

骨組織学から読み解く絶滅動物の生理と生態

林 昭次*

Assessing physiology and ecology of extinct vertebrates :
the utility and current researches of bone histology

HAYASHI, Shoji*

Abstract

For a last decade, bone histology has been dramatically developed as a field of vertebrate paleontology and has revealed several significant physiological and ecological aspects of extinct animals such as life history, sexual dimorphism, functions of bizarre bones and aquatic adaptation. Here, I review the current histological researches that precipitated the major evolutionary findings and present exciting new avenues of research using osteohistological data. Finally, I explore future directions of the methodological advances in histology to understand extinct animals.

Key words : bone histology, extinct vertebrates, physiology, ecology, aquatic adaptation

はじめに

本稿は、2013年11月23日に行われた化石研究会例会における筆者の講演録である。絶滅動物の体温の変化や行動を観察することはできないため、彼らの生理や生態を化石から復元することは困難である。ところが、最近になって骨の内部組織に絶滅動物の生理や生態を復元するための多くの情報が含まれていることがわかってきた。

「骨組織学：Bone histology」とは、骨を切断し、薄くスライスすることで、内部の組織を観察し、骨の機能や成長について研究する手法である。この骨組織学を用いることによって、従来は推定することが困難であるとされてきた、絶滅動物の成長速度、代謝といった生理や、運動様式、群れの年齢構成、装飾物（トサカや棘など）の機能といった生態が明らかにできることがわかってきた (Erickson *et al.*, 2004 ; Sander *et al.*, 2004, 2011 ; Hayashi *et al.*, 2012a, 2013)。

化石は骨など生物の硬い部分だが、形を残したまま、有機質がミネラルに置き換わったものである

(Dumont *et al.*, 2011)。そのため、化石になった後も、細胞や血管が入っていた穴など、千分の1 mm 単位の微細な骨構造まで残る。それを顕微鏡や高解像度のX線CTスキャナーで詳しく調べ、現在生きている動物の骨組織と比べることによって、絶滅動物の生理や生態についての手掛かりを得ることができるのである。化石骨組織学に関する研究の発展は特に恐竜学の分野で目覚ましいが (Erickson *et al.*, 2004 ; Sander *et al.*, 2004, 2011 ; Hayashi *et al.*, 2009, 2010, 2012a), 最近では絶滅哺乳類にもこの手法が適応され (Gray *et al.*, 2007 ; Hayashi *et al.*, 2013), 様々な哺乳類の進化や環境への適応などの理解に貢献している。

本講演では、私がこれまで研究を行ってきた (1) 恐竜の成長様式, (2) 装飾物の機能, および (3) 絶滅哺乳類の水生適応の復元を中心に、骨組織学の化石研究への有用性について紹介した。本稿では、上述した (1) ~ (3) についての内容を記述する。

2014年2月27日受付, 2014年3月28日受理

* 〒546-0034 大阪市東住吉区長居公園1-23 大阪市立自然史博物館

Osaka Museum of Natural History, Nagai Park 1-23, Higashi-Sumiyoshi-ku, Osaka, 546-0034, JAPAN

Corresponding author : Shoji Hayashi

hayashi@mus-nh.city.osaka.jp

1. 恐竜の成長様式の復元

絶滅した恐竜のうち、大きなものでは体長40m近くにもなり、陸上脊椎動物の進化史上、最大である。そのため、恐竜がどのように成長し、巨大化したのかといった疑問は生物進化の最大の謎の一つであった (Sander and Clauss, 2008)。

現在生きている多くの動物では、骨の中に1年に1本できる木の年輪のような成長停止線 (Lines of arrested growth: LAG) ができ、この成長停止線を数えることによって年齢がわかる (Francillon-Viellet *et al.*, 1990; Castanet, 1994; 図1)。さらに、成長停止線と成長停止線の間隔、骨に含まれる細胞および血管の数、コラーゲン線維とアパタイトの配列方向が骨の成長速度に深く関わっていることが知られている (Castanet *et al.*, 2000; Margerie *et al.*, 2002, 2004)。最近になって、この特徴を応用することで、恐竜の年齢、寿命、そして成長速度を推定できることがわかってきた (Erickson *et al.*, 2004)。

その結果、恐竜の成長速度は哺乳類のようにとても速かったことが明らかになってきた。例えばティラノサウルスは約20歳で成体になり、成長速度は13~17歳のときが最も速く、一日に2kgのペースで体重が増える (Erickson *et al.*, 2004)。これは、同じ体重のアフリカゾウよりも速い成長速度である。また、体長8mのワニが成体になるまで50年近くかかるのに対し、鳥脚類恐竜マイアサウラは7、8年で成体に達する (Padian *et al.*, 2004)。竜脚類は30~40年で50~80トンに達するとされている (Sander *et al.*, 2004; Sander and Clauss, 2008)。現在生きている代謝率が

低い外温動物では、このような非常に速い成長をすることが難しいため、少なくともこれらの恐竜は代謝が高い動物であったと多くの研究者は考えている (Padian *et al.*, 2004; Sander and Clauss, 2008)。

