

云岭保护区拉沙山滇金丝猴断奶与照料行为

陈明真^{①②} 和育超^{③④} 陈尧^③ 李延鹏^{②④⑤⑥}
黄志旁^{②④⑤⑥*} 崔亮伟^{①④*} 肖文^{②④⑤⑥}

① 西南林业大学 云南省高校极小种群野生动物保育重点实验室 昆明 650224; ② 大理大学东喜玛拉雅研究院 大理 671003;
③ 云岭省级自然保护区管护局 怒江 671400; ④ 中国三江并流区域生物多样性协同创新中心 大理 671003; ⑤ 大理大学
三江并流区域生物多样性保护与利用云南省创新团队 大理 671003; ⑥ 国际生物多样性与灵长类保护中心 大理 671003

摘要: 灵长类婴幼儿断奶是个体生命的重要过程, 即标志着婴幼儿能独立获取营养, 也体现雌性繁殖调控和特定环境下物种断奶行为的适应机制。为了解滇金丝猴 (*Rhinopithecus bieti*) 婴幼儿断奶过程及影响因素, 于 2008 年 5 月至 2010 年 4 月, 以云岭省级自然保护区拉沙山滇金丝猴种群为研究对象, 采用 10 min 间隔的瞬时扫描取样法, 收集了拉沙山猴群 1~26 月龄婴幼儿猴的活动时间分配, 及成年个体对婴幼儿猴的照料 (携带和空间距离) 数据, 并依据婴幼儿猴行为发育和成年个体照料来判定断奶时间节点。活动时间分配中, 婴幼儿猴 1~12 月龄期间, 成年雌性身体接触照料平均时间为 49.59% (携带为 47.07%), 婴幼儿猴取食时间为 8.45%, 给其他个体理毛时间为 0.09%; 13~17 月龄, 成年雌性接触照料婴幼儿猴时间为 19.62% (携带为 4.74%), 而婴幼儿猴取食时间为 22.06%, 给其他个体理毛时间为 0.96%; 18~26 月龄, 成年雌性接触照料婴幼儿猴时间为 17.18% (携带为 0.82%), 而婴幼儿猴取食时间为 38.48%, 给其他个体理毛时间为 1.39%。基于婴幼儿猴行为发育和成年雌性照料减少判断婴幼儿猴自 13 月龄开始断奶, 17 月龄结束; 断奶期处于主要食物丰富度和可获得性高的季节, 利于提高婴幼儿猴成活率和成年雌性身体恢复。因此, 拉沙山滇金丝猴婴幼儿猴断奶主要受成年雌性照料与食物可获得性的调控。

关键词: 滇金丝猴; 断奶行为; 父母照料; 拉沙山

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2021) 03-321-09

Weaning Behavior and Parental Care of Black Snub-nosed Monkeys (*Rhinopithecus bieti*) at Mt. Lasha, Yunling Reserve

CHEN Ming-Zhen^{①②} HE Yu-Chao^{③④} CHEN Yao^③ LI Yan-Peng^{②④⑤⑥}
HUANG Zhi-Pang^{②④⑤⑥*} CUI Liang-Wei^{①④*} XIAO Wen^{②④⑤⑥}

① Faculty of Biodiversity Conservation and Utilization, Key Laboratory of Extremely Small Populations of Wildlife in Yunnan, Southwest Forestry University, Kunming 650224; ② Institute of Eastern-Himalaya Biodiversity Research, Dali University, Dali 671003;

基金项目 第二次青藏高原综合科学考察项目 (No. 2019QZKK0402), 国家自然科学基金项目 (No. 31860164, 31860168, 31772474, 32070456), 物种多样性类遗产地监测保护示范项目 (No. 2016YFC0503304), 云南省高层次人才培养支持计划 (No. YNWR-CYJS-2018-052), 生态环境部“生物多样性调查、观测评估”项目 (No. 2019-2-10);

* 通讯作者, E-mail: huangzp@eastern-himalaya.cn, cuilw@eastern-himalaya.cn;

第一作者简介 陈明真, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物行为生态学和保护生物学; E-mail: chenmzh@eastern-himalaya.cn.

