

中国猕猴类 (*Macaca*) 的演化

蒋学龙 王应祥 马世来 何远辉

(中国科学院昆明动物研究所, 昆明 650107)

关键词 猕猴属; 聚类分析; 亲缘关系; 中国

内 容 提 要

在中国有6种猕猴分布: *M. mulatta*、*M. cyclopis*、*M. assamensis*、*M. thibetana*、*M. nemestrina*、和 *M. arctoides*。本文基于某些头骨特征的比较和35个比例性状的聚类分析, 对这几个种的亲缘关系进行了探讨, 结果表明: *M. assamensis* 和 *M. thibetana*、*M. mulatta* 和 *M. cyclopis* 关系最为接近, 在前两者相聚以后, 与 *M. nemestrina* 相聚成一大支系, 后两者与 *M. arctoides* 相聚成另一大支系, 最后两大支系聚在一起成为中国猕猴类的亲缘关系图。

猕猴属 (*Macaca*) 是灵长类中分布最广的类群之一, 它被分为11—19种不等, 在中国有6种: *M. mulatta*、*M. cyclopis*、*M. assamensis*、*M. thibetana*、*M. nemestrina*、*M. arctoides*。关于猕猴类种间亲缘关系曾有许多报道, Pocock (1921) 基于外生殖器的比较将猕猴分为三个独立的属。Fooden (1976) 同样基于外生殖器的形态将现生猕猴类分为四个组: *silenus-sylvanus* 组、*sinica* 组、*fascicularis* 组和 *arctoides* 组, 这一观点得到了较为广泛的支持 (Eudey, 1980; Melnik *et al.*, 1985; Delson, 1980; 张亚平等, 1990)。但不同学者观点不尽一致, Delson (1980) 从古生物学角度认为 *M. sylvanus* 应为独立的一支, 而 *M. arctoides* 是从 *M. assamensis* 和 *M. thibetana* 的次支系中分出; Nozawa *et al.* (1977) 从分子生物学角度认为 *M. nemestrina* 与其它种关系较远, *M. arctoides* 属于 *sinica* 组。而 Cronin *et al.* (1980) 的结果与前述均表现出较大差异, 他认为 *M. assamensis* 和 *M. mulatta* 在亲缘关系上较为接近, 他们又与 *M. arctoides* 较为接近。由此可见, 猕猴属的亲缘关系还比较混乱, 本文拟就这一问题作一探讨。

材 料 和 方 法

本文所用材料为120余号头骨标本, 它们分别来自国内各有关单位标本室收藏*。

* 收藏单位: 昆明动物研究所、北京动物研究所、广东昆虫研究所、陕西动物研究所、安徽大学生物系、西北大学生物系、四川大学生物系、武汉大学环境科学系、云南大学生物系、华中师范大学生物系、贵州师范大学生物系、南充师范学院生物系。

数据的测量: 每一号标本测量 40 余项, 主要参照 Albrecht (1978), Ikeda *et al.* (1966), Saheki (1966), Kinzet (1977) 此外尚有 ba-op: 颅底点到正中矢状面头骨最后点的距离; ba-sta: 颅底点到口后点的距离; oc-op: 枕髁中点到正中矢状面最后点的距离; oc-pr: 枕髁中点到上齿槽前缘点的距离。

数据的处理: 由于同种不同类群和不同性别间的量度存在较大差异, 如直接用原始数据进行聚类, 同种各类群往往不能在相似性较高的水平上聚在一起, 为避免这种错误的出现, 我们首先把各性状的绝对量度转变为相应的比例值, 再行均值和标准差等的计算, 然后以均值进行聚类, 得出不同种间的类间距离, 从而绘出相应的谱系图。同时通过对一些性状的分析, 进一步说明猕猴类的进化关系。

