

ISSN 1000-0933  
CN 11-2031/Q

# 生态学报

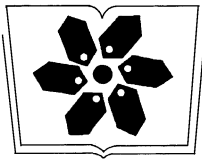
## Acta Ecologica Sinica



第 32 卷 第 9 期 Vol.32 No.9 **2012**

中国生态学学会  
中国科学院生态环境研究中心  
科学出版社

主办  
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

# 生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 32 卷 第 9 期

2012 年 5 月 (半月刊)

## 目 次

|                                               |                            |
|-----------------------------------------------|----------------------------|
| 不同土地覆被格局情景下多种生态系统服务的响应与权衡——以雅砻江二滩水利枢纽为例·····  | 葛 菁, 吴 楠, 高吉喜, 等 (2629)    |
| 放牧对小嵩草甸生物量及不同植物类群生长率和补偿效应的影响·····             | 董全民, 赵新全, 马玉寿, 等 (2640)    |
| 象山港日本对虾增殖放流的效果评价·····                         | 姜亚洲, 凌建忠, 林 楠, 等 (2651)    |
| 城市景观破碎化格局与城市化及社会经济发展水平的关系——以北京城区为例·····       | 仇江啸, 王效科, 逯 非, 等 (2659)    |
| 江河源区高寒草甸退化序列上“秃斑”连通效应的元胞自动机模拟·····            | 李学玲, 林慧龙 (2670)            |
| 铁西区城市改造过程中建筑景观的演变规律·····                      | 张培峰, 胡远满, 熊在平, 等 (2681)    |
| 商洛低山丘陵区农林复合生态系统光能竞争与生产力·····                  | 彭晓邦, 张硕新 (2692)            |
| 基于生物量因子的山西省森林生态系统服务功能评估·····                  | 刘 勇, 李晋昌, 杨永刚 (2699)       |
| 不同沙源供给条件下柽柳灌丛与沙堆形态的互馈关系——以策勒绿洲沙漠过渡带为例·····    | 杨 帆, 王雪芹, 杨东亮, 等 (2707)    |
| 桂西北喀斯特区原生林与次生林凋落叶降解和养分释放·····                 | 曾昭霞, 王克林, 曾馥平, 等 (2720)    |
| 江西九连山亚热带常绿阔叶林优势种空间分布格局·····                   | 范 娟, 赵秀海, 汪金松, 等 (2729)    |
| 秦岭山地锐齿栎次生林幼苗更新特征·····                         | 康 冰, 王得祥, 李 刚, 等 (2738)    |
| 极端干旱环境下的胡杨木质部水力特征·····                        | 木巴热克·阿尤普, 陈亚宁, 等 (2748)    |
| 红池坝草地常见物种叶片性状沿海拔梯度的响应特征·····                  | 宋璐璐, 樊江文, 吴绍洪, 等 (2759)    |
| 改变 C 源输入对油松人工林土壤呼吸的影响·····                    | 汪金松, 赵秀海, 张春雨, 等 (2768)    |
| 啮齿动物捕食压力下生境类型和覆盖处理对辽东栎种子命运的影响·····            | 闫兴富, 周立彪, 刘建利 (2778)       |
| 上海闵行区园林鸟类群落嵌套结构·····                          | 王本耀, 王小明, 王天厚, 等 (2788)    |
| 胜利河连续系统中蜉蝣优势种的生产量动态和营养基础·····                 | 邓 山, 叶才伟, 王利肖, 等 (2796)    |
| 虾池清塘排出物沉积厚度对老鼠簕幼苗的影响·····                     | 李 婷, 叶 勇 (2810)            |
| 澳大利亚亚热带不同森林土壤微生物群落对碳源的利用·····                 | 鲁顺保, 郭晓敏, 芮亦超, 等 (2819)    |
| 镜泊湖岩溶台地不同植被类型土壤微生物群落特征·····                   | 黄元元, 曲来叶, 曲秀春, 等 (2827)    |
| 浮床空心菜对氮循环细菌数量与分布和氮素净化效果的影响·····               | 唐莹莹, 李秀珍, 周元清, 等 (2837)    |
| 促分解菌剂对还田玉米秸秆的分解效果及土壤微生物的影响·····               | 李培培, 张冬冬, 王小娟, 等 (2847)    |
| 秸秆还田与全膜双垄集雨沟播耦合对半干旱黄土高原玉米产量和土壤有机碳库的影响·····    | 吴荣美, 王永鹏, 李凤民, 等 (2855)    |
| 赣江流域底泥中有机氯农药残留特征及空间分布·····                    | 刘小真, 赵 慈, 梁 越, 等 (2863)    |
| 2009 年徽州稻区白背飞虱种群消长及虫源性质·····                  | 刁永刚, 杨海博, 瞿钰锋, 等 (2872)    |
| 木鳖子提取物对朱砂叶螨的触杀活性·····                         | 郭辉力, 师光禄, 贾良曦, 等 (2883)    |
| 冬小麦气孔臭氧通量拟合及通量产量关系的比较·····                    | 佟 磊, 冯宗炜, 苏德·毕力格, 等 (2890) |
| <b>专论与综述</b>                                  |                            |
| 基于全球净初级生产力的能源足迹计算方法·····                      | 方 恺, 董德明, 林 卓, 等 (2900)    |
| 灵长类社会玩耍的行为模式、影响因素及其功能风险·····                  | 王晓卫, 赵海涛, 齐晓光, 等 (2910)    |
| <b>问题讨论</b>                                   |                            |
| 中国伐木制品碳储量时空差异分析·····                          | 伦 飞, 李文华, 王 震, 等 (2918)    |
| <b>研究简报</b>                                   |                            |
| 森林自然更新过程中地上氮贮量与生物量异速生长的关系·····                | 程栋梁, 钟全林, 林茂兹, 等 (2929)    |
| 连作对芝麻根际土壤微生物群落的影响·····                        | 华菊玲, 刘光荣, 黄劲松 (2936)       |
| 刈割对外来入侵植物黄顶菊的生长、气体交换和荧光的影响·····               | 王楠楠, 皇甫超河, 陈冬青, 等 (2943)   |
| 不同蔬菜种植方式对土壤固碳速率的影响·····                       | 刘 杨, 于东升, 史学正, 等 (2953)    |
| 巢湖崩岸湖滨基质-水文-生物一体化修复····· 陈云峰, 张彦辉, 郑西强 (2960) |                            |

期刊基本参数: CN 11-2031/Q \* 1981 \* m \* 16 \* 336 \* zh \* P \* ¥ 70.00 \* 1510 \* 36 \* 2012-05



**封面图说:** 在交配的雨蛙——雨蛙为两栖动物, 世界上种类达 250 种之多, 分布极广。中国的雨蛙仅有 9 种, 除西部一些省份外, 其他各省(区)均有分布。雨蛙体形较小背面皮肤光滑, 往往雄性绿色, 雌性褐色, 其指、趾末端多膨大成吸盘, 便于吸附攀爬。多生活在灌丛、芦苇、高秆作物上, 或塘边、稻田及其附近的杂草上。白天匍匐在叶片上, 黄昏或黎明频繁活动, 捕食能力极强, 主要以昆虫为食。特别是在下雨以后, 常常 1 只雨蛙先叫几声, 然后众蛙齐鸣, 声音响亮, 每年在四、五月份夜间发情交配。

**彩图提供:** 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201103210345

王晓卫,赵海涛,齐晓光,王程亮,杨斌,李保国. 灵长类社会玩耍的行为模式、影响因素及其功能风险. 生态学报, 2012, 32(9): 2910-2917.

