

# 冠龙手部三维数字建模与初步功能分析\*

余逸伦<sup>1)</sup> 舒克文<sup>2)</sup> 徐 星<sup>2)</sup> \*\*

1) 中国人民大学附属中学, 北京 100080;

2) 中国科学院脊椎动物演化和人类起源重点实验室, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044, xu.xing@ivpp.ac.cn

**摘要** 冠龙是一种生活于侏罗纪晚期的基干暴龙类, 现已发现的化石皆产于中国新疆准噶尔盆地的石树沟组。本次研究使用激光非接触数据化仪对冠龙标本 IVPP V14531 的左手进行扫描, 用 RapidformXOV2 软件建立单块骨骼三维数字模型, 然后用 AutodeskMaya 软件关联手部各块骨骼, 建立整个手部的功能性三维数字模型。尽管基于骨骼化石对兽脚类恐龙手指活动范围进行推测受制于一些不确定性因素, 但我们还是能够给出手指的可能活动范围, 来测算兽脚类恐龙手指的背展和屈曲度。对模型的分析显示, 冠龙手指 II 和 III 的有限背展度介于基干僵尾龙高棘龙和虚骨龙类当中的恐爪龙之间, 有限屈曲度变化范围很大, 但在高棘龙和恐爪龙变化范围之内; 手指 IV 的掌骨和指节间关节几乎没有活动性, 第一个指节间关节背展度很大, 甚至强于高棘龙, 第二个指节间关节活动性和高棘龙相当, 第三个指节间关节活动性和恐爪龙相当。这也许暗示兽脚类恐龙在演化过程中, 手指背展能力逐渐减弱, 而屈曲能力逐步加强。这一演化趋势是否存在还需要更多相关数据来检验。

**关键词** 冠龙 兽脚类 手部 三维数字模型 形态功能

## 1 前言

兽脚类 (Theropoda) 是一类两足行走的恐龙, 大部分成员属于猎食性动物, 它们有一个相对较大的头部, 尖锐的牙齿和弯曲的利爪; 不过, 也有一些兽脚类是杂食性或植食性的, 在以上特征方面有所不同。作为重要的掠食工具, 兽脚类恐龙的手部虽然总体上形态相似, 但食性不同的兽脚类恐龙具有不同形态的手部 (Weishampel *et al.*, 2004)。例如, 重爪龙 (*Baryonyx*) 手部拇指上的爪长达 30 cm, 非常尖锐且强烈后弯, 很像一个巨大的鱼钩, 可能用于捕食鱼类; 似鸵龙 (*Struthiomimus*) 手部爪平直, 不适合抓紧猎物, 可能是一种杂食性恐龙 (Nicholls and Russell, 1985); 恐爪龙 (*Deinonychus*) 是典型的猎食性恐龙, 其手部的屈曲能力很强 (Senter, 2006a), 且爪强烈后弯, 较适于抓紧猎物。

对兽脚类手部形态功能的细致分析, 有助于我们理解灭绝动物如何取食等行为学方面的知识, 并了解各个兽脚类类群在取食等行为方面的演化规

律。尤其重要的是, 兽脚类恐龙的前肢最终演化成了鸟类的翅膀, 手部是前肢重要的组成部分, 因此, 兽脚类恐龙手部形态功能的研究有助于我们理解鸟类翅膀是如何演化形成的。

前人已发表了一批对兽脚类恐龙前肢形态功能的研究, 其中包括: 对恐爪龙 (Ostrom, 1969, 1974)、恐手龙 (*Deinocheirus*) (Osmólska and Roniewicz, 1970)、似鸵龙 (Nicholls and Russell, 1985) 的研究, 对腔骨龙 (*Coelophysis*)、异特龙 (*Allosaurus*)、恐爪龙以及暴龙 (*Tyrannosaurus*) 前肢的对比研究 (Carpenter, 2002)。这些研究认为, 大多数兽脚类恐龙的前肢适于捕猎, 即便是暴龙短小的前肢也呈现了一些和捕猎行为相关的特征 (Carpenter, 2002)。

本文将研究冠龙 (*Guanlong*) (Xu *et al.*, 2006) 手部的形态与功能, 并与已经发表的其它兽脚类恐龙进行对比。冠龙属于兽脚类中的暴龙类 (Tyrannosauroidae)。这一类群以体型巨大而闻名, 很多属种体长可达 13 m 以上, 其中最著名的种类是生活在北美洲白垩纪末期的暴龙。白垩纪末期的暴龙类