中国猕猴类的亲缘关系

猕猴类是适应地栖和半地栖生活的猴科狒狒族中最保守的一个类群 (Caldecott, 1986), 但它保持着灵长类进化的基本趋势。大多数灵长类能以直立姿势坐立、攀爬或悬吊, 枕骨大孔和枕髁的腹口位移即是对躯干直立的一个基本适应, 是灵长类进化的一个趋势, 在猴科和长臂猿科中具较发达的臀胛, 说明有较长时间的坐立, 特别在夜晚 (Napier & Napier, 1977) 通过对 ba-op/bl 和 oc-op/oc-pr 平均值的计算 (表 1), 我国大陆几种猕猴腹口位移由小到大的趋势为: *M. nemestrina* < *M. assamensis* < *M. thibetana* < *M. mulatta* < *M. arctoides*, 亦即比值越大, 枕骨大孔和枕髁腹口位移程度也越大。项嵴的出现和抬起的枕区边缘在很大程度上与头骨的姿势适应相联系 (Napier & Napier, 1977), 项嵴为颈肌提供了更大的附着面 (Lavelle *et al.*, 1977), 使得在直立的情况下, 有更大的力量保持头部平衡。在这几种猕猴中, *M. assamensis*、*M. thibetana* 项嵴发育较好, *M. arctoides* 次之, *M. nemestrina* 更次, *M. mulatta* 则无, 结合前述 ba-op/bl、oc-op/oc-pr 的结果, 可以认为 *M. nemestrina* 头平衡性较差。*M. nemestrina* 属于 *silenus-sylvanus* 组, 其辐射扩散最早 (Fooden, 1976, 1980), 是猕猴类中最不特化的类群 (Fooden, 1989), 而保持着较为原始的特征。

在灵长类进化过程中, 脑颅的相对增大和面颅的相对减小 (吻部的缩短) 是一基本进化趋势 (Napier & Napier, 1967; Lavelle *et al.*, 1977) 表 1 中的相对颅长、颅宽和颅高显示我国大陆几种猕猴脑颅的相对大小为: *M. assamensis* \approx *M. thibetana* < *M. nemestrina* < *M. arctoides* \ll *M. mulatta*, *M. mulatta* 远大于前四者; 而吻长与吻后长的比例为: *M. nemestrina* > *M. assamensis* > *M. thibetana* \gg *M. arctoides* > *M. mulatta*, 前三者明显大于后两者。由此可见, *M. mulatta* 显示出较为进化的趋势。据现代分布, *M. mulatta* 被认为是辐射扩散较晚的一个类群 (Fooden, 1976, 1980)。

一般说来, 在灵长类中, 随着用手取食功能的发展, 脑及脑颅的增大和下颌的缩短, 使得供下颌肌附着的矢状嵴已不重要, 脑颅即可提供足够大的面积供下颌肌附着 (Napier & Napier, 1967), 而发达的矢状嵴亦可为颞肌提供更大的附着面 (Lavelle *et al.*, 1977), 产生的咬合力也会增大。*M. assamensis* 和 *M. thibetana* 具发达的矢状嵴, *M. arctoides* 次之, 而 *M. nemestrina* 和 *M. mulatta* 则无。此外, 眶后嵴的缢缩程度很可能为

表 1 中国猕猴属 (*Macaca*) 头骨特征部分比例性状
Some proportional skull characters of Chinese macaques.

