

白头叶猴日活动时间分配及其季节性变化

周岐海¹ 黄恒连¹ 唐小平¹ 黄乘明^{1,2*}

(1 广西师范大学生命科学学院; 广西环境工程与保护评价重点实验室; 珍稀濒危动植物生态与环境部共建教育部实验室, 桂林 541004) (2 中国科学院动物研究所国家动物博物馆, 北京 100101)

关键词: 白头叶猴; 活动时间分配; 季节性; 食物可获得性

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2010)04-0449-07

Seasonal variations in the activity budgets of the white-headed langur

ZHOU Qihai¹, HUANG Henglian¹, TANG Xiaoping¹, HUANG Chengming^{1,2*}

(1 College of Life Science, Guangxi Normal University; Guangxi Key Laboratory of Environment Engineering, Protection and Assessment; Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environment Protection (Guangxi Normal University), Ministry of Education, China, Guilin 541004, China)

(2 National Zoological Museum, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: We collected behavioral data from a group of white-headed langurs (*Trachypiteus leucocephalus*) between August 2007 and July 2008 at Fusui Rare Animal Reserve, Guangxi Province, China using the instantaneous scan sampling method. Our goal is to investigate the influences of temporal and spatial distribution of temperature and food resources on diurnal activity budgets of white-headed langurs. Our results indicated that white-headed langurs showed morning and afternoon feeding peaks, with a midday resting peak in accordance of changes of diurnal ambient temperature. There were marked seasonal changes in activity cycles; more time was spent resting in the midday resting peak in the rainy season than in the dry season. On the contrary, there was a minor midday feeding peak in the dry season. Langurs spent ca. 46.4% of their daytime resting, 29.0% moving, 20.3% feeding, 4.3% for other behaviors. Their activity budgets varied seasonally: the langurs spent more time in moving + feeding and less time on resting in the dry season than in the rainy season. There were significant correlations between the monthly percentage of time spent on various main activities and the monthly proportion of young leaves and mature leaves in the diet.

Key words: Activity budget; Seasonality; White-headed langur (*Trachypiteus leucocephalus*)

活动节律和活动时间分配是动物行为学研究的两个重要方面, 它们直接与动物的代谢和能量收支相关, 但它们又会随环境不同不断调整。通过比较不同生态条件下动物的活动节律和活动时间分配, 可以探讨生态条件的差异对动物行为的影响以及它们所采取的行为应对策略 (Halle and Stenseth, 2000)。

日活动节律是动物完成每天所必须进行的各种活动的一个相对稳定的行为程序。对多种灵长类动物的日活动节律的研究结果 (Clutton-Brock, 1977; Doran, 1997; Passamani, 1998; Bravo and Sallenave, 2003; Huang *et al.*, 2003; Ding and

Zhao, 2004; Zhou *et al.*, 2007; Fan *et al.*, 2008) 表明, 白昼温度和日照强度的变化是引起灵长类动物日活动节律变化的重要因素。此外, 动物的消化生理、形态特征、家域面积以及资源的分布等也影响着它们的活动节律 (Clutton-Brock, 1974; Post, 1981; Lawes and Piper, 1992)。

日活动时间分配是动物根据自己的需要把时间分配到各种日常必需活动中的过程。研究表明, 食物资源的数量、质量和时空分布是影响灵长类动物日活动时间分配的重要因素 (Strier, 1987; Passamani, 1998; Di Fiore and Rodman, 2001; Lawes and Piper, 1992; Huang *et al.*, 2003; Ding and

基金项目: 广西环境工程与保护评价重点实验室研究基金; 国家自然科学基金资助项目 (30860050); 广西自然科学基金资助项目 (0991095); 广西高校人才小高地创新团队建设项目; 国家林业局叶猴监测与保护项目