收稿日期: 2014-07-15

\* 国家自然科学基金重大国际合作项目 (项目号: 41120124002) 和国家重点基础研究发展计划项目 (2012CB821903) 资助。

\*\* 通讯作者。

化石保存完整,数量众多,因此成为研究最深入的恐龙类群之一。相对而言,暴龙类早期化石记录较少,尤其是侏罗纪的化石记录,因此,人们对这一类群的早期演化历史也相应地了解较少。

暴龙类在侏罗纪的化石记录包括发现于英国中侏罗世的原角鼻龙(*Proceratosaurus*)和在美国发现的史托龙(*Stokesosaurus*)等(Brusatte *et al.*, 2010),已有化石发现数量少,较为破碎。冠龙化石发现于中国新疆准葛尔盆地的石树沟组(Xu *et al.*, 2006),目前一共有两件标本,分别为正型标本 IVPP V14531 和归入标本 IVPP V14532,都保存了骨架的大部分,代表化石保存完整度最高的侏罗纪暴龙类。类似其它侏罗纪的暴龙,但不同于绝大多数白垩纪暴龙类,冠龙体型相对较小(约 3 m);类似原始暴龙类,但不同于白垩纪晚期的进步暴龙类,冠龙拥有较长的前肢,且手部有三指(后期的暴龙类均为两指,第三指退化)。相对而言,冠龙具三指的手部更像典型的僵尾龙类手部。

本文目的在于建立冠龙手部的三维数字模型,并依据模型分析手指背展和屈曲程度。手指背展和屈曲程度是估算抓握能力的一个重要指标,其他指标还包括大拇指和其他手指的对握程度等。在未来的研究中,如果再结合对握程度等信息,可以对冠龙手部抓握能力有一个更全面准确的复原。

手指背展和屈曲度可以依据两种不同的数据指标来测量:1)极限背展或屈曲(Extreme extension or flexion)是指在背展或屈曲过程中,远端骨骼近端关节面的背缘或腹缘已经触及近端骨骼骨干,无法再移动(插图 1A);2)有限背展或屈曲(Limited extension or flexion)指在背展或屈曲过程中,远端骨骼关节面的背缘或腹缘与近端骨骼光滑关节面边缘相重合(插图 1B)。在有关兽脚类手部关节活动性研究中,多数在估算手指背展和屈曲范围时,使用光滑关节面的边界做参考(Galton, 1971; Gishlick, 2001; Senter, 2006a, b, c; Senter and Robins, 2005),这和我们有限背展或屈曲标准一样。Galton 等人认识到,他们研究得出的结果可能存在错误,强调软体组织可能会限制运动范围。但也有研究者使用前一标准,比如对基干蜥脚型类板龙(*Plateosaurus*)的手部活动性的研究(Mallison, 2010)。本文将对极限和有限背展和屈曲数据都进行测量,用取得的数据来分析冠龙的抓握能力,并与其它一些兽脚类恐龙进行对比。

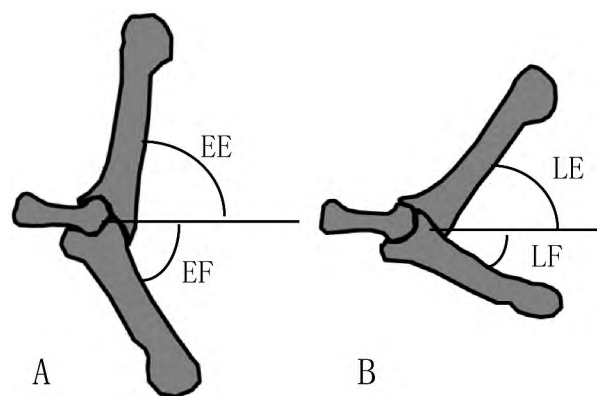


插图 1 手指背展和屈曲的示意图

Diagram illustrating manual digit extension and flexion

A. 极限背展和屈曲, EE: 极限背展, EF: 极限屈曲; B. 有限背展和屈曲, LE: 有限背展, LF: 有限屈曲。

A. Extreme extension and flexion, EE: Extreme extension, EF: Extreme flexion; B. Limited extension and flexion, LE: Limited extension, LF: Limited flexion.

