



秦岭川金丝猴单元内成年雌性的等级关系与交配竞争

贺海霞^{①†}, 赵海涛^{①②†}, 齐晓光^①, 王晓卫^②, 郭松涛^①, 纪维红^{②③}, 王程亮^②, 魏玮^①, 李保国^{①②*}

① 西北大学生命科学学院, 西安 710069;

② 陕西省科学院动物研究所, 西安 710032;

③ Institute of Natural Resources, Massey University, Albany, Auckland 1311, New Zealand

† 同等贡献

* 联系人, E-mail: baoguoli@nwu.edu.cn

2012-03-17 收稿, 2012-06-21 接受

国家自然科学基金重点项目(31130061)、国家自然科学基金(30970444, 30970168, 30970379)、陕西省科学院基础应用研究专项(2010K-08)、陕西省科学院重点基金项目(2012K-01)、“西部之光”人才培养计划(2011DF05)、教育部博士点项目新教师基金(20106101110005)和日本 COSMO 石油环保卡基金(2005-2012)资助

摘要 在大部分非人灵长类物种中, 不仅雄性的等级关系能够反映个体的资源竞争情况, 而且雌性等级亦可以如此, 且对社会群体的稳定发挥着更为重要的作用. 本研究选取秦岭北坡中段陕西周至国家级自然保护区内玉皇庙村的 1 个人工投食川金丝猴群作为研究对象, 2009 年 9 月~2010 年 6 月对成年雌性个体的取代行为和交配竞争现象进行了野外数据的收集. 本研究初次选用取代行为标准对单元内的雌性等级进行判定. 研究期间, 收集到单元内雌性个体的取代行为共 1223 次, 交配行为 316 次. 结果表明, 雌性个体间的竞争性取代行为的发生频率较低(平均发生频率为 0.22 次 h^{-1}); 目标单元内成年雌性等级的判定结果为: $YL > DBC > YCM > XBC > BD(JB \text{ 单元}), XHW > JG > DT(JZT \text{ 单元}), QQ > TM > HF(PK \text{ 单元}), SK > TH > WM(LB \text{ 单元})$; 并证实在个体的社会性交往中, 繁殖雄性更倾向于选取与高等级雌性进行交配; 相对于单元内低等级雌性而言, 高等级个体在交配竞争中更容易取胜($P < 0.05$). 基于本研究结果, 我们对成年雌性个体的社会关系有了更深一步的认识, 并对单元内不同等级雌性的交配策略及方式做了初步了解.

关键词

川金丝猴
雌性等级
取代行为
交配竞争
生殖

营群体生活的非人灵长类物种中, 个体间存有的优势等级关系在社会性交往过程中发挥着基础性作用^[1,2]. 等级关系通常被定义为在优势资源相对匮乏、竞争压力较为严峻的情况下, 某一特定个体在竞争性冲突中通常能够获胜, 促使单元内其他个体一贯呈现出屈服行为的现象, 此种社会关系不仅可以对群体的社会组织结构进行直接描述^[3], 而且还可以对个体的资源性竞争优先权进行估测^[4]. 目前, 等级关系作为 1 种自我调节机制被广泛接受. 由于灵长类物种中的每个个体均能对复杂社会关系网络中的自身状况进行识别, 并默默遵守着自身的社会地位, 因

而等级的存在有利于降低不必要竞争行为的发生, 促进个体间友好性社会交往的维持, 最终有利于群体社会组织的稳定^[5].