作者简介: 周岐海 (1976-), 男, 副教授, 博士, 主要从事野生动物生态与保护研究。

收稿日期: 2010-05-04; 修回日期: 2010-08-13

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

Zhao, 2004; Guo *et al.*, 2007; Zhou *et al.*, 2007; Fan *et al.*, 2008)。食物的质量影响动物用于处理和消化食物的时间,而食物的分布和密度影响动物用于寻找食物的时间(Isbell and Young, 1993; Isbell *et al.*, 1998)。通常,树叶属于低质量食物,与采食高质量的食果灵长类动物相比较,叶食性灵长类动物会更多地休息,而不是把大量时间花费在移动和觅食上(Fleagle, 1999)。同时,灵长类动物能够调整活动时间分配以应对食物资源的季节性变化。某些灵长类动物在高质量食物短缺的季节里,会增加移动和觅食的时间(Oates, 1987; Dunbar, 1992; Zhou *et al.*, 2007);而另一些灵长类动物则采取相反的行为策略。例如,生活在高纬度地区的日本猴(*Macaca fuscata*)在冬季高质量食物短缺时,它们会减少觅食时间,相应地增加休息时间和社会活动时间(Hanya, 2004)。

白头叶猴(*Trachypithecus leucocephalus*)是我国特有的珍稀濒危灵长类动物,仅分布于广西崇左市江州区、扶绥县、龙州县和宁明县境内面积约200 km²的喀斯特石山地区(黄乘明, 2002)。有学者对其食性(黄乘明, 2002; Li and Rogers, 2006)、家域及日漫游行为(黄乘明, 2002; Li and Rogers, 2005b)以及栖息地的选择和利用(Li and Rogers, 2005a)进行了研究。Huang等(2003)及Li和Rogers(2004)对白头叶猴的活动时间分配进行了研究报道,但他们的数据来源于对多个猴群相对较短时间的观察取样,而缺乏对某一猴群进行长期连续的跟踪观察。为此,我们以扶绥珍贵动物保护区内的一群白头叶猴为观察对象,开展连续一年的跟踪观察。本文以日活动节律和活动时间分配为切入点,通过与前人的研究结果以及同样生活在喀斯特石山生境的近缘种黑叶猴(*T. francoisi*)的比较,进一步探讨这一物种对喀斯特石山生境的适应策略。

1 材料与方法

1.1 研究地点与对象

扶绥珍贵动物保护区位于广西扶绥县中部,地处北纬22°24'51"~22°36'20",东经107°23'~107°41'43",总面积约80 km²。该保护区的地层以石灰岩为主,地貌主要为峰林谷地和峰丛洼地,山峰海拔一般为400~600 m。该保护区于1981年成立,目的在于保护白头叶猴和黑叶猴这两种珍稀濒危灵长类动物。区内原生植被属北热带石灰岩季雨林,

但由于人为的干扰破坏,大部分原生植被转变为次生林,常见树种有假苹婆(*Sterculia lanceolata*)、山合欢(*Albizia kalkora*)、石山樟(*Cinnamomum saxatile*)、樟树(*Cinnamomum camphora*)等(广西林业厅, 1993)。该区属热带季风气候,具有明显的干、湿季节。在野外研究地,我们借助最高、最低温度计和量雨筒收集了每天的温度和降雨量。研究期间(2007.8~2008.7),降雨总量为1 035 mm,86%的降雨量集中在4~9月份(每月降雨量都在50 mm以上为雨季),其余月份(10~翌年3月)为旱季。年平均温度为23.2℃,日平均最低温度为6.2℃,出现在1月份,日平均最高温度为34.9℃,出现在8月份(图1)。

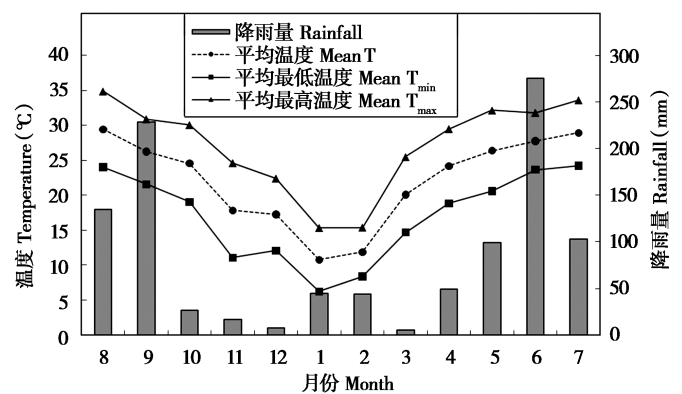


图1 2007年8月至2008年7月研究地月降雨量、平均温度、平均最高温度和平均最低温度

Fig. 1 Monthly rainfall, mean temperature (T), mean maximum temperature (T_{max}) and mean minimum temperature (T_{min}) in the study site, August 2007 to July 2008

