中国科学: 生命科学 2024 年 第 54 卷 第 9 期: 1690 ~ 1698
SCIENTIA SINICA Vitae lifecn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS
论 文 中国知名大学及研究院所专栏 中山大学生命科学学院专辑

高密度猕猴种群的种内食性生态位分化

何远思[1,2,3], 樊宇轩[1], 范朋飞[1*]

1. 中山大学生命科学学院, 广州 510275;
2. 中国科学院动物研究所动物生态与保护生物学院重点实验室, 北京 100101;
3. 中国科学院大学, 北京 100049
* 联系人, E-mail: fanpf@mail.sysu.edu.cn

收稿日期: 2024-04-29; 接受日期: 2024-07-23; 网络版发表日期: 2024-09-04
广东省林业局(批准号: 33000-42090019)、广东内伶仃岛-福田国家级自然保护区(批准号: 33000-71020200)、深圳市知识创新计划(批准号: 20180285)资助

摘要 种间生态位分化是物种维持共存的重要机制之一. 为减少资源竞争, 部分物种在种内也出现一定的生态位分化. 但是与种间生态位分化相比, 关于种内生态位分化的研究很少. 猕猴是全球分布最广的非人灵长类动物, 其食性泛化, 能够适应多样的环境. 位于深圳内伶仃岛的野生猕猴种群数量庞大、密度极高, 近1000只个体生活在不足5 km^2的小岛上, 不同猴群间家域重叠度高, 且岛上食物资源丰富、无猕猴天敌, 为探讨种内生态位分化提供良好条件. 本研究基于对内伶仃岛四群猕猴食性观察, 发现猕猴共取食来自120种食源植物的350种食物(同一种植物的叶、芽、花、果被作为不同食物), 但不同群体无论是全年还是同一个月份取食的食物存在一定差异, 该结果说明岛内猕猴可能出现种内食性生态位分化. 多样化的觅食策略或许是食物资源丰富而缺少竞争者的小岛上能存在如此高密度猕猴种群的原因.

关键词 猕猴(*Macaca mulatta*), 生态位分化, 食性, 觅食策略, 高密度种群

生态位被定义为物种对其生活环境内资源利用方式的总和, 而物种对不同资源利用方式的权衡以及组合使其所占据的生态位存在差异[1]. 生态位分化是物种维持共存的重要机制之一. 物种通过生态位和栖息地分化回避部分竞争以共存于群落中, 生态位相同的物种会由于对相同资源的需求出现竞争排除, 不能稳定共存[2].

生态位分化与种间竞争的相关性已在许多类群中获得证实, 同域分布且具备相似生态位的物种能够通过偏好不同的资源类型、采取不同行为策略或是调整行为的时间、空间分配以实现生态位分离, 从而减少种间竞争, 达到共存[3~5]. 然而生态位分化并不仅仅见于物种间, 同一物种内实际上也存在行为、取食偏好的多样性乃至某种程度上的生态位分化, 并对种群、群落动态变化造成影响[6,7]. 这样的种内生态位分化不一定与物理上的差异(形态、生理结构等)有关, 即使处于相同年龄阶段或性别相同的个体, 也存在资源利用的差异[8]. 和种间生态位分离类似, 种内的生态位差异受竞争水平、环境资源多寡以及捕食等影响, 种间竞争弱、种内竞争强时种内生态位多样性会更高[8~10]

引用格式: 何远思, 樊宇轩, 范朋飞. 高密度猕猴种群的种内食性生态位分化. 中国科学: 生命科学, 2024, 54: 1690–1698
He Y S, Fan Y X, Fan P F. Intraspecific feeding niche differentiation in *Macaca mulatta* with high population density (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2024, 54: 1690–1698, doi: 10.1360/SSV-2024-0137

© 2024 《中国科学》杂志社 www.scichina.com
https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0137

以种内的食性生态位分化为例, 加州海獭(*Enhydra lutris nereis*)在食物资源匮乏时不同个体会采取不同觅食策略以避免竞争、最大化觅食效率[7]. 然而, 多数研究往往无法区别食性差异是对环境内资源可利用性差异的适应或是对种内竞争的回避[11].

猕猴(*Macaca mulatta*)在我国被列为国家二级重点保护野生动物, 是全世界分布最为广泛的非人灵长类动物, 具备较广的适应辐射, 在我国的分布北至河南太行山、南至海南南湾[12,13]. 其中广东省是我国重要的野生猕猴种质资源分布省, 有4个海岛猕猴种群(内伶仃岛、上川岛、担杆岛、二洲岛), 其中内伶仃岛植被覆盖情况最好且猕猴种群密度极高. 内伶仃岛保护区成立之初的调查显示岛上猕猴种群数量约为200只[14], 1998年调查时便增加到约600只[15], 而到2016年, 保护区的科学考察报告显示, 岛上预估有约24群猕猴共960只个体[16]. 2023年基于项圈定位技术估计岛上猕猴达到39群近1000只, 且群间家域存在极大程度重叠[17]. 其种群规模之大、密度之高、增长之迅速, 与内伶仃岛有限的面积形成鲜明对比. 内伶仃岛猕猴极高的种群密度及猴群家域重叠意味着潜在的高强度种内食物竞争, 为探讨种内生态位分化提供良好的研究条件.

