兽类学报, 2024, 44 (1): 58-64

Acta Theriologica Sinica

DOI: 10. 16829/j. slxb. 150784

白头叶猴婴猴月龄和性别对母婴关系的影响

李家兴1.2 周颖铭1.2 黄乘明1.2.3 范鹏来1.2* 周岐海1.2*

(1珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室,广西师范大学,桂林 541006)

(2 广西珍稀濒危动物生态学重点实验室, 广西师范大学, 桂林 541006) (3 中国科学院动物研究所, 北京 100101)

摘要:非人灵长类动物的母婴关系是婴猴第一次重要的社会体验,对婴猴的生长发育、正常社会行为以及心理健康都具有重要意义。因此,母婴关系研究一直是灵长类学研究的热点之一。为深入了解白头叶猴(Trachypithecus leucocephalus)母婴关系的发展和影响因素,2009年9月至2010年8月,我们以广西崇左白头叶猴国家级自然保护区岜盆片区的一群野生白头叶猴为研究对象,记录其母婴行为的发生持续时长和发生频次,结合婴猴月龄和性别,探究婴猴月龄和性别对白头叶猴母婴关系的影响。结果表明:婴猴月龄显著影响白头叶猴的母婴关系。随着婴猴月龄的不断增长,母猴对婴猴的保护也随之逐渐减少,表明婴猴的发育是从依赖母猴到逐步独立融入社群的过程。婴猴性别对母婴行为的持续时间无显著影响,但在发生频次上母猴对雌性婴猴的照顾明显多于雄性婴猴。婴猴性别对母婴间的理毛行为、含乳行为均无显著影响,但对怀抱行为具有显著影响。白头叶猴母猴对不同性别的婴猴采取不同的照顾方式,这可能与雄性婴猴和雌性婴猴未来所承担的社会角色不同有关。

关键词: 白头叶猴; 母婴关系; 年龄变化; 性别差异

中图分类号: Q958.12

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2024) 01 -0058 - 07

Effects of month age and sex on mother – infant relationship in whiteheaded langurs (*Trachypithecus leucocephalus*)

LI Jiaxing^{1,2}, ZHOU Yingming^{1,2}, HUANG Chengming^{1,2,3}, FAN Penglai^{1,2*}, ZHOU Qihai^{1,2*}

(1 Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection, Ministry of Education, Guangxi Normal University, Guilin 541006, China)

(2 Guangxi Key Laboratory of Rare and Endangered Animal Ecology, Guangxi Normal University, Guilin 541006, China)

(3 Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: Mother-infant relationship of non-human primates is the first social experience in their lifetime, which is very important to infants. This relationship is of great significance to the growth and development, normal social behavior and mental health of infants. Therefore, it respresents one of the hotspots in primatology research. In order to understand the development of the mother-infant relationship of the white-headed langur (*Trachypithecus leucocephalus*) and it's influencing factors, data on the mother-infant relationship were collected from a wild group of white-headed langurs in the Bapen area of the Chongzuo White-headed Langur National Nature Reserve, Guangxi, between September 2009 and August 2010. The duration and frequency of mother-infant behavior were recorded. Combining with the month age and sexes of infants, we explored the effects of different ages and sexes of infants on the mother-infant relationship of white-headed langurs. The results showed that the mother-infant relationship of white-headed langurs was influenced by the month age of infants. The duration of mother-infant behavior was not affected by the sex of infants, but mothers cared for female infants significantly more frequently than male infants. The sex of infants has no effect on grooming behavior and lactating behavior between mothers and infants, but it has a significant effect on embracing behavior between mothers and infants. These results indicate that the infant's development is a process from dependence on the mother to

基金项目: 国家自然科学基金 (32170492, 32270504, 31900335); 广西自然科学基金 (2019GXNSFDA245021); 广西科技基地和人才专项 (2021AC19023); 广西陆域生物多样性保护优先区域调查与评估 (2022-2023)

作者简介: 李家兴(1998-), 男,硕士研究生,主要从事野生动物保护研究.