野外主要研究地位于保护区中部,研究区域面积约200 hm²。根据研究前期的调查表明(2007年7月),共有4群白头叶猴在该区域内活动。我们在营地附近选取一群容易跟踪观察的白头叶猴作为研究对象。研究群由11个个体组成,包括1只成年雄性,5只成年雌性,3只少年个体和2只婴幼儿。1.2 研究方法

由于野外观察条件的限制,难以识别个体,观察距离较远(30~100 m),观察对象时常隐藏或逃跑使观察过程中断,因此,采用瞬时扫描取样法(Altmann, 1974)收集相关的行为数据。研究期间每月观察2~7 d,共有48 d发现并跟踪猴群。观察时,借助单、双筒望远镜进行扫描。行为取样通常开始于最初发现猴群的时刻。如果能确定前一天猴群的夜宿地,行为取样开始于第二天06:00,观察一直持续到猴群进入夜宿地。每次扫描持续时

间5 min, 取样间隔10 min, 以保证样本间的相对独立性。如果取样过程中猴群从观察者的视野中消失, 则停止取样直至再次发现猴群。

扫描过程中, 从猴群的最左侧开始, 依次记录所见个体在取样时刻所表现的行为类型以避免对同一个体进行重复记录。在条件允许的情况下, 同时记录取样个体所属的性别年龄组。当取样对象正在觅食时, 记录所采食植物的部位, 包括嫩叶 (Young leaf)、成熟叶 (Mature leaf)、果实 (Fruit)、花 (Flower) 和其它部位 (Others)。每次取样时, 通过改变观察的位置, 尽可能多地对所有个体进行取样, 以保证取样不偏重于某个性别年龄组的个体。参照 Li 和 Rogers (2004), 各种行为类型的定义如下:

(1) 休息 (Resting): 指个体未发生位置的改变, 包括坐或躺在树枝或岩石上休息、自我理毛和相互理毛;

(2) 移动 (Moving): 指任何引起空间位置改变的行为, 如行走、攀爬、跳跃和奔跑;

(3) 觅食 (Feeding): 指摄入或咀嚼食物等;

(4) 其他 (Other): 包括玩耍和其它社会行为 (如交配、打斗等) 和一些偶发性行为。

1.3 数据处理和分析

计算活动时间分配时, 参照 Di Fiore 和 Rodman (2001) 所采用的方法。将每次扫描取样视为一个独立样本, 以发生某种行为类型的个体数与扫描取样中所观察到的总个体数的比值来表示此种行为类型在这一取样样本中所占的时间比例; 然后将每小时内的扫描样本的数据平均化, 计算出每小时的活动时间分配; 最后, 以每小时的活动时间分配作为基本计算单元测度每月的活动时间分配。再用每月的平均值来计算不同季节和全年的活动时间分配。日活动节律则用主要活动类型 (休息、移动和觅食) 在各个时间段 (1 h) 百分比的平均值来表示。在计算不同植物部位在白头叶猴的食物组成中所占的比例时, 每个个体取样作为一个独立样本, 计算出不同植物部位在食物组成中所占的比例, 公式如下: $P_k = \Sigma C_k / \Sigma F$, 其中 P_k = 不同食物类别 (种类和部位) 所占的比例; k = 采食植物的种类或部位; ΣC_k = 采食食物类别 k 的总和; ΣF = 采食样本的总和。因为婴幼儿猴不能独立行动, 所以, 没有使用它们的行为数据来计算活动时间分配和食物组成。

统计学分析采用 Mann-Whitney U 检验来比较两

个独立样本之间的差异; 日活动节律中不同时间段活动时间分配的差异用 One-way ANOVA 检验; 各变量间的相关性采用 Spearman Rank Correlation Test 来检验。所有数据的处理和分析利用 Microsoft Excel 2003 和 SPSS11.5 for windows 软件平台上进行。

