

成年黄山短尾猴雌性等级结构稳定性

朱磊¹ 李进华^{1, 2*} 夏东坡¹ 朱勇¹ 王希¹ 孙丙华¹ 汪爽¹

(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)

摘要: 等级结构稳定性是衡量群体凝聚力的重要指标, 雌性等级结构稳定对于母系社会群体具有重要的生物学意义。本文采用目标动物取样和全事件记录相结合的方法, 研究黄山短尾猴鱼鳞坑 A1 群 (YA1 群) 和鱼鳞坑 A2 群 (YA2 群) 的成年雌性分别在交配季节 (2011 年 9~12 月) 和非交配季节 (2012 年 2~5 月) 内的攻击-屈服行为。采用等级结构中雌性间攻击-屈服频率、社会顺位和等级梯度 3 个量化指标, 首次定量探讨了短尾猴雌性等级结构及其稳定性。研究期间, YA1 群和 YA2 群雌性间攻击-屈服频率、社会顺位和等级梯度均无季节性变化 ($P > 0.05$)。结果表征短尾猴雌性等级结构趋于稳定, 该结果支持了短尾猴雌性等级结构稳定性的定性判断。

关键词: 短尾猴; 雌性; 等级结构稳定性; 频率; 社会顺位; 等级梯度

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2013) 03-0238-08

Stability of the female dominance hierarchy in free-ranging, provisioned adult Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Mt. Huangshan, China

ZHU Lei¹, LI Jinhua^{1, 2*}, XIA Dongpo¹, ZHU Yong¹, WANG Xi¹, SUN Binghua¹, WANG Shuang¹

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

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

Abstract: Dominance hierarchy stability has been used to measure group stability and cohesiveness. In female-philopatric species, the stability of the female dominance hierarchy is especially important in determining group dynamics. For four months each during the mating (September–December 2011) and non-mating (February–May 2012) seasons, we examined stability of the adult female dominance hierarchy in free-ranging Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). We studied Yulinkeng (Y) A1 and YA2 groups, using focal animal and all-occurrences data collection methods. We investigated the female dominance hierarchy and its stability based on three quantitative indices: aggression-submission frequency, social ranks and hierarchical steepness. We found no variation by season in the three variables in either social group ($P > 0.05$). Our data indicate that, in YA1 and YA2, the female dominance hierarchy is stable. Our results support earlier, qualitative reports of female dominance hierarchy in this species.

Key words: Dominance hierarchy stability; Female; Frequency; Hierarchical steepness; Social ranks; Tibetan macaques (*Macaca thibetana*)

大多数灵长类动物经过对外部生态环境的长期适应, 逐渐形成了群居的生活方式 (Wrangham, 1980; Krause and Ruxton, 2002)。群居生活对于个体成员来说有利于发现食物和抵御天敌, 但同时也带来空间、食物、配偶等方面的竞争 (Kappeler and van Schaik, 2002), 正是这种竞争关系促使种群内形成了不同的社会结构, 而等级结构的特点恰

恰是衡量不同社会结构的一个重要指标 (Moolman *et al.*, 1998; Wittemyer and Getz, 2007)。等级结构稳定性 (Dominance hierarchy stability) 是衡量群体凝聚力的重要依据 (Sidanius and Pratto, 2001; Haley and Sidanius, 2005)。

等级结构是指社群内全体成员依据某种特定的行为方式, 例如, 社会顺位 (Social ranks) 进行的

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30970414, 31172106); 安徽省教育厅科技创新团队基金资助项目 (TD200703); 安徽省国际科技合作计划资助项目 (10080703034); 安徽大学研究生学术创新研究资助项目 (yqh100114, yqh100115)

