

白马雪山自然保护区响古箐滇金丝猴活动时间分配

黎大勇^{1 2 3} 任宝平² 胡杰¹ 和鑫明⁴ 李保国³ 李明^{2*}

(1 西华师范大学, 西南野生动植物资源保护教育部重点实验室, 南充 637009)

(2 中国科学院动物研究所, 动物生态与保护生物学院重点实验室, 北京 100101)

(3 西北大学生命科学学院, 西安 710069) (4 白马雪山国家级自然保护区, 迪庆 674400)

摘要: 2008年6月至2009年5月,在白马雪山国家级自然保护区南端的响古箐(北纬27°37',东经99°22'),采用瞬时扫描取样法对一群数量约480只的滇金丝猴群的活动时间分配进行了研究。研究期间共观察取样1609h,扫描个体数为260546。研究表明,响古箐滇金丝猴用38.8%的时间取食、27.4%的时间移动、20.9%的时间休息、12.9%的时间从事其他类型活动。滇金丝猴活动时间分配季节性差异明显。冬季,滇金丝猴的取食时间长于其他季节,达到41.5%;秋季,取食时间在全年最短(36.5%)。夏季的高温没有影响滇金丝猴的移动,它们移动的时间达到32.8%,高于其他3个季节。寒冷的冬季,响古箐滇金丝猴为了减少能量损失,用于休息的时间达到24.4%。秋季,滇金丝猴从事其他类型活动的时间(15.7%)多于另外3个季节。研究发现,绝对移动时间与昼长和月平均温度呈明显正相关($P < 0.01$),绝对休息时间与月平均温度呈负相关($r = -0.585, P = 0.046$),但降水量的多少与猴群各种活动时间分配之间没有明显的相关性($P > 0.05$)。食物贡献率与滇金丝猴日活动时间分配也存在相关性。取食松萝比例与猴群移动时间呈负相关($r = -0.902, P < 0.001$),与休息时间呈正相关($r = 0.860, P < 0.001$)。猴群取食树叶比例增加时,它们移动时间也随之增加($r = 0.832, P = 0.001$)。夏季,滇金丝猴取食竹笋的比例增加时,猴群移动时间也明显增多。以上结果表明,滇金丝猴活动时间分配受食物资源状况、昼长季节性变化和气候条件的影响。

关键词: 滇金丝猴; 活动时间分配; 季节性变化; 月平均温度; 昼长

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2013)03-0223-09

Time budgets of *Rhinopithecus bieti* at Xiangguqing in the Baimaxueshan National Nature Reserve, Northwest Yunnan, China

LI Dayong^{1 2 3}, REN Baoping², HU Jie¹, HE Xinming⁴, LI Baoguo³, LI Ming^{2*}

(1 Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation, China West Normal University, Nanchong 637009, China)

(2 Key Laboratory of Animal Ecology and Conservation Biology, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

(3 College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710069, China)

(4 Baimaxueshan National Nature Reserve, Diqing 674400, China)

Abstract: Studies of time budgets can provide important information about the time allocation patterns, movement rules, and habitat use of nonhuman primates. A large group of up to 480 individual black and white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) living at Xiangguqing (27°37'N, 99°22'E), within the Baimaxueshan National Nature Reserve, was observed to determine how monkeys spent their time. Data were collected from June 2008 to May 2009 via instantaneous scan sampling. In total, we observed 260 546 individual activity records, and obtained 1 609 observation hours. Group members spent 38.8% of their time feeding, 27.4% moving, 20.9% resting, and 12.9% engaged in other activities. Time budgets showed significant seasonal variation: monkeys spent more time feeding in winter (41.5%), and less in autumn (36.5%). In summer, the group spent more time moving (32.8%) than they did in other seasons. To conserve energy, monkeys rested most often in winter (24.4%). More time was devoted to other activities (15.7%) during autumn. The amount of absolute time spent moving showed a significant positive relationship with day length and monthly mean

基金项目: 林业公益性行业科研专项项目(201104073); 国家自然科学基金资助项目(30970442, 31200294); 中国博士后科学基金资助项目(20110490054); 西华师范大学启动科研项目(11B018)

作者简介: 黎大勇(1979-),男,博士,主要从事野生动物生态与保护研究。

收稿日期: 2012-07-14; 修回日期: 2013-04-06

* 通讯作者, Corresponding authors, E-mail: lim@ioz.ac.cn; baoguoli@nwu.edu.cn

temperature ($P < 0.01$). Absolute time spent resting was significantly negatively affected by monthly mean temperature ($r = -0.585$, $P = 0.046$). Precipitation amount did not influence the time budgets of the study group at all ($P > 0.05$). Seasonal dietary changes had a strong influence on activity patterns; monkeys moved less ($r = -0.902$, $P < 0.001$) and rested more ($r = 0.860$, $P < 0.001$) when primarily consuming lichens, moving more often while young leaves or bamboo shoots were abundant ($r = 0.832$, $P = 0.001$). These results suggest that the time budget of *R. bieti* reflects an adaptation to seasonal variations in diet, day length, and climate.

