

鸟类跗跖骨远端形态的两种模式及其栖息行为

张玉光^{1,2}

(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)

摘要:通过对大量现生鸟类的跗跖骨进行对比研究, 得出鸟类的跗跖骨远端特征可以被用来作为判断鸟类栖息习性的依据。地栖性鸟类的跗跖骨远端由第Ⅱ、第Ⅲ、第Ⅳ跗骨滑车组成典型的“三角”模式, 而树栖性鸟类的跗跖骨远端则是由位于同一平面位置的第Ⅱ、第Ⅲ、第Ⅳ跗骨滑车组成典型的“滚轴”模式。由此还尝试对中生代鸟类的栖息习性和功能作了检验和判定, 依此鉴定与借助其他依据识别的结果比较一致。鸟类跗跖骨远端形态结构的观察与研究, 对评判古鸟的栖息习性以及鸟类的栖息演化历史都具有重要意义。

关键词: 现生鸟; 古鸟; 跗跖骨; 形态结构; 地栖; 树栖

中图分类号: Q951; Q959.7 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7083 (2006) 01-0021-07

Morphology of Distal Tarsometatarsus and Perching Habits in Birds

ZHANG Yu-guang^{1,2}

(1. Beijing Natural History Museum, Beijing 100050; 2. Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, the Chinese Academy of Sciences)

Abstract: By comparing the morphological variations of the tarsometatarsus of living birds, it has been concluded that the morphology of the distal tarsometatarsus of birds can be used as an indicator of their habits. The tarsometatarsus of terrestrial birds is characteristic of a “triangle” distal end, which is made up of the trochleae of metatarsals II, III, IV, while the tarsometatarsus of arboreal birds is characteristic of a “roller” distal end, which is made up of trochleae of metatarsals II, III, IV on the same plane. Using the distinction in the distal tarsometatarsus to determine the habits of some Mesozoic birds proved to be consistent with the conclusions derived from other morphological evidence. It appears that the morphology of the distal tarsometatarsus can be used as an useful tool in reconstructing the habits of fossil bird and bears significantly on the study of the origin of perching habits in avian evolution.

Key words: living bird; fossil bird; tarsometatarsus; shape and structure; terrestrial; arboreal

目前全世界现生鸟类大约有 9000 多种, 共分为 3 个总目。其中古颞总目(平胸总目)种类较少, 多数生活在沙漠草原地带; 楔翼总目(企鹅目)只有 1 目 1 科, 适于潜水、游泳, 拙于步行; 今颞总目(突胸总目)则数量丰富、类型多样, 善于飞行, 多生活在林间、高地及低谷^[1]。古颞总目和楔翼总目鸟类的栖息方式通常以地栖为主^[2]。今颞总目主要是善飞的陆生鸟类^[3], 它们的栖息分异明显, 不仅有会飞的地栖(适应陆地、低谷、溪边等生活)类型, 同时还有很多树栖(主要生活在树枝、岩壁以及山体的高处)鸟类; 少数今颞总目中的成员还兼含两类栖息习性, 如鸽形目中既有地栖类型, 也有树栖类型。不过, 对于鸟类栖息类型的确定, 不是仅凭借其偶然的栖息形式来判定

的, 而主要取决于其选择栖息类型的长期适应上^[4,5]。

鸟类由于适应不同的栖息环境和运动的方式, 身体各部分的骨骼也都发生了相应的变化, 如后肢的一些骨块的相对长度、形态以及趾骨长度的变化等均体现出鸟类栖息习性的差异^[6]。其中跗跖骨同鸟类栖息行为关系较为密切, 特别是跗跖骨远端的形态变化将关系到鸟类的栖息习性。鸟类的跗跖骨是由远端跗骨和跖骨相愈合而成^[2]。虽然多数鸟类的跗跖骨形态较为相似, 但是不同类型鸟类的跗跖骨之间仍然存在形态上的差异。如猛禽类具有跗跖骨骨干宽扁, 跗骨后突突出及后跖骨槽凹深等特征。此外, 更多的细微区别还表现在跗跖骨远端滑车的形态、滑车组合差异上。通常情况下, 鸟类

收稿日期: 2005-02-28 修回日期 2005-04-12 基金项目: 北京市科学技术研究院萌芽计划 (MY/2001-19)

作者简介: 张玉光 (1971~), 男, 博士研究生, 助理研究员, 研究方向为古脊椎动物学及鸟类学, E-mail: towyu@sohu.com

致谢: 研究过程中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; 在进行鸟类标本对比测量过程中得到新西兰、澳大利亚博物馆和中国科学院古脊椎动物与古人类研究所标本部的支持; 北京自然博物馆王宇先生也协助采集鸟类标本, 谨此致谢。

