

杂交白头叶猴 F1 代及其后代性状和行为跟踪观察

阙腾程¹, 胡艳玲², 张才昌³, 黄乘明³, 孟秀菊¹

(1. 广西南宁市动物园, 广西 南宁 530003; 2. 上海交通大学 农业与生物学院, 上海 200030;

3. 广西师范大学 生命科学学院, 广西 桂林 541004)

摘要: 通过对白头叶猴与黑叶猴杂交所得的雌杂白头叶猴 F1 代 (F1f) 的性状及行为观察, 以及 F1 代与黑叶猴进行回交繁殖出来的后代 Be1、Be2、Be3 和 Be4 的性状表现及生长发育的长期观察, 结果表明: 杂交白头叶猴及其回交代的性状、形态特征与黑叶猴十分相似, 黑毛性状占绝对的优势。白头叶猴所拥有的性状在杂白头叶猴及其后代中几乎不表现, 仅是生长中存在部分印记, 在发育过程中的颜色转变时间延长, 毛色转变也有痕迹的现象。这说明白头叶猴的基因控制在回交代中只起到辅助作用, 但总的以黑叶猴的基因控制为主。白头叶猴回交代个体弱仔率比例高达 50%, 高于同期的黑叶猴弱仔率, 后者一般为 10%—20%, 呈现出远交衰退迹象。杂交代 F1 在繁殖行为及对后代的哺育投资上与黑叶猴无明显区别; 回交代的生长发育和行为发育与黑叶猴的行为有趋同性。综合上述特征, 结合杂交白头叶猴 F1f 的连续繁殖成功, 可以断定白头叶猴不是一个独立种, 而是黑叶猴的一个亚种。

关键词: 白头叶猴; 黑叶猴; 繁殖成功; 生长发育

中图分类号: Q959.848; Q959.848.09 **文献标识码:** A **文章编号:** 0254-5853 (2007) 03-0225-06

Observations on the Hybrid F1 of *Trachypithecus leucocephalus* and *T. francoisi* and Its Offspring

QUE Teng-cheng¹, HU Yan-ling², ZHANG Cai-chang³,
HUANG Cheng-ming³, MENG Xiu-ju¹

(1. Nanning Zoo, Guangxi 530003, China; 2. College of Agriculture and Biology, Shanghai Jiaotong University, Shanghai 200030, China; 3. College of Biology, Guangxi Normal University, Guilin 541004, China)

Abstract: The characteristics and behaviours of F1f (the female hybrid of *Trachypithecus leucocephalus* and *T. francoisi*) and its backcross offspring (Be1, Be2, Be3 and Be4) were extensively observed. The results showed that the hybrid F1f and its offspring had similar characteristics with *T. francoisi*. Besides the black hair was an overwhelmingly dominant character, the changing of their hair colour, the breeding behaviour of hybridized F1, and the growing process and behaviours of the hybrid F1f offspring resembled *T. francoisi*. However the feature of *T. leucocephalus* was nearly not present in the hybrid F1 and its offspring, excepting that in the development process the time for their hair colour change was longer and during their growth there existed imprinting phenomenon of *T. leucocephalus*. Therefore it can be inferred that the gene control of *T. leucocephalus* only played a supporting role and *T. francoisi*'s gene dominated in the hybrid F1f and their offspring. The percent of weak infants for backcross langurs reaching 50%, which was higher than that of the general 10%–20% of *T. francoisi*, suggested a sign of outbreeding depression. Based on our observation that the hybrid F1f was able to reproduce its offspring successfully we can make a conclusion that *T. leucocephalus* should be considered as a subspecies of *T. francoisi* instead of an independent species.

