

# 非人灵长类的杀婴行为及其适应意义

张鹏<sup>1,2\*</sup>

(1 中山大学人类学系, 广州 510275)

(2 Primate Research Institute, Kyoto University, Inuyama, 4848506, Aichi, Japan)

**摘要:** 杀婴现象普遍存在于非人灵长类种类中, 本文通过综述目前已知的 21 种非人灵长类的 69 例杀婴行为记录, 探讨了非人灵长类杀婴行为的适应性意义。大多数雄性杀婴行为符合雄性繁殖策略假说, 既满足以下 3 个条件: (1) 杀婴雄性与受害婴儿没有父子关系; (2) 失去婴猴的母亲会提前进入发情状态; (3) 受害雌性随后可能与杀婴雄性交配。不过有些个别的杀婴现象与雄性繁殖利益无关, 文中进一步介绍了误伤假说、减少未来竞争者假说、肉食假说和病态行为假说。杀婴无疑会对受害母亲造成巨大的损失。雌性防范杀婴的策略包括直接抵抗、回避接触雄性、积极发情、依靠保护雄性和改变繁殖群组成等多种方式。但是雄性杀婴现象不会完全消失, 因为出现该行为的根本原因是雌性防范雄性杀婴的难度较大, 而雄性实施杀婴行为的风险较低、利益较高。

**关键词:** 杀婴; 非人灵长类; 雄性繁殖策略; 杀婴行为的防范对策

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2011) 02 - 0185 - 10

## Primate infanticide and its adaptive significance

ZHANG Peng<sup>1,2\*</sup>

(1 Department of Anthropology, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China)

(2 Primate Research Institute, Kyoto University, Inuyama, 4848506, Aichi, Japan)

**Abstract:** Infanticide in the wild has been observed in natural populations of non-human primates. The aim of this paper is to review reports in 21 primate species of 69 cases, and to discuss the adaptive significance of this behavior. Most of infanticides are associated with adaptive male reproductive strategy, with following characteristics: (1) males killed infants unlikely to be sired by themselves; (2) the mother can be fertilized earlier than if the infant had lived; and (3) the infanticidal male has an increased probability of copulation with the females whose infants they had killed. Some cases of infanticides may unlikely to be related with male reproductive benefit, and could be explained by other hypotheses such as the by-product of male aggression hypothesis, elimination of future rival hypothesis, cannibalism hypothesis and social pathology hypothesis. Infanticide causes a major loss of reproductive output for the mother. Females developed social-counterstrategies against infanticide by males, including direct counter-aggression toward infanticidal males, keeping away from potential infanticidal males, sexual strategies that manipulate the paternities and paternity assessments of potential infanticidal and protective males, social association with protective males and containing multiple males in groups. These counterstrategies are sufficiently successful to make infanticide rare in most species, but the infanticide risk will not be eliminated, as long as costs of infanticide by males are lower than those of counter-infanticide efforts by females.

**Key words:** Infanticide; Male reproductive strategy; Nonhuman primate; Social counterstrategies against infanticide

杀婴 (Infanticide) 是导致同种类幼仔或胎儿快速死亡的行为 (Hrdy and Hausfater, 1984)。1962 年, 杉山幸丸首次发现野生长尾叶猴 (*Presbytis entellus*) 群内存在雄性故意杀婴的现象, 雌

性失去婴猴后并没有迁移, 而是在 1 周或数周内开始发情, 与杀婴雄性交配 (Sugiyama, 1965)。初期学者们认为杀婴行为会对雌性繁殖造成打击, 甚至可能影响到种群的繁衍, 所以可能只是某些个体

**基金项目:** 国家自然科学基金资助项目 (31000175); 中山大学百人计划启动经费; 日本学术振兴会 (JSPS Grand-In-Aid, 09103) 经费资助项目

**作者简介:** 张鹏 (1978 -), 男, 博士, 副教授, 日本学术振兴会外国人特别研究员, 主要从事灵长类行为生态学 Research.

**收稿日期:** 2010 - 06 - 04; **修回日期:** 2010 - 11 - 12

\* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: zhangp99@mail.sysu.edu.cn

的病态现象, 没有生物学适应性意义 (Curtin and Dolhinow, 1979)。但是, 随着野外研究的深入, 研究者们发现至少 21 种灵长类 (以下灵长类代指非人灵长类) 的野生种群存在杀婴现象, 例如与长尾叶猴近缘的很多疣猴种类 (*Colobinea* spp.)、肯尼亚长尾猴 (*Cercopithecus ascanius*) 和大猩猩 (*Gorilla gorilla*) 等 (Hausfater, 1984)。此外, 黑猩猩 (*Pan troglodytes*)、狒狒 (*Papio* spp.) 等少数种类存在吃婴现象 (Sugiyama, 1987) 等。杀婴现象可能不是某个个体的病态或陋习, 而是与物种特征、社会结构、群间关系、繁殖策略等因素有关的适应性行为, 其具体的进化动力仍需要进一步的解释。

本文综述了目前已知的 69 例灵长类杀婴行为记录, 其次分析了灵长类杀婴行为的特点及其适应性意义, 最后从雌性、雌雄关系和社会结构进化等方面讨论了灵长类防范杀婴行为的对策。

## 1 灵长类的杀婴记录总结

### 1.1 长尾叶猴

长尾叶猴是最早观察到杀婴现象的种类, 野生种群和投食群中出现 15 次记录 (Sugiyama, 1965; Hrdy, 1977; Newton, 1986; Ross, 1993; Sommer, 1994; Agoramoorthy and Rudran, 1995; Borries, 1999, 表 1)。这一物种主要分布于南亚和我国西藏南部地区, 形成由 25 ~ 30 只个体组成的繁殖群和由 3 ~ 60 只个体组成的全雄群 (Newton, 1986)。繁殖群包括一雄多雌群和多雄多雌群两种形式。观察到的杀婴现象均来自于一雄多雌群。1962 ~ 1963 年杉山幸丸记录到印度达尔瓦地区 (Dharwar) 10 个一雄多雌群内先后出现雄性替换现象, 其中两个群内伴随着婴幼儿个体受伤和消失现象 (Sugiyama, 1965)。Curtin 和 Dolhinow (1979) 随后观察到 5 起相似的新繁殖雄性导致婴猴受伤消失的现象。由于野外观察条件限制和杀婴行为的突发性, 上述研究没有直接观察到雄性杀婴的过程。

Mohnot (1971) 发现焦特布尔 (Jodhpur) 地区种群出现杀婴现象。在一雄多雌群出现雄性替换后的几个月内 4 只哺乳期婴猴陆续受伤、消失, 其中一只 2 月龄婴仔消失前明显受伤, 失去婴猴的雌性们第二年均未再次生育。Hrdy (1977) 在阿布山种群 (Abu populations) 观察到 3 起一雄多雌群内出现雄性替换, 随后 12 只婴猴消失的现象。Newton (1986) 在坎哈保护区种群 (Kanha Reserve populations) 观察到 3 次杀婴和 2 只婴猴消失

