猛禽后肢远端骨骼形态研究*

王雪彬 张子慧**

(首都师范大学生命科学学院,北京 100048)

摘要:猛禽体型大小、形态及食性分化明显,其后肢在捕食过程中扮演着重要的角色,是研究形态-生态关系的理想类群.本文以隼形目、鹰形目和鸮形目共21种66只猛禽为研究对象,对其跗跖骨、趾骨和爪进行线性测量,并按类群和主要食性进行分类,开展判别函数分析.研究显示:隼科第1趾有最高的爪-趾比,而且第1爪相对发达;鹰科第1趾相对最长,第1、2爪均较发达,第2趾的爪趾比最高.如上特征与鹰、隼科猎杀方式不同有关.鸮形目鸟类第2趾相对较长,第2爪长且爪基粗壮,第4趾的爪趾比相对最高.推测其第2、4趾在猎杀和固定猎物时发挥了较大作用,也可能与鸮形目鸟类的转趾型有关.按食性分类结果不及按类群分类明显,可能说明猛禽的后肢结构受系统发育影响较大.食腐猛禽与其他食性的猛禽区别明显,具有相对最长的第3趾和强壮的跗跖骨,利于在地上活动和取食过程中稳定重心.

关键词:猛禽;跗跖骨;趾;爪;形态

中图分类号:Q954.3 **DOI**:10.19789/j.1004-9398.2020.06.005

0 引 言

猛禽包括隼形目(Falconiformes)、鹰形目(Accipitriformes)和鸮形目(Strigiformes)3个类群,其喙与爪锐利钩曲.猛禽为肉食性鸟类,多以中小型哺乳动物、小型鸟类、昆虫、鱼类以及动物尸体等为食,是众多鸟类和小型动物的天敌.不同猛禽对食物有不同偏好,例如:金雕(*Aquila chrysaetos*)等大型猛禽,主要捕食兔子、狐狸等中大型哺乳动物;松雀鹰(*Accipiter virgatus*)等中小型猛禽,主要捕捉雀形目小鸟;各种秃鹫(*Aegypius*)和兀鹫(*Gyps*)以各种动物的尸体为食;红脚隼(*Falco amurensis*)等小型隼类,主要以大型昆虫为食[1];鸮形目鸟类主要以啮齿类等小型哺乳动物为食.不同猛禽在捕食方式和杀死猎物的行为方面存在很大差异.鹰和隼类随体型的变化可以捕猎不同体型与类型的对象,水平方向攻击抓获猎物.捕获猎物后,隼类用喙拧断猎物颈椎,破坏脊髓致其死亡;鹰类则通过趾爪的强力抓握控制猎物防止逃脱,以足趾部的持续挤压导致猎物窒息,或者以利爪刺透猎物重要器官致其死亡[2].鸮形目鸟类从垂直方向伏击地面活动的猎物,通过腿和趾爪共同制服猎物[3].

大部分鸟类的捕食器官是喙,较少涉及后肢;猛禽则更加依赖跗跖骨、趾骨和爪的力量来抓捕、固定、携带和杀死猎物[2,4-6].因体型大小、形态及食性分化明显,食性偏好与捕食方式、方法各不相同,猛禽是研究形态-生态关系的理想类群.猛禽位于食物链的顶部,数量较少,多种猛禽正面临着灭绝的危险.由于猛禽的种群数量有限,世界各国对猛禽的保护级别都较高.我国将隼形目、鹰形目和鸮形目中的所有物种全部列为国家级保护野生动物.因材料获取难度较大,目前国内对猛禽后肢形态学方面的研究较少.本文测量了66只猛禽,并按照类群和食性分组分别进行分析,以探究猛禽的后肢远端骨骼形态学差异及其与食性之间的联系.

