

鸟类肌肉系统研究综述

张子慧

(首都师范大学生物系 北京 100037)

关键词 鸟类 肌肉系统 综述

鸟类肌肉的结构与功能在系统进化研究方面有重要的意义,一直是鸟类形态学研究的重点之一。深入进行比较研究不仅可以解释结构、功能的相关以及形态与生态的适应,而且还可以为进化、系统分类等方面的研究提供有价值的依据。

在国外,以宏观解剖学研究为主的动物形态学经过近 200 年的发展,已经相当深入、系统。近 10 年来,由于学科的广泛渗透及新技术、新方法的普及,进化形态学和功能形态学获得迅猛发展,并成为研究的主流,而我国的鸟类形态学的研究几乎是空白,即使是传统的宏观解剖工作也很少开展,仅在马鸡的后肢肌方面做了一些工作^[1]。

传统肌肉研究以大体解剖为基础,但对小型肌肉的确认和对小型鸟类的研究则须借助于碘染色方法^[2],其原理是根据肌肉和非肌肉组织在染色上的差异来区分小型肌肉。常用的染色液为改进的卢古尔氏液(Weigert's Variation of Lugol's solution),其方如下:碘 1.0g,碘化钾 2.0g,蒸馏水 100ml。染色时间 5~10 分钟。由于染色时间的差异和不同的染色强度,肌肉着染成红褐至暗褐等颜色,非肌肉组织则不着染或轻微着染。该法不仅对新鲜肌肉适用,也可用于酒精或福尔马林保存的标本。使用肌肉的碘染色法不仅能正确辨认小型肌肉的起、止点和纤维走向,而且可以发现用常规方法无法发现的微型肌肉,例如以昆虫和花蜜为食的鸣禽,其舌下前肌为双羽状肌,大小仅为 1mm × 0.2mm。碘染色方法的应用拓宽了对鸟类的研究范围,Raikow、Bentz 等学者就曾成功地

对多种小型鸟类进行了研究^[3-4]。

现就鸟类肌肉学研究内容综述如下。

1 解剖学和比较解剖学的工作

早期对鸟类肌肉的研究主要是解剖学方面的基础工作,在本世纪 70 年代以前曾经大量、系统的进行,其中特别值得一提的是 Hudson,他曾历时 6 年对北美鸟类 16 目各科的代表进行了后肢肌的比较解剖,从肌肉的数目上对各类进行对比,结果表明鸡形目的代表种中拥有全部已知的后肢肌肉,而其它各目的代表种中则缺失 1~9 块不等。如美洲鹫属(*Cathartes*)鸟类和哀鸽(*Zenaida macroura*)缺 1 块,毛发啄木(*Dendrocopos villosus*)缺 7 块,角鸮(*Podiceps auritus*)缺 8 块,刺尾雨燕属(*Chaetura*)鸟类缺 9 块,雀形目的缺 8 块^[5]。60 年代初期他又对鸡形目的 7 科 28 属的前、后肢肌肉进行了更为深入的研究,不仅从肌肉的数目上,而且从肌肉的发达程度及种子骨数目等方面进行比较和总结,发现松鸡科鸟类均缺失第二趾内收肌,且足部短肌有变弱的趋势。雉科无整体的肌学特征,科内分化最大^[6-7]。

与系统的解剖学工作相比较,个体解剖学的工作因研究对象单一,就更为细致,主要集中于对稀有种类、特产种类等鸟的研究,先后见有对大凤冠雉、非洲侏隼、沙丘鹤、白额亚马逊鸚鵡及黑纹背林鸞及部分雀形目鸟类的研究报道^[8-12]。

第一作者介绍:张子慧,女,32岁,讲师,硕士;

