

DOI: 10.20103/j.stxb.202411022687

黄然, 黄颖, 钟倩, 吴世军, 农登攀, 黄乘明, 范鹏来, 周岐海. 基于个体识别的白头叶猴采食行为研究. 生态学报, 2025, 45(16): - .
Huang R, Huang Y, Zhong Q, Wu S J, Nong D P, Huang C M, Fan P L, Zhou Q H. Foraging behavior of white-headed langurs based on individual identification. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(16): - .

基于个体识别的白头叶猴采食行为研究

黄 然^{1,2,3}, 黄 颖^{1,2,3}, 钟 倩^{1,2,3}, 吴世军⁴, 农登攀⁴, 黄乘明^{1,2,3}, 范鹏来^{1,2,3}, 周岐海^{1,2,3,*}

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

2 崇左白头叶猴野外科学观测研究站, 崇左 532204

3 广西师范大学广西珍稀濒危动物生态学重点实验室, 桂林 541006

4 崇左白头叶猴国家级自然保护区, 崇左 532204

摘要: 采食是动物获得生存和繁衍所需能量的主要来源, 且动物能够依据食物资源的变化来调整其采食策略。2019 年 7 月至 2020 年 8 月, 我们在广西崇左白头叶猴国家级自然保护区内选择了一群习惯化的白头叶猴 (*Trachypithecus leucocephalus*) 作为研究对象。基于个体识别, 采用焦点取样与连续记录方法, 收集并分析白头叶猴的采食行为数据, 旨在深入探讨其采食策略。结果表明: 白头叶猴共采食 40 种植物, 隶属 24 科 35 属, 其中包括 18 种乔木、11 种灌木、9 种藤本、1 种草本以及 1 种寄生植物。在食物组成中, 主要以树叶为主, 占有所有采食行为回合持续时间的 75%, 其中嫩叶占 54.4%, 成熟叶占 20.6%; 而果实、花以及其它部位则分别占 8.3%、3.8% 和 12.9%。然而, 白头叶猴对不同植物部位的采食比例随季节显著变化。在旱季, 白头叶猴对花和其它部位的采食比例显著高于雨季 (花: 8.2% vs 2.2%; 其它部位: 35.6% vs 4.3%), 而在采食嫩叶和果实时, 其比例则显著低于雨季 (嫩叶: 31.3% vs 63.1%; 果实: 4.8% vs 9.6%)。白头叶猴倾向于集群采食, 由 2 至 4 只个体组成的采食簇占总群体采食记录的 74.7%。果实采食持续时间在不同大小的采食簇间存在显著差异, 且与采食簇个体数量呈显著正相关。本研究结果不仅进一步了解白头叶猴对喀斯特生境的行为适应性, 同时为该物种及其生态系统的有效保护提供科学依据。

关键词: 白头叶猴; 个体识别; 采食策略; 季节性差异

Foraging behavior of white-headed langurs based on individual identification

HUANG Ran^{1,2,3}, HUANG Ying^{1,2,3}, ZHONG Qian^{1,2,3}, WU Shijun⁴, NONG Dengpan⁴, HUANG Chengming^{1,2,3}, FAN Penglai^{1,2,3}, ZHOU Qihai^{1,2,3,*}

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

2 Chongzuo White-headed Langur Field Scientific Observation and Research Station, Chongzuo 532204, China

3 Guangxi Key Laboratory of Rare and Endangered Animal Ecology, Guangxi Normal University, Guilin 541006, China

4 Chongzuo White-headed Langur National Nature Reserve, Chongzuo 532204, China

Abstract: Foraging represented the primary energy acquisition strategy for animal survival and reproduction, with behavioral plasticity enabling dietary adjustments to fluctuating food availability. The white-headed langur (*Trachypithecus leucocephalus*) is a rare and endangered primate endemic to China, which is only distributed in karst habitats. Due to human disturbance and destruction, the habitats of the white-headed langur are seriously fragmented and degraded, which will inevitably increase the survival pressure faced by the white-headed langur. In the past, the researches on the foraging behavior of this species mainly focused on the population level, and there was a lack of researches at the individual level, such as feeding duration and feeding rate. Therefore, it is of great significance to study the foraging behavior of white-headed

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32170492, 32270504); 广西科技基地和人才专项 (2021AC19023)

收稿日期: 2024-11-02; **网络出版日期:** 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhouqh@mailbox.gxnu.edu.cn

langurs to better understand their adaptation mechanisms to environmental changes. From July 2019 to August 2020, we studied a habituated group of white-headed langurs in Guangxi Chongzuo White-headed Langur National Nature Reserve. Based on individual identification, we employed focused sampling and continuous recording methods to collect and analyze white-headed langurs foraging behavior data to investigate the foraging strategies. The results showed that the white-headed langurs consumed 40 plant species (24 families, 35 genera), including 18 tree species, 11 shrubs, 9 lianas, 1 herb, and 1 parasitic plant. Folivorous behavior dominated foraging time (75% of total observation periods), with young leaves constituting the majority (54.4%) compared to mature leaves (20.6%). The remaining dietary components comprised fruits (8.3%), flowers (3.8%), and other plant parts (12.9%). However, the feeding proportions of white-headed langurs on different plant parts changed significantly across seasons. In the dry season, the proportion of flowers and other parts in their diet was significantly higher than in the rainy season (flowers: 8.2% vs 2.2%; other parts: 35.6% vs 4.3%), whereas the proportions of young leaves and fruits were significantly lower (young leaves: 31.3% vs 63.1%; fruits: 4.8% vs 9.6%). In addition, white-headed langurs fed in clusters, forming feeding groups of varying sizes. Feeding clusters comprising 2-4 individuals accounted for 74.7% of all group feeding events. Significant differences occurred in fruit consumption duration across different cluster sizes. Fruit intake duration showed positive correlation with cluster size. These findings reveal that white-headed langurs ensure their own survival and perpetuation by flexibly modifying their foraging strategies in response to fluctuations in the availability of food resources. This study advanced understanding of limestone habitat adaptations in this endangered primate, providing critical scientific data for conservation strategies.