收稿日期: 2020-10-11, 修回日期: 2020-12-30 DOI: 10.13859/j.cjz.202103001

- ③ *Yunling Provincial Nature Reserve Management and Protection Bureau, Nujiang* 671400; ④ *Collaborative Innovation Center for Biodiversity and Conservation in the Three Parallel Rivers Region of China, Dali* 671003; ⑤ *The provincial innovation team of biodiversity conservation and utility of the three parallel Rivers region from Dali University, Dali* 671003; ⑥ *International Centre of Biodiversity and Primates Conservation, Dali* 671003, China

Abstract: The process of weaning in primates means that infants start acquiring nutrition independently, it also reflects the regulation of female reproduction and the adaptive mechanism of weaning behavior under specific environmental conditions. To understand the weaning process and their influencing factors in Black Snub-nosed Monkey (*Rhinopithecus bieti*) infants, we observed a group of infants aged 1 to 26 months living in Mt. Lasha, within Yunling Provincial Nature Reserve, Lanping, Yunnan, China, from May 2008 to April 2010. Using the 10-minutes scan sampling method, we analyzed the behavioral development of the infants monkeys as indicated by their activity time distribution and parental care (body contact and distance), and determined the weaning process pattern. During the first 12 months of age, infants were in physical contact with adult females for almost half of the daytime (49.59%), mostly being carried (47.07%). The feeding time of was 8.45%, and the grooming time for other individuals was 0.09%. Between 13 to 17 months of age, the average time of parental care (physical contact) by adult females decreased to 19.62% (carrying 4.74%), while feeding time more than doubled (22.06%), and grooming time for other individuals increased slightly (0.96%). Between 18 to 26 months, infants spent less time in direct contact with adult females (17.18%, carrying 0.82%), while feeding and grooming with other individuals kept increasing (38.48% and 1.39%, respectively). Based on behavioral development of infants and adult females' care decreased, we determined that the weaning process of *R. bieti* infants happened between their 13th and 17th months of age. This period corresponded with the season where high-quality food was available, favorizing the adaptation and survival of the newly independent infants, as well as boosting the recovery of mothers to support the next generation. These findings suggest that the weaning of *R. bieti* infants is mainly regulated by adult females' care and food availability.

Key words: *Rhinopithecus bieti*; Weaning behavior; Parental care; Mt. Lasha

断奶是哺乳类动物生活史上的重要历程, 体现特定环境条件下雌性繁殖调控的行为适应 (Trivers 1972, Lee 1996, Kennedy 2005)。非人灵长类断奶表现为母亲与婴幼儿的利益冲突: 母亲为保证当下后代成活率及自身繁殖力, 同时不影响其繁殖更多子代, 而减少对婴幼儿抚育投入和照料, 选择合适断奶时机以提高繁殖率 (Eckardt et al. 2016)。因此, 断奶行为研究有利于理解非人灵长类雌性平衡短期和长期投入的繁殖策略, 及其对栖息环境的适应策略 (Lee 1996, Eckardt et al. 2016), 最终服务珍稀濒危动物的保护管理 (Zhao et al. 2008)。

非人灵长类断奶受到生态环境及其母亲社

会和生理属性等因素影响。首先, 栖息地食物供应和质量决定断奶时间。食物丰富时会促进性激素分泌, 促使成年雌性断奶和再发情, 从而缩短生育间隔 (Mori et al. 1997)。笼养或食物充足的黄狒狒 (*Papio cynocephalus*) 婴幼儿体重增长率高于野生种群, 婴幼儿的断奶年龄小于野生种群 (Lee et al. 1991)。栖息地质量对不同物种婴幼儿断奶时间的影响不同 (Reznick et al. 2002)。栖息地质量差时, 恒河猴 (*Macaca mulatta*) 婴幼儿提前断奶 (Lee 1984), 而南非查卡玛狒狒 (*P. cynocephalus ursinus*) 延迟断奶 (Lycett et al. 1998)。其次, 成年雌性的繁殖调控通过母婴关系影响婴幼儿断奶。在非人灵

长类动物中, 母亲是后代的主要照料者, 母婴关系是最重要的社会关系之一 (Poirier 1968)。母亲的照料和拒绝行为会影响婴幼儿发育、断奶和社会交往, 甚至影响婴幼儿存活率 (Hrdy 1999)。峨眉山藏酋猴 (*M. thibetana*) 母猴给 1 周龄婴幼儿哺乳时间高达 89.7%, 随后逐渐减少; 在婴幼儿 11 周龄, 母猴出现拒绝哺乳行为且频率随时间逐渐增加, 同时减少母婴接触, 促使婴幼儿独立 (Deng et al. 1991)。最后, 非人灵长类断奶还受到成年雌性生理状况和社会等级影响。如经产日本猕猴 (*M. fuscata*) 和恒河猴成年雌性乳汁分泌能力 (数量和质量) 较强, 其婴幼儿断奶时间早于初产雌性婴幼儿断奶时间 (Tanaka 1997, Hinde et al. 2009)。高龄北豚尾猕猴 (*M. leonina*) 成年雌性哺乳期耗能较多, 推迟了婴幼儿断奶时间, 使生育间隔时间变长 (Maninger et al. 2000)。高等级雌性长尾猴 (*Cercopithecus aethiops*) 个体能够优先获得食物, 其婴幼儿比低等级雌性的婴幼儿断奶早 (Whitten 1983)。