本研究于2021年4月至2022年3月对内伶仃岛上4个家域相邻的猕猴群体进行年周期的行为观察, 利用5 min间隔的瞬时扫描法收集其食性数据, 探讨种内食性生态位分化与高种群密度之间的关系. 研究结果将帮助研究者更好地保护和管理内伶仃岛的猕猴种群及其依赖的生态系统.

1　材料与方法

1.1　研究地点

内伶仃岛(22°23′49″~22°25′35″N, 113°46′18″~113°49′49″E)位于珠江口东侧的伶仃洋上, 隶属广东内伶仃福田国家级自然保护区. 岛屿面积较小, 总陆地面积为4.98 km^2. 岛上地势相对低平, 海拔变化小, 最高峰尖峰山高约340.9 m[16]. 内伶仃岛地处低纬度南亚热带季风气候区, 水热光照资源充沛. 岛上气候特点主要表现为“夏长无酷暑, 冬短而温暖”, 全年月平均温度约22.0℃~22.4℃, 没有气候上的冬季. 2016年保护区考察报告显示, 内伶仃岛上共分布有814种植物[16], 植被丰富、群落多样且分散. 由于此前曾对岛屿进行过一定程度开发, 岛上植物次生性较强, 且有相当大比例人工种植的植物种类, 如台湾相思(*Acacia confusa*)、血桐(*Macaranga tanarius*)等, 与天然植物群落组成有一定差异. 动物方面, 岛上分布有多种两栖类、爬行类、鸟类及哺乳类动物, 包括蟒蛇(*Python bivittatus*)、黑鸢(*Milvus migrans*)、穿山甲(*Manis pentadactyla*)等保护动物. 猕猴为岛上最常见的、种群数量最大的中大型哺乳动物, 除少量人类饲养的犬只及蟒蛇外[18,19], 岛上基本没有猕猴的天敌.

1.2　研究群体

本文的研究对象为四群分布于岛屿东侧至东南侧的猴群(图1), 按其主要分布地特点分别命名为: 保安房群(BAF)、管理站群(GLZ)、猴场群(HC)与雷达塔群(LDT), 各群基本信息如表所示(表1). 每个猴群都在一定程度上取食来自于人类的食物, 其中猴场群与雷达塔群有固定的人为食物来源, 前者为有工作人员每日定时定点投喂玉米、花生、杨桃等食物, 后者为家域内有人类生活垃圾投放点, 研究期间观察到其有固定取食垃圾的习惯. 自2021年4月至2022年3月, 每月对4群猕猴进行行为观察, 共计观察137天, 收集行为数据87395条, 其中觅食数据20684条(网络版附表1).

1.3　行为观察

本研究采用瞬时扫描法收集猕猴行为数据与觅食数据. 具体为每个观察日到相应猴群的家域内寻找其活动踪迹, 一旦发现猴群便开始跟踪观察, 直至晚上猴群进入休息地, 或猴群脱离视线范围无法再找到, 或遇到不可抗力因素阻碍观察进行(如暴雨等). 记录时每隔5 min对视线范围内猴群所有个体进行一次扫描取样, 记录其性别、年龄、行为类型. 如果观察到取食, 则记录其取食的植物物种和部位(果实、种子、花、茎、叶、树皮、芽), 对无法分辨或未能定种的食物种类, 统一记为未知. 其中所有来自人类的食物(投喂、垃圾等)归为人为食物; 虫、虫卵、螃蟹、蜂巢、菌、蘑菇、土合并为其他食物.

