

# 笼养雌性短尾猴月经周期及性行为

黄明竞<sup>①②</sup> 张启信<sup>①②</sup> 李静宇<sup>①②</sup> 夏东坡<sup>②④</sup> 李进华<sup>①②③\*</sup>

① 安徽大学资源与环境工程学院 合肥 230601; ② 黄山生物多样性与短尾猴行为生态学国际联合研究中心 合肥 230601;

③ 合肥师范学院生命科学学院 合肥 230601; ④ 安徽大学生命科学学院 合肥 230601

**摘要:** 在多雄多雌的灵长类社会中, 成年雌雄个体的性行为并不局限于雌性受孕期, 但仍认为性行为在受孕期最为活跃。对于雌性隐藏发情的灵长类物种, 雌雄个体的性行为与雌性月经周期的相关性尚不清楚。本研究以短尾猴 (*Macaca thibetana*) 为研究对象, 研究雌性隐藏发情灵长类的性行为与月经周期阶段的关系。在短尾猴繁殖季节, 从 2019 年 10 月 2 日至 2020 年 1 月 14 日连续采集了安徽省铜陵市动物园 6 只成年雌性短尾猴的 490 份粪便样本, 采用放射免疫分析法检测粪便中雌二醇激素的浓度, 并用焦点动物取样法和行为取样法采集目标个体 (4 只雌性、4 只雄性) 的性行为数据。本研究利用 Spearman 相关系数检验雌二醇激素与性行为的相关性; 独立样本 *T* 检验分析雌性短尾猴发情的邀配性指标 (雌性呈臀行为)、吸引力指标 (雄性性检查行为) 和交配行为在月经周期三个阶段 (受孕期前: 受孕期前的 5 d; 受孕期: 最有可能排卵的 2 d 加上精子能在雌性生殖道中存活的 3 d; 受孕期后: 受孕期后的 5 d) 的分布差异性。结果表明, 雌性短尾猴的雌二醇浓度在繁殖季节呈现周期性波动, 周期长度为  $(31.1 \pm 1.8)$  d ( $n = 7$ , 范围 23 ~ 37 d); 同时在月经周期内, 雌二醇浓度与雌性呈臀行为呈显著负相关 ( $r = -0.616$ ,  $n = 15$ ,  $P = 0.015$ ), 而与交配行为和雄性性检查行为均无显著相关性; 雌性呈臀行为的平均频次主要集中在受孕期前 ( $T = -1.215$ ,  $df = 12$ ,  $P = 0.044$ ); 交配行为和雄性性检查行为在月经周期的三个阶段无显著性差异。短尾猴的性行为并没有集中在雌性的受孕期, 说明雌二醇对短尾猴的性行为无严格控制作用, 且雄性短尾猴无法准确识别雌性的受孕期。

**关键词:** 短尾猴; 性行为; 粪便雌二醇; 月经周期

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2021) 04-558-11

## Menstrual Cycle and Sexual Behavior of Captive Female Tibetan Macaques (*Macaca thibetana*)

HUANG Ming-Jing<sup>①②</sup> ZHANG Qi-Xin<sup>①②</sup> LI Jing-Yu<sup>①②</sup> XIA Dong-Po<sup>②④</sup> LI Jin-Hua<sup>①②③\*</sup>

① School of Resources and Environmental Engineering, Anhui University, Hefei 230601; ② International Collaborative Research

Center for Huangshan Biodiversity and Tibetan Macaque Behavioral Ecology, Hefei 230601; ③ School of Life Sciences,

Hefei Normal University, Hefei 230601; ④ School of Life Sciences, Anhui University, Hefei 230601, China

**Abstract:** In multi-male, multi-female primate societies, although the sexual behaviors of adult males and

**基金项目** 国家自然科学基金项目 (No. 31672307, No. 31971404), 安徽省中央引导地方科技发展专项 (No. 2019b11030018);

\* 通讯作者, E-mail: jhli@ahu.edu.cn;

**第一作者简介** 黄明竞, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态学; E-mail: 371648725@qq.com。

收稿日期: 2021-02-07, 修回日期: 2021-05-07 DOI: 10.13859/j.cjz.202104008

females are not confined to the female's fertile period, it is believed that sexual behaviors are most active during the fertile period. For primate species in which females conceal their estrus, the relationship between sexual behaviors of male and female individuals and the female menstrual cycle is unclear. In this study, Tibetan Macaques (*Macaca thibetana*) were used to investigate the relationship between sexual behaviors and menstrual cycle stages in female primates with concealed estrus. During the breeding season of Tibetan Macaques, 490 fecal samples were collected from 6 adult female macaques at the Tongling Zoo in Anhui Province from October 2, 2019 to January 14, 2020 (Fig. 1). The concentration of estradiol hormone in feces was determined by radioimmunoassay. The sexual behavior data of target individuals (4 females and 4 males) were collected by focus animal sampling method and behavior sampling method. The Spearman correlation coefficient was used to test the correlation between estrogen and sexual behavior. The independent sample *t*-test was used to analyze the distribution differences of preceptive indicators (female presentation), attractive indicators (male sexual-inspection) and copulations in female Tibetan Macaques during three stages of the menstrual cycle (pre-fertile phase: 5 days before fertile phase; fertile phase: 2 days when ovulation is most likely plus 3 preceding days to account for sperm life span; post-fertile phase: 5 days after fertile phase). The results showed that the estradiol concentration of female Tibetan macaques fluctuated periodically during the breeding season, with a cycle length of  $31.1 \pm 1.8$  d ( $n = 7$ , range: 23 - 37 d); During the menstrual cycle, estradiol concentration was negatively correlated with female presentation ( $r = -0.616$ ,  $n = 15$ ,  $P = 0.015$ ), but had no significant correlation with copulation and male sexual-inspection. The average frequency of female presentation was mainly concentrated in the pre-fertile phase ( $T = -1.215$ ,  $df = 12$ ,  $P = 0.044$ ). There was no significant difference between copulation and male sexual-inspection in the three stages of the menstrual cycle. The sexual behavior of Tibetan macaques was not concentrated in the fertile period of female, suggesting that estrogen has no strict control over the sexual behavior of Tibetan macaques and that male Tibetan macaques can not accurately identify the fertile period of female.