能量胁迫假说认为, 在极端低温和食物短缺等高能量压力时期, 当成年雌性照料婴幼儿的压力过大时, 会促使成年雄性给婴幼儿提供更多的照料 (Hrdy 1976, Xiang et al. 2010)。成年雄性照料有直接和间接形式。直接照料包括成年雄性对婴幼儿的携带、近距、理毛、分享食物、玩耍和斗争帮助等行为。间接照料指成年雄性发出的用来消除外界侵犯、保护资源和改善成年雌性孕期或哺乳期状况等行为 (Li et al. 2020)。成年雄性照料可以分担成年雌性的照料压力, 增加成年雌性获取能量的机会, 从而提高繁殖成功率 (Xiang et al. 2009)。

滇金丝猴 (*Rhinopithecus bieti*) 又称黑白仰鼻猴, 隶属于灵长目 (Primates) 猴科 (Cercopithecidae) 疣猴亚科 (Colobinae) 仰鼻猴属, 为我国特有物种, 仅分布于金沙江和澜沧江之间狭长的云岭山系, 北至西藏芒康红拉雪山, 南至云南大理云龙县天池 (Xiao et al. 2003)。研究发现, 笼养滇金丝猴婴幼儿自 6

月龄开始断奶 (邹如金等 1999), 半投食群滇金丝猴婴幼儿自 8 月龄开始断奶。随婴幼儿月龄的增长, 母猴的哺乳、身体接触、理毛、携带等照料行为时间比例降低 (Li et al. 2013)。然而, 目前对滇金丝猴野生群婴幼儿断奶及影响因素关注较少。

本文利用行为学的常规观测方法, 在云岭省级自然保护区拉沙山对滇金丝猴婴幼儿断奶行为开展了研究, 依据婴幼儿行为和成年个体照料来判定断奶时间节点。鉴于成年雌性需要储备能量以恢复身体和新繁殖准备, 同时也要保证后代存活, 本研究预期断奶开始时间应发生在来年高质量食物可获得性高的季节。本文分析生物因素 (照料) 和非生物因素 (食物可获得性和质量) 对婴幼儿断奶的影响, 有助于理解野生滇金丝猴成年雌性照料行为动态和婴幼儿断奶的适应意义。

1 研究方法

1.1 研究区域与研究对象

研究地点位于云南省怒江州兰坪县云岭保护区拉沙山 (N 26°20', E 99°15'), 海拔 2 500 ~ 3 854 m。该区域降雨、温度和食物供应存在季节性变化。滇金丝猴的主食 (地衣和叶) 全年都可获得, 但在 7 和 8 月份最丰富。其喜食的芽、花和果实等高质量食物呈季节性波动, 3 ~ 5 月份为高峰期 (Huang et al. 2012)。根据滇金丝猴性别-年龄特征划分为成年雌性、成年雄性、青少年和婴幼儿 (Kirkpatrick et al. 1998)。猴群由 11 个一雄多雌单元和两个全雄单元组成, 共 100 只; 2009 年, 此猴群共有 24 只成年雌性, 其中 11 只分娩产子; 2010 年, 共有 27 只成年雌性, 其中 16 只分娩产子 (Huang et al. 2012)。滇金丝猴婴幼儿背部、头顶、前肢外侧、身体侧面和尾部毛色随生长发育而变化。刚出生时为白色, 1 岁后逐渐变为灰色, 最后变为黑色 (Huang et al. 2012); 根据毛色、体型和活动水平区分 1 ~ 26 月龄个体 (邹如金等 1999)。拉沙山滇金丝猴交配行为全年发生, 高

峰期为 8~10 月份；婴猴出生具有明显的季节性，高峰期为 2 月中旬至 4 月上旬，平均出生期为 3 月 14 日，出生间隔 2 年 (Huang et al. 2012)。

1.2 数据采集

采用 10 min 间隔的瞬时扫描取样法记录婴猴的取食、休息、移动、玩耍、给其他个体理毛行为以及成年个体对婴猴的照料行为。照料行为包括携带、理毛和与婴猴的空间距离，并以这 3 种照料行为作为衡量成年个体照料强度的指标。将成年个体与婴猴的空间距离分为身体接触（携带和怀抱）和非身体接触，后者包括距离小于等于 1 m、大于 1 m 且小于等于 3 m 和大于 3 m 且小于等于 5 m。将婴猴平均出生日期 3 月份计为 1 月龄，到次年 2 月为 12 月龄，依此类推 (Huang et al. 2012)。根据婴猴取食、给其他个体理毛和成年个体照料行为判定断奶开始和结束时间 (Rajpurohit et al. 1991)。

