

非人灵长类全雄群的形成与组织结构

吴秦伟^① 齐晓光^{①*} 王晓卫^② 魏 玮^① 王开峰^② 李保国^{①②*}

① 西北大学生命科学学院 教育部西部资源生物与现代生物技术重点实验室 西安 710069;

② 陕西省科学院动物研究所 西安 710032

摘要: 在非人灵长类物种中,全雄群是其社会结构中常见的组成部分。本文通过对国内外涉及到非人灵长类全雄群研究的文献进行综述,总结不同物种全雄群内个体组成、个体间关系及全雄群与繁殖群的关系,以揭示全雄群的产生、发展及其社会功能。旨在对非人灵长类全雄群的研究提供借鉴和参考。

关键词: 非人灵长类;全雄群;全雄单元

中图分类号:Q958.1 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2011)03-152-09

The Origin and Organization Structure of All-male Bands in Non-human Primates

WU Qin-Wei^① QI Xiao-Guang^{①*} WANG Xiao-Wei^② WEI Wei^①
WANG Kai-Feng^② LI Bao-Guo^{①②*}

① College of Life Sciences, Northwest University,

Key Laboratory of Resource Biology and Biotechnology in Western China of Ministry of Education, Xi'an 710069;

② Institute of Zoology, Shaanxi Academy of Sciences, Xi'an 710032, China

Abstract: All-male bands (AMB) are usually being found in the non-human primates. This paper has reviewed the reference related with recent studies on AMB. It summarizes information on the composition, hypothesis related to the origin of AMB, relationship of members within AMB, stabilization, and relationship between AMB and breeding units in different species.

Key words: Non-human primates; All-male band; All-male unit

由于哺乳动物两性个体在生理构造上的差异,它们在生育史中往往扮演着不同的角色^[1]。双亲投资理论 (parental investment theory) 认为,发生性行为的异性双方对后代投资较大的一方处于选择的地位,另一方处于被选择的地位。因为卵子的能量和物质投资比精子大得多,大部分哺乳动物往往是雌性个体选择雄性个体,两性投资具有不对称性^[2-3]。在很多类群中,这种不对称性造成了繁殖群内性比失衡的现象,使很多雄性个体在生活史中暂时或永久地被排挤出繁殖群而成为游离个体在栖息地活动。这种情况下,大多数雄性个体会形成一个没有雌性的聚群,称为全雄群 (all-

male band, AMB)。

非人灵长类动物有着复杂的社会结构,其

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 30900168, 30970444), 陕西省自然科学基金项目 (No. 2009JM3002, 2010JM3006), 陕西省教育厅专项基金项目 (No. 09JK766), 西部资源生物与现代生物技术教育部重点实验室 (西北大学) 开放基金项目 (No. KH09016), 国家大学生创新性试验计划项目 (No. 091069706), 陕西省科学院基金 (2009K-08);

* 通讯作者, E-mail: qixg@nwu.edu.cn; baoguali@nwu.edu.cn;

第一作者介绍 吴秦伟, 男, 硕士; 研究方向: 灵长类行为生态学; E-mail: wqwwmm@qq.com。

收稿日期: 2010-10-29, 修回日期: 2011-03-24

中,全雄群在一雄多雌制(polygamy)和多雄多雌制(multi-male, multi-female)的社群内极为常见^[4]。相比其他哺乳动物,非人灵长类全雄群的成因更为复杂,繁殖竞争是一个主要因素。激烈的繁殖竞争造成群内只允许一只或少数成年雄性个体存在,很多成年和亚成年雄性个体被繁殖群内的优势雄性驱赶或自己主动迁出社群,以确保优势雄性对雌性个体的垄断地位^[5-6]。前人对非人灵长类物种的研究大都关注繁殖群,对全雄群的研究鲜有报道,更未见到关于全雄群的系统论述^[7]。随着人们对非人灵长类种群研究的深入和全面,全雄群的形成机制、组织结构、群内个体间关系,以及全雄群与繁殖群的关系将是学者们渴望了解的问题。本文对国内外涉及到全雄群研究的文献进行综述,总结了不同物种全雄群的组成、个体间关系及全雄群与繁殖群内个体的关系,以揭示全雄群的产生、发展及其社会功能,旨在对今后非人灵长类全雄群的研究提供借鉴和参考。

1 全雄群的组成和大小

1.1 全雄群的定义 全雄群是指社群中没有交配权的单身雄性组成的集合体。而在少数具有重层社会的物种中,社群内个体通过两个或多个层面的纽带关系维系形成一种多水平结构的社会模式,如狮尾狒狒(*Theropithecus gelada*)、仰鼻猴属(*Rhinopithecus* spp.)等,这些物种的全雄群由多个全雄单元(all-male unit, AMU)组成^[8]。

