

# 野生太行山猕猴的社会结构

田军东, 王振龙, 路纪琪, 郭相保, 王白石

(郑州大学生物多样性与生态学研究所, 郑州大学生物工程系, 郑州 450001)

摘要: 2009年2月至2010年7月, 在河南太行山猕猴国家级自然保护区济源管理局所辖的天坛山管护区, 基于个体识别和野外跟踪, 观察了一个野生太行山猕猴群(王屋1群, WW-1)的社会结构, 采用随机取样法(*Ad libitum* sampling)记录了该群内成年个体之间、母系单元之间的竞争行为过程, 进而依据“David得分法”构建了WW-1群内成年个体及母系单元间的优势等级, 并采用瞬时扫描取样法(*Instantaneous and scan* sampling)记录了成年个体到达投食区的移动顺序, 分析了平均移动序位与社会顺位的相关性。结果表明: 1) WW-1群体大小为41只个体, 由7个成年雄性和13个成年雌性以及21个未成年猕猴组成, 群内的成年雌性个体分别隶属于3个母系单元; 2) 群中成年雄性、成年雌性、亚成年雄性、亚成年雌性、青少年雄性、青少年雌性、婴幼儿雄性、婴幼儿雌性的比例为1:1.86:0.29:0.43:0.86:1.29:0.14:0, 且未成年个体占全群的51.2%; 3) WW-1群表现出严格的优势等级结构, 成年个体优势顺位由高到低依次是: 豁鼻 > 次红 > 白鼻 > 痞子 > 红脸 > 尖脸 > 小白脸 > 皱眉 > 光鼻 > 长毛 > 黑颊 > 小不点 > 斑点 > 斑眼 > 灰头, 母系单元间的优势顺位由高到低依次是红脸单元 > 长毛单元 > 斑点单元。研究结果提示, 太行山猕猴的社会结构为多雄多雌型; 成年雄性个体之间优势等级较成年雌性严格, 而成年雌性的社会顺位受所在母系单元社会顺位的影响; WW-1群的 $\alpha$ 位为成年雄性, 其在获取资源上具有优先性。

关键词: 猕猴; 社会结构; 优势等级; 太行山

中图法分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-3193(2011)04-0425-12

## 1 前言

非人灵长类(Non-human primate)是动物分类系统中高等的类群, 与人类有着密切的进化关系<sup>[1]</sup>, 其社会结构有双系社会、母系社会单元、父系社会单元、一夫一妻社会、一夫多妻社会和一妻多夫社会等6种基本类型, 而人类社会则属于以家庭单元为基础的重层社会<sup>[2]</sup>。对非人灵长类社会结构的研究有助于探讨人类重层社会的起源等人类学核心问题<sup>[2, 3]</sup>。“社会渐成论”(Social epigenesis)认为, 社会组织的形成是社会表型构建(Construction of social phenotype)的一系列反应, 社会表型的后成限制(Epigenetic constraints)来源于基因水平、机体水平和社会水平<sup>[4]</sup>。由于猕猴属(*Macaca*)包括20多个物种, 主要自然地分布于亚洲东部与南部(叟猴, *M. sylvanus*, 分布于西北非的阿尔及利亚和摩洛哥)<sup>[5]</sup>, 具有多样化的栖息地, 社会特征和行为类型丰富而多样, 便于从三个水平分析讨论社会结构的演化, 因而

收稿日期: 2010-12-01; 定稿日期: 2011-02-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(30770381, 30970378); 郑州大学研究生科学研究基金项目(D0401)资助

作者简介: 田军东(1985-), 男, 硕士研究生, 主要从事动物生态与保护生物学研究。E-mail: tianjundong2005@163.com

通信作者: 路纪琪, E-mail: lujq@zzu.edu.cn

Thierry 等认为猕猴属是研究灵长类社会结构的模式类群<sup>[6]</sup>。

猕猴 (*M. mulatta*) 在全世界共有 6 个亚种<sup>[7]</sup>, 自热带至温带地区均有分布, 是除人类之外分布最广泛的灵长类<sup>[8-10]</sup>。国外学者已就野生猕猴的种群生态学、社会生物学、行为生态学等进行了较多的研究<sup>[11-14]</sup>, 认为其社会结构属于母系社会单元, 为典型的多雄多雌型<sup>[15]</sup>, 其社会属于优势等级最为严格的类型<sup>[16]</sup>, 成年雄性之间的优势等级森严而不稳定, 成年雌性之间的优势等级稳定但受到所属母系单元社会顺位的影响<sup>[17-20]</sup>, 血缘制、等级制和领导制是此社会类型的三大支柱<sup>[21]</sup>。

猕猴在中国的分布区纬度跨度大 (18°—35° N), 地理环境差异显著 (自热带至暖温带)<sup>[22 23]</sup>, 从动物与环境相适应的角度来说, 猕猴在长期的进化过程中逐渐适应了当地的生态环境, 而不同环境条件亦对栖息于其中的猕猴的生态、行为等产生深刻的影响。Southwick 等<sup>[24]</sup>的研究认为, 与中国热带地区相比, 温带地区的猕猴具有较大的家域和群体大小及较低的种群密度和出生率。江海声等<sup>[25]</sup>、王骏等<sup>[26]</sup>、瞿文元等<sup>[27]</sup>、田随味和张龙胜<sup>[28]</sup>等学者分别对海南、广西和河南等地的野生猕猴的种群生态进行了初步研究, 任仁眉等<sup>[29]</sup>对圈养猕猴群内优势等级进行了研究, 但总体来看, 尚缺乏对野生猕猴的社会结构, 尤其是其群内个体之间优势等级的研究。

猕猴华北亚种 (*M. m. tcheliensis*) 是中国所特有的一个猕猴亚种<sup>[22]</sup>, 自 20 世纪 80 年代河北兴隆地区的一个野生种群灭绝之后, 使该亚种目前仅自然分布于河南与山西两省交界的太行山和中条山南端地区, 并成为现今世界上分布最北的野生猕猴种群<sup>[23, 30-32]</sup>, 故常称其为太行山猕猴<sup>[31, 32]</sup>。自 20 世纪 80 年代初开始, 学者们研究了太行山猕猴的数量和分布<sup>[27, 33, 32]</sup>、繁殖生态<sup>[34]</sup>、食性<sup>[35]</sup>等。但是, 迄今为止, 对世界分布最北地区的野生猕猴的社会结构特征和行为生态尚知之甚少<sup>[36]</sup>。本研究旨在通过对野生太行山猕猴社会结构的研究, 以为探讨猕猴属社会结构的演化提供材料, 为深入开展太行山猕猴社会生态学、行为生态学和保护生物学等研究奠定基础, 同时也为太行山猕猴资源的有效保护和持续利用提供科学依据。

