

黑长臂猿(*Hylobates concolor*)的配偶制 及其与行为、生态和进化的关系

蒋学龙 马世来 王应祥

(中国科学院昆明动物研究所, 昆明 650223)

L.K. Sheeran F.E. Poirier

王 强

(美国俄亥俄州立大学人类学系)

(云南省景东自然保护区管理所)

关键词 黑长臂猿; 配偶体制; 领域行为; 生态

内 容 提 要

黑长臂猿是猿类中野外行为生态研究最少的一种, 因而对其社群结构及配偶体制一直有着很大争议。本文基于近两年在无量山和哀牢山 10 个月的野外工作, 着重阐述了黑长臂猿的配偶体制, 我们认为黑长臂猿是以一夫一妻和一夫多妻(至少是一夫两妻)的形式存在, 并与其行为、生态及系统发育相关联。黑长臂猿的系统发育地位、成年雌性的领域性及群体的领域性不强和群体的领域较其它长臂猿类大得多可能是形成一夫多妻的原因; 而黑长臂猿在中国各分布区的生境均受到不同程度的破坏, 这在一定程度上也影响着其社群结构, 特别是狩猎有着更直接的影响, 活动范围的限制等, 可能是形成一夫一妻的原因。

现生灵长类有 201 种 (Corbet and Hill, 1991), 分布于中南美洲、非洲、亚洲的热带和亚热带地区及部分温带地区, 生活于常绿阔叶林、针阔混交林、次生林、热带草原等多种生境, 营地栖、半地栖半树栖和完全树栖生活 (Napier and Napier, 1967)。由于有如此众多的种类、适应于多种生境和生活方式, 所形成的配偶结构亦多种多样: 独栖(或母体带着幼体或交配时才相遇)、一夫一妻、一夫多妻、多夫多妻等多种配偶体制, 群体大小从两只到数百只, 集群状态包括从短期临时结合到长期稳定且相对紧密的结合, 这种集群和配偶制的多样性即使在与人类关系最为接近的高等猿类中也是如此。因而研究其配偶体制和社群结构等对研究灵长类在进化及其对不同生境的适应有重要意义。

长臂猿 (*Hylobates*) 曾被认为是典型的一夫一妻配偶制和领域性很强的灵长类, 它们通过晨鸣和偶尔与邻近群体或侵入者之间的冲突来维持其配偶制和领域 (Leighton, 1987; Marshall and Marshall, 1976; Mitani, 1984, 1987; Tenaza, 1975; Tilson, 1981,

收稿日期: 1993-02-19

本文为中国科学院昆明动物研究所和美国俄亥俄州立大学合作研究项目, 同时还得到云南省应用基础研究基金和中华人民共和国濒危物种进出口管理办公室课题资助。

Wittenberger and Tilson, 1980)。但野外行为生态研究得最少且可能是长臂猿科中特殊例外的黑长臂猿 (*H. concolor*) 的配偶制, 近来受到人们极大的关注。尽管 Dalacour (1933) 即提出黑长臂猿生活于一个一夫多妻的群体中, 后来徐龙辉等 (1983) 指出海南黑长臂猿也是如此, Haimoff *et al.* (1986) 在滇中无量山和哀牢山的野外工作进一步证实这一结果, 但其他学者仍持怀疑态度。蓝道英 (1989) 认为仍和其它长臂猿一样为典型的一夫一妻制, Srikosamatara 和 Brockelman (1987)、Bleisch 和 Chen (1991) 认为一夫多妻制尚需得到群体中是否有两个或两个以上雌性携带幼体的证明, Mitani (1987) 认为黑长臂猿的一夫多妻可能是长臂猿科中的一个例外。而刘振河 (1988) 又提出海南黑长臂猿的群体是由单雄与单雌或双雌及若干后代组成, 可见黑长臂猿的配偶制是一值得深入研究的问题。众多系统发育研究表明, 长臂猿是灵长类中的一特殊类群, 而黑长臂猿又是长臂猿科中较为原始的种类之一 (Groves, 1972; Chivers, 1977; Haimoff *et al.*, 1982, 1986), 且是现生长臂猿分布最为偏北的一个类群, 其生境条件也明显区别于其它长臂猿类, 因此研究黑长臂猿的配偶体制与其进化和环境的关系对了解其本身及整个长臂猿类的进化将有重要意义。为弄清这一问题, 我们于 1990 至 1992 年进一步对黑长臂猿进行了观察和研究。