Key words: Day length; Monthly mean temperature; *Rhinopithecus bieti*; Seasonal variation; Time budget

活动时间分配是指动物根据自己的需要把时间合理分配到各种活动中 (Halle and Stenseth, 2000)。活动时间分配是动物行为学研究的重要内容,它直接关系到动物的生存策略 (Clutton-Brock and Harvey, 1977)。认识动物的行为与生存环境之间的关系,首先必须了解动物的活动时间分配 (Struhsaker and Leland, 1979)。研究自然生态条件下,动物的活动时间分配,可以探讨生态条件对动物行为的影响以及它们所采取的行为策略 (Fa, 1986)。

许多学者对多种灵长类动物的活动时间分配进行了研究 (Clutton-Brock, 1974; Strier, 1987; Agetsuma and Nakagawa, 1998; Guo *et al.*, 2007; Zhou *et al.*, 2007)。不同灵长类动物,有着各不相同的活动时间分配模式。例如,大多数灵长类动物的活动时间分配主要表现为上午和下午各出现一次取食高峰,中午进行较长时间的休息 (Clutton-Brock, 1977; Strier, 1987; Huang *et al.*, 2003)。但是,对一些体型较大的灵长类动物,如豚尾狒狒 (*Papio ursinus*)、狮尾狒狒 (*Theropithecus gelada*) 的活动时间分配研究却没有发现它们具有明显的取食高峰 (Dunbar and Dunbar, 1974; Post, 1981)。相同灵长类动物不同种群也表现出了不同的活动时间分配。例如,生活在基巴莱森林国家公园的红疣猴 (*Ptilocolobus rufomitratus*) 的活动时间分配并没有表现出与贡贝国家公园红疣猴相似的取食高峰 (Clutton-Brock, 1974; Struhsaker and Leland, 1979)。此外,灵长类的活动时间分配还表现出明显的季节性差异。秦岭北坡的川金丝猴 (*Rhinopithecus roxellana*) 在食物质量高的秋季,移动时间全年最多;而在食物匮乏的冬季它们移动的时间最短 (Guo *et al.*, 2007)。研究证实,食物资源的时间和空间分布 (Isbell and Young, 1993)、昼长变化 (Xiang *et al.*, 2010)、气候条件 (Dunbar, 1992) 等多种因素影响了灵长类动物的活动时间分配。

叶食性灵长类动物的休息时间明显多于果食性

灵长类,而移动和取食时间却相应减少 (Dunbar, 1992)。灵长类动物用于移动和取食的时间与树叶在食物中所占的比例呈负相关 (Clutton-Brock and Harvey, 1977)。当灵长类动物食物资源的数量和质量发生季节性变化时,它们会随之调整活动时间分配。冬季高质量的食物匮乏时,高纬度地区的日本猴 (*Macaca fuscata*) 会减少取食时间,增加休息时间 (Hanya, 2004)。白头叶猴 (*Trachypithecus francoisi leucocephalus*) 的活动时间分配随食物资源时空变化表现为从夏季到冬季休息时间减少,取食时间和移动时间增加 (Huang *et al.*, 2003)。栖息地的质量差异也影响灵长类动物的活动时间分配。

季节性变化的昼长直接决定了动物进行各种活动的时间长短 (Hill, 2003; Xiang *et al.*, 2010)。因此,昼长变化对动物活动时间分配的季节性改变具有重要意义。滇金丝猴 (*Rhinopithecus bieti*) 属典型的昼行性灵长类动物,因此,它们必须用一定的时间在白天完成必要的活动。温带地区昼长季节性变化十分明显,动物的活动时间分配也随之改变,以确保满足生存所需的能量 (Dunbar, 1988)。冬季,短昼和低温同时发生,使得动物体温调节的能量需求增加。因此,为了满足生存的取食需求,动物的其他活动也会随之相应的减少。相反,长昼的夏季,动物能够表现出较高的活动时间分配灵活性 (Xiang *et al.*, 2010)。

气候条件和日照强度的变化也是引起灵长类活动时间分配产生差异的重要原因 (Clutton-Brock, 1977)。许多灵长类动物的活动时间分配中出现的午休高峰一般被认为是动物对中午高温和强烈日照的适应策略 (Chivers, 1974; Stanford, 1991; Zhou *et al.*, 2007)。炎热的夏季这种现象表现更为明显 (Huang *et al.*, 2003; Ding and Zhao, 2004)。

滇金丝猴是分布海拔最高的昼行性灵长类动物,也是我国特有的高度濒危物种 (Long *et al.*, 1994)。滇金丝猴的整个分布区海拔呈北高南低的趋势,气候条件、栖息地类型也随之发生明显的改变。由于环境条件的变化,不同猴群的活动时间分

配存在明显的差异 (Long *et al.*, 1998; Ding and Zhao, 2004; Liu *et al.*, 2004; Xiang *et al.*, 2010)。同时, 由于各个种群数量和环境条件都在不断发生改变。因此, 根据不同地点的一次研究得出的结论, 并不能很好地代表该物种的行为生态学特征。只有持续开展对各个猴群系统的行为生态学研究, 才能科学有效地认识和了解这一濒危物种。响古箐位于白马雪山自然保护区的最南端, 这里生活着目前发现的数量最多的一个滇金丝猴群 (ca. 480, 2008 年)。同时, 该地区昼长、温度、降雨量和食物资源的季节性变化都很大 (Li *et al.*, 2008)。因此, 系统研究响古箐滇金丝猴的活动时间分配, 及其与周围一些环境因子的关系, 能够更为深入地探讨动物的适应策略, 进而为保护和管理该物种提供科学有效的指导。

1 研究方法

1.1 研究地点和研究对象

白马雪山自然保护区位于云南西北部, 是我国现有面积最大的以保护滇金丝猴及其栖息地为主的保护区。保护区内现生活着 8 群 1 200 ~ 1 400 只滇金丝猴, 约占全部滇金丝猴种群数量的 60% (黎大勇等, 2011)。研究地点在保护区南端的响古箐区域 (北纬 27°37', 东经 99°22'), 该研究地的植被类型丰富, 主要包括云南松林、常绿阔叶林、高山硬叶栎树林、针阔叶混交林、高山暗针叶林; 另外, 零星分布有草地、火烧残留地和耕地 (Li *et al.*, 2010)。根据研究地植物物候特点, 我们将研究地四季作如下划分: 3 ~ 5 月为春季, 6 ~ 8 月为夏季, 9 ~ 11 月为秋季, 12 ~ 2 月为冬季 (Grueter *et al.*, 2008)。

