兽类学报，2013，33（3）：274－281
Acta Theriologica Sinica

基于团抱行为的太行山猕猴社会联属

鹿鹤[1]　王振龙[1*]　王白石[1]　刘金栋[2]　路纪琪[1*]
（1 郑州大学生物多样性与生态学研究所，郑州　450001）（2 太行山猕猴国家级自然保护区济源管理局，济源　454650）

关键词：猕猴；社会联属；团抱行为；太行山
中图分类号：Q958　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：1000－1050（2013）03－0274－08

Social affiliation of Taihangshan macaque based on huddling behavior

LU He[1], WANG Zhenlong[1*], WANG Baishi[1], LIU Jindong[2], LU Jiqi[1*]
(1 *Institute of Biodiversity and Ecology, Zhengzhou University, Zhengzhou* 450001, *China*)
(2 *Jiyuan Administration of Taihangshan Macaque National Nature Reserve, Jiyuan* 454650, *China*)

Abstract: From September 2011 to June 2012, using instantaneous and scan sampling methods, we collected data, with 10 min interval, on huddling behaviors between individuals of troop Wangwu 1 (WW－1) of Taihangshan macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*) inhabiting the Taihangshan Macaque National Nature Reserve (TMNNR), and then analyzed the individual social affiliation within troop WW－1. The results showed that: (1) huddling among individuals of troop WW－1 was categorized into 5 huddling groups, and huddling behavior was more frequently observed in adult females inside a given unit (84.21%); (2) individual ages and sexes significantly influenced frequency of huddling behaviors. The sexual dimorphism of huddling behavior arose during the subadult period; and (3) proportions of social affiliations that happened between mother and offspring was significantly larger than that of the other huddling types. Our results indicated that, within Taihangshan macaque society, social affiliation exhibited a web-like structure based on matrilineal units, and that the mother-offspring link was the strongest affiliation inside a unit. We established the affiliation sociogram of Taihangshan macaques based on method of behavioral ecology, and we hope this will be helpful for better understanding socioecology of rhesus macaques.

Key words: Huddling behavior; Mt. Taihangshan; Rhesus macaque (*Macaca mulatta*); Social affiliation

社会联属是指一些社会性动物社群内由于不同年龄、性别组的个体的社会角色与等级地位存在明显差异，在个体间形成的复杂的支配－从属关系，而这种支配－从属关系在不同的物种有着各自独特的模式（Clutton-Brock，1974）。了解社群内个体通过亲缘、非亲缘联盟、婚配、竞争而建立的支配－从属关系，是进一步开展社群内个体等级与资源竞争、互惠利益、母系投入策略等诸多研究的前提，同时也是灵长类行为生态学与社会生物学的重要组成部分（Davies and Oates，1994；Janson，2000）。非人灵长类的社会制度（social system）是由社群内多个个体通过空间配置、亲缘关系、婚配关系和其它纽带结合在一起而形成的（Dunbar，1988）。具有完善的社会制度是群居性非人灵长类区别于其它物种的重要特征之一（Wrangham，1987），认识社会制度也是了解一个物种生存状态及其在复杂环境中进化过程的基本途径（Clutton-Brock，1974）。非人灵长类的社会结构主要有单配制（monogamy）、一雄多雌制（polygyny）、一雌多雄制（polyandry）和多雄多雌制（multi-male，multi-female）等类型，而人类社会则属于以家庭单元为基础的重层社会（张鹏和渡边邦夫，2009）。对非人灵长类社会结构及其成员之间联属关系的研究有助于探讨人类重层社会的起源等人类学问题（齐晓光等，2010）。

“社会渐成论”（Social epogenesis）认为，社会组织的形成源自社会表型构建（construction of social phenotype）的一系列过程，社会表型的后成限制则是由于基因水平、机体水平和社会水平的不同（Thierry *et al.*，2004）。生态学过程在复杂的社

基金项目：国家自然科学基金资助项目（30970378，31170503）
作者简介：鹿鹤（1987－），男，硕士研究生，主要从事动物生态学研究.
收稿日期：2012－11－30；　**修回日期**：2013－04－17
＊通讯作者，Corresponding authors，E－mail：wzl@zzu.edu.cn；lujq@zzu.edu.cn

兽类学报 Acta Theriologica Sinica 兽类学报 Acta Theriologica Sinica 兽类学报 Acta Theriologica Sinica 兽类学报 Acta Theriologica Sinica 兽类学报

兽类学报 Acta Theriologica Sinica 兽类学报 Acta Theriologica Sinica 兽类学报 Acta Theriologica Sinica 兽类学报

会结构形成的进程中起着重要作用（Wittemyer *et al.*, 2004）。Mori（1979a）和 Swedell（2002）通过研究狮尾狒狒（*Theropithecus gelada*）与埃及狒狒（*Papio hamadryas*）社群中社会关系的形成机制后发现，维持其各自社会稳定的动力截然不同。由于物种栖息环境及其生态因子不同，造成了社会系统的多样性（Wrangham, 1980）。社会系统的多样性表现在个体间的联系方式、资源的分配和利用、生活史等诸多方面（Janson, 2000）。在这种多样化的社会系统中，雌雄个体有着各自不同的社会角色和地位，导致社群内部的联属关系复杂而有层次（Spinka *et al.*, 2001）。在非人灵长类社会中，团抱行为（huddling behavior）作为保持体温与增进社会关系的一种有效途径而广泛存在，个体的年龄性别组差异、等级和亲缘关系等社会因素都有可能影响社会成员间的团抱模式（Takahashi, 1997；齐晓光等, 2010）。在对日本猴（*Macaca fuscata*）和藏酋猴（*Macaca thibetana*）夜宿地团抱行为的研究中，学者们发现团抱行为能有效地抵抗低温和增进参与团抱个体间的社会关系（Takahashi, 1997；Ogawa and Takahashi, 2003）。