的现象, 其中 3 次杀婴现象均伴随着全雄群攻击繁殖群和雄性取代的过程, 失去幼仔的雌性随后与新繁殖雄性交配。Agoramoorthy 和 Rudran (1995) 对该地区猴群进行了长期观察, 发现繁殖群与邻群相遇的过程中, 繁殖雄性忽然异常激动, 频繁咬伤群内婴猴, 甚至导致婴猴死亡或消失。

### 1.2 吼猴亚科

红吼猴 (*Alouatta seniculus*) 是观察到杀婴最为频繁的新世界猴 (Rudran, 1979; Sekulic, 1983; Izawa and Lozano, 1991; Agoramoorthy and Rudran, 1995; 表 1)。该种类形成一雄多雌群 (即使有些种群内具有多个成年雄性, 实际上一般也有一只繁殖雄性, 其他雄性不参与繁殖行为)。Rudran (1979) 在 18 个月内观察到 28 个繁殖群中出现 3 次杀婴现象。前两次没有直接观察到杀婴过程, 但是发现死亡婴猴头部有明显被同类咬伤的痕迹; 第三次直接观察到外来雄性尾随繁殖群, 突然咬死群内的一只 14 日龄雄性婴猴。在同一地区, Sekulic (1983) 也观察到 4 例杀婴 (其中直接观察到 1 例) 和 1 例婴猴致伤现象。Crockett 和 Sekulic (1984) 总结了 10 例红吼猴杀婴消失或死亡的现象, 认为杀婴现象可能与雄性地位变化和繁殖雄性替换有关。此外, Clarke (1983) 在 13 年中观察到一例长毛吼猴 (*A. palliata*) 的 4.5 月龄婴猴被新进入的繁殖雄性杀死。Zunino 等 (1987) 记录到黑吼猴 (*A. caraya*) 也出现一例类似的杀婴现象。

### 1.3 狐尾猴亚科

Valderrama 等 (1990) 在 12 年中观察到黑带卷尾猴 (*Cebus oliveaceus*) 2 个繁殖群内的 3 例杀婴现象。该种类的社会结构与红吼猴相似, 但是繁殖季节性更加明显。第一例, 群内繁殖雄性咬死了一只高地位雌性的 7 ~ 14 日龄雄性婴猴, 几天后婴猴母亲与杀婴雄性交配, 第二年生育新的幼仔。第二例, 新繁殖雄性进入繁殖群不到两个月, 就咬死群内 1 日龄雄性新生儿。婴猴母亲随后与杀婴雄性交配, 第二年生育新的幼仔。第三例, 群内非繁殖雄性咬伤 9 月龄的雌性婴仔, 雌性放弃携抱受伤的婴猴, 导致婴猴随后消失。

### 1.4 其他旧世界猴

肯尼亚长尾猴 (Struhsaker, 1977; Leland *et al.*, 1984)、青猴 (*C. mitis*; Butynski, 1982; Fairgrieve, 1995) 和红绿疣猴 (*Colobus badius*; Leland *et al.*, 1984) 都出现了杀婴现象 (表 1),

这 3 个物种没有明显的繁殖季节，前两种生活在母系一雄多雌繁殖群，后一种生活在父系多雄多雌群。肯尼亚长尾猴出现了两例杀婴现象，在繁殖群内雄性替换后，新繁殖雄性先后杀死一只 7 日龄和 1 日龄新生儿，并取食了新生儿尸体。死亡的两只新生儿均与新繁殖雄性没有父子关系。4 个月后繁殖群内有 3 只幼仔出生，没有再出现杀婴现象 (Struhsaker, 1977)。在青猴观察群中，先后出现了 6 次雄性替换，其中一次替换后出现了一只婴猴死亡和一只婴猴消失的现象，两只婴猴都与新繁殖雄性没有父子关系 (Butynski, 1982)。红绿疣猴出现一例 1 月龄雄性婴猴被群内青少年雄性杀死，杀婴雄性同时频繁攻击群内其他雌性，可能是为了获得群内的社会地位和交配机会 (Leland *et al.*, 1984)。

猕猴 (*Macaca mulatta*) 投食群内出现一例杀婴现象 (Camperio, 1984)。随后婴猴的母亲没有立即发情，也没有与杀婴雄性交配。目前仍未在野生群内发现杀婴现象。

东非狒狒 (*Papio anubis*) 在坦桑尼亚的拱北种群出现了 4 例杀婴现象 (Collin *et al.*, 1984)。第一例，一只进入群不到 1 年的成年雄性连续攻击一对哺乳期母子，半岁龄的雌性婴猴脸部和胸部被咬烂，11 d 后死亡。第二例，进入群 3 个月的一只成年雄性咬破 8 月龄婴猴腹部，导致其死亡，随后婴猴母亲也被咬伤。第三例，7 月龄雌性婴猴自己靠近新入雄性，遭到雄性威胁和咬伤，前来救援的雌性也被咬伤，婴猴在 22 min 后死亡。第四例，在繁殖群分裂过程和群内个体冲突过程中，第一雄性突然咬死附近树上的婴猴，叼着婴猴尸体数分钟奔跑展示，随后没有观察到雄性取食婴猴，婴猴母亲也没有与杀婴雄性交配的行为。

豚尾狒狒 (*Papio ursinus*) 出现 2 例杀婴现象 (Collin *et al.*, 1984; Tarara, 1987; 表 1)。第一例，母亲狒狒被研究者麻醉采血，雄性趁机杀死并取食了失去母亲保护的 8 月龄婴猴 (Collin *et al.*, 1984)。第二例，Tarara (1987) 观察到新入雄性杀死了 1 只 6 月龄的雌性孤儿，几个月后又咬伤两只青少年个体。

黄狒狒 (*Papio cynocephalus*) 出现了 1 起群间杀婴现象 (Shopland, 1982)。母亲带着哺乳期婴仔靠近邻群时，受到邻群个体的围攻。当母亲抱着严重受伤的孩子返回自己的繁殖群时，婴猴已经死亡。

## 1.5 大猩猩

大猩猩 (*Gorilla gorilla*) 群内观察到 3 次杀婴现象 (Fossey, 1984; 表 1)。该种类生活在 2 ~ 20 只个体组成的一雄多雌群，银背雄性基本垄断与发情雌性交配的机会。前两例都是两群相遇过程中，邻群雄性闯入杀婴，其中一个母亲随后迁移到邻群，成为杀婴银背雄性的配偶，第二年生育新的幼仔，幼仔受到雄性的保护 (Fossey, 1984)。第三例是在繁殖群中银背雄性消失后，新入成年雄性与雌性发生冲突，杀死雌性怀中的 3 月龄婴儿，雌性随后迁移到其他繁殖群内。

## 1.6 黑猩猩

与其他非人灵长类不同，黑猩猩的雌性和雄性均参与杀婴现象。该种类生活在 20 ~ 60 只个体组成的父系多雄多雌群内，一般年轻雌性会离开出生群，迁移到其他繁殖群内。在 15 年的长期野外观察中，研究人员共观察到 14 例杀婴行为，主要可以分为 3 类。

