

亚洲疣猴面颅和脑颅的比较研究*

彭燕章 潘汝亮 叶智彰 王红

(中国科学院昆明动物研究所, 昆明 650107)

关键词 亚洲疣猴; 面颅和脑颅; 比较研究

内 容 提 要

对亚洲疣猴123个头骨的面颅和脑颅的14项变量作了分析。讨论了东亚古环境的变迁对亚洲疣猴辐射的影响。据分析结果,似乎获得了几个新结论: 1) 亚洲疣猴可能还有另一条迁移路线——沿特南斯海北岸的西藏南部进入我国横断山区,故它们可能有两个分化或辐射中心,即“Sundaland”和我国的横断山地区; 2) *Nasalis* ($2n = 48$) 可能是亚洲疣猴中最原始的一个属; 3) *Pygathrix* 与 *Presbytis* 具有最大的相似性,但前者与 *Phinopithecus* 相差甚远; 4) *Phinopithecus* 无论面颅和脑颅或是起源都是亚洲疣猴中更为特化的一个属。提出了亚洲疣猴系统发育支序图。

对亚洲疣猴类属级阶元的分类见解颇不一致。有人把他们分为3个属,即 *Pygathrix*、*Presbytis* 和 *Nasalis* (Groves, 1970); 或4个属,即 *Pygathrix*、*Rhinopithecus*、*Simias*、*Nasalis* (Elliot, 1913) 或 *Pygathrix*、*Nasalis*、*Presbytis* 和 *Semnopithecus* (Macdonald, 1984); 或5个属,即 *Nasalis*、*Simias*、*Rhinopithecus*、*Pygathrix*、*Presbytis* (Simpson, 1945; Ellerman et al., 1951; Buettner-Janusch, 1963; Napier et al., 1967; Walker, 1968; Grzimek, 1975); 或9个属,即 *Presbytis*、*Semnopithecus*、*Kasi*、*Trachypithecus*、*Pygathrix*、*Simias*、*Nasalis* *Rhinopithecus* 和 *Presbytiscus* (Hill, 1972)。自 Groves (1970) 把 *Rhinopithecus* 和 *Simias* 分别作为 *Pygathrix* 和 *Nasalis* 的亚属以来,很多学者接受了这一观点 (Delson et al., 1975; Swindler, 1976; Szalay, 1977; Corbet et al., 1980)。

疣猴类各属间主要以颅骨特征相区别,另以新生儿毛色和在一些种中以牙齿、内部解剖、外部形态和叫声等相区别 (Groves, 1970; Medway, 1970; Delson, 1976; Macdonald, 1984; Fleagle, 1988)。Groves (1970), Napier (1970), Sarich (1970), Grzimek (1975) 和 Brandon-Jones (1978) 对疣猴亚种的起源、系统发育和现生亚洲疣猴的进化及其一些属间关系作了讨论。本文试图在金丝猴与白臀叶猴比较研究的基础上 (彭燕章等, 1985), 用面颅和脑颅的14个特征 (变量) 观察 *Nasalis*、*Pygathrix*、*Presbytis*、*Rhinopithecus*、*Presbytiscus* (= *R. avunculus*) 之间的相互关系,特别是后两个属与前

* 本课题得到国家自然科学基金(青年基金)和中国科学院分类区系特别支持费资助。部分标本由香港大学解剖学系 Dr. N. Jablonski 测自英国自然历史博物馆和巴黎国家自然历史博物馆,特此致谢。

两者的线系关系。通过比较研究，我们将提出划分上述有争议的属级阶元的意见。

材料和方法

材料：亚洲疣猴颅骨 123 个，其中金丝猴属（4♂，3♀ *Rhinopithecus roxellana*, 10♂，11♀ *R. bieti* 和 3♂，1♀ *R. brelichi*）共 32 个；越南金丝猴 (*Presbytis avunculus* 2♂，2♀)；叶猴属 (5♂，1♀ *Presbytis francoisi*; 2♂，7♀ *P. phayrei*; 5♂，5♀ *P. entellus*; 5♂，5♀ *P. vetulus*; 5♂，5♀ *P. melalophos*; 4♂，3♀ *P. comata*; 4♂，6♀ *P. orisstatus*) 共 62 个；白臀叶猴 (*Pygathrix nemaeacus* 6♂，5♀)；长鼻猴 (*Nasalis larvatus* 5♂，5♀)。头骨测量资料获自大英博物馆 (B. M. N. H.)，巴黎自然历史博物馆 (M. N. H. N.) 和昆明动物研究所。