收稿日期: 2023-03-09: 接受日期: 2023-05-04

^{*} 通讯作者, Corresponding authors, E-mail: zhouqh@gxnu. edu. cn; fanpl@mailbox. gxnu. edu. cn

gradually integrating into the community independently. White-headed langur mothers take different care modes for male and female infants, which may be related to the different social roles of male and female infants in the future.

Key words: White-headed langurs; Mother-infant relationship; Age change; Sex difference

非人灵长类动物的母婴关系是婴猴第一次重要 的社会体验, 对婴猴的生长发育、正常社会行为以 及心理健康的发展都具有重要意义 (Miller and Nadlep, 1981; Malalaharivony et al., 2021)。因此, 母婴 关系研究一直是灵长类学研究的热点之一(刘若爽 等, 2016)。与其他体型相似的哺乳动物相比, 非 人灵长类动物的婴猴在发育初期对母猴的依赖时间 更长 (Kappeler et al., 2003; Li et al., 2013)。在此期 间,母猴给婴猴提供了全部的照顾,通过哺乳为婴 猴提供成长所需要的营养,并通过限制行为对其实 施保护,同时教会婴猴基本的生存技能,为其更好 地融入社群做好充足准备(刘若爽等, 2016)。这种 母婴互动行为对于后代的存活、心理健康发展以及 雌性个体的生殖成功具有重要作用 (Simpson et al., 1986; Malalaharivony et al., 2021).

然而,随着婴猴年龄的增长,母猴会逐渐减 少对婴猴的保护, 拒绝行为的发生频次也随之增 加, 鼓励其参与更多的社会活动, 锻炼其生存技 能,因此,婴猴的月龄是影响母婴关系的重要因素 之一。例如在狮尾猕猴 (Macaca slienus) 前八周的 母婴关系研究中发现,母猴和婴猴之间的联系在 第1周最为密切,2~5周缓慢下降,从第5周开 始,婴猴独立性增强,母婴间的亲密关系明显降 低 (Kumar and Kurup, 1981)。猕猴 (Macaca mulatta) 母猴在婴猴出生4周内对其进行较多的限制行 为以保护其健康成长,6周后婴猴开始与母猴以外 的其他社会个体进行互动,8周后母猴保护和限制 行为的减少使婴猴能够花费更长的时间与群内其 他个体共同玩耍、交流 (Simpson et al., 1986)。

此外, 婴猴性别也是影响非人灵长类动物母 婴关系的重要因素之一。许多非人灵长类动物雄 性个体在成年后会离开出生群, 雌性留在出生群, 二者在未来社会地位以及社会角色上存在明显差 异,这种差异导致母猴在对婴猴的投资权衡中减 少对雄性婴猴的照顾 (Louise et al., 1995; Zhao et al., 2008)。例如食蟹猴 (Macaca fascicularis) 雄性 婴猴远离母猴进行活动的时间明显多于雌性婴猴; 母猴花费更多时间怀抱雌性婴猴和为其理毛,对 其攻击性也更小 (Nakamichi et al., 1990)。在对猕

猴的研究中也发现, 雌性婴猴被母猴拒绝的次数 更少, 理毛的次数也更多; 雄性婴猴则更容易受 到母猴的约束和拒绝 (Brown and Dixson, 2000)。 母猴对不同性别婴猴的照顾方式有助于其个性的 塑造和社会关系中个体差异的发展, 甚至会影响 不同性别婴猴的存活率 (Nguyen et al., 2012; Arlet et al., 2021)_o