(1) 群间杀婴：雄性杀死其他繁殖群内的婴仔，共 4 例，直接观察到 3 例。前两例中，雄性们攻击其他群的雌性，抢夺分食婴儿，驱赶婴儿母亲。第三例中，雄性抢获婴仔后，在树干上磕打婴仔头部，奄奄一息的婴仔被研究人员解救下来，但是仍然很快死亡。这些群间杀婴事件中，凶手都是与受害婴猴没有父子关系的雄性。

(2) 群内雄性杀婴：雄性杀死刚刚迁入雌性的哺乳期婴儿，共 7 例，直接观察到 3 例 (Kawanaka 1981; Nishida and Kawanaka, 1985; Takahata, 1985; Hamai *et al.*, 1992)。第一例，观察群雄性们突然攻击群内一哺乳雌性，从其怀里掏出幼仔，分食了幼仔尸体，一些雌性也参与了分食活动。第二、三例的群内雄性杀婴也伴随着分食尸体的现象。受害雌性均是近年迁移来的，死亡的婴猴很可能与群内雄性没有父子关系。

(3) 群内雌性杀婴：雌性杀死群内其他雌性婴仔，共 3 例，都是由拱北群的一对母女实施。她们先暴打哺乳期雌性，抢夺其怀中的婴仔，并分食婴仔尸体。为了遮盖生肉的腥味，她们还数次将树皮放入口内一起咀嚼。就像在取食野猪幼崽、狒狒和红叶猴的时候，她们也会将一种有药味的草叶放入口中咀嚼一样 (Suzuki, 1971)。

## 1.7 灵长类杀婴现象的共同特征

(1) 灵长类中普遍存在杀婴行为，不仅出现于投食群或饲养种群，也出现于野生种群。

表 1 野生非人灵长类的杀婴事件及内容\*

Table 1 Summary of observed infanticide cases and their contexts in wild non-human primates

物种名 Species	杀婴观察次数 No. of obs.	受害年龄 Victim sex	受害者性别 Victimsex	杀婴者 Killer	与婴孩血缘关系 Infant/actor related	随后与受害雌性交配 Subseq. Mating	场景 Context	繁殖系统 Breeding structure	文献 Reference
狐猴科 Lemuridae									
环尾狐猴 <i>Lemur catta</i>	1	9 日龄 (9d)	?	雄 (M)	可能无 Unlikely	可能没有 Prob not	两群相遇 (GE)	多雄多雌群 (MM)	Hood, 1994
大狐猴科 Indridae									
冕狐猴 <i>Propithecus diademata</i>	2	1 月龄 (1mos)	雄 (M)	雄 (M)	无 No	无 No	新入雄性 (MI)	多雄多雌群 (MM)	Wright, 1995
	3	1-2 月龄 (1-2mos)	雄 (M)	雄 (M)	无 No	可能有 Possible	新入雄性 (MI)	多雄多雌群 (MM)	Wright, 1995
	4	1 日龄 (1d)	雄 (M)	雄 (M)	无 No	可能有 Possible	主雄消失 (MD)	一雄一雌群 (pair)	Erhart and Overdorff, 1998
吼猴亚科 Alouattinae									
红吼猴 <i>Alouatta seniculus</i>	5	14 日龄 (14d)	雄 (M)	雄 (M)	无 No	可能有 Possible	新入雄性 (MI)	单雄繁殖 (MMs)	Rudran, 1979
	6	?	?	雄 (M)	可能有 Likely	有 Yes	雌性等级提升 (RR)	单雄繁殖 (MMs)	Sekulic, 1983
	7	1 日龄 (1d)	雄 (M)	雄 (M)	无 No	有 Yes	新入雄性 (MI)	单雄繁殖 (MMs)	Agoram oorthy and Rudran, 1995
	8	9 月龄 (9mos)	雌 (F)	雄 (M)	无 No	无 No	新入雄性 (MI)	单雄繁殖 (MMs)	Agoram oorthy and Rudran, 1995
	9	1.5 月龄 (1.5mos)	?	雄 (M)	无 No	有 Yes	新入雄性 (MI)	单雄繁殖 (MMs)	Agoram oorthy and Rudran, 1995
	10	1 日龄 (1d)	?	雄 (M)	无 No	有 Yes	新入雄性 (MI)	单雄繁殖 (MMs)	Agoram oorthy and Rudran, 1995
	11	1.5 月龄 (1.5mos)	雌 (F)	雄 (M)	无 No	有 Yes	新入雄性 (MI)	单雄繁殖 (MMs)	Izawa and Lozano, 1991
	12	2 日龄 (2d)	雄 (M)	雄 (M)	无 No	可能有 Possible	新入雄性 (MI)	单雄繁殖 (MMs)	Izawa and Lozano, 1991
	13	1 月龄 (1mos)	雌 (F)	雄 (M)	无 No	可能有 Possible	新入雄性 (MI)	单雄繁殖 (MMs)	Izawa and Lozano, 1991
	14	7-14 日龄 (7-14d)	雄 (M)	雄 (M)	无 No	有 Yes	新入雄性 (MI)	单雄繁殖 (MMs)	Izawa and Lozano, 1991
	15	4.5 月龄 (4.5mos)	?	雄 (M)	无 No	有 Yes	新入雄性 (MI)	单雄繁殖 (MMs)	Clarke, 1983
长毛吼猴 <i>Alouatta palliata</i>									
黑吼猴 <i>Alouatta caraya</i>	16	14 日龄 (14d)	雌 (M)	雄 (M)	无 No	可能有 Possible	主雄取代 (TO)	单雄繁殖 (MMs)	Zunino et al., 1986
狐尾猴亚科 Cebinae									
黑带卷尾猴 <i>Cebus olivaceus</i>	17	7-14 日龄 (7-14d)	雄 (M)	雄 (M)	可能有 Likely	有 Yes	群内雌性 (breeding male)	单雄繁殖 (MMs)	Valderrama et al., 1990
	18	1 日龄 (1d)	雄 (M)	雄 (M)	可能无 Unlikely	有 Yes	新入雄性 (MI)	单雄繁殖 (MMs)	Valderrama et al., 1990
	19	9 月龄 (9mos)	雌 (F)	雄 (M)	可能无 Unlikely	可能没有 Prob not	群内雌性 (breeding male)	单雄繁殖 (MMs)	Valderrama et al., 1990
疣猴亚科 Colobine									
红绿疣猴 <i>Colobus badius</i>	20	1 月龄 (1mos)	雄 (M)	雄 (M)	无 No	有 Yes	雌性等级提升 (RR)	多雄多雌群 (MM)	Leland et al., 1984
东黑白疣猴 <i>Colobus guereza</i>	21	1 日龄 (1d)	雌 (F)	雄 (M)	可能无 Unlikely		新入雄性 (MI)	一雄多雌群 (SM)	Leland et al., 1984
长尾叶猴 <i>Presbytis entellus</i>	22	11-6 月龄 (11.6mos)	?	雄 (M)	无 No	有 Yes	主雄取代 (TO)	一雄多雌群 (SM)	Sugiyama, 1965
	23	2 月龄 (2mos)	雌 (F)	雄 (M)	无 No	可能有 Possible	主雄取代 (TO)	一雄多雌群 (SM)	Ross, 1993
	24	3.3 月龄 (3.3mos)	?	雄 (M)	可能无 Unlikely	有 Yes	主雄取代 (TO)	一雄多雌群 (SM)	Sommer, 1994
	25	3.4 月龄 (3.4mos)	?	雄 (M)	可能无 Unlikely	有 Yes	主雄取代 (TO)	一雄多雌群 (SM)	Newton, 1986
	26	3.1 月龄 (3.1mos)	?	雄 (M)	可能无 Unlikely	有 Yes	主雄取代 (TO)	一雄多雌群 (SM)	Hrdy, 1977
	27	3.3 月龄 (3.3mos)	?	雄 (M)	无 No	无 No	主雄取代 (TO)	一雄多雌群 (SM)	Sommer, 1994
	28	3.4 月龄 (3.4mos)	?	雄 (M)	无 No	有 Yes	主雄取代 (TO)	一雄多雌群 (SM)	Agoram oorthy and Rudran, 1995
	29	4.6 月龄 (4.6mos)	?	雄 (M)	无 No	有 Yes	主雄取代 (TO)	一雄多雌群 (SM)	Agoram oorthy and Rudran, 1995
	30	1.2 月龄 (1.2mos)	?	雄 (M)	无 No	有 Yes	主雄取代 (TO)	一雄多雌群 (SM)	Sommer, 1994
	31	1.5 月龄 (1.5mos)	?	雄 (M)	无 No	有 Yes	主雄取代 (TO)	一雄多雌群 (SM)	Sommer, 1994
	32	0.4 月龄 (0.4mos)	?	雄 (M)	无 No	有 Yes	主雄取代 (TO)	一雄多雌群 (SM)	Sommer, 1994
	33	7.4 月龄 (7.4mos)	?	雄 (M)	无 No	可能有 Possible	主雄取代 (TO)	一雄多雌群 (SM)	Agoram oorthy and Rudran, 1995
	34	8 月龄 (8mos)	?	雄 (M)	无 No	有 Yes	主雄取代 (TO)	一雄多雌群 (SM)	Sommer, 1994
	35	0.3 月龄 (0.3mos)	?	雄 (M)	可能无 Unlikely	有 Yes	主雄取代 (TO)	一雄多雌群 (SM)	Sommer, 1994
	36	18 月龄 (18mos)	雌 (F)	雄 (M)	无 No	有 Yes	新入雄性 (MI)	一雄多雌群 (SM)	Borries, 1999