**Key words:** Tibetan Macaques, *Macaca thibetana*; Sexual behavior; Fecal estrogens; Menstrual cycle

在自然界中, 动物的饮食代谢、繁殖发育以及行为表达均受到机体内分泌系统的调控 (Goldstein et al. 2010, Roney et al. 2013)。内分泌系统由许多内分泌腺组成, 其中性腺分泌的性激素控制着大多数哺乳动物的性行为。雌二醇作为一种甾体雌性激素在控制雌性发情方面起着重要作用 (Zehr et al. 1998)。大多数哺乳动物的雌性发情通常局限于月经周期的受孕期, 即临近雌激素高峰期 (Dubuc et al. 2012)。非人灵长类动物与一般哺乳动物不同, 雌性可以在雌激素水平和卵巢均未处于最佳生育状态时进行交配 (Rigail et al. 2015)。例如, 在狭鼻灵长类动物中, 雌性月经周期的卵泡期较长, 并且具有延长交配期的特征, 从而降低了雌性

排卵与交配行为的同步性 (van Schaik 2000, Hestermann et al. 2001)。

非人灵长类的雌性发情行为特征包括邀配性 (proceptivity)、吸引力 (attractivity) 和接受性 (receptivity) 三个方面 (Beach 1976)。邀配性是指雌性有一定的交配欲望并表现出邀配行为; 吸引力是指雌性对雄性的性刺激值, 依赖于雌性行为或被动发出的刺激; 接受性是指雌性愿意接受雄性的爬跨交配, 并在交配时促进抽插和射精 (Dixon 2012)。雄性可以通过邀配性和吸引力信号来判断雌性的发情状态, 从而对处于受孕期的雌性增加其交配投资。其中一些与雌激素相关的信号被认为可以传递雌性受孕期信息 (Heistermann et al. 2008)。例

如雌性行为、视觉信号（性皮肿胀）、交配叫声和嗅觉信号（性激素）等都是雌性重要的受孕期信息。

在性皮肿胀明显的灵长类物种中，雌性性皮肿胀的程度是雄性选择判断雌性发情状态的重要标准。例如，东非狒狒（*Papio anubis*, Higham et al. 2009）和叟猴（*Macaca sylvanus*, Brauch et al. 2007）在受孕期性皮肿胀程度最大，因此雄性的交配射精率也最高。此外，在无明显性皮肿胀的物种中，如日本猕猴（*M. fuscata*, O'Neill et al. 2004）和黑白疣猴（*Colobus guereza*, Harris et al. 2006），雄性倾向于利用雌性发情状态的性行为频次或嗅觉信号来识别受孕期，因为雌性在卵泡期和受孕期的性行为频次高于黄体期。然而在一些雌性隐藏发情的物种中，如熊猴（*M. assamensis*, Fürtbauer et al. 2011）和长尾叶猴（*Presbytis entellus*, Hestermann et al. 2001）等，雄性无法识别雌性的受孕期，导致其交配行为与受孕期无显著相关性。研究认为雌性隐藏发情的适应性意义是，（1）混淆父权关系（paternity confusion），雌性通过与多个雄性交配，使雄性无法识别自己的后代，达到避免杀婴的目的（Hrdy 1979, Soltis et al. 2000）；（2）增加父系照料（paternal care），雄性无法准确判断雌性受孕期，为提高其繁殖成功度，高顺位雄性会选择长时间跟随雌性，保护雌性免受其他雄性骚扰，并且增加广义的父爱（Turke 1984, Parish 1994）。

短尾猴（*Macaca thibetana*）营多雄多雌的群居生活，是典型的混交体制，交配行为全年都有发生，但在7月至翌年1月发生频率较高，产仔期为1月至4月。成年雌性的会阴部有轻微肿胀的性皮，但性皮的大小和颜色既不随猴群繁殖期变化，也不随雌性个体生理周期变化（李进华 1999）。雄性短尾猴在性伙伴选择和交配竞争中处于积极、主动的地位，其发起了大多数的交配行为和临时配偶关系（张敏 2009）。然而雄性短尾猴能否准确识别雌性的受孕期并在此期间增加交配投资，目前尚不清楚。

为研究雄性短尾猴是否能识别雌性的受孕期，需要从性激素评估中确定排卵时间，并比较与受孕期有关的交配频次定量数据。由于野生短尾猴所处栖息地的地势复杂多变，工作人员难以在野外自然环境下采集连续的生理样本，王粟（2009）根据每个体平均每月3个样本量得出雌性短尾猴在繁殖期交配行为与粪便雌二醇水平之间呈正相关关系，但对于短尾猴性行为在月经周期中的分布情况尚不清楚。

本研究利用非损伤取样法，采集繁殖季节成年雌性短尾猴的粪便样本。通过检测粪便雌激素浓度以获得雌性短尾猴的月经周期信息，结合同期的性行为观察，比较雌性发情的邀配性行为指标（雌性呈臀行为频次）、吸引性行为指标（雄性性检查频次）和交配行为频次是否集中在月经周期的受孕期，初步探讨雌性短尾猴雌激素与性行为的相关性和雄性能否识别雌性的受孕期。

## 1 研究方法

### 1.1 研究地点与研究对象

本研究地点位于安徽省铜陵市动物园，该动物园共分批收容有28只短尾猴，其中成年雌性10只、成年雄性7只、青年猴3只、少年猴6只及婴猴2只。由于前期缺乏年龄及详细特征记录，在本研究期间研究个体的年龄段与个体名称均根据体型大小与毛色特征进行划分和命名（李进华 1999）。28只短尾猴分别养在7间相邻的笼舍，笼舍分为室内和室外两部分（两部分合计长宽高为10 m × 5 m × 3.2 m = 160 m<sup>3</sup>）。为避免成年雄性之间发生攻击伤亡，每个笼舍分别仅包含1只成年雄性个体，每个笼舍的雌性个体根据原野生群体关系分配（表1）。由于空间限制，于2019年11月24日进行一次重新分笼，将3号笼的雌性合并至4号笼中，雄性合并至5号笼。研究对象为10只成年雌性短尾猴中的6只，剩余4只雌性短尾猴没有采集到连续的粪便样本，一方面是因为JJY和JPD是老年个体，中途陆续死亡，另一方面

是 JZY 和 JFZ 胆小怕人常躲在室内, 导致粪便采集困难。研究需检测雌性短尾猴的月经周期信息, 因此粪便样本不连续的 4 只成年雌性个体不参与检测分析。

表 1 铜陵市动物园短尾猴个体组成

Table 1 Individual composition of Tibetan macaques in Tongling Zoo

笼舍 Cage	成年雌性 Adult female	成年雄性 Adult male	青年 Adolescent	少年 Juvenile	婴猴 Infant
3	<b>JAG</b> JPD	YJJ	\	\	\
4	<b>JGZ</b>	YW	\	\	\
5	<b>JHX</b> JJY	YD	\	5#1 5#2 5#3 5#4 5#5	\
6	<b>JWM</b>	YB	\	\	\
7	<b>JMZ</b> JFZ	YG	TMZ	7#1	\
8	JZY	YY	TWM TFQ	\	\
9	<b>JFQ</b>	YJ	\	\	JZZ JQQ

表中英文字母代表短尾猴个体, 加粗字体为研究对象, \ 表示无个体。

The letters in the table represent individual Tibetan macaques, those in bold font are study subjects, \ indicates no individual was studied.