收稿日期:1997-10-08,修回日期:1998-07-26

2 系统发育和分类

以鸟类肌肉系统的研究资料为基础,可以为起源、演化、分类等有争议的问题提供有力的佐证。关于平胸鸟类和突胸鸟类的进化关系,有人认为突胸鸟类从平胸鸟类发展而来,也有人认为二者分别起源于各自的爬行类祖先。通过对褐几维(*Apteryx australis*)附肢肌肉的解剖发现,除去一些较小的差异(如腓骨短肌与趾长屈肌止点腱的关系,第三趾浅屈肌和腓骨长肌止点的关系等),总体来看平胸类与突胸类很相似,从而支持了上述第一种观点^[13]。对物种形成和适应辐射理论有过重大贡献的管舌鸟科(Drepanidae)的鸟类,其起源、进化曾引起生物学者的高度重视,Raikow 对该科 7 属 11 种的比较研究证实了管舌鸟科鸟类肌学的统一性,提出了附肢肌肉与取食器官的非协同进化关系,认为它们是从单一祖先进化而来,并推测它在进化谱系枝上应处于新大陆 9 个低等鸣禽(New-world nine-primaried oscines)的位置,与金翅亚科的亲缘关系最近^[14-15]。对鸢形目 30 属 44 种的后肢肌肉研究发现,趾长屈肌与拇长屈肌的止点腱的关系非常特殊,即拇长屈肌支配第 I、II、IV 趾,趾长屈肌支配第 III 趾,且拇长屈肌是以 3 个头起始的,而不象大多数鸟类那样以单头或双头起点。再联系生化等其他方面的证据,认为鸢形目是单独起源的,并提出了各类群之间的较高水平的进化谱系树。对伯劳科(Laniidae)的四个亚科 18 种前后肢肌肉的研究认为,丛林伯劳缺少其它亚科的一些特化特征,是最低等的;棘毛伯劳与盔林鸢亚科是原始的姊妹群;伯劳亚科最为特化,以增大脚趾的弯曲力量,适于抓捕猎物^[3]。郑光美等对中国特产属——马鸡属 3 种马鸡的后肢肌的比较研究发现,白马鸡(*Crossoptilon crossoptilon*)在种子骨数目以及具有第二趾收肌等方面与蓝马鸡和褐马鸡不同,连同其他一些肌学差异,认为在系统分类上蓝马鸡与褐马鸡亲缘关系较近;马鸡的某些肌肉具有与松鸡科相似的特征,反映了马鸡属在雉族的系统分类地位较低^[1]。

对鸟类后肢肌的研究工作较多,了解的也较为清楚,已被证实有较大的分类价值。早在 1873 年由 Garrod 首先提出建立了后肢肌的肌公式(Leg-muscle formulae),用于解决一些分类上的问题,包括 4 个内容:尾股肌、髂股肌、半腱肌及副半腱肌,分别以字母 A、B、X、Y 代表。以后又由 Hudson 和 Berger 对 Garrod 的肌公式进行了补充和修正,将髌转节中肌(C)、臀中小肌(D)、栖肌(Am)、第三趾浅屈肌与第三趾深及浅屈肌止点腱间的纽带(V)、髂肌(E)、跖肌(F)、肌(G)列入公式中,这样,肌公式就包括 11 个部分的内容,若 11 个组分均存在,则表示为 ABCDEFGXYAmV(鸡形目),雀形目的为 ACEFXY。很多学者利用肌公式对分类上有争议的问题进行探讨,例如蕉鹃和杜鹃,很多学者曾把二者共同置于鹃形目,但 Berger 的研究却发现蕉鹃的肌公式为 ABDXYAmV,不同属的杜鹃则分别为 AXXYAm、AEXXYAm、ABXYAm、ABEXXYAm,因而支持了 Moreal 等人提出的应单设蕉鹃目的观点^[16]。Berger 也曾对红极乐鸟与鸚科鸟类进行过比较,二者肌公式均为 ACXY,且均无第三趾固有伸肌、第二趾外展肌、第二趾及第四趾内收肌等 9 块肌肉,在一定程度上为 Amadon(1944)将极乐鸟归并为鸚科的一个亚科的观点提供了证据。

