

幼年鸚鵡嘴龙的胃石及其早期摄食行为研究

王琰翰¹, 李晓波¹, 温泉波¹, 陈军^{1*}, Robert REISZ^{1,2*}

1. 吉林大学地球科学学院, 未来科学国际合作联合实验室, 地质博物馆(恐龙演化研究中心), 深部探测与成像全国重点实验室, 生物考古实验室, 长春 130061

2. Department of Biology, University of Toronto Mississauga, Mississauga M2J4A6, Canada

* 通讯作者, E-mail: cj@jlu.edu.cn(陈军), robert.reisz@utoronto.ca(Robert REISZ)

2025-04-18收稿, 2025-09-24修回, 2025-11-07接受, 2025-12-12网络版发表

国家自然科学基金项目(42288201)、国家重点研发计划项目(2024YFF0807701)、国家岩矿化石标本资源库项目(NCSTI-RMF20240203)和加拿大自然科学与工程研究理事会项目(NSERC)资助

摘要 *Psittacosaurus*(鸚鵡嘴龙属)是白垩纪早期地层中保存最丰富、分布最广泛的恐龙类群之一。目前已发现百余件完整的*Psittacosaurus*个体标本, 涵盖了从刚孵化的幼年到成年的所有个体发育阶段。该类群化石对于研究恐龙的生长速率、运动方式与繁殖生物学等具有重要意义。根据以往的化石记录, 仅亚成年和成年的*Psittacosaurus*个体具有用于辅助消化植物材料的胃石, 这一现象曾使学者推测*Psittacosaurus*可能仅在生命中后期摄入胃石。为深入探究*Psittacosaurus*进食行为, 本研究选取了出土自中国辽宁省北票市陆家屯义县组中, 同一巢穴内的13具保存胃石的*Psittacosaurus*个体为研究对象。通过骨组织学研究, 我们确定所有个体死亡时的年龄均不足1岁。该巢穴中的每一具*Psittacosaurus*标本均保存有主要以火成岩组成的胃石, 这是幼年期*Psittacosaurus*标本中保存胃石的首次报道。这一发现表明, 鸚鵡嘴龙在其刚孵化后的幼年时期即已摄入胃石, 其幼年与成年阶段可能具有相似进食习惯。本研究为重建这一重要植食性恐龙的古生态习性提供了新观点。

关键词 下白垩统, 义县组, *Psittacosaurus*, 胃石, 摄食行为

1 引言

Psittacosaurus(鸚鵡嘴龙)是一类化石保存极为丰富的恐龙, 最早发现于蒙古(Osborn, 1923, 1924)。在其发现至今的近一百年间, 已确立了12个有效种(Napoli等, 2019)。这些物种主要来自中国、蒙古、俄罗斯和泰国等地的下白垩统上部地层(Napoli等, 2019; Sereno, 2010)。作为角龙类的早期分支, *Psittacosaurus*为研究该类群的早期演化提供了重要线索。目前有关研究已涵盖其骨骼形态(Mayr等, 2002)、四肢功能(Senter, 2007; Zhao等, 2013a)、生长模式(Erickson和Tumanova, 2000; Erickson等, 2009)、摄食行为(Sereno等, 2010)以及胃石功能推测(Sereno, 1990)等多个方面。

亚成年或成年*Psittacosaurus*个体中存在胃石的情况

已受到广泛报道(Napoli等, 2019; Osborn, 1924), 但尚未有化石证据表明刚孵化的幼体也具有胃石(Zhao等, 2013b)。这种在个体发育阶段上的胃石分布差异可能说明其食性将随着个体生长发生转变(Zhao等, 2013b)。大多数在*Psittacosaurus*消化系统中发现的胃石材料尚未得到系统研究。有学者曾将*Psittacosaurus*体内的胃石与其喜食硬质植物的食性联系起来, 认为其具有辅助消化的作用(Sereno, 1990)。胃石在其他恐龙类群中已被用于研究迁徙行为与重建生态习性(Wings, 2007; Malone等, 2021), 这体现了其在古生物研究中具有巨大的潜力。然而, 通常难以判断生物体内的胃石是有目的性的主动摄入, 还是埋藏过程中的意外嵌入。针对这一问题, 研究人员已建立多项鉴定标准, 其涵盖了埋藏学(Wings, 2004)及胃石表面的微观结构特征(Cerda,

中文引用格式: 王琰翰, 李晓波, 温泉波, 陈军, Reisz R. 2026. 幼年鸚鵡嘴龙的胃石及其早期摄食行为研究. 中国科学: 地球科学, 56(1): 356–363, doi: 10.1360/N072025-0146

英文引用格式: Wang L, Li X, Wen Q, Chen J, Reisz R. 2026. Gastroliths in hatchling *Psittacosaurus* show early dietary habits. Science China Earth Sciences, 69(1): 340–347, <https://doi.org/10.1007/s11430-025-1759-4>

2008; Cheng等, 2006; Whittle和Onorato, 2000)。

本研究报道并描述了吉林大学地质博物馆暨恐龙演化研究中心(Dinosaur Evolution Research Center, DERC)收藏的保存在同一巢穴内的一窝*Psittacosaurus*集群化石(JLU DERC-Z0007)。我们对消化系统中的石块进行了详细检测,以验证其是否属于胃石。由于组织学切片是确定死亡年龄最有效的方法之一(de Buffrénil等, 2021),我们选取四个不同体型个体的长骨进行切片,并分析了其组织学显微结构。据此可以判断这批*Psittacosaurus*所处的生长发育阶段,及其是否经历了姿态转换(Zhao等, 2013a)。本研究聚焦于个体发育以及进食行为,为重建*Psittacosaurus*的生态习性提供了新的依据。