跗跖骨的远端主要是由第Ⅱ、第Ⅲ、第Ⅳ跗骨滑车组成，并由滑车和趾骨通过关节的联结组成鸟类后肢远端的运动系统^[7]。对于现生鸟类而言，跗跖骨远端形态的变化、组合与栖息行为的关系可以通过观察得以了解；而在古鸟类栖息行为的研究过程中，常常由于标本的整体保存性差而缺乏完整的依据，从而形成了早期鸟类行为研究十分薄弱的局面。遵循古生物学“将今论古”的原则，本文欲通过对现生鸟类跗跖骨远端形态与栖息行为的相关研究，进一步了解认识早期鸟类栖息功能的发展演化过程。

1 材料与方法

本工作是在观察对比大量现生及古鸟类跗跖骨标本的基础上进行的。其中现生鸟类以“目”为标准，基本涉及到大多数门类共计 150 余件，有源于中国科学院古脊椎动物与古人类研究所鸟类标本部 79 件、新西兰 Otago 博物馆 29 件、Te papa 博物馆 4 件、澳大利亚博物馆 5 件以及笔者自采 42 件。以中国科学院古脊椎动物与古人类研究所鸟类标本部的鸟类标本种类较为齐全，包括分类学中多数“目”一级的类型；澳大利亚、新西兰观察的鸟类主要以澳洲特有的古颚总目和楔翼总目成员为特点；自采标本则多是北京及周边地区雀形目、隼形目和鸮形目中的成员。古鸟标本以中国辽西地区“热河生物群”中的鸟类化石为代表，并且观察了国内外不同产地和时代的其他鸟类标本，共计约 35 件之多。

通过对上述现生鸟类标本的观察及鸟类生态行为的分析，从鸟类跗跖骨远端形态特征的变化与栖息行为间的关系入手，对鸟类跗跖骨远端形态结构从宏观解剖学及功能学进行初步研究。同时还选择鸟类跗跖骨远端 3 个跗骨滑车的相对位置上下、前后以及滑车间距等变量利用游标卡尺进行测量，对测量的变量数据利用 SPSS 11.0 统计分析软件生成散点图进行分析^[8,9]。

2 结果和分析

2.1 地栖、树栖鸟类跗跖骨远端形态结构的组成模式

通过对 154 例现生鸟类跗跖骨的特征观察对比并结合其功能进行分析（表 1），得出鸟类跗跖骨远端具有明显的功能指示意义，特别是可以用来区分鸟类的栖息类型。同时联系跗跖骨的形态功能特点概括建立起鸟类跗跖骨远端变化的两种形态模

式，即“三角模式”和“滚轴模式”^[10]（图 1、图 2）。

表 1 文中所观察对比的现生鸟类记录
Table 1 Records of living birds in this peper

种类	数量	种类	数量	种类	数量
企鹅目	1	戴胜目	2	鸮形目	5
鸵形目	12	佛法僧目	3	鸽形目	9
鸡形目	17	咬鹃目	1	鹤形目	6
雁形目	12	鸮形目	2	鹳形目	30
鸢形目	4	鸮形目	5	雀形目	45

地栖性鸟类的跗跖骨远端表现出的形态特征为：3 个跗骨滑车的位置表现出一定的独特性，不仅滑车间的间距大，而且 3 个跗骨滑车前后位置不在同一平面上，第Ⅱ、第Ⅳ跗骨滑车与第Ⅲ跗骨滑车上下错位大，以第Ⅲ跗骨滑车为最向前，而第Ⅱ、Ⅳ跗骨滑车不仅向上缩短同时均向后转折延伸。这样，较大的滑车间距为适应 3 个滑车位置上的变换而提供了条件，后视 3 个跗骨滑车的位置分布形成明显的三角形，概括为“三角”模式（图 1）。此外，位于第Ⅱ跗骨滑车后侧的第Ⅰ跗骨位置偏上，垂直于地面。上述特点，不仅表现在以地栖为主的古颚总目、楔翼总目成员中，而且在今颚总目中一些地栖性鸟类中也不例外。

