

一些攀禽跗跖骨远端的形态结构与对趾足之间的关系分析

张玉光

(北京自然博物馆 北京 100050)

摘要: 鸚形目、翼形目、鵲形目等攀禽的趾型是对趾足类型,这种趾型与该鸟类的跗跖骨形态结构表现出极度的适应性。特别是第Ⅳ跖骨滑车发生的显著翻转以及膨大的副关节突的出现,使鸟类在实现和完成对趾足的功能时显得更加完善。攀禽中部分对趾足的鸟类为适应多样的生活习性而在跗骨结构上发生这些变化是特化的表现,也是相互协同的结果。

关键词: 攀禽;跗跖骨远端;第Ⅳ跖骨滑车;对趾足;适应

中图分类号:Q954 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2007)03-126-05

Morphology of Distal End Tarsometatarsus and Zygodactylous in Some Scansores

ZHANG Yu-Guang

(Beijing Museum of Natural History, Beijing 100050, China)

Abstract: The figures morphology of Scansores such as Psittaciformes, Piciformes and Cuculiformes is in characters of zygodactyl style. The shape and structure of their foot have showed an excellent adaptation to their inhabiting environment. In particular, the permanently reversed metatarsal trochlea IV and enlarged accessory articulating process have made the function of avian zygodactyl foot work perfectly. The structural change of metatarsus of these zygodactyl birds has been shaped in the process of evolution and provided a function to those scansores to perform their special behavior. In the meanwhile, the special behaviors of those scansores have further strengthened the structural change of metatarsus.

Key words: Scansores; Distal end tarsometatarsus; Metatarsal trochlea IV; Zygodactyl foot; Adaptation

攀禽是一类行为较特殊的栖禽,以树干、土丘和石壁等为主要攀缘物,以此来实现或完成各项生命活动及功能。在攀缘过程中,攀禽常常利用趾骨间的协调来攀爬、抓握,借以达到稳定栖身停留,故与典型树栖、地栖等鸟类的的生活习性相区别。具有攀缘行为的攀禽在鸟类中所占比例明显,主要包括有鸚形目(对趾型)、翼形目(对趾型)、鵲形目(部分对趾型)、夜鹰目(并趾型)、佛法僧目(并趾型)、雨燕目(前趾型)等^[1,2]。同时攀禽在足趾的结构组成上也存在较大的差异,这些不同的趾型是由于鸟类适于

多种多样的生活习性而发生的特化或变异。

在攀禽中有一些足部骨骼形态结构极度特化的类型,如鸚形目、翼形目和鵲形目中的成员,它们是典型的对趾足类型^[3],以此为特点亦可区别于其他目类的攀禽。而与此足趾功能相适应的除了趾骨形态略有变化外,特别是与趾

基金项目 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,博士,副研究员;研究方向:古脊椎动物学及鸟类学;E-mail: zowyu@sohu.com

收稿日期 2006-09-20,修回日期 2006-12-25

骨相连的跗跖骨远端的形态结构亦发生了明显的协同演化。从而使形态独特的跗跖骨远端与趾骨相互组合,为这类攀禽适应对趾足功能创造了条件。

1 材料与方法

通过对翼形目中大斑啄木鸟(*Picoides major*)、绿啄木鸟(*Picus viridis*)、灰头啄木鸟(*P. canus*)、蓝喉拟啄木鸟(*Megalaima asiatica*)和鸚形目中牡丹鸚鵡(*Agapornis fischeri*)、啄羊鸚鵡

(*Nestor notabilis*)、非洲鸚鵡(*Psittacus erithacus*)以及鸚形目中的大杜鹃(*Cuculus canorus*)等 20 件骨骼标本进行比较解剖学观察(表 1),同时还与多件典型树栖、地栖鸟类跗跖骨远端特征进行形态学对比。并逐一对上述鸟类骨骼标本进行拍照、绘图和记录。所观察标本分别来自中国科学院古脊椎动物与古人类研究所(IVPP)、北京自然博物馆(BMNH)以及新西兰 Otago 博物馆(NZOM),相关鸟类的分类位置明确,编号清楚。