このような研究を様々な恐竜の分類群で行い、恐竜の系統進化に伴う骨組織の変化を観察することができれば、恐竜の生理の進化過程・多様性を理解することが出来る。そのため、様々な恐竜類の骨組織に関する研究が、世界中の研究者によって試みられている。以下では、筆者が実際に行った鎧竜類の骨組織研究 (Stein *et al.*, 2013) を1例として紹介する。

鎧竜類恐竜の成長様式の復元

鎧竜類は中生代ジュラ紀中期から白亜紀後期 (約1億6600万年前から6600万年前) にかけて世界中に生息していた恐竜である。鎧竜類はその奇妙な姿から、どのような生態をしているか論争が続いている。現在生きている動物の研究によると、骨の微細な内部組織は、動物の成長様式を反映していることが知られている (Castanet *et al.*, 2000)。そのため、骨の内部組織の研究から様々な分類群の恐竜の生態が復元されているにも関わらず (Padian *et al.*, 2004; Sander and Clauss, 2008)、鎧竜類の骨組織に関する研究はこれまでまったくなかった。そこで筆者らの研究チームは、鎧竜類の体の骨の内部微細組織に関する分析を行い、得られたデータに基づいて鎧竜類の成長様式を解明し、その成長様式と古生態について検討した (Stein *et al.*, 2013)。

鎧竜は幼体から成体に成長するにつれて、鎧が発達していくことが知られている (Currie *et al.*, 2011; Hayashi *et al.*, 2012b)。そこで、鎧ができていない幼体と、鎧ができた幼体や成体の体の骨組織を比較したところ、鎧ができた鎧竜の体の骨組織では、骨が溶かされた痕跡が多く見られた (図2)。さらに、骨の成長速度と関係している、血管の数や、成長停止線の形成される間隔などが、鎧ができ始めると急激に減少することが明らかになった。これは、鎧が発達すると、鎧竜は幼体であっても体の成長が遅くなることを意味する。従って、体の鎧を発達させた後は、幼体でもゆっくりと成長したことになる。

また、鎧が出来始めると、体の骨が溶かされた痕跡が多数発達することと、現生動物において、卵の殻をつくる際などのカルシウムが不足した際に、体の骨を溶かして、カルシウムを再吸収する事実を踏まえると (Schweitzer *et al.*, 2007)、鎧竜は鎧を作り始めると、体を急激に成長させるためのカルシウムが十分でなくなり、成長が遅くなったと解釈できる。

一方、竜脚類や獣脚類などの他の恐竜や鎧竜の祖先



図1. 恐竜ステロサウルスの上腕骨の断面にみられる成長停止線 (LAG)

骨には木の年輪のような成長停止線 (LAG) ができる。現生動物では1年に1本この線ができることから成長停止線を数えることで、絶滅動物の年齢を推測できる。また成長停止線と成長停止線の間隔が広いほど、その年に大きく成長したことを表している。

鎧のない幼体



鎧のある成体

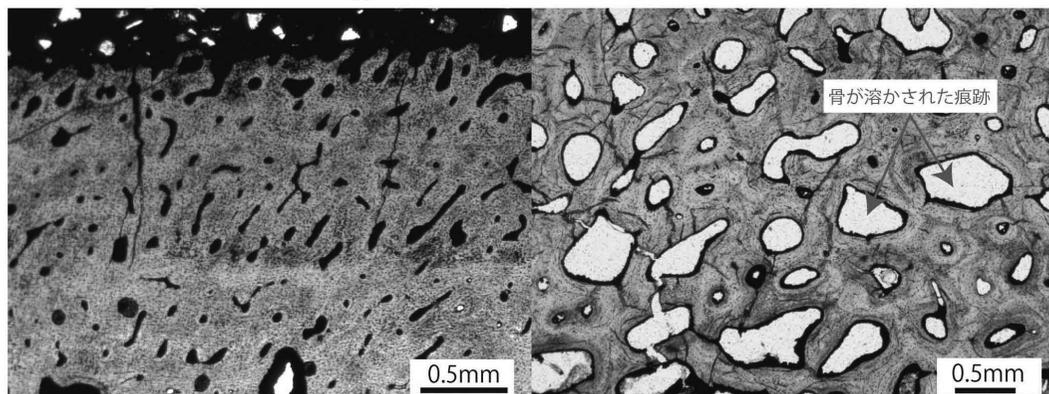


図2. 鎧のない幼体(左)と鎧のある成体(右)の手足の骨の断面の微細組織

鎧ができていない幼体と、鎧ができた幼体と成体の体の骨の微細組織を比べてみると、鎧をもつ成体の骨組織(右)では、鎧の形成のために骨が溶かされ、カルシウムを使用した痕跡がたくさん見られた。一方、鎧が未発達の子の骨組織(左)は、緻密でカルシウムを使用した痕跡はほとんど見られなかった。復元画は足寄動物化石博物館 新村龍也氏提供。詳細なデータと記載については Stein *et al.* (2013) を参照。