昼行性非人灵长类的社群组成多以雌性群聚单元为主体，在这些单元中，雌性个体的社会关系表现出多种类型，个体之间存在亲和、性选择和等级竞争等关系（Sterck *et al.*, 1997）。群居性非人灵长类社群中普遍存在优势等级现象（李宏群等, 2004），而对有限资源的竞争性获取则是形成优势等级结构的主要驱动力。因此，居于优势顺位的个体对食物资源等的获取有重要影响（Broom *et al.*, 2009）。为直观地描述社群中个体间的支配－从属关系，学者们构建了社会联属关系图（affiliation sociogram）（Mori, 1979b；Kawai *et al.*, 1983）。在猕猴属（*Macaca*）动物的社群内，雌性家长和母系单元是社群结构的重要特征，通过母系这一纽带，将具有血亲关系的雌性个体紧密地连接起来，形成“雌性联盟”（de Waal, 1989）。关于野生猕猴（*Macaca mulatta*）的种群生态学、社会生物学、行为生态学等已有较多研究（Southwick and Siddiqi, 1966；Goldstein and Richard, 1989；江海声等, 1989, 1998；Seth, 2000；田军东等, 2011a, 2011b）。结果表明，猕猴的社会以母系单元为主，属于典型的多雌多雄制社会结构类型（Dittus, 2004；Flack and de Waal, 2004；Thierry *et al.*, 2004；田军东等, 2011a）。

太行山猕猴（*M. m. tcheliensis*）是中国特有的一个猕猴亚种（蒋学龙等, 1991；Fooden, 2000；Lu *et al.*, 2007），自 20 世纪 80 年代以来，关于太行山猕猴的数量和分布（瞿文元等, 1989；Qu *et al.*, 1993；张荣祖等, 2002；Lu *et al.*, 2007；路纪琪等, 2009）、食性（吕九全等, 2002；郭相保等, 2011）、行为（田军东等, 2011b）等已有相关报道。本研究以一个野生太行山猕猴群为研究对象，在个体识别的基础上，观察并记录个体间的团抱行为，旨在分析亲缘关系、性别、年龄等因素对猕猴个体间团抱行为的影响，初步了解太行山猕猴的社会联属关系特征，为猕猴的社会生态学研究积累基础资料。

1　研究方法

1.1　研究地点

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（北纬 35°05′～35°15′，东经 112°12′～112°22′）。太行山猕猴国家级自然保护区位于河南省与山西省交界的太行山和中条山地区，总面积 56 600 hm^2，海拔高度为 600～1 955 m，保护区气候属大陆性季风气候。保护区内降水量有明显的季节性差异，年均降水量为 695 mm。有关研究地区的自然地理概况可参见相关报道（宋朝枢和瞿文元, 1996；Lu *et al.*, 2007；郭相保等, 2010）。

1.2　研究对象

本研究选择常年活动于天坛山管护区的一个野生太行山猕猴群（王屋 1 群，WW－1 群）为观察对象，群内所有个体均已完成个体识别及命名。研究期间，WW－1 群共有猕猴 60 只，其中成年雄猴 4 只，成年雌猴 15 只，未成年猴 40 只，随群边缘猴 1 只（成年雄性）。根据多年的个体繁殖记录，确定群内个体间的母系亲属关系。WW－1 群包括 3 个母系单元，分别为红脸单元（HL－Unit）、长毛单元（CM－Unit）和斑点单元（BD－Unit），雌性家长分别为红脸（HL）、长毛（CM）和斑点（BD）（田军东等, 2011）。母系单元内的关系类型主要为母－子关系、其它关系类型（兄弟姐妹、表兄－妹、舅（姨）－甥、非亲属关系）。

1.3　数据收集

根据田军东等（2011b）对太行山猕猴行为谱的研究结果，团抱行为属于亲密行为（affinitive behavior），多见于猕猴的非运动状态，例如休息和睡眠

兽类学报 Acta Theriologica Sinica 兽类学报 Acta Theriologica Sinica 兽类学报 Acta Theriologica Sinica 兽类学报

时。因此,在本研究中,团抱行为观察和记录于休息和自由运动状态时(田军东等, 2011b)。

2011 年9 月至2012 年6 月, 当猴群处于有效观察距离内并自由活动时, 采用瞬时扫描取样法(instantaneous and scan sampling), 观察个体的团抱行为, 扫描间隔为 10 min (Altmann, 1974); 研究期间, 共记录到 8 265 个有效团抱行为, 其中包括少年猴参与的团抱行为3 123个, 亚成年猴参与的团抱行为2 031个, 成年猴个体参与的团抱行为3 111个。本研究定义团抱行为的频次为个体在10 min发生团抱行为的平均次数。在统计某一亲属类型关系个体间团抱行为频次时, 由于同种亲属关系类型的两个个体间会出现重复现象, 得到的团抱行为频次数据为 $C_n^2 \times 2$, 故实际的团抱行为频次应为统计值的50%。

1.4 数据分析

将上述经整理的团抱行为数据录入 Excel 2010, 建立数据文件。所有数值均以平均值±标准误 (Mean ± SE) 表示。利用 Ucinet 6 软件对团抱行为进行社会网络关系分析, 得出 WW-1 群的社会联属关系并绘图。利用 SPSS for Windows (Version 19.0) 对数据进行统计分析。采用组内联接(within-groups linkage)方法,对 WW-1 群内 50 个个体与 α-雌性和3 个母系单元雌性家长团抱行为的总频次进行系统聚类分析;单元内、外个体的差异分析采用独立样本 t 检验(independent-sample t test);不同性别、年龄组个体间差异采用双因素方差分析(Two-way ANOVA)和单因素方差分析(One-way ANOVA)。差异显著水平设定为 $\alpha = 0.05$。

