ISSN 1005-0094
CODEN SHDUEM

生物多样性

BIODIVERSITY SCIENCE

中国灵长类研究历史与进展——纪念Jane Goodall专题



主 办
中国科学院生物多样性委员会 Biodiversity Committee, CAS
中国植物学会 Botanical Society of China
中国科学院植物研究所 Institute of Botany, CAS
中国科学院动物研究所 Institute of Zoology, CAS
中国科学院微生物研究所 Institute of Microbiology, CAS

第34卷 第3期
2026年3月

Vol. 34 No. 3
March 2026

https://www.biodiversity-science.net

生 物 多 样 性

SHENGWU DUOYANGXING

第34卷 第3期 2026年3月

目 次

中国灵长类研究历史与进展——纪念Jane Goodall专题

25392 珍·古道尔对灵长类研究的突出贡献
范朋飞

25462 中国灵长类学研究进展
郭松涛, 陈国梁, 李保国

25456 中国长臂猿的研究进展与保护
范朋飞

25442 中国金丝猴生态、保护与社会行为研究简史及进展
向左甫

25446 中国叶猴的研究简史和保护进展
范鹏来, 姚维, 黄乘明, 周岐海

25460 中国野生猕猴属动物的研究进展
夏东坡, 李静, 田军东, 黄中豪, 伍乘风, 陈仕望, 李进华

25451 中国懒猴科灵长类研究与保护进展
倪庆永, 番玉买, 张琦, 解萌

25445 心怀大爱, 守护万物——致敬传奇灵长类动物学家珍·古道尔
李伟, 何淑嫱

26020 “珍”精神与旧途径: 珍·古道尔之于自然教育、科学普及之贡献
张劲硕, 李想

研究报告

植物多样性

25357 广东南岭16个1 ha森林动态监测样地植物群落组成与结构
黄莉, 刘志发, 龚粤宁, 李步杭, 张健

动物多样性

25274 中国鸟类纬度梯度种域格局及Rapoport法则的检验
李世娴, 冯刚

24560 南充市城区繁殖鸟类群落20年前后的变化
朱浩友, 周友兵, 罗怡, 周昭敏

微生物多样性

25290 西鄂尔多斯高原濒危孑遗植物四合木相关真菌的多样性与群落构建机制
陈昭, 徐颖, 梁田雨, 赵艳玲, 张旋, 王禄景, 杨颜慈, 王永龙

25426 渤海与北黄海春季有害甲藻包囊: 多样性、分布及环境相关性
康志成, 高春蕾, 郭嘉宁, 孟范平, 王宗灵

生物安全与自然保护

25249 1990–2020年围填海对我国中华白海豚栖息地的影响
鲁夕霞, 周冯祥, 雍李明, 曾千慧, 赵丽媛, 张语克, 王先艳

25453 全球尺度水产养殖系统减少鸟类致损措施成效评估
尚晓彤, 黄程, 杨立, 牟希东, 李添明, 刘阳

保护与治理对策

25264 《昆蒙框架》背景下国际OECMs体系构建实践进展及中国化思路
侯姝彧, 刘盈盈, 杨锐

书评

26017 读《罗浮山植物图鉴》: 一部高质量区域图鉴及其对下一代图鉴的启示
刘彬彬

封面: 我国是北半球灵长类物种最为丰富的国家之一, 共有5个类群28种非人灵长类。本期“中国灵长类研究历史与进展——纪念Jane Goodall专题”收录9篇论文, 其中6篇分别介绍了我国灵长类各类群的研究历史与进展, 另外3篇则介绍了Jane Goodall博士在灵长类研究、自然教育、科学普及及自然保护等领域的重要贡献。封面图片呈现了我国5类灵长类动物的代表性物种。(封面手绘: 兔子同学; 封面设计: 王宇航; 云山保护授权使用)

BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 34 No. 3 March 2026

CONTENTS

Special Feature: The History and Progress of Primate Research in China—In Honor of Jane Goodall

25392 **Jane Goodall's outstanding contributions to primatology**
Pengfei Fan

25462 **Advances in primatology in China**
Songtao Guo, Guoliang Chen and Baoguo Li

25456 **Research advances and conservation of gibbons in China**
Pengfei Fan

25442 **The brief research history and progress of snub-nosed monkeys in ecology, conservation and social behavior**
Zuofu Xiang

25446 **Research history and conservation progress of leaf monkeys in China**
Penglai Fan, Wei Yao, Chengming Huang and Qihai Zhou

25460 **Research progress of wild *Macaca* species in China**
Dongpo Xia, Jing Li, Jundong Tian, Zhonghao Huang, Chengfeng Wu, Shiwang Chen and Jinhua Li

25451 **Conservation and research progress of Lorisidae primates in China**
Qingyong Ni, Yumai Fan, Qi Zhang and Meng Xie

25445 **With great love, she cared for all living beings—A tribute to the legendary primatologist Jane Goodall**
Wei Li and Shuqiang He

26020 **"Jane" spirit and old ways: Contributions to education for nature and science popularization by Jane Goodall**
Jinshuo Zhang and Xiang Li

Original Papers

Plant Diversity

25357 **Plant community composition and structure of sixteen 1-ha forest dynamics monitoring plots of Nanling Mountains in Guangdong Province**
Li Huang, Zhifa Liu, Yuening Gong, Buhang Li and Jian Zhang

Animal Diversity

25274 **Latitudinal patterns of species range size of birds in China: A test of Rapoport's rule**
Shixian Li and Gang Feng

24560 **Changes in breeding bird community in an urban area of Nanchong over two decades**
Haoyou Zhu, Youbing Zhou, Yi Luo and Zhaomin Zhou

Microbial Diversity

25290 **Diversity and mechanisms underlying community assembly of the fungi associated with *Tetraena mongolica*, an endangered relict plant in West Ordos**
Zhao Chen, Ying Xu, Tianyu Liang, Yanling Zhao, Xuan Zhang, Lujing Wang, Yanci Yang and Yonglong Wang

25426 **Diversity, distribution and environmental correlation of harmful dinoflagellate cysts in the Bohai Sea and the North Yellow Seas in spring**
Zhicheng Kang, Chunlei Gao, Jianing Guo, Fanping Meng and Zongling Wang

Biosafety and Nature Conservation

25249 **Impacts of coastal reclamation on Chinese white dolphin (*Sousa chinensis*) habitats in China from 1990 to 2020**
Xixia Lu, Fengxiang Zhou, Liming Yong, Qianhui Zeng, Liyuan Zhao, Yuke Zhang and Xianyan Wang

25453 **Evaluation of the effectiveness of bird-induced loss reduction measures in global aquaculture systems**
Xiaotong Shang, Cheng Huang, Li Yang, Xidong Mu, Tien Ming Lee and Yang Liu

Conservation and Governance

25264 **Progress of international OECMs practices under the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework and pathways for localization in China**
Shuyu Hou, Yingying Liu and Rui Yang

Book Review

26017 ***Plants of Luofu Mountain*: A high-quality regional field guide and its lessons for next generation of data-ready floras**
Binbin Liu

Cover Illustration: China is one of the countries in the Northern Hemisphere with the highest primate diversity, harboring a total of 28 species belonging to five morphologically distinct groups. This feature on "The History and Progress of Primate Research in China—In Honor of Jane Goodall" includes nine papers. Among them, six present the research history and progress on different primate taxa in China, while the other three highlight Jane Goodall's significant contributions to primate research, nature education, science popularization, and conservation. The cover image features representative species from each of the five primate groups found in China. (Cover hand-drawing: Rabbit; Cover design: Yuhang Wang; Cloud Mountain Conservation Authorized Use)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (3): 25392, pages 1–6
doi: 10.17520/biods.2025392
cstr: 32101.14.biods.2025392

•中国灵长类研究历史与进展——纪念Jane Goodall专题•

珍·古道尔对灵长类研究的突出贡献

范朋飞*

中山大学生命科学学院，广州 510275

范朋飞 (2026) 珍·古道尔对灵长类研究的突出贡献. 生物多样性, 34, 25392. doi: 10.17520/biods.2025392; cstr: 32101.14.biods.2025392.
Fan PF (2026) Jane Goodall's outstanding contributions to primatology. Biodiversity Science, 34, 25392. doi: 10.17520/biods.2025392; cstr: 32101.14.biods.2025392.

Jane Goodall's outstanding contributions to primatology

Pengfei Fan*

School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China

当地时间2025年10月1日，珍·古道尔研究所在社交媒体上发布消息称，该研究所创始人、世界著名的灵长类动物学家珍·古道尔博士在美国加利福尼亚州巡回演讲途中，因自然原因去世。据悉，古道尔博士在睡梦中安然离世，结束了她伟大而传奇的一生。

1934年4月3日，古道尔博士出生于英国伦敦。古道尔2岁时，父亲送给她一只仿真毛绒黑猩猩(*Pan troglodytes*)玩具。这只玩具是为了纪念当时伦敦动物园一只新出生的黑猩猩幼崽，动物园给那只小黑猩猩取名"Jubilee"，因此古道尔的父亲也将这只毛绒玩具称为Jubilee。Jubilee成为了童年时期古道尔的最佳伙伴，古道尔为这只玩具赋予了丰富的"人格"和故事，经常带它爬树、讲故事。这些经历让幼年的古道尔对野生动物产生了浓厚的兴趣，5岁时就梦想去非洲研究野生动物。1960年，青年时期的古道尔终于实现了儿时的梦想。她进入坦桑尼亚西部，毗邻坦噶尼喀湖(Lake Tanganyika)的贡贝溪国家公园(Gombe Stream National Park，以下简称贡贝溪)，正式开始了对野生黑猩猩的研究。古道尔将Jubilee带到了非洲的丛林中，成为她面对孤独雨林生活的精神支持。

1 珍·古道尔开始黑猩猩研究的时代背景

20世纪50年代前，灵长类研究主要依赖实验室观察或短期野外考察，缺乏长期自然行为记录。美国心理学家、行为学家罗伯特·耶基斯(Robert M. Yerkes)认为黑猩猩是研究智力、学习和社会行为的理想模型，试图通过比较心理学揭示人类认知的生物学基础。在耶基斯的努力下，美国于1930年成立了首个专门研究灵长类的实验室，后来发展为耶基斯国家灵长类研究中心(现属埃默里大学)。耶基斯以笼养黑猩猩为研究对象，进行了一系列实验来验证黑猩猩是否具备自主使用工具的能力。他将一根短棍放在笼内，食物放在笼外黑猩猩无法直接触及的位置，记录黑猩猩是否自发用棍子拨拉食物。尽管有部分黑猩猩能偶然用棍子获取食物，而且经过人类的示范后黑猩猩的成功率明显提高，但耶基斯认为这种行为缺乏创新性，仅是条件反射。耶基斯进一步研究黑猩猩是否具有组合工具的能力，他将食物放在更远处，黑猩猩需将两根短棍拼接才能触及。仅有少数个体通过这个实验，能够将木棍拼接起来获得食物，耶基斯认为这属于试错学习，而非真正的"工具制造" (Yerkes, 1943)。耶基斯的实验虽

收稿日期 Received: 2025-10-05; 接受日期 Accepted: 2025-12-16
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: fanpf@mail.sysu.edu.cn

然在控制环境下验证了黑猩猩具有使用和制造工具的潜力，但他明显低估了黑猩猩的认知能力，因为实验室环境剥夺了黑猩猩自然探索的机会。当代著名灵长类动物学家弗朗斯·德瓦尔(Frans de Waal)认为耶基斯的实验像透过钥匙孔看黑猩猩——他看到了片段，却错过了整个森林。

1948年，日本著名灵长类动物学家今西锦司(Kinji Imanishi)和同事开始在日本幸岛(Koshima Island)研究日本猕猴(*Macaca fuscata*)。他们打破了当时动物行为学依赖实验室或短期野外记录的局限，对日本猕猴进行了持续数年的野外观察，为不同猕猴个体命名，记录其个性、社会关系和生命周期，而非仅统计群体行为。1953年，雌猴Imo发明了用水清洗红薯的行为，随后这一技术在群体内跨代传递，年轻猕猴通过观察长辈掌握技能。这种行为的传递并非由遗传决定，而是通过观察学习获得，与人类的文化具有明显的相似性。今西锦司的同事宫地传三郎(Denzaburo Miyadi)进一步对比研究了不同栖息地中日本猕猴的行为，发现尽管这些猕猴属于同一物种，但因环境差异，行为模式显著不同，形成独特的“地域文化” (Miyadi, 1964)。今西锦司和宫地传三郎的研究不仅提供了方法模板，更是强调动物行为必须放在特定生态环境中理解。

在地球的另一端，非洲大陆东部坦桑尼亚的奥杜威峡谷(Olduvai Gorge)，人类学家路易斯·利基(Louis Leakey)和他的妻子玛丽·利基(Mary Leakey)在1930–1950年期间发掘出了一系列的原始石器。其中，最古老的石器大约260万年前经某种古人类制造，由卵石简单打制而成，仅需要基础空间认知。而一些年代更近的石器展现出了更加复杂的工艺，例如著名的阿舍利手斧具有两面对称的构型，需要进行双面加工，反映出当时的古人类已经具备了抽象思维和计划能力(Phillipson, 1993)。由于这些石器比人属(*Homo*)化石更早出现，而且工具复杂化先于大脑显著扩大，路易斯·利基推断工具使用是大脑演化的驱动力，而非结果。为了验证工具使用假说，利基提出了三位一体的研究计划，他主张必须通过古人类化石、石器技术、现生灵长类行为学三个维度的交叉验证，才能完整揭示人类进化的本质。因为古人类化石能揭示解剖结构变化(如直立行走)，但无法保存社会行为。观察现代灵长类的行为(如工具使用、育儿策略)可间接推断古人类的行为演化。利基认为当时主流灵长类研究(如耶基斯实验室)存在严重缺陷，圈养黑猩猩出现刻板行为，而且无法观察复杂社会互动。今西锦司和宫地传三郎对野生日本猕猴的研究让利基深受启发，他希望派人去野外长期观察黑猩猩的行为。

1957年4月的某一天，利基在肯尼亚首都内罗毕的自然历史博物馆(现为内罗毕国家博物馆，当时利基任馆长)与古道尔进行了首次会面。利基希望寻找一位无学术偏见、耐心细致的研究者长期观察野生黑猩猩，以验证“工具使用推动人类演化”的假说。他此前接触的学者多受实验室行为主义影响，利基认为他需要一双“新鲜的眼睛”。时年23岁的古道尔通过朋友引荐，拜访了利基。在这次谈话中，利基被古道尔“对动物学习方式的直觉兴趣”所吸引，当场雇她为助理，参与奥杜威峡谷化石整理(1957–1958年)，测试其耐心。1958年送她到英国学习灵长类解剖学和摄影技术，为黑猩猩研究做准备。1960年7月，古道尔正式启程前往坦桑尼亚贡贝溪，开始黑猩猩研究。

2 珍·古道尔的主要贡献

古道尔到达贡贝溪面临的第一个挑战是让黑猩猩接受她的近距离观察。在心理学和行为学研究中，这个过程称为“习惯化(habituation)”。习惯化是指个体对反复出现的同一刺激，随着时间的推移其反应逐渐减弱或消失的现象。最初，黑猩猩对她充满警惕，一见到她就逃跑。有些成年雄性甚至会摇动树枝、投掷石块威胁她。她调整了观察方法，登上山脊上的草坡，在远距离利用双筒望远镜进行观察。随着时间的推移，她逐步缩短观察距离。1960年11月，一只长着灰胡子的成年雄性黑猩猩首次没有逃跑，反而好奇地观察她。这只雄性后来被古道尔取名为灰胡子大卫，这也是她最喜欢的黑猩猩之一。1961年初，其他黑猩猩开始模仿大卫的行为，不再立即逃离。到了年中，这群黑猩猩已经完全忽视她的存在，在她面前开始正常进食、交配和争斗。至此，古道尔成功实现了这群黑猩猩对她的习惯化。在后期的观察当中，她甚至融入了这个群体，会和群体中的成员打招呼，为某些个体理毛(Goodall, 1971)。成功的习惯化为古道尔后续

细致的行为学观察打下了坚实的基础。这或许就是她小时候梦想的研究野生动物的方式，每天清晨深入丛林，追随黑猩猩的脚步，细致记录每个个体的行为。这种方式推翻了当时主流的干预式研究范式(如麻醉、捕捉动物、实验控制)，她主张非侵入性观察，强调尊重动物的自然行为。

在成功实现黑猩猩的习惯化之后，古道尔采用了一种现在被称为焦点动物取样法(focal animal sampling)的记录方法对黑猩猩的行为进行观察记录。这种方法选择一个目标个体进行连续观察或固定间隔记录。例如，古道尔在某一天选择灰胡子大卫作为观察对象，每隔一分钟记录一次大卫的行为，包括移动、休息、取食、理毛、冲突等各种行为，以及与之发生互动的个体的身份和行为。古道尔首次系统应用该方法对黑猩猩的行为进行记录，而且将该方法发展成为一种系统的行为学取样方法。她的工作使该方法在灵长类学界广为人知。1974年，另一位杰出的女性灵长类动物学家珍妮·阿尔特曼(Jeanne Altmann)将其正式命名为焦点动物取样法(Altmann, 1974)。目前，这依然是动物行为学研究领域最为常见的记录方法之一。

可能受童年时期毛绒玩具Jubilee的影响，古道尔给研究群体中的每只黑猩猩都取了一个独特的名字。她为每个个体建立独立的档案，并利用焦点动物取样法对它们进行详细观察，由此发现了黑猩猩具有独特的个性，并首次揭示了它们复杂的社会关系。以雌性黑猩猩弗洛(Flo)为核心的F家族是灵长类学史上最著名的个体追踪案例之一。1959–1968年期间，弗洛一共产下5个后代，包括一对罕见的双胞胎(菲菲和弗林特)。在*The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*中，古道尔详细描写了弗洛的儿子菲甘如何经过精心策划和雄性联盟打败了前任首领迈克，在1973–1977年期间成为这个社群的雄性首领(Goodall, 1986)。迈克是一只体型硕大的雄性，而且懂得通过敲打空煤油桶制造巨响来震慑对手，在长达9年的时间里(1964–1973)担任该社群的首领。菲甘通过与其他雄性结盟的方式逐步孤立迈克，而且在决定胜负的一战中提前藏匿了油桶，彻底击败了迈克。菲甘夺权的策略与人类政治中的边缘联盟理论高度吻合，为人类马基雅维利(Machiavellian)智力假说(社交智慧驱动大脑进化)提供了实证。弗朗斯·德瓦尔对这个领域进行了进一步的研究，在他的著作*Chimpanzee Politics: Power and Sex Among Apes*中再次展现了黑猩猩的政治联盟(de Waal, 1982)。

通过长期的观察，古道尔发现雌性黑猩猩通常会在青春期(约11–13岁)迁出出生群体以避免近亲繁殖。这种雄性留群、雌性扩散的社会模式提升了群内雄性之间的亲缘关系，为雄性合作巡逻领地和联合攻击创造了条件，符合亲缘选择进化的逻辑(Morin et al., 1994)。但是，菲菲作为弗洛最成功的女儿却终身未迁出。菲菲通过维持与母亲的联盟，在弗洛死后直接继承了母亲的高等级雌性地位和采食特权(优先位置)，获得生存优势。虽然菲菲留在了出生群中，但是她会主动回避与兄弟菲甘和弗林特交配。菲菲一生中生下9个孩子，其中7个存活至成年，创下了贡贝溪的记录。1997年，古道尔与安妮·普西(Anne Pusey)等合作者在*Science*上发表论文，基于35年种群统计数据首次分析了雌性黑猩猩的等级对繁殖成功率的影响(Pusey et al., 1997)。她们发现高等级雌性幼崽存活至7岁的概率是低等级雌性的2.7倍，而且高等级雌性会杀死低等级的幼崽；高等级雌性的女儿性成熟年龄比低等级雌性的女儿早4年。

1960年10月15日，古道尔首次观察到了黑猩猩的猎杀行为。在*National Geographic*杂志发表的文章中(Goodall, 1963)，她对黑猩猩的这次捕食行为进行了描述："我看见大卫抓住了一只红疣猴(*Piliocolobus tephrosceles*)，用他强有力的犬齿咬穿了疣猴的头颅，血从大卫的嘴边流出，它和另一只雄性分享了肉食。"这绝非食腐——而是蓄意杀戮。在其于1968年发表的论文中(Goodall, 1968)，她系统记录了贡贝溪黑猩猩的狩猎策略，这是人类首次对野生黑猩猩捕食行为进行科学量化分析。贡贝溪的黑猩猩主要捕杀红疣猴，这占所有狩猎事件的82%，偶尔捕食其他小型灵长类和有蹄类动物。黑猩猩的狩猎十分频繁，每7–10天发生一次集体狩猎，而且拥有惊人的成功率(35%)。为了成功猎杀红疣猴，黑猩猩会长时间仰头观察树冠，锁定疣猴群位置，优先选择幼年或落单个体进行袭击。它们形成包围圈，部分个体驱赶疣猴，而高等级雄性负责拦截，青少年个体发出尖叫分散疣猴注意力。抓住疣

猴后，黑猩猩通常直接用犬齿咬碎猎物颅骨或颈椎，或者将其摔打致死。猎杀者拥有对猎物的分配权，优先获得肉食，高等级雌性和幼崽通过乞求或梳毛交换获取。协作狩猎、肉食分配等行为推翻了“黑猩猩纯素食”的假说，也为研究早期人类(如南方古猿*Australopithecus*)的社会结构提供了参考模型。在其1986年的专著*The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*中(Goodall, 1986)，她再次用一章的篇幅分析了黑猩猩的狩猎和肉食行为。

1960年11月4日，灰胡子大卫再次向古道尔展示了一种不可思议的行为。大卫从树枝上折下一段细枝，剥去叶片和侧枝，然后用牙齿将一端咬成刷状，将树枝插入白蚁丘，等待白蚁爬上树枝后舔食。这是古道尔首次观察到黑猩猩自发使用工具。在随后的几周中，古道尔反复记录到多只黑猩猩重复这一行为。1963年，她通过16 mm摄像机首次拍摄到这一行为。虽然耶基斯对笼养黑猩猩的行为学研究曾发现黑猩猩能够用木棍获取笼外的食物，但这种行为多为人工引诱发生，不是黑猩猩自发的行为，学界认为这是经过训练后的条件反射，而不是黑猩猩具有的智能。古道尔通过非侵入式的观察，证明工具行为是黑猩猩自发的一种行为，而且古道尔的观察不仅证明了黑猩猩能使用工具，而且具备有目的地挑选并加工工具的能力。当灰胡子大卫用树枝钓白蚁时，它挑战了“只有人类才会创造和使用工具”的传统观点。在后来的观察中，古道尔发现了黑猩猩更多样的使用工具行为。黑猩猩尝试用树枝打开放有香蕉的盒子，会将树叶嚼碎形成“海绵”吸取树洞中的积水饮用，用树叶清理身上的泥土，还会向人类或其他黑猩猩投掷树枝或石头。由于使用工具的能力和频次在不同个体间存在明显的差异，而且年幼的黑猩猩具有明显的观察学习和模仿成年黑猩猩的工具使用动作，古道尔因此推断这些工具使用行为是一种原始的文化传统，通过学习从一代传递到下一代(Goodall, 1964)。

这一革命性的理论后来得到了证实。例如，坦桑尼亚马哈勒山脉的黑猩猩几乎不钓白蚁，尽管当地白蚁丘资源丰富；科特迪瓦塔伊森林的黑猩猩会使用石头当“锤子”，用木桩或石头当“砧板”砸开油棕果，而贡贝溪的黑猩猩完全不砸坚果，即使当地有可食用的坚果存在。1999年，古道尔和她的同事们在*Nature*上发表了一篇重量级的论文(Whiten et al., 1999)，整合了非洲7个研究地点共151年的观察数据，系统证明了黑猩猩社群中存在多维度的文化差异，打破了“文化是人类独有特征”的传统认知。黑猩猩不仅在使用工具上存在明显的文化差异，它们在社交行为上也存在明显差异。例如贡贝溪的黑猩猩喜欢抬手相握，另一只手互相梳理毛发，属于典型的“握手梳毛”；而乌干达基巴莱的黑猩猩则流行“举臂梳毛”，一方高举手臂，另一方梳理其腋下。它们冲突后的和解行为也有文化差异，东非的黑猩猩更喜欢拥抱或抚摸背部和解；而西非的黑猩猩们则更倾向于互相碰触嘴唇，一种类似于人类亲吻的和解方式。

随着时间的推移，古道尔研究的卡萨克拉部落出现了分裂。1971–1972年，原卡萨克拉部落的部分雄性(包括6只成年雄性)在雌性吉吉(Gigi)带领下南迁，形成卡哈马部落。卡哈马部落占据了原来领地的1/3，与卡萨克拉部落形成了激烈的资源竞争。在1974–1978年期间，卡萨克拉部落的雄性组成3–8只的战斗小队，在领地边界突袭卡哈马部落落单的雄性个体，并对它们进行残暴的致死性攻击。通过这种系统性的袭击，在4年的时间里卡萨克拉部落成功杀死了卡哈马部落的所有7只成年雄性(Goodall, 1986)。这场著名的部落之战以雌性吉吉回归卡萨克拉部落，卡哈马部落彻底消失而结束。1997年，古道尔和合作者分析了参与部落之战雄性的适合度(Pusey et al., 1997)。消灭敌对部落后，卡萨克拉部落领地扩大，胜利者获得更多雌性交配机会，后代存活至成年的概率提高，这些雄性的女儿首次生育年龄提前。然而，有批评者认为，古道尔给黑猩猩投喂香蕉加速了群体规模的扩大(例如弗洛9年产下5个后代)，在投喂停止后加剧了资源竞争。40多年后，Wilson等学者汇总了对18个黑猩猩部落(包括贡贝溪的研究)近50年的观察数据，152只黑猩猩被同类杀害。他们在*Nature*发表论文证明这种致死性的攻击是一种适应性策略，而不是人类影响的后果(Wilson et al., 2014)。这种灭族式的屠杀与原始人类部落的冲突模式高度一致，并且证明了暴力策略能直接提升适合度。这些观察不仅颠覆了人类对动物社会的认知，还为理解暴力、

战争和社交策略的演化提供了关键证据。

古道尔开创或发展了一系列的野生灵长类研究方法(习惯化、焦点动物取样、拟人化命名), 在此基础上发现黑猩猩具有丰富的个性、复杂的社会关系, 通过合作分工进行围猎、制造并使用工具, 部落之间具有多样的文化而且会发生灭族式屠杀。这些系统性的研究完全颠覆了当时的科学社会对动物的认知, 迫使人们重新思考“人类”的定义, 以及“何以为人”这样的终极哲学问题。虽然古道尔没有本科学位, 但是她基于长期观察的行为数据, 取得了一系列原创性成果, 在利基的推荐下, 她于1962年注册成为剑桥大学博士候选生, 并于1965年获得博士学位。

3 珍·古道尔对灵长类学发展的深远影响和传承

古道尔对黑猩猩研究所取得的一系列重大发现在*National Geographic*杂志、各种媒体和纪录片的广泛报道下迅速引起了社会轰动。受此激励, 她的导师利基随后于1967年启动了山地大猩猩(*Gorilla beringei beringei*)研究项目, 并于1971年启动了红毛猩猩(*Pongo pygmaeus*)的研究项目。这两个项目都由女性科学家领导。戴安·弗西(Dian Fossey)首次系统记录大猩猩社会结构与沟通方式, 并推动反盗猎保护运动, 然而不幸于1985年被盗猎者杀害。比鲁特·加尔迪卡斯(Biruté Galdikas)成为了红毛猩猩的研究先驱, 该项目已经持续超过50年, 揭示了红毛猩猩独居习性和缓慢的生命史。这3位杰出的女性一起被称为“利基的天使” (Uhlenbroek, 2010)。受到这3位杰出女性的影响, 大量的女性投身于灵长类研究事业, 目前国际灵长类学会中女性会员占比刚好50%。

除了利基的团队外, 古道尔的故事在世界各地掀起了一股研究野生灵长类动物的狂潮, 迎来了灵长类研究的黄金时代。雪莉·斯特拉姆(Shirley Strum)和欧文·德沃尔(Irven DeVore)于1963年在肯尼亚的安博塞利启动了狒狒项目, 持续时间超过60年, 成为了全球最为长期的野生灵长类项目之一。日本灵长类学家西田利贞(Toshisada Nishida)于1965年在坦桑尼亚的马哈勒开启了另一项长期的黑猩猩研究项目, 为理解黑猩猩的文化差异做出了重要贡献。托马斯·斯特鲁萨克尔(Thomas Struhsaker)于1970年开始在乌干达基巴莱的森林开展对疣猴社会生态学的研究。罗伯特·萨斯曼(Robert Sussman)于1975年开始在哥斯达黎加圣罗莎国家公园开展蜘蛛猴长期研究项目, 这一项目延续至今成为新大陆猴最重要的野外研究基地。时至今日, 有些项目创始人已经辞世, 但是这些项目培养了大量优秀的灵长类动物学家, 其中一部分成为了坚定的灵长类动物保护者。

安妮·普西是古道尔贡贝溪黑猩猩研究的重要继承者, 她推动了黑猩猩长期行为数据的系统化分析。1970年, 普西在剑桥大学攻读动物行为学博士时, 其导师罗伯特·海因德(Robert Hinde, 古道尔早期研究的学术顾问)将其引荐给古道尔。1971年, 普西赴贡贝溪短期考察, 学习田野技术, 并协助整理早期黑猩猩谱系记录。两人共同发现雌性黑猩猩迁移模式的线索, 后成为普西博士论文的核心。1974年部落之战爆发, 普西开始标准化数据记录, 建立首个黑猩猩个体生命周期数据库。1995年, 古道尔将原始田野笔记本正式移交普西保管(现藏于杜克大学档案馆)。普西将古道尔的定性观察发展到了量化建模, 并于20世纪90年代引入了基因分析, 21世纪初引入了社会网络理论。普西用基因检测的方法证明了雌性迁出是一种近亲回避策略; 部落之战中的雄性具有适合度收益(Pusey et al., 1997)。这些努力推动了灵长类学从自然史向数据驱动科学的转变。如今, 普西已经从杜克大学退休, 她的学生继续在贡贝溪研究黑猩猩。贡贝溪黑猩猩的故事还将继续。

谨以此文纪念“灵长类研究保护领域家喻户晓的唯一代表性人物” (来自于IUCN灵长类专家组现任主席Russell A. Mittermeier博士的评价)。

ORCID

范朋飞 https://orcid.org/0000-0003-4747-5727

参考文献

Altmann J (1974) Observational study of behavior: Sampling methods. Behaviour, 49, 227–267.

de Waal F (1982) Chimpanzee Politics: Power and Sex Among Apes. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Goodall J (1963) My life among wild chimpanzees. National Geographic, 124, 273–308.

Goodall J (1964) Tool-using and aimed throwing in a community of free-living chimpanzees. Nature, 201, 1264–1266.

Goodall J (1968) The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. Animal Behaviour Monographs, 1, 161–311.

Goodall J (1971) In the Shadow of Man. Collins, London.

Goodall J (1986) The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior. Harvard University Press, Cambridge.

Miyadi D (1964) Social life of Japanese monkeys. Science, 143, 783–786.

Morin PA, Moore JJ, Chakraborty R, Jin L, Goodall J, Woodruff DS (1994) Kin selection, social structure, gene flow, and the evolution of chimpanzees. Science, 265, 1193–1201.

Phillipson DW (1993) African Archaeology, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge.

Pusey A, Williams J, Goodall J (1997) The influence of dominance rank on the reproductive success of female chimpanzees. Science, 277, 828–831.

Uhlenbroek C (2010) Leakey’s angel, fifty years later. New Scientist, 205, 28–29.

Whiten A, Goodall J, McGrew WC, Nishida T, Reynolds V, Sugiyama Y, Tutin CEG, Wrangham RW, Boesch C (1999) Cultures in chimpanzees. Nature, 399, 682–685.

Wilson ML, Boesch C, Fruth B, Furuichi T, Gilby IC, Hashimoto C, Hobaiter CL, Hohmann G, Itoh N, Koops K, Lloyd JN, Matsuzawa T, Mitani JC, Mjungu DC, Morgan D, Muller MN, Mundry R, Nakamura M, Pruetz J, Pusey AE, Riedel J, Sanz C, Schel AM, Simmons N, Waller M, Watts DP, White F, Wittig RM, Zuberbühler K, Wrangham RW (2014) Lethal aggression in *Pan* is better explained by adaptive strategies than human impacts. Nature, 513, 414–417.

Yerkes RM (1943) Chimpanzees: A Laboratory Colony. Yale University Press, New Haven.

(责任编辑: 闫文杰)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (3): 25462, pages 1–13
doi: 10.17520/biods.2025462
cstr: 32101.14.biods.2025462

•中国灵长类研究历史与进展——纪念Jane Goodall专题•

中国灵长类学研究进展

郭松涛, 陈国梁, 李保国*

西北大学生命科学学院陕西省秦岭珍稀濒危动物保育重点实验室, 西安 710069

摘要: 灵长类是与人类进化关系最近的生物类群, 中国拥有丰富的灵长类多样性, 相关研究对生物多样性保护与理解人类自身具有重要意义。中国灵长类学研究自20世纪80年代起蓬勃发展, 通过成立灵长类专家组(1989年)及后续的中国灵长类学会(2017年), 中国学界构建了独立的学术体系, 并于2002年主办第十九届国际灵长类学会(International Primatological Society, IPS)大会, 于2014年成为IPS会员国, 国际影响力日益提升。中国学者在6个方面取得重要进展。(1)分类与分布: 发现了白颊猕猴(*Macaca leucogenys*)、高黎贡白眉长臂猿(*Hoolock tianxing*)等新物种, 确认中国拥有29种灵长类。(2)遗传与演化: 发起的灵长类基因组计划, 系统揭示了猕猴的辐射演化和金丝猴的杂交起源历史。(3)行为学与生理适应: 长期野外研究揭示了灵长类中的“重层社会”结构、复杂的交配策略、鸣唱、路径规划等行为及其规律; 解析了灵长类营养调控与肠道微生物的协同适应机制。(4)认知与脑神经: 在猕猴高级认知和情绪处理的神经基础研究上取得重要发现。(5)保护生物学: 系统评估了全球及中国灵长类的生存威胁, 针对珍稀物种开展了卓有成效的研究。(6)研究方法创新: 人工智能行为识别、无人机监测等新技术的应用推动了研究的自动化与智能化。中国灵长类学在多个关键领域形成了具有国际影响力的研究范式, 并已发展成为具有突出国际贡献的综合性交叉学科。未来研究将围绕国家公园建设、生物安全与脑科学等国家战略需求, 进一步整合跨学科方法, 推动灵长类遗传、行为与认知的基础研究, 并将研究成果向全球生物多样性保护实践转化, 为人类认知演化及人与自然和谐共生贡献中国智慧。

关键词: 灵长类; 研究进展; 分类; 遗传; 行为; 保护; 认知

郭松涛, 陈国梁, 李保国 (2026) 中国灵长类学研究进展. 生物多样性, 34, 25462. doi: 10.17520/biods.2025462; cstr: 32101.14.biods.2025462.
Guo ST, Chen GL, Li BG (2026) Advances in primatology in China. Biodiversity Science, 34, 25462. doi: 10.17520/biods.2025462; cstr: 32101.14.biods.2025462.

Advances in primatology in China

Songtao Guo, Guoliang Chen, Baoguo Li*

Shaanxi Key Laboratory for Animal Conservation, College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710069, China

ABSTRACT

Background & Aims: Primates are the closest living relatives to humans. China harbors rich primate diversity, and research on this group is of great significance for biodiversity conservation and for understanding humanity itself. Chinese Primatology has boomed since the 1980s, with the establishment of a specialized academic system including the Primate Specialist Group (1989) and the China Primatological Society (2017).

Review Results: China hosted the 19th Congress of the International Primatological Society (IPS) in 2002 and became an IPS member in 2014, marking its growing international influence. Chinese primatology has evolved from basic species surveys to a comprehensive discipline integrating multiple fields, addressing global biodiversity conservation and human cognitive evolution needs. Chinese scholars have achieved pivotal progress in six key areas. In taxonomy and distribution, new species such as the white-cheeked macaque (*Macaca leucogenys*) and the skywalker hoolock gibbon (*Hoolock tianxing*) were discovered, confirming that China harbors 29 primate species from 3 families and 8

收稿日期 Received: 2025-11-19; 接受日期 Accepted: 2026-03-18
基金项目: 国家重点研发计划(2024YFF1307302)、国家自然科学基金(32220103002; 32370534; 32371563)、陕西省自然科学基础研究计划(2025SYS-SYSZD-072)和西安市科技计划(2023JH-GHZ1-0004) Supported by the National Key R&D Program of China (2024YFF1307302), National Natural Science Foundation of China (32220103002; 32370534; 32371563), Shaanxi Provincial Natural Science Basic Research Program (2025SYS-SYSZD-072), and Xi'an Science and Technology Plan Project (2023JH-GHZ1-0004)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: baoguoli@nwu.edu.cn

genera. Genetic and evolutionary studies, led by the Primate Genome Project, revealed the radiation evolution of macaques driven by Quaternary climate fluctuations and the hybrid origin of snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus* spp.), also elucidating primate extinction mechanisms and social evolution drivers. Behavioral and physiological research uncovered the "multilevel society" of golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*), gibbons' song coordination and path-planning behaviors, and the synergistic adaptation of primate nutritional regulation and gut microbiota. Cognitive and neuroscientific studies identified neural bases for advanced cognition and emotional processing in macaques, establishing a complete research system from disease models to cellular atlases. Conservation research built a scientific system from risk assessment to targeted intervention, achieving remarkable results such as the doubling in number of white-headed langurs (*Trachypithecus leucocephalus*). Methodological innovations applied AI-based behavior recognition and unmanned aerial vehicle (UAV) monitoring, forming an intelligent "sky-land-sound" observation system and promoting automated and intelligent research.

Prospects: Overall, Chinese primatology has formed internationally influential research paradigms in multiple key fields. It has developed into a comprehensive interdisciplinary discipline with prominent international contributions. Future research will focus on national strategic needs such as national park construction, biosafety, and brain science. It will further integrate cross-disciplinary methods, advance basic research on primate genetics, behavior and cognition, and translate research achievements into global biodiversity conservation practices, contributing Chinese wisdom to human cognitive evolution and the harmonious coexistence of humans and nature.

Key words: primate; research progress; taxonomy; genetics; behavior; conservation; cognition

1 中国灵长类学术组织建立与发展

1981年12月，中国动物学会兽类学分会在昆明召开了全国第一次灵长类学专题学术讨论会，灵长类学研究作为一个独立的研究领域开始呈现于国内学术界。1989年，中国动物学会兽类学分会灵长类专家组(首任专家组长是安徽大学王岐山教授)的成立，使我国灵长类学研究形成了一个独立的学术交流体系并延续至今。在专家群体成员的努力下，成功申办了第十九届国际灵长类学会(International Primatological Society, IPS)大会(2002年在北京召开)，从而在国际上开始展现影响力与竞争力。灵长类专家组成立后，中国灵长类学科建设进入快速发展时期。在王岐山、王应祥、龙勇诚和李保国四任专家组长的领导下，经全体专家学者的共同努力，中国灵长类研究不断加强与国际灵长类学会和各成员国分会的学术交流与联系，系统地开展了中国境内灵长类物种的深入研究，提升了中国灵长类研究在国际上的影响力与学术地位，极大地促进了我国灵长类研究的发展。

随着中国灵长类学研究在国际影响力和竞争力的不断提升，2014年8月在越南河内召开的第25届IPS大会上，时任IPS主席Tetsuro Matsuzawa教授签署了同意中国灵长类专家群体以"China Primatological Society (CPS)"形式正式成为IPS成员的信函(西北大学李保国教授任CPS主席)，自此中国作为最新一个会员单位加入到IPS的大家庭中，并正式成为IPS第13个执行委员国(李保国教授被选为国际灵长类学会执行委员)。2017年8月，中国动物学会灵长类学分会在西安正式成立(首届理事长为李保国教授)。目前，中国在灵长类动物研究领域已处于全球领先地位(Cyranoski, 2004; Garber, 2018)，在灵长类医学领域也成为人类疾病模型研究的中心之一(Hao, 2007; Behie & Groves, 2016)。2022年7月在安徽黄山举行换届大会，合肥师范学院李进华教授当选为中国动物学会灵长类学分会第二届理事长。2025年10月，国际动物学会成立灵长类专业委员会，李保国教授当选为首任主任委员。

2 中国的非人灵长类研究进展

2.1 分类与分布

中国拥有丰富的灵长类多样性，对灵长类物种的系统梳理与更新是开展一切深入研究与保护工作的基石。中国灵长类分类学的开创性工作可追溯至20世纪50年代。1955年，谭邦杰在广西崇左发现了新种白头叶猴(*Trachypithecus leucocephalus*) (谭邦杰, 1955)。这一发现不仅是中国学者对灵长类新种的最早描述，也为后续灵长类的系统分类与保护研究奠定了基础。

21世纪以来，随着调查技术的进步和考察范围的扩大，中国西南边境地区，尤其是西藏东南部和

云南西部, 成为灵长类新物种发现的热点地区, 相继发现一系列新种。2015年范朋飞团队在西藏东南的墨脱发现了白颊猕猴(*Macaca leucogenys*) (Li et al., 2015), 并于2017年描述了一个分布于缅甸东部和中国西南部的新物种——高黎贡白眉长臂猿(*Hoolock tianxing*) (Fan et al., 2017); 2005年, 藏南猕猴(*Macaca munzala*)在西藏错那被发现(Sinha et al., 2005); 2022年, 色拉猕猴(*M. selai*)在西藏色拉山口被发现(Ghosh et al., 2022)。

除了新种的发现外, 21世纪以来, 还发现了灵长类在中国的新分布。首先, 在西藏发现了西白眉长臂猿(*Hoolock hoolock*)和戴帽叶猴(*Trachypithecus pileatus*)在中国的新分布(Das et al., 2006; Biswas et al., 2007)。接下来的2008年, 广西重新发现了东黑冠长臂猿(*Nomascus nasutus*), 该物种在1950年之前就被认为从中国消失(Lok et al., 2008)。到了2012年, 龙勇诚团队在云南高黎贡山发现缅甸金丝猴(*Rhinopithecus strykeri*), 这是该物种在中国的首次发现(Long et al., 2012)。

新物种的发现与新分布记录的积累不断推动着对中国灵长类多样性的重新审视。近年来, 基于对历史文献和最新调查成果的系统梳理, Li BG等(2024)认为中国境内共分布有灵长类3科8属28种, 随着Ghosh等(2022)描述的色拉猕猴被发现, 中国灵长类物种应更新为3科8属29种。这一数字的背后是几代分类学家和野外考察者数十年不懈努力的结晶。更为重要的是, 这一动态更新为后续研究提供了不可或缺的本底信息。

2.2 遗传与演化

2.2.1 分子标记引入与系统发育初建

1990年, 张亚平和施立明将遗传技术引入灵长类分类与系统进化研究, 他们对猕猴属(*Macaca*) 5个种的线粒体DNA进行分析, 即猕猴(*Macaca mulatta*)、豚尾猕猴(*M. nemestrina*)、熊猴(*M. assamensis*)、藏酋猴(*M. thibetana*)和红面猴(*M. arctoides*), 将这5个种与日本猕猴(*M. fuscata*)划分为4个种组(张亚平和施立明, 1990)。这一工作标志着中国灵长类系统发生学研究从形态描述迈入分子时代, 为此后的演化研究奠定了方法论基础。

2.2.2 猕猴属响应第四纪气候波动的辐射演化

基于东亚丰富的猕猴资源, 中国学者系统构建了第四纪气候波动驱动物种辐射的经典演化模型。在种群动态层面, Liu等(2018)通过对猕猴种群动态演化规律的研究, 揭示了气候波动对种群历史的影响; Zhou等(2023, 2024)进一步发现, 在更新世期间猕猴和食蟹猕猴(*Macaca fascicularis*)经历了显著的种群扩张, 而台湾猕猴(*M. cyclopis*)等物种则经历了种群瓶颈。在物种形成机制层面, Zhang BL等(2023)推演了食蟹猕猴起源于约345万至356万年前两个古老猕猴谱系(Sinica、Silenus)的杂交过程; Tan等(2023)则证实不完全谱系分选与古老杂交事件共同驱动了猕猴类群的快速辐射。在演化格局层面, Khanal等(2021, 2024)的研究表明, 中国的7种猕猴经历了5次物种形成和7次扩散辐射, 这些事件主要与上新世晚期至更新世晚期的第四纪气候波动相吻合; 全球猕猴属23个物种被划分为7个种组(Tan et al., 2023), 而驱动食蟹猕猴与猕猴产生差异的关键遗传机制也得到了初步解析(Zhang et al., 2025)。上述研究从种群动态、物种形成到宏观格局等多个维度, 共同构建了东亚地区猕猴响应第四纪气候波动而辐射演化的经典模型, 揭示了环境变化如何通过遗传机制驱动物种分化与适应。

2.2.3 灵长类基因组计划与宏观演化新认知

2018年, 中国学者发起了灵长类基因组计划(Primate Genome Project, PGP), 该计划及我国其他工作引领了整个灵长类宏观演化格局的重塑。在数据资源层面, Kuderna等(2023)整理展示了来自233个灵长类物种的高覆盖度全基因组数据, 为大规模比较基因组学研究奠定了重要基础。在演化机制层面, Shao等(2023)重建了50个灵长类动物基因组的演化历史, 重构了性染色体的演化历程; Bi等(2023)系统识别了灵长类基因组中快速演化的结构变异热点区域, 并绘制了谱系特异性加速区域(lineage-specific accelerated regions, LinAR)的进化图谱; Mao等(2024)进一步揭示了灵长类物种形成过程更像一张复杂网络而非简单的树状结构, Rivas-González等(2023)的研究也证实了不完全谱系分选在灵长类演化中的普遍性。

这些宏观格局的认知在仰鼻猴属(*Rhinopithecus*)研究中得到了具体验证。在种群历史层面, Zhou等(2016)发现过去200万年间的气候变化塑造了仰鼻猴的种群动态和进化格局。在物种形成

层面，Wu等(2023)的研究表明，黔金丝猴(*Rhinopithecus brelichi*)最可能源自约187万年前川金丝猴(*R. roxellana*)与滇金丝猴(*R. bieti*)/缅甸金丝猴共同祖先之间发生的杂交事件；Liu等(2007)则揭示滇金丝猴在100万至70万年前逐渐分化为两个分支。上述研究不仅揭示了灵长类网状演化的复杂历史，重构了性染色体演化等关键事件，更为理解人类自身的遗传架构起源提供了不可或缺的进化背景。

2.2.4 社会系统进化与濒危物种适应机制

在物种形成机制之外，中国灵长类学者同样致力于解答社会进化与物种灭绝等重大科学问题。通过整合生态学、地质学、行为学、基因组学等多学科，研究者发现寒冷适应可促进亚洲叶猴社会系统的演化，揭示了灵长类社会系统的演化机制(Qi et al., 2023)。例如，对金头叶猴(*Trachypithecus poliocephalus*)进行的研究揭示了极小种群物种在极端环境压力下维持基因组功能与适应性潜力的复杂平衡机制，为理解濒危物种的进化韧性和制定科学保护政策提供了关键的基因组学证据(Zhang LY et al., 2024)。

2.2.5 化石证据揭示灵长类起源与灭绝

化石发现为理解灵长类的早期起源与灭绝机制提供了关键证据。在早期演化阶段，Ni等(2004, 2013, 2016)的研究揭示，约5,500万年前的灵长类祖先可能为小型昼行性猎手，而约3,400万年前的气候变化则让亚洲和非洲灵长类走上了不同的进化道路。Gebo等(2000)在中始新世的始镜猴科(Eosimiidae)化石中发现，其足部骨骼的镶嵌特征为类人猿从更原始的干群中分化而来的观点提供了关键解剖学证据。

在灭绝机制层面，Zhang YQ等(2024)发现，大约25万年前，巨猿(*Gigantopithecus blacki*)因气候季节性增强及森林变化而灭绝，凸显了生态特化物种的脆弱性。Turvey等(2018)在中国陕西发现的距今约2,200–2,300年的帝国君子长臂猿(*Junzi imperialis*)化石，改写了此前“冰后期大陆生态系统中没有证据表明人类活动直接导致灵长类灭绝”的认知。后续研究进一步证实了人类活动与气候变化对灵长类的复合影响(Zhao et al., 2019, 2023; Zhang et al., 2022)。

综上，从施立明、张亚平的早期分子探针，到猕猴属的经典演化模型，再到灵长类基因组计划对宏观格局的重塑，中国灵长类遗传与演化研究实现了从“点”到“面”、从“树”到“网”的跨越。通过与行为学、生态学、古生物学的深度交叉，不仅回答了“如何演化”的机制问题，更揭示了环境压力通过遗传机制深刻决定着灵长类物种的起源、适应与终极命运。这些认知为理解生物多样性的形成与维系提供了关键洞见，也为后续的行为、认知与保护研究奠定了坚实的演化基础。

2.3 行为学与生理适应

2.3.1 长期追踪与精细化观察范式的建立

基于对猕猴、金丝猴及长臂猿等类群长达数十年的系统研究，中国学者逐步揭开了中国灵长类复杂的社会结构及其背后的稳定机制，并深入探究了其应对环境挑战的行为策略与生理基础。中国灵长类行为学研究的起步可追溯至20世纪70年代。1973年，熊成培(1984)对藏酋猴的行为学和生态学进行了研究。从1986年开始，王岐山等(1994)对黄山的藏酋猴进行了个体识别和行为记录，这些行为学研究确立了以长期跟踪和个体识别为中心的核心范式。2001年，李保国团队对秦岭川金丝猴的成功投食招引及招引技术在滇金丝猴等物种上的推广应用，标志着国内树栖疣猴研究方法的关键突破，使野生灵长类的近距离、精细化行为观察成为可能，推动了该领域的飞速发展。

2.3.2 灵长类社会多样性与稳定机制

在扎实的野外工作基础上，中国灵长类研究者系统揭示了灵长类社会结构的多样性及其内在的稳定机制。

多雄多雌的社会结构主要存在于猕猴和叶猴中。在猕猴研究方面，赵其昆(1999)通过对藏酋猴繁殖时间预算、能量预算、父子认知程度、抚育行为等的系统描述，提出了“社会行为受能源环境制约”的假说。Li等(2020)通过跨物种比较，提出猕猴中的“生物市场理论”。太行山猕猴的多雄多雌群体则显示严格的成年雄性等级制度，母系家庭对社会结构有重要影响，群体行为受资源竞争驱动(路纪琪, 2020, 2022)。在叶猴研究方面，多雄多雌的白头叶猴群中，成年主雄对雌性有绝对的优先交配权(Liu et al., 2013)。

金丝猴则是典型的重层社会。我国学者在1989年就发现滇金丝猴是以小家庭为基础的大混群(马世来等, 1989)。这种复杂的社会结构在川金丝猴中被确认为重层社会(Qi et al., 2014)。虽然川金丝猴的基本结构是一夫多妻, 但由于存在大量的单元外交配, 其交配制度被认为是多夫多妻制(Guo et al., 2010)。此外, 雌性川金丝猴在选择社会配偶和遗传配偶时选择机制存在差异, 这种差异在金丝猴组织相容性复合体(major histocompatibility complex, MHC)中得到验证(Zhang P et al., 2023)。

这些长期的野外行为学研究使得中国的猕猴、藏酋猴、金丝猴等物种的社会行为研究达到了生活史研究的高度。中国学者已掌握了这些类群的社会结构、生命周期的行为规律, 并了解了代际的遗传繁殖规律。

2.3.3 灵长类应对环境挑战的行为策略

在复杂社会结构的背景下, 中国灵长类学者进一步剖析了灵长类应对环境挑战的具体行为策略。在空间利用方面, 通过建立野外金丝猴基地开展的长期近距离观察发现, 川金丝猴的家域通常为十几到二十几平方公里, 且在不同季节间有所变化(Li et al., 2001; Fan et al., 2019)。家域受到森林砍伐等干扰后, 金丝猴会向原活动范围外迁移, 采伐结束后又返回原活动范围(Guo et al., 2008), 表现出雌性留守的母系社会特征(Xia et al., 2020)。

在社会合作与情感表达方面, 川金丝猴存在大量的异母哺乳行为, 87%的婴猴曾经获得过非母雌性的哺乳(Xiang et al., 2019)。川金丝猴对垂死的成年雌性表现出理毛、支持和靠近等行为, 展现出类似人类的同情心(Yang et al., 2016a), 同时其雄性杀婴概率相对较低(Xiang et al., 2023)。

在通讯与取食策略领域, 多种长臂猿能够产生复杂音句或序列, 进一步组合成鸣唱回合, 两性之间会配合发出合唱(Ma et al., 2024)。以西黑冠长臂猿(*Nomascus concolor*)为例, 通过声音回放实验, 研究者提供了长臂猿科动物“恶邻效应”的实验证据(Khanal et al., 2024)。此外, 高黎贡白眉长臂猿能够依据早餐类型计划离开时间和到达时间及路线(Fei et al., 2023)。

2.3.4 从取食行为到消化机制和肠道微生物

对行为策略的理解, 最终指向了其背后的生理与微观实现机制。研究人员深入到生理与微观层面, 破解了灵长类尤其是食叶者如何从匮乏的食物中高效获取能量的机制。宏观营养层面, 在实现食性和营养定量后, 利用营养几何框架分析了野外金丝猴营养, 揭示了其营养摄入的稳态调控机制, 这是首次检验野外动物的营养特异性稳态补偿与环境引起的营养需求扰动之间的匹配情况的研究(Guo ST et al., 2018; Hou et al., 2021)。在消化机制研究中, 发现亚洲食叶疣猴具有更强的从脂肪酸中获取能量和降解外源物质的能力(Zhou et al., 2014), 川金丝猴通过前肠和后肠协同消化纤维, 结合膨大的结肠和特定微生物群及其酶活性, 适应冬季高纤维低能量的营养需求(Liu et al., 2022)。倭蜂猴(*Xanthonycticebus pygmaeus*)的基因变化促进了毒素处理和能量管理能力(Li et al., 2022)。在肠道微生物研究中, 构建了全球非人灵长类肠道微生物基因组集(Gao et al., 2025), 解析了高黎贡白眉长臂猿肠道中噬菌体-原核微生物相互作用及其生态-进化模式(Gao et al., 2024)。对猕猴肠道微生物组的解析则发现其与人类慢性腹泻疾病的相似性(Yang et al., 2022, 2023)。

中国灵长类行为与生理研究揭示了社会结构多样性及其稳定机制, 并从营养稳态到肠道微生物解码了食叶物种的适应生理机制, 构建了从宏观行为到微观生理的认知链条, 为理解灵长类社会演化与人类行为起源提供了关键科学依据。

2.4 认知与脑神经

中国科学家以前额叶等关键脑区为核心, 在灵长类认知神经科学领域建立了从疾病行为模型到高级认知环路, 再到微观细胞图谱的完整研究体系。

疾病行为方面, 猕猴群体中部分个体自发重复特定动作, 类似人类强迫症, 这些行为与基因变化和大脑结构的差异有关, 药物治疗可有效缓解症状(Zhai et al., 2023); 猕猴幼崽若早期与母亲分离, 会长期表现出更高压力水平和顺从行为, 即使后期回归正常社交环境也难以逆转(Feng et al., 2011)。

在高级认知功能层面, 中国科学家以猕猴为核心模型, 在多个维度上揭示了高级认知功能的神经基础。在认知能力方面, 猕猴通过训练能够掌握类似人类语言的超正则空间序列生成能力, 展现出接

近人类的认知能力(Jiang et al., 2018; Fang et al., 2019)。在自我意识与听觉处理方面, 对猕猴的前额叶与听觉皮层的研究揭示了镜像自我识别、叫声处理和音调组织的神经基础, 表明学习在塑造自我意识和复杂听觉能力中发挥了重要作用(Chang et al., 2017; Zeng et al., 2019, 2021; Chen et al., 2022; Poo, 2022)。在时间记忆方面, 猕猴的前额叶和颞叶分工协作, 支持时间记忆功能(Naya et al., 2017)。在视觉与情绪处理方面, 视觉和杏仁核网络显示特异连接, 揭示了视觉和情绪处理的神经机制(Hu & Roe, 2022; Ping et al., 2025)。跨物种比较研究发现, 灵长类动物的视锥细胞在远低于先前报道的强度下即可开始适应稳定光源, 其光响应特性类似低等动物, 而树鼩(*Tupaia belangeri*)的夜间光暴露则会损害情绪(Cao et al., 2014; Miao et al., 2025)。此外, 猕猴的杏仁核神经元能够支持情绪识别和叫声区分, 揭示了跨物种的情绪处理机制(Jia et al., 2023; Wang L et al., 2024)。

支撑这些高级功能的是更为基础的脑发育程序与细胞构筑。中国科学家在基因表达与细胞类型层面, 系统揭示了灵长类认知功能的微观构筑基础。在基因表达与染色质层面, 研究者揭示了猕猴大脑发育与衰老过程中基因表达的动态变化、染色质结构的重塑特征, 以及不同细胞类型的分子图谱, 这些变化支持了脑扩张和认知功能的发展(Luo et al., 2021; Chen et al., 2023; Ning et al., 2024; Li et al., 2025)。在细胞类型与空间分布层面, Hao等(2024)通过单核RNA测序和空间转录组分析, 获得了猕猴264种转录组定义的皮层细胞类型的综合图谱, 并绘制了它们在整个皮层的空间分布。在神经投射与环路层面, Gou等(2025)对猕猴小脑和前额叶的研究揭示了细胞类型和神经投射的特征, 这些特征支持了认知和运动功能的实现。

中国灵长类认知与脑神经研究以猕猴为核心模型, 构建了从疾病行为到高级认知、从宏观沟回到微观细胞的多层次研究体系。这些多层次的研究不仅大幅深化了对灵长类(包括人类)认知功能生物学基础的理解, 更标志着中国在该领域已具备从宏观行为到微观基因、从疾病模型到正常功能的系统性探索能力, 为未来理解人类心智的起源与致病机制奠定了坚实基础。

2.5 保护生物学

我国学者立足本土丰富的灵长类资源与严峻的保护挑战, 在灵长类保护生物学领域构建了一个从全球预警评估、物种脆弱性机制解析, 到保护方案设计与成效验证的完整科学体系。这一体系将基础研究与保护实践紧密相连, 为濒危灵长类的存续提供了关键的科学支撑。

保护行动始于对现状的清醒认知。我国科学家系统梳理了全球灵长类生存状况, 预警全球60%–65%的灵长类面临灭绝风险, 呼吁扩展保护区以避免灵长类的灭绝危机(Yang et al., 2016b)。在中国本土, 截至1981年我国有灵长类4科7属15种, 并发现严重的捕猎灵长类现象(全国强等, 1981; 陈服官等, 1982)。2003年, 进一步系统梳理了包括灵长类在内的我国现生哺乳动物体系(王应祥, 2003)。近年来, 我国科研人员总结了中国灵长类保护工作的成就与挑战, 指出在保护区网络扩展与种群恢复方面取得显著进展的同时, 仍面临栖息地破碎化和气候变化等严峻挑战(Huang et al., 2021; Li BG et al., 2024; Li WB et al., 2024)。这些系统性评估为确定保护优先级和制定国家保护战略提供了不可替代的本底数据。

在明确保护对象后, 研究深入至机制层面, 旨在解析物种的脆弱性根源与适应潜力, 并据此设计精准的保护干预措施。在高海拔适应机制研究方面, Yu等(2016, 2022)采用多学科方法, 揭示了川金丝猴对高海拔的适应机制, 尤其是肺功能、DNA修复和血管生成相关的适应性进化。在此基础上, 研究者系统评估了金丝猴适宜栖息地分布和栖息地质量的空间异质性, 以及与人类活动的关系(Zhao et al., 2019; Zou et al., 2023; Dai et al., 2025)。在跨国保护研究方面, Ren等(2017)探究了跨国保护在缅甸金丝猴保护中的重要性。在气候变化适应研究方面, Fan等(2014)探讨了藏酋猴对气候变化的适应机制及保护经验。进一步, Teng等(2025)通过对藏酋猴大范围采样、基因组重测序和生态环境数据的整合分析, 阐明了气候对藏酋猴进化的可能作用, 并预测了其对气候变化的适应能力。在喀斯特地貌适应研究方面, Liu ZJ等(2020, 2025)发现黑叶猴(*Trachypithecus francoisi*)的渗透压调节、肌肉骨骼发育和能量代谢相关基因受到了喀斯特地貌的正

选择。同时，对喀斯特地貌黑叶猴小种群的研究发现，栖息地严重孤立等不利因素严重威胁着该种群的生存(Deng et al., 2019)。

基于上述对物种致濒机制的研究，我国灵长类学者提出了不同的保护方案，并取得了良好效果。在黑叶猴保护研究方面，黄乘明等(2018)提出了基于生态位分离和社群协同的保护模型。在海南长臂猿(*Nomascus hainanus*)保护研究方面，鉴于栖息地的重要性(He et al., 2023)，研究者建设人工桥以促进海南长臂猿栖息地连通和种群恢复(Liu H et al., 2020)。在此基础上，Zhong等(2025)基于其栖息地适宜性和遗传状况，为进一步的保护工作提供了科学建议。在黔金丝猴保护研究方面，Guo YQ等(2018)提出，保护工作必须考虑整个海拔梯度，以保障其季节性迁徙路线和关键栖息地。从机制的研究路径到干预的有效性，相关研究结论在长期的保护实践中得到了验证。

白头叶猴野生种群的保护工作始于2002年的本底调查，当时记录其野生个体数量为580–620只(Huang et al., 2002)。通过建立自然保护区、实施巡护执法、种植甘蔗缓解人猴冲突以及开展生态旅游等多管齐下的综合保护策略，白头叶猴数量在1999–2023年间实现成倍增长(Fan et al., 2024)。这一成功案例证明，基于科学认知的系统性保护干预能够有效扭转濒危物种的下降趋势，为其他灵长类的保护提供了可借鉴的范例和思路。

中国灵长类保护研究历经了从本底调查到全球评估、从机制解析到保护干预、再到成效验证的完整路径，构建了一个将基础研究与保护实践紧密结合的科学体系。这一体系的建立，标志着中国灵长类保护已从零散的抢救性保护，发展为基于科学认知的系统性保护，为全球灵长类保护贡献了“中国方案”和“中国智慧”。

2.6 研究方法创新

研究方法的革新是学科发展的引擎。中国学者通过引入和开发人工智能、生物声学与遥感技术，系统性地突破了灵长类野外研究中长期存在的观测瓶颈，推动该领域向智能化、定量化和大尺度监测的范式转变。江海声(1990)结合我国灵长类动物分布和研究情况，对其生态学研究方法进行总结与概述，包括种群数量调查方法、社群结构及其行为调查方法等。

近年来，郭松涛等利用人工智能技术进行了视频数据中的灵长类个体身份快速识别、行为类型识别与定量测量，为灵长类研究提供了科学、高效的方法与技术支持，推动了灵长类行为研究的自动化与智能化发展(Guo et al., 2020; Liu J et al., 2025)。此外，灵长类野外调查难以获得准确的种群数量和区域分布信息，为解决这一调查难题，该团队在灵长类野外调查中引入无人机技术，在山地林区中利用无人机搭载热成像镜头，准确获得了灵长类种群数量和区域分布数据，并实现了常态化监测(He et al., 2020)。同时，针对鸣叫声音特点明显、具有个体辨识度的部分灵长类，范朋飞团队开发了利用声音识别个体的算法，克服了野外无法直接见到灵长类个体时难以调查的缺点，通过声音进行个体与种群信息调查，有效提高了调查效率和精度(Wang ZD et al., 2024)。

这些技术的进步推动了灵长类研究和保护技术的发展。如今，从人工智能的微观行为解析，到声学与遥感支撑的宏观种群监测，一套“天-地-声”一体化的智能观测体系正在形成。这不仅显著提升了研究和保护的效率与精度，更拓展了人类探索灵长类世界的认知边界。

3 展望

国家重大战略对灵长类学研究提出了清晰而紧迫的需求。中国灵长类学者应继续发挥独特优势，在以下几个方向持续发力: (1)支撑“以国家公园为主体的自然保护地体系”建设，亟需我们以川金丝猴、海南长臂猿等旗舰物种为生态指示器，为其栖息地保护与修复、生态廊道设计提供科学蓝图。(2)服务“生物安全”与“脑科学”国家战略，利用猕猴等非人灵长类的生物医学模型优势，在新发传染病预警、重大脑疾病机理等前沿领域实现关键突破。(3)贡献全球生物多样性治理的“中国方案”，需要我们将白头叶猴、滇金丝猴等成功保护实践，提炼为可复制的科学模式，支撑我国在国际履约与全球生态对话中的引领作用。

在上述战略需求的驱动下，未来研究应聚焦以下5个重点方向:

(1)在遗传与演化研究方面，核心任务是构建

更完整的遗传资源图谱与功能验证体系。包括: 持续推进灵长类基因组计划, 构建覆盖所有中国特有物种的高质量参考基因组与群体遗传变异图谱; 并积极利用细胞模型与基因编辑技术, 对演化过程中产生的关键遗传变异进行功能验证, 从而在分子机制层面直接阐释适应性性状(如食性、高海拔适应)的起源。

(2)在行为学与生态学研究方面, 应致力于推动整合性研究范式的深化与应用。行为学研究需超越传统的功能描述, 以“行为-生态-基因组”交叉范式, 系统探讨特定行为策略的适应性价值、发育、进化过程及其神经内分泌基础。生态学研究则需结合长期监测数据与空间信息技术, 精细化解析栖息地利用、资源可得性与种群动态之间的复杂关系, 为理解行为变异的生态制约提供更坚实的背景。

(3)在保护生物学实践方面, 未来工作需建立在对物种脆弱性机制更深入理解的基础之上。这要求我们将行为生态学的研究发现与基因组学揭示的适应性潜能和种群历史相结合, 以评估物种对未来环境变化的恢复力。同时, 构建针对新发传染病的主动监测与风险评估体系, 并将保护行动从以物种为中心, 拓展到对关键生态系统服务与生态过程的整体维系。新技术的应用, 如无人机红外监测与环境DNA技术, 应被更广泛地应用于种群普查、栖息地质量评估及非法活动监控中, 提升保护行动的效率与精准度。

(4)在认知神经科学方面, 应充分发挥非人灵长类模型的优势, 开展跨物种比较研究。重点之一是利用神经科学与计算模型, 将面部识别等社会认知的研究范式, 拓展至心理理论、共情等更高级的社会信息处理过程, 以揭示灵长类大脑的进化轨迹。核心科学目标是系统检验环境压力与社会复杂性如何共同驱动了前额叶皮层等关键脑区的结构与功能创新, 从而理解人类高级认知能力的演化基础。

(5)在研究方法的革新上, 应着力整合新兴技术以突破观测瓶颈。例如, 利用无人机技术与人工智能图像分析相结合, 定量研究多层级社会中的群体运动、决策与信息传播规律; 同时发展多机协同与渐进式适应策略, 以最小化干扰, 获取更自然状态下的行为数据。

ORCID

郭松涛 https://orcid.org/0000-0002-8291-5487
李保国 https://orcid.org/0000-0001-7430-3889

参考文献

Behie AM, Groves CP (2016) China’s primates: Preserve wild species. Nature, 534, 179.

Bi XP, Zhou L, Zhang JJ, Feng SH, Hu M, Cooper DN, Lin JW, Li JL, Wu DD, Zhang GJ (2023) Lineage-specific accelerated sequences underlying primate evolution. Science Advances, 9, eadc9507.

Biswas J, Dhirah B, Abhijit D, Jayanta D, Bhattacharjee P, Mohnot S, Horwich R (2007) Sub-specific characterization and distributional status of capped langur (*Trachypithecus pileatus*) in India. American Journal of Primatology, 73, 1–13.

Cao LH, Luo DG, Yau KW (2014) Light responses of primate and other mammalian cones. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 111, 2752–2757.

Chang LT, Zhang SK, Poo MM, Gong N (2017) Spontaneous expression of mirror self-recognition in monkeys after learning precise visual-proprioceptive association for mirror images. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 114, 3258–3263.

Chen A, Sun YD, Lei Y, Li C, Liao S, Meng J, Bai YQ, Liu Z, Liang ZF, Zhu ZY, ..., Poo M, Wang J, Yao JH, Wei W, Li YX, Shen ZM, Liu LQ, Liu ZY, Xu X, Li CY (2023) Single-cell spatial transcriptome reveals cell-type organization in the macaque cortex. Cell, 186, 3726–3743.

Chen FG, Min ZL, Gan QF, Luo SY, Xie WZ (1982) The Golden Monkey on the Qinling Mountain and its protection. Wildlife, (2), 7–10. (in Chinese) [陈服官, 闵芝兰, 甘去非, 罗时有, 谢文治 (1982) 秦岭金丝猴资源及保护. 野生动物, (2), 7–10.]

Chen M, Qi JQ, Poo MM, Yang Y (2022) Stability and dynamics of dendritic spines in macaque prefrontal cortex. National Science Review, 9, nwac125.

Cyranoski D (2004) China takes steps to secure pole position in primate research. Nature, 432, 3.

Dai YC, Zhu YJ, Xia WC, Zou SZ, Wang F, Li DY (2025) Assessment of suitable habitats, fragmentation analysis, and ecological corridor identification for Sichuan golden snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*) in Sichuan Province, southwest China. American Journal of Primatology, 87, e23714.

Das J, Biswas J, Bhattacharjee PC, Mohnot SM (2006) First distribution records of the Eastern Hoolock Gibbon *Hoolock hoolock leuconedys* from India. Zoos’ Print Journal, 21, 2316–2320.

Deng HQ, Cui HT, Zhao QS, Pan RL, Zhou J, Lan AJ (2019) Constrained François’ langur (*Trachypithecus francoisi*) in

Yezhong Nature Reserve, Guizhou, China. Global Ecology and Conservation, 19, e00672.

Fan PF, He K, Chen X, Ortiz A, Zhang B, Zhao C, Li YQ, Zhang HB, Kimock C, Wang WZ, Groves C, Turvey ST, Roos C, Helgen KM, Jiang XL (2017) Description of a new species of *Hoolock* gibbon (Primates: Hylobatidae) based on integrative taxonomy. American Journal of Primatology, 79, e22631.

Fan PL, Lawes MJ, Liu RS, Zhou QH (2024) Hope for limestone langurs' conservation. Science, 384, 855.

Fan PL, Li YM, Stanford CB, Li F, Liu ZT, Yang KH, Liu XC (2019) Home range variation of two different-sized groups of golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) in Shennongjia, China: Implications for feeding competition. Zoological Research, 40, 121–128.

