



兽类学报

ACTA THERIOLOGICA SINICA

太行山猕猴的交配行为参数与模式

何民强, 田军东, 李文韬, 路纪琪

引用本文:

何民强, 田军东, 李文韬, 路纪琪. 太行山猕猴的交配行为参数与模式[J]. 兽类学报, 2024, 44(1): 77–84.

HE Minqiang, TIAN Jundong, LI Wentao, LU Jiqi. The parameters and pattern of copulation behaviors in Taihangshan macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*), Jiyan, China[J]. *Acta Theriologica Sinica*, 2024, 44(1): 77–84.

相似文章推荐 (请使用火狐或IE浏览器查看文章)

Similar articles recommended (Please use Firefox or IE to view the article)

白马雪山自然保护区响古箐滇金丝猴的交配行为

Mating behavior of Yunnan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) at Xiangguqing in Baimaxueshan National Nature Reserve, Yunnan, China

兽类学报. 2016, 36(1): 1–14 <https://doi.org/10.16829/j.slxb.201601001>

扩散或不扩散: 雄性太行山猕猴繁殖成功比较研究

To disperse or not to disperse: male reproductive success in free-ranging Taihangshan macaques

兽类学报. 2018, 38(3): 260–266 <https://doi.org/10.16829/j.slxb.150122>

雄性川金丝猴对雌性的受孕认知与等级识别

Recognition of female fertilization and social rank by male golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*)

兽类学报. 2019, 39(3): 227–233 <https://doi.org/10.16829/j.slxb.150228>

繁殖一育幼期雌性大熊猫的空间利用与活动模式特征

Spatial utilization and activity pattern characteristics of a giant panda during the reproduction-rearing period

兽类学报. 2019, 39(4): 421–430 <https://doi.org/10.16829/j.slxb.150325>

雄性短尾猴维持临时配偶关系的行为适应性

Behavioral adaptability for maintaining consortship in male Tibetan macaques (*Macaca thibetana*)

兽类学报. 2020, 40(1): 19–26 <https://doi.org/10.16829/j.slxb.150296>

太行山猕猴的交配行为参数与模式

何民强^{1,2} 田军东^{1,2} 李文韬^{1,2} 路纪琪^{1,2*}

(1 郑州大学生命科学学院, 郑州 450001) (2 郑州大学生物多样性与生态学研究所, 郑州 450001)

摘要: 生存和繁衍是动物的本能, 交配则是营有性繁殖动物成功繁殖的前提, 亦是自然选择和性选择的重要作用环节。由于在自然条件下较难观察交配行为, 故而相对缺乏有关野生动物交配行为的量化分析。本研究以济源五龙口地区的太行山猕猴 (*Macaca mulatta tcheliensis*) WLK-1A 群为对象, 利用焦点动物取样法, 采集了太行山猕猴交配行为数据, 并对其进行了量化分析, 进而与近缘物种作了比较。研究结果显示, (1) 太行山猕猴的交配前行为以社会理毛为主 (49.8%), 且多由雌性发起 (61.8%); (2) 太行山猕猴的交配模式属于多次爬跨射精型, 一次完整的交配过程包括 12 个爬跨回合和 1 次射精, 持续时长平均为 (719.4 ± 43.3) s; (3) 交配后行为以社会理毛 (19.4%) 和休息 (18.1%) 为主, 雌雄个体交配关系可持续平均 (2.1 ± 2.03) d; (4) 猕猴属 (*Macaca*) 物种的交配参数存在种间差异, 交配模式与系统发育关系和分类群组基本吻合, 但与社会风格关系不甚明显。本研究结果为全面理解猕猴属物种的繁殖生态学特征提供了基础数据。

关键词: 太行山猕猴; 交配; 多次爬跨射精; 猕猴属; 行为模式

中图分类号: Q958.12

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2024) 01-0077-08

The parameters and pattern of copulation behaviors in Taihangshan macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*), Jiyuan, China

HE Minqiang^{1,2}, TIAN Jundong^{1,2}, LI Wentao^{1,2}, LU Jiqi^{1,2*}

(1 School of Life Sciences, Zhengzhou University, Zhengzhou 450001, China)

(2 Institute of Biodiversity and Ecology, Zhengzhou University, Zhengzhou 450001, China)

Abstract: Survival and reproduction are the nature of animals, and copulation is the key process of sexually reproducing animals, which could be shaped by natural selection and sexual selection. However, it is difficult to observe copulation in the wild, and therefore there is lack of quantitative analyses of wildlife's copulation. In this study, a troop of free-ranging Taihangshan macaques (*Macaca mulatta tcheliensis*) was assigned as the study object, and the data of copulation was collected through focal-animal sampling and analyzed within the *Macaca* genus. The results showed that, (1) the social grooming (49.8%) was the dominant pre-copulation behavior and initiated by adult females (61.8%); (2) a copulation cycle was composed of 12 mounting bouts and a successful ejaculation, lasting (719.4 ± 43.3) s on average, and the copulation pattern of Taihangshan macaque could be classified as multiple-mount-to-ejaculation pattern; (3) social grooming (19.4%) and resting (18.1%) were the main behaviors during the post-copulation period, and the copulation bond could last (2.1 ± 2.03) d; (4) the copulation patterns of used macaque species were consistent with the phylogenetic relationship and the traditional taxonomic classification rather than with social style, while the copulatory parameters varied among species. This study quantitatively analyzed the copulatory behaviors, and the copulation patterns of macaque species were relatively conserved according to the phylogenetic relationship and traditional taxonomic classification.

