

非人灵长类育幼风格跨物种比较

张鹏^a, 朱逸晓^b

(中山大学 a. 人类学系; b. 生命科学学院, 广州 510275)

摘要:非人灵长类具有长达数年的未成年时期,这使得母婴关系在非人灵长类的研究中显得非常重要.其中育幼风格直接与母猴的繁殖成功和后代存活率相关,而不同种的非人灵长类的母婴冲突水平和育幼风格可能是食性、社会结构、生存环境等影响的结果.2015年7月至2016年8月,采用焦点视频法,分别对两个亚科共4种非人灵长类的16对母婴进行了观察和数据记录,获得了总共约74 h的有效视频数据.结果表明不同的亚科间的冲突水平和育幼风格表现出了显著的差异,而猴亚科和疣猴亚科分别的两个种之间保护和冲突水平都没有明显的差异,母猴等级也没有对育幼风格产生显著的影响.同时对母婴冲突的投资假说进行了验证.

关键词:灵长类;母婴关系;种间比较;育幼风格

中图分类号:Q954

文献标志码:A

母婴关系是动物行为研究中重要的一环,对于动物来说,母婴关系对后代的存活和雌性的繁殖成功来说非常关键^[1].而非人灵长类相比于许多同体积其他的哺乳动物来说有一个较为显著的特点,就是晚熟^[2].非人灵长类的幼崽会在母亲身边度过相当长的一段时间,包括新生儿期、婴儿期和青少年期,猩猩(*Pongo sp.*)母亲在幼崽4岁时才会离开,黑猩猩(*Pan troglodytes*)和狒狒(*Papio sp.*)在7~10岁才会完全独立,而普通猕猴(*Macaca mulatta*)中雄性会在4到5岁性成熟时离开母亲,而雌性会留在群中,与母亲终生相伴,甚至在母亲死后继承母亲的等级^[3].在这段较长的时间里,未成年的小猴必须依靠他们的母亲来获取营养,跟随群四处移动和受到保护,这也是小猴学习生存技巧、发展社会关系、获得生存资本的阶段.因此,研究非人灵长类的母婴关系对了解它们的生活史、社会结构、繁殖等都具有重要的意义^[4-5].

灵长类的母婴关系研究涵盖了大量的内容,例如母性行为、接触行为、保护行为和拒绝行为等,其中保护行为和拒绝行为是许多学者关注的重点.拒绝行为和其代表的母婴冲突在20世纪就有了代表性的理论和假说.母婴间的冲突(Parent-Offspring Conflict, POC)主要是指母猴对于婴猴试图发生或者维持接触、吸取注意力、获得照顾、吮吸乳头等行为的拒绝甚至是攻击性行为^[3],通常在母猴取食、迁徙^[6,7]等过程中会出现冲突,拒绝行为也常见于在母猴的发情期和交配期.其一是最经典的也是最被主流学者认可的投资假说:Trivers在1972年提出了关于亲代投资(Parental Investment, PI)的概念,即以父母对其他后代的付出和照顾为代价提高一个后代的生存概率;他将母猴照料婴猴视为母婴双方的利益博弈,而冲突就产生于双方对于母亲付出的精力和资源的要求存在差异. Trivers认为行为上的冲突是由于亲代更倾向于平衡每个后代之间的PI,让每一个后代获得相等的生存概率,而每一个后代则更倾向于让自己获得更多的PI,甚至是以牺牲同胞兄弟姐妹为代价^[8].大量的研究结果支持了冲突假说,例如狒狒母猴在发情期来临的时候拒绝行为的频率会上升,被拒绝的婴猴会大声哭泣并更加努力地尝试接近母猴^[9];食蟹猴(*Macaca fascicularis*)的相关研究同样显示,随着婴猴年龄增长,接触、哺乳等母性行为频率都在下降,而拒绝甚至是攻击行为在上升.一些关于食物资源或者栖息地质量的影响也提供了许多与POC理论一致的发现.

收稿日期:2017-05-20; **修回日期:**2017-06-10.

基金项目:教育部长江学者研究奖励经费(2017-3);中组部万人计划青年拔尖人才研究经费(2015-12);国家自然科学基金(31470456);广东省千百十工程人才培养基金(2013)项目.

作者简介(通信作者):张鹏(1978-),陕西西安人,中山大学教授,教育部青年长江学者,主要研究生物人类学, E-mail: zhangp99@mail.sysu.edu.cn.

然而投资假说并不能对所有的包括其他兽类和鸟类的行为观察结果给出完美的解释和精准的预测,同时也有许多人对于其在进化中利益的意义存在质疑.这也是投资假说一直面临挑战的原因. Batson 提出许多动物的母婴冲突都发生在非断奶期,后代会主动断奶,而且母婴之间更多的是共同利益而不是竞争和冲突的关系.另一种理论时间假说则认为母猴的拒绝行为是为了帮助婴猴调整吸乳的时间,避免婴猴的吸乳干扰母猴的某些重要的行为^[10]. Altmann 提出在母亲发情期后并不会出现行为上的冲突.她强调母亲在觅食,迁徙和休息的过程中经常拒绝幼崽的接触尝试^[11].在猕猴中,母亲的拒绝行为在婴儿出生的第一个月就会出现,并且在10到12月龄达到峰值;母婴行为冲突最常见的情境包括迁徙、取食、成群睡觉和母猴发情.但是无论如何,投资假说仍然是最经典,目前最主流的解释母婴冲突的理论.

关于猕猴、狒狒和长尾猴(*Cercopithecus aethiops*)的研究表明,除了拒绝行为的水平,保护行为(又称限制行为)是非人灵长类母亲育幼风格的另一项重要指标^[12-14].通常保护行为和理毛以及其他母猴在哺乳期对婴猴表现出关注、照顾的行为正相关,都表现的是母猴对婴猴的投资和照顾^[15].根据这两类行为的水平,通常将育幼风格分为4种:宽松型、保护型、拒绝型和控制型(见表1),但是在大量研究中得出的结论是控制型和宽松型的居多^[4].保护水平高的母猴的特征是频繁地主动接近婴猴和限制婴猴远离,而拒绝水平高的母猴则会更加频繁地远离婴猴和拒绝婴猴靠近和吮吸乳头.大量的研究表明育幼风格的差异对婴猴的发育、社交、此后面对环境压力时的应对模式等都会产生深远的影响,关于普通猕猴的研究发现育幼风格对后代成年之后的行为仍然具有影响^[4],例如同一个家系的母猴会表现出相似的育幼风格^[16].这也是育幼风格近年逐渐得到重视的原因之一.