## 1.2 行为数据收集

本研究在 2019 年 10 月 2 日至 2020 年 1 月 14 日期间观察园内 10 只成年雌性个体和 7 只成年雄性个体的性行为, 其中参与行为分析的为测得月经周期的 4 只成年雌性个体和与之有性行为联系的 4 只成年雄性个体。取样过程采用目标动物取样法 (focal animal sampling) 收集目标个体行为数据, 通过随机排序确定目标动物的观察顺序, 每次取样时间为 10 min, 参与分析的行为数据为 33.3 h。当目标个体在观察过程中进入室内, 则顺延观察下一目标动物, 当目标个体再次出现时进行数据补充, 出现游客观光时则暂停观察。此外, 采用行为取样法 (behavioral sampling) 记录邀配性指标 (雌

性呈臀行为)、吸引力指标 (雄性性检查行为) 和交配行为的日期和时间、邀配者以及受邀者是否接受交配。为保证目标个体间均等的行为取样概率, 观察者工作时间固定为 6:00 ~ 11:00 时和 14:00 ~ 17:00 时, 且观察时位于 7 个笼舍正前方 5 ~ 8 m 处, 可以使视野内可见全部个体。行为参数定义如下 (李进华等 2005, Garcia et al. 2009)。

呈臀 (presentation): 一个体走到另一个体前翘起臀部。

雄性性检查 (male sexual-inspection): 雌性用手指轻触雌性的外阴部, 或直接用嘴舔、鼻嗅雌性的外阴部。

## 1.3 粪便样本采集及激素检测

在研究期间, 对 6 只目标雌性个体进行连续采样, 最长间隔时间不超过 3 d, 共收集 490 份粪便样本, 具体采集时间分布见图 1。样本采集时间为每日 6 至 9 时, 当发现目标动物排便后, 迅速用一次性无菌手套收集其新鲜粪便放入 50 ml 样本瓶中, 标记日期、时间和个体名称并用冰袋暂时保存, 在 2 h 内转移至 -20 °C 冰箱中保存。样本采用冷冻干燥法处理, 首先冻干样本, 然后用 16 × 16 目筛网研磨筛除未消化的杂质, 将过筛后样本放入 10 ml 离心管中保存。雌激素的抽提采用乙醇加热法 (Wasser et al. 1994)。称量 0.1 g 样本加入 5 ml 乙醇震荡 10 min, 70 °C 水浴 20 min, 1 500 r/min - 4 °C 离心 15 min。离心后取 3 ml 上清液。重复这

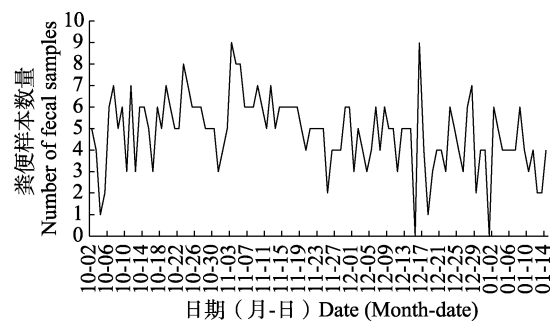


图 1 粪便采集时间分布

Fig. 1 Time distribution of feces collection

个过程合并两次上清液,60 °C水浴蒸发干燥后加入 2 ml 甲醇,涡振复溶 5 min,冷冻保存在 -20 °C 冰箱中待测。粪便雌二醇 (Estradiol, E<sub>2</sub>) 用放射免疫分析法 (radioimmunoassay, RIA) 测定,基本操作依照北京福瑞生物技术公司研究所生产的放射性免疫试剂盒说明和操作规程进行。每个样本重复测定 2 次,数值相差较大的测第 3 次,取 2 个相近激素浓度的平均值统计分析。

#### 1.4 周期参数定义

由于排卵通常发生在雌激素急剧上升之后和孕酮逐渐上升之前,因此雌激素和孕酮都常被用来描述灵长类动物的月经周期长度 (Engelhardt et al. 2004, Heistermann et al. 2008, Hidayatik et al. 2018)。本研究使用粪便雌二醇激素的变化曲线图判定短尾猴的月经周期与受孕期,雌二醇峰值之间的间隔天数为月经周期长度。猕猴 (*M. mulatta*) 血清雌二醇高峰后的第 1 d 通常为其排卵日 (Monfort et al. 1987, Harris et al. 2006),由于粪便性激素需新陈代谢后一定时间才能从肠道中排出,而一般性激素的峰值会延迟 1 至 2 d (Shideler et al. 1993)。因此最有可能排卵的 2 d 窗口期为雌二醇高峰的当天或前一天,受孕期被定义为最有可能排卵的 2 d 加上精子能在雌性生殖道中存活的 3 d (Wilcox et al. 1995, 夏振开等 1996)。受孕期前和受孕期后分别表示受孕期前的 5 d 和受孕期后的 5 d。

#### 1.5 数据统计与分析

所有数据均利用 Excel 软件进行整理,通过 SPSS 22.0 统计分析软件进行统计分析,借助 Origin Pro 8.0 绘图。采用 Kolmogorov-Smirnov test 检验正态分布情况,符合正态分布的数据采用非参数统计检验中的独立样本 *T* 检验,比较月经周期中受孕期前、受孕期和受孕期后三个阶段的平均行为频次;雌性个体间邀配频次的差异性采用 Friedman 方差分析比较;在月经周期的三个阶段中每天的性行为频次和雌激素浓度利用 Spearman 相关系数进行相关

