

猛禽类跗跖骨形态特征与功能的分析*

张玉光^{①②}

(^①北京自然博物馆 北京 100050; ^②中国科学院古脊椎动物与古人类研究所 北京 100044)

摘要:以捕获猎物为生的猛禽类。其跗跖骨具有:骨骼粗壮,肌肉附着槽、血管孔发育,位于同一平面的3个跖骨滑车组成了典型的“滚轴模式”,第II跖骨滑车翼延伸变粗等形态特征。这些特征与猛禽类抓握有力、撕裂迅猛、行动稳健的功能相适应,将有利于猛禽类功能的发挥。进一步表明了猛禽类形态特征与其功能之间相互协同、适应性,并以此同地栖性鸟类的“三角模式”相区别。由此可以为古鸟类依据跗跖骨的形态特征来判断其类型及栖息习性提供依据,同时对研究早期鸟类功能演化起到重要的借鉴作用。

关键词:猛禽类;跗跖骨;“滚轴模式”;功能演化

中图分类号:Q954 **文献标识码:**A **文章编号:**0250-3263(2004)06-27-06

Morphological Characteristics and Function of Raptorial Tarsometatarsus

ZHANG Yu-Guang^{①②}

(^①Beijing Natural History Museum, Beijing 100050;

^②Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100044, China)

Abstract: The raptors live on the captured preys and their raptorial tarsometatarsus is characterized by the robust bone, developed attachment groove of muscles and vessel foramens, typical “roller pattern” composed of three metatarsal trochleas in the same plane, and stretching and thickening of trochlea limb of metatarsus II. These characteristics are favorable for raptorial function, adapted to functions of raptorial forceful grabbing, swift tearing and firm action. All these facts indicate close relation and adaptability between morphological characteristics and functions in raptors, differing from “triangle pattern” of terrestrial bird therewith. We thus could judge the ancient birds’ types and inhabiting behaviors by their characteristics of tarsometatarsal morphology. This is also helpful for the research on function evolution of ancient birds.

Key words: Raptators; Tarsometatarsus; “Roller pattern”; Evolution of function

猛禽主要包括鸢形目和隼形目鸟类,它们之间的生活习性虽略有差异,但捕食猎物是共同的特点^[1,2]。它们多以捕获昆虫、鱼类、小型鸟类、鼠类、蛇类以及一些动物的尸体等猎物为生,是众多鸟类、小型动物的天敌。猛禽多数时候是栖息于丘陵、河岸、山地的疏林或灌林地带的树枝上,也有一些在山岩和林缘以及高大的树顶上择居。总之,猛禽的栖息地视野开阔,易

于观察并发现猎物,多数情况下选择树栖的方式,与此行为相适应的特征除了前肢特化发达的羽翼外,在后肢骨的骨骼形态上也有所反映,如远端的趾节不断变长及跗跖骨形态结构的极

* 北京市科技研究院萌芽计划(No. MY/2001-19)资助项目;
第一作者介绍 张玉光,男,32岁,博士研究生,助理研究员;
研究方向:古脊椎动物学及鸟类学;E-mail: towyu@sohu.com.
收稿日期:2004-06-21,修回日期:2004-09-08

度特化。其中也有少数猛禽(兀鹫、蛇鹫等)是以地面奔走为主要生活方式,但栖息则是选择地面凸凹不平的土丘顶部或山崖等利于趾爪抓握的地点来达到稳定,所以跗跖骨形态与树栖性猛禽的宏观特征没有明显区别,特别是跗跖骨远端的特征十分相似。

1 研究方法对象

根据鸟类跗跖骨形态变化导致鸟类生态功能的差异着手研究,主要针对鸟类栖息类型的异同分别对鸟类跗跖骨的形态进行识别分析,特别是针对鸟类跗跖骨远端形态与功能关系建立地、树栖鸟类的“栖息模式”,在此基础上着重分析了猛禽跗跖骨形态与功能的适应、协同关系,并从猛禽跗跖骨的形态发育演化与功能的相关性进一步确立了猛禽跗跖骨与单一树栖性鸟类、地栖性鸟类之间的差异变化。这种变化规律与鸟类跗跖骨数值统计的结果是相一致的。