近年来, 在灵长类的大量研究中, 雄性等级关系一直以来备受关注. 因其生理状况和社会角色的独特性引致个体间的竞争尤为激烈, 导致部分物种的雄性个体间会形成明显的等级关系, 甚至达到专制的地步. 但由于雌性个体间的社会交往较为友好, 竞争没有雄性激烈, 因而雌性等级关系表现得较为缓和^[6]. Walters 和 Seyfarth^[6]指出, 雌性个体间等级关系的线性程度一般较弱, 尤其是在高容忍性的灵长

引用格式: 贺海霞, 赵海涛, 齐晓光, 等. 秦岭川金丝猴单元内成年雌性的等级关系与交配竞争. 科学通报, 2013, 58: 1513–1519

英文版见: He H X, Zhao H T, Qi X G, et al. Dominance rank of adult females and mating competition in Sichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) in the Qinling Mountains, China. Chin Sci Bull, 2013, 58: 2205–2211, doi: 10.1007/s11434-012-5649-2

类物种中,其雌性等级关系表现得更为宽松,甚至是潜在、隐性的.生殖偏倚理论认为,雌性等级影响着个体优势资源的收益情况^[7],其中交配机会是度量个体优势收益的一种重要指标,但最终又受到雌性等级的制约;等级关系能够反映个体间社会交往活动的频率及强度,包括优势食物资源和交配机会的竞争等^[7].另外,在存有雌性等级的一雄多雌制灵长类物种中,高等级雌性个体更容易受到单元内繁殖雄性的青睐,能够获得更多的交配机会及生殖收益,影响着低等级个体交配机会的获取^[8~11].但对于绝大多数物种来说,正是由于雌性等级的宽松性,使得高等级的雌性并不能完全占有优势资源,因而低等级个体在交配竞争过程中依然有取胜的可能^[8~11].

雌性等级关系往往因物种社会结构的不同而呈现出不同的模式.例如,在具有专制属性的多夫多妻制物种中高等级雌性垄断占有优势资源,雌性等级表现得较为专制.而在高容忍性的叶猴中雌性可以共享优势资源,个体间的等级关系则较为宽松.随着社会体系的进化,雌性等级呈现出更为复杂的机制和功能.然而重层社会是社会体系进化最为复杂和完善的结构模式,是指由多个家庭单元彼此结合,不再排斥形成的1个群体^[12],其基本组成单位为一雄多雌社会单元(OMUs),研究证实这种社会结构仅存在于狮尾狒(gelada baboon)、埃及狒(hamadryas)和我国的金丝猴(snub-nosed monkeys)^[12].其中,有关雌性等级在前2个物种中的研究较为完善,狮尾狒的成年雌性在单元间从不迁移,留在本单元内生殖,致使雌性个体间具有较强的母系关系,从而形成亲缘联盟,促使雌性等级的形成,同时也充分证明高等级雌性更容易获得交配机会^[13].而埃及狒的雌性个体总是在单元间发生迁移,雌性个体间联系不紧密,交往较为稀少,分别与繁殖雄性保持独特而亲密的联系,因而雌性个体间不存在等级关系^[12~14].但是,到目前为止在金丝猴物种中的相关研究却涉猎较少^[12].

川金丝猴作为重层社会物种中的1种,其社群结构是由全雄群(AMUs)和数个家庭单元(OMUs)共同构成,其中家庭单元一般是由1只繁殖雄性和数只成年雌性及其后代共同构成,雌性个体在单元间的迁移频率虽然较埃及狒低,但在野外仍能观察到此种现象的发生.在资源匮乏、竞争压力较大的环境下,单元内成年雌性个体间常有低强度的冲突行为发生

(包括攻击行为和屈服行为)^[15],早期曾对攻击行为按其强弱的不同分为咬、抓打、驱赶、威吓和取代等5种^[16].在川金丝猴物种中,有关雄性个体的等级关系曾依据强度较大的攻击行为作为指标进行过判定,但对于雌性个体而言,由于其个体间很少发生高强度的冲突行为,而更多地表现为高容忍性的交往方式,因而在进行雌性等级的判定时可能会使其丧失有效性^[16].本研究初步推测利用曾成功应用于判定其他灵长类物种等级的取代行为标准可以对川金丝猴的雌性等级进行确立,从而有效地代替攻击屈服行为判定指标^[17~19].