1.3 数据分析

运用 SPSS 20.0 软件，描述统计分析婴猴取食、休息、移动、玩耍、给其他个体理毛和其他被照料行为在 1~26 月龄的时间比例，表述为平均值 ± 标准差。采用 Pearson

correlation 分析检验滇金丝猴婴猴各种行为时间比例与其月龄的相关性。

2 结果

2.1 婴猴行为发育

拉沙山滇金丝猴 1~26 月龄婴猴取食时间比例平均为 $21.46\% \pm 0.16\%$ ，随月龄增加而增加 ($r = 0.91, n = 26, P < 0.01$)。自 2 月龄，婴猴尝试探索树枝和叶子，随后开始取食少量嫩叶和芽。17 月龄时，取食时间为 16.60%。婴猴休息时间比例平均为 $12.39\% \pm 0.09\%$ ，随月龄增加而增加 ($r = 0.85, n = 26, P < 0.01$)。1~12 月龄，休息时间月均比例为 $4.01\% \pm 0.02\%$ ，其后快速增加，在 15 月龄时达到最高峰 24.10%，17 月龄后在 20% 上下波动。9 月龄婴猴出现给其他个体理毛行为。婴猴给其他个体理毛平均时间为 $0.07\% \pm 0.01\%$ ，随月龄增加而增加 ($r = 0.78, n = 26, P < 0.01$)。13~17 月龄，给其他个体理毛时间月均比例为 $0.96\% \pm 0.01\%$ ，18~26 月龄月均比例为 $1.39\% \pm 0.01\%$ 。1~26 月龄婴猴移动时间均值为 $30.34\% \pm 0.13\%$ ，不受月龄影响 ($r = 0.27, n = 26, P > 0.05$)。婴猴玩耍行为也不受月龄影响 ($r = -0.18, n = 26, P > 0.05$) (图 1)。

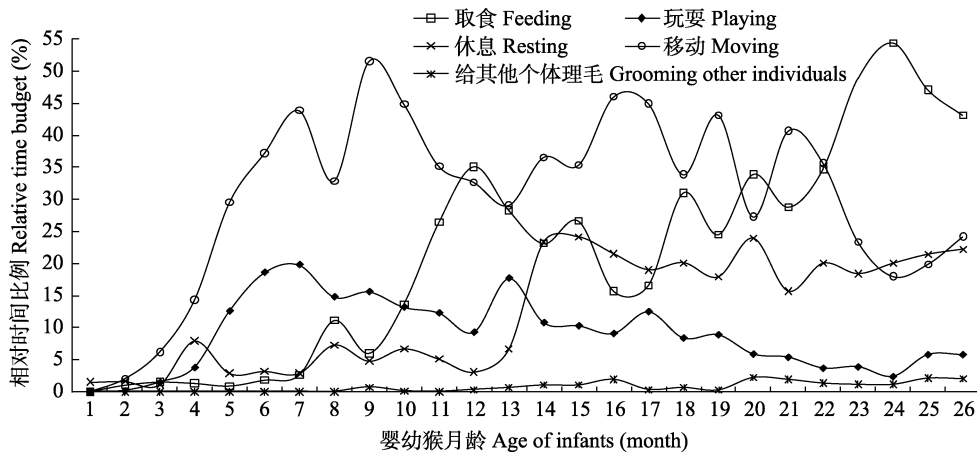


图 1 滇金丝猴婴猴取食、玩耍、休息、移动和给其他个体理毛时间比例变化

Fig. 1 Changes in percentage of time spent on feeding, playing, resting, moving and grooming other individuals of infants Black Snub-nosed Monkeys

2.2 成年雌性照料与婴幼儿猴断奶

随婴幼儿猴月龄增加, 成年雌性携带婴幼儿猴时间逐渐减少 ($r = -0.85$, $n = 26$, $P < 0.01$)。婴幼儿猴被携带月均时间, 1~12 月龄为 $47.07\% \pm 0.30\%$, 13~17 月龄为 $4.74\% \pm 0.06\%$, 18~26 月龄为 $0.82\% \pm 0.01\%$ 。3 月龄内婴幼儿猴主要由成年雌性携带 (大于 89.00%), 13 月龄为 16.10%, 其后降至 17 月龄的 3.10%, 最终低至 26 月龄的 0.20%。成年雌性给婴幼儿猴理毛时间随月龄增加而增加 ($r = 0.40$, $n = 26$, $P < 0.05$) (图 2)。

成年雌性与 1~3 月龄婴幼儿猴身体接触时间大于 80%。随月龄增加, 成年雌性与婴幼儿猴身体接触时间逐渐减少 ($r = -0.81$, $n = 26$, $P < 0.01$), 成年雌性与婴幼儿猴相距 1~3 m ($r = 0.57$, $n = 26$, $P < 0.01$) 和 3~5 m ($r = 0.66$, $n = 26$, $P < 0.01$) 的时间比例逐渐增加; 成年雌性与婴幼儿猴间无身体接触、相距小于 1 m 的时间比例与婴幼儿猴月龄无关 ($r = 0.01$, $n = 26$, $P > 0.05$) (图 3)。