Wang X W, Zhao H T, Qi X G, Wang C L, Yang B, Li B G. Behavioral patterns, influencing factors, functions and risks of social play in primates. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(9): 2910-2917.

## 灵长类社会玩耍的行为模式、影响因素及其功能风险

王晓卫<sup>1</sup>, 赵海涛<sup>1,2</sup>, 齐晓光<sup>2</sup>, 王程亮<sup>1</sup>, 杨斌<sup>1</sup>, 李保国<sup>1,2,\*</sup>

(1. 陕西省动物研究所, 西安 710032; 2. 西北大学生命科学学院, 西安 710069)

**摘要:** 社会玩耍是指两个或两个以上个体共同参与的一种互动性玩耍行为, 个体间的行为彼此适应并相互影响。社会玩耍行为在灵长类物种的社会交往过程中普遍发生, 作为未成年个体一种重要的发育行为, 其对个体的生存技能和成年后的繁殖成功具有重要影响。灵长类物种的社会玩耍不仅仅表现为追逐、摔跤、跳跃等一些常见行为, 部分物种还发展出自己特有的行为。一般而言, 社会玩耍在婴儿后期和青少年早期的发生频率最高, 然后随着年龄增长直到成年时期, 这类行为的平均发生频率将逐渐下降。未成年雄性个体要比同年龄段的雌性个体更喜欢玩耍, 但常因物种、研究对象年龄等因素表现不同甚至相反; 很多物种的个体喜欢与有亲缘关系的个体玩耍, 或者与性别相同、年龄相仿、等级相近的个体玩耍。总之, 非人灵长类个体社会玩耍的发育不但受环境参量如食物、场地等的影响, 而且还与个体的年龄、性别、等级、亲缘关系等社群因素紧密相关。未成年个体在玩耍过程中, 获得了身体机能的快速发育、完善了生存技能、建立了个体间的友好关系、增强了认识自身及适应周围环境的能力, 从而为顺利过渡到成年期和履行自己的职能打好基础, 但有时却需要承担玩耍过程中受伤甚至死亡的风险。玩耍作为灵长类社会的一种行为文化, 对其研究有助于对人类自身行为进化的不断认识, 相信这方面的理论将会得到后来者的不断创新和丰富, 也期望这方面的理念及经验能被及时运用到保护繁育等实践活动中。

**关键词:** 灵长类; 社会玩耍; 行为模式; 影响因素; 功能; 风险

## Behavioral patterns, influencing factors, functions and risks of social play in primates

WANG Xiaowei<sup>1</sup>, ZHAO Haitao<sup>1,2</sup>, QI Xiaoguang<sup>2</sup>, WANG Chenliang<sup>1</sup>, YANG Bin<sup>1</sup>, LI Baoguo<sup>1,2,\*</sup>

1 Shaanxi Institute of Zoology, Xi'an 710032, China

2 College of Life Science, Northwest University, Xi'an 710069, China

**Abstract:** This article discusses the behavioral patterns, influencing factors, functions and risks of social play in primates, including information from published references and a study of *Rhinopithecus roxellana* by the authors. Social play involves the interaction between two or more individuals who often adjust to or influence the others' behavior. Play behavior is common among immature primates and can affect present individual survival and future reproductive success. The categories of social play in primates include common behaviors such as chasing, wrestling and jumping. Some species have developed novel behaviors such as play panting in chimpanzees (*Pan troglodyte*), spinning in vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) and bridging in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). Generally, primates play most during late infancy and early juvenility, after which the average frequency of play behavior will gradually decline through adolescence to adulthood. The play behaviors of species which are evolutionarily closest to humans are more complicated and human-like than those of less developed species. Immature males often engage more in social play than females of the same age, but this varies with

**基金项目:** 陕西省科学院基金(2009K-08); 陕西省自然科学基金(2010JM3006); 国家自然科学基金(30970444, 30900168, 30970379); 日本 Cosmo 石油环保卡基金(2005-2011)

**收稿日期:** 2011-03-21; **修订日期:** 2011-07-19

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: baoguo@nwu.edu.cn

species, age and other factors, and in some cases the opposite is true. When selecting play partners, young primates appear to have a preference for partners who are kin, of the same sex, of similar age, and of similar dominance status because of the similarity in play motivation, less risk of being hurt, and the opportunity to form social allies. Individuals who prefer playing with partners of high dominance have increased access to food, water resources and opportunities for copulation. The frequency of play behavior of individuals living in high quality habitat is usually higher than that of individuals with low quality habitat. The same is true for individuals in larger groups and with an abundance of food compared to those in smaller groups and with a scarcity of food, respectively. Play behavior is also affected by play area, ambient temperature, familiarity among play partners and other environmental factors. For example, the play frequency of young golden monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) changes with the season. In conclusion, the development of social play in non-human primates is thought to be related not only to environmental parameters such as availability of food, configuration of the play area, group size and season but also to factors related to the community itself such as age, sex, kinship and relative dominance of play partners. While engaging in play behavior, immature primates can develop improved physical fitness and survival skills, establish social relationships, enhance cognitive ability, develop troop culture and adapt to changes in the surrounding environment. These skills facilitate the transition from infant to juvenile to adult and the ability to perform the social responsibilities expected at each stage. However, social play is also risky because individuals may get injured, disabled, or even die during play. Social play, as a kind of behavioral culture in primates, should be further studied, especially in less developed species. We believe future studies on primate play will be more innovative and of higher scientific rigor. What is currently known about social play in primates should be applied to their protection and utilization.

**Key Words:** primates; social play; behavioral patterns; influencing factors; function; risk

玩耍行为在哺乳动物社会活动中十分普遍,根据发生方式的不同将社会玩耍行为分为物品性、运动型和社会性 3 种形式<sup>[1-3]</sup>,前两者主要是指仅有单个个体参与的行为,即行为发起者和接受者为同一个个体。而社会玩耍是指由两个或两个以上个体共同参与的一种互动性玩耍行为,个体间的行为彼此适应并相互影响<sup>[3]</sup>,该行为在灵长类动物中表现得尤为突出<sup>[3-4]</sup>。

灵长类物种成年个体的社会行为主要为一些繁殖行为和竞争行为如交配、打斗等,其社会玩耍行为常常发生在成年前的过渡时期——婴幼儿和青少年阶段,这也通过目前对灵长类社会玩耍的研究主要集中在非成年阶段得到了很好的证明。那么,灵长类非成年阶段社会玩耍的行为生态学意义有哪些,研究该行为又有何现实价值?文献表明,社会玩耍有助于提高身体素质、加强运动技能及完善生存技能如捕食技巧等<sup>[5-6]</sup>,玩耍能建立、发展和稳固个体间的社会关,具有社会纽带的作用<sup>[7-8]</sup>,玩耍还能增加个体认知能力、激发个体的创造能力<sup>[1,9]</sup>,其直接关系到未成年个体的生存和发展,并对个体成年后的诸行为有一定的预见性,如非成年阶段的玩耍伙伴关系可在成年阶段形成联盟等,可见,研究社会玩耍对了解整个物种行为的发展演化并进而认识该物种的社会结构有着重要意义。此外,在对灵长类物种的保护活动中如圈养繁育也亟需掌握这方面状况,如提供同龄个体是尊重物种发育特征避免其生理和行为缺失的最佳途径等,这同时也涉及到动物的福利问题<sup>[3]</sup>。本文在对秦岭金丝猴社会玩耍研究的基础上,结合前人的研究结果,着重论述了非人灵长类非成年时期社会玩耍的行为模式以及年龄、性别等因素对社会玩耍行为的影响,同时对该行为的功能意义和可能性风险进行了概括,期望对深入研究灵长类社会玩耍行为、回答人工繁育等实践活动中的科学问题有所帮助。

