

# 非人灵长类的同性爬跨行为\*

任宝平<sup>①②</sup> 夏述忠<sup>③</sup> 李庆芬<sup>①</sup> 梁冰<sup>②</sup> 陆民强<sup>③</sup> 张树义<sup>②\*\*</sup>

(<sup>①</sup>北京师范大学生命科学院生态所 北京 100875;

<sup>②</sup>中国科学院动物研究所 北京 100080; <sup>③</sup>上海野生动物园 上海 201300)

**摘要:** 同性间爬跨行为在非人灵长类动物中普遍存在。对 30 种灵长类的研究认为,该行为发生是正常的,具有一定的社会功能。其社会功能有:1)玩耍,多见于少年个体;2)侵犯,发生在群体中具有社会等级关系的个体之间,爬跨者通过爬跨对被爬跨者进行安慰,或加强其优势地位;3)性兴奋,常发生在交配高峰期,同性爬跨可能是找不到异性对象所致;4)打招呼,此过程不涉及插入,只是身体接触,行为持续短暂,表现温和友好;5)性技能训练,这是一种人为推测,尚未得到证实。

**关键词:** 非人灵长类; 同性爬跨行为; 产生原因

**中图分类号:** Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2002)04-95-07

## Homosexual Mounting Behavior in Non-human Primates

REN Bao-Ping<sup>①②</sup> XIA Shu-Zhong<sup>③</sup> LI Qing-Fen<sup>①</sup>

LIANG Bing<sup>②</sup> LU Min-Qiang<sup>③</sup> ZHANG Shu-Yi<sup>②</sup>

(<sup>①</sup> College of Life Sciences, Beijing Normal University Beijing 100875; <sup>②</sup> Institute of Zoology,

Chinese Academy of Sciences Beijing 100080; <sup>③</sup> Shanghai Wild Animal Park Shanghai 201300, China)

**Abstract:** Homosexual mounting behavior has been reported in 30 non-human primate species both in captivity and in the wild, but it was usually considered to result from stressful and abnormal conditions or from misapplication of the term "homosexual" to sex-derived ritualized patterns. Its social functions were summarized as follows: 1) Play, occurs more common in young, often in play, than in adults; 2) Aggression, often correlated with dominance among males, and sexual conditions in females; 3) Sexual excitement; 4) Physical contact; 5) Sexual skill training. Five reasons were listed in the article, but there is some overlap between the categories.

**Key words:** Homosexual mounting behavior; Non-human primates; Occurrence

同性爬跨行为指相同性别的同种动物个体,因环境、社会、生理、心理等原因,实施了其成年异性间交配过程中的某个或几个连续的交配行为模式,例如爬跨、臀部冲刺、阴部摩擦乃至射精等行为表现。

如果交配最终是为繁殖,则同性别动物个体间的爬跨行为就是不正常的。该行为被首次报道时,就被认为是异常的。在灵长类中,对同性爬跨的报道,最早可追溯至 20 世纪 30 年代末黑猩猩的同性爬跨<sup>[1]</sup>。对该行为的研究以 E. O. Wilson 编著《社会生物学》(1975 年)的出版为标志达到高峰。然而,就同性爬跨现象的正常与否这一问题,到现在还悬而未决。从进化角度

对其选择机制的解释也未能一致,各有千秋。

现生灵长类分属 11 科,57 属,185 种<sup>[2]</sup>,被作为研究对象的已过半数,与本文有关的还不到其总数的两成。

\* 中国科学院“知识创新工程”重要创新方向(No. KSCX2-1-03)项目,国家自然科学基金青年基金项目(No. 3005007)资助;

\*\* 通讯作者;

