

# 灵长类营养生态学的研究进展

郭松涛<sup>1</sup>, 纪维红<sup>2,3</sup>, 常鸿莉<sup>1</sup>, DAVID Raubenheimer<sup>2</sup>, 李保国<sup>1,2</sup>

(1. 西北大学生命科学学院, 西安 710069; 2. 陕西省动物研究所, 西安 710032; 3. Institute of Natural Resources and New Zealand Institute for Advanced Study, Massey University, Albany, New Zealand 904)

**摘要:** 营养生态学是现代生态学领域研究动物食物数量和质量、营养适应以及营养对种群特征作用规律的分支学科。目前从营养生态学研究灵长类食性需求主要分为五种假说, 1) 能量最大化假说; 2) 氮(蛋白质) 最大化假说; 3) 植物次级代谢产物调节假说; 4) 膳食纤维调节假说; 5) 食物营养均衡假说。本文从研究方法和研究内容分别介绍了这些假说在灵长类中的研究进展, 并综述了我国的灵长类各物种在营养生态学领域开展研究的进展。

**关键词:** 采食策略; 营养平衡; 定量营养分析

中图法分类号: Q959.848; Q958.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-3139(2011)04-0405-10

营养生态学是现代生态学领域研究动物食物数量和质量、营养适应以及营养对种群特征作用规律的分支学科<sup>[1]</sup>。它是一门新兴交叉学科, 是多个学科和研究领域的融合。它包括动物生理<sup>[2]</sup>、形态学解剖<sup>[3]</sup>、个体发生发育和进化发育<sup>[4]</sup>、化学分析<sup>[5]</sup>以及动物生态研究<sup>[6]</sup>等多个领域。这个学科发展至今, 其中的许多理论都曾应用到灵长类食性、生理和生态的研究。在灵长类食性研究中, 需要深层次的解释动物的采食行为及营养策略的时候, 研究者对动物营养学的假说和理论支撑的需求就更加强烈<sup>[5,7]</sup>。本文将着重介绍灵长类营养生态学中几个重要研究假说及进展, 以及目前该领域和国内在该领域研究面临的问题。

营养生态学目前主要分为五大研究假说模型, 生态研究者在研究动物的食性和营养需求时, 通常会运用以下几种理论解释他们所观察到的动物取食的营养目标: 1) 能量最大化 (Energy maximization)<sup>[8]</sup>; 2) 氮(蛋白质) 最大化 (Nitrogen (protein) maximization)<sup>[9]</sup>; 3) 植物次级代谢产物调节 (Regulation of plant secondary metabolites (PSMs))<sup>[10]</sup>; 4) 膳食纤维调节 (Regulation of dietary fiber)<sup>[11]</sup>和 5) 食物营养均衡 (Nutrient balancing)<sup>[12]</sup>。

## 1 能量最大化模型

能量最大化模型是动物营养生态学研究过程最早提出的假说体系之一<sup>[13-14]</sup>。此模型

收稿日期: 2010-09-40; 定稿日期: 2011-01-08

基金项目: 国家自然科学基金项目(30970379; 30970444; 30900168; 31130061) 陕西省自然科学基金(2009JQ3001) 陕西省教育厅科研基金(09JK748), 日本 COSMO 石油环保卡基金项目(2005-2012); 教育部博士点项目新教师基金(20096101120007); 西部资源与生物技术教育部重点实验室开放基金; 陕西省科学院基础应用研究专项(2011k-40)。

作者简介: 郭松涛, 1976年生, 男, 博士, 副教授, 从事动物生态学和保护生物学研究, E-mail: songtaoguo@nwu.edu.cn

通讯作者: 李保国, E-mail: baoguoli@nwu.edu.cn

认为动物的觅食策略是为了最大程度地摄取食物中的能量<sup>[8,13,15]</sup>,支持这种观点的学者还认为只有具备这种在单位觅食时间内获得最多能量个体是在进化上具有最高适合度的,因此,动物进化到现在,觅食策略应该以最大能量摄入为目标。能量最大化模型在一些研究中得到验证,而且还进一步发展了其他行为和采食策略的新观点和理论,比如采食时的能量支出最小化理论<sup>[14,16]</sup>。

但是,很少有用灵长类物种验证这个理论:这可能是由于灵长类的食性太复杂造成的。对这个模型进行验证或比较研究时,常以动物采食率作为指标,验证是否符合采食速率最大化(Rate maximizing)模型,这种方法较为常见于食物类型简单特点的动物,像食草动物<sup>[14,17]</sup>。一些灵长类学家曾用能量最大化模型,以能量高的食物就是营养质量高的食物的假设解释自己的观察结果<sup>[18-21]</sup>,也有灵长类学家试图从生理解剖,行为生态等更多方向探索他们的研究对象是否是“以能量最大化为采食策略的物种”(Energy maximizers)<sup>[22-23]</sup>。例如,因为蜘蛛猴类(*Ateles spp.*)对食物保存时间短且消化速率快<sup>[24]</sup>,偏好糖份和脂肪含量高的果实类食物<sup>[25-27]</sup>,因此它们被认为是以能量最大化为采食策略的物种。然而,最近运用新的方法对其每日食性结构和食物营养成分做更精细的分析后发现蜘蛛猴的采食策略是优先保证食物营养成分中蛋白质日摄入量的稳定,最大能量摄入并非其主要营养目标<sup>[5]</sup>。