基于前期对川金丝猴社会结构和社会关系的了解,本研究针对雌性等级与交配竞争做了如下推测:首先,在存有雌性迁移的群体中,个体间的社会交往频率较低,从而造成雌性个体间取代行为频率的降低^[12],由此初步推测川金丝猴雌性个体间取代行为的发生频率应较低.其次,即便是在资源较为丰富的野生自然条件下,由于取代行为依然存在并曾成功应用于其他灵长类雌性等级的判定^[20,21],因而我们预测仅凭取代行为判定标准可以对我们所研究的这群人工投食川金丝猴单元内的雌性等级进行确立.再者,普遍认为高等级雌性拥有较高的生殖潜力,容易吸引繁殖雄性获取交配机会,影响单元内其他雌性的交配策略^[22~24],因而我们推测川金丝猴单元内高等级雌性相对于低等级个体而言,应能获得更高的交配收益.

本研究的主要目标为:(1)通过取代行为标准判定川金丝猴家庭单元内成年雌性的等级关系;(2)验证雌性等级对交配竞争的影响;(3)初步探讨单元内雌性个体的交配竞争策略.

1 材料与方法

(i) 研究地点和对象.研究地点位于秦岭北坡中段陕西周至国家级自然保护区内的玉皇庙村(108°14'~108°14'E, 33°45'~33°50'N),海拔1400~2890 m,植被组成为落叶阔叶林(1400~2200 m)、针阔混交林(2200~2600 m)和针叶林(2600 m以上)^[25].在研究地区生活有2群川金丝猴,以三岔河为界,1群主要在西梁活动称为西梁猴群,另1群主要在东梁一带活动称为东梁猴群^[25].

我们选取了西梁猴群中的4个家庭单元作为研究对象,共有14只成年雌性、4只雄性、7只婴猴和

数只亚成年及青少年个体组成(表 1)。通过投食,我们可以近距离观察(0.5~50 m),能够根据个体大小、头斑、背毛等身体特征对成年个体进行识别。

(ii) 投食。投食点位于玉皇庙西梁贡泥沟内的三岔口,面积为 15m×30 m 的一片沟心开阔地。野外观察期间,每天早晨均能在工作人员的帮助下将猴子围拢在投食区域,以便能按时在 10:00 开始数据收集。以苹果、萝卜和玉米为诱饵(比例 1:3:1),每天分 3 次投食,时间分别为 9:00, 12:00 和 14:00,每天的投食量是 200 g/猴子,远少于猴子的食物日消化需求量^[26,27]。每当取食结束,猴子会离开投食区自由活动^[28,29]。

(iii) 数据收集。野外观察时间为 2009 年 9 月~2010 年 6 月,有效观察共 113 天,每天 10:00~16:00,平均 6 h。主要采用焦点动物取样法和全事件记录法对雌性个体间的取代行为和交配行为进行观察和记录,避免相关行为记录的疏漏。取代行为被定义为某一个体主动接近另一个体,当它们间的距离小于 1 m 时,后者被迫离开的现象,包括位置上的取代(supplanting)和回避(avoidance)^[30]。每个观察日我们会选取其中 1 个家庭单元作为目标单元,单元内的所有成年雌性作为焦点动物进行观察,保证每个家庭单元的有效观察时间基本一致,雌性等级可以根据收集到的取代行为进行判定^[31]。

(iv) 数据分析。首先将收集的单元内成年雌性个体间的取代行为次数等价转化为比率,即取代行为比率 = 取代行为的发起次数/取代行为发生的总次数,然后录入行为矩阵表中,将发起者以列进行排列,接受者以行进行录入,调整个体间的顺序,使数值尽可能落在对角线的右上侧,此时得出的排列顺序可以用于判定个体间的等级关系^[32]。