性分析,检验性行为与雌性性激素水平之间的关系。统计结果均为双尾检验,显著性水平设置为  $\alpha = 0.05$ ,各计量数据均以平均值  $\pm$  标准误 (Mean  $\pm$  SE) 表示。

## 2 结果

### 2.1 月经周期特征

在 6 只雌性个体的粪便中,交配季节的 JHX 雌二醇激素浓度维持在较低水平,雌二醇平均浓度是  $(1\ 158.4 \pm 113.3)$  pg/g ( $n = 56$ )。JGZ 的雌二醇浓度波动幅度较大,2019 年 10 月 2 日至 11 月 17 日的平均雌二醇浓度为  $(23\ 465.4 \pm 1\ 677.4)$  pg/g ( $n = 38$ ),2019 年 11 月 17 日后的雌激素浓度下降到均值以下,平均为  $(8\ 771.7 \pm 854.8)$  pg/g ( $n = 25$ )。其他 4 只雌性短尾猴 (JFQ、JMZ、JWM 和 JAG) 均具有 1 或 2 个月经周期 (图 2)。本研究共测定了 7 个月经周期,11 个雌二醇峰值。其中 JFQ 样本量为 93 个,测得月经周期长度分别是 31 d 和 23 d; JMZ 样本量为 85 个,测得月经周期长度是 30 d; JWM 样本量为 95 个,测得月经周期长度分别是 35 d 和 27 d; JAG 样本量为 93 个,测得月经周期长度分别是 34 d 和 37 d。综合上述结果得出雌性短尾猴平均月经周期长度为  $(31.1 \pm 1.8)$  d ( $n = 7$ , 范围 23 ~ 37 d)。

雌二醇浓度在达到峰值前  $(5.0 \pm 0.7)$  d ( $n = 11$ , 范围 1 ~ 9 d) 缓慢上升,且在前 1 d 迅速上升 (图 3)。到达峰值的雌二醇浓度平均为  $(16\ 960.7 \pm 722.9)$  pg/g ( $n = 11$ , 范围 12\ 240.2 ~ 20\ 532.2 pg/g)。峰值后第  $(2.5 \pm 0.4)$  d ( $n = 11$ , 范围 1 ~ 5 d) 快速降至最低点。随后会有轻微的二次增长,并在  $(6.5 \pm 0.6)$  d ( $n = 11$ , 范围 4 ~ 10 d) 出现一个小高峰。

### 2.2 雌性呈臀行为和雄性性检查行为与月经周期阶段的关系

本研究分析 7 个月经周期中邀配行为的频次与受孕期的关系。参与统计的邀配性行为指标 (雌性呈臀) 22 例、吸引力性行为指标 (雄性性检查) 63 例。雄性性检查行为频次在受孕期

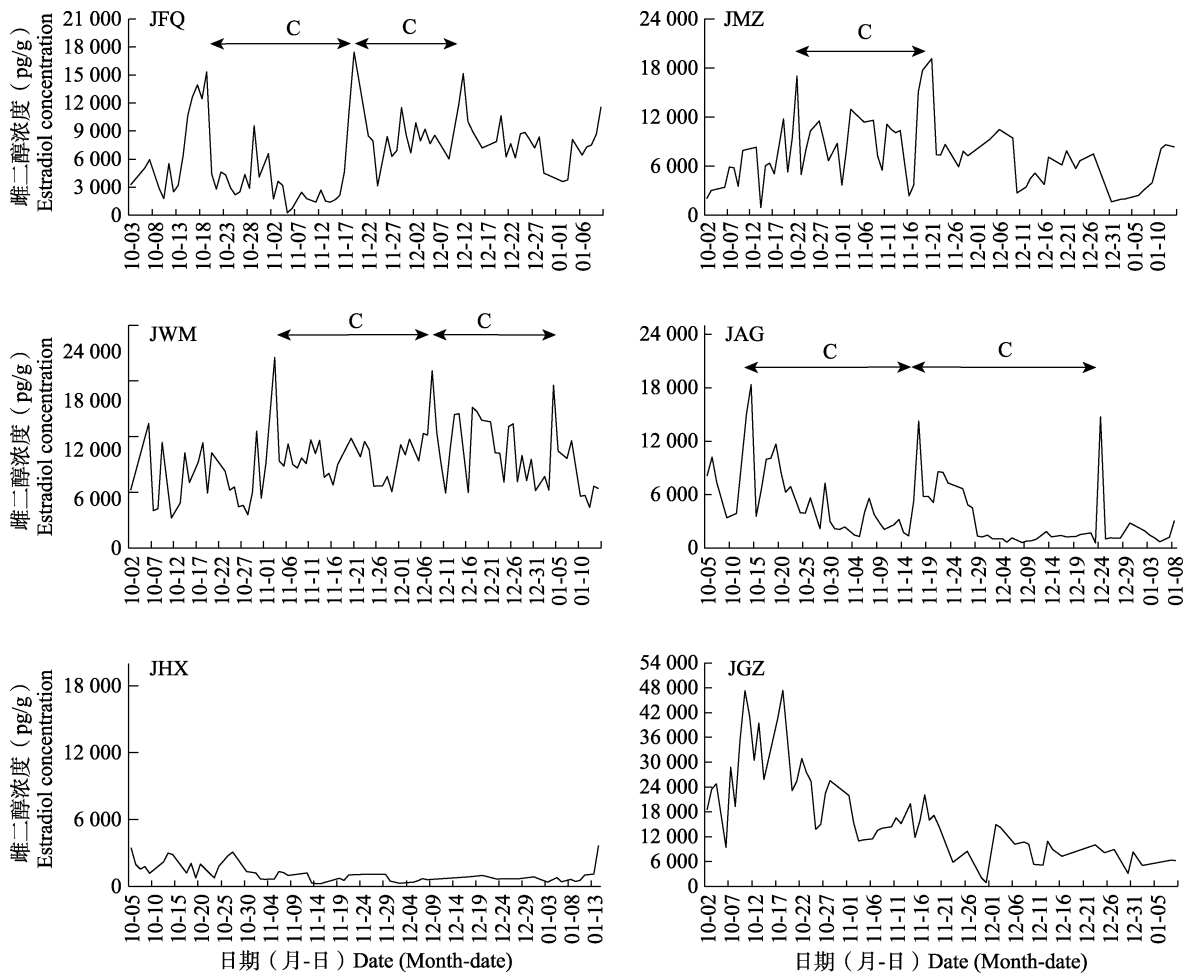


图 2 研究期间成年雌性个体的雌二醇浓度变化

Fig. 2 Changes in estradiol concentration in adult females during the study period

