

DOI: 10.16359/j.cnki.cn11-1963/q.2016.0027

非人灵长类是否回避近亲繁殖?

张 鹏^{1,2}, 伍乘风¹, 楚原梦冉², 徐华林³

1. 中山大学人类学系, 广州 510275; 2. 中山大学生命科学大学院, 广州 510275;
3. 内伶仃-福田国家级自然保护区管理局, 深圳 518040

摘要: 近亲繁殖回避现象是人类学者、生物学者、心理学者和社会学者最关心的研究课题之一。针对灵长类的社会特点和近亲繁殖回避假说, 本文引入了三个主要假设: 假设 1) 近亲繁殖可能会导致个体繁殖适合度降低等损失; 假设 2) 近亲繁殖有利有弊, 但是弊端可能明显大于利益; 假设 3) 如果弊大于利, 那么动物应该进化形成回避近亲繁殖的机制, 以减少该行为产生的损失。然后, 本文综述分析了 6 科 19 个灵长类种群的现有繁殖数据, 验证了灵长类的行为回避、迁移和繁殖抑制等机制, 旨在强调灵长类回避近亲繁殖的必要性及其生物学背景, 并为人类学、生物学和心理学的研究提供跨学科素材。

关键词: 灵长类; 近亲繁殖; 社会结构; 行为回避; 迁移

中图法分类号: Q981.2; 文献标识码: A; 文章编号: 1000-3193(2016)02-0309-12

Do non-human primates avoid inbreeding?

ZHANG Peng^{1,2}, WU Chengfeng¹, CHU Yuanmengran², XU Huanglin²

1. Department of Anthropology, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275; 2. School of Life Science, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275; 3. Guangdong Neilingding Futian National Nature Reserve, Shenzhen 518040

Abstract: For the past decade, the idea that non-human primates avoid copulating with close kin in their social group is controversial among anthropologists, biologists and psychologists. Based on the inbreeding avoidance hypothesis, I make three assumptions: 1) Inbreeding is costly and may reduce individual reproductive fitness; 2) The costs of inbreeding outweigh its benefits; 3) If the costs are higher than the benefits, mechanisms to avoid inbreeding should evolve. In this work, I analyzed breeding data from 6 primate families and 19 populations, addressed these three assumptions and evaluated their applicability to these primate groups.

收稿日期: 2013-09-23; 定稿日期: 2014-01-14

基金项目: 本文受教育部新世纪优秀人才计划经费(2014)、国家自然科学基金(31270442; 31470456)、广东省千百十工程人才培养基金(2013)、深圳市野生动物资源调查项目(2014-2016)、广东高校优秀青年创新人才培养计划(MYM10115)和 The Cooperative Research Program of PRI, Kyoto University(2015)项目的资助。

作者简介: 张鹏(1978-), 男, 副教授, 博士生导师, 主要从事灵长类行为生态学。E-mail: zhangp99@mail.sysu.edu.cn

Citation: Zhang P, Wu CF, Chu YMR, et al. Do non-human primates avoid inbreeding?[J]. Acta Anthropologica Sinica, 2016, 35(2): 309-320

Key words: Non-human primates; Inbreeding; Social structure; Behavioral avoidance; Dispersal

近亲繁殖回避现象是人类学者、生物学者、心理学者和社会学者最关心的研究课题之一。早期学者们曾认为近亲繁殖禁忌是某些地区或族群的文化^[1-2]。然而, 随后学者们注意到人类各民族和文化圈内都普遍存在近亲间繁殖禁忌, 尤其禁止父母子女或兄弟姐妹等血缘个体间的乱伦行为。此外, 熟悉个体之间也普遍存在回避恋爱的行为机制(韦斯特马克效应)^[3]。这些说明近亲繁殖回避现象可能具有其适应性意义和生物学基础。近亲繁殖回避假说认为如果近亲繁殖对个体适合度造成明显损失, 那么个体应该回避这一有害的行为^[4,5]。一些研究者认为形成普遍近亲繁殖禁忌的最直接原因是该行为降低了夫妇的繁殖成功度, 例如, 近亲夫妇的后代死亡率明显高于非近亲夫妇的^[6,7]。然而, 其他研究者则认为幼儿死亡率高未必会影响夫妇的繁殖成功度。例如, 近亲夫妇家庭比其他夫妇具有更发达的亲戚网络, 可以通过减轻女性育子的负担, 提高出产频率等来弥补幼儿死亡率高的损失, 或者近亲结婚可以减少家族财产的流失, 为子女提供更好的生活条件等, 所以一些部落和文化圈甚至鼓励近亲间婚姻^[8]。由于以人类为对象的研究需要考虑伦理、文化背景、财产分配等复杂因素, 所以相关研究一直进展缓慢。

近二十年来, 为了理解近亲繁殖回避的生物学机制, 学者们分别对植物、动物等种类进行了普遍的比较分析(这里近亲繁殖是指亲缘关系三代以内个体间的交配繁殖现象)。Cronkrak and Roff (1999) 分析了 35 种野生动物和植物的后代死亡率, 发现近亲繁殖后代的死亡率比非近亲交配的高出 215.5%^[9]。近亲繁殖也可能导致动物种群繁殖率下降^[10]、成长缓慢^[11]、生存率降低^[12]和抵抗力降低^[13]等负面影响。与其他哺乳类相比, 非人灵长类(以下为灵长类)具有鲜明的社会特点。首先, 灵长类的繁殖群组成成员稳定。例如, 大多数哺乳类的繁殖群组成随繁殖季节等因素变化而变化; 而灵长类群内组成很少受繁殖季节等因素的影响, 包括从婴幼儿、青少年、成年和老年等完整年龄性别组(除一些原猴类和猩猩以外)^[14]。其次, 灵长类繁殖群内具有非常清晰的父系或母系结构。例如, 大多数哺乳类没有清晰的迁移性别(雌性和雄性都可能迁移), 一般只能够通过雌雄迁移距离的差异来定义父系或母系社会结构^[15]; 而灵长类存在固定的迁移性别, 如猕猴雄性在性成熟前一般会离开出生群, 而雌性与母亲、姊妹世代生活在一起, 形成典型的母系多雄多雌群; 黑猩猩则形成典型的父系多雄多雌群, 雌性在性成熟前离开出生群, 而雄性与父亲、兄弟世代生活在一起。稳定的群内成员组成有利于灵长类形成复杂的社会关系、多样的行为、较高的个体识别能力和智能^[16,17]。然而, 以往关于近亲繁殖的研究主要集中在植物、昆虫、鸟类和小型哺乳类等繁殖周期较短的物种^[18]。由于灵长类寿命和繁殖周期均较长、研究投入较大等原因, 所以国内仍缺乏关于灵长类近亲繁殖的研究, 相关信息零乱, 所以有必要对灵长类是否回避近亲繁殖这个问题进行梳理和讨论。