表1 育幼风格的双因素模型

拒绝	保护	
	低	高
低	宽松型(Laissez-faire)	保护型(Protective)
高	拒绝型(Rejecting)	控制型(Controlling)

关于影响灵长类形成不同育幼风格的原因,不同的研究分别从不同的角度得出了各自的发现和结论.其一是社会影响假说,此种假说认为母猴的育幼风格是由不同的社会结构和统治风格决定的,在群内个体之间冲突严重、容忍程度低、和解少见(即专制型统治风格)的群中,母猴会倾向于保护行为和拒绝行为都偏高的控制型育幼风格,原因是在这样的环境中,母猴需要保持警惕避免自己的婴猴被群内其他个体攻击的同时通过频繁的拒绝推动婴猴尽早独立和自我保护;而在群内关系和平的群中,母猴的育幼风格就是偏宽松型的,而且远离婴猴的时间也会更长,因为母猴并不需要太担心婴猴会被其他个体攻击或者骚扰^[17-18].其二是社会生态假说,这个假说的观点是母猴的等级决定了其育幼风格.在灵长类群体中,高等级的个体有权利享受更多的生存资源,在群内的社会关系中占有主导地位,而这样的等级往往是由母猴传承给小猴尤其是雌性小猴的,而在同一个群中,低等级往往意味着母猴需要面对更多的威胁和生存压力,因此低等级母猴对于后代的保护会更强;而高等级意味着小猴能够获得更多的营养,同时高等级的后代在安全等方面具有先天的优势,因此母猴并不需要对小猴有过多的保护行为,反之高等级的母猴拒绝行为更加频繁,社会生态假说对此的解释是高等级的各方面优势使得其生殖间隔更短^[19].

除此之外关于育幼风格的差异还有许多假说,例如母猴性格假说认为育幼风格是母猴稳定的个体差异(如性格、脾气)的反映,同一只母猴对待每一只婴猴的育幼风格都是一致的;而家族遗传假说的观点是,母猴育幼风格受其婴猴期间经历或基因等与母亲共享的特征决定的,因为同一个家系中育幼风格往往相似或者一致,例如雌性婴猴成年后的育幼风格甚至对下一代婴猴的虐待行为都与其母猴非常相似^[4].

灵长类母婴关系和育幼风格的研究由来已久,最早的研究可以追溯到对野生的狒狒、叶猴和长尾猴^[20],与此同时以笼养群的普通猕猴为对象的研究建立了关于母婴关系研究的行为表^[14].最初的育幼风格研究的关注点主要是一个种的一个群或者几个群中的长期变化,例如随着婴猴年龄增长的变化,类似的研究在长尾猴、普通猕猴、狒狒之中都有所展开,对不同物种的比较研究发现育幼风格在同一个体身上的变化趋势是相近的,都是由初期的高保护低拒绝的保护型向低保护高拒绝的拒绝型转变,符合婴猴逐渐独立的发育趋势和母猴繁殖下一胎的需要^[21].而目前关于育幼风格的研究基本均以同一物种的个体为研究对象关注不同个体

之间的差异,少有物种之间的比较.所以作者选择了多种灵长类作为研究对象.

猴科(*Cercopithecidae*)的猴亚科(*Cercopithecinae*)和疣猴亚科(*Colobinae*)是非常理想的研究对象.猴科是灵长目(*Primates*)下最大的一科,除了非洲的热带地区之外广泛分布于亚洲的南部以及东部的森林和林地,例如我国的普通猕猴分布北至太行山南至海南岛,而疣猴亚科主要分布在中西部和西南部的森林之中,相较之下其他的科分布狭窄,例如狢科(*Callitrichidae*)仅分布于南美洲,狐猴科(*Lemuridae*)仅存在于马达加斯加岛,选用猴亚科和疣猴亚科的物种具有良好的代表性.同时这两个科也是育幼风格研究最多的一,长尾猴是最早的确定保护和拒绝两项行为指标的研究对象,猴亚科的普通猕猴、豚尾猕猴(*Macaca nemestrina*)被认为是典型的控制型育幼风格^[18],短尾猴(*Macaca arctoides*)则是宽松型,对于哈奴曼叶猴(*Semnopithecus entellus*)^[22]、印度乌叶猴(*Trachypithecus johnii*)^[23]、青长尾猴(*Cercopithecus mitis*)^[24]、白头叶猴(*Trachypithecus leucocephalus*)^[25]、滇金丝猴(*Rhinopithecus bieti*)^[26]等疣猴亚科的不同野生种群的调查则表明疣猴亚科的育幼风格多为宽松型.

然而尽管目前关于猴亚科(猕猴属)和疣猴亚科的母婴关系已经有了大量的研究,但是这两个亚科之间的比较研究仍然处于缺乏的状态.疣猴亚科的灵长类通常以植物的花、果、叶为食,这些资源丰富、易于获得而且分布分散的食物减少了因为食物导致的群内竞争,也降低了群内冲突的水平.除此之外,疣猴亚科的母猴不参与群内冲突的特点也是影响其育幼风格的因素之一.相较之下生态因素和行为上的显著差异使得猴亚科和疣猴亚科成为理想的比较研究对象^[26].

