

揭秘 川金丝猴的 迷惑行为

✍ 王露飞 祝云涛 黄俊忠 蒋仕伟 李辉

川金丝猴是我国特有的濒危非人灵长类动物,国家一级保护野生动物,被世界自然保护联盟列为濒危物种。川金丝猴是研究重层社会结构的重要模式物种。川金丝猴的遗传学起源和高原适应性进化,奠定了重层社会结构演化和行为特征的生物学基础,为川金丝猴保护和人类生物学研究提供重要启示。

灵长类是人类的近亲,研究它们的基因组和行为学可以给人类自身提供重要启示。2023年,美国《科学》(*Science*)杂志报道了灵长类基因组的研究,其中一篇发布了来自233种灵长类动物的800多个全基因组数据,这些物种代表了86%的灵长类动物所在的属和16个科^[1],为灵长类分歧时间的计算和适应性进化提供了新的认识。该期封面上有3只川金丝猴抱在一起,金发翘鼻的外貌给人留下了深刻印象,相关研究探讨了金丝猴的起源和社会结构的演化。作为我国特有的珍稀濒危非人灵长类动物,川金丝猴已被列为国家一级保护野生动物,也被世界自然保护联盟列为濒危物种。

川金丝猴的生物学分类与起源

1870年,法国传教士谭卫道(Fr Jean Pierre Armand David)在四川宝兴最先发现了川金丝猴,

王露飞,博士研究生;祝云涛,硕士研究生;李辉,教授:复旦大学生命科学学院,现代人类学教育部重点实验室,上海200438。

黄俊忠,林业高级工程师;蒋仕伟,林业高级工程师;四川省平武县林业和草原局,平武622550。

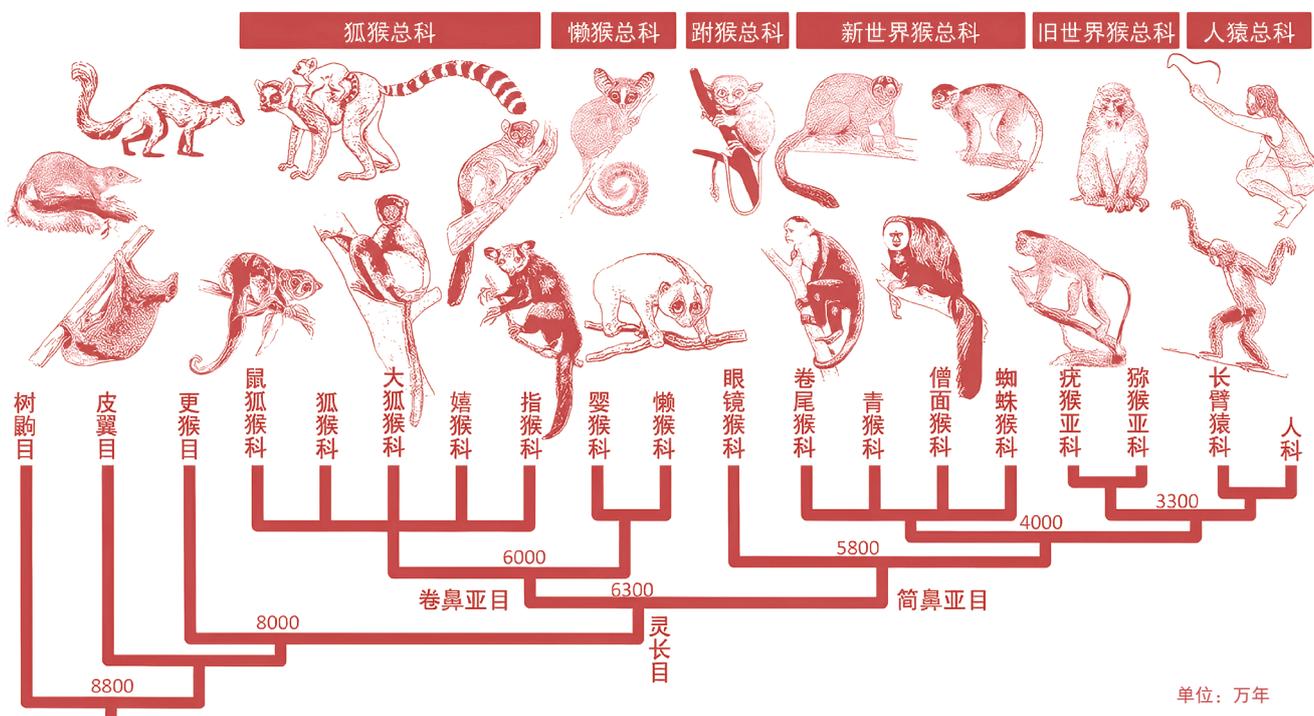
Wang Lufei, Doctoral Candidate; Zhu Yuntao, Master Degree Candidate; Li Hui, Professor: Ministry of Education Key Laboratory of Contemporary Anthropology, School of Life Sciences, Fudan University, Shanghai 200438.