	I ₍₅₎	II ₍₂₉₎	III ₍₁₉₎	IV ₍₁₀₎	V ₍₅₄₎
bl/gl	72.21	71.84	70.39	69.33	69.80
ba-op/bl	43.47	43.81	45.79	49.23	47.25
oc-op/oc-pr	39.69	40.71	42.31	45.07	44.09
bn/gl	51.24	49.08	48.78	48.53	54.74
vl/gl	64.76	64.97	65.01	66.65	71.75
vh/gl	37.57	37.77	38.17	40.31	44.43
sb/gl	47.06	44.78	44.35	47.54	51.86
pob/gl	35.12	29.71	28.21	31.01	37.65
ba/gl	51.68	49.70	49.10	53.34	55.85
bb/gl	56.58	53.92	53.29	56.02	56.76
zb/gl	68.00	66.94	67.83	68.78	70.65
rl/prl	60.78	59.61	59.77	52.58	50.32
btl/dal	62.95	62.63	62.42	65.50	63.33
mtl/dal	44.88	44.35	44.43	45.83	45.08
mtl/btl	71.04	70.71	71.19	69.83	71.43
pl/gl	42.11	42.48	41.05	39.51	40.51
IBM	51.33	50.68	49.90	58.03	55.11
IDAM	70.83	62.11	63.07	67.93	63.89
mtlm/btlm	63.82	64.41	64.40	66.03	66.15
dalm/mbI	58.92	58.56	59.78	59.89	63.15
bib/mbI	77.15	75.13	79.50	84.58	85.16
vh/vl	57.61	58.29	58.65	60.39	62.09
sb/vl	72.69	68.92	68.14	71.19	72.46
pob/sb	74.65	66.37	65.53	62.23	72.60
pob/zb	51.65	44.83	41.57	44.70	53.59
b/l (M ¹)	87.99	81.32	83.36	88.70	91.20
b/l (M ²)	87.54	84.31	82.45	88.83	89.37
b/l (M ³)	70.42	79.64	79.52	86.58	83.23
bib/gl	53.60	52.33	54.42	55.56	56.95
ba-sta/gl	29.70	29.50	29.45	29.81	29.90
pb/gl	17.78	15.76	15.62	17.42	19.58
mb/gl	31.49	29.35	30.39	29.33	32.60
dab/gl	29.09	27.62	28.17	29.84	29.48
udl/gl	38.43	37.89	38.00	36.95	39.19
ubl/gl	25.95	25.40	25.62	25.55	26.33

I. *M. nemestrina* II. *M. assamensis* III. *M. tibetana* IV. *M. arctoides* V. *M. mulatta*

gl: greatest length, bl: basal length. ba-op: endobasion-opisthokranion. bn: basis length. oc-op: middle point of occipital condyle-opisthokranion. oc-pr: middle point of occipital condyle-prosthion, vl: vault length, vh: vault height, vb: vault breadth, pob: postorbital breadth, ba: biauricular breadth, bb: bimalar breadth, zb: zygomatic breadth. rl: rostral length. prl: postrostral length, btl: upper buccal teeth length, mtI: upper molar teeth length, pl: palatal length, dal: dental arch length, IBRM: index of basic rectangle of mandible. IDAM: index of dental arch of mandible, mtlm: molar teeth length of mandible, btlm: buccal teeth length of mandible, dalm: dental arch length of mandible, mbI: mandibular length. b: bucco-lingual breadth of upper molar teeth, l: mesio-distal length of upper molar teeth, pb: pterygoidea breadth, ubl: upper buccal teeth length, dab: dental arch breadth, mb: maxillary breadth.

填充这一部位的颞肌所影响 (Ikeda *et al.*, 1966), 据 pob/sb (表 1), *M. arctoides* > *M. thibetana* > *M. assamensis* >> *M. mulatta* > *M. nemestrina*, 因此, *M. mulatta* 和 *M. nemestrina* 的颞肌量比 *M. arctoides*、*M. thibetana* 和 *M. assamensis* 要少。由于 *M. nemestrina* 吻部较长、无矢状嵴、颞肌量较少, 为使臼齿间有足够的咬合力, 需有较大的下颌肌附着面, 因此, *M. nemestrina* 较 *M. assamensis* 和 *M. thibetana* 有稍大的脑颅, 可能是对这一机能的适应。*M. arctoides* 有相对较大的脑颅、较短的吻部、较发达的矢状嵴和发达的颞肌, 其咀嚼功能亦较发达。*M. mulatta* 虽无矢状嵴且颞肌量较少, 但其吻部相对最短, 脑颅相对最大, 因而还是会有较发达的咀嚼功能。

