

非人灵长类雌性等级的研究方法

赵海涛¹, 张 剑², 朱紫瑞³, 李保国^{1,4}, 王晓卫⁴

(1. 西北大学生命科学学院,西安 710069; 2. 西北大学地质学系,西安 710069;

3. 西北大学艺术学院,西安 710069; 4. 陕西省动物研究所 710032)

摘要: 在非人灵长类动物等级研究中,有关判定与描述优势等级方法的选择至关重要。早期对旧大陆灵长类的等级研究主要关注雄性,对雌性涉猎较少。目前主要应用攻击-屈服、取食、携婴、相互理毛等行为为标准来研究灵长类的雌性等级,也发现不同的物种往往有不同的雌性等级模式。依据社群结构的完整性将其分为线性等级与非线性等级,并采用不同的方式进行描述。本文通过查阅文献资料,对雌性等级的研究内容、判定标准以及描述方式进行论述,以便抛砖引玉提高非人灵长类雌性等级的研究水平。

关键词: 非人灵长类; 雌性等级; 优势关系; 行为标准; 描述方式

中图法分类号: Q959.848 文献标识码: A 文章编号: 1000-3193(2011)04-0415-10

灵长类动物社会等级的研究是目前灵长类行为研究领域的一个重要课题,引起众多灵长类学者的特别关注。社会等级是指群体中的个体间可以按照某种行为标准进行排序,能够体现出个体在获得优势资源时的差异性。社会等级的概念在社会群体结构研究中首先采用,目的是为了解释个体资源优先权问题^[1]。等级作为非人灵长类社会性行为的重要影响因素曾有大量文献报道过,有关亲缘关系的等级冲突行为研究早期就被认为是诸多重要社会关系研究的基础^[2-3]。长期研究表明等级在进一步了解灵长类复杂社会群体结构中起到非常重要的作用,尽管很多研究人员对雄性灵长类等级关系的长期稳定性产生质疑,但总的来看,对其等级关系的研究结论还是比较清楚的,即等级关系的有效性被广泛验证并逐渐集中关注雌性个体之间^[4]。成年雌性个体间等级关系的确立,作为维护支配与从属关系的重要表现,不仅可以有效地预测雌性个体间攻击行为与友好行为的发生频率、强度及发起方式,而且还可以概括性地预测成年雌性个体的支出与收益情况,这对于整个社群结构的研究是至关重要的。

目前为止,灵长类的雄性个体间社会关系被广泛研究,而有关雌性等级关系涉猎较少,尤其是关于雌性等级稳定性与功能的研究甚少。然而雌性等级关系的研究在深入研究灵长类整个社群结构及动态过程中处于首要位置。诸多研究认为雌性等级关系是易变的,如 Alvarez^[5]发现用多种行为标准判定出的等级并不具有一致性。如果由一种行为标准判定的等级关系不能对另一种行为进行预测的话,那么对等级的实用性产生质疑自然就是合情合理的^[6-8]。但其他一些著名科学家如 Richards^[9]和 Koyama^[10]等采用多种行为标准所判定

收稿日期: 2010-03-19; 定稿日期: 2010-05-24

基金项目: 国家自然科学基金(30970444; 30970379; 30900168; 30770375)项目; 日本 COSMO 石油环保卡基金项目(2005-2012); 陕西省科学院科技计划项目(2010K-08)资助

作者简介: 赵海涛(1985-),男,西北大学生命科学院硕士研究生。主要从事动物生态与保护生物学研究。

通讯作者: 李保国, E-mail: baoguoli@nwu.edu.cn

的等级关系相对稳定,具有相似性,同时也证实了雌性等级关系具有一定小范围的可变性。由此可知,雌性等级关系较雄性等级更为复杂,因而在雌性等级确立与描述的方法选择上需要慎重考虑,应根据种的不同特性选择相应的行为标准。本文主要对不同行为标准及描述方式进行概括和总结,希望对于今后深入进行灵长类雌性等级的研究有所裨益。

1 雌性等级的研究内容

1.1 社群结构与雌性等级

社群结构可以由社会成员构成的非空集合和成员间的双向支配关系共同表示。将结构定义成图表形式,是与图论^[11-12](即研究由线连接点集的理论,用来表示和研究一个系统的结果及它的性质)中所给的定义相似。

