

人工投食行为对非人灵长类社会生态的影响

张 鹏^{1,2}

(1. 日本京都大学灵长类研究所, 犬山市 484-8506; 2. 西北大学生命科学学院, 西安 710069)

摘要: 近年来,国内开展了对几种非人灵长类投食群的研究。借鉴日本猴(*Macaca fuscata*)、恒河猴(*M. mulatta*)和黑猩猩(*Pan troglodytes*)长期积累的研究经验,有利于我们减少人工投食对非人灵长类带来的不利影响,也有利于推动国内非人灵长类社会生态学的深入研究。本文通过比较这三种灵长类野生群和投食群之间的差异,量化地分析了人工投食对灵长类动物社会生态学方面的影响。结果表明在社会行为方面,人工投食会导致灵长类动物的聚集、增加争斗频率、改变个体间等级关系、延缓分群现象、影响活动域和增加新兴行为。在种群数量方面,人工投食会缩短雌性性成熟时间、增加出生率和婴猴存活率、减少成年猴死亡率。而人工投食对雄性性成熟、出生间隔等方面的影响仍需要进一步考证。最后我们讨论了人工投食行为的利弊,并建议应谨慎和妥善地实施人工投食,和对非人灵长类投食群进行合理的监管。

关键词: 非人灵长类; 人工投食; 社会行为; 种群数量

中图法分类号: Q981 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3193 (2008) 03-0274-10

由于观察条件的限制,了解非人灵长类野生群的社会生态特点比较困难。人工投食的应用对灵长类学研究有着划时代的推动作用^[1]。人工投食将研究群吸引到投食区内,提高了观察条件。在对投食群的研究过程中,研究人员发展了动物个体识别和长期跟踪观察等研究方法,总结出了灵长类社会生态学的许多基本理论,例如‘基本等级’、‘依靠等级’和母系社会结构等理论^[1-2]。研究人员还希望通过投食群的研究来推断野生群的一些生态特征。然而,随后的一些研究发现投食群动物的社会行为和种群动态等生态特征与野生群存在明显的差异^[2-4]。另外随着越来越多的灵长类种群依赖于人类食物,人工投食还引起了一些社会问题。例如黑猩猩(*Pan troglodytes*)和日本猴(*Macaca fuscata*)的投食群经常破坏庄稼和骚扰附近居民的生活^[15-16]。人工投食对灵长类动物影响的研究已经越来越受到国际社会的关注。

近年来,国内也开展了对多种灵长类动物投食群的研究,例如藏酋猴(*M. thibetana*)^[17]、恒河猴(*M. mulatta*)^[18]、四川仰鼻猴(*Rhinopithecus roxellana*)^[19-20]、云南仰鼻猴(*R. bieti*) (Wei FW, personal communication)等。但是由于开展投食群的研究较晚,国内对人工投食影响的认识仍不够充分。国外对日本猴、恒河猴和黑猩猩的投食群的研究都已经持续了半个世纪以上,野生群的数据积累也较为充分。总结已有的研究经验,有利于减少人工投食对非人灵长类带来的不利影响,也有利于推动国内非人灵长类社会生态学的深入研究。为此本文比较了日本猴、恒河猴和黑猩猩投食群与野生群之间的差异,讨论了人工投食对灵长类

收稿日期: 2007-04-09; 定稿日期: 2007-05-29

基金项目: 21th Century COE Program JSPS 和 HOPE Project JSPS Japan

作者简介: 张鹏(1978-),男,日本,京都大学,灵长类研究所博士生,主要从事灵长类社会行为学的研究。E-mail:

zhangpeng@pri.kyoto-u.ac.jp

动物社会行为和种群数量方面的影响。旨在为国内的相关研究提供一些素材,也希望科研人员和相关管理部门能够更加重视人工投食给灵长类动物带来的影响。

1 对社会行为方面的影响

在野生状态下,取食行为占非人灵长类日活动时间的一半以上,是它们最主要日常活动之一^[21]。除了维持生存以外,自然的取食行为对稳定社会组成、维持社会结构和保持行为多样性等方面有着重要的作用^[22]。而人工投食改变了非人灵长类的自然取食行为,也会影响它们的社会行为。

1.1 聚集

人工投食将非人灵长类吸引到狭小的投食区周围,明显地压缩了它们正常的个体间距^[14-15]。在野生群内,日本猴、恒河猴的个体间距一般是 3 米以上,而在投食群内,由于食物被堆放在投食区内,个体间距常常被压缩至不到 1 米^[19, 23]。陌生的大猩猩聚集在投食区附近,争斗现象也常有发生^[15]。