白头叶猴 (Trachypithecus leucocephalus) 为我 国特有珍稀濒危非人灵长类动物, 隶属于猴科 (Cercopithecidae) 疣猴亚科 (Colobinae) 乌叶猴属 (Trachypithecus), 仅分布于广西西南的扶绥、江 州、龙州和宁明4县境内的部分喀斯特石山群,种 群数量仅存1200多只,是我国一级重点保护野生 动物 (周岐海和黄乘明, 2021)。 白头叶猴的繁殖群 营一雄多雌的母系社会,由1只成年雄猴、若干只 成年雌猴及其后代组成,雄性个体成年后选择离 群而成年雌性留群,因此,在繁殖群雌性个体间 存在较强的亲缘关系。白头叶猴大多数分娩发生 在11月至次年3月的干燥冬季, 雌性个体平均生 育间隔为 23 个月 (Jin et al., 2009; Zhao et al., 2011),漫长的生殖间隔会影响母猴乃至整个猴群 的繁殖率, 母猴对婴猴的照顾也会与自身发展产生 利益冲突,因此母猴可能会在当前和未来后代的 投资权衡中减少对当前婴猴的照顾 (Zhao et al., 2008)

为深入了解白头叶猴母婴关系发展和影响因 素,我们在崇左白头叶猴国家级自然保护区选取 一个野生猴群,以群中1~12月龄的婴猴及其母猴 为研究对象,通过收集母婴关系的发生持续时间 和发生频次,揭示白头叶猴1~12月龄个体的母婴 关系发展模式。通过比较不同月龄和性别个体母 婴关系的发展,掌握母猴对于不同月龄和不同性 别婴猴的关注度和保护程度,基于白头叶猴雄性 迁出和雌性留群的母系社会系统, 探究白头叶猴 婴猴月龄和性别对母婴关系的影响。

研究方法

研究地点与对象

研究地点位于广西崇左白头叶猴国家级自然

保护区岜盆片区(北纬22°29′22″, 东经107° 54′03″)。保护区主要保护白头叶猴和黑叶猴 (Trachypithecus francoisi) 两种珍稀濒危非人灵长类动 物。该保护区的地层以石灰岩为主,海拔400~ 600 m。严重的人为干扰导致大部分原生植被转变 为次生林,常见树种有假苹婆 (Sterculia lanceolata)、山合欢 (Albizzia kalkora)、石山樟 (Cinnamomum saxatile)、樟树 (Cinnamomum camphora) 等。 该区属热带季风气候,具有明显的干、湿季节, 86%的降雨量集中在4-9月(雨季),其余月份 (10月至次年3月) 为旱季 (Zhang et al., 2021)。

研究对象为一群习惯化猴群。研究初期,猴 群由8只成年个体组成,包括1只成年雄性和7只 成年雌性,研究期间有7只婴猴出生。白头叶猴婴 猴指0~1.5岁个体,本研究主要关注1岁以内婴 猴个体的母婴互动行为。

本研究以7只新生婴猴及其母猴作为研究对 象,记录婴猴在1~12月龄母婴间的互动行为。所 有个体均能通过体型、毛色、伤痕、面部特征等 进行个体识别并命名(表1),以便于野外观察和数 据收集。

表1 研究对象关系信息表

Table 1 The group of research object relationship information

编号	名字	出生日期	性别	母猴
No.	Name	Date of birth	Gender	Mother
1	小丑 Xiaochou	2009-09-05	雄性 Male	黑头 Heitou
2	短面 Duanmian	2009-09-15	雌性 Female	小白 Xiaobai
3	小宝 Xiaobao	2009-10-10	雌性 Female	三花 Sanhua
4	凸脐 Tuqi	2009-10-20	雌性 Female	尖帽 Jianmao
5	灰毛 Huimao	2009-11-10	雌性 Female	独眼 Duyan
6	豆丁 Douding	2009-11-12	雄性 Male	花臂 Huabi
7	小幺 Xiaoyao	2010-03-23	雄性 Male	鸡冠 Jiguan