2008 年 6 月至 2009 年 5 月, 我们在海拔 3 038 m 的研究营地, 对研究期间的气候数据进行了收集。使用 181 - F 最高最低温度计 (上海华辰医用仪表有限公司生产) 记录温度, 同时用雨量计 Ombrometer SM1 (上海气象仪器有限公司生产) 测量每天的降水量。研究阶段, 响古箐 (海拔 3 038 m 的营地) 猴群所在地的年降水量为 1 370.7 mm, 年平均气温为 9.8℃。全年当中, 降水量有明显的季节性变化, 夏季的降水量最多达到 641.3 mm, 冬季的总降水量最少只有 145.3 mm。最高月均温为 16.2℃ (7 月), 最低月均温 2.2℃ (1 月) (表 1)。采用全球定位系统 (GPS), 记录响古箐每天的昼长。响古箐猴群所在地的昼长月变

化大。其中, 白昼最长为 14 h 45 min, 最短为 11 h 16 min, 相差 3 h 29 min。月平均昼长最长为 14 h 42 min (6 月), 最短为 11 h 19 min (12 月), 相差 3 h 23 min (表 1)。

响古箐分布着目前为止发现的最大滇金丝猴自然种群 (ca. 480, 2008 年), 活动海拔位于 2 600 ~ 4 100 m 之间。响古箐滇金丝猴主要以松萝、竹笋以及一些双子叶植物的叶和果实为食 (黎大勇等, 2011)。从 1998 年以来, 保护区的巡护人员常年在山上跟踪猴群, 再加上当地居民在山上放牧、采药材经常遭遇猴群, 该猴群对人为活动基本习惯化, 因此我们能够顺利跟踪和近距离 (20 ~ 30 m) 观察猴群, 这为我们有效开展本研究提供了可靠保证。

1.2 数据收集

动物的活动时间分配, 就是动物用于某种活动时间的长短。本研究将滇金丝猴的活动类型分为取食、移动、休息和其他 4 种类型 (Xiang *et al.*, 2010)。其他类型是指除取食、移动和休息以外的其他各种活动。收集活动时间分配数据, 采用 15 min 的瞬时扫描取样法 (Xiang *et al.*, 2010; 黎大勇等, 2011)。扫描按照从左往右、从右往左或从上往下的顺序进行, 具体情况视观察条件而定。为了较为系统掌握该猴群的活动时间分配规律, 整个研究阶段 (2008 年 6 月至 2009 年 5 月), 每个月收集 10 d 从早到晚的完整数据。研究期间共观察取样 1 609 h, 扫描个体数为 260 546。

1.3 数据分析

猴群的活动时间分配, 以每次扫描中某种活动的个体数目除以本次扫描观察到的个体总数 (Clutton-Brock, 1977; Harrison, 1985; Agetsuma and Nakagawa, 1998)。首先把某个时段多个扫描得到的百分比平均, 然后再平均某月中得到的多个同一扫描时段的百分比, 得出一天不同时段的活动时间分配。用同样的方法计算出每个月、每个季节和全年的活动时间分配 (Defler, 1995)。温带灵长类动物的活动时间分配, 易受昼长变化的影响 (Hill, 1999; Xiang *et al.*, 2010)。因此, 我们使用了绝对时间分配, 即昼长乘以各种活动时间分配百分比 (Hill, 1999), 分析绝对时间分配与昼长变化、温度、降雨量等的关系。同时, 我们使用本课题组获取的食物组成数据 (黎大勇等, 2011), 分析各种活动时间分配与食物组成之间的关系。以此探讨滇金丝猴活动时间分配与周围环境的关系。

采用 SPSS12.0 软件进行统计分析。用于统计分析的数据,在进行参数检验之前,先检验其正态性。如果显著偏离正态分布采用非参数检验。Kruskal-Wallis 检验被用来分析滇金丝猴群取食、移动、休息和其他等 4 种活动时间分配总体上的差异程度。同时,不同月份之间的活动时间分配差异也使用 Kruskal-Wallis 检验。单因素方差分析 (One-way ANOVA test) 被用于分析 4 种不同类型活动时间分配在不同季节之间的差异。采用相关性分析 (Spearman rank correlation test) 来检验滇金丝猴的活动时间分配与昼长、温度、降雨量、食物

之间的联系。所有的检验都是双尾且用 $P \leq 0.05$ 作为拒绝 H_0 假设的基本标准。

2 结果

2.1 滇金丝猴的活动时间分配

响古箐滇金丝猴在日活动过程中,平均花费 38.8% 的时间用于取食;移动和休息的时间分别占 27.4% 和 20.9%;用于其他活动的时间为 12.9% (表 1)。统计分析发现,滇金丝猴 4 种类型活动时间之间存在明显差异 (Kruskal-Wallis test, $\chi^2 = 40.57$, $df = 3$, $P < 0.01$)。

表 1 研究期间响古箐滇金丝猴的活动时间分配、月平均气温、昼长和降雨量

Table 1 Time budgets of *Rhinopithecus bieti*, and monthly mean temperature, day length and rainfall at Xiangguqing between June 2008 and May 2009

月份 Month	取食 Feeding (%)	移动 Moving (%)	休息 Resting (%)	其他 Other (%)	平均温度 Mean temperature (°C)	昼长 Day length (hr)	降雨量 Rainfall (mm)
Jun. 2008	39.3	34.0	14.3	12.4	15.6	14.7	103.3
Jul. 2008	40.0	31.4	15.6	13.0	16.2	14.5	254.3
Aug. 2008	37.0	33.3	16.1	13.6	15.3	13.9	283.7
Sept. 2008	40.9	24.7	20.2	14.2	14.3	13.1	162.5
Oct. 2008	34.2	26.1	25.2	14.5	11.1	12.3	158.3
Nov. 2008	34.5	21.5	25.9	18.1	5.8	11.6	0
Dec. 2008	42.8	22.4	19.2	15.6	4.1	11.3	0
Jan. 2009	40.9	24.2	23.2	11.7	2.2	11.5	11.3
Feb. 2009	41.1	19.9	30.1	8.9	3.6	12.0	134.0
Mar. 2009	37.1	28.4	25.3	9.2	5.3	12.8	62.7
Apr. 2009	39.5	31.0	18.3	11.2	11.3	13.6	61.4
May 2009	38.6	32.1	17.4	11.9	13.3	14.3	139.2
Mean	38.8	27.4	20.9	12.9	9.8	13.0	114.2
SD	2.7	4.9	5.0	2.6	5.3	1.2	93.4