C. 月经周期长度。C. Length of menstrual cycle.

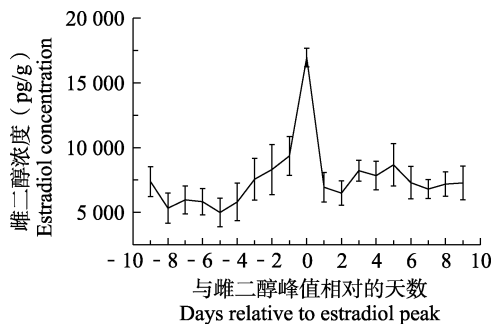


图 3 雌性短尾猴月经周期的平均雌二醇浓度

Fig. 3 Mean estradiol concentration in the menstrual cycle of female macaques

前、受孕期和受孕期后三个阶段无显著差异。相对于受孕期，雌性在受孕期前具有显著较高的呈臀行为频次 ( $T = -1.215$ ,  $df = 12$ ,  $P = 0.044$ ), 且不同雌性个体之间的呈臀行为频次无显著差异 ( $\chi^2 = 5.308$ ,  $df = 3$ ,  $P = 0.151$ )。

在月经周期的三个阶段内，每天的雌二醇浓度与雌性呈臀行为频次呈显著负相关 ( $r = -0.616$ ,  $n = 15$ ,  $P = 0.015$ , 图 4a), 而每天的雄性性检查行为频次与雌二醇浓度无显著相关性 ( $r = -0.145$ ,  $n = 15$ ,  $P = 0.607$ , 图 4b)。雌性呈臀行为和雄性性检查行为频次均在受孕

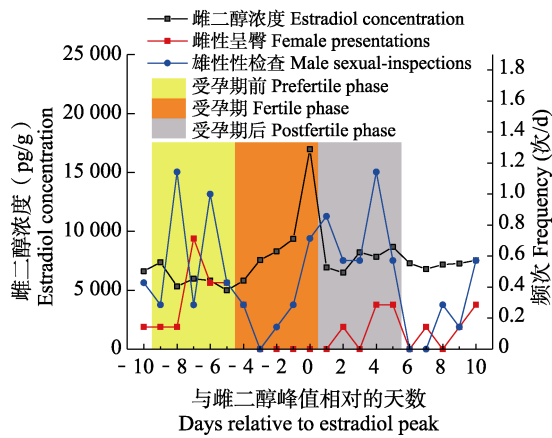


图 4 雌性呈臀和雄性性检查的行为频次在月经周期三个阶段的分布

Fig. 4 The frequency distribution of female presentation and male sexual-inspection at three phases of the menstrual cycle

期出现最低值,且受孕期的行为频次均值最低。

### 2.3 交配行为与月经周期阶段的关系

参与分析的交配行为共有 87 例,其中雄性主动的有 41 例,雌性主动的有 11 例,其余 35 例没有观察到行为的发起状态。在与雌二醇峰值相关的 21 d 里均有交配行为发生(图 5)。总交配行为频次在三个阶段之间无显著差异,但相较于受孕前期和受孕期,在受孕期后的 5 d 里总交配频次均值最高。雄性主动的交配行为在三个阶段之间无显著性差异。由于雌性主动的交配行为频次较低,无法统计分析其阶段性差异。

在月经周期的三个阶段内,每天的总交配行为、雄性的交配行为和雌性主动的交配行为频次均与雌二醇浓度均值无显著相关性(总交配:  $r = -0.122, n = 15, P = 0.664$ ; 雄性主动:  $r = 0.062, n = 15, P = 0.827$ ; 雌性主动:  $r = -0.260, n = 15, P = 0.350$ )。

## 3 讨论

### 3.1 短尾猴月经周期参数

本研究采用非损伤性技术监测短尾猴类固

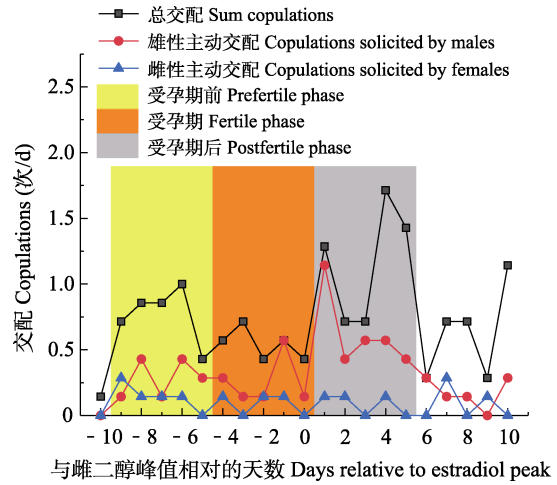


图 5 雌雄个体间交配频次在月经周期三个阶段的分布

Fig. 5 The distribution of copulation frequencies in male and female individuals at three phases of the menstrual cycle

醇代谢物,测得繁殖季节笼养雌性短尾猴的粪便雌二醇波动范围为 271 ~ 47 405 pg/g,雌二醇浓度峰值平均为  $(16\ 960.7 \pm 722.9)$  pg/g,高于野生雌性短尾猴月经期间粪便雌二醇波动范围(0 ~ 5 000 pg/g,李静宇 2020),但与雌性食蟹猴(*M. fascicularis*, Matsumuro et al. 1999)月经期间的粪便雌二醇波动范围(0 ~ 15 000 pg/g)和雌性日本猕猴(Yoshida et al. 2001)粪便雌二醇波动范围(0 ~ 53 100 pg/g)相似。雌激素和促性腺激素达到一定浓度才能抑制雌性个体的卵泡闭锁(丁峰等 1999)。JHX 的雌二醇激素浓度始终维持在较低水平,因此本研究推测 JHX 无月经周期可能是无法解封卵泡闭锁。在雌性的月经周期中,粪便雌二醇浓度显示出清晰的周期峰值,记录的月经周期长度为  $(31.1 \pm 1.8)$  d,与前期类固醇激素提取方法研究中记录到的 30 d 相符合(李静宇 2020),相对于猕猴属的其他物种,短尾猴的月经周期属于中等长度(表 2)。对于许多非人灵长类来说,不同季节的月经周期可能存在长度上的差异,例如川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)在非交配季节比交配季节具有明显更长的月经