Huang Junzhong, Senior Forestry Engineer; Jiang Shiwei, Senior Forestry Engineer: Pingwu Forestry and Grassland Bureau, Sichuan Province, Pingwu 622550.



并把川金丝猴送到法国巴黎自然历史博物馆进行研究。法国动物学家爱德华兹(Henri Milne-Edwards)发现川金丝猴金发翘鼻的特征与十字军东征总司令苏勒曼的夫人洛克斯拉娜(Roxellana)金发翘鼻的容貌相似,便使用洛克斯拉娜的名字命名了川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)。生物学分类上,川金丝猴属于灵长目、猴科、疣猴亚科、仰鼻猴属。仰鼻猴属包括川金丝猴、滇金丝猴(*R. bieti*)、黔金丝猴(*R. brelichi*)、怒江金丝猴(*R. strykeri*)和越南金丝猴(*R. avunculus*)5个种。实际上,“仰鼻”是金丝猴的共同特征,但只有川金丝猴的毛发是金黄色。因为川金丝猴是最先发现的仰鼻猴,所以仰鼻猴属习惯上被称为金丝猴属。根据金丝猴的毛发颜色,滇金丝猴又被称为黑白仰鼻猴,黔金丝猴被称为灰金丝猴,而怒江金丝猴被称为黑金丝猴。

川金丝猴主要分布于岷山山脉、秦岭和神农架自然保护区。2018年的一项研究全面解析了现存3个川金丝猴地理群的起源及扩散过程。核基因组分析发现3个群体之间存在对称的双向基因流;线粒体基因组和Y染色体分析发现不对称的基因流事件,且不同的群体结构和基因流事件并非由不完全谱系分选(incomplete lineage sorting)造成的,而是川金丝猴性别倾向性扩散差异(sex-linked dispersal)的结果^[2]。群体历史模拟分析进一步支持川金丝猴



灵长目的系统发育关系

最先广泛分布于中国中部和西南部山区,后因古气候变化导致群体间发生隔离。大约 24 500 年前,神农架群体最先与其他群体发生分歧,后逐渐收缩到湖北神农架等各大山系间;13 500 年前,秦岭群体从川甘群体迁徙出去建群。群体间的迁徙过程伴随了不平衡的基因流动事件^[2]。此外,川金丝猴在大约 180 万年前与滇金丝猴和怒江金丝猴的祖先发生过杂交,这一事件导致了黔金丝猴的起源,形成了黔金丝猴独特的黑灰色和金黄色相间的毛色性状^[3]。川金丝猴和滇金丝猴是生活在海拔最高的哺乳动物。环境因素促使它们能够适应高原低氧低温并抵抗紫外线辐射。研究发现,与其他哺乳动物相比,生活在高海拔的金丝猴的 DNA 修复和氧化磷酸化过程相关的基因数量显著增加,其中 *CDTI* 基因不仅与 DNA 修复相关,还有利于增强高海拔环境中抵抗紫外线的能力^[4]。晚中新世的寒冷事件使得生活在寒冷环境的金丝猴倾向于形成更大的种群,与寒冷相关的能量代谢和神经激素调节相关基因受到强烈的正选择^[5]。多巴胺和催产素的高效生成通路,使它们变得更加温顺,理毛等社会友好行为增加,也为金丝猴重层社会结构的形成奠定了生物学基础。

