

黑叶猴和菲氏叶猴颅骨的比较研究*

潘汝亮 彭燕章 叶智彰 王红

(中国科学院昆明动物研究所 联合实验室)
中国实验动物云南灵长类中心

关键词 黑叶猴 (*Presbytis francoisi*); 菲氏叶猴 (*Presbytis phayrei*);
因子分析; 颅骨变异

内 容 提 要

本文用笛卡儿(三维空间)坐标系对黑叶猴和菲氏叶猴颅骨 15 个坐标点的 X、Y 和 Z 值进行了测定。所测数据经因子分析 (FA) 计算表明, 两种叶猴颅骨的主要差异性区域是面颅和枕骨部。这很可能与个体发育过程中面颅和枕部在两种类中生长速度不一有关。一些差异主要表现在: 水平位, 菲氏叶猴的面颅较黑叶猴的更向前突, 但是, 黑叶猴的枕部比菲氏叶猴的更向后移; 黑叶猴的颅骨比菲氏叶猴的更宽。垂直位, 菲氏叶猴的颅骨比黑叶猴的更低。这些形态结构差异, 除了遗传因素外, 很可能与不同的食性结构相关。

多变量分析由于在分析过程中可包含大量的因素(变量), 随着计算机的普遍应用已广泛地应用于生物学研究中。其中的因子分析已用于动物形态方面, 特别是颅骨的变量分析 (Howells, 1951、1957、1972; Moore, 1977; Buranarugsa et al., 1981)。因子分析可把变异不但恒定而且较为明显的一些变量较集中地反映在某一公因子上 (具较大负载值的变量)。在颅骨形态学中, 这些变量可视为一较为独立的变异区域 (Buranarugsa et al., 1981)。从生物学角度, 这种变异的独立性是动物个体生长发育时期的形态差异 (不同的增长速度) 所致。因此, 对成体颅骨某些形态结构的因子分析结果可以对动物发育过程中的生长差异作出某些推断。

黑叶猴和菲氏叶猴颅骨的部分比较有齿弓对称性和下颌骨的比较研究 (潘汝亮等, 1988a、b) 以及面颅的比较研究 (彭燕章等, 1989)。但是, 较完整的、用三维空间坐标定点法对颅骨不同区域的比较研究似未见报道。因此, 本文试图用笛卡儿(三维空间)坐标系和通过因子分析对两种叶猴的颅骨形态进行比较研究, 并推测在生长过程中颅骨不同区域的差异性。

材 料 和 方 法

本文所用成年颅骨标本包括黑叶猴 (*Presbytis francoisi*) (6 雄、3 雌) 和菲氏叶猴

* 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, 特此致谢。

(*P. phayrei*) (2 雄、9 雌)。在测量时,本研究采用立方定位建立笛卡儿(三维空间)坐标系(图 1)。对一定点分别从不同方向进行测量。相对于原点(0)在 X、Y 和 Z 正向(箭头方向)所测值为正,反之则为负。自 Pearson (1933) 后,这种方法在人类学中得到了较为广泛的应用 (Benfer, 1975; Buranarugsa, 1979; Buranarugsa *et al.*, 1981)。在因

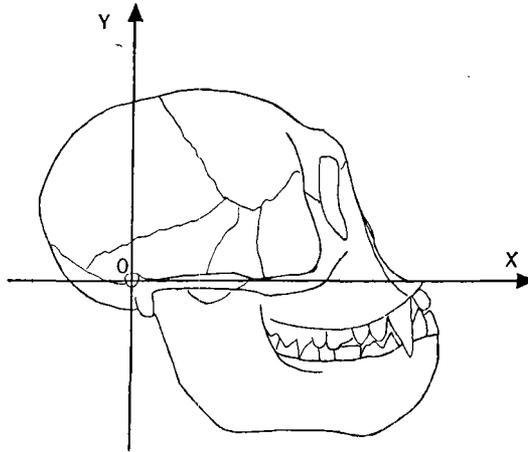


图 1 笛卡儿(三维空间)坐标系

Y 轴穿过前囟, X 轴通过上颌门齿前缘, Z 轴穿过纸面, 坐标原点在两外耳道中心点
The Standard cartesia (three dimensional) co-ordinates. O is in the medium of
the poria. The Z axis, to the plane of the page, passes through both poria, Y
axis through the bregma and X axis through the front of the
alveoli of the central incisors.