方法：利用单因子方差分析 (One Way) 对 5 个属的各变量的差异进行测验。若发现差异性，则进一步找出它们存在于哪些属间。本研究虽然选择了 14 项颅骨变量，但是，对区别 5 个属间的差异是否都起同等作用难于确定。因此，通过逐步判别分析，用 Wilks 值选择对各属间的差异起重要作用的变量，再用建立的判别式对各属内的标本进行判别，以达到测定属间的线系关系之目的。对被判别的 10 个变量作了聚类分析。上述统计程序来自 SPSS/PC^{+TM}。

结 果

对 14 个变量的单因子方差分析结果见表 1。从表中可知，14 项变量在 5 个属间均达到非常显著的差异水平。进一步分析表明，在 14 项变量中，每两属间的差异则不一样，可归纳如下：

- 1) 金丝猴属的 14 项变量与叶猴属均达到了显著性差异水平。因此可以认为，它们之间无论在面颅还是脑颅的结构方面都存在较大的差异；
- 2) 金丝猴属与白臀叶猴属之间达到显著性差异水平的变量有 BCRANL, CALVL, CRANW, DMUZL 和 INTORBW。这表明，它们之间的差异主要表现在颅腔的结构方面，其次是面颅；
- 3) 金丝猴属与长鼻猴属之间有显著性差异的变量有：BCRSEL, CALVL, CRANW, INTORBW 和 ANTBASEI。两属间的差异基本上同于 2)。
- 4) 叶猴属的 POSTORB, BIORBW, INTORBW, MUIL, BASEL 和 ANTBASEI 与白臀叶猴属存在显著性差异水平。这似乎可以认为两属间的差异主要是面颅的结构，其次是脑颅；
- 5) 叶猴属的 BIRBW 和 INTORBW 与越南金丝猴存在显著性差异。可以认为，它们的差异主要集中在面颅结构上；
- 6) 越南金丝猴与白臀叶猴的 14 项变量中没有一项达到显著水平。

据表 1，在 14 项变量中，两属间差异性的大小顺序分别为：金丝猴与叶猴；叶猴与白臀叶猴；金丝猴与长鼻猴；叶猴与越南金丝猴；越南金丝猴与白臀叶猴的差异性最小。

表 1 所测变量的单因子方差分析结果
One-way results of measured variables within Asain colobines

	GROUP	MEAN	SD	MINI	MAXI	GROUP				
						No1	No2	No3	No4	No5
UTRA	No1	46.14	3.31	40.00	52.50		*			
	No2	39.31	6.96	30.92	56.95					
	No3	41.05	3.36	37.93	45.52					
	No4	41.85	1.75	39.33	44.46					
	No5	43.48	3.68	37.36	47.82					
	TOTAL	41.67	6.09	30.92	56.95	F = 7.77	P < .001			
UBMB	GROUP	MEAN	SD	MINI	MAXI	GROUP				
	No1	38.71	2.53	34.18	43.80		*			
	No2	34.55	5.25	28.29	47.67					
	No3	35.88	2.17	33.60	38.30					
	No4	35.95	2.20	32.07	38.77					
	No5	35.09	2.63	31.24	40.52					
CRANL	TOTAL	35.84	4.44	28.29	47.67	F = 4.99	P < .001			
BASEL	GROUP	MEAN	SD	MINI	MAXI	GROUP				
	No1	118.97	8.99	100.44	139.60		*			
	No2	102.79	5.81	84.24	146.16					
	No3	110.26	8.68	100.69	118.16					
	No4	112.97	6.21	98.40	120.86					
CALVL	No5	116.57	13.19	97.25	128.78		F = 8.36	P < .001		
	TOTAL	109.42	14.73	84.24	146.16					
GROUP	MEAN	SD	MINI	MAXI	GROUP					
	No1	95.38	6.31	84.70	108.10		*	*	*	*
	No2	80.15	8.51	55.20	102.66					
	No3	89.12	3.55	84.39	92.39					
	No4	87.36	4.08	78.25	93.04					
	No5	84.04	5.87	76.65	90.08					
TOTAL	F = 21.26	P < .001					F = 16.15	P < .001		

