

藏猴替代父母行为

邓紫云 赵其昆

(中国科学院昆明动物研究所, 昆明 650223)

摘 要

在温暖季节, 峨眉山藏猴 (*Macaca thibetana*) 部分依赖游人食物, 可以作近距离观察。用点取样和焦点动物取样法, 其替代父母行为 (alloparenting) 数据收集于 1987 年出生季节的后半期 (3-6 月)。在 23 周内, 婴猴有 10.5% 的时间受到替代父母、主要是成年雄性的照料。其中, 7.3% 的时间与成年雄性在一起, 1.9% 与非母亲成年雌性, 1.3% 与少年猴在一起。雄性较雌性更经常地照料 (care), 探查 (inspecting), 拉回 (retrieving), 排斥 (rejecting) 婴猴; 他们一般只与雄性婴猴玩耍 (play)。雌性对新生儿兴趣更浓, 较早出现探查婴猴的行为。少年猴经常与婴猴玩耍, 但其它相互作用较少。替代父母行为可能被选择来补偿母亲在恶劣觅食条件下对子女的高投入。对婴猴的性“歧视”很可能源于母亲对女儿的照料多于儿子, 和对雄婴勃起阴茎的“逗乐”反应。

关键词 *Macaca thibetana*, 替代父母行为, 性“歧视”

1 介 绍

除母婴之间的联系外, 猴群内其他成员与婴儿也有多方面的相互作用 (Hendy-Neely *et al.*, 1977)。这些相互作用既有友好的 (例如: 搂抱, 贴近, 梳理, 玩耍, 趋近, 探查, 保护, 食物分享), 也有看上去是敌意的 (例如: 惩罚, 移开, 离去)。然而, 无论是雄性还是雌性, 一般对同种的幼体都较为容忍, 尤其是对婴猴 (Alley, 1980)。

替代父母行为 (Alloparenting), 出现于大约一半的旧大陆猴中。对大多数种类而言, 它的存在使亲族选择 (kin selection) 和性选择 (sexual selection) 这两个解释灵长类社会行为的有效工具的使用遇到了挑战 (Whitten, 1987); 为此, 有些学者为之提出了若干可能的功能假设 (McKenna, 1987): (1) 练习做母亲 (对少年雌性而言); (2) 让母亲能更有效地觅食 (给予她暂时的灵活性), 并降低其能耗; (3) 群内成员通过关照他人的婴猴而建立或加强其间的社会纽带; (4) 增加孤儿存活的机会; (5) 加速婴猴的社会化过程。可是, 既然替代父母行为具有以上的功能, 为什么只是部分的灵长类动物表现这种行为? 这显然是一个有待回答的问题。

在猕猴属 19 个种中, 有关的报道只有叟猴 (*Macaca sylvanus*) 婴儿在出生后的第二

三月内受到非母亲个体、主要是雄性的一定程度的照料 (Fa, 1986; Whitten, 1987)。

本文提供藏猴替代父母行为的、可比较的数据, 并在该种群的生态研究基础上 (Zhao *et al.*, 1989, 1991; Zhao, 1994), 参照叟猴的有关资料, 讨论猕猴属动物中该行为产生或存在的生态环境。如所周知, 生态参量影响社会行为表达是当代灵长类学研究的、极待加强的薄弱层面 (Fa, 1991)。

2 材 料 和 方 法

峨眉山藏猴婴猴与群内非母亲成员之间的相互作用数据收集于 1987 年出生季节的后半期 (3—6 月) 的 B 和 D 两个群。在温暖季节时, 峨眉山猴群部分依赖游客食物。该种群实际上与人处在“半共生”状态, 可以作近距离观察。研究地点位于峨眉山东北坡海拔 1 500—2 100 米 (东经 103° 21', 北纬 29° 33') 处, 属亚热带—暖温带过渡类型气候, 一年中约有 4 个月为冰雪覆盖。海拔 2 100 米处 1 月份的年平均气温为-1.3℃。除秋季外, 该藏猴栖息地缺乏果实 (Zhao *et al.*, 1989, 1991)。

非母亲个体分为 3 个年龄-性别类别: 成年和亚成年雄性, 成年雌性和少年, 即 1—5 岁的雌雄个体 (Zhao *et al.*, 1988a)。表 1 给出了观察期间, B 和 D 研究猴群的年龄-性别构成数据。