作者简介: 朱磊 (1987-), 男, 硕士研究生, 主要从事灵长类行为生态学研究。

收稿日期: 2012-10-26; **修回日期:** 2013-01-24

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

排列，是动物社会长期适应性进化的结果，具有重要的生物学意义：群内成员形成的等级结构可以维持群内的相对和平，从而保存群的实力，有利于种群的繁衍与壮大（例如，鸟类，Lamprecht, 1986；鱼类，Nakano, 1995；哺乳动物，Sapolsky, 2005）。尤其是在灵长类动物中，其等级结构及特点表现的更为突出（李进华, 1999）。前期大量研究通过采用攻击 - 屈服（Aggression-submission）关系矩阵判定标准对雄性的等级结构进行过界定，均证实了其等级关系呈线性（Muller and Wrangham, 2004；Sinha *et al.*, 2005），而有关雌性个体间的等级关系进行判定的较少。可能由于雌性个体其自身的生理特征与社会状况，决定了雌性个体间很少发生攻击行为，甚至有时会出现胜败逆转（Counter-aggression）的现象，因而利用攻击 - 屈服矩阵有时很难准确判定个体间的等级关系（Pusey *et al.*, 1997）。另外，雌性灵长类等级结构因受各种因素影响而表现的比雄性更为复杂。雌性食蟹猴（*Macaca fascicularis*）的社会顺位不仅与亲缘关系有关，而且受到年龄等因素的影响（Butovskaya *et al.*, 1995）；雌性黄山短尾猴（*Macaca thibetana*）的社会顺位呈现依存关系，依赖于雄性以及家庭出身（李进华, 1999）；有些雌性个体的顺位是由遗传获得，如恒河猴（*Macaca mulatta*）（Sapolsky, 2005）。因此，如何选择有效的判定标准，对雌性个体间的等级结构进行准确衡量是至关重要的。

目前，等级结构的确定通常依据两种指标：线性（Linearity）和梯度（Steepness）（de Vries, 1995）。关于线性等级结构的计算方法（de Vries and Appleby, 2000；Albers and de Vries, 2001），弊端在于：如果两个体不发生攻击 - 屈服行为，则无法确定两个体间的等级关系。为了弥补这种缺陷，Gammell 等（2003）依据攻击 - 屈服矩阵，计算个体间攻击 - 屈服的胜负比例（Wins-loses proportion, P_{ij} ），通过计算 David 值（David's Score, DS）进行个体顺位的判定。在此方法的基础上，de Vries 等（2006）又进行了进一步的优化，计算个体间攻击 - 屈服的矢量优势指数（Dyadic dominance indices, D_{ij} ），并采用标准化 David 值（Normalized David's score, NDS）对群体成员间的等级梯度（Hierarchical steepness）进行了确定。个体顺位和等级梯度的量化，为深入研究灵长类社会结构及其稳定性提供了重要的方法，尤其对于雌性等

级结构的判断意义更大。该方法已成功运用于倭黑猩猩（*Pan paniscus*）的雌性等级结构判定上（Stevens *et al.*, 2005）。

黄山短尾猴营群居生活，社会群体由成年雄性、成年雌性以及它们的后代组成（李进华, 1999），雌性个体除分群外（Li *et al.*, 1996），终生生活在出生群中，而雄性成年后一般离开该群（李进华, 1999）；短尾猴社会群体一般由几个姓氏的雌性和无亲缘关系的雄性组成，主要通过雌性血缘关系来维持群体，属于典型的母系社会群体（李进华, 1999）；雄性间呈现严格的线性等级关系（李进华, 1996），雌性间也存在一定的等级关系，但因雌性顺位受雄性个体（雄性倾向于支持有潜在繁殖能力的雌性）及其自身生理状态（妊娠期、产仔期雌性安静而远离争斗）等因素影响，而变得更为复杂（李进华, 1999；Li *et al.*, 2005）。其中交配季节和非交配季节（包括妊娠期和产仔期）雌性顺位有些许波动（Li *et al.*, 2005），但这种变化是否影响雌性间的等级结构，至今仍是无法解决的难题。

本研究以黄山短尾猴为研究对象，分别观察鱼鳞坑 A1 群和 A2 群中成年雌性之间的攻击 - 屈服行为，通过分别计算 DS 和 NDS 确定黄山短尾猴雌性社会顺位和等级梯度。本文通过比较同一群体在交配季节（9 ~ 12 月）和非交配季节（2 ~ 5 月）内攻击 - 屈服频率、社会顺位和等级梯度的变化，结合数学运算，试图探讨黄山短尾猴雌性等级结构及其稳定性。

1 研究方法

1.1 研究地点与研究对象

研究地点位于安徽省黄山市黄山风景区汤口镇寨西浮溪村——野生猴谷，东经 $118^{\circ}10'$ ，北纬 $30^{\circ}29'$ ，海拔 600 ~ 1 200 m。海拔 600 ~ 800 m 之间主要是次生常绿阔叶林，如青冈（*Quercus glauca*）、小叶青冈栎（*Quercus gracilis*）等，800 ~ 1 000 m 是落叶、常绿阔叶混交林，如冬青（*Ilex chinensis*）等，1 000 m 以上多为落叶树，如茅栗（*Castaneu sequinii*）、山毛榉（*Fagus longipetilata*）等，下层为矮小灌木；并有多条山沟溪流贯穿其中（李进华, 1999）。

