

DOI: 10.5846/stxb201410041950

黄中豪, 唐华兴, 刘晟源, 黄乘明, 周岐海. 喀斯特石山生境中熊猴的雨季食物组成. 生态学报, 2016, 36(8): - .

Huang Z H, Tang H X, Liu S Y, Huang C M, Zhou Q H. Dietary composition of Assamese macaques (*Macaca assamensis*) inhabiting a limestone forest during the rainy season. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(8): - .

喀斯特石山生境中熊猴的雨季食物组成

黄中豪¹, 唐华兴², 刘晟源², 黄乘明³, 周岐海^{1,*}

1 广西珍稀濒危动物生态学重点实验室, 广西师范大学, 桂林 541004

2 广西弄岗国家级自然保护区管理局, 龙州 532400

3 中国科学院动物研究所, 北京 100008

摘要:开展食物组成研究为我们了解灵长类对栖息地的反应提供了很好的途径,对深刻理解动物的行为可塑性及适应性具有重要意义。猕猴属(*Macaca*)为肉食性灵长类,但是不同种类的食性很不相同,即便同一物种,其不同地理种群也因其栖息环境不同,食物组成存在差异。一般说来,热带地区的种类比生活在较高纬度的种类采食更多的果实。本研究于 2012 年 7—9 月,采用瞬时扫描法对广西弄岗自然保护区石山中的两群熊猴(*Macaca assamensis*)进行了跟踪和观察,对猴群的雨季食物组成及其日时段变化规律进行了研究。结果表明:研究期间熊猴共采食 45 种植物,其中乔木 30 种,灌木 3 种,藤本 11 种,草本 1 种。平均每月采食植物 22.3 种。嫩叶和果实是熊猴的主要食物,分别占食物组成的 52.4% 和 46.1% (其中未成熟果实占 21.3%,成熟果实占 24.8%)。另外,花占食物组成的 0.9%,成熟叶和其它部位分别占 0.3%。石山特有植物芸香竹(*Bonia saxatilis*)的嫩叶提供了 43.8% 的食物。9 种主要植物分别占食物组成的 >2%, 共为猴群提供了 85.5% 的食物。分析还发现熊猴并不是严格按照环境中的植物生物量来选择食物。嫩叶在弄岗熊猴的食物中的比例高于其他地理种群,而果实低于其他地理种群,这可能与喀斯特石山中植物果实的丰富度和可利用性较低有关。熊猴一天中不同时间段的食物组成并不相同,主要表现在:熊猴上午时间段对成熟果实和总果实的采食比例高于下午时间段,而嫩叶的采食比例低于下午时间段。另外,不同时间段的食物组成受外界温度的影响,表现为温度与嫩叶的觅食比例成正比,与成熟果实和总果实的觅食比例成反比。这可能与猴群采取的能量平衡策略有关。本文系首次对熊猴的食物组成的日时段变化进行报道,研究结果将有助于我们深入理解熊猴对喀斯特石山生境的适应策略。

关键词:食物组成;熊猴;雨季;喀斯特石山

Dietary composition of Assamese macaques (*Macaca assamensis*) inhabiting a limestone forest during the rainy season

HUANG Zhonghao¹, TANG Huaxing², LIU Shengyuan², HUANG Chengming³, ZHOU Qihai^{1,*}

1 Guangxi Key Laboratory of Rare and Endangered Animal Ecology, Guangxi Normal University, Guilin 541004, China

2 The Administration of Nonggang National Nature Reserve, Longzhou 532400, China

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

Abstract: Primate diets are fundamental in understanding their behavioral responses to habitat, and ecological plasticity and adaptation across and within species. Although species belonging to the genus *Macaca* are frugivores, inter- and intra-specific differences in diets are considerable. Macaques inhabiting low-latitude tropical forests rely more heavily on fruits than those in temperate forests. We studied two groups of Assamese macaques (*Macaca assamensis*) in a limestone forest of the Nonggang Nature Reserve, Guangxi, China from July-September 2012. We collected data using instantaneous scan

