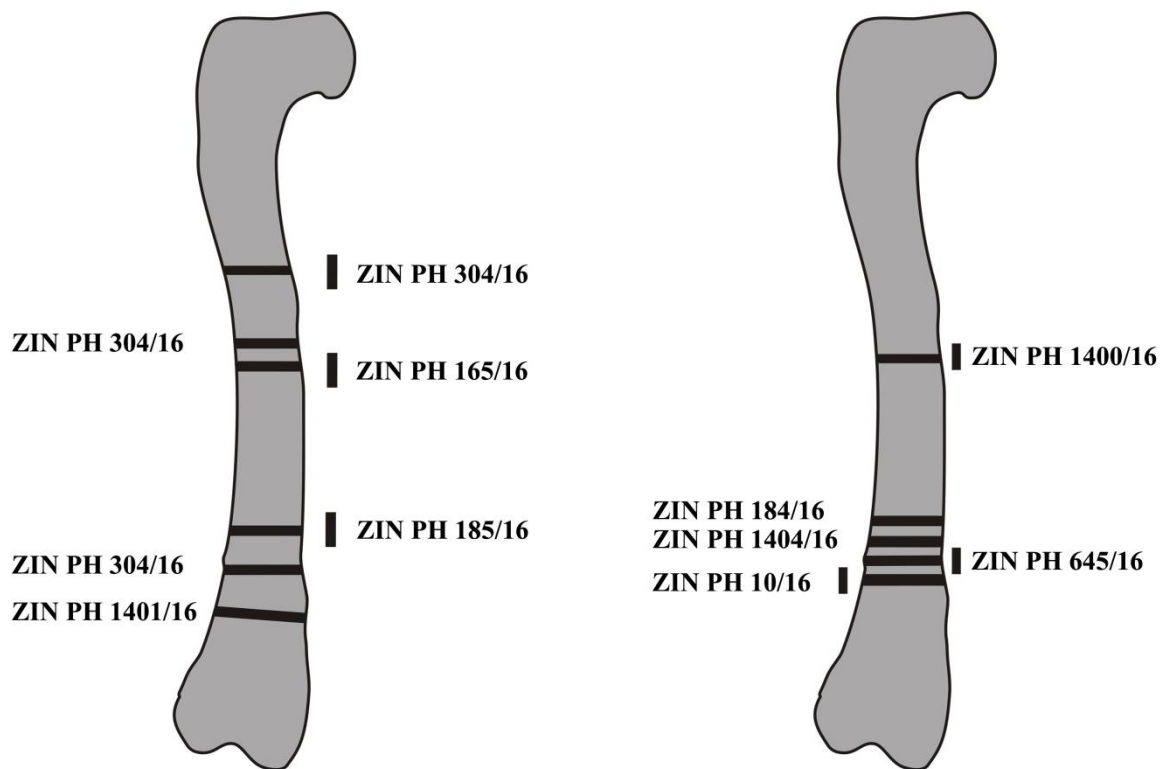


Рисунок 3. Схематичное изображение бедренной кости орнитомимида из биссектинской свиты, с отмеченными уровнями срезов.

Таблица 1. Перечень и размерные характеристики изученных образцов бедренных костей.

Материал	Ширина эпифиза (мм)	Диаметр дистальной части диафиза (мм)	Приблизительная длина кости (мм)	Размерный класс	Ориентация среза
ZIN PH 165/16	14	10	72	а	Поперечный, продольный
ZIN PH 185/16	25	20	129	б	Поперечный, продольный
ZIN PH 1401/16	26	21	134	б	Поперечный
ZIN PH 304/16	32	22	165	б	Три поперечных, продольный
ZIN PH 184/16	42	27	216	в	Поперечный
ZIN PH 1404/16	45	33	232	в	Поперечный
ZIN PH 1400/16	47	34	242	в	Поперечный, продольный
ZIN PH 645/16	56	39	288	в	Поперечный, продольный
ZIN PH 10/16	62	50	319	в	Поперечный, продольный

3. Гистологические особенности строения костей конечностей тетрапод

3.1. Основные понятия и термины, используемые в описании гистологического строения костей

Внутреннюю организацию кости изучают на разных уровнях и с точек зрения разных структур и компонентов кости (Francillon-Vieillot et al., 1990; Рис. 4).

На микроанатомическом уровне кость подразделяют на кортекс и костномозговую полость (=медуллярная полость). Кортекс имеет внешнюю (периостелиальную) часть, образующуюся за счёт центробежного прироста костной ткани, и внутреннюю (эндостелиальную), образующуюся за счёт центростремительного прироста. Соотношение периостелиальной и эндостелиальной зон может быть разным. Исходя из этого, в разных костях скелета разных позвоночных может варьировать соотношение толщины кортекса к диаметру костномозговой полости. Величина, по которой принято оценивать и сравнивать это соотношение – кортико-диафизарный индекс, равный отношению толщины кортекса к радиусу среза. В ходе развития кости при её росте в кортексе начинаются процессы резорбции, за которые ответственны клетки макрофаги костной ткани – остеокласты. В процессе резорбции внутренней части кортекса происходит расширение медуллярной полости, а во внешней части продолжается периостеальный прирост. Таким образом, осуществляется рост кости в толщину. Процессы резорбции могут затрагивать не только внутреннюю поверхность, но и сам кортекс. Так, при резорбции в области кровеносных сосудов кости возникает губчатая структура кортекса и на основании степени и обширности губчатого слоя кортекса судят о степени плотности кости, которая влияет на биомеханические особенности костной ткани. Особенно это важно при распределении веса в пределах скелета у водных животных (Houssaye et al., 2016).

На уровне организации костной ткани принято выделять несколько типов матрикса по степени упорядоченности в нём волокон (Francillon-Vieillot et al., 1990). Первый тип матрикса – рыхло-волокнистый (woven-fibred bone). Для него характерна разнонаправленная ориентация волокон, наименьшая плотность, содержание лакун остецитов неправильной, в большей степени, округлой формы. Данный тип матрикса откладывается в момент быстрого роста кости, преобладает в костях молодых особей во время активного роста.

Второй тип матрикса – параллельно-волокнистый (parallel-fibred bone). Волокна в этом матриксе располагаются параллельно, лакуны остецитов имеют более вытянутую

веретенообразную форму. Параллельно-волокнистый матрикс имеет наиболее плотную и упорядоченную структуру по сравнению с рыхло-волокнистым матриксом, поэтому скорость отложения костной ткани такой структуры ниже. Часто эти два типа матрикса можно обнаружить вместе. Они формируют фибро-ламеллярный комплекс (fibrolamellar complex) в быстро растущих костях (Stein, Prondvai, 2014). В этом комплексе параллельно-волокнистый матрикс откладывается вокруг полостей сосудов, образуя первичные остеоны, а рыхло-волокнистый матрикс заполняет пространство между ними. В зависимости от скорости роста кости на разных стадиях онтогенеза соотношение этих типов матрикса может различаться.

Третий тип костного матрикса – ламеллярный (lamellar bone). Он состоит из параллельно расположенных друг относительно друга пластинок. В каждой пластинке волокна однонаправлены, при этом пластинки располагаются таким образом, что волокна одной пластинки относительно другой направлены под разными углами. Ламеллярный матрикс имеет максимальную плотность среди других типов и самую низкую скорость формирования. Наличие этого матрикса свидетельствует о медленных темпах роста кости.

Костный матрикс принято подразделять на первичный и вторичный (Francillon-Vieillot et al., 1990). Под первичным подразумевается матрикс, образованный в ходе периостелиальных отложений. В состав первичной кости могут входить все типы выше перечисленных матриксов. Вторичным считается любое эндостелиальное окостенение, которое чаще всего имеет ламеллярную структуру матрикса, но бывают исключения. Также вторичная кость образуется в результате замещения первичной костной ткани на вторичную. Матрикс такой кости имеет ламеллярную структуру. В ходе замещения происходит образование вторичных остеонов (= Гаверсовых систем) и, впоследствии, Гаверсовой кости. Полностью замещённую первичную кость на вторичную принято считать гистологически зрелой. Замещение в ходе развития кости начинается во внутренних частях кортекса и далее распространяется во внешние его части. Вторичные остеоны могут повторно подвергаться резорбции и новому отложению костной ткани, в таком случае генераций вторичных остеонов может быть несколько. Если в ходе преобразования костной ткани резорбируется больше костного матрикса, чем откладывается вновь, то формируются кровеносные лакуны с тонкими трабекулами, образующими губчатую структуру кости.

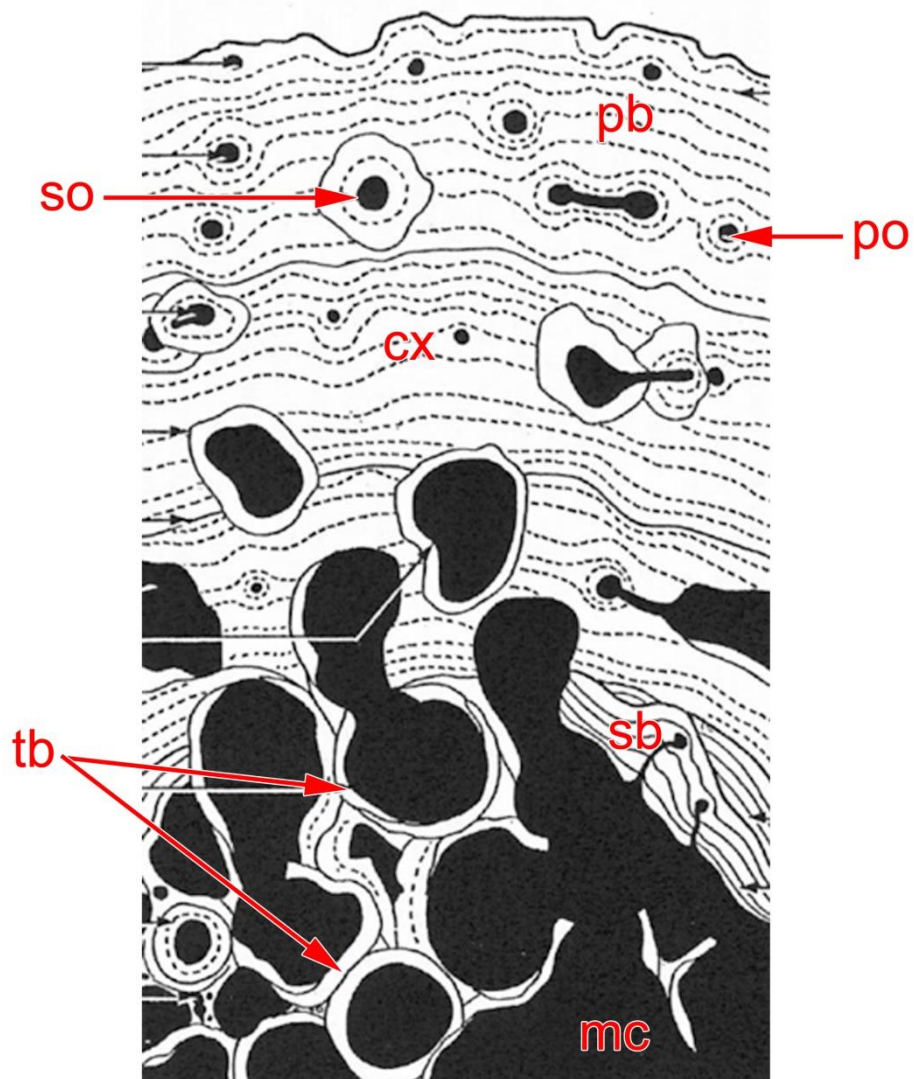


Рисунок 4. Схема организации внутренних структур кости (взята из Francillon-Vieillot et al., 1990, с изменениями). Обозначения: cx – кортекс; mc – костномозговая полость (=медуллярная полость); pb – первичная кость; po – первичный остеон; sb – вторичная кость; so – вторичный остеон (=Гаверсова система).

Важным элементом в организации костной ткани является васкуляризация. В это понятие входит характер кровеносной сети и связанные с ней особенности реорганизации костного матрикса. На основе ориентации сосудов в костном матриксе принято выделять разные типы васкуляризации (Рис. 5). Продольно ориентированные сосуды могут располагаться хаотично в кортексе, а могут более упорядоченно – кольцами, радиально (Рис. 5А-В). Поперечно ориентированные сосуды могут располагаться по окружности и радиально расходиться (Рис. 5Г, Д). В костях возможны комбинации разных типов направленности сосудов, которые, анастомозируя между собой формируют кровеносную сеть. В соответствие с этим выделяют ламинарную, плексиформную и ретикулярную васкуляризацию (Рис. 5Е-З). Ламинарная васкуляризация образована многочисленными продольно ориентированными сосудами с кольцевыми анастомозами и с небольшим количеством радиальных анастомозов между ламинами. Плексиформная васкуляризация отличается от ламинарной наличием большего количества радиальных анастомозов. Ретикулярная васкуляризация характеризуется наличием разнонаправленных, косо расположенных сосудов с неравномерным анастомозированием.

Неравномерные темпы роста в течение жизни влияют на структуру первичной кости организмов. Отражается скорость роста наличием меток роста, таких как линии замедления роста (*annuli*) и линий остановок роста (*lines of arrested growth, LAG's*) (Рис. 6). Линии замедления роста возникают при временном снижении скорости отложения матрикса и могут прослеживаться не на всём протяжении кортекса, а локально. Линии остановки роста возникают при полном прекращении отложения костного матрикса. Считается, что линии остановки роста возникают при наиболее неблагоприятных условиях, связанных с сезонностью климата. Таким образом, выделяют целый метод подсчёта возраста особей на ископаемом материале – скелетохронология (Hornier et al., 1999). В ходе онтогенеза линии остановки роста во внешних частях кортекса начинают располагаться ближе друг к другу, на поверхности сильно сближаются, образуя внешнюю фундаментальную систему (*fundamental external system*). Её наличие свидетельствует о замедлении роста и достижении особью размеров близких к максимальным.