针对灵长类的社会特点和近亲繁殖回避假说, 本文引入了三个主要假设: 假设 1) 近亲繁殖可能会导致个体繁殖适合度降低等损失; 假设 2) 近亲繁殖有利有弊, 但是弊端可能明显大于利益; 假设 3) 如果弊大于利, 那么动物应该进化形成回避近亲繁殖的机制, 以减少该行为产生的损失。然后, 本文综述分析了 6 科 19 个灵长类种群的现有繁殖数据, 验证了灵长类的行为回避、个体迁移和繁殖抑制等机制, 旨在强调灵长类回避近亲繁殖的

必要性，并为以后人类学、生物学和心理学相关研究提供跨学科素材。此外，我国是灵长类资源最丰富的国家之一，分布有至少 25 种现生灵长类，然而其中一半以上的种类濒临灭绝，尤其是近年来人为导致的栖息地岛屿化或破碎化情况严重，阻碍了群间基因交流，可能增加了群内近亲繁殖的几率。本文将为濒危物种的保护和恢复提供依据。

1 近亲繁殖回避的必要性

1.1 假设 1：近亲繁殖可能会导致个体繁殖适合度降低等损失

1876 年，达尔文^[4]首先提出近交消退 (Inbreeding depression) 概念，认为近亲繁殖可能会降低个体适合度。Wright (1922)^[19] 随后提出近交系数 (Inbreeding coefficient) 和显性模型 (Dominance model) 的概念，认为近亲繁殖后代比其他后代获得祖辈的等位基因比例高，基因纯和度较高和基因位点单一等特点，容易出现由有害隐性基因引起的表现型。例如放射松 (*Pinus radiata*) 近亲繁殖个体的子叶死亡率明显增加^[20]。超显性模型 (The over dominance model) 进一步解释说即使近亲繁殖的影响在第一代不显现，但是隐性有害基因会世代累加，导致后代的基因位点单一性增加，最终不适合环境而遭淘汰，例如大蹄蝠 (*Rhinolophus ferrumequinum*) 经过世代近亲繁殖后，隐性有害基因累加导致个体存活率降低等一系列负面结果。除了对婴幼儿的影响以外，近交个体成年后可能出现繁殖能力降低，容易感染疾病和寄生虫等问题^[21]。

遗传负荷理论 (Genetic load theory) 认为近交消退的危害决定于群内每个个体携带有害基因或致死基因的数量^[9]。遗传负荷因物种可而异，例如 Ralls 等 (1988)^[51] 分析了 38 个生物物种，发现每个物种的致死当量从 -1.4 到 30.3 不等 (致死当量：在二倍体生物的群体中，每个成员在杂合状态下所携带的隐性有害基因的平均数与每个基因纯合时引起成熟前死亡的平均概率的乘积)。不过，一些学者质疑遗传负荷理论^[15]，认为近亲婴儿死亡率增加可以排除种群内有害隐性基因的比例，所以长期近亲繁殖可以清洗种群内有害基因比例，从而降低遗传负荷。例如，风信子 (*Eichhornia paniculata*) 种群内经过几代近交繁殖后，有害基因比例明显降低^[5]。但是，这种清洗假说也存在一定的局限性^[22]：第一，一些有害隐性基因可能在世代近亲繁殖的种群稳定维持；第二，一些非致命的隐性基因可能无法被清洗；第三，由于基因突变是随机的，所以种群内遗传负荷一直存在，不会因长期近亲繁殖而消失；第四，婴儿死亡率高的种群可以通过增加繁殖频率来弥补人口损失。此外，Kalinowski 等 (2000)^[1] 认为近亲繁殖的研究对象基本上都是饲养动物群，一些饲养群内婴儿死亡率高也可能受饲养方式和生活条件等人为因素的影响，不完全是有害基因导致的。

近亲繁殖抑制不仅受遗传负荷的影响，也受环境因素的影响。例如，北美歌雀 (*Melospiza melodia*) 的近亲繁殖后代的年死亡率一般与其他个体没有差异，但是冬季死亡率明显高于其他个体^[23]。Jimenez 等 (1994)^[24] 比较白足鼠 (*Peromyscus leucopus moveboracensis*) 近亲繁殖种群和非近亲繁殖种群的死亡率在实验室内没有明显差异，但是在野生环境下差异明显。这些研究说明两个问题：第一，近亲种群或个体的死亡率与环境因素有关，近亲繁殖抑制的效果会受环境因素的影响，不是一个恒定量值；第二，野生种群近亲繁殖后代的死亡率较高，而以往实验室研究可能低估了近亲繁殖抑制的影响程度。

1.2 假设 2: 近亲繁殖有利有弊, 但是弊端可能明显大于利益

除了上述弊端以外, 近亲繁殖也有其正面意义。利益 1): 近交可以提高社会性。亲缘选择理论认为亲缘个体间比非亲缘个体间更容易相互协助, 增加个体或其亲缘个体的繁殖成功率, 这样近亲繁殖有利于增加种群或个体的社会性^[25]。这一理论随后陆续被很多研究证实(例如, 美洲散白蚁 *Reticulitermes flavipes*; 裸鼯鼠 *Heterocephalus glaber*; 帝王合鼓虾 *Synalpheus regalis*)^[26-28], 这种相互协助在社会性食肉种类中尤其重要(狮子 *Panthera leo*)^[29]。此外, 种群内一些没有血缘关系的个体相互熟悉后也会相互协助, 产生互惠利他的行为^[30]。除了群内利益, 近亲繁殖可能增加社会群之间的社会性, 例如侏獾 (*Helogale parvula*)^[31] 和白鼻浣熊 (*Nasua narica*)^[32] 形成分离聚合的社会群, 有近交个体的群间相遇时, 两群融合可能性明显比其他群之间的高, 发生冲突几率低, 个体死亡率低。不过, 另有学者认为群内个体间相互协助可能并非完全因为亲缘选择, 而可能是因为留在出生群内个体相互熟悉, 容易出现相互协助行为^[29]。

利益 2): 近交有利于继承父母的基因型。非亲缘个体间交配使一些有效的适应性基因在重组中损失, 基因重组成本较高 (Cost of recombination), 不利于后代复制父母的优良基因型。相对而言, 近交后代可以更完整地拷贝父母基因型, 减少基因重组带来的损失, 增加对既有环境的适应能力^[33]。Dobzhansky(1970)^[34] 最早提出杂交抑制理论 (Outbreeding depression), 发现果蝇 (*Drosophila*) 不同群间杂交后代的适应能力反而不如群内近交个体。其他物种也会出现类似杂交抑制现象(例如, 蚯蚓 *Eisenia fetida*; 长牡蛎 *Crassostrea gigas*; 蜥蜴 *Ctenophorus ornatus*)^[35-37] 和多种植物^[38,39]。由此, 最杂交理论认为个体选择交配对象时, 应该回避选择极端差异或极端近亲的个体, 而应该选择表型有些相似(或有适量亲缘关系)的个体, 这样有利于平衡了极端近交抑制和极端杂交抑制的影响^[22]。例如, Bateson(1982)^[40] 发现日本鹌鹑 (*Coturnix coturnix Japonica*) 回避与自己长相差异很大的个体, 而倾向选择与自己长相类似而且不熟悉的异性。其他物种也出现了类似的结果(田鼠 *Microtus arvalis*; 白足鼠 *Peromyscus leucopus*)^[31, 41]。