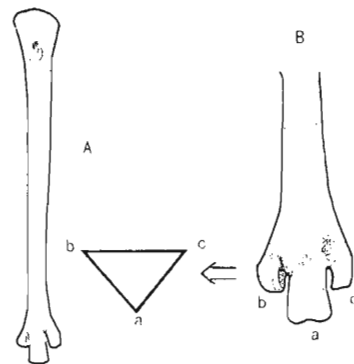


图 1 地栖鸟类跗跖骨的“三角”模式

A: 前视 B: 远端前视

Fig. 1 The “triangle” pattern of the tarsometatarsus of terrestrial birds

A: anterior view B: distal anterior view

与之相对应的树栖性鸟类跗跖骨远端的形态特征为：3 个跗骨滑车的远端位置上下基本位于一条直线上，前后位置近于同一平面（以形体较大猛禽类为例）。同时多数树栖性雀类的跗跖骨远端 3 个跗骨滑车的间距非常小，而且跗骨滑车间相对的内侧面相互平行，3 个跗骨滑车的远端面形成类似的滚轴形态，即“滚轴模式”（图 2）。而攀援树干

的鸢形目和鸚形目鸟类，在 3 个跖骨滑车的形态排列上也十分接近树栖性鸟类的“滚轴”模式，只是在其形态特征变化上略有些细微差别。

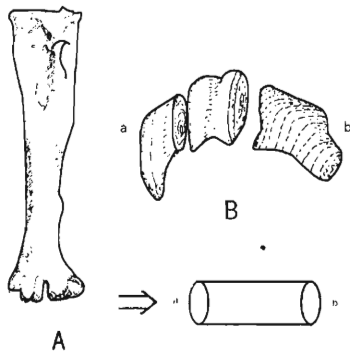


图 2 树栖鸟类跖跖骨的“滚轴”模式

A: 前视 B: 远端顶视

Fig. 2 The “roller” pattern of the tarsometatarsus of arboreal birds

A: anterior view B: distal apical view

2.2 地栖、树栖鸟类跖跖骨远端结构 3 组变量统计分析

由于本文篇幅所限，仅以观察的 154 例标本中的 30 例树栖、地栖性鸟类为代表进行 3 组变量（3 个跖骨滑车位置前后、位置上下及滑车间距）测量（在表中出现测量数据的负值仅代表方向意义，表示第 II、第 IV 跖骨滑车相对与第 III 跖骨滑车位置向上或向后，正值则相反）（表 2），而古鸟类骨骼因埋藏石化过程的部分缺失和局部变形，同时鸟类化石多数是以板状平面保存，所以其跖跖骨远端 3 个跖骨滑车位置前后的变量数据较难反映而未能进行测量，故对 9 例古鸟类跖跖骨测量时，仅以跖跖骨远端另两组变量为对象测量，并对结果结合实物观察予以修正（表 3）。所采用的统计分析分别通过简单散点图和矩阵散点图来表示^[11,12]。