不同月份间,滇金丝猴活动时间分配各不相同。12 月,响古箐滇金丝猴取食的时间占 42.8%,为全年最高;10 月用于取食的时间最短,为 34.2%。6 月,它们用于移动的时间占各种活动的 34.0%,为全年最高;2 月份,用于移动的时间最少,仅有 19.9%。同样在 2 月,滇金丝猴用于休息的时间为全年最高,达到 30.1% (表 1)。不同月份滇金丝猴各种活动时间分配的统计分析发现它们之间有着极显著的差异 (Kruskal-Wallis test, 取食: $\chi^2 = 40.51$, $df = 11$, $P < 0.01$; 移动: $\chi^2 = 80.38$, $df = 11$, $P < 0.01$; 休息: $\chi^2 = 64.67$, $df = 11$, $P < 0.01$; 其他: $\chi^2 = 64.67$, $df = 11$, $P < 0.01$)。

2.2 滇金丝猴活动时间分配的季节性变化

不同季节间,滇金丝猴群的各种活动时间分配也不相同。不同季节滇金丝猴用于取食的时间,存在明显差异 (One-way ANOVA test, $F_{3,119} = 7.538$,

$P < 0.01$)。冬季,滇金丝猴花费 41.5% 的时间取食,与其他季节取食时间之间存在显著差异 (One-way ANOVA test, 春季: $F_{1,59} = 8.214$, $P < 0.01$; 夏季: $F_{1,59} = 5.571$, $P < 0.05$; 秋季: $F_{1,59} = 17.93$, $P < 0.01$)。分析发现,不同季节之间猴群移动时间存在极显著差异 (One-way ANOVA test, 春季: $F_{3,119} = 45.21$, $P < 0.01$)。夏季,滇金丝猴用于移动的时间最多,达到 32.8%,明显高于其他季节 (图 1) (One-way ANOVA test, 春季: $F_{1,59} = 7.585$, $P < 0.01$; 秋季: $F_{1,59} = 117.35$, $P < 0.01$; 冬季: $F_{1,59} = 65.04$, $P < 0.01$)。寒冷的冬季,滇金丝猴花费 24.4% 的时间休息,明显高于春季休息的时间 20.4%,与夏季的休息时间 (15.3%) 之间存在极显著的差异 (One-way ANOVA test, $F_{1,59} = 19.82$, $P < 0.01$) (图 1)。秋季,滇金丝猴用于其他活动的时间 (15.7%) 多于另外 3 个季节 (One-way ANOVA test, 春季: $F_{1,59} =$

97.20, $P < 0.01$; 夏季: $F_{1,59} = 34.07$, $P < 0.01$;
冬季: $F_{1,59} = 18.94$, $P < 0.01$ 。

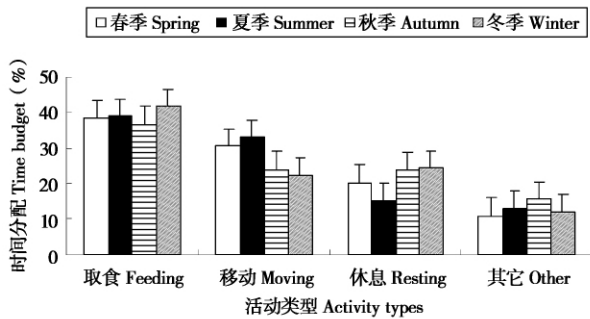


图1 响古箐滇金丝猴不同季节活动时间分配的比较

Fig.1 Seasonal changes of time budget of *R. bieti* at Xiangguqing between June 2008 and May 2009

2.3 绝对活动时间分配与昼长、温度和降雨量

根据记录的气象数据与滇金丝猴活动时间分配数据进行统计分析发现, 响古箐滇金丝猴绝对取食的时间与昼长的变化呈显著正相关 ($r = 0.826$, $P = 0.001$)。绝对移动时间与昼长的变化呈显著正相关 ($r = 0.962$, $P < 0.001$)。绝对取食时间与月平均温度之间呈显著正相关 ($r = 0.675$, $P = 0.016$)。绝对移动时间与月平均温度之间存在显著正相关 ($r = 0.831$, $P = 0.001$)。滇金丝猴的绝对休息时间与月平均温度呈负相关 ($r = -0.585$, $P = 0.046$)。总体上看, 用于其他类型活动的时间与月平均温度没有相关性 ($r = 0.573$, $P = 0.052$)。降雨量与猴群各种活动时间分配之间都未表现出明显的相关性 ($P > 0.05$) (表2)。

表2 滇金丝猴的绝对活动时间分配与月平均昼长、温度和降水量的相关性分析¹

Table 2 Spearman rank correlation between monthly variation in absolute time budget and day length, temperature and precipitation¹

活动类型 Activity	昼长 Day length		月平均温度 Mean monthly temperature		降雨量 Rainfall	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
取食 Feeding	0.826	0.001**	0.675	0.016*	0.462	0.129
移动 Moving	0.962	<0.001**	0.831	0.001**	0.568	0.054
休息 Resting	-0.525	0.079	-0.585	0.046*	-0.210	0.512
其他 Other	0.242	0.449	0.573	0.052	0.256	0.422

¹Spearman rank correlation analysis, $n = 12$, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