Key Words: White-headed langur; individual identification; foraging strategies; seasonal variability

采食是动物生存中最重要、最基本的活动,是动物维持生长发育、繁殖和运动所需营养和能量来源,动物为了生存下去并且延续后代,必须完成持续的保证生存和繁殖的采食行为^[1-2]。然而,自然界中食物分布不均,植物各部分营养价值差异,以及食物丰富度和营养价值的时空变化^[3],使得动物采食时面临诸多决策,包括何时采食、何地寻找、选择何物以及避开何物^[1]。对于群居动物,它们不仅在群体外面面临与其他物种的生存合作与竞争,在群体内部还需应对同种个体间的协作与竞争^[4-5]。

非人灵长类动物在动物界是一个极其特殊的类群,大部分非人灵长类动物营群体生活,且具有较强的环境适应能力。其较强的适应环境能力不仅表现在了形态上、生理上,还表现在行为和生态方面^[6-8]。非人灵长类动物常常依据食物资源的时间变化调整其采食行为策略,包括改变活动分配预算、拓宽食谱和适当增加对反馐食物(Fallback foods)的摄入等^[9-10]。例如,当面临食物短缺时,滇金丝猴(*Rhinopithecus bieti*)会采取能量最大化策略,通过增加采食时间和扩大食物种类范围来确保生存所需^[11];相反,生活在喀斯特地区的熊猴(*Macaca assamensis*)则倾向于能量最小化策略,减少采食时间和活动范围,增加休息时间以节省体力^[12]。同样栖息于喀斯特生境的黑叶猴(*Trachypithecus francoisi*)在旱季食物相对匮乏时,不仅通过拓宽食谱、增加对成熟叶和种子的采食来应对喜食食物的不足,还会缩减移动范围和采食时间,从而有效减少能量消耗^[13]。

动物群居生活既提升了生存成本,也增加了生存收益^[4-5]。群居减少动物用于警戒的时间,让它们得以更专注于采食。然而,采食过程中一个显著成本是食物竞争加剧,导致群体内部或群体间的对抗和争夺更为频繁^[14-15]。这种竞争明显受食物资源数量、斑块大小、密度及空间分布等生态因素的影响^[16-17]。为满足能量需求,非人灵长类动物采取了多种策略来争夺资源。例如,熊疣猴(*Colobus vellerosus*)通过争夺领域来确保充足的食物资源空间^[18]。这种领域行为既减少了与其他群体的直接冲突,又提升了采食效率。蜘蛛猴(*Ateles paniscus chamek*)在果实类食物资源丰富时期则合并成更大的群体集中采食^[19]。然而,随着采食个体数量的增加,群内竞争也随之加剧,导致采食效率降低和食物过度消耗。在资源受限的情况下,非人灵长类动物需要不断调整采食行为策略和社会群体结构,以适应环境的变化。因此,开展非人灵长类采食行为研究对于更好了解其对环境变化的适应机制具有重要意义。

白头叶猴(*Trachypithecus leucocephalus*)是我国特有的珍稀濒危灵长类动物,仅分布在广西崇左白头叶猴国家级自然保护区和广西弄岗国家级自然保护区内的喀斯特石山生境^[20]。目前,其种群数量仅为 1400 多只,被列为我国 I 级重点保护野生动物,并被世界自然保护联盟(IUCN)评定为极度濒危物种(CR)^[21-22]。由于人为干扰破坏,白头叶猴栖息生境严重破碎化,猴群生活石山四周被甘蔗、花生和木薯等农耕地所包围,形成“孤岛”;同时,当地人的伐薪、采药和放牧等活动对山体植被也造成严重破坏,大部分原生植被转变为次生林,这势必加剧白头叶猴面临的生存压力^[20,23]。现有研究表明,白头叶猴以树叶为主要食物,同时采食果实、花、种子等植物部位^[24-26]。面对季节性食物短缺,它们采取减少休息和活动时间以增加采食时长,以及拓宽食谱、增加采食植物种类来应对食物匮乏的策略^[20,27]。然而,过去的研究主要集中于群体水平^[10,25,28],缺乏个体水平上的研究,如采食时长、采食率等。基于此,本文以广西崇左白头叶猴国家级自然保护区内一群已习惯化的白头叶猴为研究对象,在个体识别的基础上开展白头叶猴采食行为研究。通过对比分析采食行为的季节性变化,探讨白头叶猴对喀斯特生境的适应策略。前期研究发现白头叶猴存在群体同步采食同种植物的行为^[24],而两个或两个以上个体同时采食同一植物部位的群体组定义为 1 个采食簇(Foraging clusters)^[29]。通过比较不同采食簇在采食率和采食持续时间上的差异,探究群体大小对采食行为的影响。本研究结果可进一步了解白头叶猴在喀斯特生境中对食物资源利用的行为适应性,亦可为该物种的栖息地保护和种群恢复提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 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板利片区中部(图 1)。保护区由板利、邕盆、大陵和驮逐 4 个片区组成,范围 107°16'53"—107°59'46"E,22°10'43"—22°36'55"N,海拔 124—242 m。保护区属典型的喀斯特石山生境,植被主要由石灰岩季雨林和多种次生植被类型组成。由于长期的人为干扰,除驮逐片区外,其它片区内植被严重退化,生境呈高度破碎化分布^[22]。保护区属于亚热带季风气候区,具有明显的旱季(10 月至次年 3 月)和雨季(4 月至 9 月)之分^[30]。