Key words: *Macaca mulatta tcheliensis*; Copulation; Multiple-mount-to-ejaculation; *Macaca*; Behavioral pattern

生存与繁衍是动物的本能, 尽管多样的无性繁殖方式产生“新个体”效率明显较高, 但有性

繁殖被认为必然具有重要的进化意义和巨大的现实意义 (Crow, 1994; Lively and Morra, 2014; Cohen

基金项目: 国家自然科学基金 (32070446)

作者简介: 何民强 (1993-), 男, 硕士研究生, 主要从事动物行为生态学研究. E-mail: 781156811@qq.com

收稿日期: 2023-10-07; 接受日期: 2023-12-18

* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: lujq@zzu.edu.cn

and Marron, 2023)。在营体内受精的有性繁殖动物, 交配是雄性使雌性成功受孕的前提条件 (Brennan and Orbach, 2020)。但是, 在自然条件下, 由于难以直接观察、易受观察者出现的影响、交配持续时间通常较短以及难以与某些社会行为相区分等原因, 对非模式脊椎动物的交配行为往往知之甚少 (Bernstein *et al.*, 1980; Brennan and Orbach, 2020)。为此, 开展野生动物交配行为研究, 不仅是认识动物繁殖生物学的重要环节, 也是探究自然选择和性选择如何作用于交配行为的基础, 亦有助于理解动物有性繁殖演化这一进化生物学问题 (Lively and Morra, 2014; Cohen and Marron, 2023)。

动物的交配行为是性选择的基础, 涉及雌雄双方, 而自然选择和性选择则均可作用于交配行为 (Brennan and Orbach, 2020; Dixon, 2021; Fasel *et al.*, 2023)。根据交配行为的发生进程, 可将动物的交配划分为交配前、交配过程和交配后, 其中交配过程涉及雄性将生殖细胞输送至雌性体内的过程, 交配前则主要涉及配偶选择以使双方常相伴但尚无交配现象, 而交配后则指雌雄双方完成交配且常彼此在空间上呈分离状态 (Opie *et al.*, 2012; 尚玉昌, 2014; Firman *et al.*, 2017; Richards, 2017; Dixon, 2021; Petersen, 2022; Cezar and da Silva Evangelista Junior, 2023)。有关动物交配前和交配后的性内和性间配偶选择, 已有较多的研究报道 (尚玉昌, 2014; Brennan and Orbach, 2020; Petersen, 2022; Sentenská *et al.*, 2023)。但是, 有关动物交配过程的量化分析却较为匮乏, 以致尚未充分理解交配模式在有性繁殖动物中如何演化的问题 (Dewsbury and Pierce Jr, 1989; 贾志云等, 1999; Dixon, 2021)。

交配模式存在种间变异性和种内相对稳定性, 影响交配模式的因素有雄性生殖器结构、婚配制度、社会组织、有效性比和性状的波动非对称性等 (Dixon, 2012)。在哺乳动物的交配过程中, 依据有无锁结 (genital lock)、有无抽动 (pelvic thrust)、是否多次插入 (multiple intromission)、是否多次射精 (multiple ejaculation) 或是否长时插入 (prolonged intromission), 可将雄性哺乳动物的交配模式划分出 16 个类型 (Dewsbury, 1972; Dixon, 2021)。其中, 非人灵长类动物的交配模式可归于

第 3、10、11 和 12 类型 (Dewsbury, 1972; 贾志云等, 1999; Dixon, 2021)。猕猴属 (*Macaca*) 已命名物种 25 种 (Strier, 2021; Ghosh *et al.*, 2022), 为分布最广泛的非人灵长类类群, 具有多雌多雄式的社会结构特征, 雌性多留居于出生群而雄性常于性成熟期前后迁出出生群, 交配模式有单次爬跨射精 (single-mount-to-ejaculation, SME) 和多次爬跨射精 (multiple-mount-to-ejaculation, MME) 2 种类型 (Thierry, 2011; Dixon, 2021)。例如隶属 *fascicularis* 种组的日本猴 (*M. fuscata*) 被归为无锁结、有抽动、多次爬跨射精型 (熊成培和王岐山, 1991), 隶属 *sinica-arctoides* 种组的红面猴 (*M. arctoides*) 则表现为有锁结、有抽动、单次长时插入爬跨射精型 (Dixon, 2012)。

