

# 试论长臂猿的中国起源\*

马世来

(中国科学院昆明动物研究所保护生物学中心, 昆明, 650223)

## 摘 要

本文通过中国长臂猿的地理地史分布, 尤其是亚洲新第三纪 (Neogene Period) 中新世 (Miocene) 的上猿 (*Proliopithecus*)、醉猿 (*Dionysopithecus shuangouensis*)、池猿 (*Laccopithecus robustus*)、滇猿 (*Dianopithecus progerssus*) 及第四纪 (Quaternary Period) 更新世 (Pleistocene Epoch) 丰富的黑长臂猿 (*Hylobates concolor*) 等化石的发现, 结合现生类群的分布和黑长臂猿的行为生态研究结果等有关资料综合论述了现生长臂猿的亚洲中国起源, 黑长臂猿则是解决这一问题的关键物种。

关键词 长臂猿; 地理地史分布; 行为生态要素; 亚洲中国起源

长臂猿类 (Gibbons) 是一群营典型树栖生活, 体小、臂行的高级灵长类 (Higher primates) 或低等类人猿 (Lower anthropoid), 在分类学上独占一科, 即长臂猿科 (Hylobatidae)。现生种仅见于亚洲东南部 (高耀亭等, 1981; 全国强等, 1981; Groves, 1984; Hamoff 等, 1984; Marshall 等, 1986; 马世来等, 1986, 1988, 1994)。

研究表明: 长臂猿类不仅其外形特征接近人类祖先类型 (李传夔, 1978), 在生理和病理特性方面也都与人类具有较大相似性 (王光汉等, 1987), 可谓是研究猿类 (apes) 及人类 (Man kind) 起源、进化的重要材料之一。然而, 长臂猿本身的起源演化迄今尚无一致意见 (顾玉珉, 1986), 仍然是古生物学家、人类学家、灵长类学家和保护生物学家们极为关注、颇感兴趣的研究探讨“热点”。

以往, 因第三纪中新世长臂猿化石的早期发现地是在东非和欧洲, 曾长期认为现生长臂猿是由埃及 (Egypt) 早渐新世 (Early Oligocene Epoch) 发幼姆 (Fayum) 层中的原上猿 (*Proliopithecus*) 或风神猿 (*Aeolopithecus*) 经由东非中新世的湖猿 (*Limnopithecus*) 或欧洲中新世的上猿 (*Proliopithecus*) 进化而来 (李传夔, 1978; 吴汝康等, 1985)。这是60年代前长臂猿起源的主要观点 (顾玉珉, 1986); 继而到80年代前有更多人提出树猿 (*Dendropithecus*) 是长臂猿的祖先 (李传夔, 1978; 顾玉珉, 1986)。

近年来, 中国古生物学家据新第三纪中新世中国江苏泗洪的醉猿 (*Dionysopithecus shuangouensis*)、云南禄丰的池猿 (*Laccopithecus robustus*)、云南元谋的滇猿 (*Dianopithecus progerssus*) 以及第四纪更新世长臂猿的丰富化石发现又提出“亚洲中国起源”的可能性 (李传夔, 1978; 吴汝康等, 1985; 顾玉珉, 1986, 1996; 潘悦容, 1996)。

随着长臂猿化石材料的积累和发现地的增多, 以及现生种类研究的逐步深入, 人们

\* 云南省应用基础研究基金和美国国家地理学会基金 (National Geographic Society, 4057-89) 资助项目  
本文于1996年2月12日收到, 1996年10月16日收到修改稿

在其起源问题上得到的启示越来越新颖,认识已日趋深化和一致。本文根据中国长臂猿的地史分布、世界现生类群的栖息地理位置,再结合笔者近几年来野外考察研究黑长臂猿(*H. concolor*)的所得结果[发现该种具有一些过去未被人们充分认识的原始生物学特性(见讨论4),它们能为现生长臂猿的起源提供新的线索或依据],就其起源问题试作进一步的探讨。

## 中国化石长臂猿的地史分布

古生物研究表明:尽管长臂猿化石的早期发现地是在东非和欧洲,但亚洲中国大陆确是世界真正长臂猿类化石的发现地和主产区,其分布历史至少可追溯到新第三纪的中新世时期,到更新世期间则已相当丰富(李传夔,1978;吴汝康等,1984,1985;邱占祥等,1986;顾玉珉,1986)。依其化石发现地点(图1)来看,历史或古代分布远较现今广泛得多,其范围约北起内蒙南部,东自江苏,南抵广西,西达云南中部以东南。按其在长臂猿系统演化线上的位置不同,可粗略区分为2种分布型:

### 1. 祖先分布型

该型均属早期化石长臂猿类,被认为可能是进化到现生类群的远祖或近祖属种。

(1) 上猿(*Pliopithecus*)由Schlosser(1924)首次报道发现在内蒙化德二登图地点(晚上新世)。因该牙齿化石磨损严重而难以辨认,以致许多学者怀疑不是灵长类(Simons等,1973;李传夔,1978;吴汝康,1985;邱占祥等,1986)。但Ginsburg等(1980)又提出[包括泰国北部中新世的东方树猿(*Dendropithecus orientalis*)(Suteethorn等,1990)和晚中新世印度西瓦立克的*Pliopithecus krishnaii*(Chopra等,1979)]可能系长臂猿科的*Krishanpithecus*属(邱占祥等,1986;潘悦容,1996)。亦即该三类化石的分类问题尚有争议。直到70年代末期又在宁夏同心的Maerzuizigou中新世地层发现一颗猿类的下臼齿化石,后经比较鉴定为可靠的上猿(*Pliopithecus*)(邱占祥等,1986)。80年代中后期在该地区的进一步挖掘获得更多的上猿上下颌碎片和臼齿化石标本,因其与原记载上猿种类的明显不同而被描述为上猿化石新种——占祥上猿(*Pliopithecus zhanxiangii*)(Harrison等,1991)。

