

短尾猴 (*Macaca arctoides*) 和 猕猴跟骨的功能形态研究

潘汝亮 彭燕章 叶智彰 王红

(中国科学院昆明动物研究所·联合实验室)
(中国实验动物云南灵长类中心)

关键词 短尾猴;猕猴;跟骨;形态与功能;运动行为;多变量分析

内 容 提 要

本文从形态描述和统计入手,对短尾猴 (*Macaca arctoides*) 和猕猴的跟骨进行了比较研究。结果表明,所研究的跟骨变量无论数值大小还是几何图形结构都存在一定差异。特别是跟骨最大宽、跟长、后距骨连结面长、跟骨高度及相对跟长存在显著性差异水平。猕猴跟骨变量间的相关关系比短尾猴的表现得更为紧密。据其形态与功能的关系,我们认为:与猕猴相较,短尾猴更适应于地栖生活。这似乎与短尾猴具更大的体重有关。

在研究灵长类的运动行为时,许多学者大多对其颅后骨,特别是与运动行为紧密相关的肢骨进行研究。在肢骨中,由于形态与功能的关系紧密,许多工作是在距骨或跟骨上进行的 (Lisowski, 1967; Lisowski et al., 1974; Gebo, 1987; Conroy, 1976; White et al., 1987; Oxnard et al., 1980; Jones, 1941; Lewis, 1980a, b)。如同距骨一样,跟骨在化石中较易残存,又与脚的整个运动紧密相关,其形态结构直接影响到整个跗骨的结构。而跟骨的形态结构及其整体构成又与不同的运动行为紧密相关 (White et al., 1987; Lisowski, et al., 1974; Conroy, 1976)。因此,灵长类跟骨的功能形态研究,无论是推测已绝灭的或是现存种类的运动行为都有很大的价值。Lisowski 等 (1974) 指出,在一些灵长类中,如整个猕猴属 (*Macaca*) 内,虽然主要为地栖性灵长类,但其内部的差异性也是很大的。这种差异正是我们研究这些动物时所要注意的。

短尾猴和猕猴在云南几属重叠分布的种类。据闻在野外难于识别。这说明,它们的生态环境和运动行为具有一定的相似性。但到目前为止,短尾猴的生态和运动行为似乎既无详细的报道。更没有与猕猴的进行过比较。据跟骨形态与功能的相关性,把菲氏叶猴 (*Presbytis phayrei*) 和黑叶猴 (*Presbytis francoisi*) 跟骨的对应变量作为对照,本文试图揭示其种间的形态差异,进而对两种猴类的运动行为作一比较。

一、材料和方法

材料: 跟骨标本包括短尾猴 16 个 (6 雄性, 10 雌性) 和猕猴 16 个 (7 雄性, 9 雌性)。

根据恒齿全部出齐和骨骺线消失均被定为成年个体。

方法：测量方法见图 1。项目包括：

1. 跟骨长：跟骨最大长，自骰骨连接面中点至跟骨远侧端。
2. 跟骨宽：跟部结节的最大内外侧宽。
3. 跟骨最大宽度：自腓骨结节至载距突最内侧缘。
4. 载距突宽。跟骨与距骨相连的内侧突宽。
5. 跟长：自后距骨连结面远侧端至跟骨最远侧端。
6. 后距骨连结面长：后距骨连结面的最大长。
7. 后距骨连结面宽：后距骨连结面的最大宽。
8. 跟骨高：跟骨背-腹面最大高度。
9. 相对跟长：跟长/跟骨长 $\times 100$ 。

在本研究中，利用主分量分析 (PCA) 找出两种灵长类中在影响跟骨形态结构的差异方面起主要作用的变量；利用 R 聚类来研究不同种类的变量间相关关系的差异。为了更好地进一步证实由于跟骨结构的差异，两种灵长类在运动行为上必有一些不同的假说，本文还利用了菲氏叶猴和黑叶猴相对应的跟骨变量，通过三维空间模式来找出两种猴类与较多树栖的叶猴之间的相互关系，进而推测短尾猴和猕猴在运动方面的差异 (Andrews et al., 1972; Oxnard, 1973, 1980; Conroy, 1976)。所用跟骨取自标本右脚。如遇丢失或损坏时用左脚的代替。