表 1 观察对比的现生鸟类记录

Table 1 The specimens of living birds used for observation

标本编号 No. of sample	物种 Species	标本来源 Resource	数量 Sample size	总数 Total	分类 Order
20	大斑啄木鸟 <i>Picoides major</i>	BMNH	1	6	翼形目 Piciformes
27	蓝喉拟啄木鸟 <i>Megalaima asiatica</i>	BMNH	1		
68	绿啄木鸟 <i>Picus viridis</i>	IVPP	1		
71	灰头啄木鸟 <i>P. canus</i>	BMNH	1		
06-15	棕腹啄木鸟 <i>Dendrocopos hyperythrus</i>	BMNH	1		
06-16	黑啄木鸟 <i>Dryocopus martius</i>	BMNH	1		
24	牡丹鸚鵡 <i>Agapornis fischeri</i>	BMNH	1	10	鸚形目 Psittaciformes
No22	啄羊鸚鵡 <i>Nestor notabilis</i>	NZOM	1		
No23	啄羊鸚鵡 <i>N. notabilis</i>	NZOM	1		
No24	啄羊鸚鵡 <i>N. notabilis</i>	NZOM	1		
65	非洲鸚鵡 <i>Psittacus erithacus</i>	IVPP	1		
06-21	棕头牡丹鸚鵡 <i>A. roseicollis</i>	BMNH	1		
05-94	非洲鸚鵡 <i>P. erithacus</i>	IVPP	1		
05-95	非洲鸚鵡 <i>P. erithacus</i>	IVPP	1		
05-96	非洲鸚鵡 <i>P. erithacus</i>	IVPP	1		
05-97	绯胸鸚鵡 <i>Psittacula alexandri</i>	IVPP	1		
05-33	噪鸚 <i>Eudynamis scolopacea</i>	IVPP	1	4	鸚形目 Cuculiformes
05-36	大杜鹃 <i>Cuculus canorus</i>	IVPP	1		
No 17	翠金鸚 <i>Chrysococcyx maculatus</i>	NZOM	1		
76	大杜鹃 <i>C. canorus</i>	IVPP	1		

2 分析

通过对比表 1 中 3 目 14 种鸟类后发现,用来观察的现生对趾足翼形目 6 种啄木鸟、鸚形目 5 种鸚鵡、鸚形目 3 种鸚类的跗跖骨远端的形态,尽管不同目间表现出一定的差异,但相互间亦存在较强的一致性,特别是在第 IV 跗骨滑车出现的位置和远端的形态变化上表现出一致的规律(图 1),这种变化在除此之外其他大多

数鸟类的跗跖骨形态表现上是罕见的,而且也是为数不多的攀禽所具有。

首先,与多数其他类型的鸟类相比(包括非对趾足攀禽)鸚形目、翼形目、鸚形目鸟类的跗跖骨远端的三个跗骨滑车横向加宽^[4],形成一个扇形的弧面,其中,牡丹鸚鵡表现最明显,其他如大斑啄木鸟和大杜鹃略次之(图 1)。此外,第 II、第 IV 跗骨滑车内、外侧扩展亦明显,滑车凹口呈“V”型,牡丹鸚鵡尤为显著(图 1);第 II、第 III 跗骨滑车前沟相对较浅,其中以大斑啄

