

大熊猫颅骨、下颌骨及牙齿特征 在进化上的意义

黄 万 波

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

关键词 大熊猫 形态学 机能与进化

内 容 提 要

本文对大熊猫颅骨形态及牙齿结构进行了研究,认为大熊猫与始熊猫的裔征不同于熊科成员,应单列一大熊猫科 (*Ailuropodidae*)。在大熊猫种系进化中,它们的形态与机能是统一的。不同种类的形态特征,又是在适应环境中逐渐产生的。根据这个认识,我们把大熊猫的进化历程可划分为始发期、成长期、鼎盛期和衰败期。

一、历史回顾

大熊猫是我国的一种珍稀哺乳动物。早在几千年前的我国史料中对它就有了记载,称其为貔貅、貂、黑白熊和食铁兽等(四川师范学院,1990)。从动物学的角度看,大熊猫的命名最早是从熊开始的。十九世纪中叶,法国神父 Pere David(1864) 来华传教,并接受法国自然历史博物馆的委托,代为收集中国的动植物标本。1869年3月,David在四川省穆坪(今宝兴县)获得一张大熊猫皮,视其为一种新发现的黑白熊 (black and white bear),并以 *Ursus melanoleucus* 种名发表。1870年,法国自然历史博物馆 Milne-Edwards 研究后,认为它不是熊而是与小熊猫相似的另一类,主张立一新属 *Ailuropoda*,种名订正为 *A. melanoleuca*。一些动物学家为了区别这两种熊猫,把先发现的小熊猫称为 Small panda (*Ailurus fulgens*),把 David 描述的黑白熊称为 giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*)。

Ailuropoda melanoleuca 被确认后,关于它的分类地位至今尚无定论。归纳起来主要有以下几种观点。

大熊猫属浣熊科 (Procyonidae)。最初提出大熊猫属浣熊科的学者是 Mivart(1885)。他依据颅骨、颅后骨骼、牙齿 (P⁴)、足型等比较解剖特征,认为大熊猫与浣熊类十分接近或相似。持这种观点的学者还包括 Lankester (1901)、Lydekker (1901)、Woodward (1915)、Simpson(1945) 等。

大熊猫属熊科 (Ursidae)。持这一意见的学者包括 Gervais (1870)、Winge(1895)、Bardenfleth(1914)、Matthew (1923)、Davis (1964)、和潘文石(1987)等。他们的依

据仍是大熊猫骨骼、血清、足型及尾的长短,但强调与中、上新世的熊类齿型的相似性,如上臼齿宽度大于长度等。

大熊猫自成一科 (Ailuropodidae)。1921年, Pocock 在评述浣熊科分类地位时,认为大熊猫应从浣熊科划分出来,另立一大熊猫科 (Ailuropodidae)。我国学者寿振黄 (1962)、朱靖 (1974)、黄万波 (1991) 等根据各自研究的结果赞同了这种观点。

此外,还有一些意见,例如把大熊猫视为熊科中一亚科 (Ailuropodinae) 或将大熊猫与小熊猫并成一科 (Ailuridae) 或将大熊猫与小熊猫归入浣熊科中另立一亚科 (Ailurinae) 等等。有关大熊猫的分类地位,朱靖 (1974) 在“关于大熊猫分类地位的探讨”一文中作了深入的讨论。本文不再赘述。

近年来,随着大熊猫类化石的不断发现和研究领域的扩大,大熊猫作为熊超科中的一个独立支系 Ailuropodidae 已被越来越多的学者所接受。但是,由于大熊猫的特殊形态,吸引了众多学者从不同学科对它进行更为广泛深入的研究,所发表的论文达 1000 余篇 (大熊猫文献情报, 1990)。然而这些文献涉及到进化方面的研究甚少。本文将以化石材料为基础,重点记述不同种类的形态特征以及这些特征在进化上的意义。

二、材料、特征与比较

本文研究的材料除大熊猫类外,还包括熊类及小熊猫等。

1. *Ailuropoda melanoleuca* (David, 1869): 材料有颅骨及下颌骨 (本所收藏的 581、1304, 中国科学院动物所收藏的部分标本, 北京自然博物馆周国兴提供的西安汉南陵葬坑出土的大熊猫颅骨照片, 广西来宾巴拉洞, 河南浙川下王岗等新石器遗址出土的材料)。

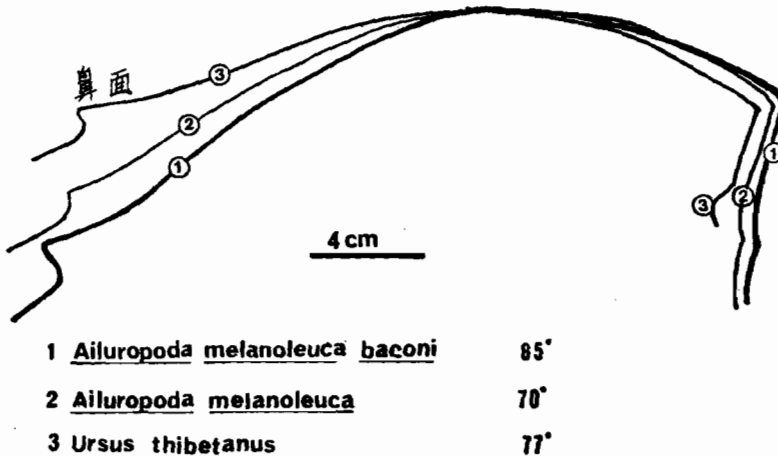


图 1 大熊猫类和黑熊颅骨矢状切面比较示意图

Fig. 1 Morphological comparison of *Ailuropoda melanoleuca baconi*, *A. melanoleuca* and *Ursus thibetanus*, showing the change on sagittal section of cranium

2.- *A. m. baconi* (Woodward, 1915): 材料有颅骨、下颌骨及牙齿(四川万县 1、2号, 广西 V5037、V5038、V5041, 广东曲江, 江西, 湖北咸阳, 贵州, 陕西蓝田公王岭, 安徽和县等地)。

3. *A. microta* Pei, 1962: 材料有上颌骨 (CV918、V5097, 陕西洋县金水河口, 汤英俊提供的参考材料)。下颌骨(V1992、V1993、V1994)及牙齿(四川巫山, 湖北建始, 湖南保靖, 贵州毕节等地)。

4. *Ailurarctos lufengensis* Qiu et Qi, 1989: 材料有牙齿 (V6892, 1—9)。

5. *Ailurarctos yuanmoensis* Zong, 1991: 材料有右上颌骨及牙齿(云南元谋小河, 宗冠福、姜础、林一璞提供模型及照片)。

6. *Ursus thibetanus* Cuvier, 1823: 材料有颅骨、下颌骨及牙齿(本所收藏的标本 52, V1099, 河北秦皇岛, 周口店第 1 地点)。

7. *Ailurus fulgens* Cuvier, 1825: 材料有颅骨及下颌骨(本所收藏的标本 584)。

8. *Agriotherium* sp.: 材料有下颌骨及牙齿(河南确山第 1 地点)。

9. *Ursavus* sp.: 材料有牙齿(云南禄丰、山东山旺)。

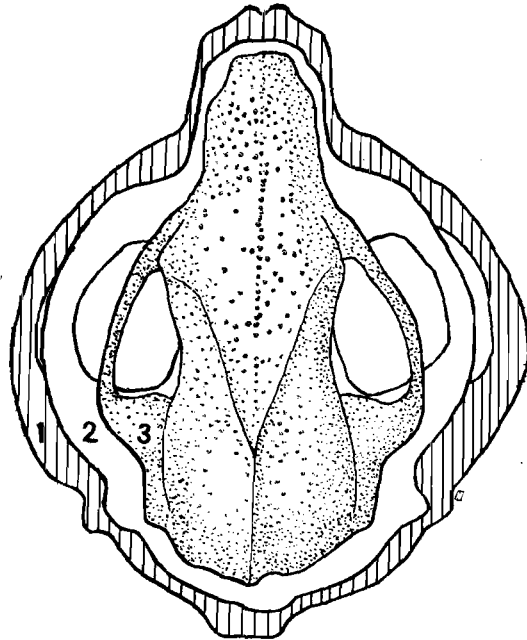
以下就上述材料及比较突出的部分特征, 分别予以阐述。

1. 颅骨

(1) 大熊猫颅骨面部短, 顶、额隆起较高, 其最高点至鼻面倾角约 70 度(现生种 V1304); 巴氏亚种(万县 1 号) 约 60—65 度; 黑熊 (V1099, 52) 由于面部长, 顶额隆起低, 顶额面至鼻面倾角超过 77 度(图 1)。

