

# 雄性短尾猴个体特征与临时配偶关系研究

吴义兵<sup>1</sup> 张启信<sup>1</sup> 王希<sup>1</sup> 李博文<sup>2</sup> 李进华<sup>1,3\*</sup>

(1 安徽大学资源与环境工程学院, 合肥 230601) (2 安徽师范大学生命科学学院, 芜湖 241000)

(3 合肥师范学院生命科学学院, 合肥 230601)

**摘要:** 多雄多雌的灵长类社会群体中, 性成熟的雄性和雌性形成临时性的配偶关系 (Consortship) 是极其显著特征, 但这种关系对个体的交配和繁殖成功的作用缺少深入研究。本研究以栖息于安徽黄山的短尾猴 YA1 群为研究对象, 采用全事件取样法 (All occurrences recording)、目标动物取样法 (Focal animal sampling) 以及行为取样法 (Behavioral sampling method) 记录个体间的社会行为、雄性的配偶数量和临时配偶关系的持续时间, 对雄性短尾猴临时配偶关系的基本特征与适应策略进行了初步探讨。研究期间, 雄性个体的顺位发生替换, 在替换前后, 处于高顺位的雄性个体始终拥有最多的配偶数量以及形成临时配偶关系的持续时间最长, 并且雄性个体的顺位与临时配偶关系呈正相关关系 (顺位变化前: 配偶数量,  $P = 0.010$ ; 持续时间,  $P = 0.014$ ; 顺位变化后: 配偶数量,  $P = 0.032$ ; 持续时间,  $P = 0.035$ ); 雄性个体的年龄与临时配偶关系无显著相关性 (配偶数量:  $P = 0.150$ ; 持续时间:  $P = 0.511$ ); 雄性个体在群体中生活的时间与临时配偶关系呈显著正相关 (配偶数量:  $P = 0.034$ ; 持续时间:  $P = 0.023$ ); 雄性个体的社会关系与临时配偶关系呈显著正相关 (顺位变化前: 配偶数量,  $P = 0.013$ ; 持续时间,  $P = 0.001$ ; 顺位变化后: 配偶数量,  $P < 0.001$ ; 持续时间,  $P = 0.003$ )。研究结果表明: 雄性个体的顺位、在群体中生活时间以及社会关系对临时配偶的形成起主要作用, 这为进一步阐明雄性行为策略与临时配偶关系提供新的科学依据。

**关键词:** 短尾猴; 雄性; 个体特征; 临时配偶关系

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2018) 05-0442-09

## Correlations of male personality features with temporary consortship in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*)

WU Yibing<sup>1</sup>, ZHANG Qixin<sup>1</sup>, WANG Xi<sup>1</sup>, LI Bowen<sup>2</sup>, LI Jinhua<sup>1,3\*</sup>

(1 School of Resources and Environmental Engineering, Anhui University, Hefei 230601, China)

(2 School of Life Sciences, Anhui Normal University, Wuhu 241000, China)

(3 School of Life Sciences, Hefei Normal University, Hefei 230601, China)

**Abstract:** In polygynandrous nonhuman primates, an adult male and an oestrous female often form a temporary sexual relationship. However, few studies have focused on how consortships affect polygynandrous males' mating behavior and reproductive success. In this study, we collected data on male-female social interactions, consort partners, and consortship durations in a group (YA1) of free-ranging Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Mt. Huangshan, China using all occurrences and focal animal and behavioral sampling methods. We used our observations to discuss males' characteristics and their relationships to consortships. During the study period, male ranks within the group changed. Both before and after the male rank change, we found a positive correlation between a male's rank and his number of consort partners (before rank change  $P = 0.010$ , after rank change  $P = 0.032$ ) and the duration of his consortships (before rank change  $P = 0.014$ ; after rank change  $P = 0.035$ ). We found no significant correlation between a male's age and the number of his consortship partners ( $P = 0.150$ ) or the duration of his consorts ( $P = 0.511$ ), but the length of his tenure in the group was

**基金项目:** 国家自然科学基金 (31672307, 31372215); 安徽大学博士启动基金 (J01003268); 安徽大学优秀青年教师培训计划 (J05011709); 野生短尾猴的集群运动与协商决策研究 (Y06071706); 安徽大学研究生创新研究项目 (ygh100266)

**作者简介:** 吴义兵 (1989-), 男, 硕士研究生, 主要从事灵长类行为生态学研究。

**收稿日期:** 2018-01-22; **修回日期:** 2018-05-06

\* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: jhli@ahu.edu.cn

positively correlated to both his number of his consort partners ( $P = 0.034$ ) and the duration of his consortships ( $P = 0.023$ ). Both before and after the change of male rank, a male's social interactions positively correlated to his number of consort partners (before rank change  $P = 0.013$ ; after rank change  $P < 0.001$ ) and with duration of his consortships (before rank change  $P = 0.001$ ; after rank change  $P = 0.003$ ). Our data indicate that male rank, length of tenure in the group, and social interactions with females all influence males' consortship formations. Our study provides new scientific evidence for understanding male reproductive strategies and consortship behaviors.

