

野生猕猴声行为的研究

冯 敏 江海声 王 骏

(华南濒危动物研究所, 广州, 510260)

摘 要

本文通过在华南四省区对四个野生种群猕猴声行为的观察和现场录音, 对它们的叫声声学特性, 行为模式和其它个体对其相应的行为反应进行了定量的分析研究, 并得出 11 种不同的声行为。这些声行为有相互不同的声学特性、不同的行为模式并引起其它个体相应的行为反应, 从而起着通讯的作用。叫声在猕猴的声行为通讯中, 一些借助视觉提示, 至少以不同的刺激度来“表示”某一类事物, 并得到个体间的“共识”; 有些甚至无需视觉提示而单独传递有关信息。后者是猕猴的优势声行为。

聚类分析的结果表明: 猕猴声行为在成年雌、雄两性间差异较大, 未成年组两性间差异较小, 婴猴相对接近未成年组; 猕猴的声行为随个体发育逐渐向两性分化。

关键词 猕猴; 声行为; 声学特性; 行为模式; 行为反应

在灵长类中, 猕猴 (*Macaca mulatta*) 声行为的研究及意义已引起许多学者的注意。Gouzoules 等 (1984) 对圣地亚哥 (波多黎各岛) 半放养猕猴争斗活动中惊叫行为的研究表明: 其惊叫声不是单纯的动物自身激动的反应, 而是向同伴传递了有关对手、争斗状况等信息, 具有“符号”通讯功能, 起着对同盟的召集作用。这一研究对进一步认识灵长类动物的声通讯机制和进行有关声行为的研究起重要作用 (Marler, 1985)。冯敏等 (1990) 认为猕猴叫声可能含有种属特征, 对其分类及地理差异研究可能有一定价值; 江海声等 (1990) 认为猕猴的某些声行为和表情复合通讯, 对群体的稳定、调控有一定的生物学意义。

动物的声行为包含有其叫声的声学特性、发声者的行为模式和所引起其它个体相应的行为反应等三个主要组成部分, 这方面的研究是作为动物声行为深入研究的基础 (Snowdon, 1982)。然而, 对野生猕猴声行为的声学特性、行为模式和其它个体的行为反应的研究, 仍无系统的报道。Rowell 等 (1962) 早期对笼养猕猴声行为的研究主要偏重于争斗活动, 且结果和观点不尽全面 (Marler, 1985); 同时, Seyfarth (1987) 认为对自然环境下野生种群声行为研究是重要和必需的。

本文通过对华南四个地区野生猕猴大量社会活动中声行为的观察, 用定量方法概述猕猴各种声行为的叫声声学特性、发声猴的行为模式和所引起的其它个体的行为反应。同时通过讨论猕猴不同声行为中声音和视觉对个体间通讯的作用及其行为意义; 为进行地理差异研究 (另文发表), 还筛选出用于比较的某些声行为。

国家自然科学基金资助项目, 编号: 3880119

本文承中国科学院生物物理研究所蒋锦昌先生帮助进行叫声的声学分析, 本所罗裕良同志负责摄影, 特此致谢。本文摘要曾选录在“现代动物生态学及其应用研究进展学术交流会论文摘要集”

本文于 1995 年 3 月 15 日收到, 1995 年 9 月 30 日收到修改稿

材料和方法

1988年3月、1989年1月和1989年9月在湖南省慈利县索溪峪分别对野生猴群进行为期各20天的观察；1989年2月对深圳内伶仃岛野生猴群进行25天的观察；1989年9月和1990年8月对广西隆安县龙虎山野生猴群分别进行为期各20天观察；1990年9月下旬对海南岛南湾半岛野生猴群作为期30天的观察并结合原有记录资料。每天观察时间为7:00~15:30。

