

滇金丝猴、藏酋猴和毛耳猴 下颌骨的异速生长*

杨贵波** 彭燕章^L 叶智彰 王 红 潘汝亮

(中国科学院昆明动物研究所, 650107)

2959.848

摘 要

本文对滇金丝猴(*Rhinopithecus bieti*)、藏酋猴(*Macaca thibetana*)和毛耳猴(*Macaca mulatta lasiota*)下颌骨的33项指标进行了测量。经分析, 下颌骨的生长存在有部位间、左右间及类群间的差异。表明这些动物下颌骨形态因适应某种生态环境而可能存在某些相似性, 但因其食物性质、取食行为、系统及个体发育过程中存在差异而出现不同的生长模式。

关键词 滇金丝猴; 毛耳猴; 藏酋猴; 下颌骨; 异速生长

生活于不同生境和占据不同生态位动物的食物组成是不同的。作为第一步的物理消化, 即处理与咀嚼食物所涉及的咀嚼器官的形态, 无疑会产生适应性变化。本文就滇金丝猴(*Rhinopithecus bieti*)、毛耳猴(*Macaca mulatta lasiota*)、藏酋猴(*Macaca thibetana*)及其幼体的下颌髁、下颌联合、下颌体、下颌支及下颌齿弓等33项变量进行了测量和异速生长分析。试图探讨它们在发育过程中的变化趋势, 了解下颌骨形态与其功能的关系, 为动物生态行为与形态相适应提供资料。

材料与方法

使用本所收藏的滇金丝猴、毛耳猴和藏酋猴成体及幼体标本各 10 个, 参照吴汝康等(1965)、Smith等(1983)和 Anderson(1975)的测量方法获得了关于下颌骨的33项测量指标, 并对这33项变量进行了对数转换回归分析, 得到下列回归方程。

$$\log(Y) = \log(b) + k \times \log(X)$$

2822

其中, Y 是要进行异速生长探讨的变量, X 为头骨重量或咬合面的面积。据此本文分析了下颌骨各部位的生长情况及类群间差异。

结 果

滇金丝猴、毛耳猴、藏酋猴成体及其幼体的下颌骨测量指标的回归和检验结果列于表 1。

* 国家自然科学基金资助项目。

** 现工作单位在北京大学生物学系。

本文于1990年7月12日收到, 1991年10月8日修回。

各变量号所代表的内容为：1：下颌骨联合高；2：颊齿列间最小宽；3、4：左、右颊齿列长；5、6：左、右门齿列长；7、8：左、右齿列总长；9：齿列间最大宽；10、11：左、右下颌骨长；12、13：左颊齿列咬面最大、最小宽；14、15：右颊齿列咬面最大、最小宽；16：下颌髁间宽；17：下颌角间宽；18、19：左、右下颌支宽；20、21：左、右下颌支高；22、23：左、右下颌喙突高；24、25：左、右下颌骨体高；26、27：左、右下颌骨体厚；28：下颌齿槽平面宽；29：下颌骨基底平面宽；30、31：左下颌骨髁宽和长；32、33：右下颌骨髁宽和长。 k ：回归系数； $\log(b)$ ：回归常数； R ：相关系数； F ：回归检验值。