(2) 双沟醉猿(*Dionysopithecus shuangouensis*)发现于江苏泗洪,系首次记述在亚洲新第三纪晚中新世的长臂猿类化石(李传夔,1978)。

(3) 粗壮池猿(*Laccopithecus robustus*)和化石新种进步滇猿(*Dianopithecus progressus*)前者是吴汝康等(1984,1985)报道在云南禄丰石灰坝腊玛古猿(*Ramapithecus*)化石地点发现的晚中新世长臂猿类;后者是近年在云南元谋小河地区古猿地点(盖排梁子和豹子洞箐)发现的比池猿稍晚的小型猿类化石种(潘悦容,1996)。

### 2. 现生分布型

本分布型主要是指第四纪更新世期间未定或已确认为现生种属的化石长臂猿。

(1) 早更新世未定种属的长臂猿(*Hyllobates* spp.)化石 这些化石材料发现于湖南西北武陵山区距保靖县城北偏东约7 km(龙溪公社要坝大队)的洞泡山(王令红等,1982;顾玉珉,1986),是中国目前已知的唯一早更新世长臂猿化石。

(2) 黑长臂猿现生种(*H. concolor*)化石 在中国的中、晚更新世时期已相当丰富。据顾玉珉(1986,1996)和张兴永(1991)的记载,迄今已发现20处化石分布点:

A. 中更新世黑长臂猿化石地点——广西的巴马,大新;贵州的桐梓;四川的万县盐

井沟 [据记载, 长臂猿的下颌骨化石来自长江南岸16 km 处, 初由Matthew 等 (1923) 描述为 *Bunopithecus sericus*, 尔后, Colbert 等 (1953) 将其订正为现生 *Hylobates* 属; 而 Marshall 等 (1986) 又将其确认为白眉长臂猿 (*H. hoolock*)。笔者虽未查看过该化石标本, 但从白眉长臂猿的现今地理分布位置 (萨尔温江以西) 及其系统地位 (顶端) 来推断, 结论为不太可能是白眉长臂猿 (马世来等, 1994)。其实, 顾玉珉 (1986) 曾已将其划归黑长臂猿 (*H. concolor*)。该种处理似乎更恰当些]。

B. 晚更新世黑长臂猿化石地点——广西的桂林积宝岩, 桂林甲宅太平岩, 柳州, 宜山, 阳朔, 荔浦, 柳江平头寨中门岩洞, 柳江流山乡灵岩洞, 柳江穿山公社, 都安, 上林, 百色地区, 隆林; 云南的西畴, 马关; 广东的罗定下山洞 (顾玉珉等, 1996)。

