

中国矮马与普氏野马的亲缘关系

邓 涛

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044)

摘要 产于中国西南山地的矮马是一种珍贵的资源, 它的优良品质可以与原产于设得兰群岛的欧洲矮马媲美。本文研究了产自广西德保的中国矮马骨骼标本, 通过与欧洲矮马的对比, 发现它们之间在头骨、颊齿和肢骨上都存在较大的差异, 显然亲缘关系较远。而中国矮马与普氏野马的头骨在比例上却相当一致, 头骨在马属的系统演化中具有非常重要的意义, 因此, 这一结果证明中国矮马与普氏野马有密切的亲缘关系。尽管从汉代起中国已广泛引入西方马种, 但起源于普氏野马的本地马种仍然在一定地区得以保存, 中国矮马即是在特殊环境下继承了普氏野马矮化突变基因的后代。

关键词 中国矮马, 普氏野马, 亲缘关系, 头骨

70年代末, 王铁权在广西壮族自治区靖西县发现了第一匹中国矮马(♀, 7岁, 体高为0.925m), 以后的调查证明这种矮马不是孤立的个体, 而是群体, 在云南、贵州、四川、陕西的不同地点也发现类似的矮马资源, 这是一种比较稀有的资源, 其数目在整个西南马中占1%以下。中国矮马的体高平均为0.99m, 多分布在西南山地亚热带条件下交通不便的封闭山区, 海拔一般为500~1500m, 气候炎热潮湿, 植物繁茂, 水源充足。矮马资源(1.0m级)在世界上仅存于英国, 因此, 中国矮马在西南地区的存在就显得非常珍贵^[1]。

中国矮马有悠久的历史, 从2000多年前的汉代起就见于记载, 当时称为“果下马”, 指马非常矮小, 可以在果树下行走。与中国的时间大致相当, 英国在公元前54~55年开始有矮马的记载, 今天英国的设得兰矮马成为世界知名的矮马, 在欧洲矮马中最具有代表性, 而广西德保的矮马类型在中国矮马中最标准。中国矮马与欧洲矮马尽管体高相似, 但存在较大的区别, 亲缘关系较远, 本文将通过骨骼对比研究中国矮马的起源。

1 中国矮马的头骨和颊齿性状

我们详细观察了中国矮马的头骨标本, 标本产自广西德保巴头乡多美屯, 为7岁的雄性个体, 身高1m, 编号为DB97-01, 由王铁权先生提供。

头骨 颌前骨极光滑平坦, 鼻骨游离部中缝分离, 鼻骨一半处有明显的收缩, 背面圆隆。额骨顶面平, 中央有极轻微的凸隆, 额嵴直向后伸, 在副乳突水平相交, 眶上孔左右各1个。枕嵴窄, 底部发散, 后缘平直, 整个枕嵴呈梯形。鼻切迹较深, 在P²后尖水平, 眶下孔在P⁴中附尖水平, 面嵴较高耸, 其前端在M¹前附尖水平。眼眶圆, 泪结节显著, 眼眶前上角有一深切迹, 眶后缘稍外突, 眶上缘收缩。颧突窄, 外耳道开口小。硬腭极宽, 内鼻孔大, 其前缘平直, 在

* 收稿日期 2000-04-24。

M^2 原尖水平 ,腭管前孔在 M^3 原尖中凹水平。颞颥短而靠近外侧 ,关节后突极低矮 ,横长而薄 略为内倾。枕颥间切迹开阔 翼谷狭谷宽大、较浅。下颌骨的颏孔小而圆 ,靠近齿缺后部 ,开口向外前方。水平枝下缘平直 ,血管切迹很深。

颊齿 dP^1 存在 P^2 端附尖阔锥形 ;上颊齿原尖较短 ,舌缘平直或有极浅的中凹 ,马刺发达 ,褶皱少 ,原脊刺和后窝刺不发育 无次尖收缩 ,次尖沟浅 ,前、后尖都近方形 ,前、中附尖大小相似 ,顶部突起 ,无凹陷 ; M^3 后缘开放 ,具孤立的釉质环。下颊齿内谷为带角的 U 形 ,下后尖呈带柄的圆球形 ,下后附尖延长成窄三角带状 ,外谷较长 ,深入双叶颈内 ,但尚未与内谷底接触 ,下臼齿的双叶颈很宽 ;下马刺较弱 在下臼齿上可以见到 ;下内尖方形 ,无鸟喙状突起 ,前、后谷底平或轻微隆突。