1.2 母婴行为的定义

含乳 (lactation) 行为: 婴猴的嘴与母猴乳头相 接触,并伴随有吞咽等动作。

理毛 (grooming) 行为: 母猴帮婴猴清理皮毛的 行为, 表现为母猴不时用手、嘴触碰婴猴的毛发。

怀抱 (embrace) 行为: 在休息或移动时, 婴猴 附在母猴身上,二者腹部相对并紧挨,并且母猴 把前肢搭在婴猴背部有保护婴猴的行为。

母婴接触 (mother-infant contact): 婴猴含乳行 为、理毛行为、怀抱行为的总和。

1.3 数据收集

本研究于2009年9月至2010年8月采用焦点

动物取样法 (focal animal sampling) 和全事件记录 法 (all-occurrence recording) 对目标动物进行母婴 行为的取样记录。将7个母婴对进行编号,选取第 一个出现在观测人员视野里的母婴对作为目标动 物,在一个观察时间段(10 min)内记录目标动物 所有已明确定义的行为发起者、接收者以及持续 时间等信息, 当目标对象的行为发生改变或观察 时间段结束时则记作一次母婴行为回合的结束。 随后再从其余6个母婴对里随机选取一对作为下 一目标动物,以此类推。观察记录期间,如遇到 特殊情况,如烈日、大雨或者猴群受到惊吓等导 致猴群躲入树丛,观察随之停止。

1.4 数据分析

由于每个母婴对每月观察时间不同, 因此在 数据分析之前我们对观察数据先进行标准化处理。 用每个母婴对每月发生母婴行为回合的持续时间 (s) 占该母婴对观察总时长(s) 的比值乘以100, 来表示该母婴对每月相对母婴行为时间。用每个 母婴对每月发生的母婴行为频次除以该母婴对每 月观察总时长 (h),得到该母婴对每月相对母婴 行为频次(次/小时)。相同月龄的相对母婴行为的 时间和频次之和与该月龄婴猴个体数量的比值即 为月龄一致的所有母婴对平均母婴行为的时间和 频次。

采用单因素方差分析和 Spearman 相关性检验 分别分析白头叶猴母婴接触行为的时长和频次在 不同月龄间的变化关系。利用线性混合模型 (Linear mixed models) 分析婴猴不同性别对母婴接触行 为的时长、频次以及各母婴行为持续时间和频次 的影响,其中因变量为时间、频次,固定效应为 婴猴性别、月龄,随机效应为个体身份。由于野 外观察情况复杂,无法保证每月各性别婴猴观察 时间一致,因此采用3个月为间隔来探究婴猴性别 对各母婴行为的影响。所有统计分析均在R 3.6.1 软件完成,显著性水平设置为0.05,双尾。

结果

2.1 白头叶猴母婴关系的月龄变化

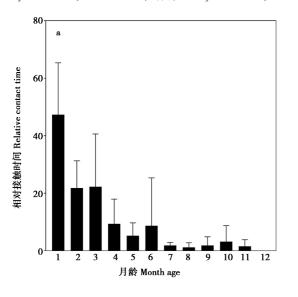
野外观察中共记录到1486次母婴接触行为数 据 (mean \pm SD = 212 \pm 36.88; range: 141 \sim 258) . 母婴接触总时长为 1 228 min (mean ± SD = 175 ± 30.82; range: 109~222)。结果表明, 白头叶猴母

邮类学报

兽类学报 Acta J

婴间相对接触时间和频次变化在婴猴 $1 \sim 12$ 月龄之间存在显著性差异(时间: $F_{11.60} = 10.74$, P < 0.001; 频次: $F_{11.60} = 11.14$, P < 0.001),相对接触时间和频次与婴猴月龄间呈现显著负相关关系(时长: $r_s = -0.872$, P < 0.001; 频次: $r_s = -0.867$, P < 0.001

0.001)。相对接触时间和频次均在婴猴1月龄时达到最高值,12月龄时未记录到白头叶猴母婴发生接触行为,期间相对接触时间及频次整体呈现逐渐减少的趋势(图1a,b)。