续表 1 Continued from table 1

物种名 Species	杀婴观察次数 No. of obs.	杀婴年龄 Victim sex	受害者 Victimsex	杀婴者 Killer	与婴孩血缘关系 Infant/actor related	随后与受害雌性交配 Subseq. Mating	场景 Context	繁殖系统 Breeding structure	文献 Reference
银色乌叶猴 <i>Trachypithecus cristatus</i>	37	9 日龄 (9d)	?	雌 (M)	无 No	可能有 Possible	新人雄性 (MI)	一雄多雌群 (SM)	Wolf and Fleagle, 1977
猴亚科 Cercopithe cinae	38	7 日龄 (7d)	?	雌 (M)	无 No	可能有 Possible	主雄取代 (TO)	一雄多雌群 (SM)	Struhsaker, 1977
	39	1 日龄 (1d)	?	雌 (M)	无 No	可能有 Possible	主雄取代 (TO)	一雄多雌群 (SM)	Leland <i>et al.</i> , 1984
	40	6 月龄 (6mos)	雌 (F)	雌 (M)	无 No	无 No	主雄取代 (TO)	一雄多雌群 (SM)	Butynski, 1982
	41	20 日龄 (20d)	?	雌 (M)	无 No	有 Yes	主雄取代 (TO)	一雄多雌群 (SM)	Fairgrieve, 1995
坎氏长尾猴 <i>Cercopithecus campbelli</i>	42	哺乳期 (Unweaned)	?	雌 (H)	无 No		主雄取代 (TO)	一雄多雌群 (SM)	Galat-Luong and Galat, 1979
东非佛罗 <i>Papio anubis</i>	43	6.4 月龄 (6.4 mos)	雌 (F)	雌 (M)	无 No	有 Yes	新人雌性 (MI)	多雄多雌群 (MM)	Collins <i>et al.</i> , 1984
	44	8.5 月龄 (8.5 mos)	?	雌 (M)	无 No		新人雌性 (MI)	多雄多雌群 (MM)	Collins <i>et al.</i> , 1984
	45	7.2 月龄 (7.2 mos)	雌 (F)	雌 (M)	无 No	可能没有 Prob. not	新人雌性 (MI)	多雄多雌群 (MM)	Collins <i>et al.</i> , 1984
	46	8.4 月龄 (8.4 mos)	雌 (F)	雌 (M)	无 No		群分裂 (group fission)	多雄多雌群 (MM)	Collins <i>et al.</i> , 1984
	47	8 月龄 (8mos)	?	雌 (M)	无 No	无 No	无 (No)	多雄多雌群 (MM)	Collins <i>et al.</i> , 1984
	48	6 月龄 (6mos)	雌 (F)	雌 (M)	无 No		雌性等级提升 (RR)	多雄多雌群 (MM)	Tarara, 1987
黄佛罗 <i>Papio cynocephalus</i>	49	1 月龄 (1mos)	雌 (M)	雌 (M)	无 No		群间杀婴 (IG kill)	多雄多雌群 (MM)	Shopland, 1982
狮尾佛罗 <i>Theropithecus gelada</i>	50	哺乳期 (Unweaned)	?	雌 (M)	可能无 Unlikely	有 Yes	新人雌性 (MI)	重层社会 (Multi-level)	Mori <i>et al.</i> , 1997
猕猴 <i>Macaca mulatta</i>	51	小于 1 岁 (<1y)	雌 (M)	雌 (M)	可能有 Likely	可能有 Possible	雌性等级提升 (RR)	多雄多雌群 (MM)	Camperio, 1984
日本猴 <i>Macaca fuscata</i>	52	哺乳期 (Unweaned)	?	雌 (M)	无 No	有 Yes	新人雌性 (MI)	多雄多雌群 (MM)	Tokita, 1976
大猩猩 <i>Gorilla gorilla</i>	53	11 月龄 (11 mos)	雌 (F)	雌 (M)	无 No	可能有 Possible	两性相遇 (GE)	一雄多雌群 (SM)	Fossey, 1984
	54	1 日龄 (1d)	?	雌 (M)	无 No	无 No	两性相遇 (GE)	一雄多雌群 (SM)	Fossey, 1984
	55	3 月龄 (3mos)	?	雌 (M)	无 No	有 Yes	新人雌性 (MI)	一雄多雌群 (SM)	Fossey, 1984
	56	21 月龄 (21 mos)	?	雌, 雌	无 No	无 No	群间杀婴 (IG kill)	多雄多雌群 (MM)	Bygott, 1972
黑猩猩 <i>Pan troglodytes</i>	57	21 月龄 (21 mos)	雌 (F)	雌 (M)	无 No	无 No	群间杀婴 (IG kill)	多雄多雌群 (MM)	Goodall, 1986
	58	新生儿 (Newborn)	?	雌 (M)	无 No	无 No	群间杀婴 (IG kill)	多雄多雌群 (MM)	Goodall, 1986
	59	18-24 月龄	雄 (M)	雌 (M)	无 No	无 No	群间杀婴 (IG kill)	多雄多雌群 (MM)	Goodall, 1986
	60	3 月龄 (3mos)	雄 (M)	雌 (M)	无 No	无 No	群内杀婴 (WG kill)	多雄多雌群 (MM)	Nishida and Kawamaka, 1985
	61	1.5 月龄 (1.5 mos)	雄 (M)	雌 (M)	可能无 Unlikely	可能有 Possible	群内杀婴 (WG kill)	多雄多雌群 (MM)	Kawanaka, 1981
	62	2.5 月龄 (2.5 mos)	雄 (M)	雌 (M)	可能无 Unlikely	有 Yes	群内杀婴 (WG kill)	多雄多雌群 (MM)	Norikoshi, 1982
	63	5 月龄 (5mos)	雄 (M)	雌 (M)	可能无 Unlikely	有 Yes	群内杀婴 (WG kill)	多雄多雌群 (MM)	Hamai <i>et al.</i> , 1992
	64	6 月龄 (6mos)	雄 (M)	雌 (M)	可能无 Unlikely	有 Yes	群内杀婴 (WG kill)	多雄多雌群 (MM)	Hamai <i>et al.</i> , 1992
	65	1 月龄 (1mos)	雌 (M)	雌 (M)	可能无 Unlikely	有 Yes	群内杀婴 (WG kill)	多雄多雌群 (MM)	Takahata, 1985
	66	新生儿 (Newborn)	?	雌 (M)	可能无 Unlikely	有 Yes	群内杀婴 (WG kill)	多雄多雌群 (MM)	Suzuki, 1971
	67	0.7 月龄 (0.8 mos)	雌 (F)	雌 (M)	无 No	/	雌性杀婴 (FF kill)	多雄多雌群 (MM)	Goodall, 1986
	68	0.7 月龄 (0.8 mos)	雌 (M)	雌 (F)	无 No	/	雌性杀婴 (FF kill)	多雄多雌群 (MM)	Goodall, 1986
	69	0.7 月龄 (0.8 mos)	雌 (F)	雌 (F)	无 No	/	雌性杀婴 (FF kill)	多雄多雌群 (MM)	Goodall, 1986

