

辽宁大连晚更新世马类牙齿 釉质结构的研究

欧阳连 徐钦琦

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

关键词 辽宁大连 晚更新世 马类 釉质结构

内 容 提 要

大连晚更新世的马类共包括三个种类:野驴(*Equus hemionus*)、小型的普氏野马中国马亚种(*E. przewalskyi sinensis*)、大型的大连马(*E. dalianensis*)。从它们颊齿的釉质层微观结构、釉柱大小及釉质层的厚度分析,晚更新世的野驴和现生的野驴是十分接近的,可以归于同一个种。大连马与现在的普氏野马也比较接近,可归于同一个大的类别。然而,普氏野马中国马亚种却与现生的普氏野马有着比较显著的区别:中国马颊齿釉质层的釉柱平均直径比现生的普氏野马大得多,而釉质层的厚度又比现生的普氏野马更薄,所以,原来的分类未必合适,中国马似不应归于普氏野马,它可能代表一个比较特殊的种类。

马类化石是大连古龙山遗址中最为丰富的化石门类之一。1928年德日进等研究了华北晚更新世萨拉乌苏遗址的马类化石。他们认为,1)在华北晚更新世的地层中没有发现大型马类化石,而在地质时代较早的动物群中,即在早更新世泥河湾动物群或中更新世周口店动物群中,大型马类(三门马 *Equus sanmeniensis*)的数量曾经是相当多的。2)在萨拉乌苏的马类化石中,昔日的大型野马已被野驴和小型野马所替代了。德日进等认为,萨拉乌苏的小型野马与现生的普氏野马(*E. przewalskyi*)相似。3)德日进等称萨拉乌苏的马群为大驴(*E. hemionus*)小马(*E. przewalskyi*)群,用以区别于非洲的小驴(*E. asinus*)斑马(*E. zebra*)群或欧洲的大型马(*E. germanicus*)群。所以,德日进所谓的小马即普氏野马,大驴即野驴。

实际上,在中国北方的晚更新世地层中也存在着与欧洲相类似的大型野马。由于种种原因,人们长期以来对此没有正确的认识。直到1985年,周信学等记述了大连古龙山的大型野马(*E. dalianensis*)以后,晚更新世的大型野马在我国的存在才被正式确认。事实表明,大型野马或大连马在东北各地的晚更新世地层中是普遍存在的,如阎家岗、金牛山、庙后山、古龙山等地。所以,按照德日进的说法,东北地区晚更新世的马群应称为大驴(*E. hemionus*)小马(*E. przewalskyi*)大马(*E. dalianensis*)群(周信学等,1985、1990),既可区别于华北的大驴(*E. hemionus*)小马(*E. przewalskyi*)群,也可区别于非洲的小驴斑马群及欧洲的大型马群。

1990 年周信学等对大连古龙山的小型野马进行了研究。从其第三掌骨看,它无疑应属于小型的马类。数理统计表明,大连古龙山的马群清楚地包括三个种类:1)野驴,它的第三掌骨细而长,与狭义的马类截然不同;2)大连马,它的第三掌骨显得又粗又长,与欧洲的大型野马 (*E. germanicus*) 相类似;3)小型野马,它的第三掌骨甚为粗壮,呈短而粗。从小型野马的第三掌骨或第三跖骨看,它绝非野驴类。从它的粗短的外形看,它与普氏野马 (*E. przewalskyi*) 是比较接近的。所以,近 50 年来,许多学者把这一类小型野马归于普氏野马,认为它是现生的普氏野马的祖先类型。

然而,这一类小型野马又是很特殊的:尽管它的身材与现生的普氏野马是接近的,但它的颊齿明显地小于普氏野马 (Zdansky, 1935; 周信学等,1990)。其中不少指标,如下颊齿的宽度已超出了现生的普氏野马的变异范围。所以周信学等在 1990 年明确提出,大连古龙山的小型野马乃是一种不仅身材较小,而且连颊齿也较小的马类。鉴于它与现生的普氏野马有所区别,所以当时将它命名为普氏野马中国马亚种(周信学等,1990)。

最近,笔者利用电子显微镜对大连古龙山的三种马类颊齿的釉质层的微观结构进行了研究,并且把它们与现生的野马 (*E. przewalskyi*) 和野驴进行了对比。其研究结果如下。

一、材 料

1. 中国马亚种 (*Equus przewalskyi sinensis*)

M₁: 大连自然博物馆标本编号 V821886, V821887, V821889, V821898

M₃: V820911, V820938, V820984

2. 大连马 (*Equus dalianensis*)

M₁: V821012, V821019, V821060, V821093

M₃: V820492, V820494, V820106

3. 野驴 (*Equus hemionus*)