Key words: *Trachypithecus leucocephalus*; *Trachypithecus francoisi*; Successful reproduction; Growth and development

物种是生物在自然界中存在的一个基本单位, 以种群的方式存在, 占有一定的生境, 同一物种个

体的形态基本一致。亚种是一个物种内具有相同变异特征的个体组成的一个群体, 一般是由于地理隔

* 收稿日期: 2006-11-28; 接受日期: 2007-03-25

基金项目: 广西自然科学基金资助项目 (桂科自 0640199)

第一作者简介: 阙腾程 (1976-), 男, 在职兽医硕士研究生, 兽医师, 研究方向: 动物饲养与流行病学研究。E-mail: qtchpost@163.com

离或生态隔离所形成,并具有与邻近亚种相区别的稳定的形态特征,但尚未完全形成生殖隔离(Liu & Zheng, 1997)。白头叶猴的分类地位长期以来存在争议,其争议的焦点主要是围绕形态学、生殖隔离、地理隔离和分子生物学等方面[如随机扩展多态 DNA (RAPD) 和细胞色素酶 b 检测的结果]进行(Wang et al, 1999)。普遍认为白头叶猴是黑叶猴的一个亚种,但近期又出现了另一个观点,认为白头叶猴是越南棕头叶猴的一个亚种(Groves, 2001)。南宁市动物园为了做好笼养黑叶猴和白头叶猴的遗传管理,从分类学的角度对白头叶猴分类地位进行了界定,于是在 20 世纪 90 年代,对白头叶猴和黑叶猴进行杂交,顺利繁殖出 F1 代(共 3 只,全为雌体,有两只在亚成体时因意外死亡),现存的一只 F1 代杂白头叶猴经与黑叶猴回交并连续繁殖成功。Hu et al (2004) 已从生殖隔离的角度探讨了白头叶猴是黑叶猴亚种的分类地位。此期间笔者对杂交白头叶猴的生长发育、形态及性状表现进行了跟踪观察,拟为白头叶猴与黑叶猴的深入研究提供理论依据。

1 研究对象及方法

1.1 研究地点、对象

研究地点位于南宁动物园灵长类繁殖中心。猴舍构造:分内室和外室两间,上下两层。内室有一小门及二小窗与外室相通。外室的顶和正面用铁丝网封住,笼内面积约 4 m × 5 m, 高约 5 m。正面铁丝网上有铁架供猴群栖息。

研究对象为白头叶猴与黑叶猴杂交取得的 F1 代——F1f (♀), 以及 F1f 与雄性黑叶猴回交的后代——Be1、Be2、Be3、Be4。F1f 的父亲白头叶猴及母亲黑叶猴都是我国 20 世纪 80 年代从野外引进的个体,之后,由于缺乏雌性的白头叶猴,两者被迫进行杂交繁殖。F1f 的初次交配年龄为 5 岁, 6

岁时第一胎婴儿出生,时至今日已繁殖 4 胎。与 F1f 回交的雄性黑叶猴共有 2 只均来自于野外,分别命名为: M1C6 和 M2C7。M1C6 (年龄约 14 岁) 经驯养后于 1999 年 6 月与 F1f 合笼,共繁殖 3 个体,分别是: Be1、Be2、Be3。Be1 (♂) 于 2000 年 2 月出生, 6 个月人工断奶, 16 个月后因触电死亡; Be2 (♀) 于 2001 年 5 月出生, 幼体发育正常, 现已性成熟。Be3 (♂) 于 2003 年 11 月出生, 出生时体质较差, 经精心护理饲养成活, 到第 13 个月隔奶时已发育正常。M1C6 因患肾病于 2004 年 4 月病亡。M2C7 于 2005 年 10 月与 F1f 合笼, 之后于 2006 年 10 月 F1f 生下 Be4。Be4 出生时体质也较差, 至发稿时已能独立活动, 但头部毛色刚转变为乳白色, 身体健康状况良好。

1.2 方法

从 1999 年 6 月起, 采用随机观察法记录 F1f 个体的表观性状、行为特征及繁殖的表现。记录 F1f 先后繁殖的后代 Be1、Be2、Be3、Be4 的毛色、形态和行为变化。Be1、Be2、Be3、Be4 一月龄的行为活动采用焦点动物连续观察法进行观察记录, 其余时间采用随机观察法记录幼体的行为及身体的特征变化, 实验结果通过 SPSS11.0 进行统计分析。