上述地区猴群均为人工半驯化群(刘振河等, 1986), 对它们进行成雄(≥ 5 岁), 成雌(≥ 4 岁), 包括青年和亚成年的未成年雄性(1~4岁)和未成年雌性(1~3岁), 婴猴(< 1 岁)的年龄、性别组划分, 在较少人为干扰情况下对其社会活动的声行为进行如下的观察、记录和分析。

1. 声音记录及分析: 用SONY-TCM-6型录音机, SONY磁带在距离猴群1~6 m处进行现场录音。声音由662B音图仪(美国, KAY)进行音图分析, 频响选择为HS(自1 kHz起每倍频程提升6 db); 叫声的声学特性描述分为: 谐波(同时具有多个共振频率, 各共振频带相对较窄)、噪声谱(柱状或带状频谱, 频带极宽)和调频(主频率随时间变化较大); 另外, 分别以单声和声组(连串同类单声)对叫声形式进行描述。野外共录得1 328次声行为, 选各年龄组各种叫声中录音效果较好的约40%(525次)进行音图分析, 各种叫声选择的依据为: (1) 听觉上极易区分(不考虑其行为模式及行为反应的异同); (2) 听觉上不能明确区分, 但有明显不同的行为模式; (3) 听觉及行为上不易区分但有不同的行为反应(本研究无此类选择)。

2. 行为记录和分析: 发声猴的行为模式是其当时状况的直接反映, 是声行为种类判别的重要内容之一(Smith, 1965; 1977)。发声时约10 s以内发声猴的行为为有效行为、发声后15 s内有关个体的反应作为行为反应的判别。行为模式和行为反应包括: (1) 社群交往活动中(无惊恐发生, 状态平和)的休息、玩耍(包括独自玩耍和两个或两个以上个体互相追逐、扑交等)、理毛、觅食、进食和护卫(成年雄性在活动场地边缘四顾、巡视)。(2) 冲突和争斗活动中的攻击(张牙, 扑向对方)、对峙(包括威吓、俯身、怒视对方)、败退、卷缩(发抖, 伏地、仰视对方表示认输、求饶、畏缩、惊恐四顾作逃跑状等)和助斗(闻声疾冲过来, 协助惊叫猴参与争斗)等。一些同类活动中的声行为, 发声猴可能有几种行为, 如对峙、败退或卷缩, 由这些行为及其所占的百分率构成其行为模式, 对它们进行卡方检验, 以判别它们行为模式是否相同。

结果与分析

对525个声行为分析结果, 据其音图区分成11种叫声(图1)。其中91%(476)的结果容易区分归类, 仅9%(49)的结果相互混叠或介于各类叫声之间变异而难以区分。

1. 非争斗的社会活动中, 猕猴有四种声行为, 叫声分别为V1~V4(图1, a~d), 发声者的行为模式和所引起的周围个体的行为反应见表1。

V1(图1, a): 单声, 1~2个谐波, 频率范围: 0.7~3 kHz, 持续时间: 0.3~0.7 s。在平静状况下猴子时有该声行为发生, 周围个体反应平静, 不影响其原有活动; 系发声猴未发现异常情况下的平和反映, 具有稳定群体的行为意义。