1 研究对象

选取了来自这两个亚科的4种具有代表性的非人灵长类:普通猕猴(*Macaca mulatta brevicaudatus*) (简称海南猕猴)、食蟹猕猴、川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)和黑叶猴(*Trachypithecus francoisi*)作为本次的实验研究对象.海南猕猴和食蟹猕猴同属于猴亚科猕猴属,该属是分布最广泛的灵长类,同时均是非人灵长类行为学研究的模式物种,在各个行为领域都是最常用的研究对象^[10,20,27].海南猕猴营集群生活,为一雄多雌群的母系社会,公猴成年后离群,母猴会留在出生群中跟随母亲建立等级,在母亲死去或消失后继承母亲的等级;一般于11月至12月发情,次年3月至6月产仔,或3年生2胎,每胎产一仔,妊娠期平均为5个月左右,即在每年的4到6月生产,在南湾猴岛生产时间可延后至7或8月份,哺乳期约4个月.食蟹猕猴主要分布在亚洲东南部,和海南猕猴类似,食蟹猕猴也是杂食,社会结构是多雄多雌群,且没有集中的繁殖季节,全年雌性均可发情和繁殖,怀孕期6~7个月,每胎产一仔.川金丝猴和黑叶猴均为疣猴亚科,在食性、统治风格、生殖间隔等特征上均具有相似性.川金丝猴属疣猴亚科仰鼻猴属,分布于湖北、四川等地交界的森林之中,社会结构为重层社会,即以家族性的小集群为活动单位,再组成大的集群,每个小家族集群由一只成年雄性首领和3~5只雌猴及其幼猴所组成;川金丝猴主要栖息区域海拔跨度大,植被分布受海拔影响显著,植被类型随海拔的升高而变化,从低海拔地区的温带阔叶林,到海拔2200 m上的针阔混交林,到海拔2600 m上的针叶林^[28,29],川金丝猴的食谱也因其分布区域海拔变化大而广泛且成分复杂(包括树叶、树皮、嫩枝、地衣等等),对野生种群的研究表明发现气候变化引起的植被变化能够改变川金丝猴的食谱,食物类型在不同季节间差异显著^[30,31];特殊的食性和生活环境决定了川金丝猴的生育期集中而繁殖周期更长,川金丝猴全年普遍存在交配行为,但交配的高峰期与受孕只出现在秋季(10月初至11月底),而产仔则在来年的3~6月,这使得雌性川金丝猴有长达6~7个月的怀孕期^[32],而川金丝猴婴猴从出生到断乳需18~20个月怀孕期和哺乳期的长度就决定了雌性川金丝猴的繁殖周期要长达24~25个月^[33,34].黑叶猴属疣猴亚科乌叶猴属,主要分布在东南亚国家和我国的广西等地,一般3~10只集群生活,由一只成年雄性带领;黑叶猴是典型的叶食性灵长类,树叶占其总觅食时间的90%以上,然而黑叶猴生存的亚热带地区雨季旱季明显,喀斯特地貌食物资源波动也较为频繁^[35],缺乏地表径流导致植物生长受降雨量的影响更加显著,嫩叶、果实和花等优质食物在旱季的可获得性明显降低^[36];野生黑叶猴的研究则表明婴猴集中出生在2~4月,生殖周期则与川金丝猴相似,约为23个月^[37].

作者选择了南湾猕猴自然保护区、广州动物园和印度尼西亚巴东市GM3处地点的海南猕猴、食蟹猕

猴、川金丝猴和黑叶猴四种非人灵长类作为研究对象进行母婴关系和育幼风格的调查研究,将得到的结果与其他使用相同行为定义的框架的研究结合,进行种内、种间、猴亚科与疣猴亚科之间的比较(表2)。基于4个物种之间的差异,如果统治风格、社会结构和社会生态能够影响母猴的育幼风格,那么:(1)统治风格为专制型的海南猕猴和食蟹猕猴属于控制型育幼风格,平等型统治风格的川金丝猴和黑叶猴属于宽松型育幼风格;(2)社会结构不同的海南猕猴与食蟹猕猴之间、川金丝猴与黑叶猴之间保护和拒绝存在差异;(3)母猴的等级会对保护和拒绝水平产生显著的影响。除此之外,如果生殖间隔较短的物种冲突水平更高的话,就可以验证投资假说,反之则不能。

表2 研究对象的四个物种的比较

	系统分类	社会结构	统治风格
海南猕猴	猴科猴亚科猕猴属	一雄多雌	专制型
食蟹猕猴	猴科猴亚科猕猴属	多雄多雌	专制型
川金丝猴	猴科疣猴亚科仰鼻猴属	重层社会	平等型
黑叶猴	猴科疣猴亚科乌叶猴属	一雄多雌	平等型

2 方 法

2.1 研究方法

本次研究地点共有3处,分别是我国海南省的南湾猴岛、广东省广州市的广州动物园和印度尼西亚的巴东市。

我国海南省的南湾猴岛,是我国也是世界上唯一的岛屿型猕猴自然保护区(109°22'~110°03'E,18°22'~18°25'N),总面积21 026.67 hm²,核心区面积623.67 hm²,缓冲区面积2135 hm²,实验区面积248 hm²,是一个以半岛型猕猴栖息保护为主要保护对象的自然保护区。景区位于保护区内部,区内目前共有猕猴29群,总量1800多只,观察的HZ群个体总数为25只,有母婴对7对,其中2对高等级,2对中等级,3对低等级。平日每天早上8点左右,部分猴群会离开保护区核心区域,进入景区公园,在景区内部接受景区工作人员固定早晚两次的投食,景区游客被禁止向猴子投食。下午4点~5点,在最后一次投食之后,猴群会离开景区,回到核心区。进入景区的猴子由于长期与景区工作人员以及游客接触,已经习惯人存在于较近的距离内,可以在基本不干扰猕猴自然行为的前提下在2 m以内的距离进行观察,因此是良好的研究对象。20世纪80年代就已经开始了关于这个亚种的研究。1988年江海声教授对保护区内的5个投食群进行了种群数量动态及分布、疾病和繁殖的调查^[38-41],此后江海声教授的团队还从生命表、叫声特点、活动习性和日活动规律等等多个方面进行了调查和研究^[42-45],而海南猕猴的母婴关系的研究从2010年之后才逐渐开展^[46]。

广州市动物园的川金丝猴和黑叶猴均为笼舍饲养,笼舍内有木架,外室与暗室相通,猴子可自由进出活动。饲养员每日定时喂食和清扫。川金丝猴笼舍为100 m²,有1只成年雄性、1只成年雌性与1只婴猴,黑叶猴笼舍为40 m²,有1只成年雄性、2只成年雌性、2只青少年猴与2只婴猴。广州动物园从1982年开始就展开了对饲养的灵长类的研究,包括金丝猴的饲养繁殖和普通猕猴的疾病相关的方面,而本次对于笼养灵长类的母婴关系的调查在动物园尚属首次。