\* 不包括一些不确定因素导致的婴孩消失的现象 (例如捕食者)。\* Disappearance of infant caused by uncertain factors (such as predation) is not included.

M = male; F = female; IG = group encounter; MI = male immigrant; RR = male rank rise; TO = male takeover; IG Kill = inter-group infanticide; WG Kill = within group infanticide; MM = multi-male group with opportunity of mating for all males in the group; MMS = multi-male group but contain only one breeding male; SM = single male group; Multi-level = multi-level societies consisted of several one-male units.

(2) 除黑猩猩以外 (黑猩猩的雌性和雄性均参与杀婴), 灵长类杀婴行为的实施者仅限于成年雄性。

(3) 杀婴现象一般出现于群内繁殖雄性变化的过程中, 例如繁殖雄性替换 (长尾叶猴、青猴、坎氏长尾猴 *C. campbelli*、大猩猩、长毛吼猴)、雄性社会地位提升 (红绿疣猴、红吼猴) 或者外来雄性加入 (红吼猴、冕狐猴 *Propithecus diadema*、狒狒)。

(4) 杀婴的实施者与死亡婴猴一般没有父子关系。表 1 中 66 例报告中仅 3 例 (4%) 观察到婴猴母亲在受害前曾与杀婴雄性有过性接触, 其余事件中均未观察婴猴母亲在受害前与杀婴雄性出现交配, 其中 47 例 (71%) 的受害婴猴与杀婴雄性明确没有父子关系。

(5) 死亡婴猴基本上都是新出生或正在哺乳期的个体, 而青少年个体或年龄较大婴猴 (大于

一岁) 则很少遭遇致死性攻击。

(6) 母亲失去幼仔后, 会在几天或几周内再次发情, 随后可能与杀婴雄性交配并生育。

(7) 杀婴现象与种群的社会结构有关, 例如长尾叶猴的杀婴现象均出现于一雄多雌群, 而没有出现于多雄多雌群。

## 2 灵长类雄性杀婴的适应性意义

雄性繁殖策略假说 (Hrды and Hausfater, 1984) 是目前对灵长类杀婴行为的最主流解释。该假说认为雄性杀婴有利于其自身的繁殖成功, 例如在一雄多雌种群中, 雄性间性竞争较强, 在繁殖群内的任期较短 (表 2)。新繁殖雄性希望尽快与群内雌性交配, 但是哺乳期雌性一般处于非发情状态, 可能一两年内回避交配。繁殖雄性通过杀死其他雄性留下的婴猴, 使雌性提前停止哺乳和进入发情期, 有利于雄性的繁殖成功。不过验证这一假设需要同时满足以下 3 个条件。

表 2 五种杀婴灵长类的繁殖参数和雄性在繁殖群的任期

Table 2 Reproductive parameter and male tenure length of breeding status in 5 species of nonhuman primates with reports of infanticide

种类 Species	地点 Site	季节性 繁殖 Birth seasonality	平均妊娠时间 Mean gestation length (days)	平均出产 间隔 Mean IBI (mons)	出产间隔 跨度 IBI Fange (mons)	雄性平均任期 Mean tenure lengths (mons)	雌性任期 跨度 Range of tenure lengths	文献 Reference
长尾叶猴 <i>Presbytis entellus</i>	Jodhpur, India	none	198 *	15		26.5	A few days to 6.2 years	Sommer, 1994
肯尼亚长尾猴 <i>Cercopithecus ascanius</i>	Kibale, Uganda	none, peak Nov-Feb		17.8	12-24		11-13 months	Struhsaker, 1977
青猴 <i>Cercopithecus mitis</i>	Kibal Uganda	Peak Dec-Jan		21 **		2.2	0.4-4.4 months	Butynski, 1982; Rudran, 1979
红吼猴 <i>Alouatta seniculus</i>	Hato, Venezu- era	none	191	16.6	10.5-26		4.7-7.6 years	Crocket and Seku- lic, 1984
黄狒狒 <i>Papio cynocephalus</i>	Moremi, Botswa- na	none	175	21		5	1-12 months	Busse and Hamil- ton, 1981;
豚尾狒狒 <i>P. ursinus</i>	Moremi, Botswa- na	none			18-24	5	1-12 months	Busse and Hamil- ton, 1981

\* 根据行为学观察; \*\* 根据 9 只哺乳一岁婴猴的雌性数据, 而如果把其他雌性数据统合在一起, 则平均出产间隔为 19.1 个月。

\* Based on behavioral data; \*\* Based on females whose infants survived the first year of life. If include all other infants, such as early dead infants, the figure is 19.1 months.