子分析中,分别对每一种类的变量进行 FA 计算,找出对公因子具有显著性贡献作用的变量,或变异较为明显且恒定的变量 (Buranarugsa *et al.*, 1981)。如两种类在同一公因子上都能找到相同的具有显著性贡献作用的变量,那么可以认为,它们的颅骨形态结构相同。反之则相异。因此,两种类颅骨的形态差异就看相同变量是否在公因子上具有相同的负载值或明显的变异区域是否相一致。

本研究选择 15 个坐标点,45 项变量。文中的“长、宽和高”是对相应的坐标轴而言。由于因子分析得到的公因子占总体方差的比例随着公因子数的增加而依次递减,不同作者对某一公因子需占据多大的方差百分比才具有较好的分析意义有不同的看法。且随研究对象的不同而定。在本研究中,两种叶猴所得到的头三个公因子占总体方差的 60.14% (菲氏叶猴)和 63.17% (黑叶猴)均大于 50%。因此,仅用头三个公因子就可较为理想地进行分析讨论(表 1,表中的负载值扩大了 100 倍)。对某一变量在公因子上是否具有显著性负载值的问题,各作者也有不同的决定方法。有人认为,只要负载值达到 0.20 时,此变量对相对应的公因子就有显著性的贡献率 (Brown, 1973; Solow, 1966)。也有人把此值定为 0.70 以上 (Benfer, 1975) 或 0.50 以上 (Buranarugsa *et al.*, 1981)。本研究把负载值大于 0.50 的变量定为对公因子具有显著贡献率的变量。小于 0.50 的变量则被删去。

结 果

表 1 列示了 15 个坐标定点测得的 X、Y 和 Z 值。表 2 示因子分析中选出的头三个公因子的特征值和总体方差百分比以及各变量在相应公因子上的显著性负载值。

表 1 菲氏叶猴与黑叶猴的一些笛卡儿坐标值
Some cartesian coordinate data for *Presbytis phayrei* and *P. francoisi*

标记点 (Landmark)	菲氏叶猴 (<i>P. phayrei</i>)			黑叶猴 (<i>P. francoisi</i>)		
	X	Y	Z	X	Y	Z
1	-17.74	-8.54	—	-17.02	-9.37	—
2	—	-9.239	—	—	-12.11	—
3	50.15	-4.5	-18.82	51.30	-8.87	-18.82
4	33.55	—	-35.25	34.2	2.46	-37.67
5	44.76	26.52	-25.91	40.69	27.81	-30.23
6	48.4	36.33	-14.27	46.38	36.00	-17.9
7	57.53	29.06	-1.48	54.83	31.6	-4.07
8	3.99	43.71	-6.15	1.76	41.67	-18.58
9	-29.47	26.79	—	-32.17	29.27	—
10	-30.33	-5.31	—	-32.39	-7.4	—
11	31.19	33.12	-20.87	32.44	-43.40	-21.38
12	66.99	4.03	-1.93	64.59	15.07	-5.46
13	14.26	-2.30	-32.19	20.29	-3.14	-32.99
14	75.03	3.84	—	72.86	7.78	—
15	57.14	31.58	—	54.98	32.47	—

注 (Note):