1 实验材料及方法

1.1 实验材料

本研究以3目、21种共66只猛禽的冷冻标本为研究对象,全部来自北京猛禽救助中心,死亡原因均为抢救无效或因伤情过重进行安乐死.将样本按照不同分类方法分为2组:第1组按类群分类,即隼科、鹰科和鸱鸮科,详细信息如表1所示.第2组按食性分类,猛禽的食性大致可以分成7类,即食

收稿日期:2019-12-18
* 国家自然科学基金项目(31970411)
** 通信作者:zihuizhang@cnu.edu.cn

虫、食鱼、食腐、食爬虫、食鸟、食哺乳动物和杂食性[7]. 本研究涉及的 21 种猛禽的主要食性分为 4 类:食哺乳动物、食虫、食鸟和食腐,详细信息如表 2 所示.

表 1　样本按类群分类信息统计

目名(拉丁名)	科名(拉丁名)	种名(拉丁名)(只数)
隼形目(Falconiformes)	隼科(Falconidae)	游隼(*Falco peregrinus*)(1)、猎隼(*Falco cherrug*)(1)、燕隼(*Falco subbuteo*)(4)、红隼(*Falco tinnunculus*)(5)、红脚隼(*Falco amurensis*)(6)
鹰形目(Accipitriformes)	鹰科(Accipitridae)	金雕(*Aquila chrysaetos*)(1)、草原雕(*Aquila nipalensis*)(1)、大鵟(*Buteo hemilasius*)(2)、毛脚鵟(*Buteo lagopus*)(1)、普通鵟(*Buteo buteo*)(5)、苍鹰(*Accipiter gentilis*)(2)、雀鹰(*Accipiter nisus*)(6)、日本松雀鹰(*Accipiter gularis*)(3)、黑耳鸢(*Milvus migrans*)(1)、白尾鹞(*Circus cyaneus*)(2)、秃鹫(*Aegypius monachus*)(2)
鸮形目(Strigiformes)	鸱鸮科(Strigidae)	雕鸮(*Bubo bubo*)(5)、长耳鸮(*Asio otus*)(6)、灰林鸮(*Strix aluco*)(2)、纵纹腹小鸮(*Athene noctua*)(3)、红角鸮(*Otus sunia*)(4)

表 2　样本按食性信息分类

组名	种名
食哺乳动物	雕鸮、长耳鸮、灰林鸮、金雕、草原雕、大鵟、普通鵟、毛脚鵟、白尾鹞
食昆虫	纵纹腹小鸮、红角鸮、燕隼、红隼、红脚隼
食鸟	黑耳鸢、苍鹰、雀鹰、日本松雀鹰、游隼、猎隼
食腐	秃鹫

1.2　实验方法

利用电子数显游标卡尺对每只标本进行线性测量. 在不去除皮肤和肌肉组织的前提下,测量了跗跖骨长度、跗跖骨最细部位的宽度(内外径)和深度(前后径). 在脚趾完全伸展的前提下,测量第 1 ~4 趾的长度(第 1 趾骨近端至末端趾骨远端的直线距离),第 1 ~4 爪的长度(爪尖端到爪角质终点之间的直线距离),第 1 ~4 爪基部的宽度和深度(图 1). 在此基础上计算了跗跖骨和爪的粗壮性[5],以宽度与深度乘积表示;以及爪趾比,即爪长与趾长比.

为了方便种间比较,以上所得原始数据(跗跖骨长、趾长、爪长、爪趾比、跗跖骨粗壮性和爪粗壮性)均以体长进行标准化,例如:跗跖骨长的标准化数据为跗跖骨长与体长之比值.

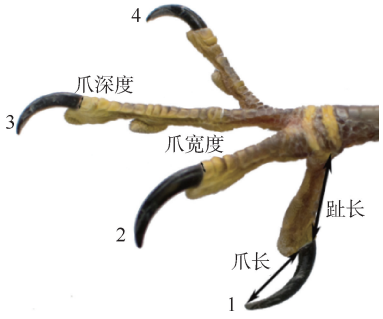


图 1　猛禽爪趾测量说明

注:1 ~4 为爪趾的编号.

