



西藏小昌都滇金丝猴游走行为和种群结构对保护的启示

向左甫^{①②}, 肖文^③, 霍晟^③, 李明^{④*}

① 中南林业科技大学生命科学与技术学院, 长沙 410004;

② 中国科学院昆明动物研究所, 昆明 650223;

③ 大理学院东喜马拉雅生物多样性研究所, 大理 671000;

④ 中国科学院动物研究所, 中国科学院动物生态与保护生物学重点实验室, 北京 100101

* 联系人, E-mail: lim@ioz.ac.cn

2012-07-12 收稿, 2012-10-29 接受, 2013-05-08 网络版发表

国家自然科学基金(31071937)、国家林业公益性专项(201104073)和国家林业局野生动物保护与繁育项目资助

摘要 2003年6月~2005年3月对西藏芒康红拉山国家级自然保护区小昌都滇金丝猴猴群的游走行为格局等进行了研究. 结果表明, 小昌都滇金丝猴猴群的夏季家域为 16.75 km², 冬季为 10.50 km², 2年家域为 21.25 km²; 日均移动距离为 765 m, 冬季日均移动距离明显要比春季和夏季短; 温度、降水量、食物可获得性及人为干扰与日移动距离正相关. 这些结果说明食物资源空间和时间变化及人类干扰活动决定了该猴群的游走行为格局变化. 小昌都区域猴群的种群密度为 9.1 只/km², 生物量为 88.6 kg/km², 同时种群数量多年稳定, 预示着小昌都猴群已经达到该区域的最大环境承载量, 这表明只要保护措施合理, 小昌都滇金丝猴猴群就能与当地藏族村民长期和谐共处.

关键词

种群密度
日活动范围
滇金丝猴
日移动距离

游走行为格局包括家域大小、生境利用强度、日活动范围大小、日移动距离及活动海拔等, 主要受食物可获得性季节性波动的影响^[1-8]. 食物季节性波动在热带雨林和温带森林中很常见, 但是在温带森林中植物生产力和多样性波动远比热带雨林强烈^[9,10]. 因此, 温带灵长类不得不选取“高成本-高收益”或者“低成本-低收益”策略以适应冬季低温、食物短缺及营养缺乏等困境^[11-13]. “高成本-高收益”策略是指投入更多的能量用于移动和觅食, 以获得质量较高的食物, 但这种策略在温带灵长类中不常见^[14-16]. “低成本-低收益”策略, 又称为“能量节省策略”, 在很多温带灵长类中见到, 常常表现为较少移动并且取食低质量替代食物以减少能量支出^[17-20]. 温带灵长类栖息环境往往还伴随高海拔等, 因此, 研究温带灵长

类在冬季低温、食物短缺、营养缺乏等极端环境条件下的游走行为格局, 不仅有助于人们理解温带灵长类的生态适应性, 还将有助于制定温带濒危灵长类的保护措施.

选择性砍伐所导致的食物短缺与温带季节性食物短缺对非人灵长类动物游走行为格局的影响类似^[21]. 日移动距离和活动家域常与生境质量相关, 为满足营养需求, 栖息于低质量生境的灵长类物种通常拥有较大家域和较长日移动距离^[18,22-28]. 因此, 尽管在东南亚某些地方非人灵长类能够适应人类干扰, 但温带森林中人类干扰环境的非人灵长类物种种群密度和生物量通常要低于那些无人干扰的区域.

滇金丝猴(*Rhinopithecus bieti*), 又称黑白仰鼻猴, 是我国特有的6种灵长类之一, 它仅分布于金沙江和

引用格式: 向左甫, 肖文, 霍晟, 等. 西藏小昌都滇金丝猴游走行为和种群结构对保护的启示. 科学通报, 2013, 58: 1505-1512

英文版见: Xiang Z F, Xiao W, Huo S, et al. Ranging pattern and population composition of *Rhinopithecus bieti* at Xiaochangdu, Tibet: Implications for conservation. Chin Sci Bull, 2013, 58: 2212-2219, doi: 10.1007/s11434-012-5618-9

澜沧江上游,北起西藏芒康县执娜(29°20'N)南至云南云龙县龙马山(26°14'N)的一个狭窄地带^[29,30].在IUCN濒危物种名单上滇金丝猴属于濒危级,目前,野外种群共计有17群2500只^[31,32].

尽管小昌都猴群冬季主要依靠替代食物松萝,但在其他季节,滇金丝猴仍然喜食树叶、果实等非松萝类食物^[33],同时由于食物种类和食物可获得性较高,滇金丝猴偏好利用选择性砍伐后的次生林^[34],但小昌都猴群在极端环境(低温及高海拔等)中的游走行为格局是否符合温带灵长类的理论预期,以及适应特点对其保护的意义一直不太清楚.本文报道了小昌都滇金丝猴猴群的季节性家域、日移动距离等游走行为参数对环境的适应特点及其与气候因素、食物可获得性之间的关系.期望小昌都滇金丝猴在食物丰富和环境温度较高的夏季有较大家域和较长的移动距离,而在冬季则相反.同时,本文还报道了小昌都滇金丝猴猴群的种群密度和生物量.考虑到小昌都自然气候严苛、植物多样性较低及人为干扰等因素,期望小昌都猴群的种群密度和生物量要比南部一些种群低一些.最后本文将小昌都滇金丝猴的游走行为格局及其种群参数与其他种群相比较并分析其中隐含的保护意义.