研究对象为栖息于黄山风景区西南山麓的鱼鳞坑 A1 群和 A2 群的成年雌性个体（YA1 群：8 只；YA2 群：11 只）（猴群组成结构见表 1），均能依

据自然特征进行个体识别。两群均进行人工定时 (09:00、11:00、14:00 和 16:00)、定点 (饵场)、定量 (每天每群分 4 次总量 5~6 kg 的玉米)

投食, 但是它们的大部分食物仍为天然的野生植物。猴群除投食时间以外, 大部分时间在饵场周围的森林中活动。

表 1 研究期间黄山短尾猴鱼鳞坑 A1 群和 A2 群年龄/性别组成

Table 1 Age/sex composition for Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) of groups Yulinkeng A1 and Yulinkeng A2 during study period

年龄组 ^a Age classes ^a	交配季节 Mating season		非交配季节 Non-mating season	
	鱼鳞坑 A1 群 YA1	鱼鳞坑 A2 群 YA2	鱼鳞坑 A1 群 YA1	鱼鳞坑 A2 群 YA2
成年雄性猴 Adult males	4	9	4	9
成年雌性猴 Adult females	8	11	8	11
青年猴 Adolescents	0	6	3	11
少年猴 Juveniles	11	13	12	12
婴猴 Infants	4	4	3	8
共计 Total	27	43	30	51

^a 年龄组的划分标准参照李进华 (1999) ^a Division standard was referred to Li (1999)

1.2 研究方法 with 数据收集

采用目标动物取样法 (Focal animal sampling) 和全事件记录法 (All occurrences recording) 对行为数据进行观察与收集 (Altmann, 1974; Balasubramaniam *et al.*, 2011)。进行日常目标动物观察时, 当攻击-屈服行为出现, 立刻使用记录本并结合录音笔 (型号: 索尼 ICD-AX412F) 进行记录, 同时记录攻击-屈服行为的具体参数指标: 攻击发起者、屈服接受者、攻击程度 (瞪眼、击地、追赶、抓等)、攻击类型 (攻击支持、转嫁攻击等) 等 (李进华, 1999; Berman *et al.*, 2004)。观察时间开始于早晨 7:00~8:00, 结束于傍晚 17:00~18:00。

行为定义如下:

攻击行为: 一雌性个体眼脸上翻, 眼睁大并紧盯另一雌性个体, 威胁、追赶、拍击、抓或撕咬另一个体 (李进华, 1999; Berman *et al.*, 2007)。

屈服行为: 一雌性个体受到攻击之后, 扭转身体摆出逃跑的姿势或者快速逃向攻击者的相反方向等 (李进华, 1999)。

本研究在交配季节对 YA1 群和 YA2 群共观察 108 d (2011 年 9~12 月), 非交配季节共观察 102 d (2012 年 2~5 月), 取样时间分布具体为 (交配季节: YA1 群, Mean \pm SD = 13.25 \pm 2.75, YA2 群, Mean \pm SD = 13.75 \pm 1.89; 非交配季节: YA1 群, Mean \pm SD = 12.50 \pm 3.11, YA2 群, Mean \pm SD = 13.00 \pm 2.16, 单位: 天数/月)。

1.3 DS 和 NDS 计算方法

1.3.1 DS 计算方法

P_{ij} (胜负比例): $P_{ij} = \alpha_{ij}/n_{ij}$, $P_{ji} = 1 - P_{ij}$; 其中 α_{ij} 代表个体 i 战胜个体 j 的次数, n_{ij} 代表个体 i 和个体 j 之间发生的攻击-屈服次数总和。如果个体 i 和个体 j 之间没有发生攻击-屈服行为, 那么 $P_{ij} = P_{ji} = 0$ 。

D_{ij} (矢量优势指数): $D_{ij} = P_{ij} - \{ (P_{ij} - 0.5) \times \text{Prob} [P_{ij}] \}$, 其中 $\text{Prob} [P_{ij}] = 1/(n_{ij} + 1)$ 。