一、考察时间和地点

1990 年 3 月至 1992 年 1 月, 我们先后在云南景东无量山区和新平哀牢山区进行黑长臂猿行为生态观察研究达 10 个月。这两地现均被划为省级和国家级自然保护区, 地处云南中部, 最高海拔约 3 200 米, 属亚热带常绿阔叶林, 年绝对温度最高温 37.7℃, 最低温 -3—-4℃, 每年有旱、雨季之分, 年降雨量在 2 000 毫米左右。

二、研究对象及方法

在无量山小坝河地区分别观察了 5 群黑长臂猿, 另外磨刀河的资料来自本文作者之一 (王应祥) 1964 年无量山鸟兽资源考察。哀牢山地区分别观察到两群较为完整的群体 (由成年雌雄性和其后代组成) 及一群遭捕杀的群体。

黑长臂猿的显著特征是: 有清晨嘹亮的鸣叫和成体毛色性二型的区别, 成年雄性通体黑色, 成年雌性背部皮黄或桔黄色, 幼体一岁以前呈乳黄白色或浅黑色 (Groves, 1972), 因此在野外工作时, 可通过鸣声来确定群体的方位, 并通过体色和体型大小来区分年龄组成和群体组成。观察方法是: 每天清晨晨鸣前即到达群体可能出现的地方等候 (据前一天群体出现地及移动方向判断), 在其鸣叫时确定其方位, 并慢慢潜近寻找观察; 若无叫声, 则在其可能出现的地方据长臂猿活动时的种种迹象判断: 树枝折断声、果实落地声、树冠的摇晃等及长臂猿活动后遗留的痕迹 (取食后丢下的树枝、果实等) 进行寻找。当遇到一群体时, 记录如下数据: 地点、时间、活动状态、个体数量、年龄组成、与观察者的距离、个体间的相互位置、个体在树冠中的位置及其周围的生境状况、个体或群体的移动方向、群与群之间和群内个体之间的相互关系。

三、黑长臂猿的配偶体制

在我们观察的 9 群黑长臂猿中, 有 8 群具有一定的代表性。本文将着重讨论黑长臂猿的配偶体制。

表 1 黑长臂猿的社群组成和群体大小

The group size and composition of black-crested gibbons (*H. concolor*)

	成年雄性 adult male	成年雌性 adult female	亚成年 subadult	青年 adolescent	少年 juvenile	婴儿 infant	总数 total	地点 site
GA	1	1	—	1	—	1	4	无量山
GB1	1	1	1	—	—	1	4	无量山
GB2	1	1	—	1	1	1	5	无量山
GC1	1	2	—	1	—	2	6	无量山
GC1	1	1	—	—	—	1	3	无量山
GD	1	2	2	1	—	1	7	无量山
GE	1	1	—	1	1	—	4	哀牢山
GF	1	1	—	1	—	1	4	哀牢山
GG	—	1	1	—	—	—	2	哀牢山

大多数学者认为长臂猿是典型的一夫一妻制, 仅黑长臂猿配偶制有争议(Chivers, 1974; Haimoff *et al.*, 1986; Leighton, 1987; Marshall and Marshall, 1976; Tenaza, 1975; Tilson, 1979; Bleisch and Chen, 1991; 刘振河, 1988; 蓝道英, 1989)。除黑长臂猿外, 具有两个成年雌性的群体仅见于 *H. pileatus* 的一个群体中(Srikosamatara and Brockelman, 1987), 但该群被认为是由一只亚成年雌性尚未离群而形成。在我们的观察中确有两群为一只以上的成年雌性(GC1、GD), 且两群都有同一年龄等级的两后代个体。GD 群有两年龄等级相似的亚成年个体, 其中一只为雌性, 因其体色已开始改变; GC1 群有两同等大小的幼年个体。一般认为: 长臂猿每隔 2.0—2.5 年产一仔(Edwards and Todd, 1991; Leighton, 1987; Srikosamatara and Brockelman, 1987; Tenaza, 1975; Tilson, 1979), 同时由于密度依赖性延滞(Density dependent delay), 出生间隔可高达 3—4 年(Brockelman and Srikosamatara, 1984), 除成年亲体外, 每群中尚可能存在有幼年个体、少年个体、青年个体和亚成年个体(Leighton, 1987)。由于这些不同的年龄结构或年龄间隔, 尽管在野外短时间内难以准确确定每一个体的年龄, 但不同年龄的个体其体形大小已显示出明显的差异。因此在同一群中出现两只同等体形大小的后代说明其出生时间亦相近, 亦即由两个母体在间隔不长的时间内所生, 若是同一母体的后代, 则有 2—3 年甚至 4 年的间隔, 那体形大小就有一定的差异。由此可见, GC1 群中的两个幼体和 GD 群中的两亚成年个体应是不同母体所生, 即一个群体中有两个可繁殖的雌性。即使两雌性在不同年份中产仔, 但由于长臂猿有一个冬季出生的季节性(Tilson, 1979), 若有一雌性推迟一年产仔, 据前述长臂猿每隔 2—3 年产一仔的规律, 则仍分属同一年龄组; 若