**Key words:** Consortship; Individual characteristics; Male; Tibetan macaques

多雄多雌的灵长类社会群体中, 经常可见一个性成熟雄性和一个发情雌性形成临时性、排他性的两性关系。在此关系中, 雌雄个体形影不离、活动一致, 相互理毛和交配 (Dixson, 1998)。这种关系既不同于一夫一妻的关系, 也不同于伙伴的异性关系, 通常称为临时配偶关系 (Consortship)。在“混交”交配体制下的多雄多雌社会性灵长类动物中, 雄性对有限的雌性交配资源竞争激烈, 并时刻防止雌性与其他雄性交配, 降低“混交”行为发生 (Dixson and Anderson, 2002)。临时配偶关系的形成, 至少部分地改变这种性关系的不确定性。在临时配偶关系期间内, 雌雄个体常常形影不离、一起活动、理毛和交配, 形成独立于群体的“两人世界” (De Marco *et al.*, 2011)。从雄性的角度看, 临时配偶关系是雄性捍卫交配权的策略, 雄性力在雌性可能受精期间加强联系和独占交配 (Dixson, 1998)。因此, 临时配偶关系的形成可以看作是长期进化形成的一系列繁殖策略, 以增加个体的狭义适合度 (Lukas and Clutton-Brock, 2013)。

前期研究表明, 雄性或雌性都可主动发起形成临时配偶关系, 但通常雄性更主动接近雌性 (van Noordwijk, 1985)。雄性个体的年龄、等级等影响临时配偶关系的形成, 根据优先接近原则 (Altmann, 1962), 雄性个体的等级顺位与临时配偶关系形成呈正相关关系, 在猕猴 (*Macaca mulatta*) 中, 顺位较高的雄性倾向于形成临时配偶关系 (Rakhovskaya, 2013)。类似的情况也见于日本猴 (*Macaca fuscata*) (Soltis, 1999)、汤基猕猴 (*Macaca tonkean*) (De Marco *et al.*, 2011) 和叟猴 (*Macaca sylvanus*) (Brauch *et al.*, 2008)。另外, 在对猕猴的研究中发现雄性个体会通过加强与群体中其他个体的社会联系强度来增加自身在群体中的社会地位, 从而更易于与雌性形成临时配偶关系 (Schülke *et al.*, 2010)。

但也有研究表明, 不论是高顺位还是低顺位雄性, 均可形成明显的临时配偶关系 (Higham

*et al.*, 2011), 形成临时配偶关系的主要因素是个体在群体中的时间长短 (Tenure length) (Hill, 1987)。能否形成临时配偶关系、与谁形成临时配偶关系还取决于两性间的社会亲密度, 日常交往较为频繁的雌雄个体更倾向于形成临时配偶关系 (Kulik *et al.*, 2012; Rakhovskaya, 2013)。对黄山短尾猴 (*Macaca thibetana*) 的研究, 更多关注的是对交配对象的选择 (Zhang *et al.*, 2010), 对雄性的个体特征与临时配偶形成的关系研究尚未有相关报道。因此, 了解在自然生境中的短尾猴社会群体中雄性个体特征与临时配偶关系形成的关系, 对于理解临时配偶关系形成过程中对临时配偶的选择具有重要的意义, 也对理解人类社会中的两性关系具有重要启示。

本研究以栖息于安徽黄山的短尾猴鱼鳞坑 (YA1) 群为研究对象, 野生短尾猴群是多雄多雌群体, 雄性间具有严格线性等级关系 (李进华, 1999; Berman *et al.*, 2004), 交配体制是典型的混交型 (熊成培和王岐山, 1991), 并且为季节性繁殖物种, 每年的 7~12 月是交配季节、1~4 月是产仔季节, 雌猴的发情集中在交配季节, 这为雄猴选择发情雌猴提供了机会和可能 (Li *et al.*, 2005); 在短尾猴群中临时配偶关系十分明显, 一般是雄体跟随雌体一起移动、觅食和休息, 伴随理毛和交配 (李进华, 1999)。因此, 短尾猴可以作为研究雄性个体特征与临时配偶关系形成的理想物种。通过研究雄性个体顺位、在群体中生活时间、个体的社会关系和年龄等因素与临时配偶形成的关系, 探讨雄性个体特征对临时配偶关系形成的影响, 为进一步分析临时配偶中的雄性行为策略提供理论支持。

## 1 研究方法

### 1.1 研究地点及研究对象

野外研究地点位于安徽黄山风景区西南山麓的

寨西村浮溪村民组——黄山野生猴谷（北纬 30°29′，东经 118°10′），海拔高度为 600 ~ 1 200 m，有关该地区的植物种类分布详见李进华（1999）的报道。研究地点的山脚平均气温为 15.3℃，最高气温 34.2℃，最低气温 -13.9℃；山顶全年平均气温为 7.8℃，最高气温 25.6℃，最低气温 -19.8℃。

研究对象为鱼鳞坑 YA1 群全部成年个体（其中成年雄性 10 只，成年雌性 15 只）（表 1）。本课题组自 1986 年以来对该群进行连续 30 年的观察研究，并保持对猴群全年变化情况的记录（如出生、死亡、分群和雄性个体的迁入与迁出等）（李进华，1999；李进华等，2004），因而能识别群体内所有个体，并予以系统命名（李进华，1999）。

表 1 研究期间 YA1 群研究对象及目标动物取样总时间  
Table 1 Focal animal in YA1 troop and total duration for sampling during study time

雄性 Male				雌性 Female			
个体 Individual	年龄 Age	顺位 Rank	目标取样时间 Focal samples duration (min)	个体 Individual	年龄 Age	顺位 Rank	目标取样时间 Focal samples duration (min)
花夏明 (HXM)	6	1	480	叶红 (YH)	13	1	480
头桂 (TG)	13	2	440	叶夏雪 (YXX)	6	2	480
左八 (ZB)	12	3	480	叶春玉 (YCY)	7	3	480
叶荣冰 (YRB)	8	4	500	叶脉 (YM)	26	4	480
白头 (BT)	20	5	480	头夏花 (TXH)	7	5	480
黄马 (HM)	9	6	460	头红 (TH)	13	6	480
断手 (DS)	10	7	480	头夏雪 (TXX)	8	7	480
头荣刚 (TRG)	6	8	480	叶春兰 (YCLA)	4	8	480
叶春龙 (YCL0)	6	9	480	花红 (HH)	13	9	480
叶荣强 (YRQ)	6	10	480	头蕊 (TR)	12	10	520
				头华雪 THX	4	11	480
				头荣玉 (TRY)	7	12	480
				头胎 (TT)	25	13	480
				叶珍 (YZ)	24	14	480
				头华玉 (THY)	7	15	480