1 研究方法

1.1 研究地点、对象和研究时间

研究地点小昌都(29°15'N, 98°37'E)位于西藏东南部的芒康红拉山国家级自然保护区,横断山脉向高原的过渡地带.红拉山自然保护区是滇金丝猴分布的最北部区域,也是其最高的海拔分布区,猴群活动海拔为3550~4300 m.

保护区受西南季风的影响.冬季,西风南下给本区带来寒冷和干燥的天气,遇西伯利亚较大的寒流侵袭时会有小部分冷气波及此地,使气候更加恶劣.夏季,来自印度洋孟加拉湾的西南季风暖湿气流和来自太平洋的东南季风暖湿气流的复合影响,形成了温暖、湿润的气候.小昌都猴群(海拔3800 m的营地)年降水量为740 mm,年平均温度为4.7℃.最高降水量为231 mm(7月),最低为3 mm(11月).最高月均温为12.5℃(8月);最低月均温为-3.6℃(1月).一年中有4个月的月均温在零度以下.白天最高温度为29.9℃(8月);最低温度为-15.4℃(1月).结合研

究地气候及物候变化等特点,采用月均温标准来划分红拉山自然保护区的生物季节^[35]:月均温低于0℃的月份为冬季,月均温高于10℃的月份为夏季,据此标准,11~12月和次年1~3月为冬季,4~5月为春季,7~8月为夏季,9~10月为秋季.

研究人员及当地居民没有给滇金丝猴投喂任何形式的食物,大概有60个家庭约400名藏族村民住在研究猴群栖息地海拔低于3800 m的边缘.小昌都猴群活动的范围完全位于宗教圣山范围中,因此在森林中狩猎是禁止的,但是放牧、挖药材及在海拔3800~4000 m选择性砍伐部分木材用于村民修建自住房屋是允许的^[34].

2003年6月~2005年3月,在小昌都区域野外工作253 d,跟踪猴群232 d^[29].本研究主要包括4个不连续的且跟踪猴群超过30 d的时间段:2003年6月16日~8月15日共计60 d,10月24日~12月28日共计61 d,2004年3月2日~4月7日共计37 d及2005年1月25日~3月28日共计63 d.

1.2 数据收集

(i) 游走行为格局. 每天早晨猴群离开过夜地开始活动时(07:00~08:00)开始跟踪猴群,直至傍晚(19:00~20:00)猴群进入过夜地为止.猴群每天的起始位置根据前一天过夜地来判断,根据猴群移动时的叫声或移动后的遗留痕迹(如粪便、折断的树枝)来定位猴群1 d的活动轨迹.

首先把研究区域1:100000地图划分为500 m × 500 m的地图网格,然后根据猴群的活动位置或者活动痕迹,位置依靠地面明显标志物和全球卫星定位系统(GPS)记录猴群每天活动的地图网格信息.把猴群不同季节进入新地图网格数量与观察天数的曲线达到渐近线时的活动面积作为季节性家域.把猴子个体最多的那棵树作为猴群的中心,并每隔2 h记录一次猴群的中心位置信息,如果猴群丢失,则依据猴群活动痕迹估计猴群移动信息,把位于过夜地之间每2 h的位置点连线距离作为日移动距离.

(ii) 环境参数和人为干扰. 温度和降水量等气候数据通过美国Onset公司生产的HOBO自动温度/湿度记录仪(HOBO Pro RH/Temp Data Logger, H08-032-08, # 642988)和自动雨量记录仪(Data Logging Rain Gauge, RG2M, # 650817, HOBO Event Data Logger, H07-002-04, # 658017)获得.为防止牛羊破

坏,仪器安放在主要营地(3800 m)处用刺篱墙围成的空地中。

用树冠密度法测度食物的可获等性^[36]:在海拔3900 m的次生林中标记滇金丝猴潜在食物的植物,每月对标记植物的不同食物类型,如芽、嫩叶、成熟树叶、花及果实进行监测,并赋予0~3的一个值。“0”表示某一类型没有出现,“1”表示某一类型覆盖树冠的25%，“2”表示覆盖树冠的25%~50%，“3”则表示覆盖了树冠一半以上。由于家畜对猴群游走行为几乎没有影响,为粗略判断人为干扰对游走行为格局的影响,把不同季节进入森林的人数作为人类干扰的测度,并通过记录经过主营地旁边一条进山路上不同季节进入森林的人数获得,进山人数每月记录3 d,尽量使记录时间分隔均匀^[29]。

