



广西恩城黑叶猴的 日活动节律及活动时间分配

王景^{1,2,3}, 黄乘明^{1,2,3}, 范鹏来^{1,2,3}, 赵家新⁴,
黄容⁴, 李文华⁴, 李俊⁴, 姚维^{1,2,3*}, 周岐海^{1,2,3*}

- 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;
- 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;
- 崇左白头叶猴野外科学观测研究站, 崇左, 532200;
- 恩城国家级自然保护区, 崇左, 558400

稿件运行过程

收稿日期: 2024-04-10
修回日期: 2024-05-16



关键词: 黑叶猴;

活动节律;
时间分配;
季节性差异;
破碎化生境

Keywords: François' langur (*Trachypithecus francoisi*);
Activity rhythm;
Time budget;
Seasonal variation;
Fragmented habitat

中图分类号: Q958.1

文献标志码: A

文章编号:

2310-1490(2024)-04-0691-08

DOI: 10.12375/ysdwx.20240401

摘要

黑叶猴(*Trachypithecus francoisi*)为喀斯特石山生境特有的珍稀濒危非人灵长类动物,其种群面临严重的人为干扰,栖息地严重破碎化。2019年7月—2020年6月,以恩城国家级自然保护区的一群黑叶猴为研究对象,通过收集其活动节律和活动时间分配数据来探究黑叶猴对破碎化石山生境的行为适应。结果表明:恩城黑叶猴日活动高峰出现在07:00—11:00和18:00—19:00。各活动的高峰期存在明显的季节性差异,与旱季相比,雨季上午的觅食高峰期提前约1 h,而下午的觅食高峰期延后约1 h,上午和下午的移动高峰期均提前约2 h。在恩城黑叶猴的日活动时间分配中,用于休息、觅食和移动的时间分别占日活动时间分配的42.81%、26.72%和27.00%,仅有2.30%和1.16%的时间用于理毛和其他行为。除理毛行为外,恩城黑叶猴用于其他行为的时间比例无明显季节性差异,而旱季用于理毛的时间明显高于雨季。研究结果可为破碎化生境中黑叶猴的保护管理提供重要的科学依据。

The Activity Patterns and Time Budgets of the François' Langur in Encheng, Guangxi

基金项目: 国家自然科学基金项目(32270504, 32170492)

第一作者简介: 王景(1998—),男,硕士研究生;主要从事动物生态学研究。E-mail: 3043016889@qq.com

*通信作者: 姚维, E-mail: 1330168716@qq.com; 周岐海, E-mail: zhouqh@mailbox.gxnu.edu.cn

WANG Jing^{1,2,3}, HUANG Chengming^{1,2,3}, FAN Penglai^{1,2,3}, ZHAO Jiaxin⁴,
HUANG Rong⁴, LI Wenhua⁴, LI Jun⁴, YAO Wei^{1,2,3*}, ZHOU Qihai^{1,2,3*}

(1. Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection,
Ministry of Education, Guangxi Normal University, Guilin, 541006, China;

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

3. The Chongzuo White-headed Langur Field Observation and Research Station of Guangxi,
Chongzuo, 532200, China;

4. Encheng National Nature Reserve, Chongzuo, 558400, China)

Abstract: François' langurs (*Trachypithecus francoisi*) is a rare and endangered non-human primate that is endemic to the karst. It is highly susceptible to human interference and severe habitat fragmentation. From July 2019 to June 2020, one langur group in the Encheng National Nature Reserve was continuously tracked and observed for one year and the information on the activity rhythm and time budget of François' langurs was collected to explore their behavioral adaptation to fragmented rocky mountain habitats. Our results indicate that the diurnal activity patterns of François' langurs in Encheng showed morning (07:00–11:00) and afternoon (18:00–19:00) activity peaks. Comparing to the dry season, the feeding peak in the morning occurred about one hour earlier in the rainy season, and the feeding peak in the afternoon was delayed by about one hour, and the moving peaks in the morning and afternoon occurred about two hours earlier. The annual average time budget of François' langurs is 42.81% for rest, 26.72% for foraging, and 27.00% for moving. The time used for grooming and other behaviors only accounts for 2.30% and 1.16% of time budget. The time budgets did not show significant seasonal variations, except for grooming behavior. Compared to the rainy season, the langurs devoted more time to allogrooming in the dry season. Our results could provide the important scientific basis for the protection management of François' langurs in the fragmented habitats.