(1) 杀婴雄性没有杀死自己的婴仔。表 1 中, 62 例 (94%) 的杀婴雄性很可能与婴猴没有血缘关系。例如长尾叶猴的杀婴基本上出现于繁殖雄性取代过程中, 新繁殖雄性之前未曾与群内雌性交配过, 可以明确与受害婴猴没有父子关系。Borries 等 (1999) 通过 DNA 分析了饲养场种群 16 例杀婴现象中的父子关系, 发现所有杀婴雄性与死亡婴仔

均无父子关系。

(2) 杀婴能够缩短雌性的生殖间隔。灵长类的哺乳期较长, 雌性在哺乳期间一般回避交配, 而如果婴猴死亡的话, 雌性一般会在一两个月内甚至几天内提前进入发情状态 (Agoramoorthy and Rudran, 1995)。Sommer (1994) 比较失去婴猴的雌性和其他雌性的生殖间隔, 发现长尾叶猴雌性遭受

杀婴后生殖间隔分别缩短了 26% (投食群) 和 25% (野生群)。Crockett 和 Sekulic (1984) 也发现杀婴导致红吼猴雌性的生殖间隔缩短 32%。虽然新生儿死亡明显缩短了雌性的繁殖间隔, 然而青少年个体死亡则可能不会明显缩短雌性的繁殖间隔; 所以雄性倾向于杀死哺乳期婴猴, 而很少杀死已断奶的婴猴或青少年个体 (Borries, 1999)。对于季节性繁殖的物种, 杀婴可能也不缩短雌性的生殖间隔, 因为雌性只有在第二年的繁殖季节才可能发情。杀婴现象出现于环尾狐猴、冕狐猴和长尾叶猴 (Borries, 1999) 等季节性繁殖物种。Borries (1999) 发现这些种类雌性生殖间隔都超过一年 (表 2), 例如青猴和黄狒狒的生殖间隔为 21 个月, 杀死新生婴猴仍可以明显缩短雌性的生殖间隔。

(3) 杀婴雄性可以与受害雌性交配。表 1 的 44 例 (67%) 雄性实施杀婴后可能与受害雌性交配, 其中 31 例 (47%) 直接观察到交配行为。其他杀婴雄性无法与受害雌性交配, 可能因为雌性拒绝交配, 也可能因为一些例外原因, 例如坎氏长尾猴的一只杀婴雄性失去交配机会, 因为他在受害雌性发情前已被其他雄性取代; 一例吼猴杀婴后, 受害雌性迁移离开繁殖群, 使得雄性无法与受害雌性交配 (Valderrama *et al.*, 1990)。一些群间杀婴现象中, 杀婴雄性与受害雌性不在一个繁殖群, 交配可能性也较少。然而, 总体来说一半以上的杀婴雄性都可以获得与受害雌性交配的机会, 符合雄性繁殖策略假说。

灵长类雄性杀婴行为基本可以通过雄性繁殖策略假说解释, 但是是一些具体事件可能与雄性繁殖利益无关。例如黑猩猩群内存在乱交现象, 雄性如果杀死自己的骨肉, 就不利于其繁殖成功了 (Goodall, 1986)。误伤假说 (Bartlett *et al.*, 1993) 认为雄性并非故意对婴猴施暴、而是与其他个体冲突、或骚扰雌性获得交配机会的过程中误伤婴猴致死。但是该假说无法解释①雄性为什么会攻击独自活动的婴猴 (Borries, 1999); ②雄性杀婴过程很突然, 为什么攻击之前并没有与其它个体冲突 (Sommer, 1994); ③雄性杀死婴猴后为什么会立即停止继续骚扰婴猴的母亲 (Fossey, 1984) 等。所以, 误伤假说仅适用于解释个别的杀婴现象。

黑猩猩群内杀婴的受害者多是雄性婴儿, 而很少是雌性婴儿。类似的, 黑带卷尾猴和红吼猴雄性也倾向于杀死雄性婴猴 (Sommer, 1994)。Hiraiwa-Hasegawa 和 Hasegawa (1994) 提出减少未来竞争

者假说, 认为雄性倾向于杀死雄性婴猴, 是为了给自己及其子女减少未来同性竞争者, 符合雄性繁殖策略。不过这一假说无法解释黑猩猩的群内杀婴现象。在黑猩猩的父系社会中, 雄性婴儿是雄性们未来的重要联盟成员, 理应受到特殊地保护。该假说有待进一步验证。

在杀婴过程中, 黑猩猩和狒狒等种类群内出现取食婴猴尸体的行为。肉食假说 (Collin *et al.*, 1984) 认为雄性杀婴是为了获得食物。尤其是一些肉食性夜行性原猴类杀死新生儿可能与获取肉食有关 (Hiraiwa-Hasegawa, 1992)。该假说基于对原猴类的观察, 可能不适合解释主要以植物性食物为主的高等灵长类的杀婴现象 (Fairgrieve, 1995)。高等灵长类的雌性基本没有杀婴的行为, 雄性也很少杀死肉量多、容易下手的青少年个体, 说明获取肉食应该不是高等灵长类雄性杀婴行为的主要动力, 而可能是杀婴行为的伴随现象。

相对于野生种群, 杀婴行为更频繁地出现于圈养或投食群内。病态行为假说 (Boggess, 1979) 认为杀婴现象是由于拥挤等人为因素干扰, 引起雄性脾气暴躁、行为病态, 并伤及婴猴。例如埃及狒狒雄性在野生条件下不会杀婴, 而在笼养条件下性情暴乱, 出现杀婴、虐婴现象。已知的杀婴现象分布于 21 种灵长类的野生种群, 说明杀婴不是某一个体的病态现象或单个物种的特有行为。总的来看学者们对雄性繁殖策略假说的论述明显多于其他假说, 普遍认为雄性杀婴行为大多具有提高杀婴雌性繁殖效率的适应性意义, 个别事例可能由误伤、获取肉食或个体行为病态等因素引发。

### 3 杀婴现象的防范机制

杀婴会对婴猴的母亲造成巨大损失, 因此理论上, 母亲应该采取措施保护自己的婴儿。回避接触可能是雌性防止杀婴的对策之一。Steenbeek (1996) 发现叶猴繁殖群的成年雄性消失或死亡后, 雌性们会回避与其他群相遇, 防止受其他外来雄性的骚扰。新来雄性进入后, 哺乳期雌性会抱着幼仔坐在外围回避与新繁殖雄性接触 (Sommer, 1994)。在两群相遇的冲突中, 带婴雌性也会尽量回避靠近冲突区域 (Collin *et al.*, 1984)。

积极发情对策: 繁殖雄性替换后, 红绿疣猴和长尾叶猴雌性积极与新繁殖雄性交配, 一些怀孕雌性也会出现发情现象, 与新繁殖雄性交配, 减少杀婴倾向 (Hrdy, 1977)。狮尾狒狒 (Mori and Dunbar, 1985)、黄狒狒 (Hrdy and Hausfater, 1984)

和长尾叶猴 (Sommer, 1994) 的繁殖雄性替换后, 雌性频繁与新主雄交配, 并出现提前流产。提前流产现象也频繁出现于啮齿类 (Huck, 1984) 和野马 (*Equus caballus*; Berger, 1986) 等种类繁殖群的雄性替换过程中, 可以缩短雌性繁殖间隔, 减少产后杀婴对雌性造成的巨大损失。