DS (顺位): $DS = w + w_2 - 1 - l_2$, 其中 $w = \sum P_{ij}$ (或者 $\sum D_{ij}$), 代表个体 i 的所有 P_{ij} (或者 D_{ij}) 之和; $w_2 = \sum w_j \times P_{ij}$ (或者 $\sum w_j \times D_{ij}$), 代表个体 i 的所有 P_{ij} (或者 D_{ij}) 加权; $l = \sum P_{ji}$ (或者 $\sum D_{ji}$), 代表个体 i 的所有 P_{ji} (或者 D_{ji}) 之和; $l_2 = \sum l_j \times P_{ji}$ (或者 $\sum l_j \times D_{ji}$), 代表个体 i 的所有 P_{ji} (或者 D_{ji}) 加权。DS 大小决定个体顺位, DS 越大、顺位越高, 反之亦然。详细计算过程参见 Gammell 等 (2003) 和 de Vries 等 (2006)。

1.3.2 NDS 计算方法

$NDS = \{ DS + \text{MaxDS} (N) \} / N = \{ DS + [N(N-1)] / 2 \} / N$, 其中 MaxDS 代表个体 i 最大可能达到的 DS, N 代表研究个体的数量。等级梯度: 社会顺位作为横坐标, NDS 作为纵坐标, 得出曲线斜率的绝对值即为等级梯度。等级梯度一般在 0 到 1 之间波动, 如果等级梯度趋向于 1, 说明该群体统治结构趋于森严, 反之亦然。详细过程参见 de Vries 等 (2006)。

1.4 数据处理与分析

使用 Excel 2003 进行数据初步整理, SPSS 16.0 for windows 统计软件分析数据。One sample Kolmogorov-Smirnov test 检验数据正态分布 ($P >$

表2 研究期间黄山短尾猴鱼鳞坑 A1 群和 A2 群雌性 DS(顺位)汇总
Table 2 Summary of female DS (social ranks) of Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) in groups Yulinkeng A1 and Yulinkeng A2 during study period

个体 Individual	鱼鳞坑 A1 群 Group YA1				鱼鳞坑 A2 群 Group YA2				
	胜负比例(P_{ij})		矢量优势指数(D_{ij})		胜负比例(P_{ij})		矢量优势指数(D_{ij})		
	Wins-loses proportion		Dyadic dominance indices		Wins-loses proportion		Dyadic dominance indices		
DS(顺位 Rank) *		DS(顺位 Rank) *		DS(顺位 Rank) *		DS(顺位 Rank) *			
交配季节 Mating season	非交配季节 Non-mating season	交配季节 Mating season	非交配季节 Non-mating season	交配季节 Mating season	非交配季节 Non-mating season	交配季节 Mating season	非交配季节 Non-mating season		
头蕊 TR	24.29(1)	15(2)	21.18(1)	12.13(2)	红 HON	46.10(1)	52(1)	32.19(1)	42.47(1)
叶珍 YZ	13.50(2)	9(3)	9.34(3)	4.31(3)	红梅 HM	29.83(2)	-3.03(6)	24.05(2)	4.79(6)
头胎 TT	11.00(3)	0(4)	9.46(2)	2.77(4)	红藤 HT	22.06(3)	34.62(2)	18.67(3)	26.61(2)
花卉 HHU	2.22(4)	18(1)	1.93(4)	22.24(1)	红苹果 HPG	17.68(4)	14.67(5)	12.17(4)	7.08(5)
叶红 YH	-5.00(5)	-7(6)	-5.69(6)	-8.41(6)	白莲 BLN	13.53(5)	-14.5(7)	10.61(5)	-16(7)
叶脉 YM	-6.00(6)	-3(5)	-4.69(5)	-3.02(5)	红花 HHA	-4.63(6)	18.9(4)	-6.03(6)	16.43(4)
头红 TH	-15.00(7)	-14(7)	-12.88(7)	-10.59(7)	果珍 CZ	-7.31(7)	27.58(3)	-8.02(7)	23.03(3)
花红 HH	-25.00(8)	-24(8)	-18.63(8)	-15.35(8)	黑玫瑰 HMG	-15.90(8)	-21.03(8)	-10.84(8)	-22.13(8)
t	0.258		-0.160		红烛 HZ	-23.45(9)	-31.5(9)	-17.07(9)	-25.69(10)
P	0.804		0.877		红玉 HY	-36.85(10)	-44.7(11)	-27.55(10)	-32.46(11)
					蓝 LAN	-39.21(11)	-35.54(10)	-28.08(11)	-22.42(9)
					t	0.066			-0.028
					P	0.949			0.978