1.4　数据分析

由于同一种植物的不同部位具有不同的营养成分, 猕猴对不同部位的取食强度也有明显差异, 本文将

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0137

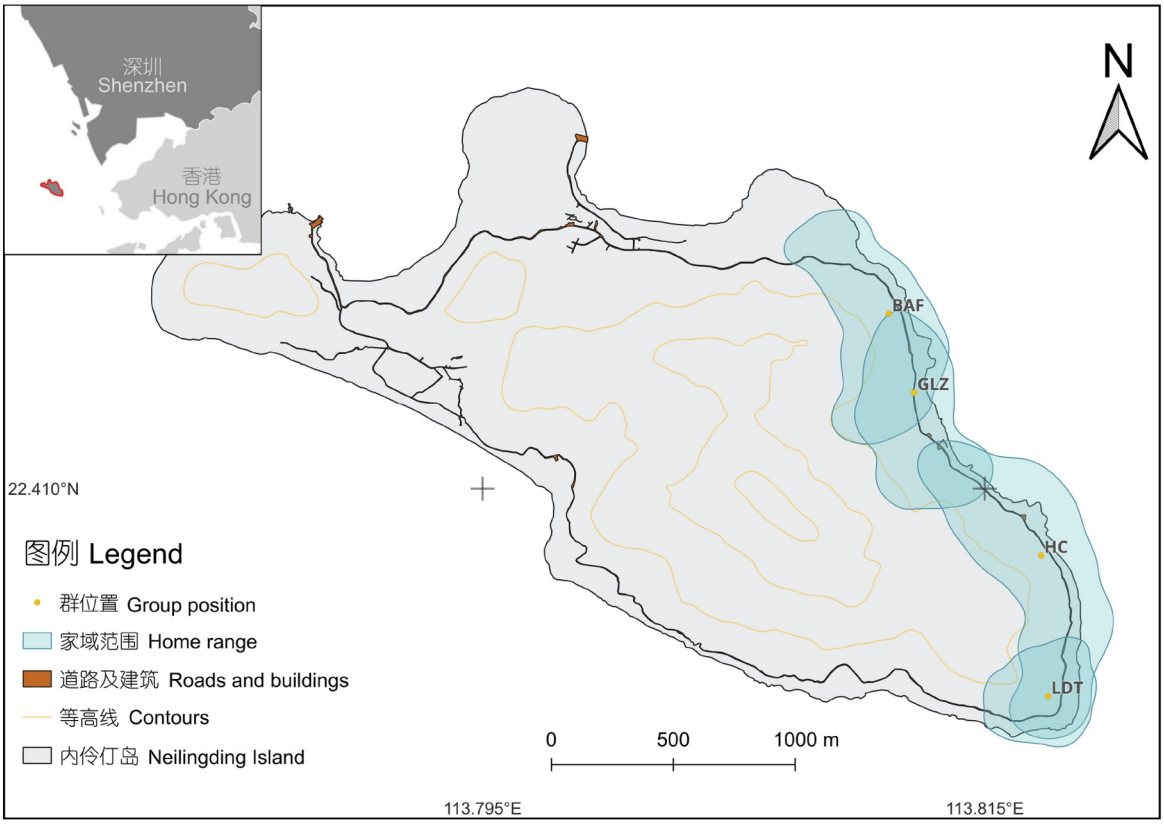


图 1 内伶仃岛四群猕猴分布位置及年家域范围
Figure 1 Group positions and annual home ranges of the four macaque groups on Neilingding Island

表 1 2021年8月内伶仃岛四群猕猴的群体大小和组成
Table 1 Group size and composition of the four macaque groups on Neilingding Island in August 2021

群名	成年雄性	成年雌性	亚成年雄性	亚成年雌性	3~4岁个体	2岁个体	1岁个体	新生儿	个体总数
保安房群BAF	4	7			1	3	7	4	26
管理站群GLZ	5	8			1	3	7	4	28
猴场群HC	3	12	2	3	5	3	9	7	44
雷达塔群LDT	4	8			3	2	6	3	26

同一种植物的不同部位作为不同种类的食物进行分析. 例如猕猴取食小叶榕(*Ficus microcarpa*)的未熟果、成熟果、叶、芽等部位, 本文在分析食源植物物种数时只计入小叶榕这一个物种, 但是统计食物种类数时将其作为四种食物纳入统计.

基于行为数据结果, 采用香农-维纳(Shannon-Wiener)多样性指数反映各群猕猴食物的α多样性(Food diversity index, FDI)的月变化情况. 计算时排除记为未知的觅食记录. 评价食源植物物种差异时排除记为未知、非植物的取食记录.

$$FDI = H' = \sum_{i=1}^{s} P_i \log_2 P_i \quad (1)$$

H': Shannon-Wiener多样性指数; S: 所取食食物种类或食源植物物种数; P_i: 食物种类i或食源植物物种i取食记录数在该月取食记录总数中的占比.

采用Sorenson指数和Bray-Curtis距离反映不同猴群间食源植物物种的β多样性差异, 即对不同食源植物的物种取食倾向的差异, Sorenson指数越大、Bray-

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0137

Curtis距离越小, 表明两群间取食倾向越接近. 计算时排除记为未知、非植物的觅食记录.

Sorenson指数:

$$C_S = \frac{2j}{a+b} \tag{2}$$

其中, a: A群食源植物物种数; b: B群食源植物物种数; j: A、B群共有食源植物物种数.

Bray-Curtis距离:

$$D_{bray} = \frac{\Sigma_{i=1}^{s}\left|y_{ij}-y_{ik}\right|}{\Sigma_{i=1}^{s}\left(y_{ij}+y_{ik}\right)} \tag{3}$$

其中, S: j群与群总食源植物物种数; y_{ij}: 物种i取食记录数在j群取食记录总数中的占比; y_{ik}: 物种i取食记录数在群取食记录总数中的占比.

为了解不同植物在不同猴群食谱中的重要程度, 以及各猴群对不同食物的取食强度情况, 将在全年取食记录中占比大于1%的食源植物物种定义为重要食源植物, 同时将当月取食占比超过5%的食物定义为月重要食物[20,21].