M₁: V821569, V821533, V821516

M₃: V822226, V822278, V822282, V822286

4. 现代驴 (*Equus hemionus*) M₁-1, M₃-2

5. 现代马 (*Equus przewalskyi caballus*) M₁-4, M₃-5

二、扫描电镜观察方法和结果

方法: 利用 JSM-T200 型扫描电镜,观察晚更新世中国马亚种,大连马,野驴和现生马 (*Equus przewalskyi caballus*) 现生驴 (*Equus hemionus*) 等牙齿的釉质结构。为了便于比较,均用上述牙齿的 M₁ 或 M₃,取下原尖和下次附尖部位,作三个切面(图 1、2)。

观察和结果: 对上述 M₁ 或 M₃ 标本的纵切面和横切面观察,能获得反映马类牙齿釉质结构的特殊图形,对它们颊侧正切面的观察,可看到不同形状的釉柱截面图形,现分别

描述如下:

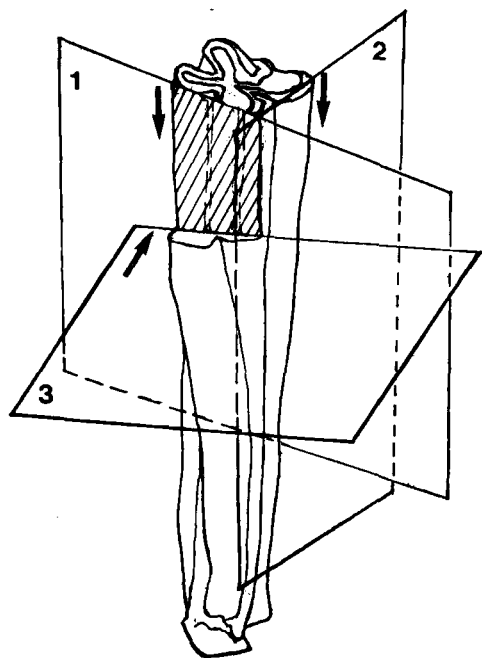


图 1 下臼齿三个切面示意图

Fig. 1 Three dimensional sections of lower molar

1. 颊—舌切向的切面 (纵切面) Buccal-Lingual cross section (Longitudinal Facet); 2. 平行釉质表面的磨面 (正切面) The section parallel to enamel surface (Tangential Facet); 3. 平行牙冠的切面 (横切面) The section parallel to crown (Transverse Facet)

1. 对 M_1 或 M_3 纵切面观察: 如图版 I, 1、2 分别是大连马 M_3 下次附尖处颊侧和舌侧纵切面的釉质。从图版中可清楚地看出釉质结构分为两层: 里层 (从近釉牙本质界处至釉质的中部) 以符号 A 标出; 外层 (釉质的中部至牙表面) 以符号 B 标出。再分别将 A、B 两层放大, A 层呈现的釉质图形, 如图版 I, 3、4 所示, 釉柱呈交叉和锯齿状; 对外层 (B) 放大, 在颊侧的外层釉质处, 釉柱为直釉, 它们在牙齿的纵切面上呈平行排列状态, 并以大于 60° 倾斜指向釉质表面, 在接近釉质表面处, 釉柱突然发生一个角度的变化, 几乎都垂直于外表面, 垂直厚度约 $60-100 \mu\text{m}$, 如图版 I, 5 所示。舌侧的釉质结构, 其里层 (图版 I, 2A) 与颊侧的里层 (图版 I, 1A) 相似, 釉柱同样呈交叉和锯齿状。外层如图版 I, 2B 所示, 釉质结构与颊侧的外层 (1B) 不同,



图 2 M_3 的冠面图

Fig. 2 The crown of M_3

釉柱不呈平行排列, 而是由 8 至 12 根釉柱组成, 并各以不同的角度被纵切平面切割, 在镜下观察, 可看到 8 至 12 根釉柱宽度的明暗带, 称施氏明暗带 (Hunter-Schreger bands), 如图版 II, 1 所示。以上情况在普氏野马、野驴、现生马、现生驴的标本上均可看到。根据作者对熊类、熊猫类、人类及啮齿类等牙齿釉质的观察, 施氏明暗带多在釉质的里层出现, 也有从里层一直延伸至外层的, 而马类次尖舌侧处的施氏明暗带在釉质的外层部分出现, 关于这一现象是否是马类特有的, 是否与它的咀嚼功能有关等问题, 尚有待研究。

