

白头叶猴两性新群形成的两种方式

陈晓露^{1,2,3#} 刘银树^{1,2,3#} 易柏君^{1,2,3} 周岐海^{1,2,3} 刘若爽^{1,2,3} 范鹏来^{1,2,3*}

(1 珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室, 广西师范大学, 桂林 541006) (2 广西珍稀濒危动物生态学重点实验室, 广西师范大学, 桂林 541006) (3 崇左白头叶猴野外科学观测研究站, 广西师范大学, 桂林 541006)

摘要: 白头叶猴 (*Trachypithecus leucocephalus*) 是我国特有的非人灵长类动物, 栖息在广西西南部的喀斯特石山森林中, 具有一雄多雌的两性群和全雄群两种基本社会组织, 其两性群的形成过程一直缺乏关注和研究。本研究基于长期的野外观察, 记录了白头叶猴雄性取代后形成两性新群的详细过程, 发现白头叶猴雄性接管后, 由于雌性选择而形成两种不同的成群方式。其一是雄性接管后雌性分散, 一个群被分散成两个群。在这种方式中, 携带婴幼儿猴的大多数雌性会选择与被接管的雄性继续生活, 从而有效避免杀婴。在栖息地受限的情况下, 群体一分为二, 分别占据前猴群的家域, 这可能是白头叶猴适应栖息环境不足的行为策略。另一种情况是雄性接管后雌性不分散。这种方式表明, 雄性白头叶猴的身体质量是雌性选择的重要原因, 即使存在被杀婴的风险, 雌性还是倾向选择更强壮的雄性。研究表明, 雌性避免被杀婴和选择更强壮的雄性作为两种共存的方式驱动白头叶猴形成新的两性群, 强调雌性选择在白头叶猴形成新的两性群时发挥的重要作用。本研究为进一步理解白头叶猴的社会体系提供了新的视角。

关键词: 白头叶猴; 雄性竞争; 雌性选择; 群体形成

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2025)04-0485-07

Two ways of new bisexual group formation in the white-headed langur

CHEN Xiaolu^{1,2,3#}, LIU Yinshu^{1,2,3#}, YI Bojun^{1,2,3}, ZHOU Qihai^{1,2,3}, LIU Ruoshuang^{1,2,3}, FAN Penglai^{1,2,3*}

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

(2 Guangxi Key Laboratory of Rare and Endangered Animal Ecology, Guangxi Normal University, Guilin 541006, China)

(3 Chongzuo White-Headed Langur Field Scientific Observation Research Station, Guangxi Normal University, Guilin 541006, China)

Abstract: White-headed langurs (*Trachypithecus leucocephalus*) are endemic to China and inhabit the karst hill forests in the southwestern region of Guangxi. They exhibit two fundamental social organizations: one-male multi-female bisexual group and all-male group. However, the formation of bisexual groups has been insufficiently explored. Based on a long-period field observation, this study meticulously documented the male takeover process in white-headed langur and identifies two distinct shaped by female choice following male takeover. The first path involves female dispersal, leading to the splitting of a single group into two groups. Specifically, females with younger infants chose to stay with the displaced male, thereby reducing the risk of infanticide. In habitats with limited availability, two new groups took over the former group's home range, which may represent a behavioral adaptation strategy for white-headed langurs. The second path is that females didn't disperse after the male takeover. This way suggested that body mass of male white-headed langurs is an important factor in female choice. Despite the threat of infanticide, females selected the stronger male. The study revealed that the avoidance of infanticide and the preference for stronger male by females are pivotal driver force in the formation of new bisexual groups, emphasizing the critical influence of female choice. This research offers new insights into the social systems of white-headed langurs.

基金项目: 广西自然科学基金重点项目 (2022GXNSFDA08004); 国家自然科学基金 (32470497, 32170492, 31900335); 广西科技基地和人才专项 (桂科 23026190)

作者简介: 陈晓露 (2000-), 女, 硕士研究生, 主要从事灵长类行为生态学研究。E-mail: 2028129202@qq.com;

刘银树 (2000-), 男, 硕士研究生, 主要从事灵长类行为生态学研究。E-mail: 1718119773@qq.com. # 共同第一作者

收稿日期: 2024-07-31; **接受日期:** 2024-11-26

* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: fanpl@mailbox.gxnu.edu.cn; fanpl_monkey@126.com

Key words: White-headed langur; Male-male competition; Female choice; Group formation

非人灵长类动物的社会系统丰富多样, 社会系统包含社会结构、社会组织、配偶体制和育幼方式4个组成部分 (Kappeler, 2019)。社会结构是属于同一社会单位的个体之间反复互动所产生的社会关系的内容、质量和模式 (Balasubramaniam *et al.*, 2021)。社会组织是指一个社会单元的组成和规模, 包含3个基本的类型: 独居、配对生活和成大群。群居的灵长类还可以被细分为单雄性群体 (包括一雄一雌和一雄多雌) 和多雄性群体 (多雄多雌)。群体是可以经历生长、分裂、合并、消亡的受动态影响的实体 (Lefebvre *et al.*, 2003), 开展非人灵长类社会动态研究一直受到广泛关注 (Lee, 2022; Roatti *et al.*, 2023)。