括号内为研究对象的名词缩写

Letters in parentheses are the abbreviation for the study individuals' names

## 1.2 行为取样及行为定义

本研究野外观察采样时间为 2016 年 7 月至 2017 年 1 月，目标动物取样总时间 12 000 min (Mean  $\pm$  SD = (480  $\pm$  2.582) min/只,  $n = 25$ )。行为研究采用目标动物取样法和全事件记录法对 YA1 群的全部成年个体进行数据观察和收集 (Altmann, 1974; Balasubramaniam *et al.*, 2011)。数据收集前用 Excel 2007 对全部个体就行随机排序以确定观察顺序。在结合其他研究的基础上定义临时配偶关系为：一个成年雄性和性成熟雌性行动同步而形成临时的紧密友好关系和性关系，空间保持近距

5 m 持续 30 min 以上 (Rakhovskaya, 2013)，在运动过程中成年雄性跟随性成熟的雌性，并且在 1 min 内跟随至少 10 m 定位临时配偶关系开始 (Zhao, 1993; Li *et al.*, 2005)。

在观察取样时，使用录音笔进行记录并辅以笔录，在记录临时配偶关系过程中，为减少临时配偶关系在昼间时间上的行为分配差异，平均分配临时配偶关系的观察为 4 个时间段 (08:00 ~ 10:00, 10:00 ~ 12:00; 13:30 ~ 15:30; 15:30 ~ 17:30)，如果在一个时间段内被确认为临时配偶关系，那么就记录为 0.25 d，在 4 个时间段内全被记录为临时配

偶关系，则记录为 1 d。并对所有成年雌雄个体进行 20 min 目标动物取样，记录目标个体行为状态（休息、社会活动、移动、觅食）（Altmann, 1974; Li *et al.*, 2005）。另外，一旦发生攻击行为，采用

行为取样法（Behavioral sampling method）记录攻击者、接收者、胜负方，采用 David's Score 方法进行个体等级顺位的计算，具体行为参数定义见表 2。

表 2 短尾猴行为参数定义

Table 2 Behavioral definitions of Tibetan macaques

行为 Behavior	定义 Definition
跟随 Following	一个体在起身移动时另一个体也随之向同一个方向移动 One individual follows along with another individual when it moves away
理毛 Grooming	个体用手指或手掌来分开和捋理另一个体的毛发，并不时地从分开的毛发或露出的皮肤上拣出某些小颗粒放入嘴中咀嚼 An individual used fingers or palm to stroke another individual's hair and pick some small particles from the hair or skin in-mouth to chew
近距 Proximity	两个或多个个体在 1 m 的距离内保持坐或卧的姿势 Two or more individuals keep sitting or lying within 1 m from each other
攻击行为 Aggression	一个体对另一个体进行瞪眼、击地、追赶或抓咬 An individual stared, hit on the ground, chased or bit another individual
屈服行为 Submission	一个体在被攻击时，扭身摆出逃跑的姿势或快速逃向攻击者相反的方向 An individual was attacked by another, but away quickly or fled in opposite direction

行为定义参照李进华（1999）

Behavioral definitions followed Li (1999)

### 1.3 分析方法

为表明形成的临时配偶关系持续时间的不同，本研究采用形成临时配偶关系的总时间与这两个个体形成的总次数的比值来表征，即临时配偶关系平均持续时间。当同一个雄性个体与多个雌性个体在不同时间段形成临时配偶关系，雌性个体数量也就是配偶的数量（Noë and Sluijter, 1990）。

其中，等级顺位（Dominance rank）的计算方法采用基于胜负比例的攻击—屈服矩阵计算 DS 值（David's score, DS）（Gammell *et al.*, 2003）。DS 值越大代表等级越高，反之亦然。计算公式为：

$$DS = W + W_2 - I - I_2$$

式中， $W = \sum P_{ij}$ ，代表个体  $i$  的所有  $P_{ij}$  之和， $P_{ij}$  为个体  $i$  战胜个体  $j$  的次数占个体  $i$  和个体  $j$  攻击—屈服次数的比例； $W_2 = \sum (W_j \times P_{ij})$ ，代表个体  $i$  的所有  $P_{ij}$  加权； $I = \sum P_{ji}$ ，代表个体  $i$  的所有  $P_{ji}$  之和， $P_{ji}$  代表个体  $j$  战胜个体  $i$  的次数占个体  $i$  和个体  $j$  攻击—屈服总次数的比例； $I_2 = \sum (I_j \times P_{ji})$ ，代表个体  $i$  的所有  $P_{ji}$  加权。

同时，理毛和近距行为也是判别短尾猴个体间社会关系的重要行为指标（Xia *et al.*, 2013; Wang

*et al.*, 2016），因此本研究综合理毛和近距数据计算社会联系强度指数 CSI（Composite sociality index）（Silk *et al.*, 2006; 顾志远等, 2017）。计算公式为：

$$CSI = \frac{\left(\frac{G_{ab}}{G_u}\right) \left(\frac{P_{ab}}{P_u}\right)}{2}$$