2.4 活动时间分配与食物

响古箐滇金丝猴的食物中松萝占 50.6%, 植物叶占 24.7%, 植物的果实占 10.5% (黎大勇等, 2011)。研究表明, 取食松萝比例与猴群移动时间之间呈负相关 ($r = -0.902$, $P = 0.003$), 而休息时间与取食松萝比例之间呈正相关 ($r = 0.860$, $P < 0.001$) (表3)。可见, 当猴群主要以低能量的松萝为食时, 它们为了节省能量增加了休息时间。响古箐滇金丝猴大量取食树叶时, 它们移动的时间随之增加 ($r = 0.832$, $P = 0.001$), 休息时间随之

减少 ($r = -0.741$, $P = 0.006$)。秋季, 滇金丝猴主要以果实为食, 进行其他类型活动的时间明显增加 ($r = 0.837$, $P = 0.001$)。夏季, 响古箐的滇金丝猴取食竹笋的比例达到 26.1% (黎大勇等, 2011)。统计分析表明, 取食竹笋比例与猴群移动时间之间存在极显著正相关 ($r = 0.780$, $P = 0.003$)。研究过程中我们发现, 夏季滇金丝猴为了获取更多的竹笋, 它们需要在不同的竹林斑块间不断迁移。

表3 滇金丝猴的活动时间分配与主要食物贡献率之间的相关性分析

Table 3 Spearman rank correlation coefficients between activity categories and dietary proportion

活动类型 Activity	松萝 Lichen		植物叶 Leaf		果实 Fruit		竹笋 Bamboo shoot	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
取食 Feeding	0.333	0.291	-0.196	0.541	-0.256	0.422	-0.078	0.809
移动 Moving	-0.902	<0.001**	0.832	0.001**	-0.137	0.672	0.780	0.003**
休息 Resting	0.860	<0.001**	-0.741	0.006**	0.011	0.974	-0.834	0.001**
其他 Other	-0.165	0.746	-0.175	0.587	0.837	0.001**	0.086	0.791

** Correlation is significant at $P < 0.01$, $n = 12$

3 讨论

3.1 滇金丝猴的活动时间分配策略

滇金丝猴是海拔分布最高的灵长类动物 (Long *et al.*, 1994)。特殊的生活环境和食性 (Kirkpatrick, 1998) 影响了它们的活动时间分配模式。研究表明, 响古箐滇金丝猴取食和移动为活动时间分配的主要部分, 休息的时间并没有像其他疣猴一样成为活动时间分配的主导 (Clutton-Brock, 1977; Stanford, 1991)。

考虑自身能量收支的平衡, 灵长类动物依据栖息地质量的季节性变化来调节它们的活动时间分配模式 (Doran, 1997; Rogers *et al.*, 2004)。Di Fiore 和 Rodman (2001) 报道, 由于食物的分布和数量变化, 厄瓜多尔的绒毛猴 (*Lagothrix lagotricha poeppigii*) 会因此调整它们的活动时间分配。同样, 响古箐滇金丝猴的活动时间分配, 根据环境条件的改变表现出了明显的季节性变化。松萝虽然是滇金丝猴的主要食物, 但是不同季节间由于食物质量的差异 (黎大勇等, 2011), 它们的取食时间存在显著差异。灵长类动物能够根据食物质量的时间变化来调整取食行为 (Grueter *et al.*, 2009)。例如, 从夏季到冬季, 戴帽叶猴 (*Presbytis pileatus*) 的休息时间从 26% 提高到 41%, 取食时间从 41% 调整到了 27% (Stanford, 1991)。秋季高能量的果实, 成为响古箐滇金丝猴的主要食物, 它们用较短的时间就满足了取食的需求。此时, 它们用于取食的时间为全年最短。同时, 由于猴群偏好的食物树种呈大的斑块状分布, 它们秋季往往要在一个地方停留好几天, 从而移动的时间就相对较少 (Grueter *et al.*, 2008)。夏季, 滇金丝猴取食竹笋的比例达到 26%, 由于竹笋更新的速度快, 以及竹林分布的不均一性, 猴群的移动时间明显高于其他季节。

当食物匮乏时, 灵长类会采取 3 种不同的调节措施: (1) 增加维持基本生存的活动时间, 即增加取食时间和移动时间; (2) 只是增加取食的时间; (3) 增加休息时间或减少高能量消耗活动的时间 (Schoener, 1971; Watanuki and Nakayama, 1993)。冬季, 响古箐滇金丝猴的高质量食物匮乏, 它们主要以松萝为食 (黎大勇等, 2011)。滇金丝猴用全年最多的时间取食低能量的松萝, 同时增加休息时间和减少移动时间, 来维持自身能量的收支平衡。可见, 滇金丝猴选择措施 2 和 3 来共同

应对高质量食物短缺的季节。狮尾狒狒在冬季低温时会增加取食时间 (Iwamoto and Dunbar, 1983); 冬季食物缺乏时, 日本猴会减少活动, 增加休息来进行能量收支调节 (Nakagawa, 1992); 黑叶猴 (*Trachypithecus francoisi*) 则采取增加取食时间和休息时间来应对食物匮乏的冬季 (Zhou *et al.*, 2007)。

3.2 活动时间分配与周围环境

对于昼行性动物来说, 昼长是制约活动时间分配的一个重要因素 (Dunbar, 1988)。这就要求动物必须在限定的时间内完成生存必须的各种活动。一些关于灵长类的研究已经关注到了昼长与动物行为之间的关系 (Hall, 1962; Hill, 1999; Xiang *et al.*, 2010)。Hill (1999) 报道, 昼长的变化对南非的大狒狒 (*Papio cynocephalus ursinus*) 活动时间分配的影响。在白天时间允许的条件下, 它们会用更多的时间去寻找和取食高质量的食物。同样, 日本猴也表现出了相同的结果 (Agetsuma and Nakagawa, 1998)。Xiang 等 (2010) 的研究表明, 北部的滇金丝猴取食和移动的时间与昼长不太相关。本研究表明, 昼长的变化对响古箐滇金丝猴移动时间具有明显的影响, 白天越长它们用于移动的时间也就越多。可见, 昼长也是影响滇金丝猴活动时间分配的一个重要因素。日本猴和大狒狒的休息时间与昼长呈正相关 (Agetsuma and Nakagawa, 1998; Hill, 1999)。这些都说明, 昼长是动物活动时间分配的一个有效制约因子 (Dunbar, 1992)。