## 2 研究地区

河南太行山猕猴国家级自然保护区 (34°54′—35°16′ N, 112°02′—112°52′ E) 位于河南省与山西省交界的太行山和中条山南端地区, 呈狭长的破碎化带状分布, 总面积 56600 hm<sup>2</sup>, 海拔高度 600—1955 m (斗顶), 区内地质构造复杂, 山势陡峭, 狭谷纵横交错。自然保护区地处暖温带, 属大陆性季风气候, 春季回暖迟, 夏热天数少, 秋季降温早, 冬季冷期长, 年平均气温为 14.3 °C, 1 月平均气温为 -0.1 °C (极端低温 -20.0 °C), 7 月平均气温为 27.3 °C (极端高温 43.4 °C)。保护区内降水量有着明显的季节性差异, 年平均降水量为 695 mm, 冬季降水量不足 30 mm。保护区植被类型为暖温带落叶阔叶林向暖温带常绿阔叶混交林过渡的类型, 主要植物种类有栓皮栎 (*Quercus variabilis*), 麻栎 (*Q. acuttissima*), 槲栎 (*Q. aliena*), 胡枝子 (*Lespedeza bicolor*) 等。太行山猕猴的主要天敌包括金钱豹 (*Panthera pardus*) 和金雕 (*Aquila chrysaetos*) 等。有关自然保护区的自然地理特征分别见宋朝枢和瞿文元<sup>[31]</sup>、路纪琪等<sup>[32]</sup>的报道。

本研究地点位于河南太行山猕猴国家级自然保护区济源管理局愚公分局所辖的天坛山

管护区(  $35^{\circ}05' - 35^{\circ}15' N$  ,  $112^{\circ}12' - 112^{\circ}22' E$  ) ( 图 1 )。天坛山管护区面积约  $310\text{hm}^2$  , 南面为人为干扰较大的王屋山风景区 , 东、西两面分别以大店河、铁山河为天然边界 , 北面为王屋山腹地 , 使得研究地区成半岛状 , 海拔高度为  $800 - 1711\text{m}$ 。管护区内植被保护得虽较好 , 可以为猕猴提供食物和庇护所 , 但在寒冷的冬季 , 猕猴的食物来源相当匮乏<sup>[35]</sup> , 并且管护区内金钱豹活动频繁<sup>[37]</sup> , 因此猕猴面临着严峻的食物竞争压力和捕食风险( Predation risk) 压力。有关本研究地点生态环境的详细描述可参见相关文献<sup>[32, 38, 39]</sup>。

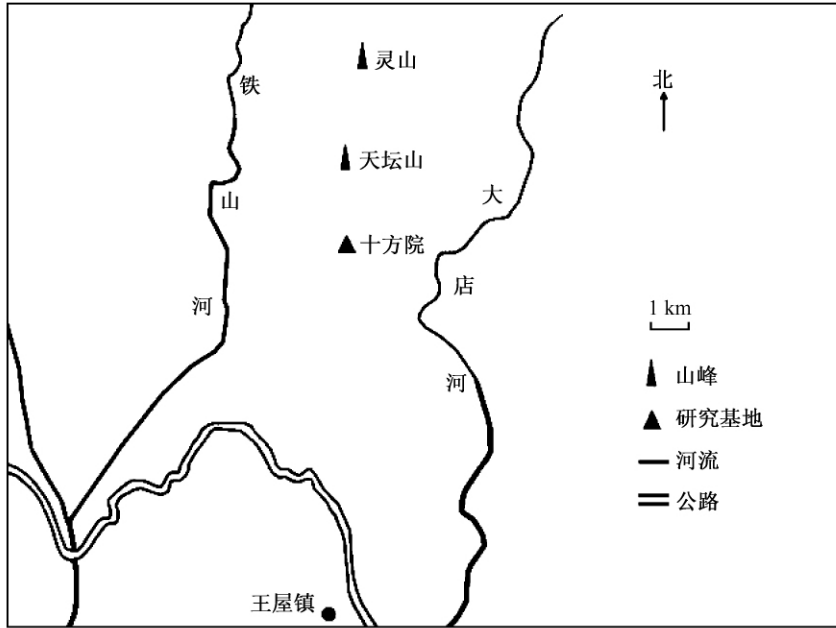


图 1 天坛山管护区 (研究地)

Fig. 1 Tiantanshan area ( study site)

### 3 研究方法

#### 3.1 研究对象

选择常年活动于天坛山管护区的一个野生太行山猕猴群为研究对象 , 将该群命名为王屋 1 群( WW-1) , 共有 41 只个体( 截止到 2010 年 7 月) 。根据个体的形态、被毛、面部特征、身体疤痕等表观特征 , 对群内进行个体识别并对部分个体进行命名。

#### 3.2 投食

我们于 2003 年春季对 WW-1 群进行了招引性投食试验并获成功。投食场为约  $10\text{m} \times 10\text{m}$  的一片较开阔地 , 位于十方院沟三岔口附近(  $35^{\circ}11' 28'' N$  ,  $112^{\circ}16' 21'' E$  ) , 海拔  $1083\text{m}$ 。投食主要在冬季和初春( 12 月至翌年 3 月) 的 9:30 和 15:30 进行 , 饵料以玉米为主 , 辅以苹果、白萝卜、胡萝卜等。投食时猕猴可以自由进出投食场 , 投食结束后猴群离开投食场并自由活动。通过投食 , 猴群习惯了观察者的出现 , 因而可在  $0.5\text{m} - 20\text{m}$  范围内观察。投食量受到严格控制 , 以玉米为例 , 每天投食量为  $0.04 - 0.10\text{kg/猴}$  ( 不足成年太行山猕猴体重的 1% ) 。由于投食量很小并且投食时间很短 , 因此几乎不影响猕猴的行为<sup>[40]</sup>。