Fan ZX, Zhao G, Li P, Osada N, Xing JC, Yi Y, Du LM, Silva P, Wang HX, Sakate R, Zhang XY, Xu HL, Yue BS, Li J (2014) Whole-genome sequencing of Tibetan macaque (*Macaca thibetana*) provides new insight into the macaque evolutionary history. Molecular Biology and Evolution, 31, 1475–1489.

Fang W, Li JR, Qi GY, Li SH, Sigman M, Wang LP (2019) Statistical inference of body representation in the macaque brain. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 116, 20151–20157.

Fei HL, de Guinea M, Yang L, Garber PA, Zhang L, Chapman CA, Fan PF (2023) Wild gibbons plan their travel pattern according to food types of breakfast. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 290, 20230430.

Feng XL, Wang LN, Yang SC, Qin DD, Wang JH, Li CL, Lv LB, Ma YY, Hu XT (2011) Maternal separation produces lasting changes in cortisol and behavior in rhesus monkeys. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 108, 14312–14317.

Gao SM, Fei HL, Li Q, Lan LY, Huang LN, Fan PF (2024) Eco-evolutionary dynamics of gut phageome in wild gibbons (*Hoolock tianxing*) with seasonal diet variations. Nature Communications, 15, 1254.

Gao SM, Lan LY, Yang L, Chen T, Fan PF (2025) Health-associated key gut microbiota drives the variation in community metabolic interactions in non-human primates. Cell Reports, 44, 116477.

Garber PA (2018) Why China is important in advancing the field of primatology. Zoological Research, 39, 241–243.

Gebo DL, Dagosto M, Beard KC, Qi T, Wang JW (2000) The oldest known anthropoid postcranial fossils and the early evolution of higher primates. Nature, 404, 276–278.

Ghosh A, Thakur M, Singh SK, Dutta R, Sharma LK, Chandra K, Banerjee D (2022) The Sela macaque (*Macaca selai*) is a distinct phylogenetic species that evolved from the "Arunachal" macaque following allopatric speciation. Molecular Phylogenetics and Evolution, 174, 107513.

Gou LF, Wang YZ, Gao L, Liu S, Wang ML, Chai QW, Fang J, Zhan LJ, Shen XW, Jiang T, Ren WQ, Ren M, Jia XY, Xiao C, Li AN, Li XN, Luo QM, Okazawa G, Yang TM, Liu Z, Poo MM, Yang XQ, Shen ZM, Xu C, Yan J (2025) Single-neuron projectomes of macaque prefrontal cortex reveal refined axon targeting and arborization. Cell, 188, 3806–3822.

Guo ST, Hou R, Garber PA, Raubenheimer D, Righini N, Ji WH, Jay O, He SJ, Wu F, Li FF, Li BG (2018) Nutrient-specific compensation for seasonal cold stress in a free-ranging temperate colobine monkey. Functional Ecology, 32, 2170–2180.

Guo ST, Ji WH, Li BG, Li M (2008) Response of a group of Sichuan snub-nosed monkeys to commercial logging in the Qinling Mountains, China. Conservation Biology, 22, 1055–1064.

Guo ST, Ji WH, Li M, Chang HL, Li BG (2010) The mating system of the Sichuan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*). American Journal of Primatology, 72, 25–32.

Guo ST, Xu PF, Miao QG, Shao GF, Chapman CA, Chen XJ, He G, Fang DY, Zhang H, Sun YW, Shi ZH, Li BG (2020) Automatic identification of individual primates with deep learning techniques. iScience, 23, 101412.

Guo YQ, Zhou J, Xie JH, Garber PA, Bruford M, Ren BP, Li DY, Zhou J (2018) Altitudinal ranging of the Guizhou golden monkey (*Rhinopithecus brelichi*): Patterns of habitat selection and habitat use. Global Ecology and Conservation, 16, e00473.

Hao SJ, Zhu XJ, Huang Z, Yang QQ, Liu HA, Wu Y, Zhan YF, Dong Y, Li C, Wang H, ..., Xu X, Poo MM, Li CY, De Zeeuw CI, Shen ZM, Liu ZY, Liu LQ, Liu SP, Sun YD, Liu CR (2024) Cross-species single-cell spatial transcriptomic atlases of the cerebellar cortex. Science, 385, eado3927.

Hao X (2007) Monkey research in China: Developing a natural resource. Cell, 129, 1033–1036.

He G, Yang HT, Pan RL, Sun YW, Zheng PB, Wang JH, Jin XL, Zhang JJ, Li BG, Guo ST (2020) Using unmanned aerial vehicles with thermal-image acquisition cameras for animal surveys: A case study on the Sichuan snub-nosed monkey in the Qinling Mountains. Integrative Zoology, 15, 79–86.

He QQ, Yan SS, Garber PA, Ren BP, Qi XM, Zhou J (2023) Habitat restoration is the greatest challenge for population recovery of Hainan gibbons (*Nomascus hainanus*). Integrative Zoology, 18, 630–646.

Hou R, Chapman CA, Rothman JM, Zhang H, Huang K, Guo ST, Li BG, Raubenheimer D (2021) The geometry of resource constraint: An empirical study of the golden snub-nosed monkey. Journal of Animal Ecology, 90, 751–765.

Hu JM, Roe AW (2022) Functionally specific and sparse domain-based micro-networks in monkey V1 and V2. Current Biology, 32, 2797–2809.e3.

Huang CM, Wei FW, Li M, Quan GQ, Li HH (2002) Current

status and conservation of white-headed langur (*Trachypithecus leucocephalus*) in China. Biological Conservation, 104, 221–225.

Huang CM, Zhou QH, Li YB (2018) Behavioral Ecology and Conservation Biology of the François' Langur. Shanghai Scientific & Technical Publishers, Shanghai. (in Chinese) [黄乘明, 周岐海, 李友邦 (2018) 黑叶猴的行为生态与保护生物学. 上海科学技术出版社, 上海.]

Huang GP, Ping XG, Xu WH, Hu YB, Chang J, Swaisgood RR, Zhou J, Zhan XJ, Zhang ZJ, Nie YG, Cui J, Bruford M, Zhang ZH, Li BG, Zhang L, Lv Z, Wei FW (2021) Wildlife conservation and management in China: Achievements, challenges and perspectives. National Science Review, 8, nwab042.

Jia GQ, Bai SY, Lin YX, Wang XH, Zhu L, Lyu CF, Sun GL, An K, Roe AW, Li XJ, Gao LX (2023) Representation of conspecific vocalizations in amygdala of awake marmosets. National Science Review, 10, nwad194.

Jiang HS (1990) Research methods of primate ecology. Chinese Journal of Ecology, 9, 59–63. (in Chinese with English abstract) [江海声 (1990) 灵长类生态学研究方法. 生态学杂志, 9, 59–63.]

Jiang XJ, Long TH, Cao WC, Li JR, Dehaene S, Wang LP (2018) Production of supra-regular spatial sequences by macaque monkeys. Current Biology, 28, 1851–1859.e4.

Khanal L, Kumar Chalise M, Fan PF, Kyes RC, Jiang XL (2021) Multilocus phylogeny suggests a distinct species status for the Nepal population of Assam macaques (*Macaca assamensis*): Implications for evolution and conservation. Zoological Research, 42, 3–13.

Khanal L, Li XY, Subba A, Ulak S, Kyes RC, Jiang XL (2024) Phylogeography of the sinica group of macaques in the Himalayas: Taxonomic and evolutionary implications. Biology, 13, 795.

Kuderna LFK, Gao H, Janiak MC, Kuhlwilm M, Orkin JD, Bataillon T, Manu S, Valenzuela A, Bergman J, Rousselle M, ..., Melin AD, Guschanski K, Schierup MH, Beck RMD, Umapathy G, Roos C, Boubli JP, Rogers J, Farh KK, Marques BT (2023) A global catalog of whole-genome diversity from 233 primate species. Science, 380, 906–913.

Li BG, Chen C, Ji WH, Ren BP (2001) Seasonal home range changes of the Sichuan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*) in the Qinling Mountains of China. Folia Primatologica, 71, 375–386.

Li BG, Zhang H, Li M, Jiang XL, Fan PF, Zhou J, Guo ST, Qi XG, Li JH, Lu JQ, Xia DP, Cui LW, Xiang ZF, Zhou QH, Huang ZP, Huang CM, Xiao W, Hu HJ, Zhou ZX, Chen MY, Li DY, Fan PL, Yang Y, Pan RL (2024) Achievements and challenges of primate conservation in China. Zoological Research: Diversity and Conservation, 1, 66–74.

Li C, Zhao C, Fan PF (2015) White-cheeked macaque (*Macaca leucogenys*): A new macaque species from Medog, southeastern Tibet. American Journal of Primatology, 77, 753–766.

Li J, Sun L, Kappeler PM (2020) The Behavioral Ecology of the Tibetan Macaque. Springer Nature, Cham.

Li L, Huang YM, Lu DY, Fu JQ, Wu LY, Chen ZY, Liao HO, Zhang JQ, Li L, Gu TY, He F, Liu HA, Leng XQ, Tang J, Yan JQ, Liu CR, Li C, Huang HP, Wang LN, Liu LQ, Li CY, Poo MM, Li H, Sun YD, Liu Z (2025) Identification and application of cell-type-specific enhancers for the macaque brain. Cell, 188, 4382–4400.e27.

Li ML, Wang S, Xu PH, Tian HY, Bai MX, Zhang YP, Shao Y, Xiong ZJ, Qi XG, Cooper DN, Zhang GJ, Zhu HH, Wu DD (2022) Functional genomics analysis reveals the evolutionary adaptation and demographic history of pygmy lorises. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 119, e2123030119.

Li WB, Teng Y, Zhang MY, Shen Y, Liu JW, Qi JW, Wang XC, Wu RF, Li JH, Garber PA, Li M (2024) Human activity and climate change accelerate the extinction risk to non-human primates in China. Global Change Biology, 30, e17114.

Liu H, Ma HD, Cheyne SM, Turvey ST (2020) Recovery hopes for the world's rarest primate. Science, 368, 1074.

Liu J, Liu T, Hu ZF, Wu F, Guo WJ, Wu HJ, Wang Z, Men YY, Yin S, Garber PA, Dunn D, Chapman CA, He G, Guo F, Pan RL, Zhang TZ, Zhao Y, Xu PF, Li BG, Guo ST (2025) An automated AI framework for quantitative measurement of mammalian behavior. Integrative Zoology, 21, 343–358.

Liu R, Amato K, Hou R, Gomez A, Dunn DW, Zhang J, Garber PA, Chapman CA, Righini N, He G, Fang G, Li YH, Li BG, Guo ST (2022) Specialized digestive adaptations within the hindgut of a colobine monkey. The Innovation, 3, 100207.

Liu ZJ, Huang CM, Zhou QH, Li YB, Wang YF, Li M, Takenaka O, Takenaka A (2013) Genetic analysis of group composition and relatedness in white-headed langurs. Integrative Zoology, 8, 410–416.

Liu ZJ, Ren BP, Wei FW, Long YC, Hao YL, Li M (2007) Phylogeography and population structure of the Yunnan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus bieti*) inferred from mitochondrial control region DNA sequence analysis. Molecular Ecology, 16, 3334–3349.

Liu ZJ, Tan XX, Orozco-terWengel P, Zhou XM, Zhang LY, Tian SL, Yan ZZ, Xu HL, Ren BP, Zhang P, Xiang ZF, Sun BH, Roos C, Bruford MW, Li M (2018) Population genomics of wild Chinese rhesus macaques reveals a dynamic demographic history and local adaptation, with implications for biomedical research. GigaScience, 7, giy106.

Liu ZJ, Zhang LY, Yan ZZ, Ren ZJ, Han FM, Tan XX, Xiang ZY, Dong F, Yang ZM, Liu GJ, Wang ZM, Zhang JL, Que TC, Tang CH, Li YF, Wang S, Wu JY, Li LG, Huang CM, Roos C, Li M (2020) Genomic mechanisms of physiological

and morphological adaptations of limestone langurs to karst habitats. Molecular Biology and Evolution, 37, 952–968.

Liu ZJ, Zhang XF, Wang PP, Hong MH, Yan XC, Qi XQ, Zhao Q, Chen ZH, Nie HJ, Li H, Li ZW, Zhang LY, Qi JW, He CL, Van Truong N, Le MD, Nadler T, Imai H, Roos C, Li M (2025) Living on the rocks: Genomic analysis of limestone langurs provides novel insights into the adaptive evolution in extreme karst environments. Genomics, Proteomics & Bioinformatics, 23, qzaf007.

Lok CBP, Tan X, Tan W (2008) Rediscovery of the critically endangered eastern black crested gibbon *Nomascus nasutus* (Hylobatidae) in China, with preliminary notes on population size, ecology and conservation status. Asian Primates Journal, 1, 17–25.

Long YC, Momberg F, Ma J, Wang Y, Luo YM, Li HS, Yang GL, Li M (2012) *Rhinopithecus strykeri* found in China! American Journal of Primatology, 74, 871–873.

Lu JQ (2020) The Society of Taihangshan Macaques. Henan Science and Technology Press, Zhengzhou. (in Chinese) [路纪琪 (2020) 太行山猕猴的社会. 河南科学技术出版社, 郑州.]

Lu JQ (2022) The Life History of Taihangshan Macaques. Zhengzhou University Press, Zhengzhou. (in Chinese) [路纪琪 (2022) 太行山猕猴生活史. 郑州大学出版社, 郑州.]

Luo X, Liu YT, Dang DC, Hu T, Hou YP, Meng XY, Zhang FY, Li TT, Wang C, Li M, Wu HX, Shen QS, Hu Y, Zeng XR, He XC, Yan LZ, Zhang SH, Li C, Su B (2021) 3D genome of macaque fetal brain reveals evolutionary innovations during primate corticogenesis. Cell, 184, 723–740.e21.

Ma HG, Wang ZD, Han P, Fan PL, Chapman CA, Garber PA, Fan PF (2024) Small apes adjust rhythms to facilitate song coordination. Current Biology, 34, 935–945.e3.

Ma SL, Wang YX, Jiang XL, Li JX, Xian RL (1989) Study on the social behavior and habitual speciality of Yunnan golden monkey. Acta Theriologica Sinica, 9, 161–167. (in Chinese with English abstract) [马世来, 王应祥, 蒋学龙, 李健雄, 鲜汝伦 (1989) 滇金丝猴的社会行为和栖息特征的初步研究. 兽类学报, 9, 161–167.]

Mao YF, Harvey WT, Porubsky D, Munson KM, Hoekzema K, Lewis AP, Audano PA, Rozanski A, Yang XY, Zhang SL, Yoo D, Gordon DS, Fair T, Wei XX, Logsdon GA, Haukness M, Dishuck PC, Jeong H, del Rosario R, Bauer VL, Fattor WT, Wilkerson GK, Mao YX, Shi YY, Sun Q, Lu Q, Paten B, Bakken TE, Pollen AA, Feng GP, Sawyer SL, Warren WC, Carbone L, Eichler EE (2024) Structurally divergent and recurrently mutated regions of primate genomes. Cell, 187, 1547–1562.e13.

Miao Y, Zhao H, Li YF, Sun YP, Bi R, Li HL, Fang X, Li ZS, Ma YH, Lv LB, An K, Meng JJ, Yao YG, Xue T (2025) Light at night negatively affects mood in diurnal primate-like tree shrews via a visual pathway related to the perihabenular nucleus. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 122, e2411280122.

Naya YJ, Chen H, Yang C, Suzuki WA (2017) Contributions of primate prefrontal cortex and medial temporal lobe to temporal-order memory. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 114, 13555–13560.

Ni XJ, Gebo DL, Dagosto M, Meng J, Tafforeau P, Flynn JJ, Beard KC (2013) The oldest known primate skeleton and early haplorhine evolution. Nature, 498, 60–64.

Ni XJ, Li Q, Li LZ, Beard KC (2016) Oligocene primates from China reveal divergence between African and Asian primate evolution. Science, 352, 673–677.

Ni XJ, Wang YQ, Hu YM, Li CK (2004) A euprimate skull from the early Eocene of China. Nature, 427, 65–68.

Ning C, Wu X, Zhao XD, Lu ZY, Yao XL, Zhou T, Yi LZ, Sun YY, Wu SS, Liu ZB, Huang XX, Gao L, Liu J (2024) Epigenomic landscapes during prefrontal cortex development and aging in rhesus. National Science Review, 11, nwae213.

Ping A, Wang JB, Ángel García-Cabezas M, Li LH, Zhang JM, Gothard KM, Zhu JM, Roe AW (2025) Brainwide mesoscale functional networks revealed by focal infrared neural stimulation of the amygdala. National Science Review, 12, nwae473.

Poo MM (2022) Transcriptome, connectome and neuromodulation of the primate brain. Cell, 185, 2636–2639.

Qi XG, Garber PA, Ji WH, Huang ZP, Huang K, Zhang P, Guo ST, Wang XW, He G, Zhang P, Li BG (2014) Satellite telemetry and social modeling offer new insights into the origin of primate multilevel societies. Nature Communications, 5, 5296.

Qi XG, Wu JW, Zhao L, Wang L, Guang XM, Garber PA, Opie C, Yuan Y, Diao RJ, Li G, Wang K, Pan RL, Ji WH, Sun HL, Huang ZP, Xu CZ, Witarto AB, Jia R, Zhang C, Deng C, Qiu Q, Zhang GJ, Grueter CC, Wu DD, Li BG (2023) Adaptations to a cold climate promoted social evolution in Asian colobine primates. Science, 380, eabl8621.

Quan GQ, Wang S, Zhang RZ (1981) On the recent status and conservation of primates in China. Acta Theriologica Sinica, 1, 99–104. (in Chinese with English abstract) [全国强, 汪松, 张荣祖 (1981) 我国灵长类的现状与保护. 兽类学报, 1, 99–104.]

Ren GP, Yang Y, He XD, Li GS, Gao Y, Huang ZP, Ma C, Wang W, Xiao W (2017) Habitat evaluation and conservation framework of the newly discovered and critically endangered black snub-nosed monkey. Biological Conservation, 209, 273–279.

Rivas-González I, Rousselle M, Li F, Zhou L, Dutheil JY, Munch K, Shao Y, Wu DD, Schierup MH, Zhang GJ (2023) Pervasive incomplete lineage sorting illuminates speciation and selection in primates. Science, 380, eabn4409.

Shao Y, Zhou L, Li F, Zhao L, Zhang BL, Shao F, Chen JW, Chen CY, Bi XP, Zhuang XL, Zhu HL, Hu J, Sun ZY, Li X,

Wang DP, Rivas-González I, Wang S, Wang YM, Chen W, Li G, Lu HM, Liu Y, Kuderna LFK, Farh KK, Fan PF, Yu L, Li M, Liu ZJ, Tiley GP, Yoder AD, Roos C, Hayakawa T, Marques-Bonet T, Rogers J, Stenson PD, Cooper DN, Schierup MH, Yao YG, Zhang YP, Wang W, Qi XG, Zhang GJ, Wu DD (2023) Phylogenomic analyses provide insights into primate evolution. Science, 380, 913–924.

Sinha A, Datta A, Madhusudan MD, Mishra C (2005) *Macaca munzala*: A new species from northeastern India. International Journal of Primatology, 26, 977–989.

Tan BJ (1955) Primates of China. Bulletin of Biology, (3), 17–23. (in Chinese) [谭邦杰 (1955) 我国的猿猴. 生物学通报, (3), 17–23.]

Tan XX, Qi JW, Liu ZJ, Fan PF, Liu GM, Zhang LY, Shen Y, Li J, Roos C, Zhou XM, Li M (2023) Phylogenomics reveals high levels of incomplete lineage sorting at the ancestral nodes of the macaque radiation. Molecular Biology and Evolution, 40, msad229.

Teng Y, Li WB, Wang XC, Zhang RS, Shen Y, Wu RF, Liu JW, Zhang MY, Roos C, Li JH, Li J, Qi JW, Li M (2025) Integrating population genomics and environmental data to predict adaptation to climate change in post-bottleneck Tibetan macaques. Science Advances, 11, eadw0562.

Turvey ST, Bruun K, Ortiz A, Hansford J, Hu SM, Ding Y, Zhang TE, Chatterjee HJ (2018) New genus of extinct Holocene gibbon associated with humans in Imperial China. Science, 360, 1346–1349.

Wang L, Zhang B, Lu XQ, Wang RD, Ma J, Chen YJ, Zhou Y, Dai J, Jiang Y (2024) Genetic and neuronal basis for facial emotion perception in humans and macaques. National Science Review, 11, nwae381.

Wang QS, Li JH, Li M (1994) Studies on population ecology of Tibetan monkeys (*Macaca thibetana*). I. Population dynamics and analysis of Tibetan monkeys. Acta Theriologica Sinica, 14, 161–165. (in Chinese with English abstract) [王岐山, 李进华, 李明 (1994) 短尾猴种群生态学研究. I. 短尾猴种群动态及分析. 兽类学报, 14, 161–165.]

Wang YX (2003) A Complete Checklist of Mammal Species and Subspecies in China: A Taxonomic and Geographic Reference. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [王应祥 (2003) 中国哺乳动物种和亚种分类名录与分布大全. 中国林业出版社, 北京.]

Wang ZD, Ma HG, Zhong XK, Zhu CY, Wang YX, Wang JC, Fan PF (2024) In the songs of Hainan gibbons: Automated individual dynamic monitoring from acoustic recordings. Biological Conservation, 294, 110634.

Wu H, Wang ZF, Zhang YX, Frantz L, Roos C, Irwin DM, Zhang CL, Liu XF, Wu DD, Huang S, Gu TT, Liu JQ, Yu L (2023) Hybrid origin of a primate, the gray snub-nosed monkey. Science, 380, eabl4997.

Xia WC, Ji SN, Ren BP, He XM, Zhong T, Ali K, Tang Y, Li DY (2020) Proximate causes of dispersal for female Yunnan snub-nosed monkeys. Zoological Research, 41, 78–83.

Xiang YL, Yu Y, Pan HJ, Li M (2023) Lower risk of male infanticide in multilevel primate societies. Zoological Research, 44, 370–373.

Xiang ZF, Fan PL, Chen HC, Liu RS, Zhang B, Yang WJ, Yao H, Grueter CC, Garber PA, Li M (2019) Routine allomaternal nursing in a free-ranging Old World monkey. Science Advances, 5, eaav0499.

Xiong CP (1984) Ecological studies of the stump-tailed macaque. Acta Theriologica Sinica, 4, 1–9. (in Chinese with English abstract) [熊成培 (1984) 短尾猴的生态研究. 兽类学报, 4, 1–9.]

Yang B, Anderson JR, Li BG (2016a) Tending a dying adult in a wild multi-level primate society. Current Biology, 26, R403–R404.

Yang B, Anderson JR, Zhang P, Li BG (2016b) Save the world's primates in peril. Science, 354, 425.

Yang SZ, Fan ZX, Li JW, Wang XQ, Lan Y, Yue BS, He M, Zhang AY, Li J (2023) Assembly of novel microbial genomes from gut metagenomes of rhesus macaque (*Macaca mulatta*). Gut Microbes, 15, 2188848.

Yang SZ, Liu Y, Yang N, Lan Y, Lan WQ, Feng JY, Yue BS, He M, Zhang L, Zhang AY, Price M, Li J, Fan ZX (2022) The gut microbiome and antibiotic resistome of chronic diarrhea rhesus macaques (*Macaca mulatta*) and its similarity to the human gut microbiome. Microbiome, 10, 29.

Yu L, Wang GD, Ruan J, Chen YB, Yang CP, Cao X, Wu H, Liu YH, Du ZL, Wang XP, Yang J, Cheng SC, Zhong L, Wang L, Wang X, Hu JY, Fang L, Bai B, Wang KL, Yuan N, Wu SF, Li BG, Zhang JG, Yang YQ, Zhang CL, Long YC, Li HS, Yang JY, Irwin DM, Ryder OA, Li Y, Wu CI, Zhang YP (2016) Genomic analysis of snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus*) identifies genes and processes related to high-altitude adaptation. Nature Genetics, 48, 947–952.

Yu Y, He G, Li DY, Zhao XM, Chang J, Liu XC, Xiang ZF, Li BG, Li M (2022) Climate change challenge, extinction risk, and successful conservation experiences for a threatened primate species in China: Golden snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*). Zoological Research, 43, 940–944.

Zeng HH, Huang JF, Chen M, Wen YQ, Shen ZM, Poo MM (2019) Local homogeneity of tonotopic organization in the primary auditory cortex of marmosets. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 116, 3239–3244.

Zeng HH, Huang JF, Li JR, Shen ZM, Gong N, Wen YQ, Wang LP, Poo MM (2021) Distinct neuron populations for simple and compound calls in the primary auditory cortex of awake marmosets. National Science Review, 8, nwab126.

Zhai RW, Tong GY, Li ZQ, Song WC, Hu Y, Xu S, Wei QQ, Zhang XC, Li Y, Liao BB, Yuan CY, Fan YQ, Song G, Ouyang YY, Zhang WX, Tang YQ, Jin MH, Zhang YX, Li H, Yang Z, Lin GN, Stein DJ, Xiong ZQ, Wang Z (2023) Rhesus monkeys exhibiting spontaneous ritualistic behaviors resembling obsessive-compulsive disorder.

National Science Review, 10, nwad312.

Zhang BL, Chen W, Wang ZF, Pang W, Luo MT, Wang S, Shao Y, He WQ, Deng Y, Zhou L, Chen JW, Yang MM, Wu YJ, Wang L, Fernández-Bellon H, Molloy S, Meunier H, Wanert F, Kuderna L, Marques-Bonet T, Roos C, Qi XG, Li M, Liu ZJ, Schierup MH, Cooper DN, Liu JQ, Zheng YT, Zhang GJ, Wu DD (2023) Comparative genomics reveals the hybrid origin of a macaque group. Science Advances, 9, eadd3580.

Zhang H, Lu JQ, Tang SY, Huang ZP, Cui LW, Lan DY, Wang HT, Hou R, Xiao W, Guo ST, He G, Huang K, Zhang P, Pan H, Oxnard C, Pan RL, Li BG (2022) Southwest China, the last refuge of continental primates in East Asia. Biological Conservation, 273, 109681.

Zhang LY, Leonard N, Passaro R, Luan MS, van Tuyen P, Han LTN, Cam NH, Vogelnest L, Lynch M, Fine AE, Nga NTT, Van Long N, Rawson BM, Behie A, van Nguyen T, Le MD, Nadler T, Walter L, Marques-Bonet T, Hofreiter M, Li M, Liu ZJ, Roos C (2024) Genomic adaptation to small population size and saltwater consumption in the critically endangered Cat Ba langur. Nature Communications, 15, 8531.

Zhang P, Zhang BY, Dunn DW, Song XY, Huang K, Dong SX, Niu F, Ying MJ, Zhang YY, Shang YX, Pan RL, Li BG (2023) Social and paternal female choice for male *MHC* genes in golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). Molecular Ecology, 32, 3239–3256.

Zhang SL, Xu N, Fu LT, Yang XY, Ma KY, Li YM, Yang ZK, Li ZT, Feng Y, Jiang XR, Han JM, Hu RX, Zhang L, Lian D, de Gennaro L, Paparella A, Ryabov F, Meng D, He YX, Wu DY, Yang CT, Mao YX, Bian XY, Lu Y, Antonacci F, Ventura M, Shepelev VA, Miga KH, Alexandrov IA, Logsdon GA, Phillippy AM, Su B, Zhang GJ, Eichler EE, Lu Q, Shi YY, Sun Q, Mao YF (2025) Integrated analysis of the complete sequence of a macaque genome. Nature, 640, 714–721.

Zhang YP, Shi LM (1990) Mitochondrial DNA polymorphism in five species of the genus *Macaca*. Acta Genetica Sinica, 17, 23–33. (in Chinese with English abstract) [张亚平, 施立明 (1990) 猕猴属五个种mtDNA多态性研究. 遗传学报, 17, 23–33.]

Zhang YQ, Westaway KE, Haberle S, Lubeek JK, Bailey M, Ciochon R, Morley MW, Roberts P, Zhao JX, Duval M, Dosseto A, Pan Y, Rule SE, Liao W, Gully GA, Lucas M, Mo JY, Yang LY, Cai YJ, Wang W, Joannes-Boyau R (2024) The demise of the giant ape *Gigantopithecus blacki*. Nature, 625, 535–539.

Zhao QK (1999) Ecological selection of primate social behavior. Zoological Research, 20, 137–145. (in Chinese with English abstract) [赵其昆 (1999) 灵长类社会行为的生态选择. 动物学研究, 20, 137–145.]

Zhao XM, Garber PA, Ye XL, Li M (2023) The impact of climate change and human activities over the past 2000 years has increased the spatial-temporal extinction rate of gibbons. Biological Conservation, 281, 109998.

Zhao XM, Ren BP, Li DY, Garber PA, Zhu PF, Xiang ZF, Grueter CC, Liu ZJ, Li M (2019) Climate change, grazing, and collecting accelerate habitat contraction in an endangered primate. Biological Conservation, 231, 88–97.

Zhong XK, Huang X, Zhu CY, Wang YX, Chapman CA, Garber PA, Chen Y, Fan PF (2025) Science-based suggestions to save the world's rarest primate species *Nomascus hainanus*. Science Advances, 11, eadv4828.

Zhou XM, Meng XH, Liu ZJ, Chang J, Wang BS, Li MZ, Wengel PO, Tian SL, Wen CL, Wang ZM, Garber PA, Pan HJ, Ye XP, Xiang ZF, Bruford MW, Edwards SV, Cao YC, Yu SC, Gao LJ, Cao ZS, Liu GJ, Ren BP, Shi FL, Peterfi Z, Li DY, Li BG, Jiang Z, Li JS, Gladyshev VN, Li RQ, Li M (2016) Population genomics reveals low genetic diversity and adaptation to hypoxia in snub-nosed monkeys. Molecular Biology and Evolution, 33, 2670–2681.

Zhou XM, Wang BS, Pan Q, Zhang JB, Kumar S, Sun XQ, Liu ZJ, Pan HJ, Lin Y, Liu GJ, Zhan W, Li MZ, Ren BP, Ma XY, Ruan H, Cheng C, Wang DW, Shi FL, Hui YY, Tao YJ, Zhang CL, Zhu PF, Xiang ZF, Jiang WK, Chang J, Wang HL, Cao ZS, Jiang Z, Li BG, Yang G, Roos C, Garber PA, Bruford MW, Li RQ, Li M (2014) Whole-genome sequencing of the snub-nosed monkey provides insights into folivory and evolutionary history. Nature Genetics, 46, 1303–1310.

Zhou YY, Tian JD, Jiang HJ, Han MY, Wang YW, Lu JQ (2024) Phylogeography and demographic history of macaques, *fascicularis* species group, in East Asia: Inferred from multiple genomic markers. Molecular Phylogenetics and Evolution, 194, 108042.

Zhou YY, Tian JD, Lu JQ (2023) Genetic structure and recent population demographic history of Taihangshan macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*), North China. Integrative Zoology, 18, 530–542.

Zou SZ, Yuan TT, Lu T, Yan JY, Kang D, Li DY (2023) Human disturbance increases health risks to golden snub-nosed monkeys and the transfer risk of pathogenic antibiotic-resistant bacteria from golden snub-nosed monkeys to humans. Animals, 13, 3083.

(责任编委: 胡义波　责任编辑: 闫文杰)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (3): 25456, pages 1–16
doi: 10.17520/biods.2025456
cstr: 32101.14.biods.2025456

•中国灵长类研究历史与进展——纪念Jane Goodall专题•

中国长臂猿的研究进展与保护

范朋飞*

中山大学生命科学学院, 广州 510275

摘要: 长臂猿曾经广泛分布于中国。然而, 受栖息地大规模丧失的影响, 我国长臂猿的分布区不断从北向南, 从东往西退缩, 目前仅存于云南、广西、海南和西藏的偏远山区。为了促进我国长臂猿的研究和保护, 本文简要回顾了我国长臂猿的研究历史和主要进展。2,000多年前, 中国古人已经能区分猿与猴, 并对其形态特征有了初步描述。在随后的1,000多年中, 中国古人对长臂猿的认识逐渐深入, 对其分布、行为习性和毛色变化都有准确的描述。从1980年开始, 随着调查的深入和采集标本数量的增加, 我国学者逐渐摸清了我国长臂猿的分布和种类。同时, 国内外学者开始研究我国长臂猿的行为与生态, 并取得了初步进展。2000年以后, 我国成功实现对野生长臂猿的习惯化, 进行年周期观察, 并对部分种群进行了持续监测, 获得了各种长臂猿详细的行为、生态、社会结构和生活史等数据。同时, 红外相机、无人机、被动声学监测等新的技术手段被用于我国长臂猿的研究和保护中。本文按照分类和系统发育、种群遗传学、家域和栖息地利用、觅食行为、通讯行为、过夜行为、社会组织和结构、生活史和繁殖生态、保护等9方面, 对我国长臂猿的研究进展进行了介绍。随着国家对野生动物保护的进一步重视和研究的深入, 我国部分长臂猿种群出现恢复的迹象。未来, 随着生物多样性保护的主流化, 我国长臂猿的研究重心将逐步转向保护研究。深入研究长臂猿营养生态学、繁殖生态学和种间竞争, 研发并应用新的种群监测技术, 对隔离的小种群进行转移安置, 以及通过野化放归重建灭绝物种的野外种群, 这些举措将进一步促进我国长臂猿的种群恢复。任何科学研究都离不开人才的培养, 希望有更多的年轻人投身于我国长臂猿的研究与保护事业中。

关键词: 长臂猿; 分类; 种群遗传; 觅食; 通讯; 过夜; 社会组织与结构; 生活史; 繁殖

范朋飞 (2026) 中国长臂猿的研究进展与保护. 生物多样性, 34, 25456. doi: 10.17520/biods.2025456; cstr: 32101.14.biods.2025456.
Fan PF (2026) Research advances and conservation of gibbons in China. Biodiversity Science, 34, 25456. doi: 10.17520/biods.2025456; cstr: 32101.14.biods.2025456.

Research advances and conservation of gibbons in China

Pengfei Fan*

School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China

ABSTRACT

Aims: Gibbons were once widely distributed in China. Due to massive habitat loss, gibbons' distribution range shrunk from north to south, and from east to west in China. Nowadays, they can only be found in remote areas in Yunnan, Guangxi, Hainan, and Xizang. To promote research and conservation of gibbons in China, this review provided a chronological overview of the research history and major advances in the study of gibbons in China.

Methods: The literature relevant to gibbon morphology, taxonomy and phylogeny, genetics, ecology, and conservation in China were reviewed, and the results were presented in three chronologically arranged sections.

Results: More than 2,000 years ago, ancient Chinese people could distinguish gibbons from monkeys, and briefly described their morphology. Over the following more than 1,000 years, the ancient Chinese people's understanding of gibbons gradually deepened, and they provided descriptions of its distribution, behavior, and coat color changes. Since 1980, with the deepening of investigations and the increase in the number of specimens collected, Chinese scholars

收稿日期 Received: 2025-11-12; 接受日期 Accepted: 2026-03-12
基金项目: 国家自然科学基金(32525017)、教育部生态突破专项(JYB2025XDXM902)、中山大学高校基本科研业务费(23lgzy002)和科技部重点研发项目(2022YFF1301500) Supported by the National Natural Science Foundation of China (32525017), Fundamental and Interdisciplinary Disciplines Breakthrough Plan of the Ministry of Education of China (JYB2025XDXM902), Fundamental Research Funds for the Central Universities (23lgzy002), and the National Key Program of Research and Development, Ministry of Science and Technology (2022YFF1301500)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: fanpf@mail.sysu.edu.cn

have gradually clarified the distribution and taxonomy of gibbons in China. At this time, scholars from China and abroad began to study the behavior and ecology of gibbons in China and made initial progress. After 2000, scholars successfully habituated wild gibbons, conducted year-around observations, and continuously monitored some populations, obtaining detailed data on the behavior, ecology, social structure, and life history of various species. Meanwhile, new technologies such as infrared cameras, drones, and passive acoustic monitoring have been applied to the research and conservation of gibbons in China. This review synthesized the research progress in nine key areas: taxonomy and phylogeny, population genetics, home range and habitat utilization, foraging behavior, communication, sleeping behavior, social organization and structure, life history and reproduction, as well as conservation.

Conclusion: Significant progress has been made in the research and conservation of Chinese gibbons over the past 20 years. Some gibbon populations in China have shown signs of recovery. In the future, with the mainstreaming of biodiversity conservation, the research focus of gibbons in China will shift to conservation studies. In-depth research on the nutritional ecology, reproductive ecology and interspecific competition of gibbons, as well as the development and application of new population monitoring technologies, translocation of small isolated individuals, and reintroduction of captive gibbons to their historical habitat will further promote the population recovery of gibbons in China. No scientific research can do without the training of talents. It is hoped that more young people will get involved in the research and conservation of gibbons in China.

Key words: gibbon; taxonomy; population genetics; feeding; communication; sleeping; social organization and structure; life history; breeding

1 中国古人对长臂猿的认识

2,000多年前, 中国古人已经能区分猿与猴。在古代, 猿同“猨”“蝯”, 《尔雅》中描述“猱、蝯善援”。汉代思想家董仲舒在其《春秋繁露》(约公元前2世纪)中记载: “猨似猴, 大而黑, 长前臂”。汉代文人刘向(公元前77年至前6年)写道: “猨, 狒属也, 或黄或黑……善缘妙吟”。从这些简要的描述中可以看出, 中国古人已经对猿有了初步的了解, 猿指的是一种前臂很长、善于攀援、有两种颜色、擅长歌唱的动物。由于猿居于深山, 难得一见, 它们的叫声婉转悠扬容易引起人类情感共鸣, 再加上古人难以理解其雌雄二色的特点, 猿的形象逐渐被神话。道家认为猿是动物中的采气能手, 具有长寿的能力。董仲舒在《春秋繁露》中还写道: “所以寿八百, 好引其气也。” 《抱朴子》(约公元300年)中记载: “猨寿五百岁。”《抱朴子》中还记载了这样一个故事: “周穆王南征, 一军皆化。君子为猨为鹤, 小人为虫为沙。” 这个典故构建了猿的君子形象, 被后世广泛引用。

在此后汉朝末年至唐朝末年的几百年中(公元400年至1000年), 猿大量出现在古人的诗句中: “巴东三峡猿鸣悲, 夜鸣三声泪沾衣”, “郁郁荒山里, 猿声闲且哀”, 这些诗句主要反映了猿的叫声凄凉, 而且传播距离远。根据诗人当时所在的地点, 也能从中获取一些猿的分布信息。例如鲍照(约公元414年至466年)在攀登庐山时写下“鸡鸣清涧中, 猿啸白云里”, 说明那个时期庐山还有猿的分布。李白则在离开白帝城时写下“两岸猿声啼不住, 轻舟已过万重山”。另外一些作品中则简要记录了猿的各种行为。例如吴筠在《玄猿赋》中记载: “筠自入庐岳, 则睹斯玄猿, 嘉其雨昏则无声, 景霁则长啸, 不践土石, 超遥于万木之间。春咀其英, 秋食其实。不犯稼穑, 深栖远处, 犹有君子之性。” 柳宗元在《憎王孙文》中写道: “猨之德静以恒, 类仁让孝慈。居相爱, 食相先, 行有列, 饮有序。不幸乖离, 则其鸣哀。有难, 则内其柔弱者。不践稼蔬, 木实未熟。” 这些记录生动地描述了猿的各种习性, 包括雨天很少鸣叫; 树栖, 不下地; 食性具有季节性变化, 不取食未成熟的果实; 不糟蹋农作物; 群内关系和谐等。段公路在《北户录·绯猿》中更是准确描述了猿在合唱时的行为: “玄者善啼, 啼数声则众猿叫啸, 腾掷如相焉。其音凄入肝脾, 韵含宫徵。” 这些描写说明当时的中国古人已经对猿有了相当深入的认识。

在此后的几百年间(公元1000年至1900年), 猿的分布区不断缩小。周运辉和张鹏(2013)根据中国古代地方志中猿的记录重建了猿在我国的分布。在明朝中期(1550年)猿的分布区北抵甘肃庆阳(35°44′ N), 南至海南昌江(19°11′ N), 东到浙江镇海(121°43′ E), 西达云南陇川(97°47′ E), 在东南沿海、广东北部、

湖南中北部等地都有着广泛的分布。值得一提的是, 曾任广西南宁行政长官的王济在《君子堂日询手镜》(1522年出版)中记载: “猿初生, 皆黑而雄, 至老毛色转黑为黄, 溃去其势与囊, 即转为雌, 遂与黑者交而孕。” 这些特征与现在依然分布于广西的东黑冠长臂猿(*Nomascus nasutus*)完全吻合。冠长臂猿属(*Nomascus*)物种在青少年时期毛色为黑色, 由于其外生殖器延长类似于雄性的阴茎而导致难以区分雌雄, 性成熟后雌雄的生殖器才显示出明显区别(祝常悦等, 2023)。王济的描述如此准确, 让人惊叹, 这可能是全世界最早关于长臂猿毛色变化和雌性具有雄性生殖器拟态的描述。在清朝时期, 随着我国人口的大规模增长, 大量森林被开垦成农田, 长臂猿的分布区急剧退缩。到了20世纪早期, 只有福建、广东、广西、云南和海南等地仍然有长臂猿的记录。例如《大田县志·物产志》记载: “似猴而大, 或黄或黑, 前臂长。不践土石, 跳掷于万木之间, 天气晴明则长啸, 雾雨昏暗则无声”, 说明在20世纪早期福建大田还有长臂猿分布。荷兰汉学家van Gulik (1967)在*The Gibbon in China*: *An Essay in Chinese Animal Lore* (中译本《长臂猿考》)中对我国古代文献中的长臂猿资料进行了详尽的介绍。文榕生(2018)在《中国珍稀野生动物分布变迁(续)》中卷第十一章汇总了我国长臂猿的分布变迁。

2 1949年至2000年期间我国长臂猿的研究

新中国成立之前, 我国几乎没有学者研究长臂猿, 仅有个别西方博物学家和标本采集者进入中国采集了少量长臂猿标本。1878年, 英国人John Anderson在云南采集到3号白眉长臂猿(*Hylobates hoolock*)标本(Allen, 1938)。1916–1917年间, 美国历史博物馆的探险家Roy Chapman Andrews在缅甸北部和我国云南南部进行动物标本采集, 分别在南定河(Namting River)采集到2号白掌长臂猿(*Hylobates lar*)标本, 以及在高黎贡山红木树(Hom-Mu-Shu)采集到2号白眉长臂猿标本(Andrews & Andrews, 1918)。

20世纪80年代, 中国科学家开始对我国的长臂猿分布进行大量的调查, 逐步摸清了我国长臂猿的种类和分布范围。李致祥和林正玉(1983)、刘振河等(1984)、杨德华等(1985)、马世来和王应祥(1986, 1988)先后报道了我国南方的长臂猿种类和分布信息。同一时期, 西方学者Elliot H. Haimoff和William V. Bleisch也开始关注我国长臂猿的分布、数量和保护(Haimoff et al., 1986, 1987a; Bleisch & Chen, 1990)。当时, 我国的长臂猿被分为4种: 白颊长臂猿(*Hylobates leucogenys*)、黑长臂猿(*H. concolor*)、白掌长臂猿和白眉长臂猿, 其中黑长臂猿又分为4个亚种(指名亚种*H. concolor concolor*, 景东亚种*H. c. jingdongensis*, 滇西亚种*H. c. furvogaster*, 海南亚种*H. c. hainanus*)。我国长臂猿的分类后来经历了一系列的变化。其中, 黑长臂猿海南亚种被提升为独立物种(*N. hainanus*), 分布于云南红河以西的黑长臂猿被改名为西黑冠长臂猿(*N. concolor*), 而于2006年重新发现的分布于红河以东广西邦亮林区的长臂猿则被命名为东黑冠长臂猿(范朋飞, 2012)。尽管不同学者对各种长臂猿的种群数据估计存在一定偏差, 但多数报告显示在20世纪80年代末期白颊长臂猿、白掌长臂猿和海南长臂猿的数量已经下降到30–40只(Fan, 2017)。为了保护我国仅剩的长臂猿及其栖息地, 国家林业主管部门在80年代成立了多个保护区。例如, 成立了云南西双版纳国家级自然保护区保护白颊长臂猿; 成立云南南滚河保护区保护白掌长臂猿; 成立海南霸王岭保护区保护海南长臂猿, 成立云南哀牢山和无量山保护区保护西黑冠长臂猿; 成立云南高黎贡山保护区保护白眉长臂猿。然而, 这些保护区因早期投入不足严重影响了保护成效(Zhang et al., 2021)。20世纪末21世纪初, 白掌长臂猿(Grueter et al., 2009)和白颊长臂猿(Fan & Sheng, 2009; Fan et al., 2014)先后从我国灭绝, 海南长臂猿数量下降至18–19只, 仅存于海南霸王岭地区(宋晓军等, 1999)。

20世纪80年代末期开始, 国内外研究人员开始关注我国长臂猿的行为与生态。Elliot H. Haimoff、Lori K. Sheeran、蓝道英、蒋学龙等人先后对无量山的西黑冠长臂猿进行了研究, 其中Sheeran和蓝道英以西黑冠长臂猿为研究对象完成了博士学位论文(Sheeran, 1993; Lan, 2001)。蓝道英因此成为我国第一个研究长臂猿的博士, 也是我国第一个在西方获得博士学位的长臂猿学者; Sheeran成为了第一个在中国研究长臂猿获得博士学位的西方学者。虽然

这些学者付出了巨大的努力, 但是无量山山高路险、悬崖众多, 加上当年无法杜绝偷猎, 他们没有成功习惯化长臂猿。根据一些零星的行为观察, 他们报道了西黑冠长臂猿的食性和活动范围(Lan, 1993; Sheeran, 1993)、鸣叫习性(Haimoff et al., 1987b; Lan, 1993; Sheeran, 1993; 蒋学龙和王应祥, 1997)、对人类和捕食者的躲避行为(蒋学龙等, 1994a)。依据鸣叫时参与激动鸣叫的雌性数量和一些零星的观察, Haimoff等(1987b)首次提出西黑冠长臂猿存在一夫多妻家庭群, 每个群体包含1–4只成年雌性, 群体大小达到7–8只。由于东南亚的长臂猿基本上全部生活在一夫一妻群中, 这些发现迅速引起了争论和关注。蓝道英(1989)表示并不存在一夫多妻群, 但是蒋学龙和William V. Bleisch等学者却认为一夫一妻与一夫二妻并存, 并尝试从生态因素对其进行了解释(Bleisch & Chen, 1991; 蒋学龙等, 1994b, c; Jiang et al., 1999)。Liu等(1989)对海南长臂猿的观察也发现存在一夫二妻群体。蓝道英等(1995, 1999)对滇西地区的白眉长臂猿进行了初步的观察, 汇报了群大小和鸣叫行为等基础数据。扈宇等(1989, 1990)对西双版纳地区的白颊长臂猿的食性、群大小、活动范围、时间分配等进行了报道。

3 2000年后我国的长臂猿研究

2000年之后, 随着中国经济的发展和对生态环境保护的日益重视, 包括长臂猿在内的野生动物研究与保护得到了更多支持。在所有长臂猿中, 西黑冠长臂猿是被研究得最为深入的一个物种。自2003年开始, 在中国科学院昆明动物研究所蒋学龙研究员的指导下, 范朋飞、黄蓓、管振华、孙国政、倪庆永等研究生先后在无量山、哀牢山和云南省金平县芭蕉河村对西黑冠长臂猿进行了长时间的野外观察, 并在无量山大寨子成功习惯化野生长臂猿。通过众多研究生和当地向导的共同努力, 目前, 无量山大寨子已经成为全世界长臂猿研究的一个重要基地。从2007年开始, 范朋飞领导团队对天行长臂猿(*Hoolock tianxing*)和东黑冠长臂猿进行了系统性研究, 建立了长期野外研究基地。同一时期, 中国科学院动物研究所、华东师范大学、华南师范大学、贵州师范大学、中国林业科学研究院、海南大学、中山大学和伦敦动物学会等多家单位对霸王岭的海南长臂猿进行了长期的种群动态监测和野外观察。此外, 粪便分子生物学、比较基因组、古DNA、红外相机、无人机、被动声学监测等新的技术手段被用于我国长臂猿的研究和保护中, 进一步加深了我们对长臂猿的认识。

3.1 分类和系统发育

由于快速的演化辐射和不完全谱系分选, 长臂猿科内4个属间的系统发育关系长期存在争议。中国科学院昆明动物研究所、古脊椎动物与古人类研究所和中山大学合作, 利用基因组学技术构建了全面的长臂猿基因组数据集, 覆盖了现生20种长臂猿中的18个物种。首次以确凿的基因组证据揭示了长臂猿科下四大属的演化关系——长臂猿属(*Hylobates*)是最早分化出来的分支; 随后分化出冠长臂猿属(*Nomascus*); 最后是关系最近的合趾猿属(*Symphalangus*)和白眉长臂猿属(*Hoolock*)。这一发现解决了长臂猿属级分类的多年难题, 为理解其快速辐射演化提供了关键框架(Wang et al., 2026)。

2006年香港嘉道理农场暨植物园与广西靖西县(现靖西市)林业局的调查人员在中国广西与越南交界的靖西县邦亮林区重新发现东黑冠长臂猿(Chan et al., 2008), 这是我国长臂猿保护历史上最重要的事件之一。在此之前, 广西地区的长臂猿已经被认为灭绝了数十年, 这个种群的重新发现澄清了一系列与冠长臂猿属的分类、分布和进化相关的问题。鸣叫、形态和分子生物学的研究一致支持东黑冠长臂猿是一个不同于云南的西黑冠长臂猿和海南的海南长臂猿的独立物种, 而且该种与海南长臂猿是姐妹群, 两者组成冠长臂猿属的基部支系(Mootnick & Fan, 2011; Thinh et al., 2011; Wang et al., 2026)。

西黑冠长臂猿的分类长期存在争议, 一些观点认为该物种可以分为4个亚种(*Nomascus concolor concolor*, *N. c. lu*, *N. c. jingdongensis*, *N. c. furvogaster*)(马世来和王应祥, 1986), 而另一些观点则认为只有老挝亚种(*N. c. lu*)是有效亚种(Thinh et al., 2011)。然而一项基于线粒体全基因组的最新研究显示, 西黑冠长臂猿内部并不存在明显的亚种分化(Liu et al., 2025)。

2018年, 伦敦动物学会与陕西省考古研究院等单位合作, 对出土于秦始皇祖母夏太后墓中的一具

长臂猿骨骼化石进行了研究, 通过3D形态建模和骨骼特征比较, 该团队认为这具化石来自于一个已经灭绝的长臂猿物种。由于该化石具有与已知4属长臂猿明显不同的骨骼特征, 研究团队将其认定为一个新属: 君子长臂猿属(*Junzi*), 并将其命名为帝国君子长臂猿(*Junzi imperialis*) (Turvey et al., 2018)。然而, 最新的古DNA研究显示, 该物种属于冠长臂猿属新种, 与海南长臂猿为近亲, 应该更名为帝国冠长臂猿(Wang et al., 2026)。

2017年范朋飞等人命名天行长臂猿是我国长臂猿研究与保护历史上的另一个重要科学发现。我国高黎贡山地区的白眉长臂猿长期以来一直被认为属于东白眉长臂猿(*Hoolock leuconedys*)。通过近10年结合外部形态特征、牙齿几何形态学和分子遗传学等多个方面的研究, 范朋飞等人证实了该种群是一个新物种, 取"天行健, 君子以自强不息"之意将其命名为天行长臂猿(*H. tianxing*), 其模式标本由Roy Chapman Andrews于1917年采集于高黎贡山红木树, 国内也经常将其称为高黎贡白眉长臂猿(Fan et al., 2017)。最新的基因组分析显示, 天行长臂猿与其姐妹种东白眉长臂猿约在50万年前分化(Wang et al., 2026)。

根据最新的分类观点, 我国近代分布有长臂猿3属7种, 包括冠长臂猿属4种: 西黑冠长臂猿(*Nomascus concolor*)、东黑冠长臂猿(*N. nasutus*)、海南长臂猿(*N. hainanus*)、北白颊长臂猿(*N. leucogenys*); 白眉长臂猿属2种: 西白眉长臂猿(*Hoolock hoolock*)和天行白眉长臂猿(*H. tianxing*); 长臂猿属1种: 白掌长臂猿(*Hylobates lar*) (余文华等, 2021)。Das等(2006)首次报道在中国西藏自治区察隅县有东白眉长臂猿分布。Choudhury (2013)根据形态差异将该地区的白眉长臂猿视为西白眉长臂猿下的一个新亚种, 并将其命名为米什米山白眉长臂猿(*H. h. mishmiensis*), 但最新的分子生物学证据表明该区域分布的白眉长臂猿其实还属于西白眉长臂猿, 并不构成一个单系(Trivedi et al., 2021)。在《中国哺乳动物多样性(第2版)》中曾提到我国藏南地区分布有西白眉长臂猿和东白眉长臂猿(蒋志刚等, 2017), 而且在2021年新修订的《国家重点保护野生动物名录》中也提到了我国分布有东白眉长臂猿。这可能是因为我国高黎贡山和藏南地区的长臂猿都曾经被认为是东白眉长臂猿的缘故, 但事实上目前在我国只分布有两种白眉长臂猿, 其中云南高黎贡山地区的种群为天行长臂猿, 藏南地区的种群为西白眉长臂猿(余文华等, 2021)。

3.2 种群遗传学

由于在野外极难获得长臂猿的组织和血液样品, 针对长臂猿的遗传学研究主要依赖以前采集的皮张标本和粪便样品。为了采集未习惯化长臂猿的粪便样品, Joseph Orkin与昆明警犬基地合作训练了一条搜粪犬, 这只警犬成功帮助Orkin博士找到了61份西黑冠长臂猿粪便, 显著超过了只依靠人类寻找和识别长臂猿粪便的成功率(Orkin et al., 2016)。基于无量山大寨子3群18只长臂猿的粪便样品, 胡迺清(2015)估计了西黑冠长臂猿的遗传多样性, 结果发现其核苷酸多样性和单倍型多样性都很低, 甚至明显低于海南长臂猿、黔金丝猴(*Rhinopithecus brelichi*)、川金丝猴(*R. roxellana*)和大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)等濒危物种。Liu等(2025)基于博物馆皮张标本的研究再次证实了这一观点。在西黑冠长臂猿的不同种群之间, 永德大雪山和芭蕉河种群的遗传多样性明显低于无量山和哀牢山种群, 这与各个地区的种群规模一致; 在无量山内部不同地区的亚种群间也存在一定程度的遗传分化(Orkin et al., 2025)。

Bryant等(2016)结合粪便样品和皮张样品对海南长臂猿的遗传多样性进行了评估, 结果发现海南长臂猿的遗传多样性自19世纪以来不断下降, 而1980–2010年间其遗传多样性进一步下降了30%; 当前种群中的个体都具有极高的亲缘系数, 暗示种群具有严重的近交风险。Guo等(2020)通过粪便DNA分析了海南长臂猿的遗传多样性, 进一步证实了上述观点。最新的一项研究结果显示, 随着种群的逐步恢复, 海南长臂猿遗传多样性的丧失得到了遏制, 但新形成群体中雌雄个体的近交系数明显上升(Zhong et al., 2025)。

由于无法获得足够的粪便样品, 针对天行长臂猿和东黑冠长臂猿种群遗传学的研究目前尚未取得明显进展。

3.3 家域和栖息地利用

热带地区长臂猿的家域通常在20–60 ha之间。可能是由于食物稀少且更加分散, 我国的几种长臂

猿家域均可达100–300 ha (Zhang et al., 2014; Guan et al., 2018)。有研究报道海南长臂猿的家域可达500 ha, 甚至接近1,000 ha (Liu et al., 1989; Zhou et al., 2008), 但是对两个习惯化群体的长期观察确认海南长臂猿的家域在100–200 ha, 与东黑冠长臂猿和西黑冠长臂猿的家域面积相当(Wang et al., 2025b)。虽然家域面积明显大于热带地区的长臂猿, 但我国的几种长臂猿的日移动距离并没有明显增加。无量山西黑冠长臂猿的平均日移动距离为1,391 m (Fan & Jiang, 2008a); 高黎贡山天行长臂猿的平均日移动距离为1,162 m (Zhang et al., 2014); 邦亮的东黑冠长臂猿则为1,373 m (李兴康等, 2021)。这一结果说明, 生活在现生长臂猿分布区北方的长臂猿并没有为了获得更多食物而增加每天的移动距离, 另一方面这些长臂猿利用记忆(Zhang et al., 2025)和规划(Fei et al., 2023)能力减少了不必要的移动, 进而缩短了移动距离。

食物、地形和人类干扰等因素共同塑造了长臂猿对栖息地的利用模式。西黑冠长臂猿高强度利用食物丰富的沟谷, 而避免频繁在食物稀少的山脊间穿行(Fan & Jiang, 2008a)。同时它们回避使用次生林, 即使恢复时间超过50年的次生林也只能为长臂猿提供有限的食物(Fan et al., 2009a)。虽然生活在不同的栖息地中, 所有长臂猿都倾向利用食物相对更丰富、人类干扰更少的中等海拔带, 而避开人类干扰多的低海拔以及食物稀少的高海拔区域(Fan & Jiang, 2010a; Wang et al., 2025a, b)。

3.4 觅食行为

得益于成功的习惯化, 研究人员获得了近距离观察长臂猿觅食行为的机会。在过去20年间, 我们对长臂猿的觅食行为有了十分详细的了解, 获得了我国各种长臂猿详细的食谱。尽管长臂猿以植物性食物为主, 但是在果实丰富的雨季, 黑冠长臂猿(Fan & Jiang, 2009; Ning et al., 2019)、东黑冠长臂猿(Fan et al., 2011a)、天行长臂猿(Fan et al., 2013a)、海南长臂猿(Deng & Zhou, 2018; Zhong et al., 2023)通常会取食一定量的昆虫, 偶尔捕食蜥蜴和未出窝的雏鸟。在无量山, 西黑冠长臂猿会主动捕食鼯鼠(Fan & Jiang, 2009)。与热带地区的长臂猿类似, 我国的各种长臂猿在果实丰富的季节喜欢取食果实, 但是在果实匮乏的冬季会大量取食树叶等替代性食物。为了适应果实的季节性匮乏, 西黑冠长臂猿(Fan & Jiang, 2008a; Fan et al., 2008; Ning et al., 2019)、东黑冠长臂猿(Fei et al., 2012; 李兴康等, 2021)、天行长臂猿(Fan et al., 2013a; Zhang et al., 2014)会相应地减少活动时间和日移动距离来节省能量。而且长臂猿可以通过调整肠道微生物来适应果实的季节性匮乏。在大量取食树叶的季节, 天行长臂猿的肠道微生物富含更多代谢纤维素的菌群和功能基因(Li et al., 2023)。进一步的分析显示, 温和型和裂解型噬菌体通过不同的方式与原核生物互作来调整肠道微生物的结构和丰富度, 进而帮助长臂猿快速响应食性的季节性变化(Gao et al., 2024)。但是不同物种的长臂猿其肠道微生物组成和多样性具有明显差异, 而且群落的构建机制明显不同, 说明肠道微生物响应食性变化的机制在不同物种间存在差异, 这一问题仍然需要更加深入的研究(Lan et al., 2025)。

食物的营养成分和物理性质影响了长臂猿的食物选择。长臂猿取食的果实含有丰富的水溶性糖, 而花和嫩叶则富含蛋白质。在取食果实时, 长臂猿喜欢水溶性糖含量高而酸性洗涤纤维含量低的果实(Ma et al., 2017)。与同域分布的印支灰叶猴(*Trachypithecus crepusculus*)相比, 西黑冠长臂猿更喜欢富含非结构性碳水化合物、更少蛋白质、颜色更鲜艳并且硬度更低的果实(Chen et al., 2025)。

长期以来, 海南长臂猿被认为生活在次适宜生境中。Zhong等(2023)通过详细的野外观察和营养分析, 发现海南长臂猿全年的食果比例超过80%, 而且取食的果实种类达到80种, 其食果比例和取食的果实种类甚至超过了生活在东南亚热带地区的其他长臂猿。他们进一步评估了海南长臂猿的能量摄入和能量支出, 发现海南长臂猿的能量摄入超过三家国内动物园笼养冠长臂猿的能量摄入, 而且每个月的能量摄入均高于能量支出, 说明它们不存在能量瓶颈(Zhong et al., 2025)。这些结果说明海南长臂猿现有栖息地质量并不低, 不需要对其进行补植补造, 而需要增加不同栖息地斑块间的连通性, 促进海南长臂猿迁移扩散。

3.5 通讯行为

清晨的鸣唱是长臂猿一个典型的行为特征, 在长臂猿行为学研究中一直备受关注。为了促进声音

传播, 长臂猿通常选择在靠近山脊的大树上鸣叫(Fan et al., 2009b; Ma et al., 2020)。在冠长臂猿属物种中, 鸣唱通常由成年雄性发起并占主导地位, 且一般由雄性结束, 雌雄叫声具有明显性二型。雄性冠长臂猿的声音由起始音节(boom)、简单的重复音节(aa note)和调节音节(modulated note)组成(范朋飞等, 2010)。不同物种的调节音节具有明显差异, 其中西黑冠长臂猿的调节音节又可以细分为调节前音节、强调节音节和弱调节音节, 而海南长臂猿的调节音节之间的差异较小(Han et al., 2025)。在鸣唱的高潮部分, 雌性冠长臂猿会发出激动鸣叫(great call)与雄性进行配合, 根据激动鸣叫是否完整可以分为成功的激动鸣叫或失败的激动鸣叫(范朋飞等, 2010)。不同物种之间鸣叫特征的差异与系统发育差异基本一致, 也就是说亲缘关系越近的物种鸣唱特征和结构越相似(Thinh et al., 2011; Han et al., 2025)。白眉长臂猿属物种的叫声长期以来被认为缺少性别差异, 然而, 郭亭妍等(2024)成功鉴别了天行长臂猿的5种音节类型和7种音句类型, 并首次揭示了雌雄个体在音节和音句水平上的差异。

长臂猿的叫声不仅具有明显的个体差异, 而且声谱特征在时间上高度稳定(Fan et al., 2011b; Sun et al., 2011; Feng et al., 2014), 这为利用声音监测长臂猿种群动态提供了理论基础。近年来, 多个团队开发了基于被动声学的种群监测技术(Dufourq et al., 2021, 2022; Wang et al., 2022; Wang et al., 2024b), 并成功利用该技术监测到了海南长臂猿雄性扩散和取代(Wang et al., 2024b)。基于长臂猿个体鸣声差异特征, 中国越南联合研究团队对跨境分布的东黑冠长臂猿种群实施了同步调查。研究结果表明, 该物种现存11群约74只个体, 显著低于之前未采用个体识别方法时估算的数量(Wearn et al., 2024)。

长臂猿的叫声通常被认为具有领域防御、聚集群内个体、宣示和强化配对关系和吸引配偶等功能(Cowlishaw, 1992)。相邻的西黑冠长臂猿群体倾向于避免与邻居重叠鸣叫, 而且对邻居和非邻居的反应没有明显差异, Fan等(2007)因此认为西黑冠长臂猿的鸣唱不具有调节群间空间关系的功能。在鸣唱过程中, 成年个体会互相靠拢, 因此具有聚集群内个体的功能(Fan et al., 2009b)。东黑冠长臂猿主要在领域的核心区, 而非在领域的边缘或重叠区域鸣唱, 说明它们更多是宣示对领域的占有, 而不是标记领域边界(Ma et al., 2020)。回放实验证实西黑冠长臂猿可以区分邻居和陌生个体, 而且对群体的入侵(与个体相比)具有更加激烈的反应, 进一步说明长臂猿的叫声具有领域防御功能(Niu et al., 2023)。西黑冠长臂猿经常形成一雄二雌群体, 当群内的两只雌性距离超过30 m时, 它们很少能发出成功的激动鸣叫(Fan et al., 2009b)。在东黑冠长臂猿中, 雌性成功激动鸣叫的次数与雌雄配对关系的强度(理毛、近距和行为同步性)存在显著的正相关, 但鸣唱结束后配对关系并没有显著加强(Ma et al., 2022)。这些结果说明长臂猿的叫声具有宣示配对关系的功能, 但是在短期内并不能强化配对关系。尽管长臂猿的叫声长期被认为具有吸引配偶的功能, 但是我们对长臂猿新群体形成过程和机制的了解依然十分有限, 对这个假说的验证需要更多的证据。

因为长臂猿是人类的近亲, 而且具有类人猿中最为复杂的声音通讯系统, 近年来越来越多的研究人员把长臂猿作为模型探究人类音乐与语言的演化(Wang et al., 2024a)。其中, Huang等(2020)发现两种冠长臂猿的叫声符合人类语言学的两个基本定律, 即使用越频繁的音节越短(齐普夫简洁定律); 整体越大则音节组分越小(门泽拉斯定律)。与人类音乐类似, 长臂猿的叫声也具有小整数节奏(De Gregorio et al., 2023)。进一步的研究发现, 雄性冠长臂猿通过调整节奏的快慢和等时节奏的数量来促进与雌性长臂猿合唱(Ma et al., 2024)。这一研究首次揭示了非人灵长类动物合唱的机制和关键功能, 帮助我们更好地理解了人类音乐的起源与演化。

3.6 过夜行为

长臂猿一生要在过夜树上度过超过一半的时间, 如果没有发生特殊情况长臂猿不会更换过夜树, 因此它们对过夜树的选择十分严格。避免被天敌跟踪和捕食是塑造长臂猿过夜行为的主要选择压力。长臂猿通常在日落前2–3 h就开始过夜行为, 这时夜行性的捕食者还没有开始活动。在离开当天最后一个食物斑块后, 家庭成员会分散开, 快速朝不同过夜树移动, 避免被天敌跟踪。过夜树通常十分高大而且具有较大的冠幅, 与周围的多棵树冠相连。笔直的树干让地栖性捕食者难以攀爬, 与其他树冠相连让长臂猿在遭遇袭击时更容易逃走。长臂猿不

会在靠近树干的大树枝上过夜, 它们选择过夜的树枝直径一般不超过10 cm而且靠近树顶, 这进一步增加了捕食者袭击的难度。一旦进入过夜树长臂猿会立即安静下来, 避免发出声音而被捕食者发现(Fan & Jiang, 2008b; Fei et al., 2012, 2017)。由于我国的长臂猿多生活在高海拔地区, 冬季的低温也会影响长臂猿的过夜行为。例如, 在冬季, 天行长臂猿选择在更低海拔的区域过夜; 在过夜树上停留更长时间; 而且更喜欢和其他个体拥抱在一起过夜(Fei et al., 2019)。

安全的过夜树是一种珍贵的资源, 长臂猿能记住过夜树的位置并反复利用(Fei et al., 2022)。长臂猿通常以目标导向的方式前往过夜树, 移动速度快, 而且移动线性程度高(Fei et al., 2022; Zhang et al., 2025)。长臂猿能够根据第二天早餐的类型来调整离开过夜树的时间。与取食树叶作为早餐相比, 取食果实作为早餐时, 长臂猿要提前约50 min离开过夜树, 且移动速度更快, 移动线性程度更高, 以便更早到达食物树(Fei et al., 2023)。这种基于记忆和路线规划的认知能力, 不仅能帮助长臂猿更加高效地进入安全的过夜树, 而且有助于长臂猿在山地环境中寻找分散而又稀缺的果实资源。这是首次在人科(智人和各类猩猩)之外的灵长类动物中证实规划能力的存在。

3.7 社会组织和结构

长臂猿长期被认为生活在由一对成年个体和它们的后代组成的核心家庭群中, 但是最近的研究显示长臂猿的社会组织明显具有更高的灵活性。在东南亚, 有少量的白掌长臂猿和合趾猿(*Symphalangus syndactylus*)会形成一雄二雌群体(Brockelman et al., 1998; Lappan, 2007)。在我国, 所有的天行长臂猿群体均为一雄一雌群(Yang et al., 2020), 但是西黑冠长臂猿、东黑冠长臂猿和海南长臂猿可以形成稳定的一雄二雌群体(Fan et al., 2006, 2010, 2015; Guan et al., 2018), 甚至有一群海南长臂猿包含两只成年雄性和两只成年雌性(Zhong et al., 2025)。

在一雄二雌群体内, 两只雌性与成年雄性维持相似的空间距离, 而且成年个体间很少有冲突发生(Fan & Jiang, 2010b)。理毛网络分析发现, 成年雌性首选另一只雌性为理毛对象, 然后才是成年雄性(Guan et al., 2013b), 而且两只成年雌性经常在1 m距离之内(Guan et al., 2013a)。长期的种群动态监测发现, 一雄二雌群体中的两只雌性都能反复繁殖, 即使发生雄性或者雌性取代, 群体依然维持一雄二雌的结构(Fan et al., 2015; Huang et al., 2022)。与一雄一雌群相比, 雌性的繁殖间隔并没有明显延长, 而且移动距离(觅食努力的指标)并没有明显增加(Fan et al., 2015)。长期的种群动态监测和分子生物学实验显示, 一雄二雌群内的两只雌性通常为母女或者姐妹。雌性之间的亲缘关系进一步提高了其广义适合度, 减少了雌性之间的冲突, 增加了群体的凝聚力(Hu et al., 2018)。这些结果说明在特定的生态环境中, 一雄二雌群是一种稳定的社会结构, 是进化与生态因素共同影响的结果(Fan et al., 2015)。

自1980年以来, 资源竞争假说一直被用来解释长臂猿一雄一雌群体的进化(Wrangham, 1980)。长臂猿喜食果实; 果实是一种高质量且聚集分布的食物资源; 雌性长臂猿为了获得足够的果实而导致激烈的食物竞争, 不能相互容忍; 雄性防御的领域并不足以为两只雌性和它们的后代提供足够的食物; 这些因素导致一群长臂猿中只能生活一只雌性(Wrangham, 1980)。那么为什么生活在分布区北方高海拔森林中的几种冠长臂猿反而形成了一雄二雌大群? Guan等(2018)提出了栖息地异质性假说来解释这一现象。在高度异质性的生境中, 食物呈现明显的斑块分布, 聚集在一起的食物树可以形成大型斑块(空间异质性)。此外, 在分布区北方的高海拔森林中果实产量具有明显的季节性(时间异质性)。在果实匮乏的季节长臂猿大量取食树叶, 这增加了长臂猿对果实匮乏的响应能力, 同时也减少了群内个体间的食物竞争。为了保障一年四季的食物供应, 这几种冠长臂猿需要占据更大的家域(见前文对家域的介绍), 大的家域提供了更多潜在的食物资源, 进一步减少了群内食物竞争。与热带地区相比, 这几种冠长臂猿同域分布的其他果食性动物的多样性和丰富度都更低, 减少的种间食物竞争同样可以降低群内食物竞争。综上所述, 食物资源的时空异质性和降低的种间竞争让这几种长臂猿可以形成稳定的一雄二雌群体。这一假说依然需要收集更多数据进行验证。