环境温度对响古箐滇金丝猴的活动时间分配也产生了重要影响。滇金丝猴生活于冬季寒冷的高海拔地区 (Long *et al.*, 1994)。冬季, 响古箐猴群活动区域的气温能够降到 -9.3°C , 抵御严寒是滇金丝猴必须面对的一个问题。移动是严重消耗能量的过程 (Coelho *et al.*, 1976)。冬季滇金丝猴减少移动时间, 增加取食时间和休息时间将能量的消耗降到最低。温度高的季节食物相对丰富, 高质量的食物能够弥补移动消耗的能量; 寒冷的冬季高质量的食物缺乏, 移动带来的能量损失很难通过食物进行弥补, 可见减少移动, 同时增加休息是一种很好的权衡措施。

降水量没有对响古箐滇金丝猴的活动时间分配构成显著的影响。这可能因为不同取样日的数据综合起来分析时, 掩盖了可能存在的差异 (Clutton-Brock, 1977; Post, 1981)。研究过程中我们发现, 当下暴雨和大雪时, 滇金丝猴会选择休息, 来降低

其他活动带来的能量损失和安全风险(黎大勇, 个人观察)。

3.3 活动时间分配与食物

取食是任何动物生存需要考虑的第一要务, 因此食物资源的时间和空间分布状况, 是制约动物活动时间分配最重要的因素(Menon and Poirier, 1996; Hanya, 2004)。研究表明, 滇金丝猴的活动时间分配, 随着季节间食物的变化有很大的差异。响古箐滇金丝猴的食物构成在不同季节差异明显(黎大勇等, 2011)。秋季, 滇金丝猴取食植物果实达到食物比例的 28%。同树叶相比, 果实的淀粉含量高, 难于消化的纤维素含量低, 动物能够从中获得高能量(Raemaekers, 1978)。因此, 它们在秋季取食高质量的果实, 减少了取食时间, 增加了从事其他类型活动的时间, 高能量的食物能够满足它们从事其他活动的能量需求。日本猴在高能量的食物丰富时, 取食时间也明显减少(Hanya, 2004)。春季, 植物嫩叶生长的时间在高海拔地区的不同海拔带之间存在显著差异(Grueter *et al.*, 2009)。滇金丝猴为了取食嫩叶往往要奔波于不同的食物斑块和不同的海拔线(Li *et al.*, 2008), 用于移动的时间要明显增多。

松萝是滇金丝猴的主要食物, 由于季节间食物

资源可获得性差异, 取食松萝的比例在不同季节也存在明显差异(黎大勇等, 2011)。研究发现, 用于取食松萝的时间, 与猴群移动时间呈负相关。与果实相比, 松萝在该区域内是一种分布较为均匀且数量相对丰富的食物资源(Li *et al.*, 2008)。猴群不需要花费大量的时间移动来寻找这种食物资源。滇金丝猴取食果实的时间长短, 对其他活动的时间分配有着明显影响, 其他活动的时间分配与取食果实的时间呈明显正相关。Fan 等(2008)报道, 当植物果实成为黑长臂猿(*Nomascus concolor jingdongensis*)的主要食物资源时, 它们用于玩耍、鸣叫的时间增多。

3.4 不同种群滇金丝猴活动时间分配比较

滇金丝猴的整个分布区, 海拔从北往南呈现逐渐降低的趋势, 植被类型呈多样化递增, 同时气候条件也在发生相应的改变(Long *et al.*, 1994)。由于不同地区种群之间栖息地状况和环境条件的差异, 滇金丝猴的活动时间分配也不相同(表 4)。比较已经报道的结果发现, 从南往北, 猴群用于取食的活动时间分配在逐渐增加。取食的时间分配由南部的 30%, 增加到最北部的 49%(Long *et al.*, 1998; Ding and Zhao, 2004; Liu *et al.*, 2004; Xiang *et al.*, 2010)。

表 4 不同研究地点滇金丝猴活动时间分配的比较

Table 4 Comparison of yearly time budgets (%) for the five different *R. biet* populations

研究地点 Study site	取食 Feeding	移动 Moving	休息 Resting	其他 Other	种群地理分布 Geographic distribution	数据来源 Data source
小昌都 Xiaochangdu	49	20	18	13	北部 Northern part	Xiang <i>et al.</i> , 2010
吾牙普牙 Wuyapuya	39	10	35	16	北部 Northern part	Long <i>et al.</i> , 1998
响古箐 Xiangguqing	39	27	21	13	中部 Middle part	本研究 This study
塔城 Tacheng	35	15	33	17	中部 Middle part	Ding and Zhao, 2004
富合山 Fuheshan	30	15	41	16	南部 Southern part	Liu <i>et al.</i> , 2004

有几个方面的原因可以解释这一变化。首先, 不同种群栖息地的食物质量差异。研究表明, 北部的小昌都猴群取食的食物种类为 22 种, 而在南部富合山附近的龙马山猴群取食的植物种类达到 97 种, 可见由北向南, 猴群的食谱在不断扩大(黎大勇等, 2011)。北部猴群取食的松萝达到 82.1%(Xiang *et al.*, 2010), 而响古箐猴群取食的松萝仅为 50.6%(黎大勇等, 2011)。这些研究都表明, 南部猴群栖息地的食物质量明显高于北部。有研究表明, 灵长类动物在食物质量差的环境中取食时间长(Dunbar, 1992; Agetsuma and Nakagawa, 1998)。再则, 动物需要维持体温的能量需求不一

