

现生长臂猿的新系统^{*}

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

本文综合形态、行为、生态、分布、染色体及有关化石资料的比较分析研究, 论述了白颊长臂猿 (*Hylobates leucogenys*) 和红颊长臂猿 (*Hylobates gabriellae*) 的种级地位有效性; 着重讨论了黑长臂猿 (*Hylobates concolor*) 及白眉长臂猿 (*Hylobates hoolock*) 的系统地位; 重新构建了现生 11 种长臂猿系统发育的新系谱和依罗伯逊融合 (Robertsonian centric fusion) 进化途径的长臂猿演化假说。

关键词 长臂猿类; 分类概述; 系统重建

称为小型猿类 (Lesser apes) 的长臂猿 (Gibbons) 与大型猿类 (Great apes) 同属类人猿 (Anthropoid)。但长臂猿 (*Hylobates*) 包括其化石类群仅发现于亚洲而不见于非洲 (吴汝康等, 1985; 顾玉珉, 1986)。因属典型树栖类群而对热带、亚热带常绿阔叶森林的依赖性极强。

长臂猿具无显著性二型的较长犬齿, 它们的染色体多套系列 (Various sets) 特征与大猿和人类的不同 (Marshall 等, 1986)。

在解剖学上, 长臂猿种间彼此具有较大的相似性 (Creel 等, 1976; Marshall 等, 1986), 故在灵长类中独居一科 (Hylobatidae) 一属 (*Hylobates*) (Groves, 1972; Marshall 等, 1986; 马世来等, 1986; Ma S 等, 1988)。

免疫学、核酸、有限连续性 (The limited sequence) 及电泳比较等研究结果表明, 长臂猿与猩猩和人类的分离时间大致在 10 百万年前; 而现生长臂猿的分化年代距今大约 4.5~5 百万年 (Cronin 等, 1984)。亦即自新第三纪晚中新世至上新世期间演化形成并分化发展。而到第三纪末至第四纪初, 因气候环境的多次巨变使有的物种、地区类群绝灭成为化石, 幸存者则继续演化生存到今天。

有关现生长臂猿的种级分类曾有许多报道。近期主要是马世来等 (1986; 1994), Ma S 等 (1988) 和 Groves 等 (1990) 的工作, 确认现生长臂猿为 11 个有效物种; 系统发育则是 70 年代初至 80 年代国外学者从不同学科的研究报道结果 (Groves, 1972; Creel 等, 1976, 1984; Chivers, 1977; Haimoff 等, 1982, 1984; Shafer 等, 1984; Marshall 等, 1986)。因分类意见不统一或受学科限制, 所建立的演化系统差异较大。此后则无人涉及这一问题。笔者据近年来野外考察资料并结合前人的研究工作, 试作长臂猿属 (*Hylobates*) 种间系统关系的重新构建。

* 云南省应用基础研究基金, 美国国家地理学会 (National Geographical Society, U.S.A., 4057-89) 和美国麦克阿瑟基金 (MacArthur Foundation, U.S.A.) 资助项目

本文插图由阳平康同志复墨, 谨致感谢

本文于 1996 年 2 月 12 日收到, 1997 年 2 月 1 日收到修改稿

现生长臂猿的分类问题

古老的分类系统视长臂猿和猩猩类为猿科 (Simiidae), 后来独立为科 (Elliot, 1913)。但 Simpson (1945) 将其归入猩猩科 (Pongidae) 的长臂猿亚科 (Hylobatinae); Ellemann 等 (1951) 沿用。近来多数学者认同长臂猿类独立一科 (Hylobatidae) 的科级分类地位。

现生属 (*Hylobates*) 系 Illiger (1811) 据 Linnaeus (1771) 定名的 *Homo lar* 长臂猿 (标本获自马六甲- Malacca) 而建立 (Ellemann 等, 1951)。继后种级分类争议较多。如 Elliot (1913) 处理为 12 种; Ellemann 等 (1951) 合并为 5 种; Walker (1964) 和高耀亭等 (1981) 认为仅有 6 种; Napier 等 (1967) 列为 7 种; 彭燕章等 (1987) 将 *Hylobates* 属列为 8 种, 而视合趾猿 (*H. syndactylus*) 为独立属 (*Symphalangus*) Groves (1972) 按 9 种建立系统, 到 1984 年他又改为 8 种, 即将穆氏长臂猿 (*H. muelleri*) 归并黑手长臂猿 (*H. agilis*) 的地理亚种 (*H. a. muelleri*); Creel 等 (1976) 先按 9 种构建系统树, 1984 年他又据形态学特征合并为 5 种 (*syndactylus*, *hoolock*, *concolor*, *klossii* 和认为 *m. oloch*, *muelleri*, *agilis*, *lar* 及 *p. ileatus* 系同一物种的不同亚种)。但多数学者如 Chivers (1977); Haimoff 等 (1982, 1984); Marshall 等 (1986) 等均确认为 9 个种。