2 材料与方法

本研究所选取的同一巢穴内的13个*Psittacosaurus*个体(图1a)采集自中国辽宁省北票市陆家屯的早白垩世义县组地层。该地区已知存在两种鹦鹉嘴龙:*P. lujiatunensis*和*P. major*(Zhao等, 2013a)。有研究基于头骨的几何形态对*P. major*的有效性提出质疑(Hedrick和Dodson, 2013),但该研究的方法及结论亦受到争议(Napoli等, 2019)。由于本次研究的标本缺乏*P. lujiatunensis*的自近裔特征,且*P. major*的有效性尚不明确,出于严谨考虑,我们将这13个个体暂归类为*Psittacosaurus* sp。

所有个体均保存完整,仅部分骨骼在成岩过程中发生了轻微变形。这些骨骼连接完好,且整体朝向一致(图1b),表明其为原地埋藏。这些个体的尺寸较小,头骨长度介于4.741 cm至7.328 cm之间,而成年*Psittacosaurus*的头骨长度通常为11.96 cm至20.76 cm(Sereno等, 2010; Zhou等, 2006)。因此,JLU DERC-Z0007中的个体很可能处于个体发育的早期阶段。

几乎每个个体的腹腔区域均保存有大量轻微磨圆、岩性多样的卵石(图1a),且这些卵石在围岩中未见分布。

为了解这些*Psittacosaurus*的个体发育情况,我们选取了4根来自不同体型个体的股骨进行骨组织学切片实验。取样工作已获得标本保存机构的授权,所有操作均符合科学规范,不会对标本的完整性与展览价值造成损害。所选股骨长度分别为7.446 cm、7.299 cm、6.614 cm和4.775 cm;为减少测量误差,每根股骨均重复测量三次。随后由短至长将样本依次编号为I至IV(图1b)。股骨III和IV在埋藏过程中遭受挤压而变形,股骨I和II形态保持完好(图1c)。

骨组织学切片制作在吉林大学恐龙演化研究中心完成。首先将股骨样本包埋于Castolite AP聚酯树脂中,随后使用Buehler Isomet1000低速锯以200–300转/分钟的速度

沿骨干中部进行切片,获得平整切面。切面经600目及1000目碳化硅粉末逐级打磨后,采用氰基丙烯酸酯粘合剂固定于磨砂有机玻璃载玻片上。粘合后的薄片再次用Isomet低速锯进行精密切割,并通过Hillquist研磨机进行研磨,最后采用不同粒度的碳化硅及氧化铝粉末进行抛光。使用Nikon AZ100M显微镜拍摄骨组织学图像,Leica DVM6A显微镜则用于胃石样本的图像采集。

3 结果

3.1 骨组织学

生长停滞线(lines of arrested growth, LAGs)是判断个体发育阶段的关键显微结构特征之一。其每年在皮质骨中沉积一次,可直接指示动物死亡时的年龄(de Buffrénil等, 2021; Warren, 1963)。本研究的所有切片(图2a–d, 附图S1)均未发现任何生长停滞线或其他周期性生长标记,表明这些骨骼属于年龄不足一岁的个体。此外,切片中也未观察到外周休止线(external fundamental system, EFS)。外周休止线主要由平行纤维骨或板层骨组成,通常反映生长减缓或接近停止(de Buffrénil等, 2021)。外周休止线的缺失进一步指示这些个体仍处于生长发育速度较快的阶段。

所有切片的骨组织结构均主要由编织纤维骨构成,在正交偏振光下呈单折射(图3a)。仅在血管通道周围可见平行纤维骨组织,该组织可通过单折射和双折射现象识别(图3)。编织纤维骨与平行纤维骨共同形成了初级骨单位。两类组织中均可见随机分布的骨细胞陷窝,但其形态存在差异:编织纤维骨中的陷窝多呈星形,周围伴有小管结构(图2e),指示其为静态成骨作用所形成;而在平行纤维骨中,陷窝多呈纺锤形,且与平行纤维组织走向平行(图2e, 图3b),反映其为动态成骨作用的产物(Ferretti等, 2002; Marotti等, 1999)。在胚胎期及出生后早期生长速率最高时,特定的成骨细胞通常于原位(如骨干中段)进行静态成骨;而在后期发育阶段,随着沉积速率降低,则转为动态成骨(de Buffrénil等, 2021)。这些切片中广泛的编织纤维骨及静态成骨表明,这些个体正处于快速生长发育阶段。切片中未发现次级骨单位或反转线,说明尚未发生骨重塑。骨膜区域的血管主要呈纵向排布,伴随有部分网状结构(图2g),而在第四转子对应区域则呈放射状排布(图2h),该特征与*P. lujiatunensis*的新生个体报道一致(Zhao等, 2016)。样本的整体血管化程度较高,且在不同区域均匀分布,皮质骨内侧以及外侧的血管密度相近。除样本III和IV因埋藏挤压致髓腔略有变形外,样本I和II的髓腔形态保存完整(图2a–