1. 枕骨大孔后缘中点 (Opisthion)。
2. 枕骨大孔前缘中点 (Basion)。
3. 上颌第二臼齿外齿弓最外侧点 (The most lateral point on the outer surface of the alveolar ridge opposite the center of the maxillary second molar)。
4. 颧弓最外侧点 (The most lateral point on the zygomatic arch)。
5. 颧-颜骨眶外侧交点 (Lateral zygomaticofrontale)。
6. 眶上缘最高点 (The most superorbitale)。
7. 上颌-额骨交点 (Maxillofrontale)。
8. 顶骨外侧隆凸点 (The most superolateral point on the external contour of the parietal bone)。
9. 枕骨与矢状面线交点 (Meeting point between sagittal line and occipital bone)。
10. 枕骨隆突点 (Opisthocranium)。
11. 下颌角点 (Gonion)。
12. 鼻腔最外侧点 (The most lateral point of the nasal cavity)。
13. 颞骨与下颌髁外侧缘相切最高点 (The highest point of the temporal tangent with lateral margin of the mandibular condyle)。
14. 鼻腔下缘 (The most inferior point of the nasal cavity)。
15. 眉点 (Glabella)。

讨 论

F1: 在黑叶猴中此因子占 24.76% 的总体方差。具有显著性负载值的变量主要与较

表2 因子分析的头三轴对总体方差贡献百分比和变量在相应因子上的负载值(因子系数)

The first three factors resulting from the factor analysis, their contribution to common variance, and significant loadings (factor coefficients) for specific landmarks and axes.

公因子和贡献百分比 (Factors and contribution to common variance)	标记点和负载值 (Landmarks and axis loading)		
	X	Y	Z
公因子1 (F1)			
黑叶猴 (<i>P. francois</i>) 24.76%			
鼻腔下缘中点	—	87.53	—
鼻腔最外侧点	77.40	92.29	—
下颌角点	—	-93.30	—
顶骨外侧隆凸点	—	—	84.61
枕骨最远点	—	78.62	—
颧-额骨眶外侧交点	—	71.72	—
眶上缘最高点	—	91.14	—
菲氏叶猴 (<i>P. phayrei</i>) 29.51%			
眉点	—	78.83	—
鼻腔下缘点	77.70	80.03	—
鼻腔最外侧点	—	83.77	—
顶骨外侧隆凸点	—	73.39	—
上颌-额骨交点	56.00	58.42	—
上第二白齿最外侧点	—	—	68.11
眶上缘最高点	—	75.13	-86.14
公因子2 (F2)			
黑叶猴 (<i>P. francoi</i>) 20.97%			
下颌角点	—	—	51.43
枕骨隆凸点	90.42	—	50.0
上颌第二白齿外侧点	—	-83.77	—
颧弓最外侧点	—	71.04	—
枕骨大孔后缘中点	82.71	—	—
菲氏叶猴 (<i>P. phayrei</i>) 16.95%			
颧骨与下颌髁外侧缘相切最高点	—	67.37	—
下颌骨角点	—	67.27	—
枕骨隆突点	-79.22	—	—
上颌-额骨交点	—	55.42	—
上颌第二白齿最外侧点	-59.09	-94.12	—
颧弓最外侧点	—	-75.15	—
枕骨大孔后缘点	-71.32	-73.15	—
枕骨大孔前缘中点	—	55.87	—
颧-额骨眶外侧交点	—	54.13	—
公因子3 (F3)			
黑叶猴 (<i>P. francoi</i>) 17.44%			
眉点	86.49	—	—
下颌角点	-61.72	—	-54.10
枕骨与矢状线交点	57.17	—	—
上颌-额骨交点	77.85	—	—
眶上缘最高点	77.76	—	—
菲氏叶猴 (<i>P. phayrei</i>) 13.68%			
眉点	78.52	—	—
鼻腔最外侧点	69.31	—	-68.95
下颌角点	74.32	—	—
上颌第二白齿最外侧点	58.36	—	—
颧弓最外侧点	—	—	-72.50
颧-额骨眶外侧交点	72.21	—	-75.68
眶上缘最高点	74.77	—	—

高的垂直向紧密相关(图2)。其中除反映较低的下颌角点位置,较长和较宽的鼻腔和顶骨外,集中反映了较高的鼻腔、枕骨、额骨和颧骨位置。在非氏叶猴中,此因子占总体方差的29.51%。与黑叶猴相比,没有反映下颌角点和枕骨隆突的位置,但反映了更向前突和较高的面颅以及较宽的上颌骨。