## 1 社会玩耍的行为模式

灵长类是较为高等的哺乳动物,与人类亲缘较近,其玩耍的行为模式不但较其它类动物复杂多样,而且本类动物因物种不同,社会玩耍的行为表现也有一定差异。表 1 列出了目前已经报道、研究较为详细的 7 种灵长类社会玩耍的行为模式等内容。其中,一般玩耍行为是指大多数灵长类物种所共有的、典型的行为类型,特殊玩耍行为是指仅为少数几个物种所特有,或者在其它物种上还没有被报道出来的行为类型。因为一般玩耍

行为容易观察到且持续时间较长,是动物的主要玩耍行为,因而对其主要特征总结如下。追逐:群体中某一个体被一个或多个其它个体跟随其后跑着追赶的一种行为,偶尔伴随有张嘴甚至尖叫等动作<sup>[10]</sup>;摔跤:动物个体间类似格斗的过程,双方身体相互挤压或翻滚,用嘴、手、脚去咬、拽、蹬对方身体,格斗双方常常仅后足着地<sup>[11]</sup>;跳跃:两个或多个个体同时近距离(或围绕某物)来回跳动,有双足跳和单足跳之分。另外,表中对不易理解的专业名词进行了相应说明。

表 1 7 种灵长类物种社会玩耍的行为模式  
Table 1 Behavioral patterns of social play in 7 primate species

| 物种名称<br>Species                        | 一般玩耍行为<br>Common play patterns | 特殊玩耍行为<br>Special play patterns                                                                                        | 参考文献<br>References |
|----------------------------------------|--------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------|
| 黑猩猩<br><i>Pan troglodytes</i>          | 追逐; 摔跤; 跳跃<br>(含单足跳)           | 邀请行为; 跺脚; 盯视; 玩树枝; 做鬼脸; 击掌; 举手; 站立; 打滚; 气喘; 双脚架起平躺; 摆手臂; 夹树叶; 来回转身; 拖动树叶堆; 用嘴或手叼或抓住物体运动<br>交互性行为; 挠痒; 拽尾; 扮演母亲角色; 逗弄手指 | [12-15]            |
| 倭黑猩猩<br><i>P. paniscus</i>             | 追逐; 摔跤; 跳跃                     | 气喘; 撞击; 踢; 晃树枝; 摇头; 用腿夹住婴猴; 身体摆动; 用手或脚使婴猴悬空; 做鬼脸; 相互逗弄; 用脚挠痒; 用婴猴摩擦生殖区域                                                | [15-18]            |
| 日本猕猴<br><i>Macaca fuscata</i>          | 追逐; 摔跤; 跳跃                     | 推; 咬; 抓; 嬉戏; 做鬼脸                                                                                                       | [19-20]            |
| 毛绒<br><i>Callithrix jacchus</i>        | 追逐; 摔跤; 跳跃                     | 摸或咬伙伴生殖部位; 摸伙伴腿; 拳击伙伴头部; 扭动身体; 盯视; 模仿并假装一些行为                                                                           | [21]               |
| 长尾猴<br><i>Cercopithecus aethiops</i>   | 追逐; 摔跤; 跳跃(含单足跳)               | 拽尾; 捆; 接近-后退; 张嘴; 爬跨; 旋转; 翻筋斗                                                                                          | [22-23]            |
| 狮尾狒狒<br><i>Theropithecus gelada</i>    | 追逐; 摔跤; 跳跃                     | 摇摆; 拍击; 踢; 咬; 拉; 推; 做鬼脸; 脚尖旋转; 翻筋斗                                                                                     | [24]               |
| 短尾猴<br><i>Macaca thibetana</i>         | 追逐; 摔跤; 跳跃                     | 架桥: 两个个体举起一只幼猴, 使其腹部朝上, 然后这两个个体舔幼猴腹部或生殖器, 有时伴有叫声                                                                       | [25-26]            |
| 川金丝猴<br><i>Rhinopithecus roxellana</i> | 追逐; 摔跤; 跳和爬                    | 翻滚; 爬跨; 接近; 咬; 短暂的怀抱婴猴; 频繁的拥抱                                                                                          | [10, 27]           |

从表 1 可看出,有些行为虽为灵长类物种所共有,但因研究目的等主客观因素的不同,使得关于社会玩耍行为的界定也不尽相同。例如爬跨,很多学者未将其列入玩耍行为,而 Govindarajulu 等在研究长尾猴和 Li 等在研究川金丝猴时却认为该行为是未成年猴子的一种游戏行为<sup>[22, 27]</sup>;此外,怀抱婴猴常被看作是一种拟母亲行为,而王晓卫等研究川金丝猴和 Markus 与 Croft 在研究黑猩猩时均将短暂的怀抱婴猴这一动作归为未成年猴子的一种玩耍行为<sup>[10, 12]</sup>。这是因为对年轻猴子而言,研究者认为爬跨和怀抱婴猴并没有以交配和抚育婴猴为直接目的,仅仅是一种好奇心理。同样,有的属于独自性玩耍的行为因为引起玩伴强烈的反应等因素研究者将其归入到了社会性玩耍行为但有的学者仍将其作为一种个体行为如盯视<sup>[13, 28]</sup>。从上表还可看出,与人类关系越近、进化水平越高的物种其玩耍行为类型越复杂多样,如黑猩猩,包括了邀请行为和相互玩耍两个过程。

2 社会玩耍的影响因素

灵长类物种的社会玩耍行为不但因个体的年龄、性别等表现不同,还与个体选择什么类型的玩伴紧密相关,此外,食物、场地等环境因素也影响着该行为的发生。

2.1 年龄

Markus 与 Croft 在研究黑猩猩时发现婴猴和青少年猴子的玩耍要比成年猴子积极活跃;在青少年猴组别中,年轻的猴子要比年长猴子的玩耍频率高<sup>[12]</sup>。Mori 对日本猕猴的研究表明 1 到 2 岁的未成年猴子要比其它年龄组的猴子更喜欢玩耍<sup>[29]</sup>。Govindarajulu 等在研究 30 周龄内的长尾猴时发现,玩耍行为的频次在 10 周龄后快速增长,体现在玩耍回合增多,这种活跃的社会性行为充分表现在青少年期但并不包括成年期<sup>[22]</sup>。对秦岭川金丝猴的研究也表明,1 岁到 3 岁猴子的社会玩耍行为要比亚成年个体更易观察到,而成年猴子的玩耍行为却很少看到<sup>[10, 27, 30]</sup>。一般而言,灵长类的社会玩耍在婴儿后期和青少年早期的发生频率最高,然后随

着年龄增长直到成年时期,这类行为的平均发生频率将逐渐下降,有的物种到成年时期几乎观察不到该行为。在青少年猴子中,一般年龄小的比年龄大的个体更喜欢玩耍一些。但也有一些特殊情况,如 Markus 与 Croft 在研究中发现,一只年轻的雌性黑猩猩虽然比另外一只年长的个体更喜欢追逐和摔跤行为,但就扮演母亲这种游戏行为而言无论是持续时间还是发生频次前者都要显著低于后者<sup>[12]</sup>;Levy 在普通猕猴(*Macaca mulatta*)青少年组的研究中也指出年龄小的一组猴子不如年龄大的一组猴子更喜欢玩耍<sup>[7]</sup>。