2 结果

2.1 F1f 的形态及其与亲代的区别

成年的 F1f 体重、躯体大小、高度与雌性黑叶猴无明显差异, 躯体被毛也无区别, 即通身黑色, 无斑块, 会阴部同雌性黑叶猴一样存在三角形的白斑。主要区别是 F1f 脸、额、眉及颞部为白色, 脸颊部白纹一直延伸至耳后形成泛白区, 面积约为 3.5 cm × 6.7 cm; 黑叶猴的脸颊部存在白纹, 较窄, 仅从嘴角只延伸至耳上沿, 面积约为 1.5 cm × 4.5 cm。因此, F1f 在头部仍类似于白头叶猴。

表 1 F1f、亲本黑叶猴和白头叶猴的性状

Tab. 1 The difference characters among the hybrid F1f, father and mother

| 性状 Traits | |
|---|--|
| 杂交的 F1f Hybridization F1f | F1f 的全身基本为黑色, 脸、额、眉及颞部为白色, 脸颊部白纹一直延伸至耳后形成泛白区, 面积约为 3.5 cm × 6.7 cm。形态及毛色极似黑叶猴。 |
| 父本白头叶猴 Male white-headed leaf monkey | 亲缘白头叶猴身体瘦长, 无颊囊, 头顶有一撮白色上翘的毛发, 两肩为白色, 尾部由黑色和白色两部分组成, 其余的体毛发均为黑色。亲缘白头叶猴的被毛与其他笼养或野生的白头叶猴被毛没有明显的区别。 |
| 母本黑叶猴 Female Francois langur | 亲缘黑叶猴体形纤瘦, 头小尾长, 无颊囊, 头顶有一撮冠毛, 两颊从耳尖至嘴角各有一条白毛, 形似胡须, 尾尖有极少量的白毛, 体毛为纯黑色。与其他笼养的黑叶猴也无明显的区别。 |

2.2 F1f 的繁殖行为

F1f 首次发情的年龄约为 5 岁, 发情时性皮肤不明显, 但发情时会阴部出现轻微泛红, 阴唇会出现轻微肿胀和潮红, 阴道内流出少许粘液, 整个周期未发现月经来潮。邀配的表现四肢平站微拱, 尾巴向一侧上翘, 抬臀向着雄性回首张望。F1f 的性邀配往往受到雄性的关注, 但由于 F1f 经验不足, 最初的交配往往不成功, 常以雄性强行交配而结束整个过程。F1f 与雄性黑叶猴的交配是采用腹-背后入式的交配姿势, 即雄性一般双手抱住雌性后腰或外臀, 两脚勾住雌性的脚踝或小腿, 雄性生殖器勃起插入雌性阴道, 接着是射精前的抽动直到阴茎拔出, 有时短时间内发生多次爬跨交配现象。F1f 的邀配程度不高, 3—5 次/d, 即便是发情高峰期也很少超过 10 次, 雄性给予的交配次数更少, 仅仅是 1—2 次/d, 可以说 F1f 的繁殖是处于一种被支配的地位。F1f 的发情没有明显的季节性, 全年都可以发情交配, 从记录看春秋交配频率较高。F1f 的月经周期约为 (24.0 ± 3.25 d), 怀孕期 (178.75 ± 2.99 d)。孕期的早、中期仍存在邀配现象, 但远比发情期低, 后期几乎没有出现邀配行为, 但有时受到雄猴的强行交配, F1f 的对策是反抗、挣扎、逃跑, 此期间 F1f 采用的最有效对策是与其他雌猴在一起, 远离雄猴, 避免成为目标对象。哺育期间出现的邀配现象也较低, 尤其是最初的 6—8 个月, 此期间幼猴吮乳的频率和量较多, 雌猴的主要精力用在哺育小猴上, 限制了其他繁殖行为。哺乳后期雌猴开始主动接近雄猴, 但观察发现分娩后一年内 (除人为调控制外 F1f 是不会怀孕的, 同场的黑叶猴也是如此。