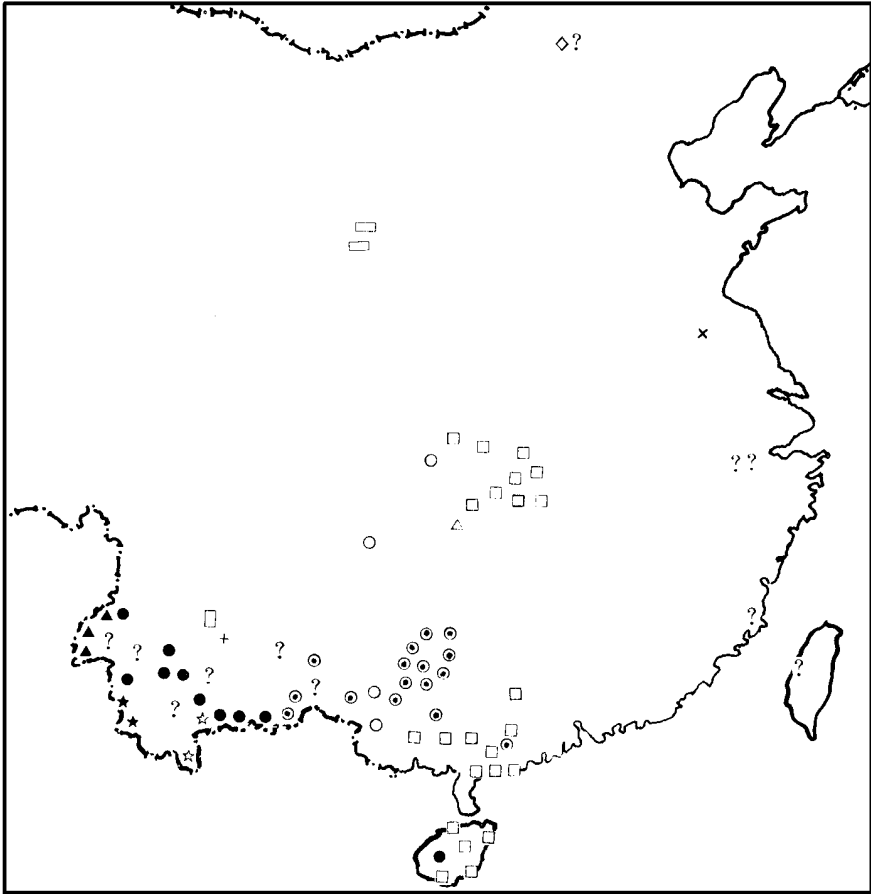


图1 中国长臂猿的地史分布

Fig. 1 Geographical and historical distribution of Chinese gibbons

- 中中新世占祥上猿化石点 Fossil site of *Pliopithecus zhanxiangii*, Middle Miocene
- × 晚中新世醉猿化石点 Fossil site of *Dionysopithecus shuangouensis*, Late Miocene
- +
- 晚中新世滇猿化石点 Fossil site of *Dianopithecus progressus*, Late Miocene
- ◇ ? 晚上新世上猿化石点 Fossil site of *Pliopithecus*, Late Pliocene
- 早更新世长臂猿化石点 Fossil site of gibbons, Early Pleistocene
- 中更新世黑长臂猿化石点 Fossil site of *H. concolor*, Middle Pleistocene
- ☆ 晚更新世黑长臂猿化石点 Fossil site of *H. concolor*, Late Pleistocene

## 中国古代长臂猿的分布

这里“古代”仅含高耀亭(1981)所指的公元4世纪至18世纪末以前的漫长时期。他们据古籍和地方志书记载考证,那时中国北纬31°以南,东经107°~113°地域曾广布有长臂猿类,但无实物凭证而未确定种属。从他们的分布图示看,其分布区点大体与更新世中国化石长臂猿的发现地相吻合(图1)(引自邱占祥等,1986;高耀亭等,1981;顾玉珉,1986;马世来等,1994)。依其记述可供辨认的程度不同得出两种考证结果:

### 1. 可确认的古代分布点

(1) 长江三峡地区:四川奉节-湖北宜昌,包括瞿塘峡、巫峡和西陵峡。古代长臂猿间断分布于巴山、长江河谷及湖南西北的澧水河谷区。

(2) 广东:高州、电白、茂名、封开、罗定、廉江。

(3) 广西:横县、玉林、上林以及南宁以南的左、右江流域。

(4) 海南岛:定安、琼山、文昌、琼中、陵水。

### 2. 待考证的古代分布点

高耀亭等(1981)报道:云南的泸西、广南、元江、普洱、顺安(今凤庆县)、龙陵;浙江的安吉、天目山一带;福建的福州及台湾彰化等地也曾似有古代长臂猿分布。是否属实,均需作进一步的考证。

据全国强等(1981)、高耀亭等(1981)、李致祥等(1983)、马世来等(1986, 1988, 1994)、Fooden等(1987)、Ma S等(1988)、Liu Z等(1989)、Groves等(1990)、兰道英等(1995)的研究报道,中国现生长臂猿仅存栖于西南部分地区的热带、亚热带常绿阔叶林中。其分布区域大部已划为省级或国家级自然保护区。笔者等在近期的考察发现,中国现生4种另3亚种长臂猿(Groves等,1990;马世来等,1994记载广西靖西分布的黑长臂猿另一亚种——*H. c. nasutus*可能绝迹)的栖息环境仍在恶化,现今大致分布如表1和图1所示(世界现生长臂猿的分布详见马世来等,1994)。

## 讨 论

### 1. 中国长臂猿地史分布的时期化分

迄今,中国是世界上已知长臂猿分布最丰富、最集中的地域之一,具有自新第三纪中新世以来各时代的代表类群(含化石和现生种)。马世来等(1994)曾将中国古今长臂猿粗略划分为4个分布时期。笔者综合前述资料对这4个时期再作简要分述:

(1) 中新世上猿(*Pliopithecus* spp.)时期 据有关报道,上猿可能系早期的长臂猿类之一[已分立上猿科——*Pliopithecidae*(Ginsbyrg等,1980)],早期记载仅见于欧洲中新世。中国宁夏同心上猿的发现首开亚洲中新世的分布纪录(邱占祥等,1986);此前Chopra(1979)曾报道上猿化石(*P. krishanii*)发现于印度西瓦立克晚中新世。说明上猿不仅见于亚洲,且分布延续的时期较欧洲更晚。

(2) 中新世——上新世醉猿 (*Dionysopithecus* spp.) 时期 醉猿系小型长臂猿类, 其上臼齿形态极似东非中新世的树猿而显著与上猿有别 (李传夔, 1978), 可能是晚于上猿或树猿的中早期长臂猿, 在中中新世至晚上新世时, 除江苏泗洪化石点外, 或许还广布于长江流域及其以南地带。

(3) 晚中新世池猿 (*Laccopithecus* spp.) 和滇猿 (*Dianopithecus progressus*) 时期 池猿和滇猿都是近期发现的较晚期化石长臂猿, 前者距今约800万年, 后者更晚, 属体型较大的猿类, 齿形接近上猿, 但更似现生黑长臂猿和合趾长臂猿 (吴汝康等, 1985; 潘悦容, 1996)。该两种猿类化石很可能自晚中新世前期形成至上新世期间广栖于云南禄丰及西南等地。