续表 1

	GROUP	MEAN	SD	MINI	MAXI	GROUP				
						No1	No2	No3	No4	No5
CRANW	No1	76.19	7.68	67.70	108.10	*				*
	No2	65.48	8.41	54.37	90.60					
	No3	71.33	5.15	65.94	76.69					
	No4	69.05	3.21	62.80	73.99					
	No5	66.62	4.86	60.41	72.78					
TOTAL						F = 10.17	P < .001			
BPORW	GROUP	MEAN	SD	MINI	MAXI	GROUP				
	No1	65.42	5.28	56.40	74.58	No1	No2	No3	No4	No5
	No2	57.39	9.65	46.40	83.88	*				
	No3	60.20	5.35	55.54	66.03					
	No4	59.37	3.56	53.19	65.13					
POSTORB	No5	59.36	4.97	52.40	64.62					
	TOTAL	59.91	8.26	46.40	83.88	F = 4.99	P < .001			
	GROUP	MEAN	SD	MINI	MAXI	GROUP				
	No1	50.85	1.53	48.00	53.50	No1	No2	No3	No4	No5
	No2	45.49	3.44	40.27	53.59	*				*
MUZL	No3	48.87	1.36	47.05	50.15					
	No4	50.32	1.64	47.00	53.52	*				*
	No5	44.77	1.57	42.28	46.81					
	TOTAL	47.45	3.69	40.27	53.59	F = 25.11	P < .001			
	GROUP	MEAN	SD	MINI	MAXI	GROUP				
DMUZL	No1	35.37	5.23	22.30	42.90	No1	No2	No3	No4	No5
	No2	29.97	8.55	20.76	53.63	*				*
	No3	34.76	4.90	30.28	40.28					
	No4	35.94	3.00	29.56	40.20					
	No5	41.22	7.83	27.65	49.40					
TOTAL						F = 7.36	P < .001			
	GROUP	MEAN	SD	MINI	MAXI	GROUP				
	No1	25.54	8.33	17.92	45.30	No1	No2	No3	No4	No5
	No2	18.45	1.76	15.90	21.80	*				
	No3	20.34	1.25	19.00	21.99					
	No4	16.25	7.51	14.75	23.32					
	No5	18.99	6.39	7.58	26.80					
	TOTAL	20.65	7.13	4.75	45.30	F = 4.29	P < .05			

续表 1

GROUP	MEAN	SD	MINI	MAXI	GROUP				
					No1	No2	No3	No4	No5
BIORBW	No1	69.68	7.72	61.00	95.40	*		*	
	No2	54.45	5.56	45.71	68.94				
	No3	64.78	3.44	61.28	68.13	*			
	No4	64.29	2.88	59.12	68.85	*			*
	No5	54.34	3.94	49.24	58.51				
TOTAL		59.66	8.74	45.71	95.40	F = 37.39	P < .001		
INTORBW	GROUP	MEAN	SD	MINI	MAXI	GROUP			
	No1	15.80	2.20	11.60	19.29	No1	No2	No3	No4
	No2	10.15	2.56	7.00	17.72				
	No3	14.05	2.09	11.73	16.30	*			*
	No4	12.79	1.71	10.06	16.21	*			*
No5		9.60	1.75	7.32	12.17				
TOTAL		12.13	3.37	7.00	19.29	F = 32.48	P < .001		
OCHH	GROUP	MEAN	SD	MINI	MAXI	GROUP			
	No1	27.44	4.25	20.70	36.50	No1	No2	No3	No4
	No2	23.62	4.76	15.32	37.36				
	No3	24.04	3.20	19.55	27.10				
	No4	25.03	3.18	20.29	31.35				
No5		23.26	4.10	19.80	32.56				
TOTAL		24.66	4.60	15.32	37.36	F = 3.46	P < .05		
ANTBASI	GROUP	MEAN	SD	MINI	MAXI	GROUP			
	No1	81.54	6.80	70.10	94.50	No1	No2	No3	No4
	No2	71.13	11.97	54.41	104.67				
	No3	75.18	7.76	66.25	83.87	*			*
	No4	81.58	3.95	75.47	87.04				
No5		85.84	11.17	65.35	94.44				
TOTAL		75.73	11.44	54.41	104.67	F = 7.40	P < .01		

Note: No1: *Rhinopithecus*; No 2: *Presbytis*; No 3: *Presbytiscus*; No 4: *Pygathrix*; No 5: *Nasalis*.
*: Significant difference between the genera

逐步判别分析结果说明,在 14 项变量中,有 10 项对 5 个属间的差异具有显著性贡献(见表 2)。用这 10 项变量建立的第一和第二判别式对所研究的标本进行判别,结果见图 1。ANOVA 测验表明,5 个属的标本在第一和第二判别函数组成的坐标系上的分布虽然有一些重叠,但它们之间的分布差异是非常显著的 (Function 1 的 $F = 39.82$, $P < .001$, Function 2 的 $F = 15.31$, $P < .001$)。最终的判别结果见表 2。由表说明,金丝猴属的 32 个标本中,28 个(87.5%)与原标本相一致,4 个(12.5%)与越南金丝猴相同。

表 2 亚洲疣猴面颅和脑颅的判别分析结果
Classification results from discriminant analysis for Asian colobines

Actual group	Case	Predicted group Membership				
		No1	No2	No3	No4	No5
No1	32	28 (87.5%)	0 (0%)	4 (12.5%)	0 (0%)	0 (0%)
No2	64	11 (17.7%)	46 (74.2%)	2 (3.2%)	1 (1.6%)	2 (3.2%)
No3	4	0 (0%)	0 (0%)	3 (75.0%)	1 (25.0%)	0 (0%)
No4	15	0 (0%)	1 (6.7%)	3 (20.0%)	9 (60%)	2 (13.3%)
No5	10	0 (0%)	3 (30%)	0 (0%)	0 (0%)	7 (70.0%)

See the symbols in Table 4 for explanations.