猕猴属种间的相互关系已有不少报道, 但不同学者观点不尽一致 (Weiss *et al.*, 1973; Fooden, 1967, 1980; Cronin *et al.*, 1980; Delson, 1980; Melnik *et al.*, 1985) 通过对 35 个比例性状的聚类分析(表 1), 我们得出中国大陆 5 种猕猴的相互关系如图 1。*M. assamensis* 和 *M. thibetana* 首先聚在一起, 其类间距离为 7.365, 然后与 *M. nemestrina* 相聚成一大支系, 其类间距离为 22.250; 而 *M. arctoides* 与 *M. mulatta* 相聚成另一大支系, 类间距离为 19.576, 最后两大支系聚在一起, 类间距离为 29.587。此图说明猕猴类在亚洲辐射的早期, 就可能发生了分化: 一支可能表现为枕骨大孔和枕髁腹前移、吻部缩短和脑颅增大的趋势较快, 如: *M. arctoides*、*M. mulatta*; 另一支则可能表现为枕骨大孔和枕髁腹前移、吻部缩短和脑颅增大的趋势较慢, 如: *M. nemestrina*、*M. assamensis* 和 *M. thibetana*。图 5 中的类间距离显示出不同种间的相似或相异程度, 数值的大小明显表现出有三级分化: 第一级种级分化, 类间距离在 10.00 以下; 第二级组级分化, 类间距离在 20.00 左右; 第三级两大分支间的分化, 类间距离近 30.00。其组级分化与 Fooden (1976, 1980) 的分组相一致, 即中国大陆猕猴亦可分为四个组: *silenus* 组、*sinica* 组、*fascicularis* 组和 *arctoides* 组, 类间距离的大小很直观地显示了组与组之间的差异, 从而进一步证明了 Fooden 分组的正确性。在此值得指出的是, 我们的结果与其它一些学者的结论不尽一致, 区别在于: *arctoides* 组和 *fascicularis* 组有更大的相似性, 而并非是从 *M. assamensis* 和 *M. thibetana* 的次支系中分出 (Delson, 1980; Ca-

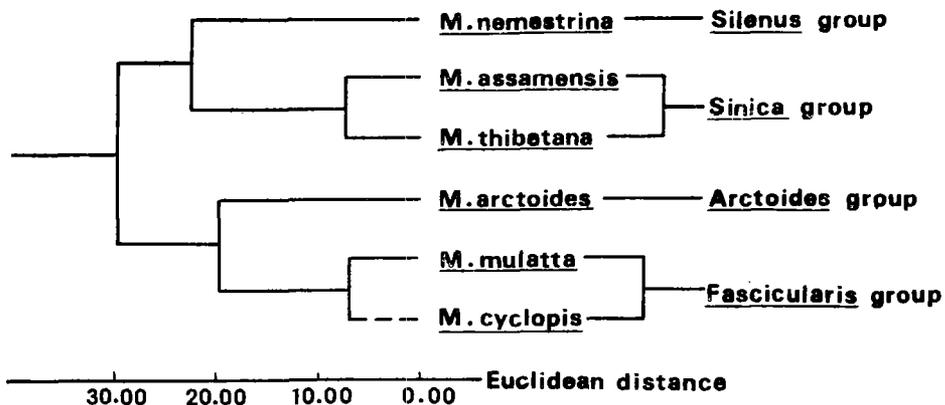


图 1 中国猕猴类种间的亲缘关系
Interspecific relationships of Chinese macaques (*Macaca*)

ldcott, 1986), 或 *M. arctoides* 与猕猴属中其它种的亲缘关系较远 (Weiss *et al.*, 1973; Melnik *et al.*, 1985; 张亚平等, 1990)。

M. cyclopis 被认为属于 *fascicularis* 组 (Fooden, 1976、1980), 并为许多学者所接受 (Delson, 1980; Eudey, 1980; Melnik *et al.*, 1985; Caldecott, 1986), 这些工作均表明 *M. cyclopis* 和 *M. mulatta* 无论在形态学上或遗传学上都有很大的相似性。Nozawa *et al.* (1977) 从分子生物学角度认为 *M. cyclopis* 可被看作 *M. mulatta* 隔离在台湾岛上的一个地方群体。古地理学表明, 在日本与大陆隔离 3500 年后, 台湾才与大陆发生隔离 (Melnik *et al.*, 1985)。因此可以认为 *M. cyclopis* 与 *M. mulatta* 的亲缘关系较为接近, 但由于缺乏材料一起进行聚类分析, 故图中用虚线表示。

猕猴属的辐射与扩散问题的探讨

最早的猕猴类化石发现于埃及北部晚中新世的地层中 (Delson, 1980), 在中国最早的猕猴类化石为云南禄丰早上新世晚期或中上新世早期的 *M. spp* (祁国琴, 1977) 和湖北钟祥上新世的 *M. youngi* (顾王珉, 1988), 这说明在第三纪中晚期猕猴类就已发生。根据已发现的化石和现生种类及分布, 猕猴类在第四纪曾发生大规模的辐射和演化。