活动节律和活动时间分配与动物的代谢和能量收支相关,是动物行为学研究的热点问题。获得维持生存和繁衍所必需的能量,动物需要合理分配用于各种活动的时间,这种规律在灵长类动物中尤为明显,它们通过调整活动节律和活动时间分配以适应不同生境^[1]。灵长类动物的日活动节律和活动时间分配不仅受环境因素(如温度、日照强度、食物、资源分布)的影响^[2-4],还受到其消化生理、形态特征的影响^[5-12]。与果实相比,树叶属于低质量食物,因此,叶食性灵长类往往比果实性灵长类花费较多的时间休息,较少的时间移动和觅食^[10]。同时,在食物资源发生季节性变化时,灵长类动物会通过调整日活动时间分配来应对这种变化^[8-9,13-14],如日本猕猴(*Macaca fuscata*)在高质量食物短缺的冬季明显增加用于休息和社会活动的时间,而相应地减少觅食的时间^[15]。

黑叶猴(*Trachypithecus francoisi*)隶属于灵长目

(Primates)猴科(Ceropithecidae)乌叶猴属(*Trachypithecus*)^[16],生活于石山地区^[17]。石山生境旱季干旱少雨,雨季潮湿闷热,气候季节性差异大,黑叶猴的生存面临着严峻挑战。近年来,伴随着人为干扰和栖息地破碎化情况的进一步加剧,黑叶猴不得不通过各种途径以适应当地不断变化的生境^[18]。本研究以恩城国家级自然保护区的黑叶猴为研究对象,对其活动时间分配和活动节律开展相关研究,探讨黑叶猴对严重破碎化栖息地的适应性,以期为该物种的管理和保护提供科学依据。

1 研究区域

研究地点位于广西大新县西南部恩城国家级自然保护区(22°36'32"—22°49'53" N, 106°58'12"—107°15'45" E)。保护区总面积为258.196 km²,包括3个片区,即恩城-榄圩(厅旧片、如龙片、护国片和维新片)、雷平和堪圩-安民。该保护区以石灰岩地

层为主,地貌分为峰林谷地和洼地,山峰海拔一般为300~600 m,属于北热带季风气候^[19]。研究期间,总降雨量1 819 mm,明显分为旱雨季,即旱季(10月—翌年3月)、雨季(4—9月)。

2 研究对象

研究区域位于恩城自然保护区的上对片保护小区,目前小区内生活4群31只黑叶猴,其中最大群有12只个体,最小群仅有3只个体^[19]。根据跟踪观察的条件,选取其中一群易于跟踪观察的猴群作为研究对象。研究之初,研究猴群由2只成年雄性和4只成年雌性个体组成,其中包括1只白化个体。研究期间,猴群于2019年11月新增1只幼猴,但在1个月后消失(原因不详);2020年4月,猴群再次新增1只幼猴,幼崽行为数据不纳入分析。

3 研究方法

在进行正式行为取样前,对猴群进行为期3个月(2019年4月—2019年6月)的习惯化。2019年7月—2020年6月,开始对研究猴群开展正式的跟踪观察。如果观察前一天晚上能确定猴群的夜宿地,则第2天06:00开展行为取样,观察一直持续到猴群进入夜宿地。当不能确定前一晚猴群的夜宿地时,行为取样开始于最初发现猴群的时刻。但受野外观察条件限制,如猴群移动到密林或观察者难以到达的地方,大部分观察日无法开展全天连续跟踪。由于受疫情影响,2020年2—3月无法开展野外工作,因此仅收集10个月的数据用于后续分析。最终,共开展了83 d的行为数据收集,每月6~12 d。

观察期间,采用瞬时扫描法收集所需的行为数据^[20],即每15 min为1次扫描取样,观察5 min,间隔10 min,以确保取样的独立性。为尽可能记录所见个体的行为,通常从猴群最左侧个体开始扫描,依次记录扫描个体的行为(包括休息、移动、觅食、理毛、玩耍和其他)、性别和年龄。当猴群离开观察者的视野范围,停止扫描取样;当再次发现猴群时,开始下一次取样。每次取样时,通过调整观察位置来记录尽可能多的个体行为数据以保证获得充足的样本量,研究期间共获得2 483次扫描取样。

采用核密度估计法分析黑叶猴的日活动节律^[21]。首先,以个体发生每个行为的时间(即扫描时间)作为横轴,计算出该行为在该时间点上发生的概

率,通过该行为在所有时间点上发生的密度图像来表示动物行为的日活动节律^[22]。使用R 3.6.3软件circular包“modal.region”函数绘制采用条件密度等值线,以给定比例(通常为50%的内核阈值)集中的周期代表活动的高峰期^[23]。为进一步分析日活动节律的季节性差异,通过activity包中的“overlapEst”函数计算不同季节日活动节律重叠面积比(Δ),当 $\Delta = 0$,表示完全分离;当 $\Delta = 1$,表示完全重叠^[24]。此外,利用activity包中的“compareKern”函数的Wald test对两个季节的日活动节律进行概率检验^[25],以评估两个季节的日活动节律之间是否存在显著差异($\alpha = 0.05$)。