作者在法国巴黎的国家自然历史博物馆详细观察了欧洲矮马的骨骼标本 ,发现在中国矮马和欧洲矮马之间存在明显的性状差异。欧洲矮马的鼻骨逐渐变尖 ,没有明显的收缩 ,鼻骨顶部平 ,后部沿中缝有轻微的凹陷 ,额骨纵向隆起 ,脑颅后部为一非常陡的倾斜面 ,颞嵴不相交 ,嵴间有非常宽的距离 ,最窄处也达 12mm ;鼻切迹较浅 ,在 P^2 中附尖水平 ,腭管前孔靠前 ,在 M^2 原尖前端水平 ;下颌骨的颏孔扁长形 ,开口直指外方 欧洲矮马没有 dP_1 ;从刺式看 ,中国矮马的上颊齿没有原脊刺 ,而欧洲矮马除 M^2 外 ,全部发育原脊刺 ,欧洲矮马的后窝刺也远比中国矮马发育 欧洲矮马上颊齿的原尖扁长 ,舌缘凹陷 ,常成两个波状起伏 ,下颊齿与中国矮马较为相似 ,仅下马刺更发达。

2 中国矮马头骨的测量与对比

中国矮马与欧洲矮马不仅有明显的形态区别 ,它们的度量也存在较大差异(表 1) ,各部分的比例也不相同 ,因此 ,中国矮马与起源于普通马(*Equus caballus*)的欧洲矮马之间亲缘关系较远。曾分布于中国新疆地区和蒙古科布多盆地、现在已在野外绝迹的普氏野马(*Equus przewalskii*)也曾是家马的一个祖先 ,中国矮马是否与它有更近的亲缘关系呢 ?我们来分析中国矮马、欧洲矮马和普氏野马头骨的相似性。

头骨在马属中具有重要的分类意义 ,因为马属颊齿存在较大的个体差异 ,其中有些特征对于分类的鉴定是够恒定的 ,但是有些特征在研究系统发生关系方面是不可靠的 ,而头骨具有很好的稳定性^[4,5]。我们根据 Eisenmann 提出的头骨对比方法 ,选择最重要的 14 项数据进行对比 ,这 14 项分别相当于表 1 中的第 2、3、4、5、9、10b、13、16、17、17b、20、23、25、28 项^[2] ,为便于和国外的资料对比 ,在图中的顺序有所调整。对比的方法是以蒙古野驴的一个亚种(*Equus hemionus onager*)为标准求得各项的比值 ,在此基础上作对数处理 ,然后制成图 1 ,其中包括中国矮马、欧洲矮马和普氏野马的曲线。这种比率图非常有用 ,因为它能同时表达出尺寸和比例上的差别 图中的 0 线以 16 个现代 *E. h. onager* 的头骨测量为标准做成 ,当两个头骨在比例上相似时 ,它们的曲线将是平行的 ,凡大于 *E. h. onager* 的头骨测量值将位于 0 线之上 ,反之 ,将位于 0 线之下。

从图 1 中我们可以看到 ,中国矮马与来自设得兰群岛的欧洲矮马是非常不同的 ,首先在尺寸上存在差别 ,中国矮马的枕嵴宽、眼前线长、犁骨长、吻宽、颜面高、内鼻孔长等都小于欧洲矮马 ,而中国矮马的腭长、吻长都远大于欧洲矮马 ;其次 ,从中国矮马和欧洲矮马的两条曲线看 ,它们

表1 中国矮马、欧洲矮马和普氏野马头骨的测量与对比
Table 1 Skull measurements and comparisons of the Chinese and European miniature ponies and *E. przewalskii*