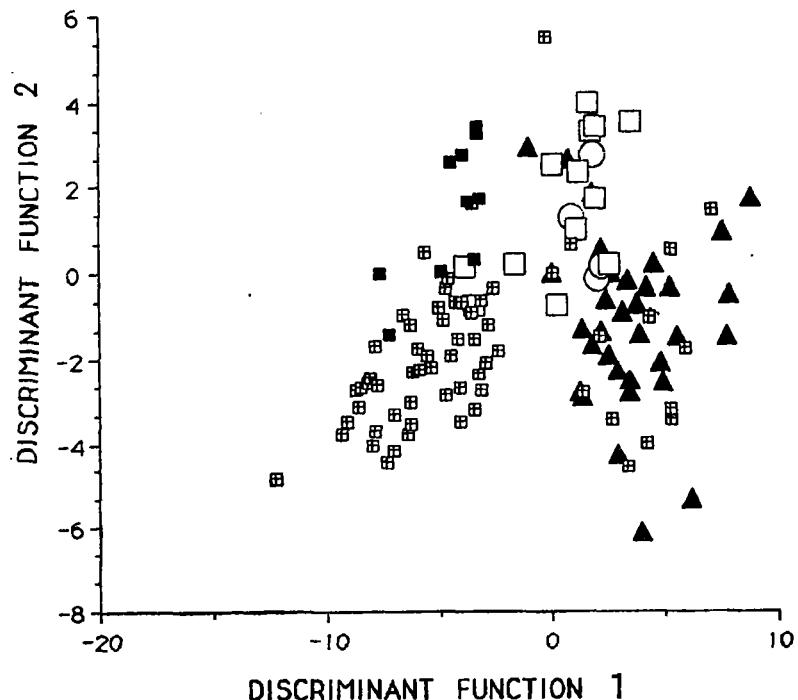


图 1 亚洲疣猴类在由第一和第二判别函数组成的平面散布
▲: 金丝猴; ○: 越南金丝猴; 田: 叶猴; □: 白臀叶猴; ■: 长鼻猴
Individual dispersion of Asian colobines on discriminant function 1 and 2
▲: *Rhinopithecus*; ○: *Presbytis*; 田: *Pygathrix*; □: *Nasalis*

在叶猴的 62 个标本中, 46 个 (74.2%) 与原标本相同, 11 个 (17.7%), 2 个 (3.2%), 1 个 (1.6%) 和 2 个 (3.2%) 分别判归金丝猴、越南金丝猴、白臀叶猴和长鼻猴。在越南金丝猴的 4 个标本中, 3 个 (75.0%) 与原标本相同, 1 个 (25.0%) 被判为白臀叶猴。在白臀叶猴的

15个标本中,9个(60.0%)与原标本相同,另1个(6.7%)、3个(20.3%)和2个(13.2%)

分别判为叶猴、越南金丝猴和长鼻猴。在长鼻猴的10个标本中,7个(70.0%)与原标本相同,另3个(30.0%)被判为叶猴。通过聚类分析进一步检查了各属间的线系关系,结果见图2。

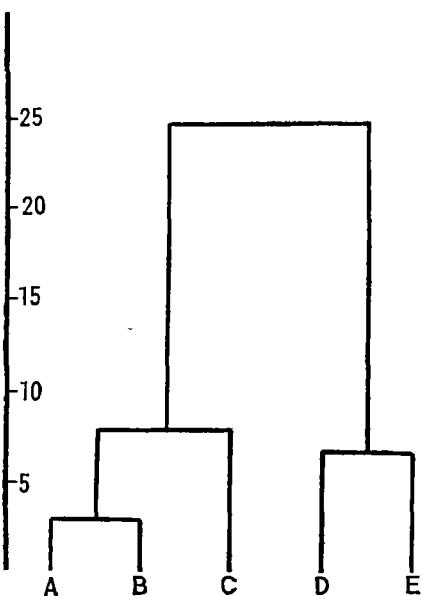


图2 聚类分析得到的亚洲疣猴类面颅和脑颅的线系关系 A:越南金丝猴 B:白臀叶猴; C:金丝猴; D:叶猴; E:长鼻猴。

Phylogenetic correlations within Asian colobines postulated from cluster analysis of the cranoface and brain case. A: Presbytis; B: Pygathrix; C: Rhinopithecus; D: Presbytis; E: Nasalis.