3.8 生活史和繁殖生态

得益于对无量山大寨子的西黑冠长臂猿、广西邦亮的东黑冠长臂猿和海南霸王岭的海南长臂猿的长期监测, 我们对这几种长臂猿的生活史和繁殖行为有了初步的了解。西黑冠长臂猿和东黑冠长臂猿雄性10岁左右性成熟并从出生群迁出; 雌性8岁左右开始变色(性成熟的标志), 通常在开始变色时从出生群迁出, 少数个体会留在出生群生活(Fan et al., 2015; Hu et al., 2018)。幼猿在2岁左右断奶, 雌性的繁殖间隔为3.3年左右(Fan et al., 2015; Hu et al., 2018; Zhong et al., 2025)。海南长臂猿性成熟时间更早, 雄性7岁左右从出生群迁出, 雌性繁殖间隔平均为2.8年, 少数个体甚至能每2年繁殖一次, 这可能与它们非常高的果食性比例和能量摄入有关(Zhou et al., 2008; Zhong et al., 2025)。

长臂猿的交配行为少有研究。野外观察发现雌性冠长臂猿会产生一种具有明显节奏, 类似于人类的"机器人舞"的舞蹈行为, 具有邀请雄性交配的作用(Zhou et al., 2008; Fan et al., 2016)。尽管长臂猿生活在不同的家庭群中, 而且严格防御各自的领域, 但是群间交配依然存在。Huang等(2013)在无量山观察到西黑冠长臂猿的群间交配。Huang等(2022)利用分子粪便学的技术发现大寨子长臂猿种群存在普遍的婚外父权, 这是一种避免近亲繁殖的有效策略。通过群外交配产生婚外父权也可能是避免雄性取代后发生杀婴的一种策略。在长臂猿社会中, 雄性取代通常伴随着未断奶婴儿的消失(Ma et al., 2019)。

3.9 我国长臂猿的保护

我国分布的长臂猿中, 北白颊长臂猿和白掌长臂猿在野外已经多年不见踪迹(Grueter et al., 2009; Fan et al., 2014), 西白眉长臂猿分布于藏南地区而无法研究, 剩下的4种长臂猿在过去的20年间得到了较多关注, 已经基本了解了它们的生活习性和生态需求。随着国家的进一步重视, 国家公园和自然保护区管理水平的提升, 以及研究的深入, 我国部分长臂猿种群在近几百年间首次出现种群恢复的迹象(Fan et al., 2022; 祝常悦等, 2023), 但整体形势依然十分严峻。目前, 东黑冠长臂猿在国内的数量是5群32只; 海南长臂猿是7群45只; 天行长臂猿在国内不足150只(Zhang et al., 2020); 数量最多的西黑冠长臂猿也仅有1,500只左右, 且多个小种群濒临灭绝(Fan, 2017)。

人类活动是导致长臂猿分布区退缩的主要原因(Yang et al., 2021)。气候变化和土地利用变化将导致全球12–15种长臂猿的分布区发生退缩, 但是仅有32%的保护优先区被现有保护地覆盖, 这说明全球长臂猿保护的形势十分严峻(Yang et al., 2023)。栖息地破碎化和退化是我国长臂猿面临的另一个主要威胁。倪庆永(2013)详细研究了金平县芭蕉河一个严重隔离的西黑冠长臂猿小种群对栖息地破碎化和退化的行为适应机制, 他发现其中一群长臂猿的家域仅有14.5 ha, 明显小于生活在无量山保护区的西黑冠长臂猿的家域; 而且这群长臂猿回避使用林下种植草果(*Amomum tsaoko*)的区域, 减少了移动距离, 同时增加了对壳斗科植物的取食(Ni et al., 2014)。天行长臂猿为了适应草果种植导致的栖息地退化, 同样减少了日移动距离, 增加了取食树叶的时间, 也会取食壳斗科植物的种子。但是种群动态监测显示草果种植林中的雌性繁殖间隔并没有明显延长(Hazitai et al., 2024)。种间食物竞争也会限制长臂猿种群恢复。在无量山大寨子地区, 印支灰叶猴与西黑冠长臂猿有大量食物重叠。由于印支灰叶猴偏好取食未成熟的果实, 因此当其与长臂猿取食同一个物种的果实时, 印支灰叶猴总是先取食。而且印支灰叶猴群体大(80–120只), 雌性繁殖快(2年繁殖一次), 快速恢复的印支灰叶猴种群通过不对称的食物竞争限制了大寨子地区长臂猿种群的恢复。在过去20多年间, 大寨子的长臂猿种群没有明显增加, 但是印支灰叶猴的数量已经从1群80多只增加到了3群200只以上(Chen et al., 2020)。

为了保护长臂猿, 我国成立了大量的保护区。我国曾经有21个保护区内有长臂猿分布, 但是长臂猿已经从10个保护区中灭绝, 这说明建立保护区并不总是能够有效保护长臂猿, 早期投入不足严重影响了保护成效(Zhang et al., 2021)。在保护区外, 少数民族的传统文化和知识对长臂猿的保护发挥了积极作用。当前, 超过50%的天行长臂猿生活在保护区外的集体林中。当地的傈僳族人民拥有丰富的长臂猿传统文化和信仰, 禁止猎杀长臂猿, 促进了保护区外天行长臂猿的保护(Zhang et al., 2020)。开展自然教育和生态旅游可能是促进人与长臂猿长

期共存的一种可能途径。小规模可控的生态旅游对长臂猿行为影响不明显(Williams et al., 2021)。

4 我国长臂猿的种群现状和未来的研究方向

综上所述, 自2000年以来我国的长臂猿研究进入了快速发展时期, 在多个方向上取得了重要进展。未来, 以物种保护为目的的研究将成为我国长臂猿研究的重点。

(1)行为生态学。尽管研究人员对我国的各种长臂猿的行为有了更加深入的了解, 但在通讯、移动决策、认知、社会行为等方向仍然存在明显的知识空缺。对这些行为的研究不仅可以帮助我们更好地理解长臂猿的进化和适应能力, 也能帮助管理部门设计有针对性的保护行动。

(2)营养生态学。营养生态学研究可以帮助我们更好地理解不同栖息地中长臂猿的能量摄入和营养均衡策略。目前, 仅有钟旭凯(2024)对海南长臂猿的营养生态学进行了研究。与其他物种和种群开展对比研究, 可以帮助我们更加精确地评估栖息地质量, 进而指导栖息地恢复, 避免“认知陷阱” (Wang et al., 2025b)。

(3)繁殖生态学。经过多年的种群监测, 研究人员已经基本掌握了几个关键种群的繁殖参数(雌性的性成熟年龄和繁殖间隔), 并且观察到新群体的形成, 但是依然对长臂猿的配偶选择和家庭群的形成过程知之甚少。高黎贡山的天行长臂猿和霸王岭的海南长臂猿都面临着独猿难以配对的困境。深入研究长臂猿的配偶选择机制可以帮助新群体的形成, 促进种群恢复。我国的动物园中饲养有一定数量的北白颊长臂猿、天行长臂猿及其亲缘物种。以这些笼养长臂猿为研究对象, 深入研究繁殖行为, 开发新的人工繁育技术可以促进笼养种群的增长, 为未来的野化放归提供种源。

(4)种间竞争。为了保护长臂猿, 我国建立了多个保护区, 并且在保护区内采取了严格的保护措施。在此背景下, 有些同域分布的物种由于缺少天敌的限制种群得以迅速恢复, 这些物种可能会通过食物竞争抑制长臂猿种群的恢复。在无量山, 印支灰叶猴种群的快速恢复可能限制了同域分布的西黑冠长臂猿的种群恢复(Chen et al., 2020)。在广西邦亮, 东黑冠长臂猿同时面临着3种猕猴的竞争, 加上栖息地面积有限(Fan et al., 2013b), 种间竞争可能会对东黑冠长臂猿的种群恢复带来严重的限制。在海南霸王岭, 猕猴的种群也在迅速增加, 需要引起重视。相关研究将推动我国的保护理念从单一物种保护向群落保护转变, 从抢救性保护向适应性管理转变。

(5)社区共管。当前我国有超过一半的天行长臂猿种群生活在保护区外的集体林或者私有林中(Zhang et al., 2020), 还有少部分的西黑冠长臂猿也生活在保护区外(Fan, 2017)。此外, 还有大量长臂猿生活在保护区的缓冲区, 靠近村庄, 或者跨保护区边界活动。当地社区居民对长臂猿及其他野生动物的知识、态度和信仰等本土生态知识都会影响这些长臂猿种群的长期生存(Zhang et al., 2020)。我们需要进一步研究本土生态知识对长臂猿种群动态的影响, 以及长臂猿种群的恢复会如何影响本土生态知识。围绕长臂猿开展小规模的生态旅游或许是一条可持续发展的路径(Williams et al., 2021)。未来, 我们需要进行社区保护试点, 深入探索可持续发展路径。

(6)新的种群监测技术。我国残存的长臂猿种群主要分布在山高路险的地区; 而且长臂猿喜欢在高大的乔木上层活动, 难以观察; 再加上长臂猿缺少明显的身体斑纹和个体识别特征, 对其进行准确的个体识别和长期跟踪一直是个巨大的挑战。人工观察存在识别误差, 对观察人员的体力和个体识别能力具有很高要求, 难以传承, 而且无法追踪个体的迁移扩散。通过微卫星进行个体识别准确可靠(黄霞, 2023), 但是难以获得长臂猿的DNA样本, 这对于尚未习惯化的长臂猿来说更是难上加难。红外热成像技术虽然能监测到长臂猿, 但是无法识别个体。利用声音进行个体识别似乎是一个可行的办法, 已经有多个团队进行过尝试并取得了不错的效果(Dufourq et al., 2021, 2022; Wang et al., 2022; Wang et al., 2024b), 但是依然需要进一步优化流程, 提高个体识别的准确率。长臂猿从出生群迁出后很少鸣叫, 而且组成家庭群后鸣叫模式可能会发生改变, 如何监测正在扩散的个体并准确识别新群体中的成员依然是个不小的挑战。天行长臂猿雌雄的叫声经常重叠, 一夫二妻群中两只雌性的叫声通常高度重叠, 如何对重叠的声源进行识别也是个艰巨的任务。

(7) 转移安置 (translocation) 和重引入 (reintroduction)。当前有少数长臂猿生活在完全隔离的栖息地中, 种群数量已经下降到即将灭绝的危险境地, 对这些种群进行转移安置或许是一个有效的保护措施。我国的北白颊长臂猿和白掌长臂猿已经野外灭绝(Grueter et al., 2009; Fan et al., 2014; 李保国等, 2022)。我国的动物园饲养有一定数量的北白颊长臂猿, 可以考虑通过野化放归在其历史分布区建立新的种群。但是转移安置和重引入都是非常艰巨的任务, 我们需要掌握活捕、运输、饲养、繁殖和放归等多项关键技术。

最后, 任何物种的研究和保护都离不开人才的培养, 我国从事长臂猿研究的人才数量明显不足(Fan & Ma, 2018), 希望有更多的年轻人加入到我国长臂猿研究与保护的事业中来, 进一步促进我国长臂猿的种群恢复。

致谢: 感谢海南热带雨林国家公园、云南无量山国家级自然保护区、高黎贡山国家级自然保护区、铜壁关省级自然保护区、哀牢山国家级自然保护区、永德大雪山国家级自然保护区、广西邦亮国家级自然保护区等保护区对我们野外工作的大力支持。感谢参与长臂猿研究的所有研究生、博士后和野外助手。中山大学生态学院杨立副教授和生命科学学院硕士研究生栾欣宇帮助整理了参考文献格式, 特此感谢。

ORCID

范朋飞 https://orcid.org/0000-0003-4747-5727

参考文献

Allen GM (1938) The Mammals of China and Mongolia: Part 1. The American Museum of Natural History, New York.

Andrews RC, Andrews YB (1918) Camps and Trails in China. D. Appleton and Company, New York.

Bleisch WV, Chen N (1990) Conservation of the black-crested gibbon in China. Oryx, 24, 147–156.

Bleisch WV, Chen N (1991) Ecology and behavior of wild black-crested gibbons (*Hylobates concolor*) in China with a reconsideration of evidence for polygyny. Primates, 32, 539–548.

Brockelman WY, Reichard U, Treesucon U, Raemaekers J (1998) Dispersal, pair formation and social structure in gibbons (*Hylobates lar*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 42, 329–339.

Bryant JV, Gottelli D, Zeng X, Hong X, Chan BPL, Fellowes JR, Zhang Y, Luo J, Durrant C, Geissmann T, Chatterjee HJ, Turvey ST (2016) Assessing current genetic status of the Hainan gibbon using historical and demographic baselines: Implications for conservation management of species of extreme rarity. Molecular Ecology, 25, 3540–3556.

Chan BPL, Tan XF, Tan WJ (2008) Rediscovery of the critically endangered eastern black-crested gibbon *Nomascus nasutus* (Hylobatidae) in China, with preliminary notes on population size, ecology and conservation status. Asian Primates Journal, 1, 17–25.

Chen Y, Ma C, Yang L, Guan ZH, Jiang XL, Fan PF (2020) Asymmetric competition between sympatric endangered primates affects their population recovery. Biological Conservation, 248, 108558.

Chen Y, Zhong XK, Fan PF (2025) Fruit choice by two sympatric primate species: Determining nutritional composition using visual and tactile cues. Integrative Zoology, doi: 10.1111/1749-4877.12988.

Choudhury A (2013) Description of a new subspecies of hoolock gibbon *Hoolock hoolock* from north east India. Newsletter and Journal of the Rhino Foundation for Nature in India, 9, 49–59.

Cowlishaw G (1992) Song function in gibbons. Behaviour, 121, 131–153.

Das J, Biswas J, Bhattacharjee PC, Mohnot SM (2006) First distribution records of the eastern hoolock gibbon *Hoolock hoolock leuconedys* from India. Zoos' Print Journal, 21, 2316–2320.

De Gregorio C, Raimondi T, Bevilacqua V, Pertosa C, Valente D, Carugati F, Bandoli F, Favaro L, Lefaux B, Ravignani A, Gamba M (2023) Isochronous singing in three crested gibbon species (*Nomascus* spp.). Current Zoology, 70, 291–297.

Deng HQ, Zhou J (2018) Thirteen years observation on diet composition of Hainan gibbons (*Nomascus hainanus*). North-Western Journal of Zoology, 14, 213–219.

Dufourq E, Batist C, Foquet R, Durbach I (2022) Passive acoustic monitoring of animal populations with transfer learning. Ecological Informatics, 70, 101688.

Dufourq E, Durbach I, Hansford JP, Hoepfner A, Ma HD, Bryant JV, Stender CS, Li WY, Liu ZW, Chen Q, Zhou ZL, Turvey ST (2021) Automated detection of Hainan gibbon calls for passive acoustic monitoring. Remote Sensing in Ecology and Conservation, 7, 475–487.

Fan PF (2012) Taxonomy and conservation status of gibbons in China. Acta Theriologica Sinica, 32, 248–258. (in Chinese with English abstract) [范朋飞 (2012) 中国长臂猿科动物的分类和保护现状. 兽类学报, 32, 248–258.]

Fan PF (2017) The past, present, and future of gibbons in China. Biological Conservation, 210, 29–39.

Fan PF, Ai HS, Fei HL, Zhang D, Yuan SD (2013a) Seasonal variation of diet and time budget of Eastern hoolock gibbons

(*Hoolock leuconedys*) living in a northern montane forest. Primates, 54, 137–146.

Fan PF, Bartlett TQ, Fei HL, Ma CY, Zhang W (2015) Understanding stable bi-female grouping in gibbons: Feeding competition and reproductive success. Frontiers in Zoology, 12, 5.

Fan PF, Fei HL, Luo AD (2014) Ecological extinction of the critically endangered northern white-cheeked gibbon *Nomascus leucogenys* in China. Oryx, 48, 52–55.

Fan PF, Fei HL, Scott MB, Zhang W, Ma CY (2011a) Habitat and food choice of the critically endangered cao vit gibbon (*Nomascus nasutus*) in China: Implications for conservation. Biological Conservation, 144, 2247–2254.

Fan PF, Fei HL, Xiang ZF, Zhang W, Ma CY, Huang T (2010) Social structure and group dynamics of the cao vit gibbon (*Nomascus nasutus*) in Bangliang, Jingxi, China. Folia Primatologica, 81, 245–253.

Fan PF, He K, Chen X, Ortiz A, Zhang B, Zhao C, Li YQ, Zhang HB, Kimock C, Wang WZ, Groves C, Turvey ST, Roos C, Helgen KM, Jiang XL (2017) Description of a new species of *Hoolock* gibbon (Primates: Hylobatidae) based on integrative taxonomy. American Journal of Primatology, 79, doi: 10.1002/ajp.22631.

Fan PF, Jiang XL (2008a) Effects of food and topography on ranging behavior of black crested gibbon (*Nomascus concolor jingdongensis*) in Wuliang Mountain, Yunnan, China. American Journal of Primatology, 70, 871–878.

Fan PF, Jiang XL (2008b) Sleeping sites, sleeping trees, and sleep-related behaviors of black crested gibbons (*Nomascus concolor jingdongensis*) at Mt. Wuliang, Central Yunnan, China. American Journal of Primatology, 70, 153–160.

Fan PF, Jiang XL (2009) Predation on giant flying squirrels (*Petaurista philippensis*) by black crested gibbons (*Nomascus concolor jingdongensis*) at Mt. Wuliang, Yunnan, China. Primates, 50, 45–49.

Fan PF, Jiang XL (2010a) Altitudinal ranging of black-crested gibbons at Mt. Wuliang, Yunnan: Effects of food distribution, temperature and human disturbance. Folia Primatologica, 81, 1–9.

Fan PF, Jiang XL (2010b) Maintenance of multifemale social organization in a group of *Nomascus concolor* at Wuliang Mountain, Yunnan, China. International Journal of Primatology, 31, 1–13.

Fan PF, Jiang XL, Liu CM, Luo WS (2006) Polygynous mating system and behavioural reason of black crested gibbon (*Nomascus concolor jingdongensis*) at Dazhaizi, Mt. Wuliang, Yunnan, China. Zoological Research, 27, 216–220.

Fan PF, Jiang XL, Liu CM, Luo WS (2010) Sonogram structure and timing of duets of western black crested gibbon in Wuliang Mountain. Zoological Research, 31, 293–302. (in Chinese with English abstract) [范朋飞, 蒋学龙, 刘长铭, 罗文寿 (2010) 无量山西黑冠长臂猿二重唱的声谱结构和时间特征. 动物学研究, 31, 293–302.]

Fan PF, Jiang XL, Tian CC (2009a) The critically endangered black crested gibbon *Nomascus concolor* on Wuliang Mountain, Yunnan, China: The role of forest types in the species' conservation. Oryx, 43, 203–208.

Fan PF, Liu CM, Luo WS, Jiang XL (2007) Can a group elicit duets from its neighbours? A field study on the black-crested gibbon (*Nomascus concolor jingdongensis*) in Central Yunnan, China. Folia Primatologica, 78, 186–195.

Fan PF, Ma C (2018) Extant primates and development of primatology in China: Publications, student training, and funding. Zoological Research, 39, 249–254.

Fan PF, Ma CY, Garber PA, Zhang W, Fei HL, Xiao W (2016) Rhythmic displays of female gibbons offer insight into the origin of dance. Scientific Reports, 6, 34606.

Fan PF, Ni QY, Sun GZ, Huang B, Jiang XL (2008) Seasonal variations in the activity budget of *Nomascus concolor jingdongensis* at Mt. Wuliang, Central Yunnan, China: Effects of diet and temperature. International Journal of Primatology, 29, 1047–1057.

Fan PF, Ren GP, Wang W, Scott MB, Ma CY, Fei HL, Wang L, Xiao W, Zhu JG (2013b) Habitat evaluation and population viability analysis of the last population of cao vit gibbon (*Nomascus nasutus*): Implications for conservation. Biological Conservation, 161, 39–47.

Fan PF, Sheng H (2009) The northern white-cheeked gibbon (*Nomascus leucogenys*) is on the edge of extinction in China. Gibbon Journal, 5, 1–9.

Fan PF, Xiao W, Feng JJ, Scott MB (2011b) Population differences and acoustic stability in male songs of wild western black crested gibbons (*Nomascus concolor*) in Mt. Wuliang, Yunnan. Folia Primatologica, 82, 83–93.

Fan PF, Xiao W, Huo S, Jiang XL (2009b) Singing behavior and singing functions of black-crested gibbons (*Nomascus concolor jingdongensis*) at Mt. Wuliang, central Yunnan, China. American Journal of Primatology, 71, 539–547.

Fan PF, Zhang L, Yang L, Huang X, Shi KC, Liu GQ, Wang CH (2022) Population recovery of the critically endangered western black crested gibbon (*Nomascus concolor*) in Mt. Wuliang, Yunnan, China. Zoological Research, 43, 180–183.

Fei HL, de Guinea M, Yang L, Chapman CA, Fan PF (2022) Where to sleep next? Evidence for spatial memory associated with sleeping sites in skywalker gibbons (*Hoolock tianxing*). Animal Cognition, 25, 891–903.

Fei HL, de Guinea M, Yang L, Garber PA, Zhang L, Chapman CA, Fan PF (2023) Wild gibbons plan their travel pattern according to food types of breakfast. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 290, 20230430.

Fei HL, Scott MB, Zhang W, Ma CY, Xiang ZF, Fan PF (2012) Sleeping tree selection of cao vit gibbon (*Nomascus nasutus*) living in degraded karst forest in Bangliang, Jingxi, China. American Journal of Primatology, 74, 998–1005.

Fei HL, Thompson C, Fan PF (2019) Effects of cold weather on the sleeping behavior of skywalker hoolock gibbons (*Hoolock tianxing*) in seasonal montane forest. American Journal of Primatology, 81, e23049.

Fei HL, Zhang D, Yuan SD, Zhang L, Fan PF (2017) Antipredation sleeping behavior of skywalker hoolock gibbons (*Hoolock tianxing*) in Mt. Gaoligong, Yunnan, China. International Journal of Primatology, 38, 629–641.

Feng JJ, Cui LW, Ma CY, Fei HL, Fan PF (2014) Individuality and stability in male songs of cao vit gibbons (*Nomascus nasutus*) with potential to monitor population dynamics. PLoS ONE, 9, e96317.

Gao SM, Fei HL, Li Q, Lan LY, Huang LN, Fan PF (2024) Eco-evolutionary dynamics of gut phageome in wild gibbons (*Hoolock tianxing*) with seasonal diet variations. Nature Communications, 15, 1254.

Grueter CC, Jiang XL, Konrad R, Fan PF, Guan ZH, Geissmann T (2009) Are *Hylobates lar* extirpated from China? International Journal of Primatology, 30, 553–567.

Guan ZH, Huang B, Ning WH, Ni QY, Jiang XL (2013a) Proximity association in polygynous western black crested gibbons (*Nomascus concolor jingdongensis*): Network structure and seasonality. Zoological Research, 34, E1–E8.

Guan ZH, Huang B, Ning WH, Ni QY, Sun GZ, Jiang XL (2013b) Significance of grooming behavior in two polygynous groups of western black crested gibbons: Implications for understanding social relationships among immigrant and resident group members. American Journal of Primatology, 75, 1165–1173.

Guan ZH, Ma CY, Fei HL, Huang B, Ning WH, Ni QY, Jiang XL, Fan PF (2018) Ecology and social system of northern gibbons living in cold seasonal forests. Zoological Research, 39, 255–265.

Guo TY, Ma HG, Han P, Wang ZD, Zhu CY, Chu YMR, Zhang LX, Li RX, Qi JR, Li JH, Fan PF (2024) Spectral characteristics and sex differences in the song of skywalker hoolock gibbon (*Hoolock tianxing*). Acta Theriologica Sinica, 44, 14–25. (in Chinese with English abstract) [郭亭妍, 马海港, 韩普, 王子荻, 祝常悦, 楚原梦冉, 张利祥, 李如雪, 戚嘉儒, 李家华, 范朋飞 (2024) 天行长臂猿鸣唱的声谱特征与性别差异. 兽类学报, 44, 14–25.]

Guo YQ, Chang J, Han L, Liu T, Li G, Garber PA, Xiao N, Zhou J (2020) The genetic status of the critically endangered Hainan gibbon (*Nomascus hainanus*): A species moving toward extinction. Frontiers in Genetics, 11, 608633.

Haimoff EH, Yang XJ, He SJ, Chen N (1986) Census and survey of wild black-crested gibbons (*Hylobates concolor concolor*) in Yunnan Province, People's Republic of China. Folia Primatologica, 46, 205–214.

Haimoff EH, Yang XJ, He SJ, Chen N (1987a) Conservation of gibbons in Yunnan Province, China. Oryx, 21, 168–173.

Haimoff EH, Yang XJ, He SJ, Chen N (1987b) Preliminary observations of wild black-crested gibbons (*Hylobates concolor concolor*) in Yunnan Province, People's Republic of China. Primates, 28, 319–335.

Han P, Ma HG, Wang ZD, Fan PL, Fan PF (2025) Vocal differences in note, sequence and great call sequence among three closely related *Nomascus* gibbon species. International Journal of Primatology, 46, 45–68.

Hazitai A, Fei HL, Zhu CY, Li RX, Zhang LX, Fan PF (2024) Cardamom (*Amomum tsaoko*) agroforest is important habitat for skywalker hoolock gibbon (*Hoolock tianxing*) in Mt. Gaoligong, Yunnan, China. Global Ecology and Conservation, 54, e03129.

Hu NQ (2015) Genetic Structure in a Sub-population of Western Black Gibbon (*Nomascus concolor*) at Dazhaizi, Mt. Wuliang and Genetic Hybrids Identification of Gibbons (*Nomascus* spp.) in Captive. PhD dissertation, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming. (in Chinese with English abstract) [胡迺清 (2015) 无量山大寨子西黑冠长臂猿(*Nomascus concolor*)亚种群遗传结构研究及圈养长臂猿杂合子鉴定. 博士学位论文, 中国科学院昆明动物研究所, 昆明.]

Hu NQ, Guan ZH, Huang B, Ning WH, He K, Fan PF, Jiang XL (2018) Dispersal and female philopatry in a long-term, stable, polygynous gibbon population: Evidence from 16 years field observation and genetics. American Journal of Primatology, 80, e22922.

Hu Y, Xu HW, Yang DH (1989) The studies on ecology in *Hylobates leucogenys*. Zoological Research, 10(Suppl.), 61–67. (in Chinese with English abstract) [扈宇, 许宏伟, 杨德华 (1989) 白颊长臂猿的生态研究. 动物学研究, 10(增刊), 61–67.]

Hu Y, Xu HW, Yang DH (1990) Feeding ecology of the white-cheek gibbon (*Hylobates concolor leucogenys*). Acta Ecologica Sinica, 10, 155–159. (in Chinese with English abstract) [扈宇, 许宏伟, 杨德华 (1990) 白颊长臂猿的食性研究. 生态学报, 10, 155–159.]

Huang B, Guan ZH, Ni QY, Orkin JD, Fan PF, Jiang XL (2013) Observation of intra-group and extra-group copulation and reproductive characters in free ranging groups of western black crested gibbon (*Nomascus concolor jingdongensis*). Integrative Zoology, 8, 427–440.

Huang MP, Ma HG, Ma CY, Garber PA, Fan PF (2020) Male gibbon loud morning calls conform to Zipf's law of brevity and Menzerath's law: Insights into the origin of human language. Animal Behaviour, 160, 145–155.

Huang X (2023) Study on Genetic, Dispersal and Reproduction Behaviors of Wild Gibbons Based on Molecular Scatology. PhD dissertation, Sun Yat-sen University, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [黄霞 (2023) 基于分子粪便学的野生长臂猿遗传、扩散和繁殖行为研究. 博士学位论文, 中山大学, 广州.]

Huang X, Hu NQ, He K, Guan ZH, Garber PA, Chapman CA, Jiang XL, Fan PF (2022) Disassociation of social and sexual partner relationships in a gibbon population with stable one-male two-female groups. American Journal of Primatology, 84, e23394.

Jiang XL, Ma SL, Wang YX, Sheeran LK, Poirier FE (1994a) Human encounter and predator avoidance behavior in black-crested gibbon, *Hylobates concolor*. Acta Anthropologica Sinica, 13, 181–188. (in Chinese with

English abstract) [蒋学龙, 马世来, 王应祥, Sheeran LK, Poirier FE (1994a) 黑长臂猿(*Hylobates concolor*)对人类和非人类捕食者的回避行为. 人类学学报, 13, 181–188.]

Jiang XL, Ma SL, Wang YX, Sheeran LK, Poirier FE, Wang Q (1994b) The mating system of black-crested gibbon (*Hylobates concolor*) and its relationships with ecology, behavior and phylogeny. Acta Anthropologica Sinica, 13, 344–352. (in Chinese with English abstract) [蒋学龙, 马世来, 王应祥, Sheeran LK, Poirier FE, 王强 (1994b) 黑长臂猿(*Hylobates concolor*)的配偶制及其与行为、生态和进化的关系. 人类学学报, 13, 344–352.]

Jiang XL, Ma SL, Wang YX, Sheeran LK, Poirier FE, Wang Q (1994c) Group size and composition of black-crested gibbons (*Hylobates concolor*). Zoological Research, 15(2), 15–22. (in Chinese with English abstract) [蒋学龙, 马世来, 王应祥, Sheeran LK, Poirier FE, 王强 (1994c) 黑长臂猿的群体大小及组成. 动物学研究, 15(2), 15–22.]

Jiang XL, Wang YX (1997) The singing ecology and behavior of black-crested gibbons (*Hylobates concolor*). Acta Anthropologica Sinica, 16, 293–301. (in Chinese with English abstract) [蒋学龙, 王应祥 (1997) 黑长臂猿(*Hylobates concolor*)鸣叫行为研究. 人类学学报, 16, 293–301.]

Jiang XL, Wang YX, Wang Q (1999) Coexistence of monogamy and polygyny in black-crested gibbon (*Hylobates concolor*). Primates, 40, 607–611.

Jiang ZG, Liu SY, Wu Y, Jiang XL, Zhou KY (2017) China's mammal diversity (2nd edition). Biodiversity Science, 25, 886–895. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 刘少英, 吴毅, 蒋学龙, 周开亚 (2017) 中国哺乳动物多样性(第2版). 生物多样性, 25, 886–895.]

Lan DY (1989) Preliminary study on the group composition, behavior and ecology of the black gibbons (*Hylobates concolor*) in southwest Yunnan. Zoological Research, 10(Suppl.), 119–126. (in Chinese with English abstract) [蓝道英 (1989) 云南西南部地区黑长臂猿(*Hylobates concolor*)群构成、生态和行为的初步研究. 动物学研究, 10(增刊), 119–126.]

Lan DY (1993) Feeding and vocal behaviours of black gibbons (*Hylobates concolor*) in Yunnan: A preliminary study. Folia Primatologica, 60, 94–105.

Lan DY (2001) Ecology and Behavior of Black Gibbons in Yunnan, China. PhD dissertation, University of Liverpool, Liverpool.

Lan DY, Ma SL, Han LX (1995) Distribution, abundance and conservation of *Hylobates hoolock* in western Yunnan. In: Studies on Mammal Biology in China (ed. Zhang J), pp. 11–19. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese with English abstract) [蓝道英, 马世来, 韩联宪 (1995) 滇西白眉长臂猿(*Hylobates hoolock*)分布、数量和保护. 见: 中国兽类生物学研究(张洁主编), 11–19页. 中国林业出版社, 北京.]

Lan DY, Ma SL, Li SC, Guo G (1999) Timing of hoolock gibbon (*Hylobates hoolock*) songs in west Yunnan. Zoological Research, 20, 273–277. (in Chinese with English abstract) [蓝道英, 马世来, 李寿昌, 郭光 (1999) 白眉长臂猿鸣叫的时间特征. 动物学研究, 20, 273–277.]

Lan LY, Liu TC, Gao SM, Li Q, Yang L, Fei HL, Zhong XK, Wang YX, Zhu CY, Abel C, Kappeler PM, Huang LN, Fan PF (2025) Comparative study of gut microbiota reveals the adaptive strategies of gibbons living in suboptimal habitats. npj Biofilms and Microbiomes, 11, 29.

Lappan S (2007) Patterns of dispersal in Sumatran siamangs (*Symphalangus syndactylus*): Preliminary mtDNA evidence suggests more frequent male than female dispersal to adjacent groups. American Journal of Primatology, 69, 692–698.

Li BG, Li M, Jiang XL, Fan PF, Zhou J, Guo ST, Li JH, Xia DP, Lu JQ, Cui LW, Xiang ZF, Huang CM, Zhou QH, Xiao W, Huang ZP, Hu HJ, Zhou ZX, Chen MY, Li DY, Fan PL, Zhang H, Hou R (2022) The Evaluation Report on the Survival Status of Threatened Species of Wild Fauna and Flora in China—Assessment Report on the Endangered Status of Chinese Primates in 2022. Endangered Species Scientific Commission, P. R. China, Beijing. (in Chinese) [李保国, 李明, 蒋学龙, 范朋飞, 周江, 郭松涛, 李进华, 夏东坡, 路纪琪, 崔亮伟, 向左甫, 黄乘明, 周岐海, 肖文, 黄志旁, 胡慧建, 周智鑫, 陈明勇, 黎大勇, 范鹏来, 张河, 侯荣 (2022) 中国濒危物种生存状况报告——中国灵长类动物濒危状况评估报告2022. 中华人民共和国濒危物种科学委员会, 北京.]

Li Q, Fei HL, Luo ZH, Gao SM, Wang PD, Lan LY, Zhao XF, Huang LN, Fan PF (2023) Gut microbiome responds compositionally and functionally to the seasonal diet variations in wild gibbons. npj Biofilms and Microbiomes, 9, 21.

Li XK, Zhong XK, Wei SG, Cui LW, Fan PF, Guan ZH, Ma CY (2021) The influence of group size and foraging environment on the daily path length of a critically endangered primate *Nomascus nasutus*. Acta Theriologica Sinica, 41, 388–397. (in Chinese with English abstract) [李兴康, 钟旭凯, 韦绍干, 崔亮伟, 范朋飞, 管振华, 马长勇 (2021) 群体大小和觅食环境变化对东黑冠长臂猿日移动距离的影响. 兽类学报, 41, 388–397.]

Li ZX, Lin ZY (1983) Classification and distribution of living primates in Yunnan, China. Zoological Research, 4, 111–120. (in Chinese with English abstract) [李致祥, 林正玉 (1983) 云南灵长类的分类和分布. 动物学研究, 4, 111–120.]

Liu SQ, Li KX, Zheng YX, Xue JY, Wang S, Li S, Cao P, Liu F, Dai QY, Feng XT, Yang RW, Ping WJ, Wu DD, Fan PF, Fu QM, Chen ZH (2025) Mitogenomes of museum specimens provide new insight into species classification and recently reduced diversity of highly endangered *Nomascus* gibbons. Integrative Zoology, 20, 674–684.

Liu ZH, Yu SM, Yuan XC (1984) Resources of the Hainan black gibbon and its present situation. Chinese Wildlife, 5(6), 1–4. (in Chinese with English abstract) [刘振河, 余斯绵, 袁喜才 (1984) 海南长臂猿的资源现状. 野生动物,

5(6), 1–4.]

Liu ZH, Zhang YZ, Jiang HS, Southwick C (1989) Population structure of *Hylobates concolor* in Bawangling Nature Reserve, Hainan, China. American Journal of Primatology, 19, 247–254.

Ma CY, Brockelman WY, Light LEO, Bartlett TQ, Fan PF (2019) Infant loss during and after male replacement in gibbons. American Journal of Primatology, 81, e23036.

Ma CY, Liao JC, Fan PF (2017) Food selection in relation to nutritional chemistry of cao vit gibbons in Jingxi, China. Primates, 58, 63–74.

Ma HG, Ma CY, Fan PF (2022) Adult male–female social bond advertising: The primary function of coordinated singing intensity in a small ape. American Journal of Primatology, 84, e23351.

Ma HG, Ma CY, Fei HL, Yang L, Fan PF (2020) Cao vit gibbons (*Nomascus nasutus*) sing at higher elevation but not in peripheral areas of their home range in a karst forest. International Journal of Primatology, 41, 701–713.

Ma HG, Wang ZD, Han P, Fan PL, Chapman CA, Garber PA, Fan PF (2024) Small apes adjust rhythms to facilitate song coordination. Current Biology, 34, 935–945.e933.

Ma SL, Wang YX (1986) The taxonomy and distribution of the gibbons in southern China and its adjacent region—With description of three new subspecies. Zoological Research, 7, 393–408. (in Chinese with English abstract) [马世来, 王应祥 (1986) 中国南部长臂猿的分类与分布——附三个新亚种的描记. 动物学研究, 7, 393–408.]

Ma SL, Wang YX (1988) The recent distribution, status and conservation of primates in China. Acta Theriologica Sinica, 8, 250–260. (in Chinese with English abstract) [马世来, 王应祥 (1988) 中国现代灵长类的分布、现状与保护. 兽类学报, 8, 250–260.]

Mootnick AR, Fan PF (2011) A comparative study of crested gibbons (*Nomascus*). American Journal of Primatology, 73, 135–154.

Ni QY (2013) Ecological and Behavioral Adaptation of the Western Black Crested Gibbon (*Nomascus concolor*) Inhabiting an Isolated and Disturbed Forest Fragment at Bajiaohe, Southern Yunnan, China. PhD dissertation, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming. (in Chinese with English abstract) [倪庆永 (2013) 滇南芭蕉河西黑冠长臂猿(*Nomascus concolor*)隔离小种群生态及行为适应性研究. 博士学位论文, 中国科学院昆明动物研究所, 昆明.]

Ni QY, Huang B, Liang ZL, Wang XW, Jiang XL (2014) Dietary variability in the western black crested gibbon (*Nomascus concolor*) inhabiting an isolated and disturbed forest fragment in Southern Yunnan, China. American Journal of Primatology, 76, 217–229.

Ning WH, Guan ZH, Huang B, Fan PF, Jiang XL (2019) Influence of food availability and climate on behavior patterns of western black crested gibbons (*Nomascus concolor*) at Mt. Wuliang, Yunnan, China. American Journal of Primatology, 81, e23068.

Niu XW, Guan ZH, Ning WH, Li XY, Sun GZ, Ni QY, Liu GQ, Jiang XL (2023) Experimental evidence for nasty neighbour effect in western black crested gibbons (*Nomascus concolor*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 77, 33.

Orkin JD, He K, Hu NQ, Guan ZH, Huang B, Yang CY, Fan PF, Jiang XL (2025) Landscape and conservation genetics of western black crested gibbons (*Nomascus concolor*) in China. American Journal of Primatology, 87, e23662.

Orkin JD, Yang YM, Yang CY, Yu DW, Jiang XL (2016) Cost-effective scat-detection dogs: Unleashing a powerful new tool for international mammalian conservation biology. Scientific Reports, 6, 34758.

Sheeran LK (1993) A preliminary study of the behavior and socio-ecology of black gibbons (*Hylobates concolor*) in Yunnan Province, People's Republic of China. PhD dissertation, Ohio State University, Columbus.

Song XJ, Jiang HS, Zhang JF, Chen Q, Wang CH, Lin WF (1999) Census Hainan black gibbons (*Hylobates concolor hainanus*) in Hainan Island. In: The 65th Annual Conference of the Zoological Society of China, pp. 712–717. (in Chinese) [宋晓军, 江海声, 张剑锋, 陈庆, 王昌和, 林位福 (1999) 海南黑长臂猿数量调查. 见: 中国动物学会第十四届会员代表大会及中国动物学会65周年年会论文集, 712–717页.]

Sun GZ, Huang B, Guan ZH, Geissmann T, Jiang XL (2011) Individuality in male songs of wild black crested gibbons (*Nomascus concolor*). American Journal of Primatology, 73, 431–438.

Thinh VN, Hallam C, Roos C, Hammerschmidt K (2011) Concordance between vocal and genetic diversity in crested gibbons. BMC Evolutionary Biology, 11, 36.

Trivedi M, Manu S, Balakrishnan S, Biswas J, Asharaf NVK, Umapathy G (2021) Understanding the phylogenetics of Indian hoolock gibbons: *Hoolock hoolock* and *H. leuconedys*. International Journal of Primatology, 42, 463–477.

Turvey ST, Bruun K, Ortiz A, Hansford J, Hu SM, Ding Y, Zhang TE, Chatterjee HJ (2018) New genus of extinct Holocene gibbon associated with humans in Imperial China. Science, 360, 1346–1349.

van Gulik RH (1967) The Gibbon in China: An Essay in Chinese Animal Lore. Brill, Leiden.

Wang S, Chen ZH, Luo AY, You XR, Kitchener AC, Tu XL, Thakur M, Umapathy G, Hu SM, Zhang TE, Zhang YQ, Liu SQ, Ding Y, Liu F, Dai QY, Feng XT, Li L, Pan Y, Zhang M, Roos C, Fan PF, Fu QM, Wu DD (2026) Genome sequences of extant and extinct gibbons reveal their phylogeny, demographic history, and conservation status. Cell, 189, 34–51.

Wang XL, Wen SP, Niu N, Wang GJ, Long WX, Zou YH, Huang MX (2022) Automatic detection for the world's rarest primates based on a tropical rainforest environment.

Global Ecology and Conservation, 38, e02250.

Wang YX, Zhong XK, Ma CY, Ma HG, Yang J, He CP, Fan PF (2025a) Altitudinal ranging pattern of critically endangered cao vit gibbon in karst forest: Pinpointing the reforestation sites. American Journal of Primatology, 87, e70022.

Wang YX, Zhong XK, Zhu CY, Qi XM, Feng YX, Fan PF (2025b) Avoiding cognitive trap in habitat restoration: A case study of the world's rarest primate. American Journal of Primatology, 87, e70018.

Wang ZD, Ma HG, Fan PF (2024a) Gibbon vocal communication provides insights into the origin and evolution of human music and language. Zoological Research: Diversity and Conservation, 1, 130–132.

Wang ZD, Ma HG, Zhong XK, Zhu CY, Wang YX, Wang JC, Fan PF (2024b) In the songs of Hainan gibbons: Automated individual dynamic monitoring from acoustic recordings. Biological Conservation, 294, 110634.

Wearn OR, Trinh-Dinh H, Ma CY, Khac Le Q, Nguyen P, Van Hoang T, Van Luong C, Van Hua T, Van Hoang Q, Fan PF, Duc Nguyen T (2024) Vocal fingerprinting reveals a substantially smaller global population of the critically endangered cao vit gibbon (*Nomascus nasutus*) than previously thought. Scientific Reports, 14, 416.

Wen RS (2018) The Distributions and Changes of Rare Wild Animals in China (sequel). Shandong Science and Technology Press, Ji'nan. (in Chinese) [文榕生 (2018) 中国珍稀野生动物分布变迁(续). 山东科学技术出版社, 济南.]

Williams JL, Behie AM, Fan PF (2021) Gibbon focused tourism as a conservation tool: The behavioural response of skywalker hoolock gibbons (*Hoolock tianxing*) to tourists. Journal of Ecotourism, 22, 296–311.

Wrangham RW (1980) An ecological model of female-bonded primate groups. Behaviour, 75, 262–300.

Yang DH, Zhang JY, Li C (1985) A survey on the population and distribution of gibbons in Yunnan Province. Medical Biological Research, (3), 22–27. (in Chinese) [杨德华, 张家银, 李纯 (1985) 云南长臂猿数量分布考察报告. 医学生物学研究, (3), 22–27.]

Yang JH, Huang XY, Jin SH, Chan BPL (2020) Filling a longstanding knowledge gap: Population size and conservation status of the endangered Gaoligong hoolock gibbon (*Hoolock tianxing*) in Houqiao Town, Yunnan. Global Ecology and Conservation, 24, e01347.

Yang L, Chen T, Shi KC, Zhang L, Lwin N, Fan PF (2023) Effects of climate and land-cover change on the conservation status of gibbons. Conservation Biology, 37, e14045.

Yang L, Shi KC, Ma C, Ren GP, Fan PF (2021) Mechanisms underlying altitudinal and horizontal range contraction: The western black crested gibbon. Journal of Biogeography, 48, 321–331.

Yu WH, He K, Fan PF, Chen BY, Li S, Liu SY, Zhou J, Yang QS, Li M, Jiang XL, Yang G, Wu SB, Lu XL, Hu YB, Li BG, Li YC, Jiang TL, Wei FW, Wu Y (2021) Taxonomic and systematic research progress of mammals in China. Acta Theriologica Sinica, 41, 502–524. (in Chinese with English abstract) [余文华, 何锴, 范朋飞, 陈炳耀, 李晟, 刘少英, 周江, 杨奇森, 李明, 蒋学龙, 杨光, 吴诗宝, 卢学理, 胡义波, 李保国, 李玉春, 江廷磊, 魏辅文, 吴毅 (2021) 中国兽类分类与系统演化研究进展. 兽类学报, 41, 502–524.]

Zhang D, Fei HL, Yuan SD, Sun WM, Ni QY, Cui LW, Fan PF (2014) Ranging behavior of eastern hoolock gibbon (*Hoolock leuconedys*) in a northern montane forest in Gaoligongshan, Yunnan, China. Primates, 55, 239–247.

Zhang HC, Yang Y, Ahebota H, Zhang P, Fan PF (2025) Long-distance, goal-directed movements in western black crested gibbons, *Nomascus concolor*. Animal Behaviour, 229, 123336.

Zhang L, Guan ZH, Fei HL, Yan L, Turvey ST, Fan PF (2020) Influence of traditional ecological knowledge on conservation of the skywalker hoolock gibbon (*Hoolock tianxing*) outside nature reserves. Biological Conservation, 241, 108267.

Zhang L, Turvey ST, Chapman C, Fan PF (2021) Effects of protected areas on survival of threatened gibbons in China. Conservation Biology, 35, 1288–1298.

Zhong XK (2024) Feeding Ecology of the Hainan Gibbon and Its Implications for Conservation. PhD dissertation, Sun Yat-sen University, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [钟旭凯 (2024) 海南长臂猿觅食生态学研究及其保护启示. 博士学位论文, 中山大学, 广州.]

Zhong XK, Huang X, Zhu CY, Wang YX, Chapman CA, Garber PA, Chen Y, Fan PF (2025) Science-based suggestions to save the world's rarest primate species *Nomascus hainanus*. Science Advances, 11, eadv4828.

Zhong XK, Zhu CY, Wang YX, Qi XM, Fan PF (2023) Quantified diet provides suggestions for habitat restoration for the world's rarest primate. Biological Conservation, 284, 110215.

Zhou J, Wei FW, Li M, Pui Lok CB, Wang DL (2008) Reproductive characters and mating behaviour of wild *Nomascus hainanus*. International Journal of Primatology, 29, 1037–1046.

Zhou YH, Zhang P (2013) Distribution and vicissitude of gibbons (Hylobatidae) in China during the last 500 years. Acta Theriologica Sinica, 33, 258–266. (in Chinese with English abstract) [周运辉, 张鹏 (2013) 近五百年来长臂猿在中国的分布变迁. 兽类学报, 33, 258–266.]

Zhu CY, Zhong XK, Wang YX, Fan PF (2023) Conservation on the Hainan Tropical Rainforest National Park flagship species Hainan black-crested gibbon (*Nomascus hainanus*) in the history and the future. National Park, 1, 213–222. (in Chinese with English abstract) [祝常悦, 钟旭凯, 王昱心, 范朋飞 (2023) 海南热带雨林国家公园旗舰种海南长臂猿保护的历史与未来. 国家公园(中英文), 1, 213–222.]

(责任编辑: 闫文杰)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (3): 25442, pages 1–18
doi: 10.17520/biods.2025442
cstr: 32101.14.biods.2025442

•中国灵长类研究历史与进展——纪念Jane Goodall专题•

中国金丝猴生态、保护与社会行为研究简史及进展

向左甫*

中南林业科技大学林学院, 长沙 410004

摘要: 金丝猴(*Rhinopithecus* spp.)是主要分布于我国的半树栖叶食性灵长类动物, 因外形漂亮而受到公众广泛关注; 同时, 由于森林退化、农业开发、偷猎对其生存造成威胁, 已成为野生动物保护的旗舰物种。金丝猴社会系统是以一雄多雌为基本社会单元的重层社会, 常数百只聚成超大群集体, 是灵长类动物中最为复杂的社会组织类型之一, 常受到动物学、人类学和心理学领域学者关注。金丝猴拥有容易辨识的“仰鼻”, 早在公元前770年成书的古籍中就有记载, 然而旨在提升金丝猴自然历史认知和保护的野外研究(生态研究与保护实践)自新中国成立后才逐渐起步, 改革开放后得以全面开展, 直到21世纪初才达到国际研究水平。本文除对中国金丝猴生态、保护及社会行为各个阶段的研究进行简单回顾外, 还重点分析了与重层社会适应优势和维持机制相关的社会行为, 如雄性杀婴、雌性防杀婴策略、雄性合作、非母亲照料、理毛网络、社会单元形成等行为的研究进展。过去几十年, 由于国家和地方政府的强力支持, 绝大多数金丝猴种群都得到良好保护, 金丝猴行为、生态及保护研究也逐渐得到国际关注。未来, 野外研究应加强不同地点特定种群行为生态与保护生物学研究, 探索金丝猴与同域分布其他哺乳动物之间的共存关系, 继续开展社会行为研究, 聚焦于揭示金丝猴社会集体活动的凝聚力形成及维持机制。

关键词: 金丝猴; 行为生态; 保护状况; 社会行为

向左甫 (2026) 中国金丝猴生态、保护与社会行为研究简史及进展. 生物多样性, 34, 25442. doi: 10.17520/biods.2025442; cstr: 32101.14.biods.2025442.
Xiang ZF (2026) The brief research history and progress of snub-nosed monkeys in ecology, conservation and social behavior. Biodiversity Science, 34, 25442. doi: 10.17520/biods.2025442; cstr: 32101.14.biods.2025442.

The brief research history and progress of snub-nosed monkeys in ecology, conservation and social behavior

Zuofu Xiang*

College of Forestry, Central South University of Forestry & Technology, Changsha 410004, China

ABSTRACT

Aims: Snub-nosed monkeys are leaf-eating primates endemic mainly to China. They attract considerable public attention because of their photogenic and captivating features; they are also considered flagship species for wildlife conservation as their populations are threatened by extensive deforestation, agricultural expansion, and hunting. Furthermore, zoologists, anthropologists, and psychologists are attracted by their complex social organization—A multi-level society that hundreds of individuals forage and move together as one cohesive band.

Results: With their unique and easily distinguished snub-nosed feature, snub-nosed monkeys have been recorded in historical literature since 770 BC. However, the field studies of ecology and conservation practices were only initiated after the founding of New China. Studies which help governments to protect populations had been gradually launched after reform and opening-up policy, and kept pace with international researchers till the early 21st century. With animals identifiable through provisioning, some of key studies of social behavior, such as male infanticide, female anti-infanticide strategies, allomother infant care, male cooperation, grooming networks etc., have focused on adaptive advantages and maintenance mechanisms of the multi-level society.

Conclusion: Over the past few decades, with strong support from central and local governments, almost all populations

收稿日期 Received: 2025-11-05; 接受日期 Accepted: 2026-03-29
基金项目: 国家自然科学基金(U2571201; 32571754; 32171487) Supported by the National Natural Science Foundation of China (U2571201; 32571754; 32171487)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xiangzf@csuft.edu.cn

of Chinese snub-nosed monkeys are well protected, and field studies of behavior and ecology conducted by Chinese primatologists have gradually emerged as an international leader. In the future, research should be focused on behavioral ecology for site-specific population, how snub-nosed monkeys coexist with other sympatric mammals, and cohesive forces of the multi-level society.

Key words: snub-nosed monkeys; behavioral ecology; conservation status; social behavior

金丝猴是对一类具有特殊“朝天鼻”的猴子的俗称, 又称为“仰鼻猴”或“倒鼻猴”, 在动物分类学上隶属于灵长目猴科疣猴亚科仰鼻猴属(*Rhinopithecus*)。全世界现存5种, 即川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)、滇金丝猴(*R. bieti*)、黔金丝猴(*R. brelichi*)、怒江金丝猴(*R. strykeri*)和越南金丝猴(*R. avunculus*), 主要分布在我国及周边的缅甸、越南等国家, 其中川金丝猴、滇金丝猴和黔金丝猴为我国特有珍稀濒危动物。川金丝猴分布在四川及甘肃的岷山、邛崃山系, 陕西秦岭和湖北大巴山区域。滇金丝猴分布在滇西北、藏东南横断山区澜沧江和金沙江之间的西藏芒康县及云南德钦、维西、玉龙、兰坪、云龙六县境内。黔金丝猴分布在贵州江口、印江、松桃三县交界的梵净山区域。怒江金丝猴分布在缅甸北部和高黎贡山中段中缅国境线附近, 在我国仅见于云南省怒江州泸水市境内。越南金丝猴主要分布在越南北部的河江和高平两省内的亚热带喀斯特石灰岩峰林中, 其中最北种群距离中越国境仅约10 km (向左甫, 2020)。金丝猴毛皮柔软, 保暖性好, 常用作“暖座”, 历史上被广泛使用, 因而常作为特产被各种形式的地方志书记载; 近代因其外形优美漂亮, 数量稀少, 其保护状态受到社会广泛关注, 成为野生动物保护的旗舰物种; 同时, 金丝猴常数百只成群栖居于森林中, 其庞大群体在森林中活动或迁移时所表现的“组织”和“纪律”性, 引起了动物学家、人类学家和心理学家们的兴趣, 成为他们常用的研究对象。

1 古籍里的金丝猴

据考证, 现存古籍中, 最早记载金丝猴的是春秋时代(公元前770年至前481年)成书的《诗经·小雅·角弓》, 距今约有2,700年, 其记载“毋教猱升木”的“猱”指的就是金丝猴。历史古籍中的“金丝狨” “金线猴” “狨” “狖” “猱” “蜼” “果然/猓然” “宗彝” “禺”均指仰鼻猴或金丝猴(何业恒, 1991)。特别重要的是, 古籍文献对金丝猴的特征描写非常准确, 描述其主要特征是仰鼻(倒鼻)、尾长、树栖、群居等, 明显区别于其他灵长类动物(何业恒和张伟然, 1992), 如在《山海经》和《尔雅》中出现的“猓然” “蜼”, 《楚辞》中提到的“狖”, 《雅》中出现的“金线狨” “狨”等。在各地物产志书记录中出现的金丝猴, 除前面4个特征以外, 还描述了其体被毛发颜色, 其差异可作为推测物种的依据。例如, 对陕西、甘肃、湖北西部, 四川北、西部等地金丝猴毛发的描述中出现“毛黄赤色、金黄色”, 这与川金丝猴的颜色类似。而对贵州东南、重庆区域金丝猴毛发的描述多为白肩、皂褐碧三色, 这与黔金丝猴两肩之间和后背处有白斑、以及毛发颜色金、褐、灰、白及黑色间杂类似。在云南西北部、西藏盐井等地身体被毛描述为“背黑腹白”, 则与滇金丝猴的毛发颜色类似。在广东境内, 有一种称为“金丝狨”的仰鼻猴, 其身体被毛“色纯黄”, 似与川金丝猴相似; 还有一种称之为“猱”的仰鼻猴, 其毛色“身黑面白”, 且在广东等地的存在时间很长, 从东汉到19世纪末都有记载(何业恒, 1993), 这些特征疑似与目前在越南北部分布的越南金丝猴为同一种。由此可见, 金丝猴历史分布区远超现代, 在现今四川、云南、贵州、陕西、甘肃、湖北等省之外, 江浙、闽赣、湖南、广东、广西等区域也有分布。尽管这些信息表明中国人民很早就认识并利用了金丝猴, 但其被科学界知晓以及对其自然历史的研究直到2,000多年以后才逐渐开始。

2 金丝猴的发现历史

我国分布的4种金丝猴中, 最早被科学界知晓的是川金丝猴。1869年, 法国自然博物馆动物学家Alphonse Milne-Edwards依据“鼻孔上仰”这一显著特征, 把采自四川宝兴的灵长类动物标本定名为仰鼻猴属(*Rhinopithecus*), 并给予学名*Rhinopithecus roxellana*。同时, 结合金黄色毛发赋以俗名golden snub-nosed monkey (金仰鼻猴) (Allen, 1938)。此后, 尽管在湖北、陕西和甘肃也发现有分布, 但由于最

早模式物种来自四川, 中文俗名习惯称之为“川金丝猴”。1890年, 在传教士Félix Bieti的帮助下, 法国人Jean-Andre Soulié在云南德钦县最南端的贡娘村、茨古村和阿墩子捕获了7只仰鼻猴并制成标本, 送到了法国国家自然历史博物馆, 1897年被Alphonse Milne-Edwards描述命名, 鉴于其“仰鼻”特征, 以及毛色呈黑白相间的斑块状, 被称作black-and-white snub-nosed monkey (黑白仰鼻猴, 滇金丝猴) (Allen, 1938)。黔金丝猴于1903年被科学界命名(Thomas, 1903), 除“仰鼻”特征外, 其毛色具有金色、黑褐色及灰色, 又称为gray snub-nosed monkey (灰仰鼻猴)。怒江金丝猴发现最晚, 直到2010年科学家才在缅甸北部首次发现该物种(Geissmann et al., 2011), 被命名为Myanmar snub-nosed monkey。随后, 云南省怒江州林业局组织调查队于2012年3月在高黎贡山西坡片马镇后山也发现其踪迹(Long et al., 2012), 鉴于该物种除典型的“仰鼻”特征之外, 通体呈黑色, 我国学者发表英文论文时多采用black snub-nosed monkey的名称(Long et al., 2012; Ren et al., 2017; Chen et al., 2022)。同时, 又因该物种仅在云南省怒江州泸水市境内有分布, 为提高当地政府和民众的自豪感及参与保护热情, 部分学者建议将“怒江金丝猴”作为中文名称, 也得到很多学者、主流媒体的响应(李光松等, 2014; 董贵信等, 2025; https://yndaily.yunnan.cn/content/202205/26/content_70387.html; https://peopleweekly.cn/html/2023/lvse_0616/173742.html)。

3 金丝猴的生态与保护研究

尽管川金丝猴、滇金丝猴和黔金丝猴分别早在1869年、1897年和1903年就被科学界知晓, 但直到新中国成立后, 其自然历史和生态保护研究才逐步展开, 基本上可以分为重发现、生活习性研究起步阶段, 生态研究全面提升阶段和以个体识别为前提、聚焦社会组织演化及稳定维持机制的社会行为研究阶段3个阶段。

3.1 重发现、生活习性研究起步阶段

第一阶段, 是科学家对金丝猴野外重新发现和生活习性调查的起步阶段。此阶段野外工作的基本目的是为了弄清楚它们在野外生存的自然环境, 诸如植被、气候等栖息地要素, 以及食性、活动规律等基本生活习性。

川金丝猴的研究首先由西北大学生物系动物学专业师生在陕西石泉县和宁陕县以及兰州大学在甘肃文县开展(刘诗峯, 1959; 宋志明和罗志腾, 1959)。滇金丝猴、黔金丝猴在此阶段几乎没有科学家关注, 直到1960年中国科学院昆明动物研究所彭鸿绶研究员在云南德钦县畜产公司偶然购得8张不完整的滇金丝猴皮张(彭鸿绶等, 1962), 才证实滇金丝猴在野外依然有存活种群。黔金丝猴直到1962年重新发现一个完整头骨(彭鸿绶等, 1965), 1967年捕获1只雌性标本才重新证实其野外种群的存在(杨业勤等, 2002)。由于金丝猴多生活于交通不便的高山峡谷, 加上新中国成立后百业待兴, 国家对金丝猴的研究经费投入不多, 金丝猴生态保护研究进展较为缓慢。

3.2 金丝猴生态研究全面提升阶段

改革开放后, 随着经济发展、政府投入的科研经费逐渐增加, 金丝猴研究逐步进入到第二阶段。这一阶段主要集中于种群分布及数量、食性、栖息地选择、社会结构等基础性研究, 提升了人们对金丝猴自然历史的理解。同时, 也开展了很多针对人类干扰(如旅游干扰、基础设施影响)、社区共管、生态廊道建设等新型保护实践效果评估的保护生物学, 以及金丝猴栖息地对气候变化的脆弱性及适应性响应研究。限于篇幅, 本文对这些研究涉及较少。

3.2.1 川金丝猴

第二阶段首先是南充师范学院(现为西华师范大学)胡锦矗教授等在四川白河国家级自然保护区开展的川金丝猴生态研究(胡锦矗等, 1980), 主要涉及栖息地类型、运动及游荡、叫声、季节性活动、食性、夜宿地、社群结构、天敌以及繁殖季节等; 随后是陕西省动物研究所史东仇研究员等在秦岭开展的川金丝猴研究(史东仇等, 1982), 主要涉及季节性食性、活动节律以及天敌等, 以及西北大学陈服官教授开展的野外和笼养种群研究(陈服官等, 1983), 明确了川金丝猴是以“家庭”为中心的社会结构, 家庭通常由1只成年雄猴、3–5只成年雌猴及3岁以下的幼猴和未断奶婴猴构成, 繁殖具有季节性, 其野外出生季节集中于3–4月。后来, 陈服官教授还汇集此前国内学者30多年关于金丝猴的研究成果,

编撰了《金丝猴研究进展》一书(陈服官, 1989), 对指导国内金丝猴研究极具参考意义。

1989年, 西北大学李保国教授团队开始在陕西周至国家级自然保护区对玉皇庙西梁群跟踪观察(Zhao & Li, 2009), 涉及活动范围、食物种类、栖息地特征、家域变化和空间分布模式等方面的研究, 揭示了季节性家域变化以及猴群对砍伐导致的破碎化栖息地的适应(Li et al., 1999, 2001; Guo et al., 2004, 2007)。1991年, 北京大学心理学系任仁眉、严康慧和苏彦捷教授等组成的灵长类动物研究小组, 通过对神农架川金丝猴家域、游走行为及社会结构的研究(Ren et al., 1998; Su et al., 1998), 也得出了川金丝猴社会是由两种基本社会单元组成的三层次结构的结果(北京大学心理学系灵长类动物研究小组和湖北省神农架国家级自然保护区科考站, 2000)。20世纪90年代末, 中国科学院动物研究所李义明研究员团队基于中国科学院神农架生物多样性定位研究站开始了川金丝猴的生态学研究, 主要涉及食性、家域、栖息地选择等(Li, 2001, 2006); 他们对种群动态连续监测, 观察到50年一遇冰冻灾害对种群动态的影响, 造成个体数量减少27.2%, 其中成年雄猴(15.7%)死亡率远低于成年雌性(30.1%)、青年猴(38.1%)以及婴猴(55.4%)等其他年龄-性别个体(Li et al., 2009)。这一时期, 还有美国圣地亚哥动物园在我国四川白河国家级自然保护区主导的川金丝猴社会结构研究(Kirkpatrick et al., 1999)。进入21世纪后, 中国科学院动物研究所和西北大学的研究团队分别在陕西青木川国家级自然保护区(Li et al., 2010)和四川老河沟自然保护区(Fang et al., 2018b)对川金丝猴野生种群进行了生态学研究, 这些研究极大地丰富了对川金丝猴自然历史的了解。

3.2.2 滇金丝猴

滇金丝猴第二阶段生态学研究始于1979年, 中国科学院昆明动物研究所马世来研究员等在云南德钦县甲午雪山发现猴群并获得3号完整标本, 标志着该物种野外种群的重新发现, 而且他们还发现其主要取食悬挂于树上的松萝以及冷杉和丽江云杉(*Pieca likiangensis*)的嫩叶或芽苞, 兼食苔藓, 同时他们对滇金丝猴的社群结构、空间利用及家域做了初步观察及讨论(李致祥等, 1981; 马世来等, 1989)。随后, 中国科学院昆明动物研究所其他学者对滇金丝猴的食性、日活动特征、季节性迁移、分布区、种群结构及生境选择也进行了研究。但这些工作由于取样方法不规范, 观察时间短, 导致结论的可靠性较差, 例如对滇金丝猴食性认知相互矛盾, 有的学者报道其主要取食冷杉属(*Abies*)的嫩芽嫩叶(李致祥等, 1981), 有的学者认为主食草本等被子植物和地衣(吴宝琦和和顺进, 1989), 有的研究认为其主要取食植物的嫩叶、花、果实和种子, 尤喜味道酸甜的果实以及冷杉、云杉的嫩叶和种子, 冬季主要食用树干上的松萝(白寿昌等, 1987)等。此期间, 有两个重要的阶段性工作发表在国际杂志, 为科学界了解滇金丝猴提供了关键信息。一是通过粪便分布密度对白马雪山猴群活动海拔高度的研究, 发现即使在严寒的冬季, 滇金丝猴依然偏向利用3,400–4,100 m的林带上缘或开阔地(Zhao et al., 1988), 为滇金丝猴是分布海拔最高的非人灵长类结论提供了科学依据。二是对滇金丝猴全域种群生存状况作了普查, 初步确定滇金丝猴分布在云南德钦、兰坪、维西、玉龙、云龙和西藏芒康6县境内, 共有19群, 数量少于2,000只, 最北种群为西藏芒康小昌都群, 最南种群为云南云龙龙马山群(Long et al., 1994), 该研究首次弄清楚滇金丝猴在野外的分布状态, 为制定滇金丝猴保护政策提供了科学依据。

1993年, 美国加州大学与中国科学院昆明动物研究所、云南白马雪山国家级自然保护区合作, 对滇金丝猴德钦吾牙普牙群进行了为期13个月的跨越年周期的野外研究(Kirkpatrick, 1996), 发现该种群85%以上的食物为暗针叶林冷杉树上生长的松萝, 年家域超过25 km^2, 多年家域可能超过100 km^2, 同时, 该研究揭示了滇金丝猴社会也是由一雄多雌群和全雄群组成, 还发现野外出生间隔周期为2年, 严格季节性出生, 并根据亚成年与成年雌猴之间的比例推测婴猴一年内的死亡率超过50% (Kirkpatrick et al., 1998), 该研究首次获得基于完整年周期的系统定量数据, 揭示了该物种在特定生境下的生态习性。

随后, 中国科学院昆明动物研究所保护生物学中心赵其昆研究员团队开展了滇金丝猴全域典型种群年周期的野外研究, 旨在系统比较不同地理种群的生态适应策略, 这些工作面临巨大挑战, 比如

横断山脉的陡坡和峡谷, 以及在暗针叶林中动物的跟踪、观察条件受限, 特别是长期的猎杀导致猴群警觉性极高、难以接近观察, 增加了研究难度。由于赵其昆研究员团队采用了科学的取样及分析方法, 不仅为灵长类学提供了基础数据, 使得对滇金丝猴的认识进入了新阶段, 还对阐明滇金丝猴在人类活动干扰破碎化栖息地的适应机制具有重要意义, 为滇金丝猴保护提供科学指导(向左甫, 2020)。这些同步开展的定点研究主要包括: 玉龙金丝厂群的生境、食性和家域(杨士剑, 2000), 兰坪富合山群的游走行为(刘泽华, 2003), 维西塔城响古箐群的社会结构、食性和活动时间分配研究(丁伟, 2003), 德钦吾牙普牙群的生境垂直利用、过夜地选择(崔亮伟, 2003), 云龙龙马山群的食性及生境利用(霍晟, 2005), 芒康小昌都群的食性、时间分配、游走行为、出生季节等(向左甫, 2005), 同时, 还完成了对滇金丝猴生境退化的定量分析(Xiao et al., 2003; Xiang et al., 2007a)。这些工作中, 西藏工作不仅弄清楚了芒康滇金丝猴种群数量、分布、保护状态及威胁因素(Xiang et al., 2007a), 发现了滇金丝猴最北分布记录——扒娜群, 并发现人类适度干扰后的次生暗针叶林能提供较多的树叶作为食物, 夏季猴群偏好在村庄周边的森林活动(Xiang et al., 2011), 还首次报道了滇金丝猴雄婴照料(Xiang et al., 2009b)、雄猴杀婴行为(Xiang & Grueter, 2007), 揭示了季节性出生对环境适应的重要意义(Xiang & Sayers, 2009)。

此后, 通过佩戴GPS项圈, 中国科学院动物研究所与美国大自然保护协会在云南省丽江老君山片区对滇金丝猴金丝厂群的游走行为进行了详细研究(Ren et al., 2009); 几乎同期, 瑞士苏黎士大学与中国科学院动物研究所合作对塔城格华箐群进行了较为详细的研究(Grueter, 2009); 随后, 中国科学院动物研究所李明研究员团队与云南白马雪山国家级自然保护区合作对塔城响古箐群投食习惯化并开展长期研究(李腾飞, 2013; 朱平芬, 2017); 美国威斯康星大学与大理大学合作开展了滇金丝猴营养生态学研究, 认为大量取食松萝的滇金丝猴, 特别是生长期、怀孕期或哺乳期的个体, 它们的氮平衡可能面临或者接近失衡状态(Bissell, 2014); 大理大学肖文教授团队对兰坪拉沙山群开展长期生态学研究(王浩瀚, 2020; 李延鹏, 2025), 这些研究促进了对滇金丝猴生态与行为的了解, 提升了人们对该物种的认识。

3.2.3 黔金丝猴

20世纪80年代, 有文献零星报道了一些黔金丝猴的生态学资料, 估计其数量为500只左右, 但这些调查都只涉及了部分黔金丝猴的分布区(马世来和王应祥, 1988)。1988–1993年, 贵州梵净山国家级自然保护区管理局组织了同步调查, 五年野外调查证实黔金丝猴共有800只左右, 且发现黔金丝猴是季节性繁殖, 社会基本单元是由一雄多雌构成的小家族, 具有季节性分合群现象(杨业勤等, 2002)。后来的研究表明黔金丝猴是典型树栖动物, 主要以树叶、花、果、嫩枝、树皮等为食, 并且多数是由小家族聚合形成大群(全国强和谢家骅, 2002)。20世纪90年代中期贵州师范大学与美国纽约动物学会首次对黔金丝猴进行了野外生态学研究, 指出黔金丝猴具有分、聚群情况, 认为黔金丝猴为严格的一雄多雌式母系群体, 有全雄群(Bleisch & Xie, 1998)。20世纪初, 中南林业科技大学研究团队的调查显示黔金丝猴数量依然保持稳定, 共计4群约750只, 分布在海拔800–2,200 m的常绿阔叶林和常绿落叶阔叶混交林中, 猴群经常性穿越黑湾河-金顶游道, 在回香坪、斗篷山、甚至岩高坪猴群之间存在着生境走廊(Xiang et al., 2009a), 发现岩高坪猴群会分成小群活动(聂帅国等, 2009); 野外研究还发现黔金丝猴取食至少包括25科49属70种植物的不同部位和少量无脊椎动物, 以叶、芽、花及果实为主, 食性有明显的季节性, 取食植物种类和部位有季节性转变, 与滇金丝猴和川金丝猴两种金丝猴均采食大量地衣类(如松萝)相反, 黔金丝猴并不采集这类食物(Xiang et al., 2012); 为了弥补其他食物质量不足, 黔金丝猴还具有搜寻隐蔽食物的行为, 取食植物的果实(种子)、竹笋、无脊椎动物等, 约占食物记录的5.62% (Xiang et al., 2013a)。