用于参考的鸟类样本主要来自于中国科学院古脊椎动物与古人类研究所、新西兰 Otago 博物馆、Te papa 博物馆,以及笔者自采标本共 150 余件。在本文中主要选择有代表的 25 件标本进行统计测量,其中猛禽标本有 16 件(类型囊括了猛禽“科”一级的代表样本)^[3],并通过分析软件将猛禽跗跖骨的数值变量与典型树栖、地栖鸟类跗跖骨的数值变量进行对比。

2 结果和讨论

2.1 猛禽跗跖骨的形态特征分析

作为连接近端的胫腓骨与远端趾骨的跗跖骨,是由跗骨的远列和跗骨相愈合而成。猛禽的跗跖骨与大多数地栖性鸟类在形态上明显相异,即便是与具有相似栖息功能的树栖性鸟类也有所差异。

猛禽跗跖骨的形态与树栖性雀形目鸟类相比骨干发育粗壮、宽扁。跗跖骨主要特点表现为:内、外韧带较发育,前跗骨槽和内伸缩槽凹陷特别明显,接近近端的肌前结节粗大,韧带脊呈尖棱刀状,接近远端的外伸肌槽和末端血管孔较深,而且跗跖骨的骨壁也很厚。后侧凹

槽与上端的后跗骨槽相通。近端后侧有两个跗骨后突,其中内侧后突为薄片状,突起较高,外侧的后突短小,根部比较粗大。近端顶面两个内、外杯状凹面宽大,靠近内侧的凹槽较深,两凹面间被中央隆嵴隔开^[4](图 1)。

最为明显的特征是:3 个跗骨滑车的形态各异,其中内侧的第 II 跗骨滑车相对较宽,滑车翼发育,表现为向内后侧突出明显;居中的第 III 跗骨滑车前沟较深,但内外侧不对称,略向外侧倾斜,外支向后比较突出,位置在 3 个滑车中最高;第 IV 跗骨滑车向外后侧突出。3 个跗骨滑车中第 II 跗骨滑车最宽大,第 III 跗骨滑车次之,第 IV 跗骨滑车最窄,第 IV 跗骨滑车的外髁向外延伸^[5-9]。从前侧视,3 个跗骨滑车近乎在一条直线上,这一特点与地栖鸟类存在明显的不同。由上下位于同一直线和前后近于同一平面的 3 个跗骨滑车形成了猛禽类跗跖骨特有的“滚轴模式”,主要体现在 3 个跗骨滑车头似圆滚状的形态组合上。上述特征分别通过测量数值表现出来(表 1)。

2.2 猛禽跗跖骨与其它鸟类对比

猛禽的跗跖骨 3 个跗骨滑车远端形成为“滚轴模式”。与之特征相似的还有大多数树栖性鸟类的跗跖骨 3 个跗骨滑车的组合亦表现为“滚轴模式”,但是在跗跖骨远端的滑车形态上略存在差异,其它树栖性鸟类跗骨滑车向后延伸扩展很弱,第 III 跗骨滑车最宽大,其余两个跗骨滑车窄小,略短于第 III 跗骨滑车。多数树栖雀类的跗跖骨短小、纤细、中空、骨壁薄。而在猛禽中 3 个跗骨滑车下端基本是处于同一水平面上,跗跖骨不仅粗大、后弯,而且骨壁较厚。但因多数猛禽具有树栖或攀援特性,所以,在跗跖骨远端滑车的形态组合上与典型树栖性鸟类一致。此外,猛禽类 3 个跗骨滑车的间距与多数树栖性鸟类相比因个体大小差异显得宽大,跗骨滑车凹口嵌入较深,而大多数地栖性鸟类的跗跖骨显得宽扁圆滑,韧带脊不发育。3 个跗骨滑车位置前后均悬殊,而且上下错位明显,第 II 跗骨滑车和第 IV 跗骨滑车各自向内、外两侧侧向延伸显著。第 III 跗骨滑车头最靠下并与后面第 II、第 IV 两