2 结果

2.1 基于团抱行为的社会联属关系

在 WW-1 群内, 团抱行为多发生在单元内个体间 (84.2%), 单元间个体之间较少 (15.8%), 二者差异极显著 ($t = 8.192$, $df = 14$, $P < 0.001$); 形成一个团抱的个体数平均为 5~6 只。WW-1 群内个体间的团抱行为可归为 5 个团组(huddling group):HL-SQ 组(HL-SQ Unit)、GB-JL 组(GB-JL Unit)、CH-HB 组(CH-HB Unit)、CM-XBD 组(CM-XBD Unit)和 BD 组(BD-Unit)(图 1)。其中,CH 为 α-雌性,属于 HL 单元,与 HB(α-雄性)频繁抱团;GB 和 JL 也是 HL 单元中的成年雌性个体,形成介于 HL-SQ 组和 CH-HB 组之间的过渡结构。SQ 为刚迁入 WW-1 群的成年雄性个体,

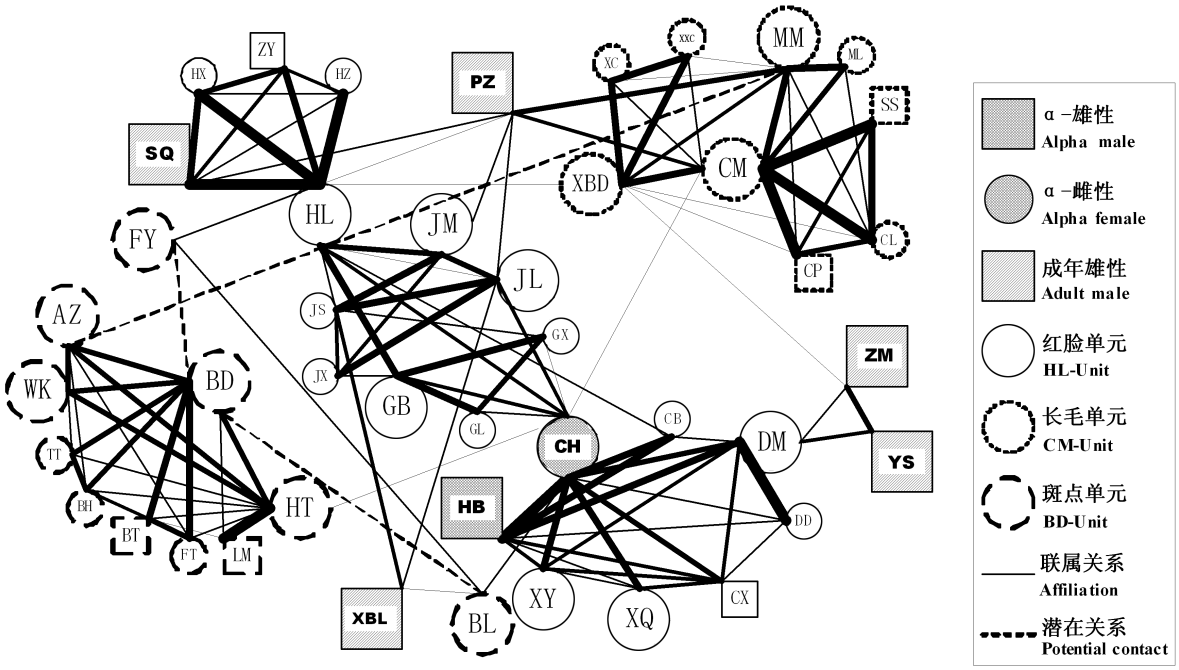

图 1 基于团抱行为的太行山猕猴社会联属关系图. 不同图案表示性别(圆圈: 雌性; 方框: 雄性); 图案大小表示年龄组(小: 0~5 岁; 大: 5 岁以上); 图案间连线的粗细表示个体间联属关系强弱

Fig. 1 Affiliation sociogram of troop WW-1 based on huddling behavior in Taihangshan macaque. Different patterns represented sexes (Circle: female; Square: male); Size of patterns represented age-class (smaller: 0-5 years old; larger: over 6 years old); Thickness of lines between patterns express the extent of affiliation

兽类学报 Acta Theriologica Sinica 兽类学报 Acta Theriologica Sinica 兽类学报 Acta Theriologica Sinica 兽类学报

与 HL 的联属关系紧密，频繁发生团抱行为；除 α－雄性外的其他成年雄性间极少发生团抱行为。此外，也有部分雌性个体（如 BL 和 FY）很少发生团抱行为。结果表明，太行山猕猴基于团抱行为的社会联属关系是一个以母系单元为基本单元的网状结构。

2.2　团抱行为的聚类分析

采用组内联接法，对 WW－1 群猕猴个体的团抱行为频次进行系统聚类分析，结果与采用 Ucinet 6 软件分析的结果相似（图 2）。值得注意的是，在聚类分析中，HL－SQ 组和 GB－JL 组的关系更近，聚为一支；HB（α－雄性）和 CH 聚为一支；除 α－雄性之外的其他雄性个体与部分雌性个体（BL 和 FY）聚为一支（图 2）。