1980——引自 Fleagle, 1986)。早中新世末期(约17百万年前)大陆漂移使非洲和阿拉伯与欧亚大陆相连,容许非洲猿迁移到旧大陆的任何地方(Pilbeam, 1984)。来自 Napak 的早新世猴类清楚地证明,在15—20百万年间东非有无可争辩的猴类的存在(Fleagle et al., 1986)。与疣猴类祖先有关的化石种(*Mesopithecus pentelicus*)(早中新世—早上新世)发现在希腊、保加利亚、南斯拉夫、苏联、肯尼亚和伊朗等地区(Patterson, 1954; De Bone et al., 1986; Hill, 1972),但未发现在远东。根据它与*Nasalis*或*Rhinopithecus*等的相似性以及在欧洲和近东的广泛分布,Simons(1972)认为*Mesopithecus*不是一个灭绝的侧支,可能是接近亚洲疣猴基本祖先的一个种。

东亚古环境的进化大都由于上白垩纪至今喜马拉雅山系五个阶段的抬升所致(Sharma, 1984)。第三纪时,新疆南部和西部存在一个大的海洋,而西藏南部的特蒂斯海与太平洋之间存在由云南、广西和东南亚组成的一长而大的半岛,其青藏南部,西藏和云南的植被属南亚热带常绿阔叶林,气候在冬季是温暖和很潮湿的,但夏季是干燥和热的(Wang, 1984)。它们是欧洲与北亚及非洲与南亚的区系自由交换的一大屏障(Patterson, 1954)。在中新世末期(约5.5百万年前)特蒂斯海消失(Pilbeam, 1984),使上述大陆相连。导致大洋和大气循环形式的变化,对气候和古环境引起大幅度的改变(Wang, 1984; Xu, 1984; Wang, 1984)。同时,使自由区系交换成为可能,巴基斯坦晚中新世? *Presbytis*

讨 论

亚洲疣猴,像 macaque monkeys 一样,经历过更新世—全新世的适应辐射,对环境的一般选择压作出了反应,占据了广泛的纬度带、各种气候带和各种植被类型,成功地达到了属和种的最大的多样性和丰富度(Medway, 1970; Grzimak, 1975; Fleagle, 1988a),致使他们具有能够利用不同生境的形态和行为学特征(Fleagle, 1988b)。导致栖息地产生差异的气候和植被又可引起结构和行为的差异,物种形成可以说延续至今(Napier, 1970; Cronin et al., 1980)。

高等灵长类的早期进化和辐射是灵长类进化中最使人迷惑的问题(Ciochon et al.,

sivalensis 的首次发现 (Delson *et al.*, 1975) 暗示了这一点。据青藏高原发现的三趾马和其它化石资料,可以推断,在上新世早期喜马拉雅山还不高的时候便能阻止区系的从南向北或从北向南的迁移,并在接近中上新世时喜马拉雅山能引起南北的区系差异,这就是西藏 Gyirong 三趾马区系不可能与在 Siwalik 发现的相同年龄的区系相比较的原因 (Liu *et al.*, 1984)。

亚洲疣猴祖先种的迁移路线可能像 Delson (1980) 对 Macaques monkeys 提议的路线,即在上新世晚期或更早些,从非洲到达印度,大概沿印度南部沿海岸(和大概内陆)扩散到缅甸,并进入马来亚和“Sundaland”。在更新世之前“Sundaland”没有猴类存在的证据,但在中更新世时,猴类和疣猴类已存在 (Medway, 1970)。所以,更新世是导致现代类型和生态系统多样性迅速进化和生态改变的一个时期,故与进步类型的出现是同时代的 (Badam, 1984)。更新世的爪哇叶猴 (Medway, 1970) 和中国金丝猴化石证实了这一点。但是,我们认为还应该有另一条路线,即沿特蒂斯海北岸的西藏南部,经云南进入越南,并向东绕四川盆地扩散。据此可以推测,亚洲疣猴的辐射似应有两个重要的中心,其一是“Sundaland” (Medway, 1970), 其二是我国的横断山地区,特别是云南与西藏相连的古陆。

