

更新世大熊猫牙齿釉质的超微结构

赵资奎 李有恒

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

关键词 大熊猫 釉质 超微结构 更新世

内 容 提 要

本文应用扫描电镜研究了目前世界上已知的三种大熊猫——大熊猫小种和大熊猫巴氏亚种以及现生大熊猫的牙齿釉质的超微结构。总的看来,从更新世早期的大熊猫小种到现生的大熊猫,其釉柱的变化,是由粗逐渐变细,数量逐渐增多,柱间区的宽度变窄。这可能反映了大熊猫食性不断特化和咀嚼功能逐步加强。

从釉柱的形态和排列来看,大熊猫小种与现生大熊猫的亲缘关系,比它与大熊猫巴氏亚种更为密切;由此,大熊猫巴氏亚种可能不是现生大熊猫的直接祖先,进而提示,我国更新世中、晚期的大熊猫非止一个“种”(或亚种)。

一、前 言

牙齿釉质是生物体内最为坚硬和高度钙化的组织,其中的细微结构及超微结构,在石化过程中基本上都能完好保存下来。近十多年来,应用扫描电镜研究牙齿釉质的超微结构,已经积累了相当多的资料,取得了一定的进展。因此广泛和深入地研究化石牙齿内部的细微结构,特别是釉质的超微结构特征,对于探讨各类动物的起源和演化的问题,阐明牙齿结构与功能等方面的关系,肯定具有重要的科学意义。

现生的大熊猫是我国特产的、稀有珍贵的哺乳动物。根据古生物的研究,我国南方在更新世时期,有早期的大熊猫小种和中、晚期的大熊猫巴氏亚种两个类型。这些化石材料非常丰富,但都以单个的牙齿为主。由于材料不全,目前对于大熊猫的起源、分类、演化和有关问题的探讨,还存在着不同程度的争论,因此研究大熊猫牙齿的细微结构,可能有助于这些问题的解决。

1984年赵资奎等首次研究了更新世中、晚期大熊猫牙齿釉质的超微结构和氨基酸组成,为了进一步从地史角度探讨大熊猫牙齿釉质结构的变化规律,本文应用扫描电镜研究了目前已知的三种大熊猫牙齿釉质的超微结构。

本文照片是张文定同志摄制的,在此表示感谢。

二、材料简述和镜检样品制作方法

1. 本文研究的材料采用我国学术界现行的分类方法,即认为大熊猫属于独立的一科:

大熊猫科 (*Ailuropodidae*), 内有一个属, 即大熊猫属 (*Ailuropoda*)。其中现生的有一种, 即 *Ailuropoda melanoleuca*; 更新世有两种, 初期的为大熊猫小种 (*Ailuropoda microta*); 关于中、晚期的大熊猫, Matthew 和 Granger 在 1932 年曾给它命名为 *Ailuropus fovealis*, 这个名称曾较广泛通用; 本文采用王将克 (1974) 提出的用名 *Ailuropoda melanoleuca baconi*。现将本文研究的材料简述如下:

(1) 大熊猫小种 (*Ailuropoda microta* Pei)

产地 广西柳城楞寨山巨猿洞 (5704 地点)

M_2 其基本型式是 *Ailuropoda melanoleuca* 的 M_2 的缩小, 但牙面的附尖显著减少, 齿面纹络简单, 这主要不能看成是因为牙齿小型的缘故。下内尖与下次尖之间无瘤状附尖, 似仅从下次尖内侧壁的面上下分出三个浅沟, 分割成三个部份, 有似附脊。此牙牙根断失, 共两支, 向后生长。牙长: 16.6 毫米; 宽: 14.5 毫米; 高: 5.5 毫米。

(2) 大熊猫巴氏亚种 (*Ailuropoda melanoleuca baconi* Woodward)

产地 广西柳江穿山区木团乡白山岩洞 (5775 地点)

M_2 牙冠磨蚀轻微。牙根共两支, 都被啮齿类咬掉。牙冠四尖型。四个齿尖的顶端多已移至靠近牙齿边缘的附近。牙齿的内外侧之间, 已被瘤状小齿尖占据。牙齿长 29.0 毫米; 宽 24.2 毫米; 高 11.5 毫米。

下原尖与下后尖之间有纵向排列的大小约相等的 4、5 个小齿瘤。下内尖与下次尖之间则生出众多小齿瘤 (数目在 10 个以上), 各小瘤在顶部有互相融合的情况。

(3) 现生大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca* David)

M_2 从外观看, 基本上与大熊猫巴氏亚种的相同, 一般仅形体较小而已。齿冠上的齿尖分布也同于巴氏亚种, 但附尖或齿瘤较少。与大熊猫小种相较, 两者牙冠型式上有较大的差别。