(4) 第四纪长臂猿 (*Hyllobates* spp.) 时期 包括已知化石种、未知化石种、绝迹未知类群及现存物种。可能是由上新世期间某类经池猿或滇猿分化的祖先型演化而成, 并进一步演化延续到第四纪, 更新世中期应是它们在东南亚的演化高峰期, 并伴随着某些类群或部分区域种群的绝灭和绝迹, 至少在公元4世纪以前就广布于长江中、下游流域及其以南各地 (高耀亭等, 1981; 顾玉珉, 1986; 1996), 幸存者逐渐退缩生活至今并向适应方向继续演化。

该4个分布时期的划分确实有助于探究现生长臂猿的起源线索。

表1 中国现生长臂猿的分布概况

Table 1 Approximate distribution of Chinese living gibbons (*Hyllobates*)

| 种和亚种<br>Species and subspecies        | 分布区域<br>Distributed areas |
|---------------------------------------|---------------------------|
| 1. 黑长臂猿 <i>H. concolor</i>            | 云南: 中南部和西南部; 海南: 中南部      |
| 指名亚种 <i>H. c. concolor</i>            | 云南: 中部哀牢山以东南地带            |
| 景东亚种 <i>H. c. jingdongensis</i>       | 云南: 中部无量山区                |
| 滇西亚种 <i>H. c. fuvogaster</i>          | 云南: 西部怒山中南断 (邦马山以南)       |
| 海南亚种 <i>H. c. hainanus</i>            | 海南岛: 中南部                  |
| 2. 白颊长臂猿 <i>H. leucogenys</i>         | 云南: 西双版纳及思茅江城             |
| 3. 白手长臂猿 <i>H. lar yunnanensis</i>    | 云南: 西南边境的孟连、西盟和沧源         |
| 4. 白眉长臂猿 <i>H. hooleck leuconedys</i> | 云南: 西部高黎贡山泸水以南山地          |

## 2 环境与长臂猿分布变迁的关系

云南禄丰古猿生活时期, 从动物群的种类组成或从其生态特征上看, 属于热带、亚热带 (或南亚热带) 气候, 以森林为主的草原——森林自然环境 (张兴永, 1991); 而“地中海中新世末的突变事件” (蒸发干涸) 的影响使禄丰盆地气候干热导致森林退缩 (陈万勇等, 1986), 同时伴随该区长臂猿的消失。可见长臂猿的分布变迁与栖息环境密切相关。

从前述4个分布时期可以推断: 晚中新世甚至中中新世前, 中国北部、中部和东部的植被气候均适于喜暖性树栖长臂猿生息。晚期长臂猿 (*Hyllobates*) 等自中新世晚期末至上新世期间演化形成并相继发展、分化扩散。但因第三纪晚期和第四纪初期的多次气候波动 (张荣祖, 1979; 林圣龙, 1989), 造成环境改变致使古老长臂猿类的先后灭绝及部分现生种的区域种群沦为化石; 继后, 随着宋朝时期的气候由暖变冷 (竺可桢, 1973) 以及大面积原始森林遭受破坏 (高耀亭等, 1981), 轮番加剧长臂猿生存环境的巨大改变, 再度促使不少地区长臂猿已知种的自然社群和某些未知脆弱种消失, 迫使边缘性幸存者南移至海南和云南禄丰南部。可谓“以今证古”在化石长臂猿类上的应用及“贝格曼定律

(法则) ”——动物体型大小与气候因素有关, 即体大耐寒、体小适热(周明镇, 1963) 的长臂猿实例。

而今, 现代化建设和人口剧增, 以及频繁的经济活动对热带、亚热带原始森林的威胁或破坏日趋严重, 中国4种长臂猿的分布区(表1) 已越趋缩小, 海南黑长臂猿(*H. concolor hainanus*) 和滇西南白掌长臂猿(*H. lar*) 正面临绝迹的境地。可见森林、气候等自然恶化因素及人为影响(直接或间接), 均是构成中国长臂猿古今分布变迁的根本原因。

### 3 亚洲长臂猿化石与现生属的起源关系

化石材料常作为研究生物起源的主要证据。以往认为现生长臂猿是由欧洲的上猿(*Pliopithecus*) 或东非的树猿(*Dendropithecus*) 发展进化而来。而Fleagle等(1978) 则提出欧洲中新世上猿保留着许多渐新世(Oligocene Epoch) 猿类的原始特征, 可能与早期的辐射关系更密切; 东非早中新世的树猿及所有的小型猿类如小猿*Micropithecus* 和湖猿*Limnopithecus* 可能接近另一条辐射, 且与森林古猿(*Dryopithecus*) 的关系更密切。亦即东非和欧洲的种属与现生长臂猿的关系存在着很多疑问(吴汝康等, 1985), 以至亚洲长臂猿化石的发现更引人瞩目, 并展开了有关现生长臂猿是否系亚洲起源问题的探讨。

江苏泗洪新第三纪的双沟醉猿(*Dionysopithecus shuangouensis*) 化石形态与上猿(*Pliopithecus*) 差别较大, 但与东非早中新世的树猿(*Dendropithecus*) 和爪哇更新世的现生属化石种(*Hylobates leuciscus*) 较为接近。它的发现被认为提供了现生属种起源的重要线索或中间环节(李传夔, 1978)。