利益 3): 近交有利于增加物种基因多样性。近亲繁殖提高群内个体的基因纯度, 减少种群间基因交流, 从而增加整个物种的基因多样性。反之, 种群间广泛的杂交会导致不同种群的基因型类似, 减少该种类的基因多样性^[42]。一些研究陆续证明了近亲繁殖与物种基因多样性的关系(冷杉属 *Abies* spp.; 萝卜属 *Raphanus* spp.; 黑尾土拨鼠 *Cynomys ludovicianus*)^[43-45]。除了以上三点利处, 一些学者关注生物的无性繁殖现象, 提出近亲繁殖可以减少减数分裂带来损失的假说^[33], 但是目前仍没有相关的研究证据。

1.3 假设 3: 如果弊大于利, 那么动物应该进化形成回避近亲繁殖的机制

和其他自然现象一样, 近亲繁殖同时存在利与弊, 而利弊程度随物种、环境等因素而变化。如果近交的利大于弊, 那么动物会出现普遍的近亲繁殖行为, 例如蚂蚁、蜜蜂等社会性昆虫普遍出现近亲繁殖和育幼行为, 因为它们采用独特的单配体繁殖模式, 近交极大地提高了其社会性^[25]。然而, 哺乳类中极少有像社会性昆虫那样的普遍近亲繁殖物种, 说明近亲繁殖对哺乳类的利益不大或者弊大于利。由于弊大于利, 哺乳类、爬行类、鸟类

和鱼类等形成了行为回避、迁移和繁殖抑制等一系列近交回避机制。行为回避是指在个体对配偶存在明显的性选择，一般是雌性对配偶雄性的选择。迁移是指个体性成熟前通过离开出生群，尝试加入其他繁殖群，以减少与亲缘个体出现近交的几率^[46]。繁殖抑制是指群内仅少数个体可以繁殖，而其他个体的繁殖行为受到抑制或完全停止。相对于前两种机制，繁殖抑制只出现于个别物种（啄木鸟 *Melanerpes formicivorus*；猫鼬 *Suricata suricatta*；狨 *Callithrix jacchus* 和绒顶桤柳猴 *Saguinus oedipus* 等）^[47-50]。值得一提的是，上述行为机制可能影响到近亲繁殖行为，但并不说明该行为机制是为了回避近亲繁殖而进化的。

2 灵长类近亲繁殖的利与弊

表 1 中列举了 6 个科 19 个灵长类种群的婴幼儿死亡率数据，其中近亲繁殖后代的婴幼儿死亡率（ $55.4 \pm 23.4\%$ ）明显高于非近亲繁殖后代的死亡率（ $27.4 \pm 15.8\%$ ，Mann-whitney test, $n=38$, $U=49$, $Z=-3.8$, $p<0.001$ ）。尤其是，狮面狨（*Leontopithecus rosalia*）和黄狒狒（*Papio cynocephalus*）的近交后代死亡率达到 100%，而其非近交后代的死亡率分别仅为 20%（ $n=5$ ）和 19%（ $n=140$ ）。这些数据支持超显性模型，说明隐性有害基因累加可能导致个体存活率降低。但是，损害程度因种类和种群大小等因素而变化，例如表 1 中，豚尾猴和黑猩猩的近交后代死亡率与非近交后代的差异不明显。

近亲繁殖也可能对灵长类造成一些非致命性的影响。近年来研究发现近交会对一些种类新生儿体重和成长速度、雌性繁殖能力和繁殖间隔、雄性繁殖能力和在繁殖群任期、成年个体体型、淋巴系统等方面造成不利影响，例如节尾猴（*Callimico goeldii*）、猕猴、山魈（*Mandrillus sphinx*）和埃及狒狒（*Papio hamadryas*）等种类^[18, 53, 58-61]。这些结果支持近交增加灵长类的遗传负荷假说。此外，近交的影响程度在不同种类间（或同种的不同群体间）可能存在差异。例如，近交会降低一些山魈群内雌性和雄性的生育能力^[18, 60]，而对其他山魈群或猕猴群内个体的影响不明显^[58]。由于动物的生活史、生活环境等因素各有不同，这会导致近交衰退程度的不同^[61]。雌性和雄性受近交影响程度不同。例如，近交明显影响山魈雌性幼儿的成长速度，而对雄性幼儿的影响较小^[60]。类似的，近交雌性节尾猴的死亡率明显高于近交雄性的^[53]。这一性别差异可能与灵长类雌雄中存在明显的生理特点和生活史等因素有关^[60]。

此外，近亲繁殖的饲养种群内频繁出现一些畸形现象，例如阴唇融合性不孕症（狨），婴幼儿缺脑和失明现象（猕猴），手指（趾）畸形（日本猴）；胸腔横膈膜缺失（狮面狨）；肾脏畸形（松鼠猴 *Saimiri sciureus*）和淋巴瘤（埃及狒狒 *Papio hamadryas*）等^[61-67]。这些畸形现象在野生种群内很少发现。

相对于明显的弊端，灵长类近亲繁殖的利益并不明显。首先，就利益 1 近亲繁殖有利于提高社会性而言，灵长类的社会交往不仅仅局限于亲缘个体之间，还频繁通过相互利他等协助方式增加非亲缘个体间的交往，提高社会性。近亲之间相互协助繁殖的主要出现于桤柳猴（*Saguinus* spp.）和狨（*Callitrichidae* spp.）等小型新世界猴种类^[68]，但是目前仍没有研究说明这些种类的亲缘选择行为是否与近亲繁殖有直接的联系。其次，就利益 2 近亲繁殖有利于克服杂交抑制现象而言，绝大多数情况下，灵长类不同亚种或种的野生种群间