2.3 Be1、Be2、Be3、Be4 的初生形态

F1f 的初生婴儿 Be1、Be2 与初生的黑叶猴幼仔无明显区别, 都为橘黄色, 体质较健壮。但 Be3、Be4 较差, Be4 又优于 Be3, 它们出生时体色比 Be1、Be2 稍浅, 为浅黄色, 体质虚弱。(注: 2003—2005 年期间 F1f 疑患肾性疾病, 经长期治疗后康复。) 四只幼猴初生均重为 492.5 ± 42.13 g, 个体重量因营养而异。初生幼猴眼睛已睁开, 皮肤白晰略显粉红, 毛短而浓密, 躯体毛色比头尾深, 尤其是背部毛色最深, 呈棕红色, 脸部皱褶较多, 无须, 乳齿未现, 只见齿龈的牙床微显肉白。初生幼猴很少活动, 全天除了吃奶, 其他时间均处在沉睡状态, 前三天几乎完全在母亲的怀抱中度过。

2.4 Be1、Be2、Be3、Be4 的牙齿生长、毛色转变和行为发育

Be1、Be2、Be3 和 Be4 长出乳齿的时间为出生后的第 (7.75 ± 0.5 d)。首先是第 1 对下门齿, 第 3 周长第 1 对上门齿, 之后依次是第 2 对下门齿和第 2 对上门齿, 2 月龄长出第 1 对下臼齿和犬齿, 长牙的顺序依次是先下而上, 成对出现, 至 6 月龄时 20 枚乳齿已全部长齐。

对 Be1、Be2、Be3 的毛色记录发现, 出生后约一个星期幼猴毛色即进入转变期, 全身由橘黄色向乳黄色转变, 此过程约持续两个月。毛色的黑化首先从尾尖开始 (尖端存在少许白毛), 3 个星期后尾端即转变为黑色, 沿着尾部向上扩展; 1 个月后背脊沿着脊椎骨一线开始长出黑毛并沿着背部扩散; 四肢的毛色转变从肢端开始向上延伸。头部的毛色由橘黄色向乳黄色再向米白色转变, 逐渐扩展到颈部和上肩部分, 此期间也间杂黑毛的出现, 但以米白毛为主。毛色转变中头部时间持续最长, 前 3 个个体毛色转变时间平均为 (1.48 ± 0.69) 年, 其中 Be3 最长, 直至 2.5 岁全身才转变为黑色。在毛色转变中有些印记得以保留, 如 F1f 的脸、额、颊部的白毛及耳后的泛白区, 这也是从表观区分黑叶猴与杂白头叶猴的主要特征, 但回交代中毛色印记却并不明显。另外, 皮肤颜色也随着毛色的变黑而转变, 到一岁时的全身的皮肤已变为黑色。

随着身体的发育和骨骼的生长, 幼猴开始企图挣脱母亲活动, 此时为幼体出生后的 3—5 d, 第一次离开母亲怀抱独立活动的时间为 (7.75 ± 1.71) d。幼体从独立活动至 1 月龄的行为组成主要有: 移动、玩耍、休息、睡觉、吮吸等五大类型。在吮吸行为上四个体在时间分配上无多大区别, 约占日时间分配的 10%, 吮吸时有偏好, 嘴常衔在母亲的右奶头上, 即使没有吮吸动作也如此, 很少光顾左乳头, 此行为贯串整个哺乳期。Be1 和 Be2 个体玩耍行为比例较大, 占日时间分配的 6.47% 和 7.52%; Be3 和 Be4 玩耍行为只占总时间的 2.65% 和 4.35%, 而后两者的休息和睡觉时间占总时间的 80.88% 和 72.48%, 移动行为也明显偏低, 这可能与它们的体质较差相关。

幼猴 1 月龄后行为逐渐丰富, 但运动时身体仍不够协调, 走路时需要扶住其他物体, 偶尔也加入其他小猴的玩耍活动, 但离开母体的距离不会超过 1.5 m, 时间也不会超过 10 min。3 月龄后幼猴对母