马世来等 (1986), Ma S 等 (1988) 除同意原定 9 个种的分类处理外, 又据阴茎骨、齿形、同域分布及雄性颊毛色差等特征将原判为黑长臂猿的地理亚种 (*H. concolor leucogenys*) 恢复其种级地位——白颊长臂猿 (*H. leucogenys*)。该观点逐步得到国内外专家学者的认同 (Groves 等, 1990; Zhang 等, 1992)。

继后, Groves 等 (1990) 又发现越南南部的 *H. c. gabriellae* 及其中的 *H. c. siki* 在阴茎骨、齿形、臂比指数和染色体形态等特征多介于黑长臂猿 (*H. concolor*) 与白颊长臂猿 (*H. leucogenys*) 之间, 且与后者有同域分布现象, 据此确认为另一独立种——红颊长臂猿 (*H. gabriellae*)。这样 *Hylobates* 属就包括有 11 个现生长臂猿种。

然而, 谭邦杰 (1992) 在其《哺乳动物分类名录》中对 *H. leucogenys* 和 *H. gabriellae* 的种级地位持不同意见, 将长臂猿归并为 9 个种。但该作者并未进行过比较研究, 更无野外行为生态观察, 简单归并不足为凭。据马世来等 (1986, 1994); Ma S 等 (1988) 和 Groves 等 (1990) 的研究结果, 笔者认为现生长臂猿处理为 11 个有效种 (表 1, 图 2-A) 或许更为客观合理 [至于 Su Bing 等 (1995) 提出海南长臂猿可能应为独立种问题还有待深入研究, 本文暂仍按黑长臂猿 (*H. concolor*) 处理]。

现生长臂猿概述

据研究报道, 现生 *Hylobates* 属的 11 种长臂猿隶属于 4 个亚属:

1. 黑长臂猿亚属 Subgenus *Nanascus* Miller, 1933

Nanascus Miller, 1933 Journ. Mamm. 14: 159 (模式种: *Hylobates leucogenys* Ogilby)。

本亚属的染色体数目最多 ($2n=52$), 含 3 个种:

(1) 黑长臂猿 *Hylobates concolor* (Harlan, 1826)

模式产地: 越南北部

鉴别特征: 体型大小仅次于合趾长臂猿 (*H. syndactylus*), 体重 7~ 10 kg; 雄性头顶具直立冠毛, 通体黑色; 阴茎骨相对较长且呈圆锥形; 雌性体毛为多型黄色, 黑色冠斑形态大小各异。

栖息环境: 主栖亚热带常绿阔叶林

地理分布: 云南, 海南, 越南北部, 老挝北部

(2) 白颊长臂猿 *Hylobates leucogenys* O gilby, 1840

模式产地: 老挝芒奇 (M uang khi)。

鉴别特征: 体型较大, 体重 6~ 8.2 kg。雄性体毛灰黑, 面颊具纯白长毛 (35~ 47 mm), 阴茎骨长扁具沟突; 雌性体毛污黄或黄褐, 头顶具延至枕部的暗褐冠斑。

栖息环境: 热带雨林和亚热带常绿阔叶林

地理分布: 云南南部, 老挝北部, 越南北部

(3) 红颊长臂猿 *Hylobates gabriellae* Thom as, 1909

模式产地: 越南芽庄- 朗邦 (L ang B ian)。

鉴别特征: 体型较大, 体重 4~ 7 kg。总体形态介于 *H. concolor* 和 *H. leucogenys* 之间。雄性阴茎骨中长 (8.2 mm) 呈棒状, 体毛染银灰色似后者; 雌性体毛带红金黄色; 冠斑呈黑灰小三角形。M³ 和 M¹ 约等大; 犬齿较纤细。

栖息环境: 热带、亚热带常绿阔叶林

地理分布: 越南南部和中部

2 合趾猿亚属 Subgenus *Symphalangus* Gloger, 1841

Symphalangus Gloger, 1841. Gemeinn Naturg 1: 34 (模式种: *Symphalangus syndactylus* Gloger= *S in ia syndactylus* Raffles)。

该亚属染色体数目次多 (2n= 50), 仅一种。

(4) 合趾长臂猿 *Hylobates syndactylus* (Raffles, 1821)

模式产地: 苏门答腊- 本柯冷 (Bencoolen)。

鉴别特征: 体型最大, 体重 8~ 13 kg。喉部具显著大的鸣囊。两性体色均黑; 手臂长达到 1.5 m 左右; 第 2、3 趾间有发达的蹼相连。

栖息环境: 热带雨林和中山常绿阔叶林

地理分布: 苏门答腊, 马来西亚

3 指名亚属 Subgenus *Hylobates* Illiger, 1811

Hylobates Illiger, 1811. Prodr Syst Mamm. p. 67 (模式种: *H am o lar* L innaeus)。

该亚属染色体数目居中 (2n= 44)。含 6 个现生种:

(5) 克氏长臂猿 *Hylobates klossii* (M iller, 1903)