2 结果

2.1 日活动节律及季节性变化

在白头叶猴的日活动节律中, 不同时间段内用于休息和觅食的时间比例存在明显的差异 (休息: $F = 2.781$, $df = 326$, $P = 0.001$; 觅食: $F = 4.064$, $df = 326$, $P < 0.001$), 主要表现为: 1) 休息行为在中午出现一个明显的高峰 (13:00 ~ 14:00); 2) 觅食活动表现出 2 个明显的高峰, 分别出现在早上 (08:00 ~ 11:00) 和下午 (16:00 ~ 18:00) (图 2)。虽然猴群用于移动的时间比例在不同时段内无显著差异 ($F = 1.259$, $df = 326$, $P = 0.237$), 但猴群通常在清晨离开夜宿地后 (06:00) 和午休后 (15:00) 会进行长距离的移动。

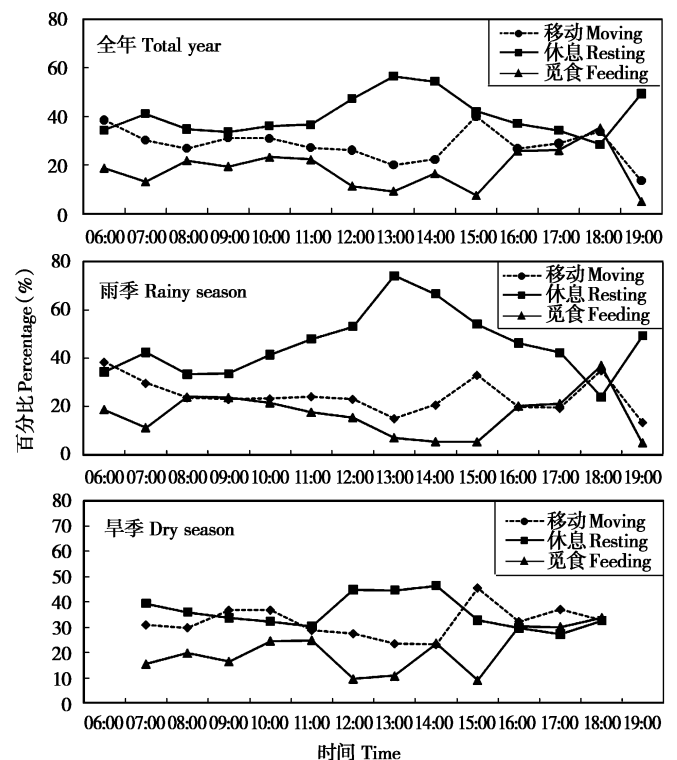


图 2 白头叶猴全年、雨季和旱季的日活动节律

Fig. 2 Diurnal cycle of general activities of white-headed langur for the total year, in the rainy season and in the dry season

白头叶猴的日活动节律在雨季和旱季表现出不同的特征 (图 2), 主要表现为: 1) 雨季里中午用于休息的时间明显多于旱季, 且休息高峰持续更长的时间 (雨季: 12:00 ~ 15:00; 旱季: 12:00 ~

14:00); 2) 与雨季相比, 旱季上午的觅食峰值延后 2 h 出现 (雨季: 08:00; 旱季: 10:00), 而下午的觅食峰值提前 2 h 出现 (雨季: 18:00; 旱季: 16:00), 同时, 中午 (14:00) 还出现一个小的觅食高峰。

2.2 日活动时间分配及季节性变化

在白头叶猴的日活动时间分配中 (表 1), 休息所占的比例最大, 平均为 46.4%; 其次为移动, 占日活动时间的 29.0%; 用于觅食的时间占 20.3%; 用于其它行为的时间较少, 仅占 4.3%。由于白头叶猴群时常躲避在浓密的树林或悬崖上的石洞里, 因此, 用于休息的时间可能被低估了。

表 1 每月和全年花费在各种活动的时间百分比

Table 1 Monthly and annual time budgets as a percentage of time spent on various activities