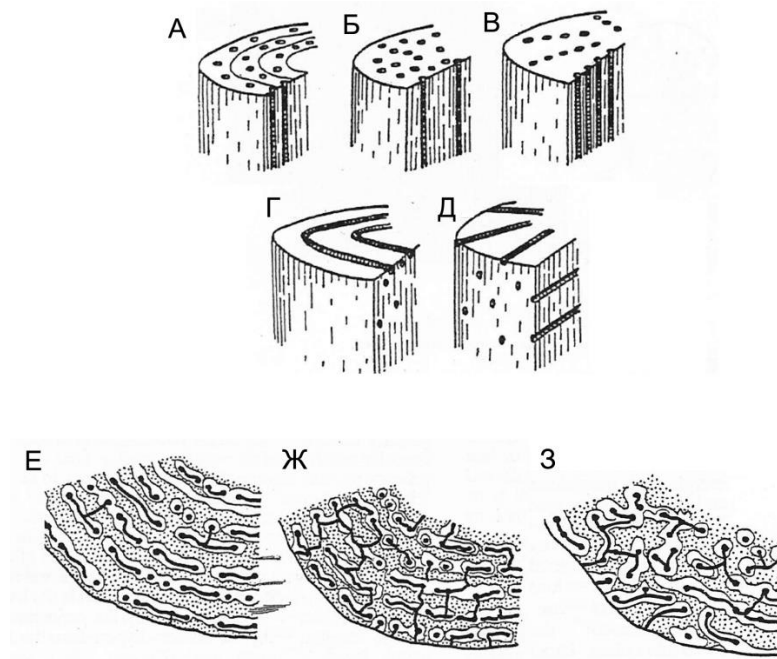


Рисунок 5. Схема типов васкуляризации (взята из Francillon-Vieillot et al., 1990, с изменениями); А-В – продольно ориентированные сосуды; Г, Д – поперечно ориентированные сосуды; Е-З – комбинации сосудов разной направленности; А – кольцевое расположение продольных сосудов; Б – хаотичное расположение продольно ориентированных сосудов; В – радиально расходящиеся продольной ориентации сосуды; Г – расположенные по окружности сосуды поперечной ориентации; Д – радиальные поперечно ориентированные сосуды; Е – ламинарная васкуляризация; Ж – плексиформная васкуляризация; З – ретикулярная васкуляризация.

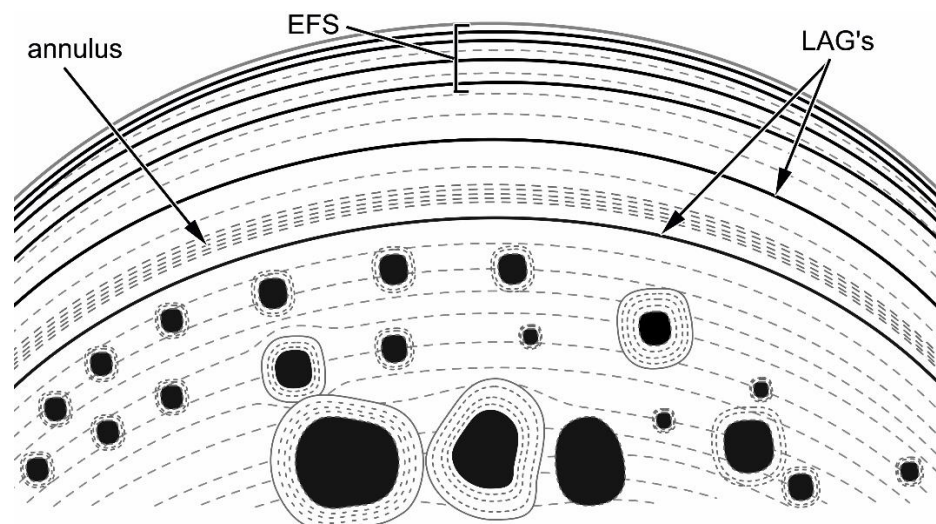


Рисунок 6. Схема кортекса с метками роста. Обозначения: annulus – линия замедления роста; EFS – внешняя фундаментальная система; LAG's – линии остановки роста.

3.2. Особенности гистологии костей конечностей теропод (Dinosauria, Theropoda)

Исследования гистологии костей базальных теропод единичны и представлены описанием нескольких срезов двух сравнительно некрупных (до 2 м) представителей родов *Herrerasaurus* и *Coelophysis* (Chinsamy, 1990; Padian et al., 2004). Для них отмечается сильно васкуляризированный кортекс, фибро-ламеллярный матрикс, продольная ориентация сосудов с кольцевыми анастомозами. Среди базальных небольших теропод изучены единичные срезы представителей семейства Noasauridae *Limusaurus inextricabilis* (Xu et al., 2009) и *Masiakasaurus knopfleri* (Lee, O'Connor, 2013). Гистологическое строение представителей этого семейства сходно с другими изученными небольшими базальными тероподами. Присутствуют многочисленные сосуды продольной направленности, фибро-ламеллярный и параллельно-волокнистый матрикс кортекса. Кроме этого, в структуре костного матрикса отмечена ретикулярная и плексиформная васкуляризация и чередование обильно васкуляризированных зон со слабо васкулярированными. У таких крупных (от 5 м и более) и более продвинутых теропод как представители Allosauria (*Allosaurus fragilis* и *Acrocanthosaurus atokensis*) (Padian et al., 2004; Bybee et al., 2006; Lee, Werning, 2008; D'Emic et al., 2012) и базальных целурозавровых теропод Tyrannosauridae (*Tyrannosaurus rex*) (Horner, Padian, 2004; Schweitzer et al., 2005; Bybee et al., 2006) преобладает ламинарная и плексиформная васкуляризация, а кортекс состоит из быстро растущего фибро-ламеллярного матрикса. Сходная организация кортекса была выявлена среди крупных продвинутых целурозавровых теропод, например, у некоторых представителей семейства Ornithomimidae (Starck, Chinsamy, 2002; Varricchio et al., 2008; Zelenitsky et al., 2012; Cullen et al., 2014). У продвинутых теропод филогенетически близких к птицам, таких как Dromaeosauridae (Erickson et al., 2009; Brusatte et al., 2013) и Troodontidae (Varricchio, 1993; Padian et al., 2004; Erickson et al., 2009), строение кортекса зависит от размеров особей. У небольших особей преобладают продольно ориентированные сосуды (Padian et al., 2001; Erickson et al., 2009; Gao et al., 2012), у наиболее крупных – более разветвлённые типы васкуляризации и более быстрорастущий костный матрикс (Erickson et al., 2009). Среди птиц, у базальных представителей (*Archaeopteryx*, *Jeholornis*, *Sapeornis*, *Enantiornithes*) происходит уменьшение размеров тела, кость растёт медленнее, что выражается в наличии слабоваскуляризованного кортекса с продольно ориентированными сосудами (Chinsamy et al., 1995; Padian et al., 2001; Erickson et al., 2009). Для *Confuciusornis* характерно наличие фибро-ламеллярного комплекса, продольной и ретикулярной васкуляризации (Padian et al., 2001; de Ricqlès et al., 2003; Chinsamy et al., 2013). Тем не менее, темпы роста *Confuciusornis*

ниже, чем у неавиальных целурозавровых теропод, но сравнимы с современными крупными древненёбными птицами (Padian et al., 2001; de Ricqlès et al., 2003). У более продвинутых птиц помимо продольно ориентированных сосудов возникает ламинарная, ретикулярная васкуляризация. В связи с этим, темпы роста становятся выше, чем у более базальных птиц (Chinsamy et al., 1995; Padian et al., 2001; Wilson, Chin, 2014).

4. Результаты

4.1 Гистологическое описание

Бедренная кость самой маленькой особи (диаметр дистальной части диафиза 10 мм)

Бедренная кость маленькой особи ZIN PH 165/16 (срез сделан немного дистальнее середины диафиза; Рис. 3, 7) имеет сравнительно толстый кортекс, который построен из первичной костной ткани (наибольшая толщина кортекса – 1,45 мм). Кортекс окружает относительно крупную чётко выраженную костномозговую полость (наибольший диаметр костномозговой полости – 3,42 мм). Кортико-диафизарный индекс (толщина кортекса: радиус поверхности среза) составляет около 0,56. Кортекс образован первичной обильно васкуляризированной костной тканью. Лакуны кровеносных сосудов образованы первичными кровеносными каналами и, в большей степени, первичными остеонами на начальной стадии их формирования (Рис 7В). Отсутствуют ростовые метки - признаки замедления (annuli) или остановки роста (lines of arrested growth = LAG's). Первичная костная ткань образована фибро-ламеллярным комплексом (fibrolamellar complex) из параллельно-волокнистой кости (откладывается вокруг сосудов, образуя первичные остеоны) и рыхло-волокнистой кости (откладывается между первичными остеонами) (Рис. 7Е). Такая организация первичной костной ткани свидетельствует о быстром росте кости.

Бедренные кости среднеразмерных особей (диаметр дистальной части диафиза от 20 до 25 мм)

Бедренная кость среднеразмерной особи ZIN PH 185/16 (диаметр дистальной части диафиза около 20 мм; срез сделан на уровне дистальной части диафиза; Рис. 3, 8) имеет сравнительно тонкий кортекс (толщина около 1 мм) по сравнению с диаметром костномозговой полости (наибольший диаметр – 8 мм). Кортико-диафизарный индекс составляет около 0,28. Сохраняется обильная васкуляризация кортекса, однако изменяется характер васкуляризации – во внутренних частях кортекса продольно ориентированные сосуды, как у маленькой особи, а по направлению к внешним частям кортекса ориентация изменяется на располагающиеся по окружности сосуды, соединяющиеся радиальными анастомозами (Рис. 8Б). В средней части кортекса обнаружена одна ростовая метка – линия замедления роста (Рис. 8В). Первичный костный матрикс имеет иное соотношение компонентов фибро-ламеллярного комплекса тканей по сравнению с малоразмерной бедренной костью ZIN PH 165/16. Разница заключается в меньшем количестве рыхло-

волокнутого матрикса кости между первичными остеонами, сформированными параллельно-волокнустым матриксом, который развит в большей степени (Рис. 8Е). У бедренной кости ZIN PH 185/16 отсутствует костная ткань более ранней онтогенетической стадии в связи с расширением костномозговой полости путём резорбции внутренних частей кортекса. Наиболее глубокие части кортекса начинают подвергаться преобразованиям, в результате которых образуются вторичные остеоны и ламеллярный слой эндостелиального происхождения вокруг медуллярной полости (Рис. 8Г).

Гистологическое строение бедренной кости второй среднеразмерной особи ZIN PH 1401/16 (диаметр дистальной части диафиза около 21 мм, кортико-диафизарный индекс составляет около 0,36; срез сделан на уровне дистальной части диафиза; Рис. 3, 9) отличается от ZIN PH 185/16 высокой степенью преобразования кортекса (Рис. 9Б). Преобразования кортекса заключаются в замещении первичной костной ткани на вторичную с образованием плотно расположенных вторичных остеонов (формирующих Гаверсову кость) по всей поверхности, кроме небольшого участка во внешнем слое кортекса (Рис. 9Г). В перемедуллярной части кортекса процесс резорбции костной ткани наиболее интенсивный. В результате образуются полости резорбции и тонкие трабекулы ламеллярной структуры (формирование губчатой кости; Рис. 9В).

Гистологические срезы бедренной кости третьей среднеразмерной особи ZIN PH 304/16 (диаметр дистальной части диафиза около 22 мм) сделаны с трёх разных частей: с середины проксимальной части, посередине и с дистальной части диафиза (Рис. 3, 10-11).

Тонкий срез, сделанный на уровне проксимальной части диафиза (Рис. 10) имеет тонкий кортекс (наибольшая толщина составляет около 2 мм) по сравнению с диаметром костномозговой полости (наибольший диаметр – 11 мм; кортико-диафизарный индекс около 0,31). В организации первичной костной ткани кортекса прослеживается чередование обильно васкуляризованных и слабо васкуляризованных слоёв параллельно-волокнутой костной ткани (Рис. 10Б, В). Такое чередование соотносится с периодами быстрого и медленного роста костной ткани. В сильно васкуляризованных зонах сосуды располагаются преимущественно продольно, с радиальными и располагающимися по окружности анастомозами. Ориентированные по окружности среза сосуды располагаются на границах между обильно и слабо васкуляризованными зонами. Слабо васкуляризованная параллельно-волокнустая зона содержит ростовые метки. В отличие от особей меньшего размера (ZIN PH 185/16 и ZIN PH 1401/16) в образце отсутствуют

признаки преобразования костного матрикса, за исключением ламеллярного слоя вторичной костной ткани вокруг медуллярной полости (Рис. 10Г).

Кортекс средней части диафиза тонкий (наибольшая толщина около 3,6 мм; Рис. 11А-В) относительно диаметра костномозговой полости (наибольший диаметр – 10,3; кортико-диафизарный индекс составляет 0,39). Организация костного матрикса первичной костной ткани сходна с организацией в проксимальной части кости. Чередующиеся зоны разной плотности васкуляризации тоньше, чем в проксимальной части, и в связи с этим, ростовые метки расположены ближе друг к другу (Рис. 11В). На некоторых участках перемедуллярной области находится ламеллярный слой эндостелиальной костной ткани. В отличие от проксимальной части, на небольшом участке внутреннего кортекса небольшая зона подвергается вторичному замещению вторичными остеонами (Рис. 11Б).

Срез на уровне дистальной части диафиза (Рис. 11Г, Д) представлен практически полностью преобразованной костной тканью с плотно расположенными вторичными остеонами, образующими Гаверсову кость (наибольшая толщина кортекса – 5,8 мм; наибольший диаметр медуллярной полости – 14 мм; кортико-диафизарный индекс составляет около 0,26; Рис. 11Д). В ходе перестроек в перемедуллярной части кортекса образуются полости резорбции и тонкие трабекулы губчатой кости.