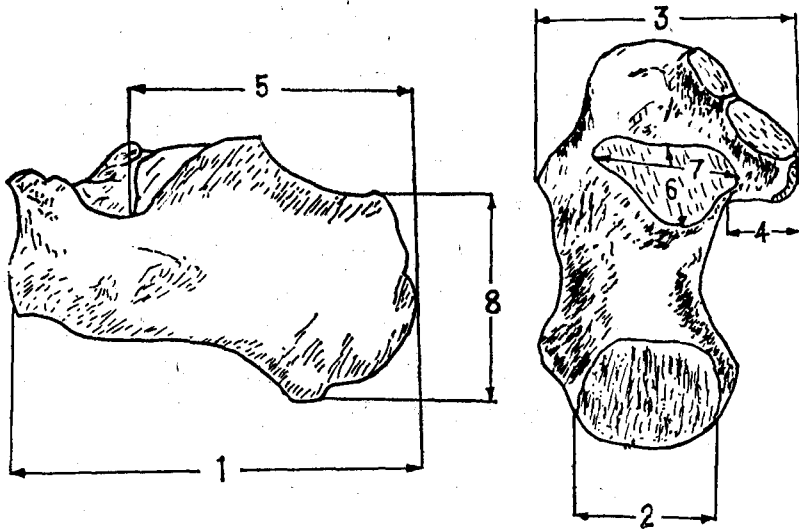


图 1 跟骨变量的测量示意图(参照 Conroy, 1976)

Diagram for measurements of the calcaneal variables

二、结 果

表 1 展示了两种猴类各变量的初步统计分析结果。达到显著差异水平的一些变量包

表 1 短尾猴和猕猴跟骨变量的平均数 (\bar{X}), 标准差 (SD) 和 F 测验 (单位: 毫米)
Mean, standard deviation and F test for measured variables of the calcaneum

变量 (Variable)	短尾猴 (<i>Macaca arctoides</i>)		猕猴 (<i>Macaca mulatta</i>)		F
	\bar{X}	SD	\bar{X}	SD	
跟骨长	34.55	3.42	32.95	2.42	
跟骨宽	11.44	0.86	10.06	1.25	*
最大跟骨宽	20.24	1.50	18.96	1.97	
载距突宽	6.53	0.85	6.29	0.84	
跟长	22.79	1.50	21.28	1.90	*
后距骨连结面长	12.99	1.60	11.01	1.05	**
后距骨连结面宽	9.53	0.56	8.78	0.84	
跟骨高	15.50	0.88	14.31	1.72	*
相对跟长	66.04	2.34	64.56	1.99	*

*: $P < 0.05$ 的显著水平 (Significant difference level at $P < 0.05$).

* *: $P < 0.01$ 的显著水平 (Significant difference level at $P < 0.01$).

括跟骨宽, 跟长, 后距骨连结面长, 跟骨高和相对跟长。由此能看出, 短尾猴与猕猴跟骨的变量大小及其几何结构存在一些明显的差异。这种差异很可能与其不同的功能相关。