模式产地: 西苏门答腊- 南巴箕 (South Pagi Island)。

鉴别特征: 体型中等, 体重 5~ 6.5 kg。全身被黑毛, 且相对其它种的较短而具光泽。面周无白环, 呈亮黑色。趾间蹼大多存在但不甚发达。

栖息环境: 热带雨林

地理分布: 西苏门答腊- 门塔瓦伊群岛

(6) 黑帽长臂猿 *Hylobates pileatus* Gray, 1861

模式产地: 印度支那- (Cam bodgia)。

鉴别特征: 体型中等, 体重 5.5 kg 左右。头顶大部黑色, 前额至耳前灰白色, 手足

黄灰白色。体色多变，暗色型呈褐棕色，淡色型褐黄，胸腹具桃形大块褐色斑；趾间蹼极少存在。

栖息环境：热带雨林。

地理分布：柬埔寨和泰国南部。

(7) 银灰长臂猿 *Hylobates moloch* (Audebert, 1798)

模式产地：爪哇 (Java)。

鉴别特征：体型中等，体重 4.5~ 6.6 kg。体色呈亮银灰色。头冠黑色或黑灰色；面周具白环。均无趾间蹼。

栖息环境：热带雨林。

地理分布：爪哇，加里曼丹 (婆罗洲)。

(8) 黑手长臂猿 *Hylobates agilis* F. Cuvier, 1821

模式产地：不详。

鉴别特征：体型较大，体重 5~ 7.4 kg。头、体背和体侧带黄白色；四肢、手足黑褐色；头冠染皮黄色调；具不完全的白色面环；喉及体腹呈淡巧克力褐色。

栖息环境：热带雨林。

地理分布：苏门答腊，马来半岛，加里曼丹，泰国南部。

(9) 穆氏长臂猿 *Hylobates muelleri* Martin, 1841

模式产地：加里曼丹 (Borneo)。

鉴别特征：体型较小，体重 5~ 6 kg。头冠黑色，面环灰白；后头及体背毛色多变 (灰、皮黄或暗甘蓝褐色)。头侧和体腹黑色。手足灰色或淡灰色。

栖息环境：热带雨林。

地理分布：马来西亚，加里曼丹东部。

(10) 白手长臂猿 *Hylobates lar* (Linnaeus, 1771)

模式产地：马来半岛- 马六甲 (Malacca)。

鉴别特征：体型小，体重 4~ 7.3 kg。手足白色，具完全的白色面环。雌雄均具暗淡两色型。体毛长厚似绵羊毛状。

栖息环境：热带雨林、亚热带常绿阔叶林。

地理分布：苏门答腊，马来半岛，泰国南部，缅甸中、南部，云南西南边境。

4 白眉猿亚属 *Subgenus Bunopithecus* Prouty et al, 1983

Bunopithecus Prouty et al, 1983 Amer. Jour. Primatol, 5: 83 (模式种: *Hylobates hoolock* Harlan = *Simia hoolock* Harlan)。

本亚属染色体数目最少 ($2n=38$)。仅一种。

(11) 白眉长臂猿 *Hylobates hoolock* (Harlan, 1834)

模式产地：印度阿萨姆- 加罗丘陵 (Garro Hills)。

鉴别特征：体较大，体重 5.3~ 8.5 kg。雄性通体暗黑褐，顶毛向后，顶冠较平，具军刀状白色眉纹；雌体大部灰白，胸腹染暗棕色调。

栖息环境：热带、亚热带常绿阔叶林。

地理分布：缅甸东、北部，印度阿萨姆，云南西部 (怒江以西，泸水以南)。

表 1 现生长臂猿的演化性状及相关要素比较

Table 1 Comparison of evolutionary characters in *Hylobates*

种名 species	体重 body weight (kg)	颅全长 skull length (mm)	体色型 colour type	面周色 face mark	阴茎骨 penis bone	趾间蹼 webbing	鸣叫型 song type	群大小 group size (M)	家域 home range (hm ²)	配偶制 mating system	化石 fossil found
黑长臂猿 <i>concolor</i>	6.9~ 10	102~ 117	dichr.	pure black	long	unst able	duet & solo	4.6~ 5.2	100~ 500	poly gyny	more
白颊长臂猿 <i>leucogenys</i>	6~ 8.2	112~ 122	do.	white cheeks	middle	do.	duet	4~ 5	50~ 200	mono gamy	no f.
红颊长臂猿 <i>gabriellae</i>	4~ 7	105~ 116	do.	red-grey cheeks	do.	do.	do.			do.	do.
合趾长臂猿 <i>syndactylus</i>	8~ 13	120~ 139	monochr.	black	long	devel.	do.	3~ 5	15~ 25	do.	exist
克氏长臂猿 <i>klossii</i>	5.2~ 6.5	< 104	do.	do.	short	exist	vocal s.	3~ 4	31~ 35	do.	do.
黑帽长臂猿 <i>pileatus</i>	5.5	do.	dichr.	full ring	do.	a few	comp. s.	3.7	36	do.	no f.
银灰长臂猿 <i>moloch</i>	4.5~ 6.6	do.	monochr.	white br. & ch.	do.	lack	do.		12~ 22	do.	exist
黑手长臂猿 <i>agilis</i>	5~ 7.4	do.	polychr.	do.	do.	a few	do.	4.4	29	do.	no f.
穆氏长臂猿 <i>muelleri</i>	5~ 6	do.	do.	do.	do.	do.	do.	3.4	33~ 43	do.	do.
白掌长臂猿 <i>lar</i>	3.9~ 7.3	88~ 105	do.	full ring	do.	do.	do.	3.3~ 3.5	16~ 58	do.	do.
白眉长臂猿 <i>hooLOCK</i>	5.3~ 8.5	101~ 109	dichr.	white br.	middle	very few	solob.	3.2	18~ 30	do.	do.