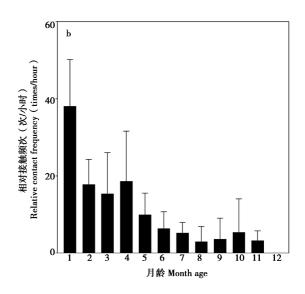


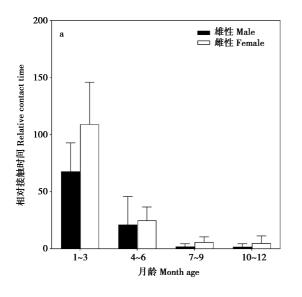
图1 自头叶猴婴猴各月龄与母猴的相对接触时间 (a) 和频次 (b)

Fig. 1 The ralative contact time (a) and frequency (b) bewteen white-headed langur mothers and infants at different ages

2.2 白头叶猴婴猴母婴行为的性别差异

在1~12月龄,不同性别婴猴的母婴行为随婴猴月龄的增加,呈现下降趋势。不同性别婴猴的母婴相对接触时间不存在显著差异(t=-1.810,

P = 0.130) (图 2a),但相对接触频次却存在显著差异 (t = -2.289, P < 0.05),母猴对雌性婴猴的照顾 频次在 $1 \sim 12$ 月龄里均明显高于雄性婴猴 (图 2b)。



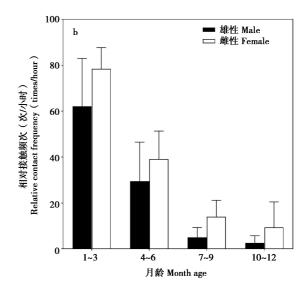


图 2 白头叶猴不同性别婴猴与母猴的相对接触时间 (a) 和频次 (b)随月龄变化的差异

Fig. 2 The differences in the relative contact time (a) and frequency (b) between white-heade langur mothers and infants of different sex at different ages

鲁类学报 Acta Theriologica Sinica

雄性婴猴的含乳行为在 $1 \sim 12$ 月龄间呈先增加后减少趋势, $7 \sim 9$ 月龄最高;而雌性婴猴的含乳行为呈逐渐上升趋势 (图 3a, b),不同性别的婴猴相对含乳行为时长和频次均不存在显著差异 (时间:t = -0.262, P = 0.796; 频次:t = -0.561, P = 0.599)。母猴对雄性婴猴的理毛行为呈逐渐下降趋势,对雌性婴猴的理毛行为呈先增加后减少趋势 (图 3c, d), $4 \sim 6$ 月龄最高。母婴间相对理毛行为时长和频次在不同性别婴猴间无显著差异 (时

长: t = -0.988, P = 0.369; 頻次: t = -1.745, P = 0.093)。

白头叶猴雌雄婴猴在 $1 \sim 12$ 月龄内母婴间相对怀抱行为频次皆呈逐步减少趋势 (图 3e, f), $10 \sim 12$ 月龄时,母猴已经停止对雄性婴猴的怀抱行为。母婴间相对怀抱行为时长和频次在不同性别婴猴个体间存在显著差异 (时长: t = -3.403, P < 0.01; 频次: t = -3.189, P < 0.01)。

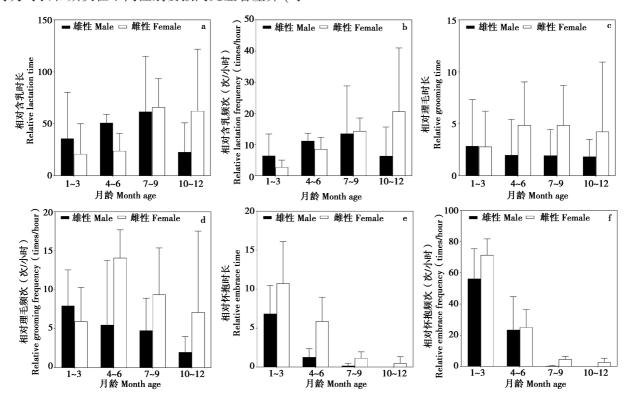


图 3 白头叶猴不同性别婴猴间母婴行为的比较. a: 相对含乳时长的性别差异; b: 相对含乳频次的性别差异; c: 相对理毛时长的性别差异; d: 相对理毛频次的性别差异; e: 相对怀抱时长的性别差异; f: 相对怀抱频次的性别差异