以咬颌面为自变量和以头骨重量为自变量的分析结果所反映的异速生长情况，就本文讨论的内容而论基本相似。但前者曲线拟合情况不如后者好。

表 1 下颌骨异速生长分析结果
Table 1 Results of the allometry analysis

变量 Variable	滇金丝猴 <i>Rhinopithecus bieti</i>				毛耳猴 <i>Macaca mulatta</i>			
	$\log(b)$	k	R	F	$\log(b)$	k	R	F
1	-0.67054	0.53961	0.76956	11.61875	-0.64502	0.52833	0.92581	47.98912
2	-0.67956	0.52308	0.93019	51.37461	-0.37241	0.36960	0.79168	13.43358
3	0.24458	0.15540	0.63539	5.41653	0.08456	0.23853	0.82210	16.67986
4	0.29216	0.13281	0.60681	4.66261	0.05679	0.25355	0.79618	13.86242
5	-0.72849	0.41900	0.71418	8.32814	-0.91821	0.53598	0.92006	44.11892
6	-0.74183	0.42679	0.65847	6.12380	-0.78247	0.46596	0.84828	20.52913
7	0.21457	0.22682	0.77804	12.27098	0.08110	0.30559	0.93103	52.06875
8	0.23239	0.21868	0.71498	8.36557	-0.02158	0.35107	0.59259	4.32984
9	0.11780	0.20568	0.30676	0.83100	0.14400	0.18216	0.80933	4.72424
10	0.20649	0.33730	0.87304	25.64055	0.01221	0.45664	0.90110	34.55080
11	0.16326	0.35818	0.86837	24.53011	0.02133	0.45206	0.92811	49.71481
12	-0.27694	0.04395	0.12528	0.12757	-0.70570	0.26790	0.57040	3.86802
13	-0.82632	0.21748	0.61657	4.90658	-1.03208	0.31902	0.68197	6.95668
14	-0.01397	-0.08147	-0.22595	0.43042	-0.56502	0.20183	0.50539	2.74426
15	-0.68463	0.13776	0.26220	0.59059	-0.77924	0.19153	0.33088	0.98353
16	0.39037	0.22535	0.77832	12.29343	0.39770	0.27312	0.49747	2.63090
17	-0.12843	0.40070	0.70263	7.80045	-0.38881	0.51400	0.84516	20.00043
18	-0.21133	0.32146	0.64121	5.58584	-0.53460	0.48446	0.87378	25.82535
19	-0.06346	0.25614	0.56789	3.80805	-0.56283	0.49764	0.85900	22.52133
20	0.04367	0.29490	0.73855	9.60033	-0.16796	0.39066	0.76302	11.14819
21	0.04204	0.29425	0.73833	9.58754	-0.17738	0.39426	0.80589	14.82221
22	-0.04143	0.35670	0.86131	22.98011	-0.18120	0.43113	0.96528	109.18360
23	-0.04920	0.35868	0.88053	27.60729	-0.14986	0.40775	0.94480	68.51626
24	-0.94984	0.63162	0.77298	11.87590	-0.27439	0.28484	0.77263	11.84881
25	-0.73287	0.52901	0.73500	9.39996	-0.51848	0.40692	0.84216	19.51414
26	-0.88231	0.38732	0.81041	15.30760	-0.96242	0.42129	0.75806	10.80831
27	-0.84678	0.36700	0.81018	15.28213	-1.00600	0.44189	0.82452	15.98693
28	-0.00605	0.24607	0.91746	42.54932	0.13878	0.17211	0.57087	3.86350
29	-0.48914	0.50827	0.87196	25.37671	-0.43936	0.42709	0.84333	19.70165
30	-0.48813	0.28795	0.64722	5.76698	-0.69474	0.38763	0.89730	33.05770
31	-1.16019	0.43443	0.77380	11.93833	-1.11157	0.40159	0.75480	10.59267
32	-0.37712	0.23229	0.70307	7.81985	-0.56783	0.32332	0.70754	8.01974
33	-0.98476	0.35705	0.57489	3.94917	-0.85048	0.16863	0.31295	0.86856