1.3　统计学分析

采用 SPSS19. 0 软件分别对 2 组猛禽的趾长、爪长、爪趾比和爪粗壮性进行判别函数分析. 因为仅趾长的数据符合正态分布(Sig = 0. 32),爪长、爪趾比和爪粗壮性的数据均不符合(Sig = 0. 00),所以采用 Fisher 判别法. 在进行判别分析时,会产生多个典型判别函数,通常前 1 或 2 个的典型判别函数占有较高比例. 判别函数分析能够帮助区分 2 个及以上的种群,从而可研究各类群间以及不同食性间的形态特点与差异.

2　实验结果

2.1　跗跖骨长度及粗壮性

不同猛禽跗跖骨相对长度结果如图 2(a)所示. 可知不同种类之间猛禽跗跖骨长度差异较大,雀鹰、白尾鹞和日本松雀鹰相对最长,最短的是黑耳鸢,游隼和长耳鸮也比较短.

不同猛禽跗跖骨粗壮性不同,如图 2(b),其中最小的是燕隼、红脚隼和红角鸮,说明这 3 种猛禽的跗跖骨相对细弱. 在跗跖骨长度上不占优势的秃鹫、草原雕、雕鸮和金雕的跗跖骨最为粗壮,秃鹫的数值最大;而跗跖骨最长的雀鹰、白尾鹞和日本松雀鹰的跗跖骨粗壮性则较小. 结果显示:随着体型大小的变化,鹰和鸱鸮科跗跖骨粗壮性呈现近似的规律,即体型越大,跗跖骨则越粗壮.

2.2　判别函数分析结果

将所有样本按类群和食性分别进行判别函数分析,详细结果列于表 3. 显示了在 2 种不同分组时,第 1 ~4 趾每个变量对判别函数 1 和 2 影响的大小.