自第三纪以来, 尤其是第四纪, 世界气候发生了巨大变化。第三纪初期, 欧亚大陆大部分为热带雨林覆盖, 南北气候分异不明显, 纬向梯度较小。我国处于大陆的中纬地区, 当时气候也极为温暖。第三纪中晚期, 印度板块与欧亚板块碰撞, 喜马拉雅山——青藏高原强烈隆起, 古地中海向西退缩, 引起亚洲南部气候、地形的巨大变化, 对猕猴类的辐射与扩散产生较大影响。据 Delson (1980), 早期猕猴在北非产生以后, 可能通过近东向欧亚扩散: 一支于上新世初期进入南欧; 另一支向东于晚上新世到达印度, 它可能从印度南部沿海向缅甸和马来亚扩散。中国上新世猕猴类化石的发现, 说明猕猴的早期辐射可能比 Delson 的推断要早。Caldecott (1986) 认为 *silenus* 组于晚上新世在南亚和东南亚发生扩散和演化。在上新世, 青藏高原隆起量在 3000 米以上, 喜马拉雅山和青藏高原对猕猴直接从印度向我国中部和北部扩散起着一定的阻限作用, 因而可能通过缅甸从云南西部和西南部扩散到中国, 再向北、向东——中国广大地区扩散, 以致日本。

第四纪自然界的最大特点是具有轮迴性变化的作用: 即冰期和间冰期、海侵和海退、地壳的上升和下降、剥蚀和沉积等, 这加速了动物不同类群间的隔离和交汇, 从而促进了物种的分化。化石记录表明现生猕猴类的分化在 30 万到 100 万年前 (Delson, 1980); 分子生物学工作表明亚洲现生猕猴类的分化大约在 70 万年前 (Nozawa *et al.*, 1977); 在分布上, *silenus-sylvanus* 组向大巽他群岛的扩散很明显说明发生在中更新世 (Fooden, 1980)。据记载, 我国猕猴类化石大多属于更新世和全新世 (Pan *et al.*, 1987), 其中有早更新世河南澠池的 *M. andersonni* 和中更新世广泛分布的 *M. rubost* 及众多未经鉴定的猕猴类, 尽管这两化石种类在种级水平上可能没有区分, 并与现在 *sinica* 组相联系 (Delson, 1980)。从这些方面来看, 猕猴类的辐射与扩散与第四纪是紧密相关的。

现生猕猴类一般分为四个组或五个组 (Fooden, 1976、1980; Delson, 1980; Caldecott, 1986) 在扩散时间和方式上, Fooden (1976、1980) 据现生种的分布, 认为广泛不连续

分布的 *silenus-sylvanus* 组发生最早, 中等不连续分布的 *sinica* 组次之, 连续分布的 *fascicularis* 组较晚, 而仅一个种的 *arctoides* 组可能发生和进化最晚, 并且认为前一个组的不连续分布是由于后一个组扩散的结果。Caldecott (1986) 认为 *M. sylvanus* 代表一最原始的类群; *silenus* 组于晚上新世在南亚和东南亚发生扩散和演化; *sinica* 组于早更新世在缅甸发生, 向南形成 *M. sinica* 和 *M. radiata*, 向北形成 *M. assamensis* 和 *M. thibetana*; *arctoides* 组则可能是从 *M. assamensis* 和 *M. thibetana* 的次支系中产生; 而 *fascicularis* 组可由在东南亚形成 *M. fascicularis* 的祖先向北形成 *M. mulatta*, 最终占据了台湾 (*M. cyclopis*) 和日本 (*M. fuscata*)。