已有研究发现,24个亚洲疣猴物种中有17种存在全雄群^[9]。其中,对托马斯叶猴(*Presbytis thomasi*)^[10-11]、长尾叶猴(*P. entellus*)^[12-13]、长鼻猴(*Nasalis larvatus*)^[14]和戴帽叶猴(*P. pileata*)^[15]的报道较多。其他关于全雄群的报道涉及猴亚科物种,如加纳长尾猴(*Cercopithecus mona*)^[16]、赤猴(*Erythrocebus patas*)^[17]、狮尾狒狒^[18]及卷尾猴科物种,如松鼠猴(*Saimiri sciureus*)^[19]、红秃猴(*Cacajao calvus ucayalii*)^[20]、绒毛猴(*Lagothrix*

poepigii)^[21]。

1.2 全雄群的组成 表1显示了不同物种全雄群组成的相关信息。在非人灵长类全雄群内,按年龄组可将雄性个体分为3类,一是成年雄性,即已经完全性成熟的个体,它们体型最大,第二性征明显,犬齿发达,毛色艳丽且较长。如川金丝猴(*R. roxellana*)成年雄性具有饱满的嘴角瘤,背部披有金色针毛,犬齿粗壮;狮尾狒狒成年雄性具有明显的胸斑、厚实的肩毛和突出的颊毛,犬齿完全暴露。二是亚成年雄性,体型较成年个体小,没有成年个体健壮,第二性征较明显。如川金丝猴亚成年雄性块头较瘦,嘴角瘤不如成年个体饱满;狮尾狒狒亚成年雄性体型中等,肩毛和颊毛较多,犬齿暴露。三是青少年雄性,它们体型小于亚成体,毛色浅,第二性征不明显,野外很难观察到乳头和生殖器。例如,川金丝猴青少年雄性毛色淡黄,背部至尾部毛色灰白,野外不易分辨雌雄;狮尾狒狒青少年雄性体型小,犬齿不明显,肩毛和颊毛刚开始生长^[18,22-24]。

了解全雄群的组织结构,个体识别是关键。然而,野外个体数量多,观察条件有限,对群体内个体进行年龄分类是可行的办法。不同物种,雄性个体的年龄区分指标主要依据外部体型、犬齿、毛色等体征区分,依据这些体征将雄性个体的年龄组分为成年、亚成年、青少年3类。由于雄性个体存在种间差异,它们的寿命、性成熟年龄等诸多因素不同,划分的具体年龄不同。例如,川金丝猴野外研究中,成年雄性为8岁以上个体,亚成年雄性为5~7岁个体,青少年雄性年龄为1~4岁^[22-24];狮尾狒狒雄性6岁以上为成年个体,3~6岁为亚成年个体,1~3岁为青少年个体^[18]。

2 全雄群的形成假说

非人灵长类物种雄性个体之间的组群现象普遍存在,什么因素促进雄性个体形成联盟,离群的雄性个体为什么不单独活动却大都形成全雄群。其形成原因有如下4种假说。

表 1 不同物种全雄群的比较
Table 1 Comparison on all male bands in different species

物种 Species	社会结构 Social structure	全雄群的 个数 The number of AMBs	全雄群内 个体数(只) The size of AMB (ind)	全雄群的组成 The composition of AMB	繁殖群的 个数 The number of breeding units	繁殖群内个体数(只) The size of breeding unit (ind)	文献 References
松鼠猴 <i>Saimiri sciureus</i>	多雄多雌 Multi-male and multi-female	12	2 ~ 4	成年雄性、 亚成年雄性 Adult male, sub-adult male	1	50 ~ 70	[19]
加纳长尾猴 <i>Cercopithecus mona</i>	一雄多雌 Polygamy	26	2 ~ 4	成年雄性、 亚成年雄性、 青少年雄性 Adult male, sub-adult male, juvenile male	1	5 ~ 32	[16]
赤猴 <i>Erythrocebus patas</i>	一雄多雌、 多雄多雌 Polygamy, Multi-male and multi-female	4/5	2 ~ 7	-	4	20 ~ 36	[17]
黑白疣猴 <i>Colobus vellerosus</i>	一雄多雌、 多雄多雌 Polygamy, Multi-male and multi-female	1	7 ~ 9	-	14 ~ 15	4 ~ 33	[25]
长鼻猴 <i>Nasalis larvatus</i>	一雄多雌 Polygamy	1	6	成年雄性、 亚成年雄性、 青少年雄性 Adult male, sub-adult male, juvenile male	4	15 ~ 36	[14]
戴帽叶猴 <i>Presbytis pileata</i>	一雄多雌 Polygamy	2	1 ~ 3	成年雄性、 亚成年雄性 Adult male, sub-adult male	9	4 ~ 12	[15]
托马斯叶猴 <i>P. thomasi</i>	一雄多雌、 多雄多雌 Polygamy, Multi-male and multi-female	2	2 ~ 10	老年雄性、 成年雄性、 亚成年雄性、 青少年雄性 Old male, adult male, sub-adult male, juvenile male	23	3 ~ 87	[10 - 11]
长尾叶猴 <i>P. entellus</i>	一雄多雌 Polygamy	6	2 ~ 32	亚成年雄性、 青少年雄性 Sub-adult male, juvenile male	38	$\bar{X} = 15$	[12 - 13]
白头叶猴 <i>Trachypithecus leucocephalus</i>	一雄多雌、 多雄多雌 Polygamy, Multi-male and multi-female	2	4 ~ 13	-	11	4 ~ 16	[26 - 27]