表 2 现生鸟类跖跖骨远端测量数据对比（单位：cm）

Table 2 Comparison of measurements of distal tarsometatarsus of living birds

科	种	习性	II、III、IV 滑车上下			II、III、IV 滑车前后			II、III、IV 滑车间距	
美洲鸵科	美洲鸵	地栖	-0.68	0	-0.50	-0.38	0	-0.30	0.21	0.20
无翼鸟科	几维鸟	地栖	-0.60	0	-0.53	-0.41	0	-0.20	0.29	0.36
恐鸟科	大恐鸟	地栖	-1.29	0	-1.76	-1.10	0	-1.00	1.21	1.38
雉科	黑颈长尾雉	地栖	-0.34	0	-0.31	-0.42	0	-0.42	0.23	0.13
孔雀亚科	绿孔雀	地栖	-0.44	0	-0.45	-0.61	0	-0.39	0.20	0.23
吐绶鸡科	吐绶鸡	地栖	-0.81	0	-0.59	-0.77	0	-0.44	0.26	0.33
鸭科	白天鹅	地栖	-1.32	0	-0.53	-0.90	0	-0.23	0.24	0.29
啄木鸟科	绿啄木鸟	树栖	0.03	0	-0.07	0	0	0	0.07	0.12
戴胜科	戴胜	树栖	0	0	-0.05	-0.12	0	0	0.03	0.01
佛法僧科	三宝	树栖	-0.06	0	0	-0.09	0	-0.09	0.04	0.05
杜鹃科	大杜鹃	树栖	-0.12	0	-0.20	-0.02	0	-0.10	0.04	0.08
鸚鵡科	牡丹鸚鵡	树栖	-0.07	0	-0.16	-0.01	0	-0.02	0.05	0.19
鸱鸃科	长耳鸱	树栖	0.08	0	-0.24	-0.37	0	-0.39	0.07	0.12
夜鹰科	夜鹰	树栖	0.01	0	-0.04	-0.10	0	-0.08	0.04	0.04
沙鸡科	毛腿沙鸡	地栖	-0.23	0	-0.11	-0.12	0	0	0.08	0.07
鸠鸽科	冠鸠	地栖	-0.33	0	0.38	-0.58	0	-0.28	0.19	0.16
鸱科	大鸱	树栖	-0.49	0	-0.42	-0.31	0	-0.19	0.21	0.22
隼科	灰背隼	树栖	0.01	0	0	-0.09	0	-0.15	0.06	0.05
鸛科	黑鸛	地栖	-0.29	0	-0.23	-0.45	0	-0.30	0.18	0.26
鸛科	白鸛	树栖	-0.21	0	-0.15	-0.55	0	-0.32	0.11	0.11
百灵科	云雀	树栖	-0.02	0	-0.02	0	0	0	0.05	0.04
雀科	黑头蜡嘴雀	树栖	-0.06	0	-0.06	0	0	0	0.05	0.05
鸦科	灰喜鸛	树栖	-0.03	0	-0.02	0	0	0	0.06	0.04
鸫科	兰喉歌鸫	树栖	-0.04	0	-0.04	0	0	0	0.03	0.03
莺科	红嘴相思鸟	树栖	-0.04	0	-0.02	0	0	0	0.03	0.02
山雀科	大山雀	树栖	-0.02	0	-0.01	0	0	0	0.01	0.01
鹀科	白头鹀	树栖	-0.02	0	-0.01	0	0	0	0.02	0.03
燕雀科	白腰文鸟	树栖	-0.01	0	-0.01	0	0	0	0.01	0.01
鹡鸰亚科	树鹡鸰	树栖	-0.02	0	-0.02	0	0	0	0.02	0.03
企鹅科	企鹅	地栖	-0.31	0	-0.43	-0.16	0	-0.25	0.19	0.22

表 3 古鸟类跗跖骨远端测量数据对比 (单位: cm)
Table 3 Comparison of measurements of distal tarsometatarsus of fossils birds (cm)

	II、III、IV 滑车上下		II、III、IV 滑车间距	
	上	下	上	下
始祖鸟	-0.50	0	-0.42	0.18
孔子鸟	-0.31	0	-0.22	0.14
中国鸟	-0.07	0	-0.06	0.03
波罗赤鸟	0.00	0	-0.17	0.69
长翼鸟	-0.09	0	0.03	0.01
燕鸟	-0.26	0	-0.32	0.03
义县鸟	-0.28	0	-0.21	0.02
甘肃鸟	-0.49	0	-0.33	0.06
临胸鸟	-1.03	0	-0.59	0.25

(1) 简单散点图, 显示现生 30 例地、树栖鸟类及 9 例鸟类化石标本跗跖骨远端跗骨滑车第 II、第 IV 相对于第 III 滑车位置上下变化的一组相关变量 (图 3、图 4)。

(2) 矩阵散点图, 分别将地栖、树栖共 30 例鸟类的跗跖骨远端 3 个跗骨滑车的位置上下、前后以及滑车间距 3 组变量进行统计对比 (图 5、图 6)。

从图 3、图 4 的简单散点图可以分析得出: 现生地栖鸟类与树栖鸟类在第 II、第 IV 跗骨滑车相对于第 III 跗骨滑车位置差异十分显著, 其中地栖性鸟类第 II、第 IV 跗骨滑车与第 III 跗骨滑车位置上下存在差距, 而且个别走禽类差距更明显; 树栖性鸟类 3 个跗骨滑车位置上下变化小, 图 3 中横、纵坐标点集中在 0 cm 附近, 显示出树栖性鸟类 3 个跗骨

滑车位置上下近于同一直栖性鸟类 3 个跗骨滑车间距的变化也存在类似的情形, 地栖性鸟类第 II、第 IV 跗骨滑车与第 III 跗骨滑车的间距要大于树栖性鸟类该组变量的变化幅度, 树栖性鸟类该组变量主要在 0 cm 点附近微小变化。此外, 用于分析的古鸟类的上述两组变量在图中的统计分析效果也较为明显, 其中波罗赤鸟、中国鸟和长翼鸟的两组变量统计结果十分接近树栖性鸟类, 而甘肃鸟、临胸鸟、义县鸟和燕鸟较为接近地栖性鸟类的统计结果, 特别表现在 3 个跗骨滑车位置上下变化上。

