

邦亮东黑冠长臂猿日食性与活动节律的季节性变化

马长勇¹ 费汉榄³ 黄涛⁴ 崔亮伟^{2*} 范朋飞^{3*}

(1 西南林业大学生命科学学院, 昆明 650224) (2 西南林业大学林学院, 昆明 650224)

(3 大理学院东喜马拉雅资源与环境研究所, 大理 671003) (4 广西底定自治区级自然保护区管理办公室, 靖西 533800)

摘要: 日食性变化和活动节律是动物行为的重要方面, 通过对日食性变化与活动节律的研究, 可以了解食物、温度和光照时间等环境因素的变化对动物行为的影响, 以及动物在行为上的应对策略。2009年1—12月, 在广西靖西县邦亮东部黑冠长臂猿自治区级自然保护区内, 采用瞬时扫描取样法对2群东黑冠长臂猿觅食行为和活动节律进行了研究。结果显示, 东黑冠长臂猿的活动和食性在旱季和雨季都具有明显的节律。鸣叫只发生在12:00之前, 但旱季的鸣叫时间偏晚。在日节律上, 东黑冠长臂猿在离开过夜树后和进入过夜树前各有一个取食高峰, 07:00喜欢取食果实和无花果, 16:00也选择更多的果实, 但无花果较少, 13:00—15:00取食更多的叶和芽。在10:00—12:00, 其用于休息和社会活动的时间增加。在雨季, 东黑冠长臂猿以果实和无花果为主要食物, 并且花大量时间觅食无脊椎动物; 但在旱季, 其食物以叶和芽为主。与之相适应, 东黑冠长臂猿在旱季通过减少移动增加休息来节约能量开支和应对低温, 同时它们增加取食的时间以获得等价的能量和营养。雨季时社会行为的比例明显高于旱季, 而且其高峰出现在08:00—10:00, 但旱季社会行为主要出现在11:00—14:00。在雨季东黑冠长臂猿没有出现休息高峰, 相反在旱季10:00左右出现一个明显的休息高峰。上述行为节律体现了东黑冠长臂猿对环境季节性变化的良好适应, 使其能够在寒冷并且退化的喀斯特森林中生存繁衍。

关键词: 东黑冠长臂猿; 日食性变化; 活动节律; 行为适应; 喀斯特森林

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2014)02-0105-10

Seasonal variation in diurnal diet and activity rhythm of cao vit gibbon (*Nomascus nasutus*) in Bangliang Nature Reserve, Guangxi, China

MA Changyong¹, FEI Hanlan³, HUANG Tao⁴, CUI Liangwei^{2*}, FAN Pengfei^{3*}

(1 College of Life Science, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

(2 College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

(3 Institute of Eastern-Himalaya Biodiversity Research, Dali University, Dali 671003, China)

(4 The Administration Bureau of Guangxi Diding Nature Reserve, Jingxi 533800, China)

Abstract: Diet and activity rhythms are important aspects of animal behavior. Studying these topics provides valuable insights into how variations of food, temperature and illumination time impact animal behavior and behavioral adaptations. To better understand how these variables affect the endangered cao vit gibbon, we collected behavioral and dietary data using instantaneous scan sampling at 5-min intervals on two groups in Bangliang Nature Reserve in Guangxi, China from January 2009 to December 2009. Both activity and diet showed an obvious rhythm in rainy and dry seasons. Gibbons sang only before 12:00 in both rainy and dry seasons, but later in dry season. There were two feeding peaks each day, one in the early morning after leaving sleeping trees and the other in the afternoon before entering sleeping trees. Gibbons fed primarily on fruit and figs in the early morning (07:00), and ate more fruit but less figs in the late afternoon (16:00). They consumed more leaves and buds between 13:00 and 15:00. Gibbons spent more time resting and exhibiting social behaviors

基金项目: 国家自然科学基金(30900169)资助项目; American Zoo and Aquarium Association(AZA)资助项目; Conservation Leadership Programme(CLP)资助项目; Fauna and Flora International(FFI)资助项目; International Foundation for Science(IFS)资助项目

作者简介: 马长勇(1986—), 男, 硕士研究生, 主要从事长臂猿行为生态学研究。

收稿日期: 2013-11-19; **修回日期:** 2014-01-02

* 通讯作者, Corresponding authors, E-mail: gcuilw@gmail.com; fanpf1981@gmail.com

between 10: 00 and 12: 00. Seasonality in diet corresponded with availability of preferred foods. In the warm rainy season when fruit and figs were most abundant, gibbons' diet consisted mainly of fruit and figs, as well as more invertebrates. In the cold dry season, their diet mainly comprised leaves and buds. In response to variations of temperature and lower fruit abundance in the dry season, the gibbons spent more time feeding, and decreased their time spent traveling, but increased their resting time, presumably as a mechanism to conserve energy and cope with lower temperatures. In the rainy season, gibbons spent more time exhibiting social behavior, which peaked between 08: 00 and 10: 00, whereas in the dry season social behavior was predominantly observed between 11: 00 and 14: 00. There was no obvious resting behavior peak in the rainy season, whereas resting behavior clearly peaked at 10: 00 in dry season. We suggest the contrasting behavior of gibbons between wet and dry seasons demonstrates the special adaptation this species has to persist in highly seasonal karst forests.