### 3.3 数据收集

于2009年2月至2010年7月跟踪观察 WW-1 群。由于猕猴群中母系关系明显<sup>[6,41,42]</sup>,故我们主要依据以下几点来判定母系单元:1)理毛行为频次;2)助攻行为频次;3)挨坐和近距,在休息时母系单元内成员常聚集在一起(产仔期除外)。未成年猴的母系单元归属则依据其与成年雌性理毛、近距、挨坐和哺乳等密切接触行为进行判定。

于2009年2月至2010年1月,采用随机取样法(*Ad libitum sampling*)记录 WW-1 群个体成员之间的竞争行为过程,记录内容包括冲突的时间、行为发起者、行为接受者、行为类型和行为的结局<sup>[43]</sup>。竞争行为类型包括取代、追赶、抓、咬、回避、逃逸和蜷缩<sup>[44]</sup>。群内成年个体之间的优势等级通过两两(*Dyads*)之间的竞争行为进行判断。母系单元间的优势等级则依据母系单元内所有成年个体与其他各母系单元的成年个体发生的竞争行为频次的总和来确定。研究期间共记录到732次竞争行为。

采用瞬时扫描取样法(*Instantaneous and scan sampling*)<sup>[45]</sup>,记录 WW-1 群内主要成年个体到达投食场的先后顺序。当有两个或多个个体并列前进时,以首先观察到的个体在前记录;舍弃记录个体少于8的数据。本研究共记录到60个 WW-1 群到达投食区的有效数据。

本研究中,采集到除毛毛(*Maomao*,MM)、悟空(*Wukong*,WK)、爱子(*Aizi*,AZ)和随群(*Suiqun*,SQ)以外所有成年个体的行为数据。

### 3.4 数据处理

利用线性指数  $h$  来判定优势关系的线性程度<sup>[46,47]</sup>。线性指数  $h = 12 / (n^3 - n) * \sum [v_i - (n-1)/2]^2$ , 式中  $n$  为所研究动物的总数,  $v_i$  为个体  $i$  控制的个体数。一般认为,当  $h$  介于 0.9—1.0 时,表明个体间的优势关系呈较好的线性<sup>[47]</sup>。

用“David 得分法”(David's Score, DS) 来确定 WW-1 群内成年个体之间的优势顺位(Dominance rank)<sup>[48,49]</sup>。计算公式是:  $DS_i = w + w_2 - l - l_2$ , 其中  $w$  为个体  $i$  胜利百分比的总和,  $w_2$  为个体  $i$  加权的胜利百分比;  $l$  为个体  $i$  失败百分比的总和,  $l_2$  为个体  $i$  加权的失败百分比。DS 值越大,个体的顺位越高。在分析母系单元间优势等级时,将“David 得分法”计算公式中的“个体”换为“母系单元”进行计算。

分析成年个体移动顺序时,计算其平均移动序位(Mean Order, MO),

$$MO = \sum_{i=1}^s (f_i * i) / F$$

其中  $f_i$  是个体出现在第  $i$  位的频数,  $F$  是记录到该个体的总频数。

采用 SPSS for Windows (Version 13.0) 统计分析数据。用 Pearson Test 分析成年个体社群顺位与其平均移动序位的相关性,显著水平设置为  $\alpha = 0.05$ 。

## 4 结 果

### 4.1 WW-1 群的组成与结构

结果表明, WW-1 群大小为 41 个个体,由 7 个成年雄性和 13 个成年雌性以及 21 个未成年猕猴组成。7 个成年雄性分别是豁鼻(*Huobi*, HB)、白鼻(*Baibi*, BB)、痞子(*Pizi*, PZ)、小白脸(*Xiaobailian*, XBL)、皱眉(*Zhoumei*, ZM)、黑颊(*Heijia*, HJ) 和随群(SQ)。成年雌性个体分别隶属于 3 个母系单元,分别为红脸(HL Unit)、长毛(CM Unit) 和斑点单元(BD

Unit)。此外,还有一个未成年猕猴孤儿(丢母, Diumu, DM)。WW-1 群中成年雄性、成年雌性、亚成年雄性、亚成年雌性、青少年雄性、青少年雌性、婴幼儿雄性、婴幼儿雌性的比例为 1:1.86:0.29:0.43:0.86:1.29:0.14:0,且未成年个体占全群的 51.2%(图 2)。

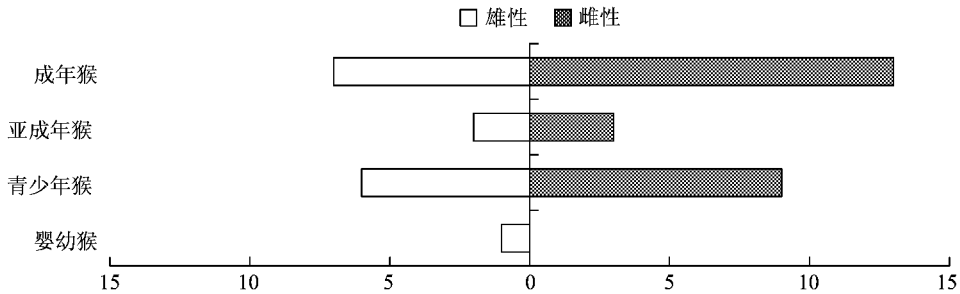


图 2 王屋 1 群的年龄结构(2010. 7)

Fig. 2 Age structure of WW-1 ( Jul. 2010)

研究期间,作者还观察到 WW-1 群内存在着个体的扩散(Dispersal)现象。“斑眼”是斑点单元的成员,于 2009 年 11 月底最后一次出现在群内,此后 8 个月(2009 年 12 月至 2010 年 7 月)未出现,因此认为“斑眼”迁出该群,而其两个未成年的雌性后代仍存留在 WW-1 群。群中未成年雌性“丢母”,其母亲于 2007 年年底离群,在其成长过程中,群内高顺位成年雄性(尤其是“豁鼻”)、成年雌性表现出较多的呵护和照料。2009 年年初,一只成年雄性边缘猴“随群(SQ)”常在 WW-1 群周边活动,并且经常受到群内诸多个体的攻击、驱赶,随后逐渐与群内各年龄-性别组的个体发生行为联系(如理毛、爬跨等)。至 2009 年秋季,“随群”经常与群内成年雌性“红脸”结伴活动,同时还与群内成年及未成年个体频繁交往,至此认为该个体迁入 WW-1 群。