雌性等级的研究曾被认为是在进一步研究灵长类复杂社会群体结构中有着非常重要的作用。雌性等级的概念首先是由于两个雌性个体间重复性冲突行为的发生所引出,等级优势导致优势个体在冲突过程中处于强势地位^[13-14]。当社会性群体的个体之间可以依靠优势关系进行排序时,优势等级随之出现。优势等级的出现一方面可以将复杂的社会关系直接量化;另一方面可依据等级将社会关系进行概括性描述,因而优势等级概念在社群结构研究中非常具有吸引力。

1.2 雌性等级的定义

在一些非人灵长类中,强势雌性个体对有利资源的占有会引起弱势雌性个体表现出非打斗性的利益避让行为,这种现象被描述为“雌性优势”^[15-17]。当发生利益冲突时,可能有多种行为伴随发生,主要由雌性某一个体赢得主动权,表现出雌性优势^[15-17]。

1.3 雌性等级的分类

雌性等级根据成员间双向关系的完整性可分为线性等级与非线性等级。

所谓线性等级,即为有次序的社群结构,亦即完整等级。可以通过层级关系表达为连续的直线状等级结构。线性等级的概念通常应用于小型社会群体支配关系的研究^[14]。在近似线性等级的结构群体中,仍然可以被应用。例如,由三个个体组成的循环结构^[18-19]、不可传递或者两个个体之间不具有可比性等^[20-21]。但线性等级指标很少也就意味着线性等级的存在程度较低。此时,也许另一种类型的等级制度即非线性等级在起作用。

非线性等级,即存在平行非支配从属情况的等级关系。由于存在分支,这种等级关系无法用连续的层级直线结构表达,也不能用线性结构式表示。很多社群结构中,个体间联系广泛,相互合作、争斗交错发生,同时随着时间发生新旧更替或局部改变。因而大种群非人灵长类中往往表现出更为复杂的社群结构,对于一个完整的社会结构可能需要有多条分支共同组成^[22]。因一些个体间不发生作用或不表现雌性优势,要想获得所有个体的线性等级关系是不可能的。

1.4 雌性等级的研究现状

非人灵长类雌性等级的研究,主要是针对成年雌性个体。迄今为止,关于非人灵长类雌性等级的研究已有一些成果,特别是对日本猕猴(*Macaca fuscata*)^[23]、黑猩猩(*Pan troglodytes*)^[24]、黄狒狒(*Papio hamadryas cynocephalus*)^[25]等。但是,研究工作是在笼养条件下进行的,而在野生状态下的观察较少,因而野生灵长类雌性等级研究亟需加强。另外,进

行野生与笼养物种的雌性等级关系的比较研究也十分必要。

2 雌性等级判定标准

尽管一些物种的雌性等级顺序尚不明确,但是绝大多数物种的等级关系符合线性等级制度,仅有少数物种存在非线性等级关系^[26]。在雌性优势等级关系确立过程中,灵长类学家曾采用多种行为标准,主要是选择个体间社会关系的不对称利益作为行为判定标准。常用行为主要有以下几种:

2.1 攻击—屈服行为

社会生态学理论认为个体间发生攻击—屈服行为的频次与个体的资源竞争能力、分散程度优势等级结构存有相关性^[27]。而攻击—屈服行为是确定等级关系最为直接的行为判定标准,Bernstein^[28]在猪尾猴(*Macaca radiata*)的等级确立过程中,曾对五种优势等级判定标准进行比较实验,结果发现在相对缓和的群体中攻击行为是判定优势等级最为直接的指标。此方法亦可利用非人灵长类个体的偏爱食物诱引,起到增加冲突,进而达到确定等级的目的。灵长类学者采用此种判定标准曾对猪尾猴^[7]、倭黑猩猩(*Pan paniscus*)^[29]、长尾叶猴(*Semnopithecus entellus*)^[30]等物种做过相应的研究。

攻击—屈服行为按强度的不同将攻击行为分为:咬、抓打、追赶、威吓和取代五种类型;将屈服行为分为:回避、蜷缩和逃跑三种类型^[31]。全部行为数据的收集均主要采用焦点动物取样法和瞬时取样法,用 Mat man program 进行分析,收集的数据录入测定社会关系的矩阵表格进行等级排列。另一种方法可以将攻击行为和屈服行为作为不同的行为指标,各自录入矩阵表,然后根据计算优势指数的方法来判断单元内个体成员的等级关系,此种方法相对简单易行。接近呈线性的等级关系也可用优势等级矩阵表进行排列。