基金项目:国家自然科学基金(31172122, 31301893, 31360093); 广西自然科学基金(2012 GXNSFBA053045, 2014GXNSFAA118106); 广西珍稀濒危动物生态学重点实验室研究基金(桂科能 1301x009)

收稿日期:2014-10-04; **网络出版日期:**2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhouqh@ioz.ac.cn

sampling methods to investigate dietary composition and temporal variation across daytime hours. We observed that macaques consumed a total of 45 plant species, which included 30 tree, 3 shrub, 11 vine, and 1 herb species. On an average, macaques consumed 22.3 plant species per month. Young leaves and fruits were staple foods, accounting for 52.4% and 46.1% (21.3% for immature fruits and 24.8% for mature fruits) of the total diet, respectively, whereas the remainder (including 0.9% flowers, 0.3% mature leaves, and 0.3% other items) accounted for a negligible proportion. Young leaves of *Bonia saxatilis*, a shrubby, limestone-endemic bamboo, represented 43.8% of the diet. Macaques did not strictly select foods according to species biomass in the forest. The bulk diet (85.5%) comprised only nine plant species of >2% each. Compared with the populations inhabiting other forests, Assamese macaques inhabiting the karst forest consumed more young leaves and less fruits. This variation was linked to lower fruit abundance in the karst forest, which could be caused by latitude and annual rainfall. Moreover, dietary composition varied during daytime hours. Macaques consumed more fruits in the early morning (7:00), and 100% young leaves during midday (13:00—14:00). Additionally, we found strong relationships between the dietary composition and ambient temperature. Consumption of young leaves increased with increasing ambient temperature, whereas consumption of both mature fruits and total fruits decreased with decreasing ambient temperature. In summary, the Assamese macaques in the karst forest could be regarded as folivorous, while still preferring fruits during the rainy season. Together with temporal variation in their diets, these macaques exploited an energy balance strategy, which enabled them to adapt more efficiently to their unusual karst habitat. To the best of our knowledge, this is the first report on the temporal variation in dietary composition of Assamese macaques, providing further information towards understanding their ecological plasticity.

Key Words: dietary composition; Assamese macaques; *Macaca assamensis*; rainy season; limestone forest

食物是决定灵长类行为生态策略选择的关键因子,在物种形态和行为适应进化过程中扮演重要角色^[1]。灵长类的食物组成受诸多因素的制约,包括身体解剖结构特征,体型大小,营养需求以及食物资源的数量和质量及其时空分布等^[2]。尽管猕猴属(*Macaca*)灵长类被归为果食性动物,但不同物种的食物组成差异甚大^[3-12]。整体来看,生活在热带地区的种类比高纬度地域中的种类采食更多的果实^[11]。即使对于同一物种,不同的地理种群的食物组成也具有明显的差异^[4,7,13]。上述差异与栖息地中的食物可利用性有密切联系^[11]。因此,开展食物组成研究为了解灵长类对栖息地的反应提供了很好的途径,对深刻理解动物的行为可塑性及适应性具有重要意义。

目前,众多研究主要通过比较灵长类对食物季节性变化的应对方式来探讨其觅食策略^[11,14-16],而对一天不同时间段的食物组成及其影响因子研究甚少^[17]。已有研究表明,灵长类的食物组成具有时段性变化。Chapman & Chapman^[17]发现大多数昼行性灵长类对果实的觅食高峰出现在上午时段,而对树叶的利用高峰则出现在中午长时间休息前或者下午进入夜宿地之前。这种觅食策略除了受到动物的消化道形态结构和生理特征的限制之外^[18],还受到其它生态因素的影响,如食物可利用性^[15,18],食物营养价值^[19]。例如,一些食物部位的营养价值具有时段性差异,灵长类动物往往在食物营养含量最高的时间段内采食^[19]。