配对样本 t 检验差异不显著

Paired t -Test no significance

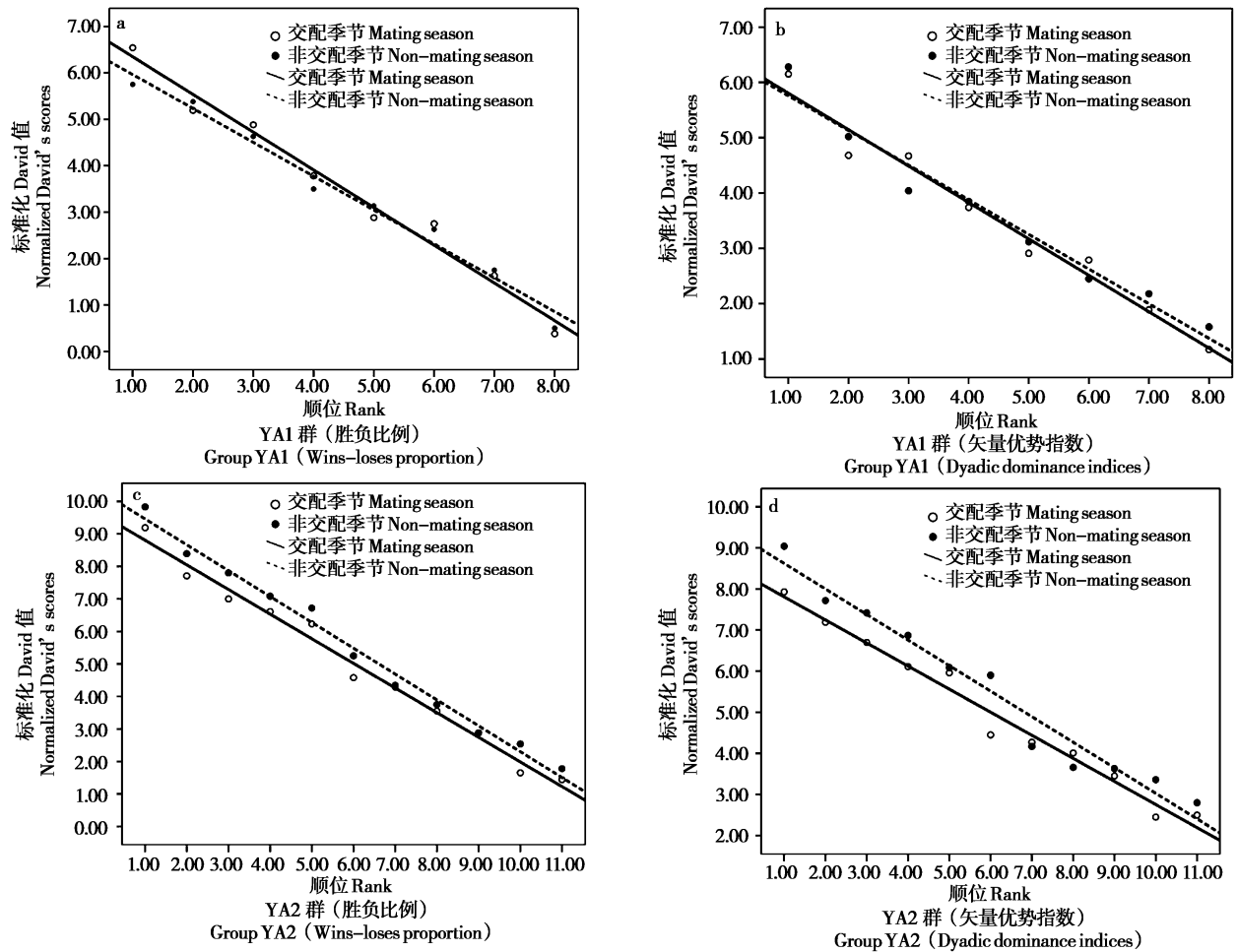


图2 研究期间黄山短尾猴鱼鳞坑 A1 群和 A2 群雌性等级梯度季节性稳定。协方差分析差异不显著

Fig. 2 Seasonal stability of female hierarchical steepness on Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) in groups Yulinkeng A1 and Yulinkeng A2 during study period. ANCOVA no significance

3.1 攻击 - 屈服频率的稳定性

研究期间，虽然 YA1 群和 YA2 群均偶尔出现从属个体 (Subordinates) 攻击并战胜优势个体 (Dominances) 的情况，例如，雄性个体偶尔支持“喜欢”的从属雌性打败优势雌性，但是雌性间攻击 - 屈服频率整体均无季节性变化 ($P > 0.05$)。这种胜败逆转情况在其他灵长类中也时而发生。例如，熊猴 (*Macaca assamensis*) (Cooper and Bernstein, 2002) 和日本猴 (*Macaca fuscata*) (Zhang and Watanabe, 2007)。灵长类社会中，低顺位雌性个体通常不随意向高顺位个体发难，需要“审时度势”，需要合适的机会。如果盲目地攻击，顺位不能上升，反而会下降。大多数情况下，雌性个体愿意遵守社会等级结构下的规则，否则群体的混乱程度将无法想象 (李进华, 1999)。