在计算活动时间分配时,先计算每次扫描取样中各行为所占的比例,即以每次扫描取样中,某种行为个体数占取样总个体个数的比例来表示;然后将每小时内扫描样本的数据平均化,计算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,求其平均值计算每月、每个季节和全年的活动时间分配^[25]。通过SPSS 19.0软件中的曼-惠特尼秩和检验(Mann-Whitney *U* test)来检验黑叶猴活动时间分配的季节性差异,差异显著水平为 $P < 0.05$ 。

4 结果

4.1 恩城黑叶猴日活动节律与季节性

恩城黑叶猴通常于拂晓时离开夜宿地,休息、移动和觅食行为交替出现,傍晚时依次进入崖壁夜宿地休息。猴群表现出明显的双峰型活动节律,在07:00—11:00和18:00—19:00出现2次明显的活动高峰(图1A)。黑叶猴雨季活动开始时间较旱季提前约1 h,回到夜宿地的时间相较于旱季延后约1 h,日活动时间比旱季长约2 h。雨季上午的活动高峰较旱季提前约1 h,下午的活动高峰延后约1 h,且在雨季中午的活动少于旱季(图1B)。

4.2 恩城黑叶猴各行为日活动节律与季节性差异

黑叶猴日间的各行为活动差异较大,觅食活动表现出明显的双峰型,即在08:00—11:00和18:00—19:00出现2次明显的觅食高峰;而休息行为的高峰出现在07:00—13:00;在06:00—08:00、12:00—13:00和18:00—19:00还出现明显的3次理毛行为的高峰;移动行为表现出与觅食行为相似的双峰型,即在08:00—11:00和18:00—20:00出现2次明显的移动高峰;其他行为的活动高峰主要集中在11:00—13:00(图2)。

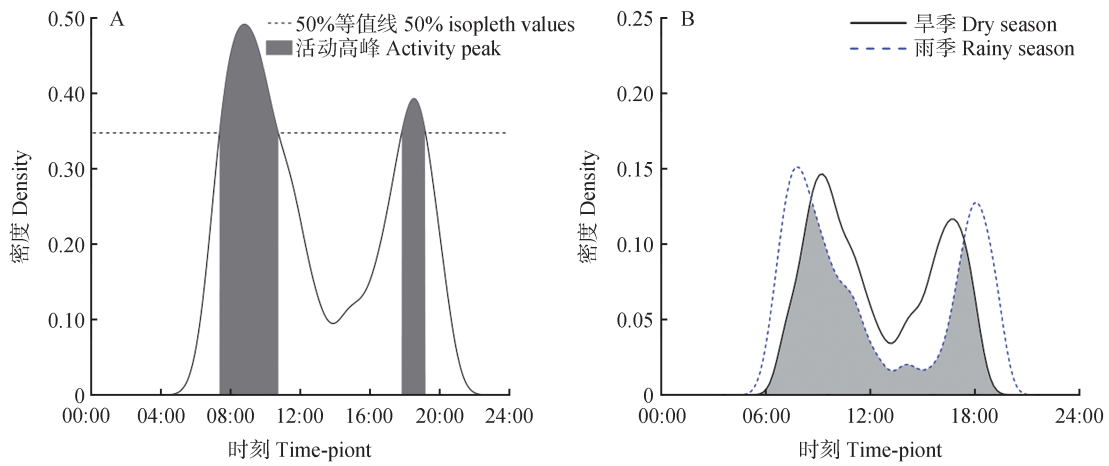


图1 恩城黑叶猴日活动节律与季节性差异

Fig. 1 Daily activity rhythm of François' langurs in Encheng and its seasonal difference