にあたる基盤的装飾類は、骨の微細組織の特徴から、現生のワニなどと比べると急激に成長し、短期間で成体になることが、先行研究で明らかになっている (Padian *et al.*, 2004; Sander *et al.*, 2004)。そのため、他の恐竜とは鎧竜類は異なる成長様式をしていたことが明らかになった。これは、強固な鎧をもつ鎧竜は、鎧をもたない他の恐竜のように短期間で成体になり、急激に巨大化しなくても、捕食者から十分に身を守ることができたからであると考えられる。

2. 恐竜の装飾物の機能

ワニやアルマジロの背にみられる皮骨とよばれる皮膚の下に発達する骨は、脊椎動物の進化の中で比較的頻繁に発生するものであり、その機能としては捕食者からの防護や種内でのディスプレイなど動物の生態と密接に関わっていることが知られている。特に装飾類恐竜にみられる皮骨は、脊椎動物の進化史上もっとも最大で、その形態も棍棒・棘・板状など非常に多様化したもので、その機能と進化過程について長年議論されてきた (Main *et al.*, 2005)。ここでは、様々な装飾類恐竜がもつ皮骨の「個体発生」と「系統発生」に伴う内部の骨組織の変化に着目し、その機能と進化について考察した二つの研究を紹介する。

装飾類における装飾物の個体発生：ステゴサウルスの板と棘を例として

ステゴサウルスは背に大きな板、尾に大きな棘状の

皮骨をもつことで特徴づけられる恐竜である。幼体から成体までの、ステゴサウルスにおける体骨格と皮骨の骨切片を作製し、その骨組織の特徴の変化から、それぞれの骨の相対的な成長速度の変化を推定した。その後、それらを比較することによって、体骨格に対して皮骨がどのような成長をしたかを明らかにし、皮骨の巨大化のメカニズムと機能を推定した (図3; Hayashi *et al.*, 2009, 2012a)。

幼体では、体骨格と皮骨の骨組織とともに、成長速度が非常に速い骨に形成される、大量の血管を伴った組織を示した (図3の組織1)。亜成体の体骨格では、その組織にいくつかの成長停止線が発達するといった特徴がみられた (図3の組織2と3)。これは幼体で見られた骨組織よりも成長速度が遅いことを示す組織である。一方、その皮骨は、幼体と同様の成長速度の速い骨組織を示した。成体では体骨格と皮骨の骨組織ともに成長停止線を伴った組織を示す。しかしながら、いくつかの大型の成体個体における体骨格では、血管がほとんど見られず、成長停止線が非常に密に発達することで特徴づけられる External fundamental systems とよばれる組織を示した (図3の組織4)。これは骨の成長が停止していることを示す組織 (Erickson *et al.*, 2007) である。このような組織が体骨格に観察されたにもかかわらず、その個体の皮骨はいまだ成長をし続けている組織が観察された。

この結果は、ステゴサウルスの皮骨は成長を通じて体骨格よりも速い成長速度を維持し、体骨格が成熟し

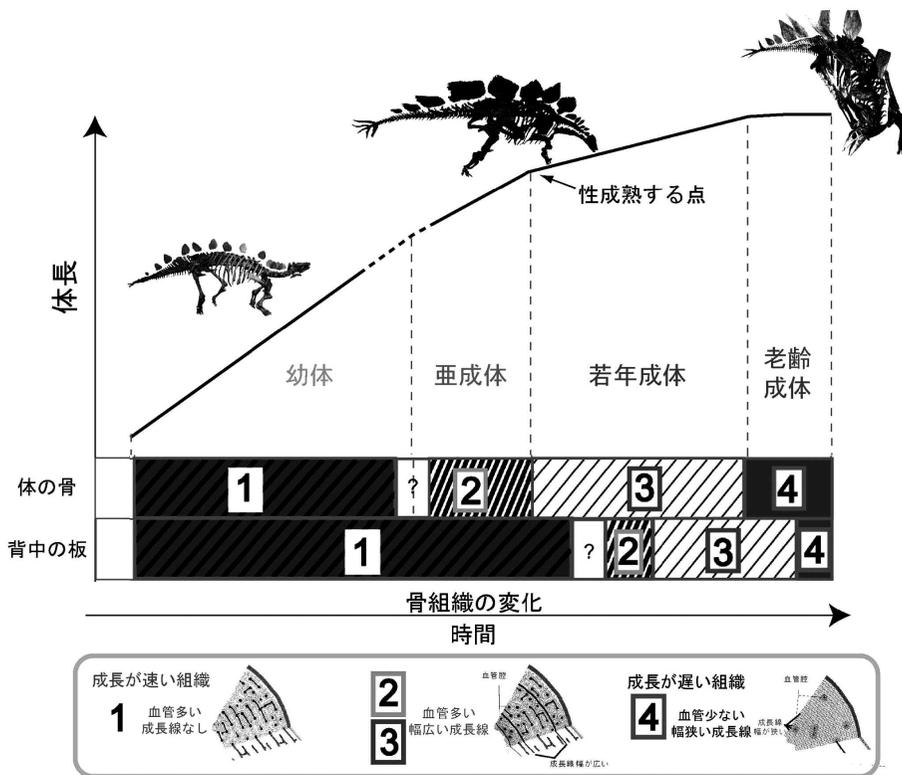


図3. ステゴサウルスにおける体骨格と皮骨の成長様式

上の線グラフは体骨格の成長曲線。下の棒グラフは、成長に伴う体骨格と皮骨内部の骨組織の変化を示す（骨組織1が最も成長速度が速く、2～3にかけて遅くなる。4は骨の成長が停止したことを示す組織）。皮骨は体骨格が成熟した後も速い成長速度を維持するため、皮骨の機能がディスプレイなど性成熟に深く関連していた可能性が考えられる。骨組織の模式図は Horner *et al.* (2005) の図を改変して使用した。詳細なデータと記載については Hayashi *et al.* (2009) を参照。