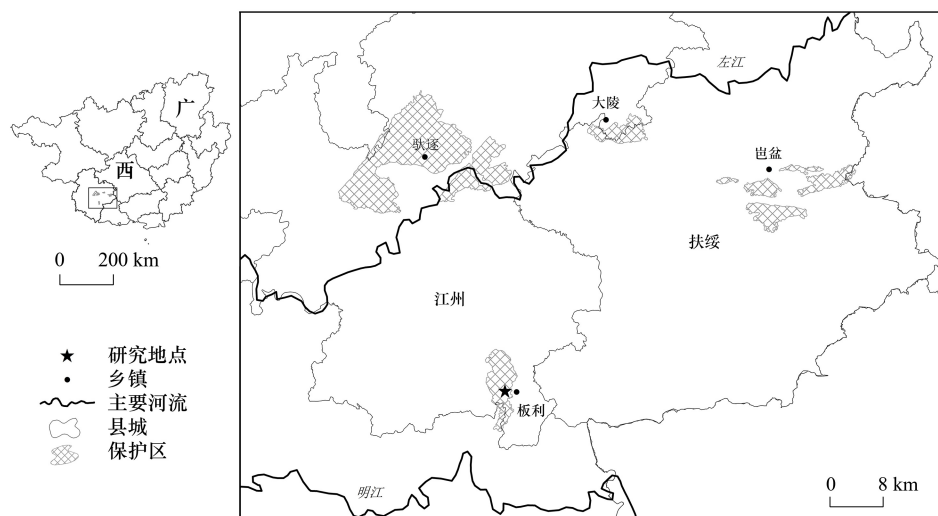


图 1 研究地点位于广西崇左白头叶猴国家级自然保护区

Fig.1 The study site is located in the Chongzuo White-Headed Langur National Nature Reserve in Guangxi

研究对象为片区内一群已习惯化的白头叶猴繁殖群(G-ZWY)。猴群数量 19 只(包括 1 只成年雄性、12 只成年雌性和 6 只未成年个体),研究期间,新生了 4 只小猴,猴群最终数量为 23 只。本研究仅选择成年个体作为研究对象,首先依据体型、毛发颜色、会阴部特征等标志区分年龄(成年、未成年)与性别(雌性、雄性),

同时结合白头叶猴个体毛色特征、生理状态(如妊娠期、哺乳期)及特殊标记(身体伤痕或残缺)进行个体识别与命名^[31–32](表1)。

表1 2019年7月至2020年8月白头叶猴 G-ZWY 群成年个体基础信息

Table 1 Basic information of adult individuals of the G-ZWY group of white-headed langurs (July 2019 to August 2020)

个体 Individual	年龄 Age	性别 Sex	个体 Individual	年龄 Age	性别 Sex
白白 Baibai	A	F	玲玲 Lingling	A	F
康康 Kangkang	A	F	莉莉 Lili	A	F
大大 Dada	A	F	佑佑 Youyou	A	F
黑黑 Heihei	A	F	圆圆 Yuanyuan	A	F
大黑 Dahei	A	F	八仔 Bazai	A	F
黑顶 Heiding	A	F	植植 Zhizhi	A	M
冠冠 Guanguan	A	F			

A:成年 Adult;F:雌性 Female;M:雄性 Male

1.2 采食行为数据收集与处理

2019年7月至2020年8月,通过焦点动物取样(Focus animal sampling)和连续记录法(All occurrence recording)收集研究群内成年个体的采食数据。行为记录集中于每日上午(8:00—11:00)和下午(15:00—18:00)的采食高峰期^[27,30]。研究过程中,随机选择其中一个成年个体作为焦点对象,采用索尼 FDR-AX700 摄像机记录该个体的采食全过程。当焦点对象从观察者的视野范围内消失超过 5 min,则转为记录下一个随机选择的焦点动物。为了确保研究的有效性和精确性,研究仅选择能够清晰记录焦点动物采食的植物种类及部位的视频作为有效视频。研究期间,共获 1372 个有效视频,总记录时长为 5633.5 min。2020 年 2 月至 4 月期间受疫情的影响,未能开展相关研究工作。

通过视频回放分析,详细记录了焦点对象的身份、采食植物的种类和部位(包括嫩叶、成熟叶、果实、花以及其它部位,如茎、叶柄、种子等)、以及每次采食行为的持续时间和采食回合。具体而言,当焦点动物开始寻觅、挑捡、摄入和咀嚼食物,且这一行为持续 30 s 以上时,研究将其记录为 1 个完整的采食行为回合。若采食对象(包括植株或部位)发生改变或采食行为结束后 30 s 未能继续,则视为采食行为回合结束^[32–34]。

此外,在回放视频时,采用全事件记录法,记录了每个采食簇的采食持续时间,即从第 1 个个体开始出现在该植物上采食到所有个体结束采食的时长。同时,还统计了首个采食个体在首分钟内手抓食物入口的频次作为该簇的采食率(次/min)^[29,32]。

1.3 数据统计分析

采用 $P_k = C_k / F_s$ ^[26] 计算不同食物类别(种类和部位)在白头叶猴食物组成中所占的比例,其中 P_k 表示对不同食物类别(种类和部位)的采食比例; C_k 表示食物类别 k 的采食行为回合持续时间; F_s 表示所有采食行为回合持续时间之和。利用 χ^2 检验分析白头叶猴食物组成中不同植物部位采食比例的季节性变化。此外,采用 Kruskal-Wallis 非参数检验比较不同采食簇间对喜食食物(嫩叶、果实)的采食率及采食持续时间的差异。采用 Spearman 相关性分析检验采食簇大小与采食率、采食持续时间之间的相关性。在分析过程中,由于个体数为 10 的采食簇样本量小于 5,个体数量为 8 和 9 的采食簇缺乏数据,因此,未将这些采食簇的数据纳入分析。所有检验均为双尾,显著性水平设为 0.05。

2 结果

2.1 食物组成及其季节性差异

研究期间,共收集到 825 个白头叶猴采食行为回合的数据,记录到采食植物 40 种,隶属 27 科 35 属(附录 I)。这些植物包括 18 种乔木、11 种灌木、9 种藤本、1 种草本以及 1 种寄生植物,它们分别占所有采食行为回合持续时间的 45.9%、6%、35.2%、0.1% 和 12.8%。其中,13 种植物的采食比例超过 1%,合计占所有采食行

为回合持续时间的 89.9%。采食比例前 5 的依次为葛 (*Pueraria montana* var. *lobata*)、构 (*Broussonetia papyrifera*)、苹婆 (*Sterculia monosperma*)、菟丝子 (*Cuscuta chinensis*) 和青檀 (*Pteroceltis tatarinowii*)。