熊猴(*Macaca assamensis*)广泛分布于印度、尼泊尔、不丹、孟加拉、缅甸、泰国、老挝、越南和中国等地^[20]。该物种的栖息地类型多样,包括热带雨林、落叶阔叶林、阔叶-针叶混交林、针叶林等^[21]。在中国广西,熊猴仅分布于喀斯特石山森林^[22]。研究表明,熊猴不同地理种群的食物组成存在显著差异。泰国东北部地区熊猴的食物中包含 42%—59%的果实和 22%—24%的动物,树叶仅占食物的 13%—21%^[6,9]。而在印度和孟加拉高海拔山区,熊猴表现为叶食性,树叶占食物组成的 46%—52%,果实仅仅占 11%—23%^[3,10]。与热带雨林相比,石山季雨林的植物生物量较低,绝大部分的嫩叶和果实仅出现在雨季^[16]。因此,开展雨季时期熊猴的食物组成研究对于验证该物种对果实和嫩叶的偏好性更具有普遍意义。基于此,本文系统地收集了广西弄岗自然保护区石山生境中两群熊猴的觅食行为数据,对猴群的雨季食物组成及其日时段变化规律进行了研究,旨

在分析以下问题:1)石山熊猴的雨季食性如何?与其他地理种群有何差异?2)食物丰富度对其食物组成有何影响?本研究结果将为探讨该珍稀物种对石山生境的适应策略提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究地点与对象

本研究地点位于广西国家级自然保护区(22°29'39" N, 106°52'56" E)。保护区由裸露型岩溶地貌构成,以峰丛洼地和峰丛谷地为主,植被类型为石灰岩山地季雨林,具有明显的雨季和旱季^[23]。我们用温度计(天平牌,上海华辰医用仪表厂)和雨量计(SDM6A型,天津气象仪器厂)收集了温度和雨量。研究期间(2012年7—9月)月平均降雨量为180.5 mm。平均最高温度为30℃,平均最低温度为20.3℃。结合文献资料^[12,16,23],研究期间属于典型雨季时期。

选择两群熊猴作为研究对象。其中一群由2只成年雄猴、5只成年雌猴、2只青年猴和1只婴猴共10个个体组成;另一群由2只成年雄猴、4只成年雌猴、1只亚成年猴、3只青年猴和1只幼猴共11个个体组成。

1.2 数据收集与分析

采用样方法^[16]对研究地点的植被组成进行调查。共设置15个20 m × 20 m的样方,其中,4个位于谷地或洼地,10个位于山坡,1个位于山顶。样方布设后,分别记录样方中所有胸径(DBH) ≥ 3 cm的乔木和木质藤本的种类、数量和胸径。依照Zhou *et al.* ^[16]的方法对各树种的相对密度(*Relative density*, *RD*)、相对频度(*Relative frequency*, *RF*)、相对盖度(*Relative coverage*, *RC*)和优势度(*Dominance*, *D*)进行测定,其中: $D = RD + RF + RC$ 。

采用瞬时扫描法(*Instantaneous Scan Sampling*)^[24]对猴群进行行为取样,扫描间隔为15 min。扫描猴群时,分别记录猴群采食食物的种类和部位(嫩叶,成熟叶,花,果实和其它)。在扫描间期,采用随机取样法(*ad libitum*)^[24]记录猴群的食物种类和部位。研究期间共跟踪猴群43 d,每月观察12—16 d。最终,共收集行为数据249.5 h,获得觅食行为扫描记录1532次。

以猴群花费于不同部位的觅食时间占总觅食时间的比例来表示食物组成^[14]。首先,把一次扫描中发生觅食行为的个体数除以该次扫描所记录到的总个体数以获得当次扫描的猴群觅食时间百分比(P_{feeding});用同样的方法计算出该次扫描中猴群采食某食物部位的个体占总扫描个体数的百分比(P_{item});其次,以 $P_{\text{item}}/P_{\text{feeding}}$ 的比值表示该次扫描猴群对某食物部位的觅食比例,并取均值以获得该小时内的食物部位组成;最后,计算相同时间内的平均值(P_{hour})以校正各小时样本量不同引起的误差,所有 P_{hour} 的均值即为当月猴群的食物组成。采用同样的方法计算食物种类组成。通过计算选择指数(*S-Index*)来评价猴群对各种类的喜好程度: $S\text{-Index} = \text{觅食时间比例}/\text{相对密度}$;若 $S\text{-Index} > 1$,说明该物种为熊猴的喜食食物^[12,16]。以相同时间段的 P_{hour} 的平均值来表示不同时间段内猴群的食物组成^[17]。由于嫩叶和果实占了食物部位的绝大部分,所以仅用这两个部位的数据来表示各时间段的食物组成。为比较上午时段和下午时段的食物组成差异,我们结合熊猴的日活动规律^[23],以12:00为分界线把一天分成上午和下午两个时段。