表 1 研究猴群在取样期间 (1987 年出生季节) 的群构成

Composition of study groups in the sampling period between March to June, 1987

年龄性别分类	成年、亚成年雄性	成年雌性	少年	雄 婴	雌 婴
B 群	6	8	16	4	2
D 群	10	20	33	4	7

每周每只婴猴至少观察 65 分钟, 依据猴群在路上活动的时间, 观察最早在 8:00 开始, 最晚于 17:00 结束。婴猴与非母成员的相互作用类型区分为状态行为和事件行为:

2.1 状态行为

(1) 照料 (care): 包括①在怀中 (in lap) ——将婴猴抱在怀中;②接触 (contact)——与婴猴身体发生身体接触;③空间接近 (in proximity)——在 0.5 米内, 但无身体接触。

(2) 玩耍 (play): 与婴猴作追逐、推拉、扭打和吻咬等无声的, 没有即时后果的社会相互作用。

2.2 事件行为

(1) 探查 (inspection): 查看、嗅或舔婴猴外阴, 或者嗅婴猴的脸、身体其他部位。雄猴常将 3 周龄以上的婴猴, 特别是雄婴, 倒抱在怀中, 探查其外阴。

(2) 拉回 (retrieval): 走近婴猴, 或在与婴猴靠近的情况下, 主动将后者拉近, 多数情况下怀抱之。

(3) 排斥 (rejection): 与拉回相反, 即以推开、威胁等方式阻止婴猴与行为者发生接触。

采用 Altmann (1974) 所描述的方法收集上列行为数据。5 分钟焦点动物取样 (Focal-animal sampling) 用于事件行为。同时, 每个焦点动物取样的时间被分成 5 个 1 分钟间隔, 以每个间隔刚开始的 2—3 秒钟作为点取样 (Point-sampling) 时间, 记录状态行为。每完成一个焦点动物取样, 就按婴猴年龄性别大致平衡的原则, 确定下一只焦点婴猴, 并开始取样。必要时借助望远镜分辨细节。

用于数据处理的焦点动物为雄婴 (infant male) 3 只, 雌婴 (infant female) 3 只 (表 2)。按以下公式计算状态行为百分率 (P) 和事件行为发生频率 (F):

$$P_x = \frac{n}{N} \times 100 (\%) \quad \text{其中, } n \text{ 为 } N \text{ 次点取样中记录到的行为 } x \text{ 的次数 (Kumar et al., 1981)}.$$

$$F_y = \frac{n}{T} \times 12 \text{ (次/小时, scores/hr.)} \quad \text{其中, } n \text{ 为 } T \text{ 次焦点动物取样中记录到行为 } y \text{ 的次数 (Deng et al., 1991)}.$$

表 2 焦点婴猴及相关的统计样本

Focal infants and their sample size for data processing

婴 猴	B1f	B2m	B3f	B4m	B5m	D6f	合 计
取样年龄 (周)	4—19	9—23	9—23	5—19	1—6	1—6	
1 分钟点取样数	1052	977	982	1081	483	900	5475
5 分钟焦点动物取样数	210	195	196	216	97	180	1094

* B,D——猴群代码; 1-6——婴猴; f——雌婴; m——雄婴。

3 结 果

3.1 照料和玩耍

婴猴出生后的第 1 周, 母亲细心地、排他性地照料新生婴儿。第 2 周开始, 这种照料逐渐减少; 群体其他成员的照料行为出现。

23 周龄内婴猴有 7.3% 由成年—亚成年雄性 (M) 照料, 1.9% 由非母亲的其它成年雌性 (F) 照料, 1.3% 由少年 (J) 照料 (图 1)。雄猴对婴猴的照料显著地多于雌猴和少年猴 (M-F $t=6.49$, $p<0.001$; M-J $t=5.66$, $p<0.001$)。婴猴有 2.3% 的时间与少年猴玩耍, 0.1% 的时间与成年雄性玩耍。未观察到它们与非母亲雌性的玩耍 (图 1)。在非母亲照料时间里, 婴猴独自活动和与其它婴猴进行主要是玩耍的社会活动占 27.6%。

另一方面, 雄婴受到成年猴的照料比雌婴多 (来自成年雄性的照料: $t=2.90$, $p<0.01$; 来自成年雌性的照料: $t=1.94$, $p<0.05$), 而且只观察到雄婴与成年猴之间的玩耍。婴猴从少年猴那里得到的照料无性别差异 ($t=0.46$, $p>0.05$)。

少年雌猴对婴猴的兴趣多于少年雄猴: 前者有时坐在正为婴猴哺乳或者理毛的母亲身边, 力图与婴猴接触、或为婴猴理毛, 好奇地看着婴猴; 后者则少有此种表现。这些坐在母亲身边的少年雌猴, 通常是前者的女儿。一只 A 组 4 岁的年轻雌猴甚至抱着一只死婴 5 小时以上。