在非人灵长类动物群体中雄性更替时常发生。单雄性繁殖群体比多雄性群体更容易遭到雄性替代 (Fedigan and Jack, 2011; Teichroeb and Jack, 2017)。当群体中雌性数量很大时往往会增加对群外雄性的吸引力, 从而提升雄性替代发生的风险 (Beehner and Bergman, 2008; Teichroeb and Jack, 2017)。同时, 新雄性在接管一个繁殖群体后往往会攻击并杀死原雄性的幼仔, 从而缩短育幼雌性的繁殖周期。雄性取代和杀婴广泛存在于以一雄多雌为基本社会组织的物种中 (川金丝猴 *Rhinopithecus roxellana*: Yao *et al.*, 2016; 滇金丝猴 *R. bieti*: Zhu *et al.*, 2016; 花斑疣猴 *Colobus vellerosus*: Teichroeb and Sicotte, 2008)。另一方面, 雌性选择和扩散为形成新群体创造了机会, 成年雄性可以吸引扩散雌性组成新群, 并成为新群体的雄性首领 (Qi *et al.*, 2009; Teichroeb and Jack, 2017; 田军东和路纪琪, 2020)。在群居动物中, 不可逆转的分裂是群体增殖和分散的常见模式 (Sueur *et al.*, 2011)。引起群体分裂的因素包括雌性资源竞争 (Teichroeb *et al.*, 2009)、环境胁迫、雄性攻击 (Dittus, 1988) 和人为干扰 (Teichroeb and Jack, 2017)。另外, 社会关系也能够直接影响群体裂变的概率 (Sueur *et al.*, 2011)。

取代、等级反转、继承、补缺和分群是发生在非人灵长类群体中的5种不同的雄性更替形式 (田军东和路纪琪, 2020), 雄性更替引起群体动态变化。取代是指在具有一雄多雌繁殖群体的哺乳

动物物种中, 群外成年雄性进入一个既定的群体并强行驱逐原驻成年雄性, 接管该繁殖群体, 成为该群体新雄性的过程 (Fang *et al.*, 2018)。取代是形成新群体最典型的一种形式, 在托马斯叶猴 (*Presbytis thomasi*) 新群体形成中占20%左右 (Steenbeek *et al.*, 1999)。在多雄多雌群体中, 从属雄性可以挑战当前 α -雄性, 导致地位逆转, 被称为等级反转。继承是原处于主导地位的成年雄性死亡或消失后, 从属雄性上升成为 α -雄性。补缺是常驻雄性死亡、消失或分散后, 群体外的成年雄性进入并接管该群体形成新群的一种形式。分群是一个群体分裂成两个或多个姐妹群体, 并产生至少一个新的雄性首领 (田军东和路纪琪, 2020)。雄性更替形成新的繁殖群体, 促进基因流动 (Teichroeb and Jack, 2017; 田军东和路纪琪, 2020)。

白头叶猴 (*Trachypithecus leucocephalus*) 是我国特有的灵长类动物, 生活在广西西南部的喀斯特石山中 (Fan *et al.*, 2024)。当前, 白头叶猴种群数量约1400多只, 分布在7个孤立的区域 (Tang *et al.*, 2023; 周岐海, 未发表数据)。近年来, 由于砍伐和农耕地的开垦导致白头叶猴栖息地严重破碎化, 栖息地面积缩小了近80% (Wang *et al.*, 2017; Wang *et al.*, 2019; 段晓敏等, 2020)。白头叶猴主要以叶子为食, 偏好取食嫩叶, 在旱季嫩叶可用性较低或生境破碎化严重时, 它们会增加采食种类 (Li and Rogers, 2006; Li *et al.*, 2016; 周岐海和黄乘明, 2021), 通过调整肠道微生物的多样性和组成应对食物资源的变化 (Lai *et al.*, 2023)。白头叶猴最常见的群体为一雄多雌两性群, 包含一只成年雄性、多只成年雌性及其后代。两性群的家域范围为14.5~33.8 hm², 其核心家域占17.8%~53.4% (Zhou *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2016; Huang *et al.*, 2017)。成年雄性、亚成年雄性组成全雄群, 部分雄性单独生活成为独居雄性 (Jin *et al.*, 2009), 这些成年雄性个体择机挑战两性群中的成年雄性, 成功者获得繁殖的机会 (Yin *et al.*, 2013)。然而, 白头叶猴如何形成稳定的两性新群, 雄性竞争和雌性选择在两性群形成过程中发挥的作用一直不清楚。本文记录了白头叶猴雄性取代后两性新群形成的详细过程, 讨论了白头叶猴形