检验发现,所有数据变量均符合正态分布(*One-Sample Kolmogorov-Smirnov Test*, $P > 0.05$)。因此,采用T-test验证两个独立样本之间的差异,采用 χ^2 检验验证不同时间段的食物组成差异,采用Spearman相关性检验(*Spearman rank correlation test*)验证各变量间的相关性,显著水平设为 $\alpha = 0.05$ 。所有数据分析和检验在Microsoft Excel for Windows和SPSS18.0统计软件上完成。

2 研究结果

2.1 植被结构

植被调查共记录到946株乔木,共81种,分属36科。根据优势度大小,样方中的优势种类依次为山榄叶柿(*Diospyros siderophylla*, 0.91)、假肥牛树(*Cleistanthus petelotii*, 0.63)、翻白叶树(*Pterospermum heterophyllum*,

0.58)、广西牡荊(*Vitex kwangsiensis*, 0.57)、假鹊肾树(*Streblus indicus*, 0.54)、乌材(*Diospyros eriantha*, 0.49)、对叶榕(*Ficus hispida*, 0.44)、东京桐(*Deutzianthus tonkinensis*, 0.43)、山龙眼(*Helicia formosana*, 0.37)、蚬木(*Excentrodendron tonkinense*, 0.37)。

2.2 食物组成与食物选择

熊猴共采食 45 种植物,其中乔木 30 种,灌木 3 种,藤本 11 种,草本 1 种。平均每月采食 22.3 种。嫩叶和果实是猴群雨季时期的主要食物,分别占食物组成的 52.4%和 46.1%(其中未成熟果实 21.3%,成熟果实 24.8%)。另外,花占食物组成的 0.9%,成熟叶和其它部位分别占 0.3%(表 1)。

表 1 弄岗熊猴雨季食物部位组成

Table 1 Dietary composition of Assamese macaques at Nonggang during rainy season

月份 Month	食物部位组成 Dietary composition/%								食物种数 Number of food species	取样天数 Sampling days	扫描次数 Scanning records	觅食次数 Feeding records
	嫩叶 Young leaves	成熟叶 Mature leaves	树叶 ^a Leaves	花 Flowers	未成熟 果实 Mature fruits	成熟果实 Mature fruits	果实 ^b Total fruits	其它 Other				
7 月 July	70.6	0.8	71.4	1.8	17.2	9.3	26.5	0.3	24	16	410	528
8 月 August	59.3	0	59.3	0.9	18.1	21.1	39.2	0.7	26	15	304	600
9 月 September	27.3	0	27.3	0	28.6	44.1	72.7	0	17	12	284	404
平均值 Mean	52.4	0.3	52.7	0.9	21.3	24.8	46.1	0.3	22.3	14.3	332.7	510.7
标准差 Standard deviation	22.5	0.5	22.8	0.9	6.3	17.7	23.9	0.3	4.7	2.1	67.7	99.1

^a嫩叶+成熟叶; ^b成熟果实+未成熟果实

熊猴采食的食物种类中,每月都被采食的共有 5 种,为猴群提供了 58.7%的食物。此外,另有 4 种植物分别占食物组成 2%以上,其中大部分种类是猴群的主要果实来源;而且,猴群对这些食物的选择指数大多都 > 1。上述 9 种植物共占熊猴雨季食物组成的 85.5%,是猴群的主要食物(表 2)。在这些植物中,仅有假鹊肾树、鱼骨木和毛叶铁榄 3 种乔木的优势度排在前 10 位。乔木种类在食物组成中的比例与其相对密度和优势度没有明显的相关性(相对密度: $r = -0.138$, $n = 17$, $P = 0.598$,优势度: $r = -0.299$, $n = 17$, $P = 0.244$)。