另外,运用 Spearman 等级相关非参数检验对雌性等级与交配频率进行统计,验证其相关性。

2 结果

2.1 成年雌性等级

在野外 113 天的有效观察期间,没有发现雌性个体在单元间迁移。共收集到取代行为 1415 次,其中 1223 次发生在单元内的成年雌性个体间;而剩下的 192 次是发生在单元间,此部分数据不予采用。本研究我们只采用 1223 次取代行为进行等级判定,其中每个目标单元取代行为的发生次数分别为:JB 单元 416 次;JZT 单元 210 次;PK 单元 345 次;LP 单元 252 次。

结果证实,川金丝猴物种的成年雌性个体间的取代行为发生频率较低(平均发生频率为 0.22 次 h⁻¹);目标单元内的雌性等级关系分别为(表 2):YL > DBC > YCM > XBC > BD(JB 单元);XHW > JG > DT(JZT 单元);QQ > TM > HF(PK 单元);SK > TH > WM(LP 单元)。另外,我们野外数据收集过程中发现最高等级雌性并不总是取代单元内的最低等级个体。例如,JB 单元内的 YL 取代 BD 的次数($n = 28$)并不比 YL 取代 XBC 的次数($n = 56$)高(表 2)。

2.2 雌性等级与交配竞争

研究期间,共收集交配行为 316 次,其中 JB 单元发生 104 次(0.15 次 h⁻¹);JZT 单元 72 次(0.11 次 h⁻¹);PK 单元 65 次(0.10 次 h⁻¹);LP 单元 75 次(0.11 次 h⁻¹) (表 2)。并证实雌性等级(雌性等级以数字编号的形式进行排列,最高等级记为 1,最低等级记为 5)与交配频率(研究期间目标单元内共 14 只成年雌性)之间存有正相关性($-1 < r_s = -0.879 < 0$; $P_{JB, JZT, LP, PK} < 0.05$),意味着高等级雌性比低等级个体获取更多的交配机会($P < 0.05$)(表 3, 图 1)。

3 讨论

本研究证实,川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)

表 1 4 个目标单元的组成信息^{a)}

主雄	LP	JB	PK	JZT
成年雌性	WM, SK, TH	YL, YZM, BD, DBC, XBC	HF, TM, QQ	JG, XHW, DT
亚成年	XH, XB, XD, XF, XM, XW, GG	NY, X ₁ Y ₁ , XK, XY, GY, GXC	GF, GS, J3.5 年, J2.0 年	J3.5 年, J3.5 年, J3.5 年
青少年	Y ₁ M ₁ , YH, YW, ♂	YD, YDC, YM	YQ, YT	
婴猴		H ₁ Y ₁ , HYM, HDC, HY	H ₁ F ₁	HG, HD
个体总数	14	19	11	9

a) 单元是以主雄的名字进行命名

表 2 研究期间 4 个目标单元内成年雌性个体间的取代行为矩阵表和交配频率^{a)}

发起者/ 接受者	YL	DBC	YCM	XBC	BD	总数JB	SK	TH	WM	总数LP	XHW	JG	DT	总数JZT	QQ	TM	HF	总数PK
YL	\	1.000 [▲] (56)	0.929 (52)	1.000 (56)	1.000 (28)	192	7	6	5		8	3	4		-	2	2	
DBC	0	\	1.000 (44)	1.000 (48)	1.000 (16)	108	6	1	1		3	3	-		-	-	2	
YCM	0.061 (4)	0	\	0.938 (45)	1.000 (36)	85	1	1	-		1	3	-		-	3	-	
XBC	0	0	0.062 (3)	\	0.857 (24)	27	-	-	2		1	2	2		-	-	1	
BD	0	0	0	0.143 (4)	\	4	-	-	-		-	-	-		-	-	-	
总数 _{in}	4	56	99	153	104	416												
SK	-	-	-	3	4		\	0.949 (111)	0.944 (68)	179	1	-	3		-	4	4	
TH	-	-	-	1	3		0.051 (6)	\	1.000 (63)	69	-	2	4		1	3	4	
WM	-	-	-	-	-		0.056 (4)	0	\	4	-	-	1		-	-	-	
总数 _{LP}							10	111	131	252								
XHW	1	-	-	3	7		2	-	3		\	0.969 (93)	1.000 (30)	123	5	7	5	
JG	-	-	-	-	3		-	-	5		0.031 (3)	\	0.940 (79)	82	1	1	6	
DT	-	-	-	-	-		-	-	2		0	0.060 (5)	\	5	-	5	1	
总数 _{JZT}											3	98	109	210				
QQ	-	-	-	-	5		-	-	1		-	4	-		\	1.000 (135)	0.963 (130)	265
TM	-	-	1	-	3		1	-	3		-	-	1		0	\	0.853 (64)	64
HF	-	-	-	1	-		-	-	4		-	-	3		0.037 (5)	0.147 (11)	\	16
总数 _{PK}															5	146	194	345
交配频率	0.071	0.041	0.012	0.024	0.006		0.058	0.040	0.013		0.049	0.040	0.018		0.038	0.029	0.028	