疣猴类各主要属主要以颅骨特征为基础相区别,而形态学特征,包括牙齿、颅骨和颅后骨,在系统发育研究方面仍然是最有用的资料 (Simpson, 1975; Delson *et al.*, 1975; Macdonald, 1984)。但是,骨骼的比例,如臂指数、肢间指数及臂指数等,只能反映种间运动行为方式的相似性,不能说是亲缘关系的重要指标。据表 2 及图 1 和 2,可以初步说明属间的线系关系。*Presbytis* 属是科或亚科的最原始的代表 (Grzimek, 1975), 它与 *Nasalis* 共享一个共同的祖先,分离大约在 5 百万年前 (Sarich, 1970), 故 *Nasalis* 的面颅和脑颅只表现与 *Presbytis* 有关。而 *Presbytis* 反映出与各属共享的近祖性状或共同继承 (common inheritance)。其次是 *Pygathrix*, 与 *Presbytiscus* 共具最多的近祖性状,但与 *Rhinopithecus* 相差甚远。据可利用的资料,不可能说 *Pygathrix* 在 *Colobus* 分离之后与亚洲其它疣猴共享共同祖先 (Sarich, 1970), 且它的大多数社会行为对于疣猴类似乎是典型的,至少交配行为是不寻常的 (Kavanach, 1978)。这又说明 *Pygathrix* 的特殊地位。而 *Presbytiscus* 的面颅和脑颅却只与 *Pygathrix* 有关。*Rhinopithecus* 是一个特殊的类群,只与 *Presbytiscus* 共具一些近祖性状,而与 *Pygathrix* 无关。如果我们假设的迁移路线和辐射中心是正确的,那么 *Rhinopithecus* ($2n = 44$) 和可能是最原始的 *Nasalis* ($2n = 48$) (Delson, 1975; 陈宜峰等, 1986) 居于亚洲疣猴分布区的两极、具有最大的性二型(体重和犬齿)、地栖习性最强,以及头骨和四肢比例的相似性等,均属于祖先性状的继承 (Engelmann *et al.*, 1977), 似乎也像 Groves (1970) 指出的那样。

Napier (1970) 认为,必须把疣猴类认为是由它们现在占据的大陆地区的土著祖先发生的。根据上述线系关系的评价和参照 Delson (1975)、Cronin *et al.* (1980) 和 Fleagle (1988a, b) 亚洲疣猴的系统发育图解,我们提出与线系关系评价相一致的可能的系统发育或分类图解,如图 3 所示。

根据上述分析,我们似可得到以下几个新的结论:

1. 亚洲疣猴的祖先种可能还有另一条迁移路线,即沿特蒂斯海北岸进入我国横断山

地区。因此,可能有两个分化或辐射中心,即“Sundland”和我国的横断山地区。

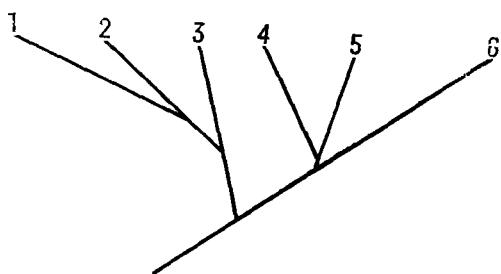


图3 亚洲疣猴类的系统发育支序图

1. 长鼻猴; 2. 豚尾叶猴; 3. 叶猴; 4. 白臀叶猴;
5. 越南金丝猴; 6. 金丝猴
Cladogram of the Asian colobines. 1. *Nasalis*;
2. *Simias*; 3. *Presbytis*; 4. *Pygathrix*; 5.
Presbytiscus; 6. *Rhinopithecus*

2. *Nasalis* ($2n = 48$) 可能是亚洲疣猴中最原始的属。

3. *Pygathrix* 与 *Presbytiscus* 具有最大的相似性,而前者与 *Rhinopithecus* 差异甚大。如果 Groves (1970) 对这三个属的合并是正确的,那么,也只能是 *Pygathrix* 与 *Presbytiscus* 相合并。

4. *Rhinopithecus* 无论面颅和脑颅或是起源都是亚洲疣猴中较特殊的一个属,也可能是进化程度最高的一个属(彭燕章等,1985)。

附录: 所测变量说明

UTRL	上颌齿列长: M^3 远侧面—中央门齿槽前缘
UBMB	臼齿间宽: 两 M^2 颊侧面间最大距离
CRANL	颅全长: 枕外隆突尖至齿槽端
BCASEL	颅腔长: 枕外隆突尖—眶下缘最低点
CALVL	颅盖长: 眉间—枕外隆突尖
CRANW	颅宽: 左右外耳道上嵴间距离
BPORW	两外耳宽: 外耳门处两颤弓间距离
POSTORB	眶后收缩宽: 眶后收缩的最小宽度
MUZL	嘴长: 眶最下缘最低点—中央门齿槽端点
DMUZL	嘴背长: 眶下缘最低点—鼻孔上缘中点
BIORBW	两眶宽: 颤颞缝处眶外缘间的最大距离
INTOREW	眶间宽: 泪骨与额骨最上相接处两眶内侧壁外侧面间最小距离
OCCH	枕部高: 枕骨大孔前缘—枕外隆突尖的垂直距离
ANTBASI	前颅基长: 枕骨大孔正中矢状面前端—中央门齿槽前缘