Key words: Activity rhythm; Behavioral adaptation; Cao vit gibbon; Diurnal variation in diet; Karst forest

动物能够在行为和生理上进行调节以适应周围生物环境和非生物环境的变化。一天之内或者不同季节的光周期和其它气候因素，如周围环境的温度、降雨和湿度的变化使得食物资源的分布、可获得性以及其它生物因素出现了季节性的变化 (Halle, 2000; Halle and Stenseth, 2000; Erkert, 2003)。这种季节性的周期变化使得动物在行为和生理上出现了不同的节律 (Vasey, 2005)。昼行性的灵长类必须优化它们的时间分配，不仅要把有限的时间合理安排用来寻找、处理和消化食物，并且还要保证有足够的时间来进行社会交往，从而维持群体的社会关系等 (Dunbar et al., 2009)。活动节律的合理性对动物的生存和繁衍极为重要，研究动物的活动节律，可以了解周围环境的变化对动物行为的影响，以及动物的行为适应策略。

灵长类动物活动节律受多种因素的影响，包括温度 (Huang et al., 2003; Hill et al., 2004)、昼间长度 (Erkert and Kappeler, 2004) 和食物资源的丰富度、质量、分布与季节性变化等 (Richard, 1978; Post, 1981; Dunbar and Dunbar, 1988; Chapman, 1990; Di Fiore and Rodman, 2001)。维氏冕狐猴 (*Propithecus verreauxi*) 的活动时间与昼长正相关，为双峰型，在上午和下午分别出现一个活动高峰期，中午为低谷期；而且在寒冷、干燥和食物匮乏的冬季通过减少活动时间来降低能量开支，这是行为上灵活适应的表现 (Erkert and Kappeler, 2004)。白头叶猴 (*Trachypithecus leucocephalus*) 上下午分别有一个取食高峰，中午则出现休息高峰，这是为了躲避中午高温所采取的行为策略 (Huang et al., 2003)。西黑冠长臂猿 (*Nomascus concolor jingdongensis*) 休息高峰期出现在中午，一

天中呈现两个小取食高峰，但不如白头叶猴明显 (Fan et al., 2008)。在食物缺乏的季节，绒毛猴 (*Lagothrix lagotricha*) 通过增加休息来保存能量 (Di Fiore and Rodman, 2001)。通常，在寒冷、食物缺乏的季节，果食性灵长类 (*Cebus albifrons*, Terborgh, 1983; *Eulemur fulvus rufus* 和 *E. rubriventer*, Overdorff, 1996; *Pan troglodytes verus*, Doran, 1997) 会增加取食时间，但减少了移动时间。

为了满足不同时间段的能量需求，灵长类动物的食性也可能出现明显的日变化。僧帽猴 (*Cebus olivaceus*) 不仅觅食时间存在明显的日变化，其觅食的食物类别也有明显变化；僧帽猴清晨取食更多的果实，下午却取食更多的无脊椎动物 (Robinson, 1984)。白掌长臂猿 (*Hylobates lar*) 和合趾猿 (*Sympalangus syndactylus*) 清晨和傍晚倾向于取食果实和无花果 (Raemaekers, 1978)。西白眉长臂猿 (*Hoolock hoolock*, Ahsan, 2001)、敏长臂猿 (*H. agilis*, Gittins, 1982)、克氏长臂猿 (*H. klossii*, Whitten, 1982) 和西黑冠长臂猿 (*Nomascus concolor*, Fan et al., 2009) 也有类似的现象。Raemaekers (1978) 和 Gittins (1982) 认为当长臂猿度过了漫长的黑夜后，血糖较低，在清晨进食果实有利于快速恢复血糖，而在傍晚进食果实则是为度过黑夜储存能量。

东黑冠长臂猿 (*N. nasutus*) 历史上曾广泛分布于红河以东的我国南部和越南北部，由于偷猎、栖息地退化和丧失等因素，其数量不断减少，在 20 世纪 50 年代和 60 年代相继被认为在我国和越南灭绝 (Tan, 1985; Geissmann et al., 2000; Geissmann et al., 2003)。然而，一个残存的小种群于

2002 年在越南北部被重新发现 (La et al., 2002); 随后在 2006 年, 调查人员在广西靖西县与越南交界的邦亮林区也重新发现东黑冠长臂猿的存在 (Chan et al., 2008)。调查表明, 该区域东黑冠长臂猿的种群数量约为 18 群 110 只, 其中在中国境内有 4 群, 约 20 只 (Le et al., 2008; Fan et al., 2010)。由于数量稀少, 东黑冠长臂猿被 IUCN 红色名录列为全球极度濒危物种 (IUCN, 2013), 同时也是全球 25 种最濒危的灵长类之一 (Long and Nadler, 2009)。东黑冠长臂猿生活在喀斯特森林中, 对于长臂猿来说这是一种特殊的栖息地 (Fan et al., 2013)。在过去的 50 多年里, 由于人为破坏, 邦亮长臂猿的栖息地已经严重退化 (Fan et al., 2011)。

由于重新发现的时间仅有十余年, 对东黑冠长臂猿的研究甚少, 本文首次分析了东黑冠长臂猿日食性和日活动节律的季节性变化, 初步探讨温度和食物资源的丰富度对其活动节律的影响。本研究将帮助我们进一步了解东黑冠长臂猿对寒冷地区退化的喀斯特森林的行为适应机制。

1 研究方法

1.1 研究地概况

本研究地点位于广西靖西县与越南 Trung Khanh 县交界的邦亮自治区级自然保护区 (北纬 22°55', 东经 106°29' – 106°30')。保护区内主要为喀斯特石灰岩地貌, 海拔 486 – 926 m (Fan et al., 2010)。主要植被类型为热带季雨林。由于在长臂猿被发现之前该林区没有得到有效保护, 当地人一直在里面进行砍柴、伐木、烧炭和农耕等活动, 栖息地已经严重退化, 中国境内的原始林已经丧失殆尽, 栖息地主要以次生林为主 (Fan et al., 2011)。除东黑冠长臂猿之外, 保护区内还分布有猕猴 (*Macaca mulatta*)、熊猴 (*Macaca assamensis*) 和短尾猴 (*Macaca arctoides*) 等灵长类。大型猛禽如蛇雕 (*Spilornis cheela*), 以及可能存在的云豹 (*Neofelis nebulosa*) 和金猫 (*Catopuma temminckii*) 等可能是长臂猿的捕食者 (Fei et al., 2012)。

研究地点旱雨季分明, 2009 年降雨量 1 363 mm, 其中 82.9% 的降雨发生在雨季 (5 – 10 月), 17.1% 降雨在旱季 (1 – 4 月, 11 – 12 月)。

雨季温暖潮湿, 月平均气温都在 20°C 以上, 果实丰富, 并且果实产量在 9 月达到顶点; 旱季阴冷干燥, 月平均气温在 20°C 以下 (2009 年 4 月例外, 月均温 20.2°C), 果实缺乏 (Fan et al., 2012)。