我们的结果表明, 从分布上来看, 如不考虑 *M. sylvanus*, 在 *silenus* 组和 *sinica* 组的大支系中, *silenus* 组表现为自西向东、向南扩散; *sinica* 组表现为自西向东、向北扩散, 并且由于这两个组在扩散时间上的差异 (Fooden, 1980), 因此, 在某种程度上, 这一大支系中物种或组间的分化, 可能与这种异域隔离机制有关。在 *fascicularis* 组和 *arctoides* 组的大支系中, *M. arctoides* 的分布区与 *M. mulatta* 和 *M. fascicularis* 的部分分布区几乎完全重叠, 它们之间的分化可能与 *M. arctoides* 发展特化的外生殖器和各具不同生境的同域物种形成有关。*M. arctoides* 主要生活于常绿阔叶林, *M. mulatta* 和 *M. fascicularis* 却很少出现于常绿阔叶林, 而是生活于次生林、落叶林和针叶林等 (Fooden, 1982) 两大分支之间的隔离最初可能与发生分化的时间和方式有关, 在分化时间上, 较为原始的 *silenus* 组最早, *sinica* 组次之, 较为进化的 *fascicularis* 组和 *arctoides* 组分化较晚 (Fooden, 1976、1980); 图 1 中类间距离显示 *silenus* 组与 *sinica* 组在较高水平上相聚, 也说明它们分化时间最早。在分化方式上, *fascicularis* 组可能发生于东南亚, 向北扩散 (Caldecott, 1986), 而 *silenus* 组可能是由西向东、向南扩散。

与猕猴属其它种相比较, *M. arctoides* 的外生殖器很明显是衍生的或进化的 (Fooden, 1967); 明显区别于其它种的背毛髓质花纹也同样说明 *M. arctoides* 是一特殊类群 (蒋学龙等, 待刊); 此外, 它是本属中唯一与较多的其它种有同域分布的类群, 这些说明在早期发生时, *M. arctoides* 即可能向特化方向发展。在冰期, 猕猴类的分布区大为退缩 (Eudey, 1980), 不同类群间相互隔离, 这使 *M. arctoides* 发展特化的趋势进一步加强; 在间冰期, 不同类群重新相遇, 为它们间的基因交流提供了机会, 但其特化的外生殖器使它与其它种仍保持着较大程度的生殖隔离, 而表现出明显的差异。一些学者认为 *M. arctoides* 是从 *M. assamensis* 和 *M. thibetana* 的次支系中分出来 (Delson, 1980; Caldecott, 1986), 说明其发生分化的时间不是很长, 但明显区别于其它种的许多特征又说明如此大的差异不是在短时间内发生的, 因其生境与其它一些种生境无甚差异, 而是与它们有同域分布; 一些分子生物学的研究结果表明 *M. arctoides* 与猕猴属中其它种有较远的亲缘关系 (Weiss *et al.*, 1973; Melnik *et al.*, 1985; 张亚平等, 1990), 说明它发生分化的时间较早, 但其现代分布表明它可能分化较晚 (Fooden, 1980)。本文提出的分支图可较好地解释 *M. arctoides* 的这一现象, 即它在其它组 (特别是 *fascicularis* 组) 形成时即已发生, 因而有足够的时间发展其明显区别于其它种的特征, 同时其与 *fascicularis* 组间亲缘关系较近又说明其分化相对较晚。

(1990年6月16日收稿)