是推迟两年产仔, 则与前一雌性产第二仔的时间相接近, 仍属同一年龄组, 但比前一雌性产第一仔小一年龄等级。因此据后代体型大小可判断群体中是否有两个可繁殖的雌性。GD 群虽说为 1964 年考察时的资料, 但 GC1 群经先后近两年的观察, 两成年雌性一直生活在同一群中, 并有两同等大小的幼体, 因此我们认为该群是一夫两妻或一夫多妻的群体。

在我们观察中还发现有几个只有一成年雄性和一成年雌性及后代组成的群体, 说明黑长臂猿亦有一夫一妻的配偶制存在, 刘振河(1988)报道海南黑长臂猿的社群系由单雄与单雌或双雌及若干后代个体所组成, 也说明了这一点。何以在同一种内出现两种不同的配偶体制, 下文将作进一步讨论。

四、黑长臂猿配偶制的成因

一个物种的社会体制可能强烈地受其进化历史的影响并与其系统进化紧密联系(Goss-Custard *et al.*, 1972; Struhsaker, 1969), 但却不可认为一个社会体制的特征仅仅因为其在相关联的物种中相似而就是系统发育惰性(Phylogenetic inertia)的结果, 而应该通过对一个社会体系的生态分析才能理解系统发育惰性对社会行为的影响(Wrangham, 1987), 这说明其它长臂猿类是一夫一妻制并不代表黑长臂猿也是一夫一妻制。即使是同一物种, 其配偶形式亦随着环境条件的变化和狩猎的影响而有变化(Watanabe, 1981), 这种系统进化和环境生态因子对一个物种社会体制的双重影响在黑长臂猿中亦有表现, 黑长臂猿的配偶制可能正好说明社会体制与进化及生态环境的关系, 同时还与其行为有关。

一夫多妻配偶制总是对雄性有利, 雄性通过在尽可能多的雌性个体中散播基因而提高其好适度, 但它的存在与否却是基于这种配偶制是否对雌性有利(Orians, 1969; Eisenberg *et al.*, 1972)。但除黑长臂猿以外所有其它长臂猿均被认为是典型的一夫一妻制, 这种配偶制使得一个雌性可从其长期配偶处得到如下益处: 雄性担负着保护她和其后代及警戒的任务, 必要时则将自己介于家庭成员和捕食者之间(Tenaza, 1975), 甚至将捕食者从其家庭成员处引开, 另外雄性还可使她及后代免于同其它雌性间的食物和夜宿点的竞争(Tenaza, 1975)。通常, 雌性长臂猿 2-3 年产一仔, 在此期间, 成年雌性性活动不是太长, 此后雌性受孕和有一依附于她的幼体, 在性活动上具有排它性, 不再接受雄性的交配活动。雄性间(父与子)的同性性行为可能是雄性为缓和性冲动而采取的行为方式(Edwards and Todd, 1991), 可见雄性的性活动一直处于活跃状态, 因此雄性在此期间完全可与其它雌性交配而趋向一夫多妻制。黑长臂猿也许由于雄性趋于多配偶及下面将谈到的雌性领域性和群体领域性而形成一夫多妻制。

如果认为 GC1 和 GD 群体中的两只成年雌性是由一只延滞离群的亚成年雌性后代组成, 此类群体或称之为“age-graded-female-group”, 正如在单雄群和多雄群之间有一“age-graded-male-group”存在形式一样(Eisenberg, 1972), 可被认为是一个从一夫一妻制向一夫多妻制进化或是由一夫多妻制向一夫一妻制进化的一个中间过程。领域防御行为在一夫一妻制的进化中起着重要作用(Rutberg, 1983), 一个雌性后代到成年后仍长期留在其双亲的群体中, 势必与其母亲有很大的容忍性有关。Carpenter (1964)曾认为在长臂