猕猴 (*M. mulatta*) 是自然界中分布最为广泛的非人灵长类物种, 其典型社群由多个成年雄性和多个成年雌性以及未成年个体组成, 雌性终身留居于出生群, 雄性则多在性成熟前后离开出生群而扩散至其他群体, 从而常形成以母系关系为纽带的社群特征, 并且群内成年个体间具有严格的线性等级关系, 成年雄性间等级关系更加严格 (Thierry, 2011; 田军东等, 2011a)。猕猴与日本猴、食蟹猴 (*M. fascicularis*) 和台湾猴 (*M. cyclopis*) 被划为 *fascicularis* 种组, 该种组的交配模式被归于第 10 类型, 即无锁结、有抽动、多次插入和无长时插入 (Dixon, 2012)。然而, 以往对猕猴交配模式的研究多在圈养或半圈养条件下实施, 甚至未观察到交配中出现抽动、多次插入等现象 (Dewsbury and Pierce, 1989)。猕猴华北亚种 (*M. m. tcheliensis*) 现仅自然分布于太行山南端, 故而被称作“太行山猕猴”, 是中国现生最北端的野生猕猴 (路纪琪, 2022)。迄今为止, 对太行山猕猴的繁殖生态已有较多认识, 但对其交配模式的研究仅限于圈养群体 (侯进怀等, 1998) 以及野外群体的初步观察 (李德森等, 1990), 关于野外条件下交配过程的量化分析尚属空白, 遑论与近缘物种的比较研究。为此, 本研究基于个体识别, 对太行山猕猴国家级自然保护区的济源五龙口地区太行山猕猴的交配前、交配过程和交配后的行为进行了观察和量化分析, 以期了解太行山猕猴的交配行为参数和交配模式, 深化对猕猴属物种繁殖生态学的认识。

1 研究方法

1.1 研究地点

本研究地点为河南太行山猕猴国家级自然保护区的济源五龙口地区(北纬35°12'49", 东经120°41'25")。该保护区位于河南与山西交界的太行山南端, 为中国地形第二阶梯向第三阶梯过渡区, 略呈东西走向、中间略南凸的狭长片区, 区内山势陡峭, 海拔600~1 200 m; 气候属大陆性季风气候, 四季分明, 冬冷夏热, 年均气温14.3℃, 年均降水量675 mm, 雨水偏于夏季; 植被类型以暖温带落叶阔叶林为主, 兼具部分针叶混交林, 森林覆盖率达92%以上(宋朝枢和瞿文元, 1996; 胡玉梅等, 2004)。

经过30余年的保护, 太行山南端太行山猕猴数量由20世纪90年代的约2 000只增至约4 000只(路纪琪, 2022)。济源五龙口地区由20世纪80年代初的1群50余只发展至多群数百只, 目前该区域核心区的太行山猕猴群体主要包括WKL-1A、WKL-1B、WKL-2和WKL-3群, 除每天有指定人员定时、定点进行补投食物(玉米、花生等)之外, 猕猴仍可取食周边可利用自然食物资源, 如野葡萄、壳斗科植物种子、荆条嫩茎、君迁子果实等植物以及部分动物(以节肢动物幼虫及成虫为主)(宋朝枢和瞿文元, 1996; Lu *et al.*, 2007)。

1.2 研究对象

本研究以WKL-1A群为目标群, 该群由原WLK-1群(180余只)于2017年分群形成, 继承了WLK-1群的主要成年雄性和雌性个体, 并且分群时该群体数量(约120只)较WKL-1B群(约50只)大。基于体型、毛色、面部、伤痕等特征, 对群内猕猴进行个体识别并命名。参考刘振河等(1986)和田军东等(2011a), 对群内个体进行性别-年龄组划分。2018年11月至2019年10月, 该群包括92只猕猴。其中成年雌性31只, 成年雄性10只, 亚成年个体11只, 青少年个体28只, 2018年春夏季出生婴猴19只, 新生婴猴死亡7只, 成年雄性JB于2018年12月迁出本群, 此外无其他迁入迁出或个体死亡现象。

交配需要雌雄双方参与, 雌性猕猴具有月经周期但可受孕状态信号并不明显(Thierry, 2011), 从而难以判定雌性是否因处于可受孕状态而参与

交配, 而成年雄性个体在交配期则可能随时参与交配, 因而以成年雄性为对象可更好地进行行为数据采集。此外, 猕猴社群内成年雄性数量相对较少(成年雄雌性比约为1:2.9)(Thierry, 2011), 选择以成年雄性为对象则可在相对较短时间内, 对群内所有成年雄性进行观察与行为记录, 从而可更有效地采集数据。由于可能存在雌性个体与群外雄性交配的现象, 以群内雄性个体为对象可能错失部分数据, 但群外交配现象相对较少(Ruiz-Lambides *et al.*, 2017), 故而本研究以WKL-1A群内成年雄性为对象。