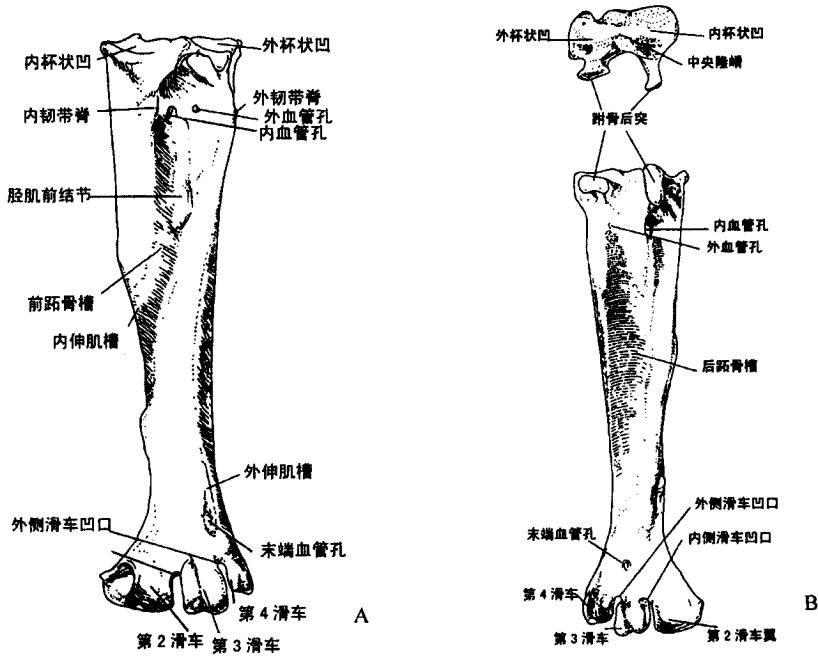


图1 猛禽右侧跗跖骨前面(A)、后面(B)观(自 Hildegard Howard, 1929. 略有修改)

A:前面观; B:后面观

表1 猛禽类与其它鸟类跗跖骨测量数据比较(单位:cm)