月份	休息 Resting	移动 Moving	觅食 Feeding	其它 Other
2007 年				
8 月 Aug.	41.5	22.4	22.7	13.3
9 月 Sept.	61.8	24.3	13.9	0.0
10 月 Oct.	53.3	27.0	16.9	2.8
11 月 Nov.	49.4	32.8	16.0	1.7
12 月 Dec.	16.4	49.4	22.7	11.5
2008 年				
1 月 Jan.	12.9	58.7	24.2	4.3
2 月 Feb.	52.1	21.2	26.0	0.7
3 月 Mar.	54.1	23.1	20.0	2.8
4 月 Apr.	53.0	26.2	18.8	2.0
5 月 May	49.8	27.5	12.7	10.1
6 月 Jun.	57.4	17.9	21.9	2.8
7 月 Jul.	55.6	17.2	27.2	0.0
平均值 Mean	46.4	29.0	20.3	4.3
标准差 SD	15.6	12.6	4.7	4.6

每月白头叶猴用于各种主要活动的时间分配具有明显的差异 (表 1)。猴群用于休息的时间占日活动时间分配的比例从 12.9% (1 月) 到 61.8% (9 月) 变动; 用于移动的时间占日活动时间分配的比例从 17.2% (7 月) 到 58.7% (1 月) 变化; 用于觅食的时间占日活动时间分配的比例从 13.9% (9 月) 到 27.2% (7 月) 变化。Mann-Whitney U 检验表明, 猴群用于休息、移动和觅食的时间占日活动时间分配的比例无显著的季节性差异 (休息: $Z = -1.441$, $P = 0.150$; 移动: $Z = -1.601$, $P = 0.109$; 觅食: $Z = -0.480$, $P = 0.631$)。由于日常移动的目的是为了搜寻食物, 因此, 我们还比较了不同季节用于移动加觅食的时间比例, 发现猴群在旱季用于移动加觅食的时间比例明显高于雨季 ($Z = -1.922$, $P = 0.055$)。相应地, 猴群减少用于休息的时间比例 ($r_s = -0.846$, $n = 12$, $P = 0.001$) (图 3)。

比较每月白头叶猴各种主要活动的时间分配与食物组成的关系, 发现猴群每月用于移动加觅食的时间比例与嫩叶的采食比例之间存在显著的负相关关系 ($r_s = -0.601$, $n = 12$, $P = 0.039$), 而与成熟叶的采食比例呈显著正相关 ($r_s = 0.577$, $n = 12$, $P =$

0.049); 相反, 它们每月用于休息的时间比例与嫩叶的采食比例之间存在显著的正相关关系 ($r_s = 0.580$, $n = 12$, $P = 0.048$), 而与成熟叶的采食比例呈显著负相关 ($r_s = -0.662$, $n = 12$, $P = 0.019$)。