a) 本表中, 取代行为次数共 1 415 次, 其中 1 223 次发生在目标单元内的成年雌性个体间, 位于表中虚线标识的区域; 剩余的 192 次发生在不同单元的雌性间, 此部分数据本研究未用于分析. ▲, 取代行为比率 = 取代行为的发起次数/单元内取代行为发生的总次数. ●, 括号内的数值记为单元内 2 个个体之间取代行为发生的次数. -, 不同单元的个体间未曾发现有取代行为发生.

表 3 目标单元内雌性等级与交配之间的相关系数 r_s 和 P 值

	JB 单元	JZT 单元	PK 单元	LP 单元
相关系数 r_s 值	-0.900	-1.000	-1.000	-1.000
P 值	0.037	0.000	0.000	0.000

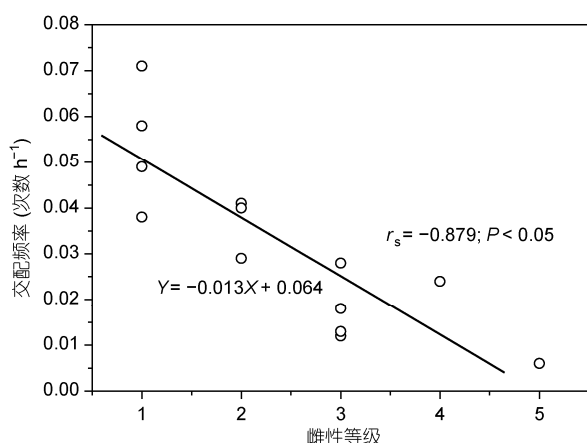


图 1 雌性等级与交配频率间的相关性

雌性等级(雌性等级按顺序进行排列, 最高等级记为 1, 最低等级记为 5)与交配频率间存有正相关性, 即高等级雌性与低等级雌性相比能够获取更多的交配机会

物种中的成年雌性等级与交配竞争间存有正相关性, 这与其他叶猴的研究结果类似^[33]; 单元内成年雌性个体间取代行为发生频率较低, 表明川金丝猴雌性个体间的社会交往行为较为友好。但是, 当交配竞争发生时, 高等级雌性与低等级个体依然会表现出行为差异性, 高等级个体可以获取更多的交配机会。

与其他叶猴类似^[29], 川金丝猴的成年雌性个体间很少发生高强度的攻击行为, 取而代之常以和声音警告的形式为主^[34,35]。与托马斯叶猴(*Presbytis thomasi*: 发生频率为 1.20 次 h^{-1} ^[33])和黑白疣猴(*Colobus polykomos*: 0.70 次 h^{-1} ^[36])等物种个体间的攻击-屈服行为发生频率相比, 川金丝猴单元内雌性间的发生频率相对较低。早期有关笼养川金丝猴研究也曾证实, 川金丝猴物种为相对温和的物种, 等级制度较为宽松: 高等级个体并未达到垄断占有优势资源的程度, 低等级个体同时享有获取优势资源的机会^[37]。一般认为攻击频率低可能意味着等级制度不存在或者呈现隐性^[38,39], 但经过本研究证实川金丝猴成年雌性个体的等级关系依然存在。类似的观察结果在其他灵长类物种中也曾有发现, 如黑猩