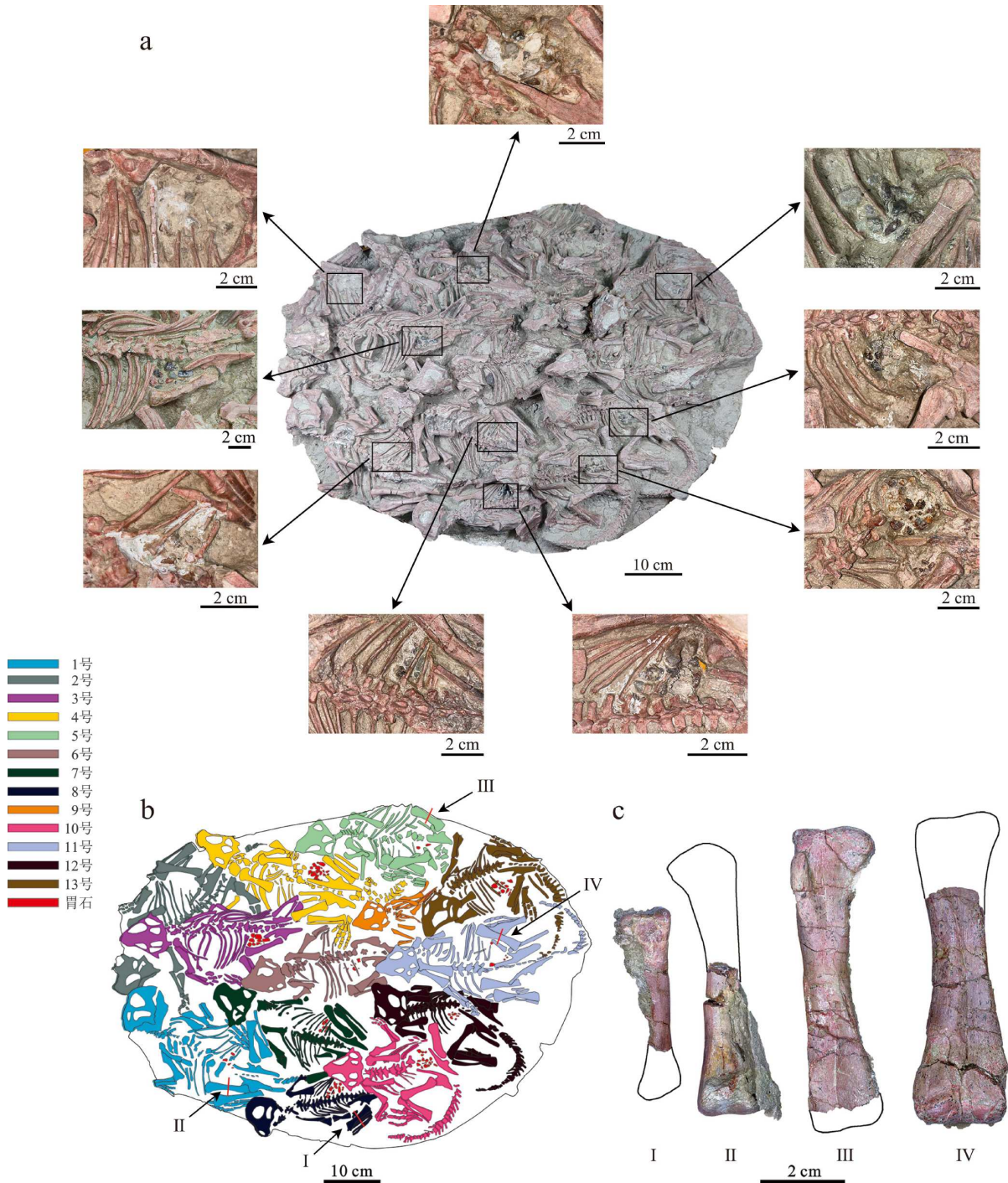


图1 同一巢穴内的*Psittacosaurus*集群化石(JLU DERC-Z0007, 共13个个体)。(a) 标本整体照片及胃石区域局部特写；(b) 标本线条图, 箭头指示用于骨组织学分析的股骨, 红线指示切片位置；(c) 各个体股骨标本照片

d)。样本Ⅱ的髓腔内可见皮质骨残留(图2f), 可能指示曾发生过髓腔扩张, 这一现象也曾在*P. lujiatunensis*中被报道(Zhao等, 2016)。

3.2 胃石

几乎每个个体的腹腔中都保存有胃石, 这些胃石主

要分布于肋骨下方或紧贴其下侧区域。以下描述以13号标本为重点, 该标本中的所有石块已被全部取出并进行岩性鉴定与分析。

从13号标本中共提取出33枚胃石(图4)。这些胃石平均长径为8.85 mm, 其中最大者长径可达15.13 mm, 总质量为11.14 g, 在标本中所占面积约为9.4 cm²。大部分