印度尼西亚的巴东市(0°57'0"S,100°21'11"E)是印度尼西亚西苏门答腊省的首府,全年均温在28℃左右,降雨充沛。观察地点Guru Meru为巴东市内著名景点,共有食蟹猕猴3群共172只,观察的6对母婴对均属于GM最大的猴群B群,B群个体总数为68只,母婴对中高等级2对,中等级3对,低等级1对。猴群每天约9点左右猴群会离开森林在观察地点接受游客投食,并在下午约5点左右返回山上森林。由于长期接受投食,猴群已高度习惯化,可以在2 m以内观察食蟹猴的行为。此前已有当地安达拉斯大学的学生对GM的食蟹猴群进行了基础的研究^[47],确定了GM一共有三个群(A群,B群和C群),基本确定了每个群的性别年龄组成,目前除了本次调查之外尚未有母婴关系的相关研究。

2.2 数据收集与分析

本次研究采用焦点法,使用家用摄像机和三脚架对猕猴、川金丝猴、黑叶猴和食蟹猕猴进行连续一个月

(除非猴群不出现或者天气恶劣无法进行焦点)的焦点观察和记录,连续观察时间长于10 min的视为有效焦点视频^[48].记录的行为包括母婴间的互动、母猴的行为和婴猴的行为.记录的行为分为保护和拒绝两类,保护包括母猴接近婴猴和限制,拒绝包括母猴远离婴猴和拒绝(表3).由于调查主题和研究目的的限制,本次调查仅关注成年、直到实验结束前有新生儿出生(包括在实验过程中产仔的个体)的成年母猴,共有7对海南猕猴母婴对,1对金丝猴母婴对,2对黑叶猴母婴对和6对食蟹猕猴母婴对.

表3 行为定义表格

	行为名称	行为定义
保护猴	母猴接近婴猴	母猴主动向婴猴靠近.
	限制	母猴阻止婴猴脱离母猴接触和远离母猴.
拒绝猴	母猴远离婴猴	母猴主动远离婴猴.
	拒绝	母猴阻止婴猴接触乳头或者主动断开婴猴对乳头的接触.

育幼风格的差异主要通过拒绝行为和保护行为发生的频率来体现.由于焦点视频的时长和每种的个体数量有所差异,作者选择使用拒绝和保护行为发生的频率进行检验(即平均每个个体每小时发生次数).使用Microsoft Office EXCEL对数据进行记录和整理.使用SPSS(17.0)软件和Mann-Whitney U型检验对不同种类的群之间显著性检验,群内使用单因素方差分析(ANOVA).显著性水平设为0.05.

3 结果

3.1 不同亚科之间的差异

在猴亚科猕猴属的海南猕猴、食蟹猕猴与疣猴亚科的黑叶猴、川金丝猴之间,拒绝出现了显著差异(Mann-Whitney U型检验: $Z = -2.041, n_1 = 13, n_2 = 3, P = 0.041$).猴亚科的拒绝平均频率为 $0.579(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$,疣猴亚科为 $0.167(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$ (图1),猴亚科的拒绝行为发生频率明显高于疣猴亚科.

在猴亚科与疣猴亚科之间保护表现出了显著差异(Mann-Whitney U型检验: $Z = -1.961, n_1 = 13, n_2 = 3, P = 0.05$).猴亚科的保护平均频率为 $2.228(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$,疣猴亚科为 $0.444(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$ (图2),猴亚科的保护行为发生频率明显高于疣猴亚科.

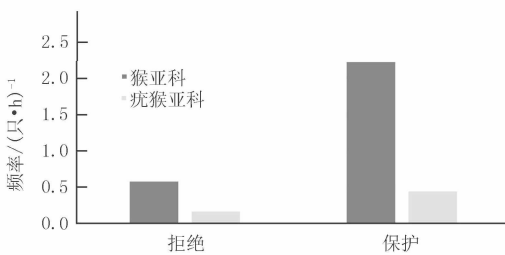


图1 不同亚科的拒绝和保护行为频率的差异

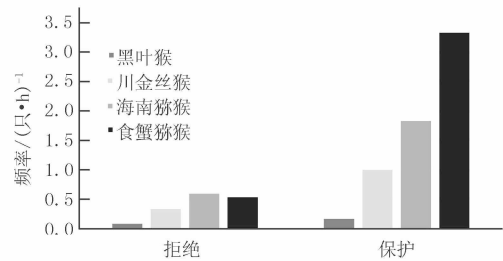


图2 不同种的拒绝和保护行为频率

3.2 同亚科不同种之间的差异

3.2.1 黑叶猴与川金丝猴的差异

两种疣猴之间的拒绝和保护行为差异均不显著(Mann-Whitney U型检验:拒绝行为 $Z = -1.225, n_1 = 1, n_2 = 2, P = 0.221 > 0.05$;保护行为 $Z = -1.225, n_1 = 1, n_2 = 2, P = 0.221 > 0.05$).黑叶猴的拒绝行为频率则为 $0.083(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$,川金丝猴的则是 $0.333(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$;而黑叶猴的保护行为频率为 $0.167(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$,金丝猴的频率为 $1(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$ (图2).黑叶猴的保护和拒绝水平都比川金丝猴略低,但是差异并不明显.

3.2.2 食蟹猕猴与海南猕猴的差异

海南猕猴与食蟹猕猴的母婴冲突水平并没有显著的差别(Mann-Whitney U型检验: $Z = -1.223, n_1 = 13, n_2 = 3, P = 0.221 > 0.05$);而海南猕猴与食蟹猕猴之间保护行为也没有显著的差异(Mann-Whitney U型检验: $Z = -1.724, n_1 = 13, n_2 = 3, P = 0.085 > 0.05$).海南猕猴的拒绝行为发生频率为 $0.595(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$,食蟹猕猴为 $0.533(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$;海南猕猴的保护行为频率为 $1.833(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$,食蟹猕猴的为 $3.333(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$.

(图 2). 海南猕猴的拒绝水平略高于食蟹猕猴, 而食蟹猕猴的保护水平略高于海南猕猴.