(2) 大熊猫颧弓上缘较薄, 下缘粗糙, 为咬肌附着面。整个骨板厚而宽, 现生种 (1304) 颧窝侧端最宽点 52 毫米, 巴氏亚种(万县 1 号) 62 毫米。现生种颧宽 200—216 毫米, 巴氏亚种(万县 1、2 号) 245—250 毫米, 与大熊猫脑颅长度相当的黑熊 (52、V1099), 颧宽只有 140—150 毫米(图 2)。

由于大熊猫颧弓高度发达, 它的前端基部位置前移, 现生种(1304)、巴氏亚种(万县 1、2 号) 和小种位于 P^4-M^1 , 与齿列长轴夹角 60—65 度, 始熊猫(元谋标本)者小, 位于 P^4 后



1 *Ailuropoda melanoleuca baconi*
2 *A. melanoleuca*
3 *Ursus thibetanus*

图 2 大熊猫类与黑熊颧宽与颅长比较示意图, 顶视
Fig. 2 Morphological comparison of *Ailuropoda melanoleuca baconi*, *A. melanoleuca* with *Ursus thibetanus*, showing the change of cranial length and zygomata breadth, dorsal view

缘— M^1 前缘,与齿列长轴夹角呈 35 度,黑熊(52)更小,位于 M^1 — M^2 ,与齿列长轴夹角小于 20 度。

(3) 通过正中矢状切面及 X 光片观察,大熊猫额窦很发达。腔内具有不规则的横向间隔板,各横板将额窦分隔成大小不等的腔室。额窦前缘与额鼻交界,向后延至颅骨中部位置,纵长 110—120 毫米,背腹向的最大高度 48—55 毫米(北京动物园,1986)。大熊猫巴氏亚种(万县 1 号)的额窦腔室比现生种略大,黑熊(52)很小约为巴氏亚种的 1/3。

(4) 大熊猫颅基底短,现生种(1304,581)自关节后突到枕髁后缘间距 40—45 毫米,巴氏亚种(万县 1、2 号) 45—50 毫米。大熊猫下颌后壁关节后突呈舌状,且向腹侧突出再弯向前方,使之内壁形成一半圆形的关节窝。腭骨水平板中央微凹,齿槽前窄后宽,最宽点在 M^2 后缘。现生种齿列长为 125—137 毫米,占颅长的 46%(北京动物园,1986),巴氏亚种(万县 1 号、V5038、缅甸摩谷)齿列长 135—144 毫米,占颅长的 50%,黑熊(52)齿列长 104 毫米,占颅长 38%。

大熊猫现生种(1304)硬腭后缘接近于 M^2 跟座,巴氏亚种(万县 1 号)的硬腭后缘靠前,在 M^2 中部位置。黑熊(V1099)者靠后,大约在 M^2 之后 30 毫米。

(5) 大熊猫矢状脊有中纵沟(脊间沟),深 2—5 毫米,宽 2—3 毫米。现生种(1304)矢状脊高 15—20 毫米,巴氏亚种(万县 1 号) 20—25 毫米。颅骨额脊起于眶上突,于顶、额交界处与矢状脊衔接,巴氏亚种(万县 1 号)额脊与矢状脊衔接部位靠前,大约在硬腭后缘,现生种(1304)的衔接部位靠后,大约在关节后突上方。

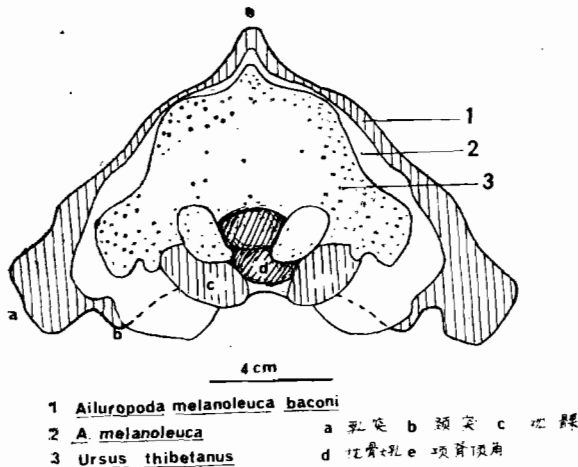


图 3 大熊猫类和黑熊枕面形态比较示意图
Fig.3 Comparison of *Ailuropoda melanoleuca baconi*, *A. melanoleuca* and *Ursus thibetanus*, showing the morphological change on occipital facet of the cranium

(6) 大熊猫枕部较平坦,呈等腰三角形,项脊(人字脊)发达,项角约为 95 度,脊的下端与关节后突融合一起,缺失骨质外耳道、翼管及破裂孔等构造。这种宽大、粗糙的枕面及发达的乳突,加大了头部与躯干间的接触面(图 3)。

2. 下颌骨

(1) 大熊猫下颌体粗壮,自前向后逐渐增厚。骨体下缘平直,现生种 P_{1-3} 下方有 2—4 个颞孔,巴氏亚种一般有 2 个,前者位于 P_2 下方,后者位于 P_4 前缘下方,小种颞孔与巴氏亚种相似。

内侧视,下颌体相对短,下颌间隙前窄后宽,呈长三角形,最宽点 (M_3 后缘)巴氏亚种(万县 1 号) 110 毫米,现生种(1304)95 毫米,黑熊(V1099)约 50 毫米(图 4)。

大熊猫下颌联合部比较长,现生种者约为齿槽长度的 1/2,巴氏亚种长于现生种,小种略短,特别是它与颌骨全长的比例显著地小。

表 1 颅骨测量与比较(单位: 毫米)

Table 1 Measurements and comparison of the cranium in *Ailuropoda*, *Ailurarctos* and *Ursus* (in mm)

特征	<i>Ailurarctos</i>	<i>Ailuropoda</i>			<i>Ursus</i>
	<i>A. yuan-moensis</i> 云南元谋	<i>A. microta</i> CV918	<i>A. m. baconi</i> 万县 1 号, 2 号	<i>A. melanoleuca</i> 1304, 581	<i>U. thibetanus</i> 52, V 1099
颅骨颞宽	—	—	220—250	200—215	140—150
颞弓前端基部位置	P ⁴ —M ²	P ⁴ —M ¹	P ⁴ —M ¹	P ⁴ —M ¹	M ¹ —M ²
额 突	—	—	发达	发达	不发达
矢状脊高度	—	—	20—25	15—20	<5
枕 面	—	—	平, 乳突及项脊发达	平, 乳突及项脊发达	项脊及乳突不发达
矢状脊长度 (项脊项角至额脊)	—	—	18	10	5
大孔前缘至门齿前缘长	—	—	260	154	234
硬腭后缘至门齿前缘长	—	—	231	135	132

下颌联合部长度比较(单位: 毫米):

种名	下颌联合部长度	联合部后缘位置
<i>A. microta</i> (V. 1992)	49.0	P ₄ 中间
<i>A. m. baconi</i> (万县 1 号)	81.0	P ₄ 后缘
<i>A. melanoleuca</i> (1304)	64.0	P ₄ 后缘
<i>Ursus thibetanus</i> (52)	45.0	P ₃ 前缘