## 2 研究材料及方法

### 2.1 研究材料

本次研究使用的材料是冠龙标本 IVPP V14531 的左手(插图 2)。左手保存非常完整,保存了全部三个掌骨和所有指节(包括末端的爪)。在本文中,我们把冠龙的三个手指鉴定为第二至第四手指(Xu *et al.*, 2009),研究的关节包括掌骨 II 与指节 II-1 间的关节(MP II)、指节 II-1 与 II-2 间的关节(IP II-1)、掌骨 III 与指节 III-1 间的关节(MP III)、指节 III-1 与指节 III-2 间的关节(IP III-1)、指节 III-2 与指节 III-3 间的关节(IP III-2)、掌骨 IV 与指节 IV-1 间的关节(MP IV)、指节 IV-1 与指节 IV-2 间的关节(IP IV-1)、指节 IV-2 与指节 IV-3 间的关节(IP IV-2)以及指节 IV-3 与指节 IV-4 间的关节(IP IV-3)。

### 2.2 研究方法

已发表的有关兽脚类手部形态功能方面的研究大多是基于物理模型来完成(Nicholls and Russell, 1985; Senter, 2005, 2006a, b, c; Senter and Robins, 2005; Sereno, 2001)。用物理模型进行形态功能分析是传统上常用的方法,但这一方法具有一定的局限性。首先,对恐龙手部物理模型的背展和屈曲度测量,较难操作量角器(包括位置的固定),容易产生较大误差,导致数据精确性降低;其次,对手部物理



插图2 冠龙标本(IVPP V14531)左手内背视照片

Photograph of left hand of *Guanlong* specimen IVPP V14531 in dorsomedial view

模型三个手指和每个手指不同指节同时操作较为困难;第三,其他研究者很难获得同样的物理模型,不易检验研究者测量数据和有关结论是否准确。本次研究使用三维数字模型的方法能够弥补以上缺陷,在相关软件中操作恐龙手部三维数字模型非常便利,测量的数据准确,同时,三维数字模型也便于不同研究者之间交流。本文研究使用中国科学院脊椎动物演化与人类起源研究重点实验室的激光非接触三维数据化仪以及若干用于三维重建和功能分析的软件,具体步骤如下。

(1) 数据获取:数字模型的原始数字来自激光非接触三维数据化仪。笔者采用机器型号为Konica Minolta Range7 的激光非接触三维数据化仪对IVPP V14531 左手所有骨骼进行扫描。本项目开展前,标本当中有几个骨块关联保存:掌骨 III 与指节 III-1,以及指节 IV-2 和 IV-3。这样的关联保存导致部分关节面信息无法获得,因此采用了物理修理方法,将这些骨块完全分离。扫描用 Rangeviewer 软件来完成。Rangeviewer 可以显示点云数据,与机器配合则可以进行自动对焦和自动测距。扫描前须将非接触三维数据化仪与计算机连接,然后打开 Rangeviewer 并调节曝光度和扫描次数(笔者的扫描次数为 4,曝光度为 80%)。

(2) 数据修理和单块骨骼三维重建。首先将扫描数据导入 RapidformXOV2,对扫描数据进行自动修理。某些情况下需要选取补洞,软件将自动填补数据中的孔洞。完成这些步骤后即可获得单块骨骼的三维数字模型,三维数字模型保存为 STL 格式的文件。

(3) 完整手部三维数字模型重建。使用软件 Maya,把单块骨骼的三维数字模型合成为完整手部的三维数字模型,这是通过等级式地关联各个关节,从而精确地把模型置于一个三维空间实现的。这和

在运用转描机技术进行科学研究中,使用模型模仿现生动物的运动是一样的(Gatesy *et al.*, 2010)。首先需要进行数据导入和建立模型。把以 STL 格式存储的每块骨骼三维数字模型数据导入,把每块骨骼置于具有坐标系统的操作界面中央。待导入所有骨块后,将它们按手部结构摆放(插图 3),为每个关节创建三个 Maya 关节;完成后创建定位器,给予每个定位器控制属性,用于控制关节,这样可以赋予每个关节在三个方向上旋转能力和移动能力,总共有 6 种移动能力。然后进行模型分析和数据测量。指节 IV-1 的骨干向内侧弯曲,这将会影响建模,因此笔者在 Maya 中将其骨干调直,调直过程中没有破坏关节面。需对三个手指分别进行建模,每个手指分为 4 种状态,分别为极限背展、有限背展、有限屈曲和极限屈曲。在每种状态中,通过控制属性,背展和屈曲手指的每个关节,直到它与设计的解剖位置匹配(参考插图 1),这样就可以读取背展和屈曲数据。