表 2 一月龄幼猴日活动类型占样点总数的比例

Tab. 2 The time budget of infant daily activity in the sum of the sampling (%)

| 猴只 Langur name | 吮乳 Suckle | 移动 Mobile | 玩耍 Play | 休息/睡觉 Rest/Sleep | 其他 Other behaviour |
|----------------|--------------|--------------|-------------|------------------|--------------------|
| Be1 | 9.88 ± 0.77 | 13.53 ± 1.38 | 6.47 ± 1.89 | 64.60 ± 2.81 | 5.52 ± 1.63 |
| Be2 | 10.36 ± 0.53 | 11.28 ± 2.14 | 7.52 ± 1.08 | 63.87 ± 2.65 | 6.97 ± 1.24 |
| Be3 | 10.00 ± 1.53 | 5.47 ± 1.35 | 2.65 ± 0.82 | 80.88 ± 2.41 | 1.0 ± 1.44 |
| Be4 | 11.30 ± 1.36 | 7.56 ± 1.66 | 4.35 ± 1.24 | 72.48 ± 2.74 | 4.31 ± 1.82 |

体的依赖越来越少,开始积极参与小猴间的玩耍和打斗活动,与“阿姨”猴间的交流也随之增多,但很少接近父亲猴。从这时起它们有时偶尔吃点水果或嫩叶,但主要还是拿来玩耍为主。6月龄后幼猴基本脱离了母猴的怀抱,只有受到惊吓后才投入到母亲的怀抱,休息时依偎在母亲的周围;此时采食树叶量已明显增多,粪便基本呈现出成年的暗绿色。8月龄基本可以独立生活,食物几乎完全植食化,吮乳已变成辅助或调节食物口味的手段。

2.5 F1f 的育婴行为及其拟母亲行为

F1f 对幼猴的照顾无微不至,除提供丰富的乳汁哺育外,第一个月幼猴几乎是在 F1f 搂抱中度过,幼猴的安危完全在其掌控之中。随着幼猴的生长和个体行为的日益丰富,母婴之间的亲密关系逐步减弱。原因主要是幼猴的独立性逐渐增强,母亲对幼猴的关照由亲密照顾向扶助关系转变。从 F1f 的育婴行为看, F1f 对 Be3 的照顾时间最长,主要原因是 Be3 体质较弱,独立能力较差,对 Be1 和 Be2 的照顾时间和方式与雌性黑叶猴没有明显的区别。

Hu et al (2005) 报道雌性黑叶猴有明显的拟母亲行为 (allomothering behavior), F1f 也存在这种情况,非育幼期拟母亲行为较强,常在进食后抢抱其他母猴的幼仔或与小猴玩耍。F1f 育幼早期拟母亲行为发生率最低,小猴能离开母亲活动后拟母亲行为逐渐丰富,另一限制因素是同笼小猴的年龄结构,被照料的小猴年龄介于 2—5 月龄时, F1f 施予的拟母亲行为较为丰富且发生频率较高,当它们独立活动后拟母亲行为又迅速减少。其行为有:搂抱、亲吻、玩耍、理毛等,偶尔也出现惩罚行为。

3 讨论

传统的分类学认为,形态学和毛色上的区分一般用在属级的分类上 (Liu & Zheng, 1997)。黑叶猴和白头叶猴在属级的分类上已经没有多大的争议,普遍认为属于 *Trachypithecus* 属,主要争议是