第一作者介绍 任宝平,男,29岁,博士;研究方向:动物生态学、行为学。

收稿日期:2001-08-04,修回日期:2002-05-10

同性爬跨最先是在一些动物实验中发现的。通过损伤家猫大脑不同部位来研究其行为变化及运动调节中枢间的关系时,发现脑损动物的性活动能力被加强,接受其它同性别个体的爬跨,由此认为该行为的出现是脑损伤所致;在脂尾袋鼯(*Sminthopsis crassicaudata*)中还发现雌性爬跨雄性的现象。此时,产生爬跨行为的雌性常出现胎晕减退,并患有激素缺乏症,最终不育<sup>[1]</sup>。这些结果支持同性和雌性爬跨“反常”的观点。随后,在正常家猫中也发现同性爬跨现象<sup>[4]</sup>,把同性爬跨正常与否的论争推向一个新阶段。

随着人们对该行为重视程度的提高,相关报道日渐增多,对其评价也逐渐趋向“正常”。目前,至少在130种脊椎动物中发现了这一行为现象<sup>[5]</sup>。人们开始意识到这种“病态”行为,在动物界不但分布广泛,而且还具有明显的种间差异。有些物种中时有发生,有些物种中极少发生。不仅如此,在同种动物的不同种群间也不同:在一个群中经常出现,而在另一个群中从未观察到(表1)。产生这种差别的原因复杂,有环境因素,也有动物本身的原因。环境因素使同一物种不同种群间产生这种差别,已在猩猩(*Pongo pygmaeus*)中得到证实。猩猩常单独活动,只在交配季节才出现雌雄两性会合,一胎仅产一仔。在野生条件下,猩猩展示给

观察者的只可能是异性间的爬跨。两个同性个体,甚至两个年龄相当的青年个体也极少能在一起活动,即使曾经相遇,也不会在一起追逐、游戏。但在笼养条件下,当两个年轻个体被放在同一个笼子时,它们的确彼此爬跨<sup>[6]</sup>。

将收集到的相关文献中提及和论述的物种列于表1。由于各研究者的对同性爬跨在描述其发生频率时缺乏统一标准,差异甚大。鉴此,本文把无法确定其行为发生频繁程度而文章中又涉及到的以“+”表示,其它规定见表尾注释。

对该行为产生的原因比较一致的解释主要有①胁迫和圈养造成环境异常;②对同性性行为(homosexual behavior)这一术语的误用<sup>[7]</sup>。比如,把两个雄性间用以彼此打招呼,或攻击性的仪式化活动模式——示臀和单次爬跨认为是同性“性行为”。观察中,观察者很难把性行为和这种与“性”行为无关的仪式化爬跨行为严格区分开来。这种在本质上和相应背景条件下出现的行为之所以被通称为“同性性行为”,是因为其间出现了诸如爬跨、直接的阴部摩擦、射精(限雄性)乃至形成配偶对等现象。国外文献中,对雄性间同性爬跨大多沿用了Homosexual behavior,没有严格区分是社会性的还是性行为的,这可能会给国人造成概念上的混淆。

表1 发现同性性行为的灵长类物种

物种	环境	未成年	成年♂	成年♀	文献
原猴类					
婴猴 <i>Galago senegalensis</i>	C			+	25
维氏冕狐猴 <i>Propithecus vereauxi</i>	W		+		26
新大陆猴					
狮面狨 <i>Leontopithecus rosalia</i>	C	+	-	++++	23
狨毛猴 <i>Callithrix jacchus</i>	C	+	-	-	27
松鼠猴 <i>Saimiri sciureus</i>	C	+	-	+	2, 28
	W	++++	-	-	
白唇猴 <i>Saguinus labiatus</i>	W		+	+	29
	C		+	+	29
旧大陆猴					
侏长尾猴 <i>Miopithecus talapoin</i>	W	+/-	-	-/+ , +++	30
黑长尾猴 <i>Cercopithecus aethiops</i>	W	+	-	-	31
	C	-	-	-/+	
白眉猴 <i>Cercocebus atys</i>	C		+/-	++++	47
赤猴 <i>Erythrocebus patas</i>	W	+/-	-	-	32
狮尾狒 <i>Theropithecus geleda</i>	C	+/-	-	-/+	16
绿狒狒 <i>Papio anubis</i>	W	+	-	-	15
	C	+	-	-/+	30
南非狒狒 <i>Papio ursinus</i>	W	++++	++	+	33
黄狒狒 <i>Papio cynocephalus</i>	W	-	+/-	+/-	34
埃及狒狒 <i>Papio hamadrya</i>	C	+	-	-/+	35
	W	+++	-	-/+	36