三、讨 论

(一) 影响两种猴类跟骨形态结构的主要变量及个体在 PCA I-II 上的分布

跟骨是整个跗骨中比较特殊和最大的骨块。它的形态, 特别是距骨连结面的大小, 形状以及与跟骨中轴的偏离程度在判断动物的运动方式时起很大的作用 (Conroy, 1976)。Andrews 等 (1972), Conroy (1976), Somers (1986) 和 Manster (1979) 利用主分量分析方法 (PCA) 对不同种类的骨骼变量进行了分析, 以资比较种间的差异性。用此方法, 两种猴类跟骨变量的 PCA 分析结果见图 2 和表 2 (由于相对跟长包括了跟骨最大长和跟长, 因此, 没有再把它们加入 PCA 分析)。在图 2 中, 除两个短尾猴外, 余者都沿轴 I 的右侧分布。在表中, 除相对跟长的特征向量在轴 II 上为负值外, 其余变量在轴 I, II 均为正值。但是, 根据特征向量值来看, 在 PCA 分析中, 起主要作用的变量有相对跟长 (在轴 I 占最大和在轴 II 占最小的特征向量值), 跟骨最大宽及后距骨连结长 (在轴 I 和轴 II 都有较大的特征向量值)。由于短尾猴比猕猴具有显著性大的相对跟长和跟骨宽 (见表 1)。故短尾猴在 PCA (图 2) 中主要分布在轴 I 的正向 (右侧)。在轴 II 中, 两种个体间的分布没有象轴 I 那样分散。轴 I 占有较大的特征值 (57.37%), 其主要功能是反映种间变量的大小差异, 而轴 II 占有较小的特征值 (23.38%)。它的功能是反映种间变量的几何形状结构的差异 (Andrews et al., 1972)。因此, 可以说两种猴类的跟骨结构差异主要在大小方面, 其次是其几何形状的不同, 这似乎主要与种之间的个体大小不同有关 (从所分析的变量来看, 均是短尾猴的大于猕猴, 因此, 短尾猴的体重应大于猕猴)。

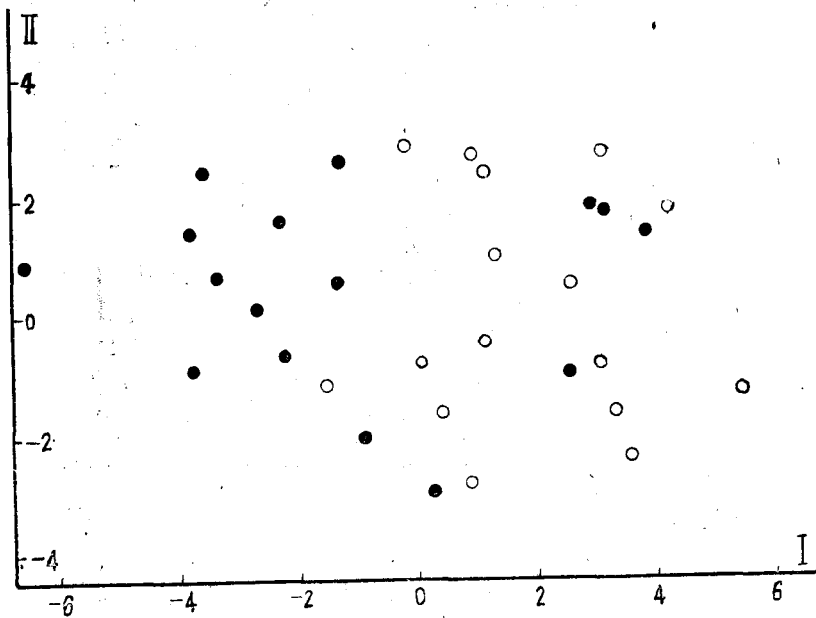


图2 跟骨有关变量在轴 I 和轴 II 的主分量分析

●: 猕猴 (*Macaca mulatta*); ○: 短尾猴 (*Macaca arctoides*)

Principal components I and II based on variables of calcaneum

表2 跟骨主分量分析头三轴的特征值和特征向量

Eigenvalues and eigenvectors of the first three axes of principal components analysis of calcaneum

	特征值 (Eigenvalue)	占总偏差的百分比 (Percent of total deviation)	偏差百分比累积 (Cum. percent)
轴 I (Axis I)	329.10	57.37	57.37
轴 II (Axis II)	135.31	23.38	80.75
轴 III (Axis III)	47.23	3.23	89.07
变量 (Variable)	特征向量 (Eigenvectors)		
	I	II	III
跟骨宽	0.53	0.37	0.04
跟骨最大宽	0.24	0.30	-0.31
载距突宽	0.14	0.18	-0.21
后距骨连结面长	0.35	0.33	-0.19
后距骨连结面宽	0.18	0.17	0.09
跟骨高	0.28	0.17	0.90
相对跟长	0.64	-0.76	-0.38