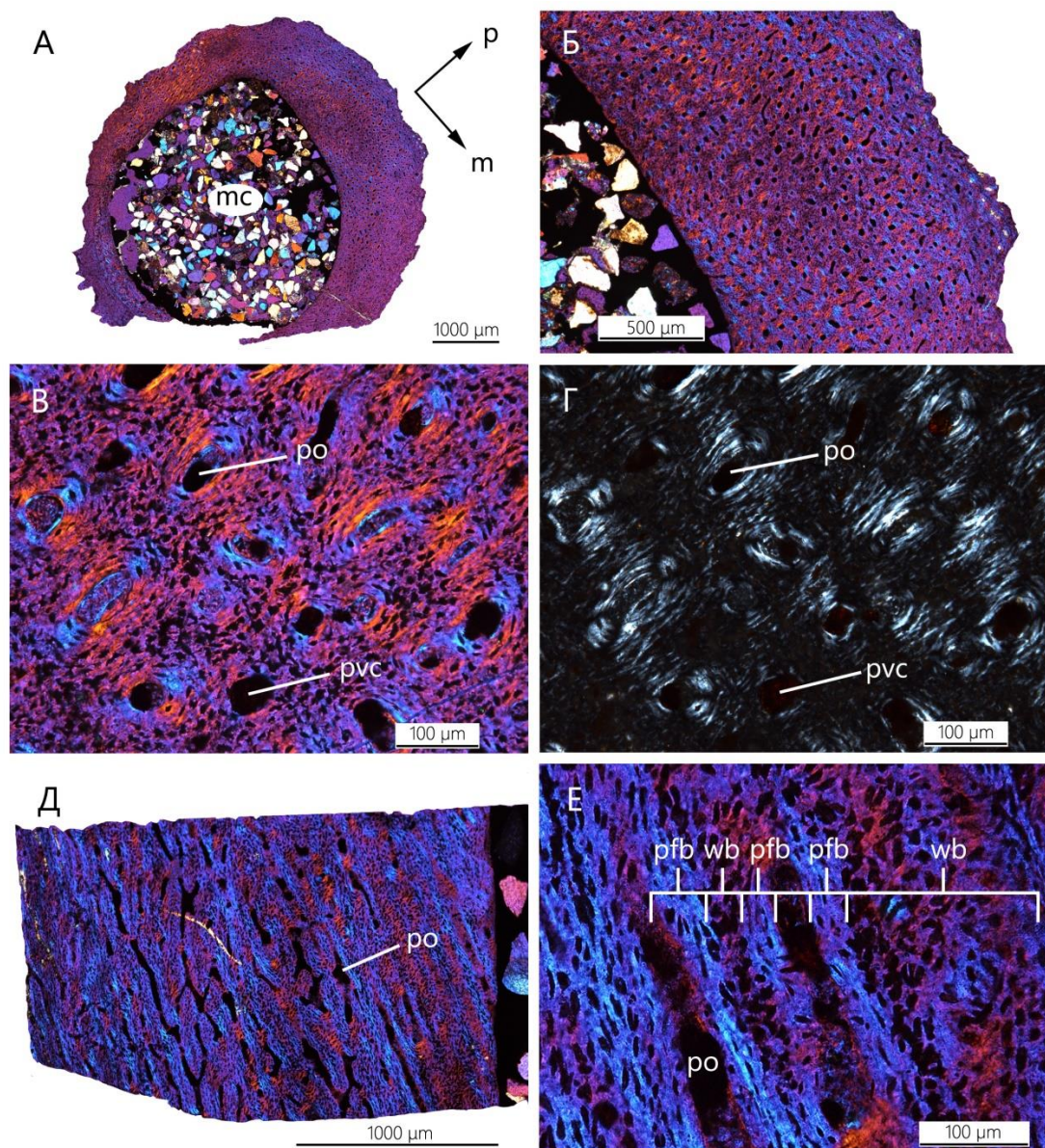


Рисунок 7. Гистологические срезы бедренной кости самой маленькой особи ZIN PH 165/16; А-Г – поперечные срезы; Д, Е – продольные срезы; А – общий микроанатомический вид среза (р – задняя сторона, m – медиальная сторона); Б – общий вид обильно васкуляризованного кортекса; В, Г – детали организации первичной костной ткани; Д – общий вид продольного среза кортекса с преимущественно продольно ориентированными первичными остеонами; Е – детали строения первичного костного матрикса, фибро-ламеллярный комплекс из двух типов матрикса: параллельно-волокнистого и рыхло-волокнистого; А-В, Д-Е – фотографии в поляризованном свете, проходящем через волновую пластинку; Г – фотография в поляризованном свете без волновой пластинки. Обозначения: mc – костномозговая полость (медуллярная полость); pfb – параллельно-волокнистая кость; po – первичный остеон; pvc – первичные кровеносные каналы; wb – рыхло-волокнистая кость.

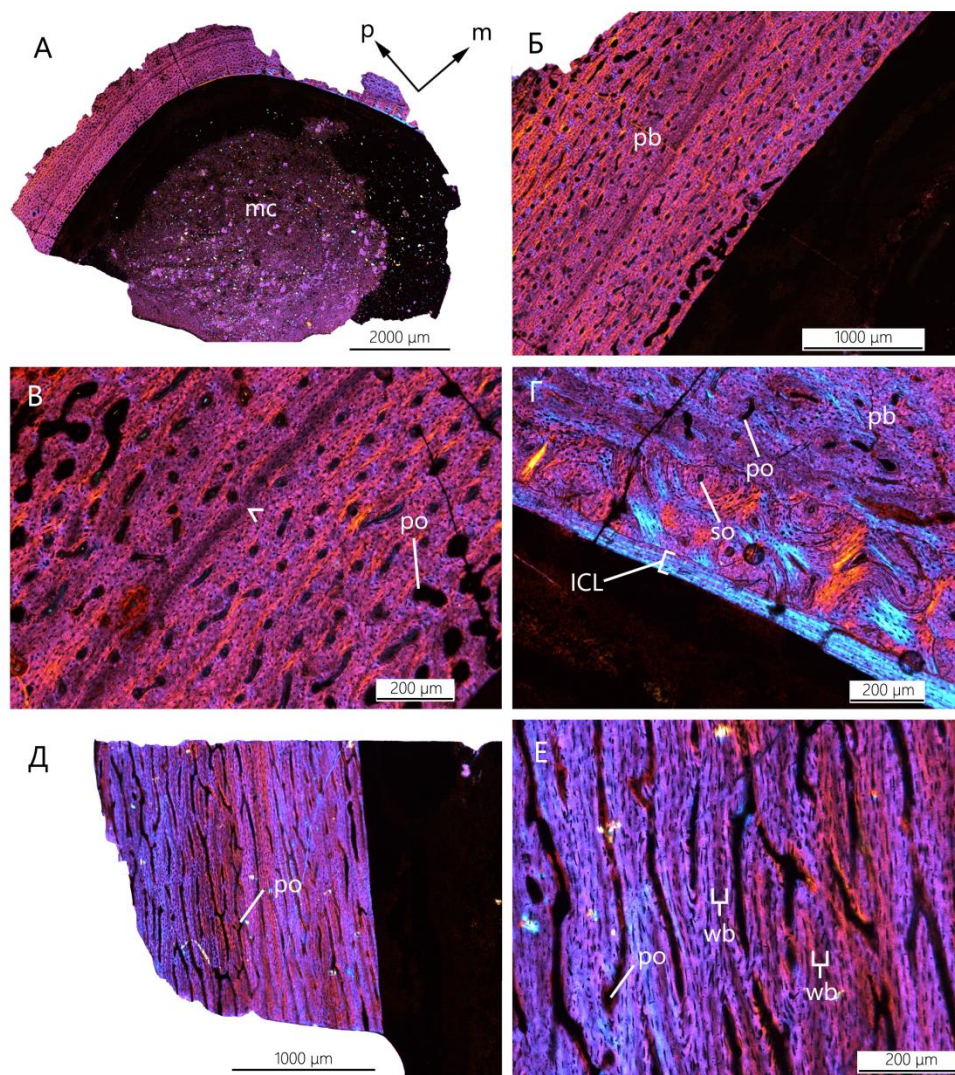


Рисунок 8. Гистологические срезы бедренной кости среднеразмерной особи ZIN PH 185/16; А-Г – поперечные срезы; Д, Е – продольные срезы; А – общий микроанатомический вид среза (р – задняя сторона, m – медиальная сторона); Б – общий вид обильно васкуляризованного кортекса со сменяющейся ориентацией сосудов во внешнем кортексе; В – детали организации первичной костной ткани, стрелкой указана линия замедления роста; Г – преобразование внутреннего кортекса, образование вторичных остеонов и ламеллярного слоя эндостелиального происхождения; Д – общий вид продольного среза кортекса; Е – детали строения первичного костного матрикса, образованного параллельно-волокнистым костным матриксом и остатками рыхло-волокнистого матрикса; все фотографии в поляризационном свете, проходящем через волновую пластинку. Обозначения: тс – костномозговая полость; ICL – ламеллярная костная ткань эндостелиального происхождения; pb – первичная кость; pfb – параллельно-волокнистая кость; po – первичный остеон; pvc – первичные кровеносные каналы; so – вторичный остеон; wb – рыхло-волокнистая кость.

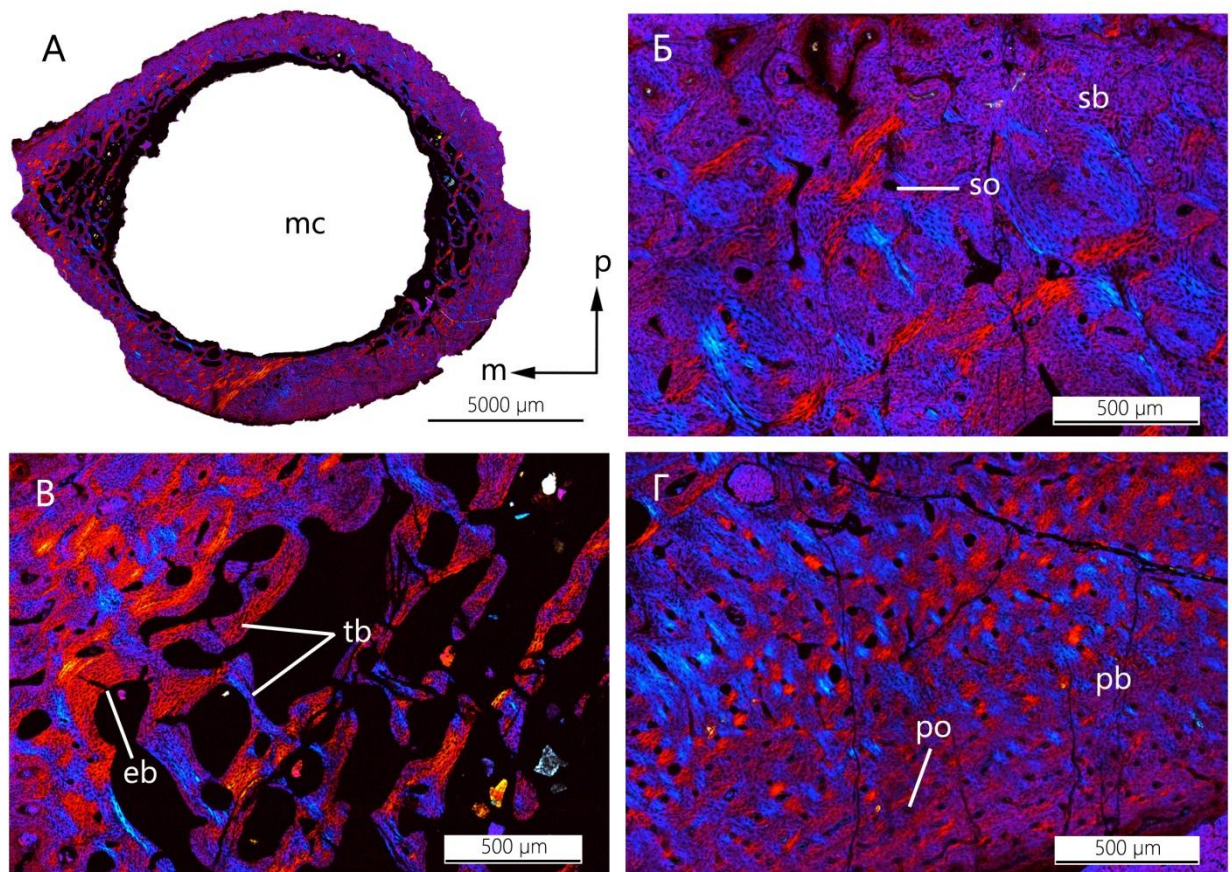


Рисунок 9. Гистологический срез бедренной кости второй среднеразмерной особи ZIN PH 1401/16; А – общий микроанатомический вид среза (р – задняя сторона, т – медиальная сторона); Б – детали сильно преобразованного кортекса вторичной костной тканью; В – перемедуллярная область кортекса с полостями резорбции и трабекулами; Г – детали участка внешнего кортекса с остатками первичной костной ткани; все фотографии в поляризованном свете, проходящем через волновую пластинку. Обозначения: тс – костномозговая полость; еб – полость резорбции; рб – первичная кость ро – первичный остеон; сб – вторичная кость; со – вторичный остеон; тб – трабекулы губчатой кости.