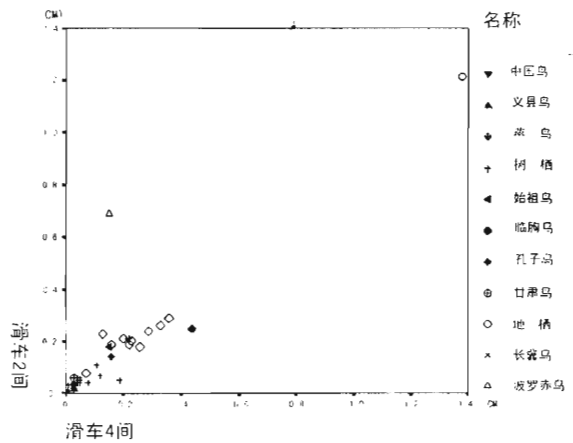


图 4 古鸟、现生鸟跗骨滑车两变量统计分析
fig. 4 Statistical analysis of two variables of the trochlea of metatarsals of fossil and living birds

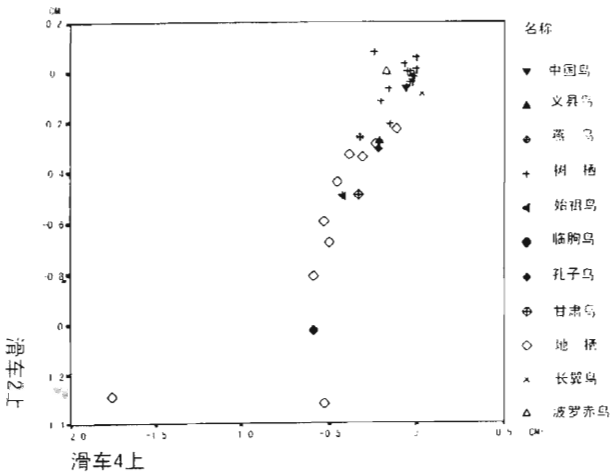


图 3 古鸟、现生鸟跗骨滑车两变量统计分析
Fig. 3 Statistical analysis of two variables of the trochlea of metatarsals of fossil and living birds

在图 5、图 6 中, 横、纵坐标分别表示鸟类滑车间 4 (第 III 跗骨滑车与第 IV 跗骨滑车的间距)、滑车 4 上 (第 IV 跗骨滑车相对第 III 跗骨滑车的位置上下)、滑车 4 后 (第 IV 跗骨滑车相对第 III 跗骨滑车的位置前后) 与鸟类滑车间 2 (第 II 跗骨滑车与第 III 跗骨滑车的间距)、滑车 2 上 (第 II 跗骨滑车相对第 III 跗骨滑车的位置上下)、滑车 2 后 (第 II 跗骨滑车相对第 III 跗骨滑车的位置前后) 3 组相关变量。主要针对地栖、树栖鸟类分别就 3 个跗骨滑车位置前后、上下及间距进行统计分析。对于地栖性鸟类, 3 组变量的变化幅度较大, 而且统计点比较分散, 3 组变量沿着 45 度角方向分布, 表明每组中两变量的变化程度相似; 树栖性鸟类的 3 组变量则集中在 0 cm 坐标点附近, 变化幅度较小, 表明树栖性鸟类 3 个跗骨滑车的位置分布上下近于一直线、前后近于同一平面。

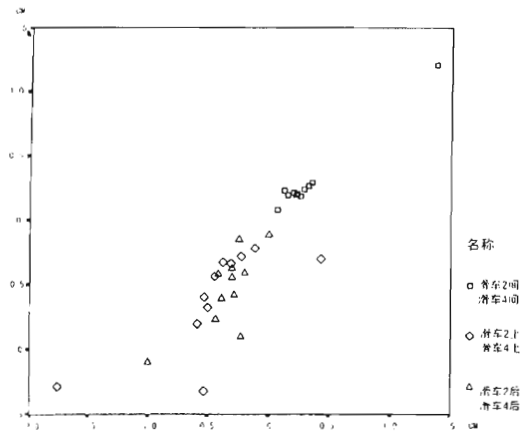


图 5 地栖性鸟类跗跖骨 3 组变量的统计分析
 Fig. 5 Statistical analysis of three group variables of tarsometatarsus of terrestrial birds