需要注意的是在有些物种的雌性个体之间攻击—屈服行为发生的频次较低,针对这些物种的数据收集时,对仅发生攻击或者屈服的单方向行为也要做记录。因为雌性灵长类间的等级关系即便是在没有明显冲突行为发生的情况下,仍具有潜在的影响力^[32]。

2.2 饮水与取食行为

等级关系曾采用多种行为标准进行测定,但最受欢迎的测定标准为饮水或取食行为次序。在干旱季节所有个体在特定饮水位点不能同时饮水的条件下,可利用的水资源减少,导致单元内个体之间将呈现出特定的饮水次序。经过反复观察发现,这种特定的饮水次序基本上不发生变化。一般情况下,当单元内的所有个体同时到达饮水位点时,主雄和优势等级的雌性个体首先进行饮水,其他个体在位点周围按次序等候并伴随理毛行为发生。只有当优势等级个体离开水源后,次等级的个体才会靠近水源。若几个单元按一定次序到达同一水源时,主雄和优势等级雌性个体可能会在毫无干扰的情况下首先进行长时间饮水,而低等级的个体只有在主雄和优势等级个体离开水源后才可能饮到很少量的水。甚至有些低等级个体由于受到其他单元个体威胁在成功饮水之前就离开了水源。Koyama 曾采用此种行为标准对猪尾猴(*Macaca radiata*)的等级进行判定^[7]。

与饮水位点相似的取食行为观察方式,亦可对非人灵长类单元内个体作进一步观察。根据优势等级收益原则,在长期社会交往中形成的等级制度必定影响资源在个体中的分配,即优势等级获得更多的资源。

目前,研究认为在取食行为发生时等级有两种表现形式:(1)优势等级个体通过攻击行为驱走劣势等级个体;(2)劣势等级个体主动躲避优势个体,避免冲突行为的发生。取食过程中所发生的取代行为在等级关系确定时曾被定义为攻击—屈服行为。所谓取代行为,就是单元内的某高等级个体在接近优势资源位置时(食物、水源、栖息地),所表现出来取代低等级个体的行为。实验过程中,可用单元内每个个体优先获得食物的次数来确定个体间的优势顺序,但所得出的优势顺序有时会与攻击—屈服顺序相反。所谓攻击—屈服顺序,即为个体在发生冲突时表现出的强弱顺序。倘若实验时仅将个体局限于一种资源,所得出的竞争顺序与攻击—屈服顺序是相同的。优势顺序本身就意味着,单元内的每个个体不能同时得到均等利益分配。

取食时的取代行为可采用焦点动物取样法和瞬时取样法进行观察记录,然后通过计算优势指数的方法对收集到的数据进行分析论证。

2.3 携婴行为

雌性个体间的等级关系可以通过雌性个体对待婴猴的特定行为来确定。当某单元有婴猴出生后,本单元内的其他个体对婴猴表现出很强的兴趣,并且试图近距离接近。特别是青年雌性个体对待婴猴表现出更强烈的兴趣,成年雌性个体也会经常触摸或拉扯婴猴的尾巴。当婴猴是由高等级雌性个体生育时,其他的雌性个体会用手去触摸或者近距离注视婴猴,并且也会主动给婴猴的母亲(即等级高的雌性个体)进行理毛。相反,当婴猴是由等级低的雌性个体生育时,优势等级的雌性个体可能会经常性地拉扯婴猴的肢体或尾巴,并试图将婴猴与其母亲分离开来,但其母亲面对此种情形好像并不在意,反而会立即开始对优势个体进行理毛。在狮尾狒(*Gelada Baboons*)中,单元内雌性等级关系的确立曾采用此种行为标准进行判定^[33]。此种行为观察比较直接、简单,能直观地对等级进行排序。

2.4 相互理毛行为

理毛行为可能是灵长类研究中最普遍的一种社会性行为。至少在旧大陆猴中^[34-36],通常被用来作为判定雌性个体间亲缘关系的一种指标。研究群体社会中影响理毛分布因素的目的也是为了潜在的分析说明调节灵长类社会结构的原则。Simonds在猪尾猴的理毛行为研究中,发现同性个体间的理毛频次明显高于异性之间,并且理毛的方向与频次在同性个体间的分布具有一定的偏向性^[37];Seyfarth在黄褐狒狒(*Papio anubis*)研究中,发现相互理毛是低等级个体在冲突行为发生后向高等级个体进行的一种主动讨好行为^[38];Furuya^[39]和Yamada^[40]也曾报道过理毛行为的意义重大,并指出在日本猴(*Macaca fuscata*)社会中起重要作用。总而言之,理毛行为在一些非人灵长类物种中与等级关系存有相关性。例如,Sade在卡奥圣地亚哥岛对猕猴(*Macaca mulatta*)的观察发现,优势雌性个体集中参与理毛矩阵^[41]。