研究采用Kruskal-Wallis分析比较群间、季节间、月间数据的差异. 所有数据的预处理在Microsoft Excel 2019中完成, 计算在Microsoft Excel 2019, IBM SPSS Statistics 23.0中完成, 绘图在Microsoft Excel 2019, Bioladder绘图网站(https://www.bioladder.cn/web/#/pro/cloud)中完成.

2　结果

2.1　内伶仃岛猕猴食物组成和食性比例

本研究共记录到猕猴取食56科103属120种食源植物的350种食物(网络版附表2). 各群累计取食食物种类数及食源植物物种数都随着研究时间的增加而持续上升, 并没有接近渐近线(网络版附图1), 表明若进一步增加观察时间, 内伶仃岛猕猴所取食的食物种类数还可能继续增加.

在总取食记录中占比大于5%的食源植物共4种, 分别为破布叶(*Microcos paniculata*)(18.16%)、血桐(10.77%)、小叶榕(8.62%)与龙眼(*Dimocarpus longan*)(7.78%), 此外人为食物也有13.10%的占比, 5项合计占觅食记录的58.44%. 整体上, 内伶仃岛猕猴全年食谱中果实占比最高(39.54%±24.54%, mean±SD), 其次是种子(22.23%±18.40%, mean±SD)和叶(15.03%±12.42%, mean±SD), 然后是人为食物(13.12%±7.27%, mean±SD), 其余食物类型占比均低于5%.

2.2　群内食物α多样性

四个群中, 管理站群取食的食源植物种数和食物种类数都最高, 雷达塔群最低(表2). Kruskal-Wallis分析显示各群间取食食源植物物种数有显著差异(K=9.241, P=0.026), 而食物种类数差异不显著(K=18.104, P=0.079).

内伶仃岛猕猴月均食物种类的多样性指数为2.91±0.72(mean±SD), 食源植物物种的多样性指数为2.57±0.69(mean±SD). 具体到不同猴群, 无论是食物种类多样性还是食源植物物种多样性, 均为管理站群最高, 猴场群次之, 然后为保安房群, 最低为雷达塔群(图2). Kruskal-Wallis分析显示各群间食物种类多样性(K=2.023, P=0.568)及食源植物物种数多样性指数(K=2.870, P=0.412)均没有显著差异.

2.3　群间食物β多样性

就食物种类而言, 有37种在四群猕猴食谱中均有

表 2　内伶仃岛四群猕猴取食的食物种类数及食源植物数[a)]

Table 2　Number of food parts and species for the four macaque groups on Neilingding Island[a)]

猴群	食物种类	食源植物		
		科	属	种
保安房群 BAF	148(5)	34	64	71(2)
管理站群 GLZ	201(3)	37	77	90(2)
猴场群 HC	174(1)	38	66	73(1)
雷达塔群 LDT	118(3)	29	50	58(2)

a) 括号内为未确定到物种的食物数及物种数

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0137

出现, 而有188种仅在其中一群猕猴中有取食记录. 就食源植物物种而言, 有34个物种四群均有取食, 有38个物种只见于其中一群的食谱, 即使在同一个月, 不同群取食相同食物的情况依然较少(图3).

对各猴群重要食源植物及月重要食物的统计显示, 各群的重要食物均存在一定程度差异. 内伶仃岛猕猴重要食源植物共30种, 其中有6种植物对四个猴群而言均为重要食源植物, 而有14种只在其中一个猴群有大于1%的取食记录(网络版附表3). 月重要食物共62种, 包括植物性食物60种以及虫和人为食物. 其中, 植物性食物中32种只见于某一群, 而仅有7种在四群猕猴的月重要食物名录中均有出现(网络版附表4). β多样性分析显示不同群间食源植物取食占比的Sorenson指数较大而Bray-Curtis距离较小, 说明各群对食源植物物种的利用强度存在相当的差异(表3).

3 讨论

3.1 内伶仃岛猕猴取食丰富多样的食物

本研究调查到的猕猴食物种类有351种, 涵盖食源植物120种, 反映内伶仃岛上猕猴食谱的丰富性. 内伶仃岛猕猴食物多样性明显高于其他地区猕猴种群, 包括广东上川岛(48种)[22]、广西弄岗(114种)[23]、四川雅江(90种)[24]、太行山(105种)[25]. 内伶仃岛猕猴较高的食性多样性可能源于岛上优良的水热条件优良和丰富多样的植物群落. 相比其他猕猴种群, 内伶仃岛种群密度极高且取食食物在群间存在较大差异, 多样化的食谱支持内伶仃岛猕猴存在种内食性生态位分化的结论.