## 2.2 性别

对诸多物种的研究表明,青少年阶段的雄性猴子要比雌性猴子更加喜欢交往性的玩耍行为,如熊猴(*M. assamensis*)<sup>[31]</sup>、黑叶猴(*Trachypithecus francoisi*)<sup>[32]</sup>、日本猕猴<sup>[19]</sup>、蓬尾丛猴(*Galago senegalensis*)<sup>[33]</sup>、卷尾猴(*Cebus apella*)<sup>[34]</sup>等。但有的物种在青少年阶段却并不表现出这种性别上的差异,如倭黑猩猩的玩耍频次在雌雄二性个体表现相当<sup>[15]</sup>,甚至有的物种还表现出与此相反的差异,如赤褐疣猴(*Colobus badius*)<sup>[35]</sup>、白颊长臂猿(*Hylobates leucogenys*)<sup>[32]</sup>。

青少年个体玩耍的性别差异因物种不同而不同,即使同一物种,这种性别差异也会因研究环境等的不同而有所差异,如 Visalberghi 与 Guid 对一群饲养条件差的青少年卷尾猴研究表明玩耍行为在性别间不存在差异<sup>[36]</sup>,但 Paukner 与 Suomi 对另一群饲养条件好的猴群研究表明雄性的玩耍行为要比雌性显著高<sup>[34]</sup>。一些物种不仅在青少年时期存在雄性比雌性喜欢玩耍的性别差异,而且到成年时期这种性别差异依然存在,如黑猩猩和猩猩(*Pongo pygmeus*)<sup>[37]</sup>。但也有些物种该行为的性别差异到成年后变得不明显,如侏长尾猴(*Miopithecus talapoin*)<sup>[38]</sup>、长尾猴<sup>[39]</sup>等。

社会玩耍的性别差异不但从青少年期到成年期表现不同,而且从婴儿期到青少年期也有所不同。日本猕猴的雌性婴猴比雄性更爱玩耍<sup>[29]</sup>,当个体发育到 1 岁时差异消失<sup>[20]</sup>,但随着个体生长到 2 岁时雄性却比雌性表现的更喜欢玩耍<sup>[19]</sup>。当然,物种间也会有差异,如 Hendy 对婴儿时期草原狒狒(*Papio cynocephalus*)的研究表明其玩耍行为不存在任何性别差异<sup>[40]</sup>。

## 2.3 玩伴偏好

当个体的玩耍伙伴较多时,某些特定个体间玩耍的时间要比同其它个体玩耍时多、频次也较高,表现出明显的玩伴喜好。个体对玩伴的选择常受亲缘关系、年龄、性别、等级等因素的影响。

### 2.3.1 亲缘关系

研究表明,亲属常比没有亲缘关系的个体更倾向于在一起玩耍。对圈养黑猩猩的研究发现,即使处在一个大群有好多可选择的玩伴时,婴猴和青少年猴还是喜欢和它们的母亲及兄弟姐妹玩耍<sup>[12]</sup>,这与野生状态下的黑猩猩类似<sup>[41]</sup>。对青少年日本猕猴研究表明雌雄个体均喜欢与有亲缘关系的个体玩耍<sup>[42]</sup>;对长尾猴的研究也表明成年雌性喜欢和它们的子女玩耍<sup>[11]</sup>;另外,有关毛绒一个野生群的研究证实其持续时间最长的玩耍发生在一对未成年的孪生猴子上<sup>[21]</sup>。

### 2.3.2 玩伴的年龄

年龄因素在个体的社会玩耍对象选择上也起到至关重要的作用。例如,30 周龄的长尾猴喜欢与 1 岁内的个体玩耍<sup>[22]</sup>、青少年雄性长尾猴喜欢与青少年个体玩耍<sup>[11]</sup>等,同样这种非成年个体喜欢与同龄个体玩耍的行为也反映在其它一些物种中,如青少年的毛绒<sup>[43]</sup>、出生第 2 年的雄性日本猕猴<sup>[19,42]</sup>等。因研究对象不同也有一些其它情况,如成年雌性日本猕猴就喜欢与刚出生的婴猴玩耍<sup>[20]</sup>;成年雄性长尾猴喜欢与年龄大的青年雄性玩耍,而青少年雌性则喜欢与婴猴玩耍<sup>[7]</sup>,这些都同秦岭地区的川金丝猴非常相似<sup>[10,30]</sup>。

### 2.3.3 玩伴的性别

对川金丝猴的研究表明,较大的青少年雄性猴子喜欢与同性别的猴子玩耍,而雌性猴子喜欢与双性别刚出生的婴猴玩耍<sup>[30]</sup>,这与对草原狒狒<sup>[40]</sup>、长尾猴<sup>[11]</sup>等物种的研究结果相一致,揭示了灵长类物种青少年个体选择玩伴时的普遍性规律。对于婴幼儿个体而言,它们常常以雌性个体作为它们喜爱的玩耍伙伴;对于成年个体,一般是雄性喜欢选择雄性而雌性喜欢选择其母系群中的年幼猴子玩耍<sup>[44]</sup>。

### 2.3.4 等级地位

个体喜欢同什么等级的伙伴玩耍不但在物种间表现不同,而且同一物种在不同年龄段的表现也有所不同。对日本猕猴的研究表明,在一个大群中,等级相近的个体间发生玩耍行为的频次比不同等级个体间的要高,而且高等级个体比低等级个体间的玩耍频次要高,同时高等级个体间的玩伴关系可从1岁维持到4岁,但中低等级个体间的玩伴关系却不能持续这么久<sup>[19]</sup>。对阿拉伯狒狒(*Papio hamadrayas*)和普通猕猴的研究也表明高等级未成年个体喜欢同高等级的玩耍,但阿拉伯狒狒同时表现为低等级的个体也喜欢同高等级个体玩耍<sup>[45-46]</sup>。另外,也有一些研究表明玩耍和伙伴的等级没有关系,如对1岁内长尾猴的研究表明个体的玩耍时间与其选择何种等级的玩伴没有任何关联性<sup>[22]</sup>,但对该物种2—4岁年龄段的研究则表明玩耍倾向于选择高等级的个体<sup>[11]</sup>。

### 2.4 环境及其它因素

环境作为一种外在因素对个体的社会玩耍也起到一定调节作用。在水与食物资源相对丰富的栖息地生活的雄性长尾叶猴(*Presbytis entellus*)与生活在贫瘠栖息地的相比,前者的玩耍频次是后者6倍,伴随着雨季来临食物增加,贫瘠生境中的猴子玩耍频次会大幅增加<sup>[47]</sup>。Barrett等的研究表明,狮尾狒狒(*Theropithecus elada*)玩耍的频次与降雨和生境质量呈正相关关系<sup>[48]</sup>。玩耍行为在不同季节间也存在差异,如春秋季节川金丝猴的玩耍行为要较夏冬季节高,归根结底可能是因为食物、温度等因素共同作用的结果<sup>[49]</sup>。Visalberghi与Guidi<sup>[1]</sup>和Paukner与Suomi分别对卷尾猴性别差异的研究得出了两种相反结果,分析认为可能是两个研究群的食物丰富度、群大小、圈养地不同所造成<sup>[34,50]</sup>。Baldwin与Baldwin研究松鼠猴也发现,大群体中幼体的玩耍频率要比小群体中的高<sup>[4]</sup>。对毛绒一个野生群和圈养群的对比研究发现,后者比前者社会玩耍的发生频率要高很多<sup>[51]</sup>。另外,有关黑猩猩的研究发现,个体间的熟悉程度越高,它们间的玩耍行为就越频繁,充分表明熟悉程度是个体间选择玩伴最具决定性的因素<sup>[12]</sup>。