2. 对大连马的 M_1 或 M_3 臼齿的横切面观察: 横切面的釉质同纵切面的釉质对应, 也分里外两层。里层 (从近釉牙本质界至釉质中部) 釉质中的釉柱呈交替形状, 即一行几乎为横切断面的釉柱与相邻一行斜断面的釉柱交替出现, 在镜下观察, 可看到以单根釉柱宽度组成的明暗带, 形成一种似单系 (Uniserial) 施氏明暗带状结构, 但它与鼠形亚目和松鼠形亚目的单系结构有根本的差别, 如图版 II, 2 和 III, 2 所示, 图版 II, 2 是图版 III, 2 的局部放大。外层 (釉质的中部至牙表面) 的釉质中, 釉柱呈放射状排列, 如图版 III, 1 所

示。上述情况在其余的马类标本上均可看到。

3. 对大连三种晚更新世的马类及现生野驴、现生马的 M_1 或 M_3 牙齿釉质作正切面观察。在牙冠处,切取约 3mm 长的颊侧釉质(制样方法参考张文定等, 1988),然后平行釉质表面由外向里磨,这样所获得的磨面(即正切面)几乎横切图版 I, 5 中的平行排列的釉柱,但不同深处的磨面,釉柱的横断面形状不同,如釉质表层小于 $30\mu\text{m}$ 深处的磨面,釉柱呈不规则圆形或锥状;在距表层约 $60\text{--}100\mu\text{m}$ 的磨面上,釉柱的横截面多呈现为内六角形,以上釉柱截面图形都称 I 型(根据 Boyde 分类),如图版 IV, 1—5 所示;在深度约 $100\text{--}200\mu\text{m}$ 的釉质磨面上,釉柱的横断面图形出现多样性,有的有一个似半圆形的头部及一窄小的尾部,如图版 V 所示的五种图形,根据 Boyde (1984) 的分类,基本上归为 III 型。根据 Gantt (1983) 的观点并对照 Gantt 等(1981) 的图版 5A, 图版 V, 2 很接近 II 型。因此,具体在对 II 型和 III 型分类时,对分类中非典型的图形,由于照片取位及分析上的差异,造成分类上有分歧这是常见的。根据对马类标本的多次观察,图版 V 中的五种图形,在同一块标本上观察均有出现,因此作者认为,马类的釉柱类型,在表层多为 I 型,釉质内部有 II 型和 III 型。本文将图版 V 中的图形均放大 2100 倍,目的是: 1) 强调对马类多样性图形的认识; 2) 为测量釉柱直径大小便于直观比较。

4. 测量釉柱直径大小的方法和结果: 根据多次摸索,上述釉柱截面形状,除不规则图形及锥形不能作釉柱大小的测量外,其他在同一釉质部位的釉柱截面均可测量它的直径大小并作比较。

(1) 在距釉质表面约 $60\mu\text{m}$ 深处的磨面上,因釉柱的横截面多呈现六角形或不规则六角形,如图版 IV, 4、5, 测量其短径长度,并取平均值。(2) 在距釉质表面约 $100\text{--}200\mu\text{m}$ 深处的磨面上,釉柱横断面形状出现一个似半圆形的头部及一小的尾部,对这种形状测量其直径大小,是取头部和尾部连线的垂线长度,它与六角形中的短径对应,测量结果也与测六角形中的短径数据相近。因此图版 V 所示的图形,也可测出马类釉柱直径的大

表 1 釉柱平均直径

Table 1 Average diameter of enamel rods

种 类 Species	时 代 Horizon	地 点 Locality	釉柱平均直径 Average diameter of enamel rods (μm)	标本件数 Quantity of specimens
中国马亚种 <i>Equus przewalskyi</i> <i>sinensis</i>	晚更新世 Late Pleistocene	大 连 Dalian	5.18	7
大 连 马 <i>Equus dalianensis</i>	同 上 Ibid	同 上 Ibid	4.45	9
现 生 马 <i>Equus przewalskyi</i> <i>caballus</i>	现 代 Modern	山 东 Shandong	4.11	2
野 驴 <i>Equus hemionus</i>	晚更新世 Late Pleistocene	大 连 Dalian	4.82	7
野 驴 <i>Equus hemionus</i>	现 代 Modern	西 藏 Tibet	4.70	2

小。表 1 中的数据,是上述两种方法多次测量釉柱直径的平均值。图版 V 各图均放大 2100 倍,可以看出它们的釉柱大小是有差异的。

5. 测量牙齿的釉质厚度: 马类牙齿的釉质,在颊侧和舌侧的外层部位均被白垩质包裹着,其它部分都卷入牙本质内。在同一个牙齿上,各部位釉质厚度相差很大,为了比较各种马类釉质厚度的变化,均对 M_1 或 M_3 颊侧的釉质厚度进行测量,如图 2 箭头所指的部位。测量统计结果如表 2 所示。