注 Note: 双色 dichr = dichromatic; 同上 do. = ditto; 单色 monochr = monochromatic; 多色 polychr = polychromatic; 发达 devel = developed; 独唱 s = solo; 合唱 comp. = complex; 发现 f = found; 回合 b = bouts; 眉毛 br = brow s; 颊部 ch = cheeks

资料来源 Source of the informations: 马世来等 (1986); 刘瑞清等 (1987); Schultz (1973); Hamoff et al (1982, 1984); Groves (1984); Jungers (1984); Marshall and Sugardjito (1986); Tuttle (1986); leighton (1987); Groves and Wang Y. (1990); Liu et al (1989), and the author's the field study informations on Chinese gibbons (*H. concolor*, *H. leucogenys*, *H. lar*, and *H. hooLOCK*) in recent years; 蒋学龙等 (1994)

表 2 长臂猿 4 亚属的染色体比较

Table 2 Comparison of chromosomes for 4 subgenus in *Hylobates*

亚属及代表种 Subgenus and its delegated species	二倍体 Diploid (2n)	长染色体臂数 N. F.	染色体形态 Chromosome morphology			
			M & Sm	A	X	Y
1. <i>Nanascu</i> 亚属 黑长臂猿 <i>H. concolor</i>	52	94	44	6	M	圆点 dot
2. <i>symphalangus</i> 亚属 合趾长臂猿 <i>H. syndactylus</i>	50	94	46	2	Sm	M
3. <i>Hylobates</i> 亚属 白手长臂猿 <i>H. lar</i>	44	84	42	0	Sm	圆点 dot
4. <i>Bunopithecus</i> 亚属 白眉长臂猿 <i>H. hooLOCK</i>	38	72	36	0	M	圆点 dot

注 Note: 资料引自刘瑞清等 (1987) Source of the informations: Liu R. et al , 1987

M = 中着丝粒 metacentric; Sm = 亚中着丝粒 submetacentric; A = 近端着丝粒 acrocentric; X = X 染色体 X chromosome; Y = Y 染色体 Y chromosome

现生猿类的系统关系与讨论

1. 系统发育研究的历史回顾

如前所述, 本世纪 70 年代初至 80 年代中的 15 年是现生长臂猿类系统发育研究的高峰时期, 先后建立、报道了如图 1- a b c d e f 等相互差异较大的系统发育研究结果。经比较不难看出, 除不同的处理意见外, 尚有如下 3 个共同特点:

(1) *H. concolor* 与 *H. syndactylus* 被交替视为最原始的系统演化级别。

(2) 均认为 *H. agilis*, *H. lar*, *H. moloche* 和 *H. muelleri* 属晚期演化类群。

(3) *H. klossii*, *H. hoolock* 及 *H. pileatus* 则被置于早、晚演化类群之间的系统地位 [仅 shafer 等 (1984) 将 *H. hoolock* 看作晚期演化种类]。

继后, Marshall 等 (1986) 就前述的 a b c d 4 个演化系统构建进行了比较讨论, 着重指出 Hamoff 等 (1982) 的系统涉及野外资料的仅 5 个种, 另 4 个种的资料系获自动物园。他们认为该演化系统 (Phylogeny) 的标准或许无用, 而据自己的野外研究资料, 并主要以鸣声比较分析结果提出下列系统排列:

长臂猿科 (Hylobatidae);

长臂猿属 (*Hylobates*);

黑长臂猿 (*H. concolor*); 合趾长臂猿 (*H. syndactylus*); 白眉长臂猿 (*H. hoolock*); 银灰长臂猿 (*H. moloche*); 黑手长臂猿 (*H. agilis*); 白手长臂猿 (*H. lar*); 穆氏长臂猿 (*H. muelleri*); 黑帽长臂猿 (*H. pileatus*); 克氏长臂猿 (*H. klossii*)。

该系统排列仍将 *H. hoolock* 视为种级演化第三等级与 Hamoff 等 (1982) 的一致。而与众不同的是把 *H. klossii* 置于最晚 (最特化) 的系统地位。

上述表明: 尽管现生猿类的系统发育研究有不少报道, 但结果不尽统一, 仍值得进一步探讨; 另其有效种由 9 个确立为 11 个, 故种间系统发育关系务需重新修正。