续表1 Continue table 1

变量 Variable	藏酋猴 <i>Macaca thibetana</i>				藏酋猴(幼体) <i>Macaca thibetana</i> (juvenile)			
	log(b)	k	R	F	log(b)	k	R	F
1	-0.62505	0.51801	0.91311	40.12455	-0.58992	0.52260	0.96368	104.17320
2	-0.21167	0.30066	0.82002	16.42251	0.03636	0.17719	0.92933	50.87307
3	-0.13939	0.36833	0.86241	23.16404	-0.99131	0.76102	0.92532	47.83921
4	-0.23098	0.40772	0.89478	32.12692	-0.98399	0.75732	0.91494	41.11199
5	-0.85941	0.50986	0.86588	23.96709	-0.17033	0.14228	0.82831	5.21608
6	-0.77460	0.46565	0.82947	17.64324	-0.28235	0.21202	0.75831	10.82494
7	-0.08811	0.40063	0.95649	83.91056	-0.45226	0.55543	0.93089	51.95319
8	-0.09857	0.40484	0.97241	138.9877	-0.49287	0.57762	0.93353	54.24216
9	0.13412	0.19706	0.87419	25.02722	-0.15441	0.32710	0.97789	173.29500
10	0.13085	0.39976	0.94010	60.84238	-0.07793	0.49831	0.97208	137.26980
11	0.01356	0.45289	0.85839	22.39879	-0.10875	0.51673	0.96932	124.43010
12	0.21531	-0.16761	-0.43699	1.68822	-1.20696	0.51228	0.95350	80.07193
13	-0.47096	0.05567	0.32169	0.92346	-1.59317	0.65925	0.97915	186.00030
14	0.15437	-0.14246	-0.30014	0.79201	-1.23776	0.54216	0.95674	84.41748
15	-0.58663	0.11135	0.66198	6.24028	-0.86130	0.23084	0.81743	16.11066
16	0.31653	0.28194	0.86495	23.76394	0.22359	0.30724	0.96818	119.74950
17	-0.06403	0.32468	0.84317	19.67552	-0.01357	0.29639	0.84011	19.19165
18	-0.46485	0.44890	0.97448	150.75190	-0.51088	0.46486	0.93836	58.05138
19	-0.54799	0.48925	0.98480	257.15030	-0.55085	0.48791	0.94769	70.52571
20	-0.08375	0.32081	0.79858	14.08283	-0.53803	0.54368	0.92721	49.02795
21	-0.15577	0.35377	0.79210	13.47203	-0.53941	0.54098	0.93945	60.12287
22	-0.00936	0.32307	0.84370	19.76205	-0.44231	0.54202	0.91410	40.65463
23	-0.08044	0.35887	0.87018	24.96091	-0.44448	0.54086	0.94216	83.22156
24	-0.33821	0.32114	0.83972	19.13016	-0.54913	0.42148	0.95209	77.54254
25	-0.24488	0.28063	0.87724	26.71359	-0.56625	0.43092	0.93290	63.68117
26	-0.68334	0.22930	0.53562	3.21850	-0.70388	0.31783	0.80134	14.35523
27	-0.63881	0.21706	0.60525	4.62485	-0.66706	0.29213	0.89458	32.05559
28	0.25394	0.13749	0.78988	13.27196	-0.21691	0.36486	0.91596	41.68219
29	0.32823	0.04208	0.14075	0.16168	-0.19709	0.28675	0.82453	16.98837
30	-0.57661	0.35502	0.82887	17.66092	-0.91700	0.52675	0.93890	57.45316
31	-1.24757	0.46873	0.83116	17.87568	-0.69983	0.21640	0.83520	5.41116
32	-0.38890	0.26409	0.67287	6.81871	-0.91174	0.52734	0.96758	117.34390
33	-1.28376	0.48744	0.88943	24.77489	-0.75151	0.25107	0.75073	10.33188

讨 论

在生物学中, 异速生长分析被大量用于探讨个体发育中的各种变化及种内种间差异 (Junger, 1985; Gingerich等, 1985; McMahon, 1973; Kay, 1975; Wolpoff等, 1975; Pilbeam等, 1975; Demes等, 1986)。据本文对下颌骨异速生长分析结果可看出:

1. 齿弓、各齿列及齿列左右间存在不同的生长趋势, 齿弓形状在生长中的变化趋势也存在组间差异。虽然对齿弓形状和对称性已有作者利用齿弓指数、下颌基矩形指数、齿弓对称性指数等进行了类群间差异的探讨 (Lavelle 等, 1977; Scott, 1957; Leakey, 1968; Kinzey, 1970; 彭燕章等, 1984; 杨贵波等, 1991), 然而与对牙齿的研究相比是较少的。由于齿弓的形态在一定程度上受遗传因素的影响, 且与牙齿的形