表 2 弄岗熊猴雨季主要食物种类 *

Table 2 The main food species consumed by Assamese macaques at Nonggang during rainy season

种名 Species	科名	Family	生活型 ^a Life style	食物部位 ^b Items	采食月数 Total month used	觅食比例% of feeding time	选择指数 S-Index
芸香竹 <i>Bonia saxatilis</i>	禾本科	Poaceae	B	YF	3	43.8	
毛叶铁榄 <i>Sinosideroxylonpedunculatum</i> var. <i>pubifolium</i>	山榄科	Sapotaceae	T	FR	2	15.2	9.6
白头树 <i>Garuga forrestii</i>	橄榄科	Burseraceae	T	FR	1	6.6	31.1
假鹊肾树 <i>Streblus indicus</i>	桑科	Moraceae	T	FR	3	6.4	1.6
榕树 <i>Ficus microcarpa</i>	桑科	Moraceae	T	YF, FR	3	3.5	16.5
斜叶榕 <i>Ficus tinctoria</i>	桑科	Moraceae	T	YF, FR	3	2.7	8.6
细叶黄皮 <i>Clausena anisumolens</i>	芸香科	Rutaceae	T	FR	1	2.5	8
米念芭 <i>Tirpitzia ovoidea</i>	亚麻科	Linaceae	T	FR	2	2.5	0.9
鱼骨木 <i>Canthium dicoccum</i>	茜草科	Rubiaceae	T	FR	3	2.2	1.8
羽叶金合欢 <i>Acacia pennata</i>	含羞草科	Mimosaceae	V	FR	2	1.6	
田阳鹅耳枥 <i>Carpinus microphylla</i>	桦木科	Betulaceae	T	YF, FR	1	1.4	3.3
歪叶榕 <i>Ficus cyrtophylla</i>	桑科	Moraceae	T	FR	2	1.3	
柴龙树 <i>Apodytes dimidiata</i>	茶茱萸科	Icacinaceae	T	FR	2	1.1	10.3
禾亚科一种 <i>Agrostidoideae</i> sp.	禾本科	Poaceae	H	YF	2	1.1	
密花核果木 <i>Drypetes confertiflora</i>	大戟科	Euphorbiaceae	T	FR	1	1.0	1.1

* 占总觅食记录 ≥1% 的种类; ^a生活型: T = 乔木, B = 灌木, V = 藤本, H = 草本; ^b食物部位: YL = 嫩叶, MF = 成熟叶, FL = 花, FR = 果实, U = 未知部位

2.3 不同时间段的食物部位组成

熊猴在不同时间段的食物组成有明显差异(嫩叶: $\chi^2 = 94.544$, $df = 11$, $P < 0.001$;未成熟果实: $\chi^2 = 100.517$, $df = 11$, $P < 0.001$;成熟果实: $\chi^2 = 204.440$, $df = 11$, $P < 0.001$;果实: $\chi^2 = 139.708$, $df = 11$, $P < 0.001$)(图1)。嫩叶的觅食比例最低值出现在上午7:00点,仅为29.6%;最高值出现在下午13:00点和14:00点,达到100%。未成熟果实最低值出现在下午13:00点和14:00点,为0%,最高值出现在下午18:00点,为46.9%。成熟果实最低值出现在12:00点—14:00点,为0%,最高值出现在上午7:00点,为59.3%。总果实最低值出现在13:00点—14:00点,为0%,最高出现在上午7:00点,达到70.4%。

比较发现熊猴上午时段对成熟果实和总果实的觅食比例高于下午时段(成熟果实:35.1% Vs 8.8%, $t = 3.138$, $df = 10$, $P = 0.011$;总果实:55.6% Vs 26.1%, $t = 3.007$, $df = 10$, $P = 0.013$),对嫩叶的觅食比例低于下午时段(43.0% Vs 72.6%, $t = -2.850$, $df = 10$, $P = 0.017$)。对未成熟果实的采食没有明显的差异(20.6% Vs 17.2%, $t = -0.421$, $df = 10$, $P = 0.682$)。相关分析表明,环境温度与嫩叶在不同时间段的觅食比例成正比($r = 0.751$, $n = 12$, $P = 0.005$),与成熟果实和总果实反比(成熟果实: $r = -0.608$, $n = 12$, $P = 0.036$;总果实: $r = -0.796$, $n = 12$, $P = 0.002$)。