成两性新群的两种方式及潜在的影响因素,为进一步理解白头叶猴社会体系的两性群体形成提供新的视角。

1 研究方法

1.1 研究地点和对象

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(东经 $107^{\circ}22'$ ~ $107^{\circ}42'$,北纬 $22^{\circ}24'$ ~ $22^{\circ}46'$)。该地区属于北半球热带季风气候,夏季高温多雨,冬季干旱少雨,年平均降雨量1200 mm,年平均气温约为 21.6°C (Yang *et al.*, 2022)。保护区是以石灰岩丘陵为主的峰丛洼地喀斯特地貌,海拔为400~600 m(周岐海等, 2010)。研究区域的山谷种植了大量甘蔗,导致栖息地严重破碎化(何雪李等, 2021)。

本研究以已经习惯化的白头叶猴生态公园群和植物园群为研究对象。研究期间,生态公园群(STGY)由27只个体组成,包括成年雄性1只,成年雌性14只,青少年猴7只,婴幼儿猴5只。植物园群(ZWY)由34只个体组成,包括1只成年雄性,13只成年雌性,11只青少年猴,9只婴幼儿猴。将白头叶猴按照年龄和性别划分为:成年雄性(≥ 5 岁),成年雌性(≥ 5 岁),亚成体或青少年猴(1.5~5岁),婴幼儿猴(< 1.5 岁)(Fan *et al.*, 2022)。

1.2 数据收集

2022年12月25日至2023年5月12日,对生态公园猴群进行行为观察和数据收集。2023年6月6日至2023年8月28日,对植物园猴群进行行为观察和数据收集。根据气候差异分为旱季(10月至翌年3月)和雨季(4—9月),旱季每天06:00—19:00,雨季每天05:30—20:00进行观察。在观察前一天确定猴群夜宿地位置并在猴群离开夜宿地前到达观测点,接下来一天时间的观察从猴群离开夜宿地时开始,到它们再次进入夜宿地时结束。研究以猴群中的成年雄性为焦点,采用全事件取样法和野外动物笔记法进行跟踪观察(Altmann, 1974),记录雄性取代后雌性的留居及新成年雄性和原成年雄性的行为。包括成年雄性间的冲突行为、婴幼儿猴的出生时间、雄性杀婴以及雌性迁移数据。

2 结果

研究期间,记录到生态公园猴群雄性取代后

形成2个两性新群的过程和植物园猴群经过3次取代后形成两性新群的过程。

2.1 生态公园群案例(案例1)

2022年12月25日,1只新成年雄性挑战生态公园群的原主雄,4只成年雌性、7只青少年猴和4只婴幼儿猴跟随原主雄离开猴群,成为生态公园旧群(图1)。当天晚上,剩余10只成年雌性和1只出生2个月大的婴幼儿猴与新成年雄性组成生态公园新群,在夜宿地A附近的灌木丛中过夜。次日清晨,听到婴幼儿猴的尖叫声,猴群在天亮前离开夜宿地。

2023年1月7日早晨,再次听到打斗声和婴幼儿猴的尖叫声。5 d后,生态公园新群中唯一的婴幼儿猴消失,当天原主雄出现在夜宿地A附近。

2023年2月17日下午,原主雄带领猴群回到夜宿地A,生态公园新群转移到夜宿地B。当新成年雄性发出一声长距离叫声后,在夜宿地B下方的独猴立即向原主雄位置跑去,并与原主雄发生肢体冲突。次日上午,原主雄与1只独猴发生肢体冲突,新成年雄性保持警惕向冲突方向移动,30 min后离开。

2023年2月19日,生态公园旧群未宿在夜宿地A,反而新群留居于夜宿地A。

2023年3月9日早晨,原主雄发出长距离叫声,附近猴群进行回应。下午,1只独猴在夜宿地B下方觅食,原主雄紧盯独猴并发出长距离叫声。90 min后,新成年雄性奔跑跳跃并发出长距离叫声,独猴在距离新成年雄性37 m处望向新成年雄性。当晚,生态公园旧群和新群分别住在夜宿地A和夜宿地B。

2023年3月13日,新成年雄性和原主雄交替发出长距离叫声相互示警。3月18日新成年雄性和原主雄再次发出长距离叫声相互示警,当天在生态公园新群中记录到1只婴幼儿猴出生。傍晚,观察到该群内个体相互追逐,并伴随着婴幼儿猴的尖叫声。