3.2.4 怒江金丝猴

与川、滇、黔金丝猴相比, 怒江金丝猴的生态研究几乎没有迟滞。在野生动植物保护国际(Fauna & Flora International)组织宣布在缅甸发现该物种后(Geissmann et al., 2011), 怒江州林业局便在高黎贡山西坡发现了片马群(Long et al., 2012), 随后中南林业科技大学相关团队开始了针对该群的生态与

保护研究(Chen et al., 2015), 发现多年家域面积为51.5–57.0 km^2, 游走海拔范围为2,143–3,372 m, 并证实该猴群经常跨越国境进入缅甸境内活动, 在境外活动时面临偷猎威胁(Chen et al., 2022)。十多年的野外观察研究还对该群的食性、觅食策略和行为节律等生态学规律进行了初步探究(陈奕欣, 2024)。同期, 大理大学研究团队对潜在分布区进行了调查, 先后发现了洛马和堵堵洛群(Ma et al., 2014; Yang et al., 2018; 房以好等, 2025), 这些研究发现怒江金丝猴分布新记录——高黎贡山东坡种群, 为保护该物种提供了支撑。

3.3 金丝猴种群及保护现状

金丝猴毛皮柔软, 保暖性好而常被用作“暖座”, 在公元前3世纪, 就有用金丝猴皮毛做衣服和褥垫的习惯(何业恒, 1993)。北宋时期规定只有三品以上的官员才能使用“狨座”; 明代规定, 只有宗室及一品以上将军才能享用狨垫; 在清朝, 只有满族高位官吏才能享用狨皮衣物(全国强和谢家骅, 2002)。由于社会需求旺盛和资源稀缺, 历年来, 金丝猴不断地遭到捕杀, 直到新中国成立, 金丝猴被列入国家一级重点保护野生动物后, 猎杀现象才得到显著遏制。明清时期由于人口增加、农业发展, 特别是红薯、玉米等旱地作物向高山区域扩张, 导致金丝猴栖息地不断消失, 逐渐退缩到高山深谷区域, 数量严重下降, 部分地区的金丝猴种群甚至灭绝(何业恒, 1993)。新中国成立后, 特别是改革开放以后, 随着社会发展, 国家建立了多个保护区, 在政府管理层面为实施包括金丝猴在内的野生动物保护的具体措施奠定了基础(Zhao et al., 2018; Huang et al., 2021)。

川金丝猴分布在四川及甘肃岷山、邛崃山系, 陕西秦岭和湖北大巴山区域海拔1,000–4,100 m范围的温带高山、亚高山森林, 野外有188–220群, 数量估计约22,710–26,130只, 栖息地主要植被类型为暗针叶林、常绿阔叶林和落叶阔叶林, 适宜栖息地面积约为22,906 km^2, 超过95%的种群栖息于47个自然保护区(其中28个保护区为国家级自然保护区), 总面积约为20,745 km^2 (Yu et al., 2022)。总体来说, 除神农架外, 川金丝猴与大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)分布区基本重叠, 保护状况良好。仅在四川的芦山、荥经、泸定三县及陕西周至、宁陕县境内林业局辖林场区约有10–13群1,000只左右的栖息地位于自然保护区外(全国第二次陆生野生动物资源调查金丝猴专项调查, 未发表数据)。

滇金丝猴分布在滇西北、藏东南横断山区澜沧江和金沙江区域海拔2,500–4,600 m范围内的暗针叶林、常绿阔叶林和落叶阔叶林, 约24群超过4,400只, 其中云南共计21群超过3,900只(Wang et al., 2019; Xia et al., 2020b; 肖文, 个人通讯), 西藏共计3群约500只(作者团队, 未发表数据), 栖息地面积为7,307.1 km^2, 适宜栖息地面积为2,812.6 km^2 (Su et al., 2022)。滇金丝猴仅滇藏交界云南境内的巴美群不在保护区内, 其余均在保护区内并得到较好保护, 滇金丝猴受威胁因素主要是保护区周边居民在森林中放牧、获取非木材林产品时对猴群活动的干扰等(Xiang et al., 2007b; Wang et al., 2019; Zhao et al., 2019a; Xia et al., 2020b)。

黔金丝猴仅分布在贵州梵净山海拔900–2,200 m范围的亚热带森林, 栖息地主要植被类型为常绿阔叶林和常绿落叶阔叶混交林等(Xiang et al., 2010b), 数量约为700–800只(Xiang et al., 2009a; 郭艳清等, 2017)。一直以来黔金丝猴分布区域、种群数量基本稳定, 可能已达到其环境容纳量, 目前贵州梵净山国家级自然保护区已成为被公路、农田、村庄环绕的孤岛, 无法为增加的黔金丝猴种群提供适宜栖息地。

怒江金丝猴主要分布区域为缅甸克钦邦东北部, 以及与之相邻的我国云南省怒江州泸水市的片马镇、鲁掌镇、大兴地镇和称杆乡范围内, 植被类型为常绿阔叶林、针叶林和山顶苔藓矮林(Chen et al., 2015), 已确认片马、洛马和堵堵洛3个猴群, 估计数量为330–390只(Yang et al., 2018; Chen et al., 2022; 房以好等, 2025)。其中堵堵洛群活动范围不在保护区内, 数量约为60–91只。据估计怒江金丝猴在中缅两国环境容纳量约为1,300只(Ren et al., 2017), 中国境内可能有10个潜在种群分布(Ma et al., 2014), 未来需要开展深入调查, 确定物种分布状况。研究还发现, 当片马群游走至缅甸境内时会遭受缅甸猎人严重盗猎威胁, 在过去5年内可能已有19–20只个体遭缅甸猎人猎捕, 同时还面临开矿、跨境森林火灾等因素的威胁。为保护这一跨境种群, 呼吁中缅两国政府尽快建立跨境保护合作机制

(Chen et al., 2022)。

总的来说, 我国境内由于保护区建立和天然林保护工程实施, 金丝猴种群数量以及保护面积都在稳步增长(Yu et al., 2022)。虽有少量群体扩散至保护区外, 但绝大多数种群均在保护区内, 得到了较为严格的保护, 公开报道的偷猎现象明显减少。目前中国金丝猴面临的共性威胁主要是基础设施建设、开矿、牧场扩张等造成的生境退化和破碎化, 以及放牧、采药、旅游开发等一些非生境破坏性的经济活动(Zhao et al., 2019a)。

3.4 金丝猴的社会组织结构

第二阶段基于跨年周期的野外观察, 在金丝猴行为生态学的研究上取得广泛进展(详见向左甫, 2020; 李保国等, 2024), 同时其复杂的社会组织结构已基本明确。在这一阶段, 研究揭示了自然环境条件下金丝猴种群是一个由两种基本单元组成三个层次的社会结构, 两种基本单元包括由一个成年雄性和多个成年雌性及其子女组成的一雄多雌社会单元(one-male unit, OMU), 及由若干不同年龄段的雄性组成的全雄单元(all-male unit, AMU), 以这种基本单元构成基层组织, 形成金丝猴社会第一层次; 第二层次即是由几个OMU和几个AMU组成的分队, 为中层组织; 最后再由几个分队组成一个大群, 为第三层次(陈服官, 1989; Bleisch & Xie, 1998; Kirkpatrick et al., 1998; 北京大学心理学系灵长类动物研究小组和湖北省神农架国家级自然保护区科考站, 2000)。这种社会单元-分队-大群的社会组成形式, 称为重层社会, 是非人灵长类物种中最为复杂的社会组织类型之一, 存在于狮尾狒狒(*Theropithecus gelada*)、几内亚狒狒(*Papio papio*)、埃及狒狒(*P. hamadryas*)和金丝猴等少数灵长类物种中(Grueter & Zinner, 2004)。由于金丝猴自然栖息地地形险陡, 长期猎杀导致猴群不易接近, 个体识别不易等原因限制, 更深入的社会行为机制研究仍受限制, 关于社会组织、结构和行为的研究难以取得突破性进展。

4 金丝猴社会行为研究

进入21世纪, 西北大学团队首先于2001年冬季通过食物投喂对猴群进行“习惯化”, 成功使川金丝猴习惯人类近距离观察。随后, 神农架国家级自然保护区于2006年1月对川金丝猴大龙潭群习惯化成功, 2008年中国科学院动物研究所和白马雪山国家级自然保护区对滇金丝猴响古箐群习惯化成功。习惯化猴群成功突破了限制金丝猴社会行为研究的技术瓶颈, 解决了金丝猴社会行为研究的个体识别难题, 使得对社会组织、结构和行为方面开展深入研究成为可能。在此基础上, 尽管有关金丝猴特定种群野外生态与保护研究还在继续, 但金丝猴研究逐渐进入了第三阶段, 即以个体识别为前提、聚焦社会组织演化及稳定维持机制的新阶段。

4.1 OMU形成及稳定维持机制

在狮尾狒狒的社会中, 雌性个体性成熟后均留在出生OMU, OMU中的成年雌性彼此都具有血缘关系(Mori, 1979), 是典型的母系社会, 成年雌性间理毛等友好行为是维持个体间亲密关系的纽带, 并决定个体间的等级顺位(Mori, 1979; Dunbar, 1988)。与之相反, 埃及狒狒社会体系中, OMU内雌性在OMU间迁移频繁, 因此OMU内雌性间没有亲缘关系(Kummer, 1968), 雌性间不存在等级顺位, 每个雌性都与主雄保持着亲密联系(Swedell, 2002)。个体识别后, 研究发现金丝猴社会处于上述两类社会体系之间, 接近60%的成年和未成年雌性个体在研究群OMU之间迁移, 新OMU形成有雄性取代和吸引两种主要方式(Qi et al., 2009), 个体之间的理毛经常发生, 但既不像狮尾狒狒OMU内仅雌性个体间建立较强关系, 也不像埃及狒狒一样仅与主雄建立较强关系(Wang et al., 2013)。同时, 研究表明多数川金丝猴雌性能自主选择配偶(Xiang et al., 2022), 雌性可选择在其出生OMU内与其母亲待在一起, 也能在繁殖前、繁殖后迁移, 同时, 雌性也常与其他OMU (或AMU)雄猴交配, 即发生所谓OMU单元间交配(或单元外交配, 即OMU与AMU间交配)行为(Guo et al., 2010; Yang et al., 2014; Qi et al., 2020), 还发现成年雌猴独自或者结伴迁移至其他OMU的现象(Fang et al., 2018a; Xiang et al., 2022)。对滇金丝猴塔城响古箐群的长期观察发现, 雌性经常结伴迁出, 但仍然保持一种母系社会(Xia et al., 2020a)。

理毛在OMU内或AMU内个体间广泛存在, 且理毛部位符合卫生功能假说(李保国等, 2002)。除了卫生功能外, 理毛行为还具有其他的社会功能, 如, 为了获得交配机会或者接近婴猴, 理毛时长及频次

变化符合市场理论预期(Wei et al., 2012; Yu et al., 2013)。OMU之间存在等级序位(Zhang et al., 2008), 序位高的OMU在获得高质量食物时具有优先权, 有更多的时间投入到理毛社会活动, 进一步增加了OMU的凝聚力(Guo et al., 2020; He et al., 2025)。

OMU单元内出生的雄性在性成熟前会离开出生社会单元加入到全雄群, 迁出原因有主动迁出, 或被OMU主雄驱赶, 迁出后不会返回其出生OMU, AMU中的雄性还能迁出到其他大群中去, 这种迁移机制能避免近亲繁殖带来的遗传衰退(Yao et al., 2011; Huang et al., 2017; Fang et al., 2018a)。

OMU之间形成等级, 这种等级通常与分队中OMU主雄间的等级有关, 通常高等级OMU主雄拥有取食优先权(Guo et al., 2020), 但雌性的取食优先权不明显(He et al., 2025), OMU主雄间等级通常通过彼此之间仪式化的冲突/攻击形成, 例如张嘴露牙、撕扯、追逐等(图1 A, B), OMU群内成员是否参与OMU主雄间仪式化冲突/攻击(图1B)也能影响主雄之间的等级, 是影响OMU等级形成的因素之一。

因此, 在金丝猴社会中, 重层社会OMU形成及维持稳定的机制有很多, 目前研究揭示主要有以下几种机制: (1)雌性迁移与交配多样性增强了遗传适应性; (2)理毛行为促进社会联结与等级稳定; (3) OMU间雄性合作防止单元外父权出现; (4)雄性在性成熟前离开出生单元加入AMU以避免近亲繁殖; (5) OMU之间形成等级。

4.2 非母照料行为

无论是自然种群还是习惯化种群, 除母亲以外, 几乎OMU内所有雌猴、青少年猴和成年雄猴都不同程度参与照料婴猴(Xi et al., 2008; Xiang et al., 2010a; Li et al., 2013; 刘若爽等, 2016), 特别是那些未曾生育的雌性个体, 参与照料婴猴的意愿更为强烈。非母亲照料与婴猴月龄相关, 年龄越小得到的照料越多(刘峻杉等, 2021), 并且当婴猴被其他成员照料时, 母亲取食和理毛时长明显增加(Xi et al., 2008)。小昌都滇金丝猴非母照料强度似乎与低温、食物质量低等能量胁迫有关(Xiang & Sayers, 2009; Xiang et al., 2010a)。在滇金丝猴(Ren et al., 2012)和川金丝猴(胡晴朗等, 2022)中还出现了异亲哺乳行为, 滇金丝猴哺乳期中雌猴偶发性的异亲哺乳行为符合母亲错误照料假说(Ren et al., 2012), 但研究表明神农架川金丝猴规律性异亲哺乳行为符合亲缘选择和互利合作假说, 并且为婴猴出生后快速发育提供了能量支持, 不仅使婴猴提前进食, 使之在严冬来临之前达到良好的发育状态, 顺利度过极端低温和食物短缺的冬季, 还提高了未断奶婴猴在冬季的存活率(Xiang et al., 2019), 这对于应对金丝猴未断奶婴猴在冬季的高死亡率(Kirkpatrick et al., 1998; Li et al., 2009), 适应温带高山极端环境具有重要意义。

4.3 雄-雄关系

金丝猴群社会中OMU之间的等级, 通常通过其主雄之间冲突/攻击事件的获胜或失败来判断(Zhang et al., 2008)。OMU主雄间的冲突/攻击往往是仪式化的(图1A, B), 并不会带来身体上的伤害, 但雄性为获得配偶而出现的竞争往往伴随激烈的打斗, 造成严重身体伤害(图1C–F), 例如, 主雄替代发生时成年雄性之间打斗, 常常可能导致较为严重的身体损伤(Yao et al., 2016; Huang et al., 2017; Zaman et al., 2025)。同时, 为防止全雄群成年雄猴与群内雌猴隐秘交配, 群内OMU主雄之间会进行合作, 联合起来防范群内雌性与全雄群雄性交配(Xiang et al., 2014), 这些行为包括协同驱赶、联合警戒、巡视防范全雄群的雄性试图与成年雌猴交配。尽管有单元外的交配行为发生, 有些研究发现单元外父权中没有AMU的父权(Guo et al., 2010; Yao et al., 2016; Huang et al., 2017; Xiang et al., 2022), 但也有研究结果显示有来自全雄单元的父权(Wu et al., 2025)。

4.4 雄性杀婴及雌性防范策略

性选择杀婴假说认为, 在一雄多雌社会系统内, 雄性替代成功后, 新任雄性会杀死与其无亲缘关系、未断奶的婴猴, 随后与被害婴猴母亲交配并繁殖后代, 通过缩短母亲生育间隔来快速提高自身适合度(Hrdy, 1979)。由于哺乳活动抑制排卵生理周期, 延缓雌性进入繁殖周期, 因此也抑制了许多哺乳动物的性接受能力(Bronson, 1989), 未断奶婴猴死亡能促进母亲进入发情期, 雄猴随后与之交配能加速获得繁殖利益。一般来说, 性选择杀婴假说不适用于季节性繁殖动物, 因为雌性不会因失去婴猴而更快地恢复生育, 因此杀婴行为不能给杀婴雄猴带来

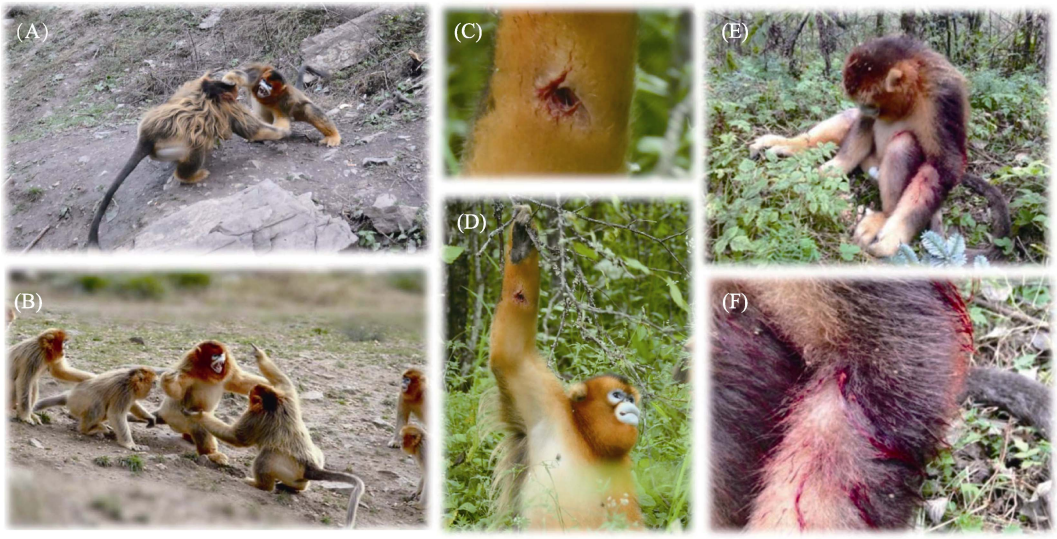


图1　金丝猴成年雄性之间的冲突。(A–B)社会单元主雄之间的仪式化冲突; (C–F)全雄群成年雄猴取代会导致单元主雄间的肢体冲突和身体伤害。图片来源: (A)刘佳茗; (B–F)向左甫。
Fig. 1　Conflicts among adult male snub-nosed monkeys. (A–B) Ritualization conflicts among resident males; (C–F) Conflicts of male replacement between resident male in one-male unit and the male in all-male unit. Photo contribution: (A) Jiaming Liu; (B–F) Zuofu Xiang.

繁殖利益(Wright, 1995)。尽管在自然环境和笼养环境中, 金丝猴属于严格季节性繁殖(Zhang et al., 2000; Cui et al., 2006; Huang et al., 2012; 陆展滔等, 2024), 但在自然种群、习惯化种群以及笼养种群中都观察到了杀婴现象(滇金丝猴: Xiang & Grueter, 2007; Ren et al., 2011; 川金丝猴: Zhang et al., 1999; Yao et al., 2016; Li et al., 2024), 同时, 神农架和秦岭研究均发现被害婴猴母亲随后生产婴猴的生物学父亲为实施杀婴的雄猴, 这表明季节性繁殖的川金丝猴杀婴也给新主雄带来了繁殖利益, 这些发现拓展了雄性性选择假说的适用范围(Yao et al., 2016; Li et al., 2024)。对神农架川金丝猴习惯化猴群的观察表明, 雌猴防范雄猴杀婴的策略主要包括: 与前主雄一起, 以获得其保护; 与全雄群或者其他OMU主雄混交, 混淆父权; 与其他雌猴联合防御、或者带着婴猴迁移到其他OMU (Xiang et al., 2022); 混交或与其他雌猴一起迁移的策略在秦岭川金丝猴的研究中亦有观察(Fang et al., 2018a; Qi et al., 2020)。

4.5　金丝猴重层社会的适应优势及维持机制

重层社会是非人灵长类动物中最复杂的社会组织类型之一, 类似人类早期社会, 多个家庭形成社区, 社区再聚集形成村落。揭示重层社会形成原因及机制能为揭示早期人类社会的形成和演化提供新的线索, 一直是近年来的研究热点(Grueter et al., 2012)。一般来说, 有两种方式形成重层社会(Grueter & Zinner, 2004), 一种其祖先物种是多雄多雌社会系统, 通过分裂形成多个基本繁殖单元(OMU), 埃及狒狒和狮尾狒狒重层社会是分裂方式形成的典型代表(Swedell & Plummer, 2012); 然而何种压力导致狒狒祖先从多雄多雌分队分裂成多个OMUs? 目前的证据还不能完全支持这些学术假说。另一种认为, 重层社会的祖先物种是单个OMU社会系统, 通过多个OMU群体聚集形成重层社会; 金丝猴通常被认为是聚集形成重层社会的代表(Grueter et al., 2012), 通过对川金丝猴佩戴卫星定位项圈跟踪, 结合多年行为观察研究, 结果支持金丝猴重层社会的聚合形成模式(Qi et al., 2014)。最近, 来自基因组学的研究认为, 金丝猴栖息环境中的寒冷低温促进了某些神经激素调节基因的选择, 延长了亲本抚育的时长, 并强化了成年个体间的联系, 提高了雄性的容忍度, 进而逐步聚合为重层社会(Qi et al., 2023)。然而何种压力导致金丝猴祖先OMU聚集形成分队乃至更大分队? 神农架川金丝猴的长期观察数据或许能够提供一些线索(Xiang et al., 2022)。

栖息环境中的食物分布格局、天敌捕食风险以及种内性别冲突对非人灵长类社会组成形式起决定性作用(Grueter & van Schaik, 2010)。首先, 重层社会聚合形成假说假定, 某些食物季节性高度斑块化分布格局常导致多个OMU聚集到某一区域取食这些食物, 或者多个OMU集体活动可以避免单个OMU进入到其他OMU已经取食过的食物斑块, 从而提高群体的取食效率(Grueter & van Schaik, 2010), 然而, 金丝猴的食物主要是树叶、树皮、树芽、地衣等, 在栖息环境中较常见且分布较均匀, 斑块化分布的种子/果实在金丝猴食物组成中占比极少, 食物竞争并不明显(Li, 2006; Xiang et al., 2007b; Li et al., 2010; Liu et al., 2016; He et al., 2025)。其次, 多个OMU聚集到一起, 形成比较大的群体可以降低被捕食风险, 对于半树栖金丝猴来说, 捕食者主要是豹类(Yang et al., 2023)和猛禽(Cui, 2003), 尽管聚集成为大群可以稀释被捕食风险, 但也增加了被天敌发现的风险, 目前的研究没有证据支持这些推测。

在有性繁殖的物种中, 雌性和雄性的繁殖策略往往不同, 每个性别个体都会选择以牺牲其配偶为代价来最大化其适应度, 造成两性之间的冲突(Parker, 2006)。非人灵长类动物有多种形式的性别冲突, 其中最普遍的形式就是雄性杀婴(Palombit, 2012)。在一些雄性等级频繁发生变化或单元主雄被替换的物种中, 高达50%的未断奶婴猴可能会被雄性杀死(Yin et al., 2013; Ma et al., 2019)。雌性可能会通过多种防范策略来防止雄猴杀婴: 例如, 与多个雄性交配会导致新主雄认为未断奶婴猴是自己的后代, 因而放弃杀婴, 这样降低了杀婴风险(Wolff & MacDonald, 2004); 在雄性替代或优势雄性等级变化后, 未断奶婴猴及母亲在空间上与潜在杀婴雄性分开, 例如与被废黜雄性一起迁移, 离开并加入其他OMU来保护未断奶婴猴(Palombit, 2012; Roberts et al., 2012; Lowe et al., 2019), 母亲与其他雌性联合抵御雄性杀婴。但是, 由于社会系统或组织差异, 在特定社会系统中某些防范杀婴策略难以成功。例如, 在单配制和一雄多雌社会系统中, 群内仅1只成年雄猴, 没有其他成年雄性可选, 混交策略无法实现; 在某些单配制, 一雄多雌、多雄多雌社会系统中, 由于食物竞争强烈, 各群体都严格保卫其领地, 携带未断奶婴猴的雌性很难成功迁入新群体/新领地; 同样, 由于被废黜雄性失去领地后很难再获得新领地, 雌猴及其未断奶婴猴也不可能与被废黜雄猴一起活动。

然而, 在金丝猴重层社会体系内, 雌性防范雄性杀婴的策略可以丰富多样, 除了单配制、一雄多雌、多雄多雌社会系统中雌性能采取的措施外, 母亲及未断奶婴猴甚至还可以与其他雌猴结伴迁移到其他OMU (Xiang et al., 2022), 结伴迁移既能保证雌性建立的合作伙伴关系不会丢失, 还在维持理毛网络、保证非母照料中都具有重要作用。比较不同社会系统中涉及到雄性替代、雄性序位变化的未断奶婴猴存活率差异, 发现重层社会体系中未断奶婴猴存活率远高于单配制、一雄多雌、多雄多雌社会系统中未断奶婴猴(Xiang et al., 2023), 这表明重层社会系统能有效防范杀婴事件发生。此外, 在金丝猴社会系统中, 雌性可以在OMU之间自由迁移, 也表明她们能够自主选择配偶, 能提高其后代遗传多样性, 还能提高其间接适合度, 这是重层社会体系给雌性带来的繁殖收益。

对于雄性来说, OMU主雄可联合起来形成雄性联盟, 共同防御AMU雄猴与群内雌猴交配的企图(Xiang et al., 2022), 尽管神农架和秦岭川金丝猴行为观察都曾经发现雌猴与AMU雄猴交配, 但部分研究中几乎没有发现来自于AMU雄猴的父权(Guo et al., 2010; Yao et al., 2016; Xiang et al., 2022)。因此, 重层社会意味着群内OMU主雄可以通过联盟合作垄断群内雌猴的交配权, 雄猴也因此获得相对较高的繁殖收益。

在自然条件下金丝猴繁殖间隔为2年, 婴猴出生后首年冬季死亡率超过50% (Kirkpatrick et al., 1998; Li et al., 2009; Xiang et al., 2017), 单元主雄任期为3–5年(Yao et al., 2011; Xiang et al., 2022; Wu et al., 2025), 这暗示每隔2–3年, 新出生的婴猴将面临着雄猴替代后被杀婴的高风险, 对自然死亡率已较高的物种来说, 杀婴风险对种群存活极为不利。重层社会中雌性复杂灵活的防范杀婴策略可有效避免杀婴, 提高婴猴存活率, 这对于栖息于极端环境中金丝猴种群的稳定具有重要意义, 或许是亚洲疣猴重层社会组织演化的驱动力(Xiang et al., 2023)。

5 展望

过去几十年, 由于中央和地方政府的支持, 中国金丝猴行为、生态及保护研究飞速发展, 中国学者也逐渐成为该领域的国际领导者(Garber, 2018)。与数十年前比较, 我们对中国金丝猴的食性、栖息地需求等基础生态学问题已有较深入认识, 这为栖息地保护与管理提供了重要科学依据。然而, 在种群动态、扩散与连通性、疾病生态学及社会信息传递等方面, 仍存在明显知识缺口, 未来仍需要加强研究。

首先, 应继续加强金丝猴特定种群的行为生态及保护生物学研究。进化生物学家和生态学家强调, 濒危物种的保护并不能仅仅基于物种为中心的栖息地(景观)保护, 更长远的保护计划应该基于生态和进化过程理解(Tobias et al., 2025), 以提出具有针对性的保护管理建议。金丝猴广泛分布于西藏、云南、四川、甘肃、陕西、湖北及贵州多地, 每一群金丝猴栖息地结构可能存在差异, 面临人类经济活动的种类和强度都可能不一样(Zhao et al., 2019b), 针对不同种群的特定地点(site-specific)的食性、游走、生境利用等行为反应开展研究, 揭示它们在特定地点的适应特点, 对改善保护与管理措施非常重要。例如, 在西藏芒康滇金丝猴国家级自然保护区, 滇金丝猴小昌都群自1987年首次计数大于200只以来(龙勇诚等, 1996), 近40年数量变化不大, 目前数量保持在250只左右, 研究发现选择性砍伐冷杉和高山栎(*Quercus aquifolioides*) (用于建房和薪柴)后的次生针叶林, 由于阳光易于穿透林冠, 林下灌丛较多, 能提供较多的树叶作为食物(Xiang et al., 2011), 加上滇金丝猴具有弹性的游走行为, 如季节性迁移(Xiang et al., 2013b), 数量有所增长, 暗示猴群适应适度干扰的能力较强; 因此在管理上, 为缓解藏区社区发展与滇金丝猴保护的矛盾, 在严格控制砍伐的情况下, 可以适度允许急需建材的藏民间伐树木用于修建房屋。对于黔金丝猴来说, 在冬季凌冻时期, 低海拔村庄周边落叶林中的树芽可能是动物生存的必需食物和栖息地, 适当减少对这些森林干扰或许是栖息地管理的策略之一(Xiang et al., 2012)。因此, 未来要特别针对那些分布在保护区外的种群开展行为生态学研究, 例如滇金丝猴巴美群、怒江金丝猴堵堵洛群以及四川、陕西和甘肃部分不在保护区内的川金丝猴种群。

其次, 需要加强金丝猴与同域分布物种的互作研究。在金丝猴栖息的生态系统中, 还有其他伴生野生动物及家畜等共存共栖, 因此, 了解物种间的空间利用重叠、食物资源竞争、疾病传播以及与之适应的行为策略是改善濒危物种保护措施和提高保护成效的有效途径。在金丝猴分布区, 有些种群栖息地范围内还有其他灵长类动物分布, 例如, 与怒江金丝猴同域分布的有中缅灰叶猴(*Trachypithecus melamera*)、短尾猴(*Macaca arctoides*)和熊猴(*M. assamensis assamensis*), 与滇金丝猴同域分布的有猕猴(*M. mulatta*), 与黔金丝猴同域分布的有猕猴和藏猕猴(*M. thibetana*), 与川金丝猴同域分布的有猕猴和(或)藏猕猴。这些灵长类动物之间或许存在食物竞争, 例如金丝猴会取食竹笋等季节性食物, 而这些食物往往也是其他同域分布灵长类动物的食源, 甚至野猪(*Sus scrofa*)、大熊猫等大型动物也取食竹笋, 与金丝猴形成食物竞争关系。因此, 如何量化金丝猴与同域物种在关键资源(如季节性果实、栖息空间)利用上的生态位重叠与分离? 气候变化和人类干扰(如砍伐、放牧)如何改变种间竞争关系, 是加剧还是缓解了竞争? 金丝猴的重层社会结构是否为其在种间竞争中带来独特优势或脆弱性? 未来需要在这些方面加强研究。

最后, 过去二十多年来, 研究人员通过人工辅助投食习惯化猴群, 对研究群内个体进行识别, 开展了很多金丝猴社会行为研究。特别是对川金丝猴、滇金丝猴社会行为的深入研究, 使我们对金丝猴重层社会组织的形成及维持机制有了比较深入的了解, 然而它们在森林中集体活动的凝聚力和秩序如何维持, 信息如何交流仍需要进一步深入研究。

致谢: 感谢国家林业和草原局以及西藏、云南、贵州、湖北、四川等各级林业主管部门对野外工作的大力支持; 感谢西藏芒康滇金丝猴国家级自然保护区, 云南高黎贡山国家级自然保护区怒江分局、云南白马雪山国家级自然保护区, 贵州梵净山国家级自然保护区, 四川白河国家级自然保护区, 湖北神农架国家级自然保护区对我们野外工作的大力支

持。感谢参与金丝猴研究的所有研究生、博士后和野外助手。

ORCID

向左甫 https://orcid.org/0000-0001-6133-3261

参考文献

Allen GM (1938) Mammals of China and Mongolia: Part I, Natural History of Central Asia. American Museum of Natural History, New York.

Bai SC, Zou SQ, Lin S, Tuo D, Tu Z, Zhong T (1987) A preliminary observation on distribution, number and population structure of *Rhinopithecus bieti* in Baima Xueshan Natural Reserve, Yunnan, China. Zoological Research, 8, 413–419. (in Chinese with English abstract) [白寿昌, 邹淑荃, 林苏, 拖丁, 土扎, 忠态 (1987) 白马雪山自然保护区滇金丝猴数量分布及种群结构的初步观察. 动物学研究, 8, 413–419.]

Bissell H (2014) The Nutritional Ecology of the Black-and-white Snub-nosed Monkey. PhD dissertation, The University of Wisconsin-Madison, Madison.

Bleisch WV, Xie JH (1998) Ecology and behavior of the Guizhou snub-nosed langur (*Rhinopithecus* [*Rhinopithecus*] *brelichi*), with a discussion of socioecology in the genus. In: The Natural History of the Doucs and Snub-nosed Monkeys (ed. Jablonski NG), pp. 217–239. World Scientific, Singapore.

Bronson FH (1989) Mammalian Reproductive Biology. University of Chicago Press, Chicago.

Chen FG (1989) Progress in the Studies of Golden Monkey. Northwest University Press, Xi'an. (in Chinese) [陈服官 (1989) 金丝猴研究进展. 西北大学出版社, 西安.]

Chen FG, Min ZL, Luo SY, Xie WZ (1983) An observation on the behaviour and some ecological habits of the golden monkey (*Rhinopithecus roxellana*) in Qinling Mountains. Acta Theriologica Sinica, 3, 141–146. (in Chinese with English abstract) [陈服官, 闵芝兰, 罗时有, 解文治 (1983) 秦岭地区金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)的群体行为与生态习性的观察. 兽类学报, 3, 141–146.]

Chen YX (2024) The Study on Conservation Status and Behavioral Adaptions on Diets and Activity Rhythms of Black Snub-nosed Monkeys (*Rhinopithecus strykeri*) in Pianma Region, Yunnan Province, China. PhD dissertation, Central South University of Forestry & Technology, Changsha. (in Chinese with English abstract) [陈奕欣 (2024) 云南片马地区怒江金丝猴的保护现状和食性、行为节律适应机制研究. 博士学位论文, 中南林业科技大学, 长沙.]

Chen YX, Xiang ZF, Wang XW, Xiao W, Xiao ZS, Ren BP, He CX, Sang CH, Li HS, Li M (2015) Preliminary study of the newly discovered primate species *Rhinopithecus strykeri* at Pianma, Yunnan, China using infrared camera traps. International Journal of Primatology, 36, 679–690.

Chen YX, Yu Y, Li C, Xiao ZS, Zhou GW, Zhang ZJ, Wang XW, Xiang ZF, Chang J, Li M (2022) Population and conservation status of a transboundary group of black snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus strykeri*) between China and Myanmar. Zoological Research, 43, 523–527.

Cui LW (2003) Altitudinal Ranging, Sleeping Site Selection and Social Organization of *Rhinopithecus bieti* at Baima Snow Mountain, and Its Sexual Behaviour and Birth Seasonality in Captivity. PhD dissertation, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming. (in Chinese with English abstract) [崔亮伟 (2003) 白马雪山黑白仰鼻猴*Rhinopithecus bieti*的生境垂直利用、过夜地选择和社会组织, 笼样群性行为和出生季节. 博士学位论文, 中国科学院昆明动物研究所, 昆明.]

Cui LW (2003) A note on an interaction between *Rhinopithecus bieti* and a buzzard at Baima Snow Mountain. Folia Primatologica, 74, 51–53.

Cui LW, Sheng AH, He SC, Xiao W (2006) Birth seasonality and interbirth interval of captive *Rhinopithecus bieti*. American Journal of Primatology, 68, 457–463.

Ding W (2003) Feeding Ecology, Social Organization and Conservation Biology of *Rhinopithecus bieti* at Tacheng, Yunnan. PhD dissertation, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming. (in Chinese with English abstract) [丁伟 (2003) 塔城黑白仰鼻猴*Rhinopithecus bieti*的觅食生态学和社会组织, 兼论其保护现状. 博士学位论文, 中国科学院昆明动物研究所, 昆明.]

Dong GX, Zhang P, Li BG, Long YC (2025) Illustrated Guide to the Primate of the World. The Commercial Press, Beijing. (in Chinese) [董贵信, 张鹏, 李保国, 龙勇诚 (2025) 世界灵长类图鉴. 商务印书馆, 北京.]

Dunbar RIM (1988) Primate Social Systems. Comstock Publishing Associates, New York.

Fang G, Chen J, Pan RL, Qi XG, Li BG (2018a) Female choice impacts residential male takeover in golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). Zoological Research, 39, 266–271.

Fang G, Li M, Liu XJ, Guo WJ, Jiang YT, Huang ZP, Tang SY, Li DY, Yu J, Jin T, Liu XG, Wang JM, Li S, Qi XG, Li BG (2018b) Preliminary report on Sichuan golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana roxellana*) at Laohegou Nature Reserve, Sichuan, China. Scientific Reports, 8, 16183.

Fang YH, Tian YP, Li Q, Duan JP, Li YP, Li GS, Huang ZP, Xiao W (2025) A new population of the black snub-nosed monkey (*Rhinopithecus strykeri*) discovered in Gaoligong Mountains in China. Journal of West China Forestry Science, 54(2), 74–80. (in Chinese with English abstract) [房以好, 田应平, 李谦, 段建萍, 李延鹏, 李光松, 黄志旁, 肖文 (2025) 中国高黎贡山北段黑仰鼻猴新种群. 西

部林业科学, 54(2), 74–80.]

Garber PA (2018) Why China is important in advancing the field of primatology. Zoological Research, 39, 241–243.

Geissmann T, Lwin N, Aung SS, Aung TN, Aung ZM, Hla TH, Grindley M, Momberg F (2011) A new species of snub-nosed monkey, genus *Rhinopithecus* Milne-Edwards, 1872 (Primates, Colobinae), from northern Kachin State, northeastern Myanmar. American Journal of Primatology, 73, 96–107.

Grueter CC (2009) Determinants of Modular Societies in Snub-nosed Monkeys (*Rhinopithecus bieti*) and Other Asian Colobines. PhD dissertation, University of Zurich, Zurich.

Grueter CC, Chapais B, Zinner D (2012) Evolution of multilevel social systems in nonhuman primates and humans. International Journal of Primatology, 33, 1002–1037.

Grueter CC, van Schaik CP (2010) Evolutionary determinants of modular societies in colobines. Behavioral Ecology, 21, 63–71.

Grueter CC, Zinner D (2004) Nested societies: Convergent adaptations of baboons and snub-nosed monkeys? Primate Report, 70, 1–98.

Guo ST, He SJ, Zhang H, Bai RF, Zhang SM, Hou R, Grueter CC, Chapman CA, Dunn DW, Li BG (2020) Male social rank and food competition in a primate multi-level society. American Journal of Physical Anthropology, 173, 630–642.

Guo ST, Ji WH, Li M, Chang HL, Li BG (2010) The mating system of the Sichuan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*). American Journal of Primatology, 72, 25–32.

Guo ST, Li BG, Tan CL (2004) Determinants of ranging behavior in *Rhinopithecus roxellana*. Folia Primatologica, 75 (Suppl.), 336.

Guo ST, Li BG, Watanabe K (2007) Diet and activity budget of *Rhinopithecus roxellana* in the Qinling Mountains, China. Primates, 48, 268–276.

Guo YQ, Zhou J, Song XH, Deng HQ, Qiu Y, Shi L, Zhou J (2017) The population of *Rhinopithecus brelichi* in Fanjingshan National Nature Reserve, Guizhou, China. Acta Theriologica Sinica, 37, 104–108. (in Chinese with English abstract) [郭艳清, 周俊, 宋先华, 邓怀庆, 邱阳, 石磊, 周江 (2017) 贵州省梵净山自然保护区黔金丝猴的种群数量. 兽类学报, 37, 104–108.]

He SJ, Yang Y, Hu ZF, Wu F, Wang CL, Tian WY, Bai RF, Qi G, Xie YL, Li BG, Guo ST, Dunn DW (2025) Social rank, female competition for food, and behavioral time-budgets in the golden snub-nosed monkey *Rhinopithecus roxellana* multi-level society. American Journal of Primatology, 87, e70007.

He YH (1991) On the geographical distribution and evolution of golden monkey. Collections of Essays on Chinese Historical Geography, 6(4), 111–131. (in Chinese) [何业恒 (1991) 试论金丝猴的地理分布及其演变. 中国历史地理论丛, 6(4), 111–131.]

He YH (1993) Historical Changes of Rare Mammals in China. Hunan Science and Technology Press, Changsha. (in Chinese) [何业恒 (1993) 中国珍稀兽类的历史变迁. 湖南科学技术出版社, 长沙.]

He YH, Zhang WR (1992) Historical changes of *Rhinopithecus*. Chinese Wildlife, 13(6), 11–14, 19. (in Chinese) [何业恒, 张伟然 (1992) 川、黔、滇金丝猴地理分布的变迁. 野生动物, 13(6), 11–14, 19.]

Hrdy SB (1979) Infanticide among animals: A review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. Ethology and Sociobiology, 1, 13–40.

Hu JC, Deng QX, Yu ZW, Zhou SD, Tian ZX (1980) Research on the ecology and biology of the giant panda, golden monkey, and other rare animals. Journal of Nanchong Teachers College (Natural Sciences), 1(2), 1–39, 125–132. (in Chinese) [胡锦矗, 邓其祥, 余志伟, 周守德, 田致祥 (1980) 大熊猫金丝猴等珍稀动物生态生物学研究. 南充师院学报(自然科学版), 1(2), 1–39, 125–132.]

Hu QL, Wu Y, Yao H, Yang WJ, Yu Y, Xiang ZF (2022) Allomaternal nursing by a nulliparous pregnant female just before first parturition in free-ranging golden snub-nosed monkeys. Acta Theriologica Sinica, 42, 345–348. (in Chinese with English abstract) [胡晴朗, 武阅, 姚辉, 杨万吉, 禹洋, 向左甫 (2022) 神农架川金丝猴初产雌性妊娠期异亲哺乳. 兽类学报, 42, 345–348.]

Huang GP, Ping XG, Xu WH, Hu YB, Chang J, Swaisgood RR, Zhou J, Zhan XJ, Zhang ZJ, Nie YG, Cui J, Bruford M, Zhang ZH, Li BG, Zhang L, Lv Z, Wei FW (2021) Wildlife conservation and management in China: Achievements, challenges and perspectives. National Science Review, 8, nwab042.

Huang ZP, Bian K, Liu Y, Pan RL, Qi XG, Li BG (2017) Male dispersal pattern in golden snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*) in Qinling Mountains and its conservation implication. Scientific Reports, 7, 46217.

Huang ZP, Cui LW, Scott MB, Wang SJ, Xiao W (2012) Seasonality of reproduction of wild black-and-white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) at Mt. Lasha, Yunnan, China. Primates, 53, 237–245.

Huo S (2005) Diet and Habitat Use of *Rhinopithecus bieti* at Mt. Longma, Yunnan and Phylogeny of the Family Viverridae in China. PhD dissertation, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming. (in Chinese with English abstract) [霍晟 (2005) 云南龙马山黑白仰鼻猴(*Rhinopithecus bieti*)的食性与生境利用, 中国灵猫科(Family Viverridae)的支序系统学分析. 博士学位论文, 中国科学院昆明动物研究所, 昆明.]

Kirkpatrick RC (1996) Ecology and Behavior of the Yunnan Snub-nosed Langur (*Rhinopithecus bieti*, Colobinae). PhD dissertation, University of California, Davis.

Kirkpatrick RC, Gu HJ, Zhou XP (1999) A preliminary report on Sichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*)

at Baihe Nature Reserve. Folia Primatologica, 70, 117–120.

Kirkpatrick RC, Long YC, Zhong T, Xiao L (1998) Social organization and range use in the Yunnan snub-nosed monkey *Rhinopithecus bieti*. International Journal of Primatology, 19, 13–51.

Kummer H (1968) Social Organization of Hamadryas Baboon: A Field Study. University of Chicago Press, Chicago.

Li BG, Chen C, Ji WH, Ren BP (2001) Seasonal home range changes of the Sichuan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*) in the Qinling Mountains of China. Folia Primatologica, 71, 375–386.

Li BG, Ren BP, Gao YF (1999) A change in the summer home range of Sichuan snub-nosed monkeys in Yuhuangmiao, Qinling Mountains. Folia Primatologica, 70, 269–273.

Li BG, Zhang H, Li M, Jiang XL, Fan PF, Zhou J, Guo ST, Qi XG, Li JH, Lu JQ, Xia DP, Cui LW, Xiang ZF, Zhou QH, Huang ZP, Huang CM, Xiao W, Hu HJ, Zhou ZX, Chen MY, Li DY, Fan PL, Yang Y, Pan RL (2024) Achievements and challenges in primate conservation in China. Journal of Northwest University (Natural Science Edition), 54, 755–766. (in Chinese with English abstract) [李保国, 张河, 李明, 蒋学龙, 范朋飞, 周江, 郭松涛, 齐晓光, 李进华, 路纪琪, 夏东坡, 崔亮伟, 向左甫, 周岐海, 黄志旁, 黄乘明, 肖文, 胡慧建, 周智鑫, 陈明勇, 黎大勇, 范鹏来, 杨寅, 潘汝亮 (2024) 中国灵长类动物保护的成就与挑战. 西北大学学报(自然科学版), 54, 755–766.]

Li BG, Zhang P, Watanabe K, Tan CL (2002) Does allogrooming serve a hygienic function in the Sichuan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*)? Acta Zoologica Sinica, 48, 707–715. (in Chinese with English abstract) [李保国, 张鹏, 渡边邦夫, 谈家伦 (2002) 川金丝猴的相互理毛行为是否具有卫生功能. 动物学报, 48, 707–715.]

Li GS, Chen YX, Sun WM, Wang XW, Huang ZP, Li YP, Xiang ZF, Ding W, Xiao W, Li M (2014) Preliminary observation of population status and social organization of *Rhinopithecus strykeri* in Pianma Town, Nujiang County, China. Acta Theriologica Sinica, 34, 323–328. (in Chinese with English abstract) [李光松, 陈奕欣, 孙文莫, 王新文, 黄志旁, 李延鹏, 向左甫, 丁伟, 肖文, 李明 (2014) 中国怒江片马地区怒江金丝猴种群动态及社会组织初探. 兽类学报, 34, 323–328.]

Li TF (2013) Mother–Infant Interaction, Infant Behavioral Development and Alloparenting of the Yunnan Snub-nosed Monkey (*Rhinopithecus bieti*) in the Baimaxueshan National Nature Reserve. PhD dissertation, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [李腾飞 (2013) 滇金丝猴(*Rhinopithecus bieti*)母婴关系、婴猴发育及阿姨行为研究. 博士学位论文, 中国科学院大学, 北京.]

Li TF, Ren BP, Li DY, Zhu PF, Li M (2013) Mothering style and infant behavioral development in Yunnan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) in China. International Journal of Primatology, 34, 681–695.

Li W, Dong SX, Niu F, Li NL, Su ZY, Wang CL, Huang K, Zhao HT, Pan RL, Zhang P, Li BG (2024) Infanticide in golden snub-nosed monkeys with multilevel society. Current Zoology, 70, 273–275.

Li YK, Jiang ZG, Li CW, Grueter CC (2010) Effects of seasonal folivory and frugivory on ranging patterns in *Rhinopithecus roxellana*. International Journal of Primatology, 31, 609–626.

Li YM (2001) The seasonal diet of the Sichuan snub-nosed monkey (*Pygathrix roxellana*) in Shennongjia Nature Reserve, China. Folia Primatologica, 72, 40–43.

Li YM (2006) Seasonal variation of diet and food availability in a group of Sichuan snub-nosed monkeys in Shennongjia Nature Reserve, China. American Journal of Primatology, 68, 217–233.

Li YM, Liu XC, Liao MY, Yang JY, Stanford CB (2009) Characteristics of a group of Hubei golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana hubeiensis*) before and after major snow storms. American Journal of Primatology, 71, 523–526.

Li YP (2025) Study on the Adaptive Mechanism of Black-and-white Snub-nosed Monkey (*Rhinopithecus bieti*) to Alpine Environments. PhD dissertation, Central China Normal University, Wuhan. (in Chinese with English abstract) [李延鹏 (2025) 滇金丝猴体型及行为对高寒山区环境的适应机制研究. 博士学位论文, 华中师范大学, 武汉.]

Li ZX, Ma SL, Hua CH, Wang YX (1981) The distribution and habit of Yunnan snub-nosed monkey. Zoological Research, 2, 9–16. (in Chinese with English abstract) [李致祥, 马世来, 华承惠, 王应祥 (1981) 滇金丝猴(*Rhinopithecus bieti*)的分布和习性. 动物学研究, 2, 9–16.]

Liu JS, Zhu ZY, Yao H, Yang WJ, Yu Y, Xiang ZF (2021) Maternal benefit and influencing factors of allomaternal behavior of golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*): A case study at Shennongjia National Park, China. Acta Theriologica Sinica, 41, 144–155. (in Chinese with English abstract) [刘峻杉, 朱遵燕, 姚辉, 杨万吉, 禹洋, 向左甫 (2021) 川金丝猴非母亲照料行为的影响因素及其母亲获益——以神农架川金丝猴投食群为例. 兽类学报, 41, 144–155.]

Liu RS, Yao H, Yang WJ, Xiang ZF (2016) Mother–infant interaction in a provisioned group of golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) in Shennongjia, China. Acta Theriologica Sinica, 36, 158–168. (in Chinese with English abstract) [刘若爽, 姚辉, 杨万吉, 向左甫 (2016) 神农架川金丝猴投食群的母婴关系. 兽类学报, 36, 158–168.]

Liu SF (1959) Preliminary investigation report on golden monkey in Qinling Mountains. Journal of Northwest University (Natural Science Edition), 3, 19–26. (in Chinese) [刘诗峯 (1959) 秦岭金丝猴初步调查报告. 西北大学学

报(自然科学版), 3, 19–26.]

Liu XC, Li F, Jiang J, Wang XJ, Li YM (2016) Age-sex analysis for the diet of Sichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) in Shennongjia National Nature Reserve, China. Primates, 57, 479–487.

Liu ZH (2003) Ranging Behaviors and Selection of Sleeping Site of *Rhinopithecus bieti* at Mt. Fuhe, Yunnan. PhD dissertation, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming. (in Chinese with English abstract) [刘泽华 (2003) 富和山黑白仰鼻猴*Rhinopithecus bieti*的游走行为及过夜地选择. 博士学位论文, 中国科学院昆明动物研究所, 昆明.]

Long YC, Kirkpatrick RC, Zhong T, Xiao L (1994) Report on the distribution, population, and ecology of the Yunnan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus bieti*). Primates, 35, 241–250.

Long YC, Kirkpatrick RC, Zhong T, Xiao L (1996) Status and conservation strategy of the Yunnan snub-nosed monkey. Chinese Biodiversity, 4, 145–152. (in Chinese with English abstract) [龙勇诚, 柯瑞戈, 钟泰, 肖李 (1996) 滇金丝猴(*Rhinopithecus bieti*)现状及其保护对策研究. 生物多样性, 4, 145–152.]

Long YC, Momberg F, Ma J, Wang Y, Luo YM, Li HS, Yang GL, Li M (2012) *Rhinopithecus strykeri* found in China! American Journal of Primatology, 74, 871–873.

Lowe AE, Hobaiter C, Newton-Fisher NE (2019) Countering infanticide: Chimpanzee mothers are sensitive to the relative risks posed by males on differing rank trajectories. American Journal of Physical Anthropology, 168, 3–9.

Lu ZT, Lan GW, Li RY, Si XR, Liu XY, Mo C, Yao H, Qi DW, Xiang ZF (2024) The impact of climate on the birth pattern of *Rhinopithecus roxellana* in different regions. Acta Theriologica Sinica, 44, 26–36. (in Chinese with English abstract) [陆展滔, 兰官伟, 李瑞源, 司旭蕊, 刘星宇, 莫诚, 姚辉, 齐敦武, 向左甫 (2024) 气候对不同地区川金丝猴出生模式的影响. 兽类学报, 44, 26–36.]

Ma C, Huang ZP, Zhao XF, Zhang LX, Sun WM, Scott MB, Wang XW, Cui LW, Xiao W (2014) Distribution and conservation status of *Rhinopithecus strykeri* in China. Primates, 55, 377–382.

Ma CY, Brockelman WY, Light LEO, Bartlett TQ, Fan PF (2019) Infant loss during and after male replacement in gibbons. American Journal of Primatology, 81, e23036.

Ma SL, Wang YX (1988) The recent distribution, status and conservation of primate in China. Acta Theriologica Sinica, 8, 250–260. (in Chinese with English abstract) [马世来, 王应祥 (1988) 中国现代灵长类的分布、现状与保护. 兽类学报, 8, 250–260.]

Ma SL, Wang YX, Jiang XL, Li JX, Xian RL (1989) Study on the social behavior and habitual speciality of Yunnan golden monkey. Acta Theriologica Sinica, 9, 161–167. (in Chinese with English abstract) [马世来, 王应祥, 蒋学龙, 李健雄, 鲜汝伦 (1989) 滇金丝猴的社会行为和栖息特征的初步研究. 兽类学报, 9, 161–167.]

Mori U (1979) Social structure of gelada baboon. In: Ecological and Sociological Studies of Gelada Baboons (ed. Kawai M), pp. 243–250. Kodansha Press, Tokyo.

Nie SG, Xiang ZF, Li M (2009) Preliminary report on the diet and social structure of gray snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus brelichi*) at Yangaoping, Guizhou, China. Acta Theriologica Sinica, 29, 326–331. (in Chinese with English abstract) [聂帅国, 向左甫, 李明 (2009) 黔金丝猴食性及社会结构的初步研究. 兽类学报, 29, 326–331.]

Palombit RA (2012) Infanticide: Male strategies and female counterstrategies. In: Evolution of Primate Societies (eds Mitani JC, Call JP, Kappeler PM, Palombit RA, Silk JB), pp. 432–468. University of Chicago Press, Chicago.

Parker GA (2006) Sexual conflict over mating and fertilization: An overview. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 361, 235–259.

Peng HS, Gao YT, Lu CK, Feng ZJ, Chen QX (1962) Report on mammals from southwestern Szechwan and northwestern Yunnan. Acta Zoologica Sinica, 14(Suppl.), 105–133. (in Chinese with English abstract) [彭鸿绶, 高耀亭, 陆长坤, 冯祚建, 陈庆雄 (1962) 四川西南和云南西北部兽类的分类研究. 动物学报, 14(增刊), 105–133.]

Peng HS, Li ZX, Yang DH (1965) A investigate research on ecology and habitat of Guizhou golden monkey (*Rhinopithecus brelichi*). In: 30th Anniversaries of China Zoological Society (ed. China Zoological Society), p. 276. China Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [彭鸿绶, 李致祥, 杨德华 (1965) 黔金丝猴的习性及其栖息环境的调查研究. 见: 中国动物学会三十周年学术讨论会论文摘要汇编(中国动物学会主编), 276页. 中国科学技术出版社, 北京.]

Primate Research Group, Department of Psychology, Peking University, Field Station of Hubei Shennongjia National Nature Reserve (2000) A Field Study of the Society of *Rhinopithecus roxellana.* Peking University Press, Beijing. (in Chinese) [北京大学心理学系灵长类动物研究小组, 湖北省神农架国家级自然保护区科考站 (2000) 金丝猴的社会——野外研究. 北京大学出版社, 北京.]

Qi XG, Garber PA, Ji WH, Huang ZP, Huang K, Zhang P, Guo ST, Wang XW, He G, Zhang P, Li BG (2014) Satellite telemetry and social modeling offer new insights into the origin of primate multilevel societies. Nature Communications, 5, 5296.

Qi XG, Grueter CC, Fang G, Huang PZ, Zhang J, Duan YM, Huang ZP, Garber PA, Li BG (2020) Multilevel societies facilitate infanticide avoidance through increased extrapair matings. Animal Behaviour, 161, 127–137.

Qi XG, Li BG, Garber PA, Ji WH, Watanabe K (2009) Social dynamics of the golden snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*): Female transfer and one-male unit succession. American Journal of Primatology, 71, 670–679.

Qi XG, Wu JW, Zhao L, Wang L, Guang XM, Garber PA,

Opie C, Yuan Y, Diao RJ, Li G, Wang K, Pan RL, Ji WH, Sun HL, Huang ZP, Xu CZ, Witarto AB, Jia R, Zhang C, Deng C, Qiu Q, Zhang GJ, Grueter CC, Wu DD, Li BG (2023) Adaptations to a cold climate promoted social evolution in Asian Colobine primates. Science, 380, eabl8621.

Quan GQ, Xie JH (2002) Research on the Golden Monkey. Shanghai Science and Technology Education Press, Shanghai. (in Chinese) [全国强, 谢家骅 (2002) 金丝猴研究. 上海科技教育出版社, 上海.]

Ren BP, Li DY, Garber PA, Li M (2012) Evidence of allomaternal nursing across one-male units in the Yunnan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus bieti*). PLoS ONE, 7, e30041.

Ren BP, Li DY, He XM, Qiu JH, Li M (2011) Female resistance to invading males increases infanticide in langurs. PLoS ONE, 6, e18971.

Ren BP, Li M, Long YC, Wei FW (2009) Influence of day length, ambient temperature, and seasonality on daily travel distance in the Yunnan snub-nosed monkey at Jinsichang, Yunnan, China. American Journal of Primatology, 71, 233–241.

Ren GP, Yang Y, He XD, Li GS, Gao Y, Huang ZP, Ma C, Wang W, Xiao W (2017) Habitat evaluation and conservation framework of the newly discovered and critically endangered black snub-nosed monkey. Biological Conservation, 209, 273–279.

Ren RM, Su YJ, Yan KH, Li JJ, Zhou Y, Zhu ZQ, Hu ZL, Hu YF (1998) Preliminary survey of the social organization of *Rhinopithecus* [*Rhinopithecus*] *roxellana* in Shennongjia National Nature Reserve, Hubei, China. In: The Natural History of the Doucs and Snub-nosed Monkeys (ed. Jablonski NG), pp. 269–277. World Scientific, Singapore.

Roberts EK, Lu A, Bergman TJ, Beehner JC (2012) A Bruce effect in wild geladas. Science, 335, 1222–1225.

Shi DC, Li GH, Hu TQ (1982) Preliminary studies on the ecology of the golden-haired monkey. Zoological Research, 3, 105–110. (in Chinese with English abstract) [史东仇, 李贵辉, 胡铁卿 (1982) 金丝猴生态的初步研究. 动物学研究, 3, 105–110.]

Song ZM, Luo ZT (1959) Supplement to the geographical distribution and living habits of *Rhinopithecus roxellana* Milne-Edwards, a golden monkey. Chinese Journal of Zoology, 3, 549–550. (in Chinese) [宋志明, 罗志腾 (1959) 关于金丝猴*Rhinopithecus roxellana* Milne-Edwards的地理分布及生活习性的补充. 动物学杂志, 3, 549–550.]

Su XK, Shen Y, Zhou W, Liu YQ, Cheng H, Yang MR, Zhou S, Zhao JY, Wan LF, Liu GH (2022) Land-use changes conservation network of an endangered primate (*Rhinopithecus bieti*) in the past 30 years in China. Diversity and Distributions, 28, 2898–2911.

Su YJ, Ren RM, Yan KH, Li JJ, Zhou Y, Zhu ZQ, Hu ZL, Hu YF (1998) Preliminary survey of the home range and ranging behavior of golden monkeys (*Rhinopithecus* [*Rhinopithecus*] *roxellana*) in Shennongjia National Nature Reserve, Hubei, China. In: The Natural History of the Doucs and Snub-nosed Monkeys (ed. Jablonski NG), pp. 255–268. World Scientific, Singapore.

Swedell L (2002) Affiliation among females in wild hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*). International Journal of Primatology, 23, 1205–1226.

Swedell L, Plummer T (2012) A papionin multilevel society as a model for hominin social evolution. International Journal of Primatology, 33, 1165–1193.

Thomas O (1903) On a new Chinese monkey. Processes of the Zoological Society of London, 1, 224–226.

Tobias JA, Bullock JM, Dicks LV, Forester BR, Razgour O (2025) Biodiversity conservation requires integration of species-centric and process-based strategies. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 122, e2410936122.

Wang HH (2020) Study on Ecological Function of Rare and Endangered *Rhinopithecus bieti* in Cold-temperature Forest. PhD dissertation, Yunnan University, Kunming. (in Chinese with English abstract) [王浩瀚 (2020) 珍稀濒危动物黑白仰鼻猴在寒温性森林群落中的生态功能研究. 博士学位论文, 云南大学, 昆明.]

Wang HH, Xu HM, Li YP, Xu ZM, Ding W, Xiao W, Ye H (2019) New distribution records for the endangered black-and-white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) in Yunnan, China. Folia Zoologica, 68, 79–85.

Wang XW, Wang CL, Qi XG, Guo ST, Zhao HT, Li BG (2013) A newly-found pattern of social relationships among adults within one-male units of golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) in the Qinling Mountains, China. Integrative Zoology, 8, 400–409.

Wei W, Qi XG, Guo ST, Zhao DP, Zhang P, Huang K, Li BG (2012) Market powers predict reciprocal grooming in golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). PLoS ONE, 7, e36802.

Wolff JO, MacDonald DW (2004) Promiscuous females protect their offspring. Trends in Ecology & Evolution, 19, 127–134.

Wright PC (1995) Demography and life history of free-ranging *Propithecus diadema edwardsi* in Ranomafana National Park, Madagascar. International Journal of Primatology, 16, 835–854.

Wu BQ, He SJ (1989) A micro-quantitative analysis of types of residuary diets among excrements of a group of *Rhinopithecus bieti* in snowing season. Zoological Research, 10(Suppl.), 101–109. (in Chinese with English abstract) [吴宝琦, 和顺进 (1989) 滇金丝猴(*Rhinopithecus bieti*)雪季粪便中食物类型的定量分析. 动物学研究, 10(增刊), 101–109.]

Wu F, Liu J, Dunn DW, Shang YX, Jin SY, Du HH, Wu YC, Men YY, Chen GL, He G, Li BG, Guo ST (2025) Beyond the alpha: Extra-pair paternities and male reproductive

success in a primate multilevel society. Ecology and Evolution, 15, e71749.

Xi WZ, Li BG, Zhao DP, Ji WH, Zhang P (2008) Benefits to female helpers in wild *Rhinopithecus roxellana*. International Journal of Primatology, 29, 593–600.

Xia WC, Ji SN, Ren BP, He XM, Zhong T, Ali K, Tang Y, Li DY (2020a) Proximate causes of dispersal for female Yunnan snub-nosed monkeys. Zoological Research, 41, 78–83.

Xia WC, Zhang C, Zhuang HF, Ren BP, Zhou J, Shen J, Krzton A, Luan XF, Li DY (2020b) The potential distribution and disappearing of Yunnan snub-nosed monkey: Influences of habitat fragmentation. Global Ecology and Conservation, 21, e00835.

Xiang YL, Yu Y, Pan HJ, Li M (2023) Lower risk of male infanticide in multilevel primate societies. Zoological Research, 44, 370–373.

Xiang ZF (2005) Ecology and Behaviour Study on *Rhinopithecus bieti* in Hongla Xueshan Nature Reserve, Tibet. PhD dissertation, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming. (in Chinese with English abstract) [向左甫 (2005) 西藏红拉雪山自然保护区黑白仰鼻猴*Rhinopithecus bieti*生态与行为研究. 博士学位论文, 中国科学院昆明动物研究所, 昆明.]

Xiang ZF (2020) A review on the socioecology of snub-nosed monkeys. Chinese Bulletin of Life Sciences, 32, 692–703. (in Chinese with English abstract) [向左甫 (2020) 金丝猴社会生态学研究进展. 生命科学, 32, 692–703.]

Xiang ZF, Fan PL, Chen HC, Liu RS, Zhang B, Yang WJ, Yao H, Grueter CC, Garber PA, Li M (2019) Routine allomaternal nursing in a free-ranging Old World monkey. Science Advances, 5, eaav0499.

Xiang ZF, Grueter CC (2007) First direct evidence of infanticide and cannibalism in wild snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*). American Journal of Primatology, 69, 249–254.

Xiang ZF, Huo S, Wang L, Cui LW, Xiao W, Quan RC, Tai Z (2007a) Distribution, status and conservation of the black-and-white snub-nosed monkey *Rhinopithecus bieti* in Tibet. Oryx, 41, 525–531.

Xiang ZF, Huo S, Xiao W (2010a) Male allocare in *Rhinopithecus bieti* at Xiaochangdu, Tibet: Is it related to energetic stress? Zoological Research, 31, 189–197.

Xiang ZF, Huo S, Xiao W (2011) Habitat selection of black-and-white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) in Tibet: Implications for species conservation. American Journal of Primatology, 73, 347–355.

Xiang ZF, Huo S, Xiao W, Quan RC, Grueter CC (2007b) Diet and feeding behavior of *Rhinopithecus bieti* at Xiaochangdu, Tibet: Adaptations to a marginal environment. American Journal of Primatology, 69, 1141–1158.

Xiang ZF, Liang WB, Nie SG, Li M (2012) Diet and feeding behavior of *Rhinopithecus brelichi* at Yangaoping, Guizhou. American Journal of Primatology, 74, 551–560.

Xiang ZF, Liang WB, Nie SG, Li M (2013a) A short note on extractive foraging behavior in gray snub-nosed monkeys. Integrative Zoology, 8, 389–394.

Xiang ZF, Nie SG, Chang ZF, Wei FW, Li M (2010b) Sleeping sites of *Rhinopithecus brelichi* at Yangaoping, Guizhou. International Journal of Primatology, 31, 59–71.

Xiang ZF, Nie SG, Lei XP, Chang ZF, Wei FW, Li M (2009a) Current status and conservation of the gray snub-nosed monkey *Rhinopithecus brelichi* (Colobinae) in Guizhou, China. Biological Conservation, 142, 469–476.

Xiang ZF, Sayers K (2009) Seasonality of mating and birth in wild black-and-white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) at Xiaochangdu, Tibet. Primates, 50, 50–55.

Xiang ZF, Sayers K, Grueter CC (2009b) Direct paternal care in black-and-white snub-nosed monkeys. Journal of Zoology, 278, 157–162.

Xiang ZF, Xiao W, Huo S, Li M (2013b) Ranging pattern and population composition of *Rhinopithecus bieti* at Xiaochangdu, Tibet: Implications for conservation. Chinese Science Bulletin, 58, 2212–2219.

Xiang ZF, Yang BH, Yu Y, Yao H, Grueter CC, Garber PA, Li M (2014) Males collectively defend their one-male units against bachelor males in a multi-level primate society. American Journal of Primatology, 76, 609–617.

Xiang ZF, Yang WJ, Qi XG, Yao H, Grueter CC, Garber PA, Li BG, Li M (2017) An examination of factors potentially influencing birth distributions in golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). PeerJ, 5, e2892.

Xiang ZF, Yu Y, Yao H, Hu QL, Yang WJ, Li M (2022) Female countertactics to male feticide and infanticide in a multilevel primate society. Behavioral Ecology, 33, 679–687.

Xiao W, Ding W, Cui LW, Zhou RL, Zhao QK (2003) Habitat degradation of *Rhinopithecus bieti* in Yunnan, China. International Journal of Primatology, 24, 389–398.

Yang B, Anderson JR, Gou NN, Luo J, Hong B, Fu WW, Chen YF, Wang WF, Cao BJ, Chen SY, Wang KF, Li BG (2023) Leopard predation on wild Sichuan snub-nosed monkeys. Primates, 64, 589–594.

Yang BH, Ren BP, Xiang ZF, Yang JY, Yao H, Garber PA, Li M (2014) Major histocompatibility complex and mate choice in the polygynous primate: The Sichuan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*). Integrative Zoology, 9, 598–612.

Yang SJ (2000) Habitat, Diet, Range Use and Social Organization of *Rhinopithecus bieti* at Jinsichang. PhD dissertation, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming. (in Chinese with English abstract) [杨士剑 (2000) 金丝厂黑白仰鼻猴的生境植被、食性、家域和社会组织. 博士学位论文, 中国科学院昆明动物研究所, 昆明.]

Yang Y, Tian YP, He CX, Huang ZP, Dong SH, Wang B, Li

GS, Xiang ZF, Long YC, Xiao W (2018) The critically endangered Myanmar snub-nosed monkey *Rhinopithecus strykeri* found in the Salween River Basin, China. Oryx, 52, 134–136.

Yang YQ, Lei XP, Yang CD (2002) Fanjingshan Research: Wild Ecology of the Guizhou Snub-nosed Monkey. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese) [杨业勤, 雷孝平, 杨传东 (2002) 梵净山研究: 黔金丝猴的野外生态. 贵州科技出版社, 贵阳.]

Yao H, Liu XC, Stanford C, Yang JY, Huang TP, Wu F, Li YM (2011) Male dispersal in a provisioned multilevel group of *Rhinopithecus roxellana* in Shennongjia Nature Reserve, China. American Journal of Primatology, 73, 1280–1288.

Yao H, Yu HL, Yang BH, Yang WJ, Xu HQ, Grueter CC, Li M, Xiang ZF (2016) Male infanticide in the golden snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*), a seasonally breeding primate. International Journal of Primatology, 37, 175–184.

Yin LJ, Jin T, Watanabe K, Qin DG, Wang DZ, Pan WS (2013) Male attacks on infants and infant death during male takeovers in wild white-headed langurs (*Trachypithecus leucocephalus*). Integrative Zoology, 8, 365–377.

Yu Y, He G, Li D, Zhao X, Chang J, Liu X, Xiang ZF, Li BG, Li M (2022) Climate change challenge, extinction risk, and successful conservation experiences for a threatened primate in China: Golden snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*). Zoological Research, 43, 940−944.

Yu Y, Xiang ZF, Yao H, Grueter CC, Li M (2013) Female snub-nosed monkeys exchange grooming for sex and infant handling. PLoS ONE, 8, e74822.

Zaman M, Wei FY, Chen M, Chen LW, Yao H, Xiang ZF (2025) Preliminary field-based assessment of disease symptoms and physical wounds in endangered Shennongjia golden snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana hubeiensis*) colonies: Implications for conservation. Journal of Medical Primatology, 54, e70003.

Zhang P, Watanabe K, Li BG, Qi XG (2008) Dominance relationships among one-male units in a provisioned free-ranging band of the Sichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) in the Qinling Mountains, China. American Journal of Primatology, 70, 634–641.

Zhang SY, Liang B, Wang LX (1999) Infanticide within captive groups of Sichuan golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). Folia Primatologica, 70, 274–276.

Zhang SY, Liang B, Wang LX (2000) Seasonality of matings and births in captive Sichuan golden monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). American Journal of Primatology, 51, 265–269.