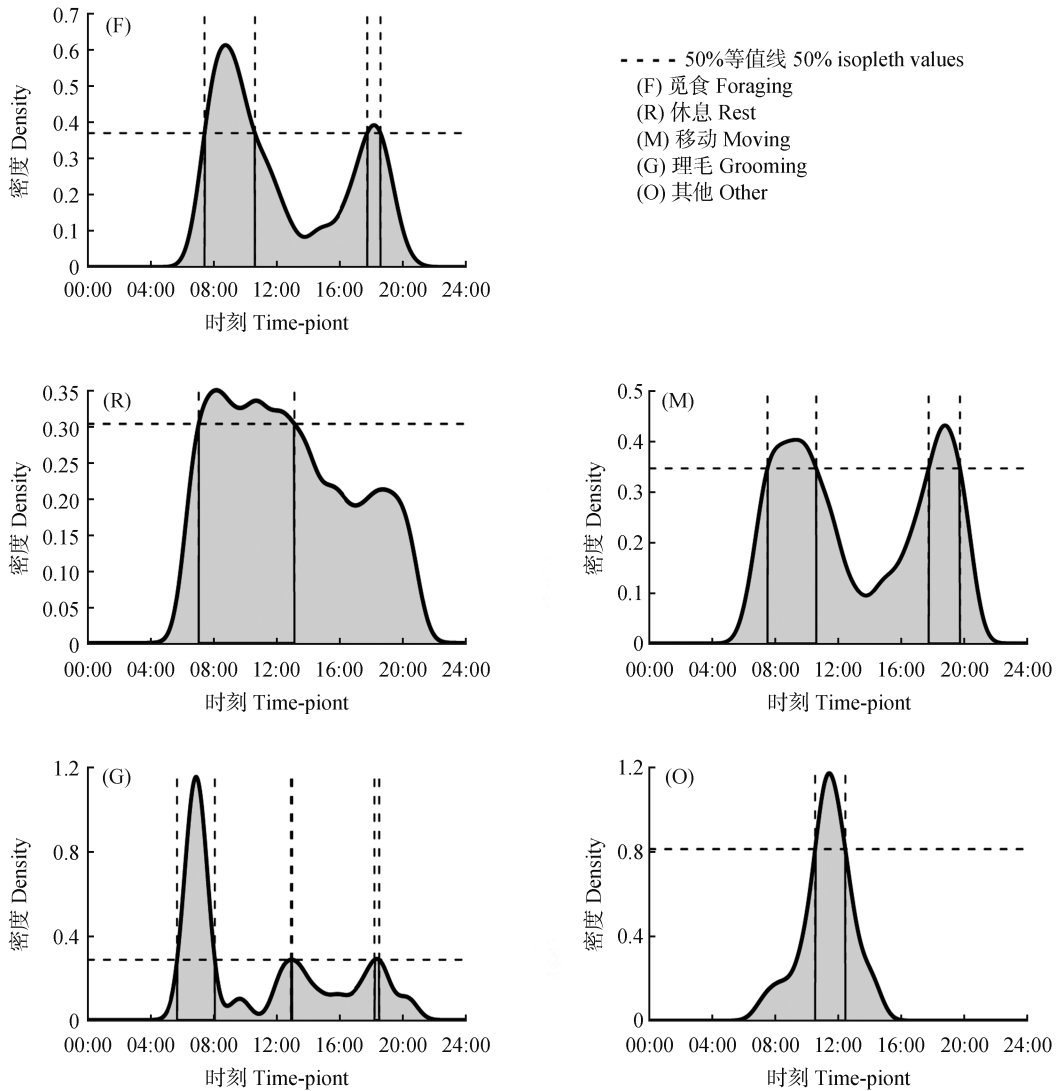


图2 恩城黑叶猴各行为日活动节律

Fig. 2 Daily activity rhythm of François' langurs in Encheng

除其他行为外($\Delta = 0.69, P > 0.05$),恩城黑叶猴各行为的活动节律表现出明显的季节性差异,主要表现为:与旱季相比,雨季上午觅食活动峰值提前约1 h;下午的觅食峰值延后约1 h,活动高峰期延长约1 h($\Delta = 0.58, P < 0.01$)。雨季里休息的活动高

峰较旱季提前约1 h,持续时间缩短约1 h($\Delta = 0.80, P < 0.01$)。与旱季相比,雨季里移动的高峰期提前约2 h($\Delta = 0.74, P < 0.01$)。理毛的高峰期在雨季较旱季更集中且持续时间缩短约1 h($\Delta = 0.29, P < 0.05$)(图3)。