#### 4.2 WW-1 群成年个体间的优势等级

根据 WW-1 群成年个体成员和母系单元之间发生的竞争行为数据,得到社会优势矩阵(表 1),采用“David 得分法”对社会优势矩阵进行优势等级分析。

##### 4.2.1 成年个体间的优势等级

对研究群内成年个体的社会竞争行为矩阵(表 1)的分析结果表明,成年猕猴之间存在着接近显著的线性优势等级关系( $h = 0.891$ );采用“David 得分法”计算出 WW-1 群各成年个体的得分,并将得分由高到低排列,即得到 WW-1 群内成年个体由高到低的优势顺位(Dominance rank),豁鼻(106.00) > 次红(79.00) > 白鼻(70.02) > 痞子(65.00) > 红脸(31.80) > 尖脸(27.85) > 小白脸(12.14) > 皱眉(-0.65) > 光鼻(-13.03) > 长毛(-22.60) > 黑颊(-40.25) > 小不点(-47.83) > 斑点(-63.39) > 斑眼(-79.85) > 灰头(-81.35)。

进一步对 WW-1 群内成年雄性、成年雌性个体的优势等级分别进行分析(表 1),可见成年雄性个体之间( $h = 1.00$ )较成年雌性个体之间( $h = 0.983$ )具有更为严格的线性优势等级关系。成年雄性的优势顺位由高到低依次是豁鼻(15.00) > 白鼻(9.00) > 痞子(2.30) > 小白脸(-2.28) > 皱眉(-9.00) > 黑颊(-15.00);成年雌性的优势顺位由高到低依次是次红(33.00) > 红脸(22.74) > 尖脸(12.76) > 光鼻(5.53) > 长毛(-1.00) > 小不点(-7.69) > 斑点(-15.47) > 斑眼(-23.17) > 灰头(-27.00)。

表 1 太行山猕猴 WW-1 群的竞争行为矩阵(2009.2—2010.1)

Tab. 1 Agonistic behavior matrix of rhesus macaques in Mt. Taihangshan area (from Feb. 2009 to Jan. 2010)

		负 Loser															
		HB	CH	BB	PZ	HL	JL	XBL	ZM	GB	CM	HJ	XBD	BD	BY	HT	
胜 Winner	HB		37	32	6	14	16	17	8	15	13	3	9	5	-	7	
	CH			7	1	20	22	13	7	18	18	7	12	2	13	9	
	BB				3	44	15	13	27	26	5	33	14	18	13	3	17
	PZ					1	10	12	7	4	1	20	13	6	22	5	16
	HL						3	6	2	2	2	14	3	1	9	1	10
	JL							1	1	1	14	1	1	2	4	14	
	XBL								1	1	4	9	-	2	2	1	
	ZM									1	2	5	3	1	1	3	
	GB											3	1	4	-	-	4
	CM												3	4	11	3	17
	HJ													1	3	4	4
	XBD														4	4	8
	BD															1	2
	BY*																
HT																	

注: \* 斑眼于 2009 年 11 月底离群; - 未观察到两者发生竞争关系。

Note: \* BY left WW-1 at the end of November in 2009; - No agonistic behaviors among the dyads were observed during research period.

4.2.2 母系单元间及单元内成年个体的优势等级

对 WW-1 群中的 3 个母系单元的社会优势矩阵(表 2)分析发现,母系单元之间存在着严格的优势等级结构( $h = 1.0$ )。红脸单元的优势顺位最高,斑点单元最低。低顺位母系单元极少挑战高顺位单元,在所观察到的 184 例冲突事件中,仅有 2 例(占 1.0%)是低顺位母系单元对高顺位母系单元取得胜利。

表 2 太行山猕猴 WW-1 群各母系单元间的优势等级(2009.2—2010.1)

Tab. 2 Sociometric matrix of matrilineal units in WW-1 of rhesus macaques in Mt. Taihangshan area (from Feb. 2009 to Jan. 2010)

		负 Loser					
		HL Unit	CM Unit	BD Unit	w	w <sub>2</sub>	DS
胜 Winner	HL Unit		67(0.97)	68(1.00)	1.97	1.00	2.91
	CM Unit	2(0.03)		47(1.00)	1.03	0.06	0.09
	BD Unit	0(0.00)	0(0.00)		0.00	0.00	-3.00
	1	0.03	0.97	2.00			
	1 <sub>2</sub>	0.03	0.03	1.00			

依据 WW-1 群内成年雌性之间的竞争行为矩阵和母系单元组成,分别对 3 个母系单元内的成年雌性成员进行优势顺位分析,综合 WW-1 群内成年雄性个体与成年雌性个体的优势等级结构,得到 WW-1 群内成年雄性、雌性个体的优势顺位与母系单元间及单元内成员间优势顺位结构图(图 3)。