1.2 争斗

人工投食会引起群内个体的频繁争斗。Mori^[9]的研究表明取食期间日本猴投食群内的争斗频率比野生群的高出 15—20 倍。特别是当食物的量或供给时间受到限制时,争斗的现象会更加频繁^[7, 12, 14, 24]。食物竞争是引起投食区内个体间的频繁争斗的一个原因。Wrangham^[14]和 Power^[25]观察到黑猩猩吃不到食物时会变得沮丧和好斗。但是 Nishida 则认为黑猩猩得不到食物时有时会表现出沮丧的表情,但不会因此而相互打斗^[11]。聚集和个体间距等原因也会引起个体间的频繁争斗。Mori 发现争斗在野生的日本猴群内很少发生,个体间距也一般较大^[9]。即使在取食期间,非亲缘个体间也很少相互接近 1 米以内。因此 1 米的个体间距又被称为日本猴的‘不容忍距离’(Intolerant distance)^[26-27]。而当食物被堆放在投食区内,投食群的动物常常突破到 1 米的不容忍距离以内取食,就会引起个体间的相互敌对和频繁争斗。Mori 还发现即使在非取食期间投食群内个体间相互敌对的现象也非常明显,争斗频率比野生群的高出 2 倍左右^[9]。为了进一步理解投食群内社会结构的变化,我们下面比较投食群和野生群等级关系方面的不同。

1.3 等级关系

非人灵长类的等级关系受食物分布的影响^[12, 21, 24, 26-27]。在自然状态下,由于食物分布较为疏散和均匀,野生群内的个体不需要为食物竞争而相互敌对。而在投食区内,人工提供的食物在时间、空间分布和量的分配上受到限制,这就会加剧投食群内个体间的相互竞争和敌对关系。高等级的个体通过排挤其他个体,可以获得更多的食物。这种不均衡的利益会导致投食群内个体间更加严格的等级关系。与野生群相比,日本猴投食群内的等级关系更加明显和严格^[27-28]。Maruhashi^[28]的研究发现投食群内低地位的个体为高地位的个体理毛的时间明显比它们接受理毛的时间多;而野生群内个体间的相互理毛则更加平等,受等级关系的影响较少。与日本猴相似,黑猩猩投食群内雄性的等级关系也比野生群内的更为严格^[15]。除了由于在投食区内竞争食物和发情雌性的原因,Lawick-Goodall^[7]认为投食群内雄性间的频繁社会交往也可能使雄性间建立更加稳定和严格的等级关系。

1.4 分群与活动域

人工投食会延缓了非人灵长类的分群过程。野生日本猴群的大小一般不会超过 40 只,猴群过大就会分群^[5]。导致分群的一个主要因素是生活环境内的食物量^[8]。群内个体的取食压力会随猴群的扩大而增加。猴群过大时,低地位雌性会倾向于从群中分裂出去^[13]。相比之下,日本猴投食群常常包括数百只甚至上千只个体,而且很少分群。Fukuda^[5]的研究发现停止或缩减人工投食量会引起投食群的分裂,这进一步证明人工投食会影响日本猴的分群现象。野生群分群后,几个新群的活动域之间一般会有相互覆盖的部分^[5]。与野生群不同,投食群分群后的新群之间更加敌对,它们的活动域之间没有重合的部分。有的猴群转移到附近的农田,加剧了破坏庄稼和干扰当地居民的生活等社会问题^[23, 29]。投食群的活动域也会受季节的影响^[15]。在自然食物充分的季节,黑猩猩对人工提供食物的依赖较小,投食群的活动域变化不大。而在食物相对匮乏的季节,黑猩猩更加依赖人们提供的食物,投食群的活动域比野生群的明显缩小。Goodall^[15]认为完全停止人工投食才可能恢复黑猩猩的活动域。Nishida^[11]则建议经常改变投食点,引导投食群主动地寻找投食点,也可以有效地减少人工投食对非人灵长类活动域的影响。

1.5 新兴行为

投食群内的非人灵长类创造出了很多的新兴行为。例如日本猴用海水洗红薯的行为^[30]、淘麦粒的行为^[1]、吃生鱼的行为^[31]、冬季洗温泉的行为^[32]和玩石头的行为^[33]等。这些新兴行为都是在投食群内被观察到的,而一般不会出现在野生群中,或是出现频率非常低。与野生群内个体相比,投食群内个体不必将大多数的时间花费在寻找食物和取食上。它们则可以在固定的地方休息和活动较长的时间。在充分的空闲时间和精力条件下,非人灵长类就可以创造和学习多种新兴行为。