白头叶猴是独立种还是黑叶猴的一个亚种。黑叶猴与白头叶猴从性状上有较明显的差异,形态和毛色在种的分类上有何意义, Huang (2002) 就其毛色曾对白头叶猴的分类地位提出疑问:白头叶猴的个体之间毛色有较大的变异,相比之下黑叶猴就较为稳定。Li et al (1980) 认为白头叶猴是黑叶猴的一个亚种,其根据是在左江河岸已发现一些形态上的过度类型;左江东岸的崇左仁良地区为白头叶猴分布区,但也发现了似白头叶猴而又非白头叶猴的居间群;左江西岸为黑叶猴分布区,而在大新六榜地区,发现群体中混有白头叶猴的色型。Shen & Li (1982) 把白头叶猴的形态解剖和分布与黑叶猴进行比较,也认为白头叶猴是黑叶猴的一个亚种。除 Tan (1985) 认定白头叶猴为一个种外, Eudey (1987) 也提出越来越多的证据证明白头叶猴具有种的地位。Lu & Li (1991) 根据其起源演化和形态特征认为白头叶猴和黑叶猴至少是姐妹种。另外,又有一个观点认为白头叶猴是越南棕头叶猴的一个亚种,其根据是 Groves (2001) 对其线粒体 DNA 的分析比其他叶猴有更接近的亲缘关系,且毛色与白头叶猴非常接近。上述观点反映了关于白头叶猴的分类地位争议仍较大。通过对白头叶猴及黑叶猴进行杂交并对 F1 代进行回交繁殖,顺利产下 3 胎,没有出现不育、死胎、畸形等现象,已证明白头叶猴和黑叶猴的杂交个体有正常的繁殖能力,黑叶猴和白头叶猴间可以进行基因交流,证明白头叶猴与黑叶猴间不存在合子后的生殖隔离,它们之间至少有一个还不存在独立种的条件。

F1f 后代毛色类似于黑叶猴但与白头叶猴相距甚远,可以推断控制 F1f 及其后代毛色的基因中,黑毛具显性性状,也就是说黑叶猴的黑毛相对于白头叶猴的白毛是显性。从杂白头叶猴的生长发育看,它们的毛色转变是一个渐进的过程。Lai (1987) 报道初生的白头叶猴为金黄色,一周龄后颜色开始转变,3 周龄头尾转变为深乳白色,2 月龄四肢开始变白,也开始尝试采食少量水果。观察

发现回交代的生长发育和毛色转变与报道的白头叶猴生长发育有类似之处。Mei (1991) 报道初生黑叶猴呈棕红色或浅黑色, 并提出仔猴的出生体色与母猴的年龄有关; 黑叶猴的第一对门齿长出时间是第 8 天, 由下到上有序生长; 被毛 8—9 月转变成成年的体色, 雌体在 3.5 岁前体重增长一直快于雄体。杂交白头叶猴的性状与白头叶猴和黑叶猴是否有差别, 综合 F1f、Be1、Be2、Be3、Be4 的毛色, F1f 与白头叶猴在毛色上差异较大, 但与黑叶猴十分接近, 仅有的差异表现在头部和脸形上, 如不查谱系几乎难以肯定其是白头叶猴与黑叶猴的杂交后代。Be1、Be2、Be3、Be4 个体是回交后代, 毛色更趋同于黑叶猴, 眼观很难与黑叶猴相区分, 只是在毛色转变过程呈现出白头叶猴的性状, 头部和肩颈部的白毛长时间保持白毛, Be1 直到触电死亡时仍未变色, Be2、Be3 个体将近两岁半时才转变成黑色, 比黑叶猴幼体毛色转变整整晚一年 (我园黑叶猴幼仔的毛色转变比 Mei (1991) 报道的要晚。动物的可遗传基因中毛色是属于等位基因序列, 后代的毛色是重要的品种特征, 也是重要的个体特征 (Zhang, 2001)。从性状表现上看, 黑叶猴的黑毛与白头叶猴的白毛应是一对等位基因 (是否存在多基因控制需要从分子的角度进行探讨), 且黑色相对白色是显性性状。Brandon-Jones et al (2004)、Groves (2001) 所介绍的卡巴岛棕头叶猴的毛色及不同颜色的被毛分布区与白头叶猴相似, 认为白头叶猴是棕头叶猴的一个亚种。但我们认为棕头叶猴仅分布在一个小岛上, 从动物地理学和地理隔离的角度来说, 卡巴岛的棕头叶猴很难满足作为白头叶猴级上种的条件, 相反, 我们认为棕头叶猴和白头叶猴都可能是黑叶猴级下的不同的亚种, 或许棕头叶猴与白头叶猴有可能也存在姐妹种的关系, 但我们的观点有待进一步证实。综合上述观点及我们的实际观察结果, 我们认为杂交白头叶猴所表现出的毛色性状, 可以论证白头叶猴是黑叶猴的一个亚种。