表 4 种间比较的 Mann-Whitney U 型检验结果

行为	疣猴亚科-猴亚科		黑叶猴-川金丝猴		食蟹猕猴-海南猕猴	
	Z	P	Z	P	Z	P
保护	-1.961	0.05	-1.225	0.221	-1.724	0.085
拒绝	-2.041	0.041	-1.225	0.221	0.223	0.221

3.3 猕猴属母猴等级对育幼风格的影响

母猴的等级对海南猕猴的育幼风格没有产生显著的影响(单因素方差分析: 保护行为 $F=2.957, P=0.195 > 0.05$; 拒绝行为 $F=0.766, P=0.538 > 0.05$), 对食蟹猕猴的保护和拒绝行为也没有显著的影响(单因素方差分析: 保护行为 $F=0.435, P=0.557 > 0.05$; 拒绝行为 $F=0.055, P=0.830 > 0.05$). 海南猕猴中, 高等级的保护行为频率为 $3.250(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$, 中等级为 $1.500(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$, 低等级的为 $1.111(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$; 食蟹猕猴中, 高等级的保护行为频率为 $3.400(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$, 中等级的频率为 $3.867(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$, 低等级的为 $1.600(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$. 关于拒绝行为, 海南猕猴的高等级的频率为 $0.750(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$, 中等级为 $1.083(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$, 低等级的为 $0.167(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$; 食蟹猕猴中, 高等级的频率为 $0.600(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$, 中等级的频率为 $0.533(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$, 低等级的为 $0.400(\text{只} \cdot \text{h})^{-1}$.

表 5 母猴等级对育幼风格影响的单因素方差分析结果

行为	食蟹猕猴		海南猕猴	
	F	P	F	P
保护	2.957	0.195	0.435	0.557
拒绝	0.766	0.538	0.055	0.830

4 讨 论

4.1 疣猴亚科与猴亚科的差异

如图 3 所示, 两个亚科的育幼风格在本调查中表现出了明显的差异, 猴亚科的食蟹猕猴和海南猕猴的冲突和保护行为的水平显著高于疣猴亚科的黑叶猴和川金丝猴. 研究表明不同的群内统治风格的确会影响育幼风格, 验证了社会影响假说. 这与大量的研究结果是一致的. 关于猕猴属 (*Macaca sp.*) 的普通猕猴、豚尾猕猴和短尾猴的比较研究发现, 不同种类的群内关系和统治风格影响了保护和冲突行为的水平^[49]. 在群内个体之间冲突严重、容忍程度低、和解少见(即专制型统治风格)的普通猕猴群中, 母猴会倾向于保护行为和拒绝行为都偏高的控制型育幼风格; 相较于普通猕猴, 短尾猴的社会里和解行为多, 群内的关系也不如普通猕猴紧张, 在这样的社会环境里, 短尾猴母猴的育幼风格就是偏宽松型的. 在群内关系缓和的环境中, 短尾猴的母亲不会对婴猴和群内其他成员的社交和玩耍感到紧张和做出保护行为; 但是在骚扰婴猴和绑架行为常见的猕猴和豚尾猴中, 母猴必须时常保持警惕, 拒绝行为和保护行为频繁的控制型育幼风格是对紧张的群内关系的适应^[17]. 关于豚尾猕猴种内的研究也得出了相近的结果, 研究者对比了生活在社群和笼养中的母婴对, 发现生活在群体中的母猴的保护行为更多^[50]. 类似地, 在对黑猩猩 (*Pan troglodytes*) 和倭黑猩猩 (*Pon paniscus*) 的比较研究中, 黑猩猩的群内冲突水平明显高于倭黑猩猩而和解倾向更低, 与此同时成年黑猩猩(不论雌性还是雄性)对群中婴儿和青少年个体的容忍度更低, 攻击行为更多, 笼养个体的研究显示 5 岁前黑猩猩的死亡率显著高于倭黑猩猩, 意味着黑猩猩由杀婴行为导致的婴儿死亡率更高, 对于黑猩猩婴猴来说群内的环境更加危险和不宽容; 而黑猩猩的育幼风格比起倭黑猩猩的确更加偏向控制型^[51]. 这也是群内社会环境影响母婴冲突和母猴保护的例证. 相对于猕猴属的等级严格的社会结构, 疣猴亚科的灵长类的社会通常具有宽松、等级不明显、冲突少的特点. 在容忍度高、亲缘关系紧密的疣猴亚科的群中, 母猴的育幼风格也会偏向放松和随意. 而亚洲的疣猴中, 由于雌性疣猴极少参与群内的冲突, 因此许多研究者认为疣猴的育幼风格也是宽松型的. 对于印度灰叶猴、印度乌叶猴、白头叶猴等分布于亚洲的疣猴亚科的研究都支持这一观点. 2011 年对川金丝猴和 2013 对滇金丝猴的研究也得出了相同的结论^[26]. 本文的研究结果证明了这一