态和位置相关 (Scott, 1957; Lavelle 等, 1977), 而牙齿的形态又与食物的理化性质相适应 (Dunbar 等, 1974; Kay, 1975, 1984; Gingerich 等, 1985; Maier, 1984; Janis, 1984; Lavelle 等, 1977; Ankel-Simons, 1983), 所以对灵长类齿弓形态的比较研究很有意义。Kinzey (1970) 指出下颌基矩形指数在现生灵长类的分类上可能有用。彭燕章等 (1984) 对金丝猴齿弓的性别间、种间及与其他属间差异的探讨也证明齿弓指数和下颌基矩形指数在比较形态学探讨中是有用的。作者在分析滇金丝猴、藏酋猴和毛耳猴的齿弓对称性时发现这几种灵长类中齿弓有异速生长现象 (杨贵波等, 1991)。本文对齿弓异速生长的分析结果表明: 在关于下颌骨长的变量 (3-8) 中, 滇金丝猴的门犬齿列变长最快, 且齿弓左边变长速度快于右边, 毛耳猴和藏酋猴也是门犬齿列变长最快, 但齿列右边变长快于左边; 藏酋猴幼体则是颊齿列变长最快, 齿列右边变长亦快于左边; 显然猕猴属类群与滇金丝猴的下颌齿弓各具有不同的生长趋势, 幼体藏酋猴虽然与滇金丝猴同为齿弓右边大于左边, 然而它们的生长趋势则各不相同。

在关于下颌颊齿咬面的变量 (12-15) 中, 滇金丝猴和毛耳猴皆为左边咬面宽的变大快于右边, 且颌面最小宽的变大快于最大宽。而藏酋猴成体则为右边宽的变大快于左边宽, 最小宽的变大快于最大宽, 其幼体的变化趋势与之相反。且咬颌面大小与颌面宽的生长快慢似乎不相关, 而与颊齿列长的生长密切相关。文中四组间颊齿列咬颌面宽的变大速度顺序为藏酋猴幼体 > 毛耳猴 > 滇金丝猴 > 藏酋猴成体; 颊齿列长为藏酋猴幼体 > 藏酋猴成体 > 毛耳猴 > 滇金丝猴。表明滇金丝猴的咬合面相对较小, 而猕猴属则相对较大。由于咬合面大小直接影响咀嚼效率 (Demes 等, 1986; Chivers 等, 1984), 各种灵长类又有不同的取食习性, 如取食时间的长短。因此, 不单是某一次咀嚼的效率, 而是各次咀嚼效率之和与基础代谢密切相关。而对那些食用含大量结构多糖食物的动物, 其咬面相对较小应是一种对食物的适应。Gingerich 等 (1985) 指出, 食叶灵长类动物比食果灵长类动物具相对较狭的齿冠, 与本文结果一致。因此, 上述咬面大小变化差异应与食性、取食行为和齿列各部位的利用率有关。

与齿弓形状及其形状指数 (齿弓指数、下颌基矩形指数) 有关的变量 (Lavelle 等, 1977; Kinzey, 1970; Leakey, 1968) 是齿弓宽 (2, 9)、齿弓长 (7, 8) 和门犬齿列长 (5, 6)。对它们的分析表明, 滇金丝猴颊齿列间最小宽的变大快于颊齿列间最大宽的变大, 即两颊齿列有趋于平行的趋势, 而齿列长的生长速度比齿列间最大宽的生长略大。关于下颌突出程度的变量 (2, 5, 6) 表明, 滇金丝猴齿弓突出程度有随个体发育过程而减小的趋势。这些也反映出与齿弓形状相关的指数趋于恒定。在毛耳猴中, 与齿弓形状相关的指数趋于增大, 齿弓两边趋于平行, 齿弓前突程度趋于增大。在藏酋猴成体中, 生长趋势几乎与毛耳猴相似, 但更为明显。藏酋猴幼体与其成体的变化趋势相似。这些表明滇金丝猴齿弓形状的变化趋势不同于猕猴类, 而猕猴属内虽然总的趋势相似, 但各个组间仍存在少许差异。这证明对齿弓形状及其异速生长的分析, 在一定程度上对灵长类亲缘关系的探讨是有意义的 (Kinzey, 1970; Lavelle 等, 1977)。