为什么会造成这种研究差异?这主要是因为,目前对多数野生灵长类动物的营养学研究不像对少数草食动物或经济动物的研究那样精细。目前还很少能够对野生灵长类进行从摄入能、代谢能和吸收能的角度进行定量能量分析,研究者通常只是用食物的概略养分组成乘以该成分的标准热量值简单地估计食物的能量,并认为这个能量值就是能够被动物利用的能量。但是,事实可能并非如此,因为食物的总能量并不能代表动物就能够吸收这么多能量<sup>[28]</sup>。因此,目前的灵长类的食物能量分析和计算方法对于能量分析而言而言还是有些粗略。我们将在后面从营养生态学研究方法的发展做进一步阐述。

## 2 蛋白质(氮)最大化模型

由于蛋白质是动物机体构成和代谢的主要物质,因此蛋白质的主要组成氮元素是所有有机物的限制营养元素<sup>[9]</sup>。氮或者蛋白质最大化理论认为,动物对食物的选择是以最大量摄取蛋白质为目标,因而常优先选择那些蛋白质含量高的食物,并还以此来解释植食性的动物有时会觅食昆虫是为了补充其食物中蛋白质不足<sup>[11,29-30]</sup>。大多数灵长类学家通常是通过灵长类个体对食物选择和食物偏好的观察来研究蛋白质在灵长类择食中的重要性。

虽然这种假说可以解释部分野外研究实例,但是也还不完善。例如,野外研究发现大猩猩喜欢吃那些蛋白质含量高的食物<sup>[31-33]</sup>,即便如此,由于没有做更进一步的对照分析,也不能证明是否蛋白质含量高是导致它们对该食物的唯一原因<sup>[33]</sup>。还有,食叶灵长类并不总是优选那些蛋白质含量高的植物性食物<sup>[34-36]</sup>。更有一些研究认为,即便是在某些灵长类中,食物粗蛋白含量是个很重要的指标,但是,其他营养成分,如可消化纤维或者消化抑制物也会在很大程度上影响灵长类的食物选择<sup>[11,37]</sup>。目前对食物蛋白质含量的分析,通常是在较长几个月或一年时间跨度上的食性数据汇总,至于对蛋白质的日摄入量这样的精细分析和研究,在野外的研究实例就很少了<sup>[38]</sup>。因此,该理论还需要更多更细的野外实证研究结果支持。

### 3 植物次级代谢产物调节模型

植物次级代谢产物(plant secondary metabolites-PSMs)早已为人熟知,通常认为植物的次级代谢产物对采食者具有毒性,干扰其生理和消化过程<sup>[39-40]</sup>,因此可能影响动物对含有 PSMs 食物的选择。PSMs 也广泛存在于植食性灵长类的食物中。但是并非所有植物的次级代谢产物都会对动物产生毒性危害,它有无毒性还取决于它的具体的化学组成、在食物中的含量以及动物种类<sup>[40]</sup>。在这个方面经典的研究实例是,金竹驯狐猴(*Hapalemur aureus*)的主要食物中含有一种致命植物刺激代谢产物——氰化物。它一天所摄入的这种氰化物的量是同等体重其他动物致死量的 12 倍,但是却并无大碍<sup>[41]</sup>。还有,多酚化合物,尤其是高浓度或者水解丹宁是最为熟知的植物次级代谢产物<sup>[42-43]</sup>,人们早就知道,这种丹宁物质可以和食物中的蛋白形成不可降解的化合物,或者体内的消化酶结合,从而影响动物对食物蛋白的消化率<sup>[44]</sup>。正是发现 PSMs 的这种特性后,一些灵长类学家开始通过对食物 PSMs 的含量进行分析,其中一些研究结果发现,PSMs 含量高低于食物的选择性高低成负相关,因此认为,PSMs 会阻碍灵长类对某种食物的选择(*Colobus guereza*<sup>[45]</sup>; *Alouatta palliate*<sup>[46]</sup>),或者食物的偏好(*Cercopithecus aethiops*<sup>[47]</sup>)。

但是,更多的研究却发现食物中高浓度的丹宁含量或者其他 PSMs 对食物利用、偏好的影响不明显,甚至还出现相反情况:PSMs 含量越高,反而利用率越高<sup>[11,36,48-52]</sup>。最近的研究发现,PSMs 尽管可以造成某些营养成分的吸收困难,但是食物还有大量的营养成分可以改善和降低这种负面影响,所以它对动物消化生理的影响程度与食物中营养成分组成有着复杂的关系,不能仅分析食物中的一种营养成分与 PSMs 的关系<sup>[53]</sup>。而且,还有研究证明一些 PSMs,如某些高浓度丹宁类物质,还有抑制动物体内寄生虫的功效<sup>[54]</sup>,这也会降低它对食物养分吸收的负面影响<sup>[39]</sup>。因此,要精确评估这类次级代谢物质对食物和动物食性的影响时,需要更加精细地对其具体的种类组成成分进行分析,而且需要分析各种营养成分的交互影响。同时,有关丹宁成分的测量,因为不同研究对丹宁类物质的使用标准比对物质有很大不同,人为造成物种间比较研究的困难,甚至不同类群之间无法比较<sup>[55]</sup>。