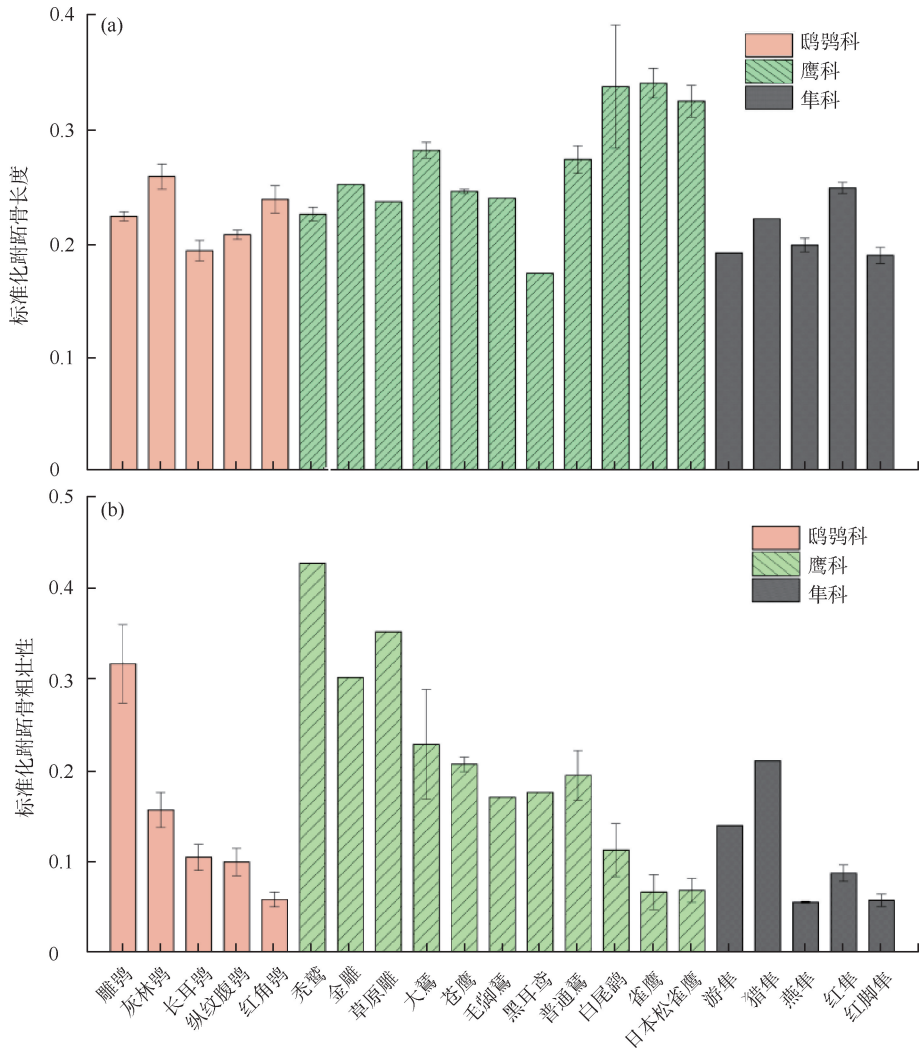


图 2　不同猛禽跗跖骨性能比较

(a)长度;(b)粗壮性

表 3　样本不同分类判别函数分析结果

分类	函数	趾长				爪长				爪粗壮性				爪趾比			
		1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
类群	1	−0.686	1.401	−0.171	−0.516	−2.006	1.709	0.855	0.385	−1.579	7.319	0.951	−6.607	−0.010	−2.061	−0.981	3.188
	2	0.513	0.101	0.740	−0.420	−0.853	2.226	−0.004	−0.941	−3.286	1.632	3.889	−1.985	−1.981	1.766	2.677	−1.904
食性	1	0.393	−0.829	1.218	−0.309	1.053	−0.324	0.638	—	—	1.475	4.447	−5.521	1.444	−1.913	0.849	—
	2	0.344	0.203	−1.104	1.522	0.804	−2.101	2.034	—	—	0.564	−2.734	3.069	1.630	−0.008	−1.035	—

注:“—”指无数据.

2.2.1　趾长

将不同猛禽按照类群和食性分别绘制趾长的判别散点图(图 3),其中函数 1 和 2 所解释的参量百分比在按类群与食性分类中分别是 93.9%、6.1%与 66.4%、24.4%.鸱鸮科在函数 1 的正向载荷最大,说明其第 2 趾最长,第 1 趾比较短.鹰科在负向载荷上数值较高,与鸱鸮科完全相反,所以鹰科拥有较长的第 1 趾和较短的第 2 趾.隼科居中,其第 2 趾仅比第 1 趾稍长,不如鸱鸮科明显.按食性分类时,函数 1 表明食哺乳动物组和食鸟组分别拥有相对较长的第 2 和 3 趾.食腐的猛禽在函数 2 上明显区别于其他食性的猛禽,其第 3 趾是 4 类食性中最长的.按类群和按食性分类的判别正确率分别为 95.2%和 76.2%.可知按类群分类的区分度比较明

显. 按食性分类中食哺乳动物组有 24.0% 错判为食昆虫,4.0% 错判为食鸟;食昆虫组 18.2% 错判为食哺乳动物;食鸟组 21.4% 错判为食哺乳动物,7.2% 错判为食昆虫.