X光观察, 巴氏亚种(万县 1 号)下颌体前部(P₄—M₁)骨小梁比较致密; 现生种(1304)者稀疏; 小种介于巴氏亚种和现生种之间(图版 I)。

(2) 上升支起于 M₃ 外侧缘, 并与下颌体成直角相交, 这是大熊猫下颌支的一个显著特征。黑熊下颌支起于 M₃ 后缘, 与下颌体呈钝角。

下颌支角突极不发育, 末端弯向后方内侧。外侧面咬肌窝深, 表面有环状棱脊, 小种的咬肌窝相对较浅, 棱脊也少。

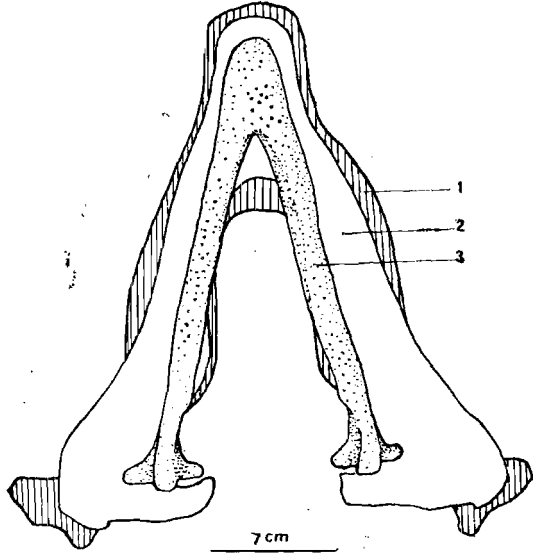
下颌髁状突强大, 为一横向的螺旋体, 这一构造也是大熊猫类特有的。现生种(1304)髁突横向宽 74 毫米, 巴氏亚种(万县 1、2 号) 70—80 毫米, 小种的 50 毫米, 黑熊(52)仅 30—40 毫米(表 2)。

3. 牙齿

(1) 大熊猫门齿前缘不如一般食肉动物锐利。上、下门齿排列紧密, 后期进步的种类如巴氏亚种, 第一门齿后移, 并与第二门齿重叠。

(2) 大熊猫前臼齿数目, 化石种和现生种基本一致, 每侧为 4 个(仅巫山标本例外,

CV918 缺失 P^1)。 P^1 很小,单齿根; P^2 与 P^3 斜向排列,双齿根。 P_1 也小,单齿根; P_2 与 P_3 亦斜向排列,但斜度小于上齿,双齿根。



1 *Ailuropoda melanoleuca baconi*
 2 *A. melanoleuca*
 3 *Ursus thibetanus*

图4 大熊猫类和黑熊下颌骨形态比较示意图,腹视
 Fig.4 Morphological comparison of *Ailuropoda* and *Ursus*, Showing the of symphysis length and space breadth of mandibular body, ventral view

磨型臼齿的功能发展,如上裂齿 (P^4),前附尖很发育,原尖增宽呈棱脊形,后置,支持原尖的

大熊猫前臼齿的主要特征是: 1)

前臼齿发达 ($P \frac{1}{1}$ 除外), 紧密排列, 无齿隙; 2) 上前臼齿外壁中部向外突, 内壁陡直; 下前臼齿正相反, 外壁陡直, 内壁突; 3) 除 $P \frac{1}{1}$ 外, $P \frac{2-4}{2-4}$ 有 3 个尖(前附尖、前尖和后附尖), 前附尖发育; 4) P^{2-4} 舌侧另有一小的前内尖。

上述性状在始熊猫、大熊猫小种、巴氏亚种和现生种里基本相同, 只是在发育程度上略有差异, 始熊猫 P^4 舌侧的前内尖较小, 前附尖也不如小种或巴氏亚种的发达。

熊科动物的前臼齿数目不稳定, 有齿隙, P^{2-4} 无前附尖和前内尖 (图 5)。

(3) 大熊猫的裂齿 ($\frac{P^4}{M_1}$), 已失掉食肉动物如猫类裂齿的作用, 而朝研

表2 下颌骨测量与比较(单位: 毫米)

Table 2 Measurements and comparison of the mandible in *Ailuropoda* and *Ursus* (in mm)

种类	<i>Ailuropoda</i> ¹⁾			<i>Ursus</i>
	<i>A. microta</i> V1992-1994	<i>A. m. baconi</i> 万县1号; V5038 V5041, V5037	<i>A. melanoleuca</i> 1304, 581	<i>U. thibetanus</i> 52, V1099
M_3 后缘厚度	19.0-23.0	28.0-32.0	25.0-27.0	15.0-20.0
M_3 后缘下颌体高	23.0-28.0	47.0-57.0	43.0-27.0	31.0-35.0
下颌间隙最大宽 (M_3)	55.0-60.0	80.0-110	80.0-90.0	<50
联合部长度	47.0	81.0	64.0	45.0
下颌体 P_4-M_1 骨小梁密度	次密	密	次密	稀
下颌支髁突宽度	>50	75.0-80.0	70.0-80.0	30.0-40.0

1) *Ailuropoda* V 字号标本测量数字参见中国科学院古脊椎动物与古人类所集刊第 18 号。

内齿根也相应后移,前尖和后附尖不形成真正的“裂叶”;舌侧齿带增宽。

熊的上裂齿无前附尖,原尖后移,前尖与后附尖呈“裂叶”。

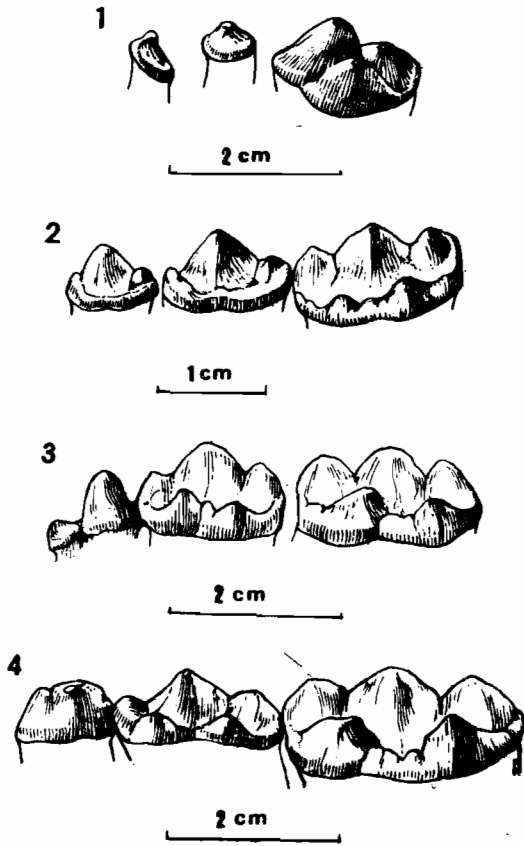


图5 前臼齿形态比较示意图,侧视

- 1. 黑熊 (*Ursus thibetanus*) 2. 始熊猫 (*Ailurarctos lufengensis*) 3. 大熊猫小种 (*Ailuropoda microta*)
- 4. 大熊猫现生种 (*A. melanoleuca*)

Fig. 5 Morphological comparison of *Ursus thibetanus*, *Ailurarctos lufengensis*, *Ailuropoda microta* and *A. melanoleuca*, showing the evolutionary trends of this family on the premolars, lateral view

(4) 臼齿数目,上臼齿每侧 2 个;下臼齿每侧 3 个。大熊猫与始熊猫臼齿相比,区别是: 1) 大熊猫 M^1 宽度总是大于长度; 2) 前尖及后尖高耸,原尖及次尖粗矮,原尖与前尖之间和次尖与后尖之间各有一平行齿轴的脊; 3) 舌侧齿带发育成“齿阶面”; 4) M^2 前尖比后尖高大,原尖粗矮,跟座后端尖突,舌侧齿带发育,咀嚼面有结节及粗的棱脊。

始熊猫 M^1 宽度小于长度; 前尖和后尖呈锥形; 舌侧齿带短,位置靠前,向后仅伸至次尖中部内侧; M^2 原尖呈弱脊形,后尖低而小,跟座后端较圆,咀嚼面只有细小皱纹,无结节或粗的棱脊。

大熊猫与始熊猫的下臼齿亦不尽相同,前者 M_1 下后尖高,下原尖低,牙齿的前外角向外扩展,下后尖和下前尖的基本部靠得很近。后者 M_1 下后尖不高出下原尖,基部离下前尖