## 3 社会玩耍的功能和风险分析

### 3.1 功能分析

玩耍行为具有生态学上的适应性功能,关于灵长类物种社会玩耍的功能已被广泛研究,但针对于有关社会玩耍行为功能的实验研究相对较难,目前广泛认可的有以下3种假说。

#### 3.1.1 运动-训练假说

玩耍作为一种肢体活动,可促使个体获得身体上的运动收益:个体能够通过玩耍达到提高肌体素质,促进身体生理机能发育、学习并提升成年期用于打斗和反捕食的技巧等<sup>[2]</sup>。对长尾猴幼仔的研究发现,个体通过玩耍锻炼了身体柔韧性、协调性,实践了运动和格斗的技巧等<sup>[22]</sup>,Symons对普通猕猴、Volland对毛绒、Tomasello等对黑猩猩等的研究也显示,未成年时玩耍多的个体,成年后身体力量较大并具有更高的适合度或竞争力<sup>[6,21,52]</sup>。该假说在肯定玩耍以上功能的同时,预言个体对玩伴的选择并非在个体间平均分配而会倾向于具有相同身体大小和相同玩耍意图的个体,因为这类伙伴会使双方受益最大化,增加了玩耍机会、减少了玩耍时的受伤风险等<sup>[2,49]</sup>。

#### 3.1.2 社会联系假说

Kumer和Lee认为灵长类未成年个体在长时间的社会玩耍过程中会发展一种稳定的友好关系,这种关系将会持续一段时间甚至维持到成年期,且这种关系还体现在相互理毛、共同攻击竞争者等其它行为上<sup>[53-54]</sup>,如日本猕猴<sup>[55]</sup>。对川金丝猴一个群某单元内的两只青少年雄猴4a的跟踪观察表明,二者除频繁的玩耍及相互理毛外,还同时离开了出生群。但并不是所有物种玩耍的友好关系都能拓展到其它交往性行为,如对松鼠猴(*Simiri sciure*)的研究就表明具有紧密玩耍关系的伙伴间并不具有稳定的理毛伙伴关系<sup>[4]</sup>。该假说提出既然玩耍会形成个体间的紧密甚至联盟关系,那么个体的玩耍频次不应该在玩伴间平均分配,而会倾向于那些具有高等级的伙伴,因为这会使得它们现在乃至未来更易获得食物、水和交配权等资源<sup>[53-54]</sup>。

#### 3.1.3 认知假说

Baldwin与Baldwin对松鼠猴的研究发现个体通过玩耍学习群内文化、确立在群内的等级地位和增强自

己对性角色的认知及对性行为的模仿等<sup>[4]</sup>。Fedigan 认为在玩耍过程中,个体通过了解玩伴对自己发出的行为的应答,认知玩伴对玩耍类型的喜好,学习改变自身的行为策略以获得更高的适合度<sup>[11]</sup>,还有的学者认为幼猴在玩耍过程中其创造能力增强<sup>[10]</sup>。该假说认为玩耍既然能提供机会,那么个体应尽量与更多的个体玩耍以扩大获得信息的范围,因而个体的玩耍频次在各类伙伴间应该平均分配。玩耍可增强认知能力同实验条件下一些研究结果一致,Lewis 对黑猩猩、地中黑海猕猴(*Macaca sylvana*)等 7 种灵长类的研究表明,大脑皮层的发育和玩耍行为呈一定正相关关系<sup>[1]</sup>,而 Pawlowsk 和 Barton 曾报道过大脑皮层的发育可促使物种认知能力增强<sup>[56-57]</sup>。

### 3.2 风险分析

灵长类成年前的行为对个体的存活有直接影响,作为未成年阶段频繁发生的一种行为,玩耍常会造成猴子受伤、残废甚至死亡<sup>[44]</sup>。在川金丝猴的研究中曾观察到两个青少年猴子在玩耍时,因追逐玩耍过度而发生打斗,导致一个约 2 岁的雄性猴子从约 30m 高的树上掉到地面上,所幸约半分钟过后该猴子起来并又回到了树上。Goodall 也常观察到黑猩猩的幼仔和青少年个体在玩耍过程中频频摔倒、时有受伤的现象<sup>[58]</sup>。Fossey 曾报道过一个猩猩幼仔在玩耍时被一个树杈套住脖颈几乎窒息,幸亏其母亲及时赶到将其拽起<sup>[59]</sup>。Clarke 与 Glander 在研究斗篷吼猴(*Alouatta palliata*)雌性繁殖行为时,观察到一个雄性婴儿同两个青少年猴子玩耍,不慎掉入河中而被淹死<sup>[60]</sup>。Strum 提到年轻的草原狒狒玩耍时的受伤风险也很高,但这些猴子依然玩耍主要是因为它们能够在玩耍过程中获得诸如锻炼反捕食技巧等更大的收益<sup>[61]</sup>。个体在玩耍过程中因为减少了警惕性,使得他们的风险更高,容易被捕食。肯尼亚安博塞利国家公园的长尾猴未成年个体在一起玩耍时远离成年群形成一个小群,这样常常会被草原狒狒所捕食,在每年死亡的猴子中,因被捕食而死亡的占到约 15%,其中幼猴和青少年猴子占到约 63%,充分证明玩耍时的长尾猴更易遭到攻击<sup>[62-63]</sup>。

### 4 总结和展望

社会玩耍行为在灵长类中广泛存在并特别表现在未成年阶段,各物种的玩耍行为不但有追逐、摔跤等普遍性行为,有的物种还发展出一些特殊的行为。社会玩耍行为不但受季节、饲养条件等环境因素的影响,还受到年龄、性别、等级、血缘关系等社群因素的影响,各因素因物种不同影响程度也会有所不同,常常是几个因素共同作用,一个因素的变化都可能会造成玩耍行为的变化。该类行为虽然给灵长类带来受伤甚至死亡风险的同时,但在更大程度上提高了个体的身体素质,完善了个体的生存技能,促进了身体机能的发育,并通过个体间的玩耍建立了友好的社会关系,获得了认识群内文化及自然环境的有关信息,最终增大了个体的繁殖机会,有利于整个种群的稳定和发展。玩耍作为灵长类社会的一种行为文化,了解相关知识有助于人们对人类自身进化的不断认识,相信这方面的理论研究将会得到后来者的不断创新和丰富,也期望这方面的理念及经验能被及时运用到保护繁育等实践活动中。

### References:

- [1] Lewis K P. A comparative study of primate play behavior: implications for the study of cognition. *Folia Primatologica*, 2000, 71(6): 417-421.
- [2] Fagen R. *Animal Play Behavior*. London: Oxford University Press, 1981.
- [3] Jiang Z G. *Animal Behavioral Theory and Species Protection*. Beijing: Science Press, 2004: 175-189.
- [4] Baldwin J D, Baldwin J I. The role of play in social organization: comparative observations on squirrel monkey (*Saimiri*). *Primates*, 1973, 14(4): 369-381.
- [5] Byers J A, Walker C. Refining the motor training hypothesis for the evolution of play. *The American Naturalist*, 1995, 146(1): 25-40.
- [6] Symons D. *Play and Aggression: A Study of Rhesus Monkeys*. New York: Columbia University Press, 1978.
- [7] Levy J. *Play Behavior and Its Decline During Development in Rhesus monkeys (Macaca mulatta)* [D]. Chicago: University of Chicago, 1979.
- [8] Poirier F E, Smith E O. Socializing functions of primate play. *American Zoologist*, 1974, 14(1): 275-287.
- [9] Lolzos C. Play behaviour in higher primates: a review//Morris D, ed. *Primate Ethology*. Chicago: Aldine, 1967: 226-282.
- [10] Wang X W, Qi X G, Guo S T, Li Y H, Yang B, Ren Y, Li B G. Social playing of golden monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) from 1 to 2 years old in the Mt. Qinling of China. *Acta Theriologica Sinica*, 2011, 21(2): 141-147.