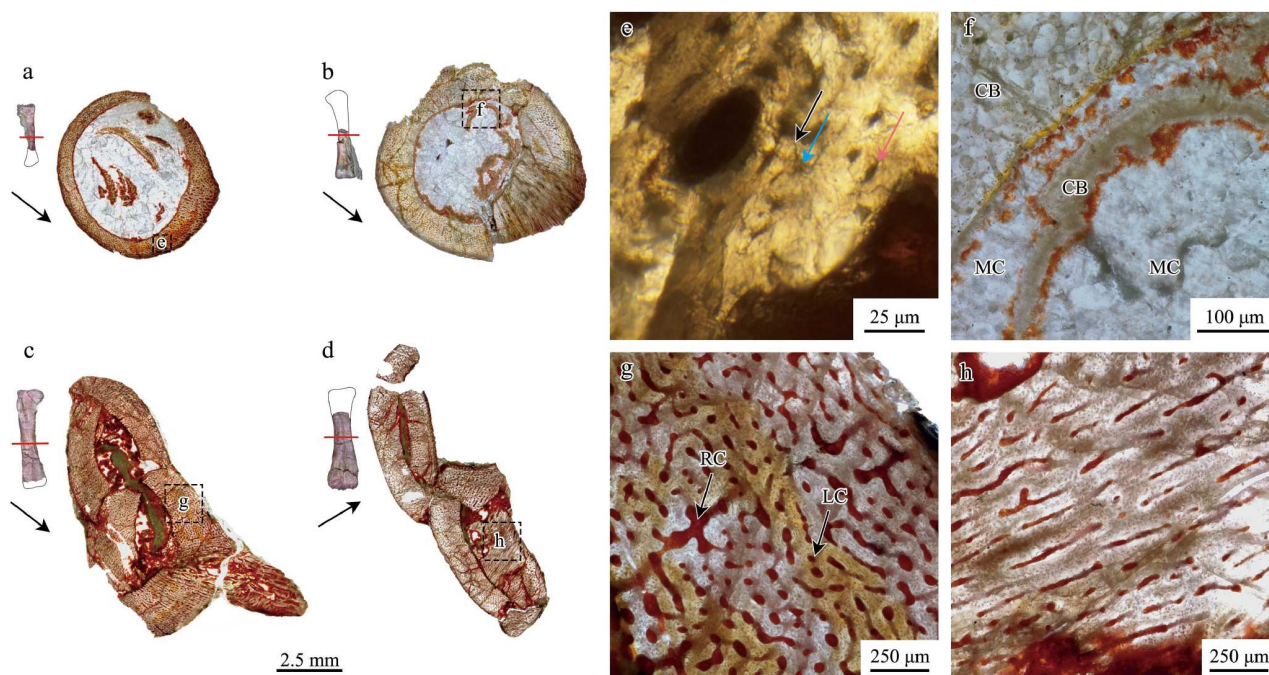


图2 *Psittacosaurus* sp.(JLU DERC-Z0007)股骨组织学结构。(a-d) 分别为 I 至IV的股骨切片, 黑色箭头指示骨骼内侧方向; (e) 骨细胞陷窝细节: 蓝色箭头示星形陷窝, 粉色箭头示纺锤形陷窝, 黑色箭头示小管结构; (f) 髓腔与皮质骨交界区, 可见部分皮质骨延伸至髓腔内部; (g) 血管呈纵向及网状分布; (h) 血管呈放射状分布。CB, cortical bone, 皮质骨; LC, longitudinal vascular canals, 纵行血管通道; MC, medullary cavity, 髓腔; RC, reticular vascular canals, 网状血管通道

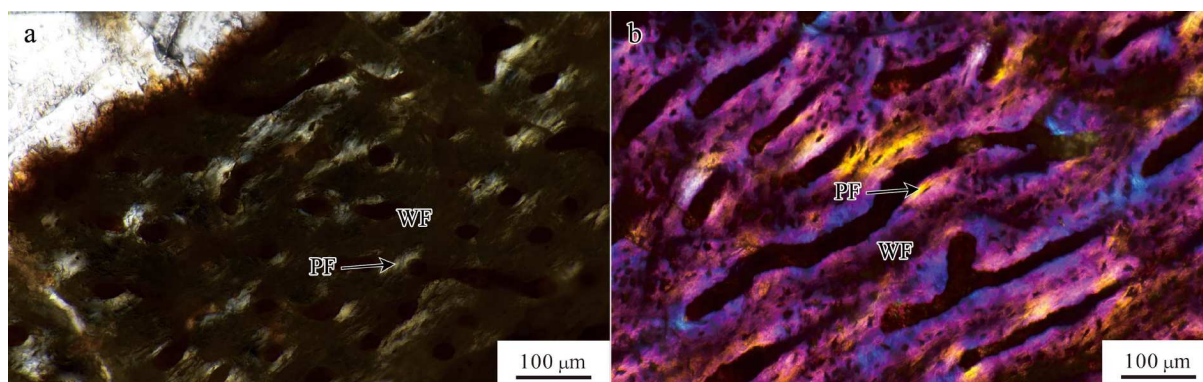


图3 股骨切片显微结构。(a) 正交偏光系统, 样本 I 中的编织纤维骨组织; (b) 插入石膏试板的正交偏光系统, 样本IV中被平行纤维组织包围的放射状血管道。PF, parallel-fibered tissues, 平行纤维组织; WF, woven-fibered bone tissues, 编织纤维骨组织

胃石的岩性都易于辨认, 对于个别难以识别的样品, 可通过暴露其新鲜面的方式进行鉴定(图4)。胃石的岩性整体上非常多样化, 具体为11枚安山岩、4枚花岗岩、4枚灰黑色酸性凝灰岩以及14枚灰白色砂岩。根据Powers (1953)的圆度分级标准, 这些胃石形态从次棱角状至圆状不等, 表面质地较为粗糙, 多数呈略纺锤形或带棱角轮廓。

为丰富所取样本的代表性, 我们还从3号标本中额外提取了部分胃石(附图S2), 其中包括5枚安山岩、2枚花岗

岩、1枚石英脉岩、1枚酸性凝灰岩及2枚砂岩。值得注意的是, 在3号与13号标本胃石中均未发现任何变质岩成分。

JLU DERC-Z0007的围岩为凝灰岩, 但其与胃石中的凝灰岩存在着明显区别。胃石中所见的凝灰岩属酸性, 颜色较深, 内部富含晶体碎屑(图4); 而作为围岩的凝灰岩则为安山质, 整体呈浅灰棕色(图1a), 除含有大量晶屑外, 还包括较多棱角状岩屑。这些岩性与结构上的差异表明, 位于腹腔区域的卵石并非来自围岩, 进一步支持其属于胃石的解释。