肌公式本身具有一定的局限性,已逐渐被迅速发展起来的数值分类学所充实和取代。该方法始于 50 年代中期,有两种分析方法,即建立在所有性状同等加权基础上的相关系数法和建立在性状差别加权前提下的差异分数法。一般学者多应用后者或二者配合使用。应用差异分数法时必须对实测数据进行换算。Hudson 应用此法对鸡形目所有的科及亚科共 35 属的代表种进行了数值分类学研究,收录肌肉性状 175 条(前肢 82 条,后肢 93 条),提出的新的分类系统如下^[17](见图 1)。

此后又对鸚和海雀应用了这种分类方法。数值分析方法与传统分类相比虽然具有定量研究的优势,但也有缺陷,如不能区别形态与功能进化方面在肌肉形态上所表现的趋同和趋异,

应用上也有具体困难,故其理论和方法均有待完善。

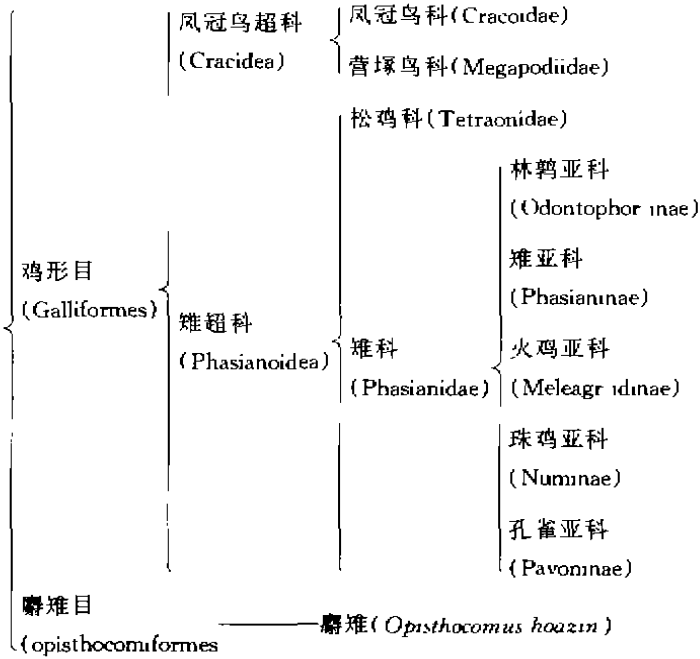


图1 新分类系统图示

3 功能形态学

功能形态学是结合功能对动物体的结构进行分析,以研究其进化、适应及应用等方面的理论与实践问题。鸟类肌肉系统的功能形态学研究主要从以下三个方面进行探讨。

3.1 肌肉的相对位置 通常认为疾走的种类比较运动缓慢的种类在后肢肌的配置上有如下特点:肌腹短,肌腱长,肌腹较靠近身体的近心端。Fisher 对运动灵活且快速的康多兀鹭与曳足行走的加洲兀鹭的研究证实了这一观点。例如康多兀鹭的腓肠肌肌腹占小腿近端的 1/8~1/6;腓肌长肌肌腹占胫骨的 2/3,而加洲兀鹭的则分别为 3/4~2/3 及胫骨全长。从总体来看,康多兀鹭的胫部屈肌、伸肌、足部内生肌等的相对位置都有如上所述的规律^[18]。

3.2 肌肉的发达程度 鸟类尾股肌的起止点分别在股骨近端后侧面及尾综骨上,有下压尾羽的作用。Hudson 对鸡形目的研究发现,只有吐绶鸡缺失该肌,孔雀该肌退化且不与尾相连,他认为这是由于此类雉鸡独特的求偶炫耀姿态所致,因为它们的尾羽通常要上提 90°或更大