续表 1

物种 Species	社会结构 Social structure	全雄群的 个数 The number of AMBs	全雄群内 个体数(只) The size of AMB (ind)	全雄群的组成 The composition of AMB	繁殖群的 个数 The number of breeding units	繁殖群内个体数(只) The size of breeding unit (ind)	文献 References
狮尾狒狒 <i>Theropithecus gelada</i>	一雄多雌、 多雄多雌 Polygamy, Multi-male and multi-female	1(3)	7~8	成年雄性、 亚成年雄性 Adult male, sub-adult male	1(25)	3~20	[18]
川金丝猴 <i>Rhinopithecus roxellana</i>	一雄多雌 Polygamy	1(2)	9~11	成年雄性、 青少年雄性 Adult male, juvenile male	1(12)	4~18	[24, 28]
黔金丝猴 <i>R. brelichii</i>	一雄多雌 Polygamy	1(>1)	2~5	成年雄性、 亚成年雄性 Adult male, sub-adult male	1(30)	4~10	[29]

表中狮尾狒狒、川金丝猴和黔金丝猴具有重层社会,“()”表示群内包含的单元个数。

Theropithecus gelada, *Rhinopithecus roxellana* and *R. brelichii* have multi-level society in table 1, “()” means the number of units in the band.

2.1 捕食压力假说 捕食压力假说认为,全雄群是一种与野外增加的捕食压力相适应的组群行为^[30]。很多研究证实了这一点。Ross 等观察到一个长尾叶猴全雄群遭遇一只猎豹 (*Panthera pardus*) 的情景,证明了雄性个体通过组群方式降低自身被捕食的压力。当时全雄群内大部分成员处于自由活动状态,其中 5 只个体首先发现了捕食者,主动对其采取了跟随、监视、威吓等行为,并且发出警报提醒群内其他成员。5 只个体表现的行为是一种付出,且具有潜在的危险。而其他个体听到警报,则是受益者。学者认为群内部分个体勇于付出的行为是自然选择过程中与捕食压力进一步适应的体现,并对此提出了 3 种可能的解释,一种解释认为,5 只个体各自发出警报分别针对与自己关系密切的成员,提醒它们尽快躲避危险,这与亲缘关系的选择有关。第二种解释是互惠利他行为,认为 5 只个体付出,其他个体得到收益,那么下次自己也能得到其他个体的提醒,而躲避危险。第三种解释认为,警报行为是为了提醒群体其他成员共同围攻捕食者^[31]。

2.2 配偶竞争假说 有学者认为全雄群的形成是配偶竞争的结果^[32]。Rajpurohit 等观察长

尾叶猴主雄替换现象,发现长尾叶猴主雄替换不是一只个体挑战繁殖群主雄,而是整个全雄群入侵繁殖群替换主雄。全雄群内个体为了获得配偶,通过组群的方式共同入侵繁殖群,挑战繁殖群主雄,最终由全雄群内等级最高的个体担当新主雄。这一结果表明,雄性个体为获得配偶,通过组群方式来提高替换繁殖群内优势雄性的成功率^[33]。Agoramoorthy 等研究长鼻猴全雄群也支持这种假说^[14]。Saj 等通过对黑白疣猴全雄群的研究提出,雄性个体组群入侵繁殖群,替换繁殖群主雄,是配偶竞争成功的一种普遍方式^[25]。此外,朱里忠等研究白头叶猴全雄群,认为雄性个体之间的竞争可能是全雄群形成的一个非常重要的原因^[27]。吕九全对秦岭川金丝猴全雄群研究期间,发现全雄群由 2 个 AMU 组成。从对 AMU 的观察结果来看,AMU 的形成并不是捕食压力的作用,因为秦岭川金丝猴的一些潜在天敌如犬科和猫科动物现存的数量已经很少,而苍鹰 (*Accipiter gentilis*) 和其他鼬科动物对金丝猴的威胁并不大^[34],所以可能是配偶竞争的结果^[28]。