猩^[40-42]。

虽然我们还未曾证实雌性等级是影响个体间社会关系的决定性因素, 但是它确实在雌性个体的整个生活史上发挥着一定的作用。不同等级的雌性个体可能拥有不同形式的社会关系, 一定程度上, 交配行为亦受到雌性等级的影响。但是, 雌性等级又受到其他至少 2 种因素的影响: 首先, 雌性等级可能受亲缘关系的影响, 从优势行为矩阵表可以发现虽然有些雌性个体较为年轻但却拥有较高的等级地位。例如, JB 单元内的 DBC 与 XBC 相比较为年轻, 但其等级地位却高于 XBC, 据亲缘关系鉴定 DBC 为最高等级 YL 的后代。其次, 雌性个体的等级可能与年龄有关。普遍认为年龄大的雌性要比年青的成年个体拥有更多的社会经验, 能迅速、有效地获取优势资源。但是, 不幸的是至今我们仍缺少对成年雌性的系统研究, 致使雌性等级与亲缘关系和年龄相关性问题的研究仍未能取得进展。此外, 由于雌性等级是一种复杂的社会性现象, 受诸多不明因素的影响, 因而为了阐明川金丝猴雌性等级的特征与性状还需要做进一步的研究。

在一雄多雌制灵长类物种中, 雌性等级的存在不仅可以对个体的交配收益情况进行预测, 而且有利于维持社会群体的稳定^[43]。高等级雌性个体一般具有较强的吸引力, 能够获取与繁殖雄性更多交往和交配的机会^[43]。另外, 尽管生殖偏倚理论最早是针对昆虫和鸟类提出的^[7,11], 并且等级关系最早也仅是在哺乳动物的社会结构中依据攻击行为判定标准得到证实^[20,21,44], 但近些年相关研究在灵长类物种中逐渐受到广泛关注^[45]。本研究证实川金丝猴物种同样存在此种现象: 高等级雌性更容易受到繁殖雄性的青睐, 可以获取较多的交配机会^[43]。本结果与同样拥有重层社会结构的狮尾狒的观察结果具有一致性^[13], 亦与生殖偏倚理论的部分内容相吻合。依据雌性的等级关系, 不仅可以推测不同等级个体的交配机会获取情况, 而且还可以初步猜测高等级雌性可能会对单元内低等级个体的交配策略产生影响。

由于川金丝猴单元内成年雌性个体间常表现为友好型的交往行为, 很少有强攻击行为的发生, 因而在野生资源较为优越的条件下个体间可以分享优势资源。即便在优势资源匮乏、竞争压力较为严峻不能共享优势资源的条件下, 低等级雌性为了达到获取

优势资源的目的会在单元间发生迁移,从而进一步降低了雌性个体的竞争程度.这与早期研究结果基本一致:川金丝猴单元内成年雌性个体间的敌对程度较低,属于温和、容忍性物种^[16].与其他叶猴相比,虽然川金丝猴的雌性个体全年均可以与繁殖雄性进行交配(即便是生殖季节),但野外观察发现新生婴猴的出生时间有明显差异,由此我们初步推测交配行为可能是判定生殖早晚及成功与否的一个重要指标.另外,在本研究结果证实交配机会与雌性等级之间存有正相关性的基础之上,我们进一步猜测生殖行

为在一定程度上可能会受到雌性等级的制约.但是,由于生殖受诸多因素的影响^[46],因而为了阐明川金丝猴的雌性等级、交配与生殖的相关性,还需要做更深入的研究.

综上所述,本研究结果支持早期预测.首先,在我们研究的这群川金丝猴中,雌性等级是存在的,但其形式较为宽松;其次,雌性等级与交配竞争间存有正相关性,正是这种相关性影响着雄性个体的交配选择;最后,高等级雌性更容易获得交配机会,影响着低等级个体的交配选择策略.