| 测 量 项 Measure | 中国矮马 Chinese miniature pony DB 97-01 | 欧洲矮马 European miniature pony AC 1937-51 | 普氏野马 <i>E. przewalskii</i> n=20 |
|---|---|--|---------------------------------------|
| 1 基底长 Basilar length | 375 | 372 | 475.6 |
| 2 腭长 Palatal length | 205 | 193 | 259.4 |
| 3 犁骨长 Vomerine length | 74.5 | 85 | 101.5 |
| 4 犁骨后长 Post-vomerine length | 98 | 98 | 118.4 |
| 5 吻长 Muzzle length | 105 | 90 | 127.8 |
| 6 齿槽间隙长 Length of diastema | 70 | 57 | 95.8 |
| 7 前臼齿列长 Premolar length | 75 | 80 | 91 |
| 7b 臼齿列长 Molar length | 63 | 68 | 75.8 |
| 8 上颊齿列长 Upper cheek teeth length | 135 | 145.3 | 166.8 |
| 9 内鼻孔长 Choanal length | ~50 | 56.5 | 61.1 |
| 10 内鼻孔最大宽度 Greatest choanal breadth | 43 | 45 | 51.8 |
| 10b 内鼻孔最小宽度 Minimal choanal breadth | 39 | 38.5 | 44.2 |
| 11 面嵴末梢处头骨宽 Breadth between facial crests | 127 | 126.5 | 156.4 |
| 12 P ² 至枕大孔距离 Distance between basion and P ² | 273 | 286 | 352.1 |
| 13 额宽 Frontal breadth | 163 | 162 | 210.4 |
| 14 颧骨间宽度 Bizygomatic breadth | 158 | 164 | 199.9 |
| 15 颅骨宽 Greatest cranial breadth | 90 | 97 | 103.1 |
| 16 枕嵴宽 Breadth of supra-orbital crest | 51 | 59 | 65.3 |
| 17 吻宽 Muzzle breadth | 52 | 53 | 63.4 |
| 17b 吻部最小宽度 Minimal muzzle breadth | 33 | 35.5 | 42.3 |
| 18 头骨全长 Vertex length | 395 | 414 | 523.8 |
| 19 颧弓宽 Infra-orbital height | 5.5 | 4.8 | 9.8 |
| 20 外耳道外高 Height of external auditory meatus | 10.5 | — | 12.9 |
| 21 眼眶前后径 Anterior-posterior diameter of orbit | 50.5 | 56 | 62.3 |
| 22 眼眶上下径 Dorso-ventral diameter of orbit | 49 | 50 | 55.9 |
| 23 眼前线 Anterior ocular line | 283 | 293 | 373.6 |
| 24 眼后线 Posterior ocular line | 148 | 150 | 192.1 |
| 25 P ² 前缘颜面高 Facial height in front of P ² | 66.5 | 75 | 100.8 |
| 26 M ¹ 前缘颜面高 Facial height between P ⁴ and M ¹ | 83 | 105 | 131.8 |
| 27 M ³ 后缘颜面高 Facial height behind M ³ | 89 | 101 | 134 |
| 28 颅骨高 Cranial height behind orbits | 80 | 82.5 | 97.7 |
| 29 枕髁宽 Breadth of occipital condyles | 62 | 61 | 77.4 |
| 30 枕大孔横径 Breadth of foramen magnum | 28 | 28.5 | 34.9 |

注 测量项编号据文献[2]。普氏野马测量数据据文献[3]。AC1937-51为雌性,年龄约7岁。普氏野马全部为成年个体,包括雌性和雄性。

Note: The measure numbers are according to Reference 2. The data of *E. przewalskii* come from Reference 3. AC 1937-51 is female and about 7 years. All *E. przewalskii* are adult, including female and male specimens.

是不平行的,特别是第2、5和9、20测量项处的趋势完全相反,说明中国矮马和欧洲矮马有完全不同的头骨轮廓。另一方面,对比普氏野马的头骨曲线,可以明显看出,中国矮马虽然在尺

寸上比普氏野马小得多,但两条曲线的趋势却是惊人地一致,这说明中国矮马与普氏野马的头骨有极其相似的比例,显示它们之间密切的亲缘关系。中国矮马为长腭长吻型,而不同于欧洲矮马的短腭短吻型,中国矮马显然是继承了普氏野马长腭长吻的特点。中国矮马和普氏野马一样,内鼻孔的长度相对要小得多,而欧洲矮马则与它们相反,具有相对较长的内鼻孔。根据Allen法则,短吻适应于寒冷的气候,这正与欧洲矮马原产于高纬度的设得兰群岛一致,而长吻的中国矮马则生活于亚热带温暖甚至炎热的中国西南地区。