吴汝康等(1985) 据云南禄丰(现存长臂猿居住故乡的北缘) 晚中新世粗壮池猿(*Laccopithecus robustus*) 化石的M<sup>3</sup>与上猿相似, 但其它均与黑长臂猿(*H. concolor*) 及合趾猿(*H. syndactylus*) 更具相似性提出: “现生长臂猿从池猿发展而来似乎可能性更大些”。同时强调“解决长臂猿的起源问题也期待于亚洲晚中新世到更新世之间的化石发现”。

继后, 顾玉珉(1986) 又通过对中国第四纪更新世到全新世(Holocene Epoch) 长臂猿化石或考证材料, 以及第三纪有利于长臂猿活动的山川植被和现存种分布的研究分析, 推测现生长臂猿的起源中心似应是东南亚, 中国境内可能是起源地区。

张兴永(1991) 报道: “1975年夏到1983年12月的9年中, 在禄丰县城北9 km 的石灰坝庙山坡共进行了10次科学发掘工作。其中小猿化石仅有长臂猿科的粗壮池猿一新属种(*Laccopithecus robustus*)”。并指出: “池猿的发现, 对于阐明现生长臂猿的起源和演化具有重要意义”。

最近, 潘悦容(1996) 据1986~ 1990年间在云南元谋小河地区古猿地点发掘的小型猿类化石而命名的新种进步滇猿(*Dianopithecus progressus*), 被认为是联系新第三纪小型猿类与更新世时期化石长臂猿的种类。其牙齿的某些形态介于禄丰粗壮池猿和现生长臂猿之间, 且更似现生的合趾猿(*Hylobates syndactylus*) 和黑长臂猿(*H. concolor*)。进步滇猿的发现为现生长臂猿的起源提供了新的化石证据。

这5种研究结果均提示现生长臂猿的起源地区既不在欧洲, 也不是东非, 而很可能是在亚洲。

值得指出的是, 一向被视为早期长臂猿的上猿(*Pliopithecus* sp.) 同样发现在中国宁夏同心中新世、印度西瓦立克(Sivalik) 晚中新世地层; 最近在亚洲中国江苏泗洪下草

湾发现与上猿较为接近的中中新世江淮宽齿猿 (*Platodonp ithecus jianghuaiensis*) 化石 (李传夔等, 1983; 邱占祥等, 1986)。特别是亚洲更新世现生属 (*Hyllobates*) 的化石材料丰富, 除中国大陆在20处发现外, 还见于爪哇、苏门答腊、加里曼丹和马来西亚等地。这些化石的发现、化石层位及发现地域位置, 连同前述中国3类长臂猿及其分布时期, 无疑都为长臂猿的亚洲起源提供了重要线索或佐证。

#### 4 黑长臂猿与现生属和中国起源的关系

现生长臂猿的系统研究揭示黑长臂猿 (*H. concolor*) 系最原始的类群之一 (Groves, 1972; Chivers, 1977; Haimoff 等, 1984; Shafer 等, 1984; Marshall 等, 1986;), 迄今已无大的争议。

笔者等近年来在云南无量山和哀牢山等地的野外行为生态研究发现, 黑长臂猿相比其它长臂猿种类具有更多的独特原始生物学特性如: (1) “雄性倾向多配偶 (一夫一妻和一夫多妻并存); (2) 社群领域大 (100~ 200 hm<sup>2</sup>, 大者可达300~ 500 hm<sup>2</sup>); (3) 社群个体多 (平均4.6~ 5.3只, 大群可达10余只); (4) 主要生活在亚热带湿润性苔藓常绿阔叶林; (5) 栖息海拔最高 (多在1 800~ 2 700 m); (6) 叶食性强 (占觅食量的70%左右); (7) 具短期分合群现象; (8) 抗捕食的多种回避行为; (9) 现仍主要分布于祖先型化石区的南缘地带”等 (蒋学龙等, 1994a, b, c), 以及染色体数目最多 (2n= 52)。说明该类群处于现生长臂猿演化系统线上的基点位置, 是解决现生长臂猿起源问题的关键物种。黑长臂猿的丰富化石发现和现代分布及行为生态等资料充分支持现生长臂猿的“亚洲中国起源”之说。

### 初步结论

1 化石长臂猿的最早分布是在新第三纪中新世已被确认; 但欧洲或东非起源疑问甚多。中中新世以来亚洲 (尤其中国大陆) 发现的长臂猿化石种属多而分布广, 包括除东非树猿外, 曾被认为是现生长臂猿祖先的上猿见于中国宁夏同心和印巴次大陆 (印度西瓦立克) 中新世地层。而醉猿和池猿化石的发现提供了长臂猿亚洲起源的可能性。

2 亚、非两洲在早中新世至中中新世期间虽有动物群的交流, 但晚中新世土耳其及西亚一带已是开阔草原景观 (李传夔, 1978)。这对严格树栖性长臂猿的迁徙扩散不仅是障碍, 而是无法实现 (除非在此之前)。何况亚洲未发现树猿, 非洲也未见上猿、醉猿及池猿的报道。据此, 东非树猿不应视为长臂猿的直系祖先。