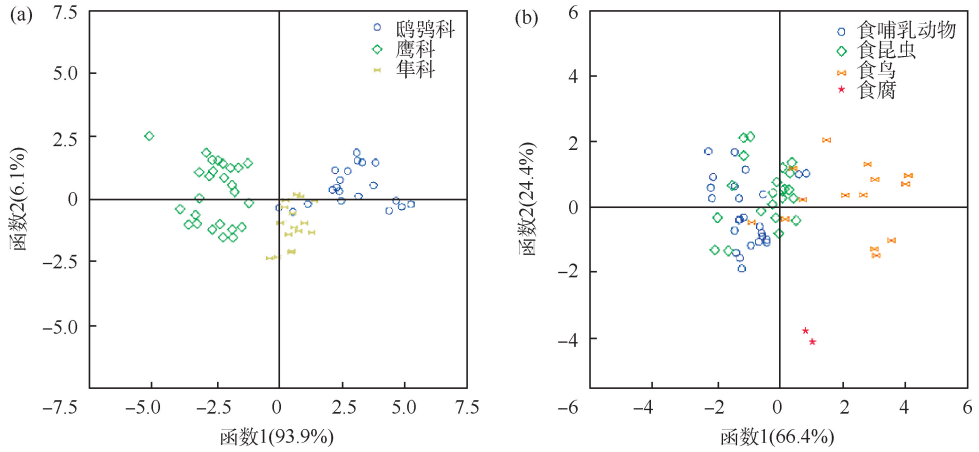


图 3　猛禽趾长判别散点

(a)按类群分类;(b)按食性分类

2.2.2　爪长

猛禽爪长按照类群和食性判别散点如图 4 所示. 其中函数 1 和 2 所解释的参量百分比在按类群与食性分类中分别是 80.8%、19.2% 与 62.3%、37.6%. 按类群分类结果可知,鸱鸮科的第 2 爪较长,第 1 爪较短;而鹰科第 1、2 爪较长,隼科第 1 爪也相对较长. 按食性分类的结果中,各食性也有部分重合,大部分食昆虫的猛禽以及秃鹫拥有较长的第 2 爪,大部分食哺乳动物的猛禽拥有较长的第 1 爪. 按类群和按食性分类的判别正确率分别为 100% 和 79.4%. 按食性分类中食哺乳动物组 12.0% 错判为食昆虫,16.0% 错判为食鸟;食昆虫组 13.6% 错判为食哺乳动物;食鸟组 14.3% 错判为食哺乳动物;食腐组 50% 错判为食昆虫.

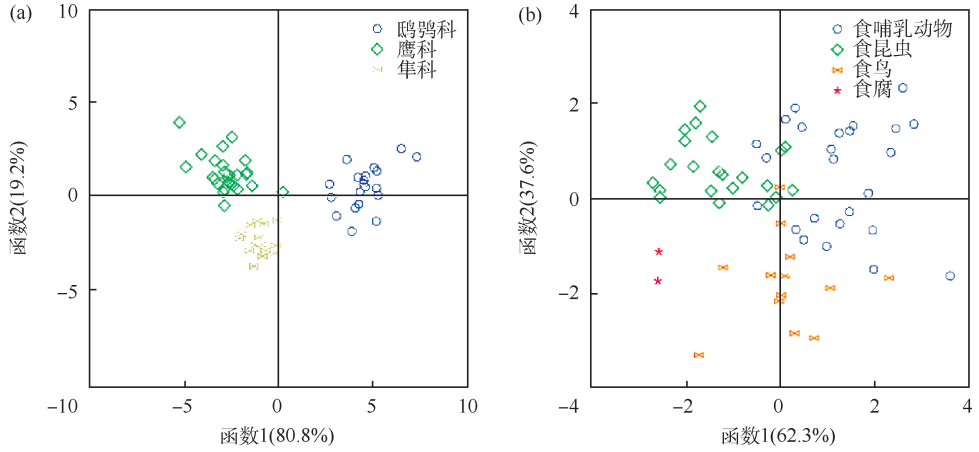


图 4　猛禽爪长判别散点

(a)按类群分类;(b)按食性分类

2.2.3　爪粗壮性

不同猛禽按照类群和食性的判别分析结果如图 5 所示. 函数 1 主要解释了第 2、4 爪的粗壮程度,可知鸱鸮科在正向载荷上拥有最高值,故其第 2 爪最粗壮,而鹰科的第 4 爪相对最粗壮;函数 2 主要解释了第 1、3 爪的粗壮程度,其中隼科的第 1 爪相对最粗壮. 按食性分类的结果中,可知食腐的猛禽与其他 3 类明显不同,表明其拥有最粗壮的第 3 爪;食哺乳动物、食昆虫和食鸟这 3 类猛禽重叠度很高,以第 4 爪较粗壮为共同特征. 按食性分类的整体判别正确率为 74.6%,其中食哺乳动物组中 28.0% 错判为食昆虫;食鸟组 21.4% 错判为食哺乳动物,42.9% 错判为食昆虫.