(iii) 种群结构和种群参数。当猴群经过开阔地对猴群种群结构进行统计与计数(观察距离大概为100 m),根据身体大小、尾长、被毛颜色差异等分为成年雄猴、成年雌猴、青年猴和婴猴4个不同年龄性别组^[37,38]。

1.3 数据分析

用4个主要研究时段的数据计算家域,用其他能够确定日移动距离的数据计算日移动距离月均值。采用单因子方差分析(one-way ANOVA)判断季节、环境参数(如温度、降水量、食物可获得性)及人为干扰对游走行为的影响,采用 t 检验比较夏季和冬季之间

日移动距离的差异,用 Spearman's rank correlation test 分析日移动距离与温度、降水量、食物可获得性及人为干扰之间的联系。采用最大家域和最大种群数量计算种群密度,按照每个个体体重9.1 kg来计算生物量^[38]。统计分析采用 SPSS 13.0 软件分析,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 季节性活动范围与年家域

猴群在某一地方连续使用几天后,再移动到另外一个地方,4个主要观察时间段累计进入新地图方格的曲线见图1。只有夏季(图1(a))和冬季(图1(b))的累计曲线接近渐近线,因此夏季季节性家域是16.75 km²,冬季季节性家域是10.5 km²(图2);在夏季61 d猴群使用方格67个,占总家域的79%,每个地图方格使用2.8次($SD=1.9$,范围为1~12);冬季60 d的猴群使用方格42个,占总家域的49%,每个地图方格使用3.9次($SD=3.5$,范围为1~16);冬季家域重复利用率高。

研究期间累计进入新地图方格的曲线见图3。研究期间共计进入85个地图方格,因此小昌都猴群的家域估计为21.25 km²。核心家域区域(使用5次以上或者超过总使用频次1%的方格)有51个地图方格(约12.75 km²),这个区域占总使用频次的85%,占整个

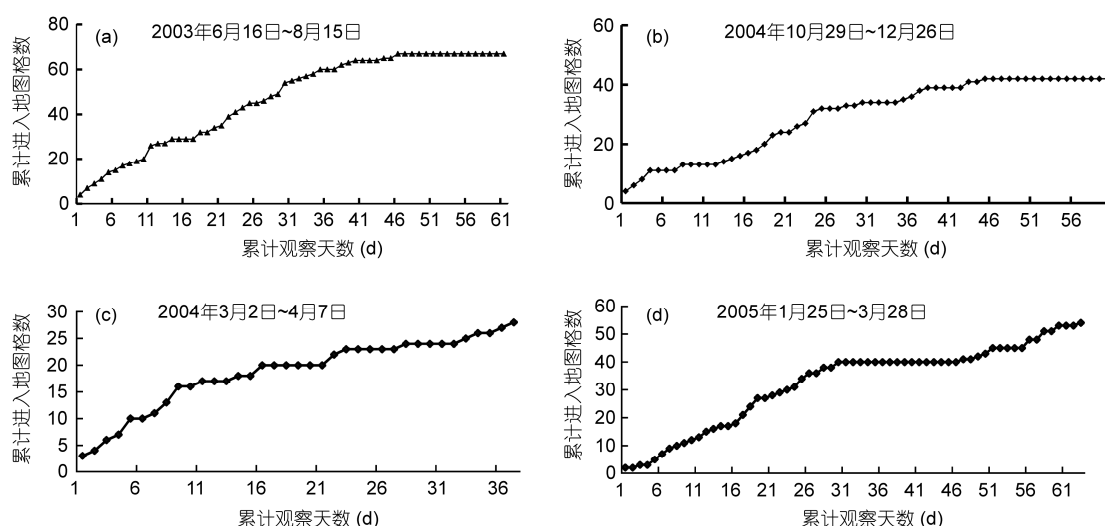


图1 2003年6月~2005年3月4个主要研究时段小昌都滇金丝猴猴群进入新地图方格累计曲线

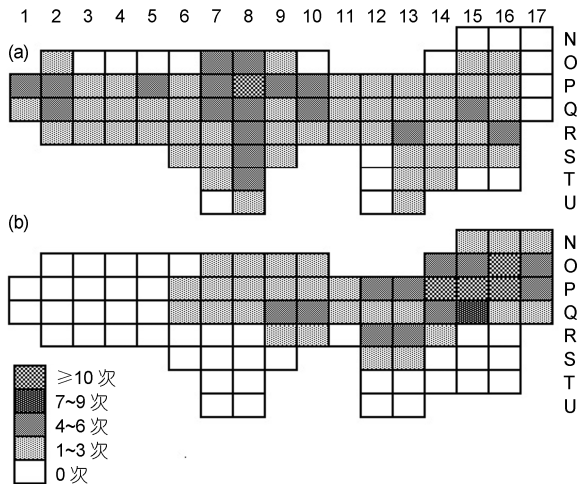


图2 小昌都滇金丝猴猴群2个季节家域利用范围 (a) 夏季; (b) 冬季; 空白方格表示属于猴群的活动范围, 但在这2个季节没有利用; 英文字母代表生境的定位, 表明不同季节间, 猴群在家域中的位置