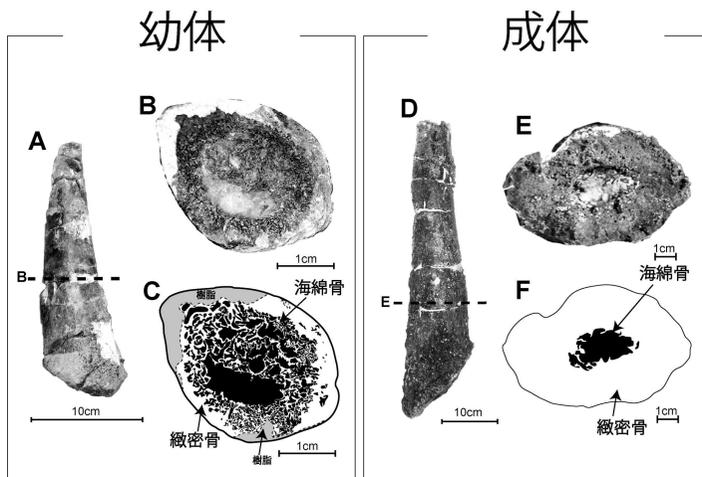


図4. 成長に伴うステゴサウルスの棘の内部構造の変化

ステゴサウルスの棘は幼体のうちはスポンジ状でもろい構造（海綿骨の分布域が多い）をしており、成長するに従って、強く緻密な構造に変化する（海綿骨の分布域が少ない）。

A: ステゴサウルスの幼体の棘。B: Aの点線部の棘の断面。C: Bの棘の断面のスケッチ。

D: ステゴサウルスの成体の棘。E: Dの点線部の棘の断面。F: Eの棘の断面のスケッチ。

詳細なデータと記載については Hayashi *et al.* (2012) を参照。

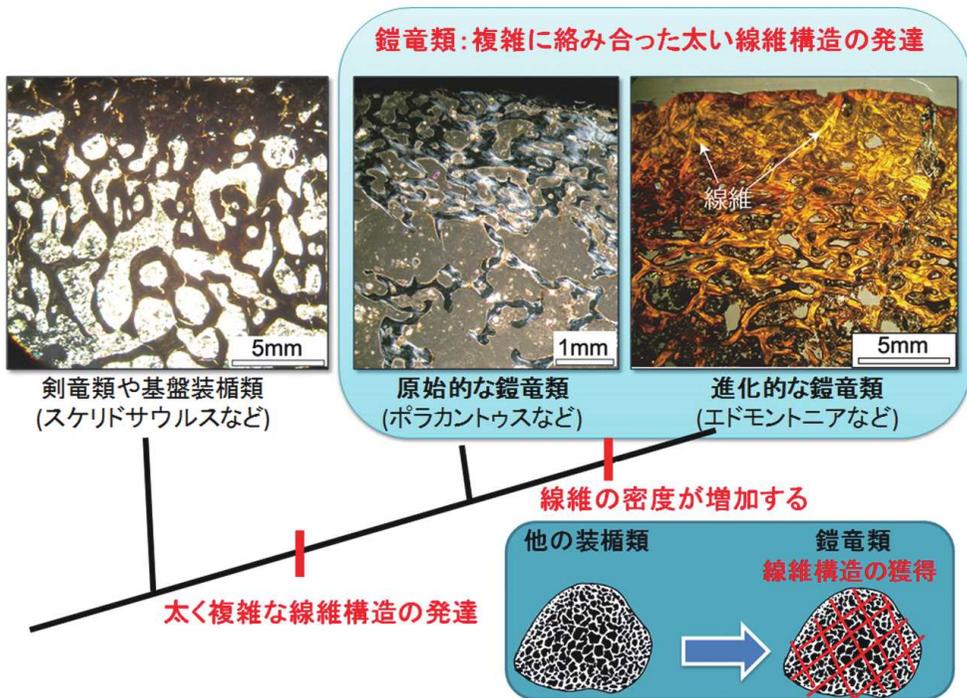


図5. 鎧竜類の装甲における骨組織の進化

複雑にからみあった線維構造は、鎧竜類が独自に進化させたものであり、鎧竜類に近縁な剣竜類や、鎧竜類と剣竜類共通の祖先にあたる基盤装楯類の装甲では、このような線維構造は見られない。また、鎧竜類の進化に伴って、装甲内部に観察される線維構造の密度が高くなる。そのため、鎧竜類は進化するにつれて、その装甲や武器も丈夫になっていったと考えられる。詳細なデータと記載については Hayashi *et al.* (2010) を参照。骨の断面の模式図は Ricqlès and Buffrénil (2001) の図を改変して使用した。