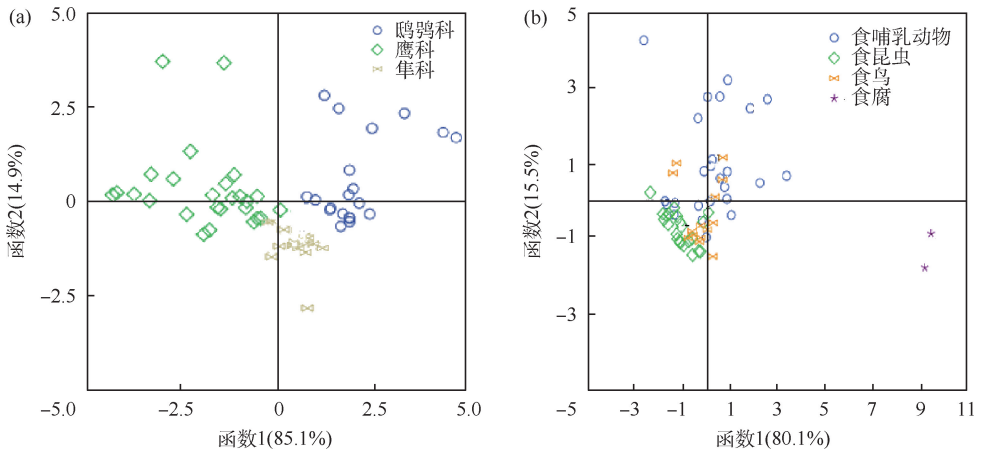


图 5　猛禽爪粗壮性判别散点

(a)按类群分类;(b)按食性分类

2.2.4　爪趾比

将不同猛禽按照类群和食性分别绘制爪趾比的判别散点图(图 6). 其中函数 1 和 2 所解释的参量百分比在按类群与食性分类中分别是 87.2%、12.8%与 60.0%、38.8%. 按类群分类中函数 1 所解释的参量百分比是 87.2%,主要解释了第 2 和 4 趾的爪趾比. 鹰科第 2 趾的爪趾比是最高的,而在正向载荷上,鸱鸮科取得最高值,故鸱鸮科第 4 趾的爪趾比是这 3 个类群中最高的;函数 2 表明,绝大多数隼科种类第 1 趾的爪趾比相对较高. 按类群分类判别正确率为 90.5%. 按食性分组中食昆虫组和食鸟组在函数 1 上区分明显,前者的第 1 趾的爪趾比较高,后者第 2 趾爪趾比较高,判别正确率为 82.5%,食哺乳动物组中 8.0% 错判为食昆虫;食昆虫组中 18.2% 错判为食哺乳动物;食鸟组中 35.7% 错判为食哺乳动物.