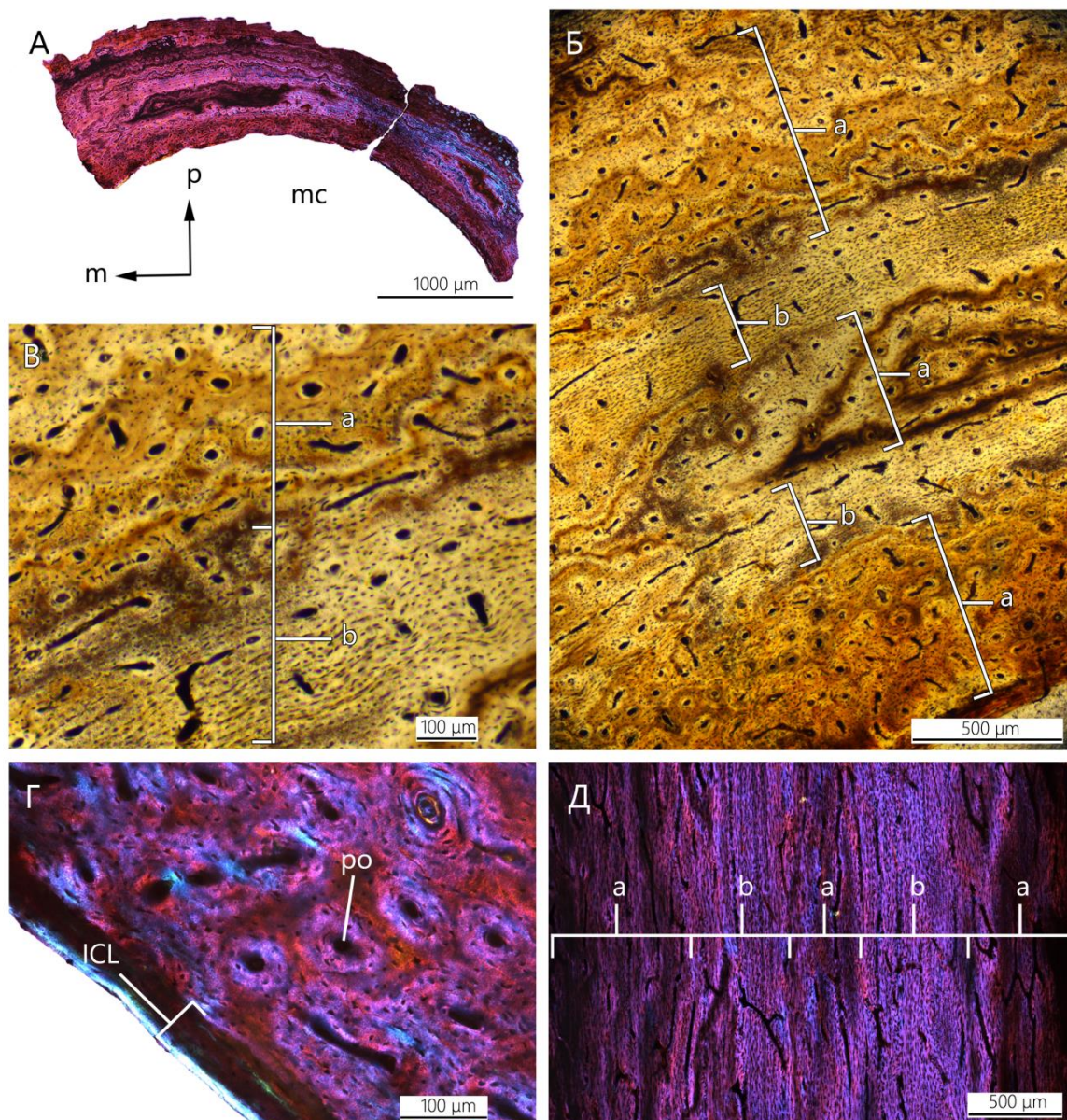


Рисунок 10. Гистологические срезы бедренной кости третьей среднеразмерной особи ZIN PH 304/16 в середине проксимальной части диафиза; А-Г – поперечные срезы; Д – продольный срез; А – общий микроанатомический вид среза (р – задняя сторона, m – медиальная сторона); Б, В – чередование обильно васкуляризированных (а) и слабо васкуляризированных (b) слоёв параллельно-волокнистой костной ткани; Г – детали организации перемедуллярной части кортекса; Д – продольный срез с чередованием обильно васкуляризированных (а) и слабо васкуляризированных (b) слоёв параллельно-волокнистой костной ткани; А, Г, Д - фотографии в поляризационном свете, проходящем через волновую пластинку; В, Б – фотографии в обычном свете. Обозначения: mc – костномозговая полость; ICL – ламеллярная костная ткань эндостелиального происхождения; po – первичный остеон.

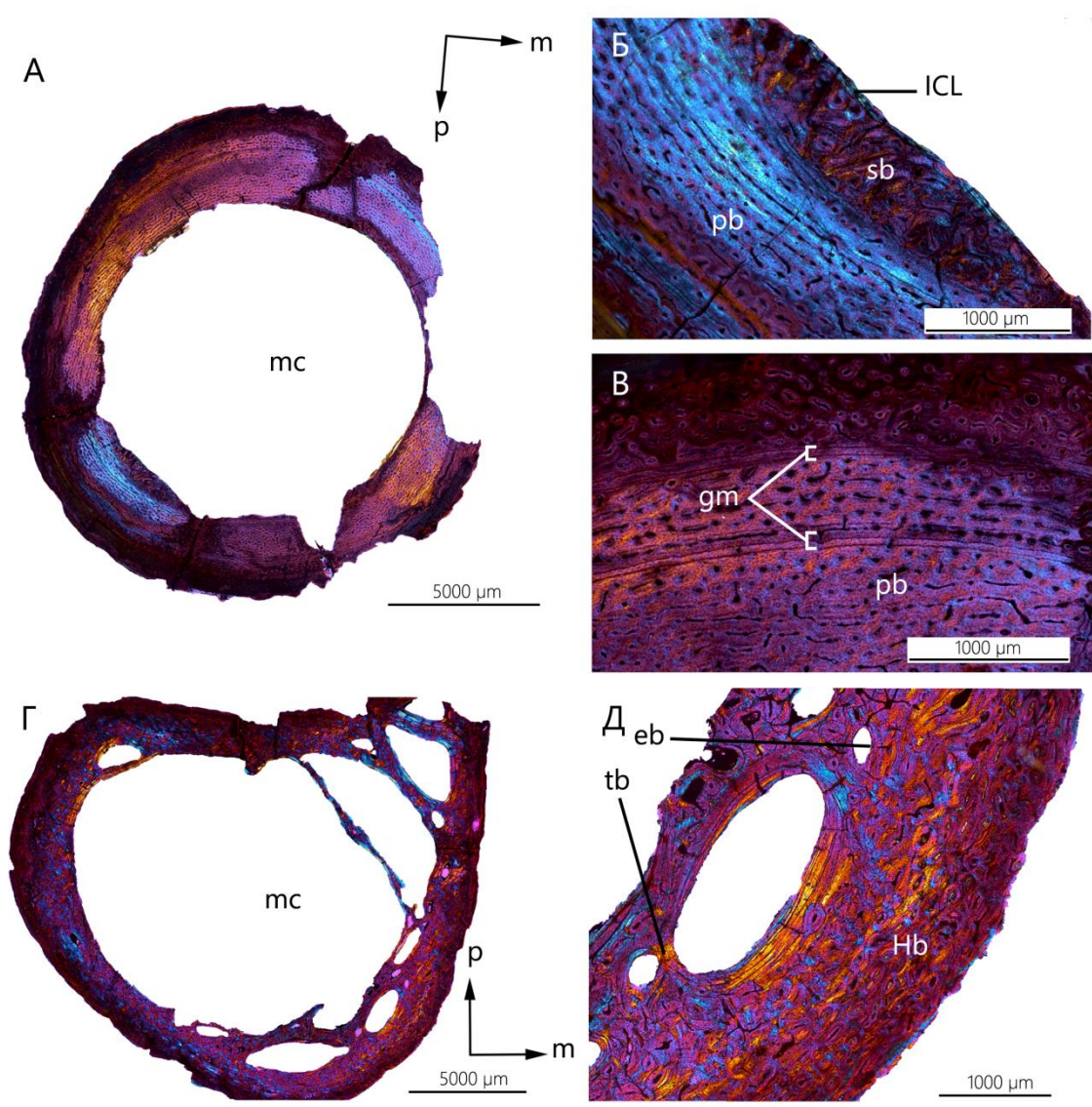


Рисунок 11. Гистологические срезы бедренной кости третьей среднеразмерной особи ZIN PH 304/16; А-В – срез на уровне середины диафиза; Г, Д – срез на уровне дистальной части диафиза; А – общий микроанатомический вид среза на уровне середины диафиза (р – задняя сторона, т – медиальная сторона); Б – детали внутреннего кортекса с небольшим участком преобразованной вторичной костной тканью; В – сближенные ростовые метки в первичном костном матриксе кортекса; Г – общий микроанатомический вид среза на уровне дистальной части диафиза (р – задняя сторона, т – медиальная сторона); Д – детали строения интенсивно преобразованного кортекса вторичной костной тканью; все фотографии в поляризационном свете, проходящем через волновую пластинку. Обозначения: eb – полость резорбции; gm – метки роста; Hb – Гаверсова кость; mc – костномозговая полость; ICL – ламеллярная костная ткань эндостелиального происхождения; pb – первичная кость; sb – вторичная кость; tb – трабекулы губчатой кости.

Бедренные кости крупных особей (диаметр дистальной части диафиза более 25 мм)

Гистологические срезы двух наименьших среди крупноразмерных бедренных костей сделаны на уровне дистальной части диафиза (ZIN PH 184/16: диаметр дистальной части диафиза составляет около 27 мм; кортико-диафизарный индекс – 0,28; ZIN PH 1404/16: диаметр дистальной части диафиза составляет около 33 мм; кортико-диафизарный индекс – 0,39; Рис. 3, 12, 13). На некоторых участках первичная костная ткань замещена вторичными остеонами, таким образом, что во внутренних частях кортекс образован плотной Гаверсовой костью (Рис. 12Б, 13Б). У особи ZIN PH 1404/16 в результате интенсивных перестроек перемедуллярной области кортекса образуются полости резорбции и трабекулы губчатой кости (Рис. 12Б). Матрикс первичной костной ткани обоих срезов образован преимущественно параллельно-волокнистой костной тканью. Первичная костная ткань кортекса обильно васкуляризирована, у особи ZIN PH 1404/16 ориентация сосудов продольная, и местами сосуды располагаются по окружности, с редкими анастомозами (Рис 13Б). У особи ZIN PH 184/16 во внутренних частях кортекса сосуды ориентированы в продольном направлении, в середине и во внешней частях кортекса расположение сосудов варьирует от ориентированных по окружности до ретикулярных (Рис. 12В). Один такой чётко выраженный ряд располагающихся по окружности среза сосудов образуют ростовую метку (ZIN PH 184/16; Рис 12Б).

Бедренная кость третьей крупноразмерной особи ZIN PH 1400/16 (диаметр дистальной части диафиза 34 мм; срез сделан на уровне середины диафиза; Рис. 3, 14) имеет более тонкий кортекс по сравнению с диаметром костномозговой полости (наибольшая толщина кортекса около 3,4 мм, наибольший диаметр медуллярной полости – 26 мм, кортико-диафизарный индекс – 0,32). Первичная костная ткань полностью замещена вторичными остеонами, которые образуют плотную Гаверсову кость (Рис. 14Б). В перемедуллярной области обнаружено окостенение губчатой структуры эндостелиального происхождения, отделённое от кортикальной части ламеллярным слоем (Рис. 14В). Структура этого окостенения сильно васкуляризирована, состоит из комплекса двух типов матрикса – параллельно-волокнистого, располагающегося вокруг сосудов и рыхло-волокнистого, образующего внутреннюю часть трабекул окостенения (Рис 14Г). Такая организация эндостелиального окостенения сходна с медуллярной костью ныне живущих птиц и других динозавров (Taylor, Moore, 1953; Bloom et al., 1958; Bonucci, Gherardi, 1975; Schweitzer et al., 2005; Lee, Werning, 2008; Hubner, 2012; Chinsamy et al., 2013).

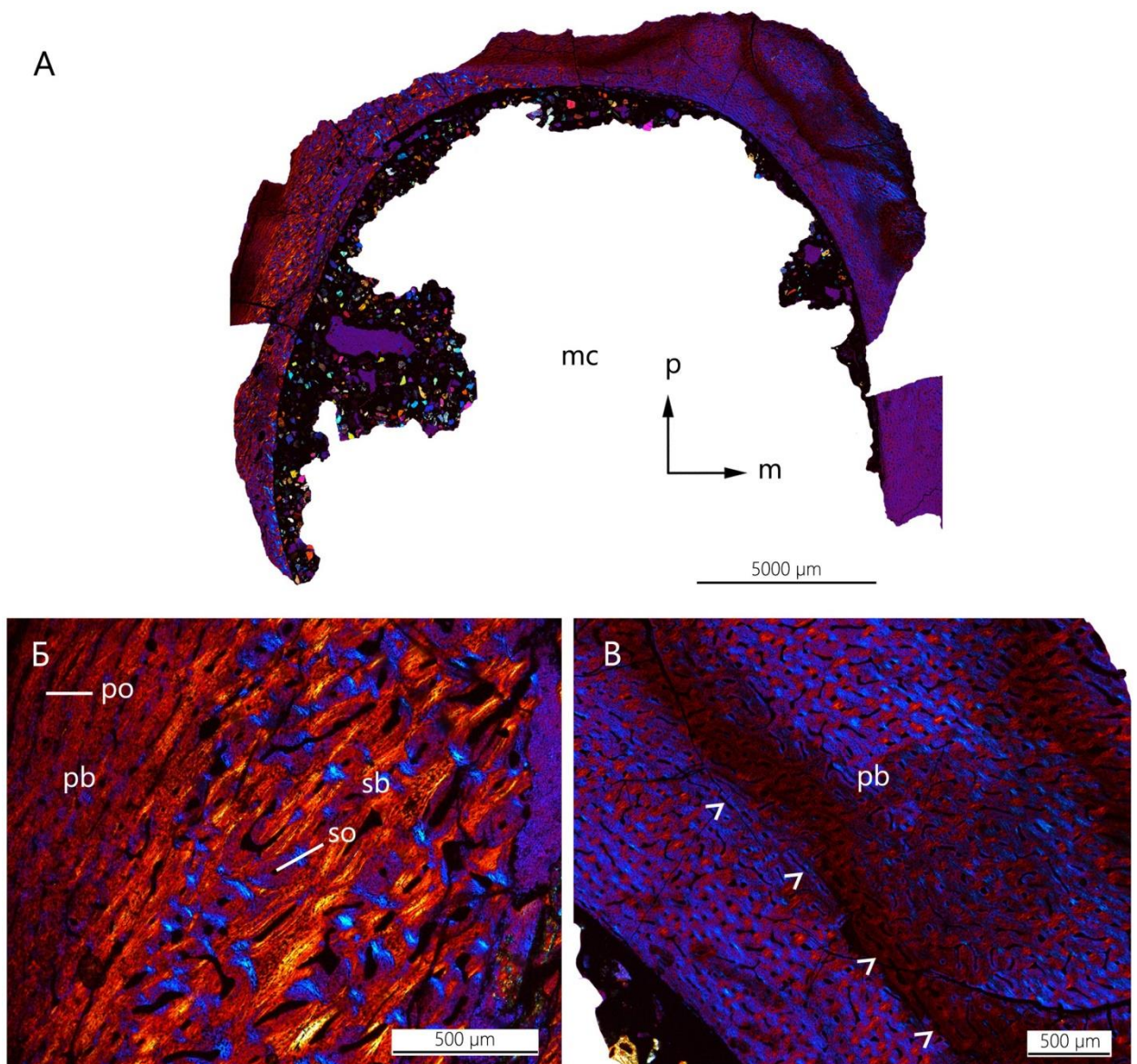


Рисунок 12. Гистологический срез бедренной кости крупноразмерной особи ZIN PH 184/16; А – общий микроанатомический вид среза (р – задняя сторона, т – медиальная сторона); Б – детали кортекса с участком, преобразованным вторичной костной тканью; В – детали первичного костного матрикса кортекса, стрелками обозначена ростовая метка; все фотографии в поляризационном свете, проходящем через волновую пластинку. Обозначения: Нб – Гаверсова кость; тс – костномозговая полость; рб – первичная кость; ро – первичный остеон; сб – вторичная кость; со – вторичный остеон.