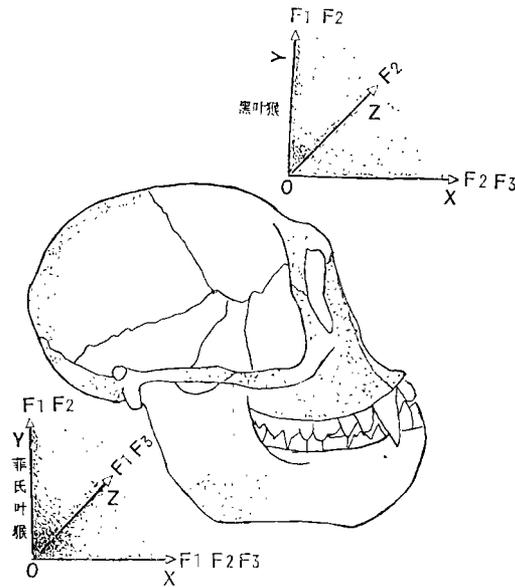


图2 黑叶猴和菲氏叶猴头三个因子显示的颅骨主要差异区域及在不同公因子上的差异性分布

Skull variation shown by factor 1—3 for faroncois' and phayre's leaf monkeys,
and differences of factor vectors between two species

F2: 黑叶猴占20.97%的总体方差。它较集中反映了较宽的下颌骨,更向后移的枕骨大孔和枕骨,低的上颌骨和颧弓位置。在非氏叶猴中,总体方差为16.95%。它主要反映了向前移的枕骨大孔以及上颌骨,较高的颧骨与下颌髁交点、下颌骨角点、枕骨大孔前缘和颧-额骨交点位置。同时还反映了较低的上颌骨、颧弓和枕骨大孔后缘位置。

F3: 在黑叶猴中占总体方差的17.44%,它一方面反映了较短和狭的下颌骨,另一方面则反映了更向前突的额骨、上颌骨和后移的枕骨。在非氏叶猴中,它占总体方差的13.68%。除反映较狭的鼻腔、颧骨和额骨位置外,较集中地反映了更向前突的面颅结构。

通过上述F1—F3的分析可以认为:两种叶猴都可在颅的前、后部找到两个较为明显且恒定的变异区域(图2)。在黑叶猴中,F1主要反映较高的面颅和枕部。与F1相适应F1—F3则主要反映除较宽的下颌骨和枕骨、较高的颧弓位置和较低的上颌骨外侧缘外,具较大负载值的变量都与颅的前突和后移相关。似乎可以认为,在颅骨增长过程中,黑叶猴生长速度较快的部位主要发生在面颅的高度、宽度方向,颌的前突以及枕骨的后移。与黑叶猴相比,菲氏叶猴的第一个恒定变异区也发生在面颅。但是,枕部的变异区不如黑叶猴的那样明显(F1中没有包括枕部变量)。从F2—F3的分析可以认为,菲氏叶猴比黑叶猴具有更向前突的面颅(面颅变量所得的负载值相应比黑叶猴高),更向前移的枕骨大

孔和枕骨(所得的负载值低于黑叶猴)。同时还可以认为,黑叶猴的颅骨要比菲氏叶猴的高和宽。这一结论与彭燕章等(1989)的研究结果较为一致。

大量事实表明,由于颅骨前部与其它区域的连接骨缝线、骨膜沉积和骨内膜的收缩,促使面颅具有相对独立的生长区域,特别是在前后方向(Buranarugsa *et al.*, 1981),且与颅腔生长相比,面颅区域连续性生长更为独立(Bambha, 1961)。同样,Buranarugsa 等(1981)对玻里尼西亚人的研究也表明,F1 主要反映面颅的向前凸出。F2 和 F3 则反映面颅在宽度和高度方向分别以较低和较高的速度增长。Olshan 等(1982)对 3 月龄至 3 岁的豚尾猴(*Macaca nemstrina*) 颅骨的研究表明,在生长过程中,面颅(特别是上、下颌)和顶-枕区域以较快的速度增长。Schultz(1969)的研究也表明,黑猩猩(*Pan troglodytes*) 面颅在发育过程中最快的生长速度是面颅的向前突。与此同时,面颅的高和腭骨也在相应地增长,特别是雄性的增长更快,但枕区的变化则很小。在两种叶猴的成年头颅中,因子分析的推测结果与上述的结果较为接近。