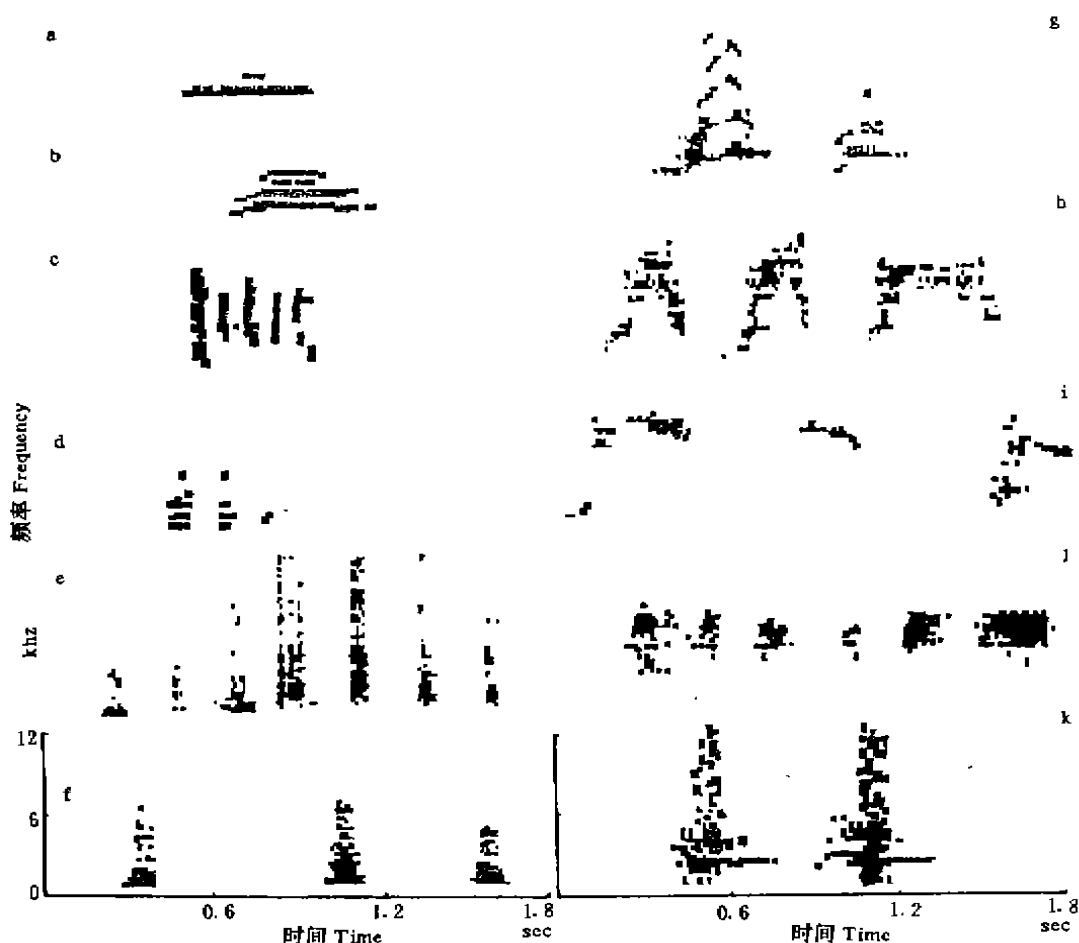


图 1 猕猴叫声的音图

Fig. 1 Sonograms of vocalizations of rhesus monkey

V2 (图 1, b): 单声, 3 个以上谐波 (极少 2 个谐波, 仅占 9%), 频率范围: 0.7~5 kHz, 持续时间: 0.3~1.2 s; 与 V1 比较, V2 有较多的高频谐波分量。猕猴在索食和进食时发出该叫声, 常引起附近其它个体同声呼应靠拢或闻声靠拢 (表 1); 起食物召集作用。

V3 (图 1, c): 声组, 柱状噪声, 频率范围: 3.5~9 kHz, 持续时间: 0.5~0.7 s。为婴猴和较小青年猴离开其母玩耍时偶有发出, 其母或成雌闻声过去抚护, 群体行进间偶有掉队青年猴发出该叫声, 从表 1 成母较为明确的行为反应判断该叫声为寻母呼叫。

V4 (图 1, d): 单声或声组, 噪声, 频率范围: 0.3~1.2 kHz, 持续时间: 0.08~0.1 s。多为成体发出, 无明确对象, 无挑衅性行为, 周围较接近的个体 (约 1 m 以内) 有警觉避让反应; 护卫成雄偶有该声行为发生, 是个体或群体活动区域防护性声行为。

2. 争斗活动中猕猴常会发出挑衅性叫声 (V5, V6) 和惊叫声 (V7~V11), 其音图见图 1, e~k。发声者的行为模式和其它个体的行为反应如表 2 所列。