续表 1

物种	环境	未成年	成年♂	成年♀	文献
豚尾猴 <i>Macaca nemestrina</i>	C	+++	+++++	+++++	37, 38
日本猴 <i>Macaca fuscata</i>	C	+	+++++	-/+	14, 17
	Free-raising		+		17
食蟹猴 <i>Macaca fascicularis</i>	W	++++	+	+	39, 40
	C		+++++		
猕猴 <i>Macaca mulatta</i>	W		+++++, -/+	-/+, +++	13, 40, 28
	C	+	+	+, +/-	27, 34
黑猴 <i>Macaca nigra</i>	C		++++	+	42
帽猴 <i>Macaca radiata</i>	W		++++	+	53
短尾猴 <i>Macaca radiata</i>	C		+	+/-	43
长尾叶猴 <i>Semnopithecus entellus</i>	W	+++	-/+	-	44
黑乌叶猴 <i>Trachypithecus johnii</i>	W	+	-	+	12
川金丝猴 <i>Rhinopithecus roxellana</i>	C	++	++	+/-	本研究
猿类					
白掌长臂猿 <i>Hylobates lar</i>	W		-/+		16
大猩猩 <i>Gorilla gorilla</i>	W		+		45
猩猩 <i>Pongo pygmaeus</i>	W	+			6, 46
	C	+			
黑猩猩 <i>Pan troglodytes</i>	W	+	+	+	48
	C	-/+		+/-	49
倭黑猩猩 <i>Pan paniscus</i>	W	-	+	-	50

C: 笼养; W: 野生条件; -/+ : 罕见; +/- : 偶尔; + : 有; ++ : 一般; ++++ : 普遍; +++++ : 极普遍; 空: 无或资料欠缺

## 1 同性爬跨行为在不同年龄组的发生

**1.1 青少年组** 许多幼年雄性哺乳动物,在刚获得爬跨能力时,就会爬跨其同胞兄弟姊妹、同年个体,甚至它们的母亲<sup>[8]</sup>。研究发现,晚成型哺乳动物的爬跨行为是随年龄的增长而逐渐完善的。比如,川金丝猴 0.5~1.5 岁的小猴就有爬跨行为,并伴随臀部冲刺,但没有阴茎勃起;该物种小猴在 3 岁后才出现阴茎勃起,在 5 岁后不时有手淫行为和正常的阴茎勃起。

正常“有性”爬跨常在“青春期”初期发生,不受任何青春期前性激素的影响<sup>[5]</sup>。这种行为并非后天习得。雄性爬跨,雌性也会爬跨。两性个体爬跨频率,在有些物种中相近,在有些物种中雄性高,有些只有雄性爬跨(表 1)。当把一个被隔离饲养大的雄性猕猴与其它个体放在一起时,发现它在随后的好几年中都没有爬跨表现<sup>[9]</sup>。这种现象在 7 种猴子的婴幼儿和成年个体中发现<sup>[10]</sup>。

在极少数猿猴中,性的和非性的爬跨有明显区别。比如侏长尾猴的插入和爬背是不同的<sup>[11]</sup>;黑乌叶猴就有爬跨和象征性爬跨之别<sup>[12]</sup>;猕猴的多次和单次爬跨<sup>[13]</sup>,以及日本猴的交配爬跨和接触爬跨间明显不同<sup>[14]</sup>。