2023年3月19日夜间,1只雄猴闯入夜宿地B,新成年雄性发出长距离叫声吓退雄猴。第二天下午,1只独猴出现在两夜宿地中间山脊,新成年雄性龇牙将其驱赶离开。

2023年4月1日早晨,新群中婴幼儿猴已消失,新成年雄性与原主雄第三次发出长距离叫声相互示警。

2023年4月13日,1只独猴闯入过夜地,新成

年雄性和原主雄静静观察，独猴离开后新成年雄性紧盯原主雄并对其龇牙。

2023年4月23日，新成年雄性和原主雄又一次发出长距离叫声相互示警。

2023年5月12日下午，新成年雄性和原主雄在山脊相遇后发生肢体冲突并伴随鸣叫示警。在研究期间，生态公园旧群的4只婴幼儿猴中有1只1岁多的婴幼儿猴死亡(原因未知)。经过一段时间的冲突，两个猴群各占据原有家域的一半生存繁衍。

2.2 植物园群案例(案例2)

2023年6月7日下午，新成年雄性刀疤哥(DBG)成功入侵植物园群。原主雄带领7只青少年猴离开猴群(图1)，夜宿在桉树林中。其余13只雌性、4只青少年猴和9只婴幼儿猴与刀疤哥在植物园夜宿点过夜。次日，刀疤哥依然在植物园夜宿点过夜，但群内5只带婴幼儿猴的雌性居住在另一夜宿点。原主雄与7只青少年猴仍住在桉树林中。

2023年6月13日，刀疤哥开始攻击1只婴幼儿猴，母猴反应激烈，冲到刀疤哥旁边并对其龇牙，

被攻击的婴幼儿猴鲜血直流，但仍能正常行动。次日，刀疤哥继续攻击另1只婴幼儿猴，使其从崖壁掉到下方树丛中。

2023年6月16日下午，刀疤哥攻击群内的1只婴幼儿猴，猴群乱作一团，婴幼儿猴被新成年雄性从崖壁推到下方树丛中，婴幼儿猴身上有血渍。次日婴幼儿猴在猴群中消失。

2023年6月28日下午，刀疤哥与原主雄在植物园内发生肢体冲突，原主雄带领青少年猴返回植物园的夜宿点，并将刀疤哥驱赶出猴群。次日，刀疤哥消失，原主雄成功返回猴群。第三天刀疤哥再次回到猴群中，原主雄离开。

2023年7月14日晚上，刀疤哥与部分没有婴幼儿猴的雌性住在植物园内，带婴幼儿猴的雌性住在附近的桉树林中。

2023年7月20日，另1只成年雄性小帅(XS)成功入侵，下午已有雌猴为其理毛，刀疤哥消失。

2023年7月31日，2只婴幼儿猴受伤。2 d后，受伤婴幼儿猴消失。

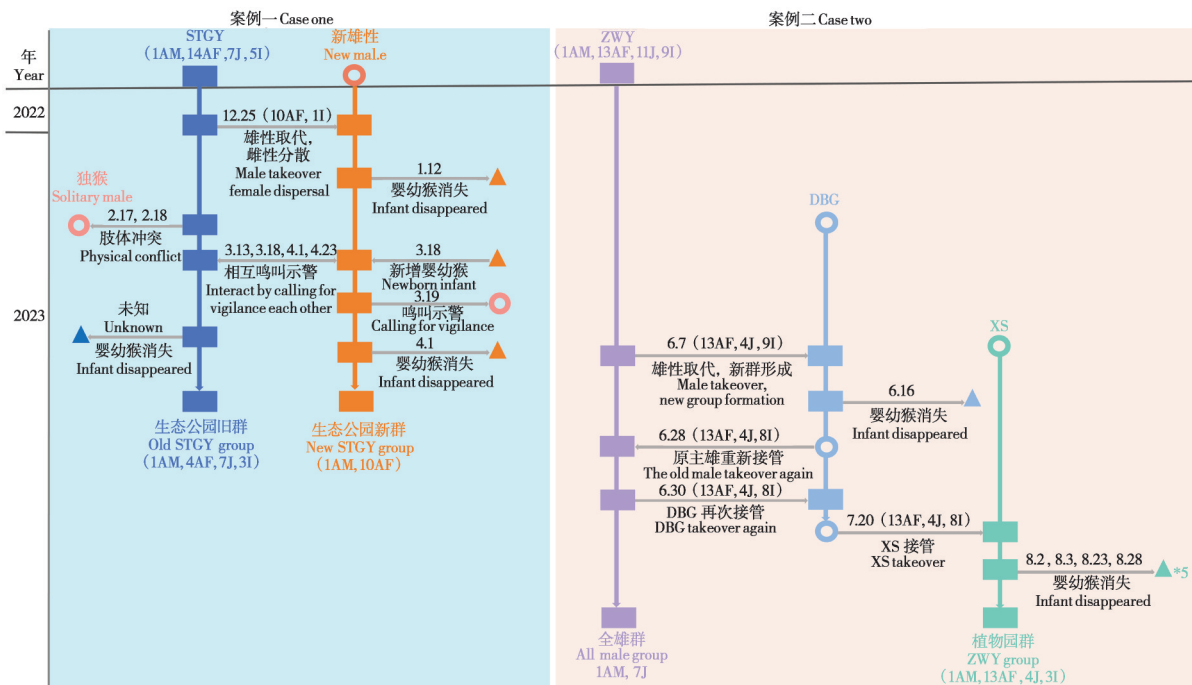


图1 两猴群雄性接管后两性新群形成过程中关键事件及时间。□表示猴群；●表示成年雄性个体(对于不能分辨个体的群外雄性和婴幼儿猴使用相同的颜色和形状表示)；▲表示婴幼儿猴，数量为婴幼儿猴个数；不同颜色共同表示不同群体或个体；AM：成年雄性，AF：成年雌性，J：青少年猴，I：婴幼儿猴。DBG：成年雄性刀疤哥；XS：成年雄性小帅