Zhao DP, Li BG (2009) 23 years research of Sichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) in Zhouzhi National Nature Reserve, China. Asian Primates Journal, 1(2), 19–23.

Zhao QK, He SJ, Wu BQ, Nash LT (1988) Excrement distribution and habitat use in *Rhinopithecus bieti* in winter. American Journal of Primatology, 16, 275–284.

Zhao XM, Ren BP, Garber PA, Li XH, Li M (2018) Impacts of human activity and climate change on the distribution of snub-nosed monkeys in China during the past 2000 years. Diversity and Distributions, 24, 92–102.

Zhao XM, Ren BP, Li DY, Garber PA, Zhu PF, Xiang ZF, Grueter CC, Liu ZJ, Li M (2019a) Climate change, grazing, and collecting accelerate habitat contraction in an endangered primate. Biological Conservation, 231, 88–97.

Zhao XM, Ren BP, Li DY, Xiang ZF, Garber PA, Li M (2019b) Effects of habitat fragmentation and human disturbance on the population dynamics of the Yunnan snub-nosed monkey from 1994 to 2016. PeerJ, 7, e6633.

Zhu PF (2017) Male Relationships of Yunnan Snub-nosed Monkeys (*Rhinopithecus bieti*). PhD dissertation, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [朱平芬 (2017) 滇金丝猴(*Rhinopithecus bieti*)雄性社会关系研究. 博士学位论文, 中国科学院动物研究所, 北京.]

(责任编委: 胡义波　责任编辑: 闫文杰)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (3): 25446, pages 1–24
doi: 10.17520/biods.2025446
cstr: 32101.14.biods.2025446

•中国灵长类研究历史与进展——纪念Jane Goodall专题•

中国叶猴的研究简史和保护进展

范鹏来[1,2,3], 姚维[1,2,3], 黄乘明[4*], 周岐海[1,2,3*]

1. 广西师范大学珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室, 广西桂林 541006; 2. 广西师范大学崇左白头叶猴野外科学观测研究站, 广西崇左 532204; 3. 广西师范大学广西珍稀濒危动物生态学重点实验室, 广西桂林 541006; 4. 海南大学生态学院, 海口 570228

摘要: 我国叶猴分布于云南、西藏、广西、贵州和重庆, 含2属7种, 均属于国家一级重点保护野生动物。叶猴因其独特的形态和消化系统特征、进化地位, 以及在维持生态系统平衡中的重要作用, 而备受国内外灵长类研究者的关注。迄今为止, 学者们对白头叶猴(*Trachypithecus leucocephalus*)、黑叶猴(*T. francoisi*)和印支灰叶猴(*T. crepusculus*)开展了较多研究, 而对其他叶猴的研究则相对缺乏。本文聚焦于中国叶猴, 通过检索国内外相关文献, 系统总结了我国在叶猴的分类、解剖学、生态与行为、遗传和进化适应、种群和保护等方面的研究历程及主要研究进展。基于上述梳理结果, 本文还展望未来的发展方向和趋势, 并提出在声音通讯、营养生态学等行为与生态学研究领域开展多维度、跨学科的研究。同时, 需要更关注叶猴在种子传播、维持森林动态平衡中所扮演的角色, 探索叶猴保护与社区发展之间的协同关系, 理解濒危物种保护的社会服务功能。面对野外调查面临的困难, 新的种群监测技术(如无人机搭载红外热成像技术、被动声学技术)辅助人工智能技术, 为叶猴野外种群监测提供了一种新思路。本文将促进我国叶猴研究与保护工作的发展和完善, 为我国珍稀濒危动物保护提供基础资料。

关键词: 非人灵长类; 叶猴; 行为生态; 保护生物学; 研究历史

范鹏来, 姚维, 黄乘明, 周岐海 (2026) 中国叶猴的研究简史和保护进展. 生物多样性, 34, 25446. doi: 10.17520/biods.2025446; cstr: 32101.14.biods.2025446.

Fan PL, Yao W, Huang CM, Zhou QH (2026) Research history and conservation progress of leaf monkeys in China. Biodiversity Science, 34, 25446. doi: 10.17520/biods.2025446; cstr: 32101.14.biods.2025446.

Research history and conservation progress of leaf monkeys in China

Penglai Fan[1,2,3], Wei Yao[1,2,3], Chengming Huang[4*], Qihai Zhou[1,2,3*]

1 *Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection (Guangxi Normal University), Ministry of Education, Guilin, Guangxi 541006, China*
2 *Chongzuo White-headed Langur Field Observation and Research Station, Guangxi Normal University, Chongzuo, Guangxi 532204, China*
3 *Guangxi Key Laboratory of Rare and Endangered Animal Ecology, Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi 541006, China*
4 *School of Ecology, Hainan University, Haikou 570228, China*

ABSTRACT

Background & Aim: In China, leaf monkeys are distributed across Yunnan, Xizang, Guangxi, Guizhou, and Chongqing. They comprise two genera (*Semnopithecus* and *Trachypithecus*) and seven species. Leaf monkeys have garnered significant attention from Chinese primatologists due to their distinctive morphological and digestive system characteristics, evolutionary status, and crucial role in maintaining the stability of ecosystem. All of these species are classified as National Class I Key Protected Wild Animals in China. To date, considerable research has been conducted on the white-headed langur (*T. leucocephalus*), François' langur (*T. francoisi*), and Indochinese gray langur (*T. crepusculus*), while studies on the other species remain relatively scarce. This study focuses on Chinese leaf monkeys, systematically reviewing relevant research and proposing future research directions and trends.

Review Results: Through in-depth analysis, we reviewed the research history and advances on Chinese leaf monkeys

收稿日期 Received: 2025-11-07; 接受日期 Accepted: 2026-02-05
基金项目: 广西自然科学基金重点项目(2022GXNSFDA08004)和国家自然科学基金(32470497; 32270504; 32170492) Supported by the Key Project of Guangxi Natural Science Foundation of China (2022GXNSFDA08004) and National Natural Science Foundation of China (32470497; 32270504; 32170492)
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: zhouqh@mailbox.gxnu.edu.cn; cmhuang@ioz.ac.cn

across several key areas including taxonomy, anatomical characteristics, ecology and behavior, genetics and evolution, population distribution and dynamics, and conservation management. Based on the review, we proposed to conduct multi-dimensional and interdisciplinary researches on behavior and ecology, such as acoustic communication and nutritional ecology. More attention should be paid on the role of leaf monkeys in seed dispersal and maintaining the dynamic balance of forests, exploring the synergy between leaf monkey conservation and community development, and understanding the social service function of endangered species conservation. In the face of the difficulties in field surveys, new technologies (such as unmanned aerial vehicles equipped with infrared thermal imaging and passive acoustic technology) assisted by artificial intelligence could provide a new method for the population monitoring of leaf monkeys.

Prospects: This study aims to promote the advancement and refinement of research and conservation efforts for leaf monkeys in China, thereby providing fundamental information for the protection of the country's rare and endangered wildlife.

Key words: non-human primate; leaf monkey; behavioral ecology; conservation biology; research history

猴科可分为无颊囊结构、植食性的疣猴亚科和有颊囊结构、杂食性的猴亚科(Groves, 2001)。基于不同的地理分布、形态特征和遗传分化距离, 疣猴亚科可划分为10个属, 其中亚洲疣猴包含7个属, 非洲疣猴包含3个属(Brandon-Jones et al., 2004; 王晓萍等, 2013)。亚洲疣猴进一步分化成奇鼻猴类(白臀叶猴属*Pygathrix*、仰鼻猴属*Rhinopithecus*、长鼻猴属*Nasalis*、豚尾叶猴属*Simias*)和叶猴类(叶猴属*Presbytis*、乌叶猴属*Trachypithecus*、长尾叶猴属*Semnopithecus*) (Qi et al., 2023)。中国叶猴类的物种主要分布在云南、西藏、广西、贵州和重庆, 含2属(乌叶猴属和长尾叶猴属) 7种(白头叶猴*Trachypithecus leucocephalus*、黑叶猴*T. francoisi*、印支灰叶猴*T. crepusculus*、中缅灰叶猴*T. melamera*、戴帽叶猴*T. pileatus*、肖氏乌叶猴*T. shortridgei*、喜山长尾叶猴*Semnopithecus schistaceus*) (图1), 均属于国家一级重点保护野生动物(http://www.forestry.gov.cn/main/5461/20210205/122418860831352.html; 魏辅文, 2024)。白头叶猴和黑叶猴栖息在喀斯特石山环境中, 善于利用各种岩壁, 以峭壁上的石洞或石缝作为过夜地, 它们被归为石山叶猴(limestone langur)。印支灰叶猴、中缅灰叶猴、戴帽叶猴、肖



图1 中国叶猴的分布
Fig. 1 Distribution of leaf monkeys in China

氏乌叶猴和喜山长尾叶猴栖息在热带、亚热带区域的森林中，常年树栖生活，则被归为森林叶猴(forest langur) (Groves, 2007)。

叶猴具有独特的形态特征。它们的前肠呈囊状且复杂，前肠中的微生物通过发酵促进消化植物中的单宁、粗纤维和次生代谢物等难以消化的物质(Zhang et al., 2002; Zhang, 2006)。大拇指(趾)退化成疣状，其他四指(趾)长且强壮有力，尤以中间二指(趾)最长，后肢一般比前肢长，这些特征便于其在林间攀爬、抓握和跳跃。叶猴的尾长是其头体长的1–1.5倍，有利于在跳跃时保持平衡(王应祥等, 1999)。婴儿出生时往往与成年个体的体色差异明显，1岁左右时才与成年个体毛色一致，这一特征可以作为属级水平的分类依据，以乌叶猴属中婴猴的黄色最为典型(王应祥等, 1999)。

由于叶猴独特的形态特征、消化系统、进化地位以及在维持生态系统平衡中所发挥的重要作用，在我国叶猴被视为生物多样性保护的旗舰物种，叶猴的研究和保护也受到国内诸多灵长类研究学者的关注。本文将重点围绕我国叶猴的分类、解剖学、生态与行为、遗传和进化适应、种群和保护等方面的研究历史进行梳理和总结，并展望叶猴研究未来的发展方向和趋势。

1 分类

白头叶猴是中国人发现并命名的第一种灵长类动物，发现之初根据其独特的形态特征将其定为一个独立物种(Tan, 1957)。长期以来，其分类地位一直存在两种观点，即它是一个独立的种，还是黑叶猴的一个亚种。最初，李致祥和马世来(1980)通过对比黑叶猴与白头叶猴的形态和分布，根据两者形态相似仅毛色有异，分布异域不重叠但交界处有居间型出现，认为白头叶猴应为黑叶猴的一个亚种。这一观点得到了申兰田和李汉华(1982)以及Ma等(1989)的研究结果支持。然而，Brandon-Jones (1984)认为毛色上的差异足以将白头叶猴和黑叶猴视为独立的种。Eudey (1987)也提出越来越多的证据表明白头叶猴具有种的地位。卢立仁和李兆元(1991)进一步比较了两物种的生态与行为学、食性、形态的差异，认为应将白头叶猴视为黑叶猴亲缘关系相近的一个姐妹种。随后，学者利用线粒体DNA作为遗传标记，探讨白头叶猴的分类地位(丁波等, 1999; Ding et al., 2000)，结果表明白头叶猴与黑叶猴间的遗传差异水平较低，不足以支持其为独立的物种，而是黑叶猴的一个亚种，但在保护行动中应视为一个进化显著性单元(丁波等, 1999; Ding et al., 2000)。白头叶猴与黑叶猴的杂交实验成功繁殖出F1代，综合杂合体的形态特征、发育情况和杂交后代可育等特征，支持白头叶猴是黑叶猴的一个亚种(胡艳玲等, 2004; 阙腾程等, 2007; 刘璐等, 2008)。然而，Liu等(2013)对黑叶猴、白头叶猴和金头叶猴(*Trachypithecus poliocephalus*)开展系统发育、系统地理学和群体遗传学分析，认为黑叶猴是白头叶猴和金头叶猴的祖先物种，白头叶猴和黑叶猴之间的分化时间在46万至27万年前，并支持白头叶猴作为独立物种的分类地位。当前，白头叶猴作为一个独立物种已经被科学界接纳(Liu et al., 2020; Roos et al., 2020)。

印支灰叶猴曾被认为是菲氏叶猴滇南亚种(*Trachypithecus phayrei crepusculus*)，然而分子系统学研究提供了该物种独立成种的证据(Liedigk et al., 2009; He et al., 2012)。中缅灰叶猴曾被归为菲氏叶猴滇西亚种(*T. phayrei shanicus*)。Roos等(2020)基于线粒体基因组重构了亚洲叶猴的系统发育关系，并命名了乌叶猴属的新物种波巴叶猴(*T. popa*)。其中分布于缅甸的菲氏叶猴(*Trachypithecus phayrei*)目前定名为波巴叶猴，且可能是缅甸的特有种；而分布于中国和缅甸的菲氏叶猴滇西亚种定名为中缅灰叶猴(余文华等, 2021)。肖氏乌叶猴很长一段时间内都被认为是戴帽叶猴的亚种，但根据两者间明显的形态特征差异被确认为独立物种(Groves, 2001)。

2 解剖学

最早开展叶猴解剖学研究的是学者何晓瑞和杨德华，他们对菲氏叶猴的外形、头骨和四肢进行了测量(何晓瑞和杨德华, 1982)。张一等(1983)对黑叶猴的喉囊结构进行了描述。袁传照等(1990)还开展了菲氏叶猴中枢神经系统的比较解剖学研究，发现其脑的发育兼有进步和原始特征，进步性表现在沟型和小脑的发育具有类人猿的特征，但在额叶、枕叶、颞叶的发育上，又低于其他猴科动物。我国叶猴解剖学方面的主要成果均来自中国科学院昆

明动物研究所的研究团队, 他们对黑叶猴和菲氏叶猴(现为中缅灰叶猴)开展了系统的比较解剖学研究, 研究内容涵盖齿弓(潘汝亮等, 1988a)、下颌骨(潘汝亮等, 1988b)、面颅(彭燕章等, 1989)、四肢肌(叶智彰等, 1989a)、动脉(叶智彰等, 1989b)、皮纹(叶智彰等, 1991)、颅骨(潘汝亮等, 1992a, b; 彭燕章等, 1994)、面肌(叶智彰等, 1992a)、脊神经丛(叶智彰等, 1992b)、肘关节(俞发宏等, 1992)等, 这些成果为灵长类的分类和进化研究提供了重要的基础数据。潘汝亮等(1989, 1991)对黑叶猴的外形整体结构进行了测量, 并分析其大腿伸、屈肌及其与股骨和胫骨的关系, 发现这些特征与其他疣猴类和猕猴类相似, 可能与其适应于树栖跳跃、四足行走和地面移动、攀爬等运动方式相关。这些成果作为重要组成部分汇编成中国第一本叶猴专著《叶猴生物学》, 这本书还系统总结了叶猴分类与进化、分布、野外生态与行为生物学、形态学、生殖生物学、神经生物学、细胞遗传学、血液学、生物化学等内容(叶智彰, 1993)。该书在我国叶猴研究历程中具有里程碑意义。

3 生态与行为

3.1 研究历程

3.1.1 白头叶猴

20世纪90年代以前, 对白头叶猴的生态学研究仅限于生态习性的简单描述。进入20世纪90年代, 有3个研究团队开始针对白头叶猴开展长期系统的生态和行为学研究。来自广西师范大学的研究团队开始在广西扶绥珍贵动物保护区岜盆片区系统开展白头叶猴的野外生态与行为学研究, 并出版了第一部白头叶猴专著《中国的白头叶猴》(黄乘明, 2000), 以觅食策略、栖息地利用、夜宿行为为切入点, 系统揭示其对喀斯特生境的行为适应策略。同一时期, 来自西南林业大学的研究团队在广西扶绥珍贵动物保护区岜盆片区开展白头叶猴的生态与行为学研究, 探讨栖息地质量对白头叶猴行为的影响及其适应策略(Li, 2000)。1996年, 北京大学的研究团队在广西崇左弄官山开启了白头叶猴生态与行为学研究, 主要关注白头叶猴社会生态学, 如社群结构、群间和群内个体关系、种群生存力分析、母婴关系、繁殖策略等。2016年, 他们系统总结了20年的研究工作, 出版了专著《白头叶猴自然史》(潘文石, 2016), 英文版也于2021年正式出版(Pan, 2021)。当前, 白头叶猴的行为生态学研究主要由广西师范大学灵长类研究团队开展, 他们在行为适应(觅食策略、家域和栖息地利用、声音通讯、姿势姿态行为)、生理适应(肠道微生物)和生态毒理学等研究领域发表了系列研究成果(周岐海和黄乘明, 2021; Fan et al., 2022; Huang et al., 2025; Zhou et al., 2025)。同时, 一些新技术, 如被动声学技术、人工智能被应用于野外生态和行为学研究(Hong et al., 2025)。

3.1.2 黑叶猴

与白头叶猴相似, 黑叶猴早期的生态与行为学研究多为描述性成果。直至2000年, 广西师范大学灵长类研究团队开始在广西扶绥珍贵动物保护区开展黑叶猴野外生态学研究, 主要涉及黑叶猴的觅食策略、活动节律和时间分配、家域和栖息地利用等内容。2004年, 该团队开始在广西弄岗国家级自然保护区弄岗片区开展黑叶猴野外生态和行为学研究, 系统揭示了黑叶猴对石山生境的行为适应策略(周岐海, 2005)。团队系统总结了近20年的研究成果, 出版了我国第一部黑叶猴专著《黑叶猴的行为生态与保护生物学》(黄乘明等, 2018)。除在上述两个保护区开展黑叶猴的研究外, 该研究团队还在广西恩城国家级自然保护区开展了栖息地破碎化对黑叶猴行为生态影响的研究工作(Yao et al., 2024)。

在贵州, 黑叶猴生态与行为学研究工作主要集中在麻阳河国家级自然保护区。21世纪初, 东北林业大学研究团队在保护区内开展了黑叶猴的食性和活动时间分配研究[①]。2003年, 西南林业大学研究团队开始在保护区开展黑叶猴的觅食策略、时间分配、家域和栖息地利用等行为生态学研究, 相关研究成果以英文专著出版(Hu et al., 2018)。随后, 来自中国北京林业大学、内蒙古大学以及日本京都大学的研究团队先后在保护区开展黑叶猴研究, 他们的工作主要侧重于黑叶猴的空间利用模式和生境适宜性评价(王双玲, 2008; Liu & Bhumpakphan, 2020; 韩家亮, 2021)。此外, 研究人员还在宽阔水国家级自然保护区和大沙河国家级自然保护区开展黑叶

① 罗杨 (2002) 贵州沿河麻阳河自然保护区黑叶猴行为研究. 硕士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.

猴家域、日漫游距离、活动节律和栖息地适宜性分析等研究(Deng et al., 2023; 胡淋正等, 2024)。

在重庆, 黑叶猴生态与行为学研究起步较晚, 最早可追溯至2006年, 长江师范学院研究团队初步报道了金佛山国家级自然保护区黑叶猴的活动节律和活动时间分配、食物选择、生境选择(韩宗先和胡锦矗, 2010; 韩宗先等, 2011)。此外, 其他学者还报道了金佛山国家级自然保护区黑叶猴种群数量和肠道微生物(王霞等, 2025)。

除野外研究外, 研究人员在广西南宁动物园、梧州黑叶猴珍稀动物繁殖中心、贵州贵阳黔灵山公园和都匀西山公园、山东济南动物园、江苏南京红山动物园、云南昆明动物园开展黑叶猴的繁殖、社会行为(如理毛行为、阿姨行为、声音通讯)等行为学研究(胡艳玲等, 2005; 周岐海等, 2006; Yi et al., 2023; Xie et al., 2024)。

3.1.3 其他叶猴

印支灰叶猴在我国的野外生态学研究最早可追溯至1960年, 来自云南大学和中国科学院昆明动物研究所的研究团队对栖息在云南勐腊地区印支灰叶猴(原文为菲氏叶猴)的食物、行为、种群结构和栖息地利用进行了简单的描述。随后, 中国科学院昆明动物研究所研究团队对云南南滚河国家级自然保护区的一群印支灰叶猴(原文为菲氏叶猴)进行了跟踪观察(叶智彰, 1993)。2010–2013年, 大理大学研究团队在云南无量山国家级自然保护区对印支灰叶猴开展了持续3年的研究, 从食物组成、活动时间分配和漫游距离等方面揭示了支撑印支灰叶猴形成大群的原因(Fan et al., 2015)。随后, 来自中山大学和大理大学的学者持续在无量山国家级自然保护区开展印支灰叶猴的社群结构、生境利用、食物竞争和选择、夜宿地选择等行为生态学研究(Ma et al., 2015, 2020; Ma & Fan, 2020; Lu et al., 2024; Chen Y et al., 2025)。

中缅灰叶猴(当时被划为菲氏叶猴)和肖氏乌叶猴的研究起步较晚。2006–2013年, 来自西南林业大学和大理大学的研究团队在云南高黎贡山国家级自然保护区和龙陵小黑山省级自然保护区开展中缅灰叶猴的食性、栖息地利用、活动时间分配、日漫游行为和栖息地选择的研究(Ma et al., 2017; 张晓栋等, 2022)。2010年, 西南林业大学研究团队在云南独龙江流域对肖氏乌叶猴的社会组织、食性、活动时间分配和生境利用开展了3年的研究(Geng et al., 2020; Zhang et al., 2023)。学界对喜山长尾叶猴、戴帽叶猴的野外生态和行为知之甚少, 研究报道仅见于对喜山长尾叶猴肠道微生物的研究(Wang et al., 2024)。

3.2 主要研究进展

3.2.1 觅食生态

树叶占叶猴食物组成的大部分, 尤其以嫩叶为主; 果实和种子仅占食物组成的较小部分(表1)。虽然叶猴主要采食树叶, 但不同的物种食物组成存在明显的差异。例如, 栖息在喀斯特石山生境的白头叶猴和黑叶猴明显比其他非石山叶猴采食更多的树叶。虽然同样生活在高海拔区域的印支灰叶猴、中缅灰叶猴和肖氏乌叶猴对树叶的依赖程度相似, 但印支灰叶猴和肖氏乌叶猴比中缅灰叶猴采食更多的成熟叶, 而中缅灰叶猴采食更多的嫩叶和叶芽。此外, 同一物种的不同地理种群的食物组成存在明显的差异。以黑叶猴为例, 贵州黑叶猴种群采食的果实占食物组成的比例明显高于广西和重庆种群, 而重庆种群采食更多的成熟叶(表1)。这些差异与不同物种和地理种群的栖息地中植被构成和物候的差异有关(李生强等, 2016; Geng et al., 2020)。

虽然叶猴采食大量的植物种类, 但其对不同食物表现出选择性。在白头叶猴和黑叶猴的食谱中, 采食最多的10种植物占食物组成的51%–90% (Li et al., 2003; Zhou et al., 2006; Hu, 2011; Yao et al., 2024)。然而, 植物的数量、蛋白质、纤维素和矿质元素含量并不是影响白头叶猴和黑叶猴食物选择的主要因素(Li et al., 2003; Zhou et al., 2006, 2013b; 李雯等, 2010; 刘秀菊等, 2016), 而植物中的含水量可能是影响黑叶猴食物选择的主要因素之一(吴茜等, 2011)。刘彦辰等(2025)首次报道了白头叶猴大量取食人工种植的尾巨桉(*Eucalyptus urophylla* × *E. grandis*), 且偏好采食树皮, 营养比较分析表明桉树皮中的高钙含量可能是其选择取食的因素之一。其他叶猴的研究也证实相似的选择策略。例如, 在印支灰叶猴采食的148种植物中, 采食最多的前20种植物占食物组成的75%–78% (Fan et al., 2015)。在中缅灰叶猴和肖氏乌叶猴的食谱中, 分别有23种和28种植物在食物组成中的占比≥ 1%, 合计分别占食物

表1　中国叶猴的食物组成、家域和日漫游距离

Table 1　Diet composition, home range and daily travel length of leaf monkeys in China

种名 Species	研究地点 Study site	植物部位的采食比例 Percentage of plant parts eaten (%)							家域 Home range (ha)	日漫游距离 Daily travel length (m)	资料来源 Resource
		嫩叶 Young leaf	成熟叶 Mature leaf	树叶 Leaf	花 Flower	果实 Fruit	种子 Seed	其他 Other			
白头叶猴 *Trachypithecus leucocephalus*	广西崇左白头叶猴国家级自然保护区 Guangxi Chongzuo White-headed Langur National Nature Reserve	74.9	8.4		2.4	7.7	0.9	5.7	29.0		Li & Rogers, 2005b, 2006
				75.3	2.3	22.5			52.0	585.0	黄乘明, 2000
				91.6		4.2		4.2			Zhou et al., 2013b
		59.0	23.3		4.3	10.5		2.8	28.8	502.0	Li et al., 2011; Zhou et al., 2011b
				76.5	4.5	17.1		2.1	15.2	465.0	Huang et al., 2017
		58.8	13.5		4.4	12.6	3.8	6.9			Lu et al., 2021
黑叶猴 *T. francoisi*	广西弄岗国家级自然保护区 Guangxi Nonggang National Nature Reserve	38.9	13.9		7.5	17.2	14.2	8.3	69.3	541.0	Zhou et al., 2006, 2011a
		46.9	24.1		6.3	13.2	4.3	5.4	45.5	662.0	黄中豪等, 2010, 2011
	广西崇左白头叶猴国家级自然保护区 Guangxi Chongzuo White-headed Langur National Nature Reserve			94.5	0.4	3.1	2.0		19.0	438.0	Zhou et al., 2007a; Huang et al., 2008b
				86.9	0.7	9.3		3.1			Li et al., 2009
	广西恩城国家级自然保护区 Guangxi Encheng National Nature Reserve	51.1	20.1		5.7	15.9	1.6	5.6			Yao et al., 2024
	贵州麻阳河国家级自然保护区 Guizhou Mayanghe National Nature Reserve	43.3	20.6			25.7	6.5	3.9	78	881	Hu, 2007, 2011
	重庆金佛山国家级自然保护区 Chongqing Jinfo Mountain National Nature Reserve	29.0	39.0		12.0	8.0		12.0			韩宗先和胡锦矗, 2010
印支灰叶猴 *T. crepusculus*	云南无量山国家级自然保护区 Yunnan Wuliangshan National Nature Reserve	29.5	24.7		6.3	32.1*		5.7	446	1,011	Fan et al., 2015
中缅灰叶猴 *T. melamera*	云南高黎贡山国家级自然保护区 Yunnan Gaoligongshan National Nature Reserve	41.5	4.1		3.4	22.2	18.7	8.3			Ma et al., 2017
肖氏乌叶猴 *T. shortridgei*	云南独龙江流域 Dulong River Basin, Yunnan	16.7	25.2		7.4	28.7		22			Geng et al., 2020

* 果实 + 种子 Fruits + seeds

同一研究的数据来源于多个猴群时, 表中数据为群的平均值 For data from multiple groups in the same study, values in the table are group means.

组成的88%和93% (Ma et al., 2017; Geng et al., 2020)。Geng等(2020)也证实, 叶猴并不是基于植物的数量来选择采食植物的种类。除采食的植物种类外, 叶猴对采食的植物部位也表现出选择性。白头叶猴、黑叶猴和中缅灰叶猴对嫩叶的喜食程度远高于成熟叶(Zhou et al., 2006; Hu, 2011; Li et al., 2016; Ma et al., 2017), 但这种偏好性在印支灰叶猴和肖氏乌叶猴中表现并不明显(Fan et al., 2015; Geng et

al., 2020)。果实也是叶猴喜食的食物, 并表现出高度的选择性。以黑叶猴为例, 在广西弄岗国家级自然保护区, 82%的果实仅来自5种植物, 且偏好采食未成熟的果实(Zhou et al., 2006)。在广西扶绥珍贵动物保护区, 69%的果实仅来自2种植物(Huang et al., 2008b)。与此相反, 在云南无量山国家级自然保护区, 印支灰叶猴采食了72种植物的果实, 但偏好选择粗蛋白含量高且硬度较大的果实, 颜色的显著性和硬度可能是叶猴觅食果实的重要线索(Chen Y et al., 2023, 2025)。

当高质量食物出现季节性匮乏时, 叶猴会采取不同的应对策略。例如, 在旱季嫩叶匮乏时, 黑叶猴会增加对成熟叶和种子的采食(Zhou et al., 2006, 2009b; Yao et al., 2024); 而白头叶猴全年每月均采食大量的嫩叶, 但旱季里会增加采食的植物种类(Li & Rogers, 2006; Li et al., 2016)。印支灰叶猴全年每月的食物组成相对稳定(Fan et al., 2015), 而中缅灰叶猴则会根据果实和种子以及嫩叶和叶芽的可获得性来调整其食物组成(Ma et al., 2017)。肖氏乌叶猴在春季嫩叶可获得性增加时, 相应地增加嫩叶的采食, 冬季嫩叶匮乏时, 则增加成熟叶的采食, 在秋季果实的采食量明显增加(Geng et al., 2020)。同一物种的觅食策略还存在年度差异。例如, Zhou等(2009b)发现, 黑叶猴在某个年度旱季里通过增加果实的采食以应对喜食嫩叶的匮乏, 而在另一个年度由于旱季种子可获得性减少, 猴群增加成熟叶的采食。此外, 同一物种的不同地理种群的觅食策略存在地域差异。以黑叶猴为例, 在广西弄岗国家级自然保护区, 成熟叶和种子是旱季重要的替代食物(Zhou et al., 2006, 2009b); 而在广西崇左白头叶猴国家级自然保护区, 嫩叶是每月的主要食物(Li et al., 2009; Zhou et al., 2009b); 在贵州麻阳河国家级自然保护区, 果实和成熟叶是秋季和冬季最主要的食物(Hu, 2011)。除调整觅食策略外, 叶猴还能通过调整其活动时间分配以应对食物的季节性变化。在广西弄岗国家级自然保护区和广西崇左白头叶猴国家级自然保护区, 黑叶猴和白头叶猴在应对旱季里嫩叶季节性匮乏时, 采取能量最大化策略, 即增加觅食的时间, 相应减少用于休息和社会活动的时间(Huang et al., 2003; Zhou et al., 2007b)。由于印支灰叶猴全年每月的食物组成相对稳定, 它们每月的活动时间分配也保持相对稳定(Fan et al., 2015)。肖氏乌叶猴则根据食物资源可获得性变化调整其时间分配, 当春季嫩叶可获得性增加时, 猴群增加用于休息的时间, 而当夏季和秋季果实可获得性增加时, 猴群增加用于觅食和移动的时间(Zhang et al., 2023)。

除食物资源外, 群体大小也是影响叶猴食物组成和活动时间分配的重要因素之一。例如, Zhang等(2020)对白头叶猴的研究发现, 大的猴群比小的猴群花费更多的时间移动, 相应地减少休息的时间, 平均日漫游距离更长, 以此缓解群体大小的增加引起的食物竞争压力, 部分支持生态限制模型的预测。然而, Fan等(2015)对印支灰叶猴的研究结果与生态限制模型的预测不一致, 猴群的活动时间分配和日漫游距离并未随群体大小的增加而发生明显改变, 猴群更多是通过高的食物多样性以及利用较难消化的食物资源来应对群体大小增加引起的食物竞争压力。叶猴食物组成和活动时间分配还受到群体组成的影响。以白头叶猴为例, 全雄群比两性群取食更多的成熟叶, 全雄群的成年雄性比两性群的成年雄性花费更多的时间觅食, 较少的时间休息, 这是全雄群在觅食需求和竞争风险间权衡的结果(Liu RS et al., 2025)。

3.2.2 家域和栖息地利用

栖息在石山地区的叶猴通常占据较小的家域面积, 日漫游距离较短, 这与其较高的叶食性和较小的群体有关。与之不同, 栖息在云南无量山的印支灰叶猴拥有更大的群体, 占据更大的家域面积, 日漫游距离更远(表1)。同时, 叶猴能够依据主要食物可获得性的变化来调整其漫游方式。例如, 在喜食食物资源匮乏的季节, 白头叶猴和黑叶猴扩大其家域面积, 增加日漫游距离来获取更多的食物(Hu, 2007; Zhou et al., 2007a, 2011a, b; Zhang et al., 2021; Deng et al., 2023)。群体组成也影响叶猴的漫游方式。以白头叶猴为例, 为获取繁殖机会, 全雄群占据更大的家域面积, 且与多个两性群的家域高度重叠(朱里忠和张颖溢, 2002; Liu RS et al., 2025)。虽然叶猴占据不同的家域面积, 但它们表现出相似的家域利用方式: 猴群的活动主要集中在家域内较小的核心区域, 这些区域仅占家域面积的6.5%–53.4%, 食物资源、夜宿地和永久性水塘的空间分布是影响

叶猴家域利用的重要因素(Hu, 2007; Zhou et al., 2007b, 2011b; Deng et al., 2023)。

栖息在不同生境类型的叶猴表现出不同的生境选择方式。在广西, 白头叶猴和黑叶猴偏好在喀斯特峰丛洼地和峰丛谷地的山坡觅食, 在崖壁和山顶休息, 很少利用谷底平地(黄乘明, 2000; Li & Rogers, 2005a; Zhou et al., 2013a; Liu et al., 2022)。它们对栖息地的利用方式还表现出明显的季节性差异。例如, 旱季里黑叶猴明显增加谷地、平地的利用, 食物资源的时空分布和捕食风险是影响其生境选择的重要因素(Zhou et al., 2013a)。在贵州的喀斯特深切河谷区域, 黑叶猴偏好利用较低海拔河谷地区的针阔混交林和竹林, 这些区域通常坡度较陡, 乔木较多, 离水源较近且远离公路、居民点和农耕地(Zeng et al., 2013; Han et al., 2024)。在云南, 中缅灰叶猴对海拔利用的偏好主要受到食物资源时空分布的影响(张晓栋等, 2022)。但Ma等(2025)对印支灰叶猴的长期研究发现, 在对猴群习惯化的初期和中期阶段, 猴群受人类活动的影响偏好选择较高海拔的栖息地, 这些区域食物资源相对较低但远离人类聚居地, 但在习惯化的后期, 猴群明显增加利用较低海拔, 摄入更多高质量的食物资源(果实和种子)。对森林林层的利用同样也表现出明显的种间差异, 石山叶猴(白头叶猴、黑叶猴)比非石山叶猴(印支灰叶猴)表现出更高的地栖性(30%–39% vs 3%, Huang et al., 2002; Xiong et al., 2009; Ma et al., 2020), 且叶猴的地栖性随着森林盖度的减少而增加(Ma et al., 2020)。但当叶猴在树上活动时, 它们却表现出相似的林层利用方式: 偏好在较高的林层休息和觅食, 在较低的林层移动, 这是因为叶猴喜食的食物(嫩叶、果实、种子)分布在较高的林冠层(Zhou et al., 2013a; Ma et al., 2020)。

栖息在石山地区的叶猴通常利用悬崖峭壁的石洞、突出平台或岩缝作为夜宿地, 而栖息在非石山地区的叶猴则利用高大且附生丰富藤本植物的乔木作为夜宿地, 降低被捕食风险是决定叶猴夜宿地选择的重要因素之一(Zhou et al., 2009a; Li et al., 2011; Wang et al., 2011; 陆瑞等, 2024)。叶猴还通过不定期利用少数高质量夜宿地、安静且隐蔽的入宿行为等策略进一步降低被捕食风险(Zhou et al., 2009a; Li et al., 2011)。此外, 石山叶猴采用多中心的觅食策略, 即重复利用大部分的夜宿地, 且50%的夜宿地都位于觅食高峰发生地点的附近, 这一策略有助于降低移动代价, 提高觅食效率(Zhou et al., 2009a; Li et al., 2011)。然而, 陆瑞等(2024)对印支灰叶猴的研究表明, 食物资源并不是其夜宿地选择的决定因素。他们认为印支灰叶猴丰富的食谱和利用低质量食物的觅食策略能有效降低觅食代价, 从而摆脱食物资源的限制。

3.2.3 个体和社会行为

坐是叶猴采用的主要姿势, 跳跃、四足行走和奔跑、攀爬是它们最主要的移动方式(Xiong et al., 2009; Zhou et al., 2013a; Ma & Fan, 2020; Lu et al., 2024)。然而, 叶猴的移动方式明显受到栖息生境的影响。例如, 由于石山生境悬崖峭壁多, 栖息在石山生境中的黑叶猴采用攀爬的频率高于非石山叶猴(26% vs 15%), 而非石山叶猴跳跃更频繁(58% vs 43%) (Zhou et al., 2013a; Ma & Fan, 2020)。此外, 植被结构特征也明显影响叶猴的移动方式。以石山叶猴为例, 由于山坡植被林冠层非连续分布, 叶猴多采用跳跃的方式在林冠层间移动, 而在崖壁和山顶移动时, 多采用攀爬和四足行走的方式(Zhou et al., 2013a)。叶猴移动时对支持物的选择也表现出明显的偏好, 在细小的树枝上倾向于采用跳跃的方式, 而在大的树枝上更多采用四足移动的方式, 在崖壁和藤蔓上则倾向于采用攀爬的方式(Zhou et al., 2013a; Ma & Fan, 2020)。Xiong等(2009)对白头叶猴的研究还发现, 成年雄性比成年雌性跳跃更频繁, 这可能与成年雄性主要负责保护领域有关。

叶猴的声音通讯行为研究主要来自于白头叶猴和黑叶猴。Fan等(2022)鉴别出17种白头叶猴的叫声类型, 较小的社群和简单的一雄多雌母系社会系统可能是较少声音曲目的驱动因素。成年雄性、成年雌性、青少年和婴幼猴分别能够发出5种、2种、3种和3种特有的叫声信号, 这与不同年龄性别个体在群内的社会角色差异有关, 而成年个体发出的所有叫声类型的时域和频域特征可能是对喀斯特环境低矮稀疏石山森林环境的适应。Hong等(2025)通过构建双轨声学数据采集系统, 研发出DeepADN深度学习模型用于白头叶猴叫声的自动识别, 并通过迁移学习在黑叶猴声音识别中得到验证, 为扩展智能生态监测系统开辟可行途径。此外, Xie等(2024)

在笼养条件下共识别出23种黑叶猴的叫声类型, 且表现出性别、年龄的差异。此外, 在社会组成更复杂或规模更大的群体中, 黑叶猴的叫声类型更多样化, 发声频率更高。

白头叶猴和黑叶猴的社会结构主要以一雄多雌群为主, 群内个体间主要表现为友好行为(张颖溢等, 2001; Li & Rogers, 2004; Jin et al., 2009a; 黄乘明等, 2018)。白头叶猴成年雄性的地位高于成年雌性, 成年雌性间不存在明显的等级关系(张颖溢等, 2001), 但在圈养条件下, 黑叶猴成年雌性个体间表现出明显的等级关系(黄乘明等, 2018), 圈养环境的空间限制可能是导致等级关系形成的原因。白头叶猴和黑叶猴普遍存在阿姨行为(allomothering behavior), 主要发生在幼猴3月龄之前, 随后阿姨行为逐渐减少, 参与者主要是亚成年和少年雌性, 可以从中获取育幼经验, 提高其未来育幼的成功率(胡艳玲等, 2005; Yao et al., 2012; Pan et al., 2014; Jin et al., 2015)。幼猴的抚育主要由雌性承担, 随着幼猴月龄的增加, 雌性对幼猴的保护也随之减少, 幼猴的性别会明显影响母婴行为, 母猴对雌性幼猴的照顾明显多于雄性幼猴, 这可能与雌、雄性幼猴未来所承担的社会角色不同有关(李家兴等, 2024)。白头叶猴幼猴的断奶年龄(19–21个月)明显晚于笼养种群和大部分亚洲疣猴(7–15个月), 这可能与营养获取的差异有关(Zhao et al., 2008)。同时, 对白头叶猴幼猴的个体发育研究发现, 用于移动和觅食的时间随着年龄的增长而显著增加, 但用于玩耍的时间与年龄并不存在显著线性关系(Zhao et al., 2008)。非社会性玩耍的频次和时间在5月龄前随年龄的增长而增加, 随后逐渐下降; 而社会性玩耍的频次和时间则随着年龄的增长而逐渐增加, 直至16月龄时开始逐渐下降(Zhao et al., 2008; Yang et al., 2022)。

3.2.4 繁殖策略

白头叶猴和黑叶猴的繁殖表现出明显的季节性差异, 幼猴的出生集中在11月至次年4月, 高峰期出现在1–3月(吴安康等, 2006; Hu, 2007; Jin et al., 2009b), 幼猴出生时的性比明显偏向雄性(吴安康等, 2006; Zhao et al., 2009), 但雌性个体对两性后代的繁殖投资却不存在明显差异(Zhao et al., 2009)。然而, Yi等(2023)对圈养黑叶猴长期(1980–2021年)繁殖数据分析发现, 当雌性生育5个以上子代后, 出生性别则从偏向雄性明显转变为偏向雌性。白头叶猴和黑叶猴的成年雄性通过保护能够提供更多高质量食物资源的家域来吸引配偶, 而成年雌性并不参与家域的保护(Li & Rogers, 2005b; 黄乘明等, 2018)。当成年雄性成功入侵并接管猴群时, 将会袭击和杀死群内未断奶的幼猴(Zhao et al., 2011; Ma et al., 2025)。成年雌性会采取不同的策略应对杀婴风险, 例如, 未携带幼猴的成年雌性白头叶猴与新主雄共同生活后, 携带未断奶幼猴的成年雌性会随原主雄离开, 通过寻求原主雄的保护来降低杀婴风险(Zhao et al., 2011; 陈晓露等, 2025)。陈晓露等(2025)的研究还发现, 在发生雄性替代后, 成年雌性并未离群, 即使面临雄性杀婴的风险, 雌性还是倾向于选择更强壮的雄性。在繁殖群中, 成年雄性对幼猴表现出容忍或攻击行为, 很少表现出友好行为, 而在非繁殖群(全雄群)中, 成年雄性对幼猴更多表现出友好行为, 这些差异与雄性的繁殖策略有关(Zhao & Pan, 2006)。白头叶猴和黑叶猴雌性个体的生殖间隔平均为17–25个月(吴安康等, 2006; Jin et al., 2009b)。在圈养条件下, 黑叶猴成年雌性生育雄性子代和雌性子代后的生殖间隔没有显著差异。成年雌性的年龄也不影响子代的生殖间隔, 但子代的生殖间隔总体上都随着母亲胎次的增加而显著缩短, 表明雌性黑叶猴能够依据繁殖经验来调整其繁殖策略(Yi et al., 2023)。

3.2.5 肠道菌群

目前, 关于叶猴肠道菌群的研究主要来自于石山叶猴。厚壁菌门和拟杆菌门是白头叶猴和黑叶猴肠道中的优势菌门, 这与石山叶猴高度叶食性相关(Chen YQ et al., 2023; Liu et al., 2023)。在应对食物资源的季节性变化时, 白头叶猴的肠道菌群表现出明显的季节性差异。雨季里猴群的食物多样性高, 其肠道菌群的多样性和拟杆菌门的相对丰度高于旱季, 当旱季里猴群增加成熟叶采食时, 厚壁菌门的相对丰度则随之增加(Chen YQ et al., 2023); 而广西黑叶猴的优势菌门却没有显著的季节性差异, 表现出高度的稳定性(Liu et al., 2023)。然而, Liu JY等(2025)在比较贵州麻阳河国家级自然保护区黑叶猴的肠道细菌和真菌的多样性及组成时发现其存在显著的季节性差异: 细菌的多样性峰值出现在温暖且

果实资源丰富的季节, 以阿克曼菌属(*Akkermansia*)为主; 而较冷的季节里真菌的多样性更高, 以尾孢菌属(*Cercospora*)为主, 有助于消化更多富含纤维的树叶。此外, 石山叶猴的肠道菌群还受到栖息地破碎化和人为活动干扰的影响。例如, 栖息在破碎化程度较高的白头叶猴猴群的肠道菌群多样性较低, 厚壁菌门相对丰度较高, 这与其采食更多的成熟叶相关(Lai et al., 2023)。Sun等(2023)比较了黑叶猴野生种群、人为干扰种群和圈养种群的肠道菌群, 发现厚壁菌门在人为干扰种群中的相对丰度最高, 在圈养种群中最低, 而拟杆菌门则在圈养种群中相对丰度最高, 这与圈养种群粗纤维摄入不足而碳水化合物摄入过多有关。Zhou等(2025)采用多组学与野外调查结合的方法, 发现白头叶猴和黑叶猴从野生到圈养的过程中, 肠道菌群结构明显改变, 与人相关的菌群显著富集, 并提出将“共生微生物多样性”作为生物多样性保护的第四层级。同时他们根据功能宏基因组学揭示了两种叶猴的肠道菌群在纤维素和草酸盐降解方面的适应, 使其能在特殊的石山生境中更好地生存。其他叶猴种类肠道菌群的报道仅见于Wang等(2024), 他们发现厚壁菌门和变形菌门是喜山长尾叶猴肠道菌群中的优势菌门, 土壤微生物是影响喜山长尾叶猴肠道菌群的重要因素之一。

4 遗传和进化适应

我国叶猴遗传与进化的研究工作主要集中在白头叶猴和黑叶猴上。前期的研究主要是通过近缘种扩增法对白头叶猴和黑叶猴的微卫星位点进行了筛选和鉴定, 发现白头叶猴的等位基因数为4–14, 观察杂合度为0.6–0.9, 期望杂合度为0.5–0.9, 黑叶猴的等位基因数为3–9, 观察杂合度为0.6, 期望杂合度为0.5 (Sun et al., 2010a, b)。Liu等(2013)利用5个微卫星位点和染色体性别决定基因对白头叶猴的全雄群和两性群进行了基因分析, 发现全雄群的个体由亲缘关系相近的个体组成, 两性群中的成年雄性基本垄断了群内雌性的繁殖。Wang和Yao (2017)结合常染色体上的15个微卫星位点、性别特异性标记物和线粒体DNA测序, 发现雄性白头叶猴扩散距离呈现随机模式, 而雌性白头叶猴主要在它们出生群周围的群体间进行扩散, 该研究为白头叶猴的性别偏好扩散提供了首个遗传证据。

近年来, 石山叶猴如何适应喀斯特环境引起了科学界的广泛兴趣。Que等(2021)组装了白头叶猴的全基因组, 发现几乎所有正选择基因都与矿物质离子结合相关, 转录组分析表明矿物质吸收和钙信号传导的绝大多数基因都有表达, 而且它们的基因家族显著扩张。Liu等(2020)首次完成了黑叶猴染色体级别的高质量基因组组装, 并结合23个个体的重测序数据进行了比较基因组学研究, 发现多个钙离子相关基因受到正选择, 其中*CACNA1C*基因的关键氨基酸突变(K1905R)经功能实验证实能够降低钙离子内流, 从而有助于叶猴应对喀斯特高钙环境带来的生理压力。此外, 还揭示了与肌肉功能相关的基因家族发生扩展, 这可能与其在陡峭石山环境中卓越的攀爬与跳跃能力有关。Zhang等(2024)利用4个野生金头叶猴个体构建的全基因组数据发现, 金头叶猴是北部石山叶猴进化支中同类的姐妹物种, 它们在最初分离后与同为北部石山叶猴的白头叶猴和黑叶猴间并无大量的二次基因流动。几种与钙和钠代谢相关的独特非同义变异可能提高了其对高钙摄入和盐水消耗的适应能力。Liu ZJ等(2025)通过构建迄今最高质量的黑叶猴参考基因组, 并整合来自15个乌叶猴属物种共48个个体的重测序数据, 发现钠、钾、钙等离子通道基因在黑叶猴中呈现加速进化特征, 并鉴定出多个特异性氨基酸突变。体外功能实验进一步验证, 这些突变可有效降低离子内流, 从而增强该物种对高矿物离子环境的毒性抵抗能力。在DNA损伤修复方面, 他们还揭示了黑叶猴在DNA损伤响应与修复通路中存在多个正选择基因, 提示其在重金属离子胁迫环境中可能演化出独特的遗传物质保护机制, 以维持基因组稳定性。此外, 他们鉴定出*MC1R*基因的特异性突变(E94D), 该突变与更高的cAMP水平相关, 从分子层面解释了黑叶猴深色毛发的形成基础, 为其在喀斯特石山背景中的伪装行为提供了遗传学解释。

5 种群和保护

5.1 种群动态

中国叶猴的种群调查与监测历程见表2。白头叶猴是我国特有的珍稀濒危灵长类动物, 其保护历程堪称典范。1977年, 广西珍贵动物资源调查队对

表2　中国叶猴的数量调查历程

Table 2　The history of population survey on leaf monkeys in China

物种 Species	调查区域 Survey area	种群大小 Population size	文献 References
白头叶猴 *Trachypithecus leucocephalus*	广西 Guangxi	633	申兰田和李汉华, 1982
	广西 Guangxi	400	吴名川, 1983
	广西 Guangxi	550–590	Huang et al., 2002
	广西 Guangxi	1,200	Tang et al., 2024
	广西 Guangxi	1,400	范鹏来(未发表数据) Penglai Fan, unpublished data
黑叶猴 *T. francoisi*	广西 Guangxi	4,000–5,000	吴名川, 1983
	广西 Guangxi	2,200–2,500	刘万福和韦振逸, 1995
	广西 Guangxi	307	Li et al., 2007
	广西弄岗国家级自然保护区 Guangxi Nonggang National Nature Reserve	76	唐华兴等, 2011
	广西崇左白头叶猴国家级自然保护区 Guangxi Chongzuo White-headed Langur National Nature Reserve	88	王振兴等, 2014
	广西恩城国家级自然保护区 Guangxi Encheng National Nature Reserve	100–105	李文华等, 2019
	贵州 Guizhou	946–1,094	李明晶, 1995
	贵州 Guizhou	1,160–1,200	胡刚等, 2011
	贵州麻阳河国家级自然保护区 Guizhou Mayanghe National Nature Reserve	554	牛克锋等, 2016
	贵州宽阔水国家级自然保护区 Guizhou Kuankuoshui National Nature Reserve	195	姚小刚等, 2016
	贵州野钟黑叶猴自然保护区 Guizhou Yezhong François' Langur Nature Reserve	119	邓怀庆和周江, 2018
	贵州野钟黑叶猴自然保护区 Guizhou Yezhong François' Langur Nature Reserve	123	唐冬艳等, 2025
	贵州大沙河国家级自然保护区 Guizhou Dashahe National Nature Reserve	166	胡淋正等, 2024
	重庆金佛山国家级自然保护区 Chongqing Jinfoshan National Nature Reserve	80	唐洪通和张含藻, 1994
	重庆秀山、酉阳 Xiushan and Youyang, Chongqing	200	王应祥等, 1999
	重庆武隆、彭水 Wulong and Pengshui, Chongqing	40–45	苏化龙等, 2002
	重庆 Chongqing	200	Han et al., 2013
	重庆金佛山国家级自然保护区 Chongqing Jinfoshan National Nature Reserve	180	王霞等, 2025
印支灰叶猴 *T. crepusculus*	云南 Yunnan	15,000	全国强等, 1981a, b
	云南 Yunnan	11,500–17,000	马世来和王应祥, 1988
	云南无量山国家级自然保护区 Yunnan Wuliangshan National Nature Reserve	2,000	Ma et al., 2015
	云南 Yunnan	> 5,000	魏辅文, 2024
中缅灰叶猴 *T. melamera*	云南 Yunnan	2,500	魏辅文, 2024
戴帽叶猴 *T. pileatus*	西藏 Xizang	< 500	魏辅文, 2024
肖氏乌叶猴 *T. shortridgei*	云南 Yunnan	500–600	马世来和王应祥, 1988
	云南 Yunnan	250	云南省林业厅, 2001①
	云南 Yunnan	250–370	Cui et al., 2016
喜山长尾叶猴 *Semnopithecus schistaceus*	西藏 Xizang	1,000	尹秉高和刘务林, 1993
	西藏 Xizang	1,300	魏辅文, 2024

①云南省林业厅 (2001) 云南省陆生野生动物资源调查报告. 云南省林业厅, 昆明.

白头叶猴的种群分布与数量首次开展了较系统的调查, 发现白头叶猴仅分布于广西龙州县、宁明县、崇左县和扶绥县的左江和明江之间狭小的三角地带, 面积约为199.5 km^2, 数量约为633只(申兰田和李汉华, 1982)。吴名川(1983)结合连续7年的广西野生动物普查, 认为由于非法捕杀, 白头叶猴的数量下降至400只左右。Huang等(2002)对白头叶猴的种群和保护现状进行了系统总结, 结果表明白头叶猴种群隔离分布在4县13个乡镇的16个栖息地斑块, 数量不足600只, 其中扶绥县250只, 崇左县90–100只, 宁明县和龙州县210–240只。非法捕杀白头叶猴用于制作乌猿酒以及严重的栖息地退化和丧失是白头叶猴面临的最主要威胁(Huang et al., 2002)。1999–2002年, 北京大学研究团队对白头叶猴的种群分布和数量进行了调查, 认为宁明县和龙州县的白头叶猴种群可能已经灭绝(Wang et al., 2005)。2010年, 广西林业局启动了白头叶猴专项调查工作, 结果表明白头叶猴的数量已增加至937只, 且证明宁明县和龙州县仍存在白头叶猴, 数量为79只。2020年白头叶猴的数量已达1,200多只, 但94%分布于广西崇左白头叶猴国家级自然保护区内相距50 km的岜盆片区和板利片区, 其面积仅占保护区面积的28% (Tang et al., 2024)。当前, 白头叶猴的数量已经上升到1,400多只(范鹏来和周岐海, 未发表数据)。总体而言, 整合基础研究、社区宣传和栖息地恢复等多手段相结合的模式促进了白头叶猴的数量逐渐复壮, 为全球珍稀濒危叶猴的保护提供了中国智慧和方案(Fan et al., 2024)。

黑叶猴是叶猴类中分布纬度最高的种类, 在我国分布于广西、贵州和重庆(王应祥等, 1999; 张荣祖等, 2002)。在20世纪80年代, 黑叶猴在广西主要分布于大新县、龙州县、宁明县等21个县, 是中国最大的黑叶猴野生种群, 数量估计为4,000–5,000只(吴名川, 1983)。但据刘万福和韦振逸(1995)估计, 黑叶猴在广西的数量约为2,200–2,500只。到21世纪初, Li等(2007)在2002–2003年对广西黑叶猴种群调查结果表明, 黑叶猴的数量急剧下降至44群307只。随后, 在严格的保护政策下, 广西黑叶猴的数量有所增长。在2006年和2008年对广西弄岗国家级自然保护区的黑叶猴种群进行调查, 数量从10群66只增加至13群76只(唐华兴等, 2011)。王振兴等(2014)报道了广西崇左白头叶猴国家级自然保护区的黑叶猴数量达到17群88只。广西恩城国家级自然保护区的黑叶猴数量也有明显增加, 从2002年的7群42只增加至2017年的18群100–105只(李文华等, 2019)。但这些调查都只是区域性工作, 近20年来对广西全域的黑叶猴数量未见同步调查和相关报道。在贵州, 20世纪90年代以前黑叶猴广泛分布于贵州的沿河县、兴义县、绥阳县等9个县, 数量约为946–1,094只(李明晶, 1995)。胡刚等(2011)系统总结了2010年以前贵州黑叶猴种群的变化, 数量从20世纪90年代的约109群1,000只增加到约132–137群1,160–1,200只, 主要分布于大沙河国家级自然保护区、麻阳河国家级自然保护区、宽阔水国家级自然保护区、柏箐自然保护区和野钟黑叶猴自然保护区内。2010年以后, 贵州不同区域的黑叶猴种群调查相继开展。牛克锋等(2016)报道了贵州麻阳河国家级自然保护区内黑叶猴的数量为72群554只。姚小刚等(2016)报道了宽阔水国家级自然保护区内黑叶猴数量为29群195只。邓怀庆和周江(2018)报道野钟黑叶猴自然保护区黑叶猴数量为16群119只。唐冬艳等(2025)在2023–2024年对该保护区的黑叶猴进行调查, 报道黑叶猴数量为21群120只和3只孤猴。胡淋正等(2024)报道了大沙河国家级自然保护区内黑叶猴数量为27群166只。唐洪通和张含藻(1994)首次报道重庆金佛山存在约80只黑叶猴。王应祥等(1999)在重庆的秀山县与酉阳县之间也发现了黑叶猴, 数量约为200只, 但他们认为这些地区与贵州东北部沿河县麻阳河国家级自然保护区毗邻, 是否为同一种群仍需进一步确认。苏化龙等(2002)对重庆市武隆县和彭水县交界处的黑叶猴数量的初步调查结果表明, 数量约为40–45只。Han等(2013)对重庆黑叶猴种群现状进行了系统调查和总结, 数量为27群约200只。王霞等(2025)在金佛山国家级自然保护区内共记录到23群180只黑叶猴。

关于其他中国叶猴的分布和数量报道较少。印支灰叶猴在我国分布于云南怒江以东、红河以西、怒江州泸水县以南的广大区域(He et al., 2012)。早期对该物种的数量有着不同的报道结果, 全国强等(1981a, b)的调查结果表明约有15,000只, 而马世来和王应祥(1988)的调查结果则显示有11,500–17,000只。近年来, Ma等(2015)对云南景东无量山地区的

印支灰叶猴调查结果表明有43群约2,000只。2024年, 中国灵长类动物濒危状况评估中估计我国印支灰叶猴的数量在5,000只以上(魏辅文, 2024)。中缅灰叶猴在我国主要分布于云南怒江以西的高黎贡山及周边区域的11个县(Roos et al., 2020)。当前, 我国中缅灰叶猴约有65群共2,500只(魏辅文, 2024)。戴帽叶猴是2017年新确认在我国分布的物种, 仅分布于西藏错那和墨脱(Hu et al., 2017), 目前数量约10群不足500只(魏辅文, 2024)。肖氏乌叶猴在我国仅分布于云南贡山的独龙江河谷。马世来和王应祥(1988)最先报道了其数量, 约为500–600只。2001年原云南省林业厅组织的调查结果表明, 其数量约250只。Cui等(2016)开展的调查结果表明现有约19群250–370只。喜山长尾叶猴在我国仅分布于西藏日喀则市的5个县(胡一鸣等, 2014)。尹秉高和刘务林(1993)开展的调查显示其野外数量约为1,000只。2015年开展的物种专项调查发现其数量有所上升, 约1,300只(魏辅文, 2024)。在过去的几十年间, 我国叶猴的数量经历了显著波动, 在强有力的保护措施下, 当前多数种群都呈现出恢复态势。尽管当前已经基本摸清我国叶猴的分布, 但对大多数叶猴物种缺乏长期系统的种群调查和监测, 调查方法的差异也可能造成数量的统计误差。因此, 我们建议采用科学的方式培训参与叶猴调查的相关人员, 定期系统地开展叶猴数量调查, 从而合理评估我国叶猴的保护成效。

5.2 保护生物学

在严格保护之前, 叶猴数量急剧下降的主要原因是非法盗猎。根据广西崇左大新县相关资料记载, 1976年以前全县每年收购黑叶猴皮张1,000多张, 骨骼100–150 kg (吴名川等, 1987)。非法猎杀白头叶猴和黑叶猴用于食用、药用(如乌猿酒、乌猿结)或其他商业用途加剧了我国叶猴种群数量的快速下降(Huang et al., 2002; Li et al., 2007; 魏辅文, 2024)。

随着我国经济发展和人口增加, 大量的基础建设和农业用地扩张导致白头叶猴和黑叶猴的栖息地严重退化和破碎化, 猴群生活的石山被公路、农田包围形成“孤岛”状态(Huang et al., 2002, 2008a; Li et al., 2007; 管超毅等, 2022)。陈智等(2008)运用3S技术评估了白头叶猴的栖息地景观特征, 发现广西九重山、咘遵和弄官山6片区域内景观斑块面积平均减少了35%, 破碎化指数增加了64%。通过分析白头叶猴的线粒体DNA发现, 现存白头叶猴的种群遗传多样性很低, 单倍型多样性指数为0.570, 核苷酸多样性指数为0.003。崇左种群和扶绥种群展现出不同的单倍型模式, 两个种群间的遗传距离与地理分割距离呈现明显的正相关关系, 表明栖息地破碎化可能正在进一步隔绝不同种群间的基因交流(Wang et al., 2015, 2019; Wang & Yao, 2017)。Liu等(2015)利用已发表的公共数据对白头叶猴和黑叶猴种群遗传结构进行分析, 发现白头叶猴、黑叶猴的亚种群之间都不存在明显的基因交流, 每个物种的亚种群都有独特的单倍型, 建议将其划归为独立保护单元进行管理。研究表明, 每个物种亚种群间的基因流动似乎受到农业用地、放牧草地、高速公路和人类住所的强烈阻碍。公路导致的栖息地破碎化还会严重影响猴群的迁移, 甚至会造成严重交通事故导致白头叶猴死亡(王振兴等, 2019)。

当前, 在合适的地方营建生态廊道已经成为白头叶猴保护的当务之急。Zhang等(2025)通过栖息地模型估算景观对白头叶猴迁移的阻力值, 并结合野外观察获得的白头叶猴不同距离迁移概率, 综合分析天然林斑块对栖息地景观连通性的贡献值, 认为在600 m缓冲区内实施生态恢复可使景观连通性提升13.3%, 这一尺度被确定为最优恢复尺度。基于最小成本路径, 围绕当前白头叶猴栖居的天然林斑块, 制定了详细的栖息地恢复与廊道建设方案。Liu XY等(2025)通过比较30年白头叶猴的生境变化, 识别出约100 km^2的核心生态源地。利用最小累积阻力模型构建白头叶猴的区域生态廊道网络, 并结合电路模型对网络进行评估和优化, 识别出10条重要廊道、51个生态节点和13个生态障碍, 提出在保护关键生态源地的基础上, 加强廊道建设, 建立“踏脚点”来增强片区连通性。栖息地破碎化增加了叶猴对人类活动频繁区域的利用程度, 进而增加环境污染物的暴露风险。Huang等(2025)将个体行为观察嵌入生态毒理学评估, 发现在白头叶猴的觅食活动中, 86.9%是发生在森林–农田交错地带, 基于分钟级摄食速率估算, 猴群日均汞摄入量6.0 μg, 旱季升至8.5 μg, 哺乳期雌性的总汞摄入量较非哺乳期雌性增加了1.5–2.0倍, 他们认为生理状态与季节性资源压力的交互作用可能进一步放大了白头叶猴的脆

弱性。

了解当地社区对野生动物的态度对于制定合理的保护规划和管理决策至关重要, 这可能有助于更好地促进人类与野生动物的共存。贵州麻阳河国家级自然保护区是我国黑叶猴的主要分布区域, 大量当地社区居民与黑叶猴在保护区内和谐共存。问卷调查显示, 对黑叶猴持积极态度的居民主要是由于旅游收益和美学价值, 而黑叶猴盗食庄稼、毁坏房屋则会导致当地居民对黑叶猴保护持负面效应。这些结果为保护区的日常管理和社区发展提供了基础信息(Niu et al., 2019)。

6 我国叶猴未来的研究思考

回顾过去, 我国科学家对于叶猴的调查和研究已经持续四十多年, 在分类、解剖、生态、行为、遗传、进化、保护等方面取得了可喜的成绩。但我们必须清醒地认识到, 现有的认知远未触及叶猴生命世界的全部奥秘。展望未来, 我国叶猴的研究正站在一个崭新的起点上, 我们亟需借助跨学科的视角与前沿技术, 开启一个“多维融合”的研究新纪元。

(1)声音通讯。声音通讯是灵长类的主要通讯方式之一, 在维持群体稳定、吸引配偶、保卫领地、防御天敌等方面发挥着重要作用(Fan et al., 2022)。我国的叶猴栖息环境复杂、社群结构精妙、群体大小多变, 这些社会生态因素都是声音通讯复杂性和通讯信号认知的潜在进化驱动力。然而, 当前仅仅只对白头叶猴、黑叶猴的声音曲目进行了量化, 对白头叶猴长距离叫声功能进行了初步探究(Fan et al., 2022; Xie et al., 2024; 宋雨千等, 2025), 这些有限的数据还不能揭示叶猴的社会生态环境与声音通讯复杂性之间的进化关系, 也阻碍了进一步理解声音通讯信号在叶猴雄性竞争、群体维持、信息传递与认知等方面发挥的作用。

(2)营养生态。叶猴是一类主要以植物的叶子、果实和花为主要食物的灵长类动物。以往的研究发现, 白头叶猴的食物组成甚至高达200种以上, 不同群体的食物组成不同, 甚至同一群体在不同年间的食物差异也很大, 表明白头叶猴具有巨大的觅食弹性(Zhou et al., 2013b; Lu et al., 2021)。白头叶猴如何在人类干扰的环境中维持营养平衡? 随着栖息地恢复, 它们是否会有不同的觅食和营养策略? 尽管我国学者已经对白头叶猴、黑叶猴等物种开展了肠道菌群相关研究, 但这些工作大多集中在对不同性别、年龄的个体以及不同季节间的比较研究, 缺乏与取食食物营养相关联的系统研究工作。另外, 叶猴取食大量树叶, 这些树叶中含有丰富的单宁、粗纤维和次生代谢物等难以消化的物质, 叶猴是否有特殊的生理适应机制应对这样的挑战? 因此, 亟需整合行为观察、营养测定、宏基因组、代谢组和菌群移植等多学科手段理解其特殊食性背后的遗传基础和共生微生物的协同进化机制。

(3)生态系统服务功能。所有的叶猴都是我国一级重点保护野生动物, 是它们各自生态系统中的旗舰物种, 但我们对其在生态系统中发挥的功能仍知之甚少, 目前仅有中山大学的研究团队以印支灰叶猴为研究对象开展了相关探索。研究表明, 印支灰叶猴在云南无量山的中山湿性常绿阔叶林中扮演“种子杀手”的角色, 可能潜在地阻碍一些优势物种的传播(Chen Y et al., 2023)。同时, 它们与同域分布的西黑冠长臂猿(*Nomascus concolor*)存在食物竞争关系(Chen Y et al., 2025)。总体而言, 叶猴在种子传播、维持森林动态平衡中所扮演的角色, 仍是一片亟待深入探索的广阔疆域。另外, 叶猴保护可能促进社区发展, 社区发展带动社会居民认知水平提升最终也可能反哺叶猴保护。探索叶猴保护与社区发展之间的协同关系, 将有助于理解濒危物种保护的社会服务功能。

(4)叶猴对气候变化的响应。我国的叶猴主要分布在西南区域的高山、亚高山森林生态系统和喀斯特石山生态系统中, 这些区域是我国乃至全球的生物多样性热点保护区域。由于喀斯特石山生态系统的脆弱性和独特性, 白头叶猴和黑叶猴如何响应气候变化和人类干扰受到研究人员的关注。研究发现, 气候变化和人类干扰可能会进一步导致这两个物种的分化, 呼吁加强对这两种珍稀濒危石山叶猴的保护(Li et al., 2022)。然而, 当前气候变化已经成为全球共识, 气候变化之下我国叶猴的栖息地将受到什么样的挑战? 生活史特征是否也会随之改变? 政府和科学家应该采取什么样的措施对我国叶猴开展保护行动? 因此, 气候变化之下叶猴的行为适应和保护等一系列的科学问题都值得进一步探索和

思考。

(5)新的种群监测技术。我国的石山叶猴主要分布在广西、贵州和重庆的喀斯特石山森林中, 而森林叶猴主要分布在云南和西藏的高山、亚高山常绿阔叶林或热带季雨林中。这些栖息地的地形复杂, 气候条件多变, 开展周期性的叶猴种群调查与监测挑战极大。长期以来, 我国对叶猴开展的调查主要采用样线法与社区访问法(Ma et al., 2015; Cui et al., 2016; Tang et al., 2024)。这些传统的方法对人力和物力的要求高, 调查周期长, 获得的数据也相对粗放。已有研究发现, 白头叶猴、黑叶猴都具有独特的声音通讯系统, 成年雄性能发出响亮的长距离叫声, 这为叶猴的种群动态监测提供了新的方向(Fan et al., 2022; Xie et al., 2024)。利用人工智能技术已经能够从海量的被动声学录音中快速探测到白头叶猴的声音, 且通过迁移学习在小样本量的黑叶猴叫声中得到应用(Hong et al., 2025)。然而, 由于叶猴叫声的谐波成分较少, 当前个体识别还存在一定挑战, 还需要进一步进行科研攻关。未来, 有望将这些技术用于所有叶猴的种群动态监测。另外, 无人机搭载红外热成像技术已经初步实现对秦岭川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)的识别和监测(He et al., 2020), 为叶猴野外种群监测提供了一种新思路。

ORCID

范鹏来 https://orcid.org/0000-0002-3471-8294
黄乘明 https://orcid.org/0000-0002-2559-4090
周岐海 https://orcid.org/0000-0002-2832-5005

参考文献

Brandon-Jones D (1984) Colobus and leaf monkeys. In: The Encyclopedia of Mammals, Vol. 1 (ed. MacDonald DW), pp. 398–410. Allen & Unwin, London.

Brandon-Jones D, Eudey AA, Geissmann T, Groves CP, Melnick DJ, Morales JC, Shekelle M, Stewart CB (2004) Asian primate classification. International Journal of Primatology, 25, 97–164.

Chen XL, Liu YS, Yi BJ, Zhou QH, Liu RS, Fan PL (2025) Two ways of new bisexual group formation in the white-headed langur. Acta Theriologica Sinica, 45, 485–491. (in Chinese with English abstract) [陈晓露, 刘银树, 易柏君, 周岐海, 刘若爽, 范鹏来 (2025) 白头叶猴两性新群形成的两种方式. 兽类学报, 45, 485–491.]

Chen Y, McConkey KR, Fan PF (2023) Sympatric primate seed dispersers and predators jointly contribute to plant diversity in a subtropical forest. Oecologia, 202, 715–727.

Chen Y, Zhong XK, Fan PF (2025) Fruit choice by two sympatric primate species: Determining nutritional composition using visual and tactile cues. Integrative Zoology, doi: 10.1111/1749-4877.12988.

Chen YQ, Lai Y, Zheng JJ, Liu Z, Nong DP, Liang JP, Li YB, Huang ZH (2023) Seasonal variations in the gut microbiota of white-headed black langur (*Trachypithecus leucocephalus*) in a limestone forest in southwest Guangxi, China. Frontiers in Ecology and Evolution, 11, 1126243.

Chen Z, Huang CM, Zhou QH, Li YB, Feng YX, Dai DL (2008) Spatial temporal changes of habitat of *Trachypithecus leucocephalus*. Acta Ecologica Sinica, 28, 587–594. (in Chinese with English abstract) [陈智, 黄乘明, 周岐海, 李友邦, 冯永新, 戴冬亮 (2008) 白头叶猴(*Trachypithecus leucocephalus*)栖息地景观格局的时空变化. 生态学报, 28, 587–594.]

Cui LW, Li YC, Ma C, Scott MB, Li JF, He XY, Li DH, Sun J, Sun WM, Xiao W (2016) Distribution and conservation status of shortridge's capped langurs *Trachypithecus shortridgei* in China. Oryx, 50, 732–741.