### 4 膳食纤维调节模型

早在 1979 年, Milton 就提出,在对植食性动物的食性偏好研究中,应该考虑植物细胞的细胞壁成分的相对含量<sup>[11]</sup>。细胞壁由纤维素、半纤维素和木质素构成,也被称为可食用纤维或膳食纤维<sup>[39]</sup>。由于大多数动物自身不合成可以消化纤维素的消化酶,所以它们只能依靠消化道微生物群落消化和降解这些物质,再转化成自体可以利用的短链脂肪酸和微生物蛋白<sup>[39,56]</sup>。在灵长类解剖生理上也发现,有些种类甚至形成专门的消化道膨大部位用来进行微生物发酵。这种生理构造常见于叶猴类(*colobine monkeys*)<sup>[57]</sup>和吼猴(*howler monkeys*)<sup>[24,58]</sup>。而且对吼猴(*Alouatta palliate*)的研究发现,这种发酵作用可以提供其 31% 的能量需求<sup>[59]</sup>。但有人对此结果表示质疑,认为灵长类个体相对较小,细胞壁发酵能否作为主要能量来源尚没有定论<sup>[39]</sup>。

有人认为,食叶灵长类动物尽量选择那些蛋白质含量高,而纤维素含量较低的树叶来弥

补食物消化率低而提供营养少的不足<sup>[48]</sup>,因此这类食物质量高低取决于食物中蛋白质与纤维素比例的高低。这个规律解释了一些物种的食性,例如,吼猴(*Alouatta palliata*)<sup>[11,43]</sup>,栗红叶猴(*Presbytis rubicunda*)<sup>[48]</sup>,黑疣猴(*Colobus satanas*)<sup>[37]</sup>,长鼻猴(*Nasalis larvatus*)<sup>[60]</sup>,大猩猩(*Gorilla g. gorilla*)<sup>[32]</sup>及几种狐猴<sup>[61]</sup>。

虽然以上研究证明这些物种对树叶的选择与其蛋白质含量成正比(蛋白质与纤维比值越高,被选择的概率就越高)。但是也有很多例外。如红绿疣猴(*Procolobus badius rufomitratu*s)有时更喜食蛋白质含量低而纤维素含量高的食物<sup>[50]</sup>。黑疣猴(*Colobus satanas*)<sup>[37]</sup>不采食的一些树叶反具有较高的高蛋白含量。而且,在一个物种的不同种群中,这个蛋白质与纤维素的比值也只能解释其中一部分种群的食性选择而无法解释另外一部分种群的食性<sup>[51]</sup>。

出现这种食性选择的差异,通常被认为是进化选择压力造成的采食策略不同<sup>[50-51,61]</sup>。有研究者指出应用食物中蛋白质和纤维素比率判断灵长类择食标准时需要很谨慎才行,因为肠道发酵和短链脂肪酸含量存在个体差异,而且差异还很大<sup>[39]</sup>。灵长类物种相对体型较小,对植物性食物的发酵效能目前也还很不清楚。另外,如果对这些膳食纤维进行精细分析,会发现它们还可以分成许多种类,且不同种类纤维在营养上的功能是不同的。因此,这种分析技术上的不同也有可能是造成以上矛盾的因素,这一点,我们将在后面进一步阐述。

## 5 营养均衡模型

动物的食物营养均衡的概念早在几十年前就已经提出来了<sup>[58,62-63]</sup>。最早营养平衡理论认为一定比例的可消化的树叶类和高能量的果实类联合构成“高质量”食物<sup>[58]</sup>。后来的研究对营养成分进行了精细分析,对食物中各个成分作了更为详细的区分,进而也检验和完善了营养均衡的假说。有研究认为,保持食物营养均衡或许是动物不同采食策略的唯一目的。例如,Davies等很早就发现有两种叶猴对树叶类食物选择蛋白质与纤维素比值高的食物<sup>[48]</sup>,但是,在遇到种子类食物时,并不按照这个比例关系,而是采食那些脂类含量高且易消化的种子,后来Whiten等也发现这个现象<sup>[63]</sup>。这个根据不同养份标准采食两类食物的现象暗示了这种动物是为了保证摄入营养物质的某种平衡,但是,当时并没有理论工具很好地解释这种现象。

直到最近,新的假说模型的出现和应用,才使得营养均衡理论得到长足发展。这个新的理论模型就是几何结构模型(Geometric Framework-GF)。概要的讲,GF模型是建立在动物是有营养需求平衡的假设基础上的,即动物对食物中各种营养成分达到某种比例的平衡时,动物即可满足其生存和繁衍的需要<sup>[12,64-65]</sup>。所谓几何结构,是指在二维坐标系上两种营养成分的组成的比例值构成了二维坐标平面,三种成分则构成了三维坐标空间,依此类推,多种营养成分组合构成了多维坐标系。任何动物的营养需求平衡都会在这个坐标上找到一个点。动物的取食策略就是为了最终达到这个点,当食物养分比例不在这个点上时,或者取食环境改变时,动物应调整自己的取食策略,直至达到这个平衡。由于它可以纳入任何养份进行分析,因此这种模型不需要预先假定是哪种营养成分主导着动物的采食策略,因此,这种模型从全部的食物营养成分角度,理论上也就可以从根本上分析了动物的采食策略的变化动因。它其实也囊括了对以上4种模型的分析。