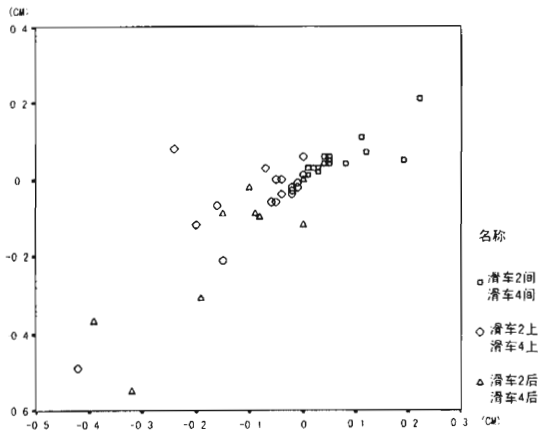


图 6 树栖性鸟类跗跖骨 3 组变量的统计分析
 Fig. 6 Statistical analysis of three group variables of tarsometatarsus of arboreal birds

3 讨论

3.1 地栖、树栖鸟类跗跖骨形态结构和栖息行为的相关性

地栖性鸟类跗跖骨粗大、延长，不仅可以适于支撑体重，还利于快速奔跑、可以短时间逃脱围剿或捕猎，而滑车间距的加大、“三角”模式的形成则更易于地栖性鸟类在地面稳定直立，增大接触面、集中重心，进一步增加稳定性的功能。此外，地栖性鸟类的跗跖骨骨面比较光滑，胫肌前结节、韧带嵴和肌肉槽发育较差，相对应的肌腱、韧带、屈伸肌的分布、发育程度不及树栖性鸟类，这与地栖性鸟类很少像树栖性鸟类需要瞬间爆发力、远距离飞行的习性有关。其次，一些地栖性水生鸟类的

跗跖骨骨干较细长，反映在水中的行走频率不是很快，但步伐却很大^[2]。此外，长期在地面行走奔跑，还要承担身体自重的个体庞大的鸟类（如已经灭绝的恐鸟）跗跖骨要粗大，而且 3 个跗骨滑车表现的“三角”模式也十分明显，形成的三角形接触面要大些。在一些以地栖生活为主的鸟类中（如鸡形目、鹤形目），少数也具有树上生活的能力，与其他单一地栖性鸟类的跗跖骨形态相比，其 3 个跗骨滑车上下高度差异通常较小，近于同一直线。据此分析得出，鸟类跗跖骨形态结构与栖息习性的相互适应关系十分密切^[10]。

树栖性鸟类的跗跖骨形态和功能有着极大的相关性，跗跖骨细小、中空，不仅易于轻便起降，还使后肢骨骼因长度比值改变引起各力矩的变化更加适于飞行；3 个跗骨滑车上下处于同一直线、前后近乎一个平面^[13]以及跗骨滑车间距小，骨骼的韧带槽较深、结节发育等特征有利于树栖性鸟类飞行或降落树枝、岩石时易于对握；而前跗骨槽、内伸肌槽和后跗骨槽较深的特点则便于肌肉附着、便于栖息抓握。3 个跗骨滑车组合的“滚轴模式”不仅对树栖性鸟类在树上停留有利，而且还能从高空短时间稳定降落在树枝上，同时可以在瞬间配合后端的第 1 趾抓牢树枝或岩石使身体平衡固定下来，还能够及时调整姿势便于稳定停留。对于形体较大的树栖性鸟类（如猛禽、鸮类），跗跖骨为适应身体功能或生活习性，其长度、大小要适度增大变结实些，如骨壁加厚，附着肌肉的骨骼凹槽相对发育等。上述类似特征在跗跖骨形态略有差异的鸢形目（如啄木鸟）和鸮形目（如鸮鹗）中也是如此^[2]，其原因可能是为适应其自身栖息形式而产生的变化^[14]。

3.2 现生鸟类与古鸟类跗跖骨的形态差异

观察对比古鸟类标本，跗跖骨的结构在不同时期其发育特征有着明显的差异。就大多数原始基干鸟类（如始祖鸟、孔子鸟等）和反鸟类（如中国鸟、长翼鸟、波罗赤鸟等）而言，在侏罗纪晚期到白垩纪早期，远端跗骨与跗骨近端基本愈合，跗跖骨以近端愈合为主，而远端第 II、第 III、第 IV 跗骨间愈合不很完全，第 II、第 III、第 IV 跗骨滑车的形态、组合也十分原始，像始祖鸟跗跖骨的近端也未完全愈合；而白垩纪早期的今鸟类（如燕鸟、义县鸟等），跗跖骨的形态发育变化明显，近端完全愈合，远端的愈合程度不断加强，一些鸟类的跗跖骨