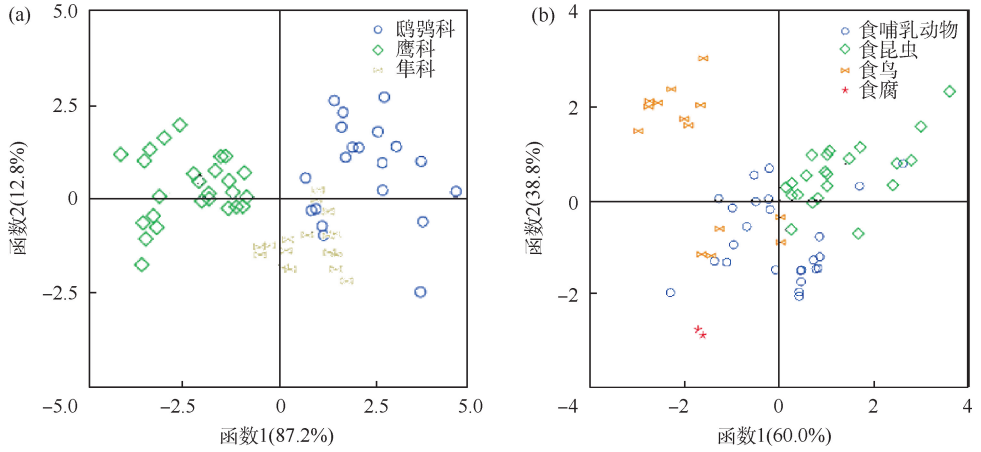


图 6　猛禽爪趾比判别散点

(a)按类群分类;(b)按食性分类

3　讨　论

猛禽跗跖骨在支撑、运动和捕获猎物方面发挥着重要作用[6]. 本研究中,白尾鹞的跗跖骨最长且相对较细,这与鹞类偏爱在沼泽和草地捕猎有关[8],较长的跗跖骨有利于开阔地面上的视野,从而发现和捕捉更大范围内的猎物,而且适于快速运动[6];白尾鹞主要以大型昆虫和啮齿目(Rodentia)动物为食,因此也无需特别粗壮的跗跖骨. 草原雕、金雕和雕鸮等大型猛禽的跗跖骨相对粗壮,这与其猎物体型相对较大有关[1],粗壮的跗跖骨有利于控制、制服和杀死猎物;而且鹰科和鸱鸮科的捕猎方式通常藉由脚趾收缩固定猎物,以腿部的垂直压力以及足趾的持续挤压使猎物窒息而亡,有时尖利的脚爪也会刺透猎物重要脏器,致其死亡[2,9].

鸟爪在抓握中具有重要作用,爪的弯曲度和大

小与食物类型和捕食行为有关[4-5]. 鹰和隼科均为不等趾型,第 2、3、4 趾向前,其中第 2 趾与第 1 趾形成组合、是抓握猎物的主要力量[5]. 研究显示,鹰科第 1 趾以及第 1、2 爪均相对较长,隼科则第 1 爪长且粗壮. 隼科在捕获猎物后多以喙部力量咬住猎物颈部使其窒息而死,在一定程度上分担了爪的压力;而鹰科在固定和杀死猎物时几乎全部依靠足趾的力量[4]. 所以较隼科而言,鹰科的第 1 趾相对最长,而且第 1、2 爪相对发达. 爪趾比较高的脚趾,能更好的捕捉、固定和杀死猎物. 鹰科较高的爪趾比见于第 2 趾,隼科则是第 1 趾. 说明鹰科捕食过程中第 2 趾的作用更突出,而隼科第 1 趾相对更重要.

鸱鸮科是夜行性猛禽,足为转趾型,第 4 趾可向后旋转,形成对趾型,其第 1、2 趾及第 3、4 趾可分别形成 2 组抓握组合,使其足部能产生比昼行性猛禽更大的抓握能力,故而鸱鸮科在抓握猎物时可能会较多依赖第 3、4 趾[10]. 本研究结果表明,鸮形目鸟类第 2 趾相对更长,第 2 爪不仅长而且爪基粗壮,第 4 趾的爪趾比高. 由此推测,其捕食时第 2、4 趾可能发挥了较大的作用. 同为转趾型的鹗科(Pandionidae)种类与鸮形目鸟类一样具有发达的第 4 爪[4],由此可见第4 趾在转趾型猛禽捕食中的重要性. 足部 2 对抓握组合产生的力量可以有效防止猎物在黑暗中逃脱,提高鸮形目鸟类捕食成功率[10].

判别函数分析表明,按类群分类的结果区分度较好,判别的正确率较高. 按食性分组的结果中,食腐猛禽与其他食性的区分度较高,表现为跗跖骨强壮,第 3 趾最长,第 3 爪基部最粗壮,与俞曙林和庄宏伟[11]的研究结果相一致. 腐食性猛禽(本研究中以秃鹫为代表)以动物尸体为食,无需杀死猎物,主要通过长而粗壮的喙撕取皮肉,后肢则为撕食行为提供稳固支撑[12],表明第 3 趾是支撑力量的主要来源. 因材料获取受限,本研究中食腐猛禽样本只有 1 种秃鹫(2 只),与其他食性的区分度较高,可能会受样本量少的影响. 另外几组食性的重叠度相对较大,分析可能与以下因素有关:首先猛禽并非单一食性,虽然不同猛禽有不同的食性偏好,但在主要猎物缺乏的情况下,仍会选择其他猎物;其次,猛禽在头骨形态,爪的弯曲度,及足趾屈肌发达程度等方面的特征也与食性及捕食方式密切相关[7,10,12]. 按类群分类结果区分度比较明显,说明猛禽的足趾结构可能受系统发育影响更大,而不是食性和捕食方式.