た後も皮骨は成長し続けることを意味する。実際に様々なステゴサウルスの成体を観察してみたところ、個体間で板の大きさに違いがあったことが確認された。従って、これらのプロセスによって、ステゴサウルスは体に対して大きな板や棘を獲得できたと考えられる。また、成体になって大きな板を獲得するといったことは、シカなど現生偶蹄類の角でみられるようなディスプレイ機能の可能性を示唆していると解釈することができる (Hayashi *et al.*, 2009)。

さらに、尾の棘は成長するにつれて、海綿質から緻密質へと内部の構造が変化することが明らかになった (図4)。これは、ステゴサウルスの棘は成長と共にその強度が変化し、武器としての機能は、成長の後期にならないと獲得されなかったということを示唆する。従って、ステゴサウルスの化石が幼体から成体まで群れで見つかるのは、武器をもたない子供が、捕食者からその身を親に守ってもらっていた可能性が考えられる (Hayashi *et al.*, 2012a)。

装楯類における皮骨の系統発生

装楯類とは共通の祖先から進化した剣竜類と鎧竜類

とよばれる二つの分類群から構成されるグループである。それらがもつ皮骨は棘状、板状といった点で形態が似るが、その内部組織はそれぞれ特徴的に異なり、その進化傾向に違いがみられた (Hayashi *et al.*, 2010; Hayashi *et al.*, 2012b)。

剣竜類の板状の皮骨は非常に脆く、海綿状の構造をするといった点で原始的な種や現生ワニにみられる皮骨と類似した特徴を示したが、棘状の皮骨は、内部の組織が緻密化し、原始的な皮骨とは異なった特徴を示した。一方、鎧竜類の皮骨は、板状、棘状、棍棒状といった形態の差異があるにも関わらず、カメやアルマジロの甲羅の骨組織にみられる大量の線維 (Scheyer and Sander, 2007) を獲得することによって、その内部を強化するといった特徴を示した。この結果は、共通の祖先から進化したにも関わらず、剣竜類の棘と鎧竜類の皮骨は別々の進化プロセスを経て、それぞれ効果的な武器や鎧としての機能を進化させたことを示唆すると考えられる (図5)。この研究成果は、近縁なグループがもつ形態の似る骨であればその進化傾向も類似するといった従来の考え方とは矛盾する結果になった。

3. 絶滅動物の水生適応度の復元：束柱類の水生適応の生態復元

束柱類は漸新世前期から中新世中期（およそ3000万年前から1000万年前）にかけて北太平洋沿岸（日本や北米西海岸など）に生息していた絶滅哺乳類である（e.g., Inuzuka *et al.*, 1994）. 他のどの動物（絶滅動物も含む）にもみられない奇妙な海苔巻き状の「柱を束ねたような形をしている歯」をもっていることから、束柱類という名前がつけられた. 代表的な動物としてはデスモスチルスやアショロアなどが知られている. 束柱類の古生態に関してはさまざまな仮説が提唱されており、論争が続いている. 束柱類は岸辺で採食していた陸上中心の四足動物であるとする説（Domning, 2002；Gingerich, 2005）や、鰭脚類（アシカやアザラシの仲間）のように休息や繁殖のために上陸した海生の動物であるという説（Repenning, 1965；Halstead, 1978）などがある. 研究者によって、あるいは研究の手法によって意見が異なるため、過去の研究では、束柱類の生態は現在のホッキョ

クグマ、カバ、カイギュウ、鰭脚類などのさまざまな動物に例えられてきた（Camp, 1952；Repenning, 1965；Domning, 2002；Gingerich, 2005；Inuzuka, 2005）.

現在生息している動物の研究によると、骨の微細な内部構造は、動物の生息場所や移動方式を反映していることが知られている（Ricqlès and Buffrénil, 2001）. このことを応用すると、化石化した骨の内部構造から絶滅した動物の生息場所や遊泳能力を示すことができるはずである. そこで、筆者らの研究チームは、最新式の高解像度 X 線 CT スキャナーと顕微鏡を駆使し、様々な種類の束柱類の骨（上腕骨、大腿骨、肋骨、椎骨）の内部微細構造の分析を行い、現在の哺乳類と比較することで束柱類の生態を解明する試みを行った（Hayashi *et al.*, 2013）.