川金丝猴的重层社会结构

随着人类活动、社会经济的发展,川金丝猴的栖息地日益减少,研究川金丝猴群的社会行为学特征显得尤为重要。复旦大学生命科学学院李辉教授团队在岷山山脉针对小河沟自然保护区的一个川金丝猴种群进行远距离观测,采用变焦远摄记录行为特征。小河沟自然保护区地处北纬 32° 37', 东经 104° 14', 海拔 2000 米左右,年平均气温 14.7℃,但岷山山脉的小气候现象使得金丝猴生活区的平均气温更低。小河沟种群是一个典型的重层社会结构。重层社会是由一雄多雌家庭和全雄家庭为基本单元,多个一雄多雌家庭形成一起活动的群组,再与全雄家庭嵌套形成的具有等级序列的种群。小河沟猴群包括 3 个一雄多雌家庭单元 (one-male unit, OMU) 和 1 个全雄家庭单元 (all-male unit, AMU), 共有 43 只。每个家庭单元有一只雄猴作为“一家之主”,称之为雄主。一雄多雌家庭单元是由 1 只雄主、多只雌猴和婴幼儿猴组成,也称为家庭繁殖单元。由于川金丝猴种群主要以一雄多雌家庭结构为主,许多雄猴并不能拥有自己的家庭繁殖单元,就会建立由 1 只雄主和多只单身亚成年猴组成的全雄家庭单元。一雄多

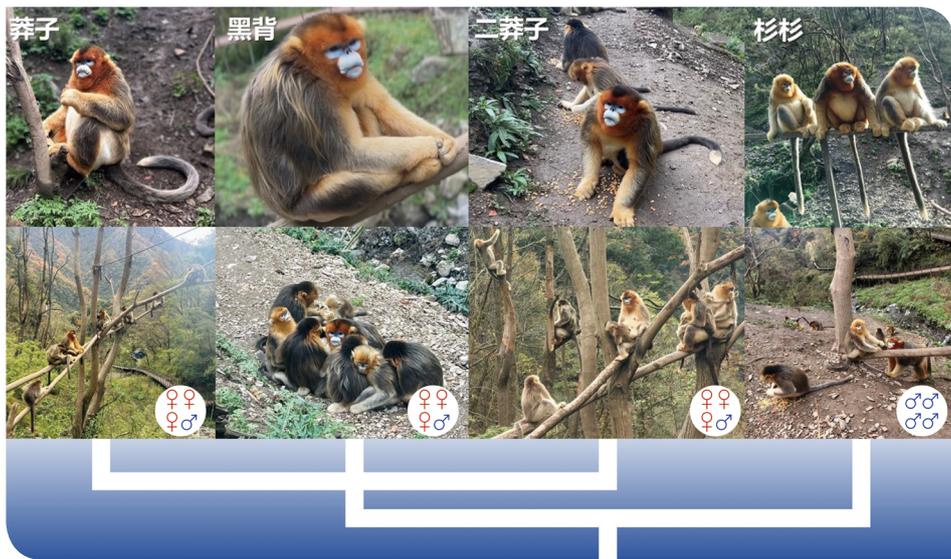
雌家庭相对团结,会跟随主雄一起进食,保护家庭中的幼崽。而全雄家庭组织松散,尽管会一起取食,但面对一雄多雌家庭到来时,会迅速逃之夭夭。根据一雄多雌家庭的主雄特征,3个家庭分别被命名为莽子家庭、黑背家庭和二莽子家庭。1个全雄家庭被命名为杉杉家庭。莽子家庭共有14只,包括1只主雄、6只雌猴和7只婴幼儿猴;黑背家庭共有13只,包括1只主雄、5只雌猴和7只婴幼儿猴;二莽子家庭共有9只,包括1只主雄、3只雌猴和5只婴幼儿猴。全雄家庭包括1只主雄和6只亚成年雄猴。主雄的整体体质形态呈现棕色的“络腮胡”、黑色的冠毛以及黑色和棕黄色相间的背部和四肢。4只主雄由于年龄和遗传差异,冠毛、颅面部和背毛卷曲程度可以作为区分它们的关键表型。杉杉眼角皱纹明显,上眼皮下垂明显,眼睛不再是圆形。相比于黑背顺滑的背部毛发,莽子和二莽子的背部毛发更加卷曲,它们的面部毛色更深,呈现棕红色。从头顶冠毛上看,黑背的冠毛呈倒三角,中间是棕黄色。而二莽子冠毛面积更大,呈半圆形,颜色全被黑色覆盖。莽子冠毛的浓密程度介于黑背和二莽子之间。