表 2 M_3 颊侧釉质层厚度
Table 2 Width of buccal lateral enamel of M_3

种 类 Species	时 代 Horizon	地 点 Locality	釉质层厚度 Width of enamel (mm)	统计件数 Quantity of specimens
中国马亚种 <i>Equus przewalskyi sinensis</i>	晚更新世 Late Pleistocene	大 连 Dalian	0.67—1.10	5
大 连 马 <i>Equus dalianensis</i>	同 上 Ibid	同 上 Ibid	1.21—1.45	5
现 生 马 <i>Equus przewalskyi caballus</i>	现 代 Modern	山 东 Shandong	1.0—1.21	2
野 驴 <i>Equus hemionus</i>	晚更新世 Late Pleistocene	大 连 Dalian	1.15—1.40	5
野 驴 <i>Equus hemionus</i>	现 代 Modern	西 藏 Tibet	0.9—1.11	2

三、讨 论

从上述的釉质结构及釉柱截面形态可以看出,大连马、中国马亚种、野驴以及现生马、现生野驴等具有共同的特征。这表明它们在进化过程中都保留着祖先的原始性,因此要从釉质的微观结构上对马类作种一级的分类是很困难的。但对牙齿共同部位的釉质切面上的釉柱直径进行测量,发现它们的大小有区别,同时它们在共同部位的釉质层的厚度也各不相同。现将这两个因素结合马类宏观形态上的一些差异,对它们的分类作如下探讨。

1. 大连古龙山晚更新世的野驴与现代野驴在颊齿釉质层厚度上是互相接近的(表 2),在微观结构和釉柱直径大小上也是十分相近的(表 1),所以两者归于同一个种(*E. hemionus*)是合理的。

2. 大连古龙山晚更新世的大连马与现生的普氏野马在颊齿釉质层厚度上是比较接近的(表 2),微观结构和釉柱直径大小也是比较相近的(表 1),所以晚更新世的大连马和现生的普氏野马可归于同一个大的类别。也许,前者是后者的祖先类型。在欧洲,与大连马相对应的是 *E. germanicus*。

3. 在颊齿的釉质层厚度及其釉柱大小方面,大连古龙山晚更新世的小型野马与现生

的普氏野马有相当大的差异(表 1、2)。具体表现在: 1) 大连的小型野马的颊齿釉质层厚度比较薄, 小于大连马及现生的普氏野马(表 2)。2) 釉柱的平均直径却大于大连马及现生的普氏野马(表 1), 显得十分粗壮。所以把它与现生的普氏野马归于同一个种是不合适的。除了釉质层厚度及其微观结构外, 中国马亚种不仅身材小, 而且颊齿也明显地小于现生的普氏野马。看来中国马亚种是一种比较特殊的种类, 它可能已于更新世末绝灭。因此, 它可能不是现生的普氏野马的祖先类型。

在这一课题的开展过程中, 张文定同志参与了部分制样、扫描电镜的拍摄及资料收集工作, 侯晋封为本文清绘插图, 作者谨致谢意。

(1992 年 9 月 21 日收稿)

参 考 文 献

- 周信学、孙玉峰、徐钦琦、李毅, 1985: 记大连晚更新世马属一新种。古脊椎动物学报, **23**(1), 69—76。
 ——、——、王志彦等, 1990: 大连古龙山遗址研究。北京科学技术出版社。
 欧阳涟、张文定, 1988: 第四纪马牙釉质结构观察。电子显微学报, **7**(3), 31。
 ——、黄万波, 1991: 扫描电镜分析牙齿釉质结构方法的讨论。古脊椎动物学报, **29**(2), 143—151。
 张文定、欧阳涟, 1988: 扫描电镜研究牙齿釉质的制样方法。古脊椎动物学报, **26**(4), 306—308。
 赵资奎、李有恒, 1987: 更新世大熊猫牙齿釉质的超微结构。古脊椎动物学报, **25**(4), 297—305。
 Boule, M. and P. Teilhard de Chardin, 1928: Le Paleolithique de la China (Paleontologie). Archives de l'Institute de Paleontologie Humaine (Paris), Mem. 4, 45—46。
 Boyde, A. & L. Martin, 1984: The microstructure of primate dental enamel. In: D. J. Chivers, B. A. Wood, & A. Bilsborough (eds.), Food acquisition and processing in Primates, 341—367. Plenum Press, New York and London。
 Gantt, D. G., 1983: The enamel of Neogene hominoids—structural and phyletic implications. In: R. L. L. Ciocho, & R. S. Corrucini, (eds.), New interpretations of ape and human ancestry, 249—298. Plenum Press, New York and London。
 —— & F. D. Cring, 1981: Enamel ultrastructure and its implication to paleontology. *Scanning electron microscopy*, 1981(1). 595—602。
 Zdansky, O., 1935: *Equus* und andere Perissodactyla. *Pal. Sin. Ser. C*, **6**(5), 48—51。