回交代白头叶猴的行为发育与黑叶猴十分相似, 但也难以与白头叶猴进行数量上的区分。行为

遗传学认为: 如果两个亲本物种的行为只存在数量上的差异, 那么杂交后代的行为往往是介于两个亲本物种之间 (Shang, 2005)。黑叶猴与白头叶猴在行为上并不是存在明显差异的两个物种, 尽管野外生境白头叶猴优于黑叶猴, 但两者食性和社会行为都十分相似 (Ye, 1993)。从杂种优势的角度来看, 杂交白头叶猴及其后代并没有表现太多的个体及生长优势, 相反, 回交代中子代健康率明显低于黑叶猴, 除开病理因素外, 是否仍有其他因素影响? 但已反映了一个问题, 圈养下白头叶猴和黑叶猴的杂交和回交个体都显示出了衰退, 即远交衰退 (outbreeding depression)。在这方面 Templeton (1986) 认为动物的远交衰退可能与分类地位不清有关; 不同种和很多亚种分化已达到一定程度, 它们间的杂交将导致后代健康度的降低 (Huang et al, 2005)。证明白头叶猴和黑叶猴在进化史上已有很长时间无基因交流, 但相互间的基因仍具有交流能力。另外, F1 代是在双亲的共同哺育下成长的, 因此行为受双亲的影响, 其所具有的行为应是白头叶猴与黑叶猴行为的交集, 从行为进行论的角度可以精确的重建近缘种的各个行为型的进化过程 (Shang, 2005), 但 F1f 并没有出现白头叶猴、黑叶猴所不具有的行为, F1f 所具有的生殖行为, 如哺育投资、母婴关系以及拟母亲行为都与 Hu et al (2005) 报道的极为相似, 因此, 白头叶猴与黑叶猴应有比近缘种更近的关系。回交代白头叶猴的行为可能受同笼饲养的黑叶猴的影响, Hinde (1974) 认为猴类的社会行为多是通过后天学习而获得。回交代白头叶猴从出生的第一天开始就与黑叶猴相处在一起, 并且与幼年黑叶猴一起长大, 造成了行为的趋同性, 或本来它们的行为就无大的区别。Poirier (1971) 认为社会性玩耍行为对幼年动物的行为发育更为重要, 支持了后天学习的作用, 但对比 Ye (1993) 和 Huang (2003) 各对黑叶猴和白头叶猴的报道, 它们之间没有明显的行为区别, 即便是从行为学的角度讨论, 白头叶猴与黑叶猴也应有比近缘种更近的亲缘关系。

参考文献:

Brandon-Jones D. Eudey AA. Geissmann T. Groves CP. Melnick DJ. Morales JC. Shekelle M. Stewart CB. 2004. Asian primate classification [J]. *Int J Primatol*, 25 (1): 97-164.
Eudey AA, the IUCN/SSC Primate Specialist Group. 1987. Action Plan

for Asia Primate Conservation [M]. IUCN-The World Conservation Union, 8: 172-174.
Groves. 2001. Primate Taxonomy [M]. Washington: Smithsonian, 272-273.