2.3 等级制度假说 等级结构 (dominance hierarchy) 在动物群体内普遍存在,在非人灵

长类中尤为突出,全雄群的形成可能是等级制度的结果^[35]。Bowler 等对红秃猴的研究结果认为,繁殖群内青少年和亚成年雄性个体较成年雄性个体处于低等级,其处在社群边缘位置,长时间在群体外围自然地形成了聚群。这种聚群不会远离出生群,而是以全雄群的形式生活在繁殖群外围,寻找机会提高自身等级,引诱繁殖群内雌性个体达到交配的目的^[20]。

2.4 亲缘关系假说 有学者认为亲缘关系是雄性个体间联盟的促进因素。存在亲缘关系的雄性个体之间组群,形成一个稳定的全雄群^[36]。由于野外个体识别、观察条件的限制,关于雄性组群间的亲缘关系研究很少。但在具有非母系社会的黑猩猩 (*Pan troglodytes*)^[37-38]、倭黑猩猩 (*P. paniscus*)^[39-40] 和红疣猴 (*Procolobus badius temminck*)^[41] 等物种中,雌性个体会离开出生群,雄性个体留守,这些留守的雄性个体间大都具有亲缘关系,组群通过个体之间亲昵行为维持,形成一个稳定的“全雄群”。表明亲缘关系是个体间发生亲昵行为的基础,从而促进雄性个体间组群。同时,观察松鼠猴雄性个体的迁移行为,发现雄性个体经常组群离开出生群,学者认为这些组群迁移的个体可能是父子关系^[19]。有关亲缘关系促进亲昵行为发生的问题,学者们观察笼养帽猴 (*Macaca radiata*) 全雄群,发现亲昵行为的频次在具有亲缘关系的个体间不一定高于无亲缘关系的个体,这种现象同样在其他猕猴属物种中发现^[42]。所以更多学者普遍认为,亲缘关系是解释雄性组群的原因之一,但不是决定因素。野外激烈的资源竞争会加强相同物种雄性个体之间的亲昵程度,从而形成联盟抵御其他物种的竞争^[36]。

3 全雄群内部的关系

要探讨全雄群内部之间的社会关系,群内个体行为的研究首当其冲;不同的个体间行为寓含着不同的社会意义,从而为我们了解全雄群内稳定性的深层含义提供帮助。

3.1 全雄群内个体行为 灵长类动物个体间

行为模式是揭露社会关系的重要手段,不同物种全雄群内个体普遍的行为模式包括攻击行为 (aggressive behavior)、屈服行为 (submissive behavior)、亲昵行为 (affiliative behavior) 和同性爬跨行为 (homosexual mounting)。其中攻击行为主要体现为咬、抓打、威吓等;屈服行为体现为回避、蜷缩等;亲昵行为主要体现为理毛、挨坐、拥抱等。攻击-屈服行为和亲昵行为是维系群体稳定的重要因素,而全雄群内个体同性爬跨行为的社会功能还有待深入研究。

3.1.1 攻击-屈服行为 持久的攻击-屈服行为是全雄群内等级关系的表现,群内个体间等级关系的存在可以维持群体的相对平衡,从而保存全雄群的能量和实力,有利于全雄群的发展和壮大^[35]。全雄群内部成员间等级结构一旦建立,这种关系就会维持一段时间,从而保持个体之间的稳定性。这种稳定性的存在使每个成员处在群内相应的等级地位上,减少了全雄群内个体间暴力冲突。对长尾叶猴^[33]、长鼻猴^[14] 和黑白疣猴^[25] 全雄群的观察中,均发现群内成员间具有等级关系。

3.1.2 亲昵行为 亲昵行为具有增加群体凝聚力的作用。已有研究多关注亲昵行为中的理毛行为,相互理毛是一种社会性非常强的行为,它是个体间友谊程度的一个重要指标,同时也向接受者和群内其他成员传递希望建立联盟关系的信息^[43]。如红疣猴全雄群内个体间一般没有紧密联系,较少发生理毛行为,但当遇到外来个体入侵或其他潜在危险时,雄性个体间的亲昵行为明显增加^[41]。加纳长尾猴全雄群内个体之间存在频繁的相互理毛和玩耍行为,并且经常团抱休息^[16]。团抱行为是一种具有维持群体稳定作用的亲昵行为,是促进团体亲力的重要因素^[44]。

3.1.3 同性爬跨行为 同性爬跨行为指相同性别的同一物种个体,因社会环境、生理心理等因素影响,发生了其成年异性间的交配行为模式。已有研究认为,同性爬跨具有玩耍、性兴奋、打招呼 and 性技能训练等社会功能^[45]。这种行为在全雄群内存在,但仅现少数物种。吕九