形态已经接近现生鸟类^[15]。此外，组成跗跖骨结构的细部特征在上述古鸟类标本中还尚未表现出来，如附着肌肉、神经及血管通过的凹槽、血管孔和跗骨远端滑车凹口、关节面等，发育程度较差。进入第三纪以来的鸟类成员，作为今鸟类的进化延续，跗跖骨的形态结构发育已经十分完善，完全可以参考现生鸟类跗跖骨进行对比识别^[16]。



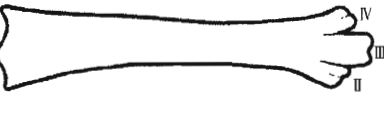
3.3 古鸟类跗跖骨形态组合及栖息类型的判定

通过上述对鸟类跗跖骨远端形态特征和数据结果的统计分析，再结合古鸟类跗跖骨的形态及数据特征，选择中生代以来有代表性且跗跖骨保存完整的 9 例古鸟类标本进行栖息行为判断，并还借助辅助依据进一步来佐证判断结果的可靠性与真实性（表 4）。

表 4 一些鸟类化石的跗跖骨特征及对应的栖息类型

Table 4 Characteristics of the tarsometatarsus of some fossils birds and theirs corresponding inhabiting types

鸟类名称	跗跖骨（Ⅱ-Ⅳ跖骨）形态	鉴别特征	辅助依据	栖息类型	时代
始祖鸟 <i>Archaeopteryx</i>		跗跖骨间尚未愈合，相对较短，约为胫跗骨的一半 ^[2] 。	具有大而弯曲的趾爪，远端趾节相对较长 ^[2] 。	树栖攀援	晚侏罗世
孔子鸟 <i>Confuciusornis</i>		跗跖骨短而宽，只在近端愈合，3 个跖骨滑车位置上下差距大 ^[17,18] 。	趾骨比较细长，趾爪高度钩曲 ^[17] 。远端滑车向内侧倾斜。	树栖攀援	早白垩世
中国鸟 <i>Sinornis</i>		跗跖骨的 3 个跖骨滑车上下近乎位于同一直线 ^[19] ，属于典型的“滚轴”模式。	第 1 趾位置靠下。趾爪强烈钩曲 ^[21] 。跗跖骨前沟显著。	树栖	早白垩世
波罗赤鸟 <i>Boluochia</i>		跗跖骨在近端愈合较好，3 个跖骨滑车上下高差较小，第Ⅲ、Ⅳ跖骨滑车高度接近，二者略低于第Ⅱ跖骨滑车 ^[12] ，上下位于同一直线上，组合近似“滚轴”模式。	爪强烈钩曲，末端尖锐 ^[12] 。	树栖	早白垩世
长翼鸟 <i>Longipteryx</i>		跗跖骨近端愈合，第Ⅳ跖骨长于其他跖骨，3 个跖骨滑车上下几乎在同一直线 ^[20] ，3 跖骨滑车组合接近“滚轴”模式。	第 1 趾较长 ^[20] ，各趾爪钩曲也较发达。	树栖	早白垩世
燕鸟 <i>Yanornis</i>		跗跖骨完全愈合，第Ⅲ跖骨滑车最宽，位置下延，第Ⅱ跖骨滑车靠上，并向后侧偏转；第Ⅳ跖骨滑车最细，并和第Ⅲ跖骨滑车平行紧贴 ^[22] ，3 个跖骨滑车组合为“三角”模式。	第Ⅲ脚趾比其他趾长，长度超过跗跖骨；第 1 脚趾短；第 2~4 脚趾较长。所有脚趾中，第 1 趾节皆最长、最宽。趾爪相对其他趾节较短 ^[22] 。	地栖	早白垩世

<p>义县鸟 <i>Yixianornis</i></p>		<p>跗跖骨已完全愈合，第Ⅲ跗骨滑车最宽，第Ⅳ跗骨滑车较细。第Ⅱ滑车明显向内侧延伸，且与第Ⅲ滑车的滑车间距大^[22]。3个跗骨滑车组合为“三角”模式。</p>	<p>脚趾细长，第3趾最长，约为跗跖骨长的1.3倍。在所有趾节中，第1趾节皆最长，愈靠近远端愈短，爪钩不发育^[22]。</p>	<p>地栖</p>	<p>早白垩世</p>
<p>甘肃鸟 <i>Gansus</i></p>		<p>跗跖骨已完全愈合，第Ⅲ跗骨滑车的位置下延^[2,17]，第Ⅱ跗骨滑车靠近内侧，形成“三角模式”。</p>	<p>跗跖骨骨壁厚，血管孔和胫肌前结节不发育，第3、4趾的远端趾逐渐变短。</p>	<p>地栖</p>	<p>早白垩世</p>
<p>临朐鸟 <i>Linqornis</i></p>		<p>跗跖骨已完全愈合^[23]，第Ⅱ、Ⅳ跗骨滑车分别向内、外侧延伸，第Ⅲ跗骨滑车的内外对称性差，向外侧倾斜。3个跗骨滑车间上下差距、间距大，为典型的“三角模式”。</p>	<p>3滑车的前沟发育，第3脚趾比其他趾长；第4脚趾次之。所有脚趾中，第1趾节皆最长，远端趾节逐渐变短。各爪的钩曲程度弱。</p>	<p>地栖</p>	<p>中新世中期</p>