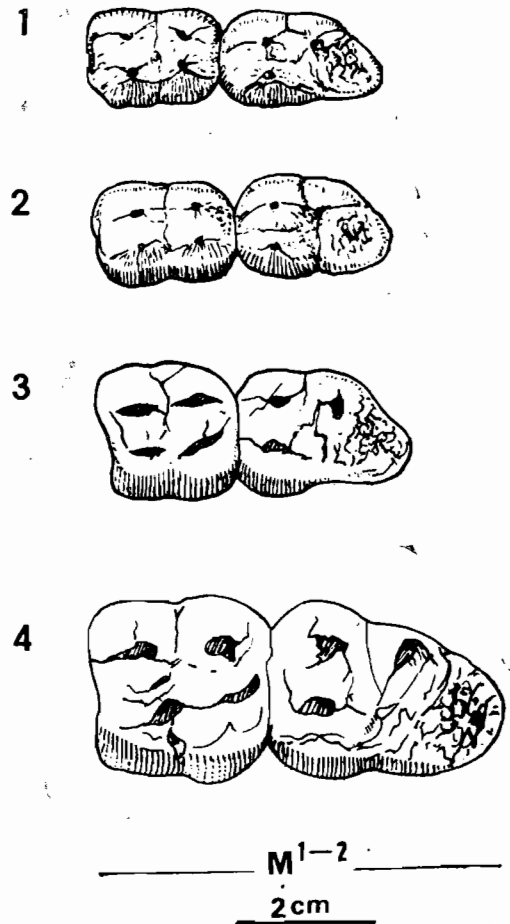


图6 臼齿形态比较示意图,侧视

- 1. 黑熊 (*Ursus thibetanus*) 2. 始熊猫 (*Ailurarctos lufengensis*) 3. 大熊猫小种 (*Ailuropoda microta*)
- 4. 现生种 (*A. melanoleuca*)

Fig. 6 Morphological comparison of *Ursus thibetanus*, *Ailurarctos lufengensis*, *Ailuropoda microta* and *A. melanoleuca*, showing the evolutionary trends of this family on the molars, lateral view

表 3 大熊猫类及熊类裂齿 (P⁴) 比较

Table 3 Measurements and comparison of the P⁴ of Ailuropodidae and Ursidae

比较项目 种 类		前附尖	前内尖	前尖与后附尖连接形态
大熊猫类	<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	发达	发达	切迹
	<i>A. m. baconi</i>	极发达	发达	切迹
	<i>A. microta</i>	发达	发达	切迹
	<i>Ailurarctos lufengensis</i>	较发达	较发达	切迹
熊类	<i>Agriotherium</i> sp.	小	无	“裂叶”
	<i>Ursus thibetanus</i>	无	无	“裂叶”
	<i>Ursavus</i> sp.	无	无	“裂叶”

远。前者 M₂ 齿座与跟座间的横沟深,咀嚼面的脊不尖锐;后者 M₂ 齿座与跟座的横沟不明显;咀嚼面的脊尖锐。前者 M₃ 小,咀嚼面形态不规则,呈三角形或椭圆形;后者的 M₃ 近于圆形(图 6)。

(5) 大熊猫的换齿顺序与熊类不同,如上齿列(恒齿),大熊猫是从咀嚼的着力点 P⁴ 和 M¹ 开始,然后向前后两端顺序萌出;熊类则是 M¹、P¹ 和 I¹ 三个起点由前向后顺序生出(朱靖,1974)。巴氏亚种的幼年个体材料较少,从同一个体的单个牙齿的接触面及磨蚀程度看,其换齿顺序与现生种一致。

(6) 近年来笔者同欧阳涟合作,共同对大熊猫类和熊类牙齿釉质结构进行了研究。以下是与本文有关的部分结果,详细情况另文发表。

釉柱类型: 始熊猫和大熊猫主要为 I 型,间有 II 型或 III 型;熊类 I 型,偶见 II 型或 III 型。

釉柱直径: 始熊猫 5.37—5.63 微米;大熊猫小种 4.30—4.70 微米;巴氏亚种 4.31—4.74 微米;现生种 4.10—4.20 微米。黑熊、棕熊和祖熊 3.61—4.40 微米。

表 4 颊齿测量与比较(单位: 毫米)

Table 4 Measurement and comparison of the cheek teeth in *Ailuropoda*, *Ailurarctos* and *Ursus* (in mm)

特征	<i>Ailurarctos</i>	<i>Ailuropoda</i>			<i>Ursus</i>
	<i>A. yuanmoensis</i> 云南元谋 <i>A. lufengensis</i> V6892	<i>A. microta</i> CV918 V1992	<i>A. m. baconi</i> 万县 1 号 V5037—38	<i>A. melanoleuca</i> 581,1034	<i>U. thibetanus</i> V1099, 52
前白齿齿根	双根	双根	对根	双根	单根(不包括 P ₁)
前白齿附尖发育情况	前附尖小后附尖稍大	前、后附尖发育	前、后附尖发达	前、后附尖发达	无前附尖
白齿长宽比例	长大于宽	宽大于长	宽大于长	宽大于长	长大于宽
白齿舌侧齿带	不发育	次发育	发达	发达	不发育
白齿咀嚼面形态	结节少皱纹多	结节多,但小	结节多,且大	结节多,且大	不发育
P ⁴ 前尖釉柱类型	I 型	I 型	I 型	I 型	I 型
P ⁴ 前尖釉柱直径	5.37—5.63	4.30—4.70	4.31—4.74	4.10—4.20	3.61—4.40
P ⁴ 前尖釉柱密度	28—36	35—42	42—55	55—65	—

釉柱密度: 在 2400 平方微米内, 始熊猫釉柱大约为 28—36 个; 大熊猫小种者 35—42 个; 巴氏亚种的 42—55 个; 现生种 55—65 个。

此外, 我们在 SEM 镜下观察的牙齿 (M^1 或 P^4) 颊侧与咀嚼面之间的磨蚀痕迹, 巴氏亚种的磨蚀痕迹粗而深; 小种者较差; 始熊猫的弱; 黑熊的更弱(图版 II)。

三、特征、机能与进化趋势

通过对上述材料的综合观察和比较研究可以看出, 大熊猫类在“适应进化”中的食性与环境、形态与机能、兴旺与衰退等对立统一的关系。据此, 大熊猫自晚中新世起, 大致经历了始发期、成长期、鼎盛期和衰败期这样的进化过程。这几个阶段的特征为:

1. 始发期 (Original stage): 时代为晚中新世至上新世 (Late Miocene—Pliocene)。

大熊猫始发期的起点应置于晚中新世, 这是因为云南禄丰发现了 *Ailurarctos* (邱占祥等, 1989)。在这之前尽管有学者曾认为全北区发现的 *Indarctos*, *Agriotherium*, *Ursa-*