- Hinde RA. 1974. Biological bases of human social behavior [J]. New York: McGraw-Hill, 14: 199-213.
- Huang CM. 2002. The White-headed Leaf Monkey of China [M]. Guilin: Guangxi Normal University Press, 18-31. [黄乘明. 2002. 中国白头叶猴. 桂林: 广西师范大学出版社, 2002, 18-31.]
- Huang XW, Kang M. translate; Frankham R, Briscoe DA. Literature. 2005. Introduction to Conservation Genetics [M]. Beijing: Science Press, 228-241. [黄宏文, 康明译; Frankham R, Briscoe DA 著. 保育遗传学导论. 北京: 科学出版社, 228-241.]
- Hu YL, Huang CM, Que TC, Li YB, Zhou QH. 2005. Research on allomothering behavior of Francios langur (*Trachypithecus francoisi*) in captivity [J]. *Acta Theriol Sin*, 25(3): 237-241. [胡艳玲, 黄乘明, 阙腾程, 李友邦, 周歧海. 笼养黑叶猴拟母亲行为的观察. 兽类学报, 25(3): 237-241.]
- Hu YL, Que TC, Huang CM, Lai YM, Liu DR, Li HH. 2004. The classification status of *presbytis leucocephalus* [J]. *Chn J Zool*, 39(4): 109-111. [胡艳玲, 阙腾程, 黄乘明, 赖月梅, 刘大荣, 李汉华. 2004. 关于白头叶猴分类地位的探讨. 动物学杂志, 39(4): 109-111.]
- Lu LR, Li ZY. 1991. On the taxonomy of the *presbytis francoisi* [J]. *J Guangxi Normal Univ (Natural Science)*, 11(1): 12-16. [卢立仁, 李兆元. 1991. 论白头叶猴的分类. 广西师范大学学报(自然科学版), 11(1): 12-16.]
- Liu LY, Zheng GM. 1997. General Zoology [M]. Beijing: Higher Education Press, 636-641. [刘凌云, 郑光美主编. 1997. 普通动物学. 北京: 高等教育出版社, 636-641.]
- Lai YM. 1987. The ecological habits of white headed leaf monkey and its feeding and breeding in captivity [J]. *Chn Wildl*, (4): 23-24. [赖月梅. 1987. 白头叶猴的生活习性和饲养繁殖. 野生动物, (4): 23-24.]
- Li ZX, Ma SL. 1980. A revision of the white-headed langur [J]. *Acta Zootax Sin*, 5(4): 440-442. [李致祥, 马世莱. 1980. 白头叶猴的分类订正. 动物分类学报, 5(4): 440-442.]
- Mei QN. 1991. Reproductive cycle of captive black crested langurs (*presbytis francoisei*) and the growth and development of their offspring [J]. *J Beijing Normal Univ (Natural Science)*, 12(1): 74-79. [梅渠年. 1991. 圈养黑叶猴的生殖周期及其后代的生长发育. 北京师范大学学报(自然科学版), 12(1): 74-79.]
- Poirier, FE. 1971. Nilgiri langur: A threatened species [J]. *Zoonoos (San Diego)*, 44: 11-16.
- Shen LT, Li HH. 1982. The white-headed leaf monkey of Guangxi [J]. *J Guangxi Normal Univ*, 3: 71-80. [申兰田, 李汉华. 1982. 广西的白头叶猴. 广西师范学院学报, 3: 71-80.]
- Sheng YC. 2005. Animal Behavior [M]. Beijing: Peking University Press, 49-94. [尚玉昌. 2005. 动物行为学. 北京: 北京大学出版社, 49-94.]
- Tan BJ. 1985. The status of primates in China [J]. *Prim Conserv*, 5: 63-81.
- Templeton AR. 1986. Coadaptation and outbreeding depression [A]. In: Soule ME. Conservation Biology [M]. Sinauer, Sunderland MA: The Science of Scarcity and Diversity, 105-116.
- Wang YX, Jiang XL, Feng Q. 1999. Taxonomy, status and conservation of leaf monkeys in China [J]. *Zool Res*, 20(4): 306-315. [王应祥, 蒋学龙, 冯庆. 1999. 中国叶猴类的分类、现状与保护. 动物学研究, 20(4): 306-315.]
- Ye ZZ. 1993. Biology of Leaf Monkey [M]. Kunming: Yunnan Scientific & Technical Publishers, 56-62. [叶智彰. 1993. 叶猴生物学. 昆明: 云南科技出版社, 525-543.]
- Zhang Y. 2001. Animal Breeding [M]. Beijing: China Agricultural Press, 56-62. [张沅. 2001. 家畜育种学. 北京: 中国农业出版社, 56-62.]