一篇有价值的文献在理毛分析过程中应包含成年雌性个体理毛交换矩阵表和雌性个体优势等级信息。必要时,此部分信息还应包含单元内个体间的亲缘关系,并且每个单元应至少有五个成年雌性个体组成。通过理毛行为的分析,可以显示由优势等级和近亲的吸引以及理毛对象的选择竞争引致理毛的分布呈现显著的规律性。但在新大陆猴中理毛行为与雌性等级之间的关系还需进一步验证,特别要注意收集与等级存有关联的交换性理毛^[42]、攻击协助两种行为数据。

2.5 优势空间个体占有及抱团行为

抱团行为是指个体休息时由两个或两个以上个体挤作一团,个体之间会用胳膊拥抱着彼此的行为。帽猴(bonnet monkeys)的抱团行为在母婴个体之间发生频率相对较高,体现出一种婴儿的保护作用;这与成年雌性之间的抱团行为功能有很大不同,雌性间抱团行为与相互理毛行为功能相似,均具有和解功能。例如为了避免冲突,低等级个体会主动发起抱团行为^[43]。川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)中,这种行为在树上或者在地上均能看到。Sugiyama^[44]曾报道这种行为引起的群体效应意义重大,并称有时会有10个以上的个体聚在一块的情景发生,在日本猴中类似行为也曾观察过,特别是在被雪覆盖的区域^[45]。个体取食时,等级地位高的个体经常占有着食物密集的优势地位^[44]。空间分布测试^[10]主要运用同心圆内的食物密度梯度进行空间分布观察。此行为判定标准所运用统计学及制表均可来自Siegel^[46]。另外,个体栖息时对优势位置的利用情况可用来补充确定等级关系。

2.6 非性爬跨行为

非性爬跨被定义为没有性交的爬跨。在作为一种仪式化的非性爬跨行为研究中,爬跨参与者的双方及行为发出者在数据收集时均应作记录。爬跨可分为邀请式爬跨和强迫式爬跨两种类型。邀请式爬跨通常有特定的邀请动作作前奏,例如献殷勤、皱眉^[47-48]等行为;强迫式爬跨即为在没有被邀请的情况下强迫爬跨的现象。非性爬跨行为在成年雌性个体间也常有发生,雌性个体间的爬跨主要发生在冲突行为发生之后,并且这种爬跨行为发生时主要是有优势个体爬跨劣势个体^[49]。

类似的仪式化行为^[2,50-51]在研究中也曾被发现,比如接吻行为(即为单元内的个体有时会伸嘴去碰触其他个体嘴部的现象)。同样,在数据收集时对参与者的双方及行为发出者也均应作记录。研究表明雌性个体之间的爬跨行为与接吻行为以及异性间的非性爬跨行为,可能对参与者双方等级关系的确立起着非常重要的作用。但由于仪式化行为具有缓解紧张压力的作用,在冲突行为刚刚发生后,不适合采用这些行为指标对等级关系进行论证。

此外,还有使用其他行为作为判定标准的(姿势和步态^[52-53]、交配的成功^[54]等),但一般都不具有普遍的判定意义。

等级制度会因所选用的行为标准不同而会有微小的差异。这种差异的存在可能是由于虽在相同的理论基础指导下,但所采用的用来分析行为测量标准的分类不统一造成的。

3 雌性等级描述形式

3.1 等级树^[55-56]

图论中有关理解优势结构的相关概念是描述等级的基础。如 $A > B > C > D$ 线性等级结构在等级图表中可表示为 $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D$ 。在所有链的起始端个体认为是源个体(在这个例子中,源个体仅为 A 个体)。单一的线性结构表可描述为起始于优势个体,结束于劣势个体(图 1)。而在非线性等级中,可能出现两条线性链 $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D$ 和 $A \rightarrow B \rightarrow E \rightarrow F$ 。B 为结构表中的分叉处,两种排列顺序均可用单一方向图表表示。两条线性链的共同部分为 $A \rightarrow B$,亚结构表为 $C \rightarrow D$ 和 $E \rightarrow F$ (图 2)。