表 1 猕猴非争斗叫声的行为模式和周围个体的行为反应

Table 1 Caller's behavior patterns and the behavior responses of nearby individuals about rhesus monkey's non-conflict calls

叫声种类 Calls	发声猴行为 (百分比) Caller's behaviors (Percentage)			周围个体的行为反应 (百分比) Behavior responses of nearby individuals (Percentage)	
V1	R (63%)	G (28%)	M (9%)	P	
V2	Fo (52%)	Fe (48%)		Cr (48%)	Ru (35%)
V3	Pl (90%)	I (10%)		C (80%)	
V4	Fe (61%)	R (21%)	Gu (18%)	Ma (54%)	

■ R: 休息 Rest; G: 理毛 Grooming; M: 行走 Moving; P: 平静 Peace; Fo: 索食 Foraging; Fe: 进食 Feeding; Cr: 呼应并靠拢 Give same call and run to the site of the caller; Ru: 靠拢 Run to the site of the caller; Pl: 玩耍 playing; I: 掉队 Isolating; C: 走去抚护 Run to and comfort the caller; Gu: 护卫 Guarding; Ma: 避让 Move away

V5 (图 1, e): 声组, 柱状噪声, 频率范围: 0.3~12 kHz, 持续时间: 0.12~0.14 s。争斗时猕猴发出该叫声以威吓对方, 并伴有主动攻击等挑衅性行为, 属威吓性声行为。

V6 (图 1, f): 声组, 柱状噪声, 频率范围: 0.2~3.4 kHz, 持续时间: 0.12~0.16 s; 与 V5 比较其叫声的主要能量集中在低频约 0.5 kHz 处。与 V5 同属挑衅性叫声, 但程度不同 (行为模式有显著性差异, $\chi^2 = 28.9$, $df = 1$, $P = 7.6 \times 10^{-8} < 0.01$; V5、V6), V6 有较高比例的攻击行为, 属攻击性声行为。

争斗过程中, 受惊者或处于劣势的猴子大都发出惊叫声, 这些惊叫声能引起同伴的助斗; 发声者的行为模式、对争斗同盟的召唤力 (百分率) 见表 2; 它们分别是:

V7 (图 1, g): 声组, 谐波, 频率范围: 1.4~12 kHz, 持续时间: 0.14~0.4 s。发声时争斗不激烈, 发声猴有较高比例的对峙行为; 该叫声对争斗同盟有较强的召唤力, 是争斗求助叫声。

V8 (图 1, h): 声组, 调频, 频率范围: 0.4~8.7 kHz, 持续时间: 0.3~0.7 s。争斗程度一般, 该声行为除引起同盟助斗外, 发声猴还有高比例的卷缩行为, 向对方表示了屈服。

V9 (图 1, i): 声组, 调频, 频率范围: 2.3~8.1 kHz, 持续时间: 0.3~0.8 s; 音图结构与 V8 比较: 无明显峰形, 调频频率下降不明显。争斗程度一般, 与 V8 同属屈服性声行为, 屈服程度更高。

V10 (图 1, j): 声组, 噪声, 频率范围: 5~8.5 kHz, 持续时间: 0.2~0.8 s。发声时争斗较激烈, 发声猴有较高比例的败退行为, 该叫声有强的助斗召唤力, 是争斗激烈时败退声行为。

V11 (图 1, k): 声组, 噪声, 音图总体呈柱状, 主能量呈带状; 频率范围: 1.3~9.5 kHz, 持续时间: 0.18~0.5 s。与 V10 同属争斗较激烈的声行为, 与 V10 比较, 发声猴的对峙较多, 败退稍少, 与对手有一定的抗争性。

上述五种惊叫行为, 叫声的音图不同, 发声猴的行为模式彼此不同 ($\chi^2 > 6.8$, $df = 2$, $P < 0.033 < 0.05$), 对争斗同盟有不同的召唤力, 是猕猴在争斗活动中不同的声行为。