Fig. 3 Comparison of mother-infant behavior between different sexes in white-headed langurs. a: Sex differences in relative lactation time; b: Sex differences in relative lactation frequency; c: Sex differences in relative grooming time; d: Sex differences in relative grooming frequency; e: Sex differences in relative embrace time; f: Sex differences in relative embrace frequency

3 讨论

众多研究表明,非人灵长类动物的婴猴在发育过程中,与母猴的接触时间随着婴猴年龄的增长而逐渐下降 (Volampeno et al., 2011; Abigail et al., 2016; 刘若爽等, 2016)。狮尾猕猴婴猴在1月龄时与母猴的接触行为最高,随着婴猴月龄的增长,母猴的照顾和约束行为逐渐下降 (Zhao et al., 2008)。川金丝猴 (Rhinopithecus roxellana) 婴猴随

着年龄的增长,母婴间关系越来越远,母猴逐渐减少对婴猴的保护(刘若爽等,2016)。在婴猴出生第1个月,滇金丝猴(Rhinopithecus bieti)婴猴与母猴接触的时间占总时间的93.4%,第12个月下降至24.9%(Kappeler et al.,2003)。本研究发现,在1月龄时白头叶猴母婴行为的持续时长和频次达到最大值,随着婴猴月龄的增长,二者都逐渐减少,12月龄时母婴间的接触行为完全消失,母婴行为的持续时长和频次与婴猴月龄存在显著负相

= 無業学报 Acta Theri

关,这与大多数非人灵长类母婴关系的研究结果相似。Yang等 (2022) 的研究也表明,随着月龄的增加,白头叶猴母猴逐渐减少对婴猴的行为限制,婴猴能够更多地参与社会玩耍行为,进而学习和锻炼生存技能,建立社会关系。这也进一步证明婴猴的发育是从依赖母猴到逐步独立融入社群的过程 (Singleton and van Schaik, 2002)。

婴猴性别同样是影响非人灵长类动物母婴关 系的重要因素。在黑吼猴 (Alouatta caraya) 中,雄 性婴猴用于母婴接触的时长高于雌性婴猴, 但雄 性婴猴被母猴拒绝的行为频次高于雌性婴猴,这 种差异可能与未来两者的社会角色和生殖角色的 差异有关 (Pavé et al., 2016)。在圈养东非狒狒 (Papio anubis)的研究中发现,母猴与雌性婴猴的 接触频次高于雄性婴猴 (Bentley-condit, 2003); 但 对绿猴 (Cercopithecus aethiops) 的研究发现,相较 于雄性婴猴, 母猴减少与雌性婴猴的接触行为、 含乳行为的频次 (Lee, 1984)。本研究发现, 虽然白 头叶猴不同性别婴猴的母婴行为持续时间不存在 显著差异,但在频次上母猴对于雌性婴猴的照顾 要显著多于雄性婴猴。这可能与白头叶猴母猴对 不同性别婴猴的投资权衡有关。白头叶猴母猴对 雌性婴猴的更多关注一方面是因为母猴需要与雌 性婴猴建立更多联系,在雌性婴猴成年留群后, 能够进一步增加自身未来的社会影响力和地位; 另一方面,雄性婴猴成年后离开出生群,将面临 更多挑战, 母猴通过减少其保护, 迫使其更多去 学习和锻炼生存技能,增加其未来面对挑战的适 应能力 (Zhao et al., 2008; Arlet et al., 2021)。含乳 行为和理毛行为在不同性别婴猴个体间不存在显 著差异,可能是因为刚出生的非人灵长类婴猴必 须完全依赖乳汁为生(杨晓军, 1996)。理毛行为能 够在一定程度上保证婴猴的生理卫生, 防止其受 到寄生虫的感染。为了保证婴猴生长发育的营养 需求和身体健康,增加自身的繁殖成功率,对于 含乳行为和理毛行为,母猴平等对待不同性别的 婴猴;但母猴对不同性别婴猴的怀抱行为的持续 时长和频次存在显著差异。在1~12月龄内, 母猴 对于雌性婴猴的怀抱行为持续时长、频次均多于 雄性,10月龄时,母猴不再怀抱雄性婴猴。研究 表明,母猴怀抱婴猴需要付出很高成本 (Ross and Maclarnon, 2000), 怀抱婴猴比放养婴猴消耗更多