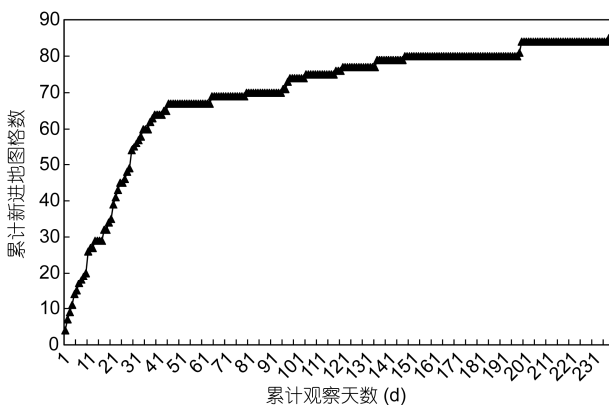


图3 2003年6月~2005年3月研究期间小昌都滇金丝猴猴群进入新地图方格累计曲线

家域的60%。

2.2 游走行为格局的季节变化

小昌都猴群的日移动距离是765 m ($SD=344$, 范围为350~3500 m), 日移动距离季节性变化很大 (one-way ANOVA, $F_{11,183}=7.46$, $P<0.001$), 在猴子主要以松萝为食的12月与次年3月, 猴群日移动距离最短, 5月猴子喜食食物较多, 同时有很多当地人在森林中采集羊肚菌、贝母的时候, 猴群日移动距离最长(接近1 km)。Post-hoc 配对比较分析表明, 春季与冬季(LSD, $P<0.05$, 图4)、夏季与冬季之间的日移动距离差异显著(LSD, $P<0.05$, 图4)。人为干扰对猴群

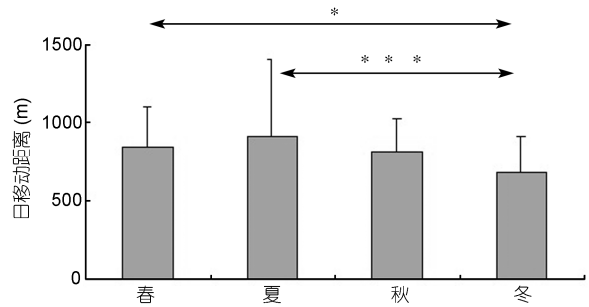


图4 小昌都滇金丝猴猴群的日移动距离
水平线表明统计检验的显著性(LSD, *, $P<0.05$; ***, $P<0.001$)

日移动距离影响较大, 如2003年8月14日由于森林中有太多寻找松茸(*Tricholoma matsutake*)的人, 猴群被迫一天改变5次游走方向, 移动距离达到3500 m。

2.3 游走行为与环境参数及人为干扰的联系

日移动距离与环境参数(温度、降水量和食物可获得性)和人为干扰之间的相关分析见表1。日移动距离与温度成正相关(Spearman's rank correlation test, $r_s=0.689$, $P<0.05$), 与食物可获得性($r_s=0.766$, $P<0.01$)、降水量($r_s=0.646$, $P<0.05$)和人为干扰($r_s=0.734$, $P<0.01$)呈正相关, 这些结果表明猴群日移动距离受外部因素影响很大。

2.4 种群构成和种群参数估计

研究期间猴群4次经过开阔地, 观察到的个体数及OMU和MMU数见表2。最大种群数量为207只, 由32只成年雄猴、71只成年雌猴、72只青年猴、32只婴猴构成。雄雌比例为1:2.2; 成年个体与未成年个体比例为1:1, 成年雌猴与婴猴比例为1:2.3, 这些参数表明小昌都猴群是一个稳定种群。小昌都区域猴群的种群密度为9.1只/ km^2 , 生物量为88.6 kg/km^2 。

3 讨论

3.1 游走行为格局的季节性变化

食物可获得性是影响灵长类游走行为格局的最

表1 小昌都滇金丝猴猴群游走行为参数与环境参数和人为干扰之间的联系^{a)}

	温度	降水量	食物可获得性	人为干扰
日活动范围	0.656*	0.575 ^{ns}	0.819***	0.834**
日移动距离	0.689*	0.646*	0.766**	0.734**

a) ns, $P>0.05$; *, $P<0.05$; **, $P<0.01$; ***, $P<0.001$

主要因素^[7,8],当主要食物呈斑块状分布时,群居的灵长类动物往往会移动较长距离^[39,40],特别是当喜好食物斑块在森林中广泛分布时,灵长类都会采用“高成本-高收益”策略扩大它们的活动范围^[11]。松萝作为滇金丝猴的替代食物,缺少蛋白质而仅具有糖类^[37],尽管疣猴类动物能够通过肠道微生物发酵获得一些蛋白质^[41,42],但滇金丝猴取食非松萝类食物无疑是蛋白质缺乏的一种补偿措施,小昌都猴群喜食食物如嫩叶、花、果实和种子在5~9月可获得性比较高^[33],这种食物波动很大程度影响游走行为格局变化:日移动距离与食物可获得性成正相关,春夏季的日移动距离比冬季要长,春夏季活动范围较大且重复使用强度较小。这些结果也与滇金丝猴其他种群相似(表3)。例如, Kirkpatrick 等人^[43]和 Liu 等人^[46]发现在春夏季喜食食物丰富的时候滇金丝猴日移动距离较长且活动范围较大;研究结果与川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)种群也相似,在秋季和夏季