猿群体中双亲会逐渐对其接近性成熟的子女产生对敌行为。性别内的冲突,特别是成年雌性的领域防御行为(Mitani, 1984)或雌性间冲突(Brockelman and Srikosamatara, 1984),可能是维持长臂猿一夫一妻配偶制的基础(Tenaza, 1975; Mitani, 1984)。尽管接近性成熟的雌性离开其亲代群体趋于较雄性缓慢,但最终仍将被逐出群外(Srikosamatara and Brockelman, 1987)。成年雌性间的攻击行为、领域防御行为、对独栖雌猿的排斥行为(Mitani, 1984, 1987)和对敌行为(Brockelman and Srikosamatara, 1984)阻止了长臂猿形成一夫多妻配偶制,长臂猿是一夫一妻制似乎已成定论。但我们对 *H. c. jingdongensis* GC1 群先后观察达 20 多个月(1990 年 3 月至 1992 年 1 月)的期间内,两只成年雌性一直很好地生活在同一群中,并未见到有一只象 *H. pileatus* 一样离开过此群或雌性间的争斗行为,尽管未见两雌性在同一树上觅食,但始终可友好相处,说明该群中的两只成年雌性有很大的容忍性。多年的海南黑长臂猿行为生态研究结果表明,亦从未发现有群体内的争斗,尽管在两个群体中有一个以上的成年雌性(Liu *et al.*, 1989)。这两只成年雌性似不是母女关系,据亲属关系选择理论(Kin selection theory),雌性后代同其父亲进行交配并繁殖是不能容忍的,如若它们是母女,据一夫一妻制长臂猿的雌性领域行为特点,势必要将其女儿逐出群外,或至少要发生一些冲突,如果真是母女,成年的女儿长期生活在母群中,也是对一夫一妻的雌性领域防御行为的削弱,另该群的生境与其它群的生境相互连接成片,雌性后代完全可以离开母群而组成新群。

在一夫一妻制的长臂猿中,其领域性很强的雌性配偶会将其它成年雌性逐出群外或领域范围外(Mitani, 1984, 1987; Tenaza, 1975),同时雄性为免除其它雄性与其配偶交配而将其它雄性逐出,从而使一夫一妻制得以牢固地维持。黑长臂猿的一夫多妻制可能即与雌性的领域性不太强有关。除此之外,群体的领域行为也起着一定的作用,在我们先后 20 个月观察较为详细的 GC1、GC2 群中(GC2 群只有一对成年个体和一幼体),这两群常在同一领域范围内活动,在一群的出现地,也常发现另一群的踪迹。虽然它们直接相遇的次数很少,在直接观察 37 次中仅见到两次相遇,即便是相遇,亦未见有任何冲突或驱逐行为,这已与一夫一妻制长臂猿群体领域性很强的特点相矛盾。尽管 GC1 群在叫声上似处主要地位,因 GC2 群的叫声常为 GC1 群所打断,这种现象可能说明 GC2 群是从 GC1 群中分出或至少是由 GC1 群中的一个后代所形成的新群体。长臂猿的谱系研究表明占据邻近区域的群体很可能就是它们的近亲(Tenaza and Tilson, 1977),因一个亚成年雄性可在其双亲的帮助下,在双亲的领域范围旁建立起自己的新领域(Tenaza, 1975; Tilson; 1981)。但作为领域性很强和一夫一妻制的其它长臂猿类,常将接近性成熟的后代逐出群外,更不能容忍其它群体常在其领域内活动,因此至少就 GC1 和 GC2 两群体来说,其领域性似不及其它长臂猿那样强烈,未出现为维持一夫一妻配偶制的行为特点,而可能促使一夫多妻制的形成。

也许有人会认为这是由于环境条件的限制,没有足够的空间形成新的领域(Liu *et al.*, 1989),或难于找到适当的配偶(Bleisch and Chen, 1991),而迫使亚成年雌性滞留在母群中,但就 GC 群的生境来说,森林连续成片,保护较好,且范围亦较大,若是群体的领域性和其它长臂猿类一样强烈,GC1 群和 GC2 群可分别防御一个地域作为各自的领域。Brockelman 和 Srikosamatara (1984)认为之所以长臂猿没有形成一夫多妻的群体,是由于雄性缺乏在适当的环境中防御一个足够使两只可繁殖的雌性个体及其后代生活的领域