2. 演化性状比较及新系统构建

一般说来, 类群种间系统关系的确立必须通过演化性状的比较判别来再现, 而单学科的或非本质的演化性状则易促成系统关系的误构。就长臂猿而言, 只有其特殊习性、生态学和地理分布等差异往往会导致解剖学上的变化, 以致成为进化上的尺度 (Marshall 等, 1986); 遗传基因的进化才是系统发育的本质; 化石的发现可视为起源演化的证据。笔者在比较研究中发现, 长臂猿可资比较的性状甚多, 但笔者主要按照分支系统学 (Cladistic taxonomy) 和折衷分类学 (Electic taxonomy) 原理——内外群比较分析法, 选列出表 1, 表 2 主要项目比较, 或许是真正能反映其种间系统关系的关键性演化性状及相关要素, 可能代表着它们的演化途径、趋势和方向。亦即: (1) 染色体数目呈偶数式减少 ($2n=52$ 到 $2n=38$)。 (2) 染色体长臂插入异染色质由少到丰富。 (3) 体型从大到小。 (4) 头骨由长变短。 (5) 毛色由单色或性二型到多样混杂型。 (6) 阴茎骨长粗变短小。 (7) 趾间蹼从发达—存在—多变—消失。 (8) 面周标记由单一黑色型到多变异色型。 (9) 社群组成从大而结构复杂到小而简单。 (10) 领域范围从宽大领域性弱到窄小而领域性较强。 (11) 配偶体制由一夫多妻到一夫一妻。 (12) 领域鸣叫从鸣型复杂、鸣次低、鸣时长而鸣点少到鸣型简单、鸣次高、鸣时短而鸣点多。 (13) 栖息环境从中山亚热带原始常绿阔叶林到低域热带雨林或季雨林。 (14) 地理分布从起源区—分化区—边扩区。

(15) 化石发现从多而广—较少—无发现 (后者系物种形成年代晚, 未构成化石)。

基于这些形态、生态、行为、地理分布 (含化石) 及染色体核型结构等有用性状的比较与判别, 并参照 Groves (1972, 1984)、Creel 等 (1976, 1984)、Chivers (1977)、Prouty 等 (1983)、Haimoff (1982, 1984)、Shafer 等 (1984)、Tuttle (1986)、Marshall 等 (1986)、Groves 等 (1990)、陈宜峰等 (1981)、刘振河等 (1984)、Liu Z 等 (1989)、马世来等 (1986, 1988)、Ma S 等 (1988)、刘瑞清等 (1987)、蒋学龙等 (1994)、兰道英等 (1995) 及笔者近年来对 *H. concolor*, *H. leucogenys*, *H. hoolock* 和 *H. lar* (含在泰国) 长臂猿类的野外考察资料综合比较分析研究, 初步得出现生 11 种长臂猿的新系统 (图 2- A), 或依罗伯逊融合 (Robertsonian centric fusion) 的染色体进化途径可能存在的长臂猿属 (*Hyllobates*) 的演化系谱构想 (图 2- B)。

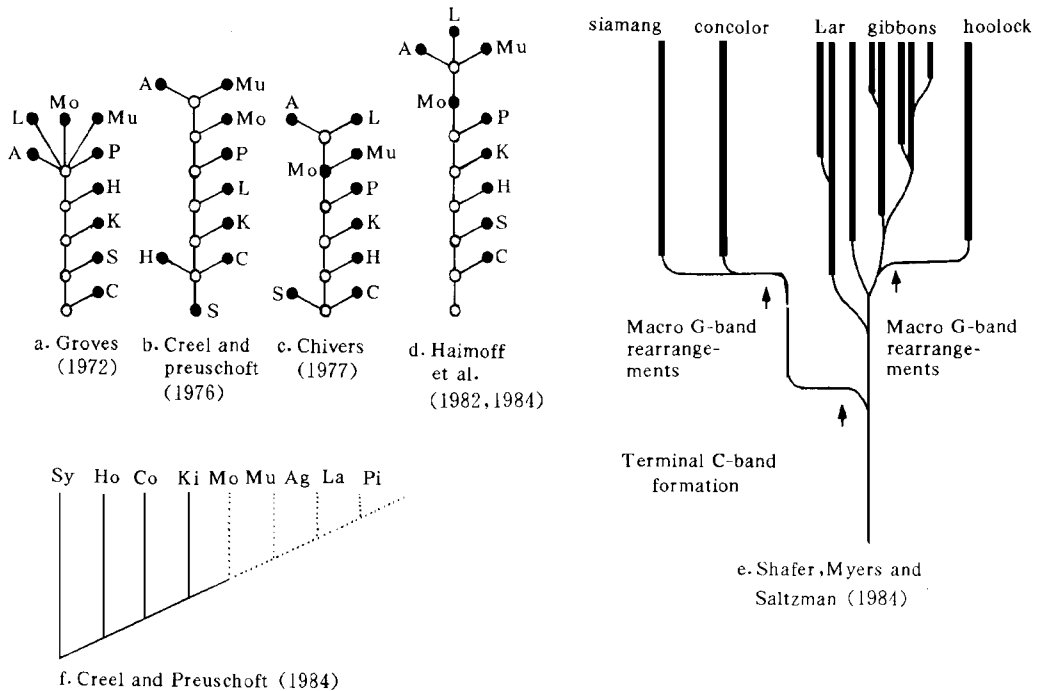


图 1 几种不同长臂猿系统的比较

Fig. 1 A comparison of several distinct phylogenetic constructions in recent gibbons