同性爬跨在幼、少年个体间发生的频率比成年个体间高。绿狒狒的雄性间爬跨常在其 12 月龄~18 月龄时最频繁。在此期间,雄性爬跨同性的频次比它一生中其它时期都多<sup>[15]</sup>。白掌长臂猿中还有少年个体爬跨成年雄性的现象,它们之间会形成“交配对”。交配对的形成及它们间发生的爬跨行为,据认为能起到安慰该少年个体的作用<sup>[16]</sup>。

**1.2 成年雄性组** 同性爬跨在成年雄性间虽广泛存在,但仅在少数物种中是常见的。爬跨很大程度上与成年雄性间的等级序位变动有关,表现为高序位个体爬跨低序位个体。同性爬跨多出现在社群中社会关系激化时。比如,季节性繁殖的物种,在交配期为了争夺交配权,身强力壮的成年雄性个体间会发生仪式化的或致死性的打斗,直到新的等级序位重新建立为止,在此期间,同性爬跨频繁出现。成年雄性川金丝猴的爬跨,还具有加强爬跨者等级序位的作用。当一高序位雄性对一低序位冒犯者威胁时,如果后者伏地呈臀,在爬跨后它往往会得到爬跨者的安慰和理毛。当群中出现一个与现任主雄争夺交配权的年轻力壮的个体时,往往会发生激烈争斗。此时,群体处于紧张状态。在此期间,雄性间爬跨的确具有缓冲对抗个体间紧张的作用。日本猴社群中发生的这种爬跨则不具有此功

能<sup>[17]</sup>。

**1.3 成年雌性组** 相对雄性而言,雌性间发生爬跨的几率不比雄性低,有的发生频次比雄性的还高,尤以猕猴、日本猴、短尾猴<sup>[7]</sup>和松鼠猴<sup>[18]</sup>为最。

雌性间的爬跨更多地被归咎于雄性竞争,而雌性间爬跨与之不同,该行为的出现与爬跨雌性的发情状态密切相关。这并不是说雌性间的爬跨仅发生于参与个体的发情期,平时也有。雌性日本猴爬跨往往只发生在形成“配偶对”的个体间。在交配季节,那些当年未孕的雌性常会向群中的雌雄两性发出性邀配,或爬跨别的个体,或接受其它个体的爬跨,还会形成确定的交配对。这种行为会因为翌年的生育而减少,甚至消失<sup>[19]</sup>。如果同性爬跨是异常行为表现,那么它势必会影响翌年的生育,日本猴的研究明显不支持这个观点。雌性间的爬跨行为,可能与群中雌性太多,雄性相对过少有关。但也不排除这个可能,即季节性繁殖的物种,同步发情使其主雄疲于交配而力不从心,以至难以使一些雌性得到满足,这些雌性个体被迫选择其它明显不适合的个体作为性对象。

此外,还存在雌性爬跨雄性的现象。这未在表中列出是因为它比同性爬跨出现的几率更小。目前在16种灵长类中发现了这一现象<sup>[5]</sup>。作者在上海野生动物园对一群川金丝猴的观察发现:一直圈养的一个小家庭的主雄严严(9~11岁),不时呈臀邀配同笼中的雌性。在被邀请雌性爬跨和匆匆的臀部冲刺后,严严迫不及待地起身爬跨该雌性,表现出比雌性邀配引起的交配更为强烈的性欲表现、快速剧烈的阴道抽插。迄今为止,在川金丝猴中尚未发现雌性强行爬跨雄性的现象,往往都是雄性邀配。说明,该行为是一种邀配方式,带有性意义,但在散放群中未曾发现。提示该行为的发生似乎与其它因素有关,比如笼养条件、该主雄本身因素等,有待进一步的研究来证实。