当喜食食物可获得性高时,川金丝猴也显著增加日移动距离^[49,52,53],因此本研究支持“高成本-高收益”策略假说:在高食物可获得性季节,滇金丝猴会增加日移动距离和活动范围去获得高质量的食物(如果实等)^[54],但在冬季却采用的是“低成本-低收益”策略以适应极端环境。有些时候,日移动距离和活动范围并不一定是相关的,如当某种果实集中在一个短时间成熟时,在云南萨马阁的滇金丝猴种群总是在一个较小的范围中往返移动,反复使用果实成熟时间不同的生境(食物)斑块重复光临那些交替成熟的食物斑块,结果增加了移动距离但并没有扩大活动范围^[44]。

此外,人为活动干扰对猴群的游走行为格局的影响也不容忽视(表1),从5月开始,直到10月中旬在森林中见到很多采集松茸、贝母等非木材林产品的当地人^[29],特别是在松茸收获最多的夏季,寻找松茸的当地人占据了小昌都猴群家域的每一角落,人

表2 4次观察小昌都猴群的种群组成

	成年雄性	成年雌性	青年猴	婴猴	总计	OMU ^{a)}	MMU ^{b)}	AMU ^{c)}
2003年7月23日	17	54	49	19	139	13	2	0
2003年12月15日	32	71	72	32	207	15	4	1
2005年3月7日	6	27	42	9	84	6	0	0
2005年3月15日	15	47	59	19	140	15	0	0

a) 一雄多雌社会单元(one male, multi-female unit, OMU); b) 多雄多雌社会单元(multi-male, multi-female unit, MMU); c) 全雄社会单元(all male unit, AMU)

表3 多个中国金丝猴(*Rhinopithecus* spp.)种群大小、种群家域、种群密度生物量、日移动距离及生境构成比较

物种/种群地点	家域(km ²)	日移动距离(m)	种群大小(只)	种群密度(只/km ²)	生物量 ^{a)} (kg/km ²)	植被类型 ^{b)}	参考文献
滇金丝猴							
小昌都	21.25	765	207	9.7	88.6	1 2	本研究
乌牙普牙	25.25	1311	175	6.9	63.1	1 2	[43]
萨马阁	25	1514	410	12.8	106.6	1 2 3	[44]
金丝厂	23.3		180	7.7	70.3	1 2 3	[45]
富合山	10.7	800	80	7.5	68.0	1 2 3 4	[46]
龙马山	9.56		80	8.4	76.2	1 2 3 4	[47]
川金丝猴							
周至西坡群	22.5		90	4.0	37.6	1 3 4	[48]
周至东坡群	18.3	2100	112	6.1	58.1	1 3 4	[49]
神农架	40		320	8.0	73.0	1 2 3 4	[50,51]
青木川	20.35	837	120	5.9	55.4	2 3 4	[52]
黔金丝猴							
梵净山	35	935	400	11.4	89.1	2 3 4	向左甫,未发表数据

a) 平均体重标准: 滇金丝猴 9.1 kg, 川金丝猴 9.4 kg, 黔金丝猴 7.8 kg^[37]; b) 1=针叶林, 2=常绿硬叶林, 3=针阔混交林, 4=落叶阔叶林

群冲着猴群吼叫,以至于猴群不得不频繁改变移动方向,这也是造成夏季猴群移动距离增加的一个原因,同样神农架的川金丝猴为了避免夏季人为干扰也不得不频繁改变移动方向,以至于也增加了移动距离^[55]。移动距离较长,无疑会增加动物的能量支出,长远来说这无疑会影响种群的繁殖和生存,幸运的是高人为干扰季节正好与食物可获得性最高季节相吻合,这无疑也减轻了人为干扰对种群生存带来的负面影响。

3.2 家域与种群密度

一般来说,非人灵长类家域受物种的体型大小、种群密度及群体大小等物种本身特点影响^[1,56,57],为满足营养和能量需求,体型较大或者群体较大的群居灵长类动物会有较大的活动范围或者家域^[58-61]。与其他疣猴比较,中国金丝猴物种的体型都比较大,而且群体往往都超过100只个体,表3数据表明,中国金丝猴家域与群体大小成正相关(Spearman's rank correlation, $r_s=0.852$, $P<0.001$, $n=11$)。小昌都猴群家域达到21.25 km²,这样超大家域与其他种群也相似,同样与川金丝猴和黔金丝猴(*Rhinopithecus brelichi*)相似^[43-47]。