2 对种群数量的影响

种群数量是非人灵长类社会生态学的一个重要特征。研究发现日本猴和恒河猴投食群内个体数量年增长率分别为 10%—15%和 13%—16%^[13, 34]。而其野生种群的个体数量年增长率则只有 3%—4%,明显低于投食群^[28, 34]。人工投食可能会引起非人灵长类的种群数量的变化。种群数量的变化受雌性性成熟时间、雄性性成熟时间、出生率、出生间隔、婴猴的存活率和死亡率等多方面因素的影响。因此有必要对这些因素进行分别分析。

2.1 雌性性成熟

初产年龄 人工投食提前了日本猴雌性的初产年龄(Mann Whitney U test, $n = 10$, $z = -1.5$, $p = 0.14$)。野生或很少量投食的群内,日本猴雌性的初产年龄是 6.3 岁(5.3—6.8 岁,表 1),而投食群内雌猴的初产年龄是 5.5 岁(5—6.2 岁,表 1)。Sugiyama and Ohsawa^[13]和 Mori^[9]的研究进一步证实投食停止后日本猴雌性的初产年龄会被推迟。人工投食也可能提前了恒河猴雌性的初产年龄。投食群内恒河猴的初产年龄为 4 岁左右;一些母猴甚至在 2 岁时就可能怀孕,这种现象则在野生群中从来没有被观察到过^[34—35]。

表 1 投食群与非投食群内种群数量参数比较^{*}

Demographic parameters in provisioned and non provisioned group

种类和地点 Species and sites	投食 Provisioning	观察时间 Study Years	群的大小 和数量 Group Size (No. Group)	雌性 性成熟 Female Maturation	雄性 性成熟 Male Maturation	出生率 Birth Rate	出生 间隔 Interbirth Interval	婴猴 存活率 survival to Interval	成年 猴死亡 Adult Mortality	文献 来源 Ref.
<i>Macaca fuscata</i>										
Mt. Kwaradake, Japan	no	72—74	100(1)	—	—	0.52	—	0.64	—	[49]
Mt. Kuniwari	no	75—79	13—47(8)	—	—	0.44	—	0.74	0.7	[8]
Shiga Heights B, Japan	no	—	(1)	—	—	0.35	—	0.53	—	[29]
Mt. Ryozen, Japan	no	74—80	20—60(2)	6.7	—	0.34	—	0.73	0.57	[13]
Koshima Islet, Japan	no	52—63	<20—50(1)	5.3	—	0.46	1	0.96	—	[10]
Koshima Islet, Japan	no	72—77	<105(1)	6.8	—	0.32	—	0.31	—	[10]
Shiga Heights A, Japan	yes	62—75	(1)	—	—	0.51	—	0.86	—	[29]
Mt. Ryozen, Japan	yes	69—73	45—80(1)	5.2	—	0.59	—	0.82	0.75	[13]
Ohirayama, Japan	yes	57—69	(1)	5.1	—	0.58	2	0.76	—	[39]
Koshima, Iset	yes	64—71	<50—120(1)	6.2	—	0.67	—	0.85	—	[10]
Laredo, TX, USA	yes	74—79	130—222(1)	5.9	—	0.18	—	0.93	0.64	[50]
Arashiyama, A, Japan	yes	54—74	31—158(1)	5—6	4.5	0.73	—	0.9	—	[38]
Arashiyama, B, Japan	Yes	75—77	210—270(1)	5.7	4.5—5.5	0.58—0.68	2.2	—	—	[51]
Takasakiyama, Japan	yes	50s—75	(1—3)	5	4	0.63	—	0.89	—	[13]
Rome Zoo	—	77—81	27—51(1)	—	—	0.86	—	—	—	[52]
<i>Macaca mulatta</i>										
Dunga, Cali, Pakistan	no	78—79	<290(7)	—	—	0.38	—	0.55	—	[53]
Aligarh District, India	no	59—77	<36(19)	—	—	0.77	—	0.82	<0.08	[12]
Kathmandu, Nepal	yes	75—78	292—358(2)	—	—	0.62	—	0.78	0.41	[44]
La Parguera, Puerto Rico	yes	62—72	106—364(1)	4	—	0.73	—	0.83	0.63	[34]
Chhatari, Aligarh, India	yes	59—77	8—132(2)	—	—	0.9	—	0.84	<0.3	[12]
Cayo Santiago, Puerto Rico	yes	59—62	30—130(6)	<4	3.5	0.8	<1.2	0.92	—	[35]
Cayo Santiago, Puerto Rico	yes	76—83	59—306(6)	<4	—	0.8	—	0.93	<0.8	[54]
Tuglaqabad, India	yes	80—83	28—133(5)	—	—	0.82	—	>0.96	0.96	[55]
CPRC, Dacis	yes	77—79	(6)	3—4	—	—	—	0.81	0.71	[56]
Yerkes, Georgia, USA	yes	72—77	—	<3.8	—	0.84	1	—	—	[57]
<i>Pan troglodytes</i>										
Bossou, Guinea	no	76—83	19—21(1)	—	—	0.23	—	—	—	[27]
Gombe, Tanzania	yes	65—83	31—60(1)	14	—	0.19	—	0.73	0.59	[6]
Mahale, Tanzania	yes	65—83	<100(1)	13	—	0.13	—	0.63	—	[58]

注: * 非投食群是指研究群完全没有被人工投食或人工投食的量很少。投食群指研究群依赖于人为提供的食物或人为食物占总食物量的一定比例。Non-provisioning means non-artificial feeding, sporadic and light feeding. Provisioning means artificial food constitute some proportion of diet, or primates reliant upon provisions.