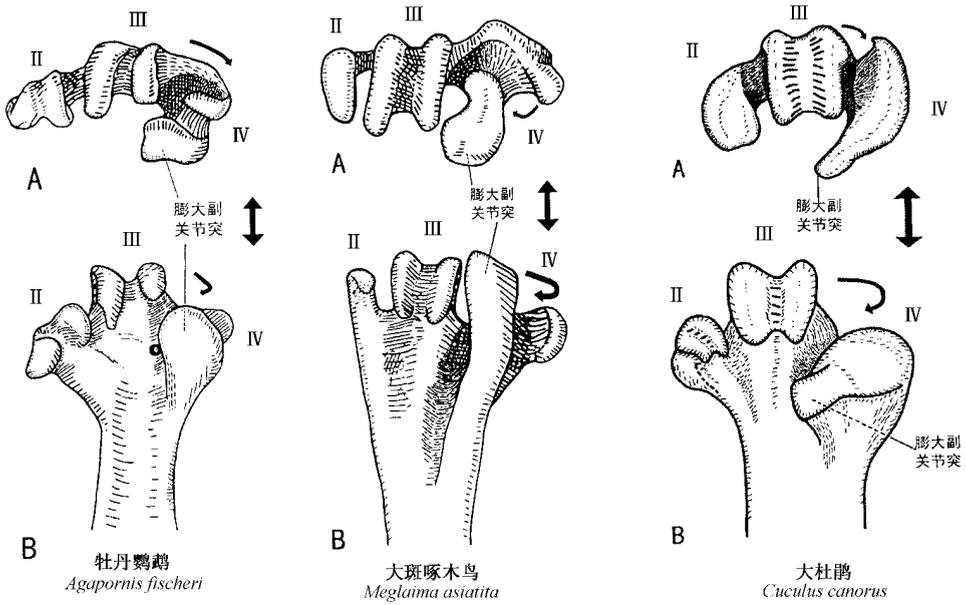


图 1 左跗跖骨远端的形态特点

Fig. 1 Left tarsometatarsus characters

A 末端视 ; B 远端后视 ; II、III、IV 分别代表第 II、第 III、第 IV 跗骨滑车。

A : Distal end view ; B : Distal end posterior view ; II , III , IV presenting for the second , third and fourth trochlea .

木鸟、大杜鹃为代表的鸢形目、鹛形目鸟类第 II 跗骨滑车前沟几乎消失 ; 各跗骨滑车均不同程度地倾斜发育。

其次 , 鸢形目、鹛形目、鹛形目鸟类特有的跗跖骨特征还表现在第 IV 跗骨滑车上 , 该跗骨滑车具有如下特点 : 相对于处于同一平面的第 II、第 III 跗骨滑车 , 第 IV 跗骨滑车远端发生明显的向外后方扭曲翻转 , 不同目中的鸟类翻转有所不同 , 其中最大翻转程度可达到 90° , 如大斑啄木鸟、牡丹鸚鵡的第 IV 跗骨滑车的翻转程度也大于大杜鹃 (图 1) ; 第 III 跗骨滑车与第 IV 跗骨滑车之间的滑车凹口异常增大 (滑车间距加大) ; 位于第 IV 跗骨滑车内侧的屈肌孔肌腱沟宽且深^[51] , 大杜鹃的稍弱些 , 较为显著的是在第 IV 跗骨滑车头外侧出现膨大的副关节突 , 这一特征在观察的所有鸚鵡和啄木鸟中明显突出 , 其中大斑啄木鸟的副关节突大于牡丹鸚鵡 , 而且大斑啄木鸟副关节突的形态表现较为独立 , 大杜鹃副关节突膨大程度稍弱 ; 关节面的大小发育及形态也存有差异 (图 1)。

此外 , 鸢形目、鹛形目、鹛形目鸟类除了第

IV 跗骨滑车的形态表现特殊外 , 与其紧密连接的第 1 趾骨的近端关节也较为独特。第 1 趾骨的近端一关节面呈现严重的不规则倾斜 , 两个关节凹面斜交 , 其中上方关节凹面与第 IV 跗骨滑车外侧关节突咬合 , 内侧倾斜的关节凹面与膨大关节突连接 (图 2)。

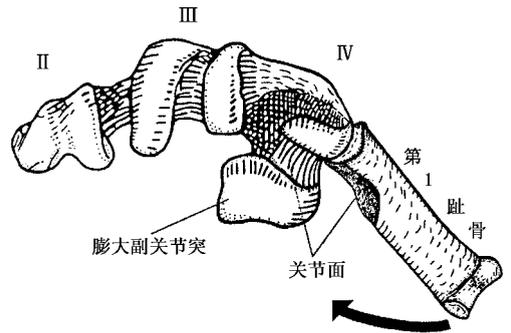


图 2 对趾足鸟类第 IV 跗骨滑车与其第 1 趾骨的连接方式 (以牡丹鸚鵡为例)