1.3 行为数据采集

研究期间(2018年11月至2019年10月), 于每日08:00—17:00(冬季时段, 11月至翌年3月)或18:00(夏季时段, 4—10月), 以WKL-1A群内的成年雄性为对象, 利用焦点动物取样法对成年雄性进行行为数据采集。所采集行为参考太行山猕猴PAE行为谱(田军东等, 2011b), 主要包括社会理毛(social grooming)、跟随(following)、挨坐(contact sitting)、邀配(solicitation)、嗅阴(anus-genital sniffing)、交配(copulatory behavior)、爬跨(mounting)等行为数据。其中, 爬跨是指雄性后肢抓握雌性后肢而前肢常按压在雌性背部但不伴随射精现象, 交配则是在爬跨基础上发生射精现象, 射精过程常伴随雄性身体短暂性僵持及退下后乳白色精液遗落并固化。每日开始观察时随机选取1只成年雄性为焦点对象进行观察, 当该个体在前2 min观察时间内与雌性发生爬跨或交配则将其作为有效焦点对象, 对其开展10~20 min行为取样; 若所观察雄性个体未在前2 min内与雌性发生爬跨或交配行为, 则放弃对该雄性个体的观察, 进而随机选择其余未观察雄性。为保证数据覆盖度, 在取样过程中, 确保每2天对群内所有成年雄性个体进行至少1次的10~20 min的观察。此外, 为便于后期核查数据, 观察过程中使用数码摄像机(HDR-AS50, Sony Corporation)进行摄制录像。采用连续记录法(continuous recording method)记录数据, 包括行为类型、发起者、接受者和持续时间。

研究期间, 共采集有效焦点数据935条, 总观察时间15 270 min, 共记录到爬跨或交配行为1 049条。因成年雄性JB于2018年12月底迁出研

究群，且爬跨或交配数据仅有 5 条，故未将其加入数据分析中。

1.4 猕猴属交配行为数据检索

为探究猕猴属物种交配行为参数及交配模式与系统发育关系的相关性，检索并分析了该属物种交配行为参数及模式相关文献。分别在百度学术和中国知网、谷歌学术和 Web of Science 中，以关键词“猕猴 AND 交配模式”和“Macaca AND (Mating pattern OR Copulation behavior)”分别检索，以获取包含猕猴属物种交配行为参数及模式的文献。共检索到红面猴 (Chevalier-Skolnikoff, 1975)，食蟹猴、猕猴和冠毛猕猴 (*M. radiata*) (Shively *et al.*, 1982)，日本猴和藏酋猴 (*M. thibetana*) (熊成培和王岐山, 1991)，豚尾猴 (*M. nemes-*

trina) (Tokuda *et al.*, 1968) 7 个物种的交配行为参数与模式，包括交配时间、爬跨时间、爬跨次数、抽动次数、射精时长以及交配模式。

1.5 数据处理

所采集数据利用 Microsoft Office 2016 进行整理与汇总，数据以平均值 $\pm$ 标准差 (mean $\pm$ SD) 展示。依据基于全基因组数据所分析灵长类系统进化关系文献 (Kuderna *et al.*, 2023)，以几内亚狒狒 (*Papio papio*) 为外群，绘制了猕猴属部分物种的系统进化树 (图 1)；依据文献 (Thierry, 2011)，将猕猴属物种分为 3 个种组和 4 个社会风格类型，以分析该属物种交配模式与这三者的关系。利用二项式检验对配对行为发起者进行检验，差异的显著性水平设为 $\alpha = 0.05$ 。

	交配模式 Copulatory pattern	交配时间 Time of copulation	爬跨时间 Time of mounting	爬跨次数 Number of mounting	射精时长 Duration of ejection	抽动次数 Frequency of insertion	种组 Groups	社会风格 Social style	参考文献 Reference
几内亚狒狒 <i>Papio papio</i>									
冠毛猕猴 <i>Macaca radiata</i>	SME	0.167 min	10 s	1	–	17	<i>sin-arc</i>	III	Shively <i>et al.</i> , 1982
藏酋猴 <i>M. thibetana</i>	SME	0.387 min	23.2 s	1	–		<i>sin-arc</i>	II	熊成培和王岐山, 1991
红面猴 <i>M. arctoides</i>	SME	2.8 min	168 s	1	10 s	64	<i>sin-arc</i>	III	Chevalier-Skolnikoff, 1975
食蟹猴 <i>M. fascicularis</i>	53%MME 47%SME	0.142 min 41 min	8.5 s 6 s	1 3	–	17 13	<i>fas</i>	II	Shively <i>et al.</i> , 1982
猕猴 <i>M. mulatta</i>	MME	12 min 12.0 min	4 s 3.6 s	8.5 11.9	– 10.4 s	5 4.5	<i>fas</i>	I	Shively <i>et al.</i> , 1982 本研究
日本猴 <i>M. fuscata</i>	MME	8.2 min	2 s	10.6	5 s		<i>fas</i>	I	熊成培和王岐山, 1991
豚尾猴 <i>M. nemestrina</i>	MME	18.5 min	9.5 s	8	–	12	<i>sil-syl</i>	II	Tokuda <i>et al.</i> , 1982