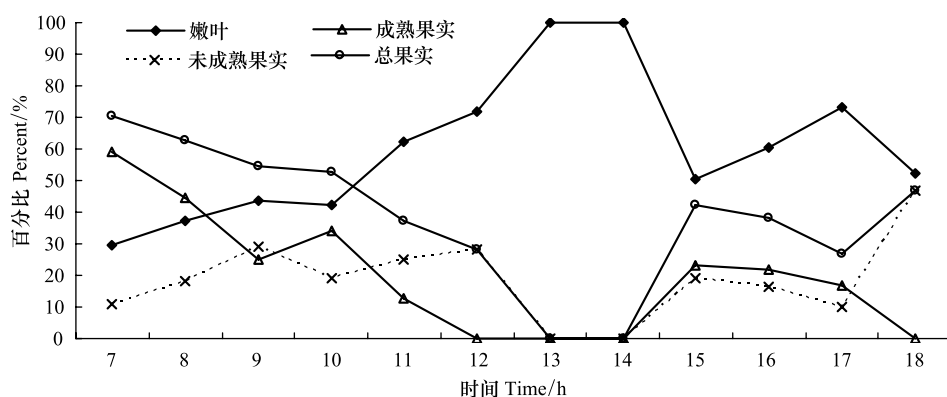


图1 不同时间段的食物部位组成

Fig. 1 Dietary composition during daytime hours

3 讨论

3.1 熊猴的食物组成

本研究中,嫩叶是熊猴在雨季时期的主要食物,占觅食时间的53%,果实仅占46%,这与初步研究结果相一致^[23]。果实在食物中的比例与亚洲猕猴属的全年平均值相当(48.4%)^[11],且表现出明显的偏好性(表3)。虽然雨季里熊猴对果实的利用达到最高值,但树叶在食物组成中的比例仍然高于亚洲猕猴属的平均值(25.1%)^[11]。这些差异可能是由于栖息地中果实可利用性差异造成的^[11]。Ting *et al.*^[25]发现果实的分布和数量受纬度的影响,越靠近赤道的森林,果实产量越高,果期也越长。因此,果实在亚洲猕猴属食物中的比例随着雨量的降低而减少^[11]。弄岗自然保护区年降水较少(1372 mm)^[11],与热带低地雨林相比,干旱期较长^[25]。石山森林中,嫩叶和果实主要出现在雨季,而旱季果实产量几乎为零^[16]。这些因素可能造成喀斯特森林的果实产量低于热带低地雨林。这可能是本研究猴群比热带森林种群采食较少果实的重要原因。

另一方面,由于蛋白质含量高且纤维素含量低,嫩叶往往成为灵长类的喜食食物^[26]。本研究中,禾本科植物芸香竹是猴群的主要嫩叶来源。该种类为石山特有植物,集中分布于石山山体的中上部分^[12],平均植株密度为21814株/hm²(未发表数据);其嫩叶全年均可采食,为猴群提供了充足的食物^[12]。熊猴大量利用芸香竹的嫩叶可节省用于搜寻其他食物的时间,是一种保存能量的有效行为策略。研究也证实了以常见种类作为主要食物可能是猴群适应石山生境的一个有效觅食策略^[27]。