表 2 月经周期长度在不同物种中的比较

Table 2 Menstrual cycle length in different species

物种 Species	生活环境 Living environment	检测方法 Detection methods	月经周期 (d) Menstrual cycle	参考文献 References
狮尾猕猴 <i>Macaca silenus</i>	笼养 Captive	尿液雌酮结合物 Urinary estrone conjugates	31 ± 0.63	Shideler et al. 1983
日本猕猴 <i>M. fuscata</i>	笼养 Captive	粪便雌酮结合物和孕二醇-3-葡萄糖醛酸 Fecal estrone conjugates and pregnanediol-3-glucuronide	27.2 ± 6.6 范围 Range 17 ~ 42	Garcia et al. 2009
汤基猕猴 <i>M. tonkeana</i>	半自由放养 Semifree-ranging	尿液雌酮结合物和孕二醇葡萄糖苷酸 Urinary estrone conjugates and pregnanediol glucuronide	平均 Mean 37 ~ 41 范围 Range 21 ~ 62	Thierry et al. 1996
台湾猴 <i>M. cyclopis</i>	笼养 Captive	血清孕酮和雌二醇 Serum progesterone and estradiol	28.04 ± 3.0 范围 Range 22 ~ 34	Yu et al. 2015
猕猴 <i>M. mulatta</i>	笼养 Captive	血清孕酮、雌二醇和睾酮 Serum progesterone, estradiol and testosterone	28.6 ± 5.4 范围 Range 24 ~ 43	季维智等 1988
黑冠猕猴 <i>M. nigra</i>	笼养 Captive	月经 Menses	37.3 ± 1.1	Thomson et al. 1992
食蟹猴 <i>M. fascicularis</i>	笼养 Captive	月经 Menses	30.8 ± 4.6 范围 Range 24 ~ 42	Jewett et al. 1972
红面猴 <i>M. arctoides</i>	半自由放养 Semifree-ranging	月经 Menses	29.0 ± 0.37 范围 Range 25 ~ 34	Steklis et al. 1988
短尾猴 <i>M. thibetana</i>	笼养 Captive	粪便雌二醇 Fecal estradiol	31.1 ± 1.8 范围 Range 23 ~ 37	本研究 This study

周期 (王慧平 2004); 而猕猴只有交配季节才有月经周期, 在其他时间段雌性始终处于闭经状态 (Higham et al. 2011)。由于本研究的数据是基于有限的样本量 (即 4 只成年雌性短尾猴的 7 个周期), 且只研究了繁殖季节的 3 个月, 因此短尾猴全年月经周期变化的详细数据需要在未来的研究中补充完善。

### 3.2 性行为与雌激素的关系

研究结果表明, 短尾猴的交配行为和雄性性检查行为均与月经周期三个阶段的雌激素浓度无相关性, 且在月经周期三个阶段内雌性呈臀行为与雌激素水平之间存在负相关关系, 这可能是由于雌激素对于短尾猴的性行为已经没有了严格的控制作用。例如在经过卵巢移除的雌性短尾猴中, 其性行为的频率并没有因为雌激素缺失而发生变化, 仅表现为对雄性个体吸引力下降 (Dixson 2012)。此外, 脱离雌激素的性行为被认为可以加强雌雄个体间的社会联系。例如, 狨猴 (*Callithrix jacchus*) 在非繁殖季节的交配可以促使雌雄个体保持永久的交配联系 (Dixson 2012)。川金丝猴在非繁殖季

节和妊娠期仍有性行为, 被认为可能通过交配行为建立和巩固繁殖关系 (Yan et al. 2006)。笼养配对环境下的猕猴, 怀孕状态具有的高频次性行为, 可能有助于维持雌性与雄性之间的社会联系、加强父系照料等 (Wallen 2001)。本研究也验证了这一点, 研究个体 JGZ 的雌二醇浓度在初期采样阶段就呈现较高水平, 并显著高于其他雌性个体的雌二醇平均浓度, 这代表其可能在采样初期已受孕, 在此后的妊娠阶段, JGZ 的交配行为和雄性性检查行为频次较高, 而从 10 月下旬其雌激素浓度缓慢下降, 最低值为 940.2 pg/g, 由于雌激素在灵长类动物妊娠的维持中起着至关重要的生理作用, 过低的雌激素浓度无法维持妊娠 (Albrecht et al. 2000)。因此本研究推测 JGZ 可能流产, 随后 JGZ 的交配行为与雄性性检查行为频次也相应减少。JGZ 维持低水平的雌二醇浓度和性行为频次直至 2020 年 1 月 11 日死亡。本文结果与王粟 (2009) 对野生短尾猴性行为与性激素的研究结果不一致, 这可能是短尾猴在野生和笼养条件下的社会结构差异导致, 也可能是本研



究将数据限制在与排卵相关的时期,检测更为准确。

### 3.3 性行为在月经周期中的分布

大量研究表明,性行为的发生频次在月经周期的不同阶段具有明显的差异性,如对猕猴(Zehr et al. 1998)、半自由放养的汤基猕猴(Aujard et al. 1998)和食蟹猴(Engelhardt et al. 2005)的研究中发现,雌性的邀配行为在受孕期的发生频次明显高于受孕期前与受孕期后,本研究中,雌性短尾猴的呈臀行为频次在受孕期前明显高于受孕期和受孕期后,这种现象与日本猕猴的研究结果一致(Garcia et al. 2009)。我们认为,这种在受孕期前雌性发起大量呈臀行为的目的,一方面可能是吸引更多的雄性进行交配,以此获得更高的繁殖成功率;另一方面是混淆父权关系,从而确保婴猴获得更多的照料与保护(Dixson 2012)。但研究发现雄性主动的交配行为、雌性主动的交配行为和总交配行为在月经周期的三个阶段中均没有显著性差异,且在月经周期的三个阶段里每天都会发生交配行为,可能是由于不同的交配体制会影响排卵与性行为之间的关系,例如猕猴在一雄一雌的笼养状态下,雌性与雄性每天都会发生性行为;在一雄多雌的条件,性行为仅发生在雌性的受孕期(Wallen 2001);在多雄多雌的种群中,性行为则集中发生在受孕期前(Wilson 1982)。本研究中雌性个体 JHX 采样中途经历了笼舍合并,笼舍合并前 JHX 的交配行为频次在月经周期的三个阶段间无差异性,笼舍合并后其表现畏缩且没有交配行为发生。而研究分析的另外三个雌性个体均为一雌一雄的笼养状态,这使它们无等级顺位和食物资源等因素影响,因此雌性短尾猴可能无法达到提高繁殖成功率和混淆父权关系的目的。