成年雄猴要想繁殖自己的后代,一般需要取代一雄多雌家庭中的主雄,建立自己的一雄多雌家庭,称之为主雄替代。2023年,我们观察到小河沟种群一次主雄替代现象。主雄杉杉本来拥有自己的一雄多雌家庭,由于腿部受伤后,黑背趁机打败了杉杉取代了主雄位置。全雄家庭中单身雄猴来源于一雄多雌家

庭中的亚成年猴。当一雄多雌家庭中的幼年雄猴两岁时,主雄就会将其赶出,它们就会加入全雄家庭。主雄在家庭中具有较高的社会地位,在家庭取食过程中享有优先地位。然而,主雄作为一家之主,也需要担负起抵抗种群中其他家庭的侵扰,如取食过程中产生的摩擦。观察发现,当进行投喂时,家庭成员会围着主雄进行取食,它们边吃边观察着周围的其他家庭。一旦两个家庭成员之间因取食而靠近或发生摩擦时,两个家庭的主雄就会出面打架追赶,但不会发生长时间的纠缠。整体来看,一雄多雌家庭之间相处得较为和谐,甚至会合作驱赶全雄家庭。观察发现,全雄家庭一般会避开一雄多雌家庭进行取食,当看到一雄多雌家庭来临时,它们就会四散而去。因此,全雄家庭一般在山上观望,直到一雄多雌家庭离开后,它们才去寻找吃剩的食物。这种合作行为可能是为了防止全雄家庭成员与一雄多雌家庭中的雌猴秘密交配,甚至吸引雌猴建立自己的家庭。

重层社会是灵长类动物复杂而高级的社会组织模式,仅出现于金丝猴和埃及狒狒等物种中。一项针对秦岭川金丝猴的研究利用全球卫星导航系统卫星项圈定位技术,发现川金丝猴的重层社会起源于亚洲叶猴类祖先,是由一雄多雌小群体聚合而成,称之为聚合模型^[6]。然而,非洲旧世界猴中的埃及狒狒和狮尾狒狒则是从多雄多雌的繁殖单元,因食物竞争和性二型的分化,使得少数优势雄性获得多个固定配偶,而

分化出多个一雄多雌单元,称之为分裂模型^[7]。可以推测,旧世界猴最早是多雄多雌的社会结构,分裂模型理论解释了狮尾狒狒和埃及狒狒重层社会的成因。而寒冷事件促进了一雄多雌家庭通过聚合形成更复杂的社会结构,其中奇鼻猴中的长鼻猴形成了类重层社会,生活在高海拔低温低氧环境中的金丝猴则演化成更高级的重层社会。川金丝猴是研究重层社会的重要模式物种,对它们进行个体识别、构建社会关系网络,有助于了解重层社会的形成和管理方式。