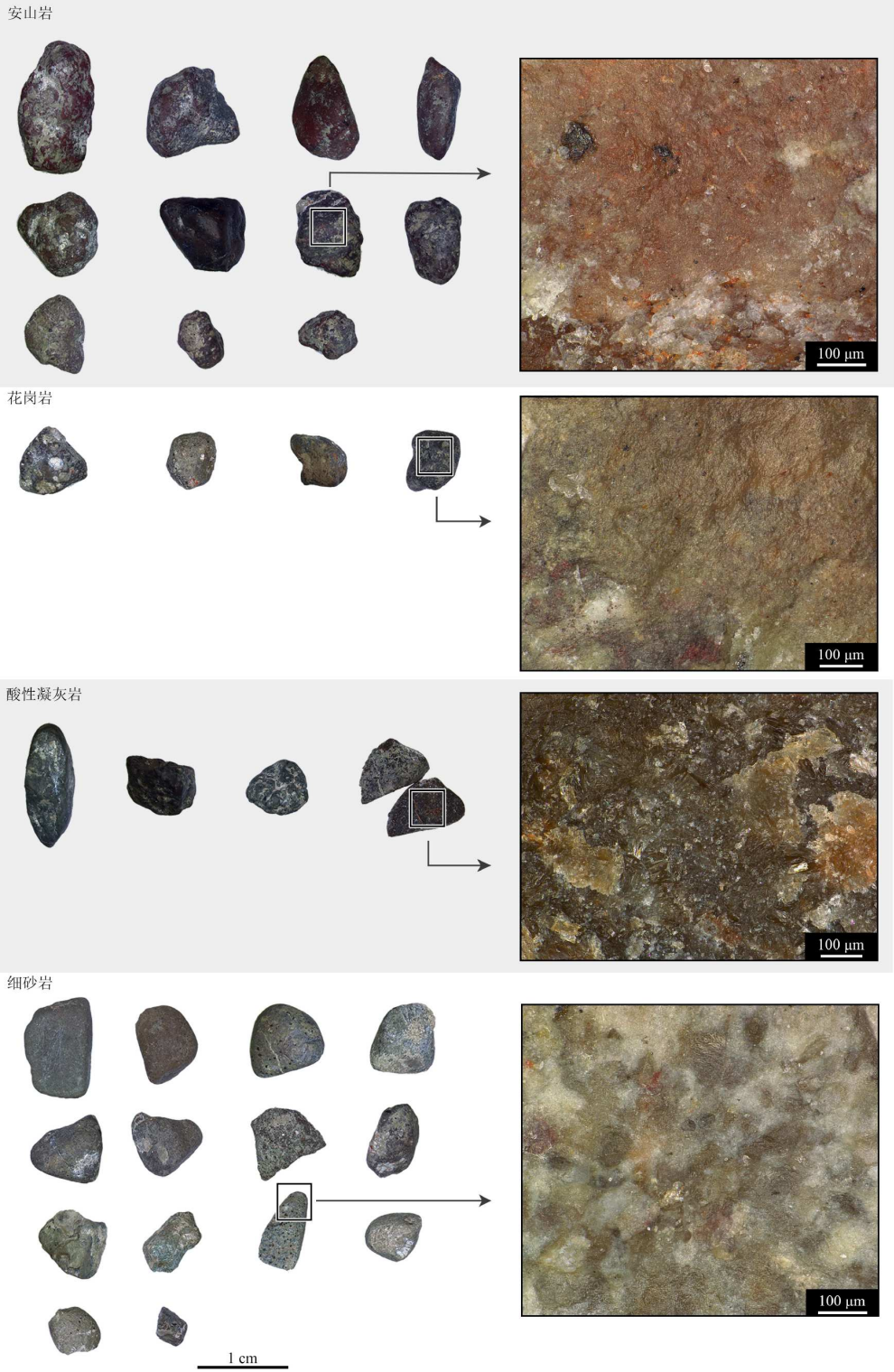


图4 来自JLU DERC-Z0007的13号标本中的胃石

4 讨论

4.1 个体发育阶段

切片 I -IV 中生长停滞线的缺失可能由以下三个原因

导致：(1)该化石集群中的所有个体均未满1岁；(2)它们正处于极端气候或者食物短缺等高压环境，导致生长缓慢乃至停滞(Köhler等, 2012)；生长停滞线被髓腔吸收(Zhao等, 2013b)。根据切片中所观察到的骨组织显微

结构特征(图2), 后两种假设(即高压环境和髓腔吸收)缺乏足够的证据支持。这些切片中既未发现生长速率减缓的迹象, 也未观察到骨组织重吸收。切片 I-IV 骨组织基质均为编织骨, 这是皮质骨形成的初始阶段(Shapiro和Wu, 2019)。此外, 该区域出现的星形骨细胞陷窝的存在表明在骨基质中主要为静态成骨(图2e), 暗示着相对快速的个体生长速率(de Buffr  nil等, 2021; Ferretti等, 2002; Marotti等, 1999)。

这些骨组织学特征与其他*Psittacosaurus*幼体标本也有相似之处。据Zhao等(2016)描述, *P. lujiatunensis*新生个体的骨基质以编织纤维骨为主、血管通道呈纵向与网状分布, 与本研究的观察结果相符(Zhao等, 2019, 2013a, 2013b); 唯一区别在于其未发现放射状血管结构, 这可能源于切片部位的微小差异。同样, 类似的显微结构在*P. mongoliensis*中也有报道中(Erickson和Tumanova, 2000)。这些证据共同表明JLU DERC-Z0007中所有个体死亡时的年龄均未满一岁。

本研究中的13个*Psittacosaurus*个体的股骨普遍长于其他已知同年龄阶段的*Psittacosaurus*标本(Erickson和Tumanova, 2000; Erickson等, 2009; Zhao等, 2013a, 2013b)。在这13个个体中, 股骨最短为4.775 cm, 最长可达到7.446 cm。这种股骨长度通常代表了更年长的*Psittacosaurus*。作为对比, *P. mongoliensis*和*P. lujiatunensis*通常要到2至3岁时才能达到这样的体型(Erickson和Tumanova, 2000; Erickson等, 2009; Zhao等, 2013a, 2013b)。这种在不足1岁的幼年体体型上表现出的个体发育显著差异, 指示了在北票地区义县组地层中可能存在除*P. lujiatunensis*之外的其他*Psittacosaurus*。同时, 骨组织学研究显示JLU DERC-Z0007经历的快速生长发育过程与其他已知同龄阶段*Psittacosaurus*幼体的生长模式也不尽相同, 增加了其属于体型较大的幼年体*P. major*(Serenio等, 2007)的可能性。未来还需更多材料及研究分析, 才能更全面地了解*Psittacosaurus*属内不同物种间的生长发育模式差异。