1.2 研究对象

2007 年 9 月, 邦亮保护区有 4 群东黑冠长臂猿 (G1、G2、G3 和 G4) 活动, 只有 G1 完全在中国境内, 其它 3 群都跨边境活动。2008 年 5 月, 越南政府在 G2 的活动范围内修建界碑, G2 的部分活动范围因此转移到了 G3 的活动范围内, 而 G3 则被完全挤出了中国境内 (Fan et al., 2010)。由于 G2 的活动范围只有很小一部分处于中国境内, 本研究以 G1 和 G4 作为研究对象。

东黑冠长臂猿以小群体的方式生活在一起, 具有领域性, 群体间的活动范围有小部分重叠。每个群体由 1 只成年雄性、2 只成年雌性以及它们的后代组成, 群体大小 4 – 9 只。2009 年 1 月, G1 和 G4 的群体大小分别为 6 只和 9 只, 2009 年 11 月, G4 有 1 只幼猿死亡, 群体大小变为 8 只 (Fan et al., 2010)。

1.3 数据收集

由于本研究地点为喀斯特地貌, 随处都是悬崖和陡峭的山坡, 而且地表常覆盖着锋利的石头, 无法对研究对象进行尾随跟踪, 因此采用定点观察的方法。在 G1 和 G4 的活动范围内, 选取若干个视野开阔的地方作为观察点, 研究人员在观察点使用双筒望远镜 (Steiner safari 8 × 30 或 Olympus 10 × 42 EXWP I) 和单筒望远镜 (Leica Televid77) 对目标群体进行观察, 观察距离为 50 – 500 m, 多数为 100 – 300 m (Fan et al., 2012)。根据前一天的过夜树、清晨的鸣叫、长臂猿移动时树枝晃动的声音等信息寻找目标群体。一旦发现目标群体, 尽量对其进行全天观察 (直至进入过夜树), 但有时由于目标群体跨越国界, 或者下雨、起雾等天气因素导致无法观察。为了保持数据的连贯, 观察 1 个群体至少有 2 组人员, 在群体即将离开其中一组人员的视野时, 另一组人员赶到另外的观察点接着观察, 观察人员之间使用对讲机保持联系。

发现目标群体后, 采用间隔 5 min 瞬时扫描法 (Altmann, 1974) 取样, 对所见的每一个个体进行 5 s 的观察并记录其主要行为, 总扫描时间持续 1 – 2 min (Fan et al., 2012)。行为类型分为: 休息

(个体处于不活动的坐、躺和吊等姿势, 包括自我理毛)、取食(个体摘取、咀嚼和吞咽食物)、移动(个体位置的移动, 包括双足行走、荡、跳、搭桥和爬等)、鸣叫(成年雄性或亚成年雄性的独唱或成年雄性和雌性配合的二重唱)和其它社会行为(包含相互理毛、玩耍、冲突和交配等)(Fan et al., 2012)。当观察到个体取食时, 记录食物的种类和食物类型, 食物类型分为: 叶(Leaves)、芽(Buds)、果实(Fruit)、无花果(Figs)、无脊椎动物(Invertebrates)和其他(Other)(包括花和藤子尖等)6个类型(Fan et al., 2012)。

2009年1—12月, 对G1观察了110 d, 783 h, 进行6 909次扫描, 共有14 364个行为记录; 对G4观察了94 d, 596 h, 进行5 205次扫描, 共有14 293次记录。观察期间分别记录到G1和G4群3 381个和3 418个取食(Feeding)数据, 其中能确定食物类型的分别为3 317个和3 360个。

1.4 数据分析

本研究的分析不包括未独立个体的行为。将所有数据合并分析东黑冠长臂猿全年的活动节律和日食性变化。此外, 为了探讨温度和食物丰富度对东

黑冠长臂猿的影响, 我们对比分析了旱季(1—4月, 11—12月)和雨季(5—10月)活动节律和日食性的差异。由于06:00, 17:00和18:00 3个时间段的数据量较少, 所以分析时将06:00与07:00, 18:00和17:00与16:00时间段的数据合并。分析时分别计算出G1和G4在一天中各个时间段各种活动类型和食物类型所占的比例, 然后取2群的平均值, 得出每个时间段各种行为类型和食物类型比例的平均值。用Kruskal-Wallis Test检验一天中不同时段各种活动类型的差异性, 列联表的 χ^2 检验一天中不同时间段各种食物类型构成比例的差异性。所有数据在SPSS 20.0 和 Microsoft Office Excel 2003上分析和处理。

2 结果

2.1 日活动节律

东黑冠长臂猿在一天中不同时间段各种活动的时间分配有差异(Kruskal-Wallis Test: G1, $\chi^2 = 167.838$, $P < 0.001$; G4, $\chi^2 = 31.165$, $P < 0.001$)。鸣叫高峰在07:00, 随后减弱, 可延续到12:00(图1)。东黑冠长臂猿早晚取食和移动时间多, 中午休息和社会行为多(图1)。