样。有报道指出, 动物维持体温的能量与环境温度有关(Dunbar, 1988)。小昌都猴群所在地的年平均温度为 4.7°C (3 800 m), 而响古箐猴群所在地平均温度 9.8°C (3 038 m), 富合山的平均温度为 12.1°C (3 110 m)(Liu *et al.*, 2004; Xiang *et al.*, 2010)。可见, 北部猴群生活的环境温度要低于南部, 因此它们需要摄取更多食物来维持体温。例如, 栖息在较冷环境中的野生狮尾狒狒(*T. gelada*)比在较温暖环境中的取食时间长(Iwamoto and Dunbar, 1983)。不同研究地之间, 滇金丝猴在移动的时间分配上并没有表现出与取食一样的变化趋势。研究发现, 响古箐滇金丝猴食物

组成在季节间有很大变化。由于食物多为斑块状分布,为了获取高质量的食物它们必须在各个食物斑块间来回穿梭,因此移动时间较多 (Grueter *et al.*, 2009)。小昌都种群虽然取食时间长,但是移动的时间并没有随之增加 (Xiang *et al.*, 2010)。这主要是因为松萝是一种分布广泛的食物资源,它们并不需要寻找特定的斑块取食,从而减少了不必要的能量消耗。

Ding 和 Zhao (2004) 报道,塔城区域滇金丝猴用于取食的时间为 35%,略低于本研究的结果 39%;同时,两者的研究结果在移动时间、休息时间和其他类型活动时间分配的数据也不尽相同。猴群数量的差异可能影响了它们的活动时间分配模式 (Isbell, 1991)。Ding 和 Zhao (2004) 研究的猴群约为 230 只,而本研究猴群数量达到了 480 只。猴群数量的巨大差异必然导致群内食物竞争等变化,从而影响它们的活动时间分配模式 (Isbell and Young, 1993)。由于猴群对人为活动的敏感,Ding 和 Zhao (2004) 只能进行远距离的取样,这可能低估了地面活动的个体数量;而本研究采用系统的长时间和较近距离的观察取样。因此,研究方法和观察条件的不同,可能也是导致研究结果差异的一个主要原因 (黎大勇等, 2011)。

综上所述,响古箐滇金丝猴的活动时间受食物资源状况和气候条件的季节性变化影响。当食物资源丰富时,它们采取积极的活动时间分配模式;在食物资源匮乏和低温环境下,它们选择节省能量的活动时间分配模式。

致谢: 野外工作中得到了白马雪山国家级自然保护区管理局的大力支持,以及余建华、余小华、余立忠、余忠华、余建军、余向清六位护林员的热心帮助,谨致诚挚谢意。

参考文献:

- Agetsuma N, Nakagawa N. 1998. Effects of habitat differences on feeding behaviors of Japanese monkeys: comparison between Yakushima and Kinkazan. *Primates*, **39**: 275–289.
- Chivers D J. 1974. The siamang in Malaya: a field study of a primate in a tropical rain forest. *Contributions to Primatology*, **4**: 1–335.
- Clutton-Brock T H. 1974. Activity patterns of red colobus (*Colobus badius tephrosceles*). *Folia Primatologica*, **21**: 161–187.
- Clutton-Brock T H. 1977. Some aspects of intraspecific variation in feeding and ranging behaviour in primates. In: Clutton-Brock T H ed. *Primate Ecology*. New York: Academic Press, 557–579.
- Clutton-Brock T H, Harvey P H. 1977. Primate ecology and social organization. *Journal of Zoology (London)*, **183**: 1–39.
- Coelho A M, Bramblett C A, Quick L B, Bramblett S S. 1976. Resource availability and population density in primates: a socioenergetic analysis of the energy budgets of Guatemalan howler and spider monkeys. *Primates*, **17**: 63–80.
- Defler T R. 1995. The time budget of a group of wild woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*). *International Journal of Primatology*, **16**: 107–120.
- Di Fiore A, Rodam S. 2001. Time allocation patterns of lowland woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha poeppigii*) in a neotropical terra firma forest. *International Journal of Primatology*, **22**: 449–480.
- Ding W, Zhao Q K. 2004. *Rhinopithecus bieti* at Tacheng, Yunnan: diet and daytime activities. *International Journal of Primatology*, **25**: 583–598.
- Doran D M. 1997. Influence of seasonality on activity patterns, feeding behavior, ranging and grouping patterns in Tai Chimpanzees. *International Journal of Primatology*, **18**: 183–206.
- Dunbar R I M, Dunbar E P. 1974. Ecology and population dynamics of *Colobus guereza* in Ethiopia. *Folia Primatologica*, **21**: 188–208.
- Dunbar R I M. 1988. *Primate Social Systems*. London: Chapman and Hall, 33–35.
- Dunbar R I M. 1992. Time: a hidden constraint on the behavioural ecology of baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **31**: 35–49.
- Fa J E. 1986. Use of time and resources by provisioned troops of monkeys: social behaviour, time and energy in the Barbary macaque (*Macaca sylvanus* L.) at Gibraltar. *Contributions to Primatology*, Vol. 23. Karger, Basel.
- Fan P F, Ni Q Y, Sun G Z, Huang B, Jiang X L. 2008. Seasonal variations in the activity budgets of *Nomascus concolor jingdongensis* at Mt. Wuliang, Central Yunnan, China: effects of diet and temperature. *International Journal of Primatology*, **29**: 1047–1057.
- Grueter C C, Li D Y, van Schaik C P, Ren B P, Long Y C, Wei F W. 2008. Ranging of snub-nosed monkeys *Rhinopithecus bieti* at the Samsage Forest, China. I. Characteristics of range use. *International Journal of Primatology*, **29**: 1121–1145.
- Grueter C C, Li D Y, Ren B P, Wei F W, van Schaik P C. 2009. Dietary profile of *Rhinopithecus bieti* and its socioecological implications. *International Journal of Primatology*, **30**: 601–624.
- Guo S T, Li B G, Watanabe K. 2007. Diet and activity budget of *Rhinopithecus roxellana* in the Qinling Mountains, China. *Primate*, **48**: 268–276.
- Halle S, Stenseth N C. 2000. *Activity Patterns in Small Mammals, An Ecological Approach*. New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Hall K R L. 1962. Numerical data, maintenance activities and locomotion of the wild chacma baboon, *Papio ursinus*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **139**: 181–220.
- Hanya G. 2004. Seasonal variations in the activity budget of Japanese macaques in the coniferous forest of Yakushima: effects of food and temperature. *American Journal of Primatology*, **63**: 165–177.
- Harrison M J S. 1985. Time budget of the green monkeys, *Cercopithecus*