表 1 灵长类近亲繁殖及其后代死亡率
Tab.1 Inbreeding and offspring mortality in non-human primates

| 物种Species 学名Latin name | 生活环 境Living condition | 年龄阶段 Parameters analyzed | 近亲婴幼儿 个体数Inbred offsprings | 死亡率 Mortality rate (%) | 非近亲繁殖婴幼 猴个体数Non- inbred offsprings | 死亡率 Mortality rate (%) | 文献 Ref. |
|-------------------------------------|-----------------------------|--------------------------------|----------------------------------|------------------------------|--|------------------------------|------------|
| 环尾狐猴 <i>Lemur catta</i> | Captive | 幼儿期 <1yrs | 16 | 31.3 | 70 | 18.6 | [51] |
| 黑美狐猴 <i>Eulemur macaco</i> | Captive | 幼儿期 <1yrs | 4 | 75.0 | 37 | 40.5 | [51] |
| 褐美狐猴 <i>Eulemur fulvus</i> | Captive | 幼儿期 <1yrs | 16 | 62.5 | 116 | 26.7 | [51] |
| 粗尾婴猴 <i>Otolemur crassicaudatus</i> | Captive | 幼儿期 <1yrs | 33 | 36.4 | 19 | 26.3 | [51] |
| 松鼠猴 <i>Saimiri sciureus</i> | Captive | 幼儿期 <1yrs | 9 | 33.3 | 441 | 27.9 | [52] |
| 节尾猴 <i>Callimico goeldii</i> | Captive | 一月龄 1 month | 111 | 46.0 | 679 | 24.0 | [53] |
| 狮面猴 <i>Leontideus rosalia</i> | Wild | 一月龄 1 month | 14 | 100.0 | 5 | 20.0 | [54] |
| | Captive | 幼儿期 <1yrs | 145 | 63.4 | 369 | 50.1 | [55] |
| 褐头蛛猴 <i>Ateles fusciceps</i> | Captive | 幼儿期 <1yrs | 12 | 58.3 | 11 | 18.2 | [52] |
| 鞍背猴 <i>Saguinus fuscicollis</i> | Captive | 幼儿期 <1yrs | 46 | 80.4 | 167 | 67.2 | [51] |
| | Captive | 幼儿期 <1yrs | 25 | 60.0 | 381 | 32.3 | [55] |
| 豚尾猴 <i>Macaca nemestrina</i> | Captive | 幼儿期 <1yrs | 36 | 41.7 | 2054 | 42.3 | [55] |
| 食蟹猴 <i>M. fascicularis</i> | Captive | 幼儿期 <1yrs | 31 | 32.3 | 206 | 31.1 | [55] |
| 猕猴 <i>M. mulatta</i> | Captive | 幼儿期 <1yrs | 10 | 20.0 | 25 | 0.0 | [55] |
| 黑猴 <i>M. nigra</i> | Captive | 幼儿期 <1yrs | 11 | 54.5 | 75 | 30.7 | [55] |
| 黄狒狒 <i>Papio cynocephalus</i> | Wild | 一月龄 1 month | 3 | 100.0 | 140 | 19.0 | [56] |
| 东非狒狒 <i>P. anubis</i> | Wild | 一月龄 1 month | 8 | 50.0 | 38 | 15.8 | [57] |
| 山魈 <i>Mandrillus sphinx</i> | Captive | 幼儿期 <1yrs | 23 | 78.3 | 8 | 0.0 | [55] |
| 黑猩猩 <i>Pan troglodytes</i> | Captive | 幼儿期 <1yrs | 20 | 30.0 | 227 | 29.5 | [55] |

存在地理隔离和行为隔离等因素，很少出现杂交现象。野生灵长类的杂交行为仅出现于埃及狒狒和东非狒狒 (*Papio anubis*) 或苏拉威西岛猕猴等个别物种之间^[69]，而且仅局限于在两个种类分布域的交叉地带，不具有普遍性。第三，就利益 3 近亲繁殖有利于增加物种基因多样性而言，群选择是建立在个体选择基础上的，只有在个体近亲繁殖抑制水平较低的情况下，才可能体现群选择，这一点仍然有待将来的进一步佐证。虽然笔者未能进一步量化分析灵长类近亲繁殖的利弊，但是从总体分析来看，灵长类近亲繁殖的存在明显的弊端，而其利益可以通过其他方式弥补，由此灵长类形成了以下回避近亲繁殖的机制。

3 灵长类回避近亲繁殖的机制

3.1 行为回避机制

3.1.1 母子间的近亲回避

灵长类母子间普遍存在近亲繁殖回避。下面以相关研究最充分的日本猴 (*M. fuscata*) 为例。Kawai (1969)^[70] 分析了日本猴饲养群内的交配行为，发现在 436 次的交配中，母子间交配仅出现 11 次 (2.5%)，同时亲生兄弟姐妹间的交配也明显少于非亲缘个体间的交配。Enomoto (1978)^[71] 发现日本猴的性行为有两种，一种是不射精的仪式性爬跨，另一种是射精的交配行为。母子之间或是兄弟姐妹之间的性行为多为不射精的仪式行为，主要是

为了确立相互间的社会关系。Takahata 等 (1999)^[72] 观察了野生猴群内 232 对交配个体，其中有 14 对 (6%) 母子间出现 21 次爬跨行为，这些爬跨都是不射精的仪式行为；其他 115 对有两代以内亲缘个体间也只有 3 对 (2.6%) 出现爬跨行为。相对而言，表兄妹之间的爬跨行为较多，108 个配对中有 12 对 (11.1%) 出现 18 次爬跨行为，其中 6 次伴随有射精现象。这些数据表明日本猴的性行为主要集中在亲缘关系较远个体之间，而直系亲缘个体之间普遍会回避性行为。

其他猕猴属种类也有类似的近交回避现象。在美国圣地亚哥，猕猴群内偶尔出现母子间的近交爬跨行为，不过这些近亲交配行为明显与其他交配行为不同，例如缺乏相互理毛行为、雄性不守护雌性、随后较少出现再次交配的现象等^[73-74]。红面猴 (*M. arctoides*) 雄性与近亲雌性间的交配频率明显少于与其他非亲缘发情雌性间的交配频率^[75]。叟猴 (*M. sylvanus*) 雄性有时会检查母亲与姐妹的发情状况，但是从未观察到交配，同时雌性也不会向自己的儿子或兄弟邀配 (本研究共 22 个母子对和 46 个胞兄弟姐妹对)^[76]。

黑猩猩生活在父系多雄多雌群，雌性在不同繁殖群间迁移，有时候返回出生群，会与性成熟的儿子生活在一起，这样存在母子间交配的可能性。但是黑猩猩成年雄性不会与母亲交配，仅未成年雄性偶尔会与母亲爬跨^[77]。Goodall (1986)^[78] 长期跟踪了拱北群内的六对母子，发现发情雌性与群内所有雄性交配，唯独回避与自己性成熟的儿子交配，并且会拒绝儿子的爬跨行为。青年雌性黑猩猩一般在 4 岁出现第一次发情，在发情前她们会与自己的同母胞兄弟频繁交配，但是发情以后雌性基本中止与自己的胞兄弟发生性行为^[77]。实际上，雄性也对自己的同胞姐妹没有兴趣，一般选择与其他非亲缘的雌性交配^[78]。