式中， $G_{ab}$  代表个体  $a$  和个体  $b$  之间的理毛时间总和（不考虑理毛方向性）占两者样本总时间的百分比，转换为分钟/小时； $G_u$  代表所有关系对（不考虑理毛方向性）的理毛频次（个体间的理毛次数总和占两者样本总时间百分比，转换为分钟/小时）的均值； $P_{ab}$  代表个体  $a$  和个体  $b$  近距总时间占两者样本总时间的百分比，转换成分钟/小时； $P_u$  代表所有关系对的近距频次（个体间的近距总次数占两者样本总时间，转换成频次/小时）的均值。并利用 CSI 值计算雄性个体的社会中心度（Eigenvector centrality coefficient）。已有研究表明：特征向量中心度越高，意味着该个体与其他成员的社会交往就越频繁，亲和力越高，或者该个体在社会网络中处于重要位置（Newman, 2004）。2016 年

9 月, 研究群体中雄性个体发生一次顺位波动, 最终在 10 月 8 号顺位确定 (表 1)。雄性个体顺位变化、顺位变化前后取样时间和社会中心度变化见表 3。

表 3 雄性个体顺位变化前后向量中心度及目标动物取样时间  
Table 3 Male eigenvector centrality and duration for sample about rank change

个体 Individual	顺位变化前 Before the change of rank			顺位变化后 After the change of rank		
	DS 值 (顺位 Rank)	向量中心度 Eigenvector centrality	取样时间 Focal samples duration (min)	DS 值 (顺位 Rank)	向量中心度 Eigenvector centrality	取样时间 Focal samples duration (min)
叶荣冰 YRB	150.73 (1)	0.25	160	4.18 (4)	0.13	340
头桂 TG	58.940 (2)	0.31	140	29.18 (2)	0.26	300
白头 BT	7.970 (3)	0.06	140	2.30 (5)	0.17	340
左八 ZB	4.660 (4)	0.06	160	19.71 (3)	0.12	320
断手 DS	-18.150 (5)	0.09	160	-15.70 (7)	0.21	320
黄马 HM	-58.150 (6)	0.04	160	-10.70 (6)	0.09	300
花夏明 HXM <sup>a</sup>	—	0.02	160	35.30 (1)	0.31	320
头荣刚 TRG <sup>a</sup>	—	0.15	140	19.30 (8)	0.12	340
叶春龙 YCLO <sup>a</sup>	—	0.08	140	-21.00 (9)	0.11	340
叶荣强 YRQ <sup>a</sup>	—	0.07	160	-33.70 (10)	0.08	320

a 个体在前一研究期间为亚成年个体, 未计算其 DS 值

a Individual is sub-adult in last season and no calculation the DS score

## 1.4 数据分析

行为数据使用 Excel 2007 进行初步整理, SPSS 20.0 for Windows 统计软件进行统计分析, SOCPROG 2.4 计算雄性个体的特征向量中心度。采用 Kolmogorov-Smirnov test 检验数据是否符合正态分布, Pearson 相关性检验雄性个体的顺位、在群体中生活时间、社会中心度、年龄与配偶数量和配偶持续时间之间的相关性, 所有检验显著性水平设置为  $\alpha = 0.05$  (双尾检验)。

## 2 结果

### 2.1 雄性个体顺位对临时配偶关系的影响

研究期间, 雄性个体的顺位发生替换, 在替换前后, 处于高顺位的雄性个体始终拥有最多的配偶数量以及形成的临时配偶关系的持续时间最长, 并且雄性个体的顺位与临时配偶关系呈正相关关系, 即顺位越高配偶数量越多, 临时配偶数量越多, 临时配偶关系持续时间越长。顺位变化前 (图 1a)

(配偶数量:  $n = 10$ ,  $r = -0.763$ ,  $P = 0.010$ ; 持续时间:  $n = 10$ ,  $r = -0.744$ ,  $P = 0.014$ ); 顺位变化后 (图 1b) (配偶数量:  $n = 10$ ,  $r = -0.675$ ,  $P = 0.032$ ; 持续时间:  $n = 10$ ,  $r = -0.667$ ,  $P = 0.035$ )。

### 2.2 雄性个体年龄对临时配偶关系的影响

通过数据分析发现, 雄性个体的年龄与临时配偶关系无显著相关性 (配偶数量:  $n = 10$ ,  $r = 0.491$ ,  $P = 0.150$ ; 持续时间:  $n = 10$ ,  $r = 0.236$ ,  $P = 0.511$ ) (图 2)。

### 2.3 雄性个体在群体中生活时间长短对临时配偶关系的影响

雄性个体在群体中生活时间与临时配偶关系呈显著正相关关系, 即在群体中生活时间越长, 临时配偶数量越多及临时配偶关系持续时间越长 (配偶数量:  $n = 10$ ,  $r = 0.669$ ,  $P = 0.034$ ; 持续时间:  $n = 10$ ,  $r = 0.704$ ,  $P = 0.023$ ) (图 3a, 图 3b)。