その研究の結果、骨の微細構造の特徴は、束柱類が陸生ではなく、基本的に水生の動物であることを示した. さらに、束柱類の中に生態の異なる2つのグループがある可能性が高いことが示唆された（図6、7）. ほとんどの束柱類（アショロアなど）は緻

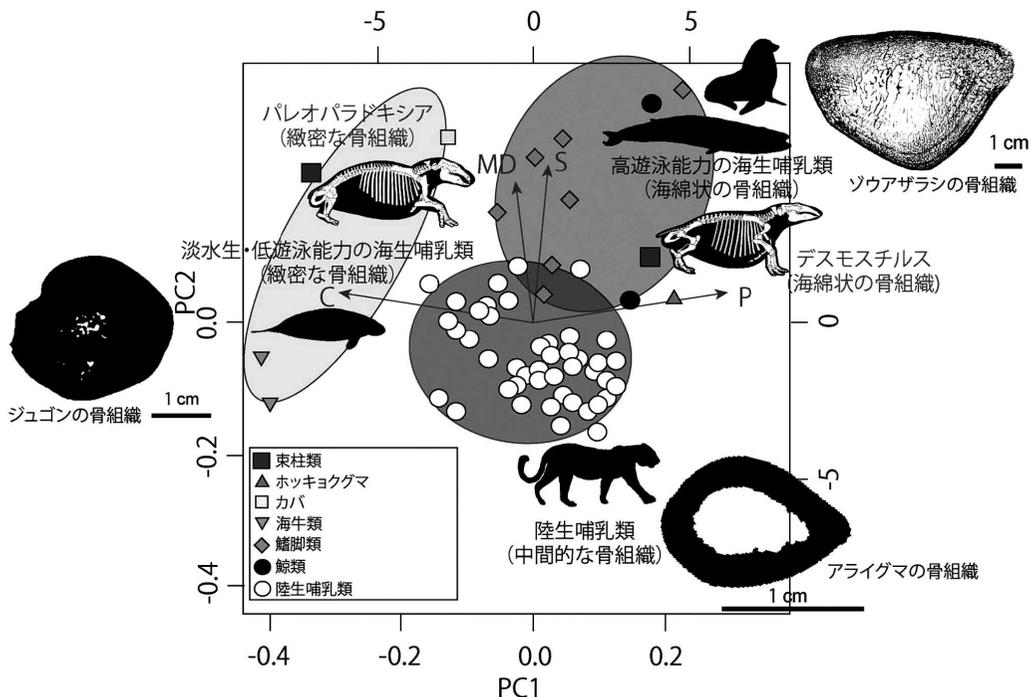


図6. 現生哺乳類の骨組織（上腕骨）と水生適応の関係を示した図
主成分分析の結果によって、現生哺乳類の骨組織は、陸生哺乳類、淡水生・低遊泳能力の海生哺乳類（海牛類、ビーバーなど）、高遊泳能力の海生哺乳類（鯨類、鰭脚類）の3つのグループで、それぞれの骨組織が特徴的に異なることが示された. さらに、絶滅哺乳類束柱類の骨組織に関しては、派生的な束柱類（デスモスチルス）が高遊泳能力の海生哺乳類型、その他の束柱類（デスモスチルスなど）が淡水生・低遊泳能力の海生哺乳類型のグループに含まれた.
※定量化するにあたって用いられたパラメーターは、骨幹部における横断面の最大直径（MD）、骨密度（C）、内層～表層にかけての緻密化の勾配（S）、海綿骨の半径（P）である. 詳細なデータ、他の部位の結果については Hayashi *et al.* (2013) を参照. ジョウアザラシの切片画像は Laurin *et al.* (2011) から引用した. 骨格図は足寄動物化石博物館 新村龍也氏提供.

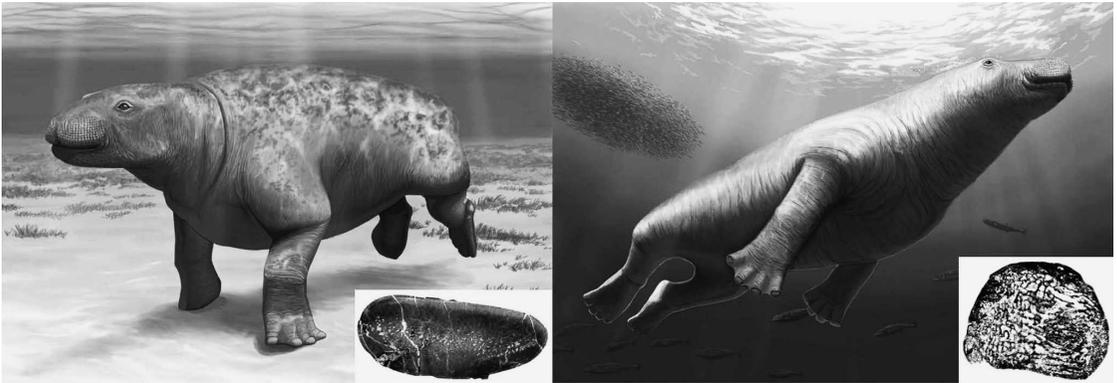


図7. 束柱類の復元図と骨組織

左図：「安定型」の束柱類アショロアの生体復元図と緻密な内部構造を示す肋骨。右図：「活発型」の束柱類デスモスチルスの生体復元図と海綿状の内部構造を示す肋骨。復元画は足寄動物化石博物館 新村龍也氏提供。