标本 编号	名称	跗跖骨长度			滑车宽度			滑车位置上下*			滑车位置前后*			滑车间距	
		II	III	IV	II	III	IV	II	III	IV	II	III	IV	II与III	III与IV
01	鹰亚科 <i>Accipitrinae</i>	9.45	9.50	9.41	0.39	0.38	0.27	0.08	0	-0.05	-0.32	0	-0.30	0.15	0.13
02	鹰亚科 <i>Accipitrinae</i>	8.84	8.83	8.67	0.32	0.31	0.22	-0.05	0	-0.03	-0.30	0	-0.29	0.20	0.12
03	新西兰隼 <i>Falco novaeseelandiae</i>	5.56	5.60	5.44	0.41	0.26	0.17	-0.05	0	-0.13	-0.10	0	-0.25	0.10	0.13
04	新西兰隼 <i>F. novaeseelandiae</i>	5.70	5.76	5.58	0.25	0.30	0.19	-0.04	0	-0.13	-0.17	0	-0.26	0.07	0.07
107	灰背隼 <i>F. columbarius</i>	5.21	5.24	5.16	0.30	0.19	0.13	0	-0.01	-0.01	-0.09	0	-0.15	0.06	0.05
17	纵纹腹小鸮 <i>Athene noctua</i>	3.65	3.68	3.59	0.22	0.29	0.22	0	0	-0.24	-0.30	0	-0.28	0.05	0.11
18	纵纹腹小鸮 <i>A. noctua</i>	3.34	3.31	3.16	0.20	0.29	0.22	0.01	0	-0.17	-0.28	0	-0.26	0.07	0.12
03	雀鹰 <i>Accipiter nisus</i>	6.20	6.30	6.20	0.36	0.14	0.12	-0.03	0	-0.07	-0.15	0	-0.16	0.07	0.06
73	苍鹰 <i>A. gentilis</i>	7.09	7.14	6.99	0.51	0.30	0.18	0	0	-0.09	-0.31	0	-0.30	0.11	0.10
104	苍鹰 <i>A. gentilis</i>	6.79	6.79	6.72	0.42	0.30	0.19	0	-0.02	-0.06	-0.12	0	-0.29	0.13	0.11
66	长耳鸮 <i>Asio otus</i>	3.83	3.98	3.74	0.40	0.36	0.27	0.08	0	-0.24	-0.37	0	-0.39	0.07	0.12
67	鸮鹗 <i>Bubo bubo</i>	7.42	7.64	7.16	0.76	0.66	0.70	0	0	-0.44	-0.81	0	-0.74	0.26	0.35
102	金雕 <i>Aquila chrysaetos</i>	10.79	10.78	10.65	1.17	0.68	0.56	-0.09	0	-0.15	-0.67	0	-0.67	0.19	0.19
103	鹰雕 <i>Spizaetus nipalensis</i>	8.74	8.72	8.34	0.85	0.69	0.45	0	-0.07	-0.21	-0.34	0	-0.46	0.18	0.18
105	蛇鹫 <i>Sagittarius serpentarius</i>	8.41	8.42	8.27	0.48	0.37	0.28	0	-0.05	-0.14	-0.25	0	-0.38	0.14	0.12
106	白尾鸮 <i>Circus cyaneus</i>	7.45	7.55	7.40	0.38	0.27	0.18	-0.01	0	-0.12	-0.25	0	-0.23	0.09	0.11
46	褐马鸡 <i>Crossoptilon manchuricum</i>	8.70	9.31	8.78	0.46	0.61	0.50	-0.61	0	-0.42	-0.48	0	-0.39	0.20	0.18
111	美洲鸵 <i>Rhea americana</i>	31.7	33.3	31.4	1.11	1.84	1.12	-1.43	0	-1.32	-1.10	0	-0.94	0.32	0.31
113	鹳鹑 <i>Dromaius novaehollandiae</i>	2.57	2.85	2.78	0.15	0.22	0.13	-0.36	0	-0.12	-0.17	0	-0.14	0.06	0.08
02	画眉 <i>Garrulax canorus</i>	3.56	3.70	3.54	0.03	0.12	0.06	-0.06	0	-0.05	II、IV居III中间			0.02	0.03
18	黄雀 <i>Carduelis spinus</i>	1.35	1.41	1.34	0.03	0.04	0.03	-0.03	0	-0.02	II、IV居III中间			0.02	0.02
21	灰喜鹊 <i>Cyanopica cyana</i>	3.53	3.66	3.59	0.10	0.12	0.07	-0.03	0	-0.02	II、IV居III中间			0.06	0.04
72	戴胜 <i>Upupa epops</i>	2.35	2.39	2.36	0.13	0.13	0.08	0	0	-0.03	-0.07	0	居III中	0.04	0.03
76	大杜鹃 <i>Cuculus canorus</i>	1.80	1.96	1.75	0.12	0.15	0.14	-0.12	0	-0.20	-0.02	0	-0.10	0.04	0.08
100	白鹫 <i>Threskiornis aethiopicus</i>	9.50	9.82	9.44	0.38	0.46	0.30	-0.21	0	-0.15	-0.55	0	-0.32	0.11	0.11