2.2 雄性性成熟

初次射精时间 雄性性成熟的数据主要来源于对投食群的研究。投食群内日本猴雄性的初次射精时间为 4.5 岁或 4.5—5.5 岁(表 1)。Hanby 等^[36]也发现饲养笼舍雄性初次射精时间为 4.5 岁。4 岁的发情季节是日本猴精子发生学的理论值^[37], 与实际的观察结果基本接近。投食群恒河猴雄性性成熟时间为 3.5 岁(表 1), 这与恒河猴的精子发生学的理论值是一致的^[37]。可以看出饲养条件下日本猴的雄性性成熟时间为 4.5 岁左右, 而恒河猴的雄性性成熟时间为 3.5 岁左右, 较日本猴的早 1 年。但是由于没有野生条件下雄猴初次射精时

间,还无法确定人工投食对雄猴性成熟时间的影响。

2.3 出生率

人工投食明显提高了日本猴的出生率(表 1, $n = 15$, $z = -2.4$, $p = 0.02$)。在没有投食或很少量投食的群中,日本猴的平均出生率是 41 % (32 %—52 %) ,而投食群内的平均出生率为 60 % (18 %—86 %)。人工投食也提高了恒河猴的出生率(表 1, $n = 9$, $z = -1.5$, $p = 0.14$)。在没有投食或很少量投食的群中,恒河猴的出生率为 38 % 或 77 % ,而投食群内的平均出生率也相对较高,为 82 % (62 %—90 %)。在没有投食或很少量投食的群中,黑猩猩的出生率为 23 % ,而投食群的平均出生率反而相对较低,分别为 19 % 和 13 % (表 1)。由此可见人工投食明显提高了日本猴和恒河猴的出生率,但是对黑猩猩的出生率的影响不明显。

2.4 出生间隔

出生间隔的研究需要较长的观察周期,现有的数据还不充分。Takasakiyama 投食群中,一些日本猴雌性连年出产幼崽(表 1)。Sugiyama and Ohsawa^[13]发现连年出产的现象随投食量的减少而减少。他们认为人工投食缩短了日本猴的出生间隔。然而 Arashiyama B 和 Ohirayama 的投食群中,日本猴雌性的出生间隔都在 2 年左右(表 1),Koyama 等^[38]和 Tanaka 等^[39]则认为人工投食并不明显地影响出生间隔。在 Cayo Santiago 和 Yerkes 投食群中,恒河猴的雌性几乎每年出产幼崽(表 1)。对其他非人灵长类的研究表明动物在充分食物供给的条件下的出生间隔明显小于食物匮乏环境下的出生间隔,例如紫脸猴(*Presbytis senex*)^[40]、黄狒狒(*Papio cynocephalus*)^[31]。人工投食可能会缩短灵长类动物雌性的出生间隔。

2.5 婴猴存活率

人工投食明显增加了日本猴的婴猴存活率(表 1, $n = 13$, $z = -2$, $p = 0.05$)。在未投食或少量投食的群中,日本猴的婴猴存活率为 65 % (31—96 %) ,而在投食群中婴猴存活率提高到 86 % (76—93 %)。然而人工投食对恒河猴婴猴存活率的影响则并不明显(表 1, $n = 9$, $z = -1.3$, $p = 0.2$)。在野生或少量投食群中,恒河猴的婴猴存活率为 55 或 82 %。而在投食群中,存活率提高到 85 (55—96 %)。在 Gombe 投食群中,黑猩猩的婴猴存活率为 59 % ,但是仍缺乏可比较的野生群数据。

2.6 成年猴死亡率

虽然研究普遍认为人工投食会降低非人灵长类的死亡率,例如日本猴^[10, 13]、斯里兰卡猴(*M. sinica*)^[41]、绿猴(*Cercopithecus aethiops*)^[42]、黄狒狒^[31]、狮尾狒(*Theropithecus gelada*)^[43]。但是也有一些投食群内日本猴和恒河猴的死亡率明显高于野生群的(表 1)。投食区内人与动物、动物与动物之间疾病的传播会增加动物的突发性死亡现象,例如黑猩猩^[14]、恒河猴^[44]。动物间的频繁争斗也会增加幼猴的死亡率,例如叟猴(*M. sylvanus*)^[41]。另外投食群内日本猴畸形儿(如连指、缺指、缺肢和白化的个体)的出生率高达 5—25 % ,比野生群内的高出十几到几十倍。研究认为人工饲料中的农药残留和投食群内的频繁近亲繁殖现象可能导致了畸形儿出生率和死亡率的增加^[2]。