(二) 两种灵长类变量间的相关关系差异

不同种类,所研究的变量大小及几何形状不一致早已被分类学工作者所接受,这种差

异反映了不同种类中被分析变量间的相关关系的不同。如果利用 R (变量间的相关系数) 聚类分析, 短尾猴和猕猴中所研究变量间相互关系的差异见图 3 和图 4。由图 3 可知, 短尾猴跟骨的最大长和跟长表现了最为紧密的相关关系。它们与跟骨最大宽和载距突宽形成了一个较小的聚类。而跟骨宽与其它变量之间出现了极为疏远的相关关系。而在猕猴中, 虽然跟骨最大长和跟长也表现最紧密的相关关系, 但与短尾猴的相比更为紧密。跟骨最大宽度和后距骨连结面宽在猕猴中还表现了较强的相关关系, 且跟骨宽, 跟长, 跟骨最大长, 后距骨连结面宽和跟骨最大长形成了一个较小的聚类。与短尾猴的最大不同的是, 猕猴载距突宽与其它变量表现了最为疏远的相关关系, 而不是跟骨宽。从图 3 和图 4 的整体来看, 猕猴跟骨变量的相互关系比短尾猴的更为密切。

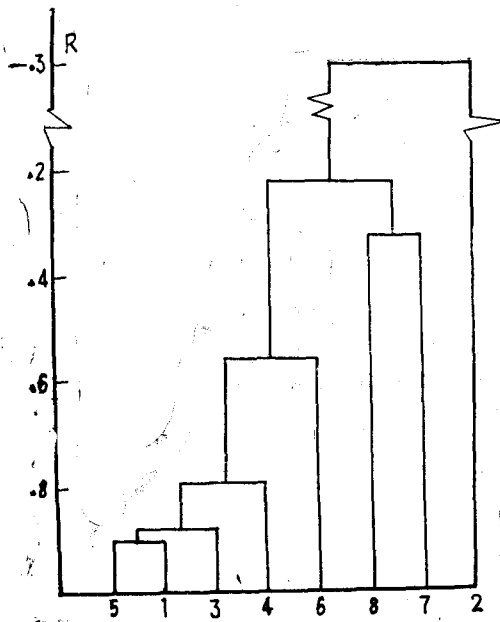


图 3 短尾猴跟骨变量间的 R 聚类分析
R cluster analysis for the variables of the calcaneum in stump-tailed monkeys

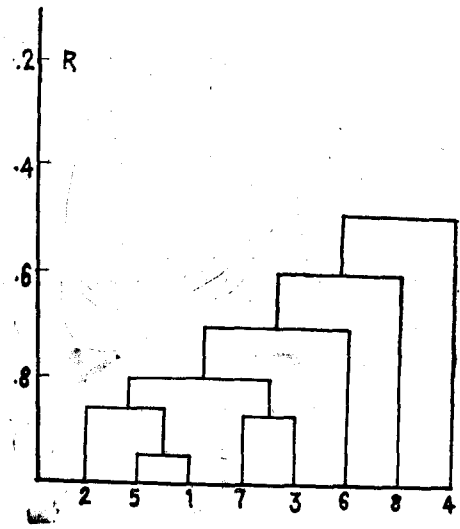


图 4 猕猴跟骨变量间的 R 聚类分析
R cluster analysis for the variables of the calcaneum in rhesus monkeys