在灵长类营养生态学研究,运用这个模型已经对猕猴<sup>[66]</sup>、亚洲的叶猴类<sup>[48]</sup>和蜘蛛猴<sup>[5]</sup>等多种灵长类物种的食性策略进行了分析和解释。例如, Felton 等用这种模型对蜘蛛猴食物营养成分分析发现,实际上蜘蛛猴并不特别选择能量高的食物,对食物种类的选择也不受丹宁这样的植物次级代谢产物的影响,而是不论年龄成幼,它们总是保持每日食物中蛋白质含量稳定,在这种前提下,容忍对碳水化合物和脂肪的摄入比例的较大浮动<sup>[5]</sup>。

### 5.1 野生灵长类营养生态学中的研究瓶颈

前文指出,在几十年前就出现几种营养生态学理论假说,积累的研究物种越多,出现假说间自相矛盾的情况越多。这种矛盾的来源出自两个方面:第一,理论假说体系本身不完善;第二,验证假说的方法不完善。目前各种理论仍在发展和完善中,也都各有野外实例的支持。现在主要研究瓶颈局限在研究方法的不完善上,前文也提到,在很多物种的研究中研究方法不一致的问题,而且,这个也可能是限制灵长类营养生态学发展的主要因素。例如,在分析养分和能量摄入时,虽然很早就有学者意识到行为定量分析的重要性<sup>[30]</sup>,时至今日,仍有许多野外研究也仅仅概略计算食物的总能,还无法对各个食物进行定量能量转运分析。在验证其他几个理论时,都遇到对食物养分分析不够精细造成的研究间的误差乃至结论相反的情况。究其根源,如果想要精确验证自己的理论,对食物及其养分进行定量分析是所有研究都要首先面对和解决的问题。

### 5.2 野生灵长类物种营养成分的定量分析

对食物养分的定量分析的第一步就是要精确知道研究目标的采食量。在笼养条件下这种目的通过定量饲喂和回收残余就可以知道,但是在野生条件下,这种采食量需要依靠行为定量采样技术<sup>[5, 67]</sup>。行为定量记录和分析技术目前已经很成熟,在行为记录方法上,我们推荐采用焦点动物取样法(focal sampling)对不同个体进行全天取样,用连续记录法(continuous recording)记录它们的采食行为,记录它们的采食物种,采食部位,对不同物种和部位的采食时间<sup>[5, 67]</sup>,同时,还要记录对不同部位的采食频率,通过对频率和时间的乘积来计算目标动物的采食量。这种野外观察技术虽然要求比目前常用的扫描取样法和点式记录法的要求高,但是也能提供高质量的数据。

对食物营养成分定量分析的第二步就是化学组成分析。由于目前对饲料和食品的分析技术已经非常成熟和先进。不仅可对食物概略养分快速分析,对微量和痕量的化学物质均可灵敏检测<sup>[68]</sup>,有关具体的检测和分析方法,此处不再赘述。但是,需要强调的是,并不是对所有物种的所有食物都需要进行较为昂贵和种类繁多的高精度化学分析,需要依研究者所需解决生态学问题确定所需检测项目,毕竟,某种程度来讲,营养生态学是利用营养学的方法解决生态学的问题。

### 5.3 国内灵长类的食性和营养生态学研究现状和展望

以往的许多灵长类的研究都涉及了营养生态学的研究领域,只不过许多研究者并没有自觉地将之划入营养生态学范畴而已。中国有 20 种灵长类物种,隶属灵长目 3 个科<sup>[69]</sup>。国内不少学者也对分布于中国的野生灵长类物种做过食性定量研究,主要集中在猴科的 9 个物种和长臂猿科的 2 个物种上,发现我国分布的灵长类食性种类复杂,既有植食性为主的,也有杂食性的种类。由于自然条件所限,还有一半物种的食性和营养生态学研究尚属空白,然而近期灵长类营养生态学逐渐受到国内学者的关注,并做了有益和重要的探索。

营养生态学研究的的第一步是对动物食性组成的定性和定量研究,继而才有可能开展对

食物营养成分的分析。我国的相关研究也是遵循了这个规律,先从各种灵长类的食性开始研究。目前,在我国对 11 种灵长类物种的食性研究中,除了熊猴<sup>[70]</sup>的食性定性描述外,其他 10 个物种都开展了食性定性和定量研究(白眉长臂猿(*Hoolock leuconedys*)<sup>[71]</sup>;黑长臂猿(*Nomascus concolor*)<sup>[72-73]</sup>;海南长臂猿(*Nomascus hainanus*)<sup>[74]</sup>;猕猴(*Macaca mulatta*)<sup>[75-81]</sup>;藏酋猴(*Macaca thibetana*)<sup>[82]</sup>;滇金丝猴(*Rhinopithecus bieti*)<sup>[7,83-84]</sup>;黔金丝猴(*Rhinopithecus brelichi*)<sup>[85]</sup>;川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)<sup>[86-89]</sup>;黑叶猴(*Trachypithecus francoisi*)<sup>[90]</sup>;白头叶猴(*Trachypithecus poliocephalus*)<sup>[91]</sup>,其中 3 个物种开展了进一步的食物营养成分分析(猕猴(*Macaca mulatta*)<sup>[92]</sup>;黔金丝猴(*Rhinopithecus brelichi*)<sup>[85]</sup>;白头叶猴(*Trachypithecus poliocephalus*)<sup>[93]</sup>),还有几项研究涉及到验证营养生态学 5 个理论中的 2 个理论(能量最大化模型<sup>[7,86]</sup>和蛋白质最大化理论<sup>[93-94]</sup>)。可见,中国灵长类研究已经进入的食性研究量化阶段,并开始向营养生态学理论研究深入。