3.1.2 父女间的近亲繁殖回避

父女关系比母子关系更难确定，相关研究数据也较少。Pusey (1990)^[77] 发现黑猩猩群内的年轻雌性明显回避与父辈雄性交配，例如一个年轻雌性平时总是和一个父辈年长雄性一起活动，但是发情后她从未与这个年长雄性交配过，而转向选择年轻雄性。Goodall (1986) 观察到两个例外的年轻雌性，她们频繁向群内年长雄性邀配，然而年长雄性似乎对这些年轻雌性并不感兴趣，更倾向于选择年龄较大的经产雌性^[78]。类似的，大猩猩群内的发情雌性也回避与父亲交配，转向非亲缘或亲缘较远的雄性邀配^[79]。狒狒雄性一般在女儿性成熟前离开繁殖群，通过减少在群内滞留时间回避近交。Packer (1979)^[57] 发现年轻雌性倾向于选择与新来雄性交配；同时，群内任期较长的雄性均回避与女儿交配，而选择与非亲缘雌性交配。以上结果均说明：野生灵长类普遍存在减少父女交配可能性的行为机制。

不过，父女交配现象也偶尔会出现。长臂猿雌性死亡后，失去配偶的雄性有时可能与自己的女儿结成配偶，共同守护领地^[16]。长臂猿父女形成配偶的现象仅出现于饲养环境，在野生种群内还没有发现过。猕猴饲养群内也出现过父女交配现象，但是雌性随后没有怀孕^[80]。这些父女交配现象可能与饲养环境下个体迁移受阻，缺乏可选择的配偶等环境因素有关。

3.1.3 其他近亲间的繁殖回避

野生条件下很难确定个体间的亲缘关系，所以关于个体与出生群内其他亲缘个体繁殖回避的研究较少。然而现有的研究结果支持韦斯特马克效应理论^[3]，发现灵长类具有回避与关系亲密个体交配的心理基础。黑猩猩的发情雌性在出生群内对雄性的吸引力较少，而迁移到其他群后，明显吸引全群的雄性，并与所有雄性交配^[78]。这种性吸引力的不同

可能是黑猩猩雌性迁移的原动力。东非狒狒雄性有时候会留在出生群，并且获得较高的社会地位，但是它们在出生群内的性意欲低下，很少驱赶外来雄性。而将这些雄性迁移到其他繁殖群后，它们的性竞争意识明显增强，不仅交配频率增加，而且积极驱赶靠近繁殖群的外来其他雄性。Kitamura (1977) 发现关系要好的非亲缘日本猴也会回避交配^[81]。这些非亲缘的雄性和雌性平时表现得非常亲密，相互依偎和理毛。但是在繁殖季节它们总是避免相互交配，常常寻找陌生的交配对象。不过与野生种群不同的是，在饲养群内猕猴雄性频繁出现与出生群内表兄妹等雌性交配，类似的表兄妹间交配现象也出现于大猩猩饲养群内^[77]，这些可能与雄性无法像野生种群那样正常迁移有关。

3.2 个体迁移机制

灵长类个体迁移分为单性迁移模式和双性迁移模式两种模式。其中单性迁移模式在灵长类中较为普遍，是指雄性或雌性某一性别迁移，而另一性别保留在出生群内。猕猴、短尾猴和黄狒狒等雄性一般在性成熟前会离开出生群，雌性保留在出生群内，形成典型的母系社会。白头叶猴、黑叶猴和印度长尾叶猴等叶猴类的母系社会相对不那么严格，偶尔出现雌性迁移现象，但是出现的频率和迁移距离明显少于雄性。而黑猩猩、大猩猩等大型类人猿则是雌性迁移和雄性保留，形成了父系社会。按照近亲繁殖回避理论，某一性别组离开出生群，有利于减少近交衰退的风险。但是迁移伴随着很高的风险，离开群体庇护的个体更容易被捕食，或者他们在尝试进入陌生繁殖群时会被同类咬伤或咬死等。目前仍很难量化迁移对个体的风险，但是年幼个体和雌性迁移的死亡率明显高于雄性的^[46]。

双性迁移模式是指雌性和雄性都迁移，一般出现于较原始的灵长类，例如原猴类、猿等新世界猴的和类人猿中相对原始的长臂猿^[14]。这些种类一般单独生活或形成一雄一雌群，具领地性，甚至儿女长大后也必须双双离开父母的领地。双性迁移可以有效回避父母与子女间繁殖，但是不能完全防止兄弟姐妹间的繁殖。长臂猿的雌性和雄性迁移距离不同，女儿大多在父母领地附近建立自己的领地，而儿子单独活动时间较长，会在更远的地方寻找领地，这样长臂猿雌性和雄性可以通过迁移距离的不同减少近亲繁殖现象^[82]。原猴类和猿等双性迁移的种类也可能有通过迁移距离不同减少近亲繁殖的机制，但是目前仍缺乏迁移距离等相关的数据。

如果灵长类的个体迁移是一种回避近亲繁殖的机制，那么笔者推论以下三个迁移特点：1) 应以单性迁移为主，因为单性迁移即可以解决近交问题，也可以减少迁移个体数量和迁移风险；2) 个体最初的迁移应该在性成熟之前，这样可以减少与出生群内亲缘个体间的繁殖可能性；3) 如果出现多次迁移，个体应在其后代达到性成熟前迁移，即其在群内任期短于其后代达到性成熟的年龄，这样可以减少与其子女繁殖的可能性。表 2 中综述了 12 种灵长类的相关数据，其中 11 个种类是单性迁移的，均为雄性迁移，验证了第一个推论。从初次离开出生群的时间来看，个体迁移年龄时间从 3 岁到 8.5 岁不等，绝大多数种类在 5 岁前（性成熟前）迁移，验证了第二个推论。但是黄狒狒雄性离开出生群的时间较晚，笔者推测这可能与草原中迁移风险较大，推迟迁移可以减少死亡率等因素有关。从平均任期来看，雄性滞留在繁殖群内的时间从 22 个月到 80 个月不等，平均为 43.2 ± 17.4 个月，不超过其子女性成熟的时间 (49.6 ± 17.2 个月, $n=26$, $U=67$, $Z=-0.9$, $p>0.05$)，这说明迁移个体在其子女性成熟后，一般不会再继续滞留，有效地回避了父女间近交的可能性，验证了第三个推论。