2. 下颌体与下颌联合及下颌长的异速生长情况参见表中 1, 10, 11, 24-29 项结果。滇金丝猴与藏酋猴成体下颌体左边的粗壮指数比右边的增大快, 另两组则与之相反。滇金丝猴与毛耳猴基底平面宽的变大速度快, 而另两组与之相反。下颌长变大速度多为右边快于左边, 下颌前部突出程度的变化趋势与对齿弓的分析结果相符。另外, 在下颌联合高及下颌体粗壮度的变化方面, 滇金丝猴 > 毛耳猴 > 藏酋猴幼体 > 藏酋猴成体; 在下

颌长上, 藏酋猴幼体 > 毛耳猴 > 藏酋猴成体 > 滇金丝猴。以上特征说明猕猴类下颌形态有利于力向前面的齿列传递, 也表现出其对力的低效率利用 (Smith 等, 1983)。与之相比较, 滇金丝猴的下颌长有相对缩短的趋势, 这与下颌在进化中缩短的总趋势相符 (Lavelle 等, 1977)。

3. 下颌支及下颌髁的异速生长情况参见表中 16-23 和 30-33 项结果。进化过程中, 下颌的两大变化之一就是下颌支高的增大, 它有利于咀嚼过程中水平面上的磨动, 也增加了咀嚼肌的附着面, 而下颌髁的大小则反映了其受力状况 (Lavelle 等, 1977; Smith 等, 1983; Hylander, 1979)。因此, 对它们进行分析, 有利于了解咀嚼力的大小及分配的变化趋势。本文结果表明: 成体组皆为下颌角间宽生长快于髁间宽, 幼体组则相反; 滇金丝猴与幼体藏酋猴左下颌支生长快于右下颌支, 另两组相反; 成体组中, 下颌髁的增大为左侧快于右侧, 幼体组则相反。在几个组中, 下颌支增大快慢为幼体藏酋猴 > 毛耳猴 > 成体藏酋猴 > 滇金丝猴; 下颌髁和下颌长相对变大快慢为成体藏酋猴 > 滇金丝猴 > 幼体藏酋猴 > 毛耳猴。这反映出咀嚼过程中左右下颌所承受的力是有差别的。藏酋猴的下颌支和下颌髁的变大最快, 反映它有较强的咀嚼力和对此力的低效率应用。而滇金丝猴较慢的下颌支生长速度与较快的下颌髁生长速度, 则与其食用含有大量纤维素的食物 (李致祥等, 1981; 白寿昌等, 1988) 需大量咀嚼有关。Smith 等 (1983) 指出疣猴类具较小的下颌髁可能是受遗传的影响。然而, 另一原因则可能是疣猴类能高效率地利用咀嚼力。

总之, 下颌各部位的生长趋势与其功能是相适应的, 与食物组成和取食习性亦是相关的。然而个体及系统发育过程中遗传因素与环境变化的影响也是不可排除的。因此, 对下颌骨形态及其异速生长的比较研究将有助于对环境变迁、个体发育及系统发育过程的探讨。滇金丝猴、藏酋猴及毛耳猴下颌骨形态及生长模式的差异与其分类地位及食物组成和取食行为不同有关。