4 参考文献

[1] Gianfranco B. The Eacdonald Encyclopedia of Birds of the World [M]. Macdonald Co Ltd, Great Britain, 1984: 1~511.

[2] 郑光美. 鸟类学[M]. 北京: 北京师范大学出版社, 1995: 119~200.

[3] 李桂垣. 四川鸟类原色图鉴[M]. 北京: 中国林业出版社, 1995.

[4] Feduccia A. The Origin and Evolution of Birds [M]. Yale University Press, New Haven and London, 1996: 1~432.

[5] 周忠和. 评《鸟类的起源与演化》[J]. 古脊椎动物学报, 1997, 35 (2): 154~158.

[6] Andrea BW, Peter DW, Conroy RM. Functional morphology of raptor hindlimbs: Implications for resource partitioning [J]. The Auk, 2002, 119 (4): 1052~1063.

[7] Conroy PD, Weigl JC, Clark AB Ward. Functional morphology of owl hindlimbs: Implication for prey selection and resource partitioning [J] American Zoologist, 1997, 37: 37A.

[8] Hopson JA. Ecomorphology of avian and nonavian theropod phalangeal proportions: Implications for the arboreal versus terrestrial origin of bird flight [A]. In: J Gauthier and LF Gall, eds. New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds: Proceedings of the International Symposium in Honor of John H Ostrom [C]. New Haven: Peabody Museum of Natural History, Yale University, 2001: 211~235.

[9] Zhou ZH, Farlow JO. Flight capability and habits of Confuciusornis [A]. In: J Gauthier and LF Gall, eds. New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds: Proceedings of the International Symposium in Honor of John H Ostrom [C]. New Haven: Peabody Museum of Natural History, Yale University, 2001: 237~254.

[10] 张玉光. 猛禽类跗跖骨形态特征与功能的分析[J]. 动物学杂志, 2004, 39 (6): 27~32.

[11] 刘先勇, 袁长迎, 段宝福, 等. SPSS 10.0 统计分析软件与应用[M]. 北京: 国防工业出版社, 2002: 1~427.

[12] 张文彤. SPSS 11 统计分析教程 (高级篇) [M]. 北京: 北京希望电子出版社, 2002: 1~346.

[13] 周忠和. 辽宁早白垩世一新的反鸟化石[J]. 古脊椎动物学报, 1995, 33 (2): 99~113.

[14] Csermely DL, Berte R Camoni. Prey killing by Eurasian kestrels: The role of the foot and the significance of bill and talons [J]. J Avian Biology, 1998, 29: 10~16.

[15] 周忠和. 热河生物群脊椎动物的辐射及其环境背景[J]. 科学通报, 2004, 49 (8): 718~720.

[16] 张玉光. 古鸟类栖息行为的研究及其意义[J]. 自然杂志, 2004, 26 (6): 367~368.

[17] 侯连海. 中国中生代鸟类[M]. 南投: 台湾凤凰谷鸟园, 1997.

[18] 周忠和, 侯连海. 孔子鸟与鸟类的早期演化[J]. 古脊椎动物学报, 1998, 36 (2): 136~146.

[19] 侯连海, 周忠和. 中国古鸟类研究进展[J]. 科学通报, 1999, 44 (4): 1378~1383.

[20] 张福成, 周忠和, 侯连海, 顾罡. 反鸟的新发现与早期鸟类的辐射[J]. 科学通报, 2000, 45 (4): 2650~2657.

[21] 侯连海, 周忠和, 张福成, 顾玉才. 中国辽西中生代鸟类 [M]. 沈阳: 辽宁科学技术出版社, 2002.

[22] 周忠和, 张福成. 辽西早白垩世今鸟亚纲两新属与现生鸟类的起源[J]. 科学通报, 2001, 46 (5): 371~373.

[23] 叶祥奎. 山东临朐的鸟化石[J]. 古脊椎动物与古人类, 1980, 18 (2): 116~125.