根据表 3 各年龄、性别组的声行为种类和数量分布, 将每一年龄、性别组看成 11 维向量 (V_1, V_2, \dots, V_{11}), 对其进行统计量为相关系数的类平均法聚类分析 (钟扬等, 1990), 得聚类图 (图 2)。

表 2 猕猴挑衅性叫声和惊叫的行为模式和其它个体的行为反应

Table 2 The caller's behavior pattern and the behavior responses of other individuals about aggressive calls and screams of rhesus monkey

叫 声 Calls	发声者行为模式 Caller's behavior pattern				其它个体的 行为反应 Behavior responses of other individuals	争斗程度 * * Intensity of conflict
	攻击 Attack	对峙 Holding	败退 Escaped	卷缩 Crouched		
V5	29%	71%			E: 57%, H: 21%	P: 26%
V6	68%	32%			E: 71%, C: 17%	P: 54%
V7		52.5%	17.5%	30%	A: 40%	P: 20%
V8		16%	47%	37%	A: 19%	P: 31%
V9		7.5%	35%	57.5%	A: 12.5%	P: 37.5%
V10		26%	67%	7%	A: 37%	P: 59%
V11		42%	49%	9%	A: 11%	P: 47%

E: 败退 Escaped; H: 对峙 Holding; C: 卷缩 Crouched; A: 助斗 Aiding caller to oppose the opponents; P: 身体接触 Physical contact

* 对挑衅性叫声 (V5, V6), 其它个体是指发声猴的争斗对手; 对惊叫声 (V7~V11), 其它个体则指争斗双方外的第三者 Other individuals are the conflict opponents of callers in the aggressive calls (V5, V6). In screams (V7~V11), other individuals are the third individuals except the antagonists.

* * 发声时发声猴与对手的争斗状况 Conflict intensity of caller and its opponent when calling

表 3 猕猴各年龄、性别组的叫声种类和数量

Table 3 Kinds and quantity of calls by the age and sex classes of rhesus monkey

	叫声种类 Kinds of calls										
	V1	V2	V3	V4	V5	V6	V7	V8	V9	V10	V11
成雄 Adult male	10	13	0	9	13	11	0	0	0	3	5
成雌 Adult female	15	43	0	12	21	17	24	9	13	27	19
未成年雄性 Immature male	13	16	0	4	5	5	3	10	8	8	10
未成年雌性 Immature female	19	14	4	3	3	2	13	13	19	5	8
婴猴 Infant	10	5	6	0	0	0	0	0	0	3	3

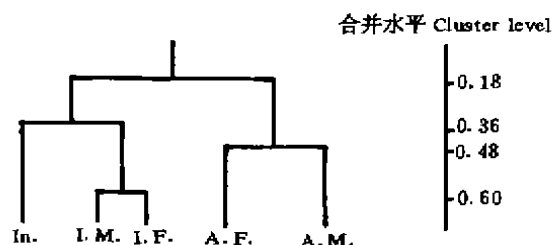


图 2 猕猴各年龄、性别组声行为聚类图

Fig. 2 Clustering of vocalizations by the age and sex classes of rhesus monkey
In.: 婴猴 Infant; I. M.: 未成年雄性 Immature male; I. F.: 未成年雌性 Immature female;
A. F.: 成年雌性 Adult female; A. M.: 成年雄性 Adult male

讨 论

聚类的结果表明成年雌、雄两性差异较大, 未成年组两性间差异较少, 婴猴相对接近未成年组; 猕猴声行为随个体发育逐渐向两性分化; 这种情况在社群生活的栗眉长尾猴 (*Cercopithecus neglectus*)、金腹长尾猴 (*C. pogonias*)、僧长尾猴 (*Macropithecus talapoin*) 等灵长类种中同样存在 (Gautier 等, 1982)。两性间声行为差异在成年组较为显著是由于成年雌、雄两性以不同的行为方式来实现各自的繁殖利益——雄性争取更多