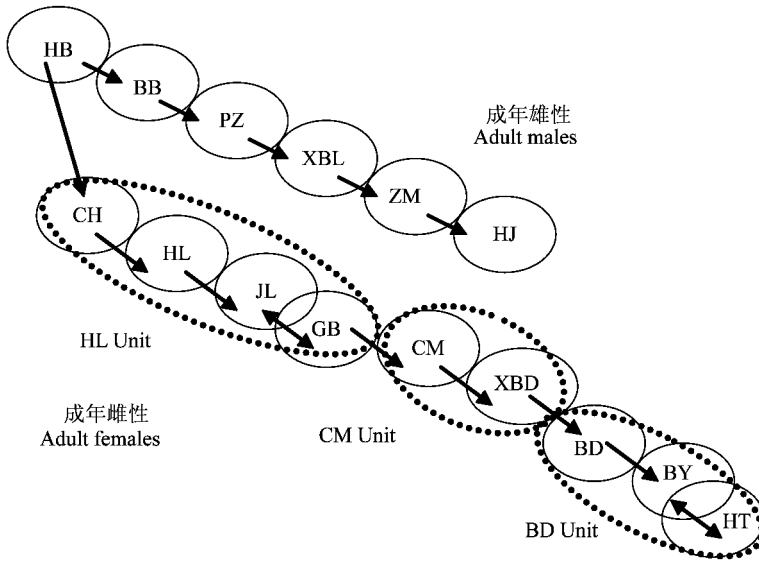


图 3 太行山猕猴 WW-1 群内成年雄性和雌性个体、母系单元间及单元内成员间的优势顺位

Fig. 3 Dominant rank of adult individuals and matrilineal units in WW-1 of

rhesus macaques in Mt. Taihangshan area

“实线椭圆”表示成年个体 “虚线椭圆”表示母系单元。单向箭头指向劣势个体(低顺位);双向箭头指在母系单元内构建优势等级时两者顺位相等,而在群体优势等级中上位个体优于下位个体。

Ellipse with solid line: adult individuals; Ellipse with dashed line: maternal unit; Solid arrow: indicates the decreased dominance rank; Double solid arrow: indicates that the two related individuals occupy the same rank within their maternal unit , while the former dominate the latter amongst all adults' ranks.

### 4.3 平均移动序位与社会顺位

结果显示,研究期间成年雌性个体到达投食区的平均移动序位与其顺位无显著相关性 ( $r = -0.01, df = 9, p = 0.976$ ),而成年雄性个体到达投食区的平均移动序位与其顺位接近显著正相关( $r = 0.74, df = 5, p = 0.09$ ),即高顺位成年雄性先到达投食区,而低顺位雄性后到达投食区(图4)。

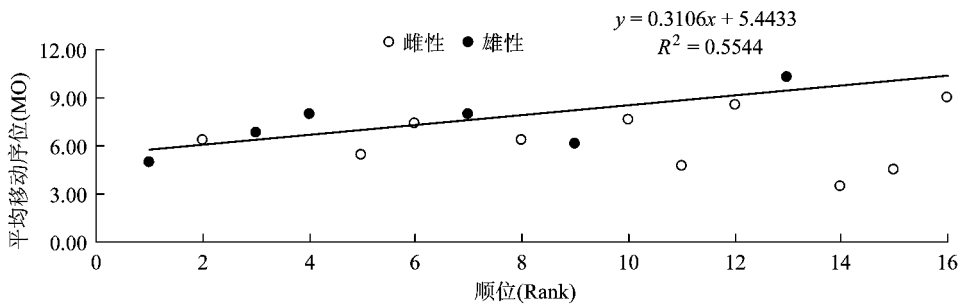


图 4 成年个体到达投食区的平均移动序位与社会顺位的关系

Fig. 4 Relationship between mean order ( MO ) and social rank among adult individuals

## 5 讨 论

### 5.1 太行山猕猴的群体组成

本研究群(WW-1)的群体大小为41个个体,小于早期的调查结果(平均81只)<sup>[31]</sup>,与中国南方野生猕猴的群体大小(38-49)接近<sup>[25]</sup>,但远大于印度猕猴的群体大小(17)<sup>[25]</sup>。未成年个体所占的比例为51.2%,表明该群将呈稳定增长<sup>[50,51]</sup>。

WW-1群中成年个体性比(♀:♂)为1.86,小于早期的调查结果(3.48)<sup>[31]</sup>,可能在于该群尚处于发展期;此外,还可能是因为自1998年建立国家级自然保护区之后,随着保护力度的加大及人们保护意识的增强,保护区内猕猴的天敌动物如金钱豹和金雕等不时出没<sup>[37]</sup>,捕食风险增大,从而引起WW-1群雄性数量增加。已有的研究表明,在猴科(Cercopithecoidae)非人灵长类动物中,捕食风险对多雄群非人灵长类的组成具有显著的影响,即在高捕食风险条件下成年雄性的所占比例会有一定程度的增加<sup>[52,53]</sup>。群内亚成年个体占群体的12.2%,其性比(♀:♂)为1.5。亚成年太行山猕猴约占群体的15.8%<sup>[31]</sup>,而海南南湾猕猴亚成年雄性在群内所占比例极低<sup>[25]</sup>。猕猴种群中出现亚成年雄性缺失或所占比例极小的现象的可能原因是,猕猴属于母系多雌多雄社会,雌性常终身生活在出生群且其社会顺位较稳定并受到所在母系单元顺位的影响,绝大多数雄性则需要通过扩散以获得或提高其在群中的社会顺位,它们的社会顺位与自身特征和经历相关<sup>[20,54]</sup>。在亚成年期,亚成年雄性受到出生群内成年雄性的驱赶和亲缘雌性的排斥,此时亚成年雄性个体缺乏与成年个体抗衡的实力<sup>[55]</sup>,从而导致此时期成为雄性猕猴迁出生群的主要时期。

大多数非人灵长类物种的雌性终生生活在出生群内,而雄性常迁出生群,使个体的迁移表现出强烈的雄性偏向性<sup>[55,56]</sup>,猕猴即属于此种类型。这种扩散方式对近交回避、裙带关系等有着积极的影响<sup>[57,58]</sup>。研究期间,作者观察到一例成年雄性猕猴的迁入和一例成年雌性的迁出。成年雄性的迁入是渐进的过程,春季在群的外围,仅与群内少数几个个体接触,夏秋季节则主要与群内一个成年雌性(红脸)及其未成年后代交往,冬季时与群内大部分个体有交往,但与“红脸”及其未成年后代关系最密切。雄性猕猴的这种由边缘向群内逐渐靠近、从与群内某个个体到与群内某些个体密切接触,并最终进入其非出生群,这可能是雄性猕猴迁移、扩散的一种策略。成年雌性“斑眼”的迁出则缺乏明显的前兆。在2009年,“斑眼”除与其母系单元(斑点单元)的成员有一定的交往,与其他群内个体成员很少交往。据观察,不论是在投食场中还是在自然条件下,“斑眼”很少靠近群的中心位置,因此,推测“斑眼”的离群和它缺乏与群内成员的交往有一定的关系。