* 滑车的前后、上下都是以第III滑车为基准进行测量的,其中“-”表示滑车位置靠后或靠上。

个滑车头组成了形似三角形的“三角模式”，这种“三角模式”的跗跖骨有利于地栖性鸟类在地面形成一个稳定的停留面，便于协调前端趾骨完成各种运动(图 2~6)。

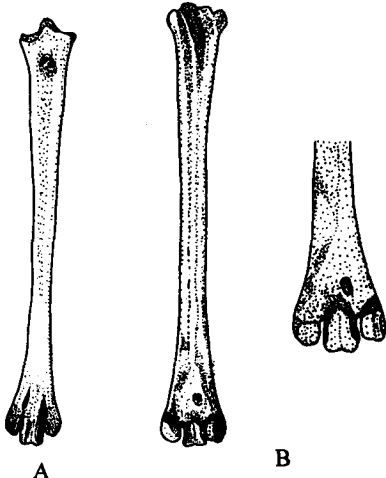


图 2 白鸭跗跖骨前面(A)、后面(B)图
A:前面观; B:后面观

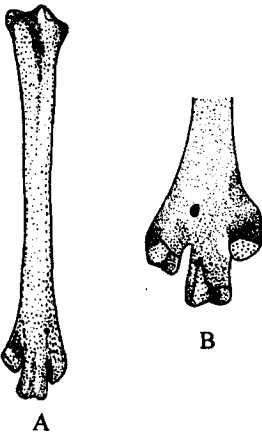


图 3 褐马鸡跗跖骨前面(A)、后面(B)图
A:前面观; B:后面观

笔者对 16 例猛禽样本、6 例非猛禽的树栖性鸟类样本、3 例地栖性鸟类样本进行了测量分析(表 1)。由于 3 个跗骨滑车间相对前后、上下及间距位置对鸟类栖息习性影响较大,所以选择该三组变量,利用 SPSS 11.0 统计软件包生成矩阵散点图^[10]。在各图中横、纵坐标分别表示鸟类滑车间 2(滑车 3 与滑车 4 的间距)、滑车 4 下(滑车 4 相对滑车 3 的位置上下)、滑车 4 后(滑车 4 相对滑车 3 的位置前后)与鸟类滑车

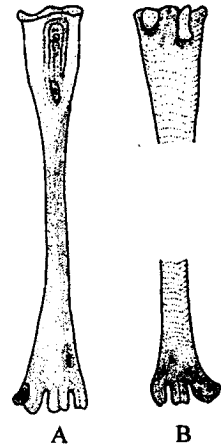


图 4 苍鹰跗跖骨前面(A)、后面(B)图
A:前面观; B:后面观

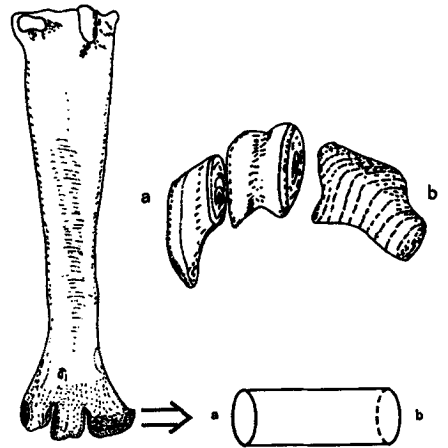


图 5 树栖性鸟类跗跖骨远端的“滚轴模式”
a、b 表示“滚轴模式”的轴向

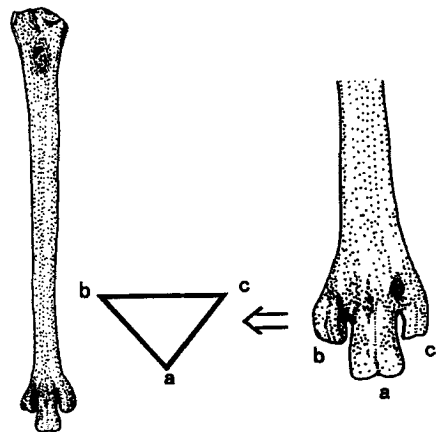


图 6 地栖性鸟类跗跖骨远端的“三角模式”
a、b、c 表示“三角模式”的三点位置

间1(滑车2与滑车3的间距)、滑车2下(滑车2相对滑车3的位置上下)、滑车2后(滑车2相对滑车3的位置前后)3组相关变量。由散点图可以得出:猛禽的滑车间距介于树栖性鸟类与地栖性鸟类之间,3个跗骨滑车上下位置近乎一直线,在图中变量变化范围在0 cm附近,树栖性鸟类3个跗骨滑车上下位置变化幅度也很小,地栖性鸟类变化则要大一些;猛禽3个跗骨滑车前后位置变化幅度较大,主要是第Ⅱ跗骨滑车和第Ⅳ跗骨滑车相对于第Ⅲ跗骨滑车向后延伸的结果,其变化比例相似于地栖性鸟类,这与猛禽较大体形、强烈的抓握捕食功能相一致;而树栖性鸟类在此变化不明显,3个跗骨滑车的远端接近同一平面,是对树栖性鸟类善于飞行、体态轻盈的适应。对于大型树栖性鸟类,虽3组变量绝对数值要大些,但相对变化比例也十分接近小型树栖性鸟类的数值范围,尤显3个跗骨滑车的远端上下延伸近于同一直线。统计分析的结果与文中宏观形态的特征描述较为一致。表明多数具有攀援功能的猛禽其形态特征介于树栖性与地栖性鸟类之间,而且更加接近于树栖性鸟类^[11,12](图7~9)。