2. 扫描电镜镜检样品制作步骤主要同于赵资奎等 (1984, p. 110) 所述, 但化学处理不同, 我们采用 Boyde 等 (1978, 1982) 及 Gantt (1979, 1983) 提出的用 0.074M 磷酸溶液蚀刻样品的抛光面约 30—60 秒钟, 最后将这些样品放在真空状态下用黄金喷镀 (约 400 埃), 便可在 JSM-T200-2 型扫描电镜 (10—15kV 加速电压) 下进行观察。

三、观察结果

在描述大熊猫牙齿釉质的超微结构特征时, 有必要作如下两点说明:

1. 哺乳动物牙齿釉质的基本结构单位是釉柱, 它由羟磷灰石晶体按一定的顺序排列组合而成。从形成过程看, 釉柱是由成釉细胞所产生的牙釉突 (即 Tomes 氏突) 经过一系列复杂变化之后形成的, 它起自釉牙本质界, 呈波浪形和放射状贯通釉质全层, 达到牙冠表面。根据 Boyde (1964, 1965, 1971, 1978) 的研究, 哺乳动物牙齿釉质的釉柱可以区分为三个主要类型以及它们的变体。这些类型在动物分类学上具有十分重要的意义 (Gantt 等, 1977; Gantt, 1980, 1983; Koenigswald, 1977, 1982; Lavelle 等, 1977)。

2. 研究釉质主要的问题是所看到的超微结构必须是三维的, 但是在进行图像的立体分析时, 它的重要性又不能过分强调。Boyde 在这方面做了不少工作 (Boyde, 1973;

Boyde 和 Ross, 1975; Boyde 和 Howell, 1977), 本文将根据他提出的扫描电镜图像分析程序来研究大熊猫牙齿釉质的超微结构。

(一) 大熊猫小种 (*Ailuropoda microta* Pei)

臼齿釉质在牙尖处一般都比较厚, 约在 1.0—1.1 毫米之间。从纵切面观察, 釉质的外表面大约有 20—25 微米厚, 釉柱常成纵行排列。除靠近牙颈部的釉质外, 整个釉质层中, 施氏明暗带非常明显。一般来说, 每条施氏带由 8—12 条釉柱组成。

在靠近外表面处, 釉柱的横切面一般呈圆形和多角形, 其长径平均为 7.41 微米, 短径平均为 5.30 微米。在 2400 平方微米的范围内大约含有 37—44 个釉柱, 釉柱之间有很发育的柱间质区, 其宽度为 0.8—2.2 微米。从横切面看, 这些围绕着釉柱的柱间质大体上成六角形环绕。所有这些特征表明, 这一部位的釉柱属 I 型(图版 I, 1)。

在上述表层釉质以下部份, 即釉质的中层, 釉柱横切面一般为较规则的六角形, 其平均长径为 8.74 微米, 平均短径为 5.62 微米, 比表层釉柱的大, 但柱间区宽度比表层的小, 约 0.5—0.8 微米。每 2400 平方微米含 39—50 个釉柱。这些釉柱排列特征同样属 I 型(图版 I, 2, 3)。

在靠近釉牙本质界处的釉质, 釉柱的横切面一般为圆形和多角形, 其长径平均为 5.20 微米, 短径平均为 4.30 微米, 比表层及中层的小。柱间区的宽度为 0.5—1.0 微米, 和釉质中层的差不多, 而比表层的窄。每 2400 平方微米约含 68—71 个釉柱。同样地, 这一部位的釉柱属 I 型。

综上所述, 大熊猫小种釉质的超微结构特征如下:

- (1) 釉柱的形态为 I 型。
- (2) 除表层和靠近釉牙本质界处的釉柱横切面形状较不规则外, 其余部位 (即中层) 的釉柱横切面形状一般为较规则的六角形。
- (3) 从釉柱横切面的直径大小可以看出, 釉柱的形状是内、外两端较细, 中部较粗; 如果从单位面积内所含釉柱数目来看, 则釉柱数由里向外逐渐减少(见表 1)。

表 1 大熊猫小种釉柱测量

	釉柱大小 (m μ)					釉柱密度 (数目/2400m μ^2)	釉柱横切 面形状	釉柱形态 (根据 Boyde 分类)
	测量个数	长 径		短 径				
		变异范围	平均	变异范围	平均			
表层釉质	50	6—9	7.41	3—7	5.30	37—44	圆形和多角形	I 型
中层釉质	50	8—10	8.74	5—7	5.62	39—50	六角形	I 型
近釉牙本质界处釉质	50	5—6	5.20	4—5	4.30	68—71	圆形和多角形	I 型

(4) 施氏明暗带比较明显,其宽度一般由 8—12 条釉柱组成。

(二) 大熊猫巴氏亚种 (*Ailuropoda melanoleuca baconi* Woodward)