全等研究川金丝猴青少年全雄群,认为青少年雄性个体间爬跨行为具有巩固全雄群稳定和加强个体间关系的功能^[46]。笔者在研究秦岭川金丝猴全雄单元过程中(未发表),发现成年雄性个体间爬跨行为较多地反映为高顺位个体对低顺位个体的爬跨。可能某种程度上与等级结构成正相关^[35]。

3.1.4 其他行为 帽猴和绒毛蛛猴(*Brachyteles arachnoids*)全雄群内亲昵行为都很普遍,但帽猴全雄群内个体间更多地表现出攻击协助行为,绒毛蛛猴却没有;雄性草原狒狒(*Papio cynocephalus*)个体间亲昵行为较少,打斗行为较多,但雄性联盟却很持久^[42];另外,Dunbar等研究狮尾狒狒,发现全雄单元内攻击行为很少,无法用攻击-屈服行为判断单元内等级关系,但单元内却存在一个成年的领袖(leadership),对全雄单元的移动起决定作用^[18]。任仁眉等观察到神农架川金丝猴的全雄群内个体存在聚合(fusion)行为,当听到社群内警报声时,各全雄单元内个体会从它们分散的位置上,突然向一个方向聚拢起来,趋近险情并作威警告^[24]。以上行为分别出现在不同物种中,它们的产生原因还有待深入研究。

3.2 全雄群的稳定性 全雄群较繁殖群不稳定,维持时间也较短;群易破裂,又易重组;群体内存在雄性个体的迁入和迁出现象。通常情况下,年龄相近的雄性个体组成的全雄群比年龄差异较大的雄性个体组成的全雄群维持时间更长更稳定;另外,全雄群内个体数量越少,该群维持时间就越长。雄性松鼠猴在迁移过程容易形成全雄群,研究发现组群现象均发生在年龄相近的年轻成年雄性个体之间,而由1只中年和2只老年个体组成的全雄群维持时间不到一个月^[19]。Glenn研究加纳长尾猴全雄群,发现由2只个体形成的组群,平均维持时间为(7.7 ± 7.1)个月($n = 12$);3只个体形成的组群,平均维持时间为(2.4 ± 1.1)个月($n = 18$);4只个体形成的组群,平均维持时间为(2.5 ± 1.3)个月($n = 3$)。表明全雄群内成员数与全雄群的维持时间成负相关^[16]。全雄群的大小变化

无常,经常有成员迁入和迁出,使全雄群内成员频繁变动,造成全雄群的不稳定。这种现象在长尾叶猴^[12]、滇金丝猴(*R. bieti*)^[47]、白头叶猴^[26]全雄群内都有出现。

4 全雄群与繁殖群的联系

4.1 全雄群遭遇繁殖群 全雄群和繁殖群内雄性个体的竞争关系,决定了当它们相遇时繁殖群内主雄会发出作威行为,两者间关系是相互敌对的,这种敌对程度在不同物种间呈现不同^[10-11]。如果繁殖群和全雄群间比较熟悉,那么繁殖群主雄对全雄群的敌对程度就低,表现的作威行为激烈程度也低。如戴帽叶猴繁殖群主雄对全雄群反应激烈,通常用吼叫、狂跑和破坏树枝等方式威吓全雄群的接近^[15];托马斯叶猴全雄群不仅与繁殖群主雄有声音间相互威吓,更是经常发生接触性冲突,两者间非常敌对^[11]。然而,Sugiyama对长尾叶猴全雄群的一次观察中发现,全雄群入侵一个繁殖群,主雄只是躲避全雄群,两者间并未发生冲突,且全雄群内个体还与繁殖群内青少年个体发生玩耍行为,表明全雄群与繁殖群间并不绝对的敌对^[12]。在这种情况下,一些物种全雄群会作为社群的一部分,跟随繁殖群移动,并且经常与繁殖群内个体交流,从而缓解敌对关系。以至全雄群和繁殖群间可以融洽地相处。例如,湖北神农架川金丝猴全雄群位于社群的边缘位置,但在迁移和休息过程中扮演着警戒与保护社群的角色^[24]。

4.2 全雄群替换繁殖群内优势雄性 全雄群内个体替换繁殖群内优势雄性的方式多种多样。其中引诱雌性的替换方式成功率小,相比之,直接挑战繁殖群主雄更易成功,但付出和风险也更大。

4.2.1 全雄群内个体引诱雌性 全雄群内雄性个体在繁殖群附近活动,通常伺机引诱繁殖群内雌性个体,寻找机会建立家庭,但这种方式成功的可能性不大,往往只达到“偷情”的效果。如埃及狒狒(*Papio hamadryas*)繁殖群内成年雄性会付出更多的精力监管发情期的雌性个