3.2 探查

成年雄性、成年雌性，甚至少年猴对雄婴的探查显著多于对雌婴的探查 ($p < 0.05$, t 分别为 4.06, 2.83, 2.08)。事实上，成年雄性对雄婴的探查较之对雌婴开始早而结束晚，成年雌性则结束晚，而少年几乎只有对雄婴的探查 (图 2)。

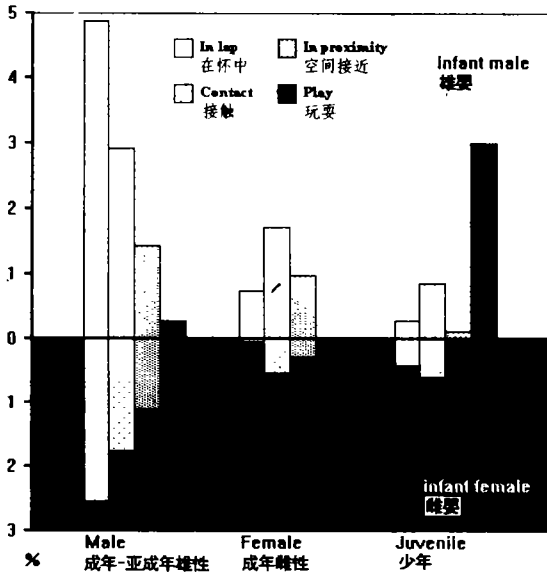


图 1 藏猴婴儿 23 周龄内接受非母亲成员照料及与之玩耍的时间百分率
Mean percents of infant's time spent in being cared by and play with non-mother members during the first 23 weeks of life

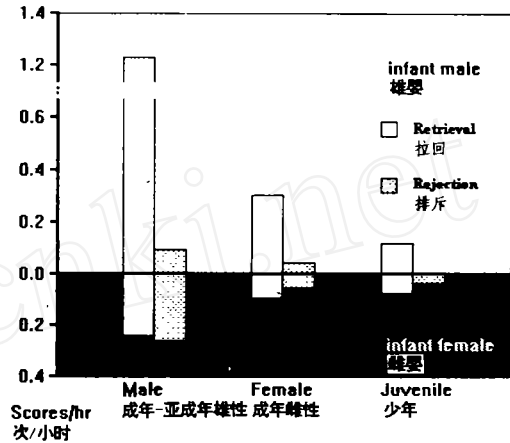


图 3 藏猴婴儿 23 周龄内接受非母亲成员拉回和排斥的发生频率
Mean rates of retrievals and rejections received by infants from non-mother members during the first 23 weeks of life

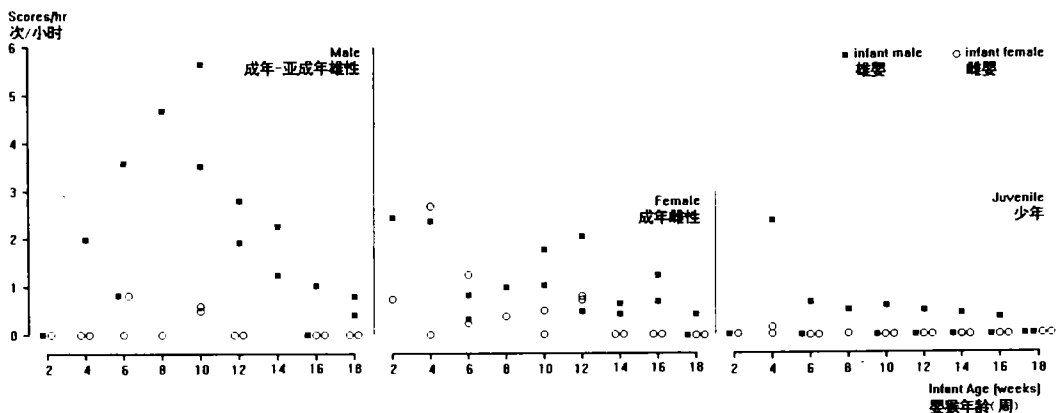


图 2 藏猴婴儿接受非母亲成员探查的发生频率
Mean rates of inspection performed by non-mother members towards infants

值得注意的是, 508 次成年雄性探查行为中, 有 47 次是雄猴-婴儿-雄猴的三边相互作用。其中, 有 89% 涉及雄婴, 11% 涉及雌婴。在成年雌性的 586 次探查行为, 只观察到两次雌猴-婴儿-雌猴三边相互作用。