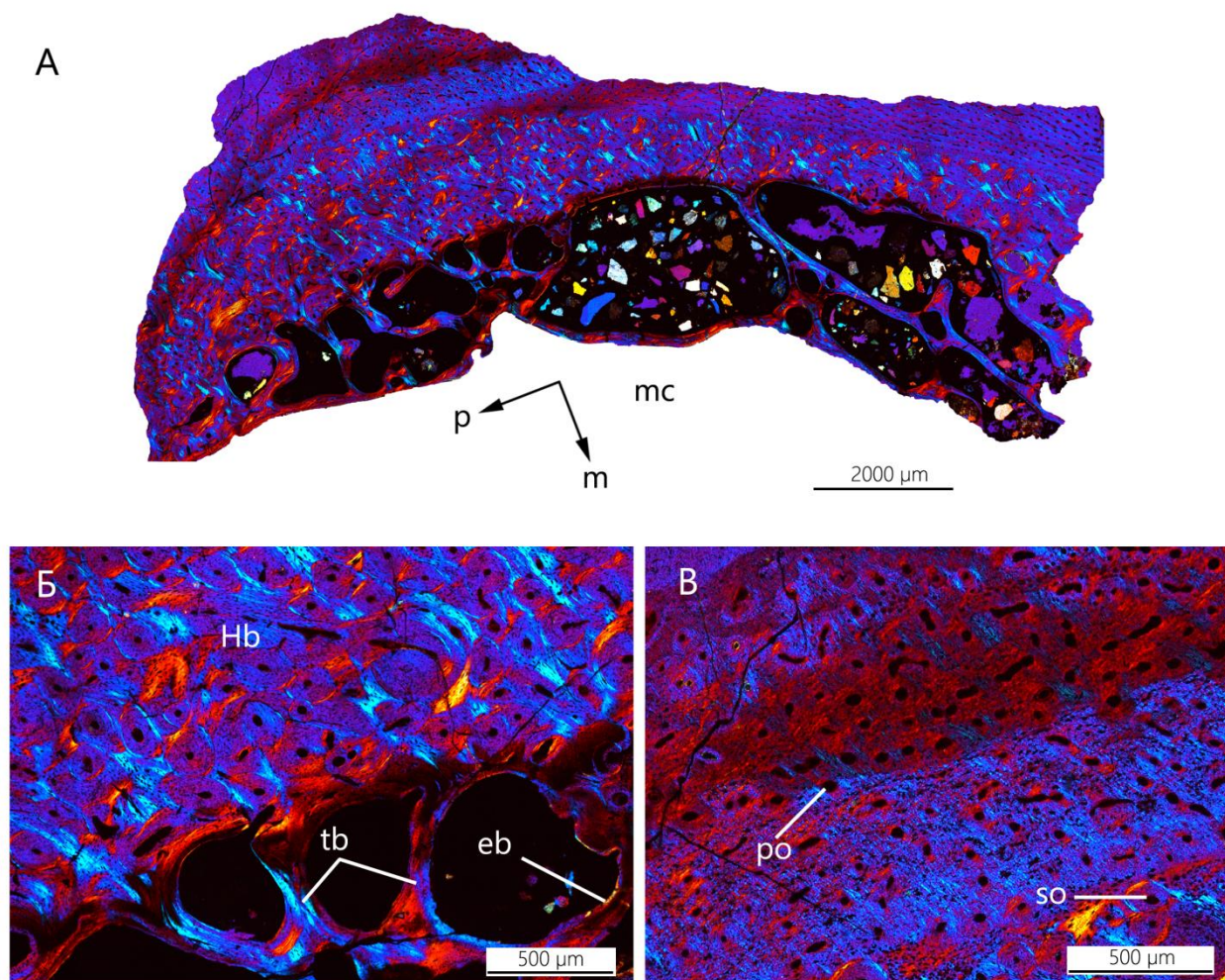


Рисунок 13. Гистологический срез бедренной кости второй крупноразмерной особи 1404/16; А – общий микроанатомический вид среза (р – задняя сторона, m – медиальная сторона); Б – детали внутреннего кортекса, замещённого вторичной костью; В – детали непреобразованного участка внешнего кортекса; все фотографии в поляризационном свете, проходящем через волновую пластинку. Обозначения: eb – полость резорбции; Hb – Гаверсова кость; mc – костномозговая полость; po – первичный остеон; sb – вторичная кость; so – вторичный остеон; tb – трабекулы губчатой кости.

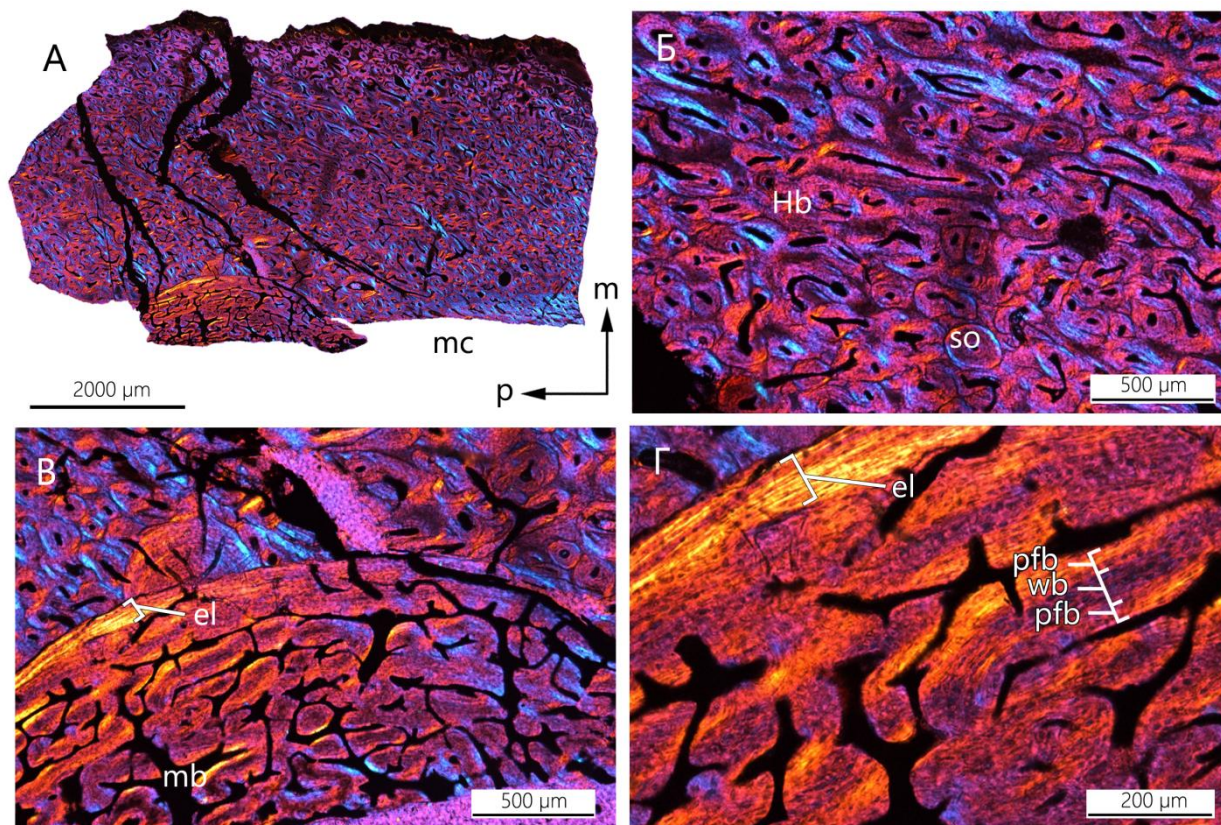


Рисунок 14. Гистологический срез бедренной кости крупноразмерной особи ZIN PH 1400/16; А – общий микроанатомический вид среза (р – задняя сторона, m – медиальная сторона); Б – детали кортекса, замещённого Гаверсовой костью; В – общий вид медуллярной кости; Г – детали структуры костного матрикса медуллярной кости; все фотографии в поляризационном свете, проходящем через волновую пластинку. Обозначения: Hb – Гаверсова кость; el – ламеллярный слой эндостелиального происхождения; mb – медуллярная кость; mc – костномозговая полость; pfb – параллельно-волоконистая кость; so – вторичный остеон; wb – рыхло-волоконистая кость.

Кортекс более крупной особи ZIN PH 645/16 (срез на уровне дистальной части диафиза, диаметр около 39 мм; кортико-диафизарный индекс – 0,17) образован плотной Гаверсовой костью, состоящей из вторичных остеонов первой генерации (Рис. 15). Внутренняя часть кортекса подвержена интенсивному преобразованию, в результате которого возникают обширные полости резорбции с тонкими трабекулами губчатой кости (Рис. 15Д). Перемедуллярную область подстилает слой ламеллярной структуры. Ориентация вторичных остеонов в кортексе преимущественно продольная, однако, во внешних частях кортекса присутствует участок с расположенными по окружности каналами кровеносных судов (Рис. 15Г). По периферии внешней части кортекса сохраняется слой первичной костной ткани, имеющей параллельно-волокнистую структуру костного матрикса. Эта область содержит сближенные многочисленные линии остановки роста (внешняя фундаментальная система), что свидетельствует о медленном росте особи (Рис. 15Г).

Основным отличием в структуре самой крупной бедренной кости ZIN PH 10/16 (диаметр дистальной части диафиза около 50 мм; кортико-диафизарный индекс – 0,18; Рис. 11) от ZIN PH 645/16 является наличие нескольких генераций вторичных остеонов в кортексе (Рис. 16Б, В). Остеоны разные по форме и размеру. Позже образовавшиеся остеоны имеют меньший размер и более правильную округлую форму, нежели те, что сформировались на более ранних стадиях онтогенеза.

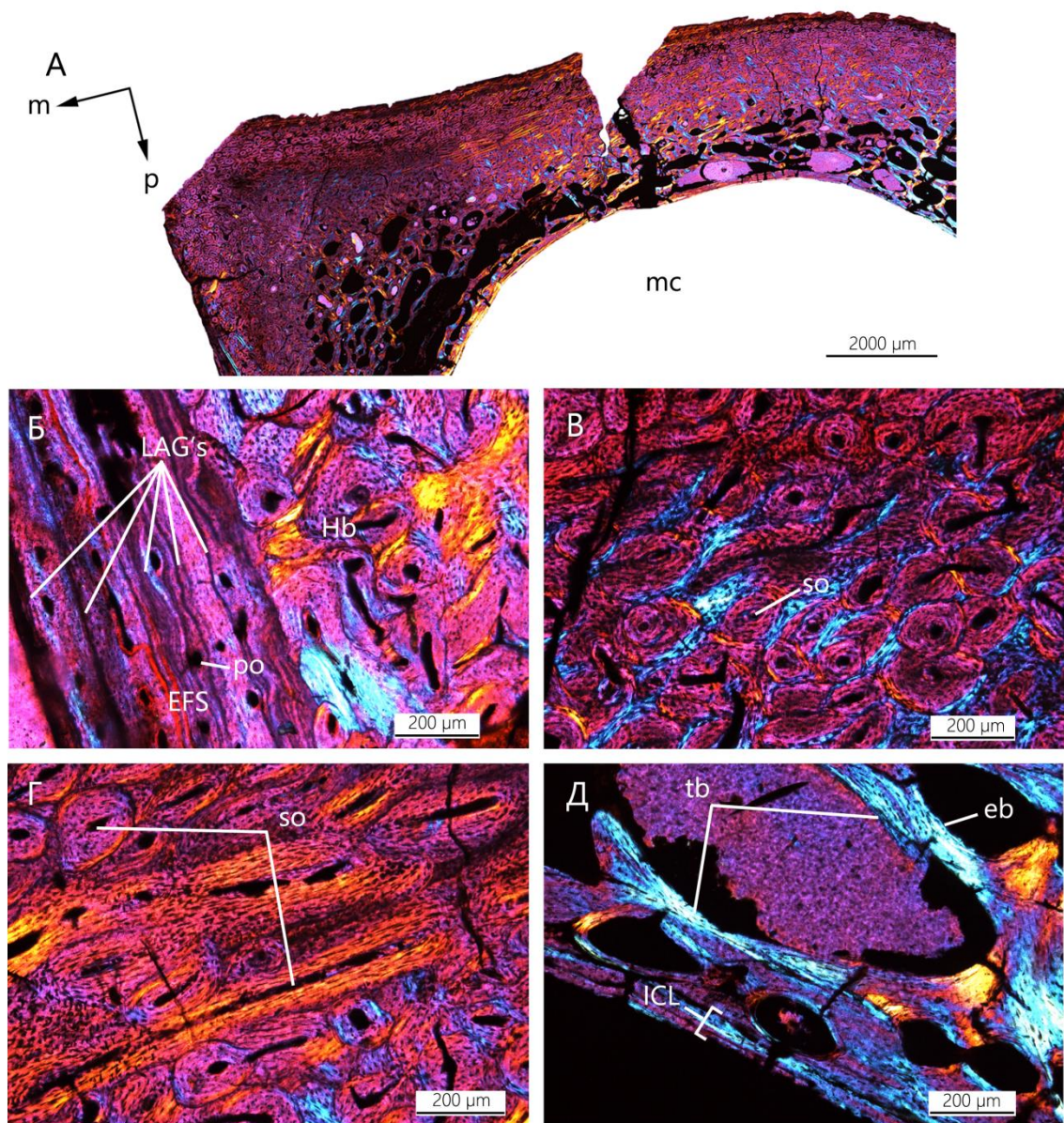


Рисунок 15. Гистологический срез бедренной кости крупноразмерной особи ZIN PH 645/16; А – общий микроанатомический вид среза (р – задняя сторона, m – медиальная сторона); Б – детали внешнего кортекса с остатками первичной костного матрикса, сближенные линии остановки роста (внешняя фундаментальная система); В – Гаверсова кость; Г – участки с остеонами разной направленности; Д – детали перемедуллярной области кортекса с обширными полостями резорбции и трабекулами губчатой кости; все фотографии в поляризационном свете, проходящем через волновую пластинку. Обозначения: eb – полость резорбции; EFC – внешняя фундаментальная система; Hb – Гаверсова кость; LAG's – линии остановки роста; mc – костномозговая полость; ICL – ламеллярная костная ткань эндостелиального происхождения; po – первичный остеон; so – вторичные остеоны; tb – трабекулы губчатой кости.