(C= *H. concolor*; S= *H. syndactylus*; K= *H. klossii*; H= *H. hoolock*; P= *H. pileatus*; Ma= *H. malochg*; A= *H. agilis*; L= *H. lar*; Mu= *H. muelleri*)

3 新系统构建中的几个重要问题

(1) 初级和次级起源演化地的初步确认 在探讨一个类群的系统演化关系时, 势必要考虑其起源地在哪? 而解决的主要途径就是寻找它们的化石证据。

近期研究表明: 迄今, 真正早期长臂猿化石种类——粗壮池猿 (*Laccopithecus robustus*)、双沟醉猿 (*Dionysopithecus shuangouensis*)、进步滇猿 (*Dianopithecus progersus*) 的发现地并非在欧、非两洲, 而是在亚洲中国大陆的中中新世至晚更新世地层; 现生属 (*Hyllobates*) 的各类化石均见于更新世 (Pleistocene) 期间, 且主要发现在亚洲东南部的中国大陆南部, 以及爪哇与其附近岛屿 (李传夔, 1978; 吴汝康等, 1985; 邱占祥等, 1986; 顾玉珉, 1986, 1996; Pan Y, 1994; 潘悦容, 1996)。双沟醉猿 粗壮池猿,

尤其进步滇猿与黑长臂猿 (*H. concolor*) 具有更多的相似特征, 曾被认为是早期长臂猿类演化到现生长臂猿属 (*Hylobates*) 的中间类型 (李传夔, 1978; 吴汝康等, 1984, 1985; Pan Y, 1994; 潘悦容, 1996), 并提出云南是研究长臂猿起源与进化的关键地区 (潘悦容, 1996)。笔者 (1997) 曾推论长臂猿 (*Hylobates*) 系亚洲中国起源, 东南亚为其分化中心。再说, 中国大陆很可能是现生种类和早期祖先类型的共栖区, 其化石丰富而分布广似可视为现生长臂猿的初级起源演化地; 爪哇远离长臂猿早期类型栖居地, 但更新世的长臂猿化石发现较多或许可看作现生长臂猿的次级起源分化区。两级起源演化地的代表种分别应是 *H. concolor* 和 *H. Syndactylus*。前者发展分化至次级地, 后者在地质时期自次级地反向北和向西逐步演化扩散, 最后形成现今的分布格局并与新系统再现的演化方向相吻合。从而说明初级和次级起源演化地的确认在现生长臂猿系统发育研究中具有非常重要的意义。

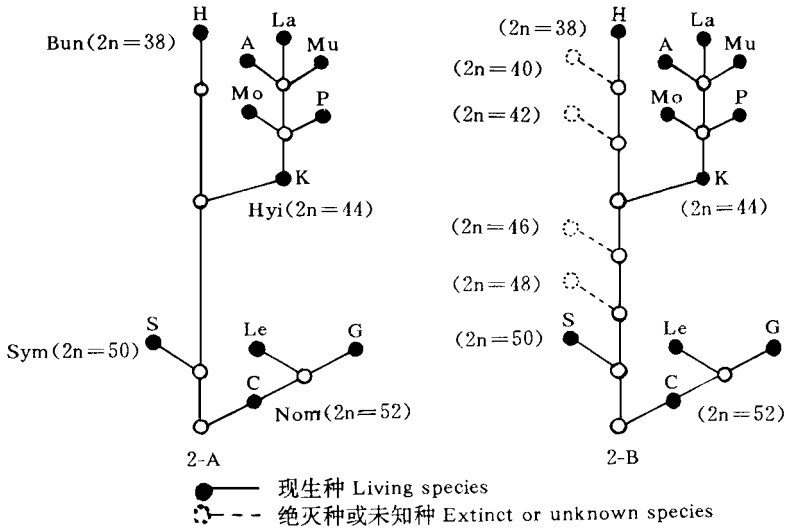


图2 长臂猿系统发育新图解

Fig. 2 A new diagram of gibbons phylogenetic relationship

2- A: 现生 11 种长臂猿系统发育新构想 A new hypothesis of the phylogeny in living 11 species of gibbons of the study; 2- B: 按罗伯逊融合进化途径的长臂猿系统发育假设 A final estimate of gibbons phylogeny in *Hylobates* according to the evolved way of the Robertsonian centric fusion; Nom = Subgenus *Nomascus*; Sym = Subgenus *Symphalangus*; HyI = Subgenus *Hylobates*; Bun = Subgenus *Bunopithecus*; C = *concolor*; Le = *leucogenys*; G = *gabriellae*; S = *syndactylus*; K = *klossii*; P = *pileatus*; Mo = *moloch*; A = *agilis*; Mu = *mulleri*; Le = *lar*; H = *hoolock*