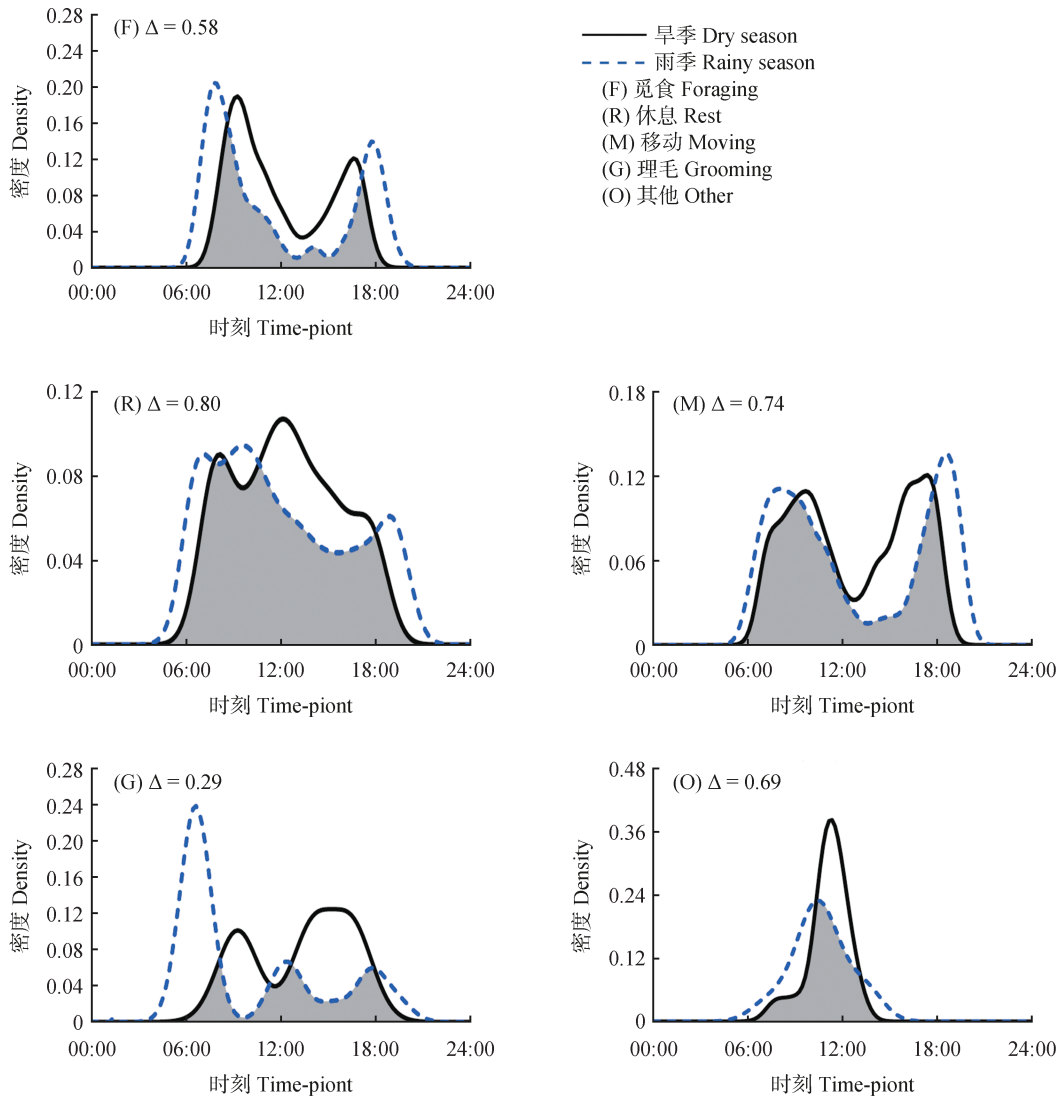


图3 恩城黑叶猴各行为节律旱雨季差异

Fig. 3 Differences in behavioral rhythms of François' langurs in Encheng in the dry and rainy seasons

4.3 恩城黑叶猴活动行为时间分配

休息行为是恩城黑叶猴最主要的行为,其占日活动时间分配的(42.81 ± 5.23)%,其次是觅食和移动,分别占日活动时间分配的(26.72 ± 5.25)%和(27.00 ± 3.55)%,理毛行为和其他行为较少,仅占日活动时间分配的(2.30 ± 1.67)%和(1.16 ± 1.03)%(表1)。

统计学检验表明,与雨季相比,旱季里黑叶猴明

显花费更多的时间用于理毛($Z = -2.132, P = 0.033$),用于其他行为的活动时间分配不存在明显的季节性差异(休息: $Z < 0.001, P = 1.000$;移动: $Z = -0.213, P = 0.831$;觅食: $Z = -1.066, P = 0.286$;其他: $Z = -0.426, P = 0.670$)(图4)。

5 讨论

黑叶猴在上午和下午各有1个觅食高峰,在中

表1 恩城黑叶猴每月和全年花费在各种活动的时间比例

Tab. 1 Monthly and annual time budgets as a percentage of time spent on each activity category of François' langurs in Encheng %

调查时间 Time	觅食 Foraging	休息 Rest	移动 Moving	理毛 Grooming	其他 Other
2019-07	33.58	39.87	20.42	3.77	2.35
2019-08	32.16	36.54	25.40	4.68	1.22
2019-09	23.30	39.12	33.31	3.83	0.44
2019-10	27.60	42.91	25.03	2.05	2.42
2019-11	22.97	45.66	30.07	1.23	0.07
2019-12	33.72	38.97	26.55	0.26	0.51
2020-01	29.74	40.17	27.73	0.28	2.08
2020-04	20.42	54.16	24.15	1.28	0.00
2020-05	22.12	42.71	28.63	4.23	2.30
2020-06	21.62	47.94	28.76	1.43	0.24
平均值 ± 标准差 Mean ± SD	26.72 ± 5.25	42.81 ± 5.23	27.00 ± 3.55	2.30 ± 1.67	1.16 ± 1.03