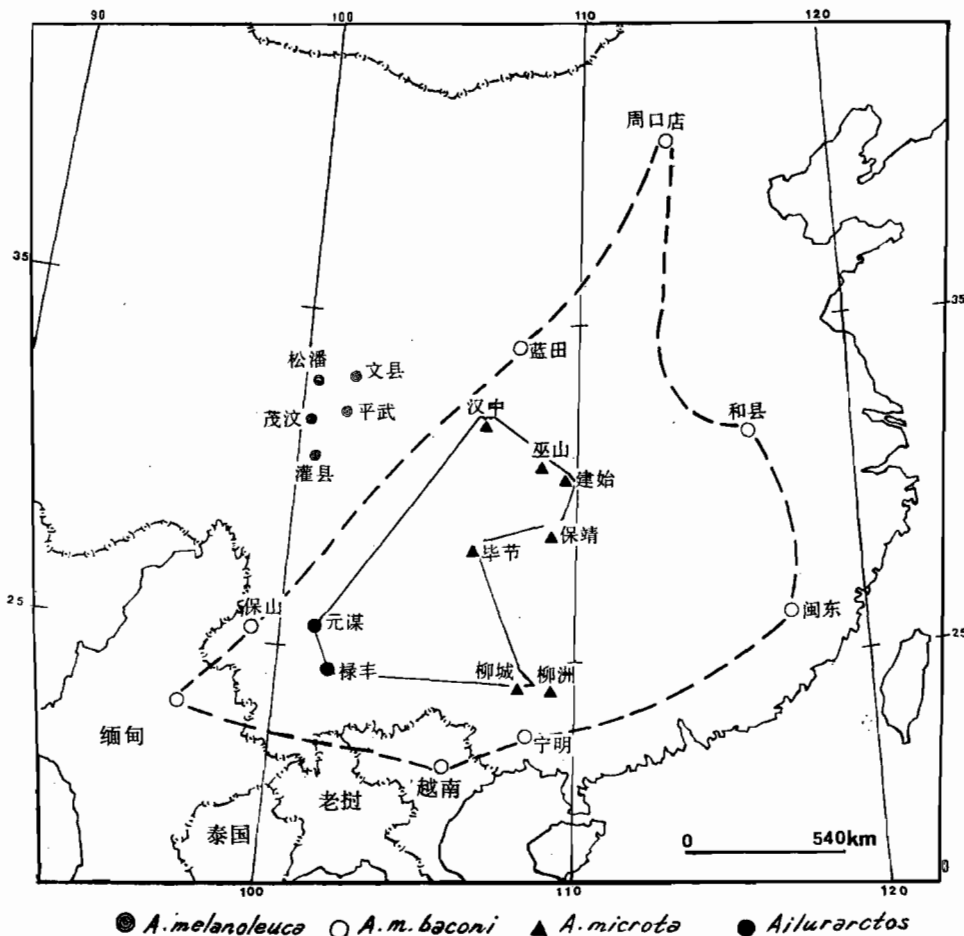


图 7 大熊猫类地理分布示意图

Fig. 7 The geographic distribution of *Ailuropoda* and *Ailurarctos*

vus, *Arctotherium*, *Agriarctos*, *Hemicyon* 等与大熊猫有直接的亲缘关系,但是都因依据不足而不令人信服。

Ailurarctos 除了在云南禄丰发现牙齿,还在云南元谋找到了一件带部分颧弓的上颌骨(宗冠福,1991),这为该属的有效性增添了新的证据。*Ailurarctos* 系大熊猫的直接祖先的观点(邱占祥等,1989)是不容置疑的,其原因之一是它的前臼齿具备了大熊猫的“齿型”,即前附尖发育,舌侧有小的前内尖(指 P^3-P^4);其原因之二是它们的颧弓基部位于 P^4-M^2 (黑熊者位于 M^1-M^2 , 大熊猫位于 P^4-M^1), (图 8)。表明咀嚼肌发育。

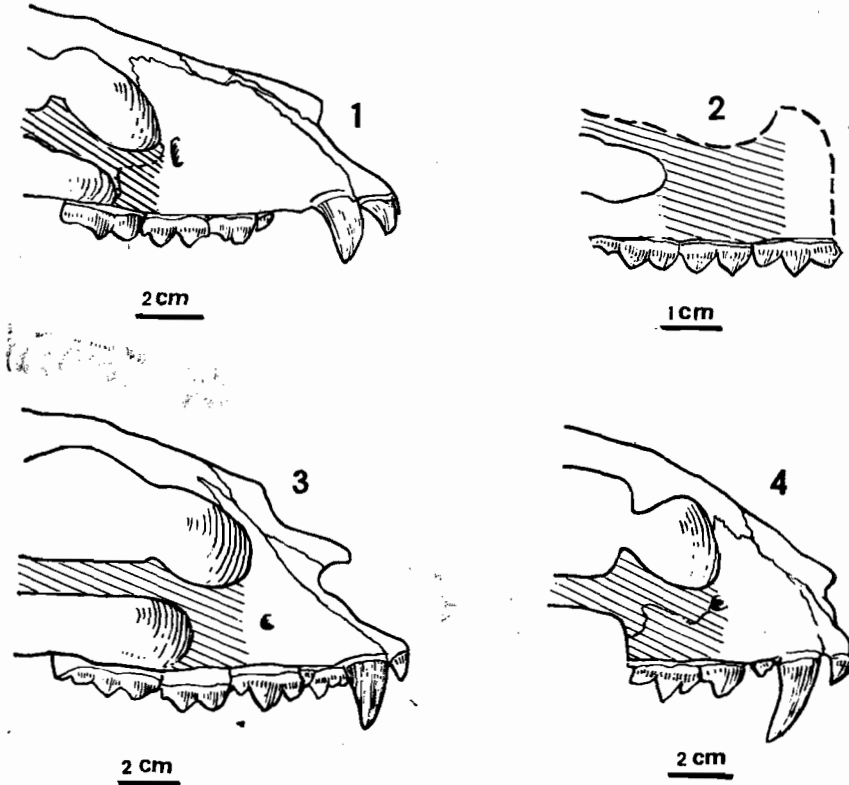


图 8 大熊猫类和食肉类颧弓基部位置在 P^4-M^2 处的变化状况示意图,侧视
1. 黑熊 (*Ursus thibetanus*) 2. 始熊猫 (*Ailurarctos yuanmoensis*) 3. 大熊猫
(*Ailuropoda melanoleuca*) 3. 豹 (*Panthera pardus*)

Fig. 8 Comparison of *Ursus thibetanus*, *Ailurarctos yuanmoensis*, *Ailuropoda melanoleuca* and *Panthera pardus*, showing the positional change of the base of zygomata arc on the cranium, lateral view

但是,始熊猫臼齿的结构还未脱离熊类的基本范畴(见图 6),例如臼齿齿冠宽度小于长度,咀嚼面的结节少等。由此看来,始熊猫对食性适应所引起的牙齿结构的变化,是有机体适应环境,与环境对立统一的结果,是讨论生物进化历程的客观依据。中国保护大熊猫研究中心(1987)对大熊猫现生种的生态观察,揭示了这类动物在野生状态下取食主要靠前臼齿的撕裂、切割机能,所以前臼齿得到了发展,而门齿退化。这种“适应进化”,客观地反映了始熊猫与大熊猫的自近裔关系。

目前, 尽管 *Ailurarctos* 的头骨及颅后骨骼性质还不清楚, 但从牙齿特征及部分颧弓看, 它的归属问题似已清楚: 即介于 *Ursavus* 与 *Ailuropoda* 之间, 是大熊猫家族始发期的代表。

2. 成长期 (Developmental stage): 时代为早更新世 (Early Pleistocene)。

大熊猫成长期的主要代表是大熊猫小种 (*Ailuropoda microta*), 标志是: 1) 体型比始熊猫稍大, 比巴氏亚种约小 1/3; 2) 前臼齿前附尖发达, P^{3-4} 前内尖粗壮, P^4 有臼齿化趋势; 3) 臼齿齿冠宽度大于长度; 4) 牙齿釉柱直径减小, 密度增大; 5) 颧窝及下颌联合部得到了发展 (深凹、延长)。

大熊猫小种 1956 年在广西柳城巨猿洞最初发现。迄今已在 7 个化石地点证明其存在, 即: 四川巫山龙骨坡, 广西柳城笔架山、湖北建始龙骨洞、湖南保靖同泡山、贵州毕节扒耳洞、陕西洋县金水河口以及广西柳城巨猿洞¹⁾(见图 7)。这表明, 小种的生活范围可由南向北从广西柳城经长江三峡抵秦岭南麓。各地点与其共生的哺乳动物群, 都具有明显的东洋动物区系的特征, 如柳城巨猿洞动物群, 30 余种哺乳动物中, 南方型占绝对优势, 北方型极少 (韩德芬, 1988), 又如巫山猿人动物群, 116 种哺乳动物中, 同样是南方型超出北方型 (黄万波、方其仁等, 1991), 反映了它们相近似的生态环境。

尽管大熊猫小种的适应特征在进化水平上远比始发期的始熊猫者为高, 但它们的咀嚼肌及附着面远不如巴氏亚种的发达, 下颌联合部比巴氏亚种的短 (前者下颌联合部后缘位于 P_4 中部之下, 后者位于 P_4-M_1 之间), 牙齿也小。所以, 它们的进化位置应处于 *Ailuropoda* 这个属的成长阶段。