图 1 线性等级

Fig. 1 Linear hierarchy

一个特定的结构链可包含亚结构的所有信息,例如 $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D \rightarrow E$,包含亚结构链 $B > C > D$ 。因而,为了获取最大量的信息和消除多余部分,仅将大结构表包含在优势等级树中进行描述,在相对大的结构表中已经包含相关优势等级的所有信息。

3.2 等级结构的表述

等级结构可以表述为一种图表式结构,结构图的规模,可以依据群体的个体数(这里用 N 来表示)定义结构的大小。为了进一步简化,此文中的“关系”仅仅指不同类型的等级关系。

等级结构作为对单元内的所有个体进行排序的基本轨迹,例如 $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D$,结构方向链中没有一个个体是重复的。轨迹中的个体通过延伸连结在一起。在上边的例子中,我们可以认为 A 能延伸到其他三个个体, C 能延伸到 D , D 由 A 延伸而来等等。所以,方向链本身的延伸性可将高等级与低等级紧密联系起来,也可认为是持续传递性。

如果结构表的亚结构可用特定的路径描述出相关等级,那么依据定义可知由低等级就无法延伸到高等级。相反,如果个体间结构呈现循环状,那么每个个体都可被认为是源个体,由任一个体均可延伸到其他个体,同时也可由其他个体延伸而来(图3)。此种情形意味着不存在等级关系,也充分体现了等级关系具有单向性。

为了遵循社群结构的概念,等级关系应被陈述为成员个体间存有的所有二元关系,可以用“大于”号表示优势关系,例如 $A > B$ 就意味着 A 等级高于 B , A 比 B 更具优势。

一个单元的社群结构可以通过支配关系矩阵表表示,矩阵中的行列均标单元内所有个体名称。在行列交叉点,如果行中的个体比列中个体具有优势,那么在相应的表格里可以记为“1”,否则记录为“0”。由社群结构的定义可知,每一优势矩阵都具有单向性(对于任意个体 A ,都有 $[A, A] = 0$)和不对称性(对于不同个体 A 和 B ,如果 $[A, B] = 1$,那么 $[B, A] = 0$),但并不是所有二元关系都可用来确定支配关系,对于一些二元关系有出现 $[A, B] = 0$ 同时 $[B, A] = 0$ 的可能。调整个体的排列顺序使“1”均录入对角线的上方,则可以得到优势等级排列。

在线性等级中,对于完整的等级结构的描述是简单易行的,单元内的所有个体可以通过单一的排列次序表达所有的相关信息。例如,单元内有五个个体,且 $A > B > C > D > E$,可将这种排列次序认为线性等级,仅有相邻的两个体发生关系,总共发生 $(N - 1)$ 次与等级确立相关的关系,其他个体间的关系可以依据传递性获得。如果 $A > B$ 并且 $B > C$,在线性等级制度的群体中可得出 $A > C$ 。因此,仅仅通过发生的 $(N - 1)$ 次相应关系与传递性,可以重新得出优势矩阵中的关系总数为 $N(N - 1) / 2$ 次。

对于非线性等级,我们不能用单一的线性方向图表示出所有个体间的关系。依据个体间相应关系发生的次数,可对非线性等级进行两种形式的描述。

第一种形式,支配关系发生次数仍然为 $(N - 1)$ 次,但是因出现共同个体,而呈现出至少两条线性方向图。例如,假如个体间相应关系呈现为 $A > B > C$ 和 $A > B > D > E$,任意一条方向链中,每一个成员与另外成员均具有可比性。但排除共同个体之后,链中的其他个体不再具有可比性。两条链中的共同个体为 A 和 B ,并且均呈现 $A > B$,如果将其中一条链中的重复部分消去,那么可以将非线性等级描述为 $A > B > C$ 和 $B > D > E$;或者可描述为 $B > C$

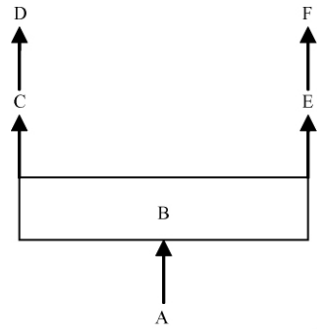


图2 非线性等级
Fig.2 Partial hierarchy

和 $A > B > D > E$,所以支配关系的总和仍然为 $(N - 1)$ 。专制制度为最为典型的非线性等级结构 ,所谓专制制度 ,为其中一个体优越于其他个体 ,而在其他个体的内部并不存在支配关系^[1] ,通常被描述为放射状 ,优势个体在图表的中央 ,向外发射出反映相应关系的几条方向链(图 4)。