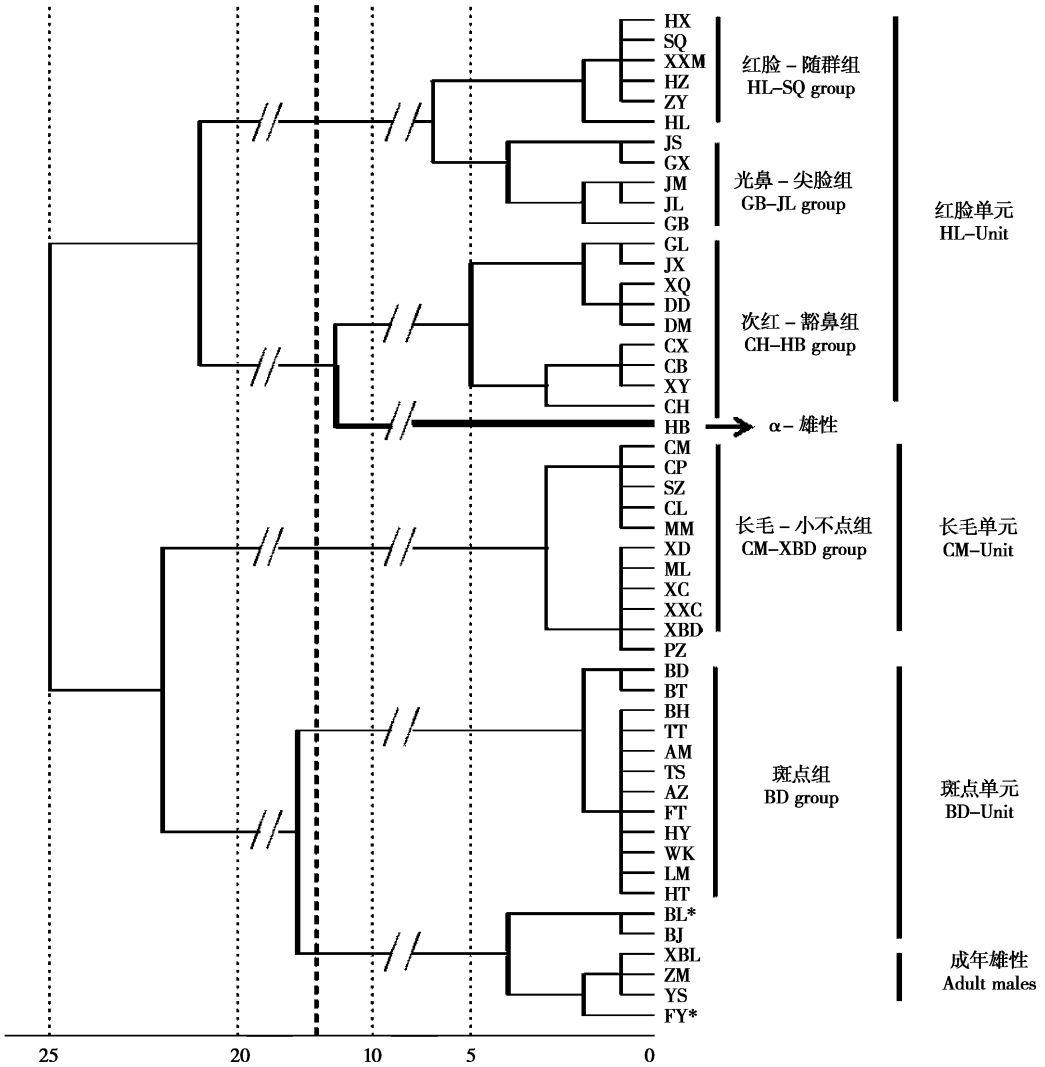

图 2　基于团抱行为的太行山猕猴 WW－1 群个体关系聚类结果．* 该个体的母亲于 2009 年离群

Fig. 2　Cluster diagram of individual relationships within troop WW－1 of Taihangshan macaques based on huddling behaviors. * Mother of this individual left troop WW－1 in 2009

2.3　不同年龄—性别组个体间的团抱行为

双因素方差分析结果表明，年龄（F = 107.90，df = 1，42，P < 0.001）和性别（F = 12.67，df = 2，42，P < 0.001）对太行山猕猴的团抱行为均具有显著的影响，且二者具有显著的交互作用（F = 44.10，df = 2，42，P < 0.001）（表 1）。雌性（F = 17.96，df = 2，21，P < 0.001）和雄性个体（F = 158.55，df = 2，21，P < 0.001）参与团抱行为的频次均与年龄显著相关；雄性个体参与团抱行为的频次在各年龄段间存在差异（P < 0.05），在少年期参与团抱行为的频次显著多于亚成年期（P < 0.001）和成年期（P < 0.001），亚成年期显著多于成年期（P < 0.001）。雌性个体在成年期参与团抱行为的频次显著多于少年期（P = 0.002）和亚成年期（P < 0.001），少年期和亚成年期的差异显著（P = 0.015）；在少年期，个

兽类学报 Acta Theriologica Sinica

体参与团抱行为的频次没有显著的性别差异；但是，到亚成年期（$t=8.47$，$df=14$，$P<0.001$）和成年期（$t=8.56$，$df=14$，$P<0.001$）时，性别间差异均达显著性水平。这一结果说明太行山猕猴团抱行为的性二型现象起始于亚成年期。

表 1 太行山猕猴团抱行为频次的年龄和性别差异

Table 1 Variation in huddling behavior with age and sex in Taihangshan macaques

性别 Sex	年龄组 Age groups			双因素方差分析 Two-way ANOVA		
	少年组 Juveniles	亚成年组 Subadults	成年组 Adults	年龄 Age	性别 Sex	年龄×性别 Age × Sex
雌性 Female	16.13 ± 0.77[a]	13.25 ± 0.70[b]*	26.5 ± 2.65[ab]*	$F=107.90$ $df=1, 42$ $P<0.001$	$F=12.67$ $df=2, 42$ $P<0.001$	$F=44.10$ $df=2, 42$ $P<0.001$
雄性 Male	14.88 ± 0.61[a]	6.75 ± 0.31[b]	3.5 ± 0.42[ab]			

上标字母不同表示年龄组差异显著，* 表示性别差异显著

Different superscripts within the same row represent significant differences among age groups; * represents significant difference between females and males