点,社会环境的差异解释了黑叶猴和川金丝猴的保护行为频率明显低于海南猕猴和食蟹猕猴的现象。

不同亚科的冲突水平的差异也验证了投资假说.在本文调查的四种灵长类里,黑叶猴和川金丝猴的繁殖间隔约为2 a,而海南猕猴和食蟹猕猴在1 a左右甚至短于1 a,繁殖特点的差异导致了冲突水平的不同,黑叶猴和川金丝猴的长生殖周期保证了母猴有充足的时间抚育每一个后代(尤其是哺乳期相比于两种猕猴来说非常长,黑叶猴和川金丝猴的哺乳期为1.5~2 a,而食蟹猕猴和海南猕猴在半年或更短),每一个后代都能得到相当多的来自母猴的投资;而海南猕猴和食蟹猕猴的生殖周期仅有黑叶猴和川金丝猴的一半,前两者的婴猴被迫在较短时间内断奶、独立,婴猴的对母猴投资的需要不能被满足,母婴冲突更加频繁常见.这与Lycett等人对狒狒的研究结果类似,在栖息地荒凉,环境压力大的山地狒狒中冲突水平更低,婴猴的营养独立更晚,繁殖间隔更长^[52],这些特征都是与疣猴亚科和猴亚科的差异是类似的,黑叶猴和川金丝猴的冲突水平比繁殖间隔营养条件好的猕猴更低.Lee关于绿长尾猴(*Chlorocebus sabaeus*)的研究认为交配期的冲突在于保证需要母乳保证当下的婴猴的生存和成长而不是与繁殖下一胎有关.Hauser和Fairbanks对黑长尾猴(*Chlorocebus pygerythrus*)不同生境下的母婴关系进行了比较,他们对比了从林地栖息地和沼泽栖息地捕捉回来的笼养个体之间的区别,利用母猴拒绝幼崽接触和拒绝吸奶的频率作为衡量冲突的标准的情况下,沼泽地种群的婴猴与母亲的接触比起林地种群来说更频繁,但沼泽地种群更容易被母亲拒绝,即母婴冲突在沼泽地种群中更强;因此Hauser和Fairbanks认为母婴冲突的水平与食物资源和繁殖有关——当食物资源缺乏的时候母猴要么牺牲婴猴要么损害自己的资源和利益,此时冲突较为严重,当食物丰富的时候,母亲有照料幼崽,满足幼崽营养需求的责任和能力,此时冲突变少,在食物资源中等的时候,雌性尝试每年生育一个后代的母婴冲突的水平比雌性尝试每两年生育一胎的情况要高.因此,林地种群冲突的低水平是食物资源丰富和母猴选择每两年生一胎的结果.沼泽地种群反之,缺少食物,母猴每年生育新的婴猴,母婴冲突更加明显^[53].但是Lycett等人研究了栖息地质量对母婴冲突强度的影响的结果与黑长尾猴的研究结论并不一致,研究者比较了栖息地荒凉,环境压力大的山地狒狒与生活在优质栖息地的东非狒狒的母婴冲突的强度,山地狒狒表现出高PI水平和更弱的母婴冲突,繁殖间隔更长,婴儿生存率更高.这些发现否定了Hauser和Fairbanks关于黑长尾猴研究的母婴冲突在严酷环境中更强烈的结论,这一现象可能与狒狒和黑长尾猴对生育间隔的调节能力有关^[52].

4.2 同亚科不同种之间的差异

同一个亚科的不同种之间,不论是黑叶猴和川金丝猴之间还是食蟹猕猴和海南猕猴之间的育幼风格都是相近的;黑叶猴和川金丝猴的育幼风格都偏向于宽松型,而食蟹猕猴和海南猕猴都偏向于控制型.虽然同一亚科的不同种类之间的社会结构并不相同,黑叶猴为一雄多雌群而川金丝猴为母系重层社会,食蟹猕猴和海南猕猴为多雄多雌群育幼风格的差异并不显著.这一结果与已有的研究存在着差异,Nakamichi将野外出生但是笼养的食蟹猕猴母婴对的拒绝和保护水平与普通猕猴的进行了比对,发现食蟹猕猴母猴的限制行为更少.他认为这两者的差异来源于笼养环境的影响,在同为野生的情况下食蟹猕猴和普通猕猴的育幼风格应当是一致的^[54].因此可能本研究中由于海南猕猴和食蟹猕猴均为投食群,故育幼风格上并未表现出显著的差别.

4.3 母猴等级对育幼风格的影响

在本文结果中,母猴的等级对海南猕猴和食蟹猕猴的育幼风格没有产生显著的影响.根据社会生态假说,高等级由于其在群内占有各种资源方面的优势,在婴猴的安全、健康和其他福利方面是优于低等级母猴的,因此高等级的母猴的保护水平会低于低等级母猴,而拒绝水平更高.然而母猴等级是否会影响育幼风格在不同的灵长类中得出的是不同的答案.环尾狐猴的研究显示在同一个群中,低等级的母猴需要尽可能地将婴猴带在身边保护(婴猴更加依赖母猴),避免婴猴遭受高等级的虐待和冲突,而且在面临危险时,低等级的婴猴获救的可能性更低,这也是母猴保护行为增多的原因之一^[55].一项日本猕猴的研究也得出了类似的结果,中低等级的母猴对于婴猴的保护要强于同一个群中的高等级母猴,但是对象相同的另一项研究显示在投食群中母猴等级不影响母婴关系和育幼风格^[56].同时关于笼养的普通猕猴的研究得出的结论是母猴的社会等级并不会对母婴关系和育幼风格产生影响.但是在海南猕猴和食蟹猕猴的实验中保护行为的频率都没有受到等级的显著的影响,可能是本次实验群中个体数较少导致了结果的差异.