臼齿牙尖处釉质的厚度为 2.2—2.3 毫米,施氏明暗带非常显著,其宽度一般由 8—16 条釉柱组成。

外表面处的釉柱横切面一般近乎圆形和多角形,平均长径为 6.94 微米,短径为 4.94 微米,柱间区较发育,其宽度为 0.5—1.0 微米,每 2400 平方微米含 46—58 个釉柱。从其排列特征来看,属 I 型釉柱。

在釉质中层,釉柱的形态和排列比较复杂,从横切面看,一般近似六角形,但不很规则,长径平均为 7.16 微米,短径为 5.12 微米。釉柱大小变异范围较大,排列也比较紧密,因此柱间质区有时不很明显;尽管如此,但从横切面仍可看出,柱间质完全包围着釉柱,大体上仍为六角形环带。可以认为,它们相当于 I 型釉柱(图版 II, 1)。此外,在中层釉质中,还有局部的釉柱具有圆形的“头部”和狭窄的“尾部”(图版 II, 2)。头部的晶体长轴大体上与釉柱长轴平行,移向尾部时,晶体长轴渐渐与釉柱长轴斜交。毫无疑问,这些釉柱应当属于第 III 型。

每 2400 平方微米含 54—72 个釉柱。

靠近釉牙本质界处的釉质,釉柱的横切面近乎圆形和多角形,其长径平均为 4.24 微米,短径平均 4.12 微米,釉柱完全为柱间质所围绕,柱间质区比较发育,其宽度为 0.8—1.5 微米。每 2400 平方微米含 92—98 个釉柱。很明显,这些釉柱属 I 型。

赵资奎等(1984)曾报告过,大熊猫巴氏亚种釉柱形态相当于 III 型,但是根据本文上述的观察,这种大熊猫的牙齿釉质的釉柱排列,应以 I 型为主,只有局部的釉柱属第 III 型。这种不同的观察结果,可能是前者用盐酸作为蚀刻剂,而且蚀刻时间比较长,结果在图像上产生了一些臆象,致使判断出现误差。现在根据 Boyde 等(1978, 1982)及 Gantt(1979, 1983)的研究和建议,本文采用 0.78M 磷酸溶液来处理样品抛光面。根据我们的对照观察,进一步证实,用上述的稀磷酸溶液处理样品抛光面 30—60 秒,效果最好。因此,

表 2 大熊猫巴氏亚种釉柱测量

	釉柱大小 (m μ)					釉柱密度 (数目/2400m μ^2)	釉柱横切 面形状	釉柱形态 (根据 Boyde 分类)
	测量个数	长 径		短 径				
		变异范围	平均	变异范围	平均			
表层釉质	50	5—8	6.94	4—6	4.94	46—58	圆形和多角形	I 型
中层釉质	50	5—10	7.16	4—7	5.12	54—72	不规则六角形	I 型及少量 III 型
近釉牙本质界处釉质	50	3—5	4.24	3—5	4.12	92—98	圆形和多角形	I 型

我们认为大熊猫巴氏亚种的釉质超微结构特征,应以本文的研究结果为准。

根据以上所述,大熊猫巴氏亚种牙齿釉质的超微结构特征总结如下:

- (1) 釉质主要由 I 型釉柱和少量的 III 型釉柱组成。
- (2) 釉柱的形态和大小(特别是中层釉质)的变异较大。釉柱由里向外变粗;单位面积内釉柱数目,由里向外逐渐减少(见表 2)。
- (3) 施氏明暗带很发育,每条带的宽度一般由 8—16 条釉柱组成。

(三) 现生大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca* David)

臼齿牙尖部釉质的厚度为 1.2—1.5 毫米,施氏明暗带非常明显,其宽度一般由 8—19 条釉柱组成。

靠近外表面处的釉柱横切面一般为近乎圆形和多角形,其长径平均为 5.06 微米,短径平均为 4.16 微米,柱间区比较明显,其宽度在 0.5—0.8 微米之间。每 2400 平方微米内含 68—76 个釉柱。这些釉柱同样相当于 I 型。

釉质中层的釉柱横切面一般呈六角形,比较规则,其长径平均为 6.20 微米,短径平均为 4.70 微米。釉柱之间充填的柱间质清晰可见,基本上为六角形圈环,圈环的宽度为 0.3—0.5 微米。每 2400 平方微米含 73—82 个釉柱。毫无疑问,这些釉柱同样属 I 型(图版 II, 3)。

在靠近釉牙本质界处,釉柱横切面和上述两种化石类型的相似,一般都近乎圆形和多角形,其长径平均为 3.96 微米,短径平均为 3.74 微米,柱间区比中层的明显,其宽度为 0.5—1.0 微米。每 2400 平方微米含 118—124 个釉柱。根据这些特征,它们同样属 I 型釉柱。

因此,现生大熊猫釉质的超微结构特征主要有:

- (1) 釉柱形态属 I 型。
- (2) 釉质中层的釉柱横切面一般为较规则的六角形。
- (3) 从釉柱横切面的直径大小来看,釉柱的形状是里、外两端较细,中部较粗;单位面