致谢 感谢周至国家级自然保护区的全力配合;感谢各位向导给予的支持与协助;感谢赵大鹏博士后、张剑博士、黄康博士、杨斌、付卫伟、张东、吴琳琳和张红阳等在野外研究工作中的协助及对本文提出的宝贵意见.

参考文献

- 1 Maslow A H. The role of dominance in the social and sexual behavior of infrahuman primates. *J Genet Psychol*, 1934, 48: 261–277
- 2 Zuckerman S. *The Social Life of Monkeys and Apes*. New York: Harcourt Brace & Co, 1932
- 3 Pereira M E, Kaufman R, Kappeler P M, et al. Female dominance does not characterize all of the Lemnidae. *Folia Primatol*, 1990, 55: 96–103
- 4 Wilson E O. *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 1975
- 5 de Waal F B M. Dominance 'style' and primate social organisation. In: Staden V, Foley R A, eds. *Comparative Socioecology*. Oxford: Blackwell, 1989. 243–263
- 6 Walters J R, Seyfarth R M. Conflict and cooperation. In: Smuts B B, Cheney D L, Seyfarth R M, et al., eds. *Primate Societies*. Chicago, IL: University of Chicago Press, 1987. 306–317
- 7 Emlen S T. The evolution of helping. I. An ecological constraints model. *Am Nat*, 1982, 119: 29–39
- 8 Emlen S T. The evolution of helping. II. The role of behavioral conflict. *Am Nat*, 1982, 119: 40–53
- 9 Emlen S T. Benefits, constraints and the evolution of the family. *Trends Ecol Evol*, 1994, 9: 282–285
- 10 Vehrencamp S L. A model for the evolution of 'despotic' versus 'egalitarian' species. *Anim Behav*, 1983, 31: 667–682
- 11 Reeve H K, Keller L. Partitioning of reproduction in mother–daughter versus sibling associations: A test of optimal skew theory. *Am Nat*, 1995, 145: 119–132
- 12 齐晓光, 张鹏, 李保国, 等. 非人灵长类重层社会中一夫多妻制体系的分化. *兽类学报*, 2010, 30: 365–376
- 13 Kawai M. *Ecological and Sociological Studies of Gelada Baboons*. Tokyo: Kodansha Limited, 1979
- 14 van Schaik C P. The ecology of social relationships amongst female primates. In: Standen V, Foley R A, eds. *Comparative Socioecology. The Behavioral Ecology of Humans and Other Mammals*. Oxford: Blackwell, 1989. 195–218
- 15 Zhang P, Watanabe K, Li B G. Female social dynamics in a provisioned free-ranging band of the Sichuan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*) in the Qinling Mountains, China. *Am J Primatol*, 2008, 70: 1–10
- 16 李保国, 李宏群, 赵大鹏, 等. 秦岭川金丝猴一个投食群等级关系的研究. *兽类学报*, 2006, 26: 18–25
- 17 Bygott J D. Agonistic behavior, dominance and social structure in wild chimpanzees of the Gombe National Park. In: Hamburg D A, McCown E R, eds. *The Great Apes*. Menlo Park, CA: Benjamin/Cummings, 1979. 405–427
- 18 de Waal F B M. Exploitative and familiarity-dependent support strategies in a colony of semi-free living chimpanzees. *Behaviour*, 1978, 66: 268–311
- 19 Noe R, de Waal F B M, van Hooff J. Types of dominance in a chimpanzee colony. *Folia Primatol*, 1980, 34: 90–110
- 20 Bernstein I S. Dominance: The baby and the bathwater. *Behav Brain Sci*, 1981, 4: 419–457
- 21 Drews C. The concept and definition of dominance in animal behavior. *Behaviour*, 1993, 125: 283–313
- 22 Berenstein L, Wade T D. Intrasexual selection and male mating strategies in baboons and macaques. *Int J Primatol*, 1983, 4: 201–235
- 23 Robinson J G. Intrasexual competition and mate choice in primates. *Am J Primatol*, 1982, 1: 131–144