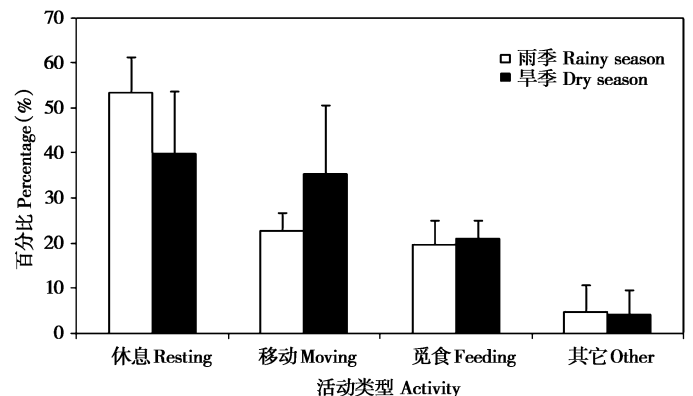


图 3 用于各种活动的时间分配的季节性差异

Fig. 3 Seasonal variations in time budgets spent on various activities

3 讨论

3.1 日活动节律

在扶绥保护区, 白头叶猴的日活动节律表现为

上午和下午各出现一次觅食高峰，中午有一个明显的长时间休息。这种日活动节律也为多数灵长类采用 (Clutton-Brock, 1977; Marsh, 1981; Strier, 1987; Stanford, 1991; Huang *et al.*, 2003; Zhou *et al.*, 2007; Ren *et al.*, 2008)。Clutton-Brock (1977) 认为上午和下午出现觅食高峰，而中午为长时间的休息可能是灵长类动物对日间环境温度变化的一种适应。在喀斯特石山地区炎热的夏季里，特别是晴天，裸露岩石表面的温度升高很快，中午达到最高值，而树林中的温度明显低于外界温度 (黄乘明, 2002)。研究期间，我们发现白头叶猴在夏季的中午经常长时间躲藏在树林里或岩洞中休息。而且，这种现象在晴天要比阴天时更明显。所以，我们认为白头叶猴在夏季的长时间午休可能是为了避开白天的高温及强烈的太阳光照。但是在冬季的晴天，白头叶猴中午或坐或躺在裸露的岩石上晒太阳。Huang 等 (2003) 认为这种晒太阳行为是白头叶猴应对冬季低温的行为策略。当然，也不排除另一个可能，即叶食性灵长类借助中午长时间的

休息来更好地消化在上午觅食高峰中所采食的纤维质食物 (Lawes and Piper, 1992)。

3.2 活动时间分配

与 Huang 等 (2003) 及 Li 和 Rogers (2004) 的研究结果相似，生活在喀斯特石山生境中的白头叶猴花费更多的时间用于休息，用于移动和觅食的时间所占比例较小。同样生活在喀斯特石山生境的近缘种黑叶猴也表现出相似的活动时间分配方式 (表 2)。这种活动时间分配方式可能与它们高度的叶食性有关，白头叶猴食物 75% ~ 91% 为树叶 (表 2)。与果实和昆虫相比，树叶是一种分布均匀且数量丰富的食物资源，因此，只花费较少的时间就能找到和采食这些食物。但是，树叶富含纤维素，其营养含量比较低，所以，长时间的休息可以使动物对这些食物进行充分地发酵、分解以及吸收其营养物质；同时，长时间的休息还能减少能量支出 (Clutton-Brock, 1977; Richard, 1985; Waterman and Kool, 1994)。

表 2 白头叶猴和黑叶猴的活动时间分配方式及食物组成

Table 2 Time budgets and diet composition of white-headed langurs and francois' langurs

物种 Species	活动时间分配 Time budgets (%)				食物组成 Diet composition (%)		文献 References
	休息 Resting	移动 Moving	觅食 Feeding	其它 Others	树叶 Leaf	果实和种子 Fruit and seed	
白头叶猴 <i>Trachypithecus leucocephalus</i>	46	29	20	4	91	6	本研究 Present study
	40	18	35	7	75	23	黄乘明, 2002 Huang, 2002
	52	15	13	20	88	9	Li and Rogers, 2004, 2006
黑叶猴 <i>T. francoisi</i>	52	17	23	8	53	31	Zhou <i>et al.</i> , 2006, 2007
	65	10	20	5	95	3	周岐海等, 2007; Zhou <i>et al.</i> , 2007

3.3 季节性变化

动物能够依据食物可获得性的变化调整其活动时间分配 (Halle and Stenseth, 2000)。Norberg (1977) 提出两个模型来解释动物的能量分配与觅食策略的关系：①“主动”觅食 (“active” foraging strategy)，即当食物可利用性降低时，动物将花费更多的时间寻找食物以获得所需能量 (如 *Cercopithecus sabaues*, Harrison, 1985; *C. mitis*, Lawes and Piper, 1992; *Theropithecus gelada*, Dunbar, 1992; *Macac fuscata yakui*, Agetsuma, 1995)；②“被动”觅食 (“passive” foraging strategy)，即当食物丰富的时候，动物将花费更多的时间寻找高质

量食物以实现净能量收入的最大化；当食物可利用性降低时，动物将减少寻找食物的时间以节约能量 (如 *Colobus polykomos*, Dasilva, 1992; *Lagothrix lagotricha poeppigii*, Di Fiore and Rodman, 2001; *Rhinopithecus roxellana*, Guo *et al.*, 2007)。

本研究结果表明，白头叶猴的活动时间分配表现出明显的季节性差异：旱季里猴群增加用于寻找食物的时间，而相应地减少休息时间。在它们的日活动节律中也表现出相同的趋势，即旱季中午休息高峰的持续时间缩短，且中午还出现一个小的觅食高峰。同样生活在喀斯特石山地区的黑叶猴 (*Trachypithecus francoisi*) 的活动时间分配方式也表现出