表 3 现生大熊猫釉柱测量

	釉柱大小 (m μ)					釉柱密度 (数目/2400m μ^2)	釉柱横切 面形状	釉柱形态 (根据 Boydc 分类)
	测量个数	长 径		短 径				
		变异范围	平均	变异范围	平均			
表层釉质	50	4—6	5.06	4—5	4.16	68—76	圆形和多角形	I 型
中层釉质	50	5—7	6.20	4—6	4.70	73—82	六角形	I 型
近釉牙本质界处釉质	50	3—5	3.96	3—4	3.74	118—124	圆形和多角形	I 型

积内釉柱个数由里向外逐渐减少(见表3),和上述两种化石类型的釉柱形状和分布情况大体相同。

(4) 施氏明暗带也很发育,每条带的宽度一般由8—19条釉柱组成。

四、讨 论

根据上面对目前已知的三种大熊猫牙齿釉质超微结构的观察和测量,可以先就以下两个问题简要地作些探讨。

1. 从上述的各种特征和比较中可以看出,在大熊猫的演化过程中,釉质超微结构的变化似乎有一定的规律。例如根据表1、2、3、所列举的釉柱大小测量统计的结果,大熊猫小种釉柱总平均数字是:长径为7.12微米,短径为5.07微米,大熊猫巴氏亚种则相应为6.11微米和4.73微米,而现生大熊猫只有5.07微米和4.20微米。因此,总的看来,由大熊猫小种到大熊猫巴氏亚种,而后到现生大熊猫,釉柱演化的趋势是由粗逐渐变细;而单位面积釉柱的密度,则是逐渐增大。另一方面,釉柱之间的柱间区宽度大致也相对地变窄。可以认为,这种发展的趋势是大熊猫食性的特化和咀嚼功能逐步加强的结果。

根据现有的资料,食物的物理性质是决定哺乳动物牙齿的结构类型的主要因素。大熊猫是由肉食的祖先类型演化而来的;由于食性的转化,臼齿齿冠变宽,到了更新世初期的大熊猫小种,牙齿的基本结构型式已稳定下来,然而,在更新世时期,为了进一步适应以吃植物性食物为主的咀嚼功能的转变,它们牙齿结构形式的变化还是明显的。同时,由更新世初期到更新世中、晚期,臼齿齿冠继续增大,到了现生大熊猫,其牙齿比大熊猫巴氏亚种的又略小一些(裴文中,1962;王将克,1974)。非常有趣的是,它们的釉质超微结构在某些方面,如上述也发生了相应的变化。可以认为,这些变化逐步增强了大熊猫牙齿釉质的坚硬度和韧度,从而增强了牙齿对抗咀嚼压力的能力。

2. 直到目前为止,有关大熊猫的演化过程,传统的看法就是现生大熊猫直接由更新世中、晚期大熊猫(即大熊猫巴氏亚种)发展而来的,而大熊猫巴氏亚种则是由更新世早期的大熊猫小种直接演化来的。这种看法似乎已成定论(裴文中,1962,1974;朱靖1974;王将克,1974)。然而,根据本文研究结果,大熊猫小种和现生大熊猫牙齿釉质由I型釉柱组成(图版I,1,2,和3;图版II,3),但是大熊猫巴氏亚种的牙齿釉质主要由I型釉柱及少量III型釉柱组成(图版II,1,2),这说明现生大熊猫与大熊猫小种之间的亲缘关系,比它与大熊猫巴氏亚种者更为接近。因此,有理由可以认为,本文研究的大熊猫巴氏亚种,可能不是现生大熊猫的直接祖先。

根据现有的资料,大熊猫小种和现生大熊猫,在生活环境上似乎有某些共同点。单就地理分布来说,现生大熊猫主要分布于我国西南高山的一隅,而更新世初期的大熊猫小种,到目前为止,发现其化石的地点寥寥无几,除广西的巨猿洞外,仅有一、两个地点,分布在长江三峡地区和贵州省¹⁾境内,且目前的海拔高程也较大。更新世中、晚期的大熊猫,广泛分布于我国长江以南各地的平原和山区,以及邻国缅甸等地;在长江以北,秦岭地区也

1) 作者感谢许春华同志给予观看此地点的化石。

有零星分布。它们的化石,数量众多,过去通常把它们归于一个亚种,但是以其大量繁衍的程度和延续的时间之而言,在这一类群中,很可能包含有在釉质超微结构方面更接近大熊猫小种和现生大熊猫的种类,也就是说,在我国更新世中、晚期的大熊猫可能不止一个“亚种”(或“种”)。关于这个问题,还有待于进一步从宏观和微观的系统研究中去解决。

(1986年9月3日收稿)