4 结束语

动物的形态结构与功能、生活环境和习性相适应,同时受系统发育的影响. 本文按类群和食性对隼形目、鹰形目和鸮形目共 21 种、66 只猛禽的跗跖骨、趾骨和爪进行线性测量,分类开展判别函数分析,因材料种类与样本量所限,本研究表明猛禽后肢远端骨骼的形态可能受系统发育影响较大,并与食性和捕食行为差异有关. 为了阐明形态和功能之间的关系,未来还需要结合生物力学方面进行更广泛、深入的综合研究.

参 考 文 献

[1] 刘雨邑. 中国的日行性猛禽[J]. 生物学通报, 2009, 44(3): 9 - 10.

[2] SUSTAITA D. Musculoskeletal underpinnings to differences in killing behavior between North American *accipiters* (Falconiformes: Accipitridae) and falcons (Falconidae) [J]. Journal of Morphology, 2008, 269: 283 - 301.

[3] GOSLOW G E. The attack and strike of some North American raptors[J]. Auk, 1971, 89: 815 - 827.

[4] FOWLER D W, FREEDMAN E A, SCANNELLA J B. Predatory functional morphology in raptors: interdigital variation in talon size is related to prey restraint and immobilisation technique[J]. PLoS One, 2009, 4(11): e7999.

[5] EINODER L D, RICHARDSON A M M. Aspects of the hindlimb morphology of some Australian birds of prey: a comparative and quantitative study[J]. Auk, 2007, 124(3): 773 - 788.

[6] MADAN M A, RAYFIELD E, BRIGHT J A. Scaling and functional morphology in strigiform hind limbs[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 44920.

[7] SUN Y, SI G, WANG X, et al. Geometric morphometric analysis of skull shape in the Accipitridae [J]. Zoomorphology, 2018, 137: 445 - 456.

[8] GOSLOW G E. Adaptive mechanisms of the raptor pelvic limb[J]. Auk, 1972, 89(1): 47 - 64.

[9] CSERMELY D, GAIBANI G. Is foot squeezing pressure by two raptor species sufficient to subdue their prey? [J].

Condor, 1998, 100(4): 757 – 763.

[10] WARD A B, WEIGL P D, CONROY R M. Functional morphology of raptor hindlimbs: implications for resource partitioning[J]. Auk, 2002, 119(4): 1052 – 1063.

[11] 俞曙林, 庄宏伟. 秃鹫的形态学观察[J]. 林业科技情报, 2005, 37(4):95 – 96.

[12] HERTEL F. Ecomorphological indicators of feeding behavior in recent and fossil raptors[J]. Auk, 1995, 112(4): 890 – 903.

Skeletal Morphology Study on Distal Hind Limb About Some Birds of Prey

WANG Xuebin ZHANG Zihui

(College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048)

Abstract: Birds of prey vary greatly in body size, morphology and feeding, and their hind limbs play an important role in prey capture, these features make birds of prey an ideal group to study the relationship between morphology and ecology. In this paper, a total of 66 carcasses from 21 species of Falconiformes, Accipitriformes and Strigiformes were studied. A series of linear measurements of their tarsometatarsus, digits and claws were analyzed by discriminant function analysis. It is found that falcons are characterized by well-developed first claw, and the highest ratio of claw-toe in the first digit; whereas, accipiters has the longest first digit, more developed first and second claws, and the highest ratio of claw-toe in the second digit. These characteristics are reflection of varied hunting behavior in diurnal raptors. In the owls, the second digit and its claw is relatively long and robust, the fourth digit has the highest claw-toe ratio. These features are thus indicated that the second and fourth digits play greater role in predation, which may also be related to the semi-zygodactl feet in owls. The results of discriminant function analysis are better in taxonomic groups than in dietary groups, which may indicate that the structure of hind limbs of raptors is greatly influenced by phylogeny. Scavengers are different from other predatory raptors, in having the longest third digit and robust tarsometatarsus to facility body stabilization during ground movement and feeding process.

Keywords: birds of prey; tarsometatarsus; digit; claw; morphology