图 1 猕猴属 7 个物种交配模式和参数与系统发育树、种组、社会风格关系。SME：单次爬跨射精；MME：多次爬跨射精；*sin-arc*： *sinica-arctoides* 种组；*fas*： *fascicularis* 种组；*sil-syl*： *silenus-sylvanus* 种组

Fig. 1 Relationship between copulatory pattern and parameters and the phylogenetic tree, group category, social style in seven macaque species. SME: single-mount-to-ejaculation; MME: multiple-mount-to-ejaculation; *sin-arc*: *sinica-arctoides* group; *fas*: *fascicularis* group; *sil-syl*: *silenus-sylvanus* group

2 结果

2.1 交配前行为

社会理毛是太行山猕猴交配前的主要行为 (49.8%, $n = 3166$)，雌性个体较雄性发起较多的行为为社会理毛 (32.8% 和 16.9%)、跟随 (14.5% 和 7.5%) 和挨坐 (11.2% 和 7.9%)，而雄性较雌性发起较多的行为为邀配 (5.2% 和 3.2%) 和嗅阴 (0.8% 和 0%)。此外，交配前行为主要由雌性个体发起 (61.8%) (二项式检验， $P < 0.05$)。

2.2 交配过程

雌雄个体配对成功 (初次观察到成年雌性与雄性发生爬跨行为并伴有射精现象) 后，在主动或因受到外界刺激 (其他个体突然吼叫、跑跳等) 而发起交配时，雄性常立即爬跨雌性，以前肢按压雌性背部，后肢抓握雌性后肢下部或着地，雌性多呈四肢着地站立。雄性猕猴的阴茎可在爬跨前或爬跨过程中勃起，随后插入雌性阴道。在插入期间，雄性个体常快速抽动阴茎，随即从雌性个体身上退下，然后两者挨坐或进行社会理毛，直至下一次爬跨开始，此过程称为一个爬跨回合 (图 2)。通常

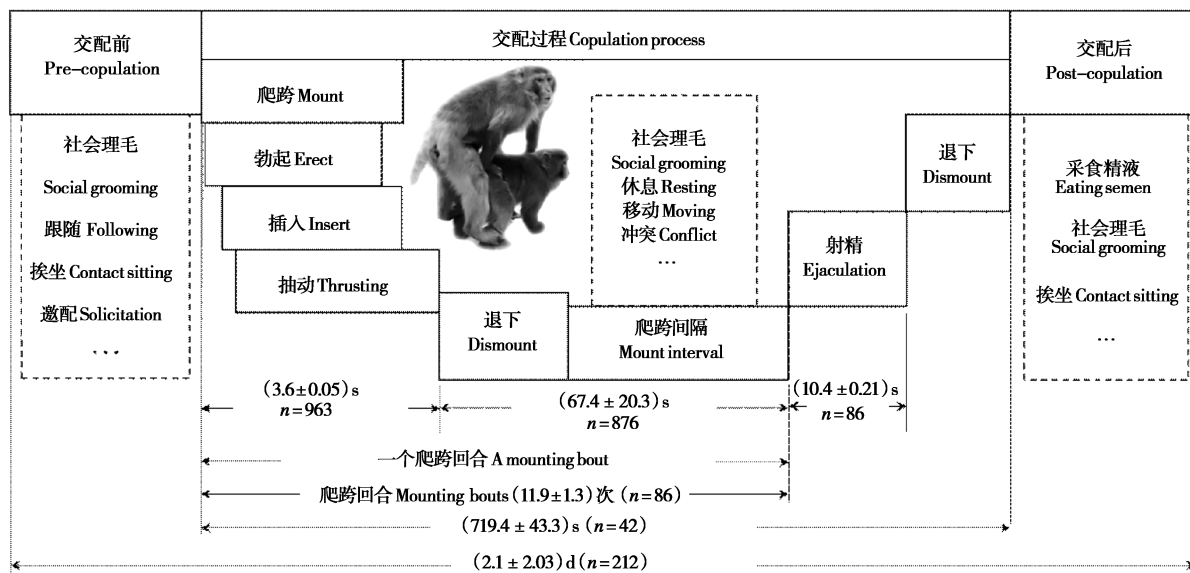


图2 太行山猕猴一次完整交配过程示意图

Fig. 2 Schematic diagram of a complete copulation of Taihangshan macaque

情况下，爬跨回合可重复十余次，平均 (11.9 ± 1.3) 次，随后雄性常表现出身体痉挛，伴有张嘴、露齿及发生鸣叫等现象，尤其是有射精现象（所排出精液常迅速固化并呈凝胶状）。交配后雄性个体通常会取食（92.5%）固化的精液，雌性亦有取食。在最后一个爬跨回合中，雌性多回视雄性并伴咧嘴、鸣鸣等，偶尔会用前肢抓拽雄性。此后，雌性个体会给雄性个体理毛，二者随后分离。由 12 次爬跨回合以及 1 次射精，构成一次完整的交配过程，而此配对关系可维持约 2.1 d（标准方差为 2.03 d， $n = 212$ ，范围：1 ~ 11 d）。因此，太行山猕猴的交配模式属于多次爬跨射精型。