(2) *H. concolor* 与 *H. syndactylus* 的系统关系 在染色体结构中, 多数长臂猿仅具一对 Ag-NORs, 而 *H. concolor* 和 *H. syndactylus* 除一对末端着丝粒染色体有 Ag-NORs 外, Y 染色体也有 Ag-NORs (刘瑞清等, 1987), 似乎表明两者关系较近。实际上, 以往研究大多都将它们视为相近的原始种类, 但其系统位置的先后仍有争议。

本研究结果支持 *H. concolor* 为最早演化等级, 将其置于 *H. syndactylus* 之前。主要依据: a) 主栖早期长臂猿化石发现区——初级起源地中国大陆, 其本身的更新世化石就有 20 处之多 (顾玉珉, 1986, 1996; Pan Y, 1994; 潘悦容, 1996)。b) 主要生活在海拔 1 800 m 以上的亚热带常绿阔叶林区, 且以叶食性为主; c) 社群组成最大和雌性领域性较弱; d) 100~ 500 hm² 的社群领域范围显著大于同属它种; e) “一夫多妻和一夫一妻并

存”的配偶体制构成演化到“一夫一妻”制的前奏; f) 染色体数目最多 ($2n=52$) 等 (马世来, 1993; 将学龙等, 1994)。

(3) 白眉长臂猿 (*H. hoolock*) 的系统位置 大多数研究报道将其置于长臂猿系统线上的 2、3、4 级位置, 仅极少学者视其为特化种 (Shafer 等, 1984; 刘瑞清等, 1987)。该种也曾长期被归并在 *Hylobates* 亚属中, 直至后来发现其染色体数目 ($2n=38$) 少于同属其它种才独立为新亚属——*Bunopithecus* (Prouty 等, 1983)。刘瑞清等 (1987) 不仅证实其染色体数目最少 ($2n=38$) 的可靠性, 还发现靠着丝粒下面插入有较丰富的小异染色质 (Interstitial bands of heterochromatin), 以及除 Y 染色体外均系双臂染色体。这在哺乳动物中并不多见, 被认为是一种特化指征。另 *H. hoolock* 是现生长臂猿中分布最偏西北的类群, 正好与初级起源地的最原始种——*H. concolor* 隔江 (Salween River) 栖居, 但远离次级起源区爪哇 (Java) 的次原始种——*H. syndactylus*。尽管分布较广而亚种分化极少, 且至今未发现该种化石。虽然 Marshall 等 (1986) 曾将四川盐井沟的长臂猿化石视为 *H. hoolock*, 但被认为可能系 *H. concolor* 的误判 (马世来等, 1994)。据此, 笔者将其判为最晚形成的特化物种, 即是按照长臂猿进化方向演化的必然结果, 或许与栖居区的地质气候变化引起基因突变有关。

参 考 文 献

- 马世来 1993 云南黑长臂猿研究的新进展 中国灵长类研究通讯, 2 (2): 3
- 马世来 1997 试论长臂猿的中国起源 兽类学报, 17 (1): 13~ 23
- 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
- 兰道英, 马世来, 韩联宪 1995 滇西白眉长臂猿 (*Hylobates hoolock*) 分布、数量和保护见: 张洁等主编 中国兽类生物学研究 北京: 中国林业出版社, 11~ 19
- 刘振河, 余斯绵, 袁喜才 1984 海南长臂猿的资源现状 野生动物, (6): 1~ 4
- 刘瑞清, 施立明, 陈玉泽 1987 白眉长臂猿 (*Hylobates hoolock leuconedys*) 的染色体研究 兽类学报, 7 (1): 1~ 7
- 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
- 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
- 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 (3): 187~ 192
- 陈宜峰, 罗丽华, 单祥年, 曹筱梅 1981 中国灵长类染色体 北京: 科学出版社
- 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, L. K. Sheeran, F. E. Poirier, 王强 1994 黑长臂猿 (*Hylobates oncolor*) 的配偶制及其与行为、生态和进化的关系 人类学学报, 13 (4): 344~ 352
- 彭燕章 1987 现生长类目录 见: 叶智影等编著 金丝猴解剖 昆明: 云南科技出版社, 307~ 308
- 谭邦杰 1992 哺乳动物分类名录 北京: 中国医药科技出版社
- 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 G, editors Primates Conservation London: Academic Press, 539~ 598
- Creel N, Preuschoft H. 1976 Cranial morphology of the lesser apes: a multivariate statistical study. In: Rumbaugh D, editor Gibbon and Siamang vol 4 Besel: Karger, 219~ 303