更多的比较资料是缺乏的,但上述分析似乎可以认为,在灵长类个体发育过程中,生长较快的区域主要发生在颅的前、后部。这种生长型主要由遗传因素控制,但是,一些软组织,如大脑皮质和肌肉的发育也对颅骨的形态结构产生影响。这些影响只有通过不同发育阶段的解剖观察才能证实。但是,通过因子分析找出不同的变异区(或生长区)具有一定实践意义,如对澳洲土著人和玻里尼西亚人颅骨的比较(Buranarugsa *et al.*, 1981)所表明的那样。

在灵长类进化过程中,面颅的后缩伴随着颅腔的扩大。但在颅腔增大过程,不是所有组成颅腔的区域均为等速生长(Stephan, 1972),随着进化阶梯的上升,新皮质也得到了较好的发展。Radinsky(1972)认为,不同皮质区域可看作对颅型结构的一个重要因素。反之,颅腔的形态对新皮质的发育也起一定的影响作用。两种叶猴也不例外。

颅骨形态结构还与附着肌肉的发育紧密相关。Weijs 等(1986)认为,咬肌和颞肌的发育与颅腔和面颅宽度的增长成正相关。因此,咬肌和颞肌都被认为在下颌角点、颞弓、颞骨和鳞骨的骨沉积中起刺激作用。这样,咬肌的生长发育可影响面颅的生长,致使形成颅骨的最终形态。由此看来,黑叶猴比菲氏叶猴具更发达的面颅,除不同的遗传因素外,很可能与发达的咬肌等有关,也与它们之间的食性不同相关(潘汝亮等, 1988b)。Corruccini(1982)对松鼠猴的研究也表明,上颌高和顶骨的发育与硬性食物成正相关,与软性食物成负相关。黑叶猴比菲氏叶猴食更多的硬物(何晓瑞等, 1982; 黄进同等, 1983; 潘汝亮等, 1988b)。这样,在生长发育过程中使其咬肌、颞肌和咀嚼器官进一步发育。从某种意义上讲也促进了颅骨的发育。Beals(1972), Corruccini(1984)和 Phipps 等(1988)还认为,环境因子、食性、气候和行为与颅骨的形态和大小都具一定的相关性。但是,食性可能是更为重要的因素。Hunt(1961)也认为,澳洲土著人和没有进行耕作的早期欧洲人的颅骨形态与其营养和较硬的食性有密切的关系。

(1989年8月26日收稿)