3. 鼎盛期 (Expanding stage): 时代为中更新世 (Middle Pleistocene)。

自中更新世以来, 由于西南方的云贵高原和北方的秦岭山地升高, 阻碍了干冷的西北季风向东南的势头, 生态环境发生了显著变化。由大熊猫小种进化来的巴氏亚种 (*A. m. baconi*) 随着体型的增大和加重 (比小种大 1/3), 食物需求量随之增加, 进而改变了隔离、封闭的分布状态, 开始由高原 (云南、贵州、四川) 渐向东向开阔地扩散至华南的珠江流域、华中的长江流域以及华北的少部分地区, 向南抵越南湄公河流域 (计有 4 个化石地点, 材料包括 *A. m. baconi* 颅骨、下颌骨及零星牙齿)、老挝 (一个地点, 材料为 *A. m. baconi* 牙齿) 以及缅甸摩谷洞 (材料包括 *A. m. baconi* 颅骨及下颌骨等) 等地点 (John W. Olsen et Russell L. Ciochon, 1990) (见图 7)。

鼎盛时期的大熊猫, 颅骨粗壮, 短宽, 颧弓骨板隆起高度超过 75 毫米, 是大熊猫小种的 2 倍; 颧弓前端基部位置的前移 (P^4-M^1), 使得咬碎、切割食物的力量集中在 2 个牙齿 (P^4-M^1) 上, 这与典型食肉类, 如虎、豹和鬣狗等一致 (见图 3)。后一特征可以使咬肌、关节和下颌骨的作用力集中于一处, 即可以节省肌肉的咬合力, 又会减少牙齿及齿骨力量分散而造成损伤的可能 (邱占祥等, 1989)。

舌状的下颌关节后突及半圆形的关节面, 大大增强了关节头与窝之间的固定作用和咀嚼机能。两侧颧弓间的宽度相当颅长的 90% (黑熊 55%), 加之额部侧壁向内紧缩, 颧窝甚为宽阔, 充分显示出为容纳高度发达的咀嚼肌而增加空间容积的特点。

1) 柳城笔架山、湖北建始龙骨洞及湖南保靖同泡山的材料, 尽管比巫山和巨猿洞的个体稍大, 但是从其特征看, 还应归入 *A. microta*。

发达的矢状脊、项脊和冠状突,为强劲的咀嚼肌、枕肌扩大附着面;项脊增高,乳突发达,扩大了枕骨项面肌肉的附着面,从而增强了头部与躯干间的稳固性;由横向隔板围成的发达的额窦,起到了防止御着力及咀嚼力过猛时损伤脑颅的作用和减轻颅骨的重量。巴氏亚种与后期进步的熊类相比,臼齿特别宽大,若以咀嚼面大小相比较,白熊是很小的,它的M¹咀嚼面大小为1.9平方厘米,巴氏亚种M¹咀嚼面为5.46平方厘米,而白熊比大熊猫重2倍以上(张鹤宇等,1960)。足见,虽然它们都属于食肉类,但是熊类从它们的食肉祖先进化为杂食性动物后,牙齿咀嚼面变化不大。相反,大熊猫则进一步特化,产生了适应碾磨竹类或坚硬植物根茎的宽大白齿和发达的内齿带,这同SEM观察的P⁴或M¹颊侧或咀嚼面上有粗而深的痕迹相吻合(见图版II)。

可以推测,巴氏亚种的这些功能形态和以食竹为主的生态习性是同步发展的。这使得它一旦得到一个合适的生存空间并有更多新的食物来源,就能得到大发展,达到 *Ailuropoda* 属的鼎盛时期(裴文中,1974)。

4. 衰败期 (Declining stage): 时代为晚更新世 (Late Pleistocene)。

大熊猫的衰败,气候因素起着一定的作用。晚更新世晚期,即大致相当于25000年(B.P.)以后的大理冰期末期,年平均气温可以比现代低约5度。这导致海平面降至比现在低130—140米(王靖泰、汪品先,1980)。由于气温下降,华北北部的一些哺乳动物随之南下,例如在台湾省澎湖水道南端虎井屿及望安之间的海底发现的 *Equus przewalskyi*, *Elephurus menziesians*, *Palaeoloxodon maumanni* 及 *Bubalus youngi* 等,它们的颊齿结构为高冠碾磨型,由北至南,显然是为了保持其生活环境的相对稳定和食物的需求量(黄万波,1986)。这个时期的大熊猫数量,从各地(指秦岭以南地区)发现的化石材料看,相对的减少了一些。进入全新世早期,大约8000—7000年(B.P.)以后,在广西来宾巴拉洞(6500年B.P.),浙江金华双龙洞(7815±385B.P.)、河南浙川下王岗(7000B.P.)等新石器时代遗址里还有大熊猫亚化石出土,但数量十分有限。

据史料考证,康熙年间,我国人口达到一亿时,原始农业出现了一次较大的发展时期(与高耀亭口头交换意见,1991),大片林地被开垦,许多现生的珍稀动物如长臂猿、大熊猫、金丝猴等原先广泛的栖息地不断遭到侵占,生存空间越来越小,随着自然环境的改变,生活在祖籍地(云、贵、川)的大熊猫便逐步退缩到了青藏高原的东缘和秦岭山区的腹地(见图7)。

衰败期的大熊猫已是现生种 (*A. melanolenca*) 了。体型比巴氏亚种约小1/7—1/8。矢状脊与额脊衔接部位后移,颞肌附着面相对缩小。牙齿咀嚼面的褶皱相对减少,釉质结节相对集中,且粗壮。湖北咸阳、贵州普定以及陕西汉南陵从葬坑出土的大熊猫材料(颅骨、下颌骨、牙齿)就具有这些特征。