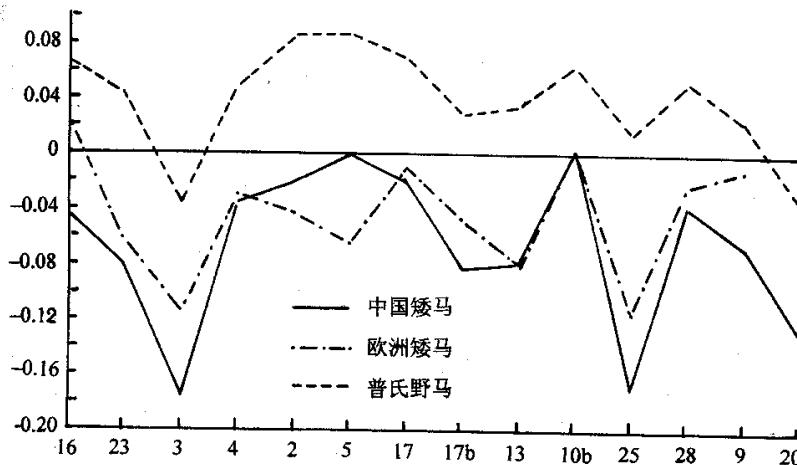


图1 中国矮马、欧洲矮马和普氏野马的头骨测量比率曲线

Fig. 1 Ratio diagrams of the cranial measurements of the Chinese and European miniature ponies and *E. przewalskii*

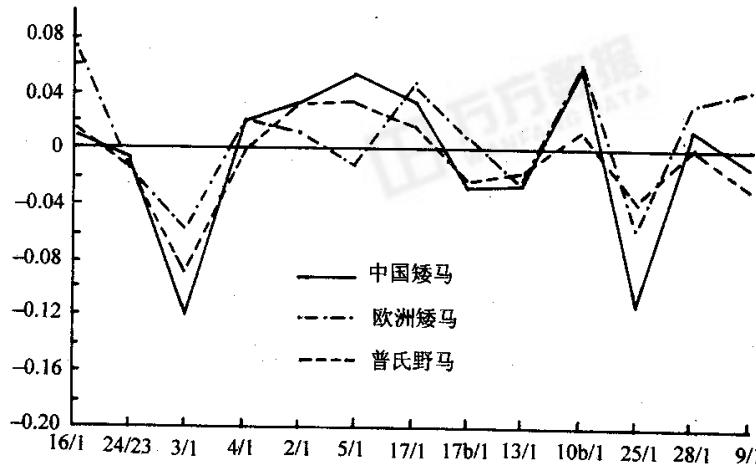


图2 中国矮马、欧洲矮马和普氏野马的头骨相对比例比率曲线

Fig. 2 Ratio diagrams of the cranial proportions of the Chinese and European miniature ponies and *E. przewalskii*

图2显示中国矮马、欧洲矮马和普氏野马头骨的内部比例对比曲线,再次证明中国矮马与普氏野马有相同的比例,且一致地不同于欧洲矮马。进一步还可以看到,从相对比例来说,中国矮马的吻长不仅远大于欧洲矮马,也大于普氏野马,普氏野马生活的自然区域在北纬45°左右的蒙古科布多和中国新疆的边界附近,正好处在欧洲矮马和中国矮马的分布纬度之间。

3 中国矮马的亲缘关系

解德文等比较了产自云南的中国矮马和普通马(*E. caballus*)头骨,标本全部来自云南昭通和文山。矮马和普通马各6匹,矮马平均身高为0.99m,普通马平均身高为1.09m。这些矮马的尺寸与德保的标本(1m)非常接近。通过对比,他们也发现中国矮马与普通马有很大的不同。除了中国矮马头骨的各个测量项明显小于普通马以外,最重要的还在于各部分的比例也明显不同,特别是用基底长、全头高、枕嵴高分别与其他部分测量值相比的百分值,差异显著性检验达到显著或极显著,反映中国矮马的头骨比例不同于普通马。但他们认为分布于西南地区的中国矮马起源于云南马(*E. yunnanensis*)^[6]这一观点是错误的。云南马是第四纪时期广泛分布于华南地区的一种化石马类,其下领齿内谷呈典型的V形,代表它是一种stenonid型真马,与下领齿内谷呈U形的caballoid型真马是两个明显不同的进化谱系^[7]。因此,caballoid型的中国矮马不可能是stenonid型的云南马的后代。