白头叶猴的食物组成中,树叶的采食比例最高,占有采食行为回合持续时间的 75%,其中包括 54.4%的嫩叶和 20.6%的成熟叶(表 2)。果实、花以及其它部位分别占 8.3%、3.8%和 12.9%。值得注意的是,白头叶猴对不同植物部位的采食比例随季节显著变化($\chi^2=40.313$, $df=4$, $P<0.001$)。在旱季,花的采食比例显著高于雨季(旱季, 8.2% vs 雨季, 2.2%; $\chi^2=1.909$, $df=1$, $P=0.035$; 图 2)。同样地,旱季对其它部位的采食比例也显著高于雨季(旱季, 35.6% vs 雨季, 4.3%; $\chi^2=14.485$, $df=1$, $P<0.001$)。然而,在采食嫩叶和果实时,白头叶猴旱季的采食比例则显著低于雨季(嫩叶:旱季, 31.3% vs 雨季, 63.1%, $\chi^2=55.471$, $df=1$, $P<0.001$; 果实:旱季, 4.8% vs 雨季, 9.6%, $\chi^2=0.799$, $df=1$, $P=0.031$)。此外,成熟叶的采食比例并未随季节显著变化(旱季, 20.1% vs 雨季, 20.9%; $\chi^2=0.007$, $df=1$, $P=0.862$)。

表 2 白头叶猴食源植物部位采食百分比

Table 2 Foraging percentage of plant parts of the white-headed langur food source

食源植物部位 Food-derived plant parts	采食行为回合记录 Feeding behavior rounds recorded	采食行为回合持续时间 Feeding behavior round duration/min	采食百分比 Percentage of feed intake/%
嫩叶 Young leaves	450	845.20	54.4
成熟叶 Mature leaves	167	320.95	20.6
果实 Fruits	56	128.32	8.3
花 Flowers	68	59.42	3.8
其它部位 Other parts	84	200.82	12.9

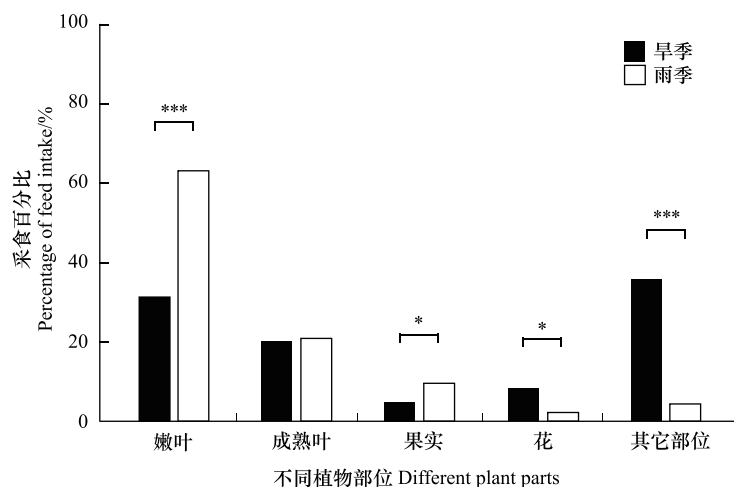


图 2 白头叶猴对不同植物部位采食百分比的季节变化

Fig.2 Seasonal variation in the percentage of different plant parts in the diet of the white-headed langur

* : $P<0.05$; *** : $P<0.001$

2.2 采食簇的采食率和采食持续时间

研究期间,共收集到 126 条采食簇记录,簇内的个体数量介于 2 至 10 只之间。其中 2 至 4 只个体的簇占比最高,达到了总记录的 74.7%(表 3)。采食簇所采食的植物部位包括嫩叶(60.3%)、成熟叶(3.2%)、果实(27%)以及其它部位(9.5%)。在采食率上,其它部位最高,达到 (17.08 ± 3.42) 次/min(平均值 $\pm$ 标准差),随后是果实((16.15 ± 5.42) 次/min)、成熟叶((14.75 ± 0.5) 次/min)和嫩叶((12.39 ± 3.62) 次/min)。而在采食持续时间上,果实最长((13.36 ± 7.05) min),其次为其它部位((10.75 ± 4.49) min)、嫩叶((7.91 ± 3.32) min)和成

熟叶((6.5±2.38) min)。

表 3 白头叶猴不同采食簇的群体采食记录

Table 3 Group foraging records of different foraging cluster of white-headed langurs

采食簇大小 Foraging cluster size	嫩叶 Young leaves [#]		成熟叶 Mature leaves		果实 Fruits		其它部位 Other parts	
2	24	19.0	1	0.8	6	4.8	4	3.2
3	20	15.9			14	11.1	5	4
4	15	11.9			4	3.2	1	0.8
5	9	7.1	1	0.8	3	2.4	1	0.8
6	6	4.8	1	0.8	2	1.6	1	0.8
7	2	1.6	1	0.8	3	2.4		
10					2	1.6		
共计 Total	76	60.3	4	3.2	34	27	12	9.5

#左列为采食记录,右列为占总采食记录的百分比(%)

Kruskal-Wallis 检验表明,不同大小的采食簇间,嫩叶的采食率和采食持续时间均不存在显著差异(采食率: $\chi^2=8.698$, $df=5$, $P=0.122$, 图 3; 采食持续时间: $\chi^2=4.848$, $df=5$, $P=0.435$, 图 4)。果实的采食率也未表现出显著差异($\chi^2=5.346$, $df=5$, $P=0.375$, 图 3),但其采食持续时间存在显著差异($\chi^2=13.986$, $df=5$,