(1990年6月18日收稿)

参 考 文 献

- 陈宜峰等,1986。哺乳动物染色体。62—63。科学出版社,北京。
彭燕章等,1985。仰鼻猴属的系统分类地位。兽类学报 5(3): 173—181。
Badem, G. L., 1984. Pleistocene faunal succession of India. In: *The Evolution of the East Asian Environment*. Ed. R. O. Whyte. Vol II, 746—775. Centre of Asian Studies, Hong Kong.
Brandon-Jones, D., 1978. The evolution of recent Asian colobines. In: *Recent Advances in Primatology*. Eds. D. J. Chivers, and K. A. Joysey, Vol. 3, 323—325. Academic Press, London.
Buettner-Janusch, J., 1963. *Evolutionary and Genetic Biology of Primates*. Academic Press, New York.
Corbet, G. B. et al., 1980. *A World List of Mammalian Species*. Brit. Mus. (Nat. Hist.). London.
Cronin, J. E. et al., 1980. Molecular evolution and systematics of the Genus *Macaca*. In: *The Macaques; Studies in Ecology, Behavior and Evolution*. Ed. D. G. Lindburgh, 31—51. Van Nostrand Reinhold Company,

- New York.
- De Bone, L. et al., 1986. Succession and dating of the late Miocene primates of Macedonia. In: *Primate Evolution*. Eds. J. G. Else and P. C. Lee, Vol. I, 107—114. Cambridge University Press, Cambridge.
- Delson, E., 1980. Fossil macaques, phyletic relationships and a scenario of deployment. In: *The Macaques: Studies in Ecology, Behavior and Evolution*. Ed. D. G. Lindburg, 10—30. Van Nostrand Reinhold Company, New York.
- Delson, E. et al., 1975. Evolution and interrelationships of the catarrhine Primates. In: *Phylogeny of the Primates*, Eds. W. P. Luckett and F. S. Szalay A multidisciplinary approach. 405—446. Plenum Press, New York.
- Delson, R. L., 1976. Infant coloration and taxonomic affinity of the Mentawai Island leaf monkey, *Presbytis potenziani*. *J. Mammal.*, 57: 766—769.
- Ellermann, J. R. et al., 1951. *Checklist of Palearctic and Indian Mammals*. 1758—1946. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.
- Elliot, D. C., 1913. *A Review of the Primates*. Am. Mus. Nat. Hist., New York.
- Engelmann, G. F. et al., 1977. The place of ancestor-descendant relationships in phylogeny reconstruction. *Syst. Zool.*, 26(1): 1—11.
- Fleagle, J. G., 1986a. How old are the Fayum primates? In: *Primate Evolution*. Eds. J. G. Else and P. C. Lee, Vol. I, 3—17. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fleagle, J. G., 1986b. Early Anthropoid Evolution in African and South America. *Ibid.* 133—142. *Ibid.*
- Fleagle, J. G., 1988a. *Primate Adaptation and Evolution: Old World Monkeys*. 159—201. Academic Press, Inc., San Diego.
- Fleagle, J. G., 1988b. *Primate Adaptation and Evolution: Adaptation, Evolution and Systematics*. 1—10. *Ibid.*
- Hill, W. C. O., 1972. *Evolutionary Biology of the Primates*. 176, 185—187. Academic Press, London.
- Groves, C. P., 1970. The forgotten leaf-eaters, and the phylogeny of the Colobinae. In: *Old World Monkeys: Evolution, Systematics and Behavior*. Eds. J. R. Napier and P. H. Napier, 555—588. Academic Press, New York.
- Grzimek, Dr. h. C. B., 1975. *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, vol. 10. *Mammals I*, 457—459. Van Nostrand Reinhold Regional Offices, New York.
- Kavanach, M., 1978. The social behavior of Doucs (*Pygathrix nemaeus nemaeus*) at San Diego Zoo. *Primates*, 19(1): 104—114.
- Liu Dongsheng et al., 1984. The characteristics and evolution of the plaeoenvironment of China since the late Tertiary. In: *The Evolution of the East Asian Environment*. Ed. R. O. Whyte, Vol. I. 11—40. Centre of Asian Studies, Hong Kong.
- Macdonald, D., 1984. *The Encyclopedia of Mammals*. 398—411. Facts On File Publications, New York.
- Medway, L., 1970. The monkeys of Sundaland: Ecology and Systematics of the cercopithecids of a humid equatorial environment. In: *Old World Monkeys: Evolution, Systematics, and Behavior*. Eds. J. R. Napier and P. H. Napier, 513—554. Academic Press, New York.
- Napier, J. R. et al., 1967. *A Handbook of Living Primates*. Academic Press, London.
- Napier, J. R., 1970. Paleoecology and catarrhine evolution. In: *Old World Monkeys*. 53—95. Academic Press, New York.
- Patterson, B., 1954. The geologic history of non-hominid primates in Old World. *Hum. Biol.*, 26: 191—209.
- Pilbeam, D., 1984. The descent of hominoids and hominids. *Sci. Am.*, 250(3): 60—69.
- Sarich, V. M., 1970. Primate systematics with special reference to Old World monkeys. A protein perspective. In: *Old World Monkeys*. 175—226. Academic Press, New York.
- Sharma, K. K., 1984. The sequence of phased uplift of the Himalaya. In: *The Evolution of the East Asian Environment*. Ed. R. O. Whyte, Vol. I 56—70. Centre of Asian Studies, Hong Kong.
- Simons, E. L., 1972. *Primates Evolution*. An introduction to man's place in nature. p. 195. Macmillan Publishing Co., Inc., New York.
- Simpson, G. G., 1945. *The principles of classification and a classification of the mammals*. Bull. Am. Mus. Nat. Hist.
- Simpson, G. G., 1975. Recent advances in methods of phylogenetic inference. In: *Phylogeny of the Primates*. Eds. W. P. Luckett and F. S. Szalay, A multidisciplinary approach. 3—19. Plenum Press, New York.
- Swindler, D. R., 1976. *Dentition of Living Primates*. Academic Press, London.
- Szalay, F. S., 1977. Ancestors, descendants, sistergroups and testing of phylogenetic hypothesis. *Syst. Zool.*, 26 (1): 12—18.