Deng HQ, Hong WQ, Zhou J, Li JX (2023) A preliminary study on home range and daily travel distance of François' langur in a high-altitude area. Primates, 64, 247–259.

Deng HQ, Zhou J (2018) The survey of population size, distribution and sleeping caves of François' langur (*Trachypithecus francoisi*) in Yezhong Nature Reserve. Acta Theriologica Sinica, 38, 420–425. (in Chinese with English abstract) [邓怀庆, 周江 (2018) 贵州野钟保护区黑叶猴种群数量、分布及夜宿洞穴调查. 兽类学报, 38, 420–425.]

Ding B, Li HP, Zhang YP, Liu ZM, Wei Y (2000) Taxonomic status of the white-headed langur (*Trachypithecus francoisi leucocephalus*) inferred from allozyme electrophoresis and random amplified polymorphism DNA (RAPD). Zoological Research, 39, 313–318.

Ding B, Zhang YP, Liu ZM, Wei Y (1999) Preliminary report on classification status of the white-headed langur inferred from random amplified polymorphism DNA. Zoological Research, 20, 1–6. (in Chinese with English abstract) [丁波, 张亚平, 刘自明, 韦毅 (1999) RAPD分析与白头叶猴分类地位探讨. 动物学研究, 20, 1–6.]

Eudey AA (1987) Action Plan for Asian Primate Conservation (1987–1991). IUCN, Gland, Switzerland.

Fan PF, Garber P, Ma C, Ren GP, Liu CM, Chen XY, Yang JX (2015) High dietary diversity supports large group size in Indo-Chinese gray langurs in Wuliangshan, Yunnan, China. American Journal of Primatology, 77, 479–491.

Fan PL, Lawes MJ, Liu RS, Zhou QH (2024) Hope for limestone langurs' conservation. Science, 384, 855.

Fan PL, Li JX, Yang LT, Sun T, Wu SJ, Grueter CC, Huang CM, Zhou QH, Li M (2022) Vocal repertoire of the critically endangered white-headed langur (*Trachypithecus leucocephalus*): Call types, acoustic structures, and related social-ecological contexts. Zoological Research, 43, 875–879.

Geng Y, He JF, Li YC, Guan ZH, He XY, Sun J, Huang ZP, Li YP, Yong F, Xiao W, Cui LW (2020) Preliminary study on dietary selection in shortridge's langurs (*Trachypithecus shortridgei*) from China. Zoological Research, 41, 715–720.

Groves CP (2001) Primate Taxonomy. Smithsonian Institute Press, Washington.

Groves CP (2007) The taxonomic diversity of the Colobinae of Africa. Journal of Anthropological Sciences, 85, 7–34.

Guan CY, Chen Z, Huang CM, Zhou QH (2022) Analysis of fragmentation in landscape pattern for the François' langur's habitats in Guangxi and its influence on population. Acta Ecologica Sinica, 42, 1203–1212. (in Chinese with English abstract) [管超毅, 陈智, 黄乘明, 周岐海 (2022) 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. 生态学报, 42, 1203–1212.]

Han JL (2021) Study on Space Utilization Pattern and Habitat Evaluation of *Trachypithecus francoisi* in Mayanghe Nature Reserve. PhD dissertation, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot. (in Chinese with English abstract) [韩家亮 (2021) 麻阳河自然保护区黑叶猴空间利用模式及生境适宜性评价研究. 博士学位论文, 内蒙古农业大学, 呼和浩特.]

Han JL, Zou QX, Dong BN (2024) Microhabitat selection by François' langur *Trachypithecus francoisi* in Mayanghe National Nature Reserve, China. Endangered Species Research, 55, 83–92.

Han ZX, Hu G, Wu SB, Cao CL, Dong X (2013) A census and status of the endangered François' langur *Trachypithecus francoisi* in Chongqing, China. Oryx, 47, 128–133.

Han ZX, Hu JC (2010) Food selection by François' langur (*Trachypithecus francoisi francoisi*) in the spring at Chongqing Jinfo Mountain National Nature Reserve. Sichuan Journal of Zoology, 29, 857–861, 867. (in Chinese with English abstract) [韩宗先, 胡锦矗 (2010) 重庆金佛山国家级自然保护区黑叶猴春季食物选择. 四川动物, 29, 857–861, 867.]

Han ZX, Wang W, Xie ZG, Ma JL, Chen C (2011) Study on individual behavior of François' langur (*Trachypithecus francoisi*) in the Jinfo Mountain Nature Reserve. Journal of Southwest China Normal University (Natural Science Edition), 36, 102–107. (in Chinese with English abstract) [韩宗先, 王维, 谢樟桂, 马建伦, 陈春 (2011) 金佛山自然保护区黑叶猴个体行为研究. 西南师范大学学报(自然科学版), 36, 102–107.]

He G, Yang HT, Pan RL, Sun YW, Zheng PB, Wang JH, Jin XL, Zhang JJ, Li BG, Guo ST (2020) Using unmanned aerial vehicles with thermal-image acquisition cameras for animal surveys: A case study on the Sichuan snub-nosed monkey in the Qinling Mountains. Integrative Zoology, 15, 79–86.

He K, Hu NQ, Orkin JD, Nyein DT, Ma C, Xiao W, Fan PF, Jiang XL (2012) Molecular phylogeny and divergence time of *Trachypithecus*: With implications for the taxonomy of *T. phayrei*. Zoological Research, 33, 104–110.

He XR, Yang DH (1982) Preliminary studies on the biology of *Presbytis phayrei*. Zoological Research, 3, 349–354. (in Chinese with English abstract) [何晓瑞, 杨德华 (1982) 我国菲氏叶猴生物学的初步研究. 动物学研究, 3, 349–354.]

Hong ZW, Xie YH, He K, Zhou QH, Miu YF, Peng H, Cao Z, Fan PL (2025) Deep audio detection networks from passive acoustic monitoring of a critically endangered primate. Integrative Zoology, doi: 10.1111/1749-4877.70019.

Hu G (2007) Socioecology and Behavioral Flexibility of François' Langur (*Trachypithecus francoisi*) in Mayanghe Nature Reserve, Southwest China. PhD dissertation, The Australian National University, Canberra.

Hu G (2011) Dietary breadth and resource use of François' langur in a seasonal and disturbed habitat. American Journal of Primatology, 73, 1176–1187.

Hu G, Dong X, Luo HZ, Su XW, Li DY, Zhou CQ (2011) The distribution and population dynamics of François' langur over the past two decades in Guizhou, China and threats to its survival. Acta Theriologica Sinica, 31, 306–311. (in Chinese with English abstract) [胡刚, 董鑫, 罗洪章, 苏欣慰, 黎大勇, 周材权 (2011) 过去二十年贵州黑叶猴分布与种群动态及致危因子分析. 兽类学报, 31, 306–311.]

Hu G, Dong X, Zhou CQ, Wei Y (2018) Black Phantoms—The François' Langurs: Their Ecology and Behavior in Southwest China. Science Press, Beijing.

Hu LZ, Gou W, Wang WH, Feng YC, Yang XW, Su HJ (2024) A preliminary field survey on the population and distribution of François' langur in Dashahe National Nature Reserve, Guizhou Province, China. Chinese Journal of Wildlife, 45, 1–7. (in Chinese with English abstract) [胡淋正, 勾伟, 王万海, 冯育才, 杨雄威, 粟海军 (2024) 贵州大沙河国家级自然保护区黑叶猴种群数量与分布. 野生动物学报, 45, 1–7.]

Hu YL, Huang CM, Que TC, Li YB, Zhou QH (2005) Research on allomothering behavior of François' langurs (*Trachypithecus francoisi*) in captivity. Acta Theriologica Sinica, 25, 237–241. (in Chinese with English abstract) [胡艳玲, 黄乘明, 阙腾程, 李友邦, 周岐海 (2005) 笼养黑叶猴拟母亲行为的观察. 兽类学报, 25, 237–241.]

Hu YL, Que TC, Huang CM, Lai YM, Liu DR, Li HH (2004) The classification status of *Presbytis leucocephalus*. Chinese Journal of Zoology, 39(4), 109–111. (in Chinese with English abstract) [胡艳玲, 阙腾程, 黄乘明, 赖月梅, 刘大荣, 李汉华 (2004) 关于白头叶猴分类地位的探讨. 动物学杂志, 39(4), 109–111.]

Hu YM, Yao ZJ, Huang ZW, Tian Y, Li HB, Pu Q, Yang DD, Hu HJ (2014) Mammalian fauna and its vertical changes in Mt. Qomolangma National Nature Reserve. Acta Theriologica Sinica, 34, 28–37. (in Chinese with English abstract) [胡一鸣, 姚志军, 黄志文, 田园, 李海滨, 普琼, 杨道德, 胡慧建 (2014) 西藏珠穆朗玛峰国家级自然保护区哺乳动物区系及其垂直变化. 兽类学报, 34, 28–37.]

Hu YM, Zhou ZX, Huang ZW, Li M, Jiang ZG, Wu JP, Liu WL, Jin K, Hu HJ (2017) A new record of the capped langur (*Trachypithecus pileatus*) in China. Zoological Research, 38, 203–205.

Huang CM (2000) The White-headed Langur in China. Guangxi Normal University Press, Guilin. (in Chinese) [黄乘明 (2000) 中国的白头叶猴. 广西师范大学出版社, 桂林.]

Huang CM, Li YB, Zhou QH, Feng YX, Chen Z, Yu H, Wu ZJ (2008a) Karst habitat fragmentation and conservation of the white-headed langur (*Trachypithecus leucocephalus*) in China. Primate Conservation, 23, 133–139.

Huang CM, Wei FW, Li M, Li YB, Sun RY (2003) Sleeping cave selection, activity pattern and time budget of white-headed langurs. International Journal of Primatology, 24, 813–824.

Huang CM, Wei FW, Li M, Quan GQ, Li HH (2002) Current status and conservation of white-headed langur (*Trachypithecus leucocephalus*) in China. Biological Conservation, 104, 221–225.

Huang CM, Wu H, Zhou QH, Li YB, Cai XW (2008b) Feeding strategy of François' langur and white-headed langur at Fusui, China. American Journal of Primatology, 70, 320–326.

Huang CM, Zhou QH, Li YB (2018) Behavioral Ecology and Conservation Biology of the François' Langur. Shanghai Science and Technology Press, Shanghai. (in Chinese) [黄乘明, 周岐海, 李友邦 (2018) 黑叶猴的行为生态与保护生物学. 上海科学技术出版社, 上海.]

Huang R, Chen HL, Guo QY, Lu MJ, Wu SJ, Nong DP, Li C, Ma YJ, Zhou QH (2025) Seasonal mercury in an endangered primate from fragmented karst forest: Does behavioral observation advance ecotoxicological risk assessment? Journal of Hazardous Materials, 499, 140162.

Huang ZH, Huang CM, Zhou QH, Wei H, Meng YJ (2010) Diet and the seasonal changes of the François' langur (*Trachypithecus francoisi*). Acta Ecologica Sinica, 30, 5501–5508. (in Chinese with English abstract) [黄中豪, 黄乘明, 周岐海, 韦华, 蒙渊君 (2010) 黑叶猴食物组成及其季节性变化. 生态学报, 30, 5501–5508.]

Huang ZH, Yuan PS, Huang HL, Tang XP, Xu WJ, Huang CM, Zhou QH (2017) Effect of habitat fragmentation on ranging behavior of white-headed langurs in limestone forests in southwest China. Primates, 58, 423–434.

Huang ZH, Zhou QH, Huang CM, Meng YJ, Wei H (2011) Home range and daily ranging distance of François' langur (*Trachypithecus francoisi*) in Nonggang Nature Reserve, Guangxi, China. Acta Theriologica Sinica, 31, 46–54. (in Chinese with English abstract) [黄中豪, 周岐海, 黄乘明, 蒙渊君, 韦华 (2011) 广西弄岗黑叶猴的家域和日漫游距离. 兽类学报, 31, 46–54.]

Jin T, Wang DZ, Pan WS, Yao M (2015) Nonmaternal infant handling in wild white-headed langurs (*Trachypithecus leucocephalus*). International Journal of Primatology, 36, 269–287.

Jin T, Wang DZ, Zhao Q, Yin LJ, Qin DG, Ran WZ, Pan WS (2009a) Social organization of white-headed langurs (*Trachypithecus leucocephalus*) in the Nongguan karst hills, Guangxi, China. American Journal of Primatology, 71, 206–213.

Jin T, Wang DZ, Zhao Q, Yin LJ, Qin DG, Ran WZ, Pan WS (2009b) Reproductive parameters of wild *Trachypithecus leucocephalus*: Seasonality, infant mortality and interbirth interval. American Journal of Primatology, 71, 558–566.

Lai Y, Chen YQ, Zheng JJ, Liu Z, Nong DP, Liang JP, Li YB, Huang ZH (2023) Gut microbiota of white-headed black langurs (*Trachypithecus leucocephalus*) in response to habitat fragmentation. Frontiers in Microbiology, 14, 1126257.

Li DY, Yuan PS, Krzton A, Huang CM, Zhou QH (2016) Dietary adaptation of white-headed langurs in a fragmented limestone habitat. Mammalia, 80, 153–162.

Li DY, Zhou QH, Tang XP, Huang HL, Huang CM (2011) Sleeping site use of the white-headed langur *Trachypithecus leucocephalus*: The role of predation risk, territorial defense, and proximity to feeding sites. Current Zoology, 57, 260–268.

Li JX, Zhou YM, Huang CM, Fan PL, Zhou QH (2024) Effects of month age and sex on mother–infant relationship in white-headed langurs (*Trachypithecus leucocephalus*). Acta Theriologica Sinica, 44, 58–64. (in Chinese with English abstract) [李家兴, 周颖铭, 黄乘明, 范鹏来, 周岐海 (2024) 白头叶猴婴猴月龄和性别对母婴关系的影响. 兽类学报, 44, 58–64.]

Li MJ (1995) Ecological study of the Tonkin langur (*Presbytis francoisi*). In: Primate Research and Conservation (eds Xia WP, Zhang RZ), pp. 226–231. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [李明晶 (1995) 贵州黑叶猴生态研究. 见: 灵长类研究与保护(夏武平, 张荣祖主编), 226–231页. 中国林业出版社, 北京.]

Li SQ, Li DY, Huang ZH, Li YB, Huang CM, Zhou QH (2016) Geographic variation in diet composition of François' langurs (*Trachypithecus francoisi*). Acta Theriologica Sinica, 36, 46–55. (in Chinese with English abstract) [李生强, 黎大勇, 黄中豪, 李友邦, 黄乘明, 周岐海 (2016) 黑叶猴食物组成的地域性差异比较. 兽类学报, 36, 46–55.]

Li W, Guo AW, Wang B, Wu AK, Liu N, Hu G (2010) Nutritional contents of winter food and its influences on food choice of François' langur at Mayanghe Nature Reserve. Acta Theriologica Sinica, 30, 151–156. (in Chinese with English abstract) [李雯, 郭爱伟, 王彬, 吴安康, 刘宁, 胡刚 (2010) 冬季麻阳河黑叶猴的食物营养组分及其对食物选择的影响. 兽类学报, 30, 151–156.]

Li WH, Song QC, Huang R, Zhao JX, Li YB, Zhou QH (2019) Current status and conservation of François' langurs

(*Trachypithecus francoisi*) in Encheng National Nature Reserve in Guangxi, China. Acta Theriologica Sinica, 39, 623–629. (in Chinese with English abstract) [李文华, 宋晴川, 黄蓉, 赵家新, 李友邦, 周岐海 (2019) 广西恩城保护区黑叶猴种群数量和保护现状. 兽类学报, 39, 623–629.]

Li XR, Ru DF, Garber PA, Zhou QH, Li M, Zhao XM (2022) Climate change and human activities promoted speciation of two endangered langurs (François' langur and white-headed langur). Global Ecology and Conservation, 38, e02185.

Li YB, Ding P, Huang CM, Jiang PP, Wood C (2009) Dietary response of a group of François' langur *Trachypithecus francoisi* in a fragmented habitat in the county of Fusui, China: Implications for conservation. Wildlife Biology, 15, 137–146.

Li YB, Huang CM, Ding P, Tang Z, Wood C (2007) Dramatic decline of François' langur *Trachypithecus francoisi* in Guangxi Province, China. Oryx, 41, 38–43.

Li ZX, Ma SL (1980) A revision of the white-headed langur. Acta Zootaxonomica Sinica, 5, 440–442. (in Chinese with English abstract) [李致祥, 马世来 (1980) 白头叶猴的分类订正. 动物分类学报, 5, 440–442.]

Li ZY (2000) The Socioecology of White-Headed Langurs, *Presbytis leucocephalus*, and Its Implications for Their Conservation. PhD dissertation, The University of Edinburgh, Edinburgh.

Li ZY, Rogers ME (2004) Social organization of white-headed langurs *Trachypithecus leucocephalus* in Fusui, China. Folia Primatologica, 75, 97–100.

Li ZY, Rogers ME (2005a) Are limestone hills a refuge or essential habitat for white-headed langurs in Fusui, China? International Journal of Primatology, 26, 437–452.

Li ZY, Rogers ME (2005b) Habitat quality and range use of white-headed langurs in Fusui, China. Folia Primatologica, 76, 185–195.

Li ZY, Rogers ME (2006) Food items consumed by white-headed langurs in Fusui, China. International Journal of Primatology, 27, 1551–1567.

Li ZY, Wei Y, Rogers E (2003) Food choice of white-headed langurs in Fusui, China. International Journal of Primatology, 24, 1189–1205.

Liedigk R, Thinh VN, Nadler T, Walter L, Roos C (2009) Evolutionary history and phylogenetic position of the Indo-Chinese grey langur (*Trachypithecus crepusculus*). Vietnam Journal of Primatology, 3, 1–8.

Liu FY, Li YB, Zhang KC, Liang JP, Nong DP, Huang ZH (2022) Habitat use of the white-headed langurs in limestone forest of Southwest Guangxi, China: Seasonality and group size effects. Ecology and Evolution, 12, e9068.

Liu HY, Li YH, Liang JP, Nong DP, Li YB, Huang ZH (2023) Evaluation of gut microbiota stability and flexibility as a response to seasonal variation in the wild François' langurs (*Trachypithecus francoisi*) in limestone forest. Microbiology Spectrum, 11, 05091-22.

Liu J, Bhumpakphan N (2020) Comparison of activity budgets, diet, and habitat utilization between provisioned and wild groups of the François' langur (*Trachypithecus francoisi*) in Mayanghe National Nature Reserve, China. Folia Primatologica, 91, 15–30.

Liu JY, Zou QX, Li DY, Wang T, Han JL (2025) Gut bacterial and fungal communities of François' langur (*Trachypithecus francoisi*) changed coordinate to different seasons. Frontiers in Microbiology, 16, 1547955.

Liu L, Li ZG, Deng HQ, Zhou J (2008) A report of crossbreeding offspring reproductively case of the captivity black-leafed monkey and white-headed leaf monkey (*Trachypithecus francoisi*). Sichuan Journal of Zoology, 27, 496. (in Chinese) [刘璐, 李志刚, 邓怀庆, 周江 (2008) 笼养黑叶猴与白头叶猴杂交后代可育一例. 四川动物, 27, 496.]

Liu RS, Huang R, Huang HL, Tang XP, Huang CM, Fan PL, Zhou QH (2025) Comparative behavioral ecology of all-male and bisexual groups of white-headed langurs in fragmented limestone habitats. American Journal of Biological Anthropology, 186, e70021.

Liu WF, Wei ZY (1995) Present status and protection of primate resources in Guangxi, China. In: Primate Research and Conservation (eds Xia WP, Zhang RZ), pp. 123–132. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [刘万福, 韦振逸 (1995) 广西灵长类资源与保护. 见: 灵长类研究与保护(夏武平, 张荣祖主编), 123–132页. 中国林业出版社, 北京.]

Liu XJ, Wu Q, Huang ZH, Huang CM, Zhou QH (2016) Nutritional content of dry season foods and its influences on food choice of François' langur at Nonggang. Acta Theriologica Sinica, 36, 241–247. (in Chinese with English abstract) [刘秀菊, 吴茜, 黄中豪, 黄乘明, 周岐海 (2016) 弄岗黑叶猴旱季食物营养组分及其对食物选择的影响. 兽类学报, 36, 241–247.]

Liu XY, Guan CY, Fan PL, Huang CM, Zhang MX, Zhou QH (2025) Construction and optimization of habitat ecological network of the white-headed langur (*Trachypithecus leucocephalus*) under landscape dynamics. American Journal of Primatology, 87, e70097.

Liu YC, Guo QY, Lu MJ, Wu SJ, Nong DP, Huang CM, Fan PL, Zhou QH (2025) Feeding on human-planted eucalyptus by the white-headed langur (*Trachypithecus leucocephalus*) in the wild and its nutritional analysis. Acta Theriologica Sinica, 45, 119–127. (in Chinese with English abstract) [刘彦辰, 郭秋艳, 陆媚静, 吴世军, 农登攀, 黄乘明, 范鹏来, 周岐海 (2025) 白头叶猴对人工栽培桉树的取食及营养分析. 兽类学报, 45, 119–127.]

Liu ZJ, Liu GJ, Roos C, Wang ZM, Xiang ZF, Zhu PF, Wang BS, Ren BP, Shi FL, Pan HJ, Li M (2015) Implications of genetics and current protected areas for conservation of 5 endangered primates in China. Conservation Biology, 29,

1508–1517.

Liu ZJ, Wang BS, Nadler T, Liu GJ, Sun T, Huang CM, Zhou QH, Zhou J, Que TC, Wang ZM, Roos C, Li M (2013) Relatively recent evolution of pelage coloration in Colobinae: Phylogeny and phylogeography of three closely related langur species. PLoS ONE, 8, e61659.

Liu ZJ, Zhang LY, Yan ZZ, Ren ZJ, Han FM, Tan XX, Xiang ZY, Dong F, Yang ZM, Liu GJ, Wang ZM, Zhang JL, Que TC, Tang CH, Li YF, Wang S, Wu JY, Li LG, Huang CM, Roos C, Li M (2020) Genomic mechanisms of physiological and morphological adaptations of limestone langurs to karst habitats. Molecular Biology and Evolution, 37, 952–968.

Liu ZJ, Zhang XF, Wang PP, Hong MH, Yan XC, Qi XQ, Zhao Q, Chen ZH, Nie HJ, Li H, Li ZW, Zhang LY, Qi JW, He CL, Van Truong N, Le MD, Nadler T, Imai H, Roos C, Li M (2025) Living on the rocks: Genomic analysis of limestone langurs provides novel insights into the adaptive evolution in extreme karst environments. Genomics, Proteomics & Bioinformatics, 23, qzaf007.

Lu LR, Li ZY (1991) On the taxonomy of the *Presbytis francoisi leucocephalus*—Discuss with Ma Shilai. Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition), 9(2), 67–70. (in Chinese with English abstract) [卢立仁, 李兆元 (1991) 论白头叶猴的分类——兼与马世来商榷. 广西师范大学学报(自然科学版), 9(2), 67–70.]

Lu R, Yang YF, Fan LL, Fan PF, Ma C (2024) Effects of vegetation structure of arbor layer on overnight habitat selection of *Trachypithecus crepusculus*. Chinese Journal of Wildlife, 45, 461–471. (in Chinese with English abstract) [陆瑞, 杨云飞, 范琳琳, 范朋飞, 马驰 (2024) 乔木层植被结构对印支灰叶猴夜宿地选择的影响. 野生动物学报, 45, 461–471.]

Lu SY, Chen T, Huang ZH, Li YB, Lu CH (2021) Interannual variation in food choice of white-headed langur inhabiting limestone forests in Fusui, southwest Guangxi, China. Ecology and Evolution, 11, 9349–9360.

Lu SY, Lin NX, Huang AS, Tong DW, Liang YY, Li YB, Lu CH (2024) Feeding postures and substrate use of François' langurs (*Trachypithecus francoisi*) in the limestone forest of southwest China. Animals, 14, 565.

Ma C, Fan PF (2020) Effect of substrate type on langur positional repertoire. Global Ecology and Conservation, 22, e00956.

Ma C, Fan PF, Zhang ZY, Li JH, Shi XC, Xiao W (2017) Diet and feeding behavior of a group of 42 Phayre's langurs in a seasonal habitat in Mt. Gaoligong, Yunnan, China. American Journal of Primatology, 79, e22695.

Ma C, Luo ZH, Liu CM, Orkin JD, Xiao W, Fan PF (2015) Population and conservation status of Indochinese gray langurs (*Trachypithecus crepusculus*) in the Wuliang Mountains, Jingdong, Yunnan, China. International Journal of Primatology, 36, 749–763.

Ma C, Xiong WG, Yang L, Zhang L, Tomlin PR, Chen W, Fan PF (2020) Living in forests: Strata use by Indo-Chinese gray langurs (*Trachypithecus crepusculus*) and the effect of forest cover on *Trachypithecus* terrestriality. Zoological Research, 41, 373–380.

Ma CF, Wang J, Fan PL, Wu AK, Zou QX, Yang ZH, Zhang P, Huang CM, Zhou QH (2025) Direct evidence of infanticide in wild François' langurs (*Trachypithecus francoisi*) living in limestone habitats. International Journal of Primatology, 46, 316–320.

Ma SL, Wang YX (1988) The recent distribution, status and conservation of primates in China. Acta Theriologica Sinica, 8, 250–260. (in Chinese with English abstract) [马世来, 王应祥 (1988) 中国现代灵长类的分布、现状与保护. 兽类学报, 8, 250–260.]

Ma SL, Wang YX, Poirier FE (1989) Taxonomy and distribution of the François' langur (*Presbytis francoisi*). Primates, 30, 233–240.

Niu KF, Liu W, Xiao Z, Wu AK, Yang TY, Riondato I, Ellwanger AL, Ang AD, Giamba M, Yang YQ, Giacoma C (2019) Exploring local perceptions of and attitudes toward endangered François' langurs (*Trachypithecus francoisi*) in a human-modified habitat. International Journal of Primatology, 40, 331–355.

Niu KF, Xiao Z, Wang B, Yang D, Tan CL, Zhang P, Yan XG, Wang H, Yu B, Yang TY, Pan JD, Cui DY, Zou QX, Wu AK, Wei LM, Zou H, Gamba M, Giacoma C (2016) Population estimates and distribution of François' langur (*Trachypithecus francoisi*) in Mayanghe National Nature Reserve, China. Chinese Journal of Zoology, 51, 925–938. (in Chinese with English abstract) [牛克锋, 肖志, 王彬, 杨德, Chia L Tan, 张鹏, 颜修刚, 王华, 余波, 杨天友, 攀均德, 崔多英, 邹启先, 吴安康, 魏鲁明, 邹浩, Marco Gamba, Cristina Giacoma (2016) 中国麻阳河国家级自然保护区黑叶猴种群数量估计与分布. 动物学杂志, 51, 925–938.]

Pan RL, Ma SL, Wang H, Ma YY (1988a) Alveolar archs in the Phayre's and François' leaf monkeys. Zoological Research, 9, 183–191. (in Chinese with English abstract) [潘汝亮, 马世来, 王红, 马原野 (1988a) 菲氏叶猴和黑叶猴的齿弓. 动物学研究, 9, 183–191.]

Pan RL, Peng YZ, Ye ZZ (1989) Body proportion of François' leaf monkey. Acta Theriologica Sinica, 9, 247–253. (in Chinese with English abstract) [潘汝亮, 彭燕章, 叶智彰 (1989) 黑叶猴外形整体结构的研究. 兽类学报, 9, 247–253.]

Pan RL, Peng YZ, Ye ZZ, Wang H (1988b) The mandibules of Phayre's and François' leaf monkeys. Zoological Research, 9, 385–393. (in Chinese with English abstract) [潘汝亮, 彭燕章, 叶智彰, 王红 (1988b) 菲氏叶猴与黑叶猴的下颌骨. 动物学研究, 9, 385–393.]

Pan RL, Peng YZ, Ye ZZ, Wang H (1992a) Cranial morphological comparison between François' and Phayre's leaf monkeys. Acta Anthropologica Sinica, 11, 52–59. (in

Chinese with English abstract) [潘汝亮, 彭燕章, 叶智彰, 王红 (1992a) 黑叶猴和菲氏叶猴颅骨的比较研究. 人类学学报, 11, 52–59.]

Pan RL, Peng YZ, Ye ZZ, Wang H (1992b) Cephalofacial morphological comparison between *Presbytis phayrei* and *P. francoisi* with Cartesian coordinate data. Acta Zoologica Sinica, 38, 128–135. (in Chinese with English abstract) [潘汝亮, 彭燕章, 叶智彰, 王红 (1992b) 用笛卡儿座标对菲氏叶猴和黑叶猴颅骨的比较形态研究. 动物学报, 38, 128–135.]

Pan RL, Ye ZZ, Peng YZ (1991) Extensor and flexor muscles of the thigh in the François' leaf monkey. Acta Anatomica Sinica, 22, 1–6. (in Chinese with English abstract) [潘汝亮, 叶智彰, 彭燕章 (1991) 黑叶猴的大腿伸肌和屈肌. 解剖学报, 22, 1–6.]

Pan WS (2016) The Natural History of White-headed Langurs. Peking University Press, Beijing. (in Chinese) [潘文石 (2016) 白头叶猴自然史. 北京大学出版社, 北京.]

Pan WS (2021) The Population Ecology of White-headed Langurs. Peking University Press, Beijing.

Pan WS, Gu TL, Pan Y, Feng CG, Long Y, Zhao Y, Meng H, Liang ZH, Yao M (2014) Birth intervention and non-maternal infant-handling during parturition in a nonhuman primate. Primates, 55, 483–488.

Peng YZ, Pan RL, Ye ZZ, Wang H (1989) Comparative research of the craniofacial morphology between Phayre's leaf monkey and François' leaf monkey. Acta Theriologica Sinica, 9, 34–40. (in Chinese with English abstract) [彭燕章, 潘汝亮, 叶智彰, 王红 (1989) 菲氏叶猴与黑叶猴面颅形态的比较研究. 兽类学报, 9, 34–40.]

Peng YZ, Pan RL, Yu FH (1994) Comparative study on skulls of genus *Presbytis*. Acta Anthropologica Sinica, 13, 171–180. (in Chinese with English abstract) [彭燕章, 潘汝亮, 俞发宏 (1994) 亚洲叶猴属(*Presbytis*)的颅骨研究. 人类学学报, 13, 171–180.]

Qi XG, Wu JW, Zhao L, Wang L, Guang XM, Garber PA, Opie C, Yuan Y, Diao RJ, Li G, Wang K, Pan RL, Ji WH, Sun HL, Huang ZP, Xu CZ, Witarto AB, Jia R, Zhang C, Deng C, Qiu Q, Zhang GJ, Grueter CC, Wu DD, Li BG (2023) Adaptations to a cold climate promoted social evolution in Asian Colobine primates. Science, 380, eabl8621.

Quan GQ, Wang S, Zhang RZ (1981a) Taxonomy and distribution of primates in China. Wildlife, (3), 7–14. (in Chinese) [全国强, 汪松, 张荣祖 (1981a) 我国灵长类动物的分类与分布. 野生动物, (3), 7–14.]

Quan GQ, Wang S, Zhang RZ (1981b) On the recent status and conservation of primates in China. Acta Theriologica Sinica, 1, 99–104. (in Chinese with English abstract) [全国强, 汪松, 张荣祖 (1981b) 我国灵长类的现状与保护. 兽类学报, 1, 99–104.]

Que TC, Hu YL, Zhang CC, Huang CM, Meng XJ (2007) Observations on the hybrid of *Trachypithecus leucocephalus* and *T. francoisi* and its offspring. Zoological Research, 28, 225–230. (in Chinese with English abstract) [阙腾程, 胡艳玲, 张才昌, 黄乘明, 孟秀菊 (2007) 杂交白头叶猴F1代及其后代性状和行为跟踪观察. 动物学研究, 28, 225–230.]

Que TC, Wang HF, Yang WF, Wu JB, Hou CY, Pei SR, Wu QY, Li LM, Wei SL, Xie X, Huang HL, Chen PY, Huang YM, Wu AQ, He MH, Nong DP, Wei X, Wu JY, Nong R, Huang N, Zhou QN, Lin YW, Lu TX, Wei YJ, Li SS, Yao JL, Zhong YL, Qin HY, Tan LH, Li YJ, Li WD, Liu T, Liu SY, Yu YY, Qiu H, Jiang YH, Li YC, Liu ZJ, Huang CM, Hu YL (2021) The reference genome and transcriptome of the limestone langur, *Trachypithecus leucocephalus*, reveal expansion of genes related to alkali tolerance. BMC Biology, 19, 67.

Roos C, Helgen KM, Portela Miguez R, May Lay Thant N, Lwin N, Ko Lin A, Lin A, Mar Yi K, Soe P, Mar Hein Z, Nyein Nyein Myint M, Ahmed T, Chetry D, Urh M, Veatch EG, Duncan N, Kamminga P, Chua MAH, Yao L, Matauschek C, Meyer D, Liu ZJ, Li M, Nadler T, Fan PF, Khac Quyet L, Hofreiter M, Zinner D, Momberg F (2020) Mitogenomic phylogeny of the Asian Colobine genus *Trachypithecus* with special focus on *Trachypithecus phayrei* (Blyth, 1847) and description of a new species. Zoological Research, 41, 656–669.

Shen LT, Li HH (1982) White-headed langur in Guangxi. Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition), 1, 27–32, 46. (in Chinese) [申兰田, 李汉华 (1982) 广西的白头叶猴. 广西师范大学学报(自然科学版), 1, 27–32, 46.]

Song YQ, Yi BJ, Tao MJ, Nong DP, Zhou QH, Fan PL (2025) The long-distance calling of white-headed langurs (*Trachypithecus leucocephalus*) serves a defensive function for their sleeping sites. Acta Theriologica Sinica, 45, 820–830. (in Chinese with English abstract) [宋雨千, 易柏君, 陶梅洁, 农登攀, 周岐海, 范鹏来 (2025) 白头叶猴的长距离鸣叫具有防御过夜地的功能. 兽类学报, 45, 820–830.]

Su HL, Lin YH, Ma Q, Zhao HD, Wu DM, Xu ZQ, Deng HL (2002) Preliminary survey on population of François' langur (*Trachypithecus francoisi*) in Wulong County and Pengshui County. Acta Theriologica Sinica, 22, 169–178. (in Chinese with English abstract) [苏化龙, 林英华, 马强, 赵怀东, 吴登明, 胥执清, 邓合黎 (2002) 重庆市武隆县和彭水县交界处白颊黑叶猴种群初步调查. 兽类学报, 22, 169–178.]

Sun T, Wang BS, Liu ZJ, Huang CM, Zhou QH, Li M (2010a) Isolation and characterization of 10 microsatellite loci for white-headed langur (*Trachypithecus leucocephalus*). Conservation Genetics Resources, 2, 97–99.

Sun T, Wang BS, Liu ZJ, Que TC, Huang CM, Zhou QH, Li M (2010b) Identification and characterization of microsatellite markers via cross-species amplification from François' langur (*Trachypithecus francoisi*). Acta Theriologica Sinica,

30, 351–353.

Sun Y, Yu YZ, Wu AK, Zhang C, Liu X, Qian CJ, Li JF, Ran JC (2023) The composition and function of the gut microbiota of François' langurs (*Trachypithecus francoisi*) depend on the environment and diet. Frontiers in Microbiology, 14, 1269492.

Tan BJ (1957) Rare catches by Chinese animal collectors. Zoo Life, 12, 61–63.

Tang DY, Zhou Y, Yang GM, He MF, Wei ZH, Su HJ, Diao YX (2025) Study on the population size and sleeping site selection strategy of *Trachypithecus francoisi* in the Yezhong François' Langur Nature Reserve, Guizhou. Sichuan Journal of Zoology, 44, 361–372. (in Chinese with English abstract) [唐冬艳, 周源, 杨光美, 何曼芳, 魏忠海, 粟海军, 刁奕欣 (2025) 贵州野钟黑叶猴自然保护区黑叶猴种群数量及其夜宿地选择策略研究. 四川动物, 44, 361–372.]

Tang HT, Zhang HZ (1994) The survey on population and ecology of *Presbytis francoisi*. Sichuan Forestry Science and Technology, 15(4), 48–50. (in Chinese) [唐洪通, 张含藻 (1994) 白颊黑叶猴资源及生态调查. 四川林业科技, 15(4), 48–50.]

Tang HX, Chen TB, Liu SY, Nong DP, Meng YJ, Lu MX (2011) The population dynamics of François' langur *Trachypithecus francoisi* in Nonggang Nature Reserve, Guangxi, China. Sichuan Journal of Zoology, 30, 136–140. (in Chinese with English abstract) [唐华兴, 陈天波, 刘晟源, 农登攀, 蒙渊君, 陆茂新 (2011) 广西弄岗自然保护区黑叶猴的种群动态. 四川动物, 30, 136–140.]

Tang HX, Huang HL, Wang ZX, Wu JB, Wang AL, Nong DP, Garber PA, Zhou QH, Huang CM (2024) Population dynamics and conservation status of the white-headed langur in the Chongzuo forest fragments, Guangxi, China. Oryx, 58, 179–182.

Wang DZ, Ran WZ, Jin T, Pan WS (2005) Population census of the white-headed langur (*Trachypithecus leucocephalus*) at Longrui Karst Hills, Guangxi, China. Primates, 46, 219–222.

Wang SL (2008) Home Range and Habitat Characteristics of François' Langur (*Trachypithecus francoisi*) in Mayanghe National Nature Reserve. PhD dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [王双玲 (2008) 贵州麻阳河自然保护区黑叶猴家域和生境特征研究. 博士学位论文, 北京林业大学, 北京.]

Wang SL, Luo Y, Cui GF (2011) Sleeping site selection of François' langur (*Trachypithecus francoisi*) in two habitats in Mayanghe National Nature Reserve, Guizhou, China. Primates, 52, 51–60.

Wang WR, Qiao Y, Pan WS, Yao M (2015) Low genetic diversity and strong geographical structure of the critically endangered white-headed langur (*Trachypithecus leucocephalus*) inferred from mitochondrial DNA control region sequences. PLoS ONE, 10, e0129782.

Wang WR, Yao M (2017) Fine-scale genetic structure analyses reveal dispersal patterns in a critically endangered primate, *Trachypithecus leucocephalus*. American Journal of Primatology, 79, e22635.

Wang WR, Zheng YT, Zhao JD, Yao M (2019) Low genetic diversity in a critically endangered primate: Shallow evolutionary history or recent population bottleneck? BMC Evolutionary Biology, 19, 134.

Wang X, Chen Y, Zheng HF, Zhong W, Chen LX, Sun YW (2025) Population size, distribution and gut bacterial composition of *Trachypithecus francoisi* in Jinfo Mountain National Nature Reserve. Acta Theriologica Sinica, 45, 324–332. (in Chinese with English abstract) [王霞, 陈雨, 郑海峰, 钟伟, 陈丽霞, 孙雅望 (2025) 金佛山国家级自然保护区黑叶猴种群数量分布与肠道微生物组成. 兽类学报, 45, 324–332.]

Wang XP, Zhang YP, Yu L (2013) A summary of phylogenetic research on Colobinae. Chinese Science Bulletin, 58, 1465–1472. (in Chinese) [王晓萍, 张亚平, 于黎 (2013) 疣猴亚科(Colobinae)系统发育研究概述. 科学通报, 58, 1465–1472.]

Wang XY, Li H, Yang YM, Wu ZJ, Wang ZX, Li DY, Xia WC, Zou SZ, Liu YJ, Wang F (2024) Geographic and environmental impacts on gut microbiome in Himalayan langurs (*Semnopithecus schistaceus*) and Xizang macaques (*Macaca mulatta vestita*). Frontiers in Microbiology, 15, 1452101.

Wang YX, Jiang XL, Feng Q (1999) Taxonomy, status and conservation of the leaf monkeys in China. Zoological Research, 20, 306–315. (in Chinese with English abstract) [王应祥, 蒋学龙, 冯庆 (1999) 中国叶猴类的分类、现状与保护. 动物学研究, 20, 306–315.]

Wang ZX, Wang AL, Huang HL, Meng YN, Liang JP, Nong DP, Jiang YH, Li YB (2014) Distribution and population number of *Trachypithecus francoisi* in Chongzuo White-headed Langur Nature Reserve and adjacent area, Guangxi. Sichuan Journal of Zoology, 33, 487–492. (in Chinese with English abstract) [王振兴, 王爱龙, 黄恒连, 蒙育宁, 梁霁鹏, 农登攀, 蒋迎红, 李友邦 (2014) 广西崇左白头叶猴国家级自然保护区及周边区域黑叶猴种群数量与分布. 四川动物, 33, 487–492.]

Wang ZX, Wei X, Zhou QH, Huang CM, Huang HL, Wu JB, Nong DP, Li YT (2019) The influence of road barrier on *Trachypithecus leucocephalus* migration. Journal of West China Forestry Science, 48(6), 41–47. (in Chinese with English abstract) [王振兴, 韦晓, 周岐海, 黄乘明, 黄恒连, 吴坚宝, 农登攀, 李云涛 (2019) 公路阻隔对白头叶猴迁移的影响. 西部林业科学, 48(6), 41–47.]

Wei FW (2024) The Evaluation Report on the Survival Status of Threatened Species of Wild Fauna and Flora in China (Vol. 1). Science Press, Beijing. (in Chinese) [魏辅文 (2024) 中国濒危野生动植物种生存状况评估报告(第一辑). 科学出版社, 北京.]

Wu AK, Luo Y, Wang SL, Chen ZR, Wang B (2006) Preliminary study on breeding periodicity of wild François' langurs (*Trachypithecus francoisi*) in Mayanghe Nature Reserve, Guizhou. Acta Theriologica Sinica, 26, 303–306. (in Chinese with English abstract) [吴安康, 罗杨, 王双玲, 陈正仁, 王彬 (2006) 贵州麻阳河自然保护区黑叶猴繁殖周期的初步研究. 兽类学报, 26, 303–306.]

Wu MC (1983) On the distribution and number estimation of primates in Guangxi Province. Acta Theriologica Sinica, 3, 16. (in Chinese) [吴名川 (1983) 广西灵长类动物的种类分布及数量估计. 兽类学报, 3, 16.]

Wu MC, Wei ZY, He NL (1987) The distribution and ecology of François' langurs in Guangxi. Wildlife, (4), 12–13, 19. (in Chinese) [吴名川, 韦振逸, 何农林 (1987) 黑叶猴在广西的分布及生态. 野生动物, (4), 12–13, 19.]

Wu Q, Huang ZH, Yuan PS, Deng FY, Zhou QH (2011) Water content of the food and its influence on food choice of François' langur at Nonggang, Guangxi, China. Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition), 29, 117–121. (in Chinese with English abstract) [吴茜, 黄中豪, 袁培松, 邓凤云, 周岐海 (2011) 广西弄岗黑叶猴食物的水分含量对食物选择的影响. 广西师范大学学报(自然科学版), 29, 117–121.]

Xie YH, Liu YS, Li YF, Zhong YH, Liu RS, Fan PL (2024) Enriched social environment affects the utterance of acoustic signals of captive François' langurs. Applied Animal Behaviour Science, 277, 106351.

Xiong JR, Gong SH, Qiu CG, Li ZY (2009) Comparison of locomotor behavior between white-headed langurs *Trachypithecus leucocephalus* and François' langurs (*T. francoisi*) in Fusui. Current Zoology, 55, 9–19.

Yang LT, Sun T, Zhou YM, Tang CB, Huang CM, Fan PL, Zhou QH (2022) Pattern of play behaviour in infant (age 1 to 12 months) white-headed langurs in limestone forests, southwest China. Ecology and Evolution, 12, e9160.

Yao M, Yin LJ, Zhang L, Liu LJ, Qin DG, Pan WS (2012) Parturition in wild white-headed langurs (*Trachypithecus leucocephalus*) in the Nongguan Hills, China. International Journal of Primatology, 33, 888–904.

Yao W, Huang CM, Zhao JX, Huang R, Li WH, Fan PL, Zhou QH (2024) Feeding adaptation of François' langurs (*Trachypithecus francoisi*) to the fragmented limestone habitats in Southwest China. Ecology and Evolution, 14, e11269.

Yao XG, Zhang MM, Li JX, Chen GP, Hu CS (2016) Population size and distribution of *Trachypithecus francoisi* in Kuankuoshui National Nature Reserve, Guizhou, China. Sichuan Journal of Zoology, 35, 641–647. (in Chinese with English abstract) [姚小刚, 张明明, 李继祥, 陈光平, 胡灿实 (2016) 贵州宽阔水国家级自然保护区黑叶猴种群数量与分布. 四川动物, 35, 641–647.]

Ye ZZ (1993) Biology of Leaf Monkeys. Yunnan Science and Technology Publishing House, Kunming. (in Chinese) [叶智彰 (1993) 叶猴生物学. 云南科技出版社, 昆明.]

Ye ZZ, Pan RL, Peng YZ (1989a) The major characteristics of musculature on the upper and lower limbs in François' and Phayre's leaf monkeys. Zoological Research, 10(Suppl.), 1–10. (in Chinese with English abstract) [叶智彰, 潘汝亮, 彭燕章 (1989a) 黑叶猴(*Presbytis francoisi*)和菲氏叶猴(*P. phayrei*)四肢肌的主要特征. 动物学研究, 10(增刊), 1–10.]

Ye ZZ, Pan RL, Peng YZ (1989b) Arterial system of François' and Phayre's leaf monkeys. Zoolgical Research, 10(Suppl.), 19–28. (in Chinese with English abstract) [叶智彰, 潘汝亮, 彭燕章 (1989b) 黑叶猴(*Presbytis francoisi*)和菲氏叶猴(*P. phayrei*)的动脉. 动物学研究, 10(增刊), 19–28.]

Ye ZZ, Pan RL, Peng YZ (1991) Dermatoglyphics of the François' leaf monkey (*Presbytis francoisi*) and Phayre's leaf monkey (*P. phayrei*). Acta Anthropologica Sinica, 10, 255–263. (in Chinese with English abstract) [叶智彰, 潘汝亮, 彭燕章 (1991) 黑叶猴和菲氏叶猴的皮纹. 人类学学报, 10, 255–263.]

Ye ZZ, Pan RL, Peng YZ, Wang H (1992a) Comparative study of facial musculature on three species in genus *Presbytis*. Acta Anthropologica Sinica, 11, 275–284. (in Chinese with English abstract) [叶智彰, 潘汝亮, 彭燕章, 王红 (1992a) 三种叶猴面肌的比较研究. 人类学学报, 11, 275–284.]

Ye ZZ, Pan RL, Peng YZ, Wang H, Yu FH (1992b) Comparative study of the spinal nervious plexus on three species of the genus *Presbytis*. Zoological Research, 13, 305–311. (in Chinese with English abstract) [叶智彰, 潘汝亮, 彭燕章, 王红, 俞发宏 (1992b) 三种叶猴脊神经丛的比较研究. 动物学研究, 13, 305–311.]

Yi BJ, Wang S, Sun T, Liu RS, Lawes MJ, Yang L, Liu XF, Li YF, Huang CM, Zhou QH, Fan PL (2023) Maternal parity influences the birth sex ratio and birth interval of captive François' langur (*Trachypithecus francoisi*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 77, 140.

Yin BG, Liu WL (1993) Wildlife Protection in Xizang. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [尹秉高, 刘务林 (1993) 西藏珍稀野生动物与保护. 中国林业出版社, 北京.]

Yu FH, Peng YZ, Ye ZZ, Pan RL (1992) Studies on the biomechanicalfor elbow joint in four species of primates. Acta Theriologica Sinica, 12, 96–104. (in Chinese with English abstract) [俞发宏, 彭燕章, 叶智彰, 潘汝亮 (1992) 四种灵长类肘关节的生物力学研究. 兽类学报, 12, 96–104.]

Yu WH, He K, Fan PF, Chen BY, Li S, Liu SY, Zhou J, Yang QS, Li M, Jiang XL, Yang G, Wu SB, Lu XL, Hu YB, Li BG, Li YC, Jiang TL, Wei FW, Wu Y (2021) Taxonomic and systematic research progress of mammals in China. Acta Theriologica Sinica, 41, 502–524. (in Chinese with English abstract) [余文华, 何锴, 范朋飞, 陈炳耀, 李晟, 刘少英, 周江, 杨奇森, 李明, 蒋学龙, 杨光, 吴诗宝, 卢学理, 胡义波, 李保国, 李玉春, 江廷磊, 魏辅文, 吴毅

(2021) 中国兽类分类与系统演化研究进展. 兽类学报, 41, 502–524.]

Yuan CZ, Zhou QL, Ma YY (1990) Comparative neuroanatomy and evolution of *Presbytis phayrei*. Acta Zoologica Sinica, 36, 324–326. (in Chinese) [袁传照, 周绮楼, 马原野 (1990) 菲氏叶猴的比较神经解剖和演化. 动物学报, 36, 324–326.]

Zeng YJ, Xu JL, Wang Y, Zhou CF (2013) Habitat association and conservation implications of endangered François' langur (*Trachypithecus francoisi*). PLoS ONE, 8, e75661.

Zhang JY, Li YC, Yang Y, Garber PA, Han KG, Huang ZP, Cui LW, Xiao W (2023) Effects of food availability and climate on the activity budget of shortridge's langur (*Trachypithecus shortridgei*) in the Drung Valley, Gaoligong Mountains, China. American Journal of Primatology, 85, e23467.

Zhang JZ (2006) Parallel adaptive origins of digestive RNases in Asian and African leaf monkeys. Nature Genetics, 38, 819–823.

Zhang JZ, Zhang YP, Rosenberg HF (2002) Adaptive evolution of a duplicated pancreatic ribonuclease gene in a leaf-eating monkey. Nature Genetics, 30, 411–415.

Zhang KC, Zhou QH, Xu HL, Huang ZH (2020) Effect of group size on time budgets and ranging behavior of white-headed langurs in limestone forest, southwest China. Folia Primatologica, 91, 188–201.

Zhang KC, Zhou QH, Xu HL, Huang ZH (2021) Diet, food availability, and climatic factors drive ranging behavior in white-headed langurs in the limestone forests of Guangxi, southwest China. Zoological Research, 42, 406–411.

Zhang LY, Leonard N, Passaro R, Luan MS, Tuyen PV, Han LTN, Cam NH, Vogelnest L, Lynch M, Fine AE, Nga NTT, Long NV, Rawson BM, Behie A, Nguyen TV, Le MD, Nadler T, Walter L, Marques-Bonet T, Hofreiter M, Li M, Liu ZJ, Roos C (2024) Genomic adaptation to small population size and saltwater consumption in the critically endangered Cat Ba langur. Nature Communications, 15, 8531.

Zhang MX, Liu XY, He WM, Hughes AC, Li WQ, Sun JH, Ma CY, Zhou QH (2025) From isolation to connectivity: A graph theory approach for optimising karst protected areas using an umbrella species. Biological Conservation, 309, 111295.

Zhang RZ, Chen LW, Qu WY, Ke LS (2002) The Primates of China: Biogeography and Conservation Status: Past, Present, and Future. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [张荣祖, 陈立伟, 瞿文元, 柯利思 (2002) 中国灵长类生物地理与自然保护: 过去、现在与未来. 中国林业出版社, 北京.]

Zhang XD, Li YP, Fang YH, Hu XR, Huang ZP, Yang HH, Cui LW, Xiao W (2022) Altitude preference of *Trachypithecus melamera* in Longlingxiaoheishan Nature Reserve. Journal of Southwest Forestry University (Natural Science), 42, 183–188. (in Chinese with English abstract) [张晓栋, 李延鹏, 房以好, 胡兴润, 黄志旁, 杨胡花, 崔亮伟, 肖文 (2022) 龙陵小黑山自然保护区中缅乌叶猴海拔利用偏好研究. 西南林业大学学报(自然科学), 42, 183–188.]

Zhang Y, Yang JG, Wu QJ (1983) The larynx pouch of *Presbytis francoisi*. Acta Anthropologica Sinica, 2, 86–89. (in Chinese with English abstract) [张一, 杨继光, 吴启军 (1983) 黑叶猴的喉囊. 人类学学报, 2, 86–89.]

Zhang YY, Zhu LZ, Qin DG, Yin LJ, Wang DZ, Ran WZ, Pan WS (2001) Hierarchy, association and grooming pattern in a multi-male group of white-headed langurs (*Presbytis francoisi leucocephalus*) in Luobai, Guangxi, China. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis, 37, 770–778. (in Chinese with English abstract) [张颖溢, 朱里忠, 秦大公, 殷丽洁, 王德智, 冉文忠, 潘文石 (2001) 白头叶猴一个野生多雄多雌群的优势等级、亲密程度和梳理模式. 北京大学学报(自然科学版), 37, 770–778.]

Zhao Q, Borries C, Pan WS (2011) Male takeover, infanticide, and female countertactics in white-headed leaf monkeys (*Trachypithecus leucocephalus*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 65, 1535–1547.

Zhao Q, Jin T, Wang DZ, Qin DG, Yin LJ, Ran WZ, Pan WS (2009) Lack of sex-biased maternal investment in spite of a skewed birth sex ratio in white-headed langurs (*Trachypithecus leucocephalus*). Ethology, 115, 280–286.

Zhao Q, Pan WS (2006) Male–immature interactions seem to depend on group composition in white-headed langur (*Trachypithecus leucocephalus*). Acta Ethologica, 9, 91–94.

Zhao Q, Tan CL, Pan WS (2008) Weaning age, infant care, and behavioral development in *Trachypithecus leucocephalus*. International Journal of Primatology, 29, 583–591.

Zhou QH (2005) Behavioral Adaptation of François' Langurs (*Trachypithecus francoisi*) to Karst Habitat at Nonggang Nature Reserve, China. PhD dissertation, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [周岐海 (2005) 弄岗自然保护区黑叶猴(*Trachypithecus francoisi*)对喀斯特石山生境的行为适应. 博士学位论文, 中国科学院动物研究所, 北京.]

Zhou QH, Guo QY, Cui XY, Meng T, Pang ZT, Wang S, Chen H, Lu MJ, Liu GQ, Huang CM, Zhu LF (2025) Species-level exploration of the gut microbiome in the leaf-eating *Presbytis* monkeys reflected the effects of anthropogenic activity and specialized dietary niches: Conservation on the fourth biodiversity level. iMetaOmics, 2, e70051.

Zhou QH, Huang CM (2021) Advances in ecological research on the limestone langurs in China. Acta Theriologica Sinica, 41, 59–70. (in Chinese with English abstract) [周岐海, 黄乘明 (2021) 中国石山叶猴生态学研究进展. 兽类学报, 41, 59–70.]

Zhou QH, Huang CM, Li M, Wei FW (2009a) Sleeping site use

by *Trachypithecus francoisi* at Nonggang Nature Reserve, China. International Journal of Primatology, 30, 353–365.

Zhou QH, Huang CM, Li M, Wei FW (2011a) Ranging behavior of the François' langur (*Trachypithecus francoisi*) in limestone habitats of Nonggang, China. Integrative Zoology, 6, 157–164.

Zhou QH, Huang CM, Li YB (2006) Allogrooming of captive François' langur (*Trachypithecus francoisi*). Acta Theriologica Sinica, 26, 221–225. (in Chinese with English abstract) [周岐海, 黄乘明, 李友邦 (2006) 笼养黑叶猴的相互理毛行为. 兽类学报, 26, 221–225.]

Zhou QH, Huang CM, Li YB, Cai XW (2007a) Ranging behavior of the François' langur (*Trachypithecus francoisi*) in the Fusui Nature Reserve, China. Primates, 48, 320–323.

Zhou QH, Huang ZH, Wei XS, Wei FW, Huang CM (2009b) Factors influencing interannual and intersite variability in the diet of *Trachypithecus francoisi*. International Journal of Primatology, 30, 583–599.

Zhou QH, Luo B, Wei FW, Huang CM (2013a) Habitat use and locomotion of the François' langur (*Trachypithecus francoisi*) in limestone habitats of Nonggang, China. Integrative Zoology, 8, 346–355.

Zhou QH, Tang XP, Huang HL, Huang CM (2011b) Factors affecting the ranging behavior of white-headed langurs (*Trachypithecus leucocephalus*). International Journal of Primatology, 32, 511–523.

Zhou QH, Tang Z, Li YB, Huang CM (2013b) Food diversity and choice of white-headed langur in fragmented limestone hill habitat in Guangxi, China. Acta Ecologica Sinica, 33, 109–113.

Zhou QH, Wei FW, Huang CM, Li M, Ren BP, Luo B (2007b) Seasonal variation in the activity patterns and time budgets of *Trachypithecus francoisi* in the Nonggang Nature Reserve, China. International Journal of Primatology, 28, 657–671.

Zhou QH, Wei FW, Li M, Huang CM, Luo B (2006) Diet and food choice of *Trachypithecus francoisi* in the Nonggang Nature Reserve, China. International Journal of Primatology, 27, 1441–1460.

Zhu LZ, Zhang YY (2002) Home range utilization in an all-male band of white-headed langur (*Trachypithecus francoisi leucocephalus*) in Luobai, China. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis, 38, 771–778. (in Chinese with English abstract) [朱里忠, 张颖溢 (2002) 一个野生白头叶猴全雄群的巢域利用. 北京大学学报(自然科学版), 38, 771–778.]

(责任编辑: 闫文杰)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (3): 25460, pages 1–21
doi: 10.17520/biods.2025460
cstr: 32101.14.biods.2025460

•中国灵长类研究历史与进展——纪念Jane Goodall专题•

中国野生猕猴属动物的研究进展

夏东坡[1,2], 李静[3], 田军东[4], 黄中豪[5], 伍乘风[6], 陈仕望[1,2], 李进华[2,7,8*]

1. 安徽大学生命科学与医学工程学院, 合肥 230601; 2. 安徽省黄山生物多样性与短尾猴行为生态学国际联合研究中心, 合肥 230601; 3. 四川大学生命科学学院, 成都 610000; 4. 郑州大学生命科学学院, 郑州 450001; 5. 广西师范大学生命科学学院, 广西桂林 541000; 6. 中国科学院昆明动物研究所模式动物表型与遗传研究国家重大科技基础设施(灵长类设施), 昆明 650107; 7. 安徽大学资源与环境工程学院, 合肥 230601; 8. 合肥师范学院生物与食品工程学院, 合肥 230601

摘要: 猕猴属(*Macaca*)动物是分布范围最广、适应性最强、数量最多的灵长类动物类群, 是开展动物行为、社会演化、疾病模型及人类起源研究的宝贵资源。中国分布有8个猕猴属物种, 相关研究起步早、研究力量充足。本文以藏酋猴(*Macaca thibetana*)、猕猴(*M. mulatta*)和熊猴(*M. assamensis*)为主要对象, 系统梳理其分布、研究历史、行为生态、遗传进化等方面的进展, 展现我国猕猴属动物研究学者从生态学到行为学、从描述性到定量化、从宏观尺度到综合尺度的研究历史, 以及为揭开猕猴属动物及其社会神秘面纱所取得的主要成就, 期望为深入思考其面临的生存威胁及其综合保护策略制定提供科学依据。

关键词: 猕猴属; 物种多样性; 研究历史; 行为生态; 系统进化

夏东坡, 李静, 田军东, 黄中豪, 伍乘风, 陈仕望, 李进华 (2026) 中国野生猕猴属动物的研究进展. 生物多样性, 34, 25460. doi: 10.17520/biods.2025460; cstr: 32101.14.biods.2025460.
Xia DP, Li J, Tian JD, Huang ZH, Wu CF, Chen SW, Li JH (2026) Research progress of wild *Macaca* species in China. Biodiversity Science, 34, 25460. doi: 10.17520/biods.2025460; cstr: 32101.14.biods.2025460.

Research progress of wild *Macaca* species in China

Dongpo Xia[1,2], Jing Li[3], Jundong Tian[4], Zhonghao Huang[5], Chengfeng Wu[6], Shiwang Chen[1,2], Jinhua Li[2,7,8*]

1 *School of Life Sciences and Medical Engineering, Anhui University, Hefei 230601, China*
2 *International Collaborative Research Center for Huangshan Biodiversity and Tibetan Macaque Behavioral Ecology, Hefei 230601, China*
3 *College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610064, China*
4 *School of Life Sciences, Zhengzhou University, Zhengzhou 450001, China*
5 *College of Life Sciences, Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi 541000, China*
6 *National Research Facility for Phenotypic and Genetic Analysis of Model Animals (Primate Facility), Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650107, China*
7 *School of Resource and Environmental Engineering, Anhui University, Hefei 230601, China*
8 *School of Biology and Food Engineering, Hefei Normal University, Hefei 230601, China*

ABSTRACT

Background: China is one of the countries with the richest species diversity of non-human primates. The genus *Macaca*, which constitutes the predominant group of extant primates in China, stands out as the most widely distributed, highly adaptable, and numerically abundant group of the Old World monkeys. A total of eight wild *Macaca* species have been recorded in China. These species play a pivotal role in maintaining the balance of regional ecosystems and serve as invaluable resources for research in animal behavior, social evolution, disease models, and human origins.