- sabaeus*: some optimal strategies. *International Journal of Primatology*, **6**: 351–376.
- Hill R A. 1999. Ecological and demographic determinants of time budgets in baboons: implications for cross-population models of baboon sociobiology. PhD dissertation of University of Liverpool, UK.
- Hill R A. 2003. Day length seasonality and the thermal environment. In: Brockman D K, van Schaik C P eds. *Seasonality in Primates: Studies of Living and Extinct Human and Non-human Primates*. Cambridge: Cambridge University Press, 197–213.
- Huang C M, Wei F W, Li M, Li Y B, Sun R. 2003. Sleeping cave selection, activity pattern and time budget of white-headed langurs. *International Journal of Primatology*, **24**: 813–824.
- Isbell L A. 1991. Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioural Ecology*, **2**: 143–155.
- Isbell L A, Young T P. 1993. Social and ecological influences on activity budgets of vervet monkeys, and their implications for group living. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **32**: 377–385.
- Iwamoto T, Dunbar R. 1983. Thermoregulation, habitat quality and the behavioural ecology of gelada baboons. *Journal of Animal Ecology*, **52**: 357–366.
- Kirkpatrick R C, Long Y C, Zhong T, Xiao L. 1998. Social organization and range use in the Yunnan snub-nosed monkey *Rhinopithecus bieti*. *International Journal of Primatology*, **19**: 13–51.
- Li D Y, Grueter C C, Ren B P, Long Y C, Li M, Peng Z S, Wei F W. 2008. Ranging of *Rhinopithecus bieti* in the Samage Forest, China. II. Use of land cover types and altitudes. *International Journal of Primatology*, **29**: 1147–1173.
- Li D Y, Ren B P, Grueter C C, Li B G, Li M. 2010. Nocturnal sleeping habits of the Yunnan snub-nosed monkey in Xiangguqing, China. *American Journal of Primatology*, **72**: 1092–1099.
- Li D Y, Ren B P, He X M, Hu G, Li B G, Li M. 2011. Diet of *Rhinopithecus bieti* at Xiangguqing in Baimaxueshan National Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica*, **31** (4): 338–346. (in Chinese)
- Liu Z H, Ding W, Grueter C C. 2004. Seasonal variation in ranging patterns of Yunnan snub-nosed monkeys *Rhinopithecus bieti* at Mt. Fuhe, China. *Acta Zoologica Sinica*, **50**: 691–696.
- Long Y C, Kirkpatrick R C, Zhong T, Xiao L. 1994. Report on the distribution, population, and ecology of the Yunnan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus bieti*). *Primates*, **35**: 241–250.
- Long Y C, Kirkpatrick R C, Xiao L, Zhong T. 1998. Time budgets of the Yunnan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus bieti*). In: Jablonski N G ed. *The Natural History of the Doucs and Snub-nosed Monkeys*. Singapore: World Scientific Press, 279–289.
- Menon S, Poirier F. 1996. Lion-tailed macaques in disturbed forest fragment: activity patterns and time budget. *International Journal of Primatology*, **17**: 969–985.
- Nakagawa N. 1992. Distribution of affiliation behaviors among adult females within a group of wild patas monkeys in a nonmating, nonbirth season. *International Journal of Primatology*, **13**: 73–96.
- Post D G. 1981. Activity patterns of yellow baboons (*Papio cynocephalus*) in the Amboseli National Park, Kenya. *Animal Behaviour*, **29**: 357–374.
- Raemaekers J. 1978. Changes through the day in the food choice of wild gibbons. *Folia Primatologica*, **30**: 194–205.
- Rogers M, Abernethy K, Bermejo M, Cipolletta C, Doran D, McFarland K, Nishihara T, Remis M, Tutin C E G. 2004. Western gorilla diet: a synthesis from six sites. *American Journal of Primatology*, **64**: 173–192.
- Schoener T W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecological Systems*, **2**: 369–404.
- Stanford C B. 1991. *The Capped Langur in Bangladesh: Behavioral Ecology and Reproductive Tactics*. Basel: S. Karger AG. P. O. Box.
- Strier K B. 1987. Activity budget of woolly spider monkeys, or muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *American Journal of Primatology*, **13**: 385–395.
- Struhsaker T T, Leland L. 1979. Socioecology of five sympatric monkey species in kibale Forest, Uganda. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **26**: 435–443.
- Watanuki Y, Nakayama Y. 1993. Age difference in activity patterns of Japanese monkeys: effects of temperature, snow, and diet. *Primates*, **34**: 419–430.
- Xiang Z F, Huo S, Xiao W. 2010. Activity budget of *Rhinopithecus bieti* at Tibet: effects of day length, temperature and food availability. *Current Zoology*, **56**: 650–659.
- Zhou Q H, Wei F W, Huang C M, Li M, Ren B P, Luo B. 2007. Seasonal variation in the activity patterns and time budgets of *Trachypithecus francoisi* in the Nonggang Nature Reserve, China. *International Journal of Primatology*, **28**: 657–671.
- 黎大勇, 任宝平, 和鑫明, 胡刚, 李保国, 李明. 2011. 白马雪山自然保护区响古箐滇金丝猴的食性. *兽类学报*, **31** (4): 338–346.