的交配机会, 雌性为养活养好更多的后代 (尚玉昌, 1990); 因此, 成雄在群内主要与成雌交往而漠视其它个体, 并偏重于防御其它雄性干扰及有关维护社会关系的活动; 成雌为照顾好后代则与广泛的对象进行内容广泛的活动。而婴猴相对于其它年龄组声行为种类较少, 除了其处于母亲的庇护而较少单独活动的原因外, 更主要的是它们仍处于声行为 (包括发声、运用和行为反应三方面) 个体发育过程的初级阶段, 而猕猴声行为的个体发育包含了通过听和母系作用的习得过程 (Seyfarth, 1987)。

动物声行为通讯中, 声音的作用是“符号”性, 单独传递有关信息, 还是“感情”性, 基本靠视觉提示, 一直是声通讯研究讨论的内容之一, 因为它直接关系到人类语言起源、进化的研究, 并对声行为在生物学的应用研究有一定的影响 (Snowdon 等, 1982; Seyfarth, 1987)。本文中 V1~V6, 以 Jurgens (1982) 的观点, 在叫声的音图上, V1 与 V2, V4 与 V5、V6, 两两之间的差异, 是动物“激动”程度的不同在声音上的反映, 是“感情”因素的差异, 在听觉上体现了不同的刺激度。这些叫声发生在不同的行为下, 并引起附近个体不同的行为反应, 也就是说猕猴在这些近距离通讯的声行为中, 至少以不同听觉刺激的叫声表示了对应的事物并得到个体间的“默认”和共识, 并借助视觉提示起通讯作用。在另一些声行为中, 叫声则单独传递了有关信息而无需依赖视觉作用: 如争斗中五种惊叫 (V7~V11), 其音图结构不同, 声音刺激度相近, 对争斗同盟有不同水平的召集力。对同盟的行为反应与发声猴的行为及当时争斗的激烈程度进行相关性检验 (见表 2, 行为反应与对峙、败退、卷缩、争斗程度的相关系数 r 分别为 0.48、-0.1、-0.33、-0.11; P 分别为 0.42、0.87、0.59、0.86 均大于 0.05), 结果表明同盟的反应与它当时能看到的发声猴的行为及纯争斗程度无关, 即同盟对惊叫声的反应主要是靠叫声而无需视觉的提示; Gouzoules 等 (1984) 认为这类声行为属于优势声行为。对多种灵长类动物声行为的研究表明: 这些主要靠声音而无需视觉提示来通讯的声行为有相对明显的种属特征 (Hodun 等, 1982; Hohmann, 1989), 对这些声行为进行地理差异的比较, 已为研究其分类和演化提供了资料 (Oates 等, 1983; Struhsaker, 1981)。因此, 选择惊叫行为可作地理差异研究的素材。

与 Gouzoules 等 (1984) 有关尖叫声的研究比较, 本文 V8、V9、V10、V11 的叫声音图分别相似于 “Arched, Tonal, Noise, Pulse” 尖叫, 有相近的行为模式和行为反应。另外本研究仅录得 4 次 (2 个音图分析样本) 音图类似 “Undulated” 的惊叫, 由于数量少而难以确定; Gouzoules 对 “Undulated” 惊叫的说明是极少发生, 以致无法录得未成年个体的这种叫声。