依靠其他雄性对策 (Kummer *et al.*, 1974): 繁殖雄性的存在具有保护婴猴的意义, 在一些父子关系较明确的种群中, 雄性照顾、保护婴儿的时间可能超过母亲以外的其他雌性 (Rose and Fedigan, 1995)。杀婴雄性一般不敢靠近有雄性保护的母子, 因为与雄性出现冲突的话, 风险过高。van Shaik 和 Kappeler (1996) 发现大多数哺乳类的雌性和雄性仅在繁殖季节临时聚集, 其他时间各自分散生活, 而灵长类群内雌性与雄性长年生活在一起。这可能是防范外来雄性杀婴行为的适应性对策。

改变繁殖群组成对策: 从社会进化的角度来看, 一雄多雌群的弊端是激化了雄性间的竞争, 一些雄性没有繁殖机会, 可能引发杀婴现象。而多雄多雌群内雄性们或多或少都可以得到繁殖机会, 缓解了雄性间竞争, 可以有效抑制杀婴现象。此外, 雌性也可以通过与不同雄性交配, 混淆群内父子关系, 使雄性担心杀死自己的后代, 而减少杀婴倾向 (Daly and Wilson, 1988)。长尾叶猴、红绿疣猴和大猩猩等种类的杀婴现象一般仅出现于一雄多雌群, 很少出现于多雄多雌群 (Newton, 1986)。此外, 有的一雄多雌种类也会通过增加与群外雄性交配机会, 抑制其杀婴动机。例如豚尾猴 (*Macaca nemestrina*)、山魈 (*Mandrillus leucophaeus*)、鬼魈 (*M. sphinx*) 等种类平时生活在一雄多雌群, 但在繁殖季节相邻的繁殖群聚合, 雌性可以与群外雄性交配, 可以抑制雄性的杀婴现象 (Hiraiwa-Hasegawa and Hasegawa, 1994)。

#### 4 小结

本文主要提出了以下几个观点。第一, 灵长类中普遍存在杀婴行为, 实施者一般仅限于成年雄性 (除黑猩猩以外); 第二, 雄性杀婴行为大多具有提高杀婴雄性繁殖效率的适应性意义, 个别事例可能由误伤、获取肉食或个体行为病态等因素引发; 第三, 杀婴行为受到雌雄性二型性、两性关系、繁殖策略和社会结构等因素的影响; 第四, 雌性发展了直接抵抗、回避接触雄性、积极发情交配、依靠其他雄性、混淆父子关系和形成多雄多雌社会等防

范杀婴的对策。这些对策有利于保证婴猴的存活率, 例如在雄性替换或雄性等级变化的情况下, 红吼猴哺乳期幼仔的存活率仍可以保持在 68% ( $n = 60$ , Crockett and Sekulic, 1984); 长毛吼猴的为 60% ( $n = 15$ , Clarke, 1983); 长尾叶猴的为 71% (Sommer, 1994)。然而, 雌性无法完全阻止雄性杀婴, 因为雌性直接对抗雄性是很危险的行为, 可能导致其自身受伤和死亡; 防范雄性杀婴会消耗大量精力, 雌性需要时刻注意对方的动向, 而雄性杀婴只需要抓住几秒钟攻击机会, 就可以获得提高自身繁殖效率的巨大利益。所以灵长类出现雄性杀婴行为的根本原因是雌性防范雄性杀婴的难度较大, 而雄性实施杀婴行为的风险较低、利益较高。

人类社会普遍存在杀婴、虐婴现象, 实施者包括男性和女性。除了受到文化背景的影响以外, 这些行为可能具有一定的适应性意义 (Daly and Wilson, 1988)。例如 Daly 和 Wilson (1988) 发现 14 个原始采集狩猎社会中生下双胞胎后, 会杀死其中一个, 这样有利于提高母亲和另一个婴儿的存活率。南美原始亚诺马莫 (Yanomamo) 农耕社会中, 两个孩子年龄相距较近的话, 一般会杀掉新生儿; 爱斯基摩人在迁移季节出生小孩的话, 父母会主动杀死新生儿; 这些可能都是在资源匮乏等环境下的适应性现象 (Chagnon, 1992)。部分杀婴现象可能是灵长类共通的适应性行为。

**致谢:** 日本京都大学灵长类研究所的渡边邦夫教授和西北大学李保国教授为本文提供了指导, 京都大学和田一雄教授为本文提供了详实的资料, 在此深表谢忱。

#### 参考文献:

- Agoramoothy G, Rudran R. 1995. Infanticide by adult and subadult males in freeranging hanuman langurs (*Presbytis entellus*) — a male induced strategy? *Human Evolution*, **3**: 297 – 308.
- Bartlett T Q, Sussman R W, Cheverud J M. 1993. Infant killing in primates: a review of observe cases with specific reference to the sexual selection hypothesis. *American Anthropologist*, **95**: 958 – 990.
- Berger J. 1986. Wild horse of the great basin: social competition and population size. Chicago: Chicago University Press.
- Boggess J. 1979. Troop male membership changes and infant killing in langurs (*Presbytis entellus*). *Folia Primatologica*, **32**: 65 – 107.
- Bornies C, Launhardt K, Epplen J T, Winkler P. 1999. Males as infant protectors in hanuman langurs (*Presbytis entellus*) living in multi-male groups: defense pattern, paternity, and sexual behavior. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **46**: 350 – 356.