结果表明,雌性主动的交配行为频次远低于雄性主动的交配行为频次,这与野生雄性短尾猴占主导地位的交配现象一致。如果雄性能够识别雌性的受孕期,便能利益最大化地分配交配投资。但总交配、雄性主动的交配和雄性

性检查行为在月经周期的三个阶段中均无显著性差异,说明雄性可能无法识别雌性的受孕期,在一定程度上解释了野生短尾猴雄性延长维持临时配偶关系的现象。而相较于受孕期前和受孕期,总交配、雄性主动的交配和雄性性检查行为的平均频次均在受孕期后较高,这种现象在其他物种中也有发现,例如野生日本猕猴种群中观察到交配行为有一半是发生在受孕期之后(Huffman 1992),可能是受雄性性欲的影响(Heistermann et al. 2008)。

本研究初步分析并探讨了短尾猴月经周期的特征。为进一步研究野生短尾猴群体中雌性繁殖行为的问题提供了生理基础。同时本研究通过分析雌性受孕期与性行为的相关性,表明短尾猴的性行为脱离了雌激素的严格控制作用。而性行为在月经周期中一直都有发生,且并不集中在受孕期,推测短尾猴雄性无法准确识别雌性的受孕期。另外,考虑到笼养短尾猴的社会环境与野外不同,可能会影响激素对行为的调控作用,想要更深入的了解短尾猴的生殖策略,还需要长期的野外研究。

**致谢** 本研究得到了铜陵市动物园的大力支持和帮助,论文撰写得到了安徽大学灵长类行为生态学研究团队的李文博、成市、Rose Amrhein 的全心指导与帮助。

### 参 考 文 献

- Albrecht E D, Aberdeen G W, Pepe G J. 2000. The role of estrogen in the maintenance of primate pregnancy. *American Journal of Obstetrics & Gynecology*, 182(2): 432–438.
- Aujard F, Heistermann M, Thierry B, et al. 1998. Functional significance of behavioral, morphological, and endocrine correlates across the ovarian cycle in semi free-ranging female Tonkean Macaques. *American Journal of Primatology*, 46(4): 285–309.
- Beach F A. 1976. Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals. *Hormones and Behavior*, 7(1): 105–138
- Brauch K, Pfeufferle D, Hodges K, et al. 2007. Female sexual behavior and sexual swelling size as potential cues for males to discern the female fertile phase in free-ranging Barbary

- Macaques (*Macaca sylvanus*) of Gibraltar. *Hormones and Behavior*, 52(3): 375–383.
- Dixon A F. 2012. *Primate sexuality: comparative studies of the prosimians, monkeys, apes and human beings*. 2nd Edition. Oxford, UK: Oxford University Press, 602–631.
- Dubuc C, Muniz L, Heistermann M, et al. 2012. Do males time their mate-guarding effort with the fertile phase in order to secure fertilization in Cayo Santiago rhesus macaques? *Hormones and Behavior*, 61(5): 696–705.
- Engelhardt A, Hodges J K, Niemitz C, et al. 2005. Female sexual behavior, but not sex skin swelling, reliably indicates the timing of the fertile phase in wild long-tailed Macaques (*Macaca fascicularis*). *Hormones and Behavior*, 47(2): 195–204.
- Engelhardt A, Pfeifer J B, Heistermann M, et al. 2004. Assessment of female reproductive status by male longtailed macaques (*Macaca fascicularis*) under natural conditions. *Animal Behaviour*, 67(5): 915–924.
- Fürtbauer I, Heistermann M, Schülke O, et al. 2011. Concealed Fertility and Extended Female Sexuality in a Non-Human Primate (*Macaca assamensis*). *PLoS One*, 6(8): e23105.
- Garcia C, Shimizu K, Huffman M. 2009. Relationship between sexual interactions and the timing of the fertile phase in captive female Japanese Macaques (*Macaca fuscata*). *American Journal of Primatology*, 71(10): 868–879.
- Goldstein J M, Jerram M, Abbs B, et al. 2010. Sex differences in stress response circuitry activation dependent on female hormonal cycle. *Journal of Neuroscience*, 30(2): 431–438.
- Harris T R, Monfort S L. 2006. Mating behavior and endocrine profiles of wild black and white Colobus monkeys (*Colobus guereza*): toward an understanding of their life history and mating system. *American Journal of Primatology*, 68(4): 383–396.
- Heistermann M, Brauch K, Moehle U, et al. 2008. Female ovarian cycle phase affects the timing of male sexual activity in free-ranging Barbary Macaques (*Macaca sylvanus*) of Gibraltar. *American Journal of Primatology*, 70(1): 44–53.
- Hestermann M, Ziegler T, Van Schaik C P, et al. 2001. Loss of oestrus, concealed ovulation and paternity confusion in free-ranging Hanuman langurs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1484): 2445–2451.
- Hidayatik N, Agil M, Heistermann M, et al. 2018. Assessing female reproductive status of Spectral Tarsier (*Tarsius tarsier*) using fecal steroid hormone metabolite analysis. *American Journal of Primatology*, 80(11): e22917.
- Higham J P, Heistermann M, Maestripieri D. 2011. The energetics of male–male endurance rivalry in free-ranging rhesus macaques, *Macaca mulatta*. *Animal Behaviour*, 81(5): 1001–1007.
- Higham J P, Semple S, Maclarnon A, et al. 2009. Female reproductive signaling, and male mating behavior, in the olive baboon. *Hormones and Behavior*, 55(1): 60–67.
- Hrdy S B. 1979. Infanticide among animals: A review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology*, 1(1): 13–40.
- Huffman M A. 1992. Influences of female partner preference on potential reproductive outcome in Japanese macaques. *Folia Primatologica*, 59(2): 77–88.
- Jewett D A, Dukelow W R. 1972. Cyclicity and gestation length of *Macaca fascicularis*. *Primates*, 13(3): 327–332.
- Matsumuro M, Sankai T, Cho F, et al. 1999. A two-step extraction method to measure fecal steroid hormones in female cynomolgus monkeys (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology*, 48(4): 291–298.
- Monfort S L, Hess D L, Shideler S E, et al. 1987. Comparison of serum estradiol to urinary estrone conjugates in the Rhesus Macaque (*Macaca mulatta*). *Biology of Reproduction*, 37(4): 832–837.
- O'Neill A C, Fedigan L M, Ziegler T E. 2004. Relationship between ovarian cycle phase and sexual behavior in female Japanese Macaques (*Macaca fuscata*). *American Journal of Physical Anthropology*, 125(4): 352–362.
- Parish A R. 1994. Sex and food control in the "uncommon chimpanzee": how bonobo females overcome a phylogenetic legacy of male dominance. *Ethology and Sociobiology*, 14(3): 157–179.
- Rigai L, Macintosh A J J, Higham J P, et al. 2015. Multimodal advertisement of pregnancy in free-ranging female Japanese Macaques (*Macaca fuscata*). *PLoS One*, 10(8): e0135127.
- Roney J R, Simmons Z L. 2013. Hormonal predictors of sexual motivation in natural menstrual cycles. *Hormones and Behavior*, 63(4): 636–645.
- Shideler S E, Czekala N M, Kasman L H, et al. 1983. Monitoring