- [11] Fedigan L. Social and solitary play in a colony of vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Primates*, 1972, 13(4): 347-364.
- [12] Markus N, Croft D B. Play behavior and its effects on social development of common chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Primates*, 1995, 36(2): 213-225.
- [13] Hayaki H. Social play of juvenile and adolescent chimpanzees in the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *Primates*, 1985, 26(4): 343-360.
- [14] Nishida T, Wallauer W. Leaf-pile pulling: an unusual play pattern in wild chimpanzees. *American Journal of Primatology*, 2003, 60(4): 167-173.
- [15] Palagi E. Social play in bonobos (*Pan paniscus*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*): implications for natural social systems and inter-individual relationships. *American Journal of Physical Anthropology*, 2006, 129(3): 418-426.
- [16] Enomoto T. Social play and sexual behavior of the bonobo (*Pan paniscus*) with special reference to flexibility. *Primates*, 1990, 31(4): 469-480.
- [17] Palagi E, Paoli T. Play in adult bonobos (*Pan paniscus*): modality and potential meaning. *American Journal of Physical Anthropology*. 2007, 134(2): 219-225.
- [18] Palagi E, Paoli T, Tarli S B. Short-term benefits of play behaviour and conflict prevention in *Pan paniscus*. *International Journal of Primatology*, 2006, 27(5): 1257-1270.
- [19] Imakawa S. Playmate relationships of immature free-ranging Japanese monkeys at Katsuyama. *Primates*, 1990, 31(4): 509-521.
- [20] Koyama N. Playmate relationships among individuals of the Japanese monkey troop in Arashiyama. *Primates*, 1985, 26(4): 390-406.
- [21] Volland E. Social play behavior of common marmoset (*Callithrix jacchus* Erxl, 1777) in captivity. *Primates*, 1977, 18(4): 883-901.
- [22] Govindarajulu P, Hunte W, Vermeer L A, Horrocks J A. The ontogeny of social play in a feral troop of vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops sabaeus*): the function of early play. *International Journal of Primatology*, 1993, 14(5): 701-719.
- [23] Fairbanks L A. Juvenile vervet monkeys: establishing relationship and practicing skills for the future//Fairbanks L A, Pereira M E, eds. *Juvenile Primates: Life history, Development, and Behavior*. Chicago London: The University of Chicago Press, 2002, 221-227.
- [24] Mancini G, Palagi E. Play and social dynamics in a captive herd of gelada baboons (*Theropithecus gelada*). *Behavioural Processes*, 2009, 82(3): 286-292.
- [25] Chen R, Li J H, Zhu Y, Xia D P, Wang X. Amicable behavior, dominance rank, and the function of social stability in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) Mt. Huangshan, China. *Acta Theriologica Sinica*, 2009, 29(3): 246-251.
- [26] Li J H. *The Tibetan Macaques Society: A Field Study*. Hefei: Anhui University Press, 1999: 58-134.
- [27] Li Y H, Guo S T, Ji W H, He G, Wang X W, Li B G. Social play behavior in infant Sichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) in Qinling Mountains, China. *American Journal of Primatology*, 2011, 73: 1-7.
- [28] Brown S G. Play behavior in lowland gorillas: age differences, sex differences, and possible functions. *Primates*, 1988, 29(2): 219-228.
- [29] Mori U. The inter-individual relationships observed in social play of the young Japanese monkeys of the natural troop in Koshima islet. *Journal of Anthropology Society Nippon*, 1974, 82: 303-318.
- [30] Wang X W, Yang B, Li Y H, Ren Y, Li B G. Study on behavioral development of immature snub-nosed monkeys in the Qinling Mountains of China. *Bulletin of Biology*, 2011, 46(2): 13-15.
- [31] Jiang X, Zhou Q H, Huang X M, Zhang C C, Huang C M. Sexual difference of infants in playing among captive assamese macaques. *Journal of Guangxi Normal University: Natural Science Edition*, 2010, 28(3): 75-79.
- [32] Jiang X. *Infant Playing Behavior of Three Primates Species in Captive [D]*. Guilin: Guangxi Normal University, 2010.
- [33] Nash L T. Sex differences in the behavior and the social interactions of immature *Galago senegalensis braccatus*. *Folia Primatologica*, 2003, 74(5/6): 285-300.
- [34] Paukner A, Suomi S J. Sex differences in play behavior in juvenile tufted capuchin monkey (*Cebus apella*). *Primates*, 2008, 49(4): 288-291.
- [35] Starin E D. Object manipulation by wild red colobus monkeys living in the Abuko Nature Reserve, The Gambia. *Primates*, 1990, 31(3): 385-391.
- [36] Visalberghi E, Guidi C. Play behaviour in young tufted capuchin monkeys. *Folia Primatologica*, 1998, 69(6): 419-422.
- [37] Nadler R D, Braggio J T. Sex and species differences in captive-reared juvenile chimpanzees and orang-utans. *Journal of Human Evolution*, 1974, 3(6): 541-550.
- [38] Wolfheim J H. Sex differences in behavior in a group of captive juvenile talapion monkeys (*Miopithecus talapoin*). *Behaviour*, 1977, 63(1/2): 110-127.
- [39] Raleigh M J, Flannery J W, Ervin F R. Sex differences in behavior among juvenile vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops sabaeus*). *Behavioral and Neural Biology*, 1979, 26(4): 455-465.
- [40] Hendy H H. Social interaction of free-ranging baboon infants//Else J G, Lee P C, eds. *Primate Ontogeny, Cognition and Social Behavior*. New