范围。从我们观察较多的 GB 和 GC 群来看, 黑长臂猿的领域在 100 公顷以上, GG 群约有 200 公顷, 另据报道海南黑长臂猿的领域范围甚至达 300—500 公顷 (Liu *et al.*, 1989), 远大于其它长臂猿的领域范围, 从这一角度, 黑长臂猿的领域可提供更多的个体生活, 亦即可能形成一夫多妻的群体。

一个物种的社群结构受多种因素的影响, 在不同的生态条件下, 它可能形成不同于其典型的社群体制 (Kleiman, 1977)。对大多数灵长类来说, 其社群结构随生境的变化而有变化 (Eisenberg *et al.*, 1972), 因此为理解灵长类社会结构的进化就必须考虑到系统发育及诸多生态因子, 这两方面的相互结合决定了社会结构这一特征的表达 (Struhsaker, 1969), 当然, 系统发育长期受着生态因子的影响, 尽管不能确定是系统发育还是生态因子在决定社会结构时起更大作用, 但社会结构的改变与生态条件的改变相适应 (Goss-Custard *et al.*, 1972)。黑长臂猿的社群结构受到环境特别是人类活动的影响是明显的。GA 群呈相对较为孤立的状态, 仅在西北山脊有一条几十米的细窄带与另一小片森林相连并与其它地方隔离开, 其周围基本沦为草坡, 而且成为牛羊的牧场, 牛群还常到这一不大的林子内活动, 面积大约只有 40 多公顷 (蓝道英, 1989); GB 群的活动区域在其南段破坏也较严重, 其周围三面也成为牛羊的活动地带, 这两群的领域范围内人类活动亦较多, 并还见到许多被砍倒的树木; GC 群的活动区域处于 GB 群的里面 (小坝河的源头, 即核心区), 牛羊很少在这一地带活动, 人类活动也较少, 特别是近年来野生动物保护意识逐渐在无量山区居民中形成, 在我们工作期间未发现其他人进入到 GC 群的活动区。观察结果表明: GA 群和后一阶段观察的 GB 群为 4 只, GC1 群有 6 只, 且群中有两成年雌性, 这恰与生境条件的好坏和人类活动状况紧密联系。影响雌性集群的因素之一是食物的分布和多少, 食物的可得性对群体大小起主要限制作用 (Rutberg, 1983)。在环境条件较差的情况下, 食物资源将限制雌性的繁殖, 或雄性可防御的领域只能维持一个雌性和它们的后代生活 (Brockelman and Srikosamatara, 1984), GA 群即可能与此有关, 如若有两成年雌性, 它们在受限制的领域范围内的食物竞争即会加剧, 雌性间的食物竞争或雌性的领域行为或冲突将会把某一雌性逐出群外, 同时由于雌性间的食物竞争会降低雄性与第一个雌性的成功繁殖率, 这样雄性也将会排除额外的雌性 (Wittenberger and Tilson, 1980)。而在环境条件较好且领域较大的情况下, 雄性无力防御较大的领域范围 (GC 群), 性别内的冲突对雌性不会有甚益处, 两成年雌性可生活在一起并进行繁殖。

较大的领域范围固然可供更多个体生活, 但人类的经济活动如森林砍伐会使某种林栖动物的生境遭致破坏或受骚扰而间接影响其群体大小和社群结构, 人类的狩猎活动则对其群体大小和社群结构或配偶体制会产生更直接影响 (Tenaza and Tilson, 1985; Watanabe, 1981; Cheney and Wrangham, 1987)。人类作为长臂猿最主要的捕食者对黑长臂猿的社群结构亦产生直接影响。GD 群中本有 7 只个体 (包括 2 只成年雌性), 但在 1964 年动物资源调查中被捕杀了三只 (含一成年雌性), 使之配偶制乃至幼体的出生率均受影响。哀牢山区 GG 群的活动范围广达 200 公顷, 但仅剩下一成年雌性和一亚成年雄性, 据了解是由于人类的过分捕杀和森林砍伐所致, 严重影响了该群的结构。

长臂猿是典型的树栖类型, 树栖种类与地栖种类相比较, 其群体大小趋于减小 (Clutton-Brock and Harvey, 1977)。现生长臂猿的系统发育研究表明黑长臂猿是代表最早分化出来且较为原始的类群之一 (Groves, 1972; Chivers, 1977; Haimoff *et al.*, 1982,