相似的季节性变化趋势 (Zhou *et al.*, 2007)。在喀斯特石山区, 植被的物候变化主要受降雨量的影响, 旱季里嫩叶和果实的可获得性明显降低 (Zhou *et al.*, 2006; Li and Rogers, 2006): 嫩叶是白头叶猴喜食的食物, 即使在嫩叶匮乏的旱季, 嫩叶在白头叶猴食物组成中所占的比重仍超过 50%, 但采食的种类明显减少。因此, 白头叶猴必须花费更多的时间采食这些食物。所以, 我们倾向于认为白头叶猴可能采取“主动”觅食策略应对喜食食物的匮乏。

总之, 环境温度和食物资源的可获得性是影响白头叶猴活动的重要因素。白头叶猴通过行为调整以适应栖息生境的变化, 如通过中午长时间的休息避开高温和强烈的太阳光照; 增加移动和觅食时间以应对喜食食物的短缺。这些都是白头叶猴在长期的进化过程中对所栖息的喀斯特石山生境适应的结果。

致谢: 本工作得到了广西扶绥自然保护区黄乃光主任以及其他同事在工作和生活上的支持, 在此表示衷心的感谢。

参考文献:

- Agetsuma N. 1995. Foraging strategies of Yakushima macaques (*Macaca fuscata yakui*). *Int J Primatol*, **16**: 595 – 609.
- Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, **49**: 227 – 267.
- Bravo S P, Sallenave A. 2003. Foraging behavior and activity patterns of *Alouatta caraya* in the northeastern Argentinean flooded forest. *Int J Primatol*, **24**: 825 – 846.
- Clutton-Brock T H. 1974. Activity patterns of red colobus (*Colobus badius tephrosceles*). *Folia Primatol*, **21**: 161 – 187.
- Clutton-Brock T H. 1977. Some aspects of intraspecific variation in feeding and ranging behavior in primates. In: Clutton-Brock T H ed. *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys, and Apes*. London: Academic Press, 539 – 556.
- Dasilva G L. 1992. The western black-and-white colobus as a low-energy strategist: activity budgets, energy expenditure and energy intake. *J Anim Ecol*, **61**: 79 – 91.
- Di Fiore A, Rodman S. 2001. Time allocation patterns of lowland woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha poeppigii*) in a neotropical terra firma forest. *Int J Primatol*, **22**: 449 – 480.
- Ding W, Zhao Q K. 2004. *Rhinopithecus bieti* at Tacheng, Yunnan: diet and daytime activities. *Int J Primatol*, **25**: 583 – 598.
- Doran D. 1997. Influence of seasonality on activity patterns, feeding behavior, ranging, and grooming patterns in Tai chimpanzees. *Int J Primatol*, **18**: 183 – 206.
- Dunbar R I M. 1992. Time: a hidden constraint on the behavioural ecology of baboons. *Behav Ecol Sociobiol*, **31**: 35 – 49.
- Fan P F, Ni Q Y, Sun G Z, Huang B, Jiang X L. 2008. Seasonal variations in the activity budget of *Nomascus concolor jundongensis* at Mt. Wuliang, central Yunnan, China: effects of diet and temperature. *Int J Primatol*, **29**: 1047 – 1057.
- Fleagle J G. 1999. *Primate adaptation and evolution*. San Diego: Academic Press, Inc.
- Guangxi Forest Bureau. 1993. *Guangxi Nature Reserves*. Beijing: China Forestry Publishing House. (in Chinese)
- Guo S T, Li B G, Watanabe K. 2007. Diet and activity budget of *Rhinopithecus roxellana* in the Qiling Mountains, China. *Primates*, **48**: 268 – 276.
- Halle S, Stenseth N C. 2000. *Activity Patterns in Small Mammals, an Ecological Approach*. New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Hanya G. 2004. Seasonal variations in the activity budget of Japanese macaques in the coniferous forest of Yakushima: Effects of food and temperature. *Am J Primatol*, **63**: 165 – 177.
- Harrison M J S. 1985. Time budget of the green monkeys, *Cercopithecus sabacus*: some optimal strategies. *Int J Primatol*, **6**: 351 – 376.
- 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. *Int J Primatol*, **24**: 825 – 846.
- Huang C M. 2002. *The White-headed Leaf Monkey of China*. Guilin: Guangxi Normal University Press. (in Chinese)
- Isbell L A, Pruett J D, Lewis M. 1998. Locomotor activity differences between sympatric patas monkeys (*Erythrocebus patas*) and vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*): implications for the evolution of long hindlimb length in *Homo*. *Am J Phys Anthropol*, **105**: 199 – 207.
- Isbell L A, Young T P. 1993. Social and ecological influences on activity budgets of vervet monkeys, and their implications for group living. *Behav Ecol Sociobiol*, **32**: 377 – 385.
- Lawes M J, Piper S E. 1992. Activity patterns in free-ranging Samango monkeys (*Cercopithecus mitis erythrarchus* Peters, 1852) at the southern range limit. *Folia Primatol*, **59**: 186 – 202.
- Li Z Y, Rogers E. 2004. Habitat quality and time budgets of white-headed langurs in Fusui, China. *Int J Primatol*, **25**: 41 – 54.
- Li Z Y, Rogers E. 2005a. Are limestone hills a refuge or essential habitat for white-headed langurs in Fusui, China? *Int J Primatol*, **26**: 437 – 452.
- Li Z Y, Rogers M E. 2005b. Habitat quality and range use of white-headed langurs in Fusui, China. *Folia Primatol*, **75**: 97 – 100.
- Li Z Y, Rogers M E. 2006. Food items consumed by white-headed langurs in Fusui, China. *Int J Primatol*, **27**: 1151 – 1567.
- Marsh C W. 1981. Time budget of Tana River red colobus. *Folia Primatol*, **35**: 35 – 50.
- Norberg R A. 1977. An ecological theory on foraging time and energetic and choice of optimal food-searching method. *J Anim Ecol*, **46**: 511 – 529.
- Oates J F. 1987. Food distribution and foraging behavior. In: Smuts B B, Cheney D L, Seyfarth R M, Wrangham R W, Struhsaker T T eds. *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press,