川金丝猴种群的重层社会结构

川金丝猴的行为学特征

基于小河沟种群观察,川金丝猴的行为特征主要包括觅食、玩耍、理毛、交配、拥抱、发呆、甩毛、喊叫、龇牙。其中,理毛和交配是具有较大研究意义的行为特征。理毛和拥抱具有相似的行为学含义。简单来说,理毛行为的首要目的是抓虱子和梳理毛发,相互表达信任和友好,拥抱则是用来抱团取暖。近年来的研究发现,理毛和拥抱等行为带来的触觉快感对哺乳动物非常重要,可以减轻痛苦,带来心理安慰。当研究人员培育出没有 PROK2 神经肽 (prokinecticin 2) 的小鼠时,这些小鼠无法感觉到愉快的触觉信号,但对瘙痒和其他刺激仍能正常反应^[8]。观察发现,当幼猴从树枝掉落并被主雄救上来时,幼猴因受到惊吓而投入雌猴的怀抱,以寻求心理安慰。拥抱行为在类猿等人族中则更加常见,与金丝猴之间具有相似的行为学含义。

进化心理学家拉梅拉 (A. Lameira) 发现动物的理毛和人类的亲吻具有相似的形式、功能和背景,并提出人类的亲吻起源于理毛^[9]。当人类离开森林,逐渐褪去体毛,以亲吻方式代替理毛的情感表达。在一项调查口腔微生物甲烷短杆菌转移的研究中,尼安德特人的甲烷短杆菌与从现代人分离出的对应菌株的分化年代为 11 万~14 万年,有人认为尼安德特人和现代人在 10 万年前可能发生过亲吻^[10]。观察发现,川金丝猴常常对背部和头部进行理毛,但偶尔也会对臀部和头面部进行理毛。研究表明,黑猩猩中已存在以浪漫为目的的嘴对嘴

接吻,以及为了社会管理的柏拉图式接吻。而在人类社会中,美索不达米亚出土的楔形文字记录了公元前 3200 年到公元前 75 年的苏美尔语和阿卡德语。在阿卡德语中,接吻的情感内涵可以表达友好和家庭感情,以及以嘴唇为主的性爱之吻^[11]。因此,川金丝猴对不同部位的理毛,或许代表了两种不同的感情,背部理毛表达了友好和家庭情感,而臀部或颅面部理毛则表达了情爱。

尽管我们经常观察到川金丝猴的交配现象,但它们出生时间却集中在 3 月份,这可能与雌猴的排卵期有关。在一雄多雌家庭中,它们在取食后常常发生交配行为,一天进行数次,每次约 17 秒。之所以能够频繁交配,是因为川金丝猴等旧世界猴由于择偶竞争,仍然保留了阴茎骨,而人类和新世界猴中的蜘蛛猴在进化中失去了。令人惊讶的是,我们观察到全雄家庭也存在交配现象,称之为同性爬跨行为 (same-sex mounting behavior)。最初对这种行为的理解是一种同性恋行为。在一次取食过程中,全雄家庭的主雄在争夺食物时,追赶上一只亚成年雄猴进行爬跨。爬跨后两只雄猴进行理毛和取食,相处融洽。有研究发现,主雄作为高等级个体通过爬跨家庭中其他雄猴来体现自己的社会地位,但在亚成年个体间则是为了学习交配技巧,即学习假说 (needing to learn hypothesis)^[12]。这一研究否定了友好行为假说 (affiliation hypothesis),即认为同性爬跨是为了增加个体间社会联系,释放友好信号。

雌猴个体间虽然不存在爬跨行为,但它们在—雄多雌家庭中的关系也颇为复杂。在取食过程中,当我们

把玉米放在不同的地方,每个家庭成员会占领一份玉米。当玉米不足时,也会出现两只雌猴一起进食的现象。然而,它们还会边吃边驱赶家庭中的其他雌猴。有的雌猴甚至可以和主雄一起取食,其他雌猴则只能在一旁蹲守。这些现象表明,雌猴之间存在与主雄“争宠”的现象,且有些