1984), 因此黑长臂猿相对于其它长臂猿类有较大群体和一夫多妻社群结构即可能与其系统发育地位有关, 是系统发育惰性的结果, 代表着长臂猿类的一较为原始的特征, 而领域性很强和一夫一妻配偶制的其它长臂猿, 可能代表整个长臂猿长期进化适应的结果。黑长臂猿在生境条件遭破坏、人为干扰、甚至狩猎的影响下形成的一夫一妻制, 可能是其系统发育在特殊条件下的又一种表现, 当然新组建的群体或刚分出的群体又是一种情形。

五、结 语

黑长臂猿的配偶体制为一夫多妻和一夫一妻并存, 在不同的环境条件和狩猎压力下表现出不同的形式。其原因可能有: 1. 雄性倾向于多配偶性; 2. 雌性的领域性较小; 3. 群体的领域性亦较小; 4. 领域范围较其它长臂猿类大得多; 5. 与黑长臂猿的系统发育地位有关; 6. 生境的破坏和人类及猎物的捕杀。

本文得到了哀牢山自然保护区新平管理所、无量山自然保护区管理所及当地政府有关同志的大力支持和帮助, 邓向福同志协助收集资料, 在此表示感谢!

参 考 文 献

- 刘振河, 1988. 海南长臂猿及其种群保护研究. 第一届国际野生动物保护会议论文集, pp.322, 天龙影业有限公司。
- 徐龙辉等, 1983. 海南岛的鸟兽. 科学出版社, 北京。
- 蓝道英, 1989. 云南西南地区黑长臂猿(*Hylobates concolor*)群构成、生态和行为的初步研究. 动物学研究, 10(增刊):119-126。
- Bleisch, W.V. and Chen N., 1991. Ecology and behavior of wild black-crested gibbons in China with a reconsideration of evidence for polygyny. *Primates*, 32(4):539-548.
- Brockelman, W.Y. and S. Srikosamatara, 1984. Maintenance and evolution of social structure in gibbons. In: *The Lesser Apes* (H. Preuschoft et al., eds). Edinburgh: Edinburgh University Press. pp.298-323.
- Carpenter, C.R., 1964. *Naturalistic Behavior of Nonhuman Primates*. Penn. State University Press. University Park.
- Cheney, D.L. and R.W. Wrangham, 1987. Predation. In: *Primate Societies*, (B. Smuts et al., eds.), pp.227-239. The University of Chicago Press, Chicago.
- Chivers, D.J., 1974. The siamang in Malaya. In: *Contribution to Primatology*. Vol. 4, (D.M. Rumbaugh, ed.), Basel:S.Karger.
- Corbet, G.B. and J.E. Hill: 1991. *A World List of Mammalian Species*. British Museum (Natural History), London.
- Delacour, J., 1933. On the Indochinese gibbon (*Hylobates concolor*). *J. Mammal.* 14:71-73.
- Edwards, A.R. and J.D. Todd, 1991. Homosexual behavior in wild white-handed gibbons (*Hylobates lar*). *Primates*, 32(2):231-236.
- Eisenberg, J.E., N.A. Muckenhirn and R. Rudran, 1972. The relation between ecology and social structure in primates. *Science*, 176:863-874.
- Groves, C.P., 1972. Systematics and phylogeny of gibbons. In: *Gibbon and Siamang*. Vol. I, (D.M. Rumbaugh, ed.), S. Karger, Basel.
- Goss-Custard, J.D., R.I.M. Dunbar and F.P.G. Aldrich-Blake, 1972. Survival, mating and rearing strategies in the