2.4 个体间亲缘类型与团抱行为的关系

在研究群内，母子关系较为明确且易于确定，母子之间发生团抱行为频次（12.75 ± 1.30）显著高于其它关系类型（3.05 ± 0.67）（$t=7.110$，$df=14$，$P<0.001$）（图 3）。这一结果表明太行山猕猴单元内的联属关系以母－子之间为主。

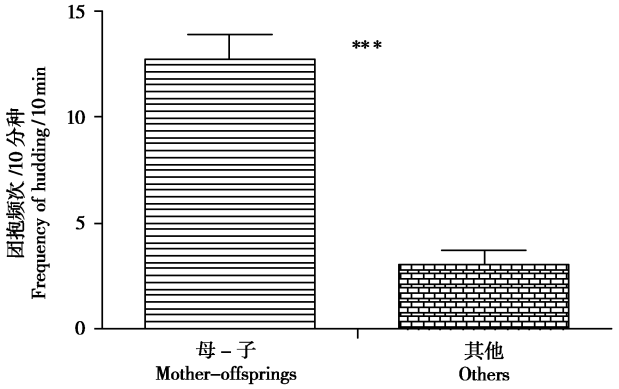

图 3 母－子型和其他关系类型个体间团抱行为频次（*** $P<0.001$）

Fig. 3 Comparison of frequencies of huddling behaviors between mother-offspring relationships and other relationship types（*** $P<0.001$）

3 讨论

本文基于团抱行为研究了太行山猕猴群的社会联属关系，发现太行山猕猴的社会联属关系是一个以母系单元为核心的网状结构。作为保持体温与增进社会关系的一种有效途径，团抱行为在不同灵长类物种间呈现出多样的模式（Takahashi，1997）。在冠毛猕猴（*Macaca radiate*）社群中多表现为两个个体团抱（Koyama，1973）；红面猴（*Macaca arctodies*）团抱的个体数量 6 ~ 7 只（Bertrand，1969）。在本研究群中，团抱个体平均为 5 ~ 6 只，有时会出现 10 只甚至 10 只以上个体团抱的现象。

猕猴属动物表现为基于母系单元的多雄多雌制的社会结构类型，大多数雌性终生生活在出生群，并繁殖后代（Thierry，2004；Blomquist，2009）。个体间的社会联属关系是探讨社群的稳定与维持机制的前提和基础，同时，又受到多种因素的影响。

3.1 社群等级对猕猴社会联属的影响

在猕猴属的群体中，雌性家长和母系单元是猕猴社会结构的重要特征（de Waal，1989），而个体的社会顺位与资源占有具有显著的相关性，群内的 α 位个体多为成年雄性且对群的稳定至关重要（Vandenbergh，1967）。在猕猴的社会结构的形成过程中，雌性较雄性更易形成稳定的社会单元，以雌性家长为中心，可将具有血缘关系的个体紧密地联系起来（Seyfarth，1976；de Waal，1987）。群体内的多数成年雌性偏爱与高顺位雄性保持持久的关系（Hill，1987，1990），以获取在社群内更高地位和更多资源。在本研究群中，α－雄性（HB）在社群中并不直接参与成年雌性的管理，也较少与成年雄性直接接触。成年雄性在群中的分布远离α－雄性，这表明 α－雄性在群中起到对成年雄性进行威慑并调控成年雄性在群中的地位和分布的作用。α－雌性及其后代与 α－雄性构成一个特殊的群体，我们称之为“α－家庭”。“α－家庭”对社群具有最高统治权，α－雄性和 α－雌性共同管理整个社

兽类学报 Acta Theriologica Sinica 兽类学报 Acta Theriologica Sinica 兽类学报 Acta Theriologica Sinica 兽类学报

群，对社群的稳定至关重要。所以，太行山猕猴的社会联属关系是一个网状的结构，雌性家长通过雌性亲缘联盟把单元内的雌性个体联系起来，这些雌性通过和自己后代的联属向外扩展，而成年雄性只是在网状结构的外围，并只与某个或某些雌性个体及其后代发生联系。因此，雌－雌联系和母亲－后代联系是太行山猕猴网状社会联属关系中的两个最重要的环节。

3.2　年龄和性别对猕猴社会联属的影响

本研究发现太行山猕猴的社会联属关系是一个以母系单元为核心的网状结构，并且母系单元的雌性家长对单元内的个体有着不同程度的团抱行为；团抱行为的性二型现象起始于亚成年期。在旧大陆猴中，成年雌性和青少年个体往往在社会活动中占据主导地位（Jolly，2000）；日本猴社群内个体与雌性团抱的频率显著地高于与雄性的团抱（Takahashi，1997），同时有亲缘关系的青少年个体间容易发生更多的社群团抱（Wada *et al.*，2007）。雌性个体通过相互之间以及与其后代间的团抱行为，可以缓解群内个体间的紧张关系，维持社群稳定（Cooper and Bernstein，2008）。在母系单元内，未成年雌性个体经常与成年雌性及新生个体团抱在一起，以满足其对新生儿的好奇心和积累生育、照顾婴幼猴等方面的经验。在休息时，非人灵长类个体间对团抱伙伴有不同的选择（Anderson，2000），同时也会伴随发生理毛等社会行为（Ogawa，1995）。低等级的雌性豚尾猴（*M. nemestrina*）倾向于在休息时与高等级的雌性团抱（Reite *et al.*，1976）；大多数青少年长尾猴（*Cercopithecus aethiops*）习惯于和表兄／弟团抱在一起（Struhsaker，1967）；在睡眠前，青少年叟猴（*M. sylnanus*）个体会主动靠近具有亲缘关系的成年雌性（Hammerschmidt *et al.*，1994）。在母系单元之间，成年雌性以及同龄的青少年个体更容易互相接触，并发生一定程度的团抱行为。但当母系单元之间发生冲突时，母系单元内的个体常表现出相互支持、助攻行为等，以对抗其它母系单元的个体或者成年雄性个体（Kapsalis，2004）。