为适应物候变化及维持能量平衡,高海拔温带森林非人灵长类需要在食物可获得性较高季节移动较长距离去获得足够的能量,因此,与热带同类灵长类相比较,温带灵长类物种一般具有较大家域^[62,63],这种趋势在奇鼻猴中比较明显,如位于小昌都种群南部100 km且种群大小相似的乌牙普亚群家域接近25 km²^[43],南部萨马阁超过400个体的种群活动家域亦只有25 km²^[44],更南部的云南金丝猴种群(180个体)的家域接近23.3 km²。对叶猴类灵长类动物来说,

复杂植被就意味着高食物可获得性和高种群密度,就滇金丝猴分布区来说,从南到北,随着海拔高度的逐步升高,其植被多样性也逐步降低^[33]。对小昌都种群而言,其栖息地的植物多样性明显要低于南部种群,同样气候条件(温度、降水量)也要比南部种群严酷得多,然而除了萨马阁种群外,小昌都种群无论是种群密度还是生物量都要比南部其他种群高。这可能是由于小昌都猴群栖息森林属于宗教圣山,当地人笃信藏传佛教,禁止在圣山猎杀任何野生动物,使得猴群免于被偷猎,自1988年调查以来,猴群一直处于稳定状态^[29],并可能达到了环境最大容纳量;南部其他种群活动范围的高强度人为干扰^[44,47],如由于偷猎及非法采矿和森林砍伐引起的生境破坏,种群数量一直处于动荡状态,可能种群数量还没有达到环境承载量。另一个原因也许是由于其他南部种群栖息森林是在20世纪90年代开始建立保护区以后,栖息地才得以保护并开始恢复的^[44,47],种群数量可能还处于一个上升状态,因此种群密度和生物量还比较低。

4 保护意义

尽管多数研究都报道商业砍伐给非人灵长类带来负面影响,小昌都低强度、有选择、有控制的森林砍伐,也许正好干扰了原始暗针叶林这一顶级演替阶段植物群落的稳定,选择性砍伐使植物群落处于演替之中,为滇金丝猴提供了大量的非松萝类食物^[34]。同时,小昌都种群稳定了20多年也暗示周边村民给猴群生存带来的负面影响较少,因此可以乐观地认为,只要政府有关部门合理管理和引导,特殊的文化信仰、特殊的生境结构及猴群特殊的适应特点可使小昌都滇金丝猴猴群与当地藏族村民长期和谐共处。

致谢 本研究野外工作得到西藏红拉山国家级自然保护区丁增、次仁、珠吉、旺扎、阿南和登培的支持与帮助。

参考文献

- 1 Clutton-Brock T H. Ranging behaviour of red colobus (*Colobus badius tephrosceles*) in the Gombe National Park. *Aim Behav*, 1975, 23: 706-722
- 2 Kaplin B A. Ranging behavior of two species of guenons (*Cercopithecus lhoesti* and *C. mitis doggetti*) in the Nyungwe Forest Reserve, Rwanda. *Int J Primatol*, 2001, 22: 521-548
- 3 Digby L J, Barreto C E. Activity and ranging patterns in common marmosets (*Callithrix jacchus*): Implications for reproductive strategies. In: Norconk M A, Rosenberger A L, Garber P A, eds. *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. New York: Plenum Press, 1996. 173-185