大熊猫的衰败,除了上述因素外,还有它自身的原因,如繁殖率及幼仔成活率低,自卫力差等等。

根据上述演变模式,大熊猫逐渐走向绝灭乃是历史的必然趋势,但如能采取有效的措施去尽量恢复历史的生活环境,延续其生存时间是完全可能的。

总起来说,有关大熊猫的研究工作,虽然取得了一定的进展,但是还存在不少的疑难问题,需更加深入地探讨,如大熊猫的起源与进化便是引人注目的一例。

大熊猫进化趋势或发展阶段概括如图 9。

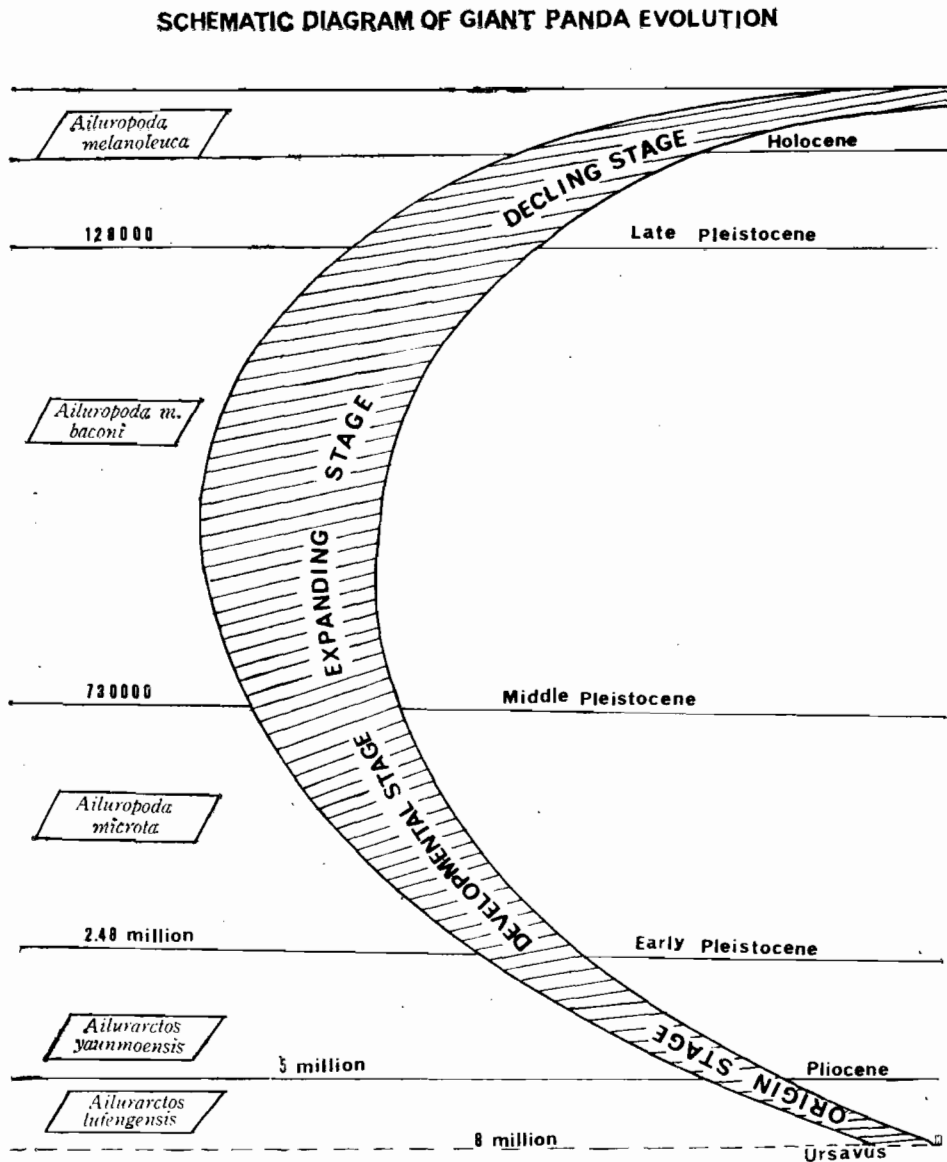


图 9 大熊猫进化趋势或发展阶段示意图

Fig. 9 Schematic Diagram of Giant Panda Evolution

本文撰写过程中,笔者同 Russell L. Ciochon, Geoffrey G. Pope 以及郑绍华、黄学诗先生等进行过讨论,获益匪浅。邱占祥先生阅读了手稿并提出了宝贵意见,文中插图由侯晋封清绘,图版由欧阳涟和张玉珠摄影,在此一并深表谢意。

(1992年11月30日收稿)

参 考 文 献

- 王靖泰、汪品先,1980: 中国东部更新世以来海面升降与气候变化的关系。地理学报,35(4),299—312。
- 王学理,1981: 汉南陵从葬坑的初步清理——兼论大熊猫头骨及犀牛骨骼出土的有关问题。文物,1991(1),24—29。
- 王将克,1974: 关于大熊猫种的划分、地史分布及其演化历史的探讨。动物学报,20(2),191—201。
- 王令红、林玉芬、袁家荣,1982: 湖南省西北部新发现的哺乳动物化石及其意义。古脊椎动物与古人类,20(4),350—357。
- 四川师范学院,中国成都大熊猫繁殖研究基地,1990: 大熊猫及金丝猴、扭角羚、梅花鹿、白唇鹿、小熊猫、麝文献情报。四川科学技术出版社。1—159。
- 北京动物园,1986: 大熊猫解剖。科学出版社,9—117。
- 朱靖,1974: 关于大熊猫分类地位的讨论。动物学报,20(2),174—187。
- 张鹤宇、林大诚,1960: 大熊猫颅骨外形及牙齿的比较解剖。动物学报,2(1),1—7。
- 宗冠福,1991: 元谋盆地古猿动物群及其时代。中国科学院古脊椎动物与古人类研究所,参加第十三届国际第四纪大会论文选,141—151,北京科技出版社。
- 、黄学诗,1985: 云南保山蒲缥全新世早期文化遗址及哺乳动物的遗存。史前研究,(4),46—49。
- 邱占祥、祁国琴,1989: 云南禄丰晚中新世的大熊猫祖先化石。古脊椎动物学报,27(3),153—169。
- 祁国琴,1984: *Ursavus* 在中国的首次发现——兼论禄丰古猿化石产地的其他熊类标本。人类学学报,3(1),54—61。
- 周明镇,1955: 关于大熊猫的化石。生物学通报,(10),41—42。
- ,1963: 哺乳类化石与更新世气候。古脊椎动物与古人类,7(4),362—367。
- 欧阳连、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。
- 赵资奎、王将克、洪华华,1980: 大熊猫犬齿釉质的超微结构和氨基酸组成。古脊椎动物与古人类,22(2),109—115。
- 、李有恒,1987: 更新世大熊猫犬齿釉质的超微结构。古脊椎动物学报,25(4),297—305。
- 黄万波,1985: 化石大熊猫。四川动物学会学术论文集,10—19,四川科学技术出版社。
- ,1986: 第四纪哺乳动物与气候变迁。中国第四纪研究,7,54—60。
- 、方其仁等,1991: 巫山猿人遗址。92—126,海洋出版社。
- 裴文中,1974: 大熊猫发展简史。动物学报,20(2),188—190。
- ,1987: 广西柳城巨猿洞及其他山洞之食肉目、长鼻目和啮齿目化石。中国科学院古脊椎动物与古人类研究所集刊,第18号,20—41,科学出版社。
- 潘文石,1987: 大熊猫分类地位的探讨。野生动物,1,10—13。
- 韩德芬、许春华、易光远,1975: 广西柳城笔架山第四纪哺乳动物化石。古脊椎动物与古人类,13(4),250—256。
- ,1988: 华南大熊猫——剑齿象动物群动物地理特征的初步探讨。纪念马坝人化石发现30周年文集,86—94,北京农业出版社。
- Allen, G. M., 1938: The mammals of China and Mongolia. Natural History of Central Asia, 11(1), 317—324. *Amer. Mus. Nat. Hist.*, New York.
- Bardenfleth, K. S. 1914, On the systematic position of *Ailuropus melanoleucus*. *Mindeskr. for Japetus Steenstrup's Fødsel*, 17, 1—15.
- Boyde, A., 1964: The structure and development of mammalian enamel. Ph. D. Dissertation, University of London.
- Colbert, E. H., 1938: The panda: A study in Emigration. *Nat. Hist.*, 42(1), 33—36.
- & D. A. Hooijer, 1953: Pleistocene mammals from the limestone fissures of Szechuan, China, *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 102(1), 41—71.
- David, P., 1869: Extrait d'une lettre du meme, datee de la Principaute Thibetaine. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris*, (5), 12—13.
- Davis, D. D., 1964: The giant panda. *Fieldiana. Zool. Mem.*, (3), 1—334.
- Gregory W. K., 1936. On the phylogenetic relationships of the giant panda (*Ailuropoda*) to other arctoid Carnivora. *Amer. Mus. Novit.* 878, 1—29.
- Hendey, Q. B., 1980: Origin of the giant panda. *S. Afr. J. Sci.*, 74(4), 179—180.
- Lankester, E. R., 1901: On the affinities of *Ailuropus melanoleucus* Mil-Ed. *Trans. Linn. Soc. London, Zool. Ser.* 2 8, pt. 6, 163—165.
- Lydekker, R., 1901: Detailed description of the skull and limb-bones of *Ailuropus melanoleucus*. *Trans. Linn. Soc. London, Zool. Ser.* 2 8, pt. 2, 163—172.
- Matthew, W. D. & W. Granger, 1923: New fossil mammals from the Pliocene of Szechuan, China. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 48(17), 563—598.
- Mettler, F. A. & L. J. Goss, 1946: The brain of the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*). *J. Comp. Neur.*, (84), 1—9.
- Mivart, St. G., 1885, On the anatomy, classification and distribution of the Arctoidea. *Proc. Zool. Soc. London*,

- (23), 340—404.
- Olsen J. W. & C. L. Russell, 1990: A review of evidence for postulated Middle Pleistocene occupations in Viet Nam. *J. Hum. Evol.*, **19**, 761—788.
- Pocock, R. I., 1921: The external characters and classification of the Procyonidae. *Proc. Zool. Soc. London*, **1**, 398—422.
- , 1929: Some external characters of the giant panda (*Ailuropoda melanolorca*). *Proc. Zool. Soc. London*, 975—981.
- Pei, W. C., 1934: On the Carnivora from Locality 1 of Chou-Koutien. *Pal. Sin.* Ser. C, **8**(1), 70—71.
- Russell, L. C. & J. W. Olsen, 1986: Paleoanthropological and Archaeological research in the Socialist Republic of Viet Nam. *J. Hum. Evol.*, **15**, 623—633.
- Simpson, G. G., 1945: The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **85**, 1—350.
- Sowerby, A de C., 1932: The pandas or cat-bears. *China J.* **17**(6), 296—299.
- Woodward, A. S., 1915: On the skull of an extinct mammal related to *Ailuropus* from a cave in the Ruby Mines at Mogok, Burma. *Proc. Zool. Soc. London*, (30), 425—428.