3.2 熊猴的日觅食策略

熊猴一天中不同时段的食物组成存在明显差异。猴群上午时段采食的果实明显多于下午时段,而嫩叶的采食量则明显少于下午时段,这可能与动物的能量平衡策略有关^[17]。熊猴为昼行性动物,夜间完全停止觅食^[23]。由于夜间长时间休息期间没有能量摄入,次日清晨的能量补充显得尤为迫切^[28]。尽管嫩叶和果实都能为熊猴提供能量,但它们更倾向于选择果实,这可能是因为果实(特别是成熟果实)比嫩叶富含糖分,更容易被动物直接吸收并转化成能量^[26]。上午时段熊猴通过采食果实,可快速获得能量。与果实相比,树叶占胃容积较大,增加了动物移动时的能量消耗^[28]。熊猴下午觅食高峰出现在 15:00 点—18:00 点,大约 1 h 之后便逐渐靠近夜宿地,天黑之后全部进入夜宿地休息^[23]。因此下午猴群采食嫩叶后移动距离短,大大降低了胃中携带大量嫩叶带来的额外能量消耗,而且树叶中的蛋白质可在长时间的休息中得到很好的消化和吸收^[17]。相似的能量平衡策略在其他种类中也有报道,例如黑掌蜘蛛猴(*Ateles geoffroyi*)^[17]、倭猿(*Hylobates klossi*)^[29]、合趾猿(*Hylobates syndactylus*)^[28]、白掌长臂猿(*Hylobates lar*)^[28]、敏猿(*Hylobates agilis*)^[30]和黑猩猩(*Pan troglodytes*)^[31]等。

熊猴在下午时段采食更多的嫩叶还可能与水分含量较高有关。喀斯特石山地表水极其缺乏^[12,23];研究期间我们没有观察到熊猴饮用自由水,说明食物含水是主要的水分来源。熊猴的主要食物芸香竹的嫩叶含水量为 90%,明显高于果实以及主要植物的嫩叶和成熟叶的含水量(未发表数据)。在下午时段,猴群经常放弃上午时段喜食的果实食物,转而选择芸香竹的嫩叶。熊猴可能通过这种方式在能量和水分上作出了优化选择。此外,熊猴对嫩叶的采食比列与环境温度成正相关关系,这可能是因为经历中午的炎热高温后,熊猴需要补充体内水分来调节体温。然而,食物资源营养成分是否存在时间差异?是否对食物选择有影响?这是我在下一步的研究中急需回答的问题。

致谢: 黄恒善、唐创斌、黄立彬等协助收集部分野外数据,张克处、农天应、宁林等协助部分野外植被调查工作,徐静婷协助数据处理,许为斌和黄俞松鉴定部分植物标本,大理学院范朋飞教授和编辑部为英文摘要润色,在此一并致谢。

参考文献(References):

- [1] Lambert J E. Primate digestion: interactions among anatomy, physiology, and feeding ecology. *Evolution Anthropology*, 1998, 7(1): 8-20.
- [2] Strier K B. Diet in one group of woolly spider monkeys, or muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *American Journal of Primatology*, 1991, 23(2): 113-126.
- [3] Ahsan M F. Feeding ecology of the primates of Bangladesh // Thierry B, Anderson J R, Roeder J J, Herrenschmidt N, eds. *Current Primatology. Vol 1. Ecology and Evolution*. Strasbourg: University of Louis Pasteur, 1994.
- [4] Goldstein S J, Richard A F. Ecology of rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in Northwest Pakistan. *International Journal of Primatology*, 1989, 10(6): 531-567.
- [5] Hanya G, Ménard N, Qarro M, Tattou M I, Fuse M, Vallet D, Yamada A, Go M, Takafumi H, Tsujino R, Agetsuma N, Wada K. Dietary adaptations of temperate primates: comparisons of Japanese and Barbary macaques. *Primates*, 2011, 52(2): 187-198.
- [6] Heesen M, Rogahn S, Ostner J, Schülke O. Food abundance affects energy intake and reproduction in frugivorous female Assamese macaques. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2013, 67(7): 1053-1066.
- [7] Lindburg D G. Feeding behavior and diet of rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in a Siwalik forest in Norther India // Clutton-Brock T H, ed. *Primate Ecology: Studies of Feeding and Raging Behaviour in Lemurs, Monkeys, and Apes*. London: Academic Press, 1977.
- [8] Riley E P. Flexibility in diet and activity patterns of *Macaca tonkeana* in response to anthropogenic habitat alteration. *International Journal of Primatology*, 2007, 28(1): 107-133.
- [9] Schülke O, Pesek D, Whitman B J, Ostner J. Ecology of Assamese macaques (*Macaca assamensis*) at Phu Khieo Wildlife Sanctuary, Thailand. *Journal of Wildlife in Thailand*, 2011, 18(1): 1-15.
- [10] Srivastava A. *Primates of Northeast India*. Bikaner: Megadiversity Press, 1999.
- [11] Tsuji Y, Hanya G, Grueter C C. Feeding strategies of primates in temperate and alpine forest, comparison of Asian macaques and colobines.