拉沙山滇金丝猴成年雌性与 1~12 月龄婴幼儿猴身体接触照料时间约 50%, 13~17 月龄降为 20%, 18~26 月龄降至 17.18%。这三个时段婴幼儿猴取食时间和给其他个体理毛时间都逐

渐增加, 并趋于稳定, 取食分别为 8.45%、22.06%、38.48%, 给其他个体理毛分别为 0.09%、0.96%、1.39%。因此, 可判定拉沙山滇金丝猴婴幼儿猴 13 月龄开始断奶, 17 月龄结束, 13~17 月龄为断奶期。

2.3 成年雄性照料

1~3 月龄婴幼儿猴与成年雄性无身体接触, 且距离较远。成年雄性与婴幼儿猴间非身体接触距离小于等于 1 m 在 3 月龄时首次出现。随婴幼儿猴月龄增加, 成年雄性与婴幼儿猴间非身体接触距离在 1 m 内 ($r = 0.48$, $n = 26$, $P < 0.05$) 和 1~3 m ($r = 0.65$, $n = 26$, $P < 0.01$) 的时间比例增加。成年雄性与婴幼儿猴间非身体接触距离小于等于 1 m 的时间比例在 17 月龄时到达峰值 5.20% (图 4)。

3 讨论

拉沙山滇金丝猴婴幼儿猴断奶主要受成年雌性照料行为和食物可获得性的调控。因温度和降雨的季节性波动, 拉沙山滇金丝猴主要取食食物部位的可获得性和质量存在季节变化 (Huang et al. 2012)。婴幼儿猴 13 月龄时正处于 3 月份, 嫩芽和嫩叶软食物开始出现, 接着 4

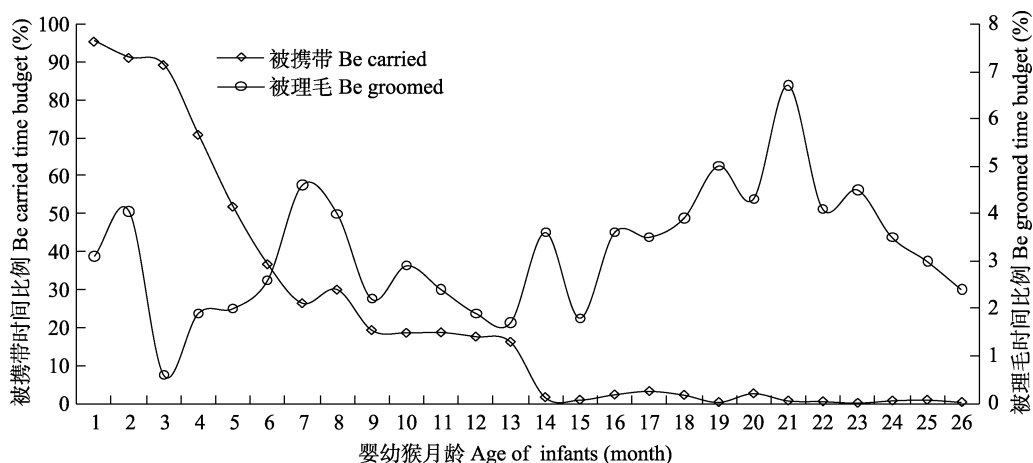


图 2 滇金丝猴婴幼儿猴被成年雌性携带或理毛时间比例变化

Fig. 2 Changes in percentage of time spent on being held or being groomed of infants Black Snub-nosed Monkeys by adult females