Fig. 1 Key events and timeline of the formation of new bisexual groups following the male takeover in the two groups. □ Represents group; ● Represents adult male individual (For individuals that are indistinguishable, such as extragroup males and infants, we employ identical color and shape markers to denote them); ▲ Represents the infants, with the number representing the count of disappeared infants; different colors and represent different groups or individuals; AM: Adult male, AF: Adult female, J: Juvenile individuals, I: Infant individuals. DBG: Adult male Daobage; XS: Adult male Xiaoshuai

2023年8月3日、23日和28日3只婴幼儿陆续消失。此后,小帅作为植物园群内唯一成年雄性组建形成两性群,群内包含13只成年雌性、4只青少年猴及3只婴幼儿。

3 讨论

本研究首次详细报道了白头叶猴雄性竞争、雌性选择形成两性新群的两种方式。案例1中,由于雌性选择不同,使原本的猴群一分为二,形成两个新的群。5只带有婴幼儿的雌性中有4只选择带婴幼儿跟随原主雄,有效地避免了雄性取代后的杀婴。婴猴的存活在很大程度上取决于雌性的扩散决定(Zhao *et al.*, 2011)。“竞争性雌性选择模型”认为,雌性选择是为了最大限度地提高繁殖成功率,提高自身的适合度(Zhao *et al.*, 2008)。这种策略也存在于花斑疣猴(Sicotte *et al.*, 2017)、托马斯叶猴(Sterck, 1997)等非人灵长类动物中。新主雄上任约3个月后出生的婴猴依然被杀死,表明雄性白头叶猴存在很强的认知能力(Zhao *et al.*, 2011)。在两猴群稳定之前,群外雄性时常进入两猴群家域,并与两主雄发生冲突,这可能是对在位雄性实力的一种试探。案例2中,植物园猴群的原主雄被取代后,所有雌性均留在出生群与新成年雄性居住在一起,形成新的一雄多雌两性群。成年雄性经过长时间反复激烈的冲突后,由第二只挑战的雄性个体接管了猴群,雌性没有扩散,群内9只婴幼儿中的6只被新主雄杀死。植物园群中所有雌性选择留在新成年雄性群体,尽管面临极大的杀婴风险,但由于上一任主雄已经在位4年以上,新雄性活力更强,雌性更偏向于选择能力更强的雄性个体(Keddy, 1986)。高质量的雄性不仅可以更有效地保护后代,捍卫更大更优质的资源,还能够为后代提供更优质的基因(Sicotte *et al.*, 2017)。因此,白头叶猴雄性的身体质量也是雌性选择的原因之一。

在大多数一雄多雌社会的非人灵长类动物中,雄性竞争和雌性选择并存,共同决定两性群体的形成。高等级的雄性滇金丝猴更容易取代低等级的雄性(Zhu *et al.*, 2016)。雄性打斗能力是其身体状况的重要指标,因此雌性通常选择能力更强,与本研究观察结果一致。在取代过程中,雌性选择是决定接管是否成功的主要因素,在某些情况

下即使雄性赢得战斗,但是仍然会失去雌性后宫(Fang *et al.*, 2018)。例如被击败的阿拉伯狒狒(*Papio hamadryas*)雄性首领没有为获得雌性而战斗,但在发生接管两周后雌性依然选择跟随被击败的雄性首领(Larissa, 2000)。研究发现,白头叶猴雌性选择可能是避免杀婴的一种策略,育有婴幼儿的雌性在新成年雄性接管后最初会选择跟随原主雄,但当婴幼儿断奶后雌性会选择新雄性共同繁殖(Zhao *et al.*, 2011; Yin *et al.*, 2013)。当群体较大且面临雌性营养需求变化和优质资源有限的情况下,滇金丝猴猴群会分群,这种群体分裂与白头叶猴由于雄性接管导致的分裂不同,是一种可逆的群体分裂,表明资源竞争和环境因素是诱发群体分裂的因素之一(Ren *et al.*, 2012)。