3.2 社会顺位的稳定性

研究期间，虽然 YA1 群和 YA2 群中某些雌性的社会顺位发生了变动，例如：YA1 群个体头蕊

从第 1 顺位变化到第 2 顺位，幅度变化较小；而个体花卉从第 4 顺位变化到第 1 顺位，幅度变化较大 (表 2)，但社会顺位整体变化不显著 ($P > 0.05$)。前期研究证实，大多数灵长类雌性顺位的波动可能与自身或其他诸多因素有关，如自身竞争能力，体型大小 (Holand *et al.*, 2004)；生理状况，感染寄生虫程度 (Zuk *et al.*, 1998)；雄性支持 (Marsden, 1968) 等。在短尾猴社会中，雌性内部的社会顺位也相当复杂，不仅与自身的竞争能力有关，而且受到家庭和其他雄性个体的支持程度影响 (李进华, 1999)，但是这种复杂性并没有打破既定的“规矩” (即顺位的稳定性)。

从群体角度，等级结构稳定性相关理论认为，有组织、有纪律的社会结构可以规范或约束成员的行为，形成稳定的个体间关系，利于群体的发展 (Sidanius and Pratto, 2001; Haley and Sidanius, 2005)；从个体角度，在不破坏群体稳定性的前提下，较低频次的争斗不仅可以最大程度地维护自身

利益, 而且可以缓解群体压力 (de Waal, 1984)。所以, 交配季节和非交配季节有些“个体”地位发生些许变化, 但是这种变化“整体”却不显著。

3.3 等级梯度的稳定性

研究期间, YA1 群和 YA2 群的雌性等级梯度均无季节性变化。在黄山短尾猴社会中, 无论群体结构如何, 优势个体都愿意使用“专制的”(等级梯度均大于 0.5) 统治方式来领导群体 (Balasubramaniam *et al.*, 2012), 这与日本猴 (Ventura *et al.*, 2006; Schino *et al.*, 2007)、恒河猴 (de Waal and Luttrell, 1989; Desportes and Thierry 未发表数据, 但见 Balasubramaniam *et al.*, 2012)、食蟹猴 (Butovskaya *et al.*, 1995) 等关于群体雌性等级梯度专制的研究结果一致, 并支持非人灵长类行为的进化稳定策略 (Evolutionarily Stable Strategy, ESS), 即群体成员趋向于形成稳定的社会等级关系, 减少群内竞争。如果群内竞争达到不可调和或者严重威胁到群体稳定性的程度时, 就会造成一些不可逆转的情形发生, 并且这种不稳定如果长期存在, 会不利于发展群体大小和保存群的能量 (李进华, 1999), 例如短尾猴社会中偶尔出现的分群现象 (Li *et al.*, 1996), 可能就是等级结构不稳定引起的。

3.4 等级结构的稳定性

无论是个体间攻击-屈服频率、社会顺位、还是等级梯度, 都充分表明成年雌性黄山短尾猴内部拥有一种稳定的等级结构, 与早期结果一致 (李进华, 1999)。Bonabeau 等 (1999) 发现顺位等级关系一旦建立, 群体就会形成一个稳定的社会状态, 群体成员将会遵守“内部法则”, 即自组织理论 (Self-Organization Theory): 群成员自发地形成一种有序的社会结构, 并且维持相当长的时间, 直到有新的顺位等级关系建立, 而严格的等级制度是维持群体稳定性的前提条件 (陈燃等, 2009)。特别是对于母系社会群体的物种, 雌性等级结构稳定性具有重要的生物学研究意义 (Bergstrom and Fedigan, 2010), 短尾猴雌性等级结构的稳定性提示可能存在某种特定的行为标准策略来维持群体成员间关系的稳定, 有利于维持自身利益与增强群体凝聚力 (李进华, 1999; Xia *et al.*, 2012)。

本研究结合复杂的数学运算得出了雌性短尾猴的社会顺位和等级梯度, 为进一步研究群体成员间的社会关系及群体凝聚力提供了有力的先决条件。进一步分析雄性间及雄雌之间的攻击-屈服行为可