从营养生态学研究规律看,可从以下几个方向继续加强科研力量的投入。首先,在食性量化研究上,目前需要进行更为精细的食性质量定量研究。目前,主要对食性的定量研究也多是在种类和时间尺度上的定量分析(各种食物采食频次的比例),在质量尺度上的定量分析还很少<sup>[71]</sup>,这样就限制了对下游营养成分定量对比分析和理论研究。其次,在营养生态学研究的研究方法上需要运用营养学的研究手段,对更多食物进行定量营养成分分析。已经有研究分别在 3 个物种的食性研究中开展了营养成分分析,包括猕猴<sup>[92,95-96]</sup>、滇金丝猴<sup>[85]</sup>和白头叶猴<sup>[93-94]</sup>,其中研究最多的仍是较为普遍饲养的猕猴,然而,除了这些物种,我国对于其他灵长类物种的食性的营养成分分析也都有广阔的研究空间。再次,可以探讨更多运用有关营养生态学的方法和理论,以解决我国野生灵长类的采食策略这样的生态学问题。建议以后在有野外和实验室条件的地区开展相关的研究,在我国这样一个拥有较高灵长类物种多样性的国家推动灵长类营养生态学的发展。

#### 参考文献:

- [1] 刘季科,王溪,刘伟.北美田鼠亚科啮齿动物营养生态学研究进展[J].兽类学报,1991,11(3):266-235.
- [2] Ross C. Basal metabolic rate, body weight and diet in primates: an evaluation of the evidence[J]. Folia Primatologica, 1992, 58: 7-23.
- [3] Vinyard CJ, Wall CE, Williams SH, et al. Comparative functional analysis of skull morphology of tree-gouging primates[J]. American Journal of Physical Anthropology, 2003, 120(2): 153-170.
- [4] Leigh SR. Ontogenic correlates of diet in anthropoid primates[J]. American Journal of Physical Anthropology, 1994, 94(4): 499-522.
- [5] Felton AM, Felton A, Raubenheimer D, et al. Protein content of diets dictates the daily energy intake of a free-ranging primate[J]. Behavioral Ecology, 2009, 20(4): 685-690.
- [6] Oates JF, Swain T, Zantovska J. Secondary compounds and food selection by colobus monkeys[J]. Biochemical Systematics and Ecology, 1977, 5(4): 317-321.
- [7] Ding W, Zhao QK. *Rhinopithecus bieti* at Tacheng, Yunnan: diet and daytime activities[J]. International Journal of Primatology, 2004, 25(3): 583-598.
- [8] Schoener TW. Theory of feeding strategies[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1971, 2: 369-404.
- [9] Mattson WJ. Herbivory in relation to plant nitrogen content[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1980, 11: 119-161.
- [10] Freeland WJ, Janzen DH. Strategies in herbivory by mammals-role of plant secondary compounds[J]. American Naturalist,