THE SKULL, MANDIBLE AND DENTITION OF GIANT PANDAS (*AILUROPODA*): MORPHOLOGICAL CHARACTERS AND THEIR EVOLUTIONARY IMPLICATIONS

Huang Wanpo

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

Key words Giant panda; Morphology; Evolution; Phylogeny

Summary

The Chinese giant panda as the black-and-white bear, was firstly recorded by Pere David as *Ursus melanoleucus* based on its skin in 1869. In 1870, Milne-Edwards wrote: "In its external form, indeed, it very much resembles a bear, but the osteological characters and the masticatory system clearly distinguish it from the bears. It must constitute a new genus which I have called *Ailuropoda*". In 1871 this French zoologist thought the generic name should be *Ailuropus*. The taxonomists later changed the name back again to *Ailuropoda* and the giant panda is today known as *A. melanoleuca* (black and white).

Information gathered by our paleontologists during years of excavation shows that the giant panda had a very wide prehistoric distribution in most of the regions of eastern China. Its remains have even been found outside China, in the northern parts of Burma, Thailand, Laos and Vietnam. For more than one hundred years scholars have never had a common opinion on the phylogenetic position of the giant panda. Some scientists hold that it should be placed in the bear family, others classify it as a member of the raccoon family, while still others maintain that the giant panda belonging to a distinct taxonomic family—Ailuropodidae.

The present paper discusses the morphological characters of giant panda and their implications for evolution. In recent years, with the discovery of *Ailurarctos* and the increase of collections of *Ailuropoda*, great progress has been made in understanding the phylogenetic

history of the giant panda.

The material dealt with in the present paper includes cranial and dental remains of *Ailurarctos*, *Ailuropoda* and *Ursus*, which were excavated from Late Miocene through Pleistocene deposits in South China.

The giant panda definitely belongs to the order Carnivora in taxonomic terms, but it differs from bears and dogs in morphology and ecology. In this paper I plan to explore the relationship between the morphology of the panda skull and its function.

The morphological characteristics of the skull of pandas are as follows: 1) the snout is shorter than that of bears or dogs; the zygoma are strongly developed and widened, the bizygomatic breadth (the distance of zy.-zy.) is 200—216 mm in the extant panda, 245—250 mm in subspecies *baconi*, 220—230 mm in *A. microta*, and in the black bear it is the narrowest at only 140—150 mm; 2) the bone plate of the zygoma is wide, the maximum breadth of zygoma is 52 mm in extant panda, 62 mm in *A. m. baconi* and only 15 mm in the black bear; 3) owing to a well-developed masticatory muscle group, the root of the zygoma of the panda moves forward to P^4-M^1 , this muscle group is smaller and weaker in black bears than in pandas, the position of zygomatic root in the black bear is above M^1-M^2 .

A well-developed sagittal crest is also a notable characteristic on the skull of the panda. The height of the crest is 15—20 mm in the extant panda and 20—25 mm in *A. m. baconi*. The frontal sinus is large in extant pandas, being about 100—120 mm in length and 50—55 mm in height. The flat occipital plane for neck muscle attachment and developed mastoid process increase the strength of connection between the skull and the trunk.

The mandibular ascending ramus is at right angle with the mandibular corpus, the rami diverge more, so the bicondylar width is widened. The symphysis joint surface is greatly enlarged. The mandibular condyles are long transversely, thus making them mechanically more effective for the masticatory muscle group.

Three cusps (parastyle, paracone and metastyle) are present on the premolars of the giant panda (extant, *baconi*, *microta*). An anterior entocone appears on the third and fourth premolar of *Ailurarctos*, but it is very small on the third premolar. Only two cusps are present in the premolars of black bears. The molar width is larger than length in giant pandas and *Ailurarctos*, the black bears express the opposite condition. The tuberculum is well developed on the occlusal surface and the internal cingulum is wide on the molars of the giant panda. All the characteristics mentioned above show that *Ailurarctos* is close relative of both the bear and giant panda, and can be regarded as a transitional form. On the basis of morphological characteristics of fossil giant pandas, the evolutionary history can be divided into four development stages:

1) The origin stage: Late Miocene in age.

Ailurarctos from Lufeng, Yunnan Province is a representative of this stage. Its premolars have three cusps and double roots, an antero-internal cusp is on the P^4 , the developed zygoma is located above P^4-M^2 . Molar length is larger than width with a rare tuberculum and undeveloped cingulum, which show that *Ailurarctos* differs from the members of Ursidae and is evolving toward *Ailuropoda*.

2) The developmental stage: Early Pleistocene in age.

The members of this stage are composed of *A. microta*. Their characteristics are: small body size, well developed cheek teeth that resemble those of *A. m. baconi*, the base of the zygoma is above P^4-M^1 , and mandibular symphysis is long. The giant panda of this stage can be

regarded as *Ailuropoda*.

3) The expanding stage: Middle Pleistocene in age.

Representative type is *A. m. baconi*. Its chief characteristics are: the body size became larger, about two times of that of *A. microta*. The face breadth (bizygomatic breadth) is 250 mm, the lingual cingulum of the molars expand and is cuspidate with many dental facets, the mandibular symphysis is longer and more buttressed than that in *A. microta*, which indicates the masticatory muscle group is more developed. During this stage the panda's living radius became larger because of a more suitable climate and more abundant supply of bamboo. This is the expansion stage for the giant panda.

4) The declining stage: Late Pleistocene in age.

Representative type is the extant giant panda, *A. melanoleuca*. The body size is reduced and 1/7—1/8 smaller than that of *A. m. baconi*; the face breadth is only 216 mm, the mandibular symphysis is shorter and more buttressed than that of *A. m. baconi*, which indicates the masticatory muscle group is declining as compared with that of *A. m. baconi*. Many factors have conspired to make the number of pandas gradual reduction.

The mammalian faunas and climatic changes during late Pleistocene and Holocene in eastern China have been reviewed. Variations in climate were accompanied by rapid sea-level fluctuations during the latest glacial and post-glacial periods. Studies of the Penghu, Hsiaoanhai, and Shinnongjia faunas reveal that there was a widespread drop in air temperature during the late Pleistocene (15,000 to 10,000 year B.P.). During the cold stages mammals of North China, such as the woolly rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis*), mammoth (*Mammuthus* sp.), horse (*Equus ferus przewalskii*), roe deer (*Capreolus* sp.), *Scaptochirus* sp., and mole-rat (*Myospalax* sp.) migrated Southwards (Huang, 1985). The cooling of the climate and the competition with mammalian species of North China slowed the development of the giant panda during this periods (Late Pleistocene to Holocene).

The encroachment of human activities in particular has also greatly damaged the environment of the panda's former habitat and has thus reduced its existence range. According to recent investigations Chinese zoologists have known that it distributes in a limited area of the South of the Qin Ling Mountains in Shaanxi and Balang Mountains, the Great and the Lesser Xiang Hills and Liang Mountains in Sichuan now.

图 版 说 明

图 版 I

X光显示的大熊猫下颌骨骨小梁状况比较×1

Comparison of X ray, showing sparse or dense bone trabecula in mandible

A. *Ailuropoda melanoleuca baconi* (Woodward, 1915)

B. *Ailuropoda melanoleuca* (David, 1869)

图 版 II

大熊猫类 P⁴ 咀嚼面釉质层磨蚀状况比较 ×2000

Comparison of enamelum abrasion in P⁴

A. *Ailuropoda melanoleuca baconi* (Woodward, 1915)

B. *Ailuropoda microta* Pei, 1962

C. *Ailurarctos yuanmoensis* Zong, 1991.

D. *Ursus thibetanus* G. Cuvier, 1823

黄万波：大熊猫颅骨、下颌骨及牙齿特征在进化上的意义 图版 I