ENAMEL STRUCTURE OF THE EQUID CHEEK TEETH FROM THE LATE PLEISTOCENE OF DALIAN, LIAONING

Ouyang Lian Xu Qinqi

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

Key words Dalian, Liaoning; Late Pleistocene; *Equus*; enamel structure

Summary

Fossils of three species of *Equus* are known in the Gulongshan Cave Site at Dalian, i.e. *E. hemionus* (the wild ass), *E. przewalskyi sinensis* (the small wild horse) and *E. dalianensis* (the large wild horse) Though the small wild horse is close to the living species *E. przewalskyi* in size of the body and metapodials, their upper and lower cheek teeth are smaller than those in

the living species *E. przewalskyi*. These characters can distinguish the small wild horse from the living species *E. przewalskyi*. Therefore the small wild horse was tentatively named *E. przewalskyi sinensis* in 1990.

We have recently observed the enamel structure of the cheek teeth of *E. przewalskyi sinensis*, *E. dalianensis*, *E. hemionus*, and the living species (*E. przewalskyi caballus* and *E. hemionus*) with Scanning Electron Microscope (SEM). This paper reports the result of a SEM study of the enamel structure of the equid forms mentioned above.

1. Method

For comparison, we have selected M_3 or M_1 accordingly, from the crown, and used the Protoconid and Hypoconid positions. Three sections were examined, as shown in Fig. 1.

2. Observation and Result

The study of the Longitudinal Facet and the Transverse Facet enabled us to gain the pictures that reflect the pattern of the arrangement of enamel rods. Lets see Plate I, II and III.

(1) Observation of the Longitudinal Facet

Pl. I, 1, 2 show the structure of buccal lateral and lingual lateral enamel of Hypoconid. The structure of the Longitudinal Facet of the Protoconid enamel has been depicted before (Ouyang Lian and Zhang Wending, 1988). From Pl. I, 1, 2 we can discover that both the buccal lateral and lingual lateral enamel have two layers: the inner layer (near dentin), indicated by arrow A, and the outer layer (near surface), indicated by arrow B. We magnify the graphs of position A and B. The enlargement of A is like Pl. I, 3, 4, a sawtooth and crisscross pattern, telling the cross growing process of enamel rods in the inner enamel. From the enlargement of B we can see that the rods in the buccal lateral outer layer show a parallel pattern but the lingual lateral outer layer has the Hunter-Schreger bands, as shown in Pl. I, 5 and Pl. II, 1 respectively.

(2) Observation of the Transverse Facet

The enamel structures are of two layers in both buccal and lingual lateral. The inner part has a pattern unlike the uniserial enamel pattern of rodents. The rods cross each other approximately at right angle, forming the approximate Hunter-Schreger bands with only a rod's width, as shown in Pl. II, 2, local enlargement of Pl III, 2. The outer part has radial pattern which can be seen in Pl. III, 1.

The enamel structure described above is common in horses which indicates their relation in evolution.

(3) Observation of the Tangential Facet

We studied the Tangential Facets of different depth from the enamel surface at the radiated part of buccal lateral and got the pictures in different depths: on the surface the rods present a mainly random pattern, sometimes show a conic pattern; on the section 60 μm from the surface the enamel rods show mainly hexagon pattern (The former two kinds are called Pattern I, see Pl. IV 1—5); on the sections 100—200 μm from the surface the rods have the pattern shown in Pl. V which are called Pattern III.

(4) The average hexagon diameters of the enamel rods of different horse tooth are given. Table I shows the differences of values in each species. The differences can also be seen in Pl. V in which the figures are all 2100 times enlarged.

(5) Enamel Thickness Measurement

Besides distributed in buccal and lingual lateral, a rather larger part of the enamel is rolled into the dentine and the thicknesses of the enamel can be very different in the same

tooth. For comparison, the thicknesses were all measured at the buccal lateral position as shown in Fig. 1. The results are listed in Table 2. The values are also different in each species.

3. Conclusion

(1) The average diameter of enamel rods and the width of buccal lateral enamel of *E. hemionus* in both the Late Pleistocene and the living species is quite similar (Table 1 and 2). So both fossil and living forms belong to the same species, i.e. *E. hemionus*.