(4) 模型图像获取。在 Maya 中获取手指背展、水平和屈曲状态的图像,并用 Photoshop 完成最终图像(插图 4)。

### 3 结 果

通过分析模型,可得出冠龙手指各个关节处的背展和屈曲度的具体数据(表 I)。由于关节 MP IV 的关节面具有异常的几何形态,所以极限背展和屈曲标准很难运用到这一关节,会导致夸张的估算值。比如,冠龙指节 IV-1 的极限背展度可达  $98.0^{\circ}$ (关节 MP IV),这会导致第 IV 指的爪穿出掌骨。除此之外,有限和极限屈曲度以及有限和极限背展度也存在明显差异,前者从  $10^{\circ}$ (关节 IP III-1)到  $34^{\circ}$ (关节 IP III-2),均值差  $23^{\circ}$ ,后者从  $20^{\circ}$ (关节 IP IV-2)到

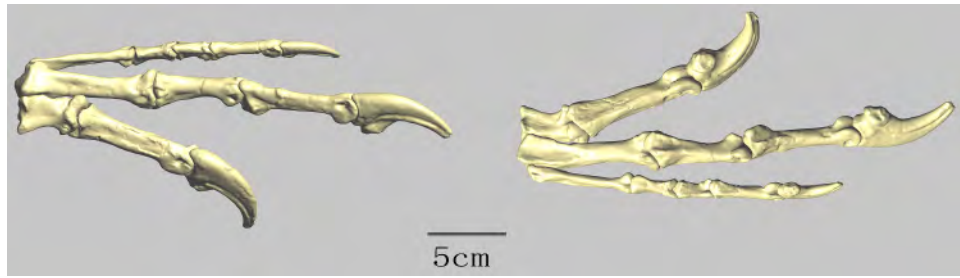


插图 3 冠龙标本 IVPP V14531 左手三维数字模型背视(左)和腹视(右)

Dorsal(left) and ventral (right) views of three-dimensional digital model of left hand of *Guanlong* specimen IVPP V14531

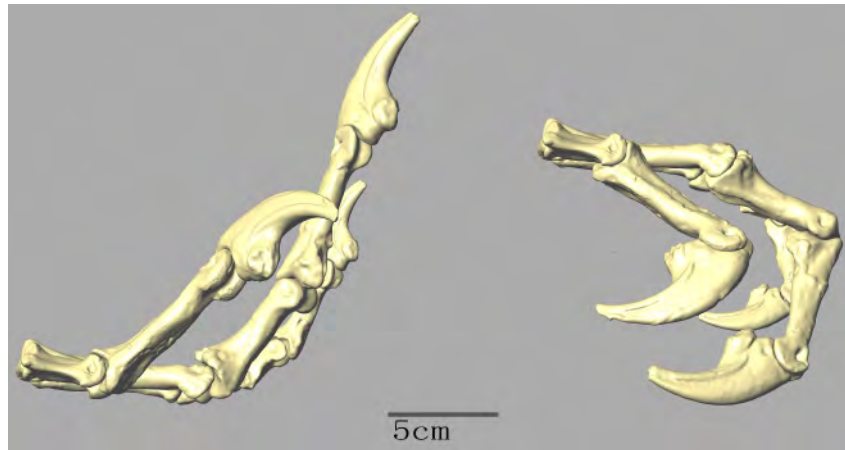


插图 4 冠龙标本 IVPP V14531 左手手指在有限背展(左)和屈曲(右)位置

Manual digits of left hand of *Guanlong* specimen IVPP V14531 in limited extension(left) and flexion (right) positions

表 I 冠龙标本 IVPP V14531 手部各个关节之间的极限和有限背展和屈曲度

Measurements of extreme extension and flexion, and limited extension and flexion, of all hand joints of *Guanlong* specimen IVPP V14531

	极限背展度	极限屈曲度	有限背展度	有限屈曲度
MP II	83.0°	-58.0°	49.0°	-31.0°
IP II-1	37.0°	-86.0°	10.0°	-71.0°
MP III	88.0°	-59.0°	46.0°	-31.0°
IP III-1	63.0°	-82.0°	22.0°	-72.0°
IP III-2	92.0°	-67.0°	28.0°	-33.0°
MP IV	98.0°	-69.0°	17.0°	-11.0°
IP IV-1	74.0°	-45.0°	30.0°	-14.0°
IP IV-2	46.0°	-79.0°	26.0°	-53.0°
IP IV-3	57.0°	-83.0°	18.0°	-70.0°