## 2 同性爬跨的社会功能

同性爬跨的发生主要有以下五种情形:玩耍、侵犯、性兴奋、打招呼、交配技能训练。

**2.1 玩耍** 主要发生在未成年个体之间。在多数非人灵长类中,幼猴在游戏中时常出现游戏个体单方或彼此爬跨的现象。到目前为止,只有极少数研究将此行为模式列入游戏行为谱,说明这种“玩耍”在定义上还未引起足够重视。该行为对游戏个体在成年后的影响究竟如何尚未涉及。在原猴中,这种游戏行为似乎不存在。此外,还有黑长尾猴,其幼年个体间虽存在同性爬跨行为,但在玩耍中还没有观察到<sup>[5]</sup>。

**2.2 侵犯** 同性爬跨常常与争斗相联系。攻击性强的个体常常爬跨被其打败的个体和因其威慑而主动屈服的个体。有些物种,如黑猩猩,其两性均会发生这种侵犯性同性爬跨。有些则只出现在单一性别个体间,如雄性绿狒狒和雄性川金丝猴。在黑猴中,这种侵犯性爬跨能够减缓、中止攻击者的施威<sup>[20]</sup>。

在存在等级序位群体中,争斗很大程度上能够决定或加强个体间的这种等级关系。爬跨在某种程度上与这种等级呈正相关关系。优势爬跨在4种猴子(绢毛猴、埃及狒狒、黑乌叶猴、食蟹猴等)中被确认;在6种猴子(日本猴、长尾叶猴、绿狒狒、豚尾猴、短尾猴和白掌长臂猿)中发现,爬跨与等级序位间几乎没有关联。在一些地栖性的灵长类中,同性爬跨可能是一种弱者间联合的前奏,彼此爬跨的个体会因此联合起来共同对抗来犯的优势个体<sup>[5]</sup>。

当一个个体刚进入一个群中时,常常出现被原群中其它个体爬跨的现象。在新加入者与定居者间会发生等级确认性的威胁和斗殴过程。当新来者主动认输时,定居个体便爬跨新加入者。这种情形常出现在笼养条件下。观察发现,侵犯行为常常是由原群中的优势个体首先发难的,这类猴子有松鼠猴、豚尾猴和侏长尾猴群体。在豚尾猴中,当把两群豚尾猴放在一起时,很快会发生激烈的争斗和同性爬跨<sup>[21]</sup>。

**2.3 性兴奋** 性兴奋主要是在下面两种情形下出现的:一是交配季节,体内较高的性激素水平促使成年雌性开始接受雄性爬跨;二是配偶间交配前性追逐的诱发。目前,对同性爬跨和雌-雄爬跨的解释是,近旁雌雄对的性追逐和交配活动激起了单身个体的性欲望,而该个体又找不到性伙伴从而爬跨就近的同性个体。当然,这种解释比较牵强,但这种情形的确已经在一些猴子中得到证实。观察发现,当雌性拒绝交配时,雄性则会爬跨其它同性个体。雌性松鼠猴间的爬跨的确能够激发近旁雄性的性兴奋。在金丝猴中,正常的交配过程常常使隔笼的单身雄性焦躁不安:张望正在交配的雌雄对、不停地在自己的笼子里来回走动、试图接近和袭击近旁的雌性等;有时会隔着笼网边看边叫,直到交配结束。

在一些物种中,同性爬跨仅出现在繁殖季节。这似乎给人们一种提示,即该行为的出现是由性激素高水平分泌扳动的。Gordon和Bernstein<sup>[22]</sup>在猕猴中发现,其交配仅发生在交配季节。此时,雄性和雌性的激素水平均明显升高,极易产生性兴奋。随后,对两个大小、组成相近的全雄群作不同处理:一群中的个体可以看到正常繁殖群的个体及其活动;另一群被完全封闭

起来。结果发现,在交配季节,前一群中个体的激素水平明显高于后一群中个体的,并伴随同性爬跨,后一群中个体几乎没有任何性兴奋迹象。说明,在多雄群体中,成年雌性的存在及其与雄性的性活动至少是诱发“单身”雄性性兴奋的一个必要条件。