- 1974, 108: 269-289.
- [11] Milton K. Factors influencing leaf choice by howler monkeys: a test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores[J]. *American Naturalist*, 1979, 114: 362-378.
- [12] Raubenheimer D, Simpson SJ. Organismal stoichiometry: quantifying non-independence among food components [J]. *Ecology*, 2004, 85(5): 1203-1216.
- [13] Emlen JM. Role of time and energy in food preference[J]. *American Naturalist* 1966, 100: 611-617.
- [14] Hixon MA. Energy Maximizers and Time Minimizers: Theory and Reality[J]. *The American Naturalist*, 1982, 119(4): 596-599.
- [15] Pyke GH, Pulliam HR, Charnov EL. Optimal foraging - selective review of theory and tests [J]. *Quarterly Review of Biology*, 1977, 52(2): 137-154.
- [16] Belovsky GE, Schmidt OJ. Mammalian herbivore optimal foraging and the role of plant defenses [A]//Palo RT and Robbins CT. *Plant Defenses Against Mammalian Herbivory*[M]. Boca Raton: CRC Press, 1991, 1-28.
- [17] Illius AW, Gordon IJ, Elston DA, et al. Diet selection in goats: a test of intake-rate maximization[J]. *Ecology*, 1999, 80(3): 1008-1018.
- [18] Leighton M. Modeling dietary selectivity by Bornean orangutans: evidence for integration of multiple criteria in fruit selection[J]. *International Journal of Primatology*, 1993, 14(2): 257-313.
- [19] Cowlshaw G, Dunbar RIM. *Primate Conservation Biology* [M]. Chicago: The University of Chicago Press, 2000.
- [20] Lambert JE. Primate nutritional ecology: feeding biology and diet at ecological and evolutionary scales [A]. //Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, et al. *Primates in Perspective* [M]. Oxford: Oxford University Press, 2007, 482-495.
- [21] Strier KB. *Primate Behavioral Ecology* [M]. 3rd edn. Boston: Allyn and Bacon, 2007.
- [22] Rosenberger AL, Strier KB. Adaptive radiation of the ateline primates [J]. *Journal of Human Evolution*, 1989, 18(7): 717-750.
- [23] Strier KB. Atelinae adaptations - behavioral strategies and ecological constraints [J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 1992, 88(4): 515-524.
- [24] Milton K. Food choice and digestive strategies of two sympatric primate species [J]. *American Naturalist*, 1981, 117(4): 496-505.
- [25] Castellanos HG. Feeding behaviour of *Ateles belzebuth* E. Geoffroy 1806 (Cebidae: Atelinae) in Tawadu Forest southern Venezuela [D]. Exeter: The University of Exeter, 1995.
- [26] Dew JL. Foraging, food choice, and food processing by sympatric ripe-fruit specialists: *Lagothrix lagotricha poeppigii* and *Ateles belzebuth belzebuth* [J]. *International Journal of Primatology*, 2005, 26(5): 1107-1135.
- [27] Di-Fiore A, Link A, Dew JL. Diets of wild spider monkeys [A]. //Christina JC and Campbell CJ. *Spider Monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2008, 81-137.
- [28] Robbins CT. *Wildlife Feeding and Nutrition* [M]. New York: Academic Press, 1983.
- [29] 季维智, 陆锦明, 邹如金, 等. 恒河猴日需蛋白质质量的研究 [J]. *动物学研究*, 1986, 7(4): 331-337.
- [30] Oftedal OT. The nutritional consequences of foraging in primates - the relationship of nutrient intakes to nutrient-requirements [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 1991, 334: 161-170.
- [31] Calvert JJ. Food selection by Western gorillas (*G. g. gorilla*) in relation to food chemistry [J]. *Oecologia*, 1985, 65(2): 236-246.
- [32] Rogers ME, Maisels F, Williamson EA, et al. Gorilla diet in the Lope reserve, Gabon: a nutritional analysis [J]. *Oecologia*, 1990, 84(3): 326-339.
- [33] Rothman JM, Dierenfeld ES, Hintz HF, et al. Nutritional quality of gorilla diets: consequences of age, sex, and season [J]. *Oecologia*, 2008, 155(1): 111-122.
- [34] Oates JF, Whitesides GH, Davies AG, et al. Determinants of variation in tropical forest primate biomass: new evidence from West-Africa [J]. *Ecology*, 1990, 71(1): 328-343.
- [35] Gaulin SJC, Gaulin CK. Behavioural ecology of *Alouatta seniculus* in Andean cloud forest [J]. *International Journal of*

- Primateology, 1982, 3(1): 1-32.
- [36] Kool KM. Food selection by the silver leaf monkey, *Trachypitecus auratus sondaicus*, in relation to plant chemistry[J]. *Oecologia*, 1992, 90: 527-533.
- [37] McKey DB, Gartlan JS, Waterman PG, et al. Food selection by black colobus monkeys (*Colobus satanas*) in relation to plant chemistry[J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1981, 16(2): 115-146.
- [38] Nakagawa N. Determinants of the dramatic seasonal changes in the intake of energy and protein by Japanese monkeys in a cool temperate forest[J]. *American Journal of Primatology*, 1999, 41(4): 267-288.
- [39] Cork SJ, Foley WJ. Digestive and metabolic strategies of arboreal folivores in relation to chemical defenses in temperate and tropical forests[A]. //Palo RT and Robbins CT. *Plant Defenses Against Mammalian Herbivory* [M]. Boca Raton: CRC Press, 1991, 133-166.
- [40] Foley WJ, McArthur C. The effects and costs of allelochemicals for mammalian herbivores: an ecological perspective [A]. //Chivers DJ and Langer P. *The Digestive System in Mammals: Food, Form and Function* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1994, 370-391.
- [41] Glander KE. Feeding patterns in mantled howling monkeys [A]. //Kamil A and Sargent TD. *Foraging Behavior: Ecological, Ethological, and Psychological Approaches* [M]. New York: Garland Press, 1981, 231-259.
- [42] Lambert JE. Primate digestion: Interactions among anatomy, physiology, and feeding ecology [J]. *Evolutionary Anthropology*, 1998, 7: 8-20.
- [43] Milton K. Physiological ecology of howlers (*Alouatta*): energetic and digestive considerations and comparison with the Colobinae[J]. *International Journal of Primatology*, 1998, 19(3): 513-548.
- [44] Rhoades DF, Cates RG. A general theory of plant antiherbivore chemistry[J]. *Recent Advances Phytochemistry*, 1976, 10: 168-213.
- [45] Oates JF, Waterman PG, Choo GM. Food selection by the South Indian leaf-monkey, *Presbytis johnii*, in relation to leaf chemistry[J]. *Oecologia*, 1980, 45(1): 45-56.
- [46] Glander KE, Wright PC, Seigler DS, et al. Consumption of cyanogenic bamboo by a newly discovered species of bamboo lemur[J]. *American Journal of Primatology*, 1989, 19(2): 119-124.
- [47] Wrangham RW, Waterman PG. Feeding behavior of vervet monkeys on *Acacia tortilis* and *Acacia xanthophloea* -with special reference to reproductive strategies and tannin production[J]. *Journal of Animal Ecology*, 1981, 50(3): 715-731.
- [48] Davies AG, Bennett EL, Waterman PG. Food selection by two Southeast Asian colobine monkeys (*Presbytis rubicunda* and *Presbytis melalophos*) in relation to plant chemistry[J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1988, 34(1): 33-56.
- [49] Marks DL, Swain T, Goldstein S, et al. Chemical correlates of rhesus monkey food choice -the influence of hydrolyzable tannins[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1988, 14(1): 213-235.
- [50] Mowry CB, Decker BS and Shure DJ. The role of phytochemistry in dietary choices of Tana River red colobus monkeys (*Procolobus badius rufomitratus*) [J]. *International Journal of Primatology*, 1996, 17(1): 63-84.
- [51] Chapman CA, Chapman LJ, Naughton-Treves L, et al. Predicting folivorous primate abundance: validation of a nutritional model[J]. *American Journal of Primatology*, 2004, 62(2): 55-69.
- [52] Fashing PJ, Dierenfeld ES, Mowry CB. Influence of plant and soil chemistry on food selection, ranging patterns, and biomass of *Colobus guereza* in Kakamega Forest, Kenya[J]. *International Journal of Primatology*, 2007, 28(3): 673-703.
- [53] Villalba JJ, Provenza FD. Foraging in chemically diverse environments: energy, protein, and alternative foods influence ingestion of plant secondary metabolites by lambs[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, 31(1): 123-138.
- [54] Min BR, Barry TN, Attwood GT, et al. The effect of condensed tannins on the nutrition and health of ruminants fed fresh temperate forages: a review[J]. *Animal Feed Science and Technology*, 2003, 106(1-4): 3-19.
- [55] Rautio P, Bergvall UA, Karonen M, et al. Bitter problems in ecological feeding experiments: commercial tannin preparations and common methods for tannin quantifications [J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2007, 35(5): 257-262.
- [56] Clements KD, Raubenheimer D, Choat JH. Nutritional ecology of marine herbivorous fishes: ten years on[J]. *Functional Ecology*, 2009, 23(1): 79-92.