3 上猿是欧洲新第三纪了解得最多的一种猿类。尽管有的学者据其运动行为似现生猕猴 (*Cercopithecus*) 及与其他同时代种类比较后认为很难作为现生长臂猿的直系祖先 (吴汝康等, 1985), 但亚洲上猿化石的发现至少表明新第三纪时欧亚两洲间动物群交流的确实存在。可接近现生属种的祖先型长臂猿类——醉猿、池猿、小猿 *Micropithecus* 和进步滇猿化石均未发现于欧洲, 据而长臂猿欧洲起源的不可靠性应予以肯定。

4 现生属 (*Hyllobates*) 11种长臂猿的现今分布仅限于亚洲东南大陆及邻近岛屿 (马世来等, 1994), 连同更新世以来现生属的所有化石类群均只发现在亚洲东南部, 从而反证亚洲本就是真正长臂猿类的故乡和东南亚为现生类群分化中心的可靠性。

5 齿形结构、行为生态及染色体等研究结果均支持黑长臂猿 (*H. concolor*) 系最原始的现生种。中国南部大陆有其20处化石发现地点; 该种不仅相似于祖先型, 而且至今仍主要栖息在祖先型生活过的中国境内。亦即现生长臂猿很可能是由发现于中国的醉猿

(*D. iony s o p i t h e c u s s h u a n g o u e n s i s*), 更可能是中国西南的云南禄丰池猿 (*L. acc o p i t h e c u s r o b u s t u s*) 或元谋滇猿 (*D. i a n o p i t h e c u s p r o g r e s s u s*) 经未知的晚中新世——上新世期间的某类中间环节进化到黑长臂猿 (*H. y l o b a t e s c o n c o l o r*) 发展而来。假如这一推论可以成立的话, 那么中国大陆南部无疑就是现生长臂猿的最早起源地。

## 参 考 文 献

- 马世来, 王应祥 1986 中国南部长臂猿的分类与分布——附三个新亚种的描述 动物学研究, 7 (4): 393~ 410
- 马世来, 王应祥 1988 中国现代灵长类的分布、现状与保护 兽类学报, 8 (4): 250~ 260
- 马世来, 王应祥, 蒋学龙 1994 西南地区长臂猿的资源现状与保护 见: 宋大祥主编 西南武陵山地区动物资源和评价 (第五章). 北京: 科学出版社, 318~ 327.
- 王令红, 林玉芬, 长绍武, 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~ 358
- 王光汉, 吕培炎, 汤家生, 徐志辉, 邓佩文 1987 西双版纳自然保护区综合考察报告 西双版纳自然保护区综合考察报告集 昆明: 云南科技出版社, 1~ 21.
- 兰道英, 马世来, 韩联宪 1995 滇西白眉长臂猿 (*H. y l o b a t e s h o o l c k*) 分布、数量和保护 见: 张洁主编 中国兽类生物学研究 北京: 中国林业出版社, 11~ 19
- 全国强, 汪松, 张荣祖 1981 我国灵长类动物的分类与分布 野生动物, (3): 7~ 14
- 陈万勇, 林玉芬, 于浅黎 1986 云南禄丰古猿生活时期的古气候初步研究 人类学学报, 5 (1): 77~ 88
- 邱占祥, 关键 1986 宁夏同心发现的一颗上猿牙齿 人类学学报, 5 (3): 201~ 207.
- 吴汝康, 潘悦容 1984 云南禄丰晚中新世的长臂猿类化石 人类学学报, 3: 185~ 194
- 吴汝康, 潘悦容 1985 禄丰粗壮池猿头骨的初步观察——兼论池猿的系统关系 人类学学报, 4 (1): 7~ 12
- 李传夔 1978 江苏泗洪中新世长臂猿类化石 古脊椎动物与古人类, 16: 187~ 192
- 李传夔, 林一璞, 顾玉珉, 侯连海, 吴文裕 1983 江苏泗洪下草湾中新世脊椎动物群- 1. 化石地点暨近年发现的新材料简介 古脊椎动物与古人类, 21 (4): 313~ 327.
- 李致祥, 林正玉 1983 云南灵长类的分类和分布 动物学研究, 4 (2): 111~ 120
- 竺可桢 1973 中国五千年来气候变迁的初步研究 中国科学, 2: 168~ 196
- 林圣龙 1989 上新世以来的中国自然地理环境和中国人类的进化 人类学学报, 8 (3): 209~ 215
- 张兴永 1991 禄丰古猿的发现与研究 云南古人类研究, 3: 2~ 12
- 张兴永, 李加能 1991. 云南马关山车仙人洞发现长臂猿等咩 云南古人类研究, 3: 56~ 57.
- 张荣祖 1979 中国自然地理——动物地理 北京: 科学出版社
- 周明镇 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.
- 顾玉珉 1986 我国更新世长臂猿化石的初步研究 人类学学报, 5 (3): 208~ 219
- 顾玉珉, 黄万波, 陈大远, 郭兴富 1996 广东罗定更新世灵长类化石 古脊椎动物学报, 34 (3): 235~ 250
- 高耀亭, 文焕然, 何业恒 1981 历史时期我国长臂猿分布的变迁 动物学研究, 2 (1): 1~ 7.
- 蒋学龙, 马世来, 王应祥, Sheeran L K, Poirier F E 1994a 黑长臂猿 (*H. y l o b a t e s c o n c o l o r*) 对人类和非人类捕食者的回避行为 人类学学报, 13 (2): 181~ 188
- 蒋学龙, 马世来, 王应祥, Sheeran L K, Poirier F E, 王强 1994b 黑长臂猿 (*H. y l o b a t e s c o n c o l o r*) 的配偶制及其与行为、生态和进化的关系 人类学学报, 15 (4): 344~ 352
- 蒋学龙, 马世来, 王应祥, Sheeran L K, Poirier F E, 王强 1994c 黑长臂猿的群体大小及组成 动物学研究, 13 (2): 15~ 22
- 潘悦容 1996 云南元谋小河地区古猿地点的小型猿类化石 人类学学报, 15 (2): 93~ 104
- Chivers D J. 1977. The lesser apes In: Rainier H P, Bourne R editors Primates Conservation. New York, Academic Press, 539~ 598
- Chopra S R K, Kaul S 1979. A new species of *Pliopithecus* from the Indian Sivalik *J Hum Evol*, 8: 475~ 477.
- Colbert E H, Hooijer D A. 1953 Pleistocene mammals from the limestone fissures of Szechwan, China *Bull Am Mus Hist*, 102: 41~ 71.