- 4 Olupot W, Chapman C A, Waser P M, et al. Mangabey (*Cercocebus albigena*) ranging patterns in relation to fruit availability and the risk of parasite infection in Kibale National Park, Uganda. *Am J Primatol*, 1997, 43: 65–78
- 5 Strier K B. Ranging behavior of woolly spider monkeys, or muriquis, *Brachyteles Arachnoides*. *Int J Primatol*, 1987, 8: 575–591
- 6 Achenbach G G, Snowdon C T. Costs of caregiving: Weight loss in captive adult male cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) following the birth of infants. *Int J Primatol*, 2002, 23: 179–189
- 7 Milton K. The Foraging Strategy of Howler Monkeys: A Study in Primate Economics. New York: Columbia University Press, 1980
- 8 Chapman C A. Patterns of foraging and range use by three species of neotropical primate. *Primates*, 1988, 29: 177–194
- 9 Latham R E, Ricklefs R E. Global patterns of tree species richness in moist forests: Energy-diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos*, 1993, 67: 325–333
- 10 Cramer W, Kicklighter D W, Bondeau A, et al. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): Overview and key results. *Glob Change Biol*, 1999, 5: 1–15
- 11 Norberg P A. An ecological theory on foraging time and energetics and costs of optimal food searching method. *J Anim Ecol*, 1977, 46: 511–529
- 12 Stephens D W, Krebs J R. Foraging Theory. Princeton: Princeton University Press, 1986
- 13 Grueter C C, Li D Y, Ren B P, et al. Dietary profile of *Rhinopithecus bieti* and its socioecological implications. *Int J Primatol*, 2009, 30: 601–624
- 14 Curtin R A. The socio-ecology of the common langur, *Presbytis entellus* in the Nepal Himalaya. Doctor Dissertation. Oakland: University of California, 1975
- 15 Bleisch W. Conservation of the Guizhou golden monkey. In: Xia W, Zhang Y, eds. Primate Research and Conservation. Beijing: China Forestry Publishing House, 1995. 150–156
- 16 Sayers K, Norconk M. Himalayan *Semnopithecus entellus* at Langtang National Park, Nepal: Diet, activity patterns, and resources. *Int J Primatol*, 2008, 29: 509–530
- 17 Nakagawa N. Bioenergetics of Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) on Kinkazan Island during winter. *Primates*, 1989, 30: 441–460
- 18 Mènard N, Vallet D. Behavioral responses of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) to variations in environmental conditions in Algeria. *Am J Primatol*, 1997, 43: 285–304
- 19 Ding W, Zhao Q K. *Rhinopithecus bieti* at Tacheng, Yunnan: Diet and daytime activities. *Int J Primatol*, 2004, 25: 583–598
- 20 Guo S, Li B, Watanabe K. Diet and activity budget of *Rhinopithecus roxellana* in the Qinling Mountains, China. *Primates*, 2007, 48: 268–276
- 21 Struhsaker T T. Ecology of an African Rain Forest: Logging in Kibale and the Conflict between Conservation and Exploitation. Gainesville: University of Florida Press, 1997
- 22 Ganas J, Robbins M M. Ranging behavior of the mountain gorillas (*Gorilla beringei beringei*) in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda: A test of the ecological constraints model. *Behav Ecol Sociobiol*, 2005, 58: 277–288
- 23 Lee R J. The impact of hunting and habitat disturbance on the population dynamics and behavioral ecology of the crested black macaque (*Macaca nigra*). Doctor Dissertation. Eugene: University of Oregon, 1997
- 24 Li Y, Liao M, Yu J, et al. Effects of annual change in group size, human disturbances and weather on daily travel distance of a group of Sichuan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*) in Shennongjia Nature Reserve, China. *Biodivers Sci*, 2005, 13: 432–438
- 25 Li Z, Rogers M E. Habitat quality and range use of white headed langurs in Fusui, China. *Folia Primatol*, 2005, 76: 185–195
- 26 O'Brien T G, Kinnaird M F. Behavior, diet, and movements of the Sulawesi crested black macaque. *Int J Primatol*, 1997, 18: 321–351
- 27 Singh M, Kumara H N, Ananda Kumar M, et al. Behavioral responses of lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) to a changing habitat in a tropical rain forest fragment in Western Ghats, India. *Folia Primatol*, 2001, 72: 278–291
- 28 Wiczowski J. Examination of increased annual range of a Tana mangabey (*Cercocebus galeritus*) group. *Am J Phys Anthropol*, 2005, 128: 381–388.
- 29 Xiang Z F, Huo S, Wang L, et al. Distribution, status and conservation strategies of the black-and-white snub-nosed monkey *Rhinopithecus bieti* in Tibet. *Oryx*, 2007, 41: 525–531
- 30 Long Y C, Kirkpatrick R C, Zhong T, et al. Report on the distribution, population, and ecology of the Yunnan snub-nosed monkey *Rhinopithecus bieti*. *Primates*, 1994, 35: 241–250
- 31 Long Y, Wu R. Population, home range, conservation status of the Yunnan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus bieti*). Abstracts of the China Fusui International Primatological Symposium, 2006, 10–11
- 32 IUCN 2012. IUCN red list of threatened species, version 2012.1[2012-09-25]. <http://www.iucnredlist.org>
- 33 Xiang Z F, Huo S, Xiao W, et al. Diet and feeding behavior of *Rhinopithecus bieti* at Xiaochangdu, Tibet: Adaptations to a marginal environment. *Am J Primatol*, 2007, 69: 1141–1158
- 34 Xiang Z F, Huo S, Xiao W. Habitat selection of black-and-white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) in Tibet: Implications for species conservation. *Am J Primatol*, 2011, 73: 347–355