不小于 64°(关节 IP III-2), 均值差 39°。还需要指出的是, 冠龙的左手并没有保留任何肌肉等软组织, 但是软组织对关节活动起着重要作用, 会限制手指的背展或屈曲程度。灭绝动物活着时, 手指背展及屈曲度可能介于极限和有限背展及屈曲之间, 但考虑到多数文献采用后者, 本文对比与讨论中将使用有

限背展及屈曲的数据, 以易于对比。

第 II 指(插图 5): 指节 II-1 在水平位置时偏离第 III 指, 屈曲时靠近第 III 指, 背展能力强于屈曲能力。第 II 指爪的屈曲能力远强于背展能力。若将第 II 指放在水平面上, 由于掌骨 II 远端的关节头整体向内侧倾斜, 致使第 II 指在背展时爪尖指向内侧, 而在屈曲时爪尖大致指向后方。

第 III 指(插图 6): 指节 III-1 背展的角度大于屈曲的角度, 指节 III-2 可轻微背展和大幅度的屈曲。第 III 指爪屈曲能力略强于背展能力。

第 IV 指(插图 7): 指节 IV-1 和掌骨 IV 之间的关节活动能力为手部所有关节中最弱者, 指节 IV-1 的背展能力略强于屈曲能力, 但活动范围均很小。指节 IV-1 与指节 IV-2 关节的活动能力也较弱, 指节 IV-2 的背展能力强于屈曲能力。指节 IV-3 屈曲能力明显强于背展能力。第 IV 指爪屈曲能力极强可达 70°, 但背展能力很弱。

## 4 讨 论

通过以上数据可以看出, 冠龙整个手部的背展



插图5 第II指水平、极限背展和屈曲位置(左)和水平、有限背展和屈曲位置(右)

Manual digit II in horizontal, extreme extension and flexion positions (left) and horizontal, limited extension and flexion positions (right)



插图6 第III指水平、极限背展和屈曲位置(左)和水平、有限背展和屈曲位置(右)

Manual digit III in horizontal, extreme extension and flexion positions (left) and horizontal, limited extension and flexion positions (right)

和屈曲能力较为平均,各手指的近端指节骨和指节IV-2 拥有较强的背展能力,且背展角度大于屈曲角度,此特征与较原始的异特龙类有些相似,例如高棘龙(表II)。高棘龙手部整体背展能力极强,它手部的三个爪甚至无法屈曲,整个手部仅指节IV-1 屈曲能力略强于背展能力(Senter and Robins, 2005)。除上述特点外,冠龙手部的三个爪及指节III-2 和指节IV-3 均具备较强的屈曲能力;除第IV 指爪,其余上述各骨的屈曲能力明显强于背展能力,这又与嗜鸟龙和驰龙类等较进步的兽脚类恐龙较相似(表

II)。嗜鸟龙手部屈曲能力强于背展能力(Senter, 2006b),而更进步的恐爪龙的手部屈曲能力更是强大(Senter, 2006a)。

通过上述对比可以发现,冠龙的手部既体现出较原始的兽脚类恐龙的特征,也有较进步的兽脚类恐龙的特征。冠龙手部的背展能力虽不及较原始的兽脚类恐龙,但其所有指节骨都能够背展,且由于第II 指,指节III-1,及指节IV-2 拥有较强的背展能力,从而提升了整个手部的背展能力。冠龙手部的三个爪均有较强的屈曲能力,尤其是第II和第IV指爪





插图 7 第 IV 指水平、极限背展和屈曲位置(左)和水平、有限背展和屈曲位置(右)

Manual digit IV in horizontal,extreme extension and flexion positions (left) and horizontal,limited extension and flexion positions (right)

表 II 冠龙和几种兽脚类恐龙手指背展和屈曲度对比

Comparisons of estimated manual digit extension and flexion among *Guanlong* (based on “limited” values from this study) and other theropods