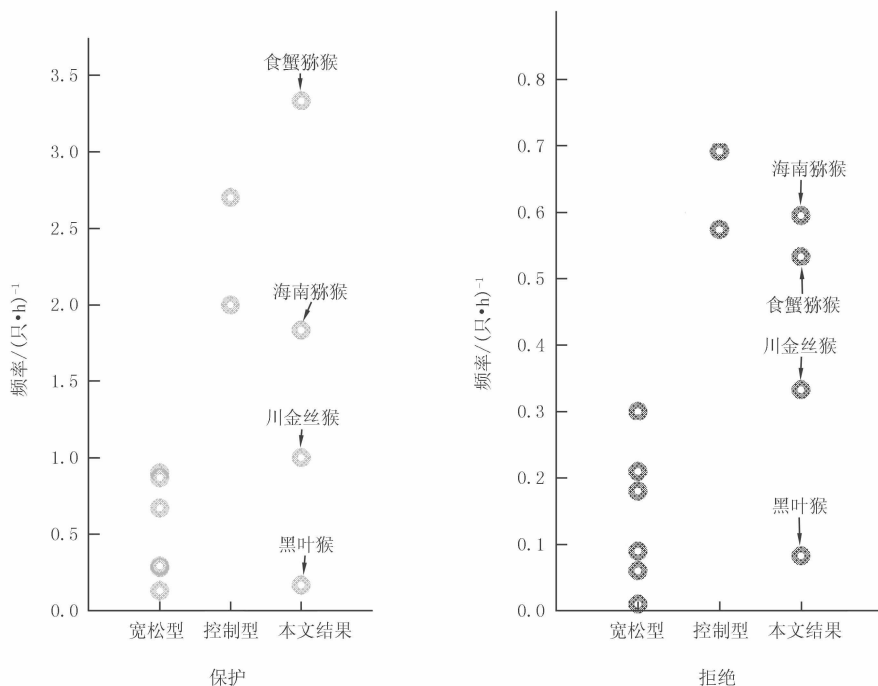


图3 不同种类的非人灵长类的育幼风格的横向比较

综上所述,本文研究表明:(1)统治风格和群内关系对育幼风格产生了显著的影响,海南猕猴和食蟹猕猴为控制型育幼风格,黑叶猴和川金丝猴为宽松型育幼风格;(2)社会结构并没有对育幼风格产生显著的影响;(3)社会生态假说假设的母猴等级没有对育幼风格产生影响;(4)猴亚科和疣猴亚科的冲突水平差异验证了投资假说.目前,本研究无法从婴猴断奶期和母猴发情期的冲突水平的角度验证 POC 理论.虽然前后田野调查长达一年,收集到了多个物种的大量数据,但是目前研究仅做到每个物种集中短期收集,无法完成长期的持续的跟踪.未来在时间和人手更加充足时,这些问题将能够得到解决.

致谢:本文受教育部长江学者研究奖励经费(2017-3);中组部万人计划青年拔尖人才研究经费(2015-12);国家自然科学基金(31470456);广东省千百十工程人才培养基金(2013)项目的资助.海南南湾猕猴省级自然保护区、武汉三特索道公司在科研过程给予大力支持,印度尼西亚 Andalas University 给予大力支持,中山大学人类学系和生命科学学院的各位同事为本文提供了跨学科思路,笔者深表谢忱!

参 考 文 献

- [1] Hrdy S B. Mother nature; A history of mothers, infants, and natural selection[M]. New York; Pantheon Books, 1999.
- [2] Maestripieri D, Ross S R, Megna N L. Mother-infant interactions in western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*): Spatial relationships, communication, and opportunities for social learning[J]. Journal of Comparative Psychology, 2002(116): 219-227.
- [3] Maestripieri D. Parent-Offspring Conflict in Primates[J]. International Journal of Primatology, 2002, 23: 923-950
- [4] Fairbanks L A. Parenting, in Primate psychology [M]. Cambridge; Harvard University Press, 2003; 144-70.
- [5] Horwich R H. Regressive periods in primate behavioral development with reference to other mammals[J]. Primates, 1974, 15(2/3): 141-149.
- [6] Johnson R L. Mother-infant contact and maternal maintenance activities among free-ranging rhesus monkeys[J]. Primates, 1986(27): 191-203.
- [7] Johnson R L. Mother-infant contact and maternal maintenance activities among free-ranging rhesus monkeys[J]. Primates, 1986, 27: 191-203.
- [8] Trivers R L. Parent-offspring conflict[J]. American Zoologist, 1974, 14(1): 249-264.
- [9] Chevalier-Skolnikoff S, Poirier FE. Primate bio-social development[M]. New York; Garland, 1977; 289-321.

- [10] Berman C M, Rasmussen K, Suomi S J. Reproductive consequences of maternal care patterns during estrus among free-ranging rhesus monkeys[J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1993, 32(6): 391-399.
- [11] Altmann J, Samuels A. Costs of Maternal Care: Infant-Carrying in Baboons[J]. Behavioral Ecology & Sociobiology, 1992, 29(6): 391-398.
- [12] Fairbanks L A, McGuire M T. Mother-infant relationships in Vervet Monkeys: Response to new adult males[J]. International Journal of Primatology, 1987, 8(4): 351-366.
- [13] Tanaka I. Variability in the development of mother-infant relationships among free ranging Japanese macaques[J]. Primates, 1989(30): 477-491.
- [14] Simpson M J A, Howe S. The interpretation of individual differences in rhesus monkeys infants[J]. Behaviour, 1980(72): 127-155.
- [15] Bardi M. Hormonal Correlates of Maternal Style in Captive Macaques (*Macaca fuscata* and *M. mulatta*) [J]. International Journal of Primatology, 2001, 22(4): 647-662.
- [16] Maestriperi D. The biology of human parenting: insights from nonhuman primates[J]. Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 1999(23): 411-422.
- [17] Maestriperi D. Maternal anxiety in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). I. Measurement of anxiety and identification of anxiety-eliciting situations[J]. Ethology, 1993, 95: 19-31.
- [18] Maestriperi D. Social structure, infant handling, and mothering styles in group-living old world monkeys[J]. International Journal of Primatology, 1994(15): 531-553.
- [19] Maestriperi D. Maternal anxiety in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). II. Emotional bases of individual differences in mothering style [J]. Ethology, 1993(95): 32-42.
- [20] RA II. Toward understanding individual difference in rhesus mother-infant interaction[J]. Animal Behaviour, 1971(19): 165-73.
- [21] Maestriperi D. Mother-infant interactions in free-ranging rhesus macaques: relationships between physiological and behavioral variables [J]. Physiol Behav, 2009, 96(4/5): 613-619.
- [22] Sugiyama Y. Behavioral development and social structure in two troops of Hanuman langurs: Behavioral development and social structure in two troops of hanuman langurs (*Presbytis entellus*) [J]. Springer, 1965, 6(2): 213-247.
- [23] Poirier E E. The Nilgiri langur (*Presbytis johnii*) mother-infant dyad[J]. Primates, 1968(9): 45-68.
- [24] Cords M. Grooming partners of immature blue monkeys (*Cercopithecus mitis*) in the Kakamega. [J]. International Journal of Primatology, 2000, 21(2): 239-254.
- [25] Zhao Q, Tan C L, Pan W. Weaning Age, Infant Care, and Behavioral Development in *Trachypithecus leucocephalus* [J]. International Journal of Primatology, 2008, 29(3): 583-591.
- [26] Li T. Mothering Style and Infant Behavioral Development in Yunnan Snub-Nosed Monkeys (*Rhinopithecus bieti*) in China [J]. International Journal of Primatology, 2013, 34(4): 681-695.
- [27] Kappeler M, Schaik C. Evolution of Primate Social Systems [J]. International Journal of Primatology, 2002, 23(4): 707-740.
- [28] Li B. Changes in Distribution of the Snub-Nosed Monkey in China [J]. Primates in Fragments, 2003(1): 29-51.
- [29] Li B. Seasonal Home Range Changes of the Sichuan Snub-Nosed Monkey (*Rhinopithecus roxellana*) in the Qinling Mountains of China [J]. International Journal of Primatology, 2000(7): 375-386.
- [30] Guo S, Li B, Watanabe K. Diet and activity budget of *Rhinopithecus roxellana* in the Qinling Mountains, China [J]. Primates, 2007(47): 268-276.
- [31] Liu X, Stanford C, Li Y B. Foods Eaten by the Sichuan Snub-Nosed Monkey (*Rhinopithecus roxellana*) in Shennongjia National Nature Reserve, China, in Relation to Nutritional Chemistry [J]. American Journal of Primatology, 2013(75): 860-871.
- [32] Zhang S, Liang B, Wang L. Seasonality of Matings and Births in Captive Sichuan Golden Monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) [J]. American Journal of Primatology, 2000(51): 265-269.
- [33] 罗茜, 秦岭川金丝猴投食群中雌性的营养适应机制 [D]. 西安: 西北大学, 2015.
- [34] Jin T. Reproductive parameters of wild *Trachypithecus leucocephalus*: seasonality, infant mortality and interbirth interval [J]. American Journal of Primatology, 2009, 71(7): 558-566.
- [35] Wang Y, Jiang X, Feng Q. Taxonomy status and conservation of leaf monkeys in China [J]. Zoological Research, 1999, 20(4): 306-315.
- [36] 黄中豪, 黄乘明, 周岐海, 等. 黑叶猴食物组成及其季节性变化 [J]. 生态学报, 2010, 20(30): 5501-5508.
- [37] 吴安康, 罗杨, 王双玲, 等. 贵州麻阳河自然保护区黑叶猴繁殖周期的初步研究 [J]. 兽类学报, 2006(03): 303-306.
- [38] 江海声, 刘振河. 海南岛南湾猕猴 (*Macaca mulatta*) 种群结构研究 [J]. 兽类学报, 1989, 9(4): 254-261.
- [39] 江海声, 刘振河, 袁喜才, 等. 海南岛南湾半岛猕猴 *Macacamulatta* 种群数量动态及分布 [J]. 生态学报, 1988, 8(1): 86-93.
- [40] 王韩生, 江海声, 刘振河, 等. 海南岛南湾半岛野生猕猴疾病的调查 [J]. 野生动物, 1988(06): 30-32.
- [41] 江海声, 刘振河, 袁喜才, 等. 海南岛南湾半岛野生猕猴的繁殖研究 [J]. 兽类学报, 1988, 8(2): 105-112.
- [42] 江海声, 刘振河, 袁喜才, 等. 海南岛南湾半岛猕猴的活动习性 [J]. 兽类学报, 1988, 8(4): 294-298.