- Fleagle J G, Simons E L. 1978 *Microplithecus clarki*, a small ape from Miocene of Uganda. *Am J Phys Anthropol*, 49: 427~ 440
- Fooden J, Quan G, Luo Y. 1987. Gibbon distribution in China. *Acta Theriologica Sinica* 7 (3): 161~ 167.
- Ginsbyrg L, Mein P. 1980. *Crouzelia rhodanica*, nouvelle espece de Primate catarhinien, et essai sur la position systematique des Pliopithecidae. *Bull Mus Nat Hist Nat*, Paris, ser. 4 (2): 57~ 85.
- Groves C P. 1972. Systematics and phylogeny of the gibbons. In: Rumbaugh D editor. *Gibbon and Siamang* vol. 1. Basel, Karger, 1~ 89.
- Groves C P. 1984. A new look at the taxonomy and phylogeny of the gibbons. In: Preuschoft H et al, editor. *The Lesser Apes: Evolutionary and Behavioural Biology*. Oxford: The Alden Press, 542~ 561.
- Groves C P, Wang Y. 1990. The gibbons of the subgenus *Nomascus* (Primates, Mammalia). *Zool Res*, 11 (2): 148 ~ 154
- Hamoff E H, Gittins S P, Whitten A L, Chivers D J. 1984. A phylogeny and classification of gibbons based on morphology and ethology. In: Preuschoft H et al, editor. *The Lesser Apes: Evolutionary and Behavioural Biology*, Oxford: The Alden Press, 614~ 632
- Harrison T, Delson E, Guan J. 1991. A new species of *Pliopithecus* from the middle Miocene of China and its implications for early catarrhine zoogeography. *Jour Hum Evol*, 21: 329~ 361.
- Liu Z, Zhang Y, Jiang H, Southwick C. 1989. Population structure of *Hylobates concolor* in Bawangling Nature Reserve, Hainan, China. *Amer Jour Primatol*, 19: 247~ 254.
- Ma S, Wang Y, Poirier F E. 1988. Taxonomy, distribution, and status of gibbons (*Hylobates*) in southern China and adjacent areas. *Primates*, 29 (2): 277~ 286
- Marshall J, Sugardjito J. 1986. Gibbon systematics. In: Swindler D R, Erwin J, editors. *Comparative Primate Biology*, Vol. 1. New York: Alan R. Liss, 137~ 185.
- Matthew W D, Granger W. 1923. New fossil mammals from the Pliocene of Sze-Chuan, China. *Bull Am Mus Nat Hist*, 48: 563~ 598
- Schlosser M. 1924. Fossil primates from China. *Palaeontol*, 1 (2): 1~ 16
- Shafer D A, Myers R H, Saltzman D. 1984. Biogenetics of the Siabon (gibbon-siamang hybrids). In: Preuschoft H et al, editor. *The Lesser Apes: Evolutionary and Behavioural Biology*. Oxford: The Alden Press, 486~ 497.
- Simons E L, Fleagle J. 1973. The history of extinct gibbon-like primates. In: Rumbaugh D M, editor. *Gibbon and Siamang* Vol. 2, Basel: Karger. 121~ 148
- Suteethorn V, Buffetaut, Buffetaut-Tong H et al. 1990. A homonoid locality in the Middle Miocene of Thailand. *C R Acad Sci Paris*, t. 311. Serie II, 1448~ 1454

## PROBE ON THE CHINESE ORIGIN OF GIBBONS (HYLOBATES)

MA Shilai

(Conservation Biology Center, Kunming Institute of Zoology,  
The Chinese Academy of Sciences, Kunming, 650223)

### Abstract

Gibbons (Hylobatidae) are a higher primate animals, also called lower apes. They are only living in southeast Asia now.