- Walker, E. P., 1968. *Mammals of the World*, Vol. I. Johns Hopkins Press, Baltimore.
- Wang Pinxian, 1984. Progress in late cenozoic paleoclimatology of China. In: *The Evolution of the Palaeoenvironment of China Since the Late Tertiary* Ed. R. O. Whyte, Vol. I, 166—187, Cnetre of Asian Studies, Hong Kong.
- Wang Xiangzeng, 1984. The plaeoenvironment of China from the Tertiary. *Ibid.* Vol. II, 472—482. *Ibid.*
- Xu Ren, 1984. Change of the plaeoenvironment of souther East Asian since the late Tertiary. *Ibid.* Vol. II, 419—425. *Ibid.*

COMPARATIVE STUDY ON CRANIOFACE AND BRAIN CASE IN ASIAN COLOBINES

Peng Yanzhang Pan Ruliang Ye Zhizhang Wang Hong

(Kunming Institute of Zoology, Academia Sinica, Kunming 650107)

Key words Asian colobines; Cranioface and brain case; Comparative study

Abstract

In order to study the differentiation of Asian colobines, fourteen variables measured on cranioface and brain case of 123 skulls, including *Rhinopithecus*, *Presbytis*, *Presbytiscus*, *Pygathrix*, and *Nasalis*, were dealt with by one-way, cluster and discriminant analyses. Information of the paleoenvironment changes in China and southern East Asia since the late Tertiary was used to examine the influences for migratory way and distribution range in Asian colobines. The cladogram among different genera of Asian colobines was made from the results of various analyses. It was suggested that some new points or revisions should be made as follows:

1. Following the second migratory way, ancient species of Asian colobines perhaps passed through Xizang along the northern bank of Tethys sea and Heng-Duan Shan regions, Yunnan. Because ancient continent connected Yunnan and Xizang had already located in east bank of Tethys sea. the evolution of Asian colobines could have existed in two original centers, i.e. "Sundaland" and Heng-Duan Shan regions of China.

2. *Pygathrix* possesses a lot of similarities with *Presbytiscus*, but it is less correlated with *Rhinopithecus*. If the revision combined *Pygathrix* with other two genera shown by Groves (1970) is correct, only *Pygathrix* and *Presbytiscus* can be put together.

3. *Nasalis* ($2n=48$) may be the most primitive genus in Asian colobines. Some features were shared with *Rhinopithecus*, for example, body size, terrestrial activities and limb proportion etc., were considered as common inheritance of symplesiomorphous characters.

4. *Rhinopithecus*, without reference to cranioface and brain case or the origin, is the most special genus in Asian colobines. It may represent the highest level of evolutionary position among various genera in Asian colobines (Peng *et al.*, 1985).