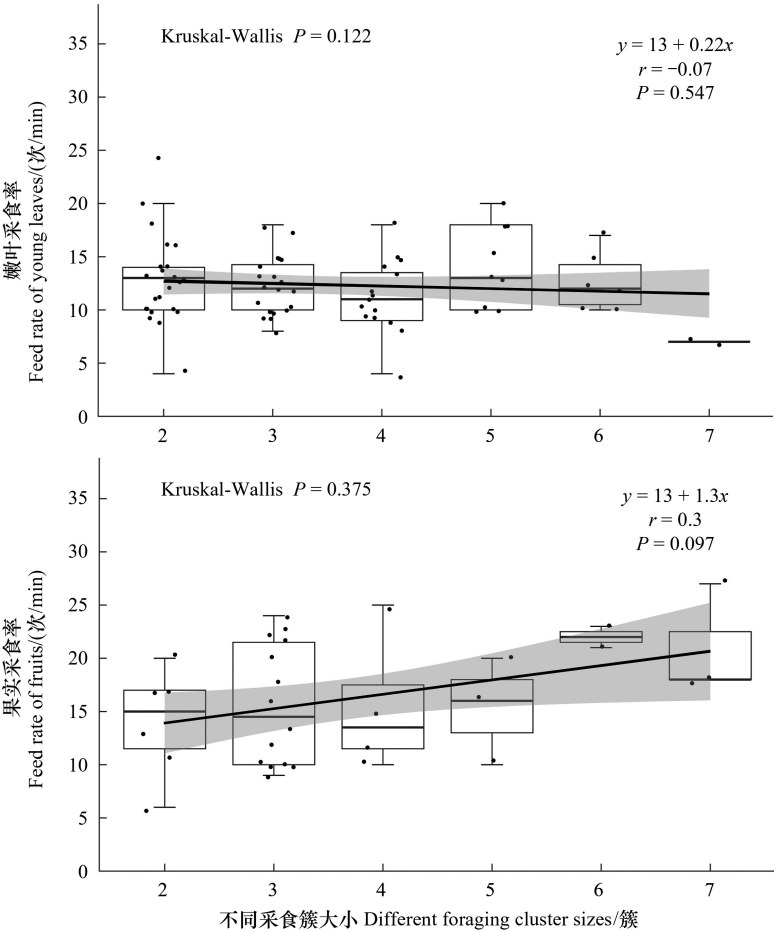


图 3 白头叶猴不同采食簇的采食率差异以及采食簇大小与采食率的关系

Fig.3 The variations in foraging rate of different foraging clusters and the relationship between group size of foraging clusters and foraging rate in white-headed langurs

灰色阴影部分代表 95% 的置信区间

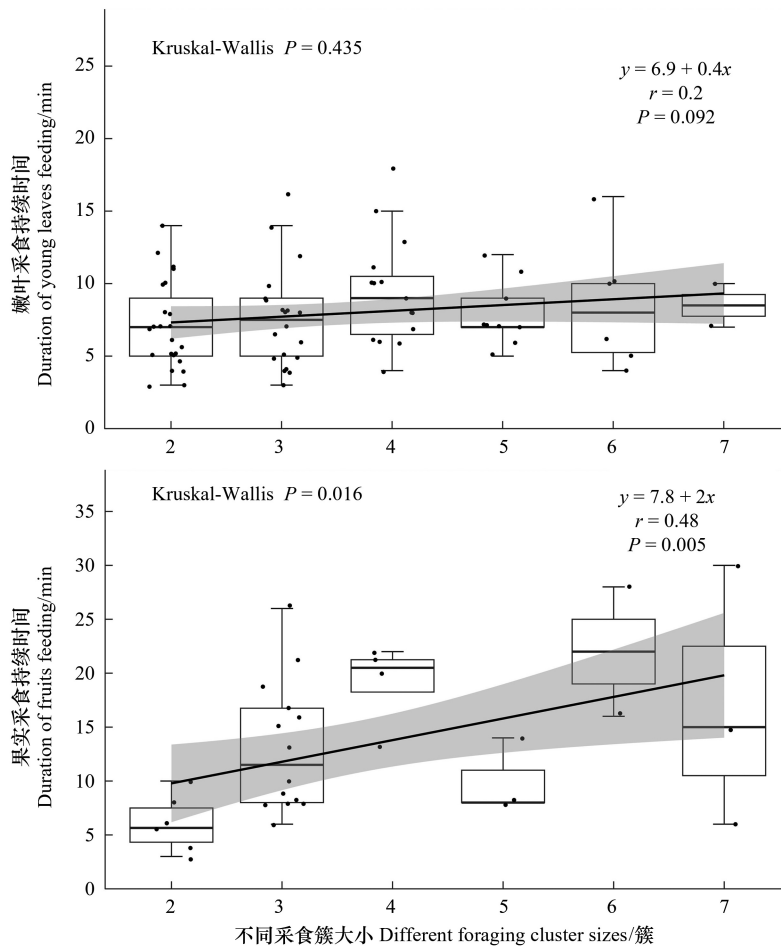


图4 白头叶猴不同采食簇的采食持续时间的差异以及采食簇大小与采食持续时间的关系

Fig.4 The variations in foraging duration of different foraging clusters and the relationship between group size of foraging clusters and foraging duration in white-headed langurs

灰色阴影部分代表 95% 的置信区间

$P=0.016$, 图 4)。Spearman 相关性分析表明,采食簇大小与嫩叶采食率($r=-0.07$, $n=75$, $P=0.547$)和采食持续时间($r=0.2$, $n=75$, $P=0.092$)以及与果实采食率之间均无显著相关性($r=0.3$, $n=32$, $P=0.097$)。但采食簇大小与果实采食持续时间存在显著的正相关($r=0.48$, $n=32$, $P=0.005$),即簇内个体数量越多,采食果实持续的时间越长。

3 讨论

本研究共记录到白头叶猴采食植物 40 种,隶属 27 科 35 属,其中包括 18 种乔木、11 种灌木、9 种藤本、1 种草本以及 1 种寄生植物。与张克处在 2016—2017 年间采用瞬时扫描取样法对本研究猴群观察到的 118 种植物(54 科 104 属)相比^[10],本研究记录的植物种类减少了近一半。除了研究期时长差异外,这可能与取样方法不同有关。瞬时扫描取样法(Instantaneous scan sampling)能在固定时间间隔内广泛地收集群体采食行为;而焦点动物取样法则专注于记录某个焦点个体的行为^[1]。因此,当猴群同时采食多种植物时,瞬时扫描取样法在相同取样时间内能够记录下更多的食物种类,而焦点动物取样法则可能遗漏部分种类。此外,两者在食物组成上也存在明显差异。张克处(2017)研究中,白头叶猴树叶采食比例高于本研究(86.6% vs 75%),尤其是嫩叶(71.4% vs 54.4%),而成熟叶、果实、花和其它部位的采食比例则低于本研究(成熟叶: 15.2% vs 20.6%; 果实: 4.8% vs 8.3%; 花: 2.4% vs 3.8%; 其它部位: 6.2% vs 12.9%)。尽管瞬时扫描取样能够高效