- evolution of primate social structure. *Folia Primatol.*, 17:1-19.
- Haimoff, E.H., D.J. Chivers, S.P. Gittins and T. Whitten, 1982. A phylogeny of gibbons (*Hylobates* spp.) based on morphological and behavioural characters. *Folia Primatol.*, 39:213-237.
- Haimoff, E.H., S.P. Gittins, A.J. Whitten and D.J. Chivers, 1984. A phylogeny and classification of gibbons based on morphology and ethology. In: *The Lesser Apes* (H. Preuschoft *et al.*, eds). Edinburgh: Edinburgh University Press. pp.298-323.
- Haimoff, E.H., X.J. Yang, S.J. He and N. Chen, 1986. Census and survey of wild black-crested gibbons (*Hylobates concolor concolor*) in Yunnan Province, People's Republic of China. *Folia Primatol.*, 46:205-214.
- Kleiman, D.G., 1977. Monogamy in mammals. *Quarterly Rev. Biol.*, 52:39-65.
- Leighton, D., 1987. Gibbons: territoriality and monogamy. In: *Primate Society*, (B. Smuts *et al.*, eds.), pp.135-145. The University of Chicago Press, Chicago.
- Liu, Z.H., Y.Z. Zhang, H.S. Jiang and C. Southwick, 1989. Population structure of *Hylobates concolor* in Bawangling Nature Reserve, Hainan, China. *Am. J. Primatol.*, 19:247-254.
- Marshall, J.T. and E.R. Marshall, 1976. Gibbons and their territorial songs. *Science*, 193:235-237.
- Mitani, J.C., 1984. The behavioral regulation of monogamy in gibbons (*Hylobates muelleri*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 15:225-229.
- Mitani, J.C., 1987. Territoriality and monogamy among agile gibbons (*Hylogates agilis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 20:265-269.
- Napier, J.R. and P.H. Napier, 1967. A handbook of living primates. Academic Press, London / New York.
- Orians, G.H., 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. *Am. Nat.*, 108:589-603.
- Rutberg, A.T., 1983. The evolution of monogamy in primates. *J. Theoret. Biol.*, 104:93-112.
- Srikosamatara, S. and W.Y. Brockelman, 1987. Polygyny in a group of pileated gibbons via a familial route. *Int. J. Primatol.*, 8:389-393.
- Struhsaker, T.T., 1969. Correlates of ecology and social organization among African Cercopithecines. *Folia Primatol.*, 11:80-118.
- Tenaza, R.R., 1975. Territory and monogamy among Kloss' gibbons (*Hylobates klossii*) in Siberut Island, Indonesia. *Folia Primatol.*, 24:60-80.
- Tenaza, R.R. and R. Tilson, 1977. Evolution of long-distance alarm calls in Kloss's gibbons. *Nature*, 268:233-235.
- Tenaza, R.R. and R. Tilson, 1985. Human predation and Kloss's gibbon (*Hylobates klossii*) sleeping trees in Siberut Island, Indonesia. *Am. J. Primatol.*, 8:299-308.
- Tilson, R.L., 1979. Behavior of hoolock gibbon (*Hylobates hoolock*) during different seasons in Assam, India. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 76:1-16.
- Tilson, R.L., 1981. Family formation strategies of Kloss's gibbons. *Folia Primatol.*, 35:259-287.
- Watanabe, K., 1981. Variation in group composition and population density of two sympatric Mentawai leaf-monkeys. *Primates*, 22:145-160.
- Wittenberger, J.F. and R.L. Tilson, 1980. The evolution of monogamy: hypotheses and evidence. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11:197-232.
- Wrangham, R.W., 1987. Evolution of social structure. In: *Primate Societies*, (B. Smuts *et al.*, eds.), pp.282-296. The University of Chicago Press, Chicago.

THE MATING SYSTEM OF BLACK-CRESTED GIBBON (*HYLOBATES CONCOLOR*) AND ITS RELATIONSHIPS WITH ECOLOGY, BEHAVIOR AND PHYLOGENY

Jiang Xuelong Ma Shilai Wang Yingxiang

(*Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223*)

Lori K. Sheeran Frank E. Poirier

(*Department of Anthropology, Ohio State University, USA*)

Key words Black-crested gibbon; Mating system; Territorial behavior; Ecology

Abstract

Black-crested gibbon is the least studied species of Family Hylobatidae in field. Several reports demonstrated that it is significantly different from other gibbons, especially on social structure, group composition, and home range. This article presents the findings of a 10-month field study on *concolor* gibbon in Wuliang Mountain and Ailao Mountain, and the analysis of its mating system. According to our observation, the gibbon is monogamous and polygynous. The reasons are those: 1. weaker female territoriality and group territoriality than other gibbons permit the male to approach more other adult females, 2. larger territory affords more individuals to live in the same group, 3. the male tends to be polygynous, but it depends on whether the females can benefit from the strategy, 4. *concolor* gibbon is the earliest form to speciate in Hylobatidae, and perhaps, polygyny in *concolor* gibbon represents the primitive behavioral character of gibbons, 5. worsened habitat makes the females more competitive for food and resting sites, 6. hunting and predation have direct influence on *concolor* gibbon's social structure and mating system.