### 5.2 太行山猕猴的优势等级结构

太行山猕猴群内的成年个体之间、母系单元之间均表现出严格的优势等级结构。群居性非人灵长类的社会中普遍存在着优势等级现象<sup>[59]</sup>,优势顺位影响着灵长类对食物资源等的获取<sup>[60]</sup>,而不同个体对有限资源的竞争性获取是形成优势等级结构的主要原因<sup>[61-63]</sup>。雌性家长和母系单元是猕猴社会结构的重要特征,通过母系这一纽带,将具有血亲关系的雌性紧密地连接起来,形成一定的“联盟”<sup>[41]</sup>,而母系单元之间也形成线性优势等级<sup>[64]</sup>。在母系单元内,随年龄的增大,未成年雌性受到母亲的攻击频次渐减<sup>[65]</sup>,而成年之后则与母系单元内的成员一起抵御外部侵袭<sup>[18]</sup>。在成年雌性猕猴之间、母系单元内成员间与母系单元间



的个体之间均存在着严格的优势等级<sup>[66]</sup>,而且不同家系单元的优势等级结构通常是稳定的<sup>[67]</sup>。本结果与已有研究结果<sup>[15-20]</sup>类似,但值得注意的是,母系单元内低顺位成员间顺位具有不稳定性(如红脸单元和斑点单元)。灵长类是具有极强社会认知能力的物种<sup>[68,69]</sup>,由于未成年雌性成年之后滞留在出生群,对母系单元内原成员的社会顺位具有潜在威胁<sup>[67]</sup>,在母系单元内,年长者通过对未成年雌性的频繁攻击而使得自身在顺位上获得优势,但当母系单元之间发生冲突时,母系单元内成员之间常表现相互支持、助攻行为等<sup>[18]</sup>。

在猕猴的社会结构发育过程中,雌性较雄性更易形成稳定的社会单元,而雄性则常形成严格但易变的优势等级结构,群内的 $\alpha$ 位常是成年雄性猕猴且其对群的稳定至关重要<sup>[70]</sup>。猕猴的社会顺位与资源占有具有显著的相关性,高顺位雄性在交配上具有显著地优势且多数成年雌性偏爱与高顺位雄性建立持久的关系<sup>[71,72]</sup>,而高顺位雄性的优势顺位对其繁殖成功有积极作用<sup>[73]</sup>,这一特征区别于秦岭川金丝猴无首领的社会结构形式<sup>[43,74]</sup>。本研究群中的 $\alpha$ 位亦为成年雄性猕猴(豁鼻),在到达投食区取食过程中,它具有一定的优势,即较早地到达投食区,使其可占据更有利的位置以获得优质、足量的食物。有关 $\alpha$ 位个体对其他资源(如食物、饮水、空间等)优先权的表现方式与特征尚待进一步研究。

致谢: 太行山猕猴国家级自然保护区济源管理局王好峰、愚公管理分局汤发有、孔茂才、侯加富、侯喜全和郑州大学孙明洋等在生活、数据收集及野外调查中提供极大帮助。

#### 参考文献:

- [1] Springer MS, Murphy WJ *et al.* A molecular classification for the living orders of placental mammals and the phylogenetic placement of primates [A]. In: Ravosa MJ, Dagosto M eds. Primate Origins: Adaptations and Evolution [C]. New York: Springer, 2007, 1-28.
- [2] 张鹏, 渡边邦夫. 灵长类的社会进化[M]. 广州: 中山大学出版社, 2009.
- [3] 齐晓光, 张鹏, 李保国, 等. 非人灵长类重层社会中一雄多雌体系的分化[J]. 兽类学报, 2010, 30(3): 322-338.
- [4] Thierry B. Social epigenesis [A]. In: Thierry B, Singh M, Kaumanns W eds. Macaque Societies: A Model for the Study of Social Organization [C]. Cambridge: Cambridge University Press, 2004, 267-294.
- [5] Fooden J. Ecogeographic segregation of macaque species [J]. Primates, 1982, 23(4): 574-579.
- [6] Thierry B, Singh M, Kaumanns W. Why macaque societies? [A]. In: Thierry B, Singh M, Kaumanns W eds. Macaque Societies: A Model for the Study of Social Organization [C]. Cambridge: Cambridge University Press, 2004, 3-10.
- [7] Fooden J. Systematic review of the rhesus macaques, *Macaca mulatta* (Zimmermann, 1780) [J]. Fieldiana Zoology (New Series), 2000, 96, 1-180.
- [8] Ross C. Life history patterns and ecology of macaque species [J]. Primates, 1992, 33(2): 207-215.
- [9] Maestripietri D. Macchiavellian Intelligence: How Rhesus Macaques and Humans Have Conquered the World [M]. Chicago: The University of Chicago Press, 2007, 17-35.
- [10] IUCN. IUCN Red List of Threatened Species (Version 2010.4) [M]. Gland: IUNC, 2010.
- [11] Southwick CH, Siddiqi MR. Population changes of rhesus monkeys in India, 1959 to 1965 [J]. Primates, 1966, 7(3): 303-314.
- [12] Johnson RL, Teas J, Bishop N, *et al.* A decade of stability in a Nepalese macaque population [J]. Journal of Mammalogy, 1988, 69(1): 178-180.
- [13] Goldstein SJ, Richard AF. Ecology of rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in Northwest Pakistan [J]. International Journal of Primatology, 1989, 10(6): 531-567.
- [14] Seth PK. Habitat, resource utilization, patterns and determinants of behaviour in rhesus monkeys [J]. Journal of Human Ecology, 2000, 11(1): 1-21.