	MPII	IPII-1	MPIII	IPIII-1	IPIII-2	MPIV	IPIV-1	IPIV-2	IPIV-3
<i>Guanlong</i>	E49° F31°	E10° F71°	E46° F31°	E22° F72°	E28° F33°	E17° F11°	E30° F14°	E26° F53°	E18° F70°
<i>Deinonychus</i>	E43° F49°	E4° F70°	E10° F51°	E0° F75°	E11° F85°	E23° F22°	E-11° F62°	E0° F9°	E11° F74°
<i>Ornitholestes</i>	E29° F52°	E0° F85°	?	?	E17° F100°	?	?	?	?
<i>Acrocanthosaurus</i>	E90° F35°	E3° F0°	E77° F36°	E97° F70°	E35° F0°	E73° F11°	E18° F28°	E20° F50°	E108° F0°

冠龙之外的其他数据引自(Senter,2005,2006a,b,c;Senter and Robins,2005)。“E”代表背展,“F”代表屈曲。

屈曲的角度达 70°,更接近较进步的兽脚类恐龙。

冠龙属于较进步的兽脚类恐龙,但其手部却同时具备较原始的兽脚类恐龙和较进步的兽脚类恐龙的特征。高棘龙(*Acrocanthosaurus*)等较原始的兽脚类恐龙的手部背展能力强,恐爪龙等较进步的兽脚类恐龙的手部屈曲能力强。相对于其它较进步的兽脚类恐龙,冠龙较为原始,其手部整体背展和屈曲能力平均,且手部不同关节在背展和屈曲能力上有差异,呈现出过渡状态。

兽脚类恐龙手指的背展和屈曲能力与捕猎行为相关。Senter(2006)认为,高棘龙手指强大的背展能力,是对猎物挣扎的一种适应,能够防止关节因猎物猛烈的挣扎而损坏。冠龙手部具有较强的背展能力,这可能类似于高棘龙,可以在一定程度上保护整个手部的关节,以免其在捕猎时由于猎物的剧烈挣扎而受损,因为当掠食者用手抓住猎物时,猎物的挣扎一定对手部产生向外的力,手指也会被动的向

外背展,如果手指的背展能力差或无法背展,手部关节就有可能损坏。此外,冠龙手部三个爪较为强烈的后弯,且具有较强的屈曲能力能够帮助冠龙抓紧挣扎的猎物。猎物挣扎越猛烈,爪就钩得越紧;对于较小的猎物,冠龙可先背展手指,使手掌朝向猎物,然后再屈曲手指,将猎物抓在掌中。

所有关节估算的有限和极限背展以及有限和极限屈曲度都存在明显差异,这表明至少在非鸟兽脚类恐龙当中,仅仅依靠骨骼形态来估算关节的背展和屈曲范围是困难的。现生动物某个关节的最大背展和屈曲度可能介于我们设定的极限和有限值之间,但由于极限和有限值差异太大,导致精确的功能推测或者不同物种间的对比很难进行。软体组织对于每个关节的活动范围也有着决定性影响,其中一个可能性是,动物手指能够在某些范围内活动,但由于这样的活动会给软体组织带来巨大压力,所以动物很少这样活动。

对现生动物在各种运动中关节活动范围数据的大量采集,并总结它们和相应的骨骼活动范围(例如本文的研究)的关系,这样的研究也许最终能够为化石物种手指活动范围的估算提供一个可靠的基础。我们希望本文的研究能够让其他研究者意识到手指活动范围估算中存在不可避免的不确定性,在进行灭绝动物功能推测时,考虑这些不确定性,并且在估算活动范围时明确其估算的骨骼学标准。

## 5 总结

建立了冠龙左手的三维数字模型,并通过模型对其功能进行初步分析。冠龙的手指背展和屈曲能力平均,三指的近端指节骨及指节 IV-2 背展能力强于屈曲能力,三指的爪及指节 III-2 和 IV-3 的屈曲能力强于背展能力。冠龙手指 II 和 III 的有限背展度介于基干僵尾龙高棘龙和虚骨龙类当中的恐爪龙之间,有限屈曲度变化范围很大,但在高棘龙和恐爪龙变化范围之内;手指 IV 的掌骨和指节间关节几乎没有活动性,第一个指节间关节背展度很大,甚至强于高棘龙,第二个指节间关节活动性和高棘龙相当,第三个指节间关节活动性和恐爪龙相当。但需要强调的是,有关兽脚类恐龙手指背展和屈曲能力的的数据非常有限,用于对比的数据仅限于几个物种,因此,冠龙是否代表一种过渡状态,兽脚类恐龙在其演化过程中,是否存在背展逐渐减弱和屈曲能力逐渐加强的趋势还需要更多数据的验证。