2.7 日本猴投食群的种群动态

从 1953 年到现在,日本灵长类学者跟踪记录了九州岛高崎山公园日本猴投食群的社会组成。这些长期的数据为灵长类学界解读投食群的种群动态提供了宝贵的资料。投食初期的 1953 年,高崎山有只有一个猴群,包括 220 只个体^[2]。1959 年猴群分裂为 A 和 B 两群。1962—1963 年又分裂出了 C 群。1972 年这 3 群内总共有 1400 只猴子,另外还有 1300 只猴

子离群、死亡或被捕获。猴子数量逐年递增不便于公园的管理,也干扰了当地居民的日常生活。1973 年公园开始减少人工投食量。1979 年猴子的个体数量出现了最高峰的 2002 只(A,1255;B,416;C,331)。到 1987 年,猴群内的个体数量仍居高不下,为 1911 只(A,951;B,468;C,492)^[13]。纵观投食后的 20 年间,高崎山的猴子数量增加了 6.5 倍以上^[45]。

分析数年的数据发现高崎山日本猴种群变化的 3 个阶段:投食初期阶段(1953—1962 年),种群数量快速增加;大量投食阶段(1963—1975 年),种群数量反而减少;减少投食阶段(1976—1987 年),种群数量增长率出现下降的趋势。高崎山投食群的种群动态表明人工投食引起的种群数量的增长不是直线性。Matsui 等^[45]认为引起投食群内个体数量急速增加的原因可能是婴猴死亡率的降低和个体寿命的增加,Sugiyama and Ohsawa^[13]则认为个体数量快速增加可能由于出生率的增加和雌猴初产年龄的降低。Richard^[22]认为种群数量在短期内急剧增加的主要原因应该是死亡率的变化,而不是繁殖率的变化,这个观点与 Matsui 等^[45]的一致。

3 小结:人工投食行为的利弊

上述的比较表明人工投食会影响非人灵长类的社会生态特征的多个方面。在社会行为方面,人工投食会导致灵长类动物的聚集、增加争斗频率、改变个体间等级关系、延缓分群现象、影响活动域和增加新兴行为等(表 2)。在种群数量方面,人工投食会缩短雌性性成熟时间、增加出生率和婴猴存活率、减少成年猴死亡率。而人工投食对雄性性成熟、出生间隔等方面的影响仍需要进一步的考证(表 2)。人工投食对灵长类动物的影响可能受动物种类、自然食物分布、投食方式等多方面因素的影响。例如 Kano^[46]对倭黑猩猩(*Pan paniscus*)的研

表 2 人工投食对日本猴、恒河猴和黑猩猩社会生态方面的影响

A summary of influence of provisioning on the social-ecological aspect in three primates species

	日本猴 <i>Macaca fuscata</i>	恒河猴 <i>M. Mulatta</i>	黑猩猩 <i>Pan troglodytes</i>	参考文献 Ref.
对社会行为的影响 (Influence on Social behavior)				
聚集(Aggregation)				[9,12,15]
争斗(Aggression)				[12,14,27]
等级关系(Dominance)				[12,15,28]
分群与活动域(Fissioning and ranging)				[5,11]
新兴行为(Inovative behavior)				[31,33]
对种群数量的影响 (Influence on population dynamics)				
雌性性成熟(Female naturation)				[10,35]
雄性性成熟(Male maturation)				[51,38]
出生率(Birth rate)				[29,44]
出生间隔(Interbirth interval)				[35,57]
婴猴存活率(Infant survivalship)				[12,29]
死亡率(Mortality)				[13,15,44]

注: :有影响 Influenced; :没有明确的结果或缺乏野生群的比较数据 Debating results or lack of comparable data; :没有影响 No influence