的体能,同时怀抱行为又是母猴对婴猴的一种保护行为,能够降低婴猴的死亡率 (Ross, 2001)。因此,白头叶猴母猴对雌雄婴猴个体提供怀抱行为的差异可能是为了权衡自身的能量消耗和对婴猴的保护。如前所述,母猴为雌性婴猴提供更多的怀抱行为与母猴对不同性别婴猴投资权衡的差异有关。

总之,本研究分析了白头叶猴婴猴1~12月龄间母婴关系的变化以及婴猴的性别对母婴关系的影响。本研究结果有助于理解生活在一雄多雌母系社会系统中的非人灵长类动物母婴行为的发育与适应性,对白头叶猴婴猴开展针对性保护,进而增加该物种的繁殖成功率,保证其种群的生存与发展。

致谢:本研究得到了崇左白头叶猴国家级保护区管理局的大力支持,谨致诚挚谢意。

参考文献:

- Abigail C R, Shawn M L. 2016. Infant transport and mother-infant contact from 1 to 26 weeks postnatal in coquerel's sifaka (*Pro*pithecus coquereli) in northwestern Madagascar. American Journal of Primatology, 78 (6): 646–658.
- Arlet M E, Balasubramaniam K N, Saha R, Beisner B, Mccowan B. 2021. Infant survival among free-living Bonnet macaques (*Macaca radiata*) in South India. *International Journal of Primatology*, **42**: 220–236.
- Bentley-condit V K. 2003. Sex differences in captive olive baboon behavior during the first fourteen days of life. *International Journal of Primatology*, **24**: 1093–1112.
- Brown G R, Dixson A F. 2000. The development of behavioural sex differences in infant rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Primates*, **41**: 63–77.
- Jin T, Wang D Z, Zhao Q, Yin L J, Qin D G, Ran W Z, Pan W S. 2009. Social organization of white-headed langurs (*Trachypithe-cus leucocephalus*) in the Nongguan Karst Hills, Guangxi, China. American Journal of Primatology, 71: 206–213.
- Kappeler P M, Pereira M E, van Schaik C P. 2003. Primate Life Histories and Socioecology. Chicago: University of Chicago Press, 1–20.
- Kumar A, Kurup G U. 1981. Infant development in the lion-tailed macaque, *Macaca silenus* (Linnaeus): The first eight weeks. *Pri-mates*, 22 (4): 512-522.
- Lee P.C. 1984. Early infant development and maternal care in free-ranging vervet monkeys. *Primates*, **25**: 36–47.
- Li T F, Ren B P, Li D Y, Zhu P F, Li M. 2013. Mothering style and infant behavioral development in Yunnan snub-nosed monkeys (*Rhi*-