4.2 胃石的鉴定及其功能

作为有机生物体内的无机分子, 胃石与化石骨骼之间的关联往往难以确立。尽管某些化石标本的腹部区域发现了一些卵石, 但在将其鉴定为胃石时仍需谨慎(Wings, 2007; Wings和Sander, 2007)。Wings(2004)提出了一套识别胃石的埋藏学标准, 本研究中所有标本均满足以下条件: (1)卵石为原位保存; (2)卵石牢固嵌于凝灰岩基质中; (3)在较小区域(9.4 cm²)内集中出现大量卵石; (4)所有卵石均与完整的骨骼相关联; (5)卵

石主要位于个体胸腔的下部。

此外, 我们计算了13号标本的体重, 以检验其是否符合现生鸟类胃石质量与个体体重之间的回归线(Wings和Sander, 2007)(附图S3)。关于体重计算, 考虑到*Psittacosaurus*在幼年阶段时为四足行走, 在生长发育的后期才逐渐演化为双足恐龙(Zhao等, 2013a), 且所有研究标本死亡时均不足1岁, 我们采用经Campione和Evans(2012)修订的Anderson四足恐龙体重方程(Anderson等, 1985)。拟合结果表明, 该个体的胃石质量与体重数据与回归线高度吻合(附图S3)。这种跨类群的相似性表明, *Psittacosaurus*可能与鸟类类似, 具有通过吞食石块辅助消化的行为。这一发现为*Psittacosaurus*使用胃石帮助消化的假说提供了新证据(Napoli等, 2019; Osborn, 1924; Senter, 2007; Xu, 1997)。

绝大多数已报道的、含有胃石的*Psittacosaurus*个体均为完全成熟的成年个体(表1), 迄今为止尚未有幼体*Psittacosaurus*摄入胃石的记录(Zhao等, 2013b)。JLU DERC-Z0007中胃石的存在表明, 幼年*Psittacosaurus*同样需要胃石辅助消化。即使是幼年*Psittacosaurus*也保持着与成熟个体相似的进食坚硬纤维植物的习性。先前对*Psittacosaurus*颌部进行的二维力学分析表明, 成年个体的颌部力学性能相对幼体更强, 意味着成年*Psittacosaurus*能够取食更坚韧的植被(Landi等, 2021)。然而该研究同时指出, 幼年与成年个体颌部的生物力学差异其实相当有限, 且幼年*Psittacosaurus*牙齿表面存在的广泛的磨蚀面表明其牙齿经历着高强度的使用(Landi等, 2021)。由此可以合理推断, *Psittacosaurus*在整个个体发育过程中都保持着相对稳定的坚硬纤维食物取向。鉴于这些发现, 若胃石在成年*Psittacosaurus*的消化系统中发挥作用的话, 其在幼年个体中的存在就更显得不足为奇了。

胃石的岩性组成也具有重要研究意义。在JLU DERC-Z0007中, 火成岩为胃石的主要成分。这一点很可能反映了这些个体栖息地的岩石分布情况, 而非出于对特定岩性的主动选择(Harper, 1964; Malone等, 2021; O'Gorman等, 2012; Wings, 2007)。JLU DERC-Z0007来自中国辽宁省北票市, 该地区的中生代地层中广泛分布着安山岩、花岗岩、玄武岩、砾岩、砂岩、页岩、粉砂岩和凝灰岩(辽宁省地质矿产局, 1989; Xu等, 2020), 与胃石中以安山岩、花岗岩和砂岩为主的组成高度吻合。这表明这些*Psittacosaurus*幼体很可能就地摄入胃石, 其活动范围仅局限于辽西地区, 并未进行长距离迁徙。此外, 辽西地区古生代地层中也富含石灰岩(辽宁省地质矿产局, 1989), 但在所有胃石样本中均未发现该

表1 *Psittacosaurus*胃石分布情况^{a)}

种名	标本号	年龄阶段	头骨长度(cm)	胃石	参考文献
<i>P. mongoliensis</i>	AMNH 6253	-	-	有	Osborn, 1924
<i>P. mongoliensis</i>	AMNH 6254	-	-	-	Osborn, 1923
<i>P. mongoliensis</i>	AMNH 6544	-	-	有	Sereno, 1987
<i>P. sinensis</i>	IVPP V 738	-	11.25	-	Yang, 1958
<i>P. meileyingensis</i>	IVPP V 7705*	-	13.65	-	Sereno等, 1988
<i>P. xinjiangensis</i>	IVPP V 7698	亚成年	-	-	Sereno和Chao, 1988
<i>P. sattayarak</i>	TF 2449a*	-	-	-	Eric和Varavudh, 1992
<i>P. neimongoliensis</i>	IVPP 12-0888-2	亚成年	13.61	-	Russell和Zhao, 1996
<i>P. ordosensis</i>	IVPP 07-0888-1*	-	9.20	-	Russell和Zhao, 1996
<i>P. mazongshanensis</i>	IVPP V 12165	成年	20.19	有	Xu, 1997
<i>P. lujiatunensis</i>	ZMNH M8137*	成年	20.73	-	Zhou等, 2006
<i>P. lujiatunensis</i>	IVPP V14341	2-4岁	7.98	-	Zhao等, 2013b
<i>P. major</i>	LH PV1*	-	21.45	-	Sereno, 2007
<i>P. sibiricus</i>	PM TGU 16/4-20	成年	18.42	有	Averianov等, 2006
<i>P. sp.</i>	SMF R 4970	-	16.67	有	Mayr等, 2002
<i>P. gobiensis</i>	LH PV2	完全成熟	11.96	有	Sereno等, 2010
<i>P. amitabha</i>	IGM 100/1132	完全成熟	15.20	有	Napoli等, 2019

a) 标*号的标本缺失头后骨骼, 仅发现头骨部分

类岩石。这可能是由于石灰岩易在胃酸环境中溶解, 即便曾被吞食, 也难以保存为化石记录。

有研究指出, 晚侏罗世基干角龙类 *Yinlong* 可能以低矮植物如木贼类为食(Hu等, 2022)。*Yinlong*与*Psittacosaurus*体型相近, 二者可能具有类似的取食策略。孢粉组合研究表明, *Psittacosaurus*生存环境中分布有多种植被类型, 包括针叶林、落叶林、常绿阔叶林、草本及灌木群落(Cui等, 2015)。结合该植物群落组成特征以及*Psittacosaurus*中大量保存的胃石, 我们推测其取食策略可能以低矮灌木为主, 并辅以部分草本植物。