- 24 Shively C, Smith D G. Social status and reproductive success of male *Macaca fascicularis*. *Am J Primatol*, 1985, 9: 129–135
- 25 Li B G, Chen C, Ji W H, et al. Seasonal home range changes of the golden snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*) in Qinling Mountains of China. *Folia Primatol*, 2000, 71: 375–386
- 26 Qi J F. The feed and reproduction of the Sichuan snub-nosed monkeys. In: Chen F G, ed. *Progress in the Study of Sichuan Snub-nosed Monkeys*. Xi'an: Northwest University Press, 1989. 287–292
- 27 Li B G, Zhao D P. Copulation behavior within one-male groups of wild *Rhinopithecus roxellana* in the Qinling Mountains of China. *Primates*, 2007, 48: 190–196
- 28 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: 727–735
- 29 齐晓光, 李保国, Chia L T, 等. 秦岭川金丝猴群在非移动时的空间结构. *动物学报*, 2004, 50: 697–705
- 30 Zhang P, Watanabe K, Li B G, et al. Dominance relationship among one-male units in a provisioned free-ranging band of the Sichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) in the Qinling Mountains, China. *Am J Primatol*, 2008, 70: 634–641
- 31 de Vries H. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Anim Behav*, 1995, 50: 1375–1389
- 32 Rowell T E. The concept of social dominance. *Behav Biol*, 1974, 131–154
- 33 Sterck E H M, Steenbeek R. Female dominance relationships and food competition in the sympatric Thomas langur and Long-tailed macaque. *Behaviour*, 1997, 134: 749–774
- 34 李保国, 张鹏, 渡边邦夫, 等. 川金丝猴的相互理毛行为是否具有卫生功能. *动物学报*, 2002, 48: 707–715
- 35 Zhang J, Zhao D P, Li B G. Postconflict behavior among female *Rhinopithecus roxellana* within one-male units in the Qinling Mountains, China. *Curr Zool*, 2010, 56: 222–226
- 36 Korstjens A H, Sterck E H M, Noe R. How adaptive or phylogenetically inert is primate social behavior? A test with two sympatric colobines. *Behaviour*, 2002, 139: 205–225
- 37 Ren R M, Qi H, Liang B, et al. The reconciliation behavior of golden monkeys *Rhinopithecus roxellana* in small breeding groups. *Primates*, 1991, 32: 321–327
- 38 Isbell L A, Young T P. Ecological models of female social relationships in primates: Similarities, disparities and some directions for future clarity. *Behaviour*, 2002, 139: 177–202
- 39 Koenig A. Competition for resources and its behavioral consequences among female primates. *Int J Primatol*, 2002, 23: 759–783
- 40 Goodall J. *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1986
- 41 Nishida T. The social structure of chimpanzees of the Mahale Mountains. In: Hamburg D A, McCown E R, eds. *The Great Apes*. Menlo Park, CA: Benjamin/Cummings, 1979. 73–122
- 42 Nishida T, Hosaka K. Coalition strategies among adult male chimpanzees of Mahale Mountains, Tanzania. In: McGrew W C, Marchant L F, Nishida T, eds. *Great Ape Societies*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1996. 114–134
- 43 David F, Peter S. Dominance and the social behavior of adult female bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Primates*, 1981, 22: 368–378
- 44 Hand J L. Resolution of social conflicts: Dominance, egalitarianism, spheres of dominance and game theory. *Q Rev Biol*, 1986, 61: 201–220
- 45 李保国, 赵大鹏. 雌性秦岭金丝猴的多次交配行为. *科学通报*, 2005, 50: 1052–1054
- 46 Harcourt A H. Dominance and fertility among female primates. *J Zool*, 1987, 213: 471–487