3.3 拉回和排斥

拉回婴儿行为发生较早, 与照料行为大致同步。排斥行为在婴猴 11 周龄以后才出现, 而且发生率很低。和照料一样, 婴猴所接受的拉回和排斥以来自成年雄性的为最多, 成年雌性其次, 少年最少; 而雄婴接受的拉回多于雌婴而排斥少于雌婴 (图 3)。

4 讨 论

婴猴在 10.5% 的时间里接受替代父母, 主要是成年雄性的照料。相似水平的雄性照料, 在猕猴属中仅叟猴一种有过报道 (Fa, 1986; Whitten, 1987)。考虑到:

(1) 这两个种有完全不同交配系统和父亲确认水平, 即叟猴雌性在发情期每天要与群内多数的雄猴交配 (Taub, 1980), 而藏猴群中 90% 以上的交配由约占 1/3 比例的年轻成年雄猴完成 (Zhao, 1994);

(2) 两个种都有强的叶食和地栖倾向 (叟猴: Menard 1985; 藏猴: Zhao *et al.*, 1991), 并因此而具有最大的猕猴属动物体重 (叟猴: Fa, 1986; Harvey *et al.*, 1987; 藏猴: Zhao *et al.*, 1988a; Zhao, 1994);

(3) 两个种的栖息地都有漫长而多雪的冬季 (叟猴: Taub, 1978; 藏猴: Zhao *et al.*, 1989), 繁殖是季节性的, 即婴儿出生的峰值时间落在春天, 半数的生产发生在冬季和早春 (叟猴: Taub, 1978; Fa, 1986; 藏猴: Zhao *et al.*, 1988b);

(4) 越冬时, 主要由于父母对子女投入量的差异, 藏猴成年雌性体重下降达 32%, 成年雄性为 13% (Zhao, 1994), 叟猴尚无有关报道。

替代父母行为很可能是对特定生态-生理环境的行为适应。在所观测到的藏猴雌雄体质差异条件下, 以雄性照料为主的相对高强度替代父母行为很可能被选择来减少一些母亲的拖累, 最终以增加婴儿成活率的方式确保繁殖成功。

至此, 我们比较充分地阐述了替代父母行为的生态适应方面。在 McKenna (1987) 所提到的其他功能假设中, 练习做母亲 (少年雌猴) 一说应加以肯定; 以婴儿为媒介建立和加强群内成员, 特别是雄性与雄性, 雄性与雌性间的社会纽带的方面将另文阐述; 很明显, 以雄性为主的替代母亲照料不能直接增加藏猴孤儿的生存机会 (无奶可供); 关于替代父母行为在加速婴儿社会化进程的假设或许要由实验研究才能证实。

本研究的另一个发现是非母亲成员对婴猴的性“歧视”。考虑到母亲对女儿照料较多 (Deng *et al.*, 1991), 因此雄婴离开母亲的时间也较多, 与非母亲成员在一起的机会增加, 此种性“歧视”有其社会因素。另一方面, 阴部探查是婴猴-非母亲成员相互作用的基本要素之一, 雄婴勃起的阴茎很可能引发“逗乐”反应 (“cute” response, McKenna, 1987), 即“歧视”有其生物因素。这种阴部探查中的性“歧视”也见于其它猕猴属动物, 如短尾猴 (*Macaca arctoides*) 的雄婴从成年雄猴那里接受的阴部摆弄远远多于雌婴 (Estrada *et al.*, 1977); 帽猴 (*Macaca radiata*) 雄婴接受母亲阴部探查明显多于雌婴

(Rosenblum *et al.*, 1982)。成年个体的此类偏好在婴猴行为性二型发展方面可能有重要作用 (Rosenblum *et al.*, 1982; Eaton *et al.*, 1985)。