**2.4 打招呼** 在灵长类中,当两个个体分开一段时间再次相遇时会相互打招呼。在此过程中,常看到一个个体向另一个呈臀,接受其爬跨的现象。目前已知有7种猴子具有这种行为表现,它们是黑猴、侏长尾猴、绿狒狒、南非大狒狒、日本猴、猕猴及长尾叶猴。

**2.5 性技能训练** 就性技能训练这个行为功能而言,只有黑猩猩的报道。黑猩猩雌性常常是未成年雄性的性学习对象。当成年雌性处于发情期时,它会让一个未成年雄性检查其红肿外翻的外阴,接受其爬跨,却不会和该雄性结成性伴侣。但黑猩猩中的同性爬跨不具有如此明显的学习功能。在野生白掌长臂猿(*Hyllobates lar*)中,时常发现雄性少年个体爬跨成体的现象<sup>[16]</sup>。据报道,爬跨行为的邀请总是由成年个体发动的。虽然也有成体爬跨少年个体的现象,但该过程只是在少年个体紧张时出现,是为了安慰,并没有学习性技能的迹象。但现在还不能简单地把它从这个功能列表中清除,是否存在尚待证实。

**2.6 其他** 在黑猩猩中,同性爬跨兼具安慰和取悦功能。一次侵犯结束后,低位者会爬跨高位者,这可以认为是一种取悦;高位者爬跨低位者则是对它的安慰。在金狮狒<sup>[23]</sup>、猕猴<sup>[24]</sup>和婴猴<sup>[25]</sup>中,成年个体会爬跨其同性别的幼仔,这些被爬跨对象有的是其后代,有的不是。对该现象迄今尚没有恰当解释。

### 3 将来的研究方向

同性爬跨在非人灵长类中普遍存在,其社会功能多种多样。许多研究多着眼于其存在与否、如何发生以及是否与“性”有关。尽管也涉及到其功能,但给出的结论常常模棱两可。很少有报道述及该行为缺乏会对参与个体产生何种影响。尽管同性爬跨在行为研究过程中经常出现,然而它在国内并未引起研究者的重视。鉴于国内行为学研究刚刚起步的实际发展状况。在今后相当长的一段时间,对该现象进行详尽的定性和定量的调查仍不失为一个研究方向。只有加深对它的认识,才能对其进行功能鉴别,也才有可能深入探讨其行为进化和社会学意义。

成年雄性间的爬跨更多地与其社会等级相关,因此在此种社群中,对该行为的调查将有利于快速判断参与个体的等级序位,同时对社群关系发展变化作出

预测。对雌性爬跨的深入研究,将有助于确定其社群的有效性比,使适时调整人工种群繁殖结构成为可能。希望在今后的研究中对这方面给予较多重视,为人工种群的健康发展提供可靠的理论基础,为提高珍稀濒危物种的人工繁殖率提供科学依据。

同性爬跨几乎涉及了群体中各年龄段的个体,有雄性也有雌性,几乎出现于动物的各种社交场合。若能对该行为进行个体行为发育研究,探讨其社会功用和对参与个体的发生发展将是一个重要课题。它可能因此成为衡量一个个体成长发育是否正常和划分其发育阶段的一个重要指标。