第二种类型 ,个体间相应关系发生的次数小于 $(N - 1)$,意为为至少存有两链(图 5) 。例如 ,包含五个个体的非线性等级群体可以通过两条独立链表示 $A > B > C$ 和 $D > E$ 。

由于等级结构存在分支 ,所以收集到的二元支配关系发生的次数低于 $N(N - 1) / 2$ 。

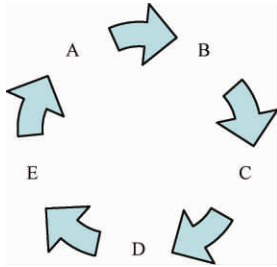


图 3 循环状等级结构
Fig. 3 Circular hierarchy

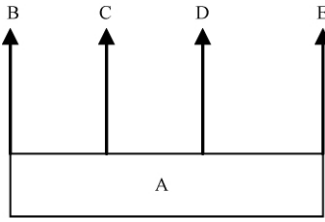


图 4 放射状等级结构
Fig. 4 Despotic hierarchy

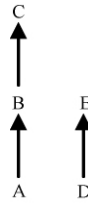


图 5 非单链等级结构
Fig. 5 Non-unique lineage hierarchy

综上所述 ,我们将其成员及成员之间的优势关系定义为等级结构 ,将等级定义成如此具有单向性、不对称性与可传递三大特性的社群结构 ,目的就是为了便于雌性等级的确立与描述。如果所有成员之间均呈现出支配—从属关系 ,那么社会层次结构就被认为是线性等级 ;相反 ,则为非线性等级。同样社群结构也可以为线性等级与非线性等级的混合体 ,或者为非等级结构。

目前 ,确立支配—从属关系的方法仅仅是针对区别线性与非线性等级关系 ,而非线性等级结构有出现分层的可能 ,此种情况下随意选用一种线性等级标准恐怕是不能将其区分的。特别是等级标准选择不适合的情况下 ,要想将其区分开来更是困难。因而在非人灵长类物种的线性等级确立过程中 ,可依据物种的特有性质选择合适的某一特定行为标准进行判定。

灵长类学研究中 ,有关雌性等级描述方法的选择也是至关重要的。其中对小范围线性等级的描述是简单易行的 ,仅用一条链就可以表达所有相关信息。目前 ,大部分描述方法是针对线性等级或近似线性等级制度 ;而对非线性等级的描述相对较少 ,本文中所提到的优势等级树表示法不失为描述非线性等级的一种有效方法。优势等级树分析 ,可以更好地提出分析群体组织的不同结构形式 ,放弃仅通过一种指标描述结构内的所有成员 ,或者试图迫使所有成员排列在同一排列表内。此种分析方法可以将多种行为标准判定的结果均能在图表中同时表示出来。

有诸多因素都会对灵长类的雌性等级产生影响 ,故而在对进行非人灵长类雌性等级的确立与描述研究时 ,不同物种需根据其行为特征慎重选择相应研究方法。

参考文献:

[1] Wilson EO. Sociobiology. The New Synthesis[M]. Cambridge: Harvard University Press , 1975: 697.
[2] Maslow AH. The role of dominance in the social and sexual behavior of infrahuman primates[A]. Bservations at Vilas Park Zoo , 1934 48: 261-277.