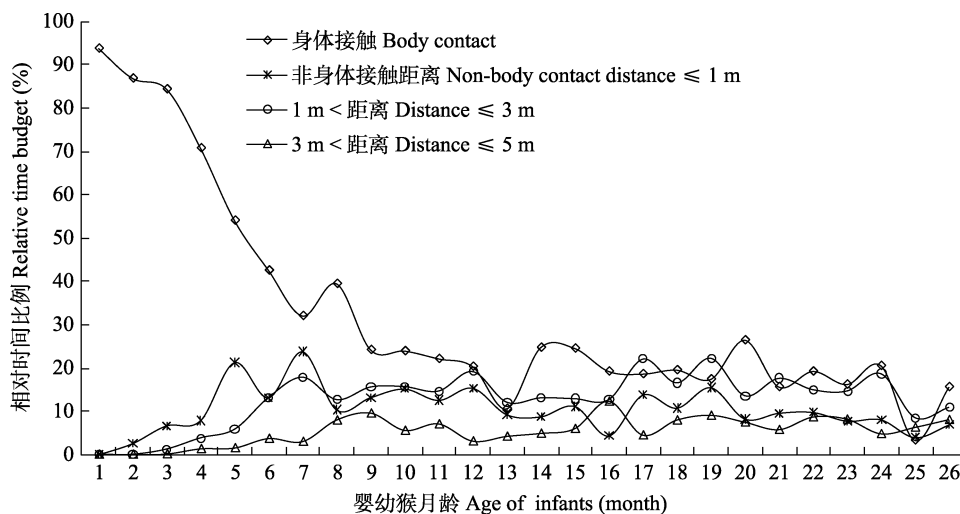


图 3 滇金丝猴婴幼儿与成年雌性间距离时间比例变化

Fig. 3 Changes in percentage of time spent to different distance between adult females and infants Black Snub-nosed Monkeys

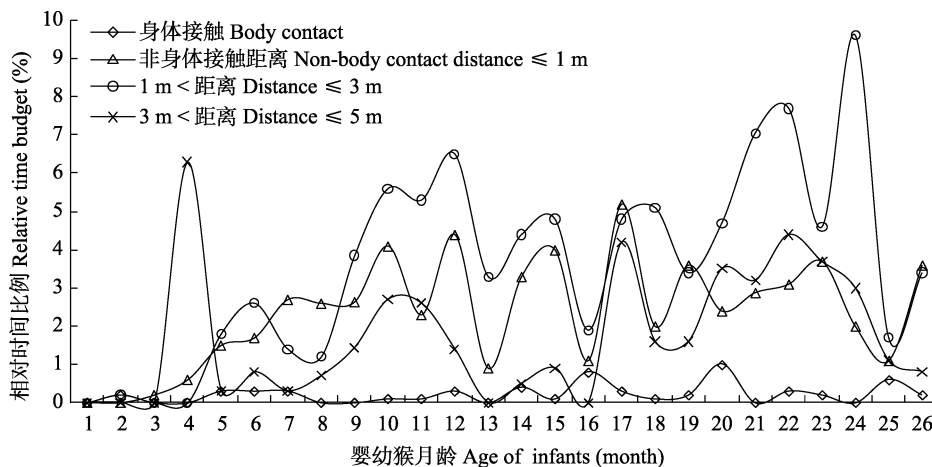


图 4 滇金丝猴婴幼儿与成年雄性间距离时间比例变化

Fig. 4 Changes in percentage of time spent to different distance between adult males and infants Black Snub-nosed Monkeys

和5月份是嫩叶和花可获得性的高峰期(Huang et al. 2012)。拉沙山滇金丝猴婴幼儿断奶期与主要食物可获得性及软食物的高峰期相吻合。成年雌性在此阶段能弥补哺乳期和低温环境的能量消耗,进入新的繁殖周期,婴幼儿能取食到软食物,提高其成活率。因此,拉沙山滇金丝猴婴幼儿出生和断奶都发生在高质量食

物出现的高峰期,这是该物种繁殖调控与栖息地季节性变化相适应的结果(Huang et al. 2012)。

栖息地质量和食物条件影响母猴对婴幼儿断奶的调控。当栖息地质量差、食物缺乏时,恒河猴为减少哺育婴幼儿的投资,增加自身生存机会而给婴幼儿提前断奶(Lee 1984);相反,

南非查卡玛狒狒 (Lycett et al. 1998) 和长尾叶猴 (*Semnopithecus entellus*, Borries et al. 2001) 在栖息地质量差、食物缺乏时, 花费较长时间满足婴幼儿猴营养需求而延迟断奶。当栖息地质量好、食物充足时, 黄狒狒婴幼儿猴体重增长较野外或食物缺乏群体的快, 母猴为缩短生育间隔而减少照料婴幼儿猴的时间, 给婴幼儿猴提前断奶, 使婴幼儿猴断奶期缩短 (Lee et al. 1991)。笼养或半投食群滇金丝猴母婴食物和营养丰富, 断奶时间比本研究拉沙山滇金丝猴的早半年左右 (6 个月和 8 个月 vs. 13 个月) (邹如金等 1999, Li et al. 2013)。

成年雌性通过改变照料行为调控婴幼儿猴的断奶。成年雌性减少对婴幼儿猴的照料以促进婴幼儿猴的断奶和独立, 并增强婴幼儿猴的社交和生存能力 (Deng et al. 1991)。在婴幼儿猴 3 月龄内, 成年雌性身体接触 (携带和怀抱) 照料达 80% 以上, 高强度照料婴幼儿猴; 13~17 月龄, 降至月均 19.62%; 18~26 月龄, 低至月均 17.33%, 携带婴幼儿猴时间比例月均 0.82%, 使婴幼儿猴完全断奶。这与白头叶猴 (*Trachypithecus poliocephalus*) 成年雌性照料随婴幼儿猴月龄增加而减少, 平衡哺乳和再生殖之间的利益一致 (Zhao et al. 2008)。成年雌性通过减少照料婴幼儿猴促使其断奶和独立, 增加社交时间比例, 提高婴幼儿猴存活率 (Bardi et al. 2002)。