### 参 考 文 献

- [1] Yerkes R M. Social dominance and sexual status in the chimpanzee. *Quarterly Review of Biology*, 1939, **14**: 115 ~ 136.
- [2] Jolly A. *The Evolution of Primate Behavior* (2<sup>nd</sup> edition). New York: Macmillan Company, 1985.
- [3] Ewer R F. A preliminary survey of the behavior in captivity of the dasyurid marsupial, *Sminthopsis crassicaudata* (Gold.). *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, 1968, **28**: 319 ~ 365.
- [4] Michael R P. Observations upon the sexual behavior of the Domestic cat (*Felis catus* L.) under laboratory conditions. *Behavior*, 1961, **18**: 1 ~ 24.
- [5] Dagg A. Homosexual behaviour and female-male mounting in mammals—a first survey. *Mammal Review*, 1984, **14** (4): 155 ~ 185.
- [6] Mackinnon J. The behaviour and ecology of wild orangutans (*Pong pygmaeus*). *Animal Behavior*, 1974, **22**: 3 ~ 74.
- [7] Fedigan L M. *Sex Roles and Social Bonds with A New Introduction, Primate Paradigms*. Chicago: The University of Chicago Press, 1992.
- [8] Hinde R A. Development of social behavior. *Behavior of Non-human Primates*, 1971, **3**: 1 ~ 68.
- [9] Wallen K, Bielert C, Slimp J. Foot clasp mounting in the prepubertal Rhesus monkey: social and hormonal influences. In: Chevalier-Skolnikoff S ed. *Primate Biosocial Development*. New York: Garland, 1977. 439 ~ 461.
- [10] Goldefoot D A. Sociosexual behaviors of nonhuman primates during development and maturity: social and hormonal relationships. In: Schrier A M ed. *Behavioral Primatology: Advances in Research and Theory*. New York: Wiley, 1977. 139 ~ 184.
- [11] Wolfheim J H, Rowell T E. Communications of captive Talapoin monkeys (*Miopithecus talapoin*). *Folia Primatologica*, 1972, **18**: 224 ~ 255.
- [12] Poirier F E. The Nilgiri langur (*Presbytis johnii*) of south In-