参 考 文 献

- 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。
- 朱靖, 1974: 关于大熊猫地位分类的讨论。动物学报, 20(2), 174—187。
- 裴文中, 1962: 广西柳城巨猿洞及其它山洞的第四纪哺乳动物。古脊椎动物与古人类, 6(3), 211—218。
- , 1974: 大熊猫发展简史。动物学报, 20(2), 188—190。
- 赵资奎、王将克、洪华华、钟月明, 1984: 大熊猫臼齿釉质的超微结构和氨基酸组成。古脊椎动物学报, 22(2), 109—116。
- Boyde, A., 1965: The structure of developing mammalian dental enamel. In Fearhead, R. W. and Stack, M. V. eds., *Tooth Enamel*, 163—167, Bristol, Wright.
- , 1971: Comparative histology of mammalian teeth. In Dahlberg, A. ed., *Dental Morphology and Evolution*. 81—93, Chicago, University of Chicago Press.
- , 1973: Quantitative photogrammetric analysis and qualitative stereoscopic analysis of SEM images. *J. Microscopy*, 98, 452—471.
- , 1978: Development of the structure of the enamel of the incisor teeth in the three classical subordinal groups of the Rodentia. In Butter, P. M. and Joysey, K. A. eds., *Development, Function, and Evolution of Teeth*, 43—58. New York, Academic Press.
- Boyde, A. and P. G. T. Howell, 1977: Taking, presenting and treating stereo data from the SEM. *SEM*, 1977 (I), 571—579.
- Boyde, A., S. J. Jones, and P. S. Reynolds, 1978: Quantitative and qualitative studies of enamel etching with acid and EDTA. *SEM*, 1978 (II), 991—1002.
- Boyde, A. and L. Martin, 1982: Enamel microstructure determination in hominoid and cercopithecoid Primates. *Anatomy and Embryol*, 165, 193—212.
- Boyde, A. and H. F. Ross, 1975: Photogrammetry and the SEM. *Photogram: Record*, 8, 408—457.
- Gantt, D. G., 1979: A method of interpreting enamel prism patterns. *SEM* (II), 491—496.
- , 1980: Implications of enamel prism patterns for the origin of New World Monkeys. In Ciochon, R. L. and A. B. Chiarelli, eds., *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift*, 201—217, Plenum, New York.
- , 1983: The enamel of Neogene hominoids—Structural and phyletic implications. In Ciochon, R. L. and R. S. Corrucini, eds., *New Interpretations of Ape and Human Ancestry*, 249—298, Plenum Press, New York and London.
- Koenigswald, W., 1982: Enamel structure in the molars of Avicolidae (Rodentia, Mammalia), a key to functional morphology and phylogeny. In Kurtén, B. ed., *Teeth: Form, Function, and Evolution*. 109—122, Columbia University Press, New York.
- Lavelle, C. L. B., R. P. Shellis, and D. F. G. Poole, 1977: Evolutionary Changes to the Primate Skull and Dentition, Chapter 5: The calcified dental tissues of primates. 197—279, Thomas Springfield, Illinois.

THE ULTRASTRUCTURE OF THE ENAMEL IN THE GIANT PANDA OF PLEISTOCENE

Zhao Zikui Li Youheng

(*Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica*)

Key words Ailuropoda; Enamel; Ultrastructure; Pleistocene

Summary

Enamel ultrastructures in the molar teeth of the giant panda, including *Ailuropoda microra* of the Early Pleistocene, *Ailuropoda melanoleuca baconi* of the Middle and Late Pleistocene and a living form, *Ailuropoda melanoleuca*, have been investigated by scanning electron microscopy. Transverse and longitudinal sections of enamel were made in order to evaluate shape, size and arrangement of the prisms. The sections were etched then with 0.074 M H_3PO_4 for 30—60 sec. Our investigations have shown certain features of the enamel which allow us to recognize differences among *Ailuropoda* on the basis of examination of large areas of the enamel. The results are summarized below.

Ailuropoda microra Pei

The prism cross-section is entirely of Pattern I of Boyde's classification (Plate 1, 1, 2 and 3).

In the superficial layer, the enamel prisms are sub-circular and polygonal, with the average diameters 7.41 μm in length and 5.30 μm in width. The prisms are hexagonally packed, with complete boundaries called interprismatic region which are wide, about 0.8—2.2 μm . The number of prisms in 2400 μm^2 is varying from 37 to 44.

In the intermediate layer, the enamel prisms are hexagonal and show some regularity in shape. The average long and wide diameters of the prisms are 8.74 μm and 5.62 μm respectively. The interprismatic regions are distinct about 0.5—0.8 μm wide and the prism density of 2400 μm^2 is 39—50.

The prisms near the enamel-dentine junction are generally sub-circular to polygonal-shaped which is similar to that obtained in the superficial layer mentioned above. The average diameters of the prisms are 5.20 μm in length and 4.30 μm in width, and the prisms are separated by interprismatic regions about 0.5—1.0 μm wide. The number of the prisms in 2400 μm^2 ranges from 68 to 71.