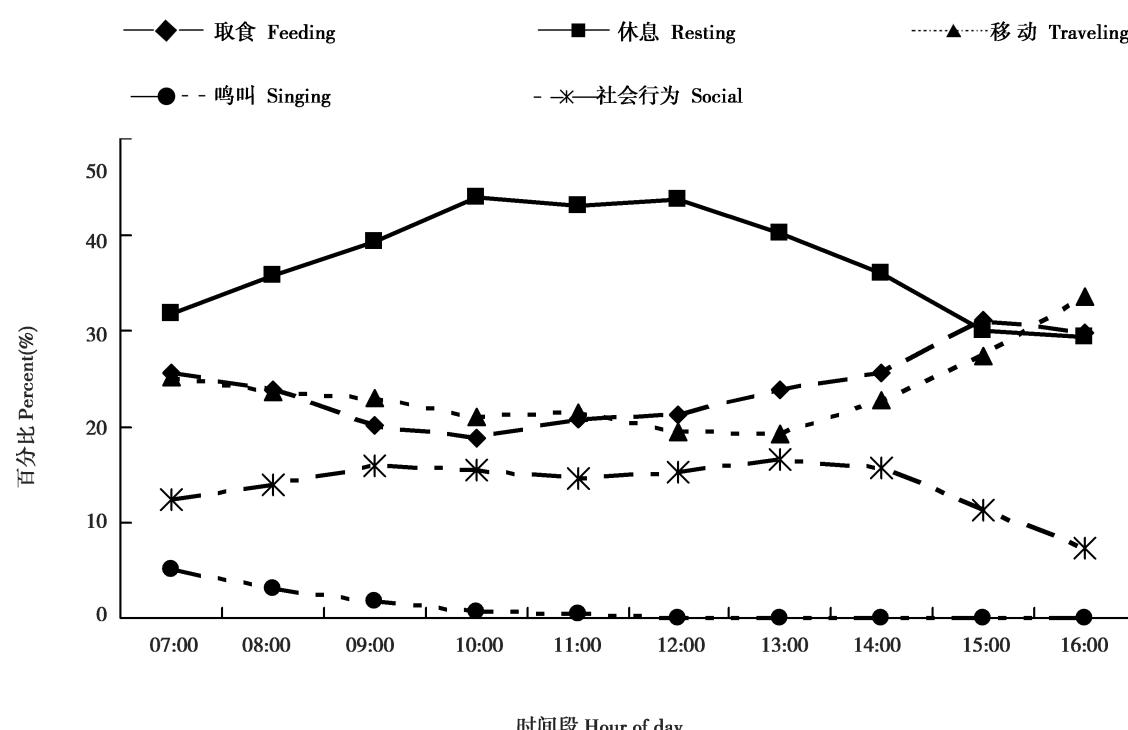


图1 邦亮东黑冠长臂猿日活动节律

Fig. 1 Diurnal activity rhythms of cao vit gibbon in Bangliang Nature Reserve

2.2 旱雨季日活动节律

东黑冠长臂猿旱季和雨季的日活动节律均有差异 (Kruskal-Wallis Test: 雨季, G₁, $\chi^2 = 80.684$, $P < 0.001$; G₄, $\chi^2 = 70.559$, $P < 0.001$; 旱季, G₁, $\chi^2 = 120.017$, $P < 0.001$; G₄, $\chi^2 = 57.961$, $P < 0.001$)。雨季和旱季的鸣叫均发生在 12:00 前, 雨季鸣叫集中于 07:00 左右, 旱季在 07:00 –

08: 00 (图 2)。雨季的社会行为多于旱季, 雨季的高峰期为 08: 00 – 10: 00, 旱季主要出现在 11: 00 – 14: 00。东黑冠长臂猿雨季没有出现休息高峰, 旱季的休息高峰期在 10: 00 左右 (图 2)。雨季和旱季均在离开和进入过夜树前出现觅食小高峰, 且旱季高于雨季; 进入过夜地前均出现移动高峰, 且雨季移动时间长于旱季 (图 2)。