的角度^[6]。Raikow 研究了不同运动方式的海鸟在前肢结构上的差异,包括有不会飞行但善潜水游泳的企鹅 7 种、善飞但不潜水的海鸟 11 种、兼有飞行及潜水能力的海雀 9 种和两种鸕燕。企鹅最适于水下运动,拥有全部的翼部外来肌,且止于肱骨近端,肩关节灵活性较大,翼部内生肌退化,变为肌腱或完全消失,使得翼内关节灵活性退化,这些特征均利于其对翅(鳍状肢)做整体控制。海雀、鸕燕及不潜水的海鸟则拥有全部的翼肌,翼内各关节的活动性均高于企鹅^[19]。

3.3 肌肉的起止点 生活于撒哈拉沙漠灌丛稀树草原的鼠鸟目(Colliformes)共 1 属 6 种,习性特殊,喜欢竖直悬挂身体,其第 I、IV 趾可前后旋转以完成一些奇特的运动。通过对其后肢肌的功能解剖搞清了其中的原因。即异常发达的髂股外肌、髂坐股肌的肌腹及 flexor crucis lateralis 强大的止点、拇长屈肌强大的止点都与维持身体的悬挂姿势有关,第 I、IV 趾的前后旋转则由于四个足部内生肌止点的拉长及其位置的变化而得以实现。第 I 趾;趾长伸肌止点由背面移至趾内面,则可产生向后的旋转;拇短屈

肌止点由跖面移至趾侧面,则可产生向前的旋转。第IV趾;其趾短伸肌强大的止点由背面移至内面,则可前旋该趾,它的外展肌止点扩大且由侧面移至跖面,则可产生大于外展作用的向后旋转^[20]。

4 生态形态学

从生态条件的差异着手探讨其所导致的动物体形态结构的不同。鸭科的鹞鸭属、潜鸭属、海番鸭属及秋沙鸭(统称潜鸭 diving duck)居于开阔的水面,起飞时须在水面奔跑一定距离,才能获得足够的初速度起飞,取食于深水,善潜水。鸭属的针尾鸭、绿头鸭、绿翅鸭等(统称涉鸭 dabbling duck)喜居于小水塘,可从水面直接垂直起飞,无需“助跑”,取食沿岸浅水地带的表层食物。通过肌肉系统定性及定量的对比研究,显示涉鸭的胸肌及喙上肌远较潜鸭发达,但潜鸭的心脏较大,且心肌的发达程度与潜水深度及持续时间呈现某种正相关^[21]。Lowell spring 联系巢址分布、食物来源、迁徙飞行、孵卵姿势等的差异对普通海鸭和厚嘴海鸭的翼肌及腿肌进行了研究,其结果表明:厚嘴海鸭在远离巢区的地方觅食,相对发达的翼肌和胸肌使其具有良好的飞行能力,但造成身体的前力矩较大,其后肢肌所产生的后力矩不足以平衡前力矩以维持身体直上的姿势,使其陆地行走困难,身体前倾。普通海鸭分布于海鱼丰盛,资源稳定的岩岸地带,胫跗部伸展肌发达,与厚嘴海鸭的差异显著,使其游泳灵活,翼肌和胸肌相对较弱,增大了其陆地运动的灵活性并可维持较为直立的孵卵姿势,因而有一种在理想巢址密集筑巢(34 鸟/m²)并排挤厚嘴海鸭的趋势^[22]。

另外其他肌结构的研究 由上可见,鸟类肌肉系统的研究工作集中于对附肢肌肉的研究,其它肌结构的研究亦见有零星报道,如对控制羽毛运动的皮肤的研究^[23],对破壳肌(Hatching muscle)的研究^[24]。有的研究则是将肌肉形态学与电生理学有机的结合在一起,探讨肌肉在不同时相的功能差异^[25]。