本次调查所得的食源植物物种数也高于此前对内伶仃岛猕猴食性的两次历史调查结果: 王骏等人[26] 1994年调查到的78种, 以及丁振芳[22]2015~2016年调查到的87种. 以内伶仃岛的植被多样性来看, 据1990年

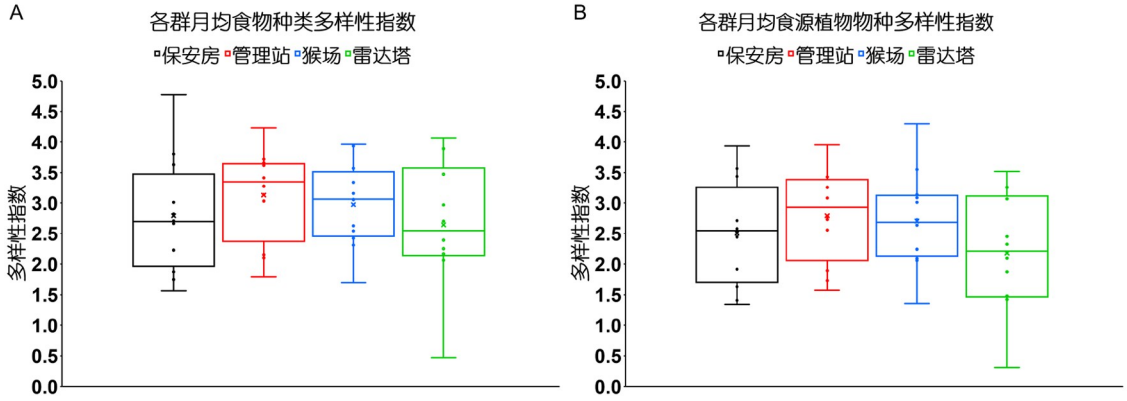


图 2 各群月均(A)食物种类多样性及(B)食源植物物种多样性指数

Figure 2 Monthly average diversity index of (A) food parts and (B) food plants species of each group

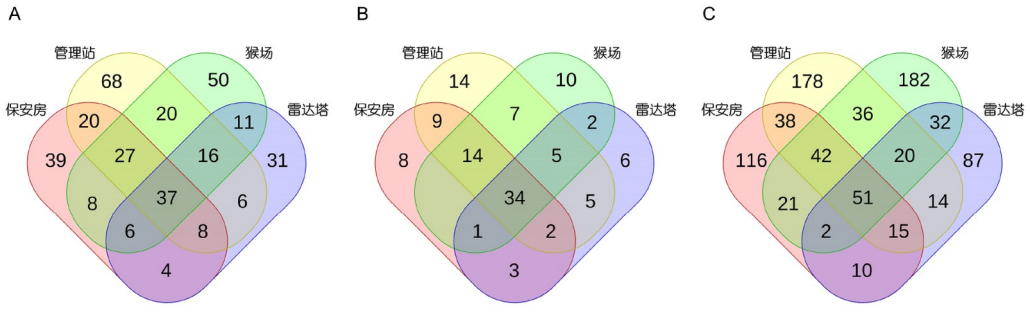


图 3 各群食物种类、食源植物物种数及每月取食记录数重叠情况. A: 各群食物种类数Venn图; B: 各群食源植物物种数Venn图; C: 不同群在同一月取食相同食物的记录数Venn图

Figure 3 Overlap of the food parts, species, and monthly feeding records among groups. A: Venn diagram for foodparts; B: Venn diagram for food plant specie; C: Venn diagram for the records of different groups having the same type of food parts in the same month

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0137

表 3　内伶仃岛四群猕猴食源植物取食占比的β多样性分析结果[a)]

Table 3　β-diversity of the feeding proportion of food plants species among the four groups on Neilingding Island[a)]

	保安房群BAF	管理站群GLZ	猴场群HC	雷达塔群LDT
保安房群BAF		0.7329	0.6906	0.6202
管理站群GLZ	0.2980		0.7362	0.5405
猴场群HC	0.3869	0.4088		0.6107
雷达塔群LDT	0.4765	0.5625	0.4288	

a) 上三角为Sorenson指数, 下三角Bray-Curtis距离

覃朝锋等人[27]的研究结果, 内伶仃岛有维管植物117科324属452种, 1997~1998年经过全面科考修订后的植物名录共有维管植物132科393属601种[28], 而2016年第二次大规模科考显示岛上维管植物已增至170科479属746种[16]. 这表明内伶仃岛植被多样性可能在逐渐增加, 从而导致对猕猴食性的调查结果存在差异. 但这样的差异也可能是因为调查误差或是新的分类系统的提出导致物种分类地位发生改变[29]同时, 前述研究针对的猕猴群体数量有限, 如丁振芳等人[22]仅对一群猕猴进行跟踪观察, 从结果来看该研究获得的食源植物数也确实接近本研究中观察到的单群猕猴的取食数据. 尽管岛屿面积有限、猴群家域接近, 但不同群体所取食的食物种类及食源植物物种依然存在明显差异, 增加研究群体能记录到更多不同的食源植物.