- ovulation and implantation in the lion-tailed Macaque (*Macaca silenus*) through urinary estrone conjugate evaluations. *Biology of Reproduction*, 29(4): 905–911.
- Shideler S E, Ortuno A, Moran F M, et al. 1993. Simple extraction and enzyme immunoassays for estrogen and progesterone metabolites in the feces of *Macaca fascicularis* during non-conceptive and conceptive ovarian cycles. *Biology of Reproduction*, 48(6): 1290–1298.
- Soltis J, Thomsen R, Takenaka M O, et al. 2000. Infanticide by resident males and female counter-strategies in wild Japanese Macaques (*Macaca fuscata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48(3): 195–202.
- Steklis H D, Fox R. 1988. Menstrual-cycle phase and sexual behavior in semi-free-ranging Stumptail Macaques (*Macaca arctoides*). *International Journal of Primatology*, 9(5): 443–456.
- Thierry B, Heistermann M, Aujard F, et al. 1996. Long-term data on basic reproductive parameters and evaluation of endocrine, morphological, and behavioral measures for monitoring reproductive status in a group of semifree-ranging Tonkean Macaques (*Macaca tonkeana*). *American Journal of Primatology*, 39(1): 47–62.
- Thomson J A, Hess D L, Dahl K D, et al. 1992. The Sulawesi Crested Black Macaque (*Macaca nigra*) menstrual cycle: changes in perineal tumescence and serum estradiol, progesterone, follicle-stimulating hormone, and luteinizing hormone levels. *Biology of Reproduction*, 46(5): 879–884.
- Turke P W. 1984. Effects of ovulatory concealment and synchrony on protohominid mating systems and parental roles. *Ethology and Sociobiology*, 5(1): 33–44.
- van Schaik C P. 2000. Infanticide by male primates: the sexual selection hypothesis revisited. *Infanticide by males and its implications*. Britain: Cambridge University Press, 27–60.
- Wallen K. 2001. Sex and context: hormones and primate sexual motivation. *Hormones and Behavior*, 40(2): 339–357.
- Wasser S K, Monfort S L, Souters J, et al. 1994. Excretion rates and metabolites of oestradiol and progesterone in baboon (*Papio cynocephalus*) feces. *Journal of Reproduction and Fertility*, 101(1): 213–220.
- Wilcox A J, Weinberg C R, Baird D D. 1995. Timing of sexual intercourse in relation to ovulation. Effects on the probability of conception, Survival of the pregnancy, and sex of the baby. *The New England Journal of Medicine*, 333(23): 1517–1521.
- Wilson M E. 1982. Variation in ovarian steroids associated with the annual mating period in female rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Biology of Reproduction*, 27(3): 530–9.
- Yan C, Jiang Z. 2006. Does Estradiol Modulate Sexual Solicitations in Female *Rhinopithecus roxellana*. *International Journal of Primatology*, 27(4): 1171–1186.
- Yoshida T, Matsumuro M, Miyamoto S, et al. 2001. Monitoring the reproductive status of Japanese Monkeys (*Macaca fuscata*) by measurement of the steroid hormones in fecal samples. *Primates*, 42(4): 367–373.
- Yu P H, Weng C C, Kuo H C, et al. 2015. Serum progesterone and estradiol levels throughout the endoscopy-observed ovarian cycle in captive Formosan Macaques (*Macaca cyclopis*). *Pakistan Journal of Zoology*, 47(2): 409–416.
- Zehr J L, Maestripieri D, Wallen K. 1998. Estradiol increases female sexual initiation independent of male responsiveness in rhesus monkeys. *Hormones and Behavior*, 33(2): 95–103.
- 丁峰, 陈士岭. 1999. 卵泡闭锁调控机制研究进展. *国外医学: 遗传学分册*, 22(2): 88–91.
- 季维智, 邹如金, 严晔, 等. 1988. 恒河猴(*Macaca mulatta*)生殖周期内性类固醇激素分泌规律的研究. *动物学研究*, 9(1): 29–36.
- 李进华. 1999. 野生短尾猴的社会. 安徽: 安徽大学出版社, 49–115.
- 李进华, 尹华宝, 王岐山. 2005. 黄山短尾猴繁殖的季节性和雌性性活动方式. *动物学报*, 51(3): 365–375.
- 李静宇. 2020. 雌性短尾猴粪便性激素测定方法评估及其在生理周期研究中的应用. 合肥: 安徽大学硕士学位论文, 18–42.
- 王慧平. 2004. 秦岭野生川金丝猴不同季节粪便中性腺激素水平的变化及其与繁殖行为的关系. 西安: 西北大学硕士学位论文, 34–46.
- 王粟. 2009. 雌性黄山短尾猴配偶关系与雌二醇关系的研究. 合肥: 安徽大学硕士学位论文, 27–41.
- 夏振开, 刘素英. 1996. 受孕期指标的分类及研究进展. *国外医学: 计划生育分册*, 15(3): 158–161.
- 张敏. 2009. 黄山短尾猴交配选择的初步研究. 合肥: 安徽大学硕士学位论文, 30–43.