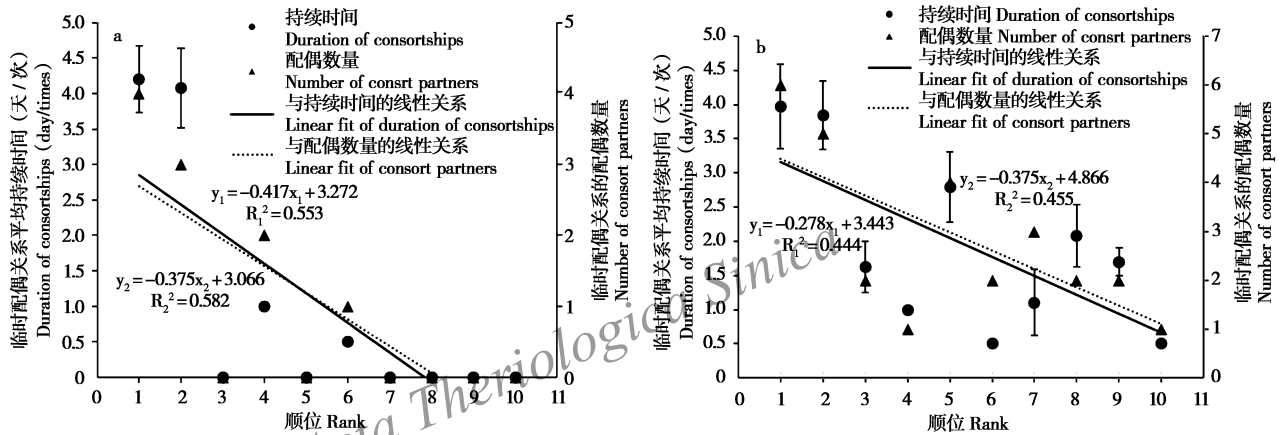


图 1 雄性个体顺位与形成临时配偶关系之间的相关性；顺位自左向右依次降低

Fig. 1 Correlation between the male rank and the consortships; the rank decreases from left to right

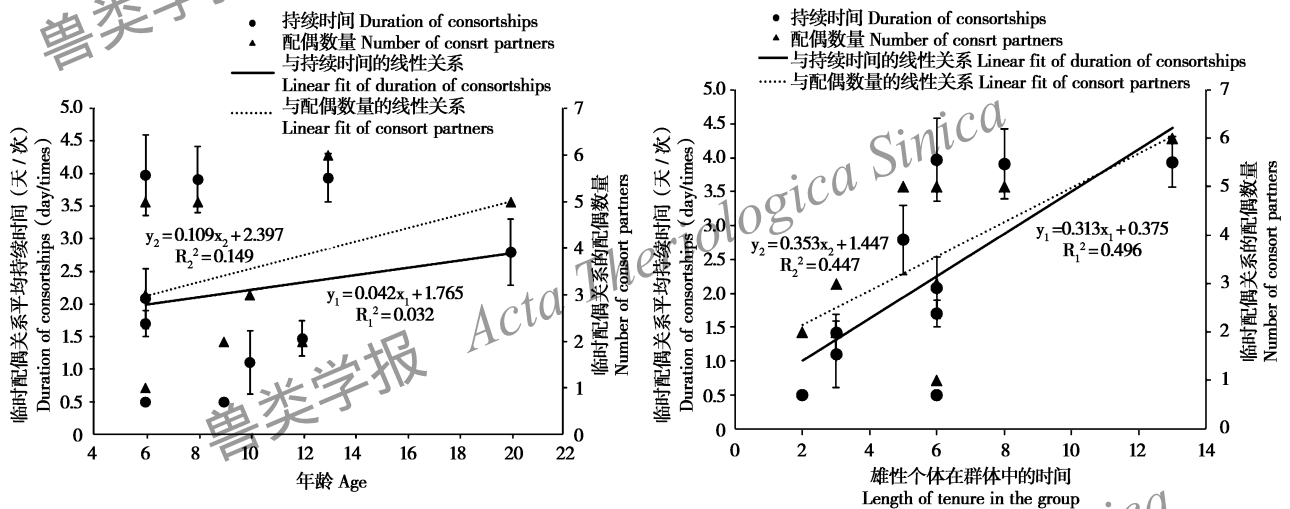


图 2 雄性个体年龄与形成临时配偶关系之间的相关性

Fig. 2 Correlation between age and the number of consort partner or the mean duration of consortships

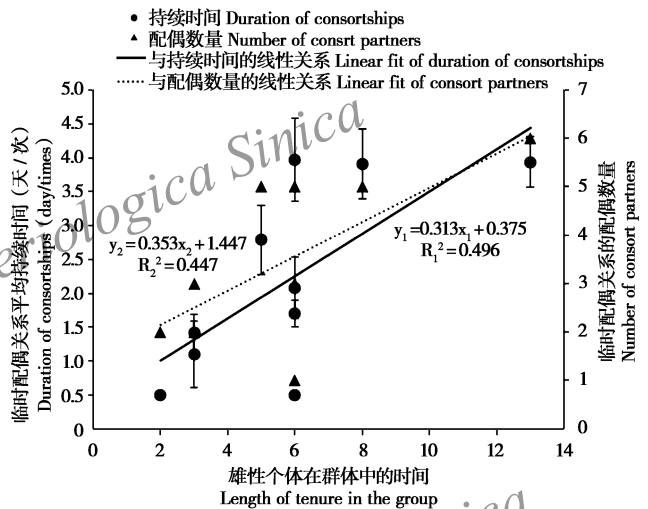


图 3 雄性个体在群体中生活时间与形成临时配偶关系之间的相关

Fig. 3 Correlation between the male length of tenure in the group and the consortships

## 2.4 雄性个体社会中心度对临时配偶关系的影响

在顺位变化前后，雄性个体的社会向量中心度也发生了变化，但通过数据分析，雄性个体社会中心度与临时配偶关系呈显著正相关，即社会中心度越高，临时配偶数量越多以及临时配偶关系持续时间越长（顺位变化前（图 4a）：配偶数量， $n = 10$ ， $r = 0.750$ ， $P = 0.013$ ；持续时间， $n = 10$ ， $r = 0.884$ ， $P = 0.001$ ；顺位变化后：配偶数量， $n = 10$ ， $r = 0.927$ ， $P < 0.001$ ；持续时间（图 4b）， $n = 10$ ， $r = 0.830$ ， $P = 0.003$ ）。