表 2 灵长类雄性任期与雌性性成熟年龄

Tab.2 Duration of primate male tenure and female age of sexual mature

| 物种 Species | 学名 Latin name | 迁移性别 Dispersal sex | 初次迁移年龄 Age at natal dispersal (month) | 雄性在非出生群内平均任期 Tenure length (month) | 群内最长滞留时间 Max male tenure length (month) | 雌性初孕年龄 Gestation length (month) | 文献 Ref. |
|------------|-----------------------------|--------------------|---------------------------------------|------------------------------------|---|---------------------------------|---------|
| 环尾狐猴 | <i>Lemur catta</i> | Male | 36-60 | 42 | | 36 | [83] |
| 红吼猴 | <i>Alouatta seniculus</i> | Male & Female | 48-72 | 80.4 | | 56.4 | [84] |
| 白喉卷尾猴 | <i>Cebus capucinus</i> | Male | 54 | 48 | | 84 | [85] |
| 青猴 | <i>Ceropithecus mitis</i> | Male | | 41 | 62 | 66 | [86] |
| 绿猴 | <i>Chlorocebus aethiops</i> | Male | 60-84 | 54 | | 32.4 | [87] |
| 肯尼亚长尾猴 | <i>C. ascanius</i> | Male | | 22.6 | 39 | 24 | [86] |
| 长尾叶猴 | <i>Presbytis entellus</i> | Male | | 26 | >65 | 34 | [88] |
| 东非狒狒 | <i>Papio anubis</i> | Male | | 66 | >108 | 54 | [89] |
| 猕猴 | <i>Macaca mulata</i> | Male | <48 | 29.2 | >120 | 45 | [90] |
| | | Male | | 57 | 104 | 45 | [74] |
| 食蟹猴 | <i>M. fascicularis</i> | Male | 60 | 36 | | 40.8 | [91] |
| 日本猴 | <i>M. fuscata</i> | Male | 60 | 36 | | 54 | [91] |
| 黄狒狒 | <i>Papio cynocephalus</i> | Male | 102 | 24 | | 72 | [56] |

3.3 繁殖抑制

繁殖抑制在灵长类中并不普遍，仅出现于狨和怪柳猴等个别种类^[92]。在母亲或高等级个体面前，这些种类的年轻雌性推迟排卵或暂停性行为，甚至母亲留下的气味也可以抑制女儿繁殖。繁殖抑制除了具有回避近亲繁殖的功能以外，也可能与这些小型种类的一胎多仔、亲缘个体育幼和资源竞争等独特的繁殖生态有关。

4 结 语

本文强调了灵长类回避近亲繁殖的必要性及其生物学基础。首先，近亲繁殖会明显增加幼仔死亡率，对新生儿体重和成长速度、雌性繁殖能力和繁殖间隔、雄性繁殖能力和在繁殖群任期、成年个体体型、淋巴系统，子代畸形等方面造成不利影响，会降低个体繁殖适合度。其次，由于近亲繁殖的弊大于利，灵长类普遍形成了回避近亲繁殖的人口机制和行为机制。灵长类近亲繁殖回避的行为机制可能受心理因素和基因因素的影响。韦斯特马克效应理论认为行为回避机制主要反映了个体回避与很熟悉个体发生性行为的心理基础^[3]。近几年一系列研究表明主要组织相容性复合物 (Major Histocompatibility Complex, MHC) 也会影响动物对配偶的性选择，个体倾向于选择与其免疫互补的个体为配偶^[93]。在人口机制方面，灵长类个体迁移具有以单性迁移为主，在性成熟之前离开出生群和在其后代达到性成熟前离开繁殖群等特点。尤其是对黑猩猩、猕猴等多雄多雌、父女关系模糊的种类，通过迁移某一性别等人口学机制，可以有效减少近亲繁殖的可能性，确保种群间的基因交流。近亲繁殖回避机制在自然界普遍存在，具有其生物学基础，尤其是对灵长类的相关研究将为理解人类社会和文化起源提供另一个他者的视角。

致谢：中山大学人类学系和生命科学学院的各位同事为本文提供了跨学科思路，深圳市内伶仃-福田国家级自然保护区管理局为研究提供便利条件，笔者深表谢忱！

参考文献

- [1] Kortmulder K. On ethology and human behavior[J]. *Acta Biotheoretica*, 1974, 23: 55-78
- [2] Pierre L, Van den Bergh. Human inbreeding avoidance: Culture in nature[J]. *Behavioral and Brain Sciences*, 1983, 6: 91-102
- [3] Westermarck AE. The history of human marriage[M]. Macmillan London. 1891
- [4] Darwin CR. The Effects of Cross and Self-fertilization in the Vegetable Kingdom[M]. London: John Murra. 1876
- [5] Barret SCH, Charlesworth D. Effect of a change in the level of inbreeding on the genetic load[J]. *Nature*, 1991, 352: 522-524
- [6] Archana B, Vishnupriya S, Nandur VU, et al. Estimation of genetic load in cases with profound congenital non-syndromic hearing impairment[J]. *Medical Science Research*, 1998, 26: 353-355
- [7] Badaruddoza, MA. Effects of inbreeding on mortality: a North Indian study[J]. *Journal of Human Ecology*, 1998, 9: 463-466
- [8] Bavu BV, Sudhakar G, Parvatheesam C, et al. Consanguinity and its effects on differential fertility and mortality in two caste populations of Andra Pradesh, India[J]. *Journal of Human Ecology*, 1999, 10: 87-91
- [9] Crnokrak P, Spencer C, Barrett H. Perspective: Purging the genetic load: A review of the experimental evidence[J]. *Evolution*, 2002, 56: 2347-2358
- [10] Amos W, Worthington Wilmer J, Fullard K, et al. The influence of parental relatedness on reproductive success[J]. *Proc Roy Soc Lond B: Biol Sci*, 2001, 268: 2021-2027
- [11] Pujolar JM, Maes GE, Vancoillie C, et al. Growth rate correlates to individual heterozygosity in the European eel *Anguilla Anguilla* L[J]. *Evolution*, 2005, 59: 189-199
- [12] Mandal A, Pant KP, Rout PK, et al. Effects of inbreeding on lamb survival in a flock of Muzaffarnagari sheep[J]. *Asian Austr J Anim*, 2004, 17: 594-597
- [13] Acevedo-Whitehouse K, Gulland F, Grieg D, et al. Inbreeding: Disease susceptibility in California sea lions[J]. *Nature*, 2003, 422: 35
- [14] 张鹏, 渡边邦夫. 灵长类的社会进化 [M]. 广州: 中山大学出版社, 2009
- [15] Moore J, Ali R. Are dispersal and inbreeding avoidance related? [J]. *Animal Behaviour*, 1984, 32: 94-112
- [16] 张鹏. 猿、猴、人 - 思考人类的本性 [M]. 广州: 中山大学出版社, 2012
- [17] 麻国庆. 另外一个他者——灵长类社会研究在人类学中的价值 [J]. *广西民族大学学报*, 2011, 33: 58-62
- [18] Pusey AE. Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 1987, 2: 295-299
- [19] Wright S. The effects of inbreeding and crossbreeding in guinea pigs[J]. *I Decline in vigor US Dept Agr Bull*, 1922: 37-63
- [20] H Kuang, T Richardson, S Carson, et al. Genetic analysis of inbreeding depression in plus tree 850.55 of *Pinus radiata* D. Don. I. Genetic map with distorted markers[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1999, 98: 697-703
- [21] Rossiter SJ, Jones G, Ransome RD, et al. Outbreeding increase offspring survival in wild greater horseshoe bats (*Rhinolophus ferrume-quinum*) [J]. *Proceedings of the Royal Society, Series B: Biological Science*, 2001, 268: 1055-1061
- [22] Pusey A, Wolf M. Inbreeding avoidance in animals[J]. *Trends Ecol Evol*, 1996, 11: 201-206
- [23] Keller LF, Waller DM. Inbreeding effects in wild populations[J]. *Trends Ecol Evol*, 2002, 17: 230-241
- [24] Jimenez JA, Hughes KA, Alaks G, et al. An experimental study of inbreeding depression in a natural habitat[J]. *Science*, 1994, 266: 271-273
- [25] Wilson EO. *Sociobiology: the new synthesis*[M]. Cambridge MA: Harvard University, 1975
- [26] Relly LM. Measurements of inbreeding and average relatedness in a termite population[J]. *American Naturalist*, 1987, 130: 339-349
- [27] Reeve HK, Westneat DF, Noon WA, et al. DNA finger printing reveals high levels of inbreeding in colonies of the eusocial naked mole-rat[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State of American*, 1990, 87: 2496-2500
- [28] Duffy JE. Eusociality in a coral-reef shrimp. *Nature*, 1996, 381: 512-514
- [29] Spong G, Stone J, Creel S, et al. Genetic structure of lions (*Panther leo*) in the selous game reserve: Implications for the evolution of sociality[J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2002, 15: 945-953
- [30] West SA, Pen I, Griffin AS. Cooperation and competition between relative[J]. *Science*, 2002, 296: 72-75
- [31] Keane B, Creel SR, Waser PM. No evidence of inbreeding avoidance or inbreeding depression in a social carnivore[J]. *Behavioral Ecology*, 1996, 7: 480-489
- [32] Gompper MR, Gittleman JL, Wayne RK. Dispersal philopatry, and genetic relatedness in a social carnivore: comparing males and females[J]. *Molecular Ecology*, 1998, 7: 157-163
- [33] Shields WM. *Philopatry, inbreeding and the evolution*[M]. Albany, State University of New York Press, 1982