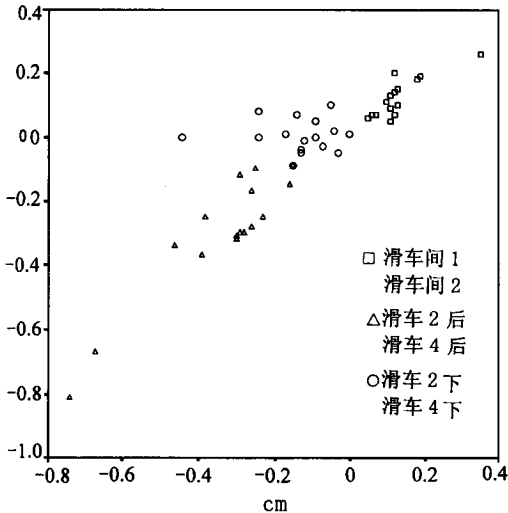


图7 猛禽类跗跖骨三组变量数值比较

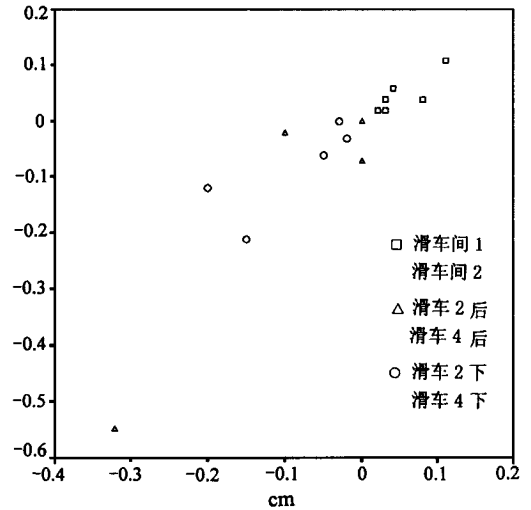


图8 树栖性鸟类跗跖骨三组变量数值比较

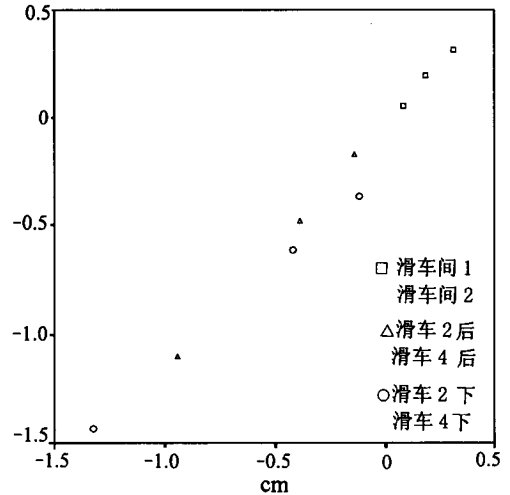


图9 地栖性鸟类跗跖骨三组变量数值比较

2.3 猛禽跗跖骨形态与功能的适应演化 猛禽跗跖骨粗大、加长、后弯的特征符合猛禽类飞行或降落树枝、岩石时凶猛有力的特性;而前跗骨槽、内伸肌槽和后跗骨槽较深的特点则易于

肌肉附着、保护血管和神经组织。猛禽在抓捕猎物时需要力量的爆发,第Ⅱ跗骨滑车粗大,靠下不仅易于形成“滚轴模式”,利于猛禽在抓获猎物时辅助其它趾来撕碎被捕食物。与第Ⅱ跗骨滑车关节相互咬合的第Ⅰ趾骨也短小粗壮,有利于第Ⅱ跗骨滑车带动下端附着趾卡住被捕猎的猎物,协助头部的咬嚼动作。滑车的“滚轴模式”有利于及时调整猛禽降落树枝或地面的姿势,有力地抓握树枝或岩石,增加稳定性。猛禽较宽的滑车间距还可以使下端的趾骨适时分叉,增大趾爪的接触面。跗跖骨的“滚轴模式”是对树栖性鸟类栖息的适应,除此之外所显现在猛禽跗跖骨上的微小特征变化更是对其功能