研究发现,白头叶猴群在被接管后,原来的群体分裂成两个群,但两个猴群仍占据原有家域。白头叶猴经常以崖壁作为过夜场所,因此崖壁夜宿地数量和可用性是制约白头叶猴扩散和迁移的一个重要原因(Huang *et al.*, 2008; Zhou *et al.*, 2011)。生态公园猴群在分裂前家域内内涵两个优质的夜宿地,分裂后两猴群各占其一,这也是两群猴仍能共同占据原有家域的原因之一。另一方面,2011—2022年10年间,白头叶猴种群增加,栖息地丧失和隔离导致种群密度指数增加了50%,岷盆片区的九重山种群密度指数达到了32.9只/km²(Tang *et al.*, 2023)。这可能是由于生存空间限制猴群无法向其他区域迁移扩散,最终留在该区域并共享家域。在生境破碎化较为严重的区域,白头叶猴的家域范围往往较小,这是灵长类动物应对栖息地破碎化的一种策略(Li and Rogers, 2005; Zhou *et al.*, 2011)。由于栖息地的限制,导致猴群无法向别处扩散而出现家域共享,家域共享的群体往往会在前期出现一定程度的家域重叠,并时常伴有冲突行为。例如灰肢猕猴(*Macaca maura*)群体中,分裂后的两个亚群在不同时期家域重叠程度不同,并且两个亚群时常出现冲突;当后期家域重叠面积缩小时,两个猴群之间不再发生冲突(Okamoto and Matsumura, 2001)。甘蔗是崇左地区十分重要的经济作物,大量的甘蔗种植使得保护区被农耕地高度分割,这可能也是造成分裂后猴群无法向别处扩散的原因之一(Huang *et al.*, 2002; Li and Rogers, 2005; Tang *et al.*, 2023)。栖息

地破碎化导致适宜生境减少,这不仅影响着白头叶猴的迁移和扩散,也在一定程度上影响了其建群 (Huang *et al.*, 2002; 黄万辉和潘文石, 2010; 周岐海和黄乘明, 2021)。我们呼吁应进一步恢复白头叶猴的栖息地,在适当位置设立更多的生态廊道促进猴群扩散,同时加强科学研究和保护,促进白头叶猴种群增长。

本研究首次报道了白头叶猴形成两性新群的两种方式。避免杀婴和选择更强壮的雄性为白头叶猴形成新群的驱动因素,强调雌性选择在形成新群时发挥的重要作用。栖息地竞争导致白头叶猴家域面积缩小,进一步限制了白头叶猴的扩散。本研究为理解一雄多雌非人灵长类的社会形成提供了新的视角。未来,应加强白头叶猴形成新群体前后群内个体之前的相互关系和行为策略研究。

参考文献:

- Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods [J]. *Behaviour*, **49** (3): 227–267.
- Balasubramaniam K N, Beisner B A, McCowan B, Bloomsmit M A. 2021. Female social structure influences, and is influenced by, male introduction and integration success among captive rhesus macaques (*Macaca mulatta*) [J]. *Behaviour*, **158** (11): 1007–1042.
- Bechner J C, Bergman T J. 2008. Infant mortality following male takeovers in wild geladas [J]. *American Journal of Primatology*, **70** (12): 1152–1159.
- Dittus W P J. 1988. Group fission among wild toque macaques as a consequence of female resource competition and environmental stress [J]. *Animal Behaviour*, **36** (6): 1626–1645.
- Duan X M, Liu J, Lin J Z, Li J Q, Zhou Q H. 2020. Preliminary investigation on mammals and birds using infrared cameras in Chongzuo White-Headed Langur Nature Reserve, Guangxi [J]. *Acta Theriologica Sinica*, **40** (4): 380–389. (in Chinese)
- Fan P L, Lawes M J, Liu R S, Zhou Q H. 2024. Hope for limestone langurs' conservation [J]. *Science*, **384** (6698). DOI: 10.1126/science.ado6810.
- Fan P L, Li J X, Yang L T, Sun T, Wu S J, Grueter C C, Huang C M, Zhou Q H, Li M. 2022. Vocal repertoire of the critically endangered white-headed langur (*Trachypithecus leucocephalus*): call types, acoustic structures, and related social-ecological contexts [J]. *Zoological Research*, **43** (5): 875–879.
- Fang G, Chen J, Pan R L, Qi X G, Li B G. 2018. Female choice impacts resident male takeover in golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) [J]. *Zoological Research*, **39** (4): 266–271.
- Fedigan L M, Jack K M. 2011. Two girls for every boy: the effects of group size and composition on the reproductive success of male and female white-faced capuchins [J]. *American Journal of Physiological Anthropology*, **144** (2): 317–326.
- He X L, Lu S Y, Huang Z H, Li Y B. 2021. Habitat selection and use of a group of white-headed langurs (*Trachypithecus leucocephalus*) in Fusui, Guangxi, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, **41** (21): 8664–8672. (in Chinese)
- Huang C M, Wei F B, Li M, Quan G Q, Li H H. 2002. Current status and conservation of white-headed langur (*Trachypithecus leucocephalus*) in China [J]. *Biological Conservation*, **104**: 221–225.
- Huang C M, Li Y B, Zhou Q H, Feng Y X, Chen Z, Yu H, Wu Z J. 2008. Karst habitat fragmentation and the conservation of the white-headed langur (*Trachypithecus leucocephalus*) in China [J]. *Primate Conservation*, **23** (1): 133–139.
- Huang W H, Pan W S. 2010. Habitat characteristics of *Presbytis leucocephalus* in Guangxi Zhuang Autonomous Region [J]. *Acta Ecologica Sinica*, **29** (3): 605–610. (in Chinese)
- Huang Z H, Yuan P S, Huang H L, Tang X P, Xu W J, Huang C M, Zhou Q H. 2017. Effect of habitat fragmentation on ranging behavior of white-headed langurs in limestone forests in Southwest China [J]. *Primates*, **58** (3): 423–434.
- Jin T, Wang D Z, Zhao Q, Yin L J, Qin D G, Ran W Z, Pan W S. 2009. Social organization of white-headed langurs (*Trachypithecus leucocephalus*) in the Nongguan Karst Hills, Guangxi, China [J]. *American Journal of Primatology*, **71** (3): 206–213.
- Kappeler P M. 2019. A framework for studying social complexity [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **73** (1): 13–26.
- Keddy A C. 1986. Female mate choice in vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops sabaeus*) [J]. *American Journal of Primatology*, **10** (2): 125–134.
- Lai Y, Chen Y Q, Zheng J J, Liu Z, Nong D P, Liang J P, Li Y B, Huang Z H. 2023. Gut microbiota of white-headed black langurs (*Trachypithecus leucocephalus*) in responses to habitat fragmentation [J]. *Frontiers in Microbiology*, **14**. DOI: 10.3389/fmicb.2023.1126257.
- Larissa S. 2000. Two takeovers in wild hamadryas baboons [J]. *Folia Primatol*, **71** (3): 169–172.
- Lee P C, Strier K B. 2015. 'Complexities of Understanding Female Dispersal in Primates.' *Dispersing Primate Females: Life History and Social Strategies in Male-Philopatric Species* [M]. Springer, Tokyo, 215–230.
- Lefebvre D, Ménard N, Pierre J S. 2003. Modelling the influence of demographic parameters on group structure in social species with dispersal asymmetry and group fission [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **53** (6): 402–410.
- Li D Y, Yuan P S, Krzton A, Huang C M, Zhou Q H. 2016. Dietary adaptation of white-headed langurs in a fragmented limestone habitat [J]. *Mammalia*, **80** (2): 153–162.
- Li Z Y, Rogers M E. 2005. Habitat quality and range use of white-headed langurs in Fusui, China [J]. *Folia Primatologica*, **76** (4): 185–195.
- Li Z Y, Rogers M E. 2006. Food items consumed by white-headed langurs in Fusui, China [J]. *International Journal of Primatology*, **27** (6): 1551–1567.