Fig. 2 The fourth trochlea and its conjunction with the first phalanx of *Agapornis fischeri*

鸢形目、鹛形目、鹛形目的对趾足对应于

跗跖骨和趾骨形态上表现出上述特点,分析是由于第 4 趾从后向前弯曲的形式逐渐迫使其关节的跗跖骨上第 IV 跖骨滑车的远端发生翻转,以完成第 4 趾从后向前弯曲并与第 IV 跖骨关节相互咬合这一动作(图 2)。与第 IV 跖骨滑车关节的第 1 趾骨发育有两个不规则的关节面,也是加强与跖骨滑车关节的咬合,增加第 4 趾的力量。此外,对趾足的第 I 跖骨是附着在跗跖骨远端的内侧,配合第 IV 跖骨使远端的趾骨一起向前弯转与第 II、III 跖骨远端的趾骨对握,力量则集中在第 I、IV 跖骨和第 II、III 跖骨之间。而常态足中第 I 跖骨窝出现在跗跖骨远端的内后侧,第 I 跖骨附着其中,以保证其连接的趾骨能够向前弯转与第 II、III、IV 跖骨向后弯转的趾骨实现对握、抓紧等功能,力量主要集中在第 I、II 跖骨及远端趾骨上。

3 结 果

以攀缘为习性的攀禽,在攀缘过程中足型表现各有差异。其中对趾足是部分攀禽,如鸢形目、鸢形目、鹞形目中成员所特有的足型。

通过上述形态观察对比,认为被观察的 20 例代表性鸟类跗跖骨远端形态结构具有如下特征及差异,同时也是与鸢形目、鸢形目、鹞形目鸟类对趾足相对应的、表现在足部运动系统中骨骼的形态特征。

①分属于不同目的 20 例鸟类跗跖骨远端结构形态既有相似之处,亦有差异之别。属同一目鸟类的跗跖骨除了形态大小存在差异外,结构特征具有共同特点。如鸢形目跖骨滑车面略向后弯的扇面形,跖骨滑车纵向延伸变短,鸢形目第 II 跖骨滑车的横向变窄和纵向延伸加大,鹞形目第 II 跖骨滑车头纵向膨大明显,第 IV 跖骨滑车纵向倾斜延伸强烈。而不同目鸟类之间的形态结构也存在相似的表现:跖骨滑车面扇面状形态,滑车凹口呈“V”型;第 II、III 跖骨滑车倾斜发育,特别是第 IV 跖骨滑车发生显著翻转及膨大的副关节突的出现是鸢形目、鸢形目、鹞形目鸟类表现显著的共同特征。

②第 IV 跖骨滑车的远端均发生扭曲翻转,

使跗跖骨远端三个跖骨滑车面呈扇形。其中鸢形目、鸢形目鸟类的翻转程度较强烈,鹞形目鸟类扇形滑车面初步形成,但不及前两者明显,第 IV 跖骨滑车的远端已经强烈倾斜扭曲。

③在第 IV 跖骨滑车头外侧出现膨大的副关节突,上述三目鸟类副关节突的膨大程度不同,尤其是鸢形目、鸢形目鸟类第 IV 跖骨滑车头的膨大副关节突明显凸显,鹞形目鸟类的副关节突也已分离出现。

④第 IV 跖骨滑车显著扭曲翻转和膨大的副关节突是鸢形目、鸢形目、鹞形目鸟类特有的形态结构,也是鸟类跗跖骨远端形态发生明显分异的部分,并且以此同其他目鸟类跗跖骨远端形态相区别。

⑤第 IV 跖骨滑车特殊的形态结构保证了鸟类的第 4 趾趾节是从后向前弯转,成为对趾足的足型,并同第 1 趾一致,与第 2、3 趾实现对握。而鸢形目、鸢形目、鹞形目鸟类正是具有这种特殊形态结构的罕有的对趾足鸟类。