仰鼻猴属动物非母亲照料有助于降低母亲的繁殖投入, 提升婴幼儿猴存活率 (Ren et al. 2012, Li et al. 2020)。神农架的川金丝猴 (*R. roxellana*) 1 月龄婴幼儿猴完全由母亲和其他成年雌性照料; 母亲与婴幼儿猴腹侧接触及非身体接触距离小于等于 1 m 的时间随婴幼儿猴月龄增加而减少 (刘若爽等 2016)。川金丝猴其他成年雌性个体根据婴幼儿猴毛色特征判定婴幼儿猴对照料的需求程度, 非母亲照料在婴幼儿猴 3 月龄后逐渐减少, 这与其母亲照料强度变化一致 (刘若爽等 2016)。滇金丝猴生活在以一雄多雌单元繁殖群和全雄群组成的重层社会, 成年雌性间冲突较少, 食物竞争强度较低, 等级制度较

松散, 由母猴和其他成年雌性共同照料婴幼儿猴 (Grueter et al. 2009, Zhang et al. 2010), 这与神农架的川金丝猴相似。婴幼儿猴通过获得繁殖单元内其他成年雌性的照料, 接触成年雌性, 建立良好的社会关系, 有利于促进婴幼儿猴行为发育和断奶 (Li et al. 2013, 刘若爽等 2016)。

成年雄性照料能分担成年雌性的后代抚育压力, 为成年雌性储存能量创造机会 (Hrdy 1976, Xiang et al. 2009)。相对于哺乳期的雌性, 雄性个体冬季的能耗较低 (Zhao 1994), 这为成年雄性的雄婴照料提供了条件 (Xiang et al. 2010)。拉沙山的冬季, 食物可获得性和环境温度降至最低点, 正处哺乳期最艰难时期的成年雌性和婴幼儿猴需要更多的能量以抵御漫长和寒冷的冬季。断奶期间, 成年雄性与婴幼儿猴间非身体接触距离小于等于 1 m 的时间比例从 0.9% 增加到 5.2%, 虽仍处于较低水平, 但符合能量胁迫假说, 有助于减轻成年雌性哺乳和照料的能量压力 (Kleiman et al. 1981)。

总之, 拉沙山滇金丝猴婴幼儿猴断奶始于 13 月龄, 持续约 5 个月, 受食物可获得性季节变化和成年雌性照料调控。婴幼儿猴断奶期发生在次年高质量食物芽和嫩叶可获得性高的时期, 既能保证婴幼儿猴的存活, 又能使成年雌性恢复身体, 提高繁殖率。

致谢 感谢云岭滇金丝猴云南省野外科学观测研究站提供的支持, 该研究站的科研助理张金福和苏庆生在野外工作中给予了帮助和支持, 在此表示感谢; 感谢云南云岭省级自然保护区管护局在野外工作和生活中给予支持; 感谢大理大学东喜马拉雅研究院外籍教师 Davide Fornacca 博士对英文摘要的修改。

参 考 文 献

- Bardi M, Huffman M A. 2002. Effects of maternal style on infant behavior in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). The Journal of the International Society for Developmental Psychobiology, 41(4): 364-372.
- Borries C, Koenig A, Winkler P. 2001. Variation of life history traits