体,从而抑制了繁殖群周围雄性对雌性的引诱^[48];Stanford 观察到一次戴帽叶猴全雄群内雄性个体反复接近繁殖群内雌性个体的过程,企图引诱雌性个体,但都因主雄的阻止以失败告终^[15]。

4.2.2 全雄群内个体挑战主雄 挑战主雄是全雄群替换繁殖群主雄的最直接方式,具有较高的成功率,但伴随危险,肢体之间的冲突在所难免,在冲突中往往造成一方的受伤甚至死亡。Saj 等观察到黑白疣猴的主雄替换事件,全雄群内个体联合起来驱赶繁殖群主雄,成功替换繁殖群主雄^[25]。Agoramoorthy 等报道了长鼻猴主雄替换事件,繁殖群主雄与全雄群冲突后受伤死亡^[14]。Li 等研究白头叶猴,观察到全雄群成功驱赶繁殖群主雄,后来全雄群内 2 个个体同时留在了繁殖群,形成了多雄多雌单元^[26]。

4.2.3 其他替换方式 除上述方式,全雄群内个体还通过其他方式建立家庭。如戴帽叶猴全雄群内个体寻找离群的雌性个体建立家庭^[15];红疣猴社群内雄性个体和雌性个体均存在离开出生群的现象,但雄性个体会等待出生群内主雄死亡或消失后再次回到出生群建立家庭^[41];另外,长尾叶猴全雄群直接挑战繁殖群主雄的替换方式称为“迅速替换”(abrupt replacement),还有一种“缓慢替换”(gradual replacement)方式,即全雄群内个体进入繁殖群充当低位雄性,渐渐提高自身等级,最终替换繁殖群主雄^[13],这与狮尾狒狒繁殖群内“二雄”篡权颇为相似^[18];日本猴(*M. fuscata*)全雄群内个体展现出保护幼仔的父性行为,来缓解母猴的警戒性,从而进入繁殖群完成主雄替换^[49]。

4.3 前主雄的归属 前主雄的归属有两种,一种情况是加入全雄群;二是沦落为孤雄,不同孤雄的处境是不同的,有些孤雄会留在繁殖群或在繁殖群周围活动,而有些则沦为“流浪汉”,远离繁殖群单独生活。这种差异与新主雄的容忍度和所处栖息地的生活环境密切相关^[50]。新主雄容忍度差异影响前主雄以后的生活方式。如狮尾狒狒新主雄可以容忍前主雄,前主雄以“二雄”的方式委曲求全^[18];埃及狒狒前主

雄常与原来单元内个体藕断丝连,以“老爷爷”身份与单元内青少年个体玩耍,新主雄并不干涉^[51];而长尾叶猴新主雄不能容忍前主雄的存在,致使败北的前主雄单独活动,远离繁殖群^[52]。另外,栖息地的环境也会影响新主雄对待前主雄的方式。Li 等研究白头叶猴,发现繁殖群主雄往往没有后代,原因是栖息地资源缺乏、环境恶劣,并且全雄群经常侵犯繁殖群,资源和繁殖竞争压力促使主雄要付出更多的精力防御外来雄性个体,降低了繁殖成功率,所以更多的主雄采取了接受“二雄”的策略^[26]。

5 结语和展望

全雄群普遍存在于非人灵长类物种中,其内部成员间的行为模式多种多样,且具有不同的社会功能,亲昵行为增加成员间亲和力,对维持群体的稳定极为重要;攻击-屈服行为使群内个体建立等级关系,维持群体的相对平衡,有利于全雄群发展和壮大。全雄群遭遇繁殖群时,更多地体现出敌对关系,但是敌对程度或轻或重,繁殖竞争无疑是导致敌对关系的重要因素,致使全雄群内个体通过不同的方式替换繁殖群主雄。其中,挑战主雄的方式最为直接,但高成功率伴随高风险,不可避免激烈的冲突,甚至因冲突造成的伤亡。关于全雄群形成的假说,捕食压力和配偶竞争假说均得到了验证,且得到了学者的认可;等级制度假说仅仅出现在个别物种中,还有待更多的研究;亲缘关系假说难以验证,因为涉及长期观察和遗传学研究,虽具有一定的困难,但不失为将来的一个研究方向。

全雄群活动范围广泛,不易寻找和观察,个体识别困难无疑是研究的一个瓶颈。这致使国内外关于非人灵长类全雄群的研究仅处于起步阶段。好在国内外对繁殖群已有大量研究,这为将来全雄群的研究提供了大量的经验和基础。只有对全雄群和繁殖群进行同步的研究,才能更深入地探讨物种种群的稳定、发展、维持机制及繁殖冲突等问题。随着科技水平的进步和野外猴群的研究深入,人工投食、遗传标记等更多的方法和技术将会突破个体识别的瓶颈,