(2) The average diameter of enamel rods and the width of buccal lateral enamel of *E. dalianensis* is close to the data of the living species *E. przewalskyi* (Table 1 and 2). Perhaps the relationship between the two species may be ancestor-descendant one.

(3) The thickness of buccal lateral enamel of the small wild horse (*E. przewalskyi sinensis*) is much less than that in the other species (Table 2). And the average diameter of enamel rods of the small wild horse is much longer than that of the other species (Table 1). It seems that the small wild horse probably do not belong to *E. przewalskyi* and should be considered as a new species.

图 版 说 明

图 版 I

- 1,2 分别为大连马 M_3 下次附尖纵切面的颊侧釉质和舌侧釉质
Longitudinal facets of *Equus dalianensis* M_3 , Hypoconid enamel buccal lateral ($\times 65$)
and lingual lateral ($\times 30$) respectively
3,4 分别为 1,2 的 A 处釉质放大
Enlargements of position A in 1 and 2 respectively ($\times 800$: $\times 3800$)
5.1 的 B 处釉质放大
Enlargement of position B in 1 ($\times 500$)

图 版 II

1. 图版 I, 2 的 B 处釉质放大
Enlargement of position B in pl. I, 2 ($\times 350$)
2. 图版 III, 2 的局部放大
Local enlargement of pl. III, 2 ($\times 3400$)

图 版 III

1. 大连马 M_3 横切面外层釉质结构
Outer layer enamel structure on the transverse facet of *Equus dalianensis* M_3 ($\times 540$)
2. 大连马 M_3 横切面里层釉质结构
Inner layer enamel structure on the transverse facet of *Equus dalianensis* M_3 ($\times 540$)

图 版 IV

距釉质表面不同深度的釉柱横切面图形

Figures of enamel rods on sections of different depth from enamel surface

1,2 现生驴牙齿表层

Enamel surface of tooth of living *Equus hemionus* ($\times 8000$; $\times 2500$)

3. 野驴牙齿距表面约 60—100 μm 深处

Section 60—100 μm depth from surface of tooth of *Equus hemionus* ($\times 1000$)

4. 现生驴牙齿距表面约 60—100 μm 深处

Section 60—100 μm depth from surface of tooth of living *Equus hemionus* ($\times 3500$)

5. 大连马牙齿距表面约 60—100 μm 深处

Section 60—100 μm depth from surface of tooth of *Equus dalianensis* ($\times 3500$)

图 版 V

均为距釉质表面约 100—200 μm 深处的釉柱横切面图形

Figures of enamel rods on 100—200 μm from enamel surface, all $\times 2100$

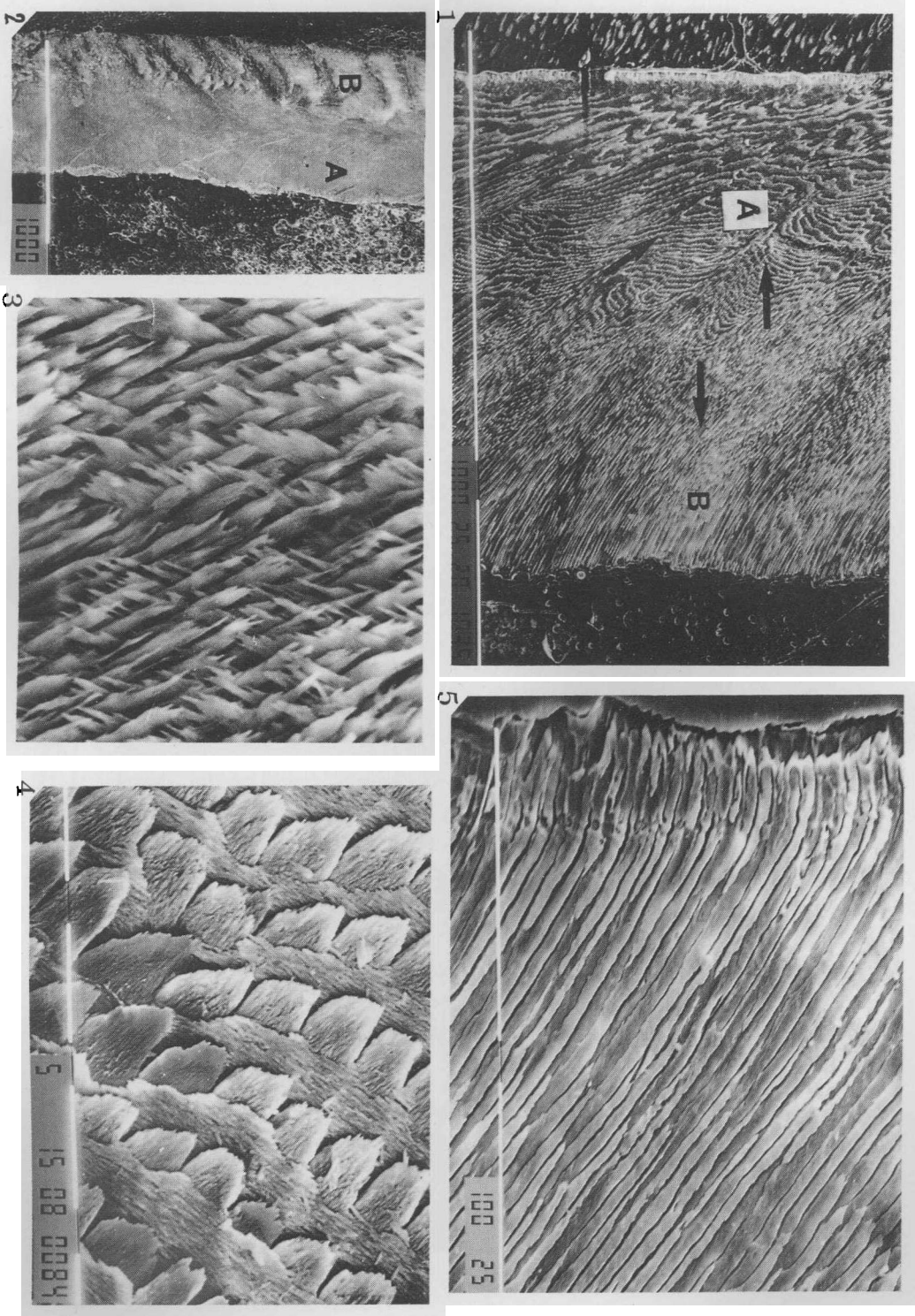
1. 中国马亚种 *Equus przewalskyi sinensis*;