研究期间，共记录到 1 049 次爬跨或交配行为，其中包含射精的交配有 86 次，占总交配次数的 8.3%。太行山猕猴一次完整的交配过程持续时间为 $(719.4 \pm 43.3) s$ ($n = 42$ ，范围：190 ~ 1312 s)，平均每次爬跨时长为 $(3.6 \pm 0.05) s$ ($n = 963$ ，范围：1 ~ 13 s)，平均每次爬跨间隔持续 $(67.4 \pm 2.03) s$ ($n = 876$ ，范围：11 ~ 558 s)，平均爬跨 (11.9 ± 1.3) 次才能到达射精状态，平均每次射精持续 $(10.4 \pm 0.21) s$ ($n = 86$ ，范围：4 ~ 16 s)，平均射精间隔时间为 $(588.8 \pm 106.6) s$ ($n = 4$ ，范围：333 ~ 768 s)。

2.3 交配后行为

在一次完整的交配过程完成后（图2），参与双

方一般不会立即分离，而是进行社会理毛、挨坐休息等。在所观察的 80 次交配后行为中，雌性为雄性理毛占 19.4%，而雄性为雌性理毛仅占 3.8%；成年雌性和雄性个体休息、移动和跟随的占比分别为 18.1%、5.0%、3.8% 和 19.4%、5.6%、0.6%；仅有 1 例雄性在交配后觅食，1 例雄性攻击雌性。

2.4 猕猴属部分物种交配模式比较

基于系统演化关系、传统分类群组与社会风格，比较了猕猴属部分物种的交配模式及参数。其中，系统演化关系分析结果支持传统分类群组的划分，且各物种的交配模式类型和系统演化关系与传统分类群组均基本吻合，仅食蟹猴呈现出以多次爬跨射精（MME）型为主（53%）的交配模式。从交配参数来看，物种间变化较大，MME 型的物种爬跨次数为 8 ~ 12 次。社会风格分组与交配模式类型匹配关系不甚明显，仅提示社会风格偏严格（I 和 II 型）的物种可能倾向于 MME 型，而偏宽松（II 和 III 型）的物种则倾向于 SME 型（图 1）。

3 讨论

本研究发现，太行山猕猴的交配模式为多次爬跨射精型；一次完整的交配过程包括 12 个爬跨回合和 1 次射精，持续时长平均为 $(719.4 \pm 43.3) s$ ；交配前行为以社会理毛为主，而交配后行为则以

社会理毛和休息为主；猕猴属物种的交配参数存在种间差异，交配模式与系统发育关系和传统群组分类基本吻合，但与社会风格相关性不明显。

交配是营有性繁殖动物成功繁衍的前提，亦是自然选择和性选择发挥作用的关键环节之一 (Ågmo and Morali, 2022; Cohen and Marron, 2023)。性选择理论认为，高等动物中因雌性个体繁殖成本常高于雄性，故雌性在繁殖中占主动地位，常被称为挑剔的雌性 (choosy female) (de Vries and Lehtonen, 2023)。本研究发现，雌性太行山猕猴是交配前行为的主要发起者，并且在配对期间常通过社会理毛等行为来维持配对关系，该结果与日本猴和斯里兰卡猕猴 (*M. sinica*) 的研究结果一致 (Tokuda, 1962; Chevalier-Skolnikoff, 1975)，但与李德森等 (1990) 对太行山猕猴交配行为的观察结果相反，可能是由于后者不仅样本量小 (7 例)，且研究方法欠规范 (仅在拍摄纪录片时进行观察，而未进行基于个体识别的系统观察)。此外，本研究发现，配对个体间社会理毛行为所占比例最高 (49.7%)，且主要由雌性个体发起，这可能是雌性采取的维持配偶关系的策略，即通过投入理毛行为以获取交配机会，符合生物市场理论认为的“投入-收益”现象 (Noë and Hammerstein, 1995; Sentenská *et al.*, 2023)。

在自然选择、性选择的作用下，动物演化出具有物种特异的生殖系统特征与交配模式，可根据有无锁结、有无抽动、是否射精前插入以及是否多次射精 4 个特征判定动物的交配模式 (Dewsbury, 1972; Dixson, 2021)。依据此标准，太行山猕猴的交配模式可归属于第 10 类型，即交配过程中无锁结、有抽动、多次插入和多次射精型——多次爬跨射精，该过程与圈养太行山猕猴的研究结果相一致 (侯进怀等, 1998)。