- 197 - 209.
- Passamani M. 1998. Activity budget of Geoffroy's marmoset (*Callithrix geoffroyi*) in an Atlantic forest in southeastern Brazil. *Am J Primatol*, **46**: 333 - 340.
- Post D G. 1981. Activity patterns of yellow baboons (*Papio cynocephalus*) in the Amboseli National Park, Kenya. *Anim Behav*, **29**: 357 - 374.
- Ren B P, Li M, Long Y C, Grueter C C, Wei F W. 2008. Measuring daily ranging distances of *Rhinopithecus bieti* via a global positioning system collar at Jinsichang, China: a methodological consideration. *Int J Primatol*, **29**: 783 - 794.
- Richard A F. 1985. *Primates Innature*. New York: W. H. Freeman.
- Stanford C B. 1991. *The Capped Langur in Bangladesh: Behavioral Ecology and Reproductive Tactics*. Basel: S. Karger.
- Strier K B. 1987. Activity budget of woolly spider monkeys, or muriquis (*Brachyteles arachnoids*). *Am J Primatol*, **13**: 385 - 395.
- Wateman P G, Kool K M. 1994. Colobine food selection and plant chemistry. In: Davies A G, Oates J F eds. *Colobine Monkeys: Their Ecology, Behaviour and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 251 - 284.
- Zhou Q H, Huang C M, Li Y B. 2007. Seasonal variations in activity of francois' langur (*Trachypithecus francoisi*). *Chinese Journal of Zoology*, **42**: 67 - 73. (in Chinese)
- 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. *Int J Primatol*, **28**: 657 - 671.
- Zhou Q H, Wei F W, Li M, Huang C M, Luo B. 2006. Diet and food choice of *Trachypithecus francoisi* in the Nonggang Nature Reserve, China. *Int J Primatol*, **27**: 1441 - 1460.
- 广西林业厅. 1993. 广西自然保护区. 北京: 中国林业出版社.
- 周岐海, 黄乘明, 李友邦. 2007. 黑叶猴活动时间季节性变化. *动物学杂志*, **42**: 67 - 73.
- 黄乘明. 2002. 中国白头叶猴. 桂林: 广西师范大学出版社.