5 结论

通过对同一巢穴内的*Psittacosaurus*集群化石JLU DERC-Z0007的骨组织学分析与胃石的研究, 我们得出以下主要结论:

- (1)生长停滞线的缺失、以编织骨为主的骨组织结构、纵向分布的血管道以及无骨重塑迹象, 均表明JLU DERC-Z0007中的所有个体均为孵化后不足1岁的幼体;
- (2)这些个体的体型较大, 生长速率较高, 与同一地层中其他已知的*Psittacosaurus*幼体的生长模式有所差异, 可能属于*P. major*的幼年个体;
- (3)本研究首次提供了幼体*Psittacosaurus*摄入胃石的证据, 表明该类群在个体发育早期就具有与成年个体相似的进食习性;
- (4)*Psittacosaurus*可能随机摄入胃石, 而非选择特定岩性的岩石。

上述结论揭示了*Psittacosaurus*幼年时期的个体发育、生长模式及摄食行为特征, 为研究该类群恐龙古生态行为及系统演化提供了新的见解。

致谢 金利勇帮助收集材料, 李涛修复化石, 王春宇和张佳音协助实验照片拍摄, Dylan Rowe对稿件修订版进行了编辑和改进, 两位匿名审稿人对本文进行了细致审阅及建设性指导, 在此一并致谢。

补充材料 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责, 详见网络版(<http://earthcn.scichina.com>)。

参考文献

辽宁省地质矿产局. 1989. 中华人民共和国地质矿产部地质专报 1 区域地质 辽宁省区域地质志. 北京: 地质出版社

Anderson J F, Hall-Martin A, Russell D A. 1985. Long-bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs. *J Zool*, 207: 53–61

Averianov A O, Voronkevich A V, Leshchinskiy S V, et al. 2006. A Ceratopsian dinosaur *Psittacosaurus sibiricus* from the Early Cretaceous of West Siberia, Russia and its phylogenetic relationships. *J Systatic Palaeontology*, 4: 359–395

Campione N E, Evans D C. 2012. A universal scaling relationship between body mass and proximal limb bone dimensions in quadrupedal terrestrial tetrapods. *BMC Biol*, 10: 60

Cerda I A. 2008. Gastroliths in an ornithopod dinosaur. *Acta Palaeontologica Polonica*, 53: 351–355

Cheng L, Wings O, Chen X, et al. 2006. Gastroliths in the Triassic Ichthyosaur *Panjiangsaurus* from China. *J Paleontology*, 80: 583–588

Cui Y, Gong E P, Wang T H, et al. 2015. Palynomorph assemblages and paleoclimate records from the Zhuanchengzi Bed of the Yixian Formation, western Liaoning Province, China. *Sci China Earth Sci*, 58:

- 1538–1552
- de Buffrénil V, Ricqlès A, Zylberberg L, et al. 2021. Vertebrate skeletal histology and Paleohistology flyer. Boca Raton: CRC Press. 838
- Eric B, Varavudh S. 1992. A New Species of the Ornithischian Dinosaur *Psittacosaurus* from the Early Cretaceous of Thailand. *Palaeontology*, 34: 801–812
- Erickson G M, Tumanova T A. 2000. Growth curve of *Psittacosaurus mongoliensis* Osborn (Ceratopsia: Psittacosauridae) inferred from long bone histology. *Zool J Linn Soc*, 130: 551–566
- Erickson G M, Makovicky P J, Inouye B D, et al. 2009. A life table for *Psittacosaurus lujiatunensis*: initial insights into ornithischian dinosaur population biology. *Anatomical Record*, 292: 1514–1521
- Ferretti M, Palumbo C, Contri M, et al. 2002. Static and dynamic osteogenesis: Two different types of bone formation. *Anatomy Embryology*, 206: 21–29
- Harper J A. 1964. Calcium in grit consumed by juvenile pheasants in east-central illinois. *J Wildlife Manage*, 27: 362–367
- Hedrick B P, Dodson P. 2013. Lujiatun Psittacosaurids: Understanding individual and taphonomic variation using 3D geometric morphometrics. *PLoS ONE*, 8: e69265
- Hu J, Forster C A, Xu X, et al. 2022. Computed tomographic analysis of the dental system of three Jurassic ceratopsians and implications for the evolution of tooth replacement pattern and diet in early-diverging ceratopsians. *eLife*, 11: e76676
- Köhler M, Marín-Moratalla N, Jordana X, et al. 2012. Seasonal bone growth and physiology in endotherms shed light on dinosaur physiology. *Nature*, 487: 358–361
- Landi D, King L, Zhao Q, et al. 2021. Testing for a dietary shift in the Early Cretaceous ceratopsian dinosaur *Psittacosaurus lujiatunensis*. *Palaeontology*, 64: 371–384
- Malone J R, Strasser J C, Malone D H, et al. 2021. Jurassic dinosaurs on the move: Gastrolith provenance and long-distance migration. *Terra Nova*, 33: 375–382
- Marotti G, Ferretti M, Palumbo C, et al. 1999. Static and dynamic bone formation and the mechanism of collagen fiber orientation. In: 5th Workshop on Osteobiology. Gallipoli, Italy. 156
- Mayr G, Peters S, Plodowski G, et al. 2002. Bristle-like integumentary structures at the tail of the horned dinosaur *Psittacosaurus*. *Naturwissenschaften*, 89: 361–365
- Napoli J G, Hunt T, Erickson G M, et al. 2019. *Psittacosaurus amitabha*, a New Species of Ceratopsian Dinosaur from the Ondai Sayr Locality, Central Mongolia. *Am Mus Novitates*, 2019: 1–36
- O’Gorman J P, Olivero E B, Cabrera D A. 2012. Gastroliths associated with a juvenile elasmosaur (Plesiosauria, Elasmosauridae) from the Snow Hill Island Formation (upper Campanian–lower Maastrichtian), Vega Island, Antarctica. *Alcheringa: Australas J Palaeontol*, 36: 531–541
- Osborn H F. 1923. Two lower Cretaceous dinosaurs from Mongolia. *Am Mus Novit*, 95: 1–10
- Osborn H F. 1924. *Psittacosaurus* and *Protiguanodon*: Two Lower Cretaceous iguanodonts from Mongolia. *Am Mus Novit*, 127: 1–16
- Powers. 1953. A new roundness scale for sedimentary particles. *SEPM JSR*, Vol. 23: 117–119
- Russell D A, Zhao X J. 1996. New Psittacosaur occurrences in Inner Mongolia. *Can J Earth Sci*, 33: 637–648
- Senter P. 2007. Analysis of forelimb function in basal ceratopsians. *J Zool*, 273: 305–314
- Sereno P C. 1987. The ornithischian dinosaur *Psittacosaurus* from the Lower Cretaceous of Asia and the relationships of the Ceratopsia. New York: Columbia University
- Sereno P C. 1990. Psittacosauridae. In: Weishampel D B, Dodson P, Osmólska H, eds. *The Dinosauria*. Los Angeles: University of California Press. 579–592
- Sereno P C, Zhao X J, Brown L, et al. 2007. New psittacosaurid highlights skull enlargement in horned dinosaurs. *Acta Palaeontol Pol*, 52: 275–284
- Sereno P C. 2010. Taxonomy, cranial morphology, and relationships of parrot-beaked dinosaurs (Ceratopsia: *Psittacosaurus*), New perspectives on horned dinosaurs. In: *The Royal Tyrrell Museum ceratopsian symposium*. Bloomington: Indiana University Press
- Sereno P C, Chao S C, Cheng Z W, et al. 1988. *Psittacosaurus meileyingensis* (Ornithischia: Ceratopsia), a new psittacosaur from the Lower Cretaceous of northeastern China. *J Vertebrate Paleontology*, 8: 366–377
- Sereno P C, Xijin Z, Lin T. 2010. A new psittacosaur from Inner Mongolia and the parrot-like structure and function of the psittacosaur skull. *Proc R Soc B*, 277: 199–209
- Sereno P C, Chao S J. 1988. *Psittacosaurus xinjiangensis* (Ornithischia: Ceratopsia), a new psittacosaur from the Lower Cretaceous of northwestern China. *J Vertebrate Paleontology*, 8: 353–365
- Shapiro F, Wu J Y. 2019. Woven bone overview: Structural classification based on its integral role in developmental, repair and pathological bone formation throughout vertebrate groups. *eCM*, 38: 137–167
- Warren J W. 1963. Growth zones in the skeleton of recent and fossil vertebrates. Los Angeles: University of California
- Whittle C H, Onorato L. 2000. On the origins of gastroliths: Determining the weathering environment of rounded and polished stones by scanning-electron-microscope examination. *Bull N M Mus Nat Hist Sci*, 17: 69–73
- Wings O. 2004. Identification, distribution, and function of gastroliths in dinosaurs and extant birds with emphasis on Ostriches (*Struthio camelus*), faculty of mathematics and natural sciences. Bonn: Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn
- Wings O. 2007. A review of gastrolith function with implications for fossil vertebrates and a revised classification. *Acta Palaeontol Pol*, 52: 1–16
- Wings O, Sander P M. 2007. No gastric mill in sauropod dinosaurs: New evidence from analysis of gastrolith mass and function in ostriches. *Proc R Soc B*, 274: 635–640
- Xu X. 1997. A new Psittacosaur (*Psittacosaurus mazongshanensis* sp. nov.) from Mazongshan area, Gansu Province, China. Beijing: China Ocean Press
- Xu X, Zhou Z H, Wang Y, et al. 2020. Study on Jehol Biota: Recent advances and future prospects. *Sci China Earth Sci*, 63: 757–773
- Yang Z. 1958. Dinosaur fossils from Laiyang, Shandong Province. Beijing: Science Press
- Zhao B, Hedrick B P, Gao C M, et al. 2016. Histologic examination of an assemblage of *Psittacosaurus* (Dinosauria: Ceratopsia) juveniles from the Yixian Formation (Liaoning, China). *Anat Rec*, 299: 601–612
- Zhao Q, Benton M, Hayashi S, et al. 2019. Ontogenetic stages of ceratopsian dinosaur *Psittacosaurus* in bone histology. *APP*, 64: 323–334
- Zhao Q, Benton M J, Sullivan C, et al. 2013a. Histology and postural change during the growth of the ceratopsian dinosaur *Psittacosaurus lujiatunensis*. *Nat Commun*, 4: 2079
- Zhao Q, Benton M J, Xu X, et al. 2013b. Juvenile-only clusters and behaviour of the Early Cretaceous dinosaur *Psittacosaurus*. *Acta Palaeontol Pol*, 59: 827–833
- Zhou C F, Gao K Q, Fox R C, et al. 2006. A new species of *Psittacosaurus* (Dinosauria: Ceratopsia) from the Early Cretaceous Yixian Formation, Liaoning, China. *Palaeoworld*, 15: 100–114

(责任编辑: 朱敏)