3.3　个体间关系类型对猕猴社会联属的影响

本研究发现，在母系单元内，母、子间发生团抱行为的频次明显多于其它几种亲属关系，说明在母系单元内，个体间主要通过母－子关系相联接。成年雌性个体的姐妹对该雌性后代少量的团抱行为，更大程度上体现的是姐妹之间的亲近关系，幼猴只是姐妹个体间联系的“桥梁”（Kapsalis and Berman，1996）。通过母系单元内个体和母系单元之间复杂多变的联属关系，形成了包括多个组织水平的社会结构模式（Kawai，1990）。群内个体回避单独休息（个别成年雄性个体除外），倾向于形成不同规模的团抱；以成年雌性作为团抱的主体，具有很高的社会亲和力（Takahashi，1997）。雌性家长的存在，使得母系单元内个体间的凝聚力加强；进食、休息时，单元内个体多与雌性家长团抱，以此来获得雌性家长的更多支持，这也说明母系体系与紧密的雌性亲属联盟是母系社会维持的主要动力（Kawai，1990）。游离于母系单元外的成年雄性除与α－雄性和α－雌性保持紧密关系外，也与不同母系单元的成年雌性发生不同程度的团抱行为，这可能也是成年雄性吸引成年雌性的一种策略，借此可获得在繁殖季节与之交配和繁殖后代的机会（Swedell，2002）。太行山猕猴以母系单元体系作为社群的基本结构单元，而在母系单元中，母子间的联系是最主要的联属关系，以雌性家长为中心，多个成年雌性个体及其后代聚集在一起。频繁的母、子联系，使母系单元的凝聚力加强，单元内个体始终聚集在雌性家长的周围，个体间有着不同程度的亲密行为，在很大程度上提高了母系单元适应野生环境的能力（Altmann，1980；Ferrari *et al.*，2009）；母系单元之间个体的交流、成年雌性和成年雄性的团抱等亲密行为、成年雄性的迁入和迁出，均使整个社群内的个体联系和基因交流得以加强。

综上所述，太行山猕猴基于团抱行为的社会联属关系是一个以母系单元为基本单元的网状结构，雄性在整个联属关系中的作用并不明显；单元内的联属关系以母子之间的关系为主；自亚成年期开始，雌性个体在单元内的联属关系逐渐加强，而雄性个体则开始远离单元，最终在成年之后离开单元。这种策略可能正是太行山猕猴在长期社会进化中形成的特有的行为模式和稳定对策。太行山猕猴的社会有着更丰富的结构和联属关系。

致谢：太行山猕猴国家级自然保护区济源管理局愚公分局王永红、孔茂才、侯加富、侯喜全等在生活、数据收集及野外调查中提供极大帮助；美国伊利诺伊大学 Paul A. Garber 教授和西北大学齐晓光博士对论文写作提出中肯建议，谨此一并致谢。

参考文献：

Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods.

Behaviour, **49**: 229 – 267.

Altmann J. 1980. Baboon Mothers and Infants. Cambridge: Harvard University Press.

Anderson J R. 2000. Sleep-related behavioural adaptations in free-ranging anthropoid primates. *Sleep Medicine Reviews*, **4**: 355 – 373.

Bertrand M. 1969. The behavioral repertoire of the stumptail macaque: a descriptive and comparative study. Bibliotheca Primatological. Vol. 11. S. Karger, Basel.

Blomquist G E. 2009. Environmental and genetic causes of maturational differences among rhesus macaque matrilines. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**: 1345 – 1352.

Broom M, Koenig A, Borries C. 2009. Variation in dominance hierarchies among group-living animals: modeling stability and the likelihood of coalitions. *Behavioral Ecology*, **20**: 844 – 855.

Clutton-Brock T H. 1974. Primate social organization and ecology. *Nature*, **250**: 539 – 542.

Cooper M A, Bernstein I S. 2008. Evaluating dominance styles in assamese and rhesus macaques. *International Journal of Primatology*, **29**: 225 – 243.

Davies A G, Oates J F. 1994. Colobine Monkey: Their Ecology Behaviour and Evolution. Cambridge: Cambridge University Press.

de Waal F B M. 1987. Dynamics of social relationships. In: Smuts B, Wrangham R W, Cheney D L, Struhsaker T T, Seyfarth R M eds. Primate Societies. Chicago: University of Chicago Press, 421 – 430.

de Waal F B M. 1989. Peacemaking Among Primates. Massachusetts: Harvard University Press, 89 – 142.

Dittus W. 2004. Demography: a window to social evolution. In: Thierry B, Singh M, Kaumanns W eds. Macaque Societies: A Model for the Study of Social Organization. Cambridge: Cambridge University Press, 87 – 116.

Dunbar R I M. 1988. Primate Social Systems. New York: Comstock Publishing Associates.

Ferrari P F, Paukner A, Ionica C, Suomi S J. 2009. Reciprocal face-to-face communication between rhesus macaque mothers and their newborn infants. *Current Biology*, **19**: 1768 – 1772.

Flack J C, de Waal F B M. 2004. Dominance style, social power, and conflict management: a conceptual framework. In: Thierry B, Singh M, Kaumanns W eds. Macaque Societies: A Model for the Study of Social Organization. Cambridge: Cambridge University Press, 157 – 181.

Fooden J. 2000. Systematic review of the rhesus macaque, *Macaca mulatta* (Zimmermann, 1780). *Fieldiana Zoology*, **96**: 1 – 180.

Goldstein S J, Richard A F. 1989. Ecology of rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in Northwest Pakistan. *International Journal of Primatology*, **10**: 531 – 567.