## 3 讨论

本研究结果表明雄性短尾猴的顺位、在群体中

生活时间和社会中心度是形成临时配偶关系的主要影响因素。研究结果发现等级顺位越高的雄性倾向于形成临时配偶关系，在群体中生活时间越长以及在群体中与其他个体联系频繁的雄性越容易形成临时配偶关系，与黑猩猩（*Pan troglodytes schweinfurthii*）（Tutin, 1979）、猕猴（Hill, 1987; Rak-hovskaya, 2013）、汤基猕猴（De Marco *et al.*, 2011）、叟猴（Brauch *et al.*, 2008）、狒狒（*Papio hamadryas*）（Weingrill *et al.*, 2003）等的研究结果一致。

在等级森严的多雄多雌灵长类社会中，雄性个体会通过成为高顺位来垄断交配资源，优势顺位的雄性通过与雌性个体形成临时配偶关系来进行交配

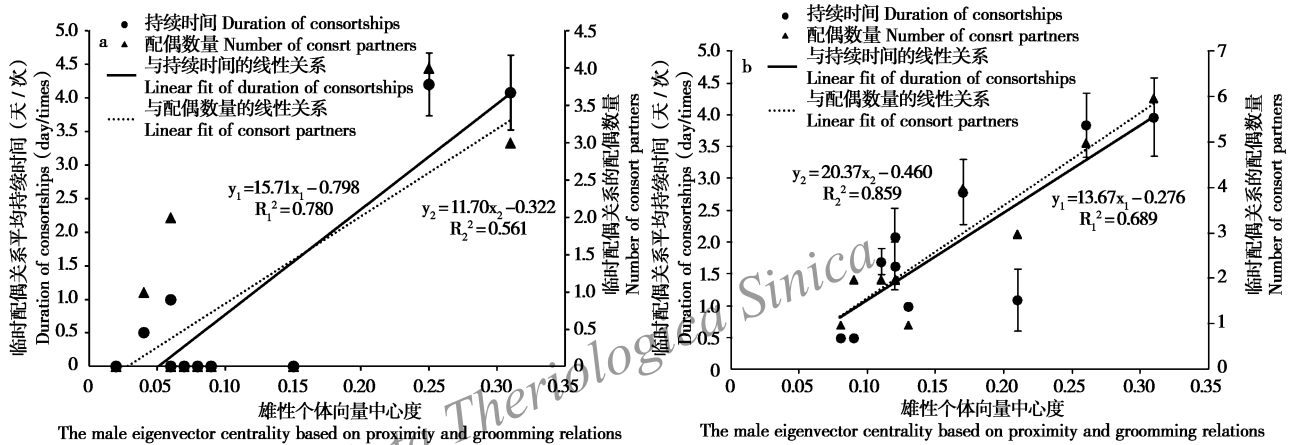


图4 雄性个体向量中心度与形成临时配偶关系之间的相关性

Fig. 4 Correlation between proximity and grooming relations and the number of consort partner or the mean duration of consortships

守护 (Alberts *et al.*, 2006)。本研究发现, 处于优势顺位的雄性个体能更容易与处于发情期的异性形成临时配偶关系, 同时也能与更多的处于发情期的雌性个体形成临时配偶关系, 表明高顺位的雄性拥有更高的临时配偶率, 同时高顺位等级影响着雄性临时配偶关系的形成, 这也符合“优先接近原则 (priority of access model)” (Altmann, 1962)。本研究结果同狒狒 (Weingrill *et al.*, 2000)、猕猴 (Rakhovskaya, 2013)、黑猩猩 (Tutin, 1979)、山魈 (*Mandrillus sphinx*) (Wickings *et al.*, 1993) 等的研究结果一致。在短尾猴群体中, 雄性个体的顺位与形成临时配偶关系呈正相关关系, 高顺位个体更容易形成临时配偶关系, 但中低顺位个体也会形成临时配偶关系, 这与猕猴以雌性为中心的母系社会结构下交配成功和繁殖成功的研究结果相似 (Dubuc *et al.*, 2011), 表明顺位并不是形成临时配偶关系的唯一影响因素。

本研究发现雄性个体的年龄对形成临时配偶关系并没有显著的影响, 这不同于 Bercovitch (1997) 和 Widdig 等 (2004) 在猕猴中的研究结果, 随着年龄增加, 雄性个体间的联盟增多, 增加了接近雌性个体的机会, 对其繁殖成功率具有显著的影响。在对非洲蹄兔 (*Procapra capensis*) 的研究中发现年老的雄性个体更愿意在交配后守护雌性个体而形成临时配偶关系 (Ziv *et al.*, 2016), 但同时雄性个体随着年龄增加其竞争力不断下降, 其精子数量和质量也在不断下降, 导致其适合度也不断下降 (Schroeder *et al.*, 2015)。在对短尾猴成年雄

性个体年龄与形成临时配偶关系的研究中, 形成临时配偶关系并没有随着年龄增加而呈线性变化, 这是随着年龄增加身体状况变差的结果, 还是随着年龄增加其行为发生改变的结果或者是这些因素的综合, 有待于进一步研究。