参 考 文 献

何晓瑞、杨德华, 1982. 我国菲氏叶猴生物学的初步研究. 动物学研究, 3(增刊): 349—35。

- 黄进同,黄丽碧、郭玉容,1983。黑叶猴的生态。野生动物,1: 11—13。
- 彭燕章、潘汝亮、叶智彰、王红,1989。菲氏叶猴与黑叶猴面颅形态的比较研究。兽类学报,9(1): 34—40。
- 潘汝亮、马世来、王红、马原野,1988a。菲氏叶猴和黑叶猴的齿弓。动物学研究,9(2): 183—191。
- 潘汝亮、彭燕章、叶智彰、王红,1988b。菲氏叶猴与黑叶猴的下颌骨。动物学研究,9(4): 385—393。
- Bambha, J. R., 1961. Longitudinal cephalometric study of face and cranium in relation to body height. *J. Am. Dent. Asso.* 63: 776—799.
- Beals, K. I., 1972. Head form and climate stress. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 37: 58—92
- Benfer, R. A., 1975. Morphometric analysis of Cartesian co-ordinates of the human skull. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 42: 371—382.
- Brown, T., 1973. *Morphology of the Australian Skull*. Australian Institute of Aboriginal Studies. Australian Aboriginal Studies, No. 49.
- Buranarugsa, M., 1979. A Cartesian Co-ordinate analysis of the Polynesian skull. Doctoral thesis, University of Otago, Dunedin, New Zealand.
- Buranarugsa, M. and P. Houghton, 1981. Polynesian head form: an interpretation of a factor analysis of Cartesian co-ordinates data. *J. Anat.*, 133: 333—350.
- Corruccini, R., 1982. Occlusion variation related to soft diet in a nonhuman primates. *Science*, 218: 74—76.
- Corruccini, R. S., 1984. An epidemiological transition in dental occlusion in world population. *Am. J. Orthod.*, 86: 419—426.
- Howells, W. W., 1951. Factors of human physique. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 9: 159—192.
- Howells, W. W., 1957. The cranial vault: factors of size and shape. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 15: 19—48.
- Howells, W. W., 1972. Analysis of patterns of variation in craniae of recent man. In: *The Functional and Evolutionary Biology of Primates*. Ed. R. Tuttle, 123—151. Aldine-Alherton, Chicago.
- Hunt, E. E., 1961. Malocclusion and civilization. *Am. J. Orthod.*, 47: 406—422.
- Moore, W. J., 1977. Association in the hominoid facial skeleton. *J. Anatomy*, 123: 111—127.
- Olshan, A. F., A. F. Siegel and D. R. Swindler, 1982. Robust and leastsquares orthogonal mapping methods for the study of cephalofacial form and growth. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 59: 131—137.
- Pearson, K., 1933. The cranial coordinatograph, the standard planes of the skull, and the value of Cartesian geometry to the craniologist, with some illustration of the uses of the new method. *Biometrika*, 25: 217—253.
- Phipps, G. S., R. Z. German and R. J. Smith, 1988. Comparative craniofacial variation in Navajo Indians and north American Caucasians. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 76: 145—154.
- Radinsky, L., 1972. Endocasts and studies of primate brain evolution. In: *The Functional and Evolutionary Biology of Primates*. Ed. R. Tuttle, 175—184. Aldine-Alherton, Chicago.
- Schultz, A. H., 1969. The skeleton of the chimpanzee. In: *The Chimpanzee*. Vol. 1, 50—103, Ed. G. H. Bourne, Karger, Basel/New York.
- Stephan, H., 1972. Evolution of primate brains: a comparative anatomical investigation. In: *The Functional and Evolutionary Biology of Primates*. Ed. R. Tuttl, 155—174. Aldine-Alherton, Chicago.
- Solow, B., 1966. The pattern of craniofacial association. *Acta Odontologica Scandinavica* 24 suppl. 46.
- Weijjs, W. A. and B. Hillen, 1986. Correlation between the crosssectional area of the jaw muscles and craniofacial size and shape. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 70: 423—431.

CRANIAL MORPHOLOGICAL COMPARISON BETWEEN FRANCOIS' AND PHAYRE'S LEAF MONKEYS

Pan Ruliang Peng Yanzhang Ye Zhizhang and Wang Hong

(Joint Laboratory of Primatology, Kunming Institute of Zoology,
Academia Sinica and Yunnan National Primate Center of China)

Key words Francois' leaf monkey (*Presbytis francoisi*); Phayre's leaf monkey (*P. phayrei*); Factor analysis; Cranial variation

Abstract

With Cartesian (three dimensional) co-ordinates of cranial landmarks, the study was undertaken as a preliminary attempt at a factor analysis of three dimensional cranial data. Results showed that independent variation related well to skull growth mainly found on anterior and posterior segments. It is presumably that positive allometry should exist in these segments during the maturity. However, some different variation, deliberately cranial differences, also could be defined in these two leaf monkeys. That is, cranioface is more protrusive in phayre's leaf monkey, but occipital region and foremen magnum in francois' leaf monkey are more posterior in position. More wider and higher skull, be related to eating more hard foods, were defined in francois' leaf monkey.