Guo X B, Wang Z L, Chen J R, Tian J D, Wang B S, Lu J Q. 2011. Winter and spring food habits of *Macaca mulatta tcheliensis* in Taihangshan National Nature Reserve in Henan Province of China. *Chinese Journal of Ecology*, **30** (3): 483 – 488. (in Chinese)

Guo X B, Wang Z L, Tian J D, Lu J Q, Liu J D. 2010. Sleeping site selection by rhesus macaques (*Macaca mulatta tcheliensis*) in Taihangshan National Nature Reserve, Henan Province. *Sichuan Journal of Zoology*, **29**: 849 – 856. (in Chinese)

Hammerschmidt K, Ansorge V, Fischer J, Todt D. 1994. Dusk calling in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*): demand for social shelter. *American Journal of Primatology*, **32**: 277 – 289.

Hill D A. 1987. Social relationships between adult male and female rhesus macaques: I. sexual consortships. *Primates*, **28**: 439 – 456.

Hill D A. 1990. Social relationships between adult male and female rhesus macaques: II. non-sexual affinitive behaviour. *Primates*, **31**: 33 – 50.

Janson C H. 2000. Primate socio-ecology: the end of a golden age. *Evolutionary Anthropology*, **9**: 73 – 86.

Jiang H S, Lian J S, Feng M, Wang J, Li Y H. 1998. Studies on population growth of *Macaca mulatta* at Nanwan, Hainan. *Acta Theriologica Sinica*, **18** (2): 100 – 106. (in Chinese)

Jiang H S, Liu Z H, Yuan X C, Wang H S. 1989. Population structure of rhesus monkeys at Nanwan Peninsula of Hainan Island. *Acta Theriologica Sinica*, **9** (3): 254 – 261. (in Chinese)

Jiang X L, Wang Y X, Ma S L. 1991. Taxonomic revision and distribution of subspecies of rhesus monkey (*Macaca mulatta*) in China. *Zoological Research*, **12** (3): 214 – 247. (in Chinese)

Jolly C J. 2000. Old world monkeys: three decades of development and change in the study of the Cercopithecoidea. In: Whitehead P F, Jolly C J eds. Old World Monkeys. Cambridge: Cambridge University Press, 99 – 132.

Kapsalis E, Berman C M. 1996. Models of affiliative relationships among free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) criteria for kinship. *Behaviour*, **133**: 1209 – 1234.

Kapsalis E. 2004. Matrilineal kinship and primate behavior. In: Chapais B, Berman C M eds. Kinship and Behavior in Primates. Oxford: Oxford University Press, 153 – 176.

Kawai M, Dunbar R, Ohsawa H, Mori U. 1983. Social organization of Gelada Baboons: social units and definitions. *Primates*, **24**: 13 – 24.

Kawai M. 1990. Multi-level societies of primates. In: Kawai M ed. Prehominid Societies: Studies of African Primates. Higashimurayama: Kyoikusha Press, 387 – 417.

Koyama N. 1973. Dominance, grooming and clasped sleeping relationships among bonnet monkeys in India. *Primates*, **14**: 225 – 244.

Li H Q, Zhang Y H, Li B G. 2004. Review on dominance hierarchy of non-human primates. *Acta Theriologica Sinica*, **24** (1): 53 – 60. (in Chinese)

Lu J Q, Hou J H, Wang H F, Qu W Y. 2007. Current status of *Macaca mulatta* in Taihangshan Mountains area, Jiyuan, Henan, China. *International Journal of Primatology*, **28**: 1085 – 1091.

Lü J Q, Lu J Q, Li J Y, Zhang J Y, Qu W Y. 2002. Feeding habits of *Macaca mulatta* in Taihang Mountains. *Chinese Journal of Ecology*, **21** (1): 29 – 31. (in Chinese)

Lu J Q, Wang H F, Xie D M. 2009. Research advances and prospects for *Macaca mualatta tcheliensis* in the Taihangshan Mountains area, China. *Sichuan Journal of Zoology*, **28** (6): 952 – 957. (in Chinese)

Mori U. 1979a. Inter-unit relationship. In: Kawai M ed. Ecological and Sociological Studies of Gelada Baboons. Tokyo: Kodansha Press, 83 – 92.

Mori U. 1979b. Individual relationship within a unit. In: Kawai M ed. Ecological and Sociological Studies of Gelada Baboons. Tokyo: Kodansha Press, 94 – 124.

Ogawa H. 1995. Bridging behavior and other affiliative interactions among male Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). *International Journal of Primatology*, **16**: 707 – 729.

Ogawa H, Takahashi H. 2003. Triadic positions of Tibetan macaques huddling at a sleeping site. *International Journal of Primatology*, **24**: 591 – 606.

Qi X G, Wang M, Zhang P, Wang X W, Kunio Watanabe, Li B G. 2010. Pattern and influencing factors of huddling behavior in golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). *Acta Theriologica Sinica*, **30** (4): 365 – 376. (in Chinese)

Qi X G, Zhang P, Li B G, Kunio Watanabe. 2010. The diversity of polygynous social systems among multi-level societies in non-human primates. *Acta Theriologica Sinica*, **30** (3): 322 – 338. (in Chinese)

Qu W Y, Li Y J, Li X H, Hou J T, Wang F Z. 1989. Priliminary investigation of the rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) at Jiyuan and Taihang mountains in Henan Province. *Journal of Henan Normal University* (Natural Science), **62** (2): 98 – 101. (in Chinese)

Qu W Y, Zhang Y Z, Manry D, Southwick C H. 1993. Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in the Taihang Mountains, Jiyuan County, Henan, China. *International Journal of Primatology*, **14**: 607 – 621.

Reite M, Stynes A J, Vaughn L, Pauly J D, Short R A. 1976. Sleep in infant monkey: normal values and behavioral correlates. *Physiology Behavior*, **16**: 245 – 251.