地收集大量行为数据,但它具有明显的偏向性,更倾向于记录频繁发生或易观察的行为^[1],这可能导致对主要食物占比的估算偏高^[35]。然而,两种取样方法所得结果虽有差异,但各有独特优势,可以相互补充。在未来的白头叶猴或其他非人灵长类动物的食性研究中,应充分考虑这些综合因素,并尝试采用多种方法进行综合分析和验证。

白头叶猴对不同植物部位的采食比例随季节显著变化。在旱季,花和其它部位的采食比例相较于雨季会有显著增加,而嫩叶和果实的采食比例则相应下降。值得注意的是,成熟叶的采食比例并未表现出季节性变化。对于叶食性非人灵长类而言,喜食的嫩叶、果实和花稀缺时,通常会更多地采食那些不太喜食的低质量食物,如成熟叶^[36–38]。在喀斯特石山生境中,嫩叶和果实的可获得性随着降雨量的减少而下降^[25,39]。因此,石山叶猴在旱季会采取不同的策略来应对食物短缺。例如,在广西的弄岗保护区,黑叶猴会更多地采食成熟叶和种子,以应对嫩叶和果实的季节性短缺^[39–40]。在越南北部的卡巴岛上,金头叶猴(*Trachypithecus poliocephalus*)会增加树叶的采食量,并相应减少果实的采食量^[41]。而在越南 Van Long 自然保护区,德氏叶猴(*T. delacouri*)不仅在全年各月均大量食用嫩叶,在旱季还增加食物的种类^[42]。过去的研究显示,白头叶猴在面对食物季节性短缺时,采用了与德氏叶猴类似的策略^[25–26,43]。尽管白头叶猴的栖息地受到人为活动的严重干扰,但大树的缺乏却促进了植物的生长,使得旱季时仍有充足的嫩叶可供其食用^[44]。Li 等(2016)对白头叶猴采食植物的物候监测也证实,嫩叶的可获得性并未呈现出明显的季节性差异^[43]。然而,与以往研究不同的是,本研究发现白头叶猴在旱季明显增加了对花和其它部位(主要是茎)的采食,而不是增加对成熟叶的摄入。其它石山灵长类的研究也报道了类似的采食策略。例如,生活在喀斯特石山生境的黑叶猴和猕猴(*Macaca mulatta*)在旱季会显著增加对植物其它部位(如叶柄)的采食^[9,13,39]。与树叶相比,茎和叶柄含水量较高,这可能是许多非人灵长类动物在缺水的季节采食它们的原因之一^[45]。综上,白头叶猴在面对喜食食物的季节性短缺时采取的多样化采食策略,进一步证明了该物种具有很强的行为适应性。

白头叶猴倾向于以集群成簇的形式采食。对于喜食的嫩叶,不同大小采食簇的采食率及采食持续时间并未表现出显著差异。过去研究表明,尽管树叶资源丰富,但高质量树叶(如嫩叶、新叶)往往呈斑块状分布且数量有限^[29,37]。为了获取这些高质量食物,叶食性动物可能会面临激烈的群内竞争^[29,46]。例如,红疣猴(*Ptilocobus tephrosceles*)群体内个体数量越多,占据斑块的采食速率越快,个体间对食物资源的争夺竞争也更为激烈^[29]。然而,本研究结果并不支持这一结论。其他研究也证实叶食性灵长类动物群体内个体间食物竞争压力较小或无,这与它们栖息地内树叶资源的丰富性和均匀分布有关^[38,47–48]。研究进一步证实这一理论更适用于群体规模较小的物种,而不适用于群体较大的物种^[4,29]。白头叶猴主要营家庭式的集群生活,猴群通常由 2—39 个个体组成(平均群大小为 9.2)^[22],采食时形成的较小的采食簇(2—10 个个体),加之全年均有充足的嫩叶供应,群内个体间食物竞争较弱,并未对个体的采食率产生显著影响。然而,研究发现白头叶猴对果实的采食持续时间随着采食簇大小的增加而增加。与嫩叶一样,果实也是白头叶猴偏好采食的食物,但其时空分布比较分散且不稳定,可选择的种类也明显少于嫩叶^[24]。因此,当猴群找到果实资源,会花费更多时间采食。本研究也表明对果实的平均采食持续时间长于嫩叶。因此,采食簇越大,采食花费的时间越长以满足更多个体的需求。

综上所述,白头叶猴通过灵活调整采食策略以适应食物资源供应变化,以确保自身的生存和繁衍。而这种策略是否直接跟采食簇大小变化导致食物资源竞争差异有关,尚需要进一步的研究。

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(References):

- [1] 蒋志刚. 动物行为原理与物种保护方法. 北京: 科学出版社, 2004.
- [2] Stephens D W, Brown J S, Ydenberg R C. Foraging, behavior and ecology. Chicago: University of Chicago Press, 2007.
- [3] Richard A F. Primates in nature. W. H. Freeman, New York, 1985.