本研究量化了太行山猕猴具体交配过程并进行了属内种间比较分析。首先，本研究发现，成年雄性太行山猕猴平均经历约 12 个爬跨回合才完成射精，其交配模式属于多次爬跨射精型，与同属于 *fascicularis* 种组的日本猴相似，但有别于 *sinica-arctoides* 种组的单次爬跨射精型 (熊成培和王岐山, 1991)。前人研究发现，猕猴等哺乳动物存在性高潮现象，而性高潮的演化可能与确保成功受孕相关 (Lodé, 2019; da Silva *et al.*, 2023)。由此看

来，猕猴的多次爬跨射精可能是为提升受孕而演化的交配模式，或者是雌性为了暂时“垄断”所选雄性个体而形成的配偶保护策略 (Dixson, 2021)。其次，频繁爬跨之后才射精，可能与猕猴属物种的社会组织与社会结构密切相关。在 I 类社会风格中，猕猴和日本猴社群内成年个体间具有严格的线性等级结构，而且成年雌雄性比偏向雌性个体，但由于雄性需要“多次爬跨射精”而导致难以实现有效交配。这既表明了雌性在繁殖过程中占主导地位，亦可能使得高等级雄性无法垄断可繁殖雌性资源，而低等级雄性或群外雄性亦可被雌性选择，进而获取一定的繁殖机会，或者低等级雄性及群内出生雄性因高等级雄性的排斥而倾向于离群寻求繁殖机会，从而演化出雌性留群、雄性扩散的社群特征 (Shively *et al.*, 1982; Caldecott, 1986; Thierry, 2011)。

致谢：感谢济源五龙口风景管理局对本研究的大力支持；感谢太行山猕猴国家级自然保护区济源管理局对本研究的许可。

参考文献：

- Ågmo A, Morali G. 2022. Copulatory thrusting in males. In: Shackelford T K ed. *The Cambridge Handbook of Evolutionary Perspectives on Sexual Psychology* (Volume 2). *Cambridge Handbooks in Psychology*. Cambridge: Cambridge University Press, 237–270.
- Bernstein H, Byers G S, Michod R E. 1980. Evolution of sexual reproduction: Importance of DNA repair, complementation, and variation. *The American Naturalist*, **117** (4): 537–549.
- Brennan P L R, Orbach D N. 2020. Copulatory behavior and its relationship to genital morphology. In: Naguib M, Barrett L, Healy S D, Podos J, Simmons L W, Zuk M eds. *Advances in the Study of Behavior* (Volume 52). Academic Press, 65–122.
- Caldecott J O. 1986. Mating patterns, societies and the ecogeography of macaques. *Animal Behaviour*, **34** (86): 208–220.
- Cezar L, da Silva Evangelista Junior C. 2023. Primates (non-human): Copulatory behavior. In: Shackelford T K ed. *Encyclopedia of Sexual Psychology and Behavior*. Cham: Springer. DOI: 10.1007/978-3-031-08956-5_1908-1.
- Chevalier-Skolnikoff S. 1975. Male-female, female-female, and male-male sexual behavior in the stump-tail monkey, with special attention to the female orgasm. *Archives of Sexual Behavior*, **4**: 199–220.
- Cohen I R, Marron A. 2023. Evolution is driven by natural autoencoding: Reframing species, interaction codes, cooperation and sexual