- Creel N, Preuschoft H. 1984 Systematic of the lesser apes: A Quantitative Taxonomic Analysis of Cranial metric and Other Variables. In: Preuschoft H et al, editors The Lesser Apes: Evolutionary and Behavioural Biology. Oxford: The Alden Press, 562~ 613
- Cronin J E, Sarich V M, Ryder O. 1984 Molecular Evolution and Speciation in the lesser apes. In: Preuschoft H et al, editors Evolutionary and Behavioural Biology. Oxford: The Alden Press, 467~ 485
- Elleman J R, Morrison-Scott T C S. 1951. Checklist of Palaearctic and Indian Mammals. Brit Mus (Nat Hist), London
- Elliot D G. 1913. A review of the primates vol III Amer Mus (Nat Hist), New York
- 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, editors Evolutionary and Behavioural Biology. Oxford: The Alden Press, 542~ 561.
- Groves C P, Wang Yingxiang. 1990. The gibbons of the subgenus *Nomascus* (Primates, Mammalia). *Zool Res*, 11 (2): 147~ 154
- Hamoff E H, Chivers D J, Gittins S P, Whitten T. 1982. A phylogeny of gibbons (*Hylobates* spp.) based on morphological and behavioural characters. *Folia Primatol*, 39: 213~ 237.
- 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, editors The Lesser Apes: Evolutionary and Behavioural Biology. Oxford: The Alden Press, 614~ 632
- Jungers W L. 1984. Scaling of the Homoid skeleton with special reference to lesser apes. In: Preuschoft H et al, editors Evolutionary and Behavioural Biology. Oxford: The Alden Press, 146~ 169.
- Leighton D. 1987. Gibbons: territoriality and monogamy. In: Smuts B. et al editors Primate Society. Chicago: University of Chicago Press, 135~ 145.
- Liu Z, Zhang Y, Jiang H, Southwick C. 1989. Population structure of *Hylobates concolor* in Bawangling Nature Reserve, Hainan, China. *Amer J 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.
- Napier J R, Napier P H. 1967. A handbook of living primates. Academic Press London/New York
- Pan Y. 1994. Recent discoveries of fossil non-human hominoids in China. In: Thierry B. et al editors Current Primatology. Selected proceedings of the XVth Congress of the International Primatological Society, vol 1. Universite Louis Pasteur Strasbourg, France, 285~ 294
- Prouty L A, Buchanan P D, Pollitzer W S, Mootnick A R. 1983. Taxonomic note *Bunopithecus*: A Genus level taxon for the hoolock gibbon (*Hylobates hoolock*). *Amer Jour Primatol*, 5: 83~ 87.
- Schultz A H. 1973. The skeleton of the Hylomatidae and other observations on their morphology. In: Rumbaugh D, editor: Gibbon and Siamang, vol 2. Basel: Karger, 1~ 54
- Shafer D A, Myers R H, Saltzman D. 1984. Biogenetics of the Siabon (Gibbon-Siamang Hybrids). In: Preuschoft H. et al editors The Lesser Apes: Evolutionary and Behavioural Biology. Oxford: The Alden Press, 486~ 497.
- Simpson G G. 1945. The principles of classification and a classification of the mammals. *Bull Amer Mus Nat Hist*, 85: i-xvi, 1~ 350
- Su Bing, Monda K, Wang Wen, Jiang Xuelong, Wang Yingxiang, Woodruff D S, Zhang Yaping. 1995. Molecular phylogeny of chinese concolor gibbons (Subgenus *Nomascus*). In: Xia W uping, Zhang Yongzu, editors Primate Research and Conservation. Beijing: China Forestry Publishing House, 55~ 63
- Tuttle R H. 1986. Apes of the world. Their social behavior, Communication, Mentality and ecology. Nores Publications, New Jersey, 1~ 32
- Walker E R. 1964. Mammals of the world (sec ed 1968). Baltimore: The Johns Hopkins Press, 1: 469~ 478

A NEW PHYLOGENETIC TREE FOR GIBBONS (HYLOBATES SPP.)

MA Shilai

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

Abstract

This paper, based on morphological, ecological, behavioural, distribution, fossils and chromosome characters (see tables 1 and 2), constructs a new phylogenetic tree for the recent gibbons (Fig 2- A) and hypothesize a possible phylogeny system (Fig 2- B) for *Hylobates* spp. (included probable extincts) according to Robertsonian centric fusion. The new tree of the gibbons phylogeny and the study methods differ from other studies (Groves, 1972; Creel et al, 1976, 1984; Chivers, 1977; Haimoff et al, 1982, 1984; Shafer et al, 1984; Marshall et al, 1986) to be mainly in that:

1. The comparative characters used for the gibbons evolutionary analysis are varied subjects

2. The chromosome gene evolution is regarded as a main direction of the gibbons phylogeny.

3. Chinese mainland is looked upon the primary place of the gibbons origin, and *H. concolor* is represented the earliest distinct taxa

4. Java island is affirmed the secondary rise area, and the Siamang (*H. syndactylus*) is suggested the subordinate speciated

5. The white-browed gibbon (*H. hoolock*) ought to be the progressed classified species

6. Other gibbons taxa of the genus (*Hylobates*), in order of its phylogeny are intercalated between two sets of the siamang (*H. syndactylus*) and the hoolock gibbon (*H. hoolock*).

Key words Gibbons; Taxonomy; New phylogeny