究发现人工投食甘蔗没有引起聚集,投食群的大小与自然群的大小也没有明显的差异。另外人工投食明显地提高了日本猴和恒河猴的出生率,而对黑猩猩出生率的影响则并不明显(表2)。除了影响非人灵长类社会生态特征,人工投食还会带来其他的一些不利影响。Godall^[15]发现过分依赖人工投食的黑猩猩会失去取食自然食物的本性,在投食停止或缩减后,黑猩猩会因不再适应自然环境而死亡。在一些国家和地区,投食群灵长类动物破坏庄稼和干扰居民生活的问题也越来越严重。在日本,政府捕获日本猴的数量逐年增加,2001年以后每年捕获的个体数量已经超过一万只,约占日本猴总体数量的10%^[16]。另外在一些旅游区,游客在给猴子喂食的过程中可能被猴子咬伤或抓伤,增加了人兽共染疾病相互传播的危险^[2, 14-15]。考虑到这些不利影响,建议应慎重考虑和避免对野生灵长类实施人工投食。对已有的投食群应及时采取措施来维持投食群的自然的状况,例如停止投食、减少投食量、不定期地改变投食点、加强对投食群的研究、以及保障周边居民生活不受投食群的骚扰等。

在合理监管的条件下,人工投食为灵长类学研究和保护所带来的好处也很明显。人工投食提高了观察动物的条件,对灵长类学研究有着划时代的推动作用^[1-2]。人工投食增加了动物的生育能力和种群数量,也有利于保护一些濒危的物种和地方种群^[47]。另外灵长类动物投食群可以促进生态旅游,带来经济收益^[48]。随着中国的经济发展和人民生活水平的提高,公众越来越关注动物与人类的和谐共存。在有关管理部门和科研工作者的共同努力下,我们有理由相信人工投食的做法会受到有效地监管,而现有的灵长类动物投食群在促进科学研究、维持种群数量、丰富人民精神生活等方面会进一步发挥积极的作用。

致谢: 本篇综述受日本学术振兴会(JSPS)HOPE项目和21th Century COE项目的资助。西北大学生命科学院李保国教授和日本京都大学灵长类研究所渡边邦夫教授为本文提供了指导,日本京都大学灵长类研究所和田一雄教授为本文提供了详实的资料。笔者深表谢忱。

参考文献:

- [1] Kawai M, Ohsawa H. Ecology of Japanese monkeys, 1950—1982[A]. In: Resent Progress of Nature Science in Japan. Vol. 8. Tokyo: Science council of Japan, 1983, 95-108.
- [2] Itani J. Twenty years with Mount Takasaki monkeys [A]. In: Bermant G, Lindburg DG eds. Primate Utilization and Conservation. New York: John Wiley and Sons Press, 1975, 101-125.
- [3] Altmann SA, Altmann J. Demographic constraints on behaviour and social organization[A]. In: Bernstein IS, Smith BO eds. Primate Ecology and Human Origins: Ecological Influences and Social Organization. New York: Garland STMP, 1979, 47-63.
- [4] Fa JE, Southwick CH. Ecology and Behaviour of Food Enhanced Primate Groups[M]. New York: Alan R. Liss Inc, 1988.
- [5] Fukuda K. Influence of artificial food supply on population parameters and dispersal in the Hakone T troop of Japanese macaques [J]. Primates, 1988, 29: 477-492.
- [6] Godall J. Population dynamics during a 15 years period in one community of free-living chimpanzees in the Gombe Natinal Park, Tanzania[J]. Z Tierpsychol, 1983, 61, 1-60.
- [7] Lawick-Godall J van. The behaviour of free living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve[J]. Anim Behav Monogr, 1968, 1: 163-311.
- [8] Maruhashi T. An ecological study of troop fission of Japanese monkeys (*Macaca fuscata yakui*) on Yakushima Island, Japan[J]. Primates, 1982, 23: 317-337.
- [9] Muri A. The social organization of the provisioned Japanese monkey troops which have extraordinary large population sizes[J]. J Anthropol Soc Nippon, 1977, 85: 325-345.
- [10] Muri A. Analysis of population change by measurement of body weight in the Koshima troop of Japanese monkeys[J]. Primates,