我国的鸟类资源丰富,特产及珍稀种类繁

多,但在鸟类形态解剖学方面的基础研究却非常薄弱,这种现状应该引起有关方面的关注,并开展有针对性、具有实际理论意义的工作。

参 考 文 献

- 1 郑光美等. 马鸡后肢肌肉的比较研究.《中国鸟类研究》, 科学出版社, 1991. 14~17
- 2 Bock, W.J., R Shear. A tanning method for gross dissection of vertebrate muscle. *Anat Anz.*, 1972, **130**: 222~227
- 3 Raikow, R.J. Appendicular myology and relationships of the Shrikes. *Annals Carnegie museum.*, 1980, **49**: 131~152
- 4 Bentz, G.D. The appendicular myology and phylogenetic relationship of the Ploceidae and Estrinidae (Aves; Passeriformes). *Bull. Carnegie mus. Nat. Hist.*, 1979, **15**: 1~25
- 5 Hudson, G.E. Studies on the muscles of pelvic appendage in birds. *Am. Midl. Nat.*, 1937, **18**: 1~108
- 6 Hudson, G.E., P.J. Lanzilotti, G.D. Edwards. Muscles of the pelvic limb in Galliformes birds. *Am. Midl. Nat.*, 1959, **61**: 1~69
- 7 Hudson, G.E. P.J. Lanzilotti. Muscles of the pectoral limb in Galliformes birds. *Am. Midl. Nat.*, 1964, **71**: 1~113
- 8 Berger, A.J. Notes on the myology of the Great Gurassow. *Wilson Bull.*, 1955, **67**: 136~138
- 9 Berger, A.J. The appendicular myology of the Pygmy Falcon (*Polyhierax semitorquatus*). *Am. Midl. Nat.*, 1956, **55**: 326~333
- 10 Berger, A.J. Myology of Sandhill Crane. *Wilson Bull.*, 1950, **68**: 304
- 11 Berger, A.J. Appendicular myology of Kirtland's Warbler. *Auk*, 1968, **85**: 594~616
- 12 Berman, S.L. The hindlimb musculature of the White-fronted Amazon (*Amazona albifrons*, *Psittaciformes*). *Auk*, 1984, **101**: 74~92
- 13 Christopher Megowan. The hindlimb musculature of the Brown Kiwi (*Apteryx australis mantelli*). *J. Morph.*, 1979, **160**: 33~74
- 14 Raikow, R.J. The pelvic appendage myology of the Hawaiian honeycreepers (Drepanidae). *Auk*, 1976, **93**: 774~792
- 15 Raikow, R.J. Pectoral appendage myology of the Hawaiian honeycreepers (Drepanidae). *Auk*, 1977, **94**: 331~342
- 16 Raikow, R.J. Some anatomical characters of the Cuculidae and the Musophagidae. *Wilson Bull.*, 1960, **72**: 60~104
- 17 Hudson, G.E., R.A. Parker, J.V. Berge *et al.* A numerical analysis of the modifications of the appendicular muscles

- in various genera of Galliformes birds. *Am. Midl. Nat.*, 1996, **76**(1):1-73
- 18 Fisher, H. I. Adaptations and comparative anatomy of the locomotor apparatus of New World Vultures. *Am. Midl. Nat.*, 1946, **35**:545-727
- 19 Rankow, R. J., L. Bicanovsky, A. H. Bledsoe. Forelimb joint mobility and the evolution of wing-propelled diving in birds. *Auk.*, 1988, **105**:446-451
- 20 Berman, S. L., R. J. Rankow. The hindlimb musculature of the mousebirds (Colliformes). *Auk.*, 1982, **99**:41-57
- 21 Bethke, R. W., V. G. Thomas. Differences in flight and heart muscle mass among geese, dabbling ducks, and diving ducks relative to habitat use. *Can. J. Zool.*, 1988, **66**:2024-2028
- 22 Lowell Spring. A comparison of functional and morphological adaptations in the Common Murre (*Uria aalge*) and Thick-billed Murre (*U. lomvia*). *Condor*, 1971, **73**:1-27
- 23 Lucas & Stettenheim. *Avian Anatomy: Integument*. 1972
- 24 Fisher, H. I. The "Hatching muscle" in the chick. *Auk.*, 1958, **73**:391-389
- 25 Weinstein, G. N., C. Anderson, J. D. Steeves. Functional characterization of limb muscles involved in locomotion in the Canada goose. *Can. J. Zool.*, 1984, **62**:1596-1604