- and mating patterns in female langur monkeys (*Semnopithecus entellus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50(5): 391–402.
- Deng Z Y, Zhao Q K. 1991. Early mother-infant relationships of *Macaca thibetana* at Mt. Emei China. *Primates*, 32(2): 197–205.
- Eckardt W, Fawcett K, Fletcher A W. 2016. Weaned age variation in the Virunga mountain gorillas (*Gorilla beringei beringei*): influential factors. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(4): 493–507.
- Grueter C C, Li D Y, Ren B P, et al. 2009. Fallback foods of temperate-living primates: A case study on snub-nosed monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 140(4): 700–715.
- Hinde K, Power M L, Oftedal O T. 2009. Rhesus macaque milk: magnitude, sources, and consequences of individual variation over lactation. *American Journal of Physical Anthropology*, 138(2): 148–157.
- Hrdy S B. 1976. *The Care and Exploitation of Nonhuman Primate Infants by Conspecifics Other than the Mother*. New York: Academic Press, 101–158.
- Hrdy S B. 1999. *Mother Nature: A History of Mothers, Infants, and Natural Selection*. New York: New York Press.
- Huang Z P, Cui L W, Xiao W, et al. 2012. Seasonality of reproduction of wild black-and-white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) at Mt. Lasha, Yunnan, China. *Primates*, 53(3): 237–245.
- Kennedy G E. 2005. From the ape's dilemma to the weanling's dilemma: Early weaning and its evolutionary context. *Journal of Human Evolution*, 48(2): 123–145.
- Kirkpatrick R C, Long Y C, Xiao L, et al. 1998. Social organization and range use in the Yunnan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus bieti*). *International Journal of Primatology*, 19(1): 13–51.
- Kleiman D G, Malcolm J R. 1981. *The Evolution of Male Parental Investment in Mammals*. New York: Plenum Press, 347–387.
- Lee P C. 1984. Ecological constraints on the social development of Vervet monkeys. *Behaviour*, 91(4): 245–261.
- Lee P C. 1996. The meanings of weaning: growth, lactation, and life history. *Evolutionary Anthropology*, 5(3): 87–98.
- Lee P C, Majluf P, Gordon I. 1991. Growth, weaning and maternal investment from a comparative perspective. *Journal of Zoology*, 225(1): 99–114.
- Li T F, Li D Y, Li M, et al. 2013. Mothering style and infant behavioral development in Yunnan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) in China. *International Journal of Primatology*, 34(4): 681–695.
- Li Y P, Huang Z P, Xiao W, et al. 2020. Male and female birth attendance and assistance in a species of non-human primate (*Rhinopithecus bieti*). *Behavioural Processes*, 181(2020): 104248.
- Lycett J E, Henzi S P, Barrett L. 1998. Maternal investment in mountain baboons and the hypothesis of reduced care. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42(1): 49–56.
- Maninger N, Sackett G P, Ruppenthal G C. 2000. Weaning, body weight, and postpartum amenorrhea duration in Pigtailed macaques (*Macaca nemestrina*). *Primates*, 52(2): 81–91.
- Mori A, Yamaguchi N, Watanabe K, et al. 1997. Sexual maturation of female Japanese macaques under poor nutritional conditions and food-enhanced perineal swelling in the Koshima troop. *International Journal of Primatology*, 18(4): 553–579.
- Poirier E E. 1968. The nilgiri langur (*Presbytis johnii*) mother-infant dyad. *Primates*, 9(1): 45–68.
- Rajpurohit L S, Mohnot S M. 1991. The process of weaning in hanuman langurs *Presbytis entellus entellus*. *Primates*, 32(2): 213–218.
- Ren B P, Li D Y, Li M, et al. 2012. Evidence of allomaternal nursing across one-male units in the Yunnan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus Bieti*). *The Public Library of Science*, 7(1): e30041.
- Reznick D, Bryant M J, Bashey F. 2002. R-and K-selection revisited: the role of population regulation in life-history evolution. *Ecology*, 83(6): 1509–1520.
- Tanaka I. 1997. Parity-related differences in suckling behavior and nipple preference among free-ranging Japanese macaques. *American Journal of Primatology*, 42(4): 331–339.
- Trivers R L. 1972. Parental investment and reproductive success // Campbell B. *Sexual Selection and the Descent of Man 1871–1971*. Chicago, IL: Aldine Publishing Company, 136–179.
- Whitten P L. 1983. Diet and dominance among female Vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *American Journal of Primatology*, 5(2): 139–159.
- Xiang Z F, Huo S, Xiao W. 2010. Male allocare in *Rhinopithecus bieti* at Xiaochangdu, Tibet: is it related to energetic stress. *Zoological Research*, 31(2): 189–197.

- Xiang Z F, Sayers K, Grueter C C. 2009. Direct paternal care in Black-and-white snub-nosed monkeys. *Journal of Zoology*, 278(2): 157–162.
- Xiao W, Ding W, Zhao Q K, et al. 2003. Habitat degradation of *Rhinopithecus bieti* in Yunnan China. *International Journal of Primatology*, 24(2): 389–398.
- Zhang J, Zhao D, Li B. 2010. Postconflict behavior among female Sichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) within one-male units in the Qinling Mountains, China. *Current Zoology*, 56(2): 1–10.
- Zhao Q K. 1994. Seasonal changes in body weight of *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China. *American Journal of Primatology*, 32(3): 223–226.
- Zhao Q, Tan C L, Pan W. 2008. Weaning age, infant care, and behavioral development in *Trachypithecus leucocephalus*. *International Journal of Primatology*, 29(3): 583.
- 刘若爽, 姚辉, 向左甫, 等. 2016. 神农架川金丝猴投食群的母婴关系. *兽类学报*, 36(2): 158–168.
- 邹如金, 杨上川, 季维智, 等. 1999. 黑白仰鼻猴幼仔的生长发育. *四川动物*, 18(1): 12–14.