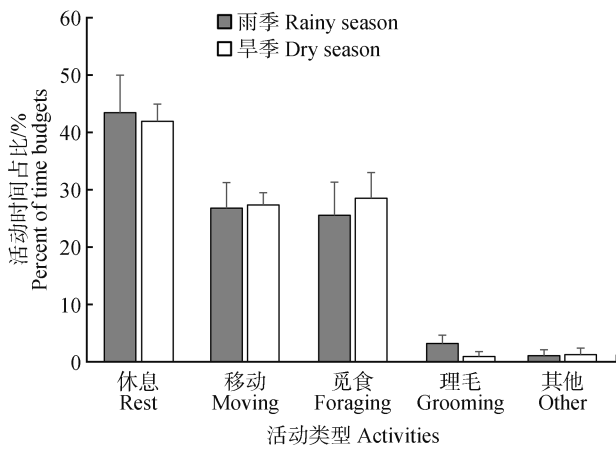


图4 恩城黑叶猴活动时间分配的季节性差异

Fig. 4 Seasonal variations in time budgets spent on various activities of François' langurs in Encheng

午有1个休息高峰。这与周岐海等^[13]关于黑叶猴的研究结果相一致。这种日活动节律在其他灵长类中也普遍存在^[26-27]。黑叶猴为适应高度的叶食性,在觅食高峰过后会进行较长时间的休息以帮助发酵和分解大量的纤维质食物^[7];同时,觅食高峰后长时间的休息也有助于减少因大范围活动而产生的能量消耗。此外,长时间的午休也是非人灵长类动物对白天环境温度变化的一种适应^[28]。喀斯特地区雨季高温多雨,正午温度较高,黑叶猴中午长时间休息以避免中午的高温^[29]。与雨季不同,旱季里黑叶猴会在上午花费较长的时间在裸露的岩石上抱团休息,通过晒太阳的方式获得足够的热能^[13,25],这种行为被

证实是非人灵长类动物应对低温的一种行为调节策略^[25]。

与其他叶食性灵长类动物相一致,恩城黑叶猴用于移动和觅食的时间远小于休息时间^[30]。这种活动时间分配模式可能与其食叶习性有关。灵长类动物的食物类型和摄取方式与其身体结构之间存在密切的联系,不同类型的食物需要不同的消化系统和牙齿结构,进而影响灵长类动物活动时间的分配和觅食对策^[25],如树叶占扶绥白头叶猴(*T. leucocephalus*)食物组成的88%,与之相对应,休息时间占白头叶猴日活动时间分配的50%,而用于移动和觅食的时间仅占31%^[31]。相反,果食性或虫食性灵长类明显减少用于休息的时间,如在果食性灵长类低地绒毛猴(*Lagothrix lagotricha poeppigii*)的活动时间分配中,70.7%时间用于移动和觅食,而仅有23.2%的时间用于休息^[9],这与果实资源分散且不易获得有关。对于杂食性灵长类而言,其活动时间的分配比较均衡,如日本猕猴用于休息的时间占日活动时间分配的32%,用于移动和觅食的时间占54%^[15],这样的时间分配与其食物的可获得性和食物所能提供的营养物质有关。与果实和昆虫相比,树叶是丰富且分布广泛的食物资源,叶食性灵长类动物仅需要花费较少的时间就能采食到这些食物。然而,树叶富含纤维素,纤维素相比于淀粉和其他糖类物质更难被分解利用,因此,叶食性灵长类动物需要花费更多的时间来消化树叶中的纤维素,长时间休息也有

助于节约能量^[18]。

除理毛行为外,恩城黑叶猴活动时间分配并未表现出明显的季节性差异。这与其他不同地理种群的黑叶猴研究结果不同。如在扶绥和弄岗保护区,与雨季相比,旱季里黑叶猴明显增加用于觅食和移动的时间,相应地减少用于休息的时间^[32-33]。这些差异可能与环境和食物资源差异有关。树叶在扶绥黑叶猴食物组成中占89.0%,与之对应的黑叶猴花费更多的时间休息(占活动时间分配的65.4%),用于移动和觅食的时间仅占29.5%^[32]。在弄岗70.99%的黑叶猴食物来自树叶,与之相对应的弄岗黑叶猴花费51.99%的时间用于休息,花费38.86%用于移动和觅食^[33]。在恩城黑叶猴的食物组成中,树叶占67.7%^[34],而在黑叶猴的活动时间分配中,休息的时间占日活动时间分配的42.81%,移动和觅食时间占日活动时间分配的53.72%。因此,恩城黑叶猴日间分配给觅食和移动的时间占比远大于扶绥和弄岗两地,这可能与恩城黑叶猴栖息地破碎化更严重、全年处于较高的觅食水平有关。