密で重い骨を持っていたが、一部の進化的な束柱類（デスモスチルス）では、骨の内部構造は海綿状（スポンジ状で多孔質）であった。緻密で重い骨はカイギウ（ジュゴンやマナティ）や初期のクジラ化石で知られており（Buffrénil *et al.*, 2010；図6）、水中でからだを安定させるのに役立つことが知られている。一方、海綿状（スポンジ状）の骨は、現在のクジラやゾウアザラシなどで見られ、海中で活発に泳ぐことに適していると考えられている（Ricqlès and Buffrénil, 2001；図6）。

以上の結果から、生態についての論争が長く続いていた束柱類は、束柱類全体が水中での生活に適応していたこと、さらに、その進化の過程で「安定型（例：アショロア）」と「活発型（例：デスモスチルス）」の2つの生活様式を獲得していたことが明らかになった（図7）。

まとめ

今回紹介した研究例のように、骨組織という新しい視点から化石を観察することで、通常は困難である絶滅動物の生理や生態の復元が可能である。この手法は、今回紹介した恐竜や海生哺乳類に限定されているものではなく、全ての脊椎動物に適応が可能である。実際には骨組織研究から、運動様式、病理、生息していた環境などについての情報も引き出すことができる。最近では、島嶼化がおこった種や氷期に生息した化石哺乳類の骨組織が非常に遅い成長を示すといった報告もある（Köhler and Moyà-Solà, 2009）。また、組織学の分野は、生物学・医学の分野では、ヒトの組織を中心に活発に研究が行われ、日々、新しい発見が報告されている（Nakano *et al.*, 2002）。そのため、古生物学だけでなく、生物学・医学分野の発展とともに

に、化石の骨組織学もますます進化していくことだろう。

謝辞

本講演にご招待いただいた高橋啓一上席総括学芸員（琵琶湖博物館）、本稿への多数の復元画ならびに骨格図の使用許可をご快諾して頂いた足寄動物化石博物館 新村龍也学芸員、澤村寛館長、安藤達郎学芸員、および、本講演に参加して頂いた方々に謝意を表する。

引用文献

- Buffrénil, V., Canoville, A., D'Anastasio, R. and Domning, D. P. (2010) Evolution of Sirenian Pachyosteosclerosis, a model-case for the study of bone structure in aquatic tetrapods. *Journal of Mammalian Evolution* **17**, 101-120.
- Camp, L. C. (1952) *Earth song: a prologue to history*. Berkeley, University of California Press, 127pp.
- Castanet, J. (1994) Age estimation and longevity in reptiles. *Gerontology* **40**, 174-192.
- Castanet, J., Rogers, K. C., Cubo, J. and Boisard, J. J. (2000) Periosteal bone growth rates in extant ratites (ostrich and emu): implications for assessing growth in dinosaurs. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Sciences de la Vie)* **323**, 543-550.
- Currie, P. J., Badamgarav, D., Koppelhus, E. B., Sissons, R. and Vickaryous, M. K. (2011) Hands, feet, and behavior in *Pinacosaurus* (Dinosauria: Ankylosauridae). *Acta Palaeontologica Polonica* **56**, 489-504.