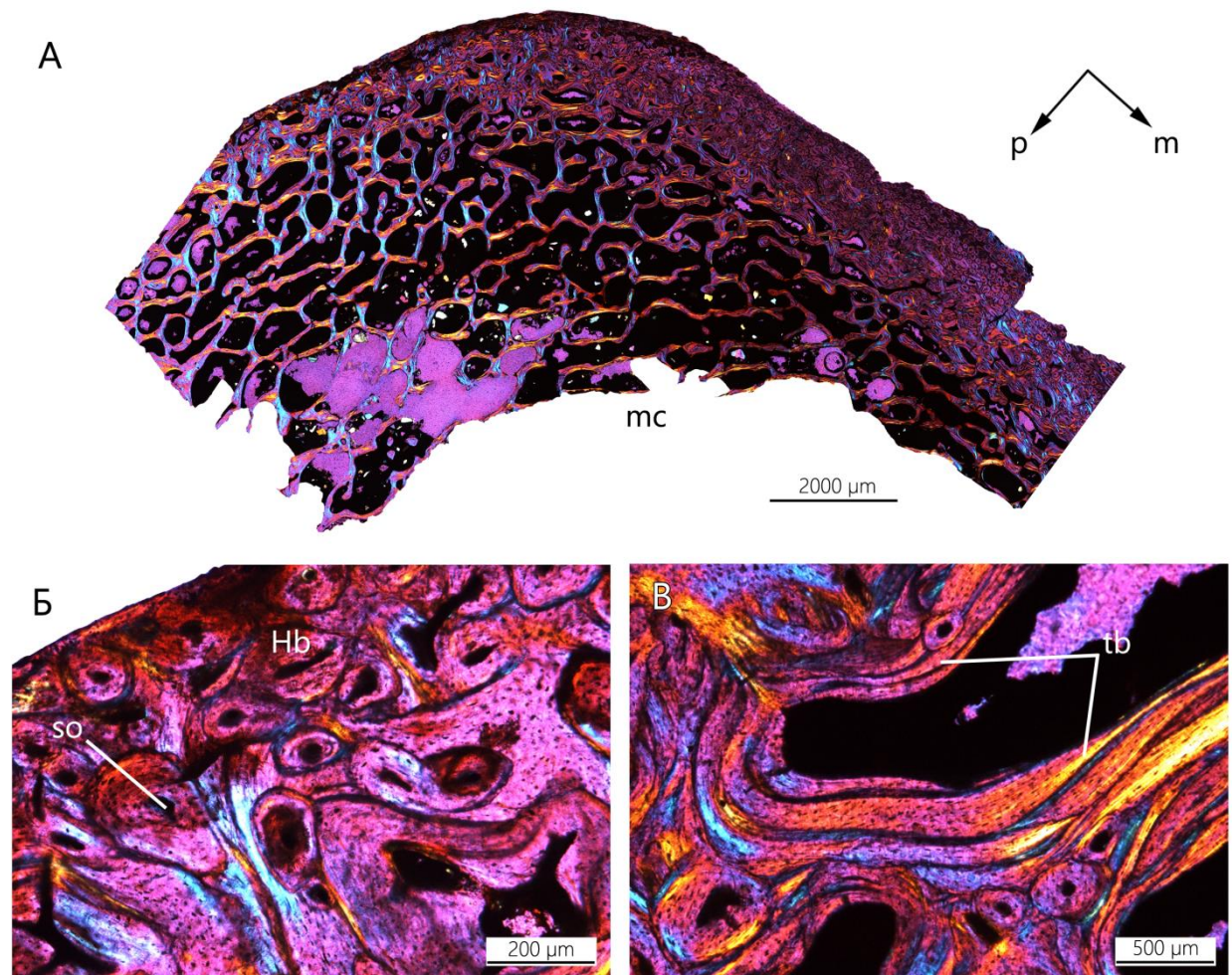


Рисунок 16. Гистологический срез бедренной кости крупноразмерной особи ZIN PH 645/16; А – общий микроанатомический вид среза (р – задняя сторона, т – медиальная сторона); Б – Гаверсова кость; В – ламеллярные трабекулы губчатой кости; все фотографии в поляризованном свете, проходящем через волновую пластинку. Обозначения: Нб – Гаверсова кость; mc – костномозговая полость; so – вторичные остеоны; tb – трабекулы губчатой кости.

5. Обсуждение

5.1 Вариабельность в гистологии бедренных костей биссектинского орнитомимида

Среди среднеразмерных бедренных костей вариабельность выражена в степени преобразования первичной костной ткани. Так, наиболее высокий уровень замещения наблюдается в дистальной части ZIN PH 1401/16 (Рис. 9); в меньшей степени замещён кортекс ZIN PH 185/16 (Рис. 8). На уровне дистальной части ZIN PH 304/16 наблюдается высокая степень замещения вторичной костью, низкая степень замещения в середине диафиза и отсутствие вторичной кости в середине проксимальной части диафиза (Рис. 10, 11). В организации первичного костного матрикса всех костей среднеразмерных особей преобладает параллельно-волокнистая кость, также присутствует небольшое количество рыхло-волокнистой кости. Ориентация сосудов в пределах одной кости варьирует от продольных до направленных по окружности каналов сосудов. Менее замещённые кости ZIN PH 185/16 и ZIN PH 304/16 имеют чётко различимые метки роста (Рис. 8, 10, 11).

Наиболее замещённый кортекс среди костей крупных особей присутствует в середине диафиза ZIN PH 1400/16 (Рис. 14), в проксимальной части ZIN PH 645/16 (Рис. 15) и в дистальной части ZIN PH 104/16 (Рис. 16). На уровне дистальной части диафиза ZIN PH 184/16 и ZIN PH 1404/16 присутствует не полностью преобразованный костный матрикс с остатками первичной кости в кортексе (Рис. 12, 13).

Наблюдаемые различия в гистологии костей среднеразмерного и крупного классов вызваны тем, что срезы сделаны на разных уровнях диафиза. Эти вариации в пределах одной кости могут быть вызваны несколькими причинами, в число которых входят различные темпы роста разных частей кости в ширину (что впоследствии вызывает различия в толщине кортекса; Hubner, 2012), изменение положения области метафиза и его диаметра относительно других частей кости при росте в длину (Enlow, 1962). Другой причиной является разное распределение биомеханического воздействия по кости (Lieberman et al., 2003). Вариабельность в гистологии бедренных костей биссектинского орнитомимида может быть вызвана тем, что начало замещения первичной кости вторичными остеонами и образование Гаверсовой кости у разных особей происходит в разное время.

Степень замещения на разных уровнях диафиза ZIN PH 304/16 (дистальная часть, в середине и проксимальная часть диафиза) самая высокая в дистальной части и ниже в

середине и проксимальной части диафиза (Рис. 10, 11). Различия в степени замещения среднеразмерных и крупных костей свидетельствует, в большей степени, о вариабельности в пределах одной кости на разных уровнях диафиза, нежели о пластичности этого признака внутри таксона. Гистовариабельность в пределах одной кости была выявлена ранее среди некоторых динозавров и млекопитающих (Lieberman et al., 2003; Hubner, 2012). По имеющимся данным, разная степень замещённости вызвана большим механически напряжением в дистальной части диафиза по сравнению с проксимальными частями. Помимо степени замещения, в пределах диафиза ZIN PH 304/16 наблюдаются вариации в соотношении обильно васкуляризированных и слабо васкуляризированных зон на разных уровнях (более узкие обильно васкуляризированные зоны и сильно сближенные ростовые метки слабо васкуляризированных зон в середине диафиза). Эта особенность свидетельствует о разных темпах роста кортекса в разных частях кости (в проксимальной части кости рост быстрее, чем в дистальной), что подтверждается более ранними работами (Lieberman et al., 2003; Hubner, 2012).

5.2. Онтогенетические изменения в гистологии костей биссектинского орнитомимида

В выборке бедренных костей отсутствуют особи на таких этапах онтогенеза, как эмбриональная стадия (характеризуется очень высокой степенью васкуляризации и маленьким диаметром медуллярной полости по сравнению с толщиной кортекса; Reisz et al., 2013) и ранняя ювенильная стадия развития (характеризуется плотно расположенными продольно ориентированными первичными каналами сосудов). Структура первичной костной ткани малоразмерной особи схожа с типами матрикса костей более продвинутых малоразмерных орнитомимид (Zelenitsky et al., 2012) и других динозавров (Horner et al., 2000; Klein, Sander, 2008; Stein et al., 2010; Zhao et al., 2013). Образование комплекса из параллельно-волокнистого и рыхло-волокнистого типов матрикса, плотно расположенные первичные остеоны, отсутствие вторичного замещения и меток роста свидетельствуют что малоразмерная кость ZIN PH 185/16 сформировалась на ранних этапах онтогенеза. В гистологии костей среднеразмерных особей происходят следующие изменения: (1) начало эндостелиального отложения и замещения кортекса вторичными остеонами; (2) преобладание параллельно-волокнистого матрикса костной ткани; (3) появление меток роста и (4) зональности первичной кости, вызванной появлением слабо васкуляризированных участков; (5) уменьшение ширины кортекса за счёт расширения медуллярной полости. Гистология бедренных костей крупных особей (Рис. 7-11)

характеризуется наличием во внешних частях кортекса сближенных линий остановок роста, интенсивного замещения с образованием Гаверсовой кости и ламеллярных трабекул губчатой кости. Самая крупная кость (ZIN PH 645/16) имеет многочисленные генерации вторичных остеонов (Рис. 15).

На основе выявленных гистологических изменений для биссектинского орнитомимида можно выделить следующие онтогенетические стадии гистологического строения бедренных костей:

Стадия I (ювенильные особи). Медуллярная полость сравнительно небольшая. Кортикс образован фибро-ламеллярным комплексом из параллельно-волокнистого и рыхло-волокнистого первичного костного матрикса. Многочисленные первичные остеоны на начальной стадии образования и присутствие первичных каналов сосудов. Отсутствие меток роста и замещения первичной костной ткани.

Стадия II (среднеразмерные особи). Начало расширения медуллярной полости. Преобладание продольно ориентированных сосудов, а также присутствие во внешних частях кортекса сосудов, располагающихся по окружности с радиальными анастомозами. Появление ростовых меток. Преобладание параллельно-волокнистого матрикса костной ткани в периостелиальных частях кортекса. Образование эндостелиального слоя ламеллярной структуры и образование вторичных остеонов во внутренних частях кортекса.

Стадия III (крупные половозрелые особи). Кортикс в значительной степени преобразован вторичной костной тканью, формируется Гаверсова кость. В периферических частях кортекса сохраняется параллельно-волокнистый первичный матрикс кости со сближенными линиями остановок роста (внешняя фундаментальная система).

Стадия IV (крупные половозрелые особи). Весь кортикс замещён вторичной костной тканью, множество генераций вторичных остеонов. Образование ламеллярных трабекул губчатой кости.

На ранних стадиях онтогенеза (Стадия I и, предположительно, более ранних) в связи с наличием в большом количестве в кортиксе рыхло-волокнистого костного матрикса, рост биссектинского орнитомимида быстрый. Преобладание у среднеразмерных особей (Стадия II) параллельно-волокнистого матрикса костной ткани свидетельствует о снижении темпов роста по сравнению с ювенильными особями. Сходный темп роста сохраняется у более крупных особей (Стадия 3) до того, как образуется внешняя фундаментальная система со

сближенными линиями остановки роста, свидетельствующая о снижении темпов роста. Кортикс наиболее крупных особей полностью замещён вторичной костью и рост завершается.

5.3. Сравнение гистологии костей биссектинского орнитомимида с другими орнитомимидами

По результатам филогенетического анализа орнитомимид из биссектинской свиты занимает сравнительно базальное положение между *Archaeornithomimus asiaticus* и *Sinornithomimus dongi* (Sues, Averianov, 2016).

Archaeornithomimus asiaticus (длина бедренной кости от 300 до 350 мм) сопоставим по размерам с крупными особями биссектинского орнитомимида (Smith, Galton, 1990, Табл. 1). Длина бедренной кости самого крупного индивидуума орнитомимида *Sinornithomimus dongi* составляет 430 мм, что свидетельствует о более крупных размерах по сравнению с биссектинским орнитомимидом (Varricchio et al., 2008; Kobayashi, Lü, 2003).