综上所述,恩城黑叶猴的日活动节律表现为上午和下午各1个觅食高峰,中午1个休息高峰,日活动节律表现出显著的季节性差异。与其他地理区域的黑叶猴活动时间分配不同,恩城黑叶猴活动时间分配除理毛行为外,其他行为的活动时间分配未存在明显的季节性变化。

参考文献:

- [1] 渠畅,赵丽娜,程鲲,等. 圈养环境下黑帽悬猴行为时间分配和日活动节律[J]. 野生动物学报, 2019, 40(2): 279-284.
QU C, ZHAO L N, CHENG K, *et al.* Time budget and activity rhythm of captive black-capped capuchin [J]. Chinese Journal of Wildlife, 2019, 40(2): 279-284.
- [2] DORAN D. Influence of seasonality on activity patterns, feeding behavior, ranging, and grouping patterns in Tai chimpanzees [J]. International Journal of Primatology, 1997, 18 (2): 183-206.
- [3] PASSAMANI M. Activity budget of Geoffroy's marmoset (*Callithrix geoffroyi*) in an Atlantic forest in southeastern Brazil [J]. American Journal of Primatology, 1998, 46(4): 333-340.
- [4] BRAVO S P, SALLENAVE A. Foraging behavior and activity patterns of *Alouatta caraya* in the northeastern Argentinean flooded forest [J]. International Journal of Primatology, 2003, 24(4): 825-846.
- [5] CLUTTON-BROCK T H. Activity patterns of red colobus (*Colobus badius tephrosceles*) [J]. Folia Primatologica, 1974, 21 (3/4): 161-187.
- [6] POST D G. Activity patterns of yellow baboons (*Papio cynocephalus*) in the Amboseli National Park, Kenya [J]. Animal Behaviour, 1981, 29(2): 357-374.
- [7] LAWES M J, PIPER S E. Activity patterns in free-ranging samango monkeys (*Cercopithecus mitis erythrarchus* Peters, 1852) at the southern range limit [J]. Folia Primatologica, 1992, 59 (4): 186-202.
- [8] STRIER K B. Activity budgets of woolly spider monkeys, or muriquis (*Brachyteles arachnoides*) [J]. American Journal of Primatology, 1987, 13(4): 385-395.
- [9] DI FIORE A, RODMAN P S. Time allocation patterns of lowland woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha poeppigii*) in a neotropical terra firma forest [J]. International Journal of Primatology, 2001, 22(3): 449-480.
- [10] FAN P F, NI Q Y, SUN G Z, *et al.* Seasonal variations in the activity budget of *Nomascus concolor jingdongensis* at Mt. Wuliang, central Yunnan, China: effects of diet and temperature [J]. International Journal of Primatology, 2008, 29(4): 1047-1057.
- [11] ISBELL L A, PRUETZ J D, LEWIS M, *et al.* Locomotor activity differences between sympatric patas monkeys (*Erythrocebus patas*) and vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*): implications for the evolution of long hindlimb length in *Homo* [J]. American Journal of Physical Anthropology, 1998, 105 (2): 199-207.
- [12] ISBELL L A, YOUNG T P. Social and ecological influences on activity budgets of vervet monkeys, and their implications for group living [J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1993, 32 (6): 377-385.
- [13] 周岐海,黄乘明. 中国石山叶猴生态学研究进展 [J]. 兽类学报, 2021, 41(1): 59-70.
ZHOU Q H, HUANG C M. Advances in ecological research on the limestone langurs in China [J]. Acta Theriologica Sinica, 2021, 41(1): 59-70.
- [14] DUNBAR R I M. Time: a hidden constraint on the behavioural ecology of baboons [J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1992, 31(1): 35-49.
- [15] HANYA G. Seasonal variations in the activity budget of Japanese macaques in the coniferous forest of Yakushima: effects of food and temperature [J]. American Journal of Primatology, 2004, 63(3): 165-177.
- [16] 韩家亮,胡刚. 麻阳河自然保护区黑叶猴夏季的夜宿行为 [J]. 兽类学报, 2012, 32(4): 362-367.
HAN J L, HU G. Sleeping behavior of wild François' langur (*Trachypithecus francoisi*) at Mayanghe Nature Reserve in summer, Guizhou China [J]. Acta Theriologica Sinica, 2012, 32 (4): 362-367.
- [17] 管超毅,陈智,黄乘明,等. 广西黑叶猴栖息地景观格局破碎化分析及其对种群的影响 [J]. 生态学报, 2022, 42(3): 1203-1212.