但本研究结果少于王勇军等人[28]于1997~1998年估计的结果(约200种). 这可能因为王勇军等人除野外直接观察外, 也结合观察植物被啃食痕迹、参考类似生境猕猴研究资料、根据植物种类的性质类别进行推测(如推断猕猴也取食一些明显可食用的果类、淀粉植物、种植作物等)等间接手段, 因此所得数据更高. 但考虑到在本研究期间, 猕猴食物种类及食源植物物种并未达到渐近线, 若进一步增加研究时间, 还有可能观察到猕猴取食更多不同的食物.

3.2　内伶仃岛猕猴食性生态位分化

本研究的结果显示, 内伶仃岛家域相邻的四群猕猴具有相当的食性差异. 这些差异主要体现在以下几点: (ⅰ) 全年的觅食记录中占比超过1%的食源植物物种交集少; (ⅱ) 每月取食占比大于5%的月重要食物种类交集少; (ⅲ) 各群食源植物取食占比的β多样性高. 可见同域分布、利用相同环境资源的四个邻近猴群存在不同的取食偏好. 在食物资源丰富的环境中, 当种间竞争弱而种内竞争激烈时, 更容易出现种内生态位分化[9,10,30]. 在本研究中发现, 在内伶仃岛上, 有超过120种食源植物为猕猴提供充足的食物资源, 而猕猴作为生物量最大的物种, 岛上几乎没有能与之竞争的物种. 同时, 相比其他区域, 内伶仃岛猕猴种群密度非常高[31,32], 在不足5 km^2的小岛上一共生活着近1000只猕猴, 相邻群体之间家域重叠比例超过50%[17], 这意味着种内竞争可能十分激烈. 在这种情况下, 岛上猕猴取食的种类及占比均出现差异, 这样可以减弱相邻群体因为食物竞争而发生严重冲突的可能. 除食性生态位分化外, 动物也可通过对资源的不同步利用来避免直接的种间竞争. 考虑到内伶仃岛猕猴具备极高的种群密度及群间家域重叠程度, 猴群可能通过对资源进行错峰利用来实现共存. 对该问题的探究能够进一步解释内伶仃岛高密度猕猴种群的维持机制. 然而探究该问题需要研究人员同步获取多个猴群的空间利用模式, 未来结合传统的行为记录方法与新兴的移动监测技术(如追踪定位项圈)能更好地回答这个问题.

3.3　保护建议与思考

内伶仃岛猕猴取食记录中占比较高的植物中, 有许多是人工种植的种类, 包括保护区建立前大量种植的台湾相思, 以及后续引种的血桐、作为果树种植的龙眼等[16]. 这些植物给猕猴提供大量食物, 但是人工种植林群落结构单一. 过于单一的植物群落对外界干扰的抵抗能力较弱[33]. 此外, 徐华林等人[34]于2013年调查发现岛上的台湾相思林在过去十数年间处于明显的衰退状态. 若这些组成单一的群落出现崩溃, 可能会对岛上猕猴种群产生巨大影响. 此外, 当前内伶仃岛现已发现多种入侵植物[35], 外来入侵植物绞杀乔木、遮蔽低矮灌木及草本, 影响内伶仃岛植物群落结构及组

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0137

成多样性, 并可能改变猕猴所能获取的食物资源类型及丰富度. 目前, 内伶仃岛猕猴种群趋近饱和、种内竞争激烈[17], 这些入侵植物对猕猴食源植物的影响需要尽快评估.

同时, 由于岛屿相对闭塞, 岛上生活垃圾只是作简单堆放处理, 对海洋及岛上生态环境存在不良影响. 生活垃圾的组成成分十分复杂, 除猕猴可利用的食物外, 也有如塑料袋、泡沫等不可利用的东西, 若摄入可能对猕猴及岛上其他动物的健康造成不利影响. 研究期间曾多次观察到猕猴啃食泡沫板、包装盒一类的物品, 甚至还记录到有个体取食废弃的药品, 此类情况应当引起保护区的重视, 有必要对岛上人员的生活垃圾进行更合理无害的处理.

本研究显示高密度、家域高度重叠的内伶仃岛猕猴种群存在明显的种内食性生态位分化. 但这种分化是否影响猴群觅食效率、能量摄入、营养均衡甚至于猴群整体的适合度仍然未知. 高密度的猕猴种群通过取食和种子传播如何影响内伶仃岛的植被演替也是值得关注的问题. 对这些问题的深入研究有助于管理部门对内伶仃岛的生态系统和猕猴进行更深入有效的保护和管理, 因此非常有必要对内伶仃猕猴开展长期群体动态监测和行为学观察.

致谢 感谢广东内伶仃-福田国家级自然保护区在野外调查期间提供的帮助和支持.