- 35 Zhang B K. Seasonal distribution in China. *Acta Geogr Sin*, 1934, 1: 1–18
- 36 Marsh C W. Ranging behaviour and its relation to diet selection in Tana River red colobus (*Colobus badius rufomitatus*). *J Zool (Lond)*, 1981, 195: 473–492
- 37 Kirkpatrick R C. Ecology and behavior of the Yunnan Snub-nosed langur (*Rhinopithecus bieti*, Colobinae). Doctor Dissertation. Oakland: University of California, 1996
- 38 Xiang Z F, Huo S, Xiao W, et al. Terrestrial behavior and forest strata use in a group of black-and-white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) at Xiaochangdu, Tibet. *Curr Zool*, 2009, 55: 180–187
- 39 Chapman C A, Chapman L J. Dietary variability in primate populations. *Primates*, 1990, 31: 121–128
- 40 Oates J F. Food distribution and foraging behavior. In: Smuts B B, Cheney D L, Seyfarth R M, eds. *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press, 1987. 197–209
- 41 Kay R N B, Davies A G. Digestive physiology. In: Davies A G, Oates J F, eds. *Colobine Monkeys: Their Ecology, Behaviour, and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 229–250
- 42 Chivers D J. Functional anatomy of the gastrointestinal tract. In: Davies A G, Oates J F, eds. *Colobine Monkeys: Their Ecology, Behaviour, and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 205–227
- 43 Kirkpatrick R C, Long Y C, Zhong T, et al. Social organization and range use in the Yunnan snub-nosed monkey *Rhinopithecus bieti*. *Int J Primatol*, 1998, 19: 13–51
- 44 Grueter C C, Li D Y, van Schaik C P, et al. Ranging of *Rhinopithecus bieti* in the Samage Forest, China. I. Characteristics of range use. *Int J Primatol*, 2008, 29: 1121–1145
- 45 Ren B P, Li M, Long Y C, et al. Influence of day length, ambient temperature, and seasonality on daily travel distance in the Yunnan snub-nosed monkey at Jinsichang, Yunnan, China. *Am J Primatol*, 2009, 71: 233–241
- 46 Liu Z H, Ding W, Grueter C C. Seasonal variation in ranging patterns of Yunnan snub-nosed monkeys *Rhinopithecus bieti* at Mt. Fuhe, China. *Acta Zool Sin*, 50: 691–696
- 47 Huo S. Diet and habitat use of *Rhinopithecus bieti* at Mt Longma, Yunnan, and phylogeny of the family Viverridae in China. Doctor Dissertation. Kunming: Chinese Academy of Sciences, Kunming Institute of Zoology, 2005
- 48 Li B, Chen C, Ji W, et al. Seasonal home range changes of the Sichuan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*) in the Qinling Mountains of China. *Folia Primatol*, 2000, 71: 375–386
- 49 Tan C L, Guo S, Li B. Population structure and ranging patterns of *Rhinopithecus roxellana* in Zhouzhi National Nature Reserve, Shaanxi, China. *Int J Primatol*, 2007, 28: 577–591
- 50 Su Y J, Ren R M, Yan K H, et al. Preliminary survey of the home range and range behavior of golden monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) in Shengnongjia National Natural Reserve, Hubei, China. In: Jablonski N G, ed. *The Natural History of the Doucs and Snub-Nosed Monkeys*. Singapore: World Scientific Press, 1998. 255–277
- 51 向左甫, 禹洋, 杨鹏, 等. 旗舰物种生态旅游有利于自然保护吗? *科学通报*, 2011, 56: 1784–1789
- 52 Li Y K, Jiang Z G, Li C W, et al. Effects of seasonal folivory and frugivory on ranging patterns in *Rhinopithecus roxellana*. *Int J Primatol*, 2010, 31: 609–626
- 53 Li Y. The seasonal daily travel in a group of Sichuan snub-nosed monkey (*Pygathrix roxellana*) in Shennongjia Nature Reserve, China. *Primates*, 2004, 43: 271–276
- 54 Strier K B. *Food, Foraging and Females: Primates Behavioural Ecology*. Boston: Allyn and Bacon, 2003
- 55 Li Y. The effect of forest clear-cutting on habitat use in Sichuan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*) in Shennongjia Nature Reserve, China. *Primates*, 2004, 45: 69–72
- 56 Olupot W, Chapman C A, Brown C H, et al. Mangabey (*Cercocebus albigena*) population density, group size, and ranging: A 20 year comparison. *Am J Primatol*, 1994, 32: 197–205
- 57 Butynski T M. Comparative ecology of blue monkeys (*Cercopithecus mitis*) in high- and low-density subpopulation. *Ecol Monogr*, 1990, 60: 1–26
- 58 Altmann S A. Baboons, space, time, and energy. *Am Zool*, 1974, 14: 221–248
- 59 Chapman C A, Wrangham R W, Chapman L J. Ecological constraints on group size: An analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behav Ecol Sociobiol*, 1995, 36: 59–70
- 60 Janson C H, Goldsmith M L. Predicting group size in primates: Foraging costs and predation risks. *Behav Ecol*, 1995, 6: 326–336
- 61 Gillespie T R, Chapman C A. Determinants of group size in the red colobus monkey (*Procolobus badius*): An evaluation of the generality of the ecological-constraints model. *Behav Ecol Sociobiol*, 2001, 50: 329–338
- 62 Bishop N H. Himalayan langurs: Temperate colobines. *J Hum Evol*, 1979, 8: 251–281
- 63 Takasaki H. Troop size, habitat quality, and home range area in Japanese macaques. *Behav Ecol Sociobiol*, 1981, 9: 277–281