揭示全雄群内个体的亲缘关系。全雄群内个体间的社会关系、影响全雄群稳定的因素及全雄群在社群中所起的作用等相关问题会成为将来的研究热点。

致谢 日本京都大学灵长类研究所的渡边邦夫教授、美国伊利诺伊斯州立大学 Paul A Garber 教授在论文执笔和文献查阅中给予很多帮助和启发,在此谨致衷心感谢。

参 考 文 献

- [1] 达尔文. 物种起源. 西安:陕西师范大学出版社,2009.
- [2] 达尔文. 人类的由来及性选择. 北京:科学出版社,1982.
- [3] Trivers R L. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology*, 1972, 46: 35 - 57.
- [4] Davies A G, Oates J F. *Colobine Monkeys: Their Ecology, Behavior and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994.
- [5] Gladstone A R. Sex, Ratios and breeding programs // Ganslosser U, Hodges J K, Kaumanns W. *Research and Captive Propagation*. Fürth: Filander Verlag, 1995: 168 - 175.
- [6] Pusey A E, Packer C. Dispersal and philopatry // Smuts B B, Cheney D L, Seyfarth R M, et al. *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press, 1987: 250 - 266.
- [7] 张鹏, 渡边邦夫. 灵长类的社会进化. 广州: 中山大学出版社, 2009.
- [8] 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. *兽类学报*, 2010, 30(3): 322 - 338.
- [9] Yeager C P, Kool K. The behavioral ecology of Asian colobines // Whitehead P F, Jolly C J. *Old World Monkeys*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000: 496 - 521.
- [10] Wich S A, Steenbeek R, Sterck E H M, et al. Demography and life history of Thomas langurs (*Presbytis thomasi*). *Am J Primatol*, 2007, 69: 641 - 651.
- [11] Gurmaya K J. Ecology and behavior of *Presbytis thomasi* in Northern Sumatra. *Primates*, 1986, 27(2): 151 - 172.
- [12] Sugiyama Y. Group composition, population density and some sociological observations of hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Primates*, 1964, 5(3/4): 7 - 37.
- [13] Sommer V, Rajpurohit L S. Male reproductive success in harem troops of hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Int J Primatol*, 1989, 10(4): 293 - 317.
- [14] Agoramoorthy G, Hsu M J. Occurrence of infanticide among wild proboscis monkeys (*Nasalis larvatus*) in Sabah, Northern Borneo. *Folia Primatol*, 2005, 76: 177 - 179.
- [15] Stanford C B. Social dynamics of intergroup encounters in the capped langur (*Presbytis pileata*). *Am J Primatol*, 1991, 25: 35 - 47.
- [16] Glenn M E. Group size and group composition of the mona monkey (*Cercopithecus mona*) on the island of Grenada, West Indies. *Am J Primatol*, 1997, 43: 167 - 173.
- [17] González-Martínez J. The ecology of the introduced patas monkey (*Erythrocebus patas*) population of southwestern Puerto Rico. *Am J Primatol*, 1998, 45: 351 - 365.
- [18] Dunbar R, Dunbar P. *Social dynamics of the gelada baboon*. Basel: Karger Press, 1975.
- [19] Mitchell C L. Migration alliances and coalitions among adult male South American squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Behaviour*, 1994, 130(3/4): 169 - 190.
- [20] Bowler M, Bodmer R. Social behavior in fission - fusion groups of red uakari monkeys (*Cacajao calvus ucayalii*). *Am J Primatol*, 2009, 71: 976 - 987.
- [21] Di Fiore A, Fleischer R C. Social behavior, reproductive strategies, and population genetic structure of *Lagothrix poeppigii*. *Int J Primatol*, 2005, 26: 1137 - 1173.
- [22] 梁冰, 戚汉君, 张树义, 等. 笼养川金丝猴不同年龄阶段的发育特征. *动物学报*, 2001, 47(4): 381 - 387.
- [23] 张鹏, 李保国, 和田一雄, 等. 秦岭川金丝猴一个群的社会结构. *动物学报*, 2003, 49(6): 727 - 735.
- [24] 任仁眉, 严康慧, 苏彦捷, 等. *金丝猴的社会*. 北京: 北京大学出版社, 2000.
- [25] Saj T L, Sicotte P. Male takeover in *Colobus vellerosus* at Boabeng-Fiema Monkey Sanctuary, central Ghana. *Primates*, 2005, 46: 211 - 214.
- [26] Li Z Y, Rogers E. Social organization of white-headed langurs *Trachypithecus leucocephalus* in Fusui, China. *Folia Primatol*, 2004, 75: 97 - 100.
- [27] 朱里忠, 张颖溢. 一个野生白头叶猴全雄群的巢域利用. *北京大学学报: 自然科学版*, 2002, 38(6): 771 - 778.
- [28] 吕九全. 秦岭金丝猴 *Rhinopithecus roxellana* 的社群结构及其日活动规律——兼论全雄单元的形成. 西安: 西北大学博士学位论文, 2007.
- [29] 聂帅国, 向左甫, 李明. 黔金丝猴食性及社会结构的初步研究. *兽类学报*, 2009, 29(3): 326 - 331.
- [30] Struhsaker T T. Correlates of ecology and social organization among African cercopithecines. *Folia*