- dia. *Primate Behavior*, 1970a, 1: 251 ~ 383.
- [13] Altmann S A. A field study of the sociobiology of Rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. *Annals of the New York Academy of Science*, 1962, 102: 338 ~ 435.
- [14] Hanby J P, Brown C E. The development of sociosexual behaviors in Japanese macaques *Macaca fuscata*. *Behaviour*, 1974, 49: 152 ~ 196.
- [15] Owens N M. The development of sociosexual behavior in free-ranging baboons, *Papio anubis*. *Behavior*, 1976, 57: 241 ~ 259.
- [16] Edwards A M A R, Todd J D. Homosexual behavior in wild White-handed gibbons (*Hylobates lar*). *Primates*, 1991, 32 (2): 231 ~ 236.
- [17] Takenoshita Y. Male homosexual behavior accompanied by ejaculation in a free-ranging troop of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Folia Primatologica*, 1998, 69: 364 ~ 367.
- [18] Talmage-Riggs G, Ansel S. Homosexual behavior of and dominance hierarchy in a group of captive female Squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Folia Primatologica*, 1973, 19: 61 ~ 72.
- [19] Fedigan L M, Gouzoules H. The consort relationship in a troop of Japanese monkeys. In: Chivers D ed. *Advances in Primatology Volume 1: Behavior*. London: Academic Press, 1978. 493 ~ 495.
- [20] Dixon A F. Observations of the displays, menstrual cycles and sexual behavior of the 'black ape' of Celebus (*Macaca nigra*). *Journal of Zoology London*, 1977, 182: 63 ~ 84.
- [21] Bernstein I S. Introductory techniques in the formation of Pig-tail monkey troops. *Folia Primatologica*, 1969, 10: 1 ~ 19.
- [22] Gordon T P, Bernstein I S. Seasonal variation in sexual behavior of all-male Rhesus troops. *American Journal of Physical Anthropology*, 1973, 38: 221 ~ 226.
- [23] Hoage R J. Social and physical maturation in captive Lion tamarins, *Leontopithecus rosalia rosalia*. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 1982, 354: 1 ~ 56.
- [24] Hinde R A, Spencer-booth Y. The behavior of social living Rhesus monkeys in their first two and a half years. *Animal Behaviour*, 1967, 15: 169 ~ 196.
- [25] Doyle G A. Behavior of prosimians. *Behavior of Non-human Primates*, 1974, 5: 154 ~ 353.
- [26] Richard A. Intra-specific variation in the social organization and ecology of *Propithecus verreauxi*. *Folia Primatologica*, 1974, 22: 178 ~ 207.
- [27] Rothe H. Some aspects of sexuality and reproduction in groups of captive marmosets (*Callithrix jacchus*). *Zeitschrift für Tierpsychol*, 1975, 37: 255 ~ 273.
- [28] Lindburg D G. The Rhesus monkey in north India: an ecological and behavioral study. *Primate Behavior*, 1971, 2: 1 ~ 106.
- [29] Moynihan M. Some behavior patterns of Platyrrhine monkeys II *Saguinus geoffroyi* and some other tamarins. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 1970, 28: 1 ~ 17.
- [30] Rowell T E. A quantitative comparison of the behavior of a wild and a caged baboon group. *Animal Behavior*, 1967, 15: 499 ~ 509.
- [31] Struhsake T T. Behavior of Vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *University of California, Publications of Zoology*, 1967b, 82: 1 ~ 64.
- [32] Hall K R L. Behavior and ecology of the wild Patas monkey, *Erythrocebus patas*, in Uganda. *Journal of Zoology*, London, 1965, 148: 15 ~ 87.
- [33] Bolwig N. A study of the behavior of the Chacma monkey baboon, *Papio ursinus*. *Behaviour*, 1959, 14: 136 ~ 163.
- [34] Maxim P E, Buettner-Janusch J. A field study of the Kneya baboon. *American Journal of Physical Anthropology*, 1963, 21: 165 ~ 180.
- [35] Leresche L A. Dyadic play in Hamadryas Baboons. *Behavior*, 1976, 57: 190 ~ 205.
- [36] Kummer H. *Social Organization of Hamadryas Baboons*. Chicago: University of Chicago Press, 1968.
- [37] Bernstein I S. Daily activity cycles and weather influences on a Pigtail monkey troops. *Folia Primatologica*, 1972, 10: 390 ~ 415.
- [38] Evans C S. Methods of rearing and social interaction in *Macaca nemestrina*. *Animal Behavior*, 1967, 15: 263 ~ 266.
- [39] Poirier F E, Smith E O. The crab-eating macaques (*Macaca fascicularis*) of Angaur Island, Palau, Micronesia. *Folia Primatologica*, 1974, 22: 258 ~ 306.
- [40] Carpenter C R. Sexual behavior of free ranging Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). II. Periodicity of estrus, homosexual, autoerotic and non-conformist behavior. *Journal of Comparative Psychology*, 1942, 23: 143 ~ 162.
- [42] Simonds P. The bennet macaque in south India. In: DeVore I ed. *Primate Behavior*. New York: Holt, Rinehart & Winston, 1965. 175 ~ 196.
- [43] Bernstein I S. Activity patterns in a stump-tail macaque group (*Macaca arctoides*). *Folia Primatologica*, 1980, 33: 20 ~ 45.
- [44] Jay P. Mother-infant relations in langurs. In: Rheingold H L ed. *Maternal Behavior in Mammals*. New York: Wiley, 1963. 282 ~ 304.
- [45] Yamagiwa J. Intra- and inter-group interactions of an all-male group of Virunga mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*).

- Primates*, 1987, 28 (1): 1 ~ 30.
- [46] Morris D. The response of animals to a restricted environment. In: Morris D ed. Patterns of Reproductive Behavior. London: J Cape, 1970. 490 ~ 511.
- [47] Bernstein I S. Primate status hierarchies. *Primate Behavior*, 1970, 1: 71 ~ 109.
- [48] van Lawick-Googall J. The behavior of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Animal Behavior Monographs*, 1968, 1(3): 161 ~ 311.
- [49] Beach F A. Factors involved in the control of mounting behavior by female mammals. In: Diamond M ed. Perspectives in Reproduction and Sexual Behavior. Bloomington: Indian University Press, 1968. 83 ~ 131.
- [50] Kroda S. Social behavior of the Pygmy chimpanzee (*Pan paniscus*). *Primates*, 1980, 21: 181 ~ 197.