参考文献

1 Whittaker R H. Dominance and diversity in land plant communities. Science, 1965, 147: 250–260

2 Vandermeer J H. Niche theory. Annu Rev Ecol Syst, 1972, 3: 107–132

3 Schreier B M, Harcourt A H, Coppeto S A, et al. Interspecific competition and niche separation in primates: a global analysis. Biotropica, 2009, 41: 283–291

4 Zhou Q, Wei H, Tang H, et al. Niche separation of sympatric macaques, *Macaca assamensis* and *M. mulatta*, in limestone habitats of Nonggang, China. Primates, 2014, 55: 125–137

5 Neha S A, Khatun U H, Ul Hasan M A. Resource partitioning and niche overlap between hoolock gibbon (*Hoolock hoolock*) and other frugivorous vertebrates in a tropical semi-evergreen forest. Primates, 2021, 62: 331–342

6 Bolnick D I, Svanbäck R, Fordyce J A, et al. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. Am Nat, 2003, 161: 1–28

7 Tinker M T, Bentall G, Estes J A. Food limitation leads to behavioral diversification and dietary specialization in sea otters. Proc Natl Acad Sci USA, 2008, 105: 560–565

8 Araújo M S, Bolnick D I, Layman C A. The ecological causes of individual specialisation. Ecol Lett, 2011, 14: 948–958

9 Roughgarden J. Niche width: biogeographic patterns among anolis lizard populations. Am Nat, 1974, 108: 429–442

10 Huss M, Byström P, Persson L. Resource heterogeneity, diet shifts and intra-cohort competition: effects on size divergence in YOY fish. Oecologia, 2008, 158: 249–257

11 Aslam S, Kayani A R, Ashraf M I, et al. Food preference of Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) in the Margalla Hills National Park, Islamabad, Pakistan. Pak J Zool, 2024, 56: 1249–1262

12 Zhang R Z, Quan G Q, Zhao T R, et al. Distribution of Macaques (*Macaca*) in China (in Chinese). Acta Theriol Sin, 1991, 11: 171–185 [张荣祖, 全国强, 赵体恭, 等. 猕猴属在中国的分布. 兽类学报, 1991, 11: 171–185]

13 Qu W Y, Zhang Y Z, Manry D, et al. Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in the Taihang mountains, Jiyuan county, Henan, China. Int J Primatol, 1993, 14: 607–621

14 Xu L H, Xu S M, Liu Z H, et al. Animal resources. Shenzhen Natural Resources and Economic Development (in Chinese). Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press. 1986: 174–183 [徐龙辉, 余斯绵, 刘振河, 等. 动物资源. 深圳自然资源与经济开发. 广州: 广东科技出版社. 1986: 174–183]

15 Wang Y J, Chang H, Chen W C, et al. Studies on population dynamic of rhesus monkey in Neilingding Island (in Chinese). Acta Sci Naturalium,