Longitudinal sections show Hunter-Schreger bands very clear.

Ailuropoda melanoleuca baconi Woodward

In the superficial layer, the cross-section of the enamel prisms is sub-circular or polygonal which resembles Pattern I of Boyde's classification. The average diameters of the prisms are 6.94 μm in length and 4.94 μm in width. The interprismatic regions are usually distinct (0.5—

1.0 μm wide). The number of the prisms in 2400 μm^2 ranges from 46 to 58.

In the intermediate layer, the prism cross sectional shape is predominantly of Pattern I organization but with localized areas of Pattern III (Plate II, 1 and 2). They have the average diameters of 7.16 μm in length and 5.12 μm in width. The prism density of 2400 μm^2 is 54—72.

Near to the enamel-dentine junction, the cross section of the enamel prisms is generally sub-circular to polygonal. These prisms are separated by interprismatic regions about 0.8—1.5 μm wide. In accordance with Boyde's classification, the arrangement was defined as Pattern I. The average diameters of the prisms are 4.24 μm in length and 4.12 μm in width. The number of the prisms in 2400 μm^2 varies from 92 to 98.

Longitudinal sections confirm the observation that Hunter-Schreger bands are very well marked.

Ailuropoda melanoleuca David

The prism pattern in this species more closely resembles Pattern I (Plate II, 3) as is seen in *Ailuropoda microta*.

The enamel prisms near the superficial layer are subcircular and polygonal, with the average diameters 5.06 μm in length and 4.16 μm in width. The interprismatic regions are a width of 0.5—0.8 μm and the number of the prisms in 2400 μm^2 varies from 68 to 76.

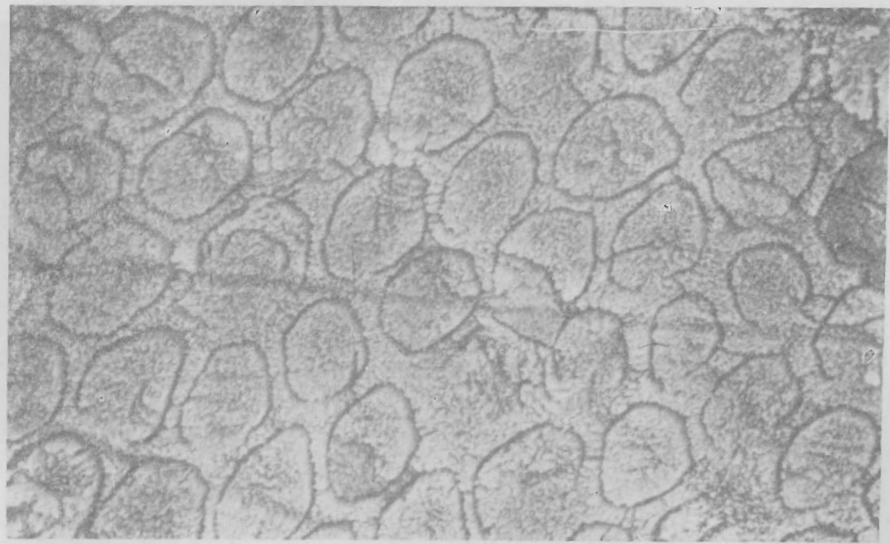
In the intermediate layer, the enamel prisms are rather regular hexagonal which is similar to that obtained in the intermediate layer of the enamel of *Ailuropoda microta*, but the width of the interprismatic regions is narrower, about 0.3—0.5 μm . The average diameters of the prisms are 6.20 μm in length and 4.70 μm in width. The number of the prisms in 2400 μm^2 ranges from 73 to 82.

The prisms near the enamel-dentine junction are sub-circular and polygonal, with the average diameters 3.96 μm in length and 3.74 μm in width. The interprismatic regions are distinct, about 0.5—1.0 μm wide. The number of the prisms in 2400 μm^2 is 118—124.

Longitudinal sections show Hunter-Schreger bands developed.