- [15] Dittus W. Demography: a window to social evolution [A]. In: Thierry B, Singh M, Kaumanns W eds. *Macaque Societies: A Model for the Study of Social Organization* [C]. Cambridge: Cambridge University Press, 2004, 87-116.
- [16] Thierry B. Covariation of conflict management patterns across macaque species [A]. In: Aureli F, de Vaal F B M eds. *Natural Conflict Resolution* [C]. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, 2000, 106-128.
- [17] Schulman SR, Chapais B. Reproductive value and rank relations among macaque sisters [J]. *The American Naturalist*, 1980, 115(4): 580-593.
- [18] Kapsalis E. Matrilineal kinship and primate behavior [A]. In: Chapais B, Berman C M eds. *Kinship and Behavior in Primates* [C]. Oxford: Oxford University Press, 2004, 153-176.
- [19] Missakian EA. Genealogical and cross-genealogical dominance relations in a group of free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago [J]. *Primates*, 1972, 13(2): 169-180.
- [20] Vessey SH. Dominance among rhesus monkeys [J]. *Political Psychology*, 1984, 5(4): 623-628.
- [21] Flack JC, de Waal FBM. Dominance style, social power, and conflict management: a conceptual framework [A]. In: Thierry B, Singh M, Kaumanns W eds. *Macaque Societies: A Model for the Study of Social Organization* [C]. Cambridge: Cambridge University Press, 2004, 157-181.
- [22] 蒋学龙, 王应祥, 马世来. 中国猕猴的分类及分布 [J]. *动物学研究*, 1991, 12(3): 214-247.
- [23] 张荣祖, 陈立伟, 瞿文元, 等. 中国灵长类生物地理与自然保护: 过去、现在与未来 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2002.
- [24] Southwick C H, Zhang Y Z, Jiang H S *et al.* Population ecology of rhesus macaques in tropical and temperate habitats in China [A]. In: Fa J E, Lindburg D G eds. *Evolution and Ecology of Macaque Societies* [C]. Cambridge: Cambridge University Press, 1996, 95-105.
- [25] 江海声, 刘振河, 袁喜才, 王韩生. 海南岛南湾猕猴种群结构研究 [J]. *兽类学报*, 1989, 9(4): 254-261.
- [26] 王骏, 冯敏, 李艳红. 广西龙虎山猕猴种群生态特征 [J]. *兽类学报*, 1996, 16(4): 264-271.
- [27] 瞿文元, 李延娟, 李晓海, 等. 河南济源太行山猕猴初步调查 [J]. *河南师范大学学报(自然科学版)*, 1989, 62(2): 98-101.
- [28] 田随味, 张龙胜. 蟒河保护区猕猴生态观察与种群监测 [J]. *山西林业科技*, 2003, 4: 16-18.
- [29] 任仁眉, 卢明义, 木文伟, 等. 恒河猴在繁殖笼内的等级结构 [J]. *心理学报*, 1984, 1: 95-102.
- [30] Zhang YZ, Quan GQ, Lin YL, Southwick CH. Extinction of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in Xinglong, North China [J]. *International Journal of Primatology*, 1989, 10(4): 375-381.
- [31] 宋朝枢, 瞿文元. 太行山猕猴自然保护区科学考察集 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1996.
- [32] Lu JQ, Hou JH, Wang HF, Qu WY. Current status of *Macaca mulatta* in Taihangshan Mountains Area, Jiyuan, Henan, China [J]. *International Journal of Primatology*, 2007, 28(5): 1085-1091.
- [33] Qu WY, Zhang YZ, Manry D, Southwick CH. Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in the Taihang Mountains, Jiyuan County, Henan, China [J]. *International Journal of Primatology*, 1993, 14(4): 607-621.
- [34] 侯进怀, 瞿文元, 陈莉, 张红绪. 太行山猕猴繁殖生态行为研究 [J]. *生态学杂志*, 1998, 17(4): 22-25.
- [35] 吕九全, 路纪琪, 李景原, 张晋豫, 瞿文元. 太行山猕猴的食性 [J]. *生态学杂志*, 2002, 21(1): 29-31.
- [36] 路纪琪, 王好峰, 谢东明. 太行山猕猴研究进展与展望 [J]. *四川动物*, 2009, 28(6): 952-957.
- [37] 王好峰, 路纪琪, 汤发友, 等. 太行山猕猴自然保护区金钱豹资源现状及其保护 [J]. *河南林业科技*, 2008, 28(2): 94-95.
- [38] 谢东明, 路纪琪, 吕九全. 太行山猕猴的冬季生境选择 [J]. *兽类学报*, 2009, 29(3): 252-258.
- [39] 郭相保, 王振龙, 田军东, 等. 河南太行山自然保护区猕猴夜宿地选择研究 [J]. *四川动物*, 2010, 29(6): 849-856.
- [40] Qi X G, Li B G, Garber P A *et al.* Social dynamics of the golden snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*): female transfer and One-Male Unit succession [J]. *American Journal of Primatology*, 2009, 71(8): 670-679.
- [41] de Waal FBM. *Peacemaking among Primates* [M]. Massachusetts: Harvard University Press, 1989, 89-142.
- [42] Bercovitch FB. Reproductive strategies of rhesus macaques [J]. *Primates*, 1997, 38(3): 247-263.
- [43] 李保国, 李宏群, 赵大鹏, 等. 秦岭川金丝猴一个投食群等级关系的研究 [J]. *兽类学报*, 2006, 26(1): 18-25.