直接受益假说指出, 雄性个体通过选择高生殖潜力或者正处于发情期的雌性个体作为临时配偶, 以期最大程度提高自身适合度 (Kokko *et al.*, 2003)。在短尾猴群体中, 雌性短尾猴缺乏性皮肿胀的周期性变化, 隐藏自身的发情状态, 这增加了雄性选择雌性的难度 (Li *et al.*, 2005), 且雄性个体对临时配偶对象具有选择性 (Zhang *et al.*, 2010)。研究结果显示, 雄性个体在群体中生活时间对形成临时配偶关系具有显著影响, 长期生活在群体中的雄性个体容易通过以往的经验在最大概率上识别雌性是否处于发情期或者是否具有更高的生殖潜力, 从而主动跟随守护雌性个体形成临时配偶关系 (Ziv *et al.*, 2016)。同时, 雌性对于新加入的个体不熟悉, 缺少时间去形成更紧密的社会关系。在对猕猴 (Berard *et al.*, 1993) 的研究中发现雌性更倾向选择有长期友好关系的雄性形成临时配偶关系, 并且在狒狒群体中, 新迁入的个体在一段时间内很难形成临时配偶关系, 并且与是否为出生群的雄性及在群体中生活时间长短有关 (Weingrill *et al.*, 2003), 本研究结果与其基本一致。

本研究结果显示, 基于近距离理毛行为的社会中心度对形成临时配偶关系具有显著影响。特征向量中心度系数表示了目标个体与其他个体联系频繁程

度, 高社会向量中心度的个体与其他个体联系更加紧密, 更容易与雌性熟悉。从而, 社会连接紧密的个体更容易形成临时配偶关系, 这也表明群居生活个体更倾向于选择与自己关系更为紧密的个体。在猕猴社会中雄性个体的社会交往与雄性个体的适合度具有显著正相关关系 (Kulik *et al.*, 2012)。然而, 在黑猩猩群体中雄性个体通过提高社会关系来提升自己的社会地位 (de Waal, 1982), 雄性个体在交配竞争的环境下, 通过增强自身的社会中心度来提高自己的社会地位 (Watts, 2010), 以获取更多资源。而短尾猴个体对自身的顺位有一定认知能力 (李进华, 2000), 因此, 短尾猴社会中社会关系是否能作为一种政治策略来提高自身的适合度有待后续进一步研究。

**致谢:** 感谢黄山野生猴谷工作人员谢升飞、汪有国、汪日光和谢玉峰对野外采样工作的支持和帮助, 感谢房东程海滨一家对日常生活的帮助和照顾! 感谢中央华盛顿大学 Lori K. Sheeran 教授对英文摘要审阅!

#### 参考文献:

- Alberts S C, Buchan J C, Altmann J. 2006. Sexual selection in wild baboons: from mating opportunities to paternity success. *Animal Behaviour*, **72** (5): 1177–1196.
- Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, **49** (3): 227–267.
- Altmann S A. 1962. A field study of the sociobiology of rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. *Ann N Y Acad Sci*, **102**: 338–435.
- Balasubramaniam K N, Berman C M, Ogawa H, Li J H. 2011. Using biological markets principles to examine patterns of grooming exchange in *Macaca thibetana*. *Am J Primatol*, **73** (12): 1269–1279.
- Berard J D, Nürnberg P, Epplen J T, Schmidtke J. 1993. Male rank, reproductive behavior, and reproductive success in free-ranging rhesus macaques. *Primates*, **34** (4): 481–489.
- Bercovitch F B, Nürnberg P. 1997. Genetic determination of paternity and variation in male reproductive success in two populations of rhesus macaques. *Slectrophoresis*, **18** (9): 1701–1705.
- Berman C M, Ionic C S, Li J H. 2004. Dominance style among *Macaca thibetana* on Mt. Huangshan, China. *International Journal of Primatology*, **25** (6): 1283–1312.
- Brauch K, Hodges K, Engelhardt A, Fuhrmann K, Shaw E, Heistermann M. 2008. Sex-specific reproductive behaviours and paternity in free-ranging Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62** (9): 1453–1466.
- De Marco A, Cozzolino R, Dessì-Fulgheri F, Thierry B. 2011. Interactions between third parties and consortship partners in Tonkean Macaques (*Macaca tonkeana*). *International Journal of Primatology*, **32** (3): 708–720.
- De Waal F. 1982. Chimpanzee Politics: Power and Sex Among Apes. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Dixon A F. 1998. Primate Sexuality: Comparative Studies of the Primates, Monkeys, Apes, and Human Beings. Oxford: Oxford University Press.
- Dixon A F, Anderson M J. 2002. Sexual selection, seminal coagulation and copulatory plug formation in primates. *Folia Primatologica*, **73** (2–3): 63–69.
- Dubuc C, Muniz L, Heistermann M, Engelhardt A, Widdig A. 2011. Testing the priority-of-access model in a seasonally breeding primate species. *Behav Ecol Sociobiol*, **65** (8): 1615–1627.
- Gu Z Y, Chen R, Sun B H, Wang X, Xia D P, Li J H. 2017. Social bond strength and its influencing factors in adult female Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). *Acta Theriologica Sinica*, **37** (4): 363–370. (in Chinese)
- Gammell M P, De Vries H, Jennings D J, Carlin C O M, Hayden T J. 2003. David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock *et al.*'s index. *Animal Behaviour*, **66** (3): 601–605.
- 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.
- Hill D A. 1987. Social relationships between adult male and female rhesus macaques I sexual consortships. *Primates*, **28** (4): 439–456.
- Kokko H, Brooks R, Jennions M D, Morley J. 2003. The evolution of mate choice and mating biases. *Proc Biol Sci*, **270** (1515): 653–664.
- Kulik L, Muniz L, Mundry R, Widdig A. 2012. Patterns of interventions and the effect of coalitions and sociality on male fitness. *Mol Ecol*, **21** (3): 699–714.
- Li J H. 1999. The Tibetan Macaque Society: A Field Study. Hefei: Anhui University Press. (in Chinese)
- Li J H. 2000. The cognition of rank in Tibetan macaques. *Journal of Anhui University (Natural Science Edition)*, **24** (3): 116–120. (in Chinese)
- Li J H, Yin H B, Zhou L Z, Ge J Z. 2004. Social behaviors and relationships among Thibetan macaques. *Chinese Journal of Zoology*, **39** (1): 40–44. (in Chinese)
- Li J H, Yin H B, Wang Q S. 2005. Seasonality of reproduction and sexual activity in female Tibetan macaques *Macaca thibetana* at Huangshan, China. *Acta Zoologica Sinica*, **51** (3): 365–375.
- Lukas D, Clutton-Brock T H. 2013. The evolution of social monogamy in mammals. *Science*, **341** (6145): 526–530.
- Newman M E J. 2004. Analysis of weighted networks. *Physical Review E Statistical Nonlinear & Soft Matter Physics*, **70** (2): 1–9.