Progress: With a long-standing tradition and strong scientific capacity in wild macaque research, Chinese primatologists have made significant contributions to behavioral ecology and phylogenetic evolution. The field has progressed from preliminary ecological descriptions to precise behavioral quantification, while simultaneously shifting from macro-level descriptive analysis to multi-scale, integrative investigation. These continued efforts have produced substantial results, steadily deciphering the complexities of macaque social systems. In this paper, taking *Macaca*

收稿日期 Received: 2025-11-15; 接受日期 Accepted: 2026-03-17
基金项目: 国家自然科学基金(32370533; 32370535; 32070455; 31600304) Supported by the National Natural Science Foundation of China (32370533; 32370535; 32070455; 31600304)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jhli@ahu.edu.cn

thibetana, *M. mulatta*, and *M. assamensis* as examples, we reviewed the main findings on taxonomy and distribution, research history, behavioral ecology and molecular biology of wild macaques in China and the major achievements of Chinese primatologists.
Prospects: This review provides a scientific basis for comprehensively evaluating threats to Chinese macaques and developing integrated conservation strategies.
Key words: *Macaca*; species diversity; research history; behavioral ecology; phylogenetic evolution

中国是非人灵长类动物多样性最丰富的国家之一, 其中猕猴属(*Macaca*)分布范围最广、适应性最强、数量最多(魏辅文, 2024)。我国猕猴属动物有8种, 即猕猴(*M. mulatta*)、藏酋猴(*M. thibetana*)、北豚尾猴(*M. leonina*)、红面猴(*M. arctoides*)、熊猴(*M. assamensis*)、台湾猕猴(*M. cyclopis*)、藏南猕猴(*M. munzala*)和白颊猕猴(*M. leucogenys*) (魏辅文, 2024), 其分布跨越多个生物地理区, 从海南的热带雨林到太行山南端的暖温带落叶阔叶林、从东部的海岛到西藏的亚高山针叶林, 展现了极高的生态适应性(张荣祖等, 2002)。长期以来, 中国灵长类学家在野生猕猴属动物行为生态学与系统进化生物学等领域开展系统研究, 取得了丰硕成果, 不仅揭开了猕猴属动物社会的神秘面纱, 也有助于认识和理解其所在森林生态系统的起源与演化路径。目前, 我国猕猴属动物研究主要集中于野生藏酋猴、猕猴、熊猴, 本文综述这些物种的分布、行为生态、遗传与进化等方面的研究进展, 展现中国灵长类学家从生态学到行为学、从描述性到定量化、从宏观尺度到综合尺度的研究历史及相关成就。

1 物种分类与分布

1.1 藏酋猴

藏酋猴为中国特有种, 被分为4个亚种, 即指名亚种(*Macaca thibetana thibetana*)、福建亚种(*M. thibetana pullus*)、黄山亚种(*M. thibetana huangshanensis*)和贵州亚种(*M. thibetana guizhouensis*) (蒋学龙等, 1996)。藏酋猴适应能力较强, 广泛分布于华中区和西南区, 还向西伸展至青藏区青海藏南亚区(张荣祖等, 2002), 几乎全部在北回归线以北(李进华, 1999), 总面积为1,060,000 km^2。藏酋猴的分布不连续, 呈“岛屿状” (李进华, 1999)。现有资料显示, 藏酋猴分布在甘肃、陕西、西藏、四川、贵州、云南、湖北、湖南、安徽、江西、浙江、福建、广西和广东14个省份。相较于我国其他特有灵长类动物, 藏酋猴的分布范围最广。

1.2 猕猴

猕猴是我国分布范围最广、适应性最强的一种非人灵长类动物, 在青海、山西、河南、河北、西藏、陕西、贵州、四川、重庆、云南、湖北、湖南、安徽、福建、江西、浙江、广东、广西、海南和香港等地分布(张荣祖等, 2002)。中国的猕猴被分为6个亚种, 即川西亚种(*Macaca mulatta lasiotus*)、华北亚种(*M. mulatta tcheliensis*)、西藏亚种(*M. mulatta vestitus*)、福建亚种(*M. mulatta littoralis*)、海南亚种(*M. mulatta brevicaudus*)和印支亚种(*M. mulatta siamica*) (蒋学龙等, 1991, 1995; 魏辅文等, 2022; 魏辅文, 2024)。其中华北亚种是分布最北的亚种, 历史上其分布最北曾至河北兴隆一带(全国强等, 1981; Zhang et al., 1989)。20世纪50、60年代, 我国学者在太行山南端发现了野生猕猴华北亚种(寿振黄, 1962), 且该地区的猕猴为自然种群而非近代外来引入种群(文焕然等, 1981)。由于多种因素影响, 河北兴隆的猕猴种群于20世纪80年代末灭绝, 河南与山西交界的太行山南端是目前中国野生猕猴种群分布的最北缘(Zhang et al., 1989; 宋朝枢和瞿文元, 1996; Lu et al., 2007)。猕猴海南亚种是体型最小的猕猴亚种(蒋学龙等, 1991; Jiang et al., 1991; Zhang et al., 2016), 也是中国分布纬度最低的亚种(张茹帆等, 2021)。由于人为捕杀和人为活动所造成的栖息地丧失, 截至1965年海南陵水县南湾半岛的猕猴仅存5个种群115只个体(Jiang et al., 1991)。1965年, 海南陵水县南湾半岛建立了海南陵水南湾省级自然保护区(Jiang et al., 1991), 猕猴种群规模得以迅速恢复(陈光乐等, 2025)。

1.3 其他猕猴属动物

熊猴在我国的分布主要包括西藏、云南、广西, 常栖息于海拔1,000–3,000 m的原始山地雨林、常绿阔叶林、针阔混交林中(魏辅文, 2024)。白颊猕猴是2015年在我国西藏墨脱地区发现的新物种, 尚无亚

种分化的报道, 分布范围可能延伸至西藏南部的其他地区(Li et al., 2015), 种群数量不详。藏南猕猴主要分布在我国西藏错那, 据估计该物种数量在1,000只左右(常勇斌等, 2018)。北豚尾猴由原豚尾猴(*Macaca nemestrina*) (马世来和王应祥, 1988)亚种提升而来, 在我国主要分布于云南西南部、西部, 栖息于海拔800–1,700 m的山地雨林、季风常绿阔叶林和半湿润常绿阔叶林中, 尽管数量不详, 但是基本分布在保护区中(魏辅文, 2024)。红面猴的模式产地为越南南部, 在我国主要分布于广东、广西、湖南、贵州、江西、福建、云南和西藏(Li et al., 2018), 常栖息于海拔50–2,800 m的热带常绿阔叶林中。台湾猕猴仅分布于我国台湾岛, 尚无亚种分化的报道, 但该物种数量较大, 近20年来数量基本稳定, 保持在260,000只左右(魏辅文, 2024)。

2 研究历史

我国野生猕猴属动物的研究主要集中于藏酋猴、猕猴和熊猴, 其他物种涉猎较少。

2.1 藏酋猴

20世纪50–60年代(1959–1964年间), 安徽大学王岐山教授、皖南大学(现安徽师范大学)陈壁辉教授和梁仁济教授依据采集的兽类标本, 并结合访问狩猎队、查看畜牧收购站皮张, 发现藏酋猴在安徽主要分布于皖南的黄山和九华山(王岐山等, 1966), 并依据实地观察、辨认皮张标本、群众访问等方法完成了黄山的鸟兽资源调查报告, 对藏酋猴描述为“群居生活, 每群约为20–40只或50–70只不等” (王岐山等, 1981)。1983年, 王岐山教授与日本学者和田一雄教授合作开展安徽野生灵长类动物的分布与数量调查。同年在安徽浮溪村黄山野生猴谷创建了安徽大学灵长类野外研究基地, 通过食物招引实现了对野生藏酋猴鱼鳞坑A1群体(YA1群)的近距离、长时间观察取样, 逐渐完善并形成定时、定点、定量的标准化食物招引技术, 实现长时间、近距离、从个体水平持续开展野外研究。先后指导熊成培(合肥野生动物园)、李进华(安徽大学)、李明(中国科学院动物研究所)等开展野生藏酋猴的生态学与行为学研究。首个研究成果以《短尾猴的生态研究》[①]为题发表在《兽类学报》(熊成培, 1984)。20世纪90年代以来, 李进华教授带领团队在该基地持续研究, 深化与人类社会典型特征密切相关的属性问题, 开展以分子生态学、行为生态学、进化生物学、社会生物学等多个学科交叉融合的灵长类学综合研究(李进华, 1999; Li et al., 2021a, b)。此外, 中国科学院昆明动物研究所赵其昆研究员于20世纪80–90年代对栖息于四川峨眉山的野生藏酋猴开展了系列研究, 系统阐释了高度季节性生境中野生藏酋猴的生态适应(Zhao & Deng, 1988a, b, c, d; Zhao et al., 1989; Zhao, 1993, 1994a, b, c, 1996, 1997, 1999)。自21世纪初期开始, 四川大学岳碧松教授和李静教授带领研究团队从遗传学角度开展藏酋猴的进化适应性研究。

2.2 猕猴

自20世纪80年代中期开始, 河南师范大学瞿文元教授领衔, 开创了太行山猕猴研究, 包括种群数量与分布、形态学、生态学、生理生化、骨骼学、遗传以及疾病等(瞿文元等, 1989; 路纪琪等, 2009), 摸清了河南辖区太行山猕猴种群数量与分布, 其中济源市的种群数量最多(瞿文元等, 1989; Qu et al., 1993; 宋朝枢和瞿文元, 1996)。成年太行山猕猴的体型较南方地区猕猴的大(赵晓进等, 1989)。通过骨骼形态分析, 发现太行山猕猴更适应地栖生活(薛德明等, 1998, 1999)。行为观察发现太行山猕猴存在明显的季节性交配与产仔现象(侯进怀等, 1998), 这为太行山猕猴研究奠定了坚实基础。进入21世纪以来, 郑州大学路纪琪教授带领太行山猕猴研究团队, 继承并拓展了太行山猕猴的生态学研究, 出版了《太行山猕猴的社会》(路纪琪, 2020)、《太行山猕猴生活史》(路纪琪, 2022)等著作。

自1981年起, 江海声教授团队开创了海南南湾猕猴在形态、行为、遗传及健康状态等多领域的基础研究(江海声等, 1988a, 1998; 王韩生等, 1988; Jiang et al., 1991)。此后, 中山大学张鹏教授团队、中国科学院动物研究所李明研究员团队进一步深化并系统拓展了相关研究(Zhang et al., 2016; Liu BJ et al., 2018; Gu & Liu, 2024; Xu et al., 2025)。广东省内伶仃岛上的猕猴种群最初也被认为属于海南猕猴亚种(Jiang et al., 1991)。中山大学研究团队自20世纪90年代起对广东省内伶仃岛上的海南猕猴亚

① 短尾猴是藏酋猴的又一名称, 曾被用于出版著作、发表论文, 2021年《中国兽类名录(2021版)》(魏辅文等, 2021)一文发表, 为了规范物种名称使用, 自此学界统一使用藏酋猴。

种种群持续开展了涵盖其食性、社会行为、群体结构、种群动态、空间利用等方面的研究(常弘等, 2002; Liao et al., 2018; Fan YX et al., 2024; 何远思等, 2024; Xie et al., 2024)。

四川农业大学徐怀亮教授团队于2019–2021年聚焦于川西高原雅江县的一个野生猕猴种群(海拔3,500 m以上), 结合直接观察与红外相机陷阱技术, 系统性地收集了该群体的食物组成、活动时间分配、移动行为及栖息地利用等数据, 开展川西高原猕猴的行为生态学研究(斯煌凯等, 2023; Zhang KC et al., 2023)。

2.3 其他猕猴属动物

熊猴的研究工作主要由广西师范大学周岐海教授和黄中豪教授开展, 主要涉及行为生态学、觅食策略、种间互作、肠道微生物组成等, 旨在阐明猕猴属动物在喀斯特石山生境中的适应策略(Zhou et al., 2018; Liu et al., 2024; Liu et al., 2025)。白颊猕猴于2015年由范朋飞教授团队发现并命名(Li et al., 2015), 截至目前, 除了地理分布以及利用分子生物学技术进一步研究其种级地位(Fan et al., 2017)外, 尚未见其他相关报道。藏南猕猴是2005年在我国藏南地区发现的新物种(常勇斌等, 2018), 尚未有比较系统的研究。文献资料显示, 台湾猕猴的研究工作开始于20世纪90年代, 关于其种群密度、繁殖特征、社会结构、通讯方式、基因组等均有报道(Hsu et al., 2001; Su & Birky, 2007; Chiu et al., 2023)。

3 行为生态

3.1 藏酋猴

藏酋猴是猕猴属动物中体型最大的物种之一(Zhao & Deng, 1988a; Zhao, 1994b; 李进华, 1999), 主要分布于高海拔地区, 其生境以临崖密林、水源充沛的山地常绿阔叶林为核心特征(李进华和王岐山, 1994; Zhao, 1999)。家域面积呈季节性变化, 秋季最大, 夏季最小(Zhao & Deng, 1988d; 王岐山和熊成培, 1989)。藏酋猴属季节性繁殖物种, 在繁殖季节, 交配频次较高且具有繁殖功能, 非繁殖季节也有交配行为发生, 但不具有繁殖功能(Zhao & Deng, 1988b; Zhao, 1993, 1994a, c; Li & Wang, 1995; 李进华等, 2005; Li et al., 2007)。野生藏酋猴营群居生活, 系雄性迁移、雌性留群物种, 社会群体由多个雄性、多个雌性以及它们的后代组成, 群体大小维持在20–60只, 一旦群体数量过大则会发生分群(Zhao & Deng, 1988c; 李进华等, 1994, 1995a, b, c, 1996; 王岐山等, 1994; 李进华和王岐山, 1995; Li et al., 1996)。群体之间食物资源相对独立(Zhao, 1997; 李进华, 1999), 内部保持线性等级关系(李进华, 1999; Berman et al., 2004)。群体成员之间通过32种社会行为构建错综复杂的社会关系, 维持群体的凝聚力与稳定性(李进华和王岐山, 1995; Zhao, 1996; 李进华等, 2004)。1999年, 李进华教授整理了连续11年的野外研究, 出版《野生短尾猴的社会》(李进华, 1999), 系统阐述野生藏酋猴多雄多雌的群体生活、独特丰富的社会行为、严格有序的社会等级、耐人寻味的雄性关系、扑朔迷离的婚配体制, 为进一步研究野生藏酋猴群体稳定机制奠定了科学基础。

李进华教授带领研究团队创建了野生藏酋猴定量观测技术体系, 包括食物招引技术(三定原则: 定时、定点、定量) (Berman & Li, 2002; Berman et al., 2007; 纪欢等, 2010)、自然识别技术(五码特征识别、三字命名: 母系亲缘、辈分、性别特征) (李进华, 1999)、谱系构建技术(行为谱、群体数据库、行为数据库) (李进华等, 2004)、粪便分析技术(粪便DNA、粪便激素、粪便寄生虫、粪便肠道微生物等) (赵健元等, 2005; 吴华彰等, 2007; 夏东坡等, 2008; Sun et al., 2016; Xia et al., 2018), 突破了野生灵长类动物接近困难、观察困难、研究困难的条件瓶颈, 为长期开展野生灵长类动物行为学系统化和标准化研究提供了技术支撑(Li JH et al., 2020)。同时, 拓展了繁殖生物学的内涵特征与生理机制研究。例如雄性交配行为与雌性繁殖行为的同步性(Xia et al., 2010; Zhang et al., 2010; 李兆鹏等, 2015)、近交回避策略(朱勇等, 2008)、异母哺乳照料(Wu XM et al., 2023)、雌性产后摄食胎盘(陈锐等, 2016)、雄性交配行为的生理机制(陈燃等, 2008; 夏东坡等, 2008; Xia et al., 2015, 2018; 吴明阳等, 2021; Zhu et al., 2024)、雄性睾酮和孕酮的季节变化及其与性行为之间的关系(夏东坡等, 2008; Zhu et al., 2024)、雌激素的动态变化及其生理周期(黄明竞等, 2021; 李静宇等, 2021)、临时配偶关系的选择与维持(吴义兵等, 2018; 方兴丽等, 2020; Zhang et al., 2021a, b)。

21世纪以来, 李进华教授带领研究团队, 以野生藏酋猴为研究对象, 围绕其社会行为的独特性与代表性, 重点解析与人类社会核心特征密切相关的科学问题(Li JH et al., 2020)。主要发现如下:

(1)阐明了群居动物维持个体利益平衡和社群稳定的内在行为机制——行为交换的多样性。野生藏酋猴通过频繁多样的行为交往构建错综复杂的社会关系, 群体成员的个性类型多样、性别差异明显(陈锐等, 2018; Xia et al., 2019), 行为语言与声音通讯交流信息多样(Bernstein et al., 2016; 顾志远等, 2017; 陈仕望等, 2021)。群体成员平衡个体利益的内在机制在于行为交换的多样性, 主要包括同种行为的交换、不同类型行为的交换以及不同性质行为的交换(Xia et al., 2012, 2013, 2019; 汪爽等, 2013; Jiang et al., 2018)。

(2)发现严格有序统治方式下的协商决策机制。藏酋猴社会结构介于“暴君式”与“民主式”之间(李进华, 1999; 朱磊等, 2013)。在这种统治模式下, 群体成员则通过协商的方式决策群体运动。动物个体都能主动发起方向性的集群运动, 保持日常友好关系的其他成员会主动跟随(Wang et al., 2016; Rowe et al., 2018), 当群体中2/3以上的群体成员运动呈现一致性时, 则整个群体顺利完成集群运动(Wang et al., 2015), 其他背离群体意见的个体会受到相应惩罚(Wang et al., 2021)。

(3)多角度综合证据揭示藏酋猴群体稳定的动态适应策略。通过比较黄山鱼鳞坑A1群和天湖山1群, 从雄性迁移、栖息地选择、家域、认知以及肠道菌群适应机制等多个方面开展系统研究。依据观望期和融入期、不同个体社会属性特征差异化的行为策略, 提出雄性藏酋猴个体迁移动态规律(Xia et al., 2021; Zhao CR et al., 2023)。一旦融入新的群体, 便与固定群体成员一起利用拐点识别–确定路线的拓扑认知导航模式准确识别觅食路径, 以适应食物可获得性的四季变化(Cheng et al., 2025), 同时通过调节肠道菌群类群即代谢通路相关基因提高食物利用效率, 弥补因食物不足可能引起的群体松散等(Sun et al., 2016, 2018, 2021a, b; 冉亚兰等, 2017)。

3.2 猕猴

路纪琪教授团队发现太行山猕猴的栖息地选择策略(郭相保等, 2010; Xie et al., 2012), 在春季偏好选择阳坡、坡度为15–40°、距水源约1 km, 而夜宿地偏好上坡位和中坡位、乔木密度较大及隐蔽度较高的区域。太行山猕猴的食物组成季节性变化显著(Shao et al., 2023), 基于粪便显微技术以及宏条形码技术进一步分析了太行山猕猴的食物组成(郭相保等, 2011; Zhou et al., 2024a), 发现传统野外调查法与DNA宏条形码技术所获结果可能存在互补性(Zhou et al., 2024a)。该团队分析了太行山雌性猕猴的繁殖特征(Tian et al., 2013), 发现其繁殖具有严格的季节性且采取“宽松型收入繁殖者(relaxed income breeder)”策略。对社会和气象因子与出生性比的关系分析显示, 低等级母系单元雌性的子代偏向雌性, 前一年降水量偏多则当年雄性婴猴占比较多(Tian et al., 2015)。雄性繁殖成功与其社会等级无明显相关性, 但受雄性来源的显著影响(Tian et al., 2018); 此外, 还报道了太行山猕猴的双胞胎(张士强等, 2015)、死婴携带(柴文斌等, 2013)、胎盘处理(Tian et al., 2017; 田军东等, 2017)和雄性照料婴猴(Guo et al., 2023a)等现象。同时分析了雌性猕猴收养新生婴猴现象(Guo et al., 2023a; Han et al., 2025), 检测了太行山猕猴病原体(Zhang et al., 2019a, b), 发现了副蜂房哈夫尼菌(*Hafnia paralvei*), 并分析了阿米巴虫*Entamoeba* spp.感染情况; 采用非损伤取样法检测了粪样应激激素水平, 发现产仔期低等级雄性表现出较高且不稳定的粪便皮质醇水平, 成年雌性和雄性的粪便皮质醇含量显著高于非交配期(Zhang et al., 2018; Guo et al., 2023b)。

在社会行为方面, 采用“姿势–动作–环境”(posture–action–environment, PAE)编码系统编制了太行山猕猴PAE行为谱(田军东等, 2011a), 揭示了太行山猕猴的社会结构(田军东等, 2011b)、社会联属关系(鹿鹤等, 2013)、交配行为参数与模式(何民强等, 2024)、性打扰行为(韩梦亚等, 2024), 探究了太行山猕猴活动时间分配(崔振伟等, 2015)、新生猴的吮乳偏好和母亲怀抱偏侧(Guo et al., 2020)、阿姨行为的普遍性及其适应性功能(Guo et al., 2025)。近年来, 太行山猕猴研究团队着重开展了太行山猕猴营养生态学和种群遗传学研究。通过野外跟踪调查与实验室分析, 揭示了太行山猕猴食物资源的多样性、年际间变化特征等(Cui et al., 2019, 2020; Shao et al., 2023), 首次明确食物泛化的猕猴的营养调控

为“等距”模式(Cui et al., 2018)、食物组成的季节变化(Zhou et al., 2024a)。同时揭示了猕猴在中国的分化、扩散的历史以及太行山猕猴的形成历史, 认为太行山猕猴是经大巴山扩散而来(Zhou et al., 2024b, c)。

自1981年以来, 江海声教授团队以海南陵水县南湾自然保护区内的海南猕猴群体为研究对象, 开展了系统性的包括形态学(Jiang et al., 1991)、种群生态学(江海声等, 1988a, b, 1989, 1998; Jiang et al., 1991)、繁殖生态学(江海声等, 1988a)、行为生态学[①]、健康状况和寄生虫传播(王韩生等, 1988)、遗传学[②]等多学科研究, 为海南猕猴的研究奠定了坚实的基础。进入21世纪以来, 张鹏教授、李明研究员带领团队拓展了海南南湾猕猴的生态学研究, 并建立了南湾猴岛–中山大学灵长类研究基地, 对南湾猕猴的形态学(Zhang et al., 2016; 张茹帆等, 2021)、社会关系(Liao et al., 2018)、行为生态学(张鹏等, 2017; Liu BJ et al., 2018; Wu et al., 2018)、遗传学(Liu ZJ et al., 2018; Gu & Liu, 2024)、人猴冲突(张鹏等, 2018)、群间竞争(Wu et al., 2025a, b)、寄生虫传播(Xu et al., 2025)等进行系统性研究。从20世纪90年代起, 中山大学研究团队针对栖息于广东省内伶仃岛上的海南猕猴亚种, 先后从群体结构(常弘等, 2002)、种群动态(楚原梦冉等, 2019)、社会关系发育(Liao et al., 2018)以及食性(王勇军等, 1999; 丁振芳等, 2020; 何远思等, 2024)等方面做了全面探究。在此基础上, 中山大学范朋飞教授团队自2019年起借助大规模定位项圈, 对该种群的行为生态学进行了系统研究, 阐明了其种群动态(Fan YX et al., 2024)与空间利用(Xie et al., 2024)特征。科学研究促进海南南湾猕猴的保护实效, 到2023年, 南湾保护区内猕猴数量达2,000只以上, 仅保护区边缘的南湾猴岛生态旅游景区内, 就有10个猴群约700只猕猴活动(Wu et al., 2025a)。最新的系统调查表明, 海南岛共有204个群体约5,100只猕猴活动(陈光乐等, 2025)。海南猕猴种群的快速恢复, 有可能对本地生态系统产生一定影响(Wu et al., 2025a), 例如海南热带雨林国家公园霸王岭片区, 发现当地猕猴与海南长臂猿(*Nomascus hainanus*)之间出现了直接冲突的情况(蔡成林等, 2024)。近年来, 海南省农业科学院三亚研究院赵建国研究员带领团队开展猕猴海南亚种保种及遗传学基础研究, 对海南猕猴的体质量、血液生理生化指标、病原体负荷等进行了全面的检测分析(王军, 2024[③]; 刘保臻等, 2025)。徐怀亮教授带领团队利用粪便样本, 对四川野生猕猴感染的部分肠道寄生虫(如芽囊原虫、阿米巴原虫和毕氏肠微孢子虫)开展了分子流行病学及人畜共患风险评估, 为全面了解野生猕猴的疾病风险提供了重要数据(Yu et al., 2022, 2023, 2024)。

3.3 熊猴

野生熊猴的行为生态学研究主要集中于其对喀斯特石山森林的适应。Zhou等(2011)对广西弄岗国家级自然保护区两群熊猴的食物组成进行了初步研究, 并比较了该物种与同域分布的猕猴(Zhou et al., 2014a)和黑叶猴(*Trachypithecus francoisi*)(Zhou et al., 2018)的食物生态位分化。研究结果显示, 石山森林中的熊猴和猕猴表现出典型的叶食性特征, 该特征与热带地区种群的果实性特征差异明显(Zhou et al., 2011; Tang et al., 2016)。此外, 团队还重点关注了研究对象对石山栖息地的利用方式, 发现食物的数量和空间分布对猴群的姿势行为和栖息地利用有重要影响(Zhou et al., 2014b; Huang et al., 2015b)。

2012年以后, 黄中豪教授研究团队对熊猴的行为生态学进行系统研究, 内容涉及食物组成与食物营养(Huang et al., 2015a; Li YH et al., 2020c)、活动节律与活动时间分配(Li YH et al., 2019, 2020a)、家域(Li YH et al., 2020b)、夜宿地选择(Liu et al., 2022)、森林林层利用等(Mo et al., 2024; Qiu et al., 2024)。研究结果再次印证了石山熊猴大量采食石山专性植物芸香竹(*Bonia saxatilis*)的罕见叶食性特征, 发现较高的营养成分含量可能是石山森林中的熊猴种群大量采食芸香竹嫩叶的主要原因(Huang et al., 2015a; Li BG et al., 2020)。为适应食物中的低能量特征, 石山熊猴维持较小的家域范围和游走距离(Li YH et al., 2020b), 以悬崖上的石洞石缝或者平台为夜宿地(Liu et al., 2022), 根据食物空间分布灵

① 卢平 (2010) 海南猕猴(*Macaca mulatta brevicaudus*)雄–雄单元的社群行为研究. 硕士学位论文, 华南师范大学, 广州.
② 彭婧煜 (2010) 岛屿猕猴(*Macaca mulatta*)种群遗传结构和分子系统地理学研究. 硕士学位论文, 华南师范大学, 广州.
③ 王军 (2024) 猕猴海南亚种生物学特征及其粪便菌群和代谢物特征研究. 硕士学位论文, 新疆农业大学, 乌鲁木齐.

活利用不同山体部位和林层(Mo et al., 2024; Qiu et al., 2024)。研究发现石山森林生态因子的季节性变化对熊猴的行为策略调整有重要影响(Liu et al., 2025), 而且不同猴群的行为特征没有明显的群间差异(Chen et al., 2025)。

3.4 其他猕猴属物种

截至目前, 关于北豚尾猴、藏南猕猴、白颊猕猴、红面猴相关的行为生态学报道很少。台湾猕猴群体呈现线性等级结构, 群内竞争激烈, 尤其是食物资源紧缺的时候雌性竞争也很激烈(Su & Birky, 2007), 人为投食限制增加了群内攻击行为发生的频率和时长(Hsu et al., 2009)。季节性繁殖特征鲜明, 出生高峰集中在4月和5月(Hsu et al., 2001)。种群密度较高的地区(如长寿山种群密度为5.72群/km^2, 显著高于其他地区的0.72群/km^2), 受压力与生理等多重因素影响, 台湾猕猴脱毛现象频发(Chen et al., 2021)。日常行为交往中, 通讯行为类型多样, 主要依靠复杂的发声系统、并通过35种声音曲目适应不同的社会环境(Hsu et al., 2005)。

4 遗传进化

4.1 物种分类与遗传差异

中国科学院昆明动物研究所施立明和张亚平院士开创了中国灵长类动物的遗传学研究(张亚平和施立明, 1990), 使我国灵长类学研究呈现宏观与微观并进的态势。分子生物学技术促进了物种分类研究深入, 例如李进华教授团队提出藏酋猴的黄山亚种与四川亚种之间存在显著的遗传分化(柳杨等, 2006), 并于2010年分析比较了4个亚种的线粒体基因差异, 为藏酋猴的亚种分类提供了分子生物学证据(Sun et al., 2010)。岳碧松团队报道了藏酋猴线粒体基因组, 评估了四川种群与黄山种群的遗传多样性(Li DM et al., 2009), 同时开发了一套藏酋猴标准化的微卫星标记系统, 用于个体识别、性别鉴定和种群遗传多样性评估, 并成功应用于圈养种群的遗传管理, 为藏酋猴种群遗传学研究提供了有力支撑(Jia et al., 2011; Xu et al., 2016)。李静团队研究了藏酋猴基因组单核苷酸多态性位点(single nucleotide polymorphism, SNP)和Alu逆转座子等遗传标记, 探索开发新型的中性分子标记, 用于评估种群遗传多样性的潜在价值(Guo et al., 2015; Liu et al., 2021)。

基于线粒体DNA限制性内切酶分析显示太行山猕猴具有独特的遗传多样性, 建议对其采取优先保护举措(Zhang & Shi, 1993)。近些年的比较基因组学研究也支持太行山猕猴为一个有效亚种(Liu ZJ et al., 2018; Wu RF et al., 2023)。路纪琪团队对太行山南端的太行山猕猴群进行了种群遗传特征研究(Zhou et al., 2023), 发现东西部群体缺乏基因交流, 且东部群体遗传多样性偏低; 同时, 也对局部地区死亡个体开展了种群遗传相关分析(Wang et al., 2025)。徐怀亮团队利用多种遗传标记(如线粒体DNA、微卫星及*MHC*等)对四川地区猕猴的遗传多样性展开研究, 为四川省猕猴种质资源的保护与利用奠定了重要基础(徐怀亮等, 2010a, b; Yao et al., 2014)。李静团队通过从猕猴、藏酋猴基因组中鉴定多态性微卫星, 筛选出适用于非损伤样本的多态性位点, 用于评估藏酋猴和猕猴不同种群的遗传多样性(Liu SX et al., 2017, 2018; Liu H et al., 2023)。

组学技术为理解猕猴属物种间的遗传差异带来了新的证据支持。李静和范振鑫研究团队从基因组、转录表达和表观遗传的多个层次开展了研究。在基因组水平, 鉴定了9个猕猴物种(其中我国4个物种: 猕猴、红面猴、藏酋猴和台湾猕猴)全基因组的单核苷酸变异(single nucleotide variant, SNV)和拷贝数变异(copy number variations, CNV), 结果一致表明不同猕猴在营养代谢(包括糖、蛋白质和脂类代谢)、异生物/药物代谢以及免疫功能等方面具有显著的遗传差异, 这可能是不同物种长期适应不同环境的结果(Li et al., 2018; Li J et al., 2020)。在转录表达水平, 不同猕猴物种的基因表达存在显著差异, 比较从幼年到老年的藏酋猴和猕猴血液转录组显示, 尽管二者与年龄相关差异表达基因存在一定不同, 但在功能通路水平显示高度的一致性, 即伴随动物的生长发育, 其在代谢、免疫和延缓衰老的机制三方面都会发生显著改变(Lan et al., 2020; Yan et al., 2020)。在表观遗传水平, 报道了猕猴、食蟹猴(*Macaca fascicularis*)和藏酋猴血液甲基化图谱, 比较了不同物种甲基化水平的差异, 发现生长激素通路基因*SOCS1*在藏酋猴中呈高甲基化, 可能与其更大的体型相关(Wang et al., 2023)。这些研究为理解猕猴属环境适应性的遗传基础提

供了新视角。

4.2 进化历史

500万年间, 猕猴属经历快速适应辐射形成现存的23个物种, 其系统发育关系长期存在争议。张亚平院士团队比较分析了猕猴属动物线粒体基因的差异与系统进化关系, 提出猕猴属动物4个种组的系统发育关系(Li & Zhang, 2005)。李静团队通过利用线粒体、核基因、Alu转座子等多种遗传标记开展了猕猴属系统发育研究(Li J et al., 2009; Hou et al., 2016; Jiang et al., 2016), 基于重测序基因组、二代测序及三代测序基因组, 系统研究了猕猴属物种复杂的进化历史, 揭示了杂交和基因渐渗广泛影响猕猴属的系统发育、物种分化与物种形成的机制。该团队报道了藏酋猴重测序基因组和染色体水平的从头组装基因组, 发现其基因组8.84%来源于与中国猕猴杂交渐渗(Fan et al., 2014)。基于红面猴基因组发现其在进化历史中经历了与中国猕猴的二次接触, 并伴随着核基因组淹没事件(nuclear swamping)。这一性别偏向性的杂交事件导致红面猴拥有嵌合的遗传组分: 线粒体基因组与中国猕猴相似, 核基因组与斯里兰卡种组(*sinica*)物种相似(Fan et al., 2018)。涵盖更多猕猴属物种基因组的研究进一步揭示不同物种间存在许多或古老、或近期的基因流, 这种基因流在狮尾猴种组(*silenus*)与食蟹猴种组(*fascicularis*)的物种之间尤其显著(Song et al., 2021; Fan ZX et al., 2024)。李明研究员团队基于猕猴属物种大规模重测序基因组, 分析系统发育关系, 支持猕猴属划分为7个种组。猕猴属物种间存在大量不完全谱系分选(incomplete lineage sorting, ILS)信号, 这可能是导致猕猴属种组划分不一致的主要因素(Tan et al., 2023)。吴东东研究员通过对猕猴属物种的三代基因组测序, 揭示了食蟹猴种组(包括现存的普通猕猴、食蟹猴、台湾猕猴和日本猕猴)的形成可能源于狮尾猴种组和斯里兰卡种组的祖先在约3.45–3.56百万年前的杂交事件。由此形成的杂交谱系即食蟹猴种组产生了新的生殖性状, 如生殖器形态、性皮特征等刚好介于两个亲本之间(Zhang BL et al., 2023)。系统发育显示, 白颊猕猴与熊猴、藏南猕猴以及冠毛猕猴(*Macaca radiata*)的进化关系最近, 在约250万年前与其近缘物种分化(Fan et al., 2017)。

4.3 肠道微生物

肠道微生物作为与宿主长期共生的生物, 在维持宿主健康和环境适应性方面发挥着至关重要的作用, 逐渐引起灵长类研究学者的关注和重视。李进华教授团队以野生藏酋猴社群的肠道细菌和真菌为对象, 系统开展了肠道微生物的影响因素及其在宿主生态适应、行为发生和健康维持中的作用研究, 探讨了野生藏酋猴适应高海拔栖息地的独特适应机制。研究发现, 野生藏酋猴的肠道菌群组成和结构受性别、年龄、季节和环境的多重影响, 生存环境(如土壤和植物)与宿主肠道共享部分微生物类群(Sun et al., 2016, 2021a; 冉亚兰等, 2017)。与笼养环境相比, 自然环境在维持藏酋猴肠道菌群多样性中具有不可忽视的功能(Sun et al., 2021b)。不同季节和繁殖状态的肠道菌群存在显著差异, 对藏酋猴响应能量和营养需求具有重要功能(Sun et al., 2021c)。肠道菌群还影响成年藏酋猴个性形成(Xia et al., 2024)。路纪琪教授团队揭示了季节性食物变化与肠道微生物及食物营养组成密切相关(Cui et al., 2022)。海南省农业科学院对海南猕猴的粪便菌群及代谢物特征进行了初步探究(Sun et al., 2025; Yuan et al., 2025), 揭示了海南猕猴的健康状况以及肠道微生物菌群与宿主的协同演化的神经机制, 为后续海南猕猴的实验动物化培育提供了全面的科学参考。周岐海和黄中豪教授团队分析了熊猴和猕猴的肠道菌群特征(Li YH et al., 2021a, b; Liu et al., 2024), 从生理的角度探讨猕猴属动物对石山的适应机制。

徐怀亮教授团队发现, 高海拔猕猴肠道菌群组成和功能组成与高海拔环境中高质量食物匮乏和高能量需求相适应, 能有效地帮助宿主提高食物的消化率。肠道菌群具有更高的产生乙酰辅酶A、丙酮酸和乙酸盐等能量底物的潜力, 能为宿主提供能量补偿以适应高海拔环境(Wu et al., 2020; Zhao JS et al., 2023a)。同时, 通过对野生猕猴、人类及狗的肠道菌群16S rDNA扩增子序列进行比较, 从微生物组成角度揭示了不同物种在高海拔环境适应中的潜在机制(Zhao JS et al., 2023b)。李静教授和范振鑫教授团队提出, 雌雄猕猴在性成熟前后肠道菌群存在性别特异性改变, 乳杆菌和双歧杆菌可能分别是雄性和雌性的性成熟潜在标志物(Liu X et al.,

2023); 而在老年猕猴则存在益生菌显著减少、致病菌增加, 并伴随色氨酸代谢物水平的下降等特征, 这些变化导致了衰老个体的炎症和代谢疾病风险(Xu et al., 2022)。针对圈养猕猴存在长期慢性腹泻疾病的问题, 他们基于宏基因组测序, 揭示了腹泻猕猴与健康对照猕猴在肠道菌群组成、功能和多样性水平上的差异, 发现腹泻猕猴与人类腹泻疾病患者的肠道菌群高度相似(Yang et al., 2022)。进一步通过宏基因组组装技术获得731个猕猴肠道的细菌全基因组(MAGs), 其中97%为新基因组, 基于MAGs鉴定了可能介导腹泻的细菌及其重要的毒力基因(Yang et al., 2023)。这些研究不仅丰富了猕猴肠道微生物基因组资源, 还从肠道菌群角度揭示了腹泻疾病的致病机制。

5 总结展望

野生猕猴属动物是我国灵长类动物的重要类群, 在森林生态系统的更新、演替及其多样性与稳定性中发挥重要生态功能, 也是中华文明“灵猴文化”的现实载体和世界弥足珍贵的动物资源。在人类活动与气候变化等诸多干扰因素的影响下, 这些动物面临级别不等的生存威胁或潜在生存威胁(Li et al., 2024)。因此, 如何科学且有效地保护不仅是灵长类学者们亟需解决的重要科学问题, 也是制定和实施野生动物保护战略的重要课题。为此, 未来研究亟需在以下方面加强推进:

(1)重视种间比较研究, 夯实研究基础。截至目前, 我国分布的8种猕猴属动物中尚有4个物种缺乏系统的数据资料和研究基础, 一方面, 我们呼吁国家相关主管部门启动中国野生猕猴属动物的本底调查, 系统厘清其数量与分布, 同时注重对研究薄弱物种的系统和科学研究。另一方面, 野生猕猴属动物分布广, 物种关联度强, 曾有学者提出, 藏酋猴是揭示猕猴属动物进化的关键物种(Wada et al., 1987), 然而有关不同猕猴属物种间社会行为与社会关系的比较研究不足。因此, 亟需通过跨区域、跨单位、跨国别的深度合作, 突破物种类群、地理分布的界限, 认识和理解野生猕猴属动物面临的新问题与新挑战。近年来, 李明研究员、李进华教授、李静教授三个研究团队开展联合研究, 通过全国范围采样, 结合种群基因组学和景观基因组学, 系统研究了气候变化对野生藏酋猴遗传结构和生存状态的多重影响, 揭示了气候变化对灵长类动物遗传健康和生态适应的深远影响, 为进一步重视科学性保护策略制定的紧迫性和必要性提供了科学依据(Teng et al., 2025), 这是我国野生猕猴属动物开展深度合作研究的典型示范。

(2)强化合作研究, 提升国际影响。中国野生猕猴属动物的研究始终保持与国外同行的紧密合作, 例如李进华教授团队与日本学者和田一雄教授、美国埃莫尔大学Frans de Waal教授, 日本京都大学西田利贝教授, 美国华盛顿大学Randall C. Kyes教授, 美国伊利诺伊大学Paul A. Garber教授, 世界灵长类保护基金会Noel Rowe博士紧密合作, 同时联合指导Consuel Ionica和Sofia Berstein分别在美国和日本获得博士学位。太行山猕猴研究团队与澳大利亚灵长类学者David Raubenheimer教授保持紧密的国际合作, 深入揭示了野生猕猴营养生态学方面的适应机制(Cui et al., 2018, 2019, 2020)。近期, 安徽大学与英国、德国、美国、波兰、荷兰、俄罗斯、墨西哥等十几个国家的92名灵长类学者开展了大规模的国际联合研究, 建立“全球猕猴网络(MacaqueNet)”, 旨在推动全球化国际合作, 促进中国灵长类学研究的国际影响以及国际灵长类学的发展(De Moor et al., 2025)。事实证明, 国际合作对于提升我国灵长类学研究有积极意义, 未来的研究要重视跨国科研合作。

(3)融合现代技术, 产出原创成果。过去几十年来, 中国猕猴属动物研究完成从描述到定量、从定量到标准化的突破, 但利用现代先进技术方法的优势尚待提升。李进华教授在《野生短尾猴的社会》一书后记中所述“……野外工作者需要利用现代化高科技的技术和设备, 使研究系统化和定量化, 并减轻劳动强度, 提高野外工作的效率……”(李进华, 1999)。近年来, 李进华教授团队借助星光摄像机率先开展了昼行性动物夜间行为适应性研究工作(Yang et al., 2025), 利用声音采集系统和人工智能技术的融合, 以声音信号类型及其适应性为基础, 开展野生藏酋猴婴幼个体的声音通讯研究工作(Tian et al., 2025)。范朋飞教授使用大规模的定位项圈对猕猴的空间利用模式进行探索(Xie et al., 2024)。李明研究员牵头利用种群基因组学和

景观基因组学对野生藏酋猴的进化历史及其影响因素开展系统研究(Teng et al., 2025)。这些现代技术方法与传统宏观行为生态学研究的深度融合极大提升了动物行为生态学综合性研究水平。从某种意义上说，现代技术方法决定了科学研究的深度和高度，尤其是研究盲区和深水区，应引起足够重视。

(4)加强成果落地，提高保护实效。我国猕猴属动物资源丰富，如何保持纯种优势是科研工作者和保护管理者共同面对、互为支撑的关键问题之一。一方面，科学研究能够科学评估现生物种的生存现状，中华人民共和国濒危物种科学委员会发布《中国濒危野生动植物种生存状况评估报告》，该报告中国内学者结合最新研究进展对我国8种猕猴属动物的濒危状况进行系统且全面的评估(魏辅文, 2024)，为我国野生猕猴属动物的保护与管理提供了科学指导。另一方面，科研工作者的科研活动与科研成果让神秘的野生猕猴属动物进入了大众视野，研究团队深入野生动物栖息地开展长期近距离跟踪研究，与当地管理部门、居民等一起生活，把野生濒危动物保护概念与意义的宣教送到了野生动物原驻地，通过中小学生课堂科普宣教活动，让生活于生物多样性重要区域的中小学生从小就感受生物多样性保护的重要性，为生态文明的传承与发展奠定了坚实的社会基础。

总之，我国的猕猴研究取得了丰硕成果，未来在尚未涉猎物种的研究盲区、不同物种之间的比较研究、与现代先进技术方法(如人工智能技术等)的融合、特殊生境适应的综合机制等方面有待进一步深入，最终实现科学研究、科学普及、保护管理和机制共管等多方面的协同发展，实现野生猕猴属动物的全域保护实效。

致谢: 感谢本刊特约组稿专家范朋飞教授的邀请! 感谢为中国野生猕猴属动物研究做出贡献或予以支持的一线科研人员、保护区工作者、研究基地所在地方政府! 中国野生猕猴属物种的研究涉及科研人员多、研究对象分布范围广、研究方向涉猎内容多，由于时间仓促，如有遗漏或不详之处，敬请谅解!

ORCID

夏东坡 https://orcid.org/0000-0002-1266-2285
李静 https://orcid.org/0000-0002-8850-454X
田军东 https://orcid.org/0000-0002-9881-8366
黄中豪 https://orcid.org/0000-0003-2342-0908
伍乘风 https://orcid.org/0000-0001-9317-2191
陈仕望 https://orcid.org/0009-0005-6547-0315
李进华 https://orcid.org/0000-0003-4859-5763

参考文献

Berman CM, Ionica CS, Li JH (2004) Dominance style among *Macaca thibetana* on Mt. Huangshan, China. International Journal of Primatology, 25, 1283–1312.

Berman CM, Li JH (2002) Impact of translocation, provisioning and range restriction on a group of *Macaca thibetana*. International Journal of Primatology, 23, 383–397.

Berman CM, Li JH, Ogawa H, Ionica C, Yin HB (2007) Primate tourism, range restriction, and infant risk among *Macaca thibetana* at Mt. Huangshan, China. International Journal of Primatology, 28, 1123–1141.

Bernstein SK, Sheeran LK, Wagner RS, Li JH, Koda H (2016) The vocal repertoire of Tibetan macaques (*Macaca thibetana*): A quantitative classification. American Journal of Primatology, 78, 937–949.

Cai CL, Liu S, Li P, Qi XM, Zhou ZL, Chen Y, Long WX (2024) Preliminary study on the conflict behavior between sympatric Hainan gibbons and rhesus macaques in the National Park of Hainan Tropical Rainforest. Acta Theriologica Sinica, 44, 129–134. (in Chinese with English abstract) [蔡成林, 柳帅, 李萍, 齐旭明, 周照骊, 陈远, 龙文兴 (2024) 海南长臂猿与猕猴种间冲突行为初报. 兽类学报, 44, 129–134.]

Chai WB, Lu JQ, Wang ZL, Guo WD, Kuang SA (2013) Observation on dead-infant-carrying behavior of rhesus macaques in Mt. Taihangshan area, Jiyuan, China. Sichuan Journal of Zoology, 32, 250–252. (in Chinese with English abstract) [柴文斌, 路纪琪, 王振龙, 郭卫东, 匡三傲 (2013) 太行山猕猴的死婴携带行为初报. 四川动物, 32, 250–252.]

Chang H, Zhuang PD, Zhu SJ, Zhang GP, Wang YJ (2002) The age composition and dynamics of population in Neilingding Island, Guangdong Province. Acta Ecologica Sinica, 22, 1057–1060. (in Chinese with English abstract) [常弘, 庄平弟, 朱世杰, 张国萍, 王勇军 (2002) 广东内伶仃岛猕猴种群年龄结构及发展趋势. 生态学报, 22, 1057–1060.]

Chang YB, Jia CX, Song G, Lei FM (2018) Discovery of *Macaca munzala* in Cona, Tibet. Chinese Journal of Zoology, 53, 243–248. (in Chinese with English abstract) [常勇斌, 贾陈喜, 宋刚, 雷富民 (2018) 西藏错那县发现藏南猕猴. 动物学杂志, 53, 243–248.]

Chen CC, Chang AM, Tsai MS, Huang YH, Pei KJC, Li YC

(2021) Association between stress and bilateral symmetrical alopecia in free-ranging Formosan macaques in Mt. Longevity, Taiwan. Scientific Reports, 11, 11189.

Chen GL, Xing L, Du WR, Ren BP (2025) Population sizes and spatial distribution of *Macaca mulatta brevicaudus* in Hainan, China. Acta Theriologica Sinica, 45, 28–35. (in Chinese with English abstract) [陈光乐, 邢露, 杜宛儒, 任宝平 (2025) 海南猕猴的种群数量与分布现状. 兽类学报, 45, 28–35.]

Chen R, Gu ZY, Wang X, Sun BH, Xia DP, Li JH (2018) Personality and its differences among adult free-ranging Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Mt. Huangshan, China. Acta Theriologica Sinica, 38, 117–127. (in Chinese with English abstract) [陈锐, 顾志远, 王希, 孙丙华, 夏东坡, 李进华 (2018) 成年野生黄山短尾猴的个性特征类型及其性别差异. 兽类学报, 38, 117–127.]

Chen R, Li DY, Gu ZY, Sun BH, Wang X, Xia DP, Li JH (2016) New evidence of placenta ingestion by wild female Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). Acta Theriologica Sinica, 36, 169–176. (in Chinese with English abstract) [陈锐, 李丹阳, 顾志远, 孙丙华, 王希, 夏东坡, 李进华 (2016) 野生黄山雌性短尾猴产后摄食胎盘新发现. 兽类学报, 36, 169–176.]

Chen R, Li JH, Zhu Y, Xia DP (2008) Seasonal changes in aggressive behavior and fecal testosterone levels in male Tibetan macaques *Macaca thibetana* at Huangshan, China. Acta Zoologica Sinica, 54, 393–398. (in Chinese with English abstract) [陈燃, 李进华, 朱勇, 夏东坡 (2008) 雄性黄山短尾猴攻击行为和粪便睾酮水平季节性变化. 动物学报, 54, 393–398.]

Chen SW, Wu MY, Sun BH, Wang X, Xia DP, Li JH (2021) Discrepancy of grooming sites of wild Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Mt. Huangshan. Acta Theriologica Sinica, 41, 330–337. (in Chinese with English abstract) [陈仕望, 吴明阳, 孙丙华, 王希, 夏东坡, 李进华 (2021) 野生短尾猴理毛行为的部位功能差异研究. 兽类学报, 41, 330–337.]

Chen YQ, Liu GH, Wang AL, Liu SY, Nong SX, Lai Y, Zhang KC, Huang ZH (2025) Assamese macaques in limestone forests of southwestern China do not support ecological constraints model. Global Ecology and Conservation, 59, e03544.

Cheng S, Li BW, Garber PA, Xia DP, Li JH (2025) Wild Tibetan macaques use a route-based mental map to navigate in large-scale space. American Journal of Primatology, 87, e23720.

Chiu KP, Stuart L, Ooi HS, Yu J, Smith DG, Pei KJC (2023) Genome sequencing and application of Taiwanese macaque *Macaca cyclopis*. Scientific Reports, 13, 11545.

Chu YMR, Zan QJ, Yang Q, Zhang P, Xu HL, Xu RL (2019) Population dynamic and viability analysis of rhesus macaque (*Macaca mulatta*) in Neilingding Nature Reserve, Guangdong Province. Chinese Journal of Wildlife, 40, 259–266. (in Chinese with English abstract) [楚原梦冉, 昝启杰, 杨琼, 张鹏, 徐华林, 徐润林 (2019) 广东内伶仃岛猕猴种群动态及种群生存力分析. 野生动物学报, 40, 259–266.]

Cui ZW, Holmes AJ, Zhang WJ, Hu DL, Shao Q, Wang ZL, Lu JQ, Raubenheimer D (2022) Seasonal diet and microbiome shifts in wild rhesus macaques are better correlated at the level of nutrient components than food items. Integrative Zoology, 17, 1147–1161.

Cui ZW, Shao Q, Grueter CC, Wang ZL, Lu JQ, Raubenheimer D (2019) Dietary diversity of an ecological and macronutritional generalist primate in a harsh high-latitude habitat, the Taihangshan macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*). American Journal of Primatology, 81, e22965.

Cui ZW, Wang ZL, Shao Q, Raubenheimer D, Lu JQ (2018) Macronutrient signature of dietary generalism in an ecologically diverse primate in the wild. Behavioral Ecology, 29, 804–813.

Cui ZW, Wang ZL, Zhang SQ, Wang BS, Lu JQ, Raubenheimer D (2020) Living near the limits: Effects of interannual variation in food availability on diet and reproduction in a temperate primate, the Taihangshan macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*). American Journal of Primatology, 82, e23080.

Cui ZW, Wang ZL, Zhao GL, Lu JQ (2015) Seasonal variations in activity budget of adult female rhesus macaques (*Macaca mulatta*) at Mt. Taihangshan area, Jiyuan, China: Effects of diet and temperature. Acta Theriologica Sinica, 35, 138–146. (in Chinese with English abstract) [崔振伟, 王振龙, 赵国亮, 路纪琪 (2015) 成年雌性太行山猕猴活动时间分配的季节性变化: 食物和温度的影响. 兽类学报, 35, 138–146.]

De Moor D, Skelton M, MacaqueNet, Amici F, Arlet ME, Balasubramaniam KN, Ballesta S, Berghänel A, Berman CM, Bernstein SK, ..., Whitehouse J, Wooddell LJ, Xia DP, von Fersen L, Young C, Schülke O, Ostner J, Neumann C, Duboscq J, Brent LJN (2025) MacaqueNet: Advancing comparative behavioural research through large-scale collaboration. Journal of Animal Ecology, 94, 519–534.

Ding ZF, Hao J, Xu HL, Zhang P (2020) A study of the foraging strategies of rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in wild and provisioned free-ranging groups. Acta Anthropologica Sinica, 39, 495–506. (in Chinese with English abstract) [丁振芳, 郝静, 徐华林, 张鹏 (2020) 猕猴觅食策略的地域性差异. 人类学学报, 39, 495–506.]

Fan PF, Liu Y, Zhang ZC, Zhao C, Li C, Liu WL, Liu ZJ, Li M (2017) Phylogenetic position of the white-cheeked macaque (*Macaca leucogenys*), a newly described primate from southeastern Tibet. Molecular Phylogenetics and Evolution, 107, 80–89.

Fan YX, Xie PZ, Ma C, Chen T, Ye X, Xu HL, Yang Q, Fan PF (2024) Population size estimates based on GPS telemetry. Zoological Research, 45, 36–38.

Fan ZX, Zhang RS, Zhou AB, Hey J, Song Y, Osada N, Hamada Y, Yue BS, Xing JC, Li J (2024) Genomic evidence for the complex evolutionary history of macaques (genus *Macaca*). Journal of Molecular Evolution, 92, 286–299.

Fan ZX, Zhao G, Li P, Osada N, Xing JC, Yi Y, Du LM, Silva P, Wang HX, Sakate R, Zhang XY, Xu HL, Yue BS, Li J (2014) Whole-genome sequencing of Tibetan macaque (*Macaca thibetana*) provides new insight into the macaque evolutionary history. Molecular Biology and Evolution, 31, 1475–1489.

Fan ZX, Zhou AB, Osada N, Yu JQ, Jiang J, Li P, Du LM, Niu LL, Deng JB, Xu HL, Xing JC, Yue BS, Li J (2018) Ancient hybridization and admixture in macaques (genus *Macaca*) inferred from whole genome sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution, 127, 376–386.

Fang XL, Zhang QX, Xia DP, Li JH (2020) Behavioral adaptability for maintaining consortship in male Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). Acta Theriologica Sinica, 40, 19–26. (in Chinese with English abstract) [方兴丽, 张启信, 夏东坡, 李进华 (2020) 雄性短尾猴维持临时配偶关系的行为适应性. 兽类学报, 40, 19–26.]

Gu NX, Liu Y (2024) Genetic evaluations of island populations of rhesus macaque (*Macaca mulatta*) in China: Implications for conservation management. Zoological Research: Diversity and Conservation, 1, 75–78.

Gu ZY, Chen R, Sun BH, Wang X, Xia DP, Li JH (2017) Social bond strength and its influencing factors in adult female Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). Acta Theriologica Sinica, 37, 363–370. (in Chinese with English abstract) [顾志远, 陈锐, 孙丙华, 王希, 夏东坡, 李进华 (2017) 成年雌性短尾猴的社会联系强度及影响因素. 兽类学报, 37, 363–370.]

Guo H, Jiang J, Cui Y, Yi Y, Jia X, Wang H, Yue B, Li J (2015) Identification and characterization of polymorphic Alu insertions in the Tibetan macaque (*Macaca thibetana*). European Journal of Wildlife Research, 61, 143–149.

Guo XB, Wang ZL, Chen JR, Tian JD, Wang BS, Lu JQ (2011) Winter and spring food habits of *Macaca mulatta tcheliensis* in Taihangshan National Nature Reserve in Henan Province of China. Chinese Journal of Ecology, 30, 483–488. (in Chinese with English abstract) [郭相保, 王振龙, 陈菊荣, 田军东, 王白石, 路纪琪 (2011) 河南太行山自然保护区猕猴冬春季食性分析. 生态学杂志, 30, 483–488.]

Guo XB, Wang ZL, Tian JD, Lu JQ, Liu JD (2010) Sleeping site selection by rhesus macaques (*Macaca mulatta tcheliensis*) in Taihangshan National Nature Reserve, Henan Province. Sichuan Journal of Zoology, 29, 849–856. (in Chinese with English abstract) [郭相保, 王振龙, 田军东, 路纪琪, 刘金栋 (2010) 河南太行山自然保护区猕猴夜宿地选择研究. 四川动物, 29, 849–856.]

Guo YM, Garber PA, Lu JQ (2025) The adaptive functions of routine allomaternal behavior in free-ranging Taihangshan macaques. Current Zoology, 71, zoaf064.

Guo YM, Garber PA, Tian JD, Lu JQ (2020) Neonatal nipple preference and maternal cradling laterality in wild Taihangshan macaques (*Macaca mulatta tcheliensis*). American Journal of Primatology, 82, e23197.

Guo YM, Grueter CC, Lu JQ (2023a) Allomaternal care and 'adoption' in an edge-of-range population of Taihangshan macaques in Northern China. Current Zoology, 69, 215–218.

Guo YM, Tian JD, Yang D, Lu JQ (2023b) Variations of fecal cortisol and IgA levels with reproductive status in wild Taihangshan macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*). Pakistan Journal of Zoology, 55, 2141–2149.

Han MY, Tian JD, Zhou YY, Wang YW, Luo TT, Lu JQ (2024) Sexual interference in Taihangshan macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*), Jiyuan, north China. Acta Theriologica Sinica, 44, 65–76. (in Chinese with English abstract) [韩梦亚, 田军东, 周言言, 王钰炜, 罗彤彤, 路纪琪 (2024) 太行山猕猴的性打搅行为. 兽类学报, 44, 65–76.]

Han MY, Zhou YY, Wang YW, Luo TT, Tian JD, Lu JQ (2025) Adoptions of unrelated infants in wild Taihangshan macaques (*Macaca mulatta tcheliensis*), Jiyuan, north China. Current Zoology, 71, 243–250.

He MQ, Tian JD, Li WT, Lu JQ (2024) The parameters and pattern of copulation behaviors in Taihangshan macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*), Jiyuan, China. Acta Theriologica Sinica, 44, 77–84. (in Chinese with English abstract) [何民强, 田军东, 李文韬, 路纪琪 (2024) 太行山猕猴的交配行为参数与模式. 兽类学报, 44, 77–84.]

He YS, Fan YX, Fan PF (2024) Intraspecific feeding niche differentiation in *Macaca mulatta* with high population density. Scientia Sinica Vitae, 54, 1690–1698. (in Chinese with English abstract) [何远思, 樊宇轩, 范朋飞 (2024) 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, 54, 1690–1698.]

Hou JH, Qu WY, Chen L, Zhang HX (1998) Study of the reproduction eco-behavior of *Macaca mulatta* in Taihang Mountains. Chinese Journal of Ecology, 17(4), 22–25. (in Chinese with English abstract) [侯进怀, 瞿文元, 陈莉, 张红绪 (1998) 太行山猕猴繁殖生态行为研究. 生态学杂志, 17(4), 22–25.]

Hou W, Liu SX, Jiang J, Fan ZX, Fan PF, Li J (2016) The complete mitochondrial genome of white-cheeked macaque (*Macaca leucogenys*). Mitochondrial DNA: Part B, 1, 374–375.

Hsu MJ, Agoramoorthy G, Lin JF (2001) Birth seasonality and interbirth intervals in free-ranging Formosan macaques, *Macaca cyclopis*, at Mt. Longevity, Taiwan. Primates, 42, 15–25.

Hsu MJ, Chen LM, Agoramoorthy G (2005) The vocal repertoire of Formosan macaques, *Macaca cyclopis*: Acoustic structure and behavioral context. Zoological

Studies Taipei, 44, 275–294.

Hsu MJ, Kao CC, Agoramoorthy G (2009) Interactions between visitors and Formosan macaques (*Macaca cyclopis*) at Shou-Shan Nature Park, Taiwan. American Journal of Primatology, 71, 214–222.

Huang MJ, Zhang QX, Li JY, Xia DP, Li JH (2021) Menstrual cycle and sexual behavior of captive female Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). Chinese Journal of Zoology, 56, 558–568. (in Chinese with English abstract) [黄明竞, 张启信, 李静宇, 夏东坡, 李进华 (2021) 笼养雌性短尾猴月经周期及性行为. 动物学杂志, 56, 558–568.]

Huang ZH, Huang CM, Tang CB, Huang LB, Tang HX, Ma GZ, Zhou QH (2015a) Dietary adaptations of Assamese macaques (*Macaca assamensis*) in limestone forests in Southwest China. American Journal of Primatology, 77, 171–185.

Huang ZH, Huang CM, Wei H, Tang HX, Krzton A, Ma GZ, Zhou QH (2015b) Factors influencing positional behavior and habitat use of sympatric macaques in the limestone habitat of Nonggang, China. International Journal of Primatology, 36, 95–112.

Ji H, Li JH, Sun BH, Zhu Y (2010) Comparisons of aggressive behavior for Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) to tourists from Mt. Huangshan, China. Zoological Research, 31, 428–434. (in Chinese with English abstract) [纪欢, 李进华, 孙丙华, 朱勇 (2010) 黄山短尾猴对游人攻击行为比较. 动物学研究, 31, 428–434.]

Jia XD, Yang BD, Yue BS, Yin HL, Wang HX, Zhang XY (2011) Isolation and characterization of twenty-one polymorphic microsatellite loci in the Tibetan macaque (*Macaca thibetana*). Russian Journal of Genetics, 47, 884–887.

Jiang HS, Lian JS, Feng M, Wang J, Li YH (1998) Studies on population growth of *Macaca mulatta* at Nanwan, Hainan. Acta Theriologica Sinica, 18, 100–106. (in Chinese with English abstract) [江海声, 练健生, 冯敏, 王骏, 李艳红 (1998) 海南南湾猕猴种群增长的研究. 兽类学报, 18, 100–106.]

Jiang HS, Liu ZH, Yuan XC, Wang HS (1988a) Study on the reproduction of rhesus monkey in nature at Nanwan Peninsula, Hainan Island. Acta Theriologica Sinica, 8, 105–112. (in Chinese with English abstract) [江海声, 刘振河, 袁喜才, 王韩生 (1988a) 海南岛南湾半岛野生猕猴的繁殖研究. 兽类学报, 8, 105–112.]

Jiang HS, Liu ZH, Yuan XC, Wang HS (1988b) The rhesus monkey (*Macaca mulatta*) population dynamic and distribution at Nanwan Peninsula of Hainan Island. Acta Ecologica Sinica, 8, 86–94. (in Chinese with English abstract) [江海声, 刘振河, 袁喜才, 王韩生 (1988b) 海南岛南湾半岛猕猴(*Macaca mulatta*)种群数量动态及分布. 生态学报, 8, 86–94.]

Jiang HS, Liu ZH, Yuan XC, Wang HS (1989) Population structure of rhesus monkeys at Nanwan Peninsula of Hainan Island. Acta Theriologica Sinica, 9, 254–261. (in Chinese with English abstract) [江海声, 刘振河, 袁喜才, 王韩生 (1989) 海南岛南湾猕猴(*Macaca mulatta*)种群结构研究. 兽类学报, 9, 254–261.]

Jiang HS, Liu ZH, Zhang YZ, Southwick C (1991) Population ecology of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) at Nanwan Nature Reserve, Hainan, China. American Journal of Primatology, 25, 207–217.

Jiang J, Yu JQ, Li J, Li P, Fan ZX, Niu LL, Deng JB, Yue BS, Li J (2016) Mitochondrial genome and nuclear markers provide new insight into the evolutionary history of macaques. PLoS ONE, 11, e0154665.

Jiang Q, Xia DP, Zhang D, Sun BH, Wang X, Li JH (2018) Interchange between grooming and infant handling in female Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). Zoological Research, 40, 139–145.

Jiang XL, Wang YX, Chen ZP (1995) Discussion of taxonomy and distribution of some subspecies of rhesus monkey in China. In: Primate Research and Conservation (eds Xia WP, Zhang RZ), pp. 43–49. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [蒋学龙, 王应祥, 陈志平 (1995) 关于中国猕猴某些亚种分类和分布的讨论. 见: 灵长类研究与保护(夏武平, 张荣祖主编), 43–49页. 中国林业出版社, 北京.]

Jiang XL, Wang YX, Ma SL (1991) Taxonomic revision and distribution of subspecies of rhesus monkey (*Macaca mulatta*) in China. Zoological Research, 12, 241–247. (in Chinese with English abstract) [蒋学龙, 王应祥, 马世来 (1991) 中国猕猴的分类及分布. 动物学研究, 12, 241–247.]

Jiang XL, Wang YX, Wang QS (1996) Taxonomy and distribution of Tibetan macaque (*Macaca thibetana*). Zoological Research, 17, 361–369. (in Chinese with English abstract) [蒋学龙, 王应祥, 王岐山 (1996) 藏酋猴的分类与分布. 动物学研究, 17, 361–369.]

Lan Y, Wang J, Yang Q, Tang RX, Zhou M, Lei GL, Li J, Zhang L, Yue BS, Fan ZX (2020) Blood transcriptome analysis reveals gene expression features of breast-feeding rhesus macaque (*Macaca mulatta*) infants. Zoological Research, 41, 431–436.

Li BG, He G, Guo ST, Hou R, Huang K, Zhang P, Zhang H, Pan RL, Chapman CA (2020) Macaques in China: Evolutionary dispersion and subsequent development. American Journal of Primatology, 82, e23142.

Li C, Zhao C, Fan PF (2015) White-cheeked macaque (*Macaca leucogenys*): A new macaque species from Medog, southeastern Tibet. American Journal of Primatology, 77, 753–766.

Li DM, Fan LQ, Zeng B, Yin HL, Zou FD, Wang HX, Meng Y, King E, Yue BS (2009) The complete mitochondrial genome of *Macaca thibetana* and a novel nuclear mitochondrial pseudogene. Gene, 429, 31–36.

Li J, Fan ZX, Shen FC, Pendleton AL, Song Y, Xing JC, Yue

BS, Kidd JM, Li J (2020) Genomic copy number variation study of nine *Macaca* species provides new insights into their genetic divergence, adaptation, and biomedical application. Genome Biology and Evolution, 12, 2211–2230.

Li J, Fan ZX, Sun TL, Peng CJ, Yue BS, Li J (2018) Comparative genome-wide survey of single nucleotide variation uncovers the genetic diversity and potential biomedical applications among six *Macaca* species. International Journal of Molecular Sciences, 19, 3123.

Li J, Han K, Xing JC, Kim HS, Rogers J, Ryder OA, Disotell T, Yue BS, Batzer MA (2009) Phylogeny of the macaques (Cercopithecidae: *Macaca*) based on Alu elements. Gene, 448, 242–249.

Li JH (1999) The Social Life of Wild Tibetan Macaques: A Field Study. Anhui University Press, Hefei. (in Chinese) [李进华 (1999) 野生短尾猴的社会. 安徽大学出版社, 合肥.]

Li JH, Sun LX, Kappeler PM (2020) The Behavioral Ecology of the Tibetan Macaque. Springer International Publishing, Cham.

Li JH, Wang QS (1994) The selection of sleeping sites by Tibetan macaques during the summer season. Chinese Journal of Zoology, 29(5), 58. (in Chinese) [李进华, 王岐山 (1994) 短尾猴夏季对睡眠场所的选择. 动物学杂志, 29(5), 58.]

Li JH, Wang QS (1995) Allogrooming in wild Tibetan macaques, with special reference to social structure. Current Primatology, 2, 185–191.

Li JH, Wang QS (1995) Social grooming and mate choice in Tibetan macaques. Journal of Anhui University (Natural Science Edition), 19, 89–94. (in Chinese with English abstract) [李进华, 王岐山 (1995) 短尾猴的社会理毛对交配选择的作用. 安徽大学学报(自然科学版), 19, 89–94.]

Li JH, Wang QS, Ge JZ, Cao G (1995a) Influence of provision on *Macaca thibetana.* Chinese Journal of Wildlife, (5), 31–34. (in Chinese with English abstract) [李进华, 王岐山, 葛继志, 曹刚 (1995a) 人工圈养对短尾猴的影响初报. 野生动物, (5), 31–34.]

Li JH, Wang QS, Han DM (1995b) Fission in the wild Tibetan macaques. Chinese Science Bulletin, 40, 1423–1425. (in Chinese) [李进华, 王岐山, 韩德民 (1995b) 短尾猴分群的研究. 科学通报, 40, 1423–1425.]

Li JH, Wang QS, Han DM (1996) Fission in a free-ranging Tibetan macaque troop at Huangshan Mountain, China. Chinese Science Bulletin, 41, 1377–1381.

Li JH, Wang QS, Li M (1994) Studies on population ecology of Tibetan monkeys (*Macaca thibetana*). II. Reproductive patterns of Tibetan monkeys. Acta Theriologica Sinica, 14, 255–259. (in Chinese with English abstract) [李进华, 王岐山, 李明 (1994) 短尾猴种群生态学研究. II. 繁殖方式. 兽类学报, 14, 255–259.]

Li JH, Wang QS, Li M (1995c) Studies on the population ecology of Tibetan monkeys (*Macaca thibetana*). III. Age structure and life table of Tibetan monkeys. Acta Theriologica Sinica, 15, 31–35. (in Chinese with English abstract) [李进华, 王岐山, 李明 (1995c) 短尾猴种群生态学研究. III. 年龄结构和生命表. 兽类学报, 15, 31–35.]

Li JH, Wang QS, Li M (1996) Migration of male Tibetan monkeys (*Macaca thibetana*) at Mt. Huangshan, Anhui Province, China. Acta Theriologica Sinica, 16, 1–6. (in Chinese with English abstract) [李进华, 王岐山, 李明 (1996) 黄山雄性短尾猴换群行为的研究. 兽类学报, 16, 1–6.]

Li JH, Yin HB, Wang QS (2005) Seasonality of reproduction and sexual activity in female Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Huangshan, China. Acta Zoologica Sinica, 51, 365–375. (in Chinese with English abstract) [李进华, 尹华宝, 王岐山 (2005) 黄山短尾猴繁殖的季节性和雌性性活动方式. 动物学报, 51, 365–375.]

Li JH, Yin HB, Zhou LZ (2007) Non-reproductive copulation behavior among Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Huangshan, China. Primates, 48, 64–72.

Li JH, Yin HB, Zhou LZ, Ge JZ (2004) Social behaviors and relationships among Tibetan macaques. Chinese Journal of Zoology, 39(1), 40–44. (in Chinese with English abstract) [李进华, 尹华宝, 周立志, 葛继志 (2004) 短尾猴的社会行为与社会关系. 动物学杂志, 39(1), 40–44.]

Li JY, Zhang QX, Huang MJ, Xia DP, Li JH (2021) Fecal treatment and extraction of estradiol and progesterone in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*): Comparison among different approaches. Chinese Journal of Zoology, 56, 247–254. (in Chinese with English abstract) [李静宇, 张启信, 黄明竞, 夏东坡, 李进华 (2021) 短尾猴粪便雌二醇和孕酮处理与提取方法比较. 动物学杂志, 56, 247–254.]

Li QQ, Zhang YP (2005) Phylogenetic relationships of the macaques (Cercopithecidae: *Macaca*), inferred from mitochondrial DNA sequences. Biochemical Genetics, 43, 375–386.

Li WB, Teng Y, Zhang MY, Shen Y, Liu JW, Qi JW, Wang XC, Wu RF, Li JH, Garber PA, Li M (2024) Human activity and climate change accelerate the extinction risk to non-human primates in China. Global Change Biology, 30, e17114.

Li YH, Chen T, Li YB, Tang Y, Huang ZH (2021a) Gut microbiota are associated with sex and age of host: Evidence from semi-provisioned rhesus macaques in southwest Guangxi, China. Ecology and Evolution, 11, 8096–8122.

Li YH, Chen T, Liang JP, Li YB, Huang ZH (2021b) Seasonal variation in the gut microbiota of rhesus macaques inhabiting limestone forests of southwest Guangxi, China. Archives of Microbiology, 203, 787–798.

Li YH, Huang ZH, Zhou QH, Ma GZ, Huang CM (2019) Daily activity pattern in Assamese macaques inhabiting limestone forest, southwest Guangxi, China. Global Ecology and

Conservation, 20, e00709.

Li YH, Ma GZ, Zhou QH, Huang ZH (2020a) Seasonal variation in activity budget of Assamese macaques in limestone forest of southwest Guangxi, China. Folia Primatologica, 91, 495–511.

Li YH, Ma GZ, Zhou QH, Huang ZH (2020b) Ranging patterns and foraging patch utilization of Assamese macaques inhabiting limestone forests in southwest Guangxi, China. Global Ecology and Conservation, 21, e00816.

Li YH, Ma GZ, Zhou QH, Li YB, Huang ZH (2020c) Nutrient contents predict the bamboo-leaf-based diet of Assamese macaques living in limestone forests of southwest Guangxi, China. Ecology and Evolution, 10, 5570–5581.

Li ZP, Li JH, Xia DP, Zhu Y, Wang X, Zhang D (2015) Mating strategies of subordinate males in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Mt. Huangshan, China. Acta Theriologica Sinica, 35, 29–39. (in Chinese with English abstract) [李兆鹏, 李进华, 夏东坡, 朱勇, 王希, 张岛 (2015) 非优势顺位雄性黄山短尾猴的交配策略. 兽类学报, 35, 29–39.]

Liao ZJ, Sosa S, Wu CF, Zhang P (2018) The influence of age on wild rhesus macaques' affiliative social interactions. American Journal of Primatology, 80, e22733.

Liu BJ, Wu CF, Garber PA, Zhang P, Li M (2018) Effects of group size and rank on mother–infant relationships and reproductive success in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). American Journal of Primatology, 80, e22881.

Liu BZ, Wang J, Sun RP, Wu CF, Zhao XY, Zhao JG, Yuan JL (2025) Ecological adaptations of body weight and blood biochemical parameters in wild *Macaca mulatta brevicaudus*. Chinese Journal of Comparative Medicine, 35, 67–77. (in Chinese with English abstract) [刘保臻, 王军, 孙瑞萍, 伍乘风, 赵鑫源, 赵建国, 袁靖丽 (2025) 野生猕猴海南亚种体质量与血液生化参数的生态适应性研究. 中国比较医学杂志, 35, 67–77.]

Liu G, Liu S, Li Y, Huang Z (2022) Predator avoidance and food patch proximity influence sleeping site use of Assamese macaques in a limestone forest of Southwest Guangxi, China. American Journal of Biological Anthropology, 178, 244–256.

Liu GH, Wang AL, Nong DP, Nong SX, Huang ZH (2025) Behavioral responses of Assamese macaques (*Macaca assamensis*) to variations in food availability and climatic factors in Longrui, Guangxi, China. International Journal of Primatology, 46, 501–537.

Liu H, Hou W, Peng L, Peng CJ, Cai YS, Li J (2021) Novel SNP markers for non-invasive samples in Tibetan macaque (*Macaca thibetana*). Pakistan Journal of Zoology, 54, 1–9.

Liu H, Luo JX, Hou W, Pan X, Cai YS, Li J (2023) An effective microsatellite marker panel for noninvasive samples in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). International Journal of Primatology, 44, 399–415.

Liu HY, Wang AL, Liu SY, Liu GH, Huang ZH (2024) Seasonal patterns of the gut microbiota in the Assamese macaques (*Macaca assamensis*) in a limestone forest in Guangxi, China. European Journal of Wildlife Research, 70, 33.

Liu SX, Hou W, Sun TL, Xu YT, Li P, Yue BS, Fan ZX, Li J (2017) Genome-wide mining and comparative analysis of microsatellites in three macaque species. Molecular Genetics and Genomics, 292, 537–550.

Liu SX, Hou W, Zhang XY, Peng CJ, Yue BS, Fan ZX, Li J (2018) Identification and characterization of short tandem repeats in the Tibetan macaque genome based on resequencing data. Zoological Research, 39, 291–300.

Liu X, Liu XY, Wang XQ, Shang K, Li JW, Lan Y, Wang J, Li J, Yue BS, He M, Fan ZX (2023) Multi-omics analysis reveals changes in tryptophan and cholesterol metabolism before and after sexual maturation in captive macaques. BMC Genomics, 24, 308.

Liu Y, Li JH, Zhao JY (2006) Sequence variation of mitochondrial DNA control region and population genetic diversity of Tibetan macaques *Macaca thibetana* in the Huangshan Mountain. Acta Zoologica Sinica, 52, 724–730. (in Chinese with English abstract) [柳杨, 李进华, 赵健元 (2006) 黄山短尾猴mtDNA控制区序列变异及种群的遗传多样性. 动物学报, 52, 724–730.]

Liu ZJ, Tan XX, Orozco-terWengel P, Zhou XM, Zhang LY, Tian SL, Yan ZZ, Xu HL, Ren BP, Zhang P, Xiang ZF, Sun BH, Roos C, Bruford MW, Li M (2018) Population genomics of wild Chinese rhesus macaques reveals a dynamic demographic history and local adaptation, with implications for biomedical research. GigaScience, 7, giy106.

Lu H, Wang ZL, Wang BS, Liu JD, Lu JQ (2013) Social affiliation of Taihangshan macaque based on huddling behavior. Acta Theriologica Sinica, 33, 274–281. (in Chinese with English abstract) [鹿鹤, 王振龙, 王白石, 刘金栋, 路纪琪 (2013) 基于团抱行为的太行山猕猴社会联属. 兽类学报, 33, 274–281.]

Lu JQ (2020) The Society of Taihangshan Macaques. Henan Science and Technology Press, Zhengzhou. (in Chinese) [路纪琪 (2020) 太行山猕猴的社会. 河南科学技术出版社, 郑州.]

Lu JQ (2022) Life History of Taihangshan Macaques. Zhengzhou University Press, Zhengzhou. (in Chinese) [路纪琪 (2022) 太行山猕猴生活史. 郑州大学出版社, 郑州.]

Lu JQ, Hou JH, Wang HF, Qu WY (2007) Current status of *Macaca mulatta* in Taihangshan Mountains area, Jiyuan, Henan, China. International Journal of Primatology, 28, 1085–1091.

Lu JQ, Wang HF, Xie DM (2009) Research advances and prospects for *Macaca mulatta tcheliensis* in the Taihangshan Mountains area, China. Sichuan Journal of Zoology, 28, 952–957. (in Chinese with English abstract) [路纪琪, 王好峰, 谢东明 (2009) 太行山猕猴研究进展与展望. 四川动物, 28, 952–957.]

Ma SL, Wang YX (1988) The recent distribution, status and conservation of primates in China. Acta Theriologica Sinica, 8, 250–260. (in Chinese with English abstract) [马世来, 王应祥 (1988) 中国现代灵长类的分布、现状与保护. 兽类学报, 8, 250–260.]

Mo FX, Liu GH, Wang AL, Liu SY, Nong SX, Zhang KC, Huang ZH (2024) Seasonal variations in habitat use are associated with food availability changes in Assamese macaques (*Macaca assamensis*) inhabiting limestone forest. Ecology and Evolution, 14, e70629.

Qiu YJ, Liu GH, Wang AL, Liu SY, Nong SX, Huang ZH (2024) Flexibility in positional behavior is associated with ecological seasonality in Assamese macaques inhabiting limestone forests. European Journal of Wildlife Research, 70, 86.

Qu WY, Li YJ, Li XH, Hou JT, Wang FZ (1989) Preliminary investigation of the rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) at Jiyuan and Taihang Mountains in Henan Province. Journal of Henan Normal University, 62, 98–101. (in Chinese with English abstract) [瞿文元, 李延娟, 李晓海, 侯加庭, 王风忠 (1989) 河南济源太行山猕猴初步调查. 河南师范大学学报, 62, 98–101.]

Qu WY, Zhang YZ, Manry D, Southwick CH (1993) Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in the Taihang Mountains, Jiyuan County, Henan, China. International Journal of Primatology, 14, 607–621.

Quan GQ, Wang S, Zhang RZ (1981) On the recent status and conservation of primates in China. Acta Theriologica Sinica, (1), 99–104. (in Chinese with English abstract) [全国强, 汪松, 张荣祖 (1981) 我国灵长类的现状与保护. 兽类学报, (1), 99–104.]

Ran YL, Xia DP, Sun BH, Wang X, Li JH (2017) The oral microbiome diversity based on 16S rDNA high-throughput sequencing technique in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). Acta Theriologica Sinica, 37, 78–86. (in Chinese with English abstract) [冉亚兰, 夏东坡, 孙丙华, 王希, 李进华 (2017) 基于16S rDNA高通量测序的短尾猴口腔微生物多样性. 兽类学报, 37, 78–86.]