- [34] Dobzhansky T. Genetics of the evolutionary process[M]. New York: Columbia University Press, 1970
- [35] Nakagawa S, Bannister TD, Jensen FR, et al. Relatedness does not affect the mating effort of *Eisenia fetida* Sav despite evidence for outbreeding depression[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2002, 35: 390-392
- [36] Garnier-gere PH, Naciri-graven Y, Bougrier S, et al. Influences of triploid, parentage and genetic diversity on growth of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* reared in contrasting natural environments[J]. *Molecular Ecology*, 2002, 11: 1499-1514
- [37] Lebas NR. Mate choice, genetic incompatibility, and outbreeding in the ornate dragon lizard, *Ctenophorus ornatus*[J]. *Evolution*, 2002, 56: 371-377
- [38] Butcher PA, Williams ER. Variation in outcrossing rates and growth in *Eucalyptus camaldulensis* from the Petford region, Queensland: Evidence of outbreeding depression[J]. *Slivae Gemetica*, 2002, 51: 6-12
- [39] Fenster CB, Galloway LF. Inbreeding and outbreeding depression in natural populations of *Chamaecrista fasciculata*[J]. *Conservation Biology*, 2000, 14: 1406-1412
- [40] Bateson P. Preferences for cousins in Japanese quail[J]. *Nature*, 1982, 295: 236-237
- [41] Bolhuis JJ, Strijkstra AM, Moor E, et al. Preferences for odors of conspecific non-siblings in the common vole (*Microtus arvalis*) [J]. *Animal Behavior*, 1988, 36: 1551-1553
- [42] Futuyma DJ. Evolutionary biology, 3th edition[M]. Sunderland MA: Sinauer Associates, 1998
- [43] Aguirre-Planter E, Furnier GR, Eguarte LE. Low levels of genetic variation within and high levels of genetic differentiation among population of abietis from southern Mexico and Guatemala[J]. *American Journal of Botany*, 2000, 87: 362-371
- [44] Ellstrand NC, Marshall DL. Inter-population gene flow by pollen in wild radish *Raphanus sativus*[J]. *American Naturalist*, 1985, 126: 606-616
- [45] Chesser RK. Genetic variability within and among populations of the black-tailed prairie-dog *Cynomys ludovicianus*[J]. *Evolution*, 1983, 37: 320-331
- [46] Pope TR. The influence of dispersal patterns and mating system on genetic differentiation within and between populations of the red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) [J]. *Evolution*, 1992, 46: 1112-1128
- [47] Koenig WD, Haydock J, Stanback MT. Reproductive roles in the cooperatively breeding acorn woodpecker: incest avoidance versus reproductive competition[J]. *American Naturalist*, 1998, 151: 243-255
- [48] O'Riain MJ, Bennett NC, Brotherton PNM, et al. Reproductive suppression and inbreeding avoidance in wild populations of cooperatively breeding meerkats (*Suricata suricatta*) [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2000, 48: 471-477
- [49] de Oliveira MS. Sexual inhibition and inbreeding avoidance in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*) [J]. *Folia Primatologica*, 2001, 72: 174-175
- [50] Savage A, Giraldo LH, Soto LH, et al. Demography, group composition, and dispersal in wild cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) groups[J]. *American Journal of Primatology*, 1996, 38: 85-100
- [51] Ralls K, Ballou JD, Templeton A. Estimates of lethal equivalents and the cost of inbreeding in mammals[J]. *Conservation Biology*, 1988, 2: 185-193
- [52] Ralls K, Harvey PH, Lyles AM. Inbreeding in natural populations of birds and mammals[A]. In Soule ME (ed). *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*[C]. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 1986
- [53] Lacy RC, Petric A, Warneke M. Inbreeding and outbreeding in captive populations of wild animal species. In Thornhill NW (ed). *The natural history of inbreeding and outbreeding*[C]. Chicago: University of Chicago Press, 1993
- [54] Dietz JM, Baker AJ. Polygyny and female reproductive success in golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*[J]. *Anim Behav*, 1993, 46:1067-1078
- [55] Ralls K; Ballou JD. Managing genetic diversity in captive breeding and reintroduction programs[J]. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference*, 1992, 57: 263-282
- [56] Alberts SC, Altmann J. Balancing costs and opportunities: dispersal in male baboons[J]. *Am Nat*, 1995, 145: 279-306
- [57] Packer C. Inter-troop transfer and inbreeding avoidance in *Papio anubis*[J]. *Anim Behav*, 1979, 27:1-36
- [58] Smith DG. Incidence and consequences of inbreeding in three captive groups of rhesus macaques (*Macaca mulatta*). In Benirschke I (ed). *Primates: The Road to Self-Sustaining Populations*[C]. New York: Springer-Verlag, 1986, 857-874
- [59] Smith DG. Absence of deleterious effects of inbreeding in rhesus macaques[J]. *Int J Primatol*, 1995, 16: 855-870
- [60] Charpentier M, Setchell JM, Prugnolle F, et al. Life history correlates of inbreeding depression in mandrills (*Mandrillus sphinx*) [J]. *Mol Ecol* 2006, 15:21-28
- [61] Crawford MH, Devor EJ, O'Rourke DH, et al. Genetics of primate lymphomas in a baboon (*Papio hamadryas*) colony of Sukhumi, USSR[J]. *Genetica*, 1987, 73: 145-157
- [62] Isachenko EF, Nayudu PL, Isachenko VV, et al. Con-genitally caused fused labia in the common marmoset (*Callithrix jacchus*) [J]. *J Med Primatol*, 2002, 31: 350-355
- [63] Rawlins RG, Kessler MJ. Congenital and hereditary anomalies in the rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) of Cayo Santiago[J]. *Teratology*, 1983, 28:169-174
- [64] Nakamichi M, Nobuhara H, Nobuhara T, et al. Birth rate and mortality rate of infants with congenital malformations of the limbs in