- Okamoto K, Matsumura S. 2001. Group fission in moor macaques (*Macaca maurus*) [J]. *International Journal of Primatology*, **22** (3): 481–493.
- Qi X G, Li B G, Garber P A, Ji W H, Watanabe K. 2009. Social dynamics of the golden snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*): female transfer and one-male unit succession [J]. *American Journal of Primatology*, **71** (8): 670–679.
- Opie C, Atkinson Q D, Shultz S. 2012. The evolutionary history of primate mating systems [J]. *Communicative & Integrative Biology*, **5** (5): 458–461.
- Ren B P, Li D Y, Garber P A, Li M. 2012. Fission-fusion behavior in Yunnan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) in Yunnan, China [J]. *International Journal of Primatology*, **33** (5): 1096–1109.
- Roatti V, Cowlshaw G, Huchard E and Carter A. 2023. Social network inheritance and differentiation in wild baboons [J]. *Royal Society Open Science*, **10** (5). DOI: 10.1098/rsos.230219.
- Sicotte P, Teichroeb J A, Vayro J V, Fox S A, Bădescu I, Wikberg E C. 2017. The influence of male takeovers on female dispersal in *Colobus vellerosus* [J]. *American Journal of Primatology*, **79** (7). DOI: 10.1002/ajp.22436.
- Steenbeek R, Wich S A, Assink P. 1999. Tenure related changes in wild Thomas' s langurs II : Loud calls [J]. *Behaviour*, **136**: 627–650.
- Sterck E H M. 1997. Determinants of female dispersal in Thomas langurs [J]. *American Journal of Primatology*, **42** (3): 179–198.
- Sueur C, Deneubourg J L, Petit O, Couzin I D. 2011. Group size, grooming and fission in primates: a modeling approach based on group structure [J]. *Journal of Theoretical Biology*, **273** (1): 156–166.
- 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. 2023. Population dynamics and conservation status of the white-headed langur in the Chongzuo forest fragments, Guangxi, China [J]. *Oryx*, **58** (2): 179–182.
- Teichroeb J A, Sicotte P. 2008. Infanticide in ursine colobus monkeys (*Colobus vellerosus*) in Ghana: new cases and a test of the existing hypotheses [J]. *Behaviour*, **145** (6): 727–755.
- Teichroeb J A, Jack K M. 2017. Alpha male replacements in nonhuman primates: variability in processes, outcomes, and terminology [J]. *American Journal of Primatology*, **79** (7). DOI: 10.1002/ajp.22674.
- Teichroeb J A, Wikberg E C, Sicotte P. 2009. Female dispersal patterns in six groups of ursine colobus (*Colobus vellerosus*): infanticide avoidance is important [J]. *Behaviour*, **146**: 551–582.
- Tian D J, Lu J Q. 2020. Standardized terminology in primatology: an example of α -male replacement [J]. *Acta Theriologica Sinica*, **40** (1): 81–86. (in Chinese)
- Wang W R, Zheng Y T, Zhao J D, Yao M. 2019. Low genetic diversity in a critically endangered primate: shallow evolutionary history or recent population bottleneck? [J]. *BMC Evolutionary Biology*, **19** (1): 134–146.
- Wang W, Qiao Y, Li S, Pan W, Yao M. 2017. Low genetic diversity and strong population structure shaped by anthropogenic habitat fragmentation in a critically endangered primate, *Trachypithecus leucocephalus* [J]. *Heredity*, **118** (6): 542–553.
- Yang L T, Sun T, Zhou Y M, Tang C B, Huang C M, Fan P L, Zhou Q H. 2022. Pattern of play behavior in infant (age 1 to 12 months) white-headed langurs in limestone forests, southwest China [J]. *Ecology and Evolution*, **12** (8). DOI: 10.1002/ece3.9160.
- Yao H, Yu H L, Yang B H, Yang W J, Xu H Q, Grueter C C, Li M, Xiang Z F. 2016. Male infanticide in the golden snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*), a seasonally breeding primate [J]. *International Journal of Primatology*, **37** (2): 175–184.
- Yin L J, Jin T, Watanabe K, Qin D G, Wang D Z, Pan W S. 2013. Male attacks on infants and infant death during male takeovers in wild white-headed langurs (*Trachypithecus leucocephalus*) [J]. *Integrative Zoology*, **8** (4): 365–377.
- Zhao D P, Ji W H, Li B G, Watanabe K. 2008. Mate competition and reproductive correlates of female dispersal in a polygynous primate species (*Rhinopithecus roxellana*) [J]. *Behavioural Processes*, **79** (3): 165–170.
- Zhao Q, Borries C, Pan W S. 2011. Male takeover, infanticide, and female countertactics in white-headed leaf monkeys (*Trachypithecus leucocephalus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65** (8): 1535–1547.
- Zhou Q H, Huang H L, Tang X P, Huang C M. 2010. Advances in ecological research on the limestone langurs in China [J]. *Acta Theriologica Sinica*, **30** (4): 449–455. (in Chinese)
- Zhou Q H, Tang X P, Huang H L, Huang C M. 2011. Factors affecting the ranging behavior of white-headed langurs (*Trachypithecus leucocephalus*) [J]. *International Journal of Primatology*, **32** (2): 511–523.
- Zhou Q H, Huang C M. 2021. Advances in ecological research on the limestone langurs in China [J]. *Acta Theriologica Sinica*, **41** (1): 59–70. (in Chinese)
- Zhu P F, Ren B P, Garber P A, Xia F, Grueter C C, Li M. 2016. Aiming low: a resident male's rank predicts takeover success by challenging males in Yunnan snub-nosed monkeys [J]. *American Journal of Primatology*, **78** (9): 974–982.
- 何雪李, 陆施毅, 黄中豪, 李友邦. 2021. 广西扶绥白头叶猴对栖息地的选择与利用 [J]. *生态学报*, **41** (21): 8664–8672.
- 周岐海, 黄乘明. 2021. 中国石山叶猴生态学研究进展 [J]. *兽类学报*, **41** (1): 59–70.
- 周岐海, 黄恒连, 唐小平和黄乘明. 2010. 白头叶猴日活动时间分配及其季节性变化 [J]. *兽类学报*, **30** (4): 449–455
- 段晓敏, 刘佳, 林建忠, 李佳琦, 周岐海. 2020. 利用红外相机对广西崇左白头叶猴自然保护区兽类和鸟类资源的初步调查 [J]. *兽类学报*, **40** (4): 380–389.
- 田军东, 路纪琪. 2020. 灵长类学术语的规范化表述: 以 α -雄性更替为例 [J]. *兽类学报*, **40** (1): 81–86.
- 黄万辉, 潘文石. 2010. 广西白头叶猴栖息地特征 [J]. *生态学杂志*, **29** (3): 605–610.