Гистология костей *Archaeornithomimus asiaticus* изучена сравнительно слабо, однако изображения срезов представлены в нескольких работах. В 2002 году Яо с соавторами (Yao et al., 2002) была кратко описана гистология костей и представлены изображения поперечных срезов рёбер (молодой особи и взрослой), большой берцовой кости (взрослой особи), фаланг (без указания возрастной стадии). В работе Старка и Чинзами (Starck, Chinsamy, 2002: fig. 6C) присутствует изображение поперечного среза кости плечуны. На иллюстрациях видно, что гистологическое строение костей *Archaeornithomimus asiaticus* сходно со строением костей среднеразмерных особей биссектинского орнитомимида. Сходство заключается в одинаковой ориентации сосудов, присутствии меток роста, наличии параллельно-волокнистого матрикса первичной костной ткани. Как и в структуре костей биссектинского орнитомимида, во внутренних частях кортекса *Archaeornithomimus asiaticus* происходит интенсивное замещение, в результате которого образуется Гаверсова кость.

Гистология костей более продвинутого орнитомимида *Sinornithomimus dongi* была изучена по нескольким костям разноразмерных особей, отнесённых к одной социальной группе (Varricchio et al., 2008). В ходе исследования описаны и проиллюстрированы гистологические срезы больших берцовых костей среднеразмерной особи (длина бедренной кости – 216 мм) и крупной особи (длина бедренной кости – 360, 400 мм). В гистологическом строении костного матрикса среднеразмерной особи *Sinornithomimus*

dongi, как и у среднеразмерных особей биссектинского орнитомимида, преобладает параллельно-волокнистого матрикс в кортексе, и выражено чередование зон обильной и слабо васкуляризованных участков. Основным различием в гистологии крупных особей *Sinornithomimus dongi* является отсутствие сближающихся к поверхности кортекса линий остановок роста, образующих внешнюю фундаментальную систему и полностью незамещённый первичный костный матрикс.

Наиболее продвинутые орнитомимиды имеют более крупные размеры с длиной бедренной кости у взрослых особей от 400 до 500 мм и более (Osmólska et al., 1972; Nicholls, Russell, 1981). Гистология продвинутых орнитомимид изучена на примере *Ornithomimus edmontonicus* (Zelenitsky et al., 2012: fig. 1C, S6). В исследовании сделаны описания гистологии костей особей на разных онтогенетических стадиях. Гистология молодой особи исследована по тонким срезам большой берцовой кости и кости плюсны (длина бедренной кости особи составляет 181,8 мм). Гистологическое строение костей взрослых особей представлено срезами большой берцовой кости и бедренной кости двух особей (длина бедра самой большой особи около 411 мм).

Гистологическое строение костей молодой особи *Ornithomimus edmontonicus* схоже по строению с самой маленькой особью биссектинского орнитомимида по характеру ориентации сосудов, высокой степени васкуляризации, отсутствию меток роста, структуре первичного костного матрикса (фибро-ламеллярный комплекс).

Кости крупных особей *Ornithomimus edmontonicus* имеют такие общие гистологические признаки как плотно расположенные сосуды, ламинарный и плексиформный характер васкуляризации, присутствие меток роста и зональность первичной костной ткани, низкая степень замещения вторичными остеонами и отсутствие Гаверсовой кости. Варибельный признак среди особей этого вида – присутствие во внешнем кортексе внешней фундаментальной системы.

Основные отличия в гистологии костей биссектинского орнитомимида от *Ornithomimus edmontonicus* заключаются в отсутствии ламинарного и плексиформного характера васкуляризации, отсутствие рыхло-волокнистого костного матрикса в кортексе среднеразмерных и крупных особей. Кроме этого, уже на ранних стадиях онтогенеза у биссектинского орнитомимида идёт активное преобразование первичного костного матрикса, с последующим возникновением Гаверсовой кости у среднеразмерных и крупных особей, имеющих внешнюю фундаментальную систему (ZIN PH 645/16).

Таким образом, наиболее базальные представители орнитомимид, имеющие небольшие размеры (биссектинский орнитомимид и *Archaeornithomimus asiaticus*), характеризуются более ранним достижением гистологической зрелости, достигаемой путём замещения первичного костного матрикса Гаверсовой костью. Замещение начинается уже у среднеразмерных особей, которые ещё не достигли максимальных размеров. У продвинутых орнитомимид *Sinornithomimus dongi* и *Ornithomimus edmontonicus*, имеющих более крупные размеры по сравнению с базальными формами, первичный костный матрикс кортекса не замещается полностью даже у самых крупных особей. Достижение крупных размеров возможно путём пролонгирования ранней стадии быстрого роста, в результате чего происходит задержка достижения гистологической зрелости (гиперморфоз), а также путём ускорения темпов роста (акселерация). Отсутствие плексиформной и ламинарной васкуляризации, преобладание параллельно-волокнистого матрикса первичной костной ткани у особей средних и крупных размеров биссектинского орнитомимида и *Archaeornithomimus asiaticus* связано с небольшими размерами. В работе Эриксона с соавторами (Erickson et al., 2009) в результате исследований гистологии костей разных представителей манирапторных теропод выявлена вариабельность, связанная с разными размерами представителей группы. Особи с длиной бедренной кости более 350 мм характеризуются наличием плексиформной и ламинарной васкуляризацией первичного кортекса. У особей с длиной бедренной кости менее 350 мм сосуды расположены продольно и по окружности (Erickson et al., 2009).

Для дальнейшего подтверждения гипотезы эволюционных изменений, связанных с различными размерами базальных и продвинутых орнитомимид, требуется дополнительные исследования онтогенетических серий других видов семейства Ornithomimidae.

5.4. Медуллярная кость у биссектинского орнитомимида

Медуллярная кость – это временное образование трубчатых костей самок птиц, формирующееся под действием гормона эстрогена при овуляции, как депо кальция для построения скорлупы яиц (Taylor, Moore, 1953; Bloom et al., 1958; Bonucci, Gherardi, 1975). Развивается это окостенение на эндостелиальной поверхности кости. Впервые медуллярная кость была описана у голубей (Taylor, Moore, 1953), а позже и у других птиц: перепелов, уток, кур, страусов (Bloom et al., 1958; van de Velde et al., 1985; Schweitzer et al., 2005). Вероятной причиной возникновения этой ткани является нехватка кальция, поступающего из пищи, для построения достаточного количества скорлупового материала в период

откладки яиц. Дополнительным источником кальция в этот момент может являться скелет. В связи с этим возникает дополнительная структура, которая может резорбироваться без риска повлиять на механическую функцию костной ткани.

Медуллярная кость построена из быстрообразующегося рыхлого, слабоструктурированного костного матрикса (рыхло-волокнистый и параллельно-волокнистый). Матрикс высоко минерализован, сильно васкуляризован, что способствует быстрой транспортировке кальция. Во время формирования скорлупы (он же активный период цикла) начинают работать клетки макрофаги костной ткани – остеокласты, и матрикс, обогащённый кальцием, удаляется из медуллярной кости. В то же время клетки, синтезирующие межклеточное вещество кости – остеобласты начинают откладывать новый неминерализованный органический матрикс медуллярной кости, который в неактивный период обогащается кальцием. Таким образом, её объём во время откладки яиц поддерживается на постоянном уровне. В случае, если медуллярная кость не используется, происходит её полная резорбция (Bloom et al., 1958).

Впервые медуллярная кость у динозавров была обнаружена в бедренной кости сравнительно базального целурозаврового теропода – *Tyrannosaurus rex* (Schweitzer et al., 2005). Подтверждением того, что обнаруженное окостенение – именно медуллярная кость, является её сходство со строением медуллярной кости эму и страусов и, наличие характерных признаков для этого окостенения: рыхлый неорганизованный матрикс ткани, высокая степень васкуляризации, эндостелиальное происхождение.

Позже была обнаружена медуллярная кость у более базального представителя теропод *Allosaurus fragilis* (Lee, Werning, 2008). Кости аллозабра были ассоциированы с остатками яиц. Эта находка подтверждает предположение о том, что обнаруженное окостенение, характеризующееся специфическими гистологическими признаками, является медуллярной костью. Среди наиболее продвинутых ископаемых теропод медуллярная кость обнаружена в плечевой кости раннемеловой птицы *Confuciusornis sanctus* (Chinsamy et al., 2013) и в тибиятарзусе позднемиоценовой птицы *Dromornis stirtoni* (Handley et al., 2016).

Помимо теропод, медуллярная кость отмечена и среди птицеподобных динозавров – представителей игуанодонтид *Tenontosaurus tilletti* и *Dysalotosaurus lettowvorbecki* (Hubner, 2012; Werning, 2012).

Среди ископаемых архозавров (помимо динозавров) костная структура, морфологически и гистологически отождествляемая с медуллярной костью, была обнаружена у птерозавров *Pterodaustro* и *Bakonydraco* (Chinsamy et al., 2009; Prondvai, Stein,

2014). Окостенение в бедренной кости взрослого *Pterodaustro* местами сильнее уплотнено, чем обычная медуллярная кость. Это объясняется возможным включением её в состав кортекса после цикла откладки яиц. Сходные процессы были описаны в литературе у домашних куриц (Prondvai, Stein, 2014). Среди птерозавров *Bakonydraco* структура, подобная медуллярной кости, обнаружена в нижнечелюстных симфизах у трёх молодых и одной взрослой особи (Prondvai, Stein, 2014). Репродуктивная функция этого окостенения вызывает сомнения, в связи с нетипичным для медуллярной кости расположением. Кроме того, находки скелетов птерозавров, ассоциированных с остатками яиц, показывают, что яйца, по крайней мере, некоторых видов птерозавров были «кожистыми» и не были обызвествлены (а если и имели твёрдую оболочку, то толщина не превышала 30 μm). Такая структура яиц не вызывает необходимость в больших количествах кальция для ее образования и, как следствие, нет потребности в дополнительных кальций-накопительных структурах. Кроме того, окостенение выявлено у трёх молодых активно растущих особей, которые, по-видимому, не достигли половой зрелости. Одной из вероятных функций, которую могли выполнять эти сильно васкуляризированные образования костей птерозавров, была компенсация резорбции на разных стадиях онтогенеза. Этим может объясняться последующее уплотнение данного окостенения и включение его в кортекс (Prondvai, Stein, 2014).

В ходе наших исследований срезов биссектинского орнитомимида на одном из срезов крупноразмерной особи ZIN PH 1400/16 было обнаружено эндостелиальное окостенение, строение которого соответствует всем основным чертам медуллярной кости: оно обладает слабоструктурированным матриксом, сильно васкуляризировано, отделено от кортикальной части кости ламеллярным слоем эндостелиального происхождения (Рис. 14В, Г).

Таким образом, обнаруженное эндостелиальное окостенение в бедренной кости орнитомимида из биссектинской свиты рассматривается как медуллярная кость. Эта находка является первым обнаружением медуллярной кости у представителей семейства Ornithomimidae и свидетельствует о достижении половой зрелости особи ZIN PH 1400/16 (Стадия III, 75% от максимального размера).

6. Выводы

1. Для поздне мелового орнитомимида из биссектинской свиты характерно раннее достижение гистологической зрелости.

2. Гистологическое строение костей биссектинского орнитомимида сходно с таковым у базального представителя *Archaeornithomimus asiaticus* (раннее достижение гистологической зрелости, преобладание продольной ориентации сосудов первичного кортекса, превалирование параллельно-волокнистого костного над рыхло-волокнистым матриксом у особей среднего размера).

3. Отличия в гистологическом строении костей биссектинского орнитомимида от более продвинутых орнитомимид (отсутствие ламинарной и плексиформной васкуляризации, содержанием меньшего количества рыхло-волокнистого костного матрикса у средне размерных особей и его отсутствие у крупных) могут быть связаны с увеличением размеров при эволюционном переходе от базальных представителей к продвинутым.

4. Сильно васкуляризованное окостенение со слабо структурированным костным матриксом в перемедуллярной области крупноразмерной бедренной кости ZIN PH 1400/16 является медуллярной костью. Это свидетельствует о том, что половая зрелость биссектинского орнитомимида достигалась как минимум при 75% от максимальных размеров тела.

7. Благодарности

Выражаю благодарность научному руководителю, Павлу Петровичу Скучасу, за всестороннюю помощь и поддержку за всё время обучения. Благодарю сотрудников кафедры зоологии позвоночных СПбГУ за знания, опыт, прекрасную рабочую атмосферу. Так же я хочу выразить огромную благодарность ресурсному центру «Геомодель» за предоставленную возможность использовать поляризационный микроскоп.