致谢 余逸伦感谢冯韵对于扫描仪及相关软件使用方法的指导以及人大附中范克科老师的指导,感谢丁晓庆将关联的骨块分开。

## 参考文献 (References)

- Brusatte S, Norell M, Carr T *et al.*, 2010. Tyrannosaur paleobiology: new research on ancient exemplar organisms. *Science*, **329**:1481—1485.
- Carpenter K, 2002. Forelimb biomechanics of nonavian theropod dinosaurs in predation. *Senckenbergiana Lethaea*, **82**:59—76.
- Galton P M, 1971. Manus movements of the coelurosaurian dinosaur *Syntarsus* and opposability of the theropod hallux. *Arnoldia (Rhodesia)*, **5**(15):1—8.
- Gatesy S, Baier D, Jenkins F *et al.*, 2010. Scientific rotoscoping: a morphology-based method of 3-D motion analysis and visualization. *Journal of Experimental Zoology*, **313A**: 244—261.
- Gishlick A D, 2001. The function of the manus and forelimb of *Deinonychus antirrhopus* and its importance for the origin of avian flight. In: Gauthier J A, Gall L F (eds.), *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds*. New Heaven: Peabody Museum of Natural History, Yale University. 301—318.
- Mallison H, 2010. The digital *Plateosaurus* II: An assessment of the range of motion of the limbs and vertebral column and of previous reconstructions using a digital skeletal mount. *Acta Palaeontologica Polonica*, **55**(3):433—458.
- Nicholls E L, Russell A P, 1985. Structure and function of the pectoral girdle and forelimb of *Struthiomimus altus* (Theropoda: Ornithomimidae). *Paleontology*, **28**(4):643—677.
- Osmólska H, Roniewicz E, 1970. *Deinocoelurus*, a new family of theropod dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica*, **21**:5—19.
- Ostrom J H, 1969. Osteology of *Deinonychus antirrhopus*, an unusual theropod from the Lower Cretaceous of Montana. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History, Yale University*, **30**:1—165.
- Ostrom J H, 1974. *Archaeopteryx* and the origin of flight. *Quarterly Review of Biology*, **49**(1):27—47.
- Senter P, 2005. Function in the stunted forelimbs of *Mononykus olecranus* (Theropoda), a dinosaurian anteater. *Paleobiology*, **31**:373—381.
- Senter P, 2006a. Comparison of forelimb function between *Deinonychus* and *Bambiraptor* (Theropoda: Dromaeosauridae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**:897—906.
- Senter P, 2006b. Forelimb function in *Ornitholestes hermanni* Osborn (Dinosauria, Theropoda). *Paleontology*, **49**(5):1029—1034.
- Senter P, 2006c. Forelimb function in the theropod dinosaur *Carnotaurus sastrei*, and its behavioral implications. *PaleoBios*, **26**(3):7—17.
- Senter P, Robins J H, 2005. Range of motion in the forelimb of the theropod dinosaur *Acrocanthosaurus atokensis*, and implications for predatory behavior. *Journal of Zoology (London)*, **266**:307—318.
- Sereno P, 2001. Alvarezsaurids: birds or ornithomimosaurs? In: Gauthier J A, Gall L F (eds.), *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds*. New Heaven: Peabody Museum of Natural History, Yale University. 69—98.
- Weishampel D B, Dodson P, Osmólska H (eds.), 2004. *The Dinosauria*. Berkeley: University of California Press. 1—861.
- Xu X, Clark J M, Forster C A *et al.*, 2006. A basal tyrannosauroid dinosaur from the Late Jurassic of China. *Nature*, **439**:715—718.
- Xu X, Clark J M, Mo J-Y *et al.*, 2009. A Jurassic ceratosaur from China helps clarify avian digit homologies. *Nature*, **459**:940—944.