- [4] Isbell L A. Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among Primates. *Behavioral Ecology*, 1991, 2 (2): 143-155.
- [5] Scott G. *Essential animal behavior*. UK: Blackwell Publishing Ltd, 2005.
- [6] Chapman C A, Chapman L J, Cords M, Gathua J M, Gautier-Hion A, Lambert J E, Rode K, Tutin C E G, White L J T. Variation in the diets of *Cercopithecus species*: differences within forests, among forests, and across species//*The Guenons: Diversity and Adaptation in African Monkeys*. Boston, MA: Springer US, 2004: 325-350.
- [7] Wich S A, Atmoko S S U, Setia T M, Van-Schaik C P. *Orangutans: geographic variation in behavioral ecology and conservation*. New York: Oxford University Press, 2009.
- [8] Richard A F, Goldstein S J, Dewar R E. Weed macaques: The evolutionary implications of macaque feeding ecology. *International Journal of Primatology*, 1989, 10(6): 569-594.
- [9] 周岐海, 唐华兴, 韦春强, 黄乘明. 桂林七星公园猕猴的食物组成及季节性变化. *兽类学报*, 2009, 29(4): 419-426.
- [10] 张克处, 袁培松, 黄恒连, 唐小平, 周岐海, 黄中豪. 白头叶猴食物组成的地域性差异比较. *广西师范大学学报: 自然科学版*, 2017, 35(1): 75-81.
- [11] Xiang Z F, Huo S, Xiao W. Activity budget of *Rhinopithecus bieti* at Tibet: effects of day length, temperature and food availability. *Current Zoology*, 2010, 56(6): 650-659.
- [12] Li Y H, Huang Z H, Zhou Q H, Ma G Z, Huang C M. Daily activity pattern in Assamese macaques inhabiting limestone forest, southwest Guangxi, China. *Global Ecology and Conservation*, 2019, 20: e00709.
- [13] 黄中豪, 黄乘明, 周岐海, 韦华, 蒙渊君. 黑叶猴食物组成及其季节性变化. *生态学报*, 2010, 30(20): 5501-5508.
- [14] Wrangham R W. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 1980, 75(3/4): 262-300.
- [15] 张克处. 群大小对白头叶猴觅食行为的影响[D]. 桂林: 广西师范大学, 2018.
- [16] Borries C, Lamey E, Lu A, Ossi K, Koenig A. Costs of group size: lower developmental and reproductive rates in larger groups of leaf monkeys. *Behavioral Ecology*, 2008, 19(6): 1186-1191.
- [17] 林建忠. 白头叶猴群大小对栖息地利用和家域的影响[D]. 桂林: 广西师范大学, 2019.
- [18] Teichroeb J A, Sicotte P. Cascading competition: the seasonal strength of scramble influences between-group contest in a folivorous primate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2017, 72(1): 6.
- [19] Wallace R B. The influence of feeding patch size and relative fruit density on the foraging behavior of the black spider monkey *Ateles chamek*. *Biotropica*, 2008, 40(4): 501-506.
- [20] 周岐海, 黄乘明. 中国石山叶猴生态学研究进展. *兽类学报*, 2021, 41(1): 59-70.
- [21] Fan P L, Lawes M J, Liu R S, Zhou Q H. Hope for limestone langurs' conservation. *Science*, 2024, 384(6698): 855.
- [22] Tang H X, Huang H L, Wang Z X, Wu J B, Wang A L, Nong D P, Garber P A, Zhou Q H, Huang C M. Population dynamics and conservation status of the white-headed langur in the Chongzuo forest fragments, Guangxi, China. *Oryx*, 2024, 58(2): 179-182.
- [23] Huang C M, Wu H, Zhou Q H, Li Y B, Cai X W. Feeding strategy of François' langur and white-headed langur at Fusui, China. *American Journal of Primatology*, 2008, 70(4): 320-326.
- [24] 黄乘明. *中国白头叶猴*. 桂林: 广西师范大学出版社, 2002.
- [25] Li Z Y, Elizabeth Rogers M. Food items consumed by white-headed langurs in Fusui, China. *International Journal of Primatology*, 2006, 27(6): 1551-1567.
- [26] Zhou Q H, Tang Z, Li Y B, Huang C M. Food diversity and choice of white-headed langur in fragmented limestone hill habitat in Guangxi, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(2): 109-113.
- [27] Huang C M, Wei F W, Li M, Li Y B, Sun R Y. Sleeping cave selection, activity pattern and time budget of white-headed langurs. *International Journal of Primatology*, 2003, 24(4): 813-824.
- [28] Li Z Y, Wei Y, Rogers E. Food choice of white-headed langurs in Fusui, China. *International Journal of Primatology*, 2003, 24(6): 1189-1205.
- [29] Snaith T V, Chapman C A. Towards an ecological solution to the folivore paradox: patch depletion as an indicator of within-group scramble competition in red *Colobus* monkeys (*Ptilocolobus tephrosceles*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2005, 59(2): 185-190.
- [30] 周岐海, 黄恒连, 唐小平, 黄乘明. 白头叶猴日活动时间分配及其季节性变化. *兽类学报*, 2010, 30(4): 449-455.
- [31] 黄乘明, 吴坚宝, 唐华兴. 喀斯特石山精灵白头叶猴. *地球*, 2020, (7): 14-21.
- [32] 黄颖. 白头叶猴的觅食量和群体觅食研究[D]. 桂林: 广西师范大学, 2021.
- [33] Nakagawa N. Feeding rate as valuable information in primate feeding ecology. *Primates*, 2009, 50(2): 131-141.
- [34] Kurihara Y, Hanya G. Comparison of feeding behavior between two different-sized groups of Japanese macaques (*Macaca fuscata* Yakui). *American Journal of Primatology*, 2015, 77(9): 986-1000.

- [35] Gilby I C, Pokempner A A, Wrangham R W. A direct comparison of scan and focal sampling methods for measuring wild chimpanzee feeding behaviour. *Folia Primatologica; International Journal of Primatology*, 2010, 81(5): 254-264.
- [36] Newton P. Feeding and ranging patterns of forest hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *International Journal of Primatology*, 1992, 13(3): 245-285.
- [37] Strier K B. Primate behavioral ecology. Needham Heights, MA: Allyn & Bacon, 1999.
- [38] Yeager C P, Kool K. The behavioral ecology of Asian colobines//Old World Monkeys. Cambridge: Cambridge University Press, 2000: 496-521.
- [39] 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.
- [40] Zhou Q H, Huang Z H, Wei X S, Wei F W, Huang C M. Factors influencing interannual and intersite variability in the diet of *Trachypithecus francoisi*. *International Journal of Primatology*, 2009, 30(4): 583-599.
- [41] Hendershott R, Behie A, Rawson B. Seasonal variation in the activity and dietary budgets of cat Ba langurs (*Trachypithecus poliocephalus*). *International Journal of Primatology*, 2016, 37(4): 586-604.
- [42] Workman C. Diet of the delacour's langur (*Trachypithecus delacouri*) in van long nature reserve, Vietnam. *American Journal of Primatology*, 2010, 72(4): 317-324.
- [43] Li D Y, Yuan P S, Krzton A, Huang C M, Zhou Q H. Dietary adaptation of white-headed langurs in a fragmented limestone habitat. *Mammalia*, 2016, 80(2): 153-162.
- [44] Ganzhorn J U. Low-level forest disturbance effects on primary production, leaf chemistry, and *Lemur* populations. *Ecology*, 1995, 76(7): 2084-2096.
- [45] Waterman P G, Kool K M. Colobine food selection and plant chemistry. 1994.
- [46] Clutton-Brock T H, Harvey P H. Primate ecology and social organization. *Journal of Zoology*, 1977, 183(1): 1-39.
- [47] Li D Y, Ren B P, Li B G, Li M. Range expansion as a response to increasing group size in the Yunnan snub-nosed monkey. *Folia Primatologica; International Journal of Primatology*, 2010, 81(6): 315-329.
- [48] Chapman C A, Chapman L J, Gillespie T R. Scale issues in the study of primate foraging: Red *Colobus* of Kibale National Park. *American Journal of Physical Anthropology*, 2002, 117(4): 349-363.