川金丝猴的拥抱和理毛行为 川金丝猴幼崽受惊吓后与雌猴拥抱的过程 (①-④) 以及成年猴对不同部位的理毛行为。



主雄看护幼猴的行为 主雄托住即将从树枝上摔下的幼崽(①-④)以及抱住幼崽的看护行为。

雌猴关系较好。雌猴之间的关系也体现在婴幼儿猴的看护上。观察发现,同一只婴幼儿猴有时会贴在不同的雌猴身上,也印证了两只雌猴相处融洽。在一项为期5年的川金丝猴观测研究中,研究人员发现46只川金丝猴的幼崽中有40只有过“奶妈”,即幼崽被非亲生母亲哺育过,这种现象常常出现在幼崽出生后的前3个月,称之为异母哺乳(allomaternal nursing)。这40只接受过异母哺乳的幼崽存活率达到85%,而没有异母哺乳的幼崽存活率仅为33%^[13]。看护婴幼儿猴并不是雌猴的专属任务,主雄有时也会看护。在观测中发现,主雄会把婴幼儿猴抱在怀里,也会在一旁看护。当婴幼儿猴玩耍时从树枝上掉落,主雄迅速抓住了婴幼儿猴。此外,当婴幼儿猴真的摔下去时,其他猴有时会追究婴幼儿猴旁边其他成年猴的责任,甚至追究主雄的责任,表现为龇牙咧嘴,大喊大叫。

结 语

川金丝猴群是一个复杂的社会系统。作为灵长类家族的一员,川金丝猴的研究为动物保护、人类疾

病和社会结构的演化带来重要的启示。和人类社会相似,川金丝猴也存在生物属性和社会属性的二重性。社会属性体现在川金丝猴的行为特征和复杂的重层社会结构上,生物属性则表现为适应性进化的遗传学机制上。因此,川金丝猴可以作为人类学研究的模式物种,为社会结构演化和人类生物学探索提供新的认识。

- [1] Kuderna L F K, Gao H, Janiak M C, et al. A global catalog of whole-genome diversity from 233 primate species. *Science*, 2023, 380(6648): 906-913.
- [2] Kuang W M, Ming C, Li H P, et al. The origin and population history of the endangered golden snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*). *Molecular Biology and Evolution*, 2019, 36(3): 487-499.
- [3] Wu H, Wang Z, Zhang Y, et al. Hybrid origin of a primate, the gray snub-nosed monkey. *Science*, 2023, 380(6648): eabl4997.
- [4] Yu L, Wang G D, Ruan J, et al. Genomic analysis of snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus*) identifies genes and processes related to high-altitude adaptation. *Nature Genetics*, 2016, 48(8): 947-952.
- [5] Qi X G, Wu J, Zhao L, et al. Adaptations to a cold climate promoted social evolution in Asian colobine primates. *Science*, 2023, 380(6648): eabl8621.
- [6] Qi X G, Garber P A, Ji W, et al. Satellite telemetry and social modeling offer new insights into the origin of primate multilevel societies. *Nature Communications*, 2014, 5: 5296.
- [7] Grueter C C, Chapais B, Zinner D. Evolution of multilevel social systems in nonhuman primates and humans. *International Journal of Primatology*, 2012, 33(5): 1002-1037.
- [8] Liu B, Qiao L, Liu K, et al. Molecular and neural basis of pleasant touch sensation. *Science*, 2022, 376(6592): 483-491.
- [9] Lameira A R. The evolutionary origin of human kissing. *Evolutionary Anthropology*, 2024: e22050.
- [10] Weyrich L S, Duchene S, Soubrier J, et al. Neanderthal behaviour, diet, and disease inferred from ancient DNA in dental calculus. *Nature*, 2017, 544(7650): 357-361.
- [11] Arbøll T P, Rasmussen S L. The ancient history of kissing. *Science*, 2023, 380(6646): 688-690.
- [12] Huang P, Fang G, Teichroeb J A, et al. Examining postmounting grooming in male golden snub-nosed monkeys to investigate the functions of same-sex mounts. *American Journal of Primatology*, 2023, 85(11): e23550.
- [13] Xiang Z, Fan P, Chen H, et al. Routine allomaternal nursing in a free-ranging Old World monkey. *Science Advances*, 2019, 5(2): eaav0499.

关键词: 川金丝猴 重层社会 行为学 理毛 看护