- GUAN C Y, CHEN Z, HUANG C M, *et al.* Analysis of fragmentation in landscape pattern for the François' langur's habitats in Guangxi and its influence on population [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(3): 1203-1212.
- [18] 黄中豪. 弄岗黑叶猴(*Trachypithecus francoisi*)的觅食生态学[D]. 桂林: 广西师范大学, 2007.
- HUANG Z H. Feeding ecology of François langur (*Trachypithecus francoisi*) in Nonggang Nature Reserve, China [D]. Guilin: Guangxi Normal University, 2007.
- [19] 李文华, 宋晴川, 黄蓉, 等. 广西恩城保护区黑叶猴种群数量和保护现状 [J]. *兽类学报*, 2019, 39(6): 623-629.
- LI W H, SONG Q C, HUANG R, *et al.* Current status and conservation of François' langurs (*Trachypithecus francoisi*) in Encheng National Nature Reserve in Guangxi, China [J]. *Acta Theriologica Sinica*, 2019, 39(6): 623-629.
- [20] ALTMANN J. Observational study of behavior: sampling methods [J]. *Behaviour*, 1974, 49(3/4): 227-266.
- [21] RIDOUT M S, LINKIE M. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data [J]. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 2009, 14(3): 322-337.
- [22] 陈立军, 束祖飞, 肖治术. 应用红外相机数据研究动物活动节律: 以广东车八岭保护区鸡形目鸟类为例 [J]. *生物多样性*, 2019, 27(3): 266-272.
- CHEN L J, SHU Z F, XIAO Z S. Application of camera-trapping data to study daily activity patterns of Galliformes in Guangdong Chebaling National Nature Reserve [J]. *Biodiversity Science*, 2019, 27(3): 266-272.
- [23] OLIVEIRA-SANTOS L G R, ZUCCO C A, AGOSTINELLI C. Using conditional circular kernel density functions to test hypotheses on animal circadian activity [J]. *Animal Behaviour*, 2013, 85(1): 269-280.
- [24] AZEVEDO F C, LEMOS F G, FREITAS-JUNIOR M C, *et al.* Puma activity patterns and temporal overlap with prey in a human-modified landscape at southeastern Brazil [J]. *Journal of Zoology*, 2018, 305(4): 246-255.
- [25] 姚维. 广西恩城破碎化生境中黑叶猴觅食策略 [D]. 桂林: 广西师范大学, 2021.
- YAO W. Feeding ecology, and dietary flexibility of François langur in a fragmented habitat at Encheng, Guangxi, China [D]. Guilin: Guangxi Normal University, 2021.
- [26] MARSH C W. Time budget of Tana River red colobus [J]. *Folia Primatologica*, 1981, 35(1): 30-50.
- [27] REN B P, LI M, LONG Y C, *et al.* Measuring daily ranging distances of *Rhinopithecus bieti* via a global positioning system collar at Jinsichang, China: a methodological consideration [J]. *International Journal of Primatology*, 2008, 29(3): 783-794.
- [28] 周岐海, 黄恒连, 唐小平, 等. 白头叶猴日活动时间分配及其季节性变化 [J]. *兽类学报*, 2010, 30(4): 449-455.
- ZHOU Q H, HUANG H L, TANG X P, *et al.* Seasonal variations in the activity budgets of the white-headed langur [J]. *Acta Theriologica Sinica*, 2010, 30(4): 449-455.
- [29] 周岐海. 黑叶猴的活动时间分配和笼养状态下理毛行为研究 [D]. 桂林: 广西师范大学, 2002.
- ZHOU Q H. The research on time budget and allogrooming in captive of *Presbytis francoisi* [D]. Guilin: Guangxi Normal University, 2002.
- [30] DASILVA G L. The western black-and-white colobus as a low-energy strategist: activity budgets, energy expenditure and energy intake [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1992, 61(1): 79-91.
- [31] LI Z Y, ROGERS E. Habitat quality and activity budgets of white-headed langurs in Fusui, China [J]. *International Journal of Primatology*, 2004, 25(1): 41-54.
- [32] 周岐海, 黄乘明, 李友邦. 黑叶猴活动时间季节性变化 [J]. *动物学杂志*, 2007, 42(1): 67-73.
- ZHOU Q H, HUANG C M, LI Y B. Seasonal variations in activity of François' langur (*Trachypithecus francoisi*) [J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2007, 42(1): 67-73.
- [33] 黄中豪, 周岐海, 李友邦, 等. 弄岗黑叶猴的日活动类型和活动时间分配 [J]. *动物学报*, 2007, 53(4): 589-599.
- HUANG Z H, ZHOU Q H, LI Y B, *et al.* Daily activity pattern and time budget of François' langur *Trachypithecus francoisi* in Longgang Nature Reserve, China [J]. *Current Zoology*, 2007, 53(4): 589-599.
- [34] YAO W, HUANG C M, ZHAO J X, *et al.* Feeding adaptation of François' langurs (*Trachypithecus francoisi*) to the fragmented limestone habitats in southwest China [J]. *Ecology and Evolution*, 2024, 14(4): e11269.