8. Список использованной литературы

- Barrett, P.M. The diet of ostrich dinosaurs (Theropoda: Ornithomimosauria) // *Palaeontology*. 2005. Vol. 48. N 2. P. 347–358.
- Bloom, M.A., Domm, L.V., Nalbandov, A.V., Bloom, W. Medullary bone of laying chickens // *American Journal of Anatomy*. 1958. Vol. 102. N 3. P. 411–453.
- Bonucci, E., Gherardi, G. Histochemical and electron microscopy investigations on medullary bone // *Cell and Tissue Research*. 1975. Vol. 163. N 1. P. 81–97.
- Brusatte, S.L., Vremir, M., Csiki-Sava, Z., Turner, A.H., Watanabe, A., Erickson, G.M., Norell, M.A. The osteology of *Balaur bondoc*, an island-dwelling dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Romania // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 2013. N 374. P. 1–100.
- Bybee, P.J., Lee, A.H., Lamm, E.T. Sizing the Jurassic theropod dinosaur *Allosaurus*: assessing growth strategy and evolution of ontogenetic scaling of limbs // *Journal of Morphology*. 2006. Vol. 267. N 3. P. 347–59.
- Chinsamy, A. Physiological implications of the bone histology of *Syntarsus rhodesiensis* (Saurischia: Theropoda) // *Palaeontologia Africana*. 1990. Vol. 27. P. 77–82.
- Chinsamy, A., Chiappe, L.M., Dodson, P. Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications // *Paleobiology*. 1995. Vol. 21. N 4. P. 561–574.
- Chinsamy, A., Chiappe, L.M., Marugan-Lobon, J., Chunling, G., Fengjiao, Z. Gender identification of the Mesozoic bird *Confuciusornis sanctus* // *Nature Communications*. 2013. Vol. 4. P. 1–5.
- Chinsamy, A., Codorniu, L., Chiappe, L. Palaeobiological implications of the bone histology of *Pterodaustro guinazui* // *The Anatomical Record*. 2009. Vol. 292. N 9. P. 1462–1477.
- Chinsamy, A., Hillenius, W.G. Physiology of nonavian dinosaur // *The Dinosauria* / Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H., ed. 2nd. Berkeley: University of California Press, 2004. P. 643–659.
- Chinsamy, A., Raath, M.A. Preparation of fossil bone for histological examination // *Palaeontologia Africana*. 1992. Vol. 29. P. 39–44.
- Cullen, T.M., Evans, D.C., Ryan, M.J., Currie, P.J., Kobayashi, Y. Osteohistological variation in growth marks and osteocyte lacunar density in a theropod dinosaur (Coelurosauria: Ornithomimidae) // *BMC Evolutionary Biology*. 2014. Vol. 14. P. 1–14.
- D'Emic, M.D., Melstrom, K.M., Eddy, D.R. Paleobiology and geographic range of the large-bodied Cretaceous theropod dinosaur *Acrocanthosaurus atokensis* // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2012. N 333-334. P. 13–23.

- Enlow, D.H. A study of the post-natal growth and remodeling of bone // *American Journal of Anatomy*. 1962. Vol. 110. N 2. P. 79–101.
- Erickson, G.M. Assessing dinosaur growth patterns: a microscopic revolution // *Trends Ecol Evol*. 2005. Vol. 20. N 12. P. 677–84.
- Erickson, G.M., Currie, P.J., Inouye, B.D., Winn, A.A. Tyrannosaur life tables: an example of nonavian dinosaur population biology // *Science*. 2006. Vol. 313. N 5784. P. 213–217.
- Erickson, G.M., Rauhut, O.W.M., Zhou, Z., Turner, A.H., Inouye, B.D., Hu, D., Norell, M.A. Was Dinosaurian physiology inherited by birds? Reconciling slow growth in *Archaeopteryx* // *PLoS ONE*. 2009. Vol. 4. N 10. P. 1–9.
- Fastovsky, D., Smith, J. Dinosaur paleoecology // *The Dinosauria* / Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H., ed. 2nd. Berkeley: University of California Press, 2004. P. 614–626.
- Francillon-Vieillot, H., de Buffrénil, V., Castanet, J., Géraudie, J., J., M.F., Sire, J.Y., L., Z., de Ricqlès, A. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues // *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends* / Carter, J.G., ed. New York: Van Nostrand Reinhold, 1990. Vol. 1. P. 471–548.
- Gao, C., Morschhauser, E.M., Varricchio, D.J., Liu, J., Zhao, B. A Second soundly sleeping dragon: new anatomical details of the Chinese troodontid *Mei long* with implications for phylogeny and taphonomy // *PLoS One*. 2012. Vol. 7. N 9. P. 1–17.
- Handley, W.D., Chinsamy, A., Yates, A.M., Worthy, T.H. Sexual dimorphism in the late Miocene mihirung *Dromornis stirtoni* (Aves: Dromornithidae) from the Alcoota local fauna of central Australia // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2016. Vol. 36. N 5. P. 1–22.
- Hendrickx, C., Hartman, S.A., Mateus, O. An overview of non-avian theropod discoveries and classification // *PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology*. 2015. Vol. 12. N 1. P. 1–73.
- Horner, J.R., Ricqlès, A.d., Padian, K. Variation in dinosaur skeletochronology indicators: implications for age assessment and physiology // *Paleobiology*. 1999. Vol. 25. N 3. P. 295–304.
- Horner, J.R., de Ricqlès, A., Padian, K. Long bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maiasaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2000. Vol. 20. N 1. P. 115–129.
- Horner, J.R., Padian, K. Age and growth dynamics of *Tyrannosaurus rex* // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2004. Vol. 271. N 1551. P. 1875–1880.

- Houssaye, A., Sander, P. M., Klein, N. Adaptive patterns in aquatic amniote bone microanatomy – more complex than previously thought // *Integrative and Comparative Biology*. 2016. Vol. 56. N 2. P. 1–21.
- Hubner, T.R. Bone histology in *Dysalotosaurus lettowvorbecki* (Ornithischia: Iguanodontia) – variation, growth, and implications // *PLoS One*. 2012. Vol. 7. N 1. P. 1–29.
- Ibiricu, L.M., Marti´nez, R.D., Casal, G.A., Cerda, I.A. The behavioral implications of a multi-individual bonebed of a small theropod dinosaur // *PLoS One*. 2013. Vol. 8. N 5. P. 1–11.
- Ibrahim, N., Sereno, P.C., Sasso, C.D., Maganuco, S., Fabbri, M., Martill, D.M., Zouhri, S., Myhrvold, N., Iurino, D.A. Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur // *Science*. 2014. Vol. 345. N 6204. P. 1613–1616.
- Klein, N., Sander, P.M. Ontogenetic stages in the bone histology of sauropod dinosaurs // *Paleobiology*. 2008. Vol. 34. N 2. P. 247–263.
- Kobayashi, Y., Lü, J.-C., Dong, Z., Barsbold, R., Azuma, Y., Tomida, Y. Herbivorous diet in an ornithomimid dinosaur // *Nature*. 1999. Vol. 402. P. 480–481.
- Kobayashi, Y., Lü, J.-C. A new ornithomimid dinosaur with gregarious habits from the Late Cretaceous of China // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2003. Vol. 48. N 2. P. 235–259.
- Lamm, E.T. Preparation and sectioning of specimens // *Bone histology of fossil tetrapods – advancing methods, analysis and interpretation* / Padian, K., Lamm, E.-T., ed. Berkeley: University of California Press, 2013. P. 55–160.
- Lee, A.H., O'Connor, P.M. Bone histology confirms determinate growth and small body size in the noosaurid theropod *Masiakasaurus knopfleri* // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2013. Vol. 33. N 4. P. 865–876.
- Lee, A.H., Werning, S. Sexual maturity in growing dinosaurs does not fit reptilian growth models // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2008. Vol. 105. N 2. P. 582–587.
- Lieberman, D.E., Pearson, O.M., Polk, J.D., Demes, B., Crompton, A.W. Optimization of bone growth and remodeling in response to loading in tapered mammalian limbs // *Journal of Experimental Biology*. 2003. Vol. 206. N 18. P. 3125–3138.
- Longrich, N. A new, large ornithomimid from the Cretaceous Dinosaur Park Formation of Alberta, Canada: implications for the study of dissociated dinosaur remains // *Palaeontology*. 2008. Vol. 51. N 4. P. 983–997.
- Makovicky, P.J., Kobayashi, Y., Currie, P.J. Ornithomimosauria // *The Dinosauria* / Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmolska, H., ed. 2nd. Berkeley: University of California Press, 2004. P. 137–150.

- Nicholls, E.L., Russell, A.P. Structure and function of the pectoral girdle and forelimb of *Struthiomimus altus* (Theropoda: Ornithomimidae) // *Palaeontology*. 1958. Vol. 28. P. 643–677.
- Norell, M.A., Makovicky, P.J., Currie, P.J. The beaks of ostrich dinosaurs // *Nature*. 2001. Vol. 412. P. 873–874.
- Osborn, H.F. Skeletal adaptations of *Ornitholestes*, *Struthiomimus*, *Tyrannosaurus* // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1917. N 35. 733–771.
- Osmólska, H., Roniewicz, E., Barsbold, R. A new dinosaur, *Gallimimus bullatus* n. gen., n. sp. (Ornithomimidae) from the Upper Cretaceous of Mongolia // *Palaeontologia Polonica*. 1972. Vol. 27. P. 103–143.
- Padian, K. Basal Avialae // *The Dinosauria* / Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H., ed. 2nd. Berkeley: University of California Press, 2004. P. 210–231.
- Padian, K., Horner, J.R., de Ricqlès, A. Growth in small dinosaurs and pterosaurs: the evolution of archosaurian growth strategies // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2004. Vol. 24. N 3. P. 555–571.
- Padian, K., de Ricqlès, A.J., Horner, J.R. Dinosaurian growth rates and bird origins // *Nature*. 2001. Vol. 412. N 6845. P. 405–8.
- Prondvai, E., Stein, K. Medullary bone-like tissue in the mandibular symphyses of a pterosaur suggests non-reproductive significance // *Scientific Reports*. 2014. N 4. P. 1–9.
- Prondvai, E., Stein, K., de Ricqlès, A., Cubo, J. Development-based revision of bone tissue classification: the importance of semantics for science // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2014. Vol. 112. P. 799–816.
- Reisz, R.R., Huang, T.D., Roberts, E.M., Peng, S., Sullivan, C., Stein, K., LeBlanc, A.R., Shieh, D., Chang, R., Chiang, C., Yang, C., Zhong, S. Embryology of Early Jurassic dinosaur from China with evidence of preserved organic remains // *Nature*. 2013. Vol. 496. N 7444. P. 210–214.
- de Ricqlès, A., Padian, K., Horner, J.R., Lamm, E.T., Myhrvold, N. Osteohistology of *Confuciusornis sanctus* (Theropoda: Aves) // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2003. Vol. 23. N 2. P. 373–386.
- Russell, D.A. Ostrich dinosaurs from the Late Cretaceous of western Canada // *Canadian Journal of Earth Sciences*. 1972. Vol. 9. N 4. P. 375–402.
- Schweitzer, M.H., Wittmeyer, J.L., Horner, J.R. Gender-specific reproductive tissue in ratites and *Tyrannosaurus rex* // *Science*. 2005. Vol. 308. N 5727. P. 1456–1460.

- Smith, D.K., Galton, P.M. Osteology of *Archaeornithomimus asiaticus* (Upper Cretaceous, Iren Dabasu Formation, People's Republic of China). // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1990. Vol. 10. N 2. P. 255–265.
- Starck, J.M., Chinsamy, A. Bone microstructure and developmental plasticity in birds and other dinosaurs // *Journal of Morphology*. 2002. Vol. 254. N 3. P. 232–246.
- Stein, K., Csiki, Z., Rogers, K.C., Weishampel, D.B., Redelstorff, R., Carballido, J.L., Sander, P.M. Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria) // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2010. Vol. 107. N 20. P. 9258–9263.
- Stein, K., Prondvai, E. Rethinking the nature of fibrolamellar bone: an integrative biological revision of sauropod plexiform bone formation // *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 2014. Vol. 89. N 1. P. 24–47.
- Sues, H.-D., Averianov, A.O. Ornithomimidae (Dinosauria: Theropoda) from the Bissekty Formation (Upper Cretaceous: Turonian) of Uzbekistan // *Cretaceous Research*. 2016. Vol. 57. P. 90–110.
- Taylor, T.G., Moore, J.H. Avian medullary bone // *Nature*. 1953. Vol. 172. N 4376. P. 504–505.
- Van De Velde, J.P., Vermeiden, J.P.W., Bloot, A.M. Medullary bone matrix formation, mineralization, and remodeling related to the daily egg-laying cycle of Japanese quail: A histological and radiological study // *Bone*. 1985. Vol. 6. N 5. P. 321–327.
- Varricchio, D.J. Bone microstructure of the Upper Cretaceous theropod dinosaur *Troodon formosus* // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1993. Vol. 13. N 1. P. 99–104.
- Varricchio, D.J., Sereno, P.C., Zhao, X., Tan, L., Wilson, J.A., Lyon, G.H. Mud-trapped herd captures evidence of distinctive dinosaur sociality // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2008. Vol. 53. N 4. P. 567–578.
- Weishampel, D.B., Barrett, P.M., Coria, R.A., J., L.L., Xu, X., X., Z., Sahni, A., Gomani, E.M.P., Noto, C. Dinosaur distribution // *The Dinosauria* / Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H., ed. 2nd. Berkeley: University of California Press, 2004. P. 517–606.
- Werning, S. The ontogenetic osteohistology of *Tenontosaurus tilletti* // *PLoS One*. 2012. Vol. 7. N 3. P. 1–25.
- Wilson, J.A., Chin, K. Comparative osteohistology of *Hesperornis* with reference to pygoscelid penguins: the effects of climate and behaviour on avian bone microstructure // *Royal Society Open Science*. 2014. Vol. 1. P. 1–16.
- Xu, X., Clark, J.M., Mo, J., Choiniere, J., Forster, C.A., Erickson, G.M., Hone, D.W., Sullivan, C., Eberth, D.A., Nesbitt, S., Zhao, Q., Hernandez, R., Jia, C.K., Han, F.L., Guo, Y. A.

- Jurassic ceratosaur from China helps clarify avian digital homologies // *Nature*. 2009. Vol. 459. N 7249. P. 940–944.
- Yao, J.-X., Zhang, Y., Tang, Z.-L. Histological study on the Late Cretaceous ornithomimid and hadrosaurid // *Acta Palaeontologica Sinica*. 2002. Vol. 41. N 2. P. 241–250.
- Zanno, L.E., Makovicky, P.J. Herbivorous ecomorphology and specialization patterns in theropod dinosaur evolution // *Proc Natl Acad Sci USA*. 2011. Vol. 108. N 1. P. 232–237.
- Zelenitsky, D.K., Therrien, F., Erickson, G.M., DeBuhr, C.L., Kobayashi, Y., Eberth, D.A., Hadfield, F. Feathered non-avian dinosaurs from North America provide insight into wing origins // *Science*. 2012. Vol. 338. N 6106. P. 510–514.
- Zhao, Q., Benton, M.J., Sullivan, C., Sander, P.M., Xu, X. Histology and postural change during the growth of the ceratopsian dinosaur *Psittacosaurus lujiatunensis* // *Nature Communications*. 2013. Vol. 4. P. 1–8.