- [57] Bauchop T, Martucci RW. Ruminant-like digestion of langur monkey. *Science*, 1968, 161: 698-700.
- [58] Milton K. Dietary quality and demographic regulation in a howler monkey population [A]. // Leigh EG, Rand AS and Windsor DM. *The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-Term Changes* [M]. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 1982, 273-289.
- [59] Milton K, McBee RH. Rates of fermentative digestion in the howler monkey, *Alouatta palliata* (Primates, Ceboidea) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A: Physiology*, 1983, 74(1): 29-31.
- [60] Yeager CP, Silver SC, Dierenfeld ES. Mineral and phytochemical influences on foliage selection by the proboscis monkey (*Nasalis larvatus*) [J]. *American Journal of Primatology*, 1997, 41(2): 117-128.
- [61] Ganzhorn JU. Leaf chemistry and the biomass of folivorous primates in tropical forests - test of a hypothesis [J]. *Oecologia*, 1992, 91(4): 540-547.
- [62] Westoby M. Analysis of diet selection by large generalist herbivores [J]. *American Naturalist*, 1974, 108: 290-304.
- [63] Whiten A, Byrne RW, Barton RA, et al. Dietary and foraging strategies of baboons [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 1991, 334: 187-197.
- [64] Simpson SJ, Raubenheimer D. A multilevel analysis of feeding behavior - the geometry of nutritional decisions [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 1993, 342: 381-402.
- [65] Raubenheimer D, Simpson SJ, Mayntz D. Nutrition, ecology and nutritional ecology: toward an integrated framework [J]. *Functional Ecology*, 2009, 23(1): 4-16.
- [66] Milton K. Micronutrient intakes of wild primates: Are humans different? [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology (Part A): Molecular and Integrative Physiology*, 2003, 136(1): 47-59.
- [67] Altmann J. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, 1974, 49(3): 227-267.
- [68] 刘福岭, 戴行钧. 食品物理与化学分析方法 [M]. 北京: 轻工业出版社, 1987.
- [69] IUCN 2009. IUCN Red List of Threatened Species [EB/OL]. Version 2009.2. [2009-10-19]. <http://www.iucnredlist.org>.
- [70] 周岐海, 唐华兴, 韦春强, 等. 桂林七星公园猕猴的食物组成及季节性变化 [J]. *兽类学报*, 2009, 29(4): 419-426.
- [71] 吴宝琦. 滇金丝猴 (*Rhinopithecus bieti*) 食性的分析 [J]. *人类学学报*, 1991, (10): 357-371.
- [72] Fan PF, Jiang XL. Predation on giant flying squirrels (*Petaurista philippensis*) by black crested gibbons (*Nomascus concolor jingdongensis*) at Mt. Wuliang, Yunnan, China [J]. *Primates*, 2009, 50(1): 45-49.
- [73] Fan PF, Ni QY, Sun GZ, et al. Gibbons under seasonal stress: the diet of the black crested gibbon (*Nomascus concolor*) on Mt. Wuliang, Central Yunnan, China [J]. *Primates*, 2009, 50(1): 37-44.
- [74] 林家怡, 莫罗坚, 庄雪影, 等. 海南黑冠长臂猿栖息地群落优势种及采食植物生态位特性 [J]. *华南农业大学学报*, 2006, 27(6): 52-57.
- [75] 周岐海, 韦华, 黄中豪, 等. 弄岗熊猴的活动节律和活动时间分配 [J]. *动物学报*, 2007, 53(5): 791-799.
- [76] 吕九全, 路纪琪, 李景原, 等. 太行山猕猴的食性 [J]. *生态学杂志*, 2002, 21(1): 29-31.
- [77] 王勇军, 廖文波, 常弘. 广东内伶仃岛猕猴食性及食源植物分析 [J]. *生物多样性*, 1999, 7(2): 97-105.
- [78] 李保国, 张鹏, 渡边邦夫, 等. 川金丝猴的一次食物转变 [J]. *兽类学报*, 2003, 23(1): 358-360.
- [79] 王骏, 江海声, 刘振河, 等. 热带-亚热带森林中猕猴的食性 [J]. *应用生态学报*, 1994, 5(2): 167-171.
- [80] Su HH, Lee LL. Food Habits of Formosan Rock Macaques (*Macaca cyclopis*) in Jentse, Northeastern Taiwan, Assessed by Fecal Analysis and Behavioral Observation [J]. *International Journal of Primatology*, 2001, 22(3): 359-377.
- [81] 曾维铭, 陈业良, 周志权. 未成年猕猴最低蛋白质平衡日粮的研究 [J]. *广西科学院学报*, 1999, 15(4): 13-15.
- [82] Zhao QK, Deng ZY, Xu JM. Natural foods and their ecological implications for *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China [J]. *Folia Primatology*, 1991, 57(1): 1-15.
- [83] Wu BQ. Survey and analysis of feeding habits of *Rhinopithecus bieti* (Yunnan Snub-Nosed Langu) [J]. *American Journal of Primatology*, 1994, 33: 253-253.
- [84] 吴宝琦, 和顺进. 滇金丝猴 (*Rhinopithecus bieti*) 雪季粪便中食物类型的定量分析 [J]. *动物学研究*, 1989, 10(增刊): 101-109.