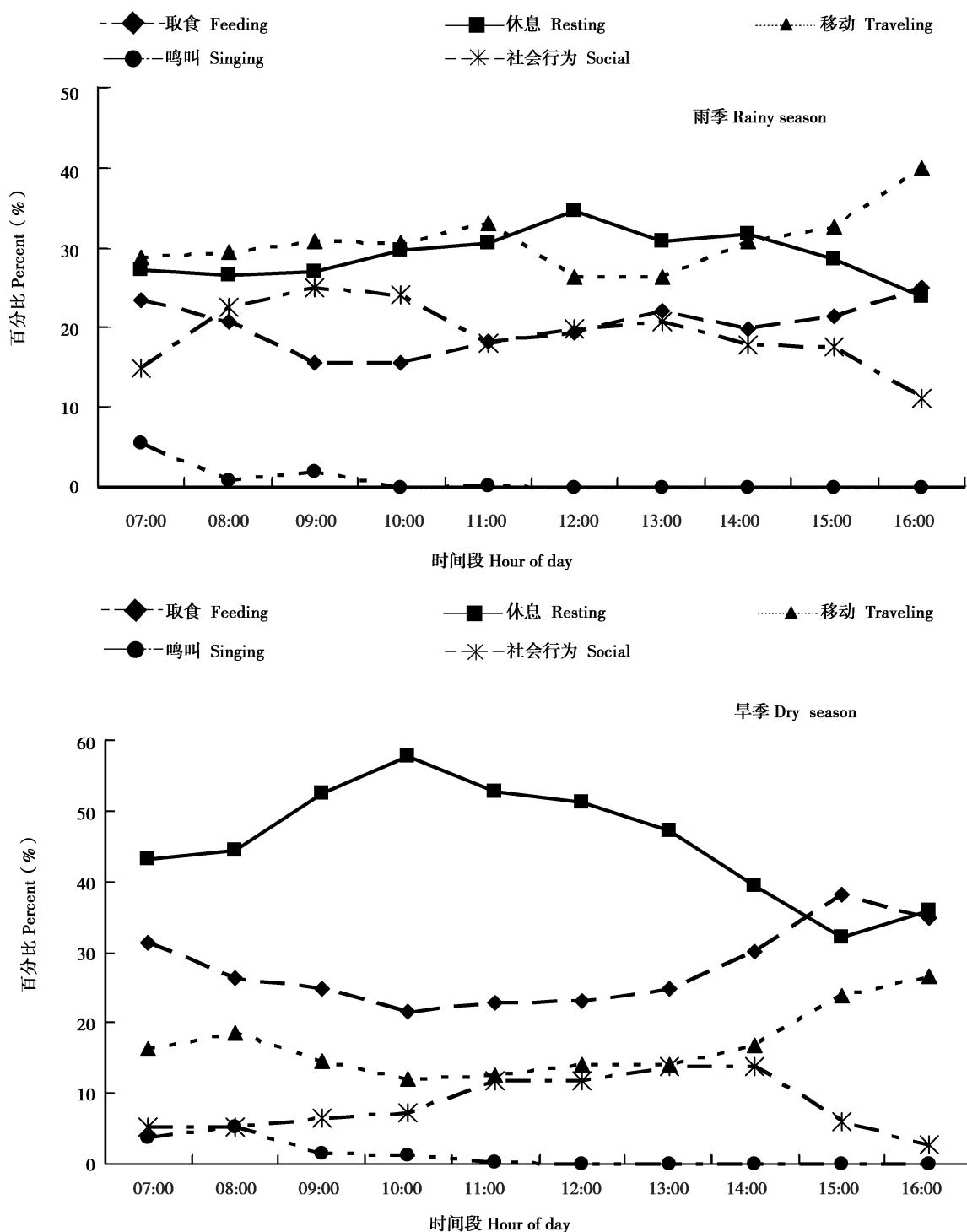


图 2 邦亮东黑冠长臂猿雨季和旱季的日活动节律

Fig. 2 Diurnal activity rhythm of cao vit gibbon in Bangliang Nature Reserve in rainy and dry seasons

2.3 食性日变化

东黑冠长臂猿一天不同时段取食的食物类型有差异 ($G_1: \chi^2 = 435.062, P < 0.001$; $G_4: \chi^2 = 530.441, P < 0.001$)。清晨、中午和傍晚过夜前喜欢取食果实(图3)。上午(07:00 – 10:00)取食无花果比例较高, 随后逐渐降低; 取食树叶逐渐增

加, 15: 00 达到高峰; 07: 00 取食少量的芽, 间隔 1 – 2 h 会增加取食时间, 过夜前达到高峰; 取食无脊椎动物和花等其它食物各个时间段都较低(图3)。总体上, 东黑冠长臂猿清晨和上午喜欢取食果实和无花果, 下午和傍晚则选择更多的叶和芽(图3)。

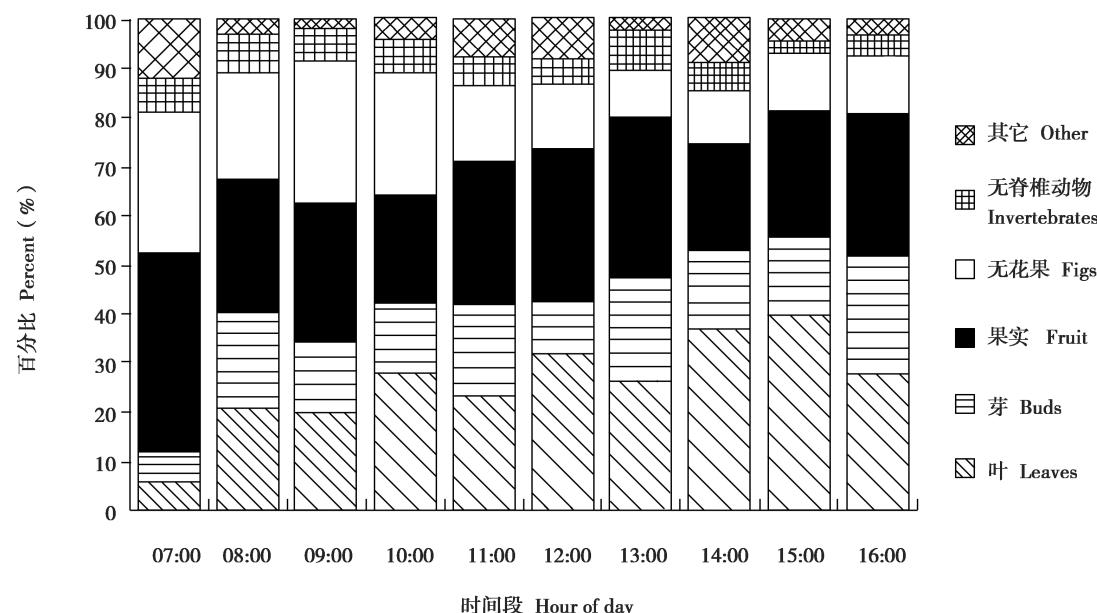


图3 邦亮东黑冠长臂猿日食性变化

Fig. 3 Diurnal variation in cao vit gibbon's diet in Bangliang Nature Reserve

2.4 不同季节目食性变化

东黑冠长臂猿旱季和雨季每天不同时期食性不同 (雨季, $G_1: \chi^2 = 197.151, P < 0.001$; $G_4: \chi^2 = 95.815, P < 0.001$; 旱季, $G_1: \chi^2 = 315.230, P < 0.001$; $G_4: \chi^2 = 593.062, P < 0.001$)。雨季, 东黑冠长臂猿主食果实, 其次为无花果; 清晨、正午和傍晚采食果实的比例较高; 而且上午采食无花果多于下午。雨季, 东黑冠长臂猿不同时段都取食一定量的无脊椎动物, 在08: 00 – 09: 00 和 13: 00 – 14: 00 取食的无脊椎动物更多一些(图4)。旱季, 东黑冠长臂猿食物以叶和芽为主, 果实所占比例很小, 但仍在早上离开过夜树后偏好无花果; 下午取食更多的叶类食物, 在过夜前喜欢吃更多的芽。在旱季动物性食物占的比例极少(图4)。

3 讨论

本文首次对极度濒危的东黑冠长臂猿的行为节

律进行了研究, 发现其行为具有明显的日节律。研究表明东黑冠长臂猿的鸣叫主要发生在早上(费汉榄等, 2010), 鸣叫结束后, 移动和取食出现一次小高峰。中午时, 东黑冠长臂猿用于休息和社会行为的时间增加。下午进入过夜树前出现另一次移动和觅食高峰。这与其它长臂猿和多种灵长类的节律相似 (Clutton-Brock, 1977; Gittins, 1982; Stanford, 1991; Fan et al., 2008), 只是取食没有出现像白头叶猴 (Huang et al., 2003) 和黑叶猴 (*Trachypithecus francoisi*, Zhou et al., 2007) 那么明显的高峰, 因为叶食性灵长类需要花更多的时间来消化富含纤维素的叶 (Stanford, 1991)。东黑冠长臂猿的移动在一天中最后一个时间段占的比例最高, 这与白掌长臂猿相似 (Bartlett, 1999), 也与 Fei 等 (2012) 对其过夜行为研究的结果相符合。傍晚, 东黑冠长臂猿迅速进入过夜树, 这是它们为了降低被捕食者发现的风险所采取的策略 (Fei et al., 2012)。