- [43] 江海声,刘振河,梁耀坚. 猕猴(*Macaca mulatta*)生命表研究[J]. 动物学报,1989,35(4):409-415.
- [44] 练健生,江海声. Logistic种群增长模型参数的生态学意义及其辨识——南湾野生猕猴种群的应用[J]. 中山大学学报论丛,1995(03):160-164.
- [45] 冯敏,江海声. 猕猴(*Macaca mulatta*)叫声特点的研究[J]. 兽类学报,1990(3):170-174.
- [46] 刘博君,李明,张鹏. 海南猕猴的出生与成长[J]. 森林与人类,2016(07):130-135.
- [47] Ilham K. Status of urban populations of the long-tailed macaque in West Sumatra, Indonesia[J]. Primates; journal of primatology,2016,56:1-11.
- [48] Altmann J. Observational Study of Behavior; Sampling Methods[J]. Behaviour,1974(49):227-267.
- [49] Maestripietri D. Mother-infant relationships in three species of macaques (*Macaca mulatta*, *M. nemestrina*, *M. arctoides*). I. Development of the mother-infant relationship in the first three months[J]. Behaviour,1994(131):75-96.
- [50] Wolfheim J II, Jensen G D, Bobbitt R A. Effects of Group Environment on the Mother-Infant Relationship in Pigtail Monkeys (*Macaca nemestrina*) 1[J]. Primates,1970(11):119-124.
- [51] De Lathouwers M, Van Elsacker L. Comparing maternal styles in bonobos (*Pan paniscus*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*) [J]. American Journal of Primatology,2004,64(4):411-23.
- [52] Lycett J E, Henzi S P, Barrett L. Maternal investment in mountain baboons and the hypothesis of reduced care[J]. Behavioral Ecology & Sociobiology,1998,42(1):49-56.
- [53] Marc D fairbanks. Mother-offspring conflict in vervet monkeys; variation in response to ecological conditions[J]. Animal Behaviour,1988(36):802-813.
- [54] NAKA MTCII M, CHIO F, MINAMI T. Mother-infant Interactions of Wild-born, Individually-caged Cynomolgus Monkeys[J]. Primates,1990,31(2):213-224.
- [55] Gould L. The Social Development of Free-Ranging Infant Lemur catta at Berenty Reserve, Madagascar[J]. International Journal of Primatology,1990,11(4):297-318.
- [56] Schino G, Amato F R D, Troisi A. Mother-infant relationships in Japanese macaques; sources of inter-individual variation[J]. Animal Behavior,1995,49(1):151-158.

Cross-species Comparison of Maternal Style in Non-human Primates

Zhang Peng^a, Zhu Yixiao^b

(a. Department of Anthropology; b. School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: Maternal style is directly related to the chance of animals' reproductive success and infants' surviving, which makes mother-infant interaction important in studies. Nonhuman primates have a long immaturity period. Their maternal style may be effected by food habit, social structure or ecological environment. From July 2015 to August 2016, we followed 16 mother-infant dyads in 4 different species of non-human primates in 2 subfamily(*Cercopithecine* and *Colobine*), and collected 74 h of focal sampling data. The results show that maternal style in *Cercopithecine* species is obvious different from that in *Colobine* species. However, both protection and conflict level between different species did not influence their maternal style. Social rank did not influence it as well. Our study offers support for the parent investment theory in mother-offspring conflicts.

Keywords: primates; parent-offspring relationship; cross-species comparison; maternal style

[责任编辑 王凤产]