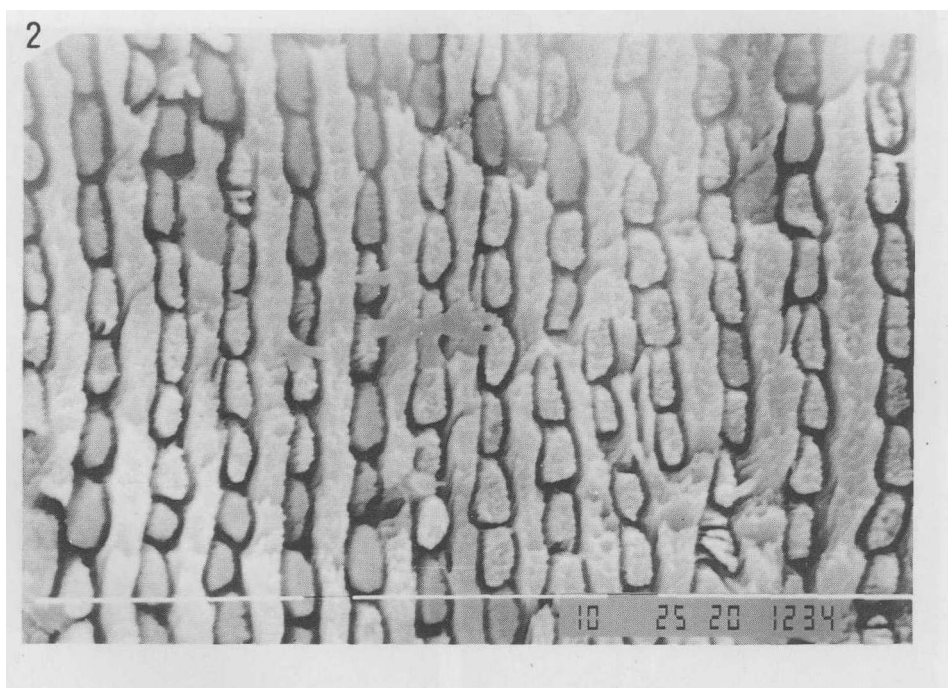
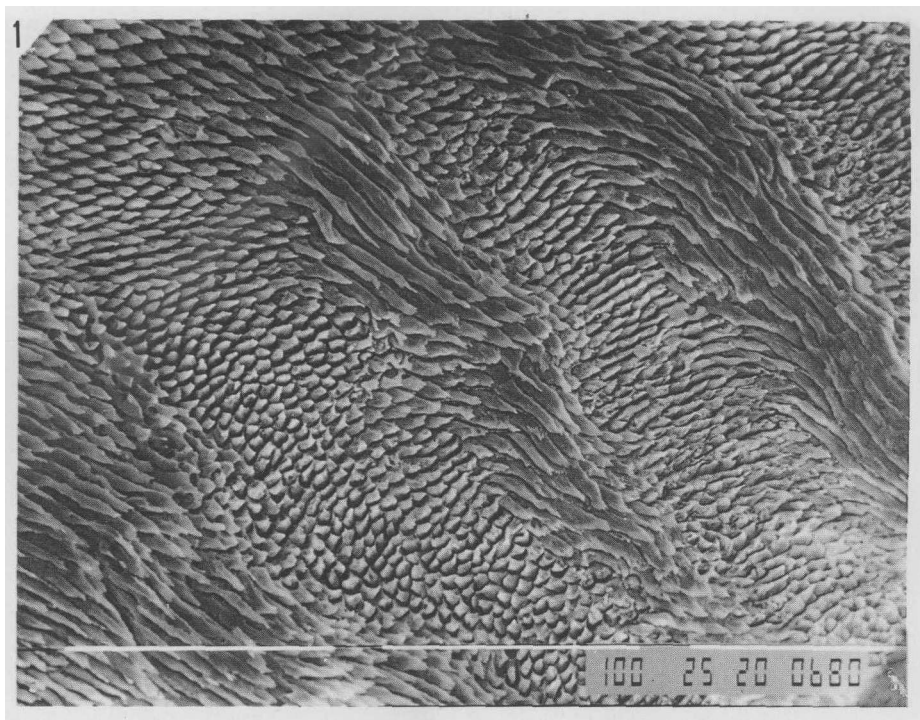
2. 大连马 *Equus dalianensis*;