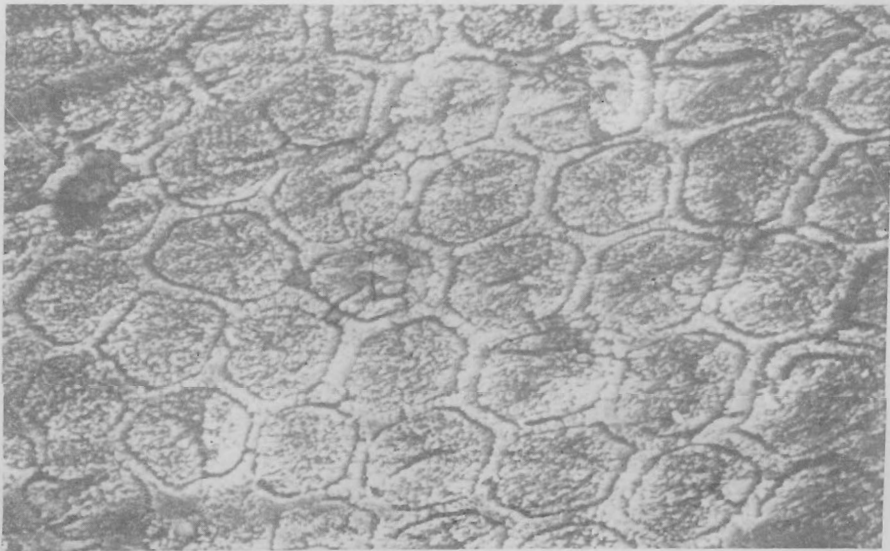
On the basis of the foregoing results, we can see that there is a significant evolutionary trend in the enamel microstructure of the giant panda. From *Ailuropoda microta* through *Ailuropoda melanoleuca baconi* to *Ailuropoda melanoleuca*, the enamel prisms gradually change thin, the number of the prisms (per unit area) gradually increases and the interprismatic region decreases relatively. These are considered to be the result of an adaptation to the diet that required increased crushing and grinding.

From the enamel prism pattern *Ailuropoda microta* and *Ailuropoda melanoleuca* show consistently a Pattern I organization. However, the enamel in *Ailuropoda melanoleuca baconi* was found to be predominantly Pattern I organization but with localized areas of Pattern III. It appears that *Ailuropoda melanoleuca* shows closer affinities to *Ailuropoda microta* than to *Ailuropoda melanoleuca baconi*. Thus we may assume that *Ailuropoda melanoleuca baconi* could not be the direct ancestral form of *Ailuropoda melanoleuca*. However, before definitive statements can be made regarding the exact phyletic relationships an intensive study combining macrostructure with microstructure of the teeth of Pleistocene and living giant panda must be conducted to establish the full taxonomic potential of tooth structure.



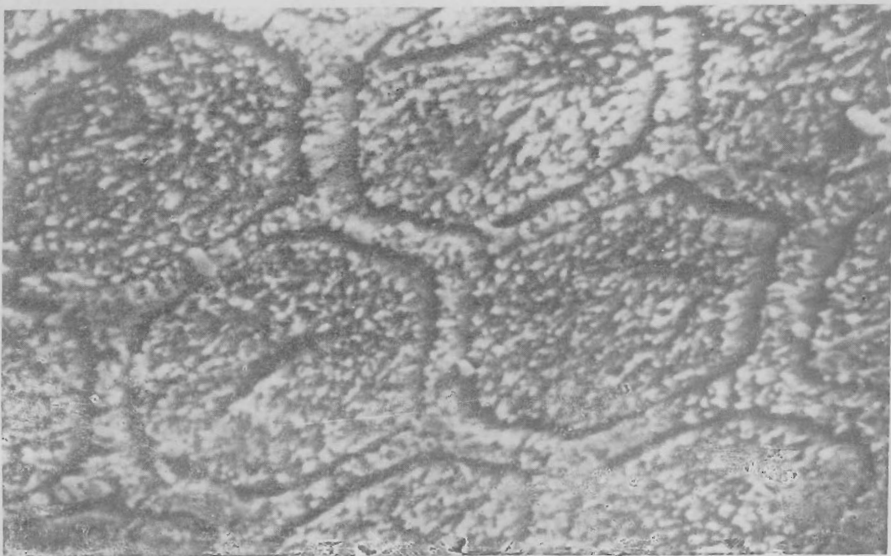
1

5 μ



2

5 μ



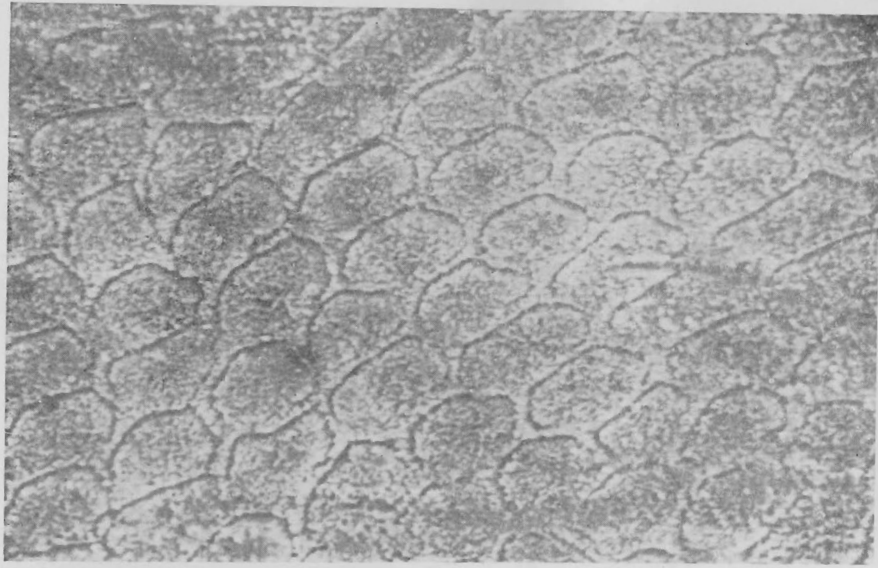
3

2 μ

1. 大熊猫小种第二下臼齿表层釉质的釉柱横切面 (no. 4009). Part of a transverse section of the enamel in the superficial layer from the lower second molar of *Ailuropoda microta*;