的适应性完善和补充。

5 小结

本文对猛禽类跗跖骨对比所得出的结论有:

(1) 猛禽跗跖骨的骨干宽扁,且弯曲向后突。近端后侧分化为高低不等的两个跗骨后突,内、外韧带较为发育,前跖骨槽和内伸肌槽也特别明显,后跖骨槽与两跗骨后突上下相通,表明猛禽类跗跖骨用来控制、协调近端胫腓骨与远端趾骨的肌肉附着强健、拉伸自如、反应迅速。

(2) 第Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ跖骨滑车中,第Ⅱ跖骨滑车与第Ⅲ跖骨滑车近乎等长,而第Ⅱ跖骨滑车则比第Ⅲ、Ⅳ跖骨滑车都宽大,尤其第Ⅱ跖骨滑车翼丰厚,与猛禽利用第Ⅱ跖骨滑车支配的下端趾抓握树枝、食物,以及撕裂猎物相关。由于同一直线和近于同一平面的3个跖骨滑车形成了猛禽跗跖骨特有的“滚轴模式”,有利于及时调整猛禽降落树枝或地面的姿势,有力地抓握树枝或岩石,增加稳定性。第Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ跖骨滑车间距也比较宽大,可以扩大前端趾骨活动的范围,同时也利于汇聚趾骨间的力量。

致谢 本文得到周忠和研究员的指导。在收集标本时,先后得到新西兰 Otago 博物馆、Te papa 博物馆标本部以及中国科学院古脊椎动物与古人类所标本部姜玉山老师的支持和帮助;北京自然博物馆王宇先生协助笔者采集了大量鸟类

标本。在此表示谢忱。

参 考 文 献

- [1] 郑光美. 鸟类学. 北京: 北京师范大学出版社, 1995, 119 ~ 200.
- [2] 李桂垣. 四川鸟类原色图鉴. 北京: 中国林业出版社, 1995, 1 ~ 349.
- [3] Gianfranco Bologna. The Eadonald Encyclopedia of Birds of the World. Great Britain: Macdonald Co Ltd, 1984, 1 ~ 511.
- [4] Hildegard Howard. The avifauna of emeryville shellmound. *Zool*, 1929, 32(2): 301 ~ 394.
- [5] 周忠和. 评《鸟类的起源与演化》. 古脊椎动物学报, 1997, 35(2): 154 ~ 158.
- [6] 周忠和. 辽宁早白垩世一新的反鸟化石. 古脊椎动物学报, 1995, 33(2): 99 ~ 113.
- [7] 侯连海, 周忠和, 张福成等. 山东山旺发现中新世大型猛禽化石. 古脊椎动物学报, 2000, 38(2): 104 ~ 110.
- [8] Andrea B, Ward Peter D, et al. Function morphology of raptor hindlimbs: implications for resource partitioning. *The Auk*, 2002, 119(4): 1 052 ~ 1 063.
- [9] Csermely D, Berte L, Camoni R. Prey killing by Eurasian Kestrels: the role of the foot and the significance of bill and talons. *Journal of Avian Biology*, 1998, 29: 10 ~ 16.
- [10] 苏金明, 傅荣华, 周建斌等. 统计软件 SPSS 11.0 系列应用实战篇. 北京: 电子工业出版社, 2002, 1 ~ 172.
- [11] Zhou Z H, James O Farlow. Flight capability and habits of confuciosornis. In: Gauthier J, Gall L F, eds. *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds: Proceedings of the International Symposium in Honor of John H. Ostrom*. New Haven: Peabody Museum of Natural History, Yale University, 2001, 237 ~ 254.
- [12] James A Hopson. Ecomorphology of avian and nonavian theropod phalangeal proportions: implications for the arboreal versus terrestrial origin of bird flight. In: Gauthier J, Gall L F, eds. *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds: Proceedings of the International Symposium in Honor of John H. Ostrom*. New Haven: Peabody Museum of Natural History, Yale University, 2001, 211 ~ 235.