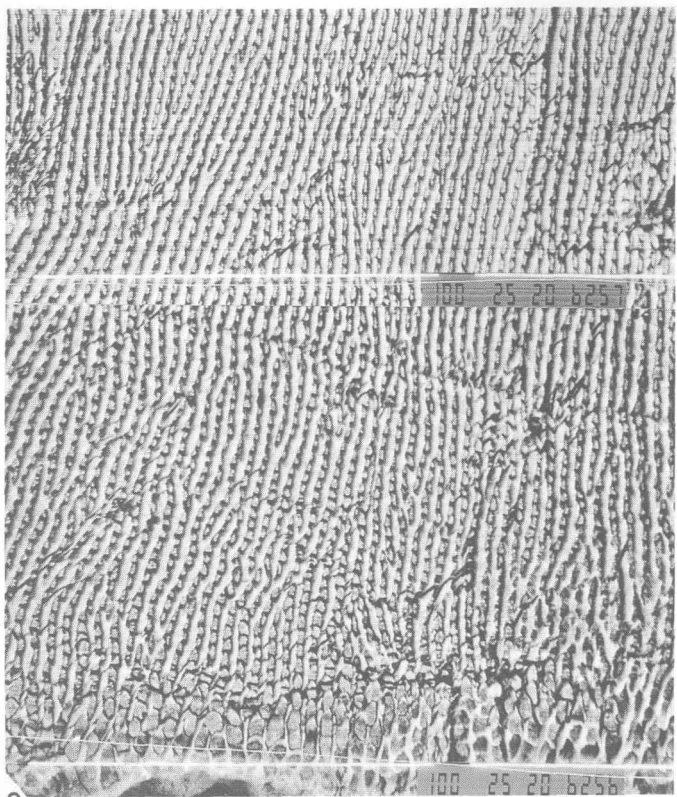
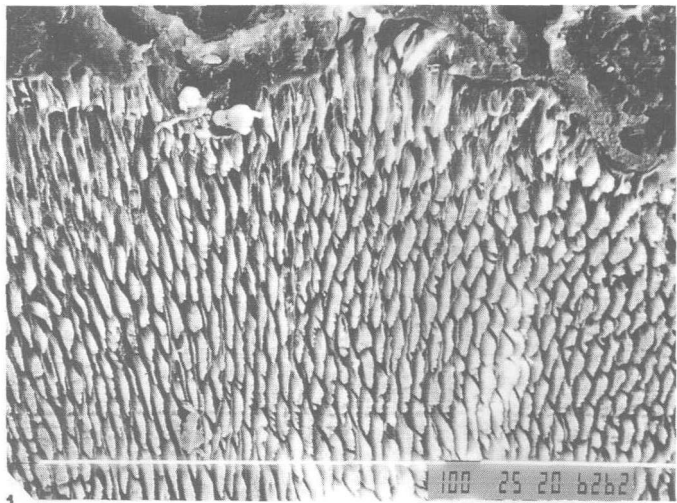
3. 现生马 *Equus przewalskyi caballus*

4. 野驴 *Equus hemionus*;

5. 现生驴 *Equus hemionus*







2