- Primatol, 1969, 11: 80 – 118.
- [31] Ross C. Predator mobbing by an all-male band of Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Primates*, 1993, 34(1): 105 – 107.
- [32] Hrdy S B. The Langurs of Abu: Female and Male Strategies of Reproduction. Cambridge: Harvard University Press, 1977.
- [33] Rajpurohit L S, Chhangani A K, Rajpurohit R S, et al. Observation of a sudden resident-male replacement in a unimale bisexual troop of Hanuman langurs, *Semnopithecus entellus*, around Jodhpur (India). *Folia Primatol*, 2003, 74: 85 – 87.
- [34] Zhang S Y, Ren B P, Li B G. A juvenile Sichuan golden monkey (*Rhinopithecus roxellana*) predated by a Goshawk (*Accipiter gentiles*) in Qinling Mountains. *Folia Primatol*, 1999, 70: 175 – 176.
- [35] 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. *兽类学报*, 2004, 24: 53 – 60.
- [36] Hill D A, Van Hooff J A R A M. Affiliative relationships between males in groups of nonhuman primates: a summary. *Behaviour*, 1994, 130(3/4): 143 – 149.
- [37] Goodall J. Population dynamics during a fifteen-year period in one community of free-living chimpanzees in the Gombe National Park, Tanzania. *Z Tierpsychol*, 1983, 61: 1 – 60.
- [38] Kawanaka K. Association, ranging, and the social unit in chimpanzees of the Mahale Mountains, Tanzania. *Int J Primatol*, 1984, 5: 411 – 434.
- [39] Furuichi T. Social interactions and the life history of female *Pan paniscus* in Wamba, Zaire. *Int J Primatol*, 1989, 10: 173 – 197.
- [40] Idani G. Social relationships between immigrant and resident bonobo (*Pan paniscus*) females at Wamba. *Folia Primatol*, 1991, 57: 83 – 95.
- [41] Starin E D. Philopatry and affiliation among red colobus. *Behaviour*, 1994, 130(3/4): 253 – 270.
- [42] Sugiyama Y. Characteristics of the social life of bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Primates*, 1971, 12: 247 – 266.
- [43] 李银华, 李保国. 灵长类相互理毛的影响因素、功能及其利益分析. *人类学学报*, 2004, 23(4): 334 – 342.
- [44] 齐晓光, 王铭, 张鹏, 等. 秦岭川金丝猴个体间团抱模式及其影响因素. *兽类学报*, 2010, 30(4): 365 – 376.
- [45] 任宝平, 夏述忠, 李庆芬, 等. 非人灵长类的同性爬跨行为. *动物学杂志*, 2002, 37(4): 95 – 101.
- [46] 吕九全, 赵大鹏, 李保国. 野生川金丝猴一个全雄青年猴群的同性爬背行为. *兽类学报*, 2007, 27(1): 14 – 17.
- [47] Kirkpatrick R C, Long Y C, Zhong T, et al. Social organization and range use in the Yunnan snub-nosed monkey *Rhinopithecus bieti*. *Int J Primatol*, 1998, 19: 13 – 51.
- [48] Sigg H. Differentiation of female position in Hamadryas one-male-units. *Z Tierpsychol*, 1980, 53: 265 – 302.
- [49] Kawai M. The Social-ecology of Japanese Monkeys. Tokyo: Kawate Press, 1969.
- [50] Rajpurohit L S, Mohnot S M. Fate of ousted male residents of one-male bisexual troops of hanuman langurs (*Presbytis entellus*) at Jodhpur, Rajasthan (India). *Hum Evol*, 1988, 3: 309 – 318.
- [51] Abegglen J J. On Socialization in Hamadryas Baboons. Cranbury: New Jersey Associated University Press, 1984.
- [52] Rajpurohit L S, Chhangani A K, Rajpurohit R S, et al. Observation of isolated/solitary male hanuman langurs, *Semnopithecus entellus* in semi-arid region. *Primate Report*, 2004, 69: 29 – 34.