参 考 文 献

- 冯敏, 江海声. 1990. 猕猴 (*Macaca mulatta*) 叫声特点的研究. 兽类学报, 10 (3): 170~174.
 江海声, 冯敏, 林淑然. 1990. 野生猕猴 (*Macaca mulatta*) 通讯行为的初步研究. 动物学研究, 11 (4): 303~308.
 刘振河, 江海声, 袁喜才, 杨秀华, 黄会德, 王宜祥. 1986. 猕猴的半驯化及个体标志识别. 野生动物, (4): 13~15.
 尚玉昌. 1990. 行为生态学. 现代生态学透视 (马世骏 主编) 北京: 科学出版社, 224~235.
 钟扬, 陈家宽, 黄德世. 1990. 数量分析的方法与程序. 武汉: 武汉大学出版社.
 Gautier J, Gautier-Hion A. 1982. Vocal communication within a group of monkey; An analysis by biotelemetry. In: Snowden C, editor. Primate Communication. Cambridge, Cambridge University Press, 5~29.
 Gouzoules S, Gouzoules H, Marler P. 1984. Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) screams; Representational signalling

- in the recruitment of agonistic aid. *Anim Behav*, 32, 182~193.
- Hodun A, Snowdon C, Soini P. 1982. Subspecific variation in the loud calls of the tamarin, *Saquinus fuscicollis*. *Z Tierpsychol*, 57, 97~110.
- Hohmann G. 1989. Comparison study of vocal communication in two Asian leaf monkey, *Presbytis johnii* and *Presbytis entellus*. *Folia primatol*, 52, 27~57.
- Jurgens U. 1982. A neuroethological approach to the classification of vocalization in the squirrel monkey. In: Snowdon C, editor. *Primate Communication*. Cambridge: Cambridge University Press, 50~62.
- Marler P. 1985. Representational vocal signals of primates. In: Holldobler B editor. *Experimental behavioral ecology and sociobiology*. New York, G Fischer Verlag, 211~221.
- Oates J, Trocco T. 1983. Taxonomy and phylogeny of black-and-white colobus monkeys: inferences from an analysis of loud call variation. *Folia primatol*, 40, 83~113.
- Rowell T, Hinde R. 1962. Vocal communication by the rhesus monkey, (*Macaca mulatta*). *Proc Zool Soc Lond*. 138, 279~294.
- Seyfarth R. 1987. Vocal communication and its relation to language. In: Smuts B editor. *Primate societies*. The university of Chicago press, 440~451.
- Smith W J. 1965. Message, meaning and context in ethology. *American Naturalist*, 99, 405~409.
- Smith W J. 1977. *The behavior of communicating*. Cambridge: Harvard University Press.
- Snowdon C. 1982. Linguistic and psycholinguistic approaches to primate communication. In: Snowdon C, editor. *Primate communication*. Cambridge: Cambridge university press, 212~238.
- Snowdon C, Brown C, Petersen M. 1982. General introduction. In: Snowdon C, editor. *Primate communication*. Cambridge: Cambridge university press.
- Struhsaker T. 1981. Vocalization, phylogeny, and paleogeography of red colobus monkeys (*Colobus badius*). *Afr J Ecol*, 19, 256~284.

A STUDY OF THE VOCALIZATIONS FOR WILD RHESUS MONKEY (*MACACA MULATTA*)

FENG Min JIANG Haisheng WANG Jun

(South China Institute of Endangered Animals, Guangzhou, 510260)

Abstract

This paper made the study of vocalizations for the wild rhesus monkey groups ranging in four regions of South China and revealed 11 kinds of vocalizations. These vocalizations, with different acoustic properties, different behavior patterns of callers and eliciting the correlative behavior responses of other individuals, so performed the communication function. In close range with visual contact, the different calls of rhesus monkey are closely associated with different levels of arousal and that all individuals "agree" on which social situations are associated with the arousing. And, monkey's other calls could transmit some information that are less dependent upon arousal and visual contact. The latter is the adaptive advantage vocalization of rhesus monkey.

Cluster analysing evidence that the difference of sex on vocal behaviour for rhesus monkey, more apparent in the adult and less in the immature class. Infant is similar to the immature and the sexual difference is going show up with the age increasing.

Key words Rhesus monkey (*Macaca mulatta*); Vocalization; Acoustic property; Behavior pattern; Behavior response