4 讨 论

鸢形目、鸢形目、鹞形目的第 II、III 跖骨滑车较浅的滑车前沟为趾骨的活动增加了灵活性。第 IV 跖骨滑车上膨大的副关节突起到保护趾骨并提高趾骨活动力量的作用。膨大的副关节突上附着肌腱,增强了第 4 趾的抓握力度和活动的灵活性,也对趾骨关节起到保护作用。如猛禽中的鸢(*Pandion haliaetus*),在捕鱼时往往会在极短时间内外侧第 4 趾从后向前弯转,使半对趾足成为对趾足,促使停留在地面的稳度增加,利于抓持鱼类^[1]。第 IV 跖骨滑车远端发生的强烈翻转是实现对趾足功能的前提条件,从而在形态结构上与扭转的第 4 趾形成了稳定的关节体系。上述特点在其他攀禽和多数常态足(eleuth-erodactylous foot)鸟类的跗跖骨上尚未表现出来,仅是表征为远端三个跖骨滑车组合呈“滚轴(roller)”或“三角(triangle)”模式,第 III 跖骨滑车发育较为粗壮,其余两个滑车相对弱一些^[6]。

第 IV 跖骨滑车连接的第 1 趾骨近端两关节

面形态的特化(特别是第 1 趾骨近端内侧一倾斜的关节面较为发育),是对第 IV 跖骨滑车关节相协同的结果。一方面第 IV 跖骨滑车远端的翻转使趾骨的运动方向发生改变,同时也改变了第 1 趾骨近端关节面的形态;另一方面第 1 趾骨近端倾斜的关节凹面与膨大关节突相互关节为趾骨的活动补充了力量。这与常态足第 4 趾中第 1 趾骨近乎对称的近端两个关节凹面的形态和活动方式是截然不同的。

对趾足鸟类发育的扇形跖骨面保证了第 II、第 IV 跖骨滑车向两侧扩展,从而才能使对应趾骨侧向延伸,以至于第 IV 趾有足够的纵向空间从后向前弯曲伸展,实现对趾功能。

鸚形目、鸞形目、鵝形目鸟类是表现为对趾足鸟类的类型,而这种特有的表现是与趾式紧密相关的鸟类跖骨远端形态结构高度特化、并对运动行为的适应所产生的结果。第 IV 跖骨滑车远端的这一形态特征在鸟类中是鲜有的,它是随着第 4 趾对从后向前弯转、抓握行为的适应而逐渐形成的。并且跖骨远端形态结构的这种特化与对趾足趾骨的骨骼形态保持高度的协调一致。

致谢 本文得到中国科学院古脊椎动物与古人类研究所周忠和研究员的指导。在观察、收集标本时,曾得到新西兰 Otago 博物馆及中国科学院古脊椎动物与古人类研究所姜玉山先生的支持和帮助;北京自然博物馆王宇先生也协助笔者采集鸟类标本。谨此致谢。

参 考 文 献

- [1] 郑光美主编. 鸟类学. 北京: 北京师范大学出版社, 1995, 25~401.
- [2] Mayr G. The earliest fossil record of a modern-type piciform bird from the late Oligocene of Germany. *Journal of Ornithology* 2001, **142**: 2~6.
- [3] Olson S L. Evidence for a polyphyletic origin of the Piciformes. *The Auk*, 1983, **100**: 126~133.
- [4] Mayr G, Göhlich U B. A new parrot from the Miocene of Germany, with comments on the variation of hypotarsus morphology in some Psittaciformes. *Belgian Journal of Zoology* 2004, **134**(1): 47~54.
- [5] Mayr G. On the osteology and phylogenetic affinities of the Pseudasturidae-lower eocene stem-group representatives of parrots (Aves, Psittaciformes). *Zoological Journal of the Linnean Society* 2002, **136**: 715~729.
- [6] 张玉光. 鸟类跖骨远端形态的两种模式及其栖息行为. *四川动物* 2006, **25**(1): 21~27.