- Primates, 2013, 54(3): 201-215.
- [12] Zhou Q H, Wei H, Huang Z H, Huang C M. Diet of the Assamese macaque *Macaca assamensis* in limestone habitats of Nonggang, China. Current Zoology, 2011, 57(1): 18-25.
- [13] Feeroz M M. Resource partitioning among the four sympatric primate species of West Bhanugach Forest Reserve of Bangladesh // Proceedings of the International Conference on Biodiversity- Present State, Problems and Prospects of its Conservation. Chittagong, Bangladesh: University of Chittagong, 2011: 33-43.
- [14] Hanya G, Bernard H. Fallback foods of red leaf monkeys (*Presbytis rubicunda*) in Danum Valley, Borneo. International Journal of Primatology, 2012, 33(2): 322-337.
- [15] Heymann E W, Smith A C. When to feed on gums; temporal patterns of gummivory in wild tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis* (Callitrichinae). Zoo Biology, 1999, 18(6): 459-471.
- [16] Zhou Q H, Wei F W, Li M, Huang C M, Luo B. Diet and food choice of *Trachypithecus francoisi* in the Nonggang Nature Reserve, China. International Journal of Primatology, 2006, 27(5): 1441-1460.
- [17] Chapman C A, Chapman L J. The foraging itinerary of spider monkeys: When to eat leaves? Folia Primatologica, 1991, 56(3): 162-166.
- [18] Robinson J G. Diurnal variation in foraging and diet in the wedge-capped Capuchin *Cebus olivaceus*. Folia Primatologica, 1984, 43(4): 216-228.
- [19] Carlson B A, Rothman J M, Mitani J C. Diurnal variation in nutrients and chimpanzee foraging behavior. American Journal of Primatology, 2013, 75(4): 342-349.
- [20] Groves C. Primate Taxonomy. London: Smithsonian Institution Press, 2001.
- [21] 汪松. 中国濒危动物红皮书: 兽类. 北京: 科学出版社, 1998.
- [22] Wada K, Hamada Y, Li Y P, Zhou Q H, Jiang J B, Huang C M. Distribution pattern of macaques in Guangxi. Mammalian Science, 2010, 50(1): 21-29.
- [23] 韦华. 弄岗熊猴(*Macaca assamensis*)的食性、活动节律和活动时间分配[D]. 桂林: 广西师范大学, 2007.
- [24] Altmann J. Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour, 1974, 49(3): 227-267.
- [25] Ting S, Hartley S, Burns K C. Global patterns in fruiting seasons. Global Ecology and Biogeography, 2008, 17(5): 648-657.
- [26] Richard A F. Primate in Nature. New York: W. H. Freeman, 1985.
- [27] Hu G. Dietary breadth and resource use of Francois' Langur in a seasonal and disturbed habitat. American Journal of Primatology, 2011, 73(11): 1176-1187.
- [28] Raemaekers J. Changes through the day in the food choice of wild gibbons. Folia Primatologica, 1978, 30(3): 194-205.
- [29] Whitten A J. Diet and feeding behaviour of kloss gibbons on Siberut Island, Indonesia. Folia Primatologica, 1982, 37(3/4): 177-208.
- [30] Gittins S P. Feeding and ranging in the agile gibbon. Folia Primatologica, 1982, 38(1/2): 39-71.
- [31] Wrangham R W. Feeding behaviour of chimpanzees in Gombe National Park, Tanzania // Clutton-Brock T H, ed. Primate Ecology. London: Academic Press, 1977.