- Busse C D, Hamilton W J III. 1981. Infant carrying by male chacma baboons. *Science*, **212**: 1281 - 1283.
- Butynski T M. 1982. Harem-male replacement and infanticide in the blue monkey (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*) in the Kibale Forest, Uganda. *American Journal of Primatology*, **3**: 1 - 22.
- Bygott J D. 1972. Cannibalism among wild chimpanzees. *Nature*, **238**: 410 - 411.
- Camperio C A. 1984. A case of infanticide in a free-ranging group of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in the Jackoo Forest, Simla, India. *Primates*, **25**: 272 - 277.
- Chagnon N. 1992. Yanomamo: the last days of eden. New York: Harcourt brace Jovanovich.
- Clarke M R. 1983. Infant-killing and infant disappearance following male takeovers in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*). *American Journal of Primatology*, **5**: 241 - 247.
- Collin D A, Busse C D, Goodall J. 1984. Infanticide in two populations of Savanna baboons. In: Hausfater C, Hrdy S B eds. Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspective. New York: Aldine de Gruyter, 193 - 215.
- Crockett C M, Sekulic R. 1984. Infanticide in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). In: Hausfater C, Hrdy S B eds. Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspective. New York: Aldine de Gruyter, 173 - 191.
- Curtin R A, Dolhinow P J. 1979. Infanticide among langurs—a solution to overcrowding? *Science Today*, **13**: 754 - 756.
- Daly M, Wilson M. 1988. Homicide. New York: Aldinede Gruyter.
- Erhart E M, Overdorff D J. 1998. Infanticide in *Propithecus diademata* Edwards: an evaluation of the sexual selection hypothesis. *International Journal of Primatology*, **19**: 73 - 81.
- Fairgrieve C. 1995. Infanticide and infant eating in the blue monkeys (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*) in the Budongo Forest Reserve, Uganda. *Folia Primatologica*, **64**: 69 - 72.
- Fossey D. 1984. Infanticide in mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*) with comparative notes on chimpanzees. In: Hausfater C, Hrdy S B eds. Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspective. New York: Aldine de Gruyter, 217 - 235.
- Galat-Luong A, Galat G. 1979. Consequences comportementales des perturbations sociales repetees sure une troupe de Mones de Lowe, *Cercopithecus campbelli lowei*, de Cote d' Ivoire. *Terre er Vie*, **33**: 4 - 57.
- Goodall J. 1986. The chimpanzees of Gombe. Patterns of behavior. Cambridge MA: Harvard University Press.
- Hamai M, Nishida T, Takasaki H, Turner L A. 1992. New records of within-group infanticide and cannibalism in wild chimpanzees. *Primates*, **33**: 151 - 162.
- Hausfater G. 1984. Infanticide in langurs: strategies, counterstrategies, and parameter values. In: Hausfater C, Hrdy S B eds. Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspective. New York: Aldine de Gruyter, 257 - 281.
- Hiraiwa-Hasegawa M, Hasegawa T. 1994. Infanticide in nonhuman primates: Sexual selection and local resource competition. In: Parmigiani S, vom Saal F S eds. Infanticide and Parental Care. Chur: Harwood.
- Hiraiwa-Hasegawa M. 1992. Cannibalism among nonhuman primates. In: Elgar M A, Crespi B J eds. Cannibalism: Ecology and Evolution Among Divers Taxa. Oxfors: Oxford University Press, 322 - 338.
- Hrdy S B, Hausfater G. 1984. Comparative and evolutionary perspective on infanticide: introduction and overview. In: Hausfater C, Hrdy S B eds. Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspective. New York: Aldine de Gruyter, xiii-xxxv.
- Hrdy S B. 1977. The langur of Abu-female and male strategies of reproduction. Cambridge MA: Harvard University Press.
- Huck U W. 1984. Infanticide and the evolution of pregnancy block in rodents. In: Hausfater C, Hrdy S B eds. Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspective. New York: Aldine de Gruyter, 349 - 365.
- Izawa K, Lozano M H. 1991. Social changes within a group of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) III. Field studies of new world monkeys. *La Macarena, Colombia*, **5**: 1 - 16.
- Kawanaka K. 1981. Infanticide and cannibalism in chimpanzees, with special reference to the newly observed case in the Mahale mountains. *Africa Studies Monographs*, **1**: 69 - 91.
- Kummer H, Gotz W, Angst W. 1974. Triadic differentiation: an inhibitory progress protecting pair bonds in baboons. *Behavior*, **59**: 62 - 87.
- Leland L, Struhsaker T T, Butynski T M. 1984. Infanticide by adult male in three primate species of the Kibale Forest, Uganda: a test of hypotheses. In: Hausfater C, Hrdy S B eds. Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspective. New York: Aldine de Gruyter, 151 - 172.
- Mohnot S M. 1971. Some aspects of social changes and infant killing in the hanuman langur (*Presbytis entellus*) in Western India. *Mammalia*, **35**: 175 - 198.
- Mori U, Dunbar R I M. 1985. Changes in the reproductive condition of female gelada baboons following the takeover of one-male units. *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, **67**: 2215 - 224.
- Newton P N. 1986. Infanticide in an undisturbed forest hanuman langurs, *Presbytis entellus*. *Animal Behavior*, **34**: 785 - 789.
- Nishida T, Kawanaka K. 1985. Within group cannibalism by adult male chimpanzees. *Primates*, **26**: 274 - 284.
- Norikoshi K. 1982. One observed case of cannibalism among wild chimpanzees of the Mahale Mountains. *Primates*, **23**: 66 - 74.
- Rose L M, Fedigan L M. 1995. Vigilance in white-face capuchin, *Cebus capuchinus*, in Costa Rica. *Animal Behavior*, **49**: 63 - 70.
- Ross C. 1993. Takeover and infanticide in South Indian hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *American Journal of Primatology*, **30**: 199 - 219.
- Rudran R. 1979. The demography and social mobility of a red howler (*Alouatta seniculus*) population in Venezuela. In: Eisenberg J F ed. Vertebrate Ecology in the North Neotropics. Washinton D C: Smithsonia Institution.
- Sekulic R. 1983. Spatial relationships between recent mothers and other troop members in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Prima-*

- tes, **24**: 475 - 485.
- Shopland J M. 1982. An intergroup encounter with fatal consequences in yellow baboons. *American Journal of Primatology*, **3**: 263 - 266.
- Sommer V. 1994. Infanticide among the langur of jodhpur: testing the sexual selection hypothesis with a long term record. In: Parmigian S, vom Saal F S eds. Infanticide and Parental Care. Chur: Harwood Academic Publishers.
- Steenbeek R. 1996. What a maleless group can tell us about the constraints on female transfer in Tomas' s langur (*Presbytis thomas*). *Folia Primatologica*, **67**: 169 - 181.
- Struhsaker T T. 1977. Infanticide and social organization in redbtail monkey (*Cercopithecus ascanius schmidtii*) in the Kibale Forest, Uganda. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **57**: 75 - 84.
- Sugiyama Y. 1965. On the social change of hanuman langurs (*Presbytis entellus*) in their natural condition. *Primates*, **6**: 213 - 247.
- Sugiyama Y. 1987. A review of infanticide among hanuman langurs and other primates. *Journal of Bombay Natural History Society*, **83** (suppl.): 7 - 11.
- Suzuki A. 1971. Carnivory and Cannibalism among forest living chimpanzees. *Journal of the Anthropological Society of Nippon*, **79**: 30 - 48.
- Takahata Y. 1985. Adult male chimpanzees kill and eat a male newborn infant: newly observed intra-group infanticide and cannibalism in Mahale National Park, Tanzania. *Folia Primatologica*, **44**: 161 - 170.
- Tarara E B. 1987. Infanticide in chacma baboon troop. *Primates*, **28**: 267 - 270.
- Valderrama X, Srikosomatara S, Robinson J G. 1990. Infanticide in wedge-eared capuchin monkey, *Cebus olivaceus*. *Folia Primatologica*, **54**: 171 - 176.
- Van Shaik C P, Kappeler P M. 1996. The social systems of gregarious lemur: lack of convergence with anthropoids due to evolutionary disequilibrium. *Ethology*, **102**: 915 - 941.
- Wolf K E, Fleagle J G. 1977. Adult male replacement in a group of silvered leaf-monkeys at Kuala Selangor, Malaysia. *Primates*, **18**: 949 - 955.
- Zunino G E, Chalukian S C, Rumiz D I. 1986. Infanticidio y desaparición de infantes asociados al reemplazo de machos en grupos de *Alouatta caraya*. In: Mello T D ed. A Primatologia no Brasil. Campinas SP: Sociedade Brasileira de Primatologia, 185 - 190.