- Domning, D. P. (2002) The terrestrial posture of desmostylians. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* **93**, 99-111.
- Dumont, M., Pyzalla, A., Kostka, A. and Borbély, A. (2011) Characterization of sauropod bone structure. In: Klein, N., Remes, K., Gee, C. T., Sander, P. M., (eds) *Biology of the Sauropod Dinosaurs. Understanding the Life of Giants*, pp. 149-168, Indiana University Press, Bloomington.
- Erickson, G. M., Curry, K. A., Varrichio, D. J., Norell, M. A. and Xu, X. (2007) Growth patterns in brooding dinosaurs reveal the timing of sexual maturity in non-avian dinosaurs and genesis of the avian condition. *Biology Letters* **3**, 558-61.
- Erickson, G. M., Makovicky, P. J., Currie, P. J., Norell, M. A., Yerby, S. A. and Brochu, C. A. (2004) Gigantism and comparative life-history parameters of tyrannosaurid dinosaurs. *Nature* **430**, 772-775.
- Francillon-Vieillot, H., de Buffrénil, V., Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F. J., Sire, J. Y., Zylberg, L. and de Ricqlès, A. (1990) Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues; pp. 471-530 in J. G. Carter (ed.), *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends Vol.1*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Gingerich, D. P. (2005) Aquatic adaptation and swimming mode inferred from skeletal proportions in the Miocene desmostylian *Desmostylus*. *Journal of Mammalian Evolution* **12**, 183-194.
- Gray, N. M., Kimberly, K., Madar, S., Tomko, L. and Wolfe, S. (2007) Sink or swim? Bone buoyancy control in early cetaceans. *Anatomical Record* **290**, 638-653.
- Köhler, M. and Moyà-Solà, S. (2009) Physiological and life history strategies of a fossil large mammal in a resource-limited environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**, 20354-8.
- Halstead, L. (1978) *The Evolution of the Mammals*, Eurobooks Limited, Italy
- Hayashi, S., Carpenter, K., Scheyer, T. M., Watabe, M. and Suzuki, D. (2010) Function and evolution of ankylosaur dermal armor. *Acta Palaeontologica Polonica* **55**, 213-228.
- Hayashi, S., Carpenter, K. and Suzuki, D. (2009) Different growth patterns between the skeleton and osteoderms of *Stegosaurus* (Ornithischia: Thyreophora). *Journal of Vertebrate Paleontology* **29**, 123-131.
- Hayashi, S., Carpenter, K., Watabe, M. and McWhinney, L. (2012a) Ontogenetic histology of *Stegosaurus* plates and spikes. *Palaeontology* **55**, 145-161.
- Hayashi, S., Houssaye, A., Nakajima, Y., Chiba, K., Ando, T., Sawamura, H., Kaneko, N., Inuzuka, N. and Osaki, T. (2013) Bone inner structure suggests increasing aquatic adaptations in Desmostylia (Mammalia, Afrotheria). *PLOS ONE* **8**(4), e59146. doi: 10.1371/journal.pone.0059146.
- Hayashi, S., Zhao, Q., Watabe, M., Carpenter, K. and Xu, X. (2012b) Phylogenetic and ontogenetic variation of bone histology in thyreophoran osteoderms. *Journal of Vertebrate Paleontology, Program and Abstracts*, 108.
- Horner, J. R., Padian, K. and de Ricqlès, A. J. (2005) How dinosaurs grew so large and so small. *Scientific American* **293**, 56-63.
- Inuzuka, N. 2005. The Stanford skeleton of *Paleoparadoxia* (Mammalia: Desmostylia). *Bulletin of Ashoro Museum of Paleontology* **3**, 3-110.
- Inuzuka, N., Domning, D. P. and Ray, C. E. (1994) Summary of taxa and morphological adaptations of the Desmostylia. *The Island Arc* **3**, 522-537.
- Laurin, M., Canoville, A., and Germain, D. (2011) Bone microanatomy and lifestyle: A descriptive approach. *Comptes Rendus Palevol* **10**, 381-402.
- Main, R. P., de Ricqlès, A., Horner, J. R. and Padian, K. (2005) The evolution and function of thyreophoran dinosaur scutes: implications for plate function in stegosaurs. *Paleobiology* **31**, 291-314.
- Margerie, E., Cubo, J. and Castanet, J. (2002). Bone typology and growth rate: testing and quantifying "Amprino's rule" in the mallard (*Anas platyrhynchos*). *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Paris, Biologies* **325**, 221-230.
- Margerie, E., Robin, J. P., Verrier, D., Cubo, J., Groscolas, R. and Castanet, J. (2004) Assessing a relationship between bone microstructure and growth rate: a fluorescent labeling study in the king penguin chick (*Aptenodytes patagonicus*). *The Journal of Experimental Biology* **207**, 869-879.
- Nakano, T., Kaibara, K., Tabata, Y., Nagata, N., Enomoto, S., Marukawa, E., and Umakoshi, Y. (2002) Unique alignment and texture of biological apatite Crystallites in typical calcified tissues analyzed by microbeam X-ray diffractometer system. *Bone* **31**, 479-487.

- Padian, K., Horner, J. R. and de Ricqlès, A. J. (2004) Growth in small dinosaurs and pterosaurs: the evolution of archosaurian growth strategies. *Journal of Vertebrate Paleontology* **24**, 555-571.
- Repenning, C. A. (1965) Drawing of *Paleoparadoxia* skeleton. *Geotimes* **9**, 1-3.
- Ricqlès, A. and Buffrénil, V. (2001) Bone histology, heterochronies and the return of Tetrapods to life in water: where are we? In: Mazin J.M. and Buffrénil, V. (eds) *Secondary adaptation of tetrapods to life in water*, pp. 289-310, München, Verlag.
- Sander, P. M. and Clauss, M. (2008) Sauropod gigantism. *Science* **322**, 200-201.
- Sander, P. M., Klein, N., Buffetaut, E., Cuny, G., Suteethorn, V. and Le Loeuff, J. (2004) Adaptive radiation in sauropod dinosaurs: bone histology indicates rapid evolution of giant body size through acceleration. *Organisms, Diversity and Evolution* **4**, 165-173.
- Sander, P. M., Klein, N., Stein, K., and Wings, O. (2011) Sauropod bone histology and implications for sauropod biology. In: Klein, N., Remes, K., Gee, C. T. and Sander, P. M. (eds) *Biology of the Sauropod Dinosaurs. Understanding the Life of Giants*, pp. 276-302, Indiana University Press, Bloomington.
- Scheyer, T. M. and Sander, P. M. (2007) Shell bone histology indicates terrestrial palaeoecology of basal turtles. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* **274**, 1885-93.
- Schweitzer, M. H., Elsey, R. M., Dacke, C. G., Horner, J. R. and Lamm, E. T. (2007) Do egg-laying crocodylian (Alligator mississippiensis) archosaurs form medullary bone? *Bone* **40**, 1152-1158.
- Stein, M., Hayashi, S. and Sander, P. M. (2013) Long bone histology and growth patterns in ankylosaurs: implications for life history and evolution. *PLOS ONE* **8**(4), e59146. doi: 10.1371/journal.pone.0059146.