以成为今后研究的方向, 这有助于揭示在自然条件下, 个体如何通过复杂的社会行为来维持群体的稳定性。

致谢: 黄山园林局、黄山野生猴谷管理中心全体工作人员及房东程海滨全家对作者生活和野外工作给予了帮助和支持; 美国华盛顿大学 Randall C. Kyes 教授和中部华盛顿大学 Lori K. Sheeran 教授指导了野外采样方法, 在此一并致谢。

参考文献:

- Albers P C H, de Vries H. 2001. Elo-rating as a tool in the sequential estimation of dominance strengths. *Animal Behaviour*, **61**: 489 - 495.
- Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, **49**: 227 - 265.
- Balasubramaniam K, Berman C, Ogawa H, Li J. 2011. Using biological markets principles to examine patterns of grooming exchange in *Macaca thibetana*. *American Journal of Primatology*, **73** (12): 1269 - 1279.
- Balasubramaniam K N, Dittmar K, Berman C M, Butovskaya M, Cooper M A, Majolo B, Ogawa H, Schino G, Thierry B, de Waal F B M. 2012. Hierarchical steepness, counter-aggression, and macaque social style scale. *American Journal of Primatology*, **74** (10): 915 - 925.
- Berman C M, Ionica C, Li J H. 2004. Dominance style among *Macaca thibetana* on Mt. Huangshan, China. *International Journal of Primatology*, **25** (6): 1283 - 1312.
- Berman C M, Ionica C, Li J H. 2007. Supportive and tolerant relationships among male Tibetan macaques at Huangshan, China. *Behaviour*, **144**: 631 - 661.
- Bergstrom M L, Fedigan L M. 2010. Dominance among female white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*): hierarchical linearity, nepotism, strength and stability. *Behaviour*, **147** (7): 899 - 931.
- Bonabeau E, Theraula G, Deneubourg J L. 1999. Dominance orders in animal societies: the self-organization hypothesis revisited. *Bulletin of Mathematical Biology*, **61** (4): 727 - 757.
- Butovskaya M, Kozintsev A, Welker C. 1995. Grooming and social rank by birth: the case of *Macaca fascicularis*. *Folia Primatologica*, **65**: 30 - 33.
- Chen R, Li J H, Zhu Y, Xia D P, Wang X. 2009. Amicable behavior, dominance rank, and the function of social stability in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Mt. Huangshan, China. *Acta Theriologica Sinica*, **29** (3): 246 - 251. (in Chinese)
- Cooper M A, Bernstein I S. 2002. Counter aggression and reconciliation in Assamese macaques (*Macaca assamensis*). *American Journal of Primatology*, **56** (4): 215 - 230.
- Gammell M P, de Vries H, Jennings D M J, Carlin C M, Hayden T J. 2003. David's score: a more appropriate dominance ranking meth-