- [44] Zumpe D, Michael RP. Dominance index: a simple measure of relative dominance status in primates [J]. *American Journal of Primatology*, 1986, 10(4): 291-300.
- [45] Altmann J. Observational study of behavior: sampling methods [J]. *Behaviour*, 1973, 49(3/4): 227-267.
- [46] Landau HG. On dominance relationship and the structure of animal societies: I. effect of inherent characteristics [J]. *Bulletin of Mathematical Biophysics*, 1951, 13(1): 1-19.
- [47] Martin P, Bateson P. *Measuring Behaviour: An Introductory Guide (Second Edition)* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1993, 74-78.
- [48] Gammell MP, de Vries H, Jennings DJ, Carlin CM, Hayden TJ. David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock *et al.*'s index [J]. *Animal Behaviour*, 2003, 66(3): 601-605.
- [49] Bang A, Deshpande S, Sumana A, Gadagkar R. Choosing an appropriate index to construct dominance hierarchies in animal societies: a comparison of three indices [J]. *Animal Behaviour*, 2010, 79(3): 631-636.
- [50] Southwick CH, Richie T, Taylor HJ, Siddiqi MF. Rhesus monkey population in India and Nepal: patterns of growth, decline, and natural regulation [A]. In: Cohen M N, Malpas R S, Klein H G eds. *Biosocial Mechanisms of Population Regulation* [C]. New Haven: Yale University Press, 1980, 151-170.
- [51] 孙儒泳. *动物生态学原理* [M]. 北京: 北京师范大学出版社, 2001, 121-224.
- [52] Hill RA, Lee PC. Predation risk as an influence on the group size in cercopithecoïd primates: implication for social structure [J]. *Journal of Zoology (London)*, 1998, 245(4): 447-456.
- [53] Kappeler PM. Primate males: history and theory [A]. In: Kappeler P M eds. *Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition* [C]. Cambridge: Cambridge University Press, 2000, 3-7.
- [54] Blomquist GE. Environmental and genetic causes of maturational differences among rhesus macaque matriline [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2009, 63(9): 1345-1352.
- [55] 王程亮, 齐晓光, 郝文忠, 等. 非人灵长类个体的迁移与扩散 [J]. *人类学学报*, 2008, 27(3): 256-263.
- [56] Johnson CN. Dispersal and sex ratio at birth in primates [J]. *Nature*, 1988, 332(6166): 726-728.
- [57] Drickamer LC. Group changing in free-ranging male rhesus monkeys [J]. *Primates*, 1973, 14(4): 359-368.
- [58] Melnick DJ, Hoelzer GA. Differences in male and female macaque dispersal lead to contrasting distributions of nuclear and mitochondrial DNA variation [J]. *International Journal of Primatology*, 1992, 13(4): 379-393.
- [59] 李宏群, 张育辉, 李保国. 非人灵长类社会等级现象的研究进展 [J]. *兽类学报*, 2004, 24(1): 53-60.
- [60] Broom M, Koenig A, Borries C. Variation in dominance hierarchies among group-living animals: modeling stability and the likelihood of coalitions [J]. *Behavioral Ecology*, 2009, 20(4): 844-855.
- [61] Drews C. The concept and definition of dominance in animal behaviour [J]. *Behaviour*, 1993, 125(3/4): 283-313.
- [62] Hawley PH. The ontogenesis of social dominance: a strategy-based evolutionary perspective [J]. *Developmental Review*, 1999, 19(1): 97-132.
- [63] Sloman KA, Armstrong J D. Physiological effects of dominance hierarchies: laboratory artefacts or natural phenomena? [J]. *Journal of Fish Biology*, 2002, 61(1): 1-23.
- [64] Missakian EA. Genealogical and cross-genealogical dominance relations in a group of free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago [J]. *Primates*, 1972, 13(2): 169-180.
- [65] Bernstein IS, Ehardt C. The influence of kinship and socialization on aggressive behaviour in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) [J]. *Animal Behaviour*, 1986, 34(3): 739-747.
- [66] Kapsalis E, Berman CM. Models of affiliative relationships among free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) I. criteria for kinship [J]. *Behaviour*, 1996, 133(15/16): 1209-1234.
- [67] Chikazawa D, Gordon TP, Bean CA, Bernstein IS. Mother-daughter dominance reversals in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) [J]. *Primates*, 1979, 20(2): 301-305.
- [68] Byrne RW. Evolution of primate cognition [J]. *Cognitive Science*, 2000, 24(3): 543-570.
- [69] Mason WA. Social development: a psychobiological perspective [J]. *Integrative Psychological & Behavioral Science*, 2008, 42(4): 389-396.
- [70] Vandenbergh JG. The development of social structure in free-ranging rhesus monkeys [J]. *Behaviour*, 1967, 29(2/4):

- 179-194.
- [71] Hill DA. Social relationships between adult male and female rhesus macaques: I. sexual consortships [J]. *Primates*, 1987, 28(4): 439-456.
- [72] Hill DA. Social relationships between adult male and female rhesus macaques: II. non-sexual affiliative behaviour [J]. *Primates*, 1990, 31(1): 33-50.
- [73] de Ruiter J R, van Hooff J A R A M. Male dominance rank and reproductive success in primate groups [J]. *Primates*, 1993, 34(4): 513-523.
- [74] 张鹏, 李保国, 和田一雄, 等. 秦岭川金丝猴一个群的社会结构 [J]. *动物学报*, 2003, 49(6): 727-735.

## Social Structure of Wild *Macaca mulatta* in the Mt. Taihangshan Area, Jiyuan, China

TIAN Jun-dong, WANG Zhen-long, LU Ji-qi, GUO Xiang-bao, WANG Bai-shi

(Institute of Biodiversity and Ecology, Department of Bioengineering, Zhengzhou University, Zhengzhou 450001)

**Abstract:** Between February 2009 and July 2010, we investigated the social structure of a wild troop of *Macaca mulatta* (named Wangwu 1 or WW-1) living in the Henan Taihangshan Macaque National Nature Reserve in Mt. Taihangshan area, Jiyuan, China. We collected data of agonistic behaviors among the adult individuals and matrilineal units by the Ad libitum sampling strategy and then established dominance hierarchies based on David's Score methodology. We also collected data on moving order of adult individuals' arrival to the provisioning site by instantaneous and scan sampling, and analyzed the relationship between social rank and moving order. The results showed that this troop with 41 (7 adult males, 13 adult females and 21 immature) individuals had an adult sex ratio ( $\text{♀} : \text{♂}$ ) of 1.43, and that all adult females belonged to three matrilineal units. In addition, the following ratios were evident—adult male: adult female: sub-adult male: sub-adult female: juvenile male: juvenile female: infant male: infant female, 1: 1.86: 0.29: 0.43: 0.86: 1.29: 0.14: 0, and the percentage of the immature accounted for 56.4% of the total troop members. A linear dominance hierarchy was found among adult individuals and the matrilineal units in the troop with the dominance rank of adults given by individual abbreviated name as: HB > CH > BB > PZ > HL > JL > XBL > ZM > GB > CM > HJ > XBD > BD > BY > HT, and for matrilineal units: HL Unit > CM Unit > BD Unit. We conclude that the Taihangshan macaques exhibited multi-male and multi-female social structure, with the dominance hierarchy of adult males steeper than that of adult females, while the social rank of adult females determined by their matrilineal unit's social rank. Besides, the  $\alpha$  (alpha) rank of this troop was HB, an adult male who had clear priority access to food resources.

**Key words:** *Macaca mulatta*; Social Structure; Dominance; Mt. Taihangshan