参 考 文 献

- 白寿昌、邹淑莹、林苏、拖丁、忠志、王小红 1988 滇金丝猴 (*Rhinopithecus bieti*) 的数量分布及食性调查。动物学研究 9 (增刊): 67-75。
- 李致祥、马世来、华承惠、王应祥 1981 滇金丝猴 (*Rhinopithecus bieti*) 的分布和食性。动物学研究 2 (1): 9-16。
- 吴汝康 吴新智 1965 人体骨骼测量方法, 科学出版社。
- 杨贵波 叶智彰 何远辉 潘汝亮 王 红 1991 滇金丝猴、藏酋猴和猕猴咀嚼装置骨学特征的比较。动物学研究 12 (4): 329-335。
- 彭燕章 叶智彰 刘瑞麟 张耀平 1984 金丝猴面颅的形态学特征。动物学研究, 5 (4): 7-22。
- Anderson D. L. 1975 Evolutionary dental changes. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 43: 95-102.
- Ankel-Simons, F. 1983 A survey of living primates and their anatomy. Macmillan Publishing Co., Inc. N.Y.
- Chivers, D. J., B. A. Wood and A. Bilsborough 1984 Food acquisition and processing in primates. Plenum Press, N.Y.
- Demcs, B., N. Creel and H. Preuschoft 1988 Functional significance of allometric trends in hominoid masticatory apparatus. In: Primate evolution (Else J. G. and P. C. Lee ed), Cambridge University Press, Lond.
- Dunbar, R. I. M. and E. P. Dunbar 1974 Ecological relations and niche separation between sympatric terrestrial primates in Ethiopia. *Folia primatol.*, 21: 36-60.
- Gingerich, P. D. and B. H. Smith 1985 Allometric scaling in the dentition of primates and insectivores. In: Size and scaling in primate biology (Jungers W. L. ed). Plenum Press, N.Y.
- Hylander, W. L. 1979 An experimental analysis of temporomandibular joint reaction force in

- macaques, *Am. J. Phys. Anthropol.* 51: 433-456
- Janis, C.M. 1984 Prediction of primate diets from molar wear patterns, In: Food acquisition and processing in primates (Chivers, D.J., B.A. Wood and A. Bilsborough ed), Plenum Press, N.Y.
- Jungers, W.L. 1985 Size and scaling in primate biology Plenum Press, N.Y.
- Kay, R.F. 1975 Allometry and hominoids, *Science*, 189: 63.
- Kay, R.F. 1984 On the use of anatomical features to infer fraging behaviour in extinct primates. In: Adaptation for foraging in nonhuman primates (Rodman P.S. and J.G.H. Cant ed.) Columbia University Press, N.Y.
- Kinzey, W.G. 1970 Basic rectangle of the mandible, *Nature (Lond)*, 228: 289-290.
- Lavelle, C.L.B., R.P. Shellis and, D.F.F. Poole 1977 Evolutionary changes to the primate skull and dentition, Chales, C., Thomas, Publisher Springfield Illinois, U.S.A.
- Leakey, L.S.B. 1988 Upper Miocene primates from Kaya, *Nature (Lond)*, 218: 527.
- Maier, W. 1984 Tooth morphology and dietary specialization, In: Food acquisition and processing in primates (Chivers, D.J., B.A. Wood and A. Bilsborough ed), Plenum Press, N.Y.
- McMahon, T. 1973 Size and shape in biology, *Science*, 179: 1201-1204.
- Pilbeam, D.R. and Gould, S.J. 1975 Allometry and early hominids, *Science*, 189: 63-64.
- Scott, J.H. 1957 Muscle growth and function in relation to skeletal morphology, *Am. J. Phys. Anthropol.* 15: 197.
- Smith, R.J., C.E. Peterser, and D.P. Gipe 1983 Size and shape of the mandibular condyle in primates, *J. Morphol.* 177: 56-68.
- Wolpoff, M.H. and C.L. Brace 1975 Allometry and early hominids, *Science*, 189: 61-62.

Abstract

ALLOMETRY OF THE MANDIBLES IN *Rhinopithecus bieti*, *Macaca mulatta* and *Macaca thibetana*.

YANG Guibo PENG Yanzhang YE Zhizhang
WANG Hong PAN Ruliang

(Kunming Institute of Zoology, Academia sinica, 650107)

A detailed comparison of the mandible allometry in *Rhinopithecus bieti*, adult and juvenile *Macaca thibetana* and *Macaca mulatta lasiota* is presented in this paper. After analyzing 33 variables of the mandibles including 10 specimens for each group aforementioned, we find that there exist differences in growth patterns between the left and the right-side of the mandible, between any two variables and between any two groups. It indicates that although there may be morphological similarities because of convergence, the growth patterns may be different because of the differences in diet, feeding behaviour, phylogenetic and ontogenetic processes of these animals.

Key words: Mandible; allometry; *Rhino Pithecus bieti*; *Macaca mulatta lasiota*; *Macaca thibetana*