- 1979, 20: 371-397.
- [11] Nishida T. The social structure of Chimpanzees of the Mahale Mountains[A]. In: Hamburg DA, McCown ER eds. The Great Apes. Menlo Park: Benjamin/Cummings, 1979, 73-122.
- [12] Southwick CH, Siddiqi MF, Farooqui MY, et al. Effect of artificial feeding on aggressive behaviour of rhesus monkeys in India [J]. *Animal Behav*, 1976, 24: 11-15.
- [13] Sugiyama Y, Ohsawa H. Population dynamics of Japanese monkeys with special reference to effect of artificial feeding[J]. *Folia Primatol*, 1982, 39: 238-263.
- [14] Wrangham RW. Artificial feeding of chimpanzees and baboons in the nature habitat[J]. *Animal Behav*, 1974, 22: 83-93.
- [15] Goodall J. The Chimpanzees of Gombe, Patterns of Behaviour[M]. Cambridge, Mass: Belknap Press, 1986.
- [16] Watanabe K, Muroyama Y. Recent expansion of the range of Japanese macaques, and associated management problems[A]. In Paterson JD, Wallis J, Norman OK eds. Commensalisms and Conflict: the Human-Primate Interface. American Society of Primatologists, 2005, 400-419
- [17] Li JH. The Tibetan Macaque Society: A Field Study[M]. An Hui: An Hui University Press, 1999, 1-133.
- [18] Fang BH, Xu XJ, Liu BX. Rhesus monkeys in the Taihang Mountains Henan China and captive rearing[A]. In: Xia WP, Zhang YZ eds. Primate Research and Conservation. Beijing: Forestry Publishing House, 1995, 355-358.
- [19] 张鹏, 李保国, 和田一雄, 等. 秦岭川金丝猴一个群的社会结构[J]. *动物学报*, 2003, 49: 727-735.
- [20] Zhang P, Watanabe K, Li BG, et al. Social Organization of the Sichuan Snub-nosed Monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) in the Qinling Mountains of China[J]. *Primates*, 2006, 47: 374-382.
- [21] Silk JB. Social behaviour in evolutionary perspective[A]. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, et al. Primate Societies [M]. Chicago: University of Chicago Press, 1987, 318-329.
- [22] Richard AF. Primate in Nature[M]. New York: WH Freeman and company, 1985.
- [23] Zhang P, Watanabe K. Extra-large clusters and social structure in Japanese macaques (*Macaca fuscata*) from Shodoshima Island, Central Japan[J]. *Am J Primatol*, 2007, 69: 1-12.
- [24] Loy J. Oestrous behaviour of free ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) [J]. *Primates*, 1971, 12: 1-31.
- [25] Power M. The foraging adaptation of chimpanzees and the recent behaviour of provisioned apes in Gombe and Mahale National Park, Tanzania[J]. *Hum Evol*, 1986, 1: 251-266.
- [26] Furuichi T. Inter-individual distance and influence of dominance on feeding in a natural Japanese macaque troop[J]. *Primates*, 1983, 24: 445-455.
- [27] Sugiyama Y. Population dynamics of wild chimpanzees at Bossou, Guinea, between 1976 and 1983[J]. *Primates*, 1984, 25: 391-400.
- [28] Furuichi T. Symmetrical patterns in non-agonistic social interaction found in non-provisioned Japanese macaques[J]. *J Ethol*, 1984, 2: 109-119.
- [29] Suzuki A, Wada K, Yoshihiro S, et al. Population dynamics and group movement of Japanese monkeys in Yokoyugawa Valley, Shiga Heights[J]. *Physiol Ecol*, 1975, 16: 15-23.
- [30] Kawamura S. The process of sub-culture propagation among Japanese macaques[J]. *Primates*, 1959, 2: 43-60.
- [31] Watanabe K. Fish: A new addition to the diet of Japanese macaques on Koshima Island[J]. *Folia Primatol*, 1989, 52: 124-131.
- [32] Suzuki A. An ecological study of wild Japanese monkeys in snowy areas-focused on their food habits[J]. *Primates*, 1965, 6: 31-72.
- [33] Huffman M. Stone-play of *Macaca fuscata* in Arashiyama B troop: transmission of a non-adaptive behaviour[J]. *J Hum Evol*, 1984, 13: 725-735.
- [34] Drickamer LC. A ten years summary of reproductive data for free-ranging *Macaca mulatto*[J]. *Folia Primatol*, 1974, 21: 61-80.
- [35] Koford CB. Population dynamics of rhesus monkeys on Cayo Santiago[A]. In: Devore I ed. Primate Behavior: Field Study of Monkeys and Apes. New York: Holt, Rinehart and Winston Press, 1965, 160-174.
- [36] Hanby JP, Robertson LT, Phoenix CH. The sexual behaviour of a confined troop of Japanese macaques[J]. *Folia Primatol*, 1971, 16: 123-143.
- [37] Nigi H, Tiba T, Yamamoto S, et al. Sexual maturation and seasonal changes in reproductive phenomena of male Japanese