64 兽 类 学 报 44 卷

- nopithecus bieti) in China. International Journal of Primatology, 34 (4): 681-695.
- Liu R S, Yao H, Yang W J, Xiang Z F. 2016. Mother-infant interaction in a provisioned group of golden snub-nosed monkeys (*Rhino-pithecus roxellana*) in Shennongjia, China. *Acta Theriologica Sinica*, 36 (2): 158–168. (in Chinese)
- Louise B, Dunbar R I M, Patsy D. 1995. Mother-infant contact as contingent behaviour in gelada baboons. *Animal Behaviour*, 49 (3): 805–810.
- Malalaharivony H S, Kappeler P M, Fichtel C. 2021. Infant development and maternal care in wild Verreaux's sifaka (*Propithecus verreauxi*). *International Journal of Primatology*, **42** (6): 933–960
- Miller L C, Nadlep R D. 1981. Mother-infant relations and infant development in captive chimpanzees and orang-utans. *International Journal of Primatology*, 2 (3): 247–261.
- Nakamichi M, Cho F, Minami T. 1990. Mother-infant interactions of wild-born, individually-caged cynomolgus monkeys (*Macaca fas-cicularis*) during the first 14 weeks of infant life. *Primates*, 31 (2): 213–224.
- Nguyen N, Gesquiere L, Alberts S C, Altmann J. 2012. Sex differences in the mothereneonate relationship in wild baboons: social, experiential and hormonal correlates. *Animal Behaviour*, 83: 891–903.
- Pavé R, Kowalewski M M, Zunino G E, Leigh S R. 2016. Sex differences in the behavior of wild *Alouatta caraya* infants. *Primates*, 57: 521–532.
- Ross C. 2001. Park or ride? Evolution of infant carrying in primates. International Journal of Primatology, 22 (5): 749–771.
- Ross C, Maclarnon A. 2000. The evolution of non-maternal care in anthropoid primates: A test of the hypotheses. *Folia Primatologica*, **71** (1–2): 93–113.
- Simpson M, Simpson A E, Howe S. 1986. Changes in the rhesus mother-infant relationship through the first four months of life.

- Animal Behaviour, 34 (5): 1528-1539.
- Singleton L, van Schaik C P. 2002. The social organization of a population of *Sumatran orangutans*. Folia Primatologica, **73**: 1–20.
- Volampeno M S, Masters J C, Downs C T. 2011. Life history traits, maternal behavior and infant development of blue-eyed black lemurs (*Eulemur flavifrons*). American Journal of Primatology, 78 (6): 646-658.
- Yang L T, Sun T, Zhou Y M, Tang C B, Huang C M, Fan P L, Zhou Q H. 2022. Pattern of play behavior in infant (age 1 to 12 months) white-headed langurs in limestone forests, southwest China. *Ecology and Evolution*, 12: e9160.
- Yang X J. 1996. Observations on the nursing and aunt behaviors of Sichuan golden monkey in captive. *Journal of Gansu Agricultural University*, **4**: 334–338. (in Chinese)
- Zhang K C, Zhou Q H, Xu H L, Huang Z H. 2021. Diet, food availability, and climatic factors drive ranging behavior in white-headed langurs in the limestone forests of Guangxi, southwest China. *Zoological Research*, **42** (4): 406–411.
- Zhao Q, Tan C L, Pan W S. 2008. Weaning age, infant care, and behavioral development in *Trachypithecus leucocephalus*. *International Journal of Primatology*, **29** (3): 583–591.
- Zhao Q, Borries C, Pan W S. 2011. Male takeover, infanticide, and female countertactics in white-headed leaf monkeys (*Trachypithe-cus leucocephalus*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 65: 1535–1547.
- Zhou Q H, Huang C M. 2021. Advances in ecological research on the limestone langurs in China. *Acta Theriologica Sinica*, **41** (1): 59–70. (in Chinese)
- 刘若爽, 姚辉, 杨万吉, 向左甫. 2016. 神农架川金丝猴投食群的母婴关系. 兽类学报, **36** (2): 158-168.
- 杨晓军. 1996. 笼养川金丝猴哺乳行为的观察. 甘肃农业大学学报, 4: 334-338.
- 周岐海, 黄乘明. 2021. 中国石山叶猴生态学研究进展. 兽类学报, **41**(1): 59-70.