- Noë R, Sluiter A A. 1990. Reproductive tactics of male savanna Baboons. *Behaviour*, **113** (1-2): 117-170.
- Rakhovskaya M V. 2013. Correlates of male consortship rate in free-ranging rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *International Journal of Primatology*, **34** (4): 662-680.
- Schroeder J, Nakagawa S, Rees M, Mannarelli M E, Burke T. 2015. Reduced fitness in progeny from old parents in a natural population. *Proc Natl Acad Sci USA*, **112** (13): 4021-4025.
- Schülke O, Bhagavatula J, Vigilant L, Ostner J. 2010. Social bonds enhance reproductive success in male macaques. *Curr Biol*, **20** (24): 2207-2210.
- Silk J B, Alberts S C, Altmann J. 2006. Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) II. Variation in the quality and stability of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61** (2): 197-204.
- Soltis J. 1999. Measuring male-female relationships during the mating season in wild Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*). *Primates*, **40** (3): 453-467.
- Tutin C E G. 1979. Mating patterns and reproductive strategies in a community of wild Chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Behavioral Ecology & Sociobiology*, **6** (1): 29-38.
- Van Noordwijk M A. 1985. Sexual behaviour of sumatran long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Z Tierpsychol*, **70** (4): 277-296.
- Wang X, Sun L X, Sheeran L K, Sun B H, Zhang Q X, Zhang D, Xia D P, Li J H. 2016. Social rank versus affiliation: Which is more closely related to leadership of group movements in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*)? *Am J Primatol*, **78** (8): 816-824.
- Watts D P. 2010. In Mind the Gap: Tracing the Origins of Human Universals. New York: Springer, 109-139.
- Weingrill T, Lycett J E, Barrett L, Hill R A, Henzi S P. 2003. Male consortship behaviour in chacma baboons: the role of demographic factors and female conceptive probabilities. *Behaviour*, **140** (3): 405-427.
- Weingrill T, Lycett J E, Henzi S P. 2000. Consortship and mating success in Chacma baboons (*Papio cynocephalus ursinus*). *Ethology*, **106** (11): 1033-1044.
- Wickings E J, Bossi T, Dixson A F. 1993. Reproductive success in the mandrill, *Mandrillus sphinx*: correlations of male dominance and mating success with paternity, as determined by DNA fingerprinting. *Journal of Zoology*, **231** (4): 563-574.
- Widdig A, Bercovitch F B, Streich W J, Sauermaun U, Nurnberg P, Krawczak M. 2004. A longitudinal analysis of reproductive skew in male rhesus macaques. *Proc Biol Sci*, **271** (1541): 819-826.
- Xiong C P, Wang Q S. 1991. A Comparative study on the male sexual behavior in Tibetan macaques and Japanese monkey. *Acta Theriologica Sinica*, **11** (1): 13-22. (in Chinese)
- Xia D P, Li J H, Garber P A, Matheson M D, Sun B H, Zhu Y. 2013. Grooming reciprocity in male Tibetan macaques. *Am J Primatol*, **75** (10): 1009-1020.
- Zhang M, Li J H, Zhu Y, Wang X, Wang S. 2010. Male mate choice in Tibetan macaques *Macaca thibetana* at Mt. Huangshan, China. *Current Zoology*, **56** (2): 213-221.
- Zhao Q K. 1993. Sexual behavior of Tibetan macaques at Mt. Emei, China. *Primates*, **34** (4): 431-444.
- Ziv E B, Ilany A, Demartsev V, Barocas A, Geffen E, Koren L. 2016. Individual, social, and sexual niche traits affect copulation success in a polygynandrous mating system. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, **70** (6): 901-912.
- 李进华. 1999. 野生短尾猴的社会. 合肥: 安徽大学出版社.
- 李进华. 2000. 短尾猴对顺位关系的认知. 安徽大学学报: 自然科学版, **24** (3): 116-120.
- 李进华, 尹华宝, 周立志, 葛继志. 2004. 短尾猴的社会行为与社会关系. 动物学杂志, **39** (1): 40-44.
- 顾志远, 陈锐, 孙丙华, 王希, 夏东坡, 李进华. 2017. 成年雌性短尾猴的社会联系强度及影响因素. 兽类学报, **37** (4): 363-370.
- 熊成培, 王岐山. 1991. 短尾猴和日本猴雄性性行为的比较研究. 兽类学报, **11** (1): 13-22.