参 考 文 献

- 中国科学院《中国自然地理》编辑委员会, 1984. 中国自然地理, 古地理, 上册. 科学出版社, 北京。
- 祁国琴, 1979. 云南禄丰上新世哺乳动物. 古脊椎动物与古人类 17(1): 14—22。
- 张亚平, 施立明, 1990. 猕猴属五个种多肽性研究. 遗传学报, 17(1): 23—33。
- 顾玉珉, 1980. 湖北钟祥—上新世猕猴牙齿. 古脊椎动物与古人类, 18(4): 324—326。
- Albrecht, G., 1978. The craniofacial morphology of the sulawesi macaques; Multivariate approaches to biological problems. *Contr. Primatol.* 13: 1—151.
- Caldecott, J. O., 1986. A ecological and behavioural study of the pigtail macaque. *Contr. Primatol.* 21: 1—258.
- Delson, E., 1980. Fossil macaques, phyletic relationships and a scenario of deployment. In: *The macaques: studies in ecology, behavior and evolution.* (Ed. Lindburg, D. G.). Ban Nostrand reinhold, N. Y..
- Eudey, A. A. 1980 Pleistocene glacial phenomena and the evolution of Asian macaques. *Ibid.*
- Fooden, J. 1967 Complementary specialization of male and female reproductive structures in the bear macaque (*M. arctoides*). *Nature* 214: 939—941.
- Fooden, J., 1976. Provisional classification and key to living species of macaques (Primates: *Macaca*). *Folia Primatol.* 25: 225—236.
- Fooden, J., 1980. Classification and distribution of living macaques (*Macaca* Lacepede, 1799). In: *The macaques: studies in ecology, behavior and evolution.* (Ed. Lindburg, D. G.) Van Nostrand Reinhold, N. Y..
- Fooden, J., 1982. Ecogeographic segregation of macaque species. *Primates* 23(4): 574—579.
- Ikeda, J. and T. Watanabe, 1966 Morphological studies of *M. fuscata* III. Craniometry. *Primates* 7(2): 271—288.
- Kinzel, W. G. 1970 Basic rectangle of the mandible. *Nature* 228: 289—290.
- Lavelle, C. L. B., R. P. Shellis and D. F. G Poole, 1977. Evolutionary change to the primate skull and dentition. Bannerstone House, Springfield, Illinois, U. S. A.
- Melnik, A. and K. K. Kidd, 1985. Genetic and evolutionary relationships among Asian macaques. *Intern. J. Primatol.* 6(2): 123—159.
- Napier, J. R. and H. A. Napier, 1967. A handbook of living primates. Academic Press London/New York.
- Nozawa, K., T. Shotake, Y. Ohkura and Y. Tanabe, 1977. Genetic variation within and between species of Asian macaques. *Japan. J. Genetics* 52(1): 15—30.
- Pan, Y. R. and N. G. Jablonski, 1987. The age and geographical distribution of fossil Cercopithecids in China. *Human Evol.* 2(1): 59—69.
- Pocock, R. I., 1921. The systematic value of the glan penis in macaque monkeys. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 7(9): 224—229.
- Weiss, M. L., M. Goodman, W. Prychooke, G. W. Moore and T. Tanaka, 1973. An analysis of macaque systematics using gene frequency data. *J. Human Evol.* 2: 213—226.

CLUSTER ANALYSIS AND EVOLUTIONARY RELATIONSHIPS OF CHINESE MACAQUES

Jiang Xuelong Wang Yingxiang Ma Shilai He Yuanhui
(*Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650107*)

Key words *Macaca*; Cluster analysis; Relationship; China

Abstract

There are five species of macaques in mainland China: *M. mulatta*, *M. assamensis*, *M. thibetana*, *M. nemestrina* and *M. arctoides*. The cluster analysis of 35 proportional characters of skull demonstrates that: *M. assamensis* and *M. thibetana* have the closest relationship, then cluster with *M. nemestrina* to form one branch, and *M. mulatta* and *M. arctoides* form another branch, finally, all the five species cluster together. Interspecific Euclidean distances and groupings support Fooden's (1976, 1980) classification of the genus *Macaca* into four species groups. The phylogeny tree also shows living Asian macaques diverged into two branches at earlier stage, one presents slower trends in foramen occipitale magnum and condylus occipitalis moving ventrally forward, rostral shortening and vault enlarging, such as *M. nemestrina*, *M. assamensis*, *M. thibetana*. Excluding *M. sylvanus*, in this branch, *silenus* group radiated from west to east and south, and *sinica* group radiated from west to east and north, the divergence of these two groups probably relates to allo-patric speciation. Another branch presents faster trends in foramen occipitale magnum and condylus occipitalis moving ventrally forward, rostral shortening and vault enlarging, such as *M. mulatta*, *M. arctoides*. In this branch, *M. arctoides* has sympatric distribution with *fascicularis* group in heartland area of South Asia, the divergence probably relates to *M. arctoides* developed special external reproductive organ and they tended to adapt different habitats. The result differs from other authors in that *M. arctoides* is more similar with *M. mulatta*, and less similar with *M. assamensis* and *M. thibetana* (Delson, 1980; Caldecott, 1986), or *M. arctoides* appears to be the most divergent of the macaques (Weiss *et al.*, 1973; Melnik *et al.*, 1985; Zhang *et al.*, 1990).