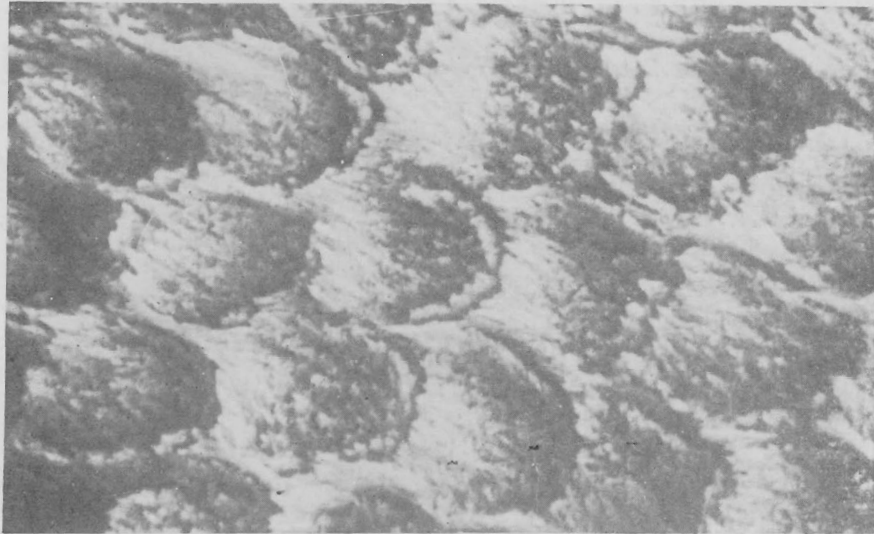
2. 大熊猫小种第二下臼齿中层釉质的釉柱横切面 (no. 1125). Part of a transverse section of the enamel in the intermediate layer from the lower second molar of *Ailuropoda microta*;

3. 图2的高倍放大 (no. 1110). High magnification of Fig. 2



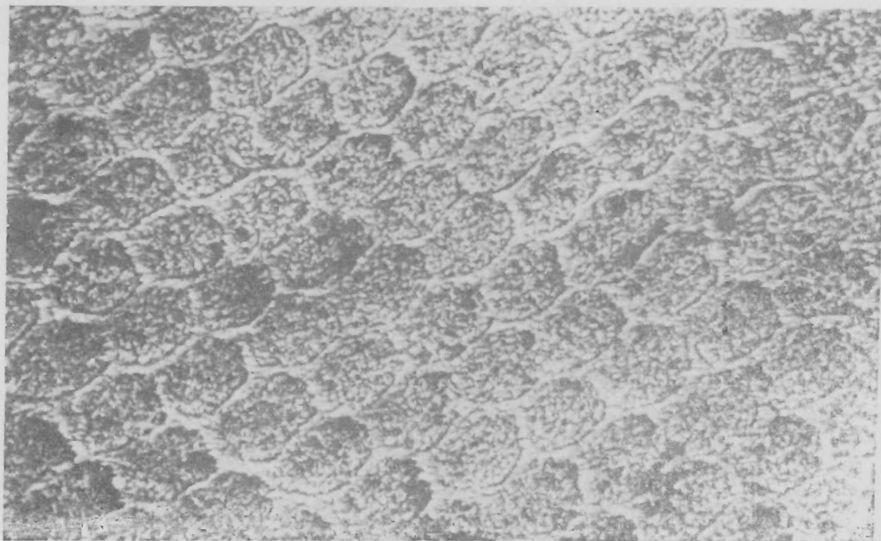
1

5 μ



2

5 μ



3

5 μ

1.大熊猫巴氏亚种第二下臼齿中层釉质的釉柱横切面 (no. 1133). Part of a transverse section of the enamel in the intermediate layer from the lower second molar of *Ailuropoda melanoleuca baoni*;
2.大熊猫巴氏亚种第二下臼齿中层釉质的釉柱横切面 (no. 4014). Part of a transverse section of the enamel in the intermediate layer from the lower second molar of *Ailuropoda melanoleuca baoni*;
3.现生大熊猫第二下臼齿中层釉质的釉柱横切面 (no. 4013). Part of a transverse section of the enamel in the intermediate layer from the lower second molar of *Ailuropoda melanoleuca*