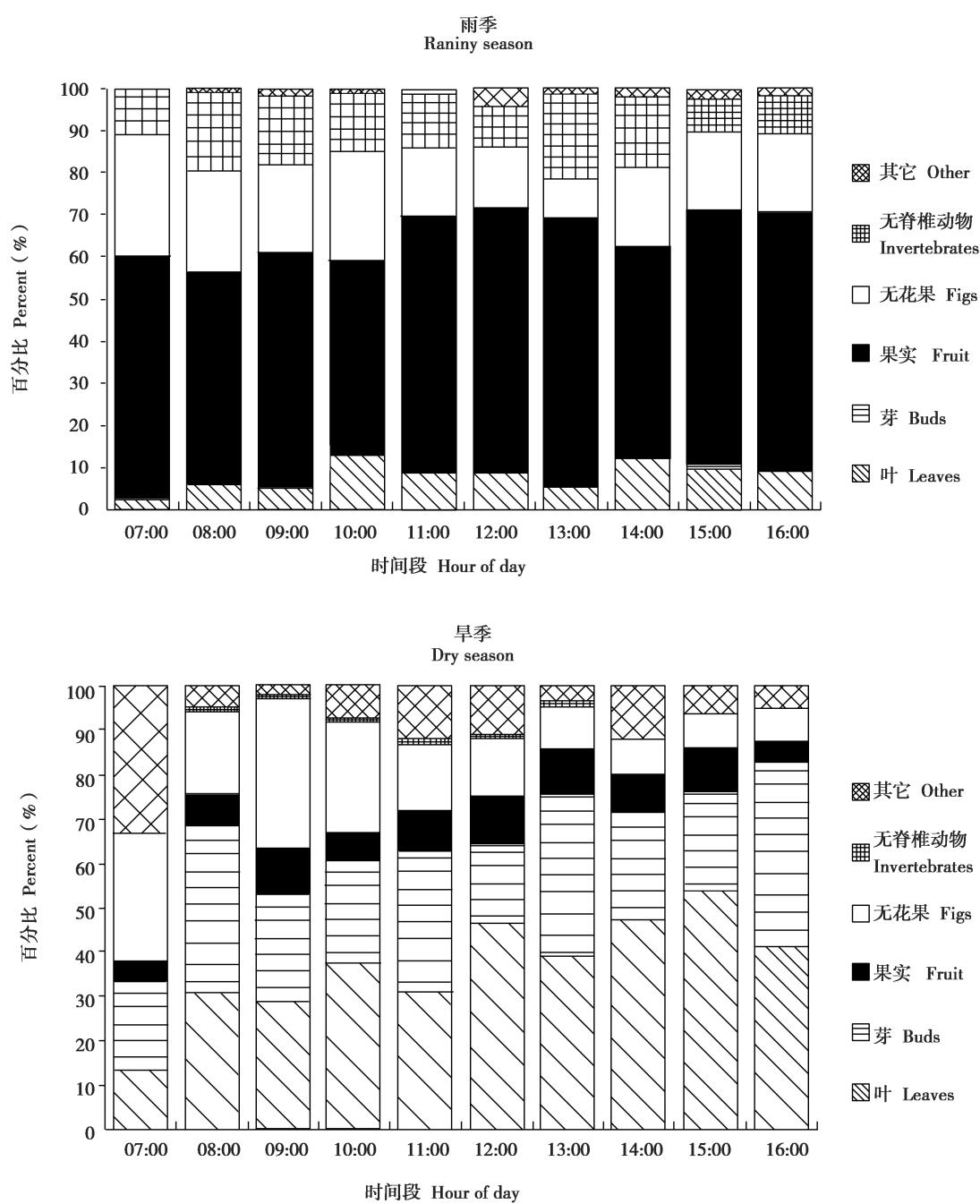


图 4 邦亮东黑长臂猿雨和旱季的性日变化

Fig. 4 Diurnal variation in cao vit gibbon's diet in rainy and dry seasons in Bangliang Nature Reserve

东黑冠长臂猿的食性也具有日节律性。与其它长臂猿类似 (Chivers, 1975; Raemaekers, 1978; Gittins, 1982; Whitten, 1982; Ahsan, 2001; Fan et al., 2009)，东黑冠长臂猿也在清晨喜欢取食更多的果实和无花果，傍晚也选择更多的果实，但无花果被利用得较少。Raemaekers (1978) 认为长臂猿度过长夜之后，清晨急需补充血糖，自由糖含量较高的果实能更容易被吸收而快速补充能量。通常情况下，无花果食物资源斑块比较大，长臂猿能够

减少觅食的能量开支而有更多的能量摄入。在傍晚选择取食更多的果实则是储存能量为过夜做准备 (Fan et al., 2009)。

东黑冠长臂猿的日活动节律在旱季和雨季也体现出了明显的差异。在温度较高而且果实丰富的雨季 (Fan et al., 2012)，东黑冠长臂猿一天中所有时间段的食性都是以果实和无花果为主，叶占的比例很小。在雨季的活动节律中没有呈现休息高峰，更多的时间用于移动和社会行为。与旱季相比，移

动在雨季各个时间段都维持在相对较高的水平。一个可能的原因是，相对于树叶而言，果实资源稀疏，在森林中呈斑块状分布（Richard, 1985；马长勇和范朋飞，未发表数据）。雨季，东黑冠长臂猿为了取食更多的果实，需要不断从一个食物斑块移动到另一食物斑块，从而增加了移动的时间。另一个可能的原因是，在雨季东黑冠长臂猿取食动物性食物的比例较旱季高出很多，它们经常在树冠中缓慢的移动来寻找和抓捕昆虫等无脊椎动物。由于食物丰富，东黑冠长臂猿在雨季用于社会行为的时间很多，并且在上午出现一个高峰。