Seth P K. 2000. Habitat, resource utilization, patterns and determinants of behaviour in rhesus monkeys. *Journal of Human Ecology*, **11**: 1 – 2.

Seyfarth R M. 1976. Social relationships among adult female baboons. *Animal Behaviour*, **24**: 917 – 938.

Southwick C H, Siddiqi M R. 1966. Population changes of rhesus monkeys in India, 1959 to 1965. *Primates*, **7**: 303 – 314.

Spinka M, Newberry R C, Bekoff M. 2001. Mammalian play: training for the unexpected. *Quarterly Review of Biology*, **76**: 1 – 28.

Sterck E H M, Watts D P, van Schaik C P. 1997. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **41**: 291 – 309.

Struhsaker T T. 1967. Social structure among vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Behaviour*, **29**: 83 – 121.

Swedell L. 2002. Affiliation among female in wild hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*). *International Journal of Primatology*, **23**: 1205 – 1226.

Takahashi H. 1997. Huddling relationships in night sleeping groups among wild Japanese macaques in Kinkazan Island during winter. *Primates*, **38**: 57 – 68.

Thierry B, Singh M, Kaumanns W. 2004. Why macaque societies? In: Thierry B, Singh M, Kaumanns W eds. Macaque Societies: A Model for the Study of Social Organization. Cambridge: Cambridge University Press, 3 – 10.

Thierry B. 2004. Social epigenesist. In: Thierry B, Singh M, Kaumanns W eds. Macaque Societies: A Model for the Study of Social Organization. Cambridge: Cambridge University Press, 267 – 294.

Tian J D, Wang Z L, Lu J Q, Guo X B, Liu J D. 2011. PAE coding system-based ethogram of Taihangshan macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*), Jiyuan, Henan Province, China. *Acta Theriologica Sinica*, **31** (2): 125 – 140. (in Chinese)

Tian J D, Wang Z L, Lu J Q, Guo X B, Wang B S. 2011. Social structure of wild *Macaca mulatta* in the Mt. Taihangshan area, Jiyuan, China. *Acta Anthropologica Sinica*, **30** (4): 425 – 436. (in Chinese)

Vandenbergh J G. 1967. The development of social structure in free-ranging rhesus monkeys. *Behaviour*, **29**: 179 – 194.

Wada K, Tokida E, Ogawa H. 2007. The influence of snowfall, temperature and social relationships on sleeping clusters of Japanese monkeys during winter in Shiga Heights. *Primates*, **48**: 130 – 139.

Wittemyer G, Douglas-Hamilton I, Getz W M. 2004. The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Animal Behaviour*, **69**: 1357 – 1371.

Wrangham R W. 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, **75**: 262 – 300.

Wrangham R W. 1987. Evolution of social structure. In: Smuts B, Wrangham R W, Cheney D L, Struhsaker T T, Seyfarth R M eds. Primate Societies. Chicago: University of Chicago Press, 282 – 296.

田军东，王振龙，路纪琪，郭相保，王白石. 2011a. 野生太行山猕猴的社会结构. 人类学学报，**30** (4): 425 – 436.

田军东，王振龙，路纪琪，郭相保，刘金栋. 2011b. 基于 PAE 编码系统的太行山猕猴行为谱. 兽类学报，**31** (2): 125 – 140.

吕九全，路纪琪，李景原，张晋豫，瞿文元. 2002. 太行山猕猴的食性. 生态学杂志，**21** (1): 29 – 31.

齐晓光，王铭，张鹏，王晓卫，渡边邦夫，李保国. 2010. 秦岭川金丝猴个体间团抱模式及其影响因素. 兽类学报，**30** (4): 365 – 376.

齐晓光，张鹏，李保国，渡边邦夫. 2010. 非人灵长类重层社会中一雄多雌体系的分化. 兽类学报，**30** (3): 322 – 338.

江海声，刘振河，袁喜才，王韩生. 1989. 海南岛南湾猕猴种群结构研究. 兽类学报，**9** (3): 254 – 261.

江海声，练健生，冯敏，王骏，李艳红. 1998. 海南南湾猕猴种群增长的研究. 兽类学报，**18** (2): 100 – 106.

李宏群，张育辉，李保国. 2004. 非人灵长类社会等级现象的研究进展. 兽类学报，**24** (1): 53 – 60.

宋朝枢，瞿文元. 1996. 太行山猕猴自然保护区科学考察集. 北京：中国林业出版社.

张荣祖，陈立伟，瞿文元，柯利思. 2002. 中国灵长类生物地理与自然保护：过去、现在与未来. 北京：中国林业出版社.

张鹏，渡边邦夫. 2009. 灵长类的社会进化. 广州：中山大学出版社，181 – 200.

郭相保，王振龙，田军东，路纪琪，刘金栋. 2010. 河南省太行山自然保护区猕猴夜宿地选择研究. 四川动物，**29**: 849 – 856.

郭相保，王振龙，陈菊荣，田军东，王白石，路纪琪. 2011. 河南太行山自然保护区猕猴冬春季食性分析. 生态学杂志，**30** (3): 483 – 488.

蒋学龙，王应祥，马世来. 1991. 中国猕猴的分类及分布. 动物学研究，**12** (3): 214 – 247.

路纪琪，王好峰，谢东明. 2009. 太行山猕猴研究进展与展望. 四川动物，**28** (6): 952 – 957.

瞿文元，李延娟，李晓海，侯加庭，王凤忠. 1989. 河南济源太行山猕猴初步调查. 河南师范大学学报（自然科学版），**62** (2): 98 – 101.

兽类学报 Acta Theriologica Sinica 兽类学报 Acta Theriologica Sinica 兽类学报 Acta Theriologica Sinica 兽类学报