## THREE-DIMENSIONAL MODELING OF THE MANUAL DIGITS OF THE THEROPOD DINOSAUR *GUANLONG*, WITH A PRELIMINARY FUNCTIONAL ANALYSIS

YU Yī-lun<sup>1)</sup>, SULLIVAN Corwin<sup>2)</sup> and XU Xing<sup>2)</sup>

1) High School Affiliated with Renmin University of China, Beijing 100080, China;

2) Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins of Chinese Academy of Sciences, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China

**Key words** *Guanlong*, Theropoda, hand, three-dimensional digital model, functional analysis

### Summary

*Guanlong* is a basal tyrannosauroid theropod dinosaur from the upper part of the Shishugou Formation of the Junggar Basin in the Xinjiang region of northwest China, which is Late Jurassic in age (Xu *et al.*, 2006). In this study we evaluated the ranges of flexion and extension at the various joints within the hand of *Guanlong*, based on laser scans of the well-preserved left manus of the holotype specimen (IVPP V14531). The scans were processed using Rapidform XO V2 to create three-dimensional digital models of the metacarpals and phalanges, which were then imported into Autodesk Maya and used to construct an articulated model of the complete manus. A system of hierarchically arranged joints was constructed in Maya in order to allow precise three-dimensional positioning of the model, as in scientific rotoscoping studies in which a model is used to duplicate the recorded movements of a living animal (Gatesy *et al.*, 2010).

Ranges of joint motion are difficult to estimate precisely in fossil taxa. In the present study, we generated both “limited” and “extreme” estimates of mobility for each joint within the manus, using explicit anatomical criteria. Extreme flexion or extension was defined by the point at which the palmar (for flexion) or dorsal (for extension) lip of the proximal articular surface of the more distal bone involved in the joint contacted the shaft of the

more proximal bone, preventing further rotation. Limited flexion or extension was defined by the point at which the edges of the palmar or dorsal edges of the smooth articular surfaces of the two bones were as closely congruent as possible. In Maya, each joint was rotated in either direction until the criterion for extreme flexion or extension was fulfilled, and the smaller angle at which the criterion for limited flexion or extension was fulfilled was also noted. Physical manipulation of the fossil bones was used to guide manipulation of the Maya model, and to confirm the plausibility of the results.

Previous studies of joint mobility in theropod hands (Galton, 1971; Gishlick, 2001; Senter, 2005, 2006a, b; Senter and Robins, 2005) have estimated ranges of flexion and extension based on the boundaries of the opposing articular surfaces, using essentially the same criterion we have adopted for our limited estimates. These studies have recognized the potential for error in their results, often emphasizing the possibility that soft tissues might restrict motion to a slightly narrower range than that indicated by the articular surface boundaries. By contrast, Mallison's (2010) illustrations of the manus of the basal sauro-podomorph *Plateosaurus* in flexed and extended postures suggest that he followed an approach closer to our protocol for estimating extreme ranges of motion, allowing rotation well beyond joint surface boundaries. Our limited and extreme values for flexion and extension represent



somewhat conservative and very liberal estimates of the range of motion, respectively, and it is likely that the true endpoints of flexion and extension for each joint would have lain between our limited and extreme estimates.

For most joints the extreme and limited values were rather far apart, the discrepancy averaging  $23^{\circ}$  in the case of flexion and  $39^{\circ}$  in the case of extension (excluding a joint whose geometry made the extreme criterion difficult to apply for both flexion and extension). These large gaps highlight the difficulty of precisely constraining ranges of joint motion based on osteological criteria alone, and imply a need for extensive data from living taxa regarding the relationship between osteological features such as joint surface boundaries and actual ranges of motion at manual joints. However, our limited values can serve as the basis for some cautious comparisons to previous studies. The manual joints of the allosauroid theropod *Acrocanthosaurus* (Senter and Robins, 2005) were almost uniformly capable of much greater extension than those of the dromaeosaurid *Deinonychus* (Senter, 2006a), whereas those of

*Deinonychus* were generally capable of greater flexion. Our results for limited flexion and extension indicate that the manual joints of digits II and III in *Guanlong* were intermediate between those of *Acrocanthosaurus* and *Deinonychus* with regard to the range of extension, and varied widely but approximately within the range defined by *Acrocanthosaurus* and *Deinonychus* with regard to flexion. Patterns for digit IV were more distinctive; the metatarsophalangeal joint had little mobility in either direction, the first interphalangeal (IP) joint was even more biased towards extension than in *Acrocanthosaurus*, the second IP joint was comparable in its mobility to that of *Acrocanthosaurus*, and the third and final IP joint was comparable to that of *Deinonychus*. Taken together, these results hint at a rough trend towards greater capacity for manual flexion and reduced capacity for manual extension on the line to paravian theropods such as *Deinonychus*, but studies of many more taxa and improved methods of estimating ranges of motion will be needed in order to adequately test this possibility.