- [85] Bleisch WV, Liu ZM, Dierenfeld ES, *et al.* Selected nutrient analysis of plants in the diet of the Guizhou Snub-nosed monkey (*Rhinopithecus brelichi*) [M]//Jablonski NG. The Natural History of the Doucs and Snub-Nosed Monkey. Singapore: World Scientific Publishing, 1998, 241-254.
- [86] Guo ST, Li BG, Watanabe K. Diet and activity budget of *Rhinopithecus roxellana* in the Qinling Mountains, China [J]. *Primates*, 2007, 48(4): 268-276.
- [87] 李保国, 李智军, 熊成培. 陕西猕猴的栖息地和食物组成 [J]. 西北大学学报(自然科学版), 1996, 26(1): 87-92.
- [88] Li YM. The seasonal diet of the Sichuan snub-nosed monkey (*Pygathrix roxellana*) in Shennongjia Nature Reserve, China [J]. *Folia Primatologica*, 2001, 72(1): 40-43.
- [89] Li YM. Seasonal variation of diet and food availability in a group of Sichuan snub-nosed monkeys in Shennongjia Nature Reserve, China [J]. *American Journal of Primatology* 2006, 68(3): 217-233.
- [90] 罗杨, 陈正任, 汪双喜. 贵州麻阳河地区黑叶猴的食性观察 [J]. 动物学杂志, 2000, 35(3): 44-49.
- [91] 黄乘明, 孙儒泳, 薛跃规, 等. 白头叶猴食谱与觅食时间分配的研究 [J]. 人类学学报, 2000, 19(1): 65-72.
- [92] 鲁帅尧, 赵远, 和占龙, 等. 幼猴对两种日粮常规营养成分消化率的研究 [J]. 中国比较医学杂志, 2004, 14(1): 5-8.
- [93] 韦毅, 黄乘明, 韦一能, 等. 笼养白头叶猴食物营养代谢的研究 [J]. 广西科学, 1999, 6(3): 238-240.
- [94] 唐政. 白头叶猴 (*Trachypithecus leucocephallus*) 的觅食生物学和营养分析 [D]. 广西师范大学, 2004.
- [95] 吴建普, 周伟, 周杰珑, 等. 高黎贡山赧白眉长臂猿食性及日取食量 [J]. 动物学研究, 2009, 30(5): 539-544.
- [96] 魏强. 我国实验猕猴的研究及质量标准初探 [J]. 中国实验动物学杂志, 1996, 6(1): 52-56.

## Processes in the Study of Primate Nutritional Ecology

GUO Song-tao<sup>1</sup>, JI Wei-hong<sup>2,3</sup>, CHANG Hong-li<sup>1</sup>, DAVID Raubenheimer<sup>3</sup>, LI Bao-guo<sup>1,2</sup>

(1. College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710069; 2. Institute of Zoology, Shaanxi Academy, Xi'an 710032; 3. Institute of Natural Resources and New Zealand Institute for Advanced Study, Massey University, Albany, New Zealand 904)

**Abstract:** Nutritional ecology is a field that studies the quantity and quality of food taken in by animals and involves adaptative and functional mechanisms used by those animal populations. There are five main considerations in this field: 1) energy maximization; 2) nitrogen (protein) maximization; 3) regulation of plant secondary metabolites or PSMs; 4) regulation of dietary fiber; and 5) nutrient balancing. This paper introduces these five considerations in a review of studies by Chinese primatologists.

**Key words:** Feeding strategy; Nutrient balance; Nutrient quality