- reproduction. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **290** (1994): 20222409.
- Crow D F. 1994. Advantages of sexual reproduction. *Genetics*, **15** (3): 205–213.
- da Silva C S A, Mafra A L, Varella Valentova J. 2023. Female orgasm. In: Shackelford T K ed. *Encyclopedia of Sexual Psychology and Behavior*. Cham: Springer. DOI: 10.1007/978-3-031-08956-5_952-1.
- de Vries C, Lehtonen J. 2023. Sex-specific assumptions and their importance in models of sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution*, **38** (10): 927–935.
- Dewsbury D A, Pierce J D. 1989. Copulatory patterns of primates as viewed in broad mammalian perspective. *American Journal of Primatology*, **17** (1): 51–72.
- Dewsbury D A. 1972. Patterns of copulatory behavior in male mammals. *The Quarterly Review of Biology*, **47** (1): 1–33.
- Dixson A F. 2012. *Primate Sexuality: Comparative Studies of the Prosimians, Monkeys, Apes, and Humans*. 2nd ed. Oxford: Oxford University Press.
- Dixson A F. 2021. *Mammalian Sexuality: The Act of Mating and the Evolution of Reproduction*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Fasel N J, Jeucken J, Kravchenko K, Fritze M, Ruczyński I, Komar E, Moiseienko M, Shulenko A, Vlaschenko A, Christe P, Glaiot O, Holtze S. 2023. Mating without intromission in a bat. *Current Biology*, **33** (22): R1182–R1183.
- Firman R C, Gasparini C, Manier M K, Pizzari T. 2017. Postmating female control: 20 years of cryptic female choice. *Trends in Ecology & Evolution*, **32** (5): 368–382.
- Ghosh A, Thakur M, Singh S K, Dutta R, Sharma L K, Chandra K, Banerjee D. 2022. The Sela macaque (*Macaca selai*) is a distinct phylogenetic species that evolved from the Arunachal macaque following allopatric speciation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **174**: 107513.
- Hou J H, Qu W Y, Chen L, Zhang H X. 1998. Study of the reproduction eco-behavior of *Macaca mulatta* in Taihang Mountains. *Chinese Journal of Ecology*, **4**: 22–25. (in Chinese)
- Jia Z Y, Jiang Z G, Wang Z W. 1999. On masculine copulatory patterns in mammals: Method and patterns. In: China Zoological Society ed. *Zoological Studies in China*. Beijing: China Forestry Publishing House. (in Chinese)
- Kuderna L F K, Gao H, Janiak M C, et al. 2023. A global catalog of whole-genome diversity from 233 primate species. *Science*, **380**: 906–913.
- Lodé T. 2019. A brief natural history of the orgasm. *Frontiers in Life Science*, **13** (1): 34–44.
- Li D S, Liu X L, Yang G F. 1990. Preliminary observation on mate behavior of Taihang rhesus macaque. *Chinese Journal of Wildlife*, (3): 19–20. (in Chinese)
- Liu Z H, Jiang H S, Yuan X C, Yang X H, Huang H D, Wang Y X. 1990. Semi-taming of the rhesus monkey and identifications of individual markers. *Chinese Journal of Wildlife*, (3): 19–20. (in Chinese)
- Lively C M, Morra L T. 2014. The ecology of sexual reproduction. *Journal of Evolutionary Biology*, **27**: 1292–1303.
- Lu J Q. 2022. *Life History of Taihangshan Macaques*. Zhengzhou: Zhengzhou University Press. (in Chinese)
- Lu J Q, Hou J H, Wang H F, Qu W F. 2007. Current status of *Macaca Mulatta* in Taihangshan Mountains area, Jiyuan, Henan, China. *International Journal of Primatology*, **28** (5): 1085–1091.
- Noë R, Hammerstein P. 1995. Biological markets. *Trends in Ecology & Evolution*, **10** (8): 336–339.
- Opie C, Atkinson Q D, Shultz S. 2012. The evolutionary history of primate mating systems. *Communicative & Integrative Biology*, **5** (5): 458–461.
- Petersen R M. 2022. Female choice. In: Vonk J, Shackelford T K eds. *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. Cham: Springer Nature Switzerland AG, 2704–2711.
- Richards E. 2017. *Darwin and the Making of Sexual Selection*. Chicago: University of Chicago Press.
- Ruiz-Lambides A V, Weiß B M, Kulik L, Stephens C, Mundry R, Widig A. 2017. Long-term analysis on the variance of extra-group paternities in rhesus macaques. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **71** (4): 67.
- Sentenská L, Scott C E, Baruffaldi L, Andrade M C B. 2023. Pre-copulatory choices drive post-copulatory decisions: mechanisms of female control shift across different life stages. *BMC Ecology and Evolution*, **23**: 25.
- Shang Y C. 2014. *Animal Behavior*. 2nd ed. Beijing: Peking University Press. (in Chinese)
- Shively C, Clarke S, King N, Schapiro S, Mitchell G. 1982. Patterns of sexual behavior in male macaques. *American Journal of Primatology*, **2** (4): 373–384.
- Song C S, Qu W Y. 1996. *Scientific Survey of Taihangshan Macaque Nature Reserve*. Beijing: China Forestry Publishing House. (in Chinese)
- Strier K B. 2021. *Primate Behavioral Ecology*. 6th ed. London & New York: Routledge.
- Thierry B. 2011. The macaques: A double-layered social organization. In: Campbell C J, Fuentes A, MacKinnon K C, Panger M, Bearder S K eds. *Primates in Perspective*. 2nd ed. Oxford University Press, 229–241.
- Tian J D, Wang Z L, Lu J Q, Guo X B, Wang B S. 2011a. Social structure of wild *Macaca mulatta* in the Mt. Taihangshan area, Jiyuan, China. *Acta Anthropologica Sinica*, **30** (4): 425–436. (in Chinese)
- Tian J D, Wang Z L, Lu J Q, Guo X B, Liu J D. 2011b. PAE coding system-based ethogram of Taihangshan macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*), Jiyuan, Henan Province, China. *Acta Theriologica Sinica*, **31** (2): 125–140. (in Chinese)
- Tokuda K, Ronald C S, Gordon D J. 1968. Sexual behavior in a captive group of pigtailed monkeys (*Macaca nemestrina*). *Primates*, **9** (3): 283–294.

- 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*