- [3] Zuckerman S. The Social Life of Monkeys and Apes[M]. New York: Harcourt Brace & Co. 1932.
- [4] Patricia I. Describing the Organization of Dominance Relationships by Dominance-Directed Tree Method [J]. Am J Primatol ,2006 ,68: 189-207.
- [5] Alvarez F. Social hierarchy under different criteria in groups of squirrel monkeys (*Saimirisciureus*) [J]. Primates ,1975 ,16: 437-455.
- [6] Bernstein IS. Social activities related to rhesus monkey consort behavior[J]. Psychol. Rep ,1963 ,13: 375-379.
- [7] Rowell TE. Hierarchy in the organization of a captive baboon troop[J]. Anim Behav ,1966 ,14: 431-443.
- [8] Hausfater G. Dominance and Reproduction in Baboons (*Papio cynocephalus*) [M]. A Quantitative Analysis. S. Karger , Basel , 1975.
- [9] Richards SM. The concept of dominance and methods of assessment[J]. Anita. Behav ,1974 ,22: 914-930.
- [10] Koyama N. Dominance , grooming and clasped-sleeping relationships among bonnet monkeys in India [J]. Primates , 1973 ,14: 225-244.
- [11] Harary F ,Norman RZ , Cartwright D. Structural Model: an Introduction to the Theory of Directed Graphs [M]. New York , John Wiley & Sons , 1965: 415.
- [12] Carley KM ,Prietula MJ. Computational Organization Theory[M]. Hillsdale: Lawrence Erlbaum Associates ,1994: 320.
- [13] Bernstein IS. Dominance: The baby and the bathwater[J]. Brain Sci ,1981 ,4: 419-457.
- [14] Drews C. The concept and definition of dominance in animal behaviour[J]. Behav ,1993 ,125: 283-313.
- [15] Kappeler PM. Female dominance in Lemur catta: more than just female feeding priority? [J] Folia Primatol ,1990 ,55: 92-95.
- [16] Pereira ME ,Kaufman R ,Kappeler PM , et al. Female dominance does not characterize all of the Lemuridae[J]. Folia Primatol ,1990 ,55: 96-103.
- [17] Radespiel U ,Zimmerman E. Female dominance in captive gray mouse lemurs (*Microcebus murinus*) [J]. Am J Primatol , 2001 ,54: 181-192.
- [18] Appleby MC. The probability of linearity in hierarchies[J]. Anim Behav ,1983 ,31: 600-608.
- [19] de Vries H. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships[J]. Anim Behav ,1995 ,50: 1375-1389.
- [20] de Vries H. Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review[J]. Anim Behav ,1998 ,55: 827-843.
- [21] de Vries H , Appleby MC. Finding an appropriate order for a hierarchy: a comparison of the I&SI and the BBS methods [J]. Anim Behav ,2000 ,59: 239-245.
- [22] Jameson KA , Appleby MC ,Freeman LC. Finding an appropriate order for a hierarchy based on probabilistic dominance [J]. Anim Behav ,1999 ,57: 991-998.
- [23] Chiemi S. Dominance and feeding success in female Japanese macaques [J] , Macaca fuscata: effects of food patch size and inter-patch distance [J]. Anim Behav ,1996 ,51: 967-980.
- [24] Roman MW ,Christophe B. Food competition and linear dominance hierarchy among female chimpanzees of the täl national park [J]. In J Primatol ,2003 ,24: 847-867.
- [25] Vicki K. Bentley-condit , Smith EO. Female dominance and female social relationships among yellow baboons (*Papio hamadryas cynocephalus*) [J]. Am J Primatol ,1999 ,47: 321-334.
- [26] Walters JR ,Seyfarth RM. Conflict and cooperation [A]. In: Smuts BB , Cheney DL , Seyfarth RM , Wrangham RW , Struhsacker TT , editors. Primate Societies[C]. Chicago: University of Chicago Press ,1987: 306-317.
- [27] Koenig A. Agonistic Behavior and Dominance Relationships in Female Phayre' s Leaf Monkeys-Preliminary Results[J]. Am J Primatol ,2004 ,64: 351-357.
- [28] Bernstein IS. Stability of the status hierarchy in a pigtail monkey group (*Macaca nemestrina*) [J]. Anim. Behav ,1969 ,17: 452-458.
- [29] Furuichi T. Agonistic Interactions and Matrifocal Dominance Rank of Wild Bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba [J]. Int J Primatol ,1996 ,18: 855-875.