在旱季，当果实缺乏时，叶和芽成为东黑冠长臂猿的主要食物（Fan et al., 2012；本研究）。虽然果实缺乏，但是东黑冠长臂猿在旱季的早晨仍然喜欢取食无花果，到了下午无花果的取食比例逐渐减少，其食物以叶和芽为主。由于旱季果实缺乏并且温度也相对较低，东黑冠长臂猿用于休息的时间明显增加。在 09:00 – 11:00 出现休息高峰，它们通过长时间的休息来节省能量开支，并且此时阳光明媚，东黑冠长臂猿经常拥抱在一起晒太阳（个人观察）。11:00 以后，随着气温逐渐升高，东黑冠长臂猿的社会行为开始增多。东黑冠长臂猿在低温季节通过拥抱取暖和增加休息来节约能量的策略与西黑冠长臂猿（Fan et al., 2008）、维氏冕狐猴（Erkert and Kappeler, 2004）和绒毛猴（Di Fiore and Rodman, 2001）等相似。相对于雨季，旱季各个时间段的取食比例较高，而移动的比例较低。因为叶是一种相对丰富且均匀分布的食物资源（Fan et al., 2008，个人观察），东黑冠长臂猿不需要四处寻找也能获得足够的食物。但它们需要增加咀嚼食物时间（Raemaekers, 1978）来维持能量摄入（Dunbar, 1988）。Dunbar (1988) 认为果食性灵长类在食物缺乏的季节增加取食时间是为了从低质量食物中获得等价的营养物质。并且，类似的现象在其它果食性的灵长类 (*Cebus albifrons*, Terborgh, 1983; *E. fulvus rufus* 和 *E. rubriventer*, Overdorff, 1996; *Pan troglodytes verus*, Doran; 1997) 也有报道。

总体而言，东黑冠长臂猿的行为体现出明显的节律性，而且其行为节律具有明显的季节性差异，这种差异可能是由于果实的丰富度和温度的差异造成。这种行为节律体现出了对环境季节性变化的良

好适应，使其能够在北纬 23° 且退化的喀斯特森林中生存繁衍。

致谢：感谢广西邦亮自治区级自然保护区管理处谭武靖主任对本研究工作的支持，特别感谢野外工作向导黄天助先生所提供的后勤服务，还有保护区的工作人员杨梢、零育聪、姚忠明、韦高、陈国育、周京培、黄启乐和梁耀节都为野外工作的开展提供了帮助，在这里一并表示最真挚的感谢！

参考文献：

- Altmann J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, **49**: 227–267.
- Ashan M F. 2001. Socio-ecology of the hoolock gibbon (*Hylobates hoolock*) in two forests of Bangladesh. In *The Apes: Challenges for the 21st Century. Conference Proceedings*, Brookfield Zoo, Chicago, 286–299.
- Bartlett T Q. 1999. Feeding and ranging behavior of the white-handed gibbon (*Hylobates lar*) in Khao Yai National Park, Thailand. Unpublished Ph. D Dissertation, Department of Anthropology, Washington University.
- Chan B P L, Tan X F, Tan W J. 2008. Rediscovery of the critically endangered eastern black-crested gibbon *Nomascus nasutus* (Hylobatidae) in China, with preliminary notes on population size, ecology and conservation status. *Asian Primates Journal*, **1**: 17–25.
- Chapman C A. 1990. Ecological constraints on group size in three species of neotropical primates. *Folia Primatologica*, **55**: 1–9.
- Chivers D J. 1974. The Siamang in Malaya: a field study of a primate in tropical rain forest. *Contributions to Primatology*, **4**: 1–335.
- Chivers D J. 1975. Daily patterns of ranging and feeding in siamang. In: Kondo S, Kawai M, Ehara A eds. *Contemporary Primatology, Proceedings of the 5th International Congress of Primatology*. Karger Basel, 362–372.
- Clutton-Brock T H. 1977. Appendix 1: methodology and measurement. In: Clutton-Brock T H ed. *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys, and Apes*. London: Academic Press, 585–590.
- Di Fiore A, Rodman P S. 2001. Time allocation patterns of lowland woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha poeppigii*) in a neotropical terra firma forest. *Int J Primatol*, **22**: 449–480.
- Doran D. 1997. Influence of seasonality on activity patterns, feeding behavior, ranging and grouping patterns in TaL chimpanzees. *Int J Primatol*, **18**: 183–206.
- Dunbar R I M, Dunbar P. 1988. Maternal time budget of gelada baboons. *Anim Behav*, **36**: 970–980.
- Dunbar R I M, Korstjens A H, Lehmann J. 2009. Time as an ecological constraint. *Biological Reviews*, **84**: 413–429.
- Erkert H G, Kappeler P M. 2004. Arrived in the light: diel and seasonal