从物理学的观点, Conroy (1976) 认为, 跟骨的重要机制之一就是决定跗骨在运动时的动力臂与阻力臂间的关系(相对跟长的比值)。在短尾猴中, 此比值显著性地大于猕猴, 这与短尾猴的跟长显著性地大于猕猴有关(见表 1)。如果把跟骨与距骨的连结面作为一运动支点 (Conroy, 1976; Jones, 1941), 猕猴表现出较长的动力臂(自骰骨连结面至后距骨连结面远侧端长), 很利于整个跗骨(脚)的背侧曲。相反, 腹侧(脚底侧)曲时, 跟长变为动力臂时, 故长的跟部则更有利于复侧曲过程。在树栖运动时, 整个跗骨主背侧曲起主要作用。特别是抓握树支和垂直攀爬时 (Lewis, 1980a)。因此, 在猕猴中, 相对短的跟长更有利于其树栖运动。另外一方面, 在多地栖动物中, 由于支撑身体的需要, 往往出现较大的跟骨 (Volkov, 1904)。如果用跟骨最大宽度除以最大长(跟骨相对宽), 虽然没有达到显著性差异水平, 但短尾猴的值还是大于猕猴。这说明, 短尾猴具有更宽的跟

骨,似有利于更多的地栖生活。

(三) 与其他灵长类的比较

如果把两个种中所分析的全部变量作为一个整体,利用三维空间分析(见图5),并与菲氏叶猴 (*Presbytis phayrei*) 和黑叶猴 (*Presbytis francoisi*) 的相对变量进行比较,猕猴跟骨的形态结构更接近于两种树栖性叶猴。也就是说,猕猴比短尾猴更适应于树栖生活。

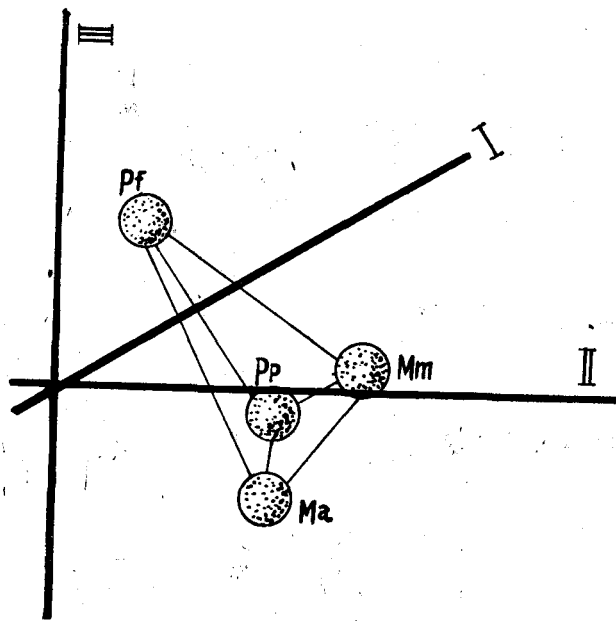


图5 跟骨有关变量的多维(三维)空间分析模式。Pf: 黑叶猴; Pp: 菲氏叶猴; Mm: 猕猴; Ma: 短尾猴

Three-dimensional model of calcaneum derived from the generalized distance of species. Pf: *Presbytis francoisi*; Pp: *Presbytis phayrei*; Mm: *Macaca mulatta*; Ma: *Macaca arctoides*

在灵长类中,由于身体的极大部分经过由距骨,跟骨,胫骨和腓骨组成的踝关节承受,身体(重量)的大小直接与踝关节的各骨骼形态结构及生长发育有关(Latimer et al., 1987)。较大的个体(体重),由于施加在跟骨和距骨的压力较大,限制了踝关节的活动能力和活动范围以及出现了相对宽的跟骨。相反,较小的个体则呈现了较大活动范围的踝关节(Biewener, 1983; Mchahon, 1984),且往往有高度的树栖能力(Latimer et al., 1987)。本研究也表明,由于猕猴比短尾猴的个体小,其跟骨活动能力相应较强,树栖能力大于短尾猴这一结论也可以从R聚类分析得出的猕猴跟骨变量的相关关系比短尾猴的更为密切而得到理解。