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0137

Univ Sunyatseni, 1999: 93–97 [王勇军, 常弘, 陈万成, 等. 内伶仃岛猕猴种群动态的研究. 中山大学学报(自然科学版), 1999: 93–97]
16 Sun Yat-sen University, Mangrove Foundation, Administration of Guangdong Neilingding Futian National Nature Reserve. Scientific investigation report of Guangdong Neilingding Futian National Nature Reserve (in Chinese). 2016. [中山大学, 深圳市红树林湿地保护基金会, 广东内伶仃福田国家级自然保护区管理局. 广东内伶仃福田国家级自然保护区综合科学考察报告. 2016]
17 Fan Y X, Xie P Z, Ma C, et al. Population size estimates based on GPS telemetry. Zool Res, 2024, 45: 36–38
18 Headland T N, Greene H W. Hunter-gatherers and other primates as prey, predators, and competitors of snakes. Proc Natl Acad Sci USA, 2011, 108: E1470–1474
19 Chakraborty B, Pithva K, Mohanty S, et al. Lethal dog attacks on adult rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in an anthropogenic landscape. Primates, 2024, 65: 151–157
20 Chen Y, Ma C, Yang L, et al. Asymmetric competition between sympatric endangered primates affects their population recovery. Biol Conser, 2020, 248: 108558
21 Zhong X K, Zhu C Y, Wang Y X, et al. Quantified diet provides suggestions for habitat restoration for the world's rarest primate. Biol Conser, 2023, 284: 110215
22 Ding Z F. Differences in activity budgets and foraging strategies between wild and semiprovisioned troops of rhesus macaques (Macaca mulatta) (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Guangzhou: Sun Yat-sen University, 2017 [丁振芳. 猕猴活动时间分配和觅食策略的群间比较研究. 硕士学位论文. 广州: 中山大学, 2017]
23 Tang C B, Huang L B, Huang Z H, et al. Forest seasonality shapes diet of limestone-living rhesus macaques at Nonggang, China. Primates, 2016, 57: 83–92
24 Zhang K C. Foraging behavior ecology of rhesus macaque (*Macaca mulatta*) in Western Sichuan Plateau of China (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Yaan: Sichuan Agricultural Univeristy, 2022 [张克处. 川西高原猕猴(*Macaca mulatta*)觅食行为生态学研究. 博士学位论文. 雅安: 四川农业大学, 2022]
25 Shao Q, Cui Z W, Liu C B, et al. Diets and feeding strategy in Taihangshan macaques (*Macaca mulatta tcheliensis*) in a temperate forest, North China. Int J Primatol, 2023, 44: 1074–1090
26 Wang J, Jiang H S, Liu Z H, et al. Feeding habits of Macaca mulatta in tropical and subtropical forests (in Chinese). Chin J Appl Ecol, 1994, 5: 167–171 [王骏, 江海声, 刘振河, 等. 热带-亚热带森林中猕猴的食性. 应用生态学报, 1994, 5: 167–171]
27 Qin C F, Li Z, Dong H F. The vegetation of Neilingding Island in the Zhujiang River Mouth (in Chinese). Ecol Sci, 1990, 2: 23–24 [覃朝锋, 李贞, 董汉飞. 珠江口内伶仃岛植被. 生态科学, 1990, 2: 23–34]
28 Wang Y J, Liao W B, Chang H. Analysis on vegetative food resources and feeding habits of *Macaca mulatta* from Neilingding Island, Guangdong Province (in Chinese). Chin Biodiver, 1999, 7: 17–25 [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. 生物多样性, 1999, 7: 17–25]
29 Wang W, Zhang X X, Chen Z D, et al. Comments on the APG's classification of angiosperms (in Chinese). Biodivers Sci, 2017, 25: 418–426 [王伟, 张晓霞, 陈之端, 等. 被子植物APG分类系统评论. 生物多样性, 2017, 25: 418–426]
30 Murray I W, Wolf B O. Desert Tortoise (*Gopherus agassizii*) dietary specialization decreases across a precipitation gradient. PLoS ONE, 2013, 8: e66505
31 Fu W, Ren B P, Lin J Z, et al. Jiyuan Taihang Mountain macaque population and consevation status (in Chinese). J Guangxi Normal Univ (Nat Sci Ed), 2021, 39: 45–52 [付文, 任宝平, 林建忠, 等. 济源太行山猕猴种群数量和保护现状. 广西师范大学学报(自然科学版), 2021, 39: 45–52]
32 Pirta R S, Singh M. Differences in home ranges of rhesus monkey (*Macaca mulatta*) groups living in three ecological habitats. Proc Ani Sci, 1982, 91: 13–26
33 Zhou X Y, Wang B S, Li M G, et al. Correlation analysis on the damage of Mikania micrantha to plant communities in Neilingding Island of Guangdong Province, China (in Chinese). Chin J Appl Ecol, 2005, 2: 350–354 [周先叶, 王伯荪, 李鸣光, 等. 薇甘菊对内伶仃岛植被危害的相关分析. 应用生态学报, 2005, 2: 350–354]
34 Xu H L, Yuan T T, Wang L, et al. Succession of Acacia confusa communities during fifteen years in Neilingding Island of Guangdong Province, China (in Chinese). Ecol Sci, 2016, 35: 12–22 [徐华林, 袁天天, 王蕾, 等. 广东内伶仃岛台湾相思群落在15年间的演替研究. 生态科学, 2016, 35: 12–22]
35 Zan X, Wei P P, Song X, et al. The damaging effect of lianas on forest system of Neilingding Island (in Chinese). Chin Hortic Abstracts, 2017, 33: 50–54 [咎欣, 韦萍萍, 宋雪, 等. 广东内伶仃岛森林群落有害藤本现状调查及分析. 中国园艺文摘, 2017, 33: 50–54]

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0137

Intraspecific feeding niche differentiation in *Macaca mulatta* with high population density

HE YuanSi[1,2,3], FAN YuXuan[1] & FAN PengFei[1]

1 School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China;
2 Key Laboratory of Animal Ecology and Conservation Biology, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;
3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Interspecific niche differentiation is an essential mechanism for maintaining species coexistence. Moreover, some species exhibit intraspecific niche differentiation to reduce resource competition. However, studies on the latter are relatively scarce compared to those on the former. Rhesus macaques (*Macaca mulatta*), the most widely distributed nonhuman primates, have a generalized diet and can adapt to diverse environments. On Neilingding Island, Shenzhen, China, there is a large population of wild macaques with a high population density, comprising nearly 1,000 individuals on an island of less than 5 km^2. A large overlap between home range of neighboring groups, abundant food resources, and lack of natural predators on the island provide ideal conditions for investigating intraspecific niche differentiation. Observation of the feeding habits of the four macaque groups on the island revealed that macaques consumed 350 food parts (such as leaves, buds, flowers, and fruits) from 120 speices. There were distinct variations in the foods consumed by the different groups, monthly as well as annually. These results suggested that intraspecific niche differentiation in feeding habits may have occurred among the macaques on the island. Furthermore, diverse foraging strategies might explain why such a high density of macaque populations can thrive on small islands with abundant food resources and few competitors.

***Macaca mulatta*, niche differentiation, feeding habits, foraging strategies, high-density population**

doi: 10.1360/SSV-2024-0137

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0137