- [30] Hrdy SB, Hrdy DB. Hierarchical relations among female Hanuman langurs (Primates: Colobinae, Presbytis entellus) [J]. Science, 1976, 193: 913-915.
- [31] 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 (1): 18-25.
- [32] Berenstein L, Wade TD. Intrasexual selection and male mating strategies in baboons and macaques [J]. Int. J. Primatol, 1983, 4: 201-235.
- [33] Kawai M. Ecological and sociological studies of gelada baboons [A]. In: Kawai M ed. Contributions to primatology [C]. Japan, 1979, 16: 95-97.
- [34] Seyfarth RM. A model of social grooming among adult female monkeys [J]. Theoretical Biology, 1977, 65: 671-698.
- [35] Cheney DL. Intragroup cohesion and intergroup hostility: the relation between grooming distributions and intergroup competition among female primates. Behavioral Ecology, 1992, 3: 334-345.
- [36] Hemelrijk CK. Philopatry, male presence and grooming reciprocation among female primates: a comparative perspective. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1998, 42: 207-215.
- [37] Simonds PE. The bonnet macaque in South India [A]. In: Devore I, editor, Holt, Rinehart, & Winston, Primate Behavior [C]. New York, 1965: 175-196.
- [38] Seyfarth RM. Social relationships among adult female baboons [J]. Anim Behav, 1976, 24: 917-938.
- [39] Furuya Y. Grooming behavior in the wild Japanese monkeys [J]. Primates, 1957, 1: 47-68.
- [40] Yamada M. A study of blood-relationship in the natural society of the Japanese macaque [J]. Primates, 1963, 4(3): 43-65.
- [41] Sade DS. Sociometrics of *Macaca mulatta*, I. Linkages and cliques in grooming matrices [J]. Folia Primatol, 1972b, 18: 196-223.
- [42] Cristina LP. Grooming as a reward? Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets [J]. Animal behavior, 2004, 67: 627-636.
- [43] Sugiyama Y. Characteristics of the social life of bonnet macaques (*Macaca radiata*) [J]. Primates, 1971, 12: 247-266.
- [44] Koyama NK. Dominance, Grooming, and Clasped-Sleeping Relationships Among Bonnet Monkeys in India [J]. Primates, 1973, 14(2-3): 225-244.
- [45] Suzuki A. An ecological study of wild Japanese monkeys in snowy areas [J]. Primates, 1965, 6: 31-72.
- [46] Siegel S. Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences [M]. New York, McGraw Hill Co, 1956.
- [47] Bernstein IS. An investigation of the organization of pigtail monkey groups through the use of challenges [J]. Primates, 1966, 7: 471-480.
- [48] Bernstein IS. A field study of the pigtail monkey [J]. Primates, 1967, 8: 217-228.
- [49] Akers JH. Female homosexual in *Macaca mulatta* [J]. Sex Behavior, 1979, 8: 63-80.
- [50] Carpenter CR. Sexual behavior of free ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) [A]. I. Specimens, procedures and behavioral characteristics of estrus. II. Periodicity of estrus, homosexual, autoerotic and non-conformist behavior. J. Comp. Psychol, 1942, 33: 113-162.
- [51] Marler P. Communication in monkeys and apes [A]. In: Devore I, editor, Holt, Rinehart & Winston, Primate Behavior [C]. New York, 1965: 544-584.
- [52] Furuichi T. Social interactions and the life history of female Pan paniscus in Wamba, Zaire [J]. Int J Primatol, 1989, 10: 173-1971.
- [53] 任仁眉, 严康慧, 苏彦捷, 等. 野生金丝猴社会 [M]. 北京: 北京大学出版社, 2000.
- [54] Kano T. Social behavior of wild pygmy chimpanzees (Pan paniscus) at Wamba: A preliminary report [J]. J Hum Evol, 1980, 9: 243-260.
- [55] Pinter CC. Set Theory [M]. MA: Addison-Wesley Publishing Co, 1971: 216.
- [56] Pollock JL. Methods in Philosophy [M]. London: Westview Press, 1990: 126.

The Methods of Research on the Dominance of Female in Non-human Primates

ZHAO Hai-tao¹, ZHANG Jian², ZHU Zi-rui³, LI Bao-guo^{1,4}, WANG Xiao-wei⁴

(1. College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710069; 2. Department of Geology, Northwest University, Xi'an 710069; 3. Art School of Northwest University, Xi'an 710069; 4. Institute of Zoology, Shaanxi Academy of Sciences, Xi'an 710032)

Abstract: Socio-ecological theory suggests a link between the rates of agonism, strength of competition for food or safety, reproduction, and structure of dominance hierarchies among group-living females. With research on non-human primates, it is critical to select the method of determining and describing dominance relationships. In the past, research on the Old World monkeys mainly focused on males, with little emphasis on the role of females. However recently, studies focusing on female dominance relationships have attracted more scientific attention. In primatology, the methods to determine dominance hierarchies are very important. Plenty of behavioral standards (such as aggressive-submissive, feeding, carrying infant, grooming etc.) were used in researching female relationships with results showing varied strategies among different species. Primate social structures are divided into two types: linear hierarchy and partial hierarchy, which can be described using different methods. We followed the “dominance-directed tree” methodology, which is able to detect both types of hierarchy. By summarizing a number of different research studies on dominance, this article presents a methodological standard for determining and describing female dominance relationships.

Key words: Non-human primates; Female hierarchy; Dominance; Behavioral Standards; Descriptive methodology