四、结 论

即使短尾猴和猕猴的分布区具有一定的重叠性,且生态环境大致相似,或从某种角度来看,它们的跟骨形态也表现了一定的相似性。但根据上述的分析,以及与两种树栖性叶猴的比较,可以认为,在运动中起主要作用的跟骨,无论其形态大小还是几何形状均存在一些显著性种间著性差异,这些差异表明,它们在运动方面,行为方面必定存在一些不同。即短尾猴比猕猴占有更多的地栖时间。这似乎还与短尾猴个体比猕猴大有关。

(1988年6月23日收稿)

参 考 文 献

- Andrews, P. and B. B. Williams, 1972. The use of principal components analysis in physical anthropology. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **39**: 291—303.
- Biewener, A. A., 1983. Allometry of quadrupedal locomotion: the scaling of duty factor, bone curvature and limb orientation to body size, *J. Exp. Biol.*, **105**: 147—171.
- Conroy, G. G., 1976. Primate postcranial remains from the Oligocen of Egypt. *Contribution to Primatology*, vol. 8, New York.
- Gebo, D. L., 1987. Functional anatomy of the tarsier foot. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **73**: 9—31.
- Jones, R. L., 1941. The human foot, and experimental study of its mechanics, and the role of its muscles and ligaments in the support of the arch. *Am. J. Anat.*, **68**: 1—19.
- Latimer, B., J. C. Ohman, and C. O. Lovejoy, 1987. Talocrural joint in African hominoids: implications for *Australopithecus afarensis*. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **74**: 155—175.
- Lewis, O. T., 1980a. The joints of the evolving foot, part II. The intrinsic joints. *J. Anat.*, **130**(4): 833—857.
- Lewis, O. T., 1980b. The joints of the evolving foot, part I. The ankle joint. *J. Anat.*, **130**(4): 527—543.
- Lisowski, F. P., 1967. Angular growth changes and comparison in the primate talus. *Folia Primatol.*, **7**: 81—97.
- Lisowski, F. P., G. J. Albrecht, and C. E. Oxnard, 1974. The form of the talus in some higher primates: a multivariate study. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **41**: 191—215.
- Manaster, B. J., 1979. Locomotor adaptations within the *Cercopithecus* genus: a multivariate approach. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **50**: 169—182.
- Mchahon, T. A., 1984. *Muscles, Reflexes and Locomotion*. Princeton University Press, Princeton.
- Oxnard, C. E., 1973. Some locomotor adaptation among lower primates: implication for primate evolution. In Grafton Elliot Smith and the Concepts of Human Evolution. *Symp. Zool. Soc. Lond.* No. 33: 255—299.
- Oxnard, C. E., 1980. Convention and controversy in human evolution. *Sonderdruck aus "Homo"*, 30. Band, 4 Heft, pp. 225—246.
- Oxnard, C. E., and F. P. Lisowski, 1980. Functional articulation of some hominoid foot bones: implication for the Olduvai (Hominid 8) foot. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **52**: 107—117.
- Somers, K. M., 1986. Multivariate allometry and removal size with principal components analysis. *Soc. Zool.*, **35**(3): 359—368.
- Volkor, T., 1904. Les variations squelettiques dupied chez les primates et dens les races humain. *Bull. Soc. Anthropol.*, Paris, Ser, **5**(4): 632—708.
- White, T. D., and G. Suwa, 1987. Hominid footprints at Laetoli: facets and interpretations. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **72**: 485—514.

FUNCTIONAL MORPHOLOGICAL COMPARISON ON CALCANEUM IN STUMP-TAILED MONKEY (*MACACA ARCTOIDES*) AND RHESUS MONKEYS

Pan Ruliang Peng Yanzhang Ye Zhizhang Wang Hong

(Joint Laboratory of Primatology, Kunming Institute of Zoology, Academia Sinica and Yunnan National Laboratory Primate Center of China)

Key words Stump-tailed monkey (*Macaca arctoides*); Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*); Calcaneum; Function and morphology; Multivariable analysis

Abstract

A multivariate study in this paper shows significant differences in the calcaneum between *Macaca arctoides* and *Macaca mulatta*. The morphology of calcaneum suggests that the *Macaca arctoides* is more terrestrial than the *Macaca mulatta*.