- monkeys (*Macaca fuscata*) at Takasakiyama[J]. *Primates*, 1980, 21: 230-240.
- [38] Koyama N, Norikoshi K, Mano T. Population dynamics of Japanese monkeys at Arashiyama[A]. In: Kondo S, Kawai M, Ehara A eds. *Contemporary Primatology: 5th International Congress of Primatology*, Nagoya. Basel: Karger, 1975, 411-417.
- [39] Tanaka T, Tokura K, Kotera S. Effects of infant loss on the inter-birth interval of Japanese monkeys[J]. *Primates*, 1970, 11: 113-117.
- [40] Rudran R. The reproductive cycle of two subspecies of purple-faced langurs (*Presbytis senex*) with relation to environmental factors [J]. *Folia Primatol*, 1973, 19: 41-60.
- [41] Dittus WJ. The social regulation of population density and age-sex distribution in the Tòque monkey[J]. *Behaviour*, 1977, 63: 281-322.
- [42] Whitten HL. Diet and dominance among female vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) [J]. *Am J Primatol*, 1983, 5: 139-159.
- [43] Dunbar RIM. Demographic and life history variables of a population of gelada baboons (*Theropithecus gelada*) [J]. *J Anim Ecol*, 1982, 49: 485-509.
- [44] Teas J, Rhichie T, Taylor H, et al. Population patterns and behavioural ecology of rhesus monkeys (*macaca mulatta*) in Nepal [A]. In: Lindburg DG ed. *The Macaques Studies in Ecology, Behaviour and Evolution*. New York: Van Nostrand Reinhold Company, 1980, 247-262.
- [45] Matsui K, Nishimura A, Ohsawa H, et al. Populations study of Japanese monkeys at Takasakiyama[J]. *J Anthropol Soc Nippon*, 1973, 81: 236-248.
- [46] Kano T. The social group of pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*) of Yalosiidi, Republic of Zaire[J]. *Int J Primatol*, 1982, 4: 1-31.
- [47] Lyles AM, Dobson AP. Dynamics of provisioned and unprovisioned primate populations[A]. In: Fa JE, Southwick eds. *Ecology and Behaviour of Food Enhanced Primate Groups*. New York: Alan R. Liss Inc, 1988, 167-198.
- [48] Carpenter CR, Nishimura A. The Takasakiyama colony of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) [J]. In Carpenter CR ed. *Proc. 2nd Int. Cong. Primatol*, 1969, 1: 16-30.
- [49] Ikeda H. Population changes and ranging behaviour of wild Japanese monkeys at Mt. Kwaradake in Kyushu Japan[J]. *Primates*, 1982, 23: 338-347.
- [50] Fedigan LM, Guzoules H, Guzoules S. Population dynamics of Arashiyama west Japanese macaques[J]. *Int J Primatol*, 1983, 4: 307-321.
- [51] Takahata Y. The reproductive biology of a free-ranging troop of Japanese monkeys[J]. *Primates*, 1980, 21: 303-329.
- [52] Scucchi S. Interbirth intervals in a captive group of Japanese macaques[J]. *Folia Primatol*, 1984, 42: 203-208.
- [53] Melnick DB, Vessey SH. Nepotism among rhesus monkey brothers[J]. *Nature*, 1981, 294: 160-161.
- [54] Rawlins RG, Kessler MJ, Turnquist JE. Reproductive performance, population dynamics and anthropometrics of the free ranging Cayo Santiago rhesus macaques[J]. *J Med Primatol*, 1984, 13: 247-259.
- [55] Malik DB, Tilford BL, Vessey SH. Dominance rank, secondary sex ratio and reproduction of offspring in polygynous primates [J]. *Am Nat*, 1984, 124: 173-188.
- [56] Smith DC. A comparison of the demographic structure and growth of free-ranging and captive groups of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) [J]. *Primates*, 1982, 23: 24-30.
- [57] Wilson ME, Gordon TP, Bernstein IS. Timing of birth and reproductive success in rhesus monkey social group [J]. *J Med Primatol*, 1978, 7: 202-212.
- [58] Hiraiwa-Hasegawa M, Hasegawa T, Nishida T. Demographic study of a large sized unit-group of chimpanzees in the Mahale Mountains, Tanzania: a preliminary report [J]. *Primates*, 1984, 25: 401-413.

Effects of Provisioning on the Social-ecological Aspects of Non-human Primates

ZHANG Peng^{1,2}

(1. Primate Research Institute, Kyoto University, 484-8506, Inuyama city, Japan;

2. College of Life Science, Northwest University, Xi'an 710069)

Abstract: Provisioning is known to influence various aspects of social behavior and demography in non-human primates. This paper reviews the socioecological data from studies of provisioned groups of three primate species, Japanese macaques (*Macaca fuscata*), rhesus macaques (*M. mulatta*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*), and compares them with the groups living under natural conditions. There are differences in social behaviors between the primates under provisioning and the ones living in natural conditions. In provisioned groups, monkeys show: shorter inter-individual distance; more frequency of aggressive acts; and stronger dominance relationships among individuals. Provisioning also influences group fission, home range and occurrences of innovative behaviors. Differences in demographic aspects are also apparent between primates living in these two conditions. In the provisioned group, monkeys had an earlier age of first birth, higher birth rates, better survivorship of infants and less mortality rate than those in natural conditions. It is noted that the influence of provisioning on inter-birth interval and male maturation is presently unclear.

Key words: Non-human primates; Provisioning; Social behaviour; Population dynamics