- York: Cambridge University Press, 1986: 267-280.
- [41] Pusey A E. Behavioural changes at adolescence in chimpanzees. *Behaviour*, 1990, 115(3/4): 203-246.
- [42] Glick B B, Eaton G G, Johnson D F, Worlein J M. Development of partner in Japanese macaques (*Macaca fuscata*): effects of gender and kinship during the second year of life. *International Journal of Primatology*, 1986, 7(5): 467-479.
- [43] Box H O. Quantitative studies of behaviour within captive groups of marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*). *Primates*, 1975, 16(2): 155-174.
- [44] Pereira M E, Altmann J. Development of social behavior in free-living nonhuman primates//Watts E S, ed. *Nonhuman Primates Model for Human Growth and Development*. New York: Alan R Liss, 1985: 217-309.
- [45] Cheney D L. The play partners of immature baboons. *Animal Behaviour*, 1978, 26(4): 1038-1050.
- [46] Tartabini A, Dieneske H. Social play and rank order in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Behavioural Processes*, 1979, 4(4): 375-383.
- [47] Sommer V, Mendoza-Granados D. Play as indicator of habitat quality: a field study of langur monkeys (*Presbytis entellus*). *Ethology*, 1995, 99(3): 177-192.
- [48] Barrett L, Dunbar R I M, Dunbar P. Environmental influences on play behavior in immature gelada baboon. *Animal Behaviour*, 1992, 44(1): 111-115.
- [49] Lu J Q, Li B G. Diurnal activity budgets of the Sichuan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*) in the Qinling Mountains of China. *Acta Theriologica Sinica*, 2006, 26(1): 26-32.
- [50] Visalberghi E, Guidi C. Play behaviour in young tufted capuchin monkeys. *Folia Primatologica*, 1998, 69(6): 419-422.
- [51] Stevenson M F, Poole T B. Playful interzation in family groups of the common marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*). *Animal Behaviour*, 1982, 30(3): 886-900.
- [52] Tomasello M, Gust D A, Evans A. Peer interaction in infant chimpanzees. *Folia Primatologica*, 1990, 55(1): 33-40.
- [53] Kummer H. On the value of social relationships to nonhuman primates: a heuristic scheme. *Social Science Information*, 1978, 17(4/5): 687-705.
- [54] Lee P C. Play as a means for developing relationships//Hinde R A, ed. *Primate Social Relationships*. Sunderland: Sinauer Associates, 1983: 82-89.
- [55] Nakamichi M. Sex differences in social development during the first 4 years in free-ranging group of Japanese monkeys, *Macaca fuscata*. *Animal Behaviour*, 1989, 38(5): 737-748.
- [56] Pawlowski B, Lowen C B, Dunbar R I M. Neocortex size, social skills and mating success in primates. *Behaviour*, 1998, 135(3): 357-368.
- [57] Barton R A. Neocortex size and behavioural ecology in primates. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 1996, 263(1367): 173-177.
- [58] Goodall J. *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*. Cambridge: Harvard University Press, 1986: 98-100.
- [59] Fossey D. *Gorillas in the Mist*. Boston: Houghton Mifflin, 1983: 139-186.
- [60] Clarke M R, Glander K E. Female reproductive success in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica//Small M F, ed. *Female Primates: Studies by Women Primatologists*. New York: Alan R Liss, 1984: 111-126.
- [61] Strum S C. Why male use infant//Taub D M, ed. *Primate Paternalism*. New York: Van Nostrand Reinhold, 1984: 146-185.
- [62] Hausfater G. Predatory behavior of yellow baboons. *Behaviour*, 1976, 56(1/2): 44-67.
- [63] Cheney D L, Wrangham R W. Predation//Smuts B B, Cheney D L, Seyfarth R M, Wrangham R M, Struhsaker T T, eds. *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press, 1987: 22-22.

#### 参考文献:

- [3] 蒋志刚. 动物行为原理与物种保护方法. 北京: 科学出版社, 2004: 175-189.
- [10] 王晓卫, 齐晓光, 郭松涛, 李银华, 杨斌, 任轶, 李保国. 秦岭川金丝猴 1 至 2 岁个体的社会玩耍行为. *兽类学报*, 2011, 21(2): 141-147.
- [25] 陈燃, 李进华, 朱勇, 夏东坡, 王希. 黄山短尾猴不同顺位等级雄性个体友好行为的比较研究. *兽类学报*, 2009, 29(3): 246-251.
- [26] 李进华. 野生短尾猴的社会. 合肥: 安徽大学出版社, 1999: 58-134.
- [30] 王晓卫, 杨斌, 李银华, 何刚, 任轶, 李保国. 秦岭川金丝猴未成年个体行为发育的研究. *生物学通报*, 2011, 46(2): 13-15.
- [31] 江峡, 周岐海, 黄雪蔓, 张才昌, 黄乘明. 笼养熊猴幼体玩耍行为的性别差异. *广西师范大学学报: 自然科学版*, 2010, 28(3): 75-79.
- [32] 江峡. 三种笼养灵长类动物幼体的玩耍行为 [D]. 桂林: 广西师范大学, 2010.
- [49] 吕九全, 李保国. 秦岭川金丝猴的昼间活动时间分配. *兽类学报*, 2006, 26(1): 26-32.

# ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 32, No. 9 May, 2012 (Semimonthly)

## CONTENTS

|                                                                                                                                                                                                       |                                                          |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|
| Responses and weigh of multi-ecosystem services and its economic value under different land cover scenarios: a case study from Ertan water control pivot in Yalong River .....                        | GE Jing, WU Nan, GAO Jixi, et al (2629)                  |
| Influence of grazing on biomass, growth ratio and compensatory effect of different plant groups in <i>Kobresia parva</i> meadow .....                                                                 | DONG Quanmin, ZHAO Xinquan, MA Yushou, et al (2640)      |
| Stocking effectiveness of hatchery-released kuruma prawn <i>Penaeus japonicus</i> in the Xiangshan Bay, China .....                                                                                   | JIANG Yazhou, LING Jianzhong, LIN Nan, et al (2651)      |
| The spatial pattern of landscape fragmentation and its relations with urbanization and socio-economic developments: a case study of Beijing .....                                                     | QIU Jiangxiao, WANG Xiaoke, LU Fei, et al (2659)         |
| Cellular automata simulation of barren patch connectivity effect in degradation sequence on alpine meadow in the source region of the Yangtze and Yellow rivers, Qinghai-Tibetan Plateau, China ..... | LI Xueling, LIN Huilong (2670)                           |
| Evolution law of architectural landscape during the urban renewal process in Tiexi District .....                                                                                                     | ZHANG Peifeng, HU Yuanman, XIONG Zaiping, et al (2681)   |
| Competition for light and crop productivity in an agro-forestry system in the Hilly Region, Shangluo, China .....                                                                                     | PENG Xiaobang, ZHANG Shuoxin (2692)                      |
| Evaluation of forest ecosystem services based on biomass in Shanxi Province .....                                                                                                                     | LIU Yong, LI Jinchang, YANG Yonggang (2699)              |
| Research on the morphological interactions between <i>Tamarix ramosissima</i> thickets and Nebkhas under different sand supply conditions; a case study in Cele oasis-desert ecotone .....            | YANG Fan, WANG Xueqin, YANG Dongliang, et al (2707)      |
| Litter decomposition and nutrient release in typical secondary and primary forests in karst region, Northwest of Guangxi .....                                                                        | ZENG Zhaoxia, WANG Kelin, ZENG Fuping, et al (2720)      |
| Spatial patterns of dominant species in a subtropical evergreen broad-leaved forest in Jiulian Mountain Jiangxi Province, China .....                                                                 | FAN Juan, ZHAO Xiuhai, WANG Jinsong, et al (2729)        |
| Characteristics of seedlings regeneration in <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i> secondary forests in Qinling Mountains .....                                                              | KANG Bing, WANG Dexiang, LI Gang, et al (2738)           |
| Xylem hydraulic traits of <i>Populus euphratica</i> Oliv. in extremely drought environment .....                                                                                                      | AYOUPU Mubareke, CHEN Yaning, HAO Xingming, et al (2748) |
| Response characteristics of leaf traits of common species along an altitudinal gradient in Hongchiba Grassland, Chongqing .....                                                                       | SONG Lulu, FAN Jiangwen, WU Shaohong, et al (2759)       |
| Changes of carbon input influence soil respiration in a <i>Pinus tabulaeformis</i> plantation .....                                                                                                   | WANG Jinsong, ZHAO Xiuhai, ZHANG Chunyu, et al (2768)    |
| Effects of different habitats and coverage treatments on the fates of <i>Quercus wutaishanica</i> seeds under the predation pressure of rodents .....                                                 | YAN Xingfu, ZHOU Libiao, LIU Jianli (2778)               |
| Nested analysis of urban woodlot bird communities in Minhang District of Shanghai .....                                                                                                               | WANG Benyao, WANG Xiaoming, WANG Tianhou, et al (2788)   |
| Production dynamics and trophic basis of three dominant mayflies in the continuum of Shenglihe Stream in the Bahe River Basin .....                                                                   | DENG Shan, YE Caiwei, WANG Lixiao, et al (2796)          |
| Effects of sedimentation thickness of shrimp pond cleaning discharges on <i>Acanthus ilicifolius</i> seedlings .....                                                                                  | LI Ting, YE Yong (2810)                                  |
| Utilization of carbon sources by the soil microbial communities of different forest types in subtropical Australia .....                                                                              | LU Shunbao, GUO Xiaomin, RUI Yichao, et al (2819)        |
| Soil microbial community characteristics under different vegetation types at the Holocene-basalt Platform, Jingpo Lake area, Northeast China .....                                                    | HUANG Yuanyuan, QU Laiye, QU Xiuchun, et al (2827)       |
| Effect of <i>Ipomoea aquatica</i> Floating-bed on the quantity and distribution of nitrogen cycling bacteria and nitrogen removal .....                                                               | TANG Yingying, LI Xiuzhen, ZHOU Yuanqing, et al (2837)   |
| Effects of microbial inoculants on soil microbial diversity and degrading process of corn straw returned to field .....                                                                               | LI Peipei, ZHANG Dongdong, WANG Xiaojuan, et al (2847)   |