The gibbons originated area, in the past, had been considered in Eastern Africa or Europe by what is called "the early finding of its fossils (as *Propithecus*, *Aeolopithecus*—

cus, *L in n o p i t h e c u s* and *P l i o p i t h e c u s*) in there ” Both *L in n o p i t h e c u s* and *P l i o p i t h e c u s* have been regarded as the ancestry of extant genus (*H y l o b a t e s*) for a long time. But some of Palaeontologists, recently, feel that there are many queries about the question (L i C h u a n k u i, 1978; W u R u k a n g *e t a l* , 1985; G u Y u m i n, 1986). Their study give out a clue to the A s i a n origin of the extant h i l o b a t i d s

In this paper, according to geographical and historical distribution (see Table 1, Fig. 1 and M a S *e t a l* , 1994) of Chinese fossil gibbons and living species of hylobatids (especially the Black-crested gibbon—*H y l o b a t e s c o n c o l o r*), the author advance a new hypothesis that the origin place of the hylobatids (including *H y l o b a t e s*) maybe is in southern China of A s i a neither in southeast A f r i c a nor in Europe and that the Black-crested gibbon (*H y l o b a t e s c o n c o l o r*) is a key species solving the problem. The reasons are as follow s:

1. In A s i a, especially in Chinese continent, the species or genus of fossil gibbons not only found more and more but also distributed wide, which are included *P l i o p i t h e c u s* of M i d d l e M i o c e n e (in Tongxin, Ningxia) and L a t e M i o c e n e (in Sivalik, India); *D i o n y s o p i t h e c u s s h u a n g o u e n s i s* of L a t e M i o c e n e in Sihong, Jiangsu; and *L a c c o p i t h e c u s r o b u s t u s* of L a t e M i o c e n e in Lufeng, Yunnan and so on. A f t e r two species similar to their ancestral type, each of them separately close to *H y l o b a t e s l e u c i s c u s* found in Java and *H y l o b a t e s c o n c o l o r* discovered in southern China

2. In spite of there are an exchange of animal group between A s i a with A f r i c a in Early M i o c e n e to M i d d l e M i o c e n e, but the region from Turkey to western A s i a was changed a open grasslands in the period of L a t e M i o c e n e so that it is impossible to the migrating and spreading of the rigid tree-habited adaptional gibbon. On the other hand, in A s i a havn't discovered *L in n o p i t h e c u s*, also *P l i o p i t h e c u s*, *D i o n y s o p i t h e c u s s h u a n g o u e n s i s*, *L a c c o p i t h e c u s r o b u s t u s* and *D i a n o p i t h e c u s p r o g r e s s u s* all are not in A f r i c a

3. *P l i o p i t h e c u s* is a very understanding apes for Neogene Period in Europe. It is really existent that it had been discovered in A s i a. This fact shows that there are some exchanges of animal groups between Europe and A s i a, but the fossil gibbon of the ancestry type (*D i o n y s o p i t h e c u s s h u a n g o u e n s i s* or *L a c c o p i t h e c u s r o b u s t u s* and *D i a n o p i t h e c u s p r o g r e s s u s* hasn't been found in Europe until now, so that Europe is looked upon as the originated area of h i l o b a t i d s is also unbelievable

4. L i v i n g 11 species of gibbons all are in southeast A s i a and not in A f r i c a or Europe. This objective distributed state disproof that A s i a is originally the native place of the gibbon in world on the one hand and southeast A s i a is to split up center of *H y l o b a t e s* genus on the other

5. The Black-crested gibbon (*H y l o b a t e s c o n c o l o r*) is not only the originatest extant species generally acknowledged, by [well-developed primitive cingulum on the lingual aspect of the upper molars (Gu Yum in, 1986, 1996), with maximum chromosome numbers ( $2n=52$ ) (Groves, 1989), averaged social group size are for 4.6~5.3 individuals (range=3~7, and there are 9 to 13 in the greatest group), with 100~500  $h m^2$  of terrir-

torial range at least, 1 800~ 2 700 m of habited altitude, and both monogamy or polygamy are combined in a social group etc (Ma Shilai, 1993) ], but also its phylogenetic relationship is lying between the directly-related ancestry and other species of *Hyllobates*. Simultaneously, this species 20 fossil sites are only found in China, and now it is also mainly habiting within Chinese boundaries of its ancestry used to live.

To sum up, the gibbons of *Hyllobates* maybe is developed from *Dionysopithecus shuangouensis* found in southeast China, or more possible by *Laccopithecus robustus* and *Dianopithecus progressus* discovered in Yunnan of southeast China evolved to the Black-crested gibbon (*Hyllobates concolor*) via a unknown middle link of Late Miocene to the period of Pliocene.

**Key words** Gibbons (*Hyllobates*); Geographical and historical distribution; Essentials of Ecology; Chinese origin in Asia

---

## 欢迎订阅《兽类学报》

《兽类学报》是中国科学院西北高原生物研究所和中国兽类学会主办的兽类学综合性的学报级学术刊物(季刊)。主要报道兽类的分类、区系、形态、生态、行为、繁殖、生理、生化、解剖、遗传以及有益、濒危兽类的利用与保护,有害兽类的防治等方面的研究成果,辟有研究报告、研究简报、资料、书刊评介、学术动态等栏目。旨在促进国内外学术交流、推动人才培养,发展我国的兽类学。

《兽类学报》是我国从事兽类学研究的科研单位、大专院校及科技情报所、图书馆必备的科技刊物。本刊国内外发行,各地邮局均可订阅。16开本,80页,每期定价8.80元。自1996年第16卷第1期起改由西宁市邮政局向国内总发行,邮发代号56—11。订阅时请注意在青海省期刊栏内查阅。如有漏订,请与本刊编辑部联系。

编辑部地址: 810001 青海省西宁市西关大街59号

中国科学院西北高原生物研究所《兽类学报》编辑部

本刊编辑部