附录:

附录 I 2019 年 7 月至 2020 年 8 月白头叶猴 G-ZWY 群的食源植物组成与采食百分比

Appendix I Composition of food plants and feeding percentage of the G-ZWY group of white-headed langurs (from July 2019 to August 2020)

物种 Species	科 Families	属 Genus	生活型 Life form	采食行为回合记录 Feeding behavior rounds recorded	持续时间 Duration/min	采食百分比 Percentage of feed intake/%
野葛 <i>Pueraria lobata</i>	蝶形花科	葛属	藤本	300	441.15	28.38 *
构树 <i>Broussonetia papyrifera</i>	桑科	构树属	乔木	111	237.37	15.27 *
苹婆 <i>Sterculia nobililis</i>	梧桐科	苹婆属	乔木	102	226.17	14.55 *
菟丝子 <i>Cuscuta chinensis</i>	旋花科	菟丝子属	寄生植物	82	199.02	12.80 *
青檀 <i>Pteroceltis tatarinowii</i>	榆科	青檀属	乔木	21	59.18	3.81 *
小叶栎树 <i>Boniodendron minus</i>	无患子科	黄梨木属	乔木	11	53.58	3.45 *
小果微花藤 <i>Iodes vitiginea</i>	茶茱萸科	微花藤属	藤本	24	45.77	2.94 *
粗糠柴 <i>Mallotus philippensis</i>	大戟科	野桐属	灌木	12	36.62	2.36 *
乌敛莓 <i>Cayratia japonica</i>	葡萄科	乌敛莓属	藤本	21	23.98	1.54 *
桉树 <i>Eucalyptus camaldulensis</i>	桃金娘科	桉属	乔木	8	22.28	1.43 *
厚果崖豆藤 <i>Milletia pachycarpa</i>	豆科	崖豆藤属	藤本	12	18.63	1.20 *
白饭树 <i>Flueggea virosa</i>	大戟科	白饭树属	灌木	18	17.45	1.12 *
海南翼核果 <i>Ventilago inaequalateralis</i>	鼠李科	翼核果属	灌木	12	15.52	1.00 *
小叶榕 <i>Ficus concinna</i>	桑科	榕属	乔木	7	15.42	0.99
潺槁木姜子 <i>Litsea glutinosa</i>	樟科	木姜子属	乔木	6	14.75	0.95
高山榕 <i>F. altissima</i>	桑科	榕属	乔木	5	14.73	0.95
菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	紫葳科	菜豆树属	乔木	5	14.02	0.90
八角枫 <i>Alangium chinense</i>	山茱萸科	八角枫属	乔木	8	13.85	0.89
石岩枫 <i>M. repandus</i>	大戟科	野桐属	灌木	6	9.08	0.58
清香木 <i>Pistacia weinmannifolia</i>	漆树科	黄连木属	乔木	4	8.80	0.57
斜叶榕 <i>F. tinctoria</i>	桑科	榕属	乔木	6	7.53	0.48
尖叶榕 <i>F. henryia</i>	桑科	榕属	乔木	3	7.32	0.47
木棉 <i>Bombax caiba</i>	木棉科	木棉属	乔木	4	7.17	0.46
构棘 <i>Maclura cochinchinensis</i>	桑科	柘属	灌木	3	4.62	0.30
鸡矢藤 <i>Paederia scandens</i>	茜草科	鸡矢藤属	藤本	2	4.33	0.28
广西牡荊 <i>Vitex kwangsiensis</i>	唇形科	牡荊属	乔木	3	4.23	0.27
银背藤 <i>Argyrea mollis</i>	旋花科	银背藤属	藤本	3	4.00	0.26
银合欢 <i>Leucaena leucocephala</i>	含羞草科	银合欢属	乔木	2	3.50	0.23
匙羹藤 <i>Gymnema sylvestre</i>	萝藦科	匙羹藤属	藤本	2	3.43	0.22
雀梅藤 <i>Sageretia theezans</i>	鼠李科	雀梅藤属	灌木	3	3.33	0.21
石山巴豆 <i>Croton euryphyllus</i>	大戟科	巴豆属	灌木	1	3.00	0.19
山柑藤 <i>Cansjera rheedei</i>	山柚子科	山柑藤属	藤本	2	2.87	0.18
东京银背藤 <i>A. pierreana</i>	旋花科	银背藤属	藤本	4	2.83	0.18
灰毛浆果楝 <i>Cipadessa cinerascens</i>	楝科	浆果楝属	乔木	4	2.00	0.13
葎草 <i>Humulus scandens</i>	桑科	葎草属	草本	2	1.92	0.12
山牵牛 <i>Thunbergia grandiflora</i>	爵床科	山牵牛属	灌木	2	1.67	0.11
假烟叶树 <i>Solanum verbascifolium</i>	茄科	茄属	灌木	1	1.42	0.09
紫弹树 <i>Celtis biondii</i>	大麻科	朴属	乔木	1	1.12	0.07
青叶苎麻 <i>Boehmeria nivea</i>	荨麻科	苎麻属	灌木	1	0.72	0.05
红背山麻杆 <i>Alchornea trewioides</i>	大戟科	山麻杆属	灌木	1	0.33	0.02

表中 * 为白头叶猴在研究期间采食占比在 1% 以上的食源植物