|                                                                                                                                                                                 |                                                          |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|
| Effects of coupling film-mulched furrow-ridge cropping with maize straw soil-incorporation on maize yields and soil organic carbon pool at a semiarid loess site of China ..... | WU Rongmei, WANG Yongpeng, LI Fengmin, et al (2855)      |
| Residues and spatial distribution of OCPs in the sediments of Gan River Basin ...                                                                                               | LIU Xiaozhen, ZHAO Ci, LIANG Yu, et al (2863)            |
| Analysis on population fluctuation and properties of the white-backed planthopper in Huizhou in 2009 .....                                                                      | ..... DIAO Yonggang, YANG Haibo, QU Yufeng, et al (2872) |
| Evaluation acaricidal activities of <i>Momordica cochinchinensis</i> extracts against <i>Tetranychus cinnabarinus</i> .....                                                     | ..... GUO Huili, SHI Guanglu, JIA Liangxi, et al (2883)  |
| Stomatal ozone uptake modeling and comparative analysis of flux-response relationships of winter wheat .....                                                                    | ..... TONG Lei, FENG Zongwei, Sudebilige, et al (2890)   |

## Review and Monograph

|                                                                                                  |                                                             |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------|
| Calculation method of energy ecological footprint based on global net primary productivity ..... | ..... FANG Kai, DONG Deming, LIN Zhuo, et al (2900)         |
| Behavioral patterns, influencing factors, functions and risks of social play in primates .....   | ..... WANG Xiaowei, ZHAO Haitao, QI Xiaoguang, et al (2910) |

## Discussion

|                                                                                               |                                                   |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------|
| Spatio-Temporal changing analysis on carbon storage of harvested wood products in China ..... | ..... LUN Fei, LI Wenhua, WANG Zhen, et al (2918) |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------|

## Scientific Note

|                                                                                                                                |                                                                |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------|
| Variations in allometrical relationship between stand nitrogen storage and biomass as stand development .....                  | ..... CHENG Dongliang, ZHONG Quanlin, LIN Maozi, et al (2929)  |
| Effect of continuous cropping of sesame on rhizospheric microbial communities .....                                            | ..... HUA Juling, LIU Guangrong, HUANG Jinsong (2936)          |
| Effects of clipping on the growth, gas exchange and chlorophyll fluorescence of invasive plant, <i>Flaveria bidentis</i> ..... | ..... WANG Nannan, HUANGFU Chaohe, CHEN Dongqing, et al (2943) |
| Influence of vegetable cultivation methods on soil organic carbon sequestration rate .....                                     | ..... LIU Yang, YU Dongsheng, SHI Xuezheng, et al (2953)       |
| Integrated matrix-hydrology-biological remediation technology for bank collapse lakeside zone of Chaohu Lake .....             | ..... CHEN Yunfeng, ZHANG Yanhui, ZHENG Xiqiang (2960)         |

# 《生态学报》2012 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的自然科学高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,280 页,国内定价 70 元/册,全年定价 1680 元。

国内邮发代号:82-7 国外邮发代号:M670 标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 32 卷 第 9 期 (2012 年 5 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 32 No. 9 (May, 2012)

|               |                                                                                                                    |                 |                                                                                                                                                                                 |
|---------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 编 辑           | 《生态学报》编辑部<br>地址:北京海淀区双清路 18 号<br>邮政编码:100085<br>电话:(010)62941099<br>www.ecologica.cn<br>shengtaixuebao@rcees.ac.cn | Edited by       | Editorial board of<br>ACTA ECOLOGICA SINICA<br>Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China<br>Tel:(010)62941099<br>www.ecologica.cn<br>Shengtaixuebao@rcees.ac.cn |
| 主 编           | 冯宗炜                                                                                                                | Editor-in-chief | FENG Zong-Wei                                                                                                                                                                   |
| 主 管           | 中国科学技术协会                                                                                                           | Supervised by   | China Association for Science and Technology                                                                                                                                    |
| 主 办           | 中国生态学学会<br>中国科学院生态环境研究中心<br>地址:北京海淀区双清路 18 号<br>邮政编码:100085                                                        | Sponsored by    | Ecological Society of China<br>Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS<br>Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China                                 |
| 出 版           | 科 学 出 版 社<br>地址:北京东黄城根北街 16 号<br>邮政编码:100071                                                                       | Published by    | Science Press<br>Add:16 Donghuangchenggen North Street,<br>Beijing 100717, China                                                                                                |
| 印 刷           | 北京北林印刷厂                                                                                                            | Printed by      | Beijing Bei Lin Printing House,<br>Beijing 100083, China                                                                                                                        |
| 发 行           | 科 学 出 版 社<br>地址:东黄城根北街 16 号<br>邮政编码:100717<br>电话:(010)64034563<br>E-mail:journal@cspg.net                          | Distributed by  | Science Press<br>Add:16 Donghuangchenggen North<br>Street, Beijing 100717, China<br>Tel:(010)64034563<br>E-mail:journal@cspg.net                                                |
| 订 购           | 全国各地邮局                                                                                                             | Domestic        | All Local Post Offices in China                                                                                                                                                 |
| 国外发行          | 中国国际图书贸易总公司<br>地址:北京 399 信箱<br>邮政编码:100044                                                                         | Foreign         | China International Book Trading<br>Corporation<br>Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China                                                                                      |
| 广告经营<br>许 可 证 | 京海工商广字第 8013 号                                                                                                     |                 |                                                                                                                                                                                 |



ISSN 1000-0933  
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元