由于拉回和排斥行为样本偏小,可能存在的性“歧视”未能统计出来。前者的照料、保护性质显而易见;后者则是鼓励婴猴独立活动、加速其社会化进程的一种手段。

感谢 本工作为中国科学院青年基金资助项目。野外观察得到峨眉山管理局和仙峰寺的大力支持,谨此致谢。

参 考 文 献

- Alley T R. 1980. Infantile colouration as an elicitor of caretaking behaviour on old world primates. *Primates*, 21(3):416-429.
- Altmann J. 1974. Observational study of behaviour sampling methods. *Behaviour*, 49:227-267.
- Deng Z Y, Zhao Q K. 1991. Early mother infant relationships of *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China. *Primates*, 32(2): 197-205.
- Eaton G G, Johnson D F, Glick B B. *et al.* 1985. Development in Japanese macaques (*Macaca fuscata*): Sexually dimorphic behaviour during the first year of life. *Primates*, 26(3):238-248.
- Estrada A, Sandoval J M. 1977. Social relations in a free-ranging troop of stump-tail macaques (*Macaca arctoides*): Male-care behavior I. *Primates*, 18(4):793-813.
- Fa J E. 1986. Use of time and resources by provisioned troops of monkeys. In: Szalay FS ed. *Contributions to Primatology*. Vol.23. Karger: Basel, 1-377.
- Fa J E. 1991. Provisioning of Barbary macaques on the Rock of Gibraltar. In: Box HO ed. *Primate Responses to Environmental Change*. London: Chapman and Hall, 137-154.
- Harvey P H, Martin R D, Clutton-Brock T H. 1987. Life histories in comparative perspective. In: Smuts B B *et al.* eds. *Primate Societies*. Chap. 16. Chicago: The University of Chicago, 181-196.
- Hendy-Neely H, Rhine R J. 1977. Social development of stump-tail macaques (*Macaca arctoides*): Momentary touching and other interactions with adult males during the infants' first 60 days of life. *Primates*, 18(3):589-600.
- Kumar A, Kurup G U. 1981. Infant development in the lion-tailed macaque, *Macaca silenus* (Linnaeus): The first eight weeks. *Primates*, 22(4):512-522.
- Menard N. 1985. Le regime alimentaire de *Macaca sylvanus* dans differents habitats d'algerie: I. —Regime en chenaie decidue. *Revue D'Ecologie (Terre et al'Vie)*, 40:451-466.
- McKenna J J. 1987. Parental supplements and surrogates among primates: Cross-species and cross-cultural comparisons. In: Lancaster J *et al.* eds. *Parenting Across the Life Span: Biosocial Dimensions*. New York: Aldine De Gruyter, 143-184.
- Rosenblum LA, Kaufman IC. 1982. Laboratory observations of early mother-infant relations in pigtail and bonnet macaques. In: Altmann SA ed. *Social Communication among the Primates*. Chicago: The University of Chicago, 33-42.
- Taub D M. 1978. Aspects of the biology of the wild Barbary macaque (Primates, Cercopithecinae, *Macaca sylvanus* L. 1758): Biogeography, the mating system, and male-infant associations. Ph.D. diss., The University of California.

Davis.

- Taub D M. 1980. Female choice and mating strategies among wild Barbary macaques (*Macaca sylvanus* L.). In: Linburg D G ed. *The Macaques: Studies in Ecology, Behavior and Evolution*. New York: Van Nostrand Reinhold, 287–344.
- Whitten P L. 1987. Infants and adult males. In: Smuts B B *et al.* eds. *Primate Societies*. Chicago: The University of Chicago, 343–357.
- Zhao Q K, Deng Z Y. 1988a. *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China: I. A cross-sectional study of growth and development. *Am J Primatol*, 16(3):251–260.
- Zhao Q K, Deng Z Y. 1988b. *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China: II. Birth seasonality. *Am J Primatol*, 16(3):261–268.
- Zhao Q K, Xu J M, Deng Z Y. 1989. Climate, vegetation and topography of the slope habitat of *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China. *Zool Res*, 10(Sup.): 91–100.
- Zhao Q K, Deng Z Y, Xu J M. 1991. Natural foods and their ecological implications for *Macaca thibetana* at Mount Emei, China. *Folia Primatol*, 57(1):1–15.
- Zhao Q K. 1994. Seasonal changes in body weight of *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China. *Am J Primatol*, 32(3):223–226.

ALLOPARENTING FOR NEWBORNS OF *MACACA THIBETANA*

Deng Ziyun Zhao Qikun

(*Kunming Institute of Zoology, Academia Sinica, Kunming, Yunnan 650223*)

Abstract

Alloparenting in Tibetan macaques was studied with point and focal animal sampling methods in the second half of the 1987 birth season (between March and June). The groups were provisioned by tourists in warm seasons and might be observed closely. Within the first 23 weeks, infants were caretaken by alloparents for 10.5% of their time (7.3% with adult males, 1.9% with non-mother adult females, and 1.3% with juveniles), mainly by adult males. In comparison with the females, males involved more often in caretaking, inspecting, retrieving and rejecting infants. They played only with male infants. Females showed more curiosity to newborns and inspected them earlier. Juveniles played with infants most often, but involved in other interactions least often. The intensive alloparenting may be selected to compensate the mother's high investment to offspring under poor foraging condition. The "sexual discrimination" to infants may be traced to mothers' greater care for daughters than for sons and the "cute" responses to the erecting penis of male infants.

Key words *Macaca thibetana*, Alloparenting, Sexual discrimination