- activity patterns in wild Verreaux's sifakas (*Propithecus v. verreauxi*; Primates: Indriidae). *Behav Ecol Sociobiol*, **57**: 174–186.
- Erkert H G. 2003. Chronobiological aspects of primate research. In: Setchell J M, Curtis D J eds. Field and Laboratory Methods in Primatology. Cambridge UK: Cambridge, 252–270.
- Fan P F, Ni Q Y, Sun G Z, Huang B, Jiang X L. 2008. Seasonal variations in the activity budget of *Nomascus concolor jingdongensis* at Mt. Wuliang, Central Yunnan, China: effects of diet and temperature. *Int J Primatol*, **29**: 1047–1057.
- Fan P F, Ni Q Y, Sun G Z, Huang B, Jiang X L. 2009. Gibbons under seasonal stress: the diet of the black crested gibbons (*Nomascus concolor*) on Mt. Wuliang, Central Yunnan. *Primates*, **50** (1): 37–44.
- Fan P F, Fei H L, Xiang Z F, Zhang W, Ma C Y, Huang T. 2010. Social structure and group dynamics of the cao vit gibbon (*Nomascus nasutus*) in Bangliang, Jingxi, China. *Folia Primatologica*, **81**: 245–253.
- Fan P F, Fei H L, Scott M B, Zhang W, Ma C Y. 2011. Habitat and food choice of the critically endangered cao vit gibbon (*Nomascus nasutus*) in China: implications for conservation. *Biological Conservation*, **144**: 2247–2254.
- Fan P F. 2007. The ecology and behavior of black crested gibbon (*Nomascus concolor jingdongensis*) at Dazhaizi, Wuliang Mountain, Yunnan, China. Unpublished Ph. D Dissertation, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Science, Kunming. (in Chinese)
- Fan P F, Fei H L, Ma C Y. 2012. Behavioral responses of cao vit gibbon (*Nomascus nasutus*) to variations in food abundance and temperature in Bangliang, Jingxi, China. *American Journal of Primatology*, **74**: 632–641.
- Fan P F, Scott M B, Fei H L, Ma C Y. 2013. Locomotion behavior of cao vit gibbon (*Nomascus nasutus*) living in Karst forest in Bangliang Nature Reserve, Guangxi, China. *Integrative Zoology*, **8** (4): 356–364. DOI: 10.1111/j.1749-4877.2012.00300.x
- Fei H L, Fan P F, Xiang Z F, Ma C Y, Zhang W, Huang T. 2010. Effects of meteorological factors on singing behavior of eastern black crested gibbons (*Nomascus nasutus*). *Acta Theriologica Sinica*, **30**: 377–383. (in Chinese)
- Fei H L, Scott M B, Zhang W, Ma C Y, Xiang Z F, Fan P F. 2012. Sleeping tree selection of cao vit gibbon (*Nomascus nasutus*) living in degraded karst forest in Bangliang, Jingxi, China. *American Journal of Primatology*, **74**: 998–1005.
- Geissmann T, Dang X N, Lormée N, Momberg F. 2000. Vietnam Primate Conservation Status Review 2000. 1. Gibbons. Hanoi, Fauna and Flora International, Indochina Programme.
- Geissmann T, La T Q, Trinh D H, Vu D T, Dang N C, Pham D T. 2003. Rarest ape rediscovered in Vietnam. *Asian Primates*, **8**: 8–10.
- Gittins S P. 1982. Feeding and ranging in the agile gibbon. *Folia Primatol*, **38** (1–2): 39–71.
- Halle S, Stenseth N C. 2000. Introduction. In: Halle S, Stenseth N C eds. Activity Patterns in Small Mammals: An Ecological Approach. Berlin: Springer, 3–17.
- Halle S. 2000. Ecological relevance of daily activity patterns. In: Halle S, Stenseth N C eds. Activity Patterns in Small Mammals: An Ecological Approach. Berlin: Springer, 67–90.
- Hill R A, Weingrill T, Barrett L. 2004. Indices of environmental temperatures for primates in open habitats. *Primates*, **45**: 7–13.
- Huang C M, Wei F W, Li M, Li Y B, Sun R Y. 2003. Sleeping cave selection, activity pattern and time budget of the white-headed langur. *International Journal of Primatology*, **24**: 825–846.
- IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013. 1. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 18 November 2013.
- La Q T, Trinh D H, Long B, Geissmann T. 2002. Status review of black crested gibbons (*Nomascus concolor* and *Nomascus* sp. cf. *nasutus*) in Vietnam. In *Caring for Primates*. Abstracts of the XIXth congress of the International Primatological Society, Beijing, August 4–9, 131–132.
- Le T D, Fan P F, Yan L, Le H O, Josh K. 2008. The global cao vit gibbon (*Nomascus nasutus*) population. Unpublished Report to Fauna and Flora International, Vietnam Programme and China Programme.
- Long Y C, Nadler T. 2009. Eastern black crested gibbon *Nomascus nasutus* (Kunkel d' Herculais, 1884), China, Vietnam. In: Mittermeier R A, Wallis J, Rylands A B, Ganzhorn J U, Oates J F, Williamson E A, Palacios E, Heymann E W, Kierulff M C M, Long Y C, Supriatna J, Roos C, Walker S, Cortés-Ortiz L, Schwitzer C eds. *Primates in Peril: The World's 25 Most Endangered Primates 2008–2010*. Arlington, IUCN/SSC Primate Specialist Group, International Primatological Society and Conservation International, 60–61.
- Overdorff D. 1996. Ecological correlates to activity and habitat use of two prosimian primates: *Eulemur rubriventer* and *Eulemur fulvus rufus* in Madagascar. *Am J Primatol*, **40**: 327–342.
- Post D G. 1981. Activity patterns of yellow baboons (*Papio cynocephalus*) in the Amboseli National Park, Kenya. *Animal Behavior*, **29**: 357–374.
- Raemakers J. 1978. Changes through the day in the food choice of wild gibbons. *Folia Primatol*, **30**: 194–205.
- Richard A. 1978. Behavioral Variation: Casestudy of a Malagasy Lemur. London: Associated University Press, 213.
- Richard A. 1985. Primates in Nature. New York: W. H. Freeman and Company, 558.
- Robinson J G. 1984. Diurnal variation in foraging and diet in the wedge-capped capuchin *Cebus olivaceus*. *Folia Primatologica*, **43**: 216–228.
- Stanford C B. 1991. The capped langur in Bangladesh: behavioral ecology and reproductive tactics. In: Szalay F S ed. Contributions to Primatology. Basel: Karger, 1–179.
- Tan B. 1985. The status of primates in China. *Primates Conservation*,

- 5: 63–81.
- Terborgh J. 1983. Five New World Primates. Princeton: Princeton University Press, 260.
- Vasey N. 2005. Activity budgets and activity rhythms in red ruffed lemurs (*Varecia rubra*) on the Masoala Peninsula, Madagascar: seasonality and reproductive energetics. *Am J Primatol*, **66**: 23–44.
- Whitten A J. 1982. Diet and feeding behavior of Kloss' gibbons on Sibut Island, Indonesia. *Folia Primatol*, **37**: 177–208.
- 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.
- 费汉榄, 范朋飞, 向左甫, 马长勇, 张文, 黄涛. 2010. 东黑冠长臂猿鸣叫特征及气象因子对鸣叫的影响. 兽类学报, **30**: 377–383.