- od than Clutton-Brock *et al.*'s index. *Animal Behaviour*, **66**: 601 - 605.
- Haley H, Sidanius J. 2005. Person-organization congruence and the maintenance of group-based social hierarchy: a social dominance perspective. *Group Processes & Intergroup Relations*, **8** (2): 187 - 203.
- Holand Ø, Gjølstein H, Losvar A, Kumpula J, Smith M E, Røed K H, Nieminen M, Weladji R B. 2004. Social rank in female reindeer (*Rangifer tarandus*): effects of body mass, antler size and age. *Journal of Zoology*, **263** (4): 365 - 372.
- Kappeler P M, van Schaik C P. 2002. Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology*, **23** (4): 707 - 740.
- Krause J, Ruxton G D. 2002. Living in Groups. Oxford: Oxford University Press.
- Lamprecht J. 1986. Structure and causation of the dominance hierarchy in a flock of bar-headed geese (*Anser indicus*). *Behaviour*, **96**: 28 - 48.
- Li J H. 1999. The Tibetan Macaque Society: A Field Study. Hefei: Anhui University Press. (in Chinese)
- Li J H, Wang Q S. 1996. Dominance hierarchy and its chronic changes in adult male Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). *Acta Zoologica Sinica*, **42** (3): 330 - 334. (in Chinese)
- Li J H, Wang Q S, Han D M. 1996. Fission in a free-ranging Tibetan macaque group at Huangshan mountain, China. *Chinese Science Bulletin*, **41**: 1377 - 1381.
- 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.
- Marsden H M. 1968. Agonistic behaviour of young rhesus monkeys after changes induced in social rank of their mothers. *Animal Behaviour*, **16** (1): 38 - 44.
- Moolman M, Bennett N C, Schoeman A S. 1998. The social structure and dominance hierarchy of the highveld mole-rat *Cryptomys hottentotus pretoriae* (Rodentia: Bathyergidae). *Journal of Zoology*, **246** (2): 193 - 201.
- Muller M N, Wrangham R W. 2004. Dominance, aggression and testosterone in wild chimpanzees: a test of the 'challenge hypotheses'. *Animal Behaviour*, **67** (1): 113 - 123.
- Nakano S. 1995. Individual differences in resource use, growth and emigration under the influence of a dominance hierarchy in fluvial red-spotted masu salmon in a natural habitat. *Journal of Animal Ecology*, **64**: 5 - 84.
- Pusey A, Williams J, Goodall J. 1997. The influence of dominance rank on the reproductive success of female Chimpanzees. *Science*, **277**: 828 - 831.
- Sapolsky R M. 2005. The influence of social hierarchy on primate health. *Science*, **308**: 648 - 652.
- Schino G, Polizzidi S E, Tiddi B. 2007. Grooming and coalitions in Japanese macaques (*Macaca fuscata*): partner choice and time frame of reciprocation. *Journal of Comparative Psychology*, **121**: 181 - 188.
- Sidanius J, Pratto F. 2001. Social Dominance: An Intergroup Theory of Social Hierarchy and Oppression. Cambridge: Cambridge University Press.
- Sinha A, Mukhopadhyay K, Datta-Roy A, Ram S. 2005. Ecology proposes, behavior disposes: ecological variability in social organization and male behavioural strategies among wild bonnet macaques. *Current Science*, **89** (7): 1166 - 1179.
- Stevens J M G, Vervaecke H, de Vries H, van Elsacher L. 2005. The influence of the steepness of dominance hierarchies on reciprocity and interchange in captive groups of bonobos (*Pan paniscus*). *Behaviour*, **142** (7): 941 - 960.
- Ventura R, Majolo B, Koyama N F, Hardie S, Schino G. 2006. Reciprocation and interchange in wild Japanese macaques: grooming, cofeeding and agonistic support. *American Journal of Primatology*, **68**: 1138 - 1149.
- de Vries H. 1995. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Animal Behaviour*, **50**: 1375 - 1389.
- de Vries H, Appleby M C. 2000. Finding an appropriate order for a hierarchy: a comparison of the I & SI and the BBS methods. *Animal Behaviour*, **59**: 239 - 245.
- de Vries H, Stevens J M G, Vervaecke H. 2006. Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Animal Behaviour*, **71**: 585 - 592.
- de Waal F B M. 1984. Coping with social tension: sex differences in the effect of food provision to small rhesus monkey groups. *Animal Behaviour*, **32** (3): 765 - 773.
- de Waal F B M, Luttrell L M. 1989. Towards a comparative ecology of the genus *Macaca*: different dominance styles in rhesus and stump-tailed macaques. *American Journal of Primatology*, **19**: 83 - 109.
- Wittemyer G, Getz W M. 2007. Hierarchical dominance structure and social organization in African elephants, *Loxodonta africana*. *Animal Behaviour*, **73** (4): 671 - 681.
- Wrangham R W. 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, **75**: 262 - 299.
- Xia D P, Li J H, Garber P A, Sun L X, Zhu Y, Sun B H. 2012. Grooming reciprocity in female Tibetan macaques *Macaca thibetana*. *American Journal of Primatology*, **74** (6): 569 - 579.
- Zhang P, Watanabe K. 2007. Extra-large cluster formation by Japanese macaques (*Macaca fuscata*) on Shodoshima Island, central Japan, and related factors. *American Journal of Primatology*, **64** (10): 1119 - 1130.
- Zuk M, Kim T, Robinson S I, Johnsen T S. 1998. Parasites influence social rank and morphology, but not mate choice, in female red junglefowl, *Gallus gallus*. *Animal Behaviour*, **56** (2): 493 - 499.
- 李进华, 王岐山. 1996. 雄性短尾猴优势顺位关系及变化的研究. *动物学报*, **42** (3): 330 - 334.
- 李进华. 1999. 野生短尾猴的社会. 合肥: 安徽大学出版社.
- 陈燃, 李进华, 朱勇, 夏东坡, 王希. 2009. 黄山短尾猴不同顺位等级雄性个体各种友好行为的比较研究. *兽类学报*, **29** (3): 246 - 251.