与起源于普通马的欧洲矮马不同,中国矮马与普通马的亲缘关系较远,而与普氏野马有密切的亲缘关系。现在世界上的绝大多数家马起源于南俄平原的野马,即所谓的鞑靼野马(*Tapan*,*E. gmelini*),普通马和鞑靼野马也属于caballoid型。就目前所知,家马是在新石器时代晚期开始时被驯化的,确切时间约6ka B.P.。欧洲最早的家马化石发现于乌克兰的第聂伯河沿岸,其特征很明确地显示源自鞑靼野马^[8]。鞑靼野马最后在1851年绝灭^[9]。在东亚的干旷草原,普氏野马也被驯化,中国早期的家马很明显来自普氏野马,西周车马坑和商代墓葬的马类骨骼以及秦始皇兵马俑的战马造型都表明中国早期的家马与普氏野马非常相似。到了汉代,在汉武帝时期,张骞出使西域,在位于今日土库曼斯坦境内发现了大宛马,回国后,他向汉武帝提出了引进大宛马的计划,得到汉武帝的采纳,大宛马就是所谓的“汗血马”,也称为“天马”,它是南俄平原家马的后代,也就是鞑靼野马的后代,比从普氏野马驯养的家马要高大强壮,从汉代的出土文物中可以窥见当时的马匹已不同于秦代大头、体型结实但粗壮迟钝的蒙古马造型,而是一种细头、体大形轻而颈部弯曲的新形象。在甘肃武威出土的“马超龙雀”造型即是其典型代表。但源自普氏野马的中国家马并没有被完全取代,例如今日蒙古马的乌珠穆沁品种基本上没有受到外血的影响^[10],产自西南地区的中国矮马显然也是源自普氏野马的中国家马的后代,是*E. przewalskii*的一个亚种或家养矮化品种,而欧洲矮马是*E. caballus*的矮化品种,它们是同属的不同种。至于中国矮马的成因,王铁权已有详细论述,主要原因包括普氏野马矮性突变基因的历史继承、产地交通不便使与正常马种杂交机会减少以及生态条件利于矮小性保存等^[1]。

参 考 文 献

- 1 王铁权.中国的矮马.北京 北京农业大学出版社,1992.1~125
- 2 Eisenmann V. Comparative osteology of modern and fossil horses, half-asses and asses. In: Meadow R H et al (eds). Equids in the Ancient World. Wiesbaden Dr. L. R. Verlag, 1986. 67~116
- 3 Eisenmann V. Les chevaux (Equus sensu lato) fossiles et actuels : cranes et dents jugales supérieurs. Cahiers Pale-

- ontol. edit. CNRS ,1980. 1~186
- 4 Azzaroli A. The genus *Equus* in Europe. In :Lindsay E H ,et al(eds). European Neogene Mammal Chronology. New York :Plenum Press ,1990. 339~356
- 5 Azzaroli A ,Voorhies MR. The genus *Equus* in North America ,the Blancan species. Palaeont Ital ,1993 ,80 :175~198
- 6 解德文 ,吕绎如 ,罗启龙 ,等. 云南矮马和普通马头骨的比较研究. 云南兽牧兽医 ,1995 (增刊) 22~25
- 7 邓涛 ,薛祥煦. 重论真马(*Equus* 属)首次出现可作为第四纪下限的标志. 地层学杂志 ,1997 ,21(2):109~116
- 8 Levine M A. Dereivka and the problem of horse domestication. Antiquity ,1990 ,64 :727~740
- 9 MacFadden B J. Fossil Horses :Systematics ,Paleobiology ,and Evolution of the Family Equidae. Cambridge :Cambridge Univ. Press ,1992 ,1~369
- 10 甘肃农业大学. 养马学. 北京 :农业出版社 ,1981. 1~303

PHYLOGENETIC RELATIONSHIP OF THE CHINESE MINIATURE PONY TO *EQUUS PRZEWALSKII* (PERISSODACTyla EQUIDAE)

Deng Tao

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology ,Chinese Academy of Sciences ,Beijing 100044)

Abstract

The miniature pony from the southwestern mountains in China is a very valuable resource ,and its fine quality can compare favorably with the European miniature pony whose native haunt is in Shetland Islands. The skeleton of the Chinese miniature pony from Debao County ,Guangxi Autonomous Region is studied in detail. Comparing with the European miniature pony ,the great differences of skulls ,cheek teeth and limb bones are found between them ,as a result ,the Chinese miniature pony has a distant relationship to the European evidently. On the other hand ,the skull proportions of the Chinese miniature pony are rather identical with those of *Equus przewalskii* ,which proves that the Chinese miniature pony has a closer relationship to *E. przewalskii* because the skull of *Equus* has a very important significance in phylogeny. Although the western domestic horses have been introduced widely into China since the Han Dynasty ,the native domestic horses originated from *E. przewalskii* are still preserved in some areas. the Chinese miniature pony is a descendent that inherits the shortening genes of *E. przewalskii*.

Key word Chinese miniature pony ,*Equus przewalskii* ,Phylogenetic relationship ,Skull