- the Awajishi-ma free-ranging group of Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) [J]. *Am J Primatol*, 1997, 42: 225-234
- [65] Bush M, Montali RJ, Kleiman DG, et al. Diagnosis and repair of familial diaphragmatic defects in golden lion tamarins[J]. *J Am Vet Med Assoc*, 1980, 177: 858-862
- [66] Stills HF, Bullock BC. Congenital defects of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) [J]. *Vet Pathol*, 1981, 18:29-36
- [67] Hohman G, Gerloff U, Tautz D, et al. Social bonds and genetic ties: kinship, association and affiliation in a community of bonobos (*Pan paniscus*) [J]. *Behaviour*, 1999, 136: 1219-1235
- [68] Abbott DH, Saltzman W, Schultz-Darken NJ, et al. Specific neuroendocrine mechanisms not involving generalized stress mediate social regulation of female reproduction in cooperatively breeding marmoset monkeys[J]. *Annals of the New York Academy of Science*, 1997, 807: 219-238
- [69] Szmulewicz MN, Andino LM, Reategui EP, et al. An Alu insertion polymorphism in a baboon hybrid zone[J]. *American Journal of Primatology*, 1999, 109: 1-8
- [70] Kawai M. The ecology of Japanese monkeys[M]. *Mainichi Shinbun Sha*, Tokyo (in Japanese). 1969
- [71] Enomoto T. On social preference in sexual behavior of Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) [J]. *Journal of Human Evolution*, 1978, 7: 283-293
- [72] Takahata Y, Huffman MA, Suzuki S, et al. Why dominances do not consistently attain high mating and reproductive success: a review of longitudinal Japanese macaque studies[J]. *Primates*, 1999, 40: 143-158
- [73] Missakian EA. Genealogical mating activity in free-ranging groups of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago[J]. *Behaviour*, 1973, 45: 224-241
- [74] Sade DS, Rhodes DL, Loy J, et al. New finding on incest among free-ranging rhesus monkeys[J]. *Am. J. Phys Anthropol*, 1984, 63: 212-213
- [75] Murray RD, Smith EO. The role of dominance and intrafamilial bonding in the avoidance of close inbreeding[J]. *Journal of Human Evolution*, 1983, 12: 481-486
- [76] Paul A, Kuester J. Intergroup transfer and incest avoidance in semi-free-ranging Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) at Salem[J]. *American Journal of Primatology*, 1985, 8: 317-322
- [77] Pusey A. Mechanisms of inbreeding avoidance in nonhuman primates[M]. In: *Feierman JR*, editor. *Pedophilia*. New York: Springer. 1990
- [78] Goodall J. The chimpanzees of Gombe: patterns of behavior[M]. Cambridge MA; Harvard University Press, 1986
- [79] Harcourt AH. Strategies of emigration and transfer by primates, with particular reference to gorilla[J]. *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, 1978, 48: 401-420
- [80] Stewart KJ, Harcourt AH. Gorillas: Variation in female relationships[C]. In *Primate Societies*. Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, (eds). Chicago: University of Chicago Press, 1987: 155-164
- [81] Furuichi T. Interindividual distance and influence of dominance on feeding in a natural Japanese macaque troop [J]. *Primates*, 1983, 24: 445-455
- [82] Tilson R. Family formation strategies of Kloss's gibbons[J]. *Folia Primatol*, 1981, 35: 259-287
- [83] Sauther ML, Sussman RW, Gould L. The socioecology of the ring-tailed lemur: Thirty-five years of research[J]. *Evolutionary Anthropology*, 1999, 8: 120-132
- [84] Crockett CM, Pope TR. Consequences of sex differences in dispersal for juvenile red howler monkeys. In *Pereira ME, Fairbanks LA* (eds): *juvenile primates: life history, development, and behavior*[C]. New York: Oxford University Press, 1993: 104-118
- [85] Jack K, Fedigan L. Life history of white faced capuchins (*Cebus capucinus*) in Santa Rosa National Park, Costa Rica[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 2001, 34: 89
- [86] Clutton-Brock T. Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates[J]. *Science*, 2002, 296: 69-72
- [87] Henzi SP, Lucas JW. Observations on the inter-troop movement of adult vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) [J]. *Folia primatologica*, 1980, 33: 220-235
- [88] Sommer V, Rajpurohit LS. Male reproductive success in harem troops of Hanuman langurs (*Presbytis entellus*)[J]. *International Journal of Primatology*, 1989, 10: 293-317
- [89] Melnick DJ, Pearl MC. Cercopithecines in multimale groups: Genetic diversity and population structure[C]. In *Primate Societies*, Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT (eds). Chicago: University of Chicago Press, 1987, 121-134
- [90] Drickamer LC, Vessey SH. Group changing in free-ranging male rhesus monkeys[J]. *Primates*, 1973, 14: 359-368
- [91] Sprague DS. Age, dominance rank, natal status, and tenure among male macaques[J]. *American Journal of physical anthropology*, 1998, 105: 511-521
- [92] Blouin SF, Blouin M. Inbreeding avoidance behaviors[J]. *Trends Ecol Evol*, 1988, 3: 230-233
- [93] Penn DJ. The scent of genetic compatibility: sexual selection and the major histocompatibility complex[J]. *Ethology*, 2002, 108: 1-21