Rowe AK, Li JH, Sun LX, Sheeran LK, Wagner RS, Xia DP, Uhey DA, Chen R (2018) Collective decision making in Tibetan macaques: How followers affect the rules and speed of group movement. Animal Behaviour, 146, 51–61.

Shao Q, Cui ZW, Liu CB, Tian JD, Lu JQ (2023) Diets and feeding strategy in Taihangshan macaques (*Macaca mulatta tcheliensis*) in a temperate forest, North China. International Journal of Primatology, 44, 1074–1090.

Shou ZH (1962) Economic Fauna of China: Mammals. Science Press, Beijing. (in Chinese) [寿振黄 (1962) 中国经济动物志: 兽类. 科学出版社, 北京.]

Si HK, Jin ZX, Zhang KC, Zhou F, Yao YF, Xiao HT, Li BJ, Pucuowangjia, Xu HL (2023) Seasonal differences in habitat selection of rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in the Western Sichuan Plateau region. Acta Theriologica Sinica, 43, 676–688. (in Chinese with English abstract) [斯煌凯, 金祖祥, 张克处, 周飞, 姚永芳, 肖洪涛, 李八斤, 普错汪甲, 徐怀亮 (2023) 川西高原地区猕猴栖息地选择的季节差异. 兽类学报, 43, 676–688.]

Song CS, Qu WY (1996) Scientific Survey of Taihangshan Macaque Nature Reserve. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [宋朝枢, 瞿文元 (1996) 太行山猕猴自然保护区科学考察集. 中国林业出版社, 北京.]

Song Y, Jiang C, Li KH, Li J, Qiu H, Price M, Fan ZX, Li J (2021) Genome-wide analysis reveals signatures of complex introgressive gene flow in macaques (genus *Macaca*). Zoological Research, 42, 433–449.

Su HH, Birky WA (2007) Within-group female–female agonistic interactions in Taiwanese macaques (*Macaca cyclopis*). American Journal of Primatology, 69, 199–211.

Sun BH, Gu ZY, Wang X, Huffman MA, Garber PA, Sheeran LK, Zhang D, Zhu Y, Xia DP, Li JH (2018) Season, age, and sex affect the fecal mycobiota of free-ranging Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). American Journal of Primatology, 80, e22880.

Sun BH, Li JH, Zhu Y, Xia DP (2010) Mitochondrial DNA variation in Tibetan macaque (*Macaca thibetana*). Folia Zoologica, 59, 301–307.

Sun BH, Wang X, Bernstein S, Huffman MA, Xia DP, Gu ZY, Chen R, Sheeran LK, Wagner RS, Li JH (2016) Marked variation between winter and spring gut microbiota in free-ranging Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). Scientific Reports, 6, 26035.

Sun BH, Xia YN, Davison S, Gomez A, Garber PA, Amato KR, Xu XJ, Xia DP, Wang X, Li JH (2021a) Assessing the influence of environmental sources on the gut mycobiome of Tibetan macaques. Frontiers in Microbiology, 12, 730477.

Sun BH, Xia YN, Garber PA, Amato KR, Gomez A, Xu XJ, Li WB, Huang MJ, Xia DP, Wang X, Li JH (2021b) Captivity is associated with gut mycobiome composition in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). Frontiers in Microbiology, 12, 665853.

Sun BH, Xu XJ, Xia YN, Cheng YM, Mao SX, Xiang XJ, Xia DP, Wang X, Li JH (2021c) Variation of gut microbiome in free-ranging female Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) across different reproductive states. Animals, 11, 39.

Sun ZW, Wang J, Sun RP, Liu BZ, Cai KQ, Zhao XY, Wang YF, Zhao JG, Yuan JL (2025) Bidirectional regulation of the brain-gut axis in *Macaca mulatta*: Implications for wildlife conservation and experimentation. Microbiology Spectrum, 13, e01338-25.

Tan XX, Qi JW, Liu ZJ, Fan PF, Liu GM, Zhang LY, Shen Y, Li J, Roos C, Zhou XM, Li M (2023) Phylogenomics reveals high levels of incomplete lineage sorting at the ancestral nodes of the macaque radiation. Molecular Biology and Evolution, 40, msad229.

Tang CB, Huang LB, Huang ZH, Krzton A, Lu CH, Zhou QH (2016) Forest seasonality shapes diet of limestone-living

rhesus macaques at Nonggang, China. Primates, 57, 83–92.

Teng Y, Li WB, Wang XC, Zhang RS, Shen Y, Wu RF, Liu JW, Zhang MY, Roos C, Li JH, Li J, Qi JW, Li M (2025) Integrating population genomics and environmental data to predict adaptation to climate change in post-bottleneck Tibetan macaques. Science Advances, 11, eadw0562.

Tian HW, Chen X, Liu SQ, Chen SW, Fan PL, Xia DP (2025) Vocal repertoire of free-ranging infant and yearling Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). American Journal of Primatology, 87, e70073.

Tian JD, Guo WJ, Wang S, Duan HY, Wang BS, Wang ZL, Lu JQ (2018) To disperse or not to disperse: Male reproductive success in free-ranging Taihangshan macaques. Acta Theriologica Sinica, 38, 260–266.

Tian JD, Wang BS, Wang ZL, Liu JD, Lu JQ (2015) Effects of social and climatic factors on birth sex ratio in *Macaca mulatta* in Mount Taihangshan area. Integrative Zoology, 10, 199–206.

Tian JD, Wang ZL, Lu JQ, Guo XB, Liu JD (2011a) PAE coding system-based ethogram of Taihangshan macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*), Jiyuan, Henan Province, China. Acta Theriologica Sinica, 31, 125–140. (in Chinese with English abstract) [田军东, 王振龙, 路纪琪, 郭相保, 刘金栋 (2011a) 基于PAE编码系统的太行山猕猴行为谱. 兽类学报, 31, 125–140.]

Tian JD, Wang ZL, Lu JQ, Guo XB, Wang BS (2011b) Social structure of wild *Macaca mulatta* in the Mt. Taihangshan area, Jiyuan, China. Acta Anthropologica Sinica, 30, 425–436. (in Chinese with English abstract) [田军东, 王振龙, 路纪琪, 郭相保, 王白石 (2011b) 野生太行山猕猴的社会结构. 人类学学报, 30, 425–436.]

Tian JD, Wang ZL, Lu JQ, Wang BS, Chen JR (2013) Reproductive parameters of female *Macaca mulatta tcheliensis* in the temperate forest of Mount Taihangshan, Jiyuan, China. American Journal of Primatology, 75, 605–612.

Tian JD, Zhang SQ, Guo WJ, Guo YM, Kuang SA, Li QJ, Lu JQ (2017) Placentophagia in free-ranging *Macaca mulatta tcheliensis* in Jiyuan, Henan Province, China. Sichuan Journal of Zoology, 36, 54–57. (in Chinese with English abstract) [田军东, 张士强, 郭伟杰, 郭泳满, 匡三傲, 李庆军, 路纪琪 (2017) 太行山猕猴取食胎盘现象. 四川动物, 36, 54–57.]

Tian JD, Zhang SQ, Guo YM, Garber PA, Guo WJ, Kuang SA, Lu JQ (2017) Evidence of placentophagia and mother-infant cannibalism in free-ranging *Macaca mulatta tcheliensis* in Mount Taihangshan, Jiyuan, China. Folia Primatologica, 87, 381–391.

Wada K, Xiong CP, Wang QS (1987) On the distribution of Thibetan and rhesus monkeys in southern Anhui, China. Acta Theriologica Sinica, 7, 168–176.

Wang HS, Jiang HS, Liu ZH, Yuan XC (1988) Investigation of wild macaque diseases in Nanwan Peninsula of Hainan Island. Chinese Journal of Wildlife, 9(6), 30–32. (in Chinese) [王韩生, 江海声, 刘振河, 袁喜才 (1988) 海南岛南湾半岛野生猕猴疾病的调查. 野生动物, 9(6), 30–32.]

Wang J, Liu XY, Lan Y, Que TC, Li J, Yue BS, Fan ZX (2023) DNA methylation and transcriptome analysis reveal epigenomic differences among three macaque species. Evolutionary Applications, 17, e13604.

Wang QS, Chen BH, Liang RJ (1966) The distributions of mammals in Anhui Province. Chinese Journal of Zoology, 1(3), 101–106. (in Chinese) [王岐山, 陈璧辉, 梁仁济 (1966) 安徽兽类地理分布的初步研究. 动物学杂志, 1(3), 101–106.]

Wang QS, Hu XL, Xing QR, Xiong CP, Lin ZX (1981) The report on the bird and mammal resources of Huangshan, Anhui Province. Journal of Anhui University (Natural Science Edition), 5, 138–158. (in Chinese) [王岐山, 胡小龙, 邢庆仁, 熊成培, 林祖贤 (1981) 安徽黄山的鸟兽资源调查报告. 安徽大学学报(自然科学版), 5, 138–158.]

Wang QS, Li JH, Li M (1994) Studies on population ecology of Tibetan monkeys (*Macaca thibetana*). I. Population dynamics and analysis of Tibetan monkeys. Acta Theriologica Sinica, 14, 161–165. (in Chinese with English abstract) [王岐山, 李进华, 李明 (1994) 短尾猴种群生态学研究. I. 短尾猴种群动态及分析. 兽类学报, 14, 161–165.]

Wang QS, Xiong CP (1989) The study of seasonal home range of Thibetan monkey's Yulinkeng troop in Huangshan Mountain. Acta Theriologica Sinica, 9, 239–246. (in Chinese with English abstract) [王岐山, 熊成培 (1989) 短尾猴黄山鱼鳞坑群四季巢区的研究. 兽类学报, 9, 239–246.]

Wang S, Li JH, Xia DP, Zhu Y, Sun BH, Wang X, Zhu L (2013) Male-to-female agonistic support for copulation in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Huangshan, China. Zoological Research, 34, 139–144. (in Chinese with English abstract) [汪爽, 李进华, 夏东坡, 朱勇, 孙丙华, 王希, 朱磊 (2013) 雄性黄山短尾猴(*Macaca thibetana*)攻击支持雌性以换取交配回报. 动物学研究, 34, 139–144.]

Wang X, Sun LX, Li JH, Xia DP, Sun BH, Zhang D (2015) Collective movement in the Tibetan macaques (*Macaca thibetana*): Early joiners write the rule of the game. PLoS ONE, 10, e0127459.

Wang X, Sun LX, Sheeran LK, Sun BH, Zhang QX, Zhang D, Xia DP, Li JH (2016) Social rank versus affiliation: Which is more closely related to leadership of group movements in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*)? American Journal of Primatology, 78, 816–824.

Wang X, Xia DP, Sun BH, Li JH (2021) Coordination and consensus: The role of compromisers in Tibetan macaques. Current Zoology, 67, 411–418.

Wang YJ, Liao WB, Chang H (1999) Analysis on vegetative food resources and feeding habits of *Macaca mulatta* from

Neilingding Island, Guangdong Province. Chinese Biodiversity, 7, 97–105. (in Chinese with English abstract) [王勇军, 廖文波, 常弘 (1999) 广东内伶仃岛猕猴食性及食源植物分析. 生物多样性, 7, 97–105.]

Wang YW, Zhou YY, Luo TT, Tian JD, Lu JQ (2025) Genetic diversity of tourist-habituated rhesus macaques inhabiting Wulongkou area, Jiyuan, China: Based on deceased individuals. Diversity, 17, 244.

Wei FW (2024) The Evaluation Report on the Survival Status of Threaten Species of Wild Fauna and Flora in China (volume one). Science Press, Beijing. (in Chinese) [魏辅文 (2024) 中国濒危野生动植物种生存状况评估报告(第一辑). 科学出版社, 北京.]

Wei FW, Yang QS, Wu Y, Jiang XL, Liu SY (2022) Taxonomy and Distribution of Mammals in China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [魏辅文, 杨奇森, 吴毅, 蒋学龙, 刘少英 (2022) 中国兽类分类与分布. 科学出版社, 北京.]

Wei FW, Yang QS, Wu Y, Jiang XL, Liu SY, Li BG, Yang G, Li M, Zhou J, Li S, Hu YB, Ge DY, Li S, Yu WH, Chen BY, Zhang ZJ, Zhou CQ, Wu SB, Zhang L, Chen ZZ, Chen SD, Deng HQ, Jiang TL, Zhang LB, Shi HY, Lu XL, Li Q, Liu Z, Cui YQ, Li YC (2021) Catalogue of mammals in China (2021). Acta Theriologica Sinica, 41, 487–501. (in Chinese with English abstract) [魏辅文, 杨奇森, 吴毅, 蒋学龙, 刘少英, 李保国, 杨光, 李明, 周江, 李松, 胡义波, 葛德燕, 李晟, 余文华, 陈炳耀, 张泽钧, 周材权, 吴诗宝, 张立, 陈中正, 陈顺德, 邓怀庆, 江廷磊, 张礼标, 石红艳, 卢学理, 李权, 刘铸, 崔雅倩, 李玉春 (2021) 中国兽类名录(2021版). 兽类学报, 41, 487–501.]

Wen HR, He YH, Xu JC (1981) Macaques in the history of North China. Journal of Henan Normal University (Natural Science Edition), 11, 37–44. (in Chinese) [文焕然, 何业恒, 徐俊传 (1981) 华北历史上的猕猴. 河南师范大学学报(自然科学版), 11, 37–44.]

Wu CF, Liao ZJ, Sueur C, Sha JCM, Zhang J, Zhang P (2018) The influence of kinship and dominance hierarchy on grooming partner choice in free-ranging *Macaca mulatta brevicaudus*. Primates, 59, 377–384.

Wu CF, Xie PZ, Fan YX, Xu ZH, Fan PF (2025a) Potential effects of human provisioning on populations and habitats of rhesus macaque in China. Zoological Research: Diversity and Conservation, 2, 3–13.

Wu CF, Xu ZH, Fan YX, Chen T, Xie PZ (2025b) The influence of provisioning on the intergroup relationships of rhesus macaque in Hainan, China. American Journal of Primatology, 87, e23721.

Wu HZ, Li JH, Zhao JY (2007) Specific detection method to distinguish Tibetan macaque from contaminants. Sichuan Journal of Zoology, 26(1), 59–63. (in Chinese with English abstract) [吴华彰, 李进华, 赵健元 (2007) 短尾猴样品常见污染的检测方法. 四川动物, 26(1), 59–63.]

Wu MY, Chen SW, Sun BH, Wang X, Xia DP, Li JH (2021) Effects of seasonality and social ranks on fecal cortisol levels in male Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). Acta Theriologica Sinica, 41, 398–405. (in Chinese with English abstract) [吴明阳, 陈仕望, 孙丙华, 王希, 夏东坡, 李进华 (2021) 季节和等级顺位对雄性黄山短尾猴粪样皮质醇水平的影响. 兽类学报, 41, 398–405.]

Wu RF, Qi JW, Li WB, Wang L, Shen Y, Liu JW, Teng Y, Roos C, Li M (2023) Landscape genomics analysis provides insights into future climate change-driven risk in rhesus macaque. Science of the Total Environment, 899, 165746.

Wu XM, Zhang J, Chen SW, Sun BH, Xia DP (2023) Behavioral adaptation in an adoptive free-ranging female Tibetan macaque. Primates, 64, 469–474.

Wu YB, Zhang QX, Wang X, Li BW, Li JH (2018) Correlations of male personality features with temporary consortship in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). Acta Theriologica Sinica, 38, 442–450. (in Chinese with English abstract) [吴义兵, 张启信, 王希, 李博文, 李进华 (2018) 雄性短尾猴个体特征与临时配偶关系研究. 兽类学报, 38, 442–450.]

Wu YH, Yao YF, Dong MM, Xia TR, Li DY, Xie M, Wu JY, Wen AX, Wang Q, Zhu GX, Ni QY, Zhang MW, Xu HL (2020) Characterisation of the gut microbial community of rhesus macaques in high-altitude environments. BMC Microbiology, 20, 68.

Xia DP, Garber PA, Wang X, Sun LX, Sun BH, Wang X, Li JH (2021) Social strategies used by dispersing males to integrate into a new group in Tibetan macaques *Macaca thibetana*. American Journal of Primatology, 83, e23306.

Xia DP, Kyes RC, Wang X, Sun BH, Sun LX, Li JH (2019) Grooming networks reveal intra- and intersexual social relationships in *Macaca thibetana*. Primates, 60, 223–232.

Xia DP, Li JH, Garber PA, Matheson MD, Sun BH, Zhu Y (2013) Grooming reciprocity in male Tibetan macaques. American Journal of Primatology, 75, 1009–1020.

Xia DP, Li JH, Garber PA, Sun LX, Zhu Y, Sun BH (2012) Grooming reciprocity in female Tibetan macaques *Macaca thibetana*. American Journal of Primatology, 74, 569–579.

Xia DP, Li JH, Sun BH, Weed JL, Kyes RC (2015) Evaluation of fecal testosterone, rank and copulatory behavior in wild male *Macaca thibetana* at Huangshan, China. Pakistan Journal of Zoology, 47, 1445–1454.

Xia DP, Li JH, Zhu Y, Chen R, Sun BH (2008) Seasonal variations of testosterone in wild adult male Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Huangshan, China. Acta Theriologica Sinica, 28, 287–292. (in Chinese with English abstract) [夏东坡, 李进华, 朱勇, 陈燃, 孙丙华 (2008) 野生黄山短尾猴雄性睾酮的季节性变化. 兽类学报, 28, 287–292.]

Xia DP, Li JH, Zhu Y, Sun BH, Sheeran LK, Matheson MD (2010) Seasonal variation and synchronization of sexual behaviors in free-ranging male Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Huangshan, China. Zoological Research, 31,

509–515.

Xia DP, Wang X, Zhang QX, Sun BH, Sun LX, Sheeran LK, Li JH (2018) Progesterone levels in seasonally-breeding, free-ranging male *Macaca thibetana*. Mammal Research, 63, 99–106.

Xia MY, Xia YN, Sun Y, Wang JJ, Lu JK, Wang X, Xia DP, Xu XJ, Sun BH (2024) Gut microbiome is associated with personality traits of free-ranging Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). Frontiers in Microbiology, 15, 1381372.

Xie DM, Lu JQ, Sichilima AM, Wang BS (2012) Patterns of habitat selection and use by *Macaca mulatta tcheliensis* in winter and early spring in temperate forest, Jiyuan, China. Biologia, 67, 234–239.

Xie PZ, Fan YX, Chapman C, Ma C, Wu CF, Hu P, Hu LL, Fan PF (2024) Determinants of macaques' space use: A test for the ecological constraints model using GPS collars. American Journal of Primatology, 86, e23636.

Xiong CP (1984) Ecological studies of the stump-tailed macaque. Acta Theriologica Sinica, 4, 1–9. (in Chinese with English abstract) [熊成培 (1984) 短尾猴的生态研究. 兽类学报, 4, 1–9.]

Xu HL, Li DY, Cheng AC, Yao YF, Ni QY, Zeng W, Bi FJ, Yang ZX, Chen XY (2010a) Population genetic diversity and structure of rhesus macaque (*Macaca mulatta*) in Sichuan Province based on mtDNA control region sequences. Acta Theriologica Sinica, 30, 247–255. (in Chinese with English abstract) [徐怀亮, 李地艳, 程安春, 姚永芳, 倪庆永, 曾文, 毕风均, 杨泽霞, 陈孝跃 (2010a) 四川地区猕猴线粒体DNA控制区遗传多样性及其种群遗传结构. 兽类学报, 30, 247–255.]

Xu HL, Wang YT, Cheng AC, Yao YF, Ni QY, Zeng W, Bi FJ, Yang ZX, Chen XY (2010b) Polymorphism of *MHC-DPB1* gene exon 2 in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). Hereditas (Beijing), 32, 588–598. (in Chinese with English abstract) [徐怀亮, 汪宴廷, 程安春, 姚永芳, 倪庆永, 曾文, 毕风均, 杨泽霞, 陈孝跃 (2010b) 猕猴*MHC-DPB1*基因外显子2多态性研究. 遗传, 32, 588–598.]

Xu J, Lan Y, Wang XQ, Shang K, Liu X, Wang J, Li J, Yue BS, Shao MY, Fan ZX (2022) Multi-omics analysis reveals the host–microbe interactions in aged rhesus macaques. Frontiers in Microbiology, 13, 993879.

Xu YT, Hu ZX, Wang C, Zhang XY, Li J, Yue BS (2016) Characterization of perfect microsatellite based on genome-wide and chromosome level in rhesus monkey (*Macaca mulatta*). Gene, 592, 269–275.

Xu ZH, Wu CF, Yang Y, Castellano-Navarro A, Macanás-Martínez E, Liu BJ, Chen T, Ma XC, MacIntosh AJJ (2025) Is sociability generally linked to infection? A study based on rhesus and Japanese macaques. American Journal of Primatology, 87, e70037.

Xue DM, Xin BQ, Qu WY, Zhang WX (1998) Studies on humerus and clavicula of adult Taihang Mountains *Macaca mulatta* (*M. m. tcheliensis*). Zoological Research, 19, 48–52. (in Chinese with English abstract) [薛德明, 辛炳乾, 瞿文元, 张文学 (1998) 成年太行山猕猴肱骨与锁骨的初步研究. 动物学研究, 19, 48–52.]

Xue DM, Zhang WX, Xin BQ, Guo M, Qu WY (1999) Study on the shoulder joint of adult Taihang mountains *Macaca mulatta* (*M. mulatta tcheliensis*). Acta Anthropologica Sinica, 18, 133–141. (in Chinese with English abstract) [薛德明, 张文学, 辛炳乾, 郭玫, 瞿文元 (1999) 成年太行山猕猴(*Macaca mulatta tcheliensis*)肩关节变量的研究. 人类学学报, 18, 133–141.]

Yan CC, Zhang XS, Zhou L, Yang Q, Zhou M, Zhang LW, Xing JC, Yan ZF, Price M, Li J, Yue BS, Fan ZX (2020) Effects of aging on gene expression in blood of captive Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) and comparisons with expression in humans. Zoological Research, 41, 557–563.

Yang PP, Li WB, Crofoot MC, Chakravarty P, Wang X, Zhang T, Li JH (2025) Ecological and social pressures influence diel activity patterns in wild Tibetan macaques. American Journal of Primatology, 87, e70016.

Yang SZ, Fan ZX, Li JW, Wang XQ, Lan Y, Yue BS, He M, Zhang AY, Li J (2023) Assembly of novel microbial genomes from gut metagenomes of rhesus macaque (*Macaca mulatta*). Gut Microbes, 15, 2188848.

Yang SZ, Liu Y, Yang N, Lan Y, Lan WQ, Feng JY, Yue BS, He M, Zhang L, Zhang AY, Price M, Li J, Fan ZX (2022) The gut microbiome and antibiotic resistome of chronic diarrhea rhesus macaques (*Macaca mulatta*) and its similarity to the human gut microbiome. Microbiome, 10, 29.

Yao YF, Dai QX, Li J, Ni QY, Zhang MW, Xu HL (2014) Genetic diversity and differentiation of the rhesus macaque (*Macaca mulatta*) population in western Sichuan, China, based on the second exon of the major histocompatibility complex class II DQB (*MhcMamu-DQB1*) alleles. BMC Evolutionary Biology, 14, 130.

Yu MS, Liu X, Karim F, Xie M, Wu JY, Li DY, Ni QY, Zhang MW, Yu GZ, Xiao HT, Xu HL, Yao YF (2022) Prevalence and new genotypes of *Enterocytozoon bieneusi* in wild rhesus macaque (*Macaca mulatta*) in China: A zoonotic concern. International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife, 18, 61–67.

Yu MS, Yao YF, Li X, Su AX, Xie M, Xiong Y, Yang SZ, Ni QY, Xiao HT, Xu HL (2024) Epidemiological investigation of *Entamoeba* in wild rhesus macaques in China: A novel ribosomal lineage and genetic differentiation of *Entamoeba nuttalli*. International Journal for Parasitology, 54, 441–451.

Yu MS, Yao YF, Xiao HT, Xie M, Xiong Y, Yang SZ, Ni QY, Zhang MW, Xu HL (2023) Extensive prevalence and significant genetic differentiation of *Blastocystis* in high- and low-altitude populations of wild rhesus macaques in China. Parasit & Vectors, 16, 107.

Yuan JL, Sun ZW, Sun RP, Wang J, Wu CF, Liu BZ, Zhao XY, Li Q, Zhao JG, Cai KQ (2025) A spatiotemporal atlas of the gut microbiota in *Macaca mulatta brevicaudus*:

Implications for health and environment. Biology,14, 980.

Zhang BL, Chen W, Wang ZF, Pang W, Luo MT, Wang S, Shao Y, He WQ, Deng Y, Zhou L, Chen JW, Yang MM, Wu YJ, Wang L, Fernández-Bellon H, Molloy S, Meunier H, Wanert F, Kuderna L, Marques-Bonet T, Roos C, Qi XG, Li M, Liu ZJ, Schierup MH, Cooper DN, Liu JQ, Zheng YT, Zhang GJ, Wu DD (2023) Comparative genomics reveals the hybrid origin of a macaque group. Science Advances, 9, eadd3580.

Zhang KC, Karim F, Jin ZX, Xiao H, Yao YF, Ni QY, Li BJ, Pu-Cuo W, Huang ZH, Xu HL (2023) Diet and feeding behavior of a group of high-altitude rhesus macaques: High adaptation to food shortages and seasonal fluctuations. Current Zoology, 69, 304–314.

Zhang M, Li JH, Zhu Y, Wang X, Wang S (2010) Male mate choice in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Mt. Huangshan, China. Current Zoology, 56, 213–221.

Zhang P, Duan YJ, Chen T, Zhang J (2018) Interactions between rhesus macaques and visitors at Hainan Nanwan Monkey Islet, China. Acta Theriologica Sinica, 38, 267–276. (in Chinese with English abstract) [张鹏, 段永江, 陈涛, 张杰 (2018) 海南南湾猴岛景区内猕猴与游客接触行为的研究. 兽类学报, 38, 267–276.]

Zhang P, Lyu MY, Wu CF, Chu YMR, Han N, Yang DH, Hu KJ (2016) Variation in body mass and morphological characters in *Macaca mulatta brevicaudus* from Hainan, China. American Journal of Primatology, 78, 679–698.

Zhang P, Yang BC, Wu CF (2017) Behavioral laterality study of Hainan rhesus macaque. Journal of Henan Normal University (Natural Science Edition), 45(4), 29–36. (in Chinese with English abstract) [张鹏, 杨北成, 伍乘风 (2017) 海南猕猴行为偏好性研究. 河南师范大学学报(自然科学版), 45(4), 29–36.]

Zhang QX, Han SY, Liu KS, Luo J, Lu JQ, He HX (2019a) Occurrence of selected zoonotic fecal pathogens and first molecular identification of *Hafnia paralvei* in wild Taihangshan macaques (*Macaca mulatta tcheliensis*) in China. BioMed Research International, 2019, 2494913.

Zhang QX, Liu KS, Wang CM, Luo J, Lu JQ, He HX (2019b) Molecular characterization of *Entamoeba* spp. in wild Taihangshan macaques (*Macaca mulatta tcheliensis*) in China. Acta Parasitologica, 64, 228–231.

Zhang QX, Sun LX, Xia DP, Li JH (2021a) Female behavioral strategies during consortship in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). Ecology and Evolution, 11, 9665–9675.

Zhang QX, Xia DP, Wang X, Li JH (2021b) Consort partner preference in male Tibetan macaques: How to choose when females conceal their ovulation? Global Ecology and Conservation, 32, e01918.

Zhang RF, Wu CF, Chen T, Zhang J, Zhang P (2021) Morphological characteristics of *Macaca mulatta brevicaudus*. Acta Anthropologica Sinica, 40, 97–108. (in Chinese with English abstract) [张茹帆, 伍乘风, 陈涛, 张杰, 张鹏 (2021) 海南猕猴的形态学特征及其适应性. 人类学学报, 40, 97–108.]

Zhang RZ, Chen LW, Qu WY, Coggins C (2002) The Primates of China: Biogeography and Conservation Status: Past, Present, and Future. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [张荣祖, 陈立伟, 瞿文元, 柯利思 (2002) 中国灵长类生物地理与自然保护: 过去、现在与未来. 中国林业出版社, 北京.]

Zhang SQ, Cui ZW, Zhang YF, Wang BS, Zhu ML, Lu JQ, Wang ZL (2018) Low-ranking individuals present high and unstable fecal cortisol levels in provisioned free-ranging adult male rhesus macaques (*Macaca mulatta*) during the birth season in a mountain area of northern China. Primates, 59, 517–522.

Zhang SQ, Wang SM, Wang ZL, Li QJ, Kuang SA, Lu JQ (2015) First occurrence of twins in provisioned free-ranging rhesus macaques in Mt. Taihangshan area, China. Sichuan Journal of Zoology, 34, 99–102. (in Chinese with English abstract) [张士强, 王思敏, 王振龙, 李庆军, 匡三傲, 路纪琪 (2015) 首例太行山猕猴双胞胎初报. 四川动物, 34, 99–102.]

Zhang YP, Shi LM (1990) Mitochondrial DNA polymorphism in five species of the genus *Macaca*. Acta Genetica Sinica, 17, 23–33. (in Chinese with English abstract) [张亚平, 施立明 (1990) 猕猴属五个种mtDNA多态性研究. 遗传学报, 17, 23–33.]

Zhang YP, Shi LM (1993) Phylogeny of rheusus monkeys (*Macaca mulatta*) as revealed by mitochondrial DNA restriction enzyme analysis. International Journal of Primatology, 14, 587–605.

Zhang YZ, Quan GQ, Lin YL, Southwick C (1989) Extinction of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in Xinglung, North China. International Journal of Primatology, 10, 375–381.

Zhao CR, Chen SW, Tian HW, Sun BH, Zhang QX, Xia DP (2023) Variation of social strategies between bluff and unobtrusive immigrant males during integration into a new social group: A case study in *Macaca thibetana*. Frontiers in Ecology and Evolution, 11, 1144932.

Zhao JS, Yao YF, Dong MM, Xiao HT, Xiong Y, Yang SZ, Li DY, Xie M, Ni QY, Zhang MW, Xu HL (2023a) Diet and high altitude strongly drive convergent adaptation of gut microbiota in wild macaques, humans, and dogs to high altitude environments. Frontiers in Microbiology, 14, 1067240.

Zhao JS, Yao YF, Li DY, Zhu W, Xiao HT, Xie M, Xiong Y, Wu JY, Ni QY, Zhang MW, Xu HL (2023b) Metagenome and metabolome insights into the energy compensation and exogenous toxin degradation of gut microbiota in high-altitude rhesus macaques (*Macaca mulatta*). npj Biofilms and Microbiomes, 9, 20.

Zhao JY, Li JH, Liu Y, Yin HB (2005) Research on DNA extraction from old faeces of *Macaca thibetana*. Acta Theriologica Sinica, 25, 410–413. (in Chinese with English abstract) [赵健元, 李进华, 柳杨, 尹华宝 (2005) 短尾猴陈旧粪便中DNA的研究. 兽类学报, 25, 410–413.]

Zhao QK (1993) Sexual behavior of Tibetan macaques at Mt. Emei, China. Primates, 34, 431–444.

Zhao QK (1994a) Birth timing shift with altitude and its ecological implication for *Macaca thibetana* at Mt. Emei. Oecologia Montana, 3, 24–26.

Zhao QK (1994b) Seasonal changes in body weight of *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China. American Journal of Primatology, 32, 223–226.

Zhao QK (1994c) Mating competition and intergroup transfer of males in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Mt. Emei, China. Primates, 35, 57–68.

Zhao QK (1996) Male-infant-male interactions in Tibetan macaques. Primates, 37, 135–143.

Zhao QK (1997) Intergroup interactions in Tibetan macaques at Mt. Emei, China. American Journal of Physical Anthropology, 104, 459–470.

Zhao QK (1999) Responses to seasonal changes in nutrient quality and patchiness of food in a multigroup community of Tibetan macaques at Mt. Emei. International Journal of Primatology, 20, 511–524.

Zhao QK, Deng ZY (1988a) *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China. I. A cross-sectional study of growth and development. American Journal of Primatology, 16, 251–260.

Zhao QK, Deng ZY (1988b) *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China. II. Birth seasonality. American Journal of Primatology, 16, 261–268.

Zhao QK, Deng ZY (1988c) *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China. III. Group Composition. American Journal of Primatology, 16, 269–273.

Zhao QK, Deng ZY (1988d) Ranging behavior of *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China. International Journal of Primatology, 9, 37–47.

Zhao QK, Xu JM, Deng ZY (1989) Climate, vegetation and topography of the slope habitat of *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China. Zoological Research, 10(Suppl.), 91–100.

Zhao XJ, Zhang HL, Lü XT, Hou JH, Zhang HX, Yang GZ (1989) Survey and research of morphological characters of monkeys (*Macaca mulatta*) in the Taihang Mountains. Journal of Henan Normal University (Natural Science), 17, 120–125. (in Chinese with English abstract) [赵晓进, 仉怀林, 吕锡太, 侯进怀, 张红绪, 杨国忠 (1989) 太行山猕猴某些形态指标的调查研究. 河南师范大学学报(自然科学版), 17, 120–125.]

Zhou QH, Huang ZH, Wei H, Huang CM (2018) Variations in diet composition of sympatric *Trachypithecus francoisi* and *Macaca assamensis* in the limestone habitats of Nonggang, China. Zoological Research, 39, 284–290.

Zhou QH, Wei H, Huang ZH, Huang CM (2011) Diet of the Assamese macaque *Macaca assamensis* in limestone habitats of Nonggang, China. Current Zoology, 57, 18–25.

Zhou QH, Wei H, Huang ZH, Krzton A, Huang CM (2014a) Ranging behavior and habitat use of the Assamese macaque (*Macaca assamensis*) in limestone habitats of Nonggang, China. Mammalia, 78, 171–176.

Zhou QH, Wei H, Tang HX, Huang ZH, Krzton A, Huang CM (2014b) Niche separation of sympatric macaques, *Macaca assamensis* and *M. mulatta*, in limestone habitats of Nonggang, China. Primates, 55, 125–137.

Zhou YY, Liu CB, Tian JD, Shao Q, Lu JQ (2024a) DNA metabarcoding reveals the seasonal variation of dietary composition of Taihangshan macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*), Jiyuan, north China. Ecology and Evolution, 14, e11256.

Zhou YY, Tian JD, Han MY, Lu JQ (2024b) The phylogenetic relationship and demographic history of rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in subtropical and temperate regions, China. Ecology and Evolution, 14, e11429.

Zhou YY, Tian JD, Jiang HJ, Han MY, Wang YW, Lu JQ (2024c) Phylogeography and demographic history of macaques, *fascicularis* species group, in East Asia: Inferred from multiple genomic markers. Molecular Phylogenetics and Evolution, 194, 108042.

Zhou YY, Tian JD, Lu JQ (2023) Genetic structure and recent population demographic history of Taihangshan macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*), North China. Integrative Zoology, 18, 530–542.

Zhu L, Li JH, Xia DP, Zhu Y, Wang X, Sun BH, Wang S (2013) Stability of the female dominance hierarchy in free-ranging, provisioned adult Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Mt. Huangshan, China. Acta Theriologica Sinica, 33, 238–245. (in Chinese with English abstract) [朱磊, 李进华, 夏东坡, 朱勇, 王希, 孙丙华, 汪爽 (2013) 成年黄山短尾猴雌性等级结构稳定性. 兽类学报, 33, 238–245.]

Zhu Y, Li JH, Xia DP, Chen R, Sun BH (2008) Inbreeding avoidance by female Tibetan macaques *Macaca thibetana* at Huangshan, China. Acta Zoologica Sinica, 54, 183–190. (in Chinese with English abstract) [朱勇, 李进华, 夏东坡, 陈燃, 孙丙华 (2008) 雌性黄山短尾猴回避近亲交配. 动物学报, 54, 183–190.]

Zhu Y, Zhang QX, Tao RS, Gao ZZ, Xia DP (2024) Fecal testosterone levels positively correlated with sexually motivated behaviors in male Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). Journal of Medical Primatology, 53, e12718.

(责任编委: 蒋学龙　责任编辑: 闫文杰)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (3): 25451, pages 1–15
doi: 10.17520/biods.2025451
cstr: 32101.14.biods.2025451

•中国灵长类研究历史与进展——纪念Jane Goodall专题•

中国懒猴科灵长类研究与保护进展

倪庆永[1*], 番玉买[2], 张琦[3], 解萌[1]

1. 四川农业大学生命科学学院, 四川雅安 625014; 2. 云南省德宏州野生动物收容救护中心, 德宏州林业和草原局, 云南德宏 678499; 3. 云南大围山国家级自然保护区管护局, 云南红河 661100

摘要: 懒猴是懒猴科灵长类的统称, 为小型树栖夜行性动物, 具有超声通讯、低温休眠、分泌毒素等一系列独特的生理和行为特征, 在我国分布有蜂猴(*Nycticebus bengalensis*)和倭蜂猴(*Xanthonycticebus intermedius*)两种。本文通过文献检索与梳理, 分析了国内外懒猴研究现状与趋势, 总结概括了目前保护工作中存在的问题, 并提出了针对性建议。国内懒猴研究从20世纪80年代起步至今, 经历了基础探索、发展深化与综合保护3个阶段, 在系统发育与基因组学、生理生态与行为学、种群分布与现状、圈养种群管理、技术创新应用和野化放归探索等方面取得了重要进展, 尤其是近十年呈现出明显的增长态势。然而, 相对于全球懒猴研究规模, 国内研究机构及方向仍十分有限。同时, 国内懒猴保护仍面临诸多挑战, 比如基础种群数据缺乏、保护方式单一、救护圈养条件不足及科研进度缓慢等问题。未来工作需要整合政策、执法、栖息地保护、社区共管、公众意识教育、科学研究和跨境协作等多种方式, 以实现懒猴种群的长期有效保护。

关键词: 蜂猴; 倭蜂猴; 研究历程; 威胁因素; 保护策略

倪庆永, 番玉买, 张琦, 解萌 (2026) 中国懒猴科灵长类研究与保护进展. 生物多样性, 34, 25451. doi: 10.17520/biods.2025451; cstr: 32101.14.biods.2025451.
Ni QY, Fan YM, Zhang Q, Xie M (2026) Conservation and research progress of Lorisidae primates in China. Biodiversity Science, 34, 25451. doi: 10.17520/biods.2025451; cstr: 32101.14.biods.2025451.

Conservation and research progress of Lorisidae primates in China

Qingyong Ni[1*], Yumai Fan[2], Qi Zhang[3], Meng Xie[1]

1 *College of Life Science, Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan 625014, China*
2 *Dehong Wildlife Rescue Center, Forestry and Grassland Bureau of Dehong Prefecture, Dehong, Yunnan 678499, China*
3 *Yunnan Daweishan National Nature Reserve Administration and Conservation Bureau, Honghe, Yunnan 661100, China*

ABSTRACT

Background: Lorises, a general term for small, arboreal, and nocturnal primates of the family Lorisidae, are primarily distributed across tropical regions of Africa and Asia. They exhibit a series of unique physiological and behavioral characteristics, such as ultrasonic communication, torpor at low temperatures, and venom use. Two species, the Bengal slow loris (*Nycticebus bengalensis*) and the pygmy loris (*Xanthonycticebus intermedius*), are distributed in China.
Method: Through a comprehensive literature review, we analyzed the current status and developmental trends of loris research globally and domestically, summarized the existing problems in loris conservation within China, and proposed targeted recommendations.
Review results: Globally, research on lorises had shown steady growth in recent years, with hotspots focusing on functional adaptation mechanisms—such as gummivory, venom production, and torpor—as well as the conservation of threatened populations. In contrast, relevant research in China started later. From the 1980s to the present, it had evolved through three phases: foundational exploration, developmental deepening, and integrated conservation. Notably, the past decade had witnessed a marked upward trend in research output. In phylogenetics and genomics, domestic scholars had employed mitochondrial gene and whole-genome analyses to clarify the taxonomic relationship between the Bengal slow loris and the pygmy loris. These studies had also revealed adaptive evolution in genes related to metabolic regulation, muscle development, and circadian rhythms. Regarding population distribution and habitat,

收稿日期 Received: 2025-11-11; 接受日期 Accepted: 2026-01-02
基金项目: 国家自然科学基金(32070521) Supported by the National Natural Science Foundation of China (32070521)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: niqy@sicau.edu.cn

recent systematic surveys had preliminarily delineated the fragmented distribution patterns of the two loris species in provinces such as Yunnan and Guangxi in China. It had been found that their populations are mostly confined to the edges of nature reserves or within fragmented forest patches. In conservation biology and the application of new technologies, domestic research demonstrated interdisciplinary integration. Gut microbiome studies had uncovered the critical influence of captive environments and diet on loris health, providing a basis for optimizing nutritional management of rescued individuals. Artificial intelligence had been applied for the first time in facial recognition, posture analysis, and stereotypic behavior detection in lorises, enabling efficient, non-invasive individual management and welfare assessment. In terms of reintroduction and rewilding research, preliminary protocols had been established for rehabilitating the locomotor abilities of captive Bengal slow lorises. Radio-tracking technology had been utilized to conduct initial monitoring of post-release home ranges and habitat selection, offering important references for scientifically informed reintroduction practices.

Perspectives: Despite these advances in multiple areas, loris conservation in China still faces severe challenges. Illegal pet trade, habitat loss and fragmentation, and hunting for traditional medicine constitute major threats. Current conservation efforts are hampered by insufficient baseline data, non-standardized rescue and captive management protocols, and the high cost and low efficiency of field monitoring. To effectively promote loris conservation in the future, it is essential to further integrate interdisciplinary research approaches and systematically conduct population surveys and genetic diversity assessments. Technical guidelines for rescue, rewilding, and reintroduction should be improved. Simultaneously, efforts must be strengthened in law enforcement, community co-management, and international cooperation, alongside enhancing public awareness of conservation. This is a systematic project requiring the joint advancement of legal, administrative, scientific research, and community involvement efforts, and its successful implementation will also provide important insights for the conservation of other endangered arboreal primates.

Key words: Bengal slow loris; pygmy loris; research history; threaten factors; conservation strategies

懒猴科灵长类是一类古老的小型夜行性树栖动物, 主要分布于非洲中部和南亚-东南亚的热带、亚热带森林中, 在全球灵长类多样性格局中占据独特地位。与多数昼行性、敏捷攀缘的灵长类不同, 懒猴科物种多为夜行性、树栖、缓慢运动型, 并演化出以节能为核心的生理适应策略(Nekaris, 2014)。这些特征使其能够在树冠层或灌丛中长期利用隐蔽微生境, 对森林生态系统中的树胶、花蜜以及节肢动物等资源进行高效利用, 在热带森林食物网中发挥重要的调节作用, 其独特的形态、生理和行为特征也使其成为研究灵长类适应性演化、生理生态学以及行为多样性的理想模型。然而, 由于懒猴行动缓慢且栖息地高度特化, 对环境变化较为敏感, 目前正面临栖息地丧失、非法贸易和捕猎等多重威胁。

中国是懒猴科灵长类分布的北缘, 目前分布有蜂猴(*Nycticebus bengalensis*)和倭蜂猴(*Xanthonycticebus intermedius*)两个物种, 在区域性遗传多样性维持与跨境栖息地保护格局中具有关键地位。然而, 相比我国在猴科和长臂猿科灵长类研究与保护方面的系统积累, 学界和公众对懒猴科类群的认识相对滞后, 阻碍了相关研究的开展和保护策略的制定。因此, 本文系统梳理了中国懒猴科灵长类的研究历程、关键进展与保护现状, 旨在整合总结已有的研究成果, 明确当前研究的重心及发展方向, 发掘保护中的核心问题与空白领域, 进而提出具有针对性的保护管理建议, 以期为促进懒猴科灵长类的科学保护、完善相关保护政策、推动跨境协作提供理论依据与实践参考, 助力实现该类群在自然生态系统中的长期存续。

1 懒猴科灵长类基本特征

1.1 懒猴科灵长类分类与分布

20世纪90年代, 懒猴科曾被分为婴猴亚科和懒猴亚科两个亚科, 后者包括非洲的金熊猴属(*Arctocebus*)、树熊猴属(*Perodicticus*)和亚洲的懒猴属(*Loris*)、蜂猴属(*Nycticebus*), 金熊猴属与懒猴属被归入懒猴族(Lorini), 树熊猴属与蜂猴属则被归入蜂猴族(Nycticebini) (McKenna & Bell, 1997)。然而, 后来的研究者认为两个族并不呈单系, 非洲、亚洲类群各自分别具有同源性, 因此将婴猴划为独立的科——婴猴科(Galagonidae), 并将分布于非洲和亚洲的懒猴科类群分别归入树熊猴亚科(Perodicticinae)和懒猴亚科Lorinae (Lorisinae) (Goodman et al., 1998)。至2020年, 懒猴科被分为2亚科4属16种, 其

中树熊猴亚科2属5种, 懒猴亚科2属11种。2022年, Nekaris和Nijman (2022)基于形态、行为、核型和遗传等数据的整合分析, 发现倭蜂猴(*Nycticebus pygmaeus*)有显著区别于其他物种的稳定特征, 因此建立了1个蜂猴新属——倭蜂猴属(*Xanthonycticebus*), 仅包含1种, 即倭蜂猴(*X. pygmaeus*)。随后, Blair等(2023)通过分子系统学研究进一步证实了倭蜂猴在原蜂猴属中的独立位置, 并发现倭蜂猴存在明显的南北支系, 认为可将两个支系分开, 形成两个独立物种——倭蜂猴(*X. intermedius*)与南倭蜂猴(*X. pygmaeus*)。

截至目前, 懒猴科灵长类共包含2亚科5属18种(表1): 树熊猴亚科2属6种, 主要分布于非洲中部的热带雨林中; 懒猴亚科3属12种, 其中懒猴属仅分布于印度南部及斯里兰卡, 倭蜂猴属仅分布于越南、老挝、柬埔寨及中国南部, 蜂猴属分布范围较为广泛, 东至菲律宾, 西至印度东北部, 南至印度尼西亚爪哇岛, 北至中国南部。在所有懒猴科物种中, 仅有中部树熊猴与金熊猴属以及蜂猴与倭蜂猴之间存在同域分布, 其余种类均为异域分布(Nekaris & Burrows, 2020)。根据IUCN濒危物种红色名录评估的濒危等级, 在懒猴科灵长类中, 树熊猴亚科种类保护状态较好, 在已被评估的5个物种中2种被评估为近危(NT), 3种为无危(LC); 懒猴亚科中, 懒猴属1种为近危(NT), 1种为濒危(EN), 而蜂猴属及倭蜂猴属种类保护状态均比较严峻, 10个物种中2种被评估为极危(CR), 5个物种为濒危(EN), 3个物种为易危(VU) (表1)。

表1 懒猴科灵长类分类与分布(根据Nekaris & Burrows, 2020)

Table 1 Taxonomy and distribution of Lorisidae primates (Based on Nekaris & Burrows, 2020)

物种 Species	分布 Distribution	体重 Body weight (g)	IUCN濒危等级 IUCN category
树熊猴亚科 Perodicticinae			
树熊猴属 *Perodicticus*			
西部树熊猴 *P. potto*	几内亚, 几内亚比绍, 尼日利亚 Guinea, Guinea Bissau, Nigeria	600	NT
中部树熊猴 *P. edwardsi*	中非共和国, 刚果, 尼日利亚 Central African Republic, Congo, Nigeria	850–1,600	LC
南部树熊猴 *P. juju*	尼日利亚 Nigeria	无数据 No data	
东部树熊猴 *P. ibeanus*	布隆迪, 刚果, 肯尼亚, 卢旺达 Burundi, Congo, Kenya, Rwanda	850–920	LC
金熊猴属 *Arctocebus*			
金熊猴 *A. aureus*	加蓬 Gabon	150–270	LC
卡拉巴尔金熊猴 *A. calabarensis*	喀麦隆, 刚果, 加蓬 Cameroon, Congo, Gabon	270–325	NT
懒猴亚科 Lorisinae			
懒猴属 *Loris*			
灰懒猴 *L. lydekkerianus*	印度南部, 斯里兰卡 South India, Sri Lanka	225–320	NT
红懒猴 *L. tardigradus*	斯里兰卡 Sri Lanka	105–170	EN
蜂猴属 *Nycticebus*			
蜂猴 *N. bengalensis*	孟加拉, 不丹, 柬埔寨, 中国, 印度, 老挝, 缅甸, 泰国, 越南 Bangladesh, Bhutan, Cambodia, China, India, Laos, Myanmar, Thailand, Vietnam	1,140–2,100	EN
巽他(大)蜂猴 *N. coucang*	苏门答腊岛, 马来半岛, 泰国 Sumatra Island, Malay Peninsula, Thailand	630–850	EN
爪哇蜂猴 *N. javanicus*	爪哇岛 Java Island	750–1,150	CR
菲律宾蜂猴 *N. menagensis*	文莱, 印度尼西亚, 马来西亚, 菲律宾 Brunei, Indonesia, Malaysia, Philippines	265–850	VU
婆罗洲蜂猴 *N. borneanus*	婆罗洲 Borneo	360–580	VU
卡扬蜂猴 *N. kayan*	婆罗洲 Borneo	500–700	VU
索式蜂猴 *N. bancanus*	婆罗洲, 邦加岛, 贝林顿岛 Borneo, Banka Island, Belitung Island	无数据 No data	CR
苏门答腊蜂猴 *N. hilleri*	北苏门答腊 North Sumatra	650–790	EN
倭蜂猴属 *Xanthonycticebus*			
倭蜂猴 *X. intermedius*	老挝, 中国南部, 越南 Laos, South China, Vietnam	360–580	EN
南倭蜂猴 *X. pygmaeus*	柬埔寨, 越南 Cambodia, Vietnam	360–580	EN

CR: 极危; EN: 濒危; VU: 易危; NT: 近危; LC: 无危。
CR, Critically Endangered; EN, Endangered; VU, Vulnerable; NT, Near Threatened; LC, Least Concern.

1.2 形态、生理、生态及行为特征

懒猴科灵长类具有紧密且蓬松的毛, 通常呈灰色或棕色, 背部颜色较深。它们的尾巴短或完全缺失, 体长可达17–40 cm, 体重在105–2,100 g之间(表1)。耳朵小, 常常部分隐藏在毛发中, 眼睛周围和正上方的皮毛为黑色。眼睛大且朝前, 因此具有立体视觉, 视网膜上有一个反射层, 称为“明毯(绒毡层)” (tapetum lucidum), 可以在昏暗环境中增强视觉敏感度(Bearder et al., 2006)。与其他原猴类动物相似, 懒猴鼻子和嘴唇被一层叫作“鼻镜” (rhinarium)的湿润皮肤覆盖, 是一种感觉器官。它们的下门齿和犬齿水平向前, 形成梳子的形状, 称为“齿梳” (toothcomb), 可用于个体或群体间的理毛及取食。齿梳下方有一种像牙刷一样的特殊结构, 称为“下舌” (sublingua), 延伸到舌尖以下, 在前牙之间呈角化的锯齿状, 可以清除毛发和其他杂物(Nekaris, 2014)。懒猴拇指可对握, 食指明显较短, 后足的第二趾有一个细小的爪子, 用于梳理毛发, 这也是原猴类的典型特征之一。由于特殊的肌肉和毛细血管网构造, 懒猴的四肢均具有很强的抓握能力, 能够坚持数小时不松开。与大部分灵长类物种不同, 懒猴从不跳跃, 并且基于其特殊的尾椎、胸椎等骨骼构造, 形成了一种身体扭动式的类似蛇行的移动姿态(Curtis, 1995; Nekaris & Stevens, 2007)。

长期以来, 懒猴被认为是杂食性动物, 它们的食物包括昆虫和其他节肢动物、小型鸟类和爬行动物、蛋类、水果、树胶、花蜜以及各种植物。近年来, 伴随野外研究的不断深入, 懒猴尤其是蜂猴属种类已被证明是一种专性的食树胶动物, 它们会主动啃咬树干以刺激分泌物流出(Starr & Nekaris, 2013)。最近的研究表明, 在完全的野外环境中, 爪哇蜂猴(*Nycticebus javanicus*)可以发出纯粹的超声波叫声(Geerah et al., 2019)。这类叫声在亲和的社会行为中产生的频次明显更多, 表明其具有社会凝聚力功能。考虑到其缓慢和无声移动的特点, 以及较强的领域性行为, 这种叫声也可能作为一种安全策略, 允许家庭成员调整相互之间的距离, 并在躲避捕食者的同时进行隐秘交流。大多数懒猴科动物独居或组成小型家庭群体。雌性妊娠期为4–6个月, 通常产下1–2只幼崽。哺乳期根据物种差异持续3–9个月, 它们在10–18个月内完全发育成熟, 预期寿命可达20年(Nekaris, 2014)。

在早期研究中发现, 以耗氧量作为指标, 在相同条件下, 懒猴的静息代谢率明显低于正常哺乳动物的基准值, 其能在低温下降低体温以节省能量(Müller, 1979)。后来的研究通过植入式记录仪首次证明了倭蜂猴会进入休眠, 体温可低至11℃, 且休眠期可超过60 h (Ruf et al., 2015)。在爪哇懒猴的野外研究中也记录到其会利用休眠应对低温和食物短缺(Reinhardt et al., 2019)。这表明灵长类的休眠/冬眠并非仅局限于马达加斯加的狐猴, 在懒猴中也广泛存在(Thompson & Hermann, 2024)。可能的原因是, 生活在北部的懒猴(如倭蜂猴)面临冬季低温与食物(昆虫、果实)锐减的双重压力, 由于其行动缓慢、无法跳跃的习性, 它们无法像其他灵长类那样通过扩大活动范围来应对, 因此发展出以节能为核心的生理适应策略。

蜂猴属及倭蜂猴属种类会从臂腺分泌物质, 经唾液混合后形成具有防御作用的毒素。懒猴属种类虽也具备臂腺, 但能否合成毒素尚不确定(Fitzpatrick et al., 2023)。非洲的树熊猴虽无臂腺, 但能通过肛腺产生类似毒性分泌物。该机制可能用于抵御寄生虫、潜在捕食者或同类攻击(Grow et al., 2015; Barrett et al., 2021; Fuller et al., 2024)。这种带有毒性的齿咬是哺乳动物中极为罕见的特征, 目前为懒猴科灵长类所独有(Nekaris et al., 2020)。另外, 懒猴具有明显的面部色斑及背部条纹, 结合其毒性特征、呈“S”形迂回的行进方式及特殊的呼吸声, 与眼镜蛇的体色、运动方式和发声模式十分相近, 研究者推测可能通过缪氏拟态进化而来, 是懒猴因树冠层隔断而必须在地面移动时获得保护的一种防御方式(Nekaris et al., 2013)。

2 国内外懒猴研究概况

2.1 全球懒猴研究现状及趋势

全球懒猴研究文献数据来源于Web of Science (https://www.webofscience.com), 通过主题搜索独立关键词Lorisidae、loris、Nycticebus、Xanthonycticebus, 检索时间为2007–2025年, 去除重复及相关性较低的文献后, 共获得文献382篇。通过Microsoft Excel 2021统计年度发文量, 结果显示全球懒猴相关研究

呈现波动性的年度变化, 在2015年后出现较明显的增长(图1a)。通过CiteSpace 6.4.R1对上述文献的发文国家及关键词进行可视化分析, 合作国家共线网络显示, 英国(英格兰)和美国是当前懒猴科灵长类研究发文量最高的国家(地区), 且开展相关研究的时间跨度较长(图2a)。另外, 在其他发达国家, 如德国、加拿大、日本、澳大利亚等, 近年来也出现了较多的合作研究。尽管这些国家均不是懒猴的分布国, 但得益于较早的布局和发展, 这些国家已在理论、技术和人才储备方面积累了较好的经验和基础。对比而言, 在广大的懒猴原生种群分布国家中, 相关研究仍十分有限, 仅有印度尼西亚因与英、美等国家的长期合作, 目前的研究规模较为突出, 但本土研究者仍十分缺乏。以中国、印度、越南为代表的其他懒猴分布国近10年来已逐渐起步, 开始在本类群研究中扮演重要角色。

在研究内容方面, 目前全球懒猴研究主要集中在几个领域(图2b)。首先, 是围绕物种或类群开展的分类、系统发育、遗传多样性、生物组学和演化等研究, 其中对倭蜂猴这一物种的研究较为突出。其次, 通过功能基因组学和人工智能等手段解析懒猴一些特有的形态和生理特点, 如树胶食性、毒性、动作和姿态、超声通讯和休眠等, 是当前研究的热点。另外, 作为当前受非法贸易威胁最为严重的灵长类类群之一, 懒猴的救护与圈养种群仍在许多国家广泛存在, 且具有一定规模, 如何进行有效的圈养管理并提升个体的福利水平, 是部分研究者聚焦的主要话题。最后, 懒猴科灵长类尤其是蜂猴属及倭蜂猴属种类的野外种群仍在持续下降, 且面临持续的威胁, 针对其野外种群保护现状的评估也是研究热点之一, 主要集中在气候变化、捕猎、贸易等方面。

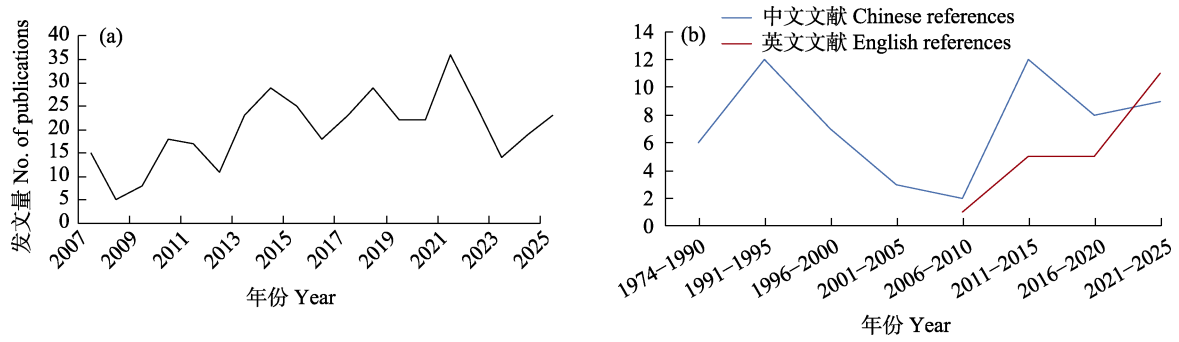


图1　全球(a)及国内(b)懒猴相关研究发文量变化趋势

Fig. 1　The trends of global (a) and national (b) research regarding Lorisidae primates

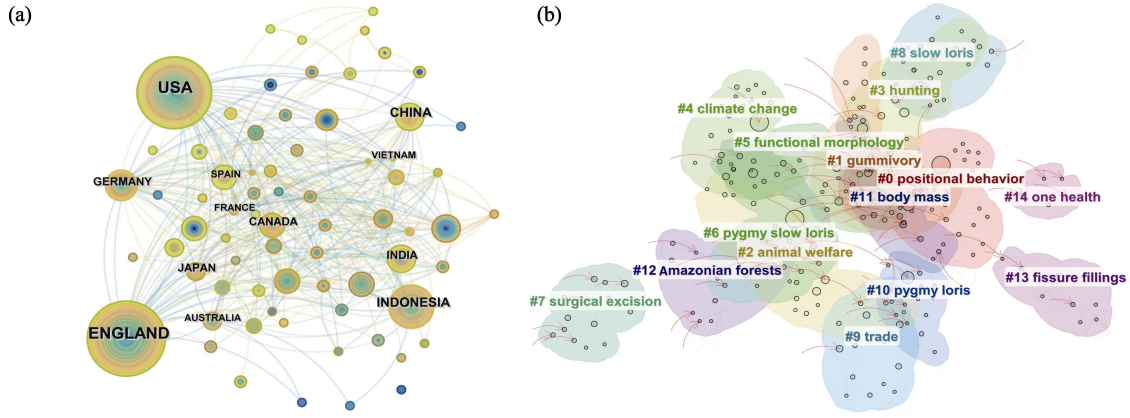


图2　基于Web of Science数据库的懒猴科灵长类研究国家合作共现图(a)及关键词聚类图(b)。节点大小代表发文量, 颜色由蓝色到黄色代表成果发表年份由远及近。

Fig. 2　Country co-occurrence map (a) and clustering map of keywords (b) in Lorisidae primates research based on the Web of Science database. The node size indicates the number of publications, and the color gradient from blue to yellow indicates the publication year from earlier to more recent.

2.2 国内懒猴研究的时空特征

国内懒猴研究文献来源于两个部分: 中文文献来源于CNKI (http://www.cnki.net), 检索词设置为蜂猴、懒猴、倭蜂猴, 经过去重和相关性筛选后, 获得文献58篇; 英文文献来源于Web of Science, 国家设置为中国, 其他检索方式与前述全球文献收集一致, 最终筛选获得文献24篇。相对于全球懒猴研究的历史及发展, 国内研究在较长时间内仅限于部分零星的报道, 且相关成果均只在国内期刊发表, 在20世纪90年代中期出现了短暂的集中性研究, 但很快进入低谷, 直至2010年后, 无论中文和英文文献的发文量均呈现出明显增长(图1b)。

总体而言, 目前国内懒猴科灵长类研究仍处于起步阶段, 规模较小, 通过CiteSpace可视化分析显示, 无论中文或英文成果, 国内懒猴研究主要集中在以中国科学院昆明动物研究所、云南师范大学和四川农业大学为代表的少数机构中, 且呈现出明显的研究时段和聚焦方向上的差异(图3)。中国科学院昆明动物研究所较早通过分子系统发育及遗传多样性分析手段为懒猴科灵长类分类提供了分子层面的证据(张亚平等, 1989; 王文等, 1996; Chen et al., 2006; Pan et al., 2007), 并对"间蜂猴" (存在分类争议, 目前认为是倭蜂猴的同物异名)圈养种群进行了行为观察(冯庆等, 1992, 1993, 1996), 近年来又在倭蜂猴功能基因组学方面取得了重要进展(Li et al., 2022), 主要侧重于通过分子生物学、基因组学等手段解决灵长类系统发育和演化等问题。云南师范大学主要以倭蜂猴作为研究对象, 在20世纪90年代对其形态解剖学及能量代谢等特征进行了比较研究(吴介云和王政昆, 1991; 王政昆等, 1995, 2000), 至2010年代初, 开展了部分肠道微生物组学及野外种群研究工作(Xu et al., 2010, 2013; 余梁哥等, 2013; 陈敏杰等, 2014), 侧重于生理生态学方向相关问题的阐释。作为新生力量, 2015年以来, 四川农业大学在懒猴科灵长类野外种群分布、保护现状等方面开展了系统调查与分析(Ni et al., 2020a; 赵凯瑞等, 2024), 随后又以蜂猴救护圈养种群为对象, 在其行为与福利、营养及健康、野化与放归方面进行了探索, 主要聚焦于野外种群保护和救护种群圈养管理方面的研究(Ni et al., 2021, 2022a; 廖琳鸿, 2024[①]; Xing et al., 2024; Jiang et al., 2025)。此外, 动物园、救护机构及其他高校在懒猴的疾病、组织观察、圈养行为等方面也相继进行了研究与报道(陶玉静, 1995; 王万民等, 2010; 邓大军, 2017)。

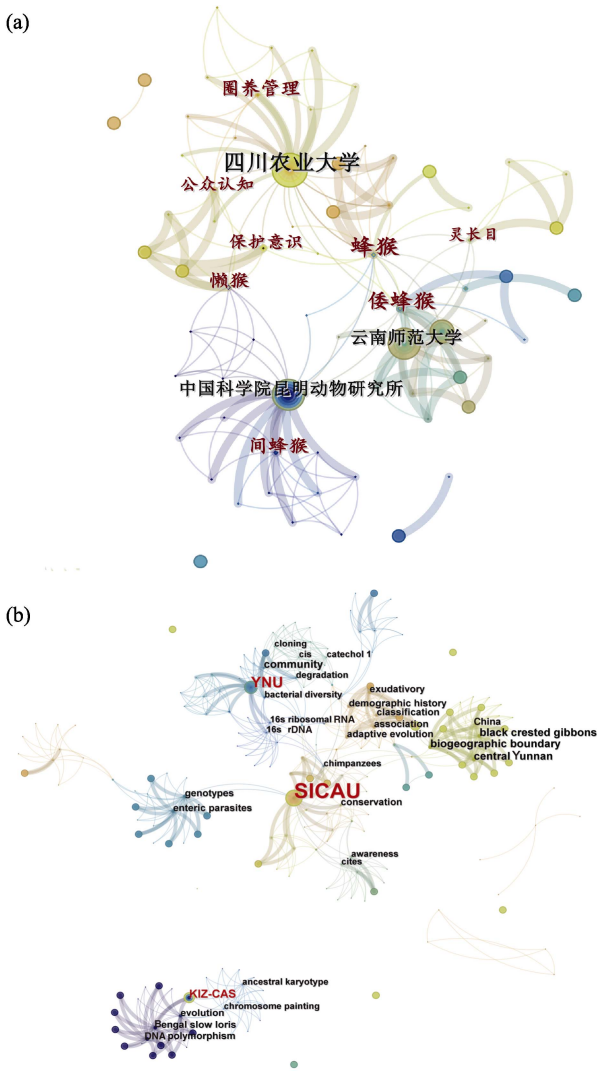


图3 基于CNKI (a)和Web of Science数据库(b)的中国懒猴科灵长类研究机构-关键词共现图。KIZ-CAS: 中国科学院昆明动物研究所; **SICAU**: 四川农业大学; **YNU**: 云南师范大学。节点颜色由蓝色到黄色代表成果发表年份由远及近。

Fig. 3 Institute-keywords co-occurrence map of Lorisidae primates research in China based on the CNKI (a) and Web of Science database (b). KIZ-CAS, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences; SICAU, Sichuan Agricultural University; YNU, Yunnan Normal University. The node color gradient from blue to yellow indicates the publication year from earlier to more recent

① 廖琳鸿 (2024) 蜂猴放归种群栖息地利用模式和社区保护意识研究. 硕士学位论文, 四川农业大学, 四川雅安.

3 中国懒猴科灵长类研究的历史及进展

3.1 研究历程

3.1.1 早期探索与奠基阶段(1970s–1999)

此阶段中国野生动物研究整体处于“抢救性资源调查”与“基础分类学补课”阶段, 对懒猴这类相对小众、分布区域狭窄的灵长类动物的认知严重不足, 保护与管理缺乏科学依据, 研究主要集中在物种发现、形态解剖、基础生理及早期分子生物学探索。1987年, 全国强等首次报道了倭蜂猴在我国的新记录, 填补了物种分布空白(全国强等, 1987)。随后, 学者们对懒猴的骨骼、牙齿、头骨等进行了详细的解剖和形态观察(阴化龙等, 1987; 吴介云, 1990; 吴介云和王政昆, 1991), 并与其他灵长类进行比较, 为分类学和功能形态学研究奠定了基础。研究人员对懒猴的血红蛋白、血清蛋白、同功酶(许金菊等, 1991; 姜伯倩和杨明江, 1992)、能量需求(彭沿平等, 1992)、心电图(丁光和陈振昆, 1994)以及静止代谢率和体温调节(王政昆等, 1995, 2000)进行了系列研究, 揭示了其作为热带原猴类独特的低代谢、节能适应策略。另通过对笼养间蜂猴的繁殖、母婴关系和生长发育的系统记录(冯庆等, 1992, 1993, 1996), 为迁地保护和人工繁育积累了宝贵经验。部分学者利用限制酶物理图谱(张亚平等, 1989)和核糖体DNA变异分析(王文等, 1996), 开始从分子层面探讨懒猴属的系统发育关系。综上所述, 本阶段研究以基础描述为主, 创新点在于整合了分子和形态证据, 不足的是野外数据空白以及方法上以个体行为日志记录为主, 技术手段有限, 存在内容单一、对象数量较少、时间较短等问题, 但这些研究结果一定程度上为后续研究提供了部分基础数据。

3.1.2 发展与深化阶段(2000–2019)

此阶段中国野生动物保护体系逐步完善, 《国家重点保护野生动物名录》的更新提升了懒猴的保护等级, 同时随着中国科研力量的增强和相关学科的兴起, 研究向遗传多样性、生态学、行为学及保护生物学纵深发展, 技术手段更加多样。以吕雪梅等(2001)、Chen等(2006)、Pan等(2007)、朱万龙等(2014)为代表, 利用线粒体D-loop和*CYTB*基因等分子标记, 系统地重建了蜂猴属的系统发育关系, 包括蜂猴与倭蜂猴的起源与分化, 为解决长期存在的分类争议提供了有力证据。在此时期, 红外相机陷阱技术被引入用于调查野外懒猴种群, 在云南大围山的调查显示, 蜂猴和倭蜂猴的相对多度极低, 体现了技术的局限性和种群调查的困难性(余梁哥等, 2013)。王万民等(2010)通过食物丰容实验, 证明了环境丰容能有效增加圈养蜂猴的自然行为、减少刻板行为, 标志着动物福利科学在懒猴保护中的应用。多篇综述性文章(段艳芳等, 2012; 陈敏杰等, 2014, 2015)系统总结了懒猴的生物学特性、濒危原因(栖息地丧失、非法贸易等), 并提出了包括加强调查、规范管理、科学饲养、野化放归等一系列保护对策。该阶段的研究方法和视角逐渐现代化, 研究内容开始与国际接轨, 研究团队增多, 论文产出数量和质量有所提升。

3.1.3 综合保护与技术融合阶段(2020年至今)

这段时期, 野生动物保护与公共卫生安全的关联引发关注, “生态文明建设”上升为国家战略, “人与自然和谐共生”理念深入人心。同时, 公众对野生动物保护参与度提升, 但栖息地压力、物种入侵等新挑战持续存在。国内懒猴研究进入了以保护为导向, 融合社会科学、人工智能、宏基因组学等多学科技术的全新阶段。廖琳鸿(2024)[①]和赵凯瑞等(2024)通过半结构化访谈, 量化了社区居民对蜂猴的认知和保护意识。研究发现, 保护意识受传统文化影响, 与性别、年龄、进入森林的频率等因素显著相关; 超过50%的受访者将蜂猴视为食物或药物, 这直接关联到放归个体的失踪和捕猎风险, 这些发现强调了将人文环境纳入保护策略的极端重要性。另外, 对圈养蜂猴的肠道菌群(Ni et al., 2020b, 2021, 2022b; 张飞燕等, 2024)和消化道寄生虫(Ni et al., 2022a)的研究日益深入, 为蜂猴健康监测、疾病预警和圈养管理提供了科学依据。同时, 深度学习技术被首次应用于圈养蜂猴的面部及行为识别(Lei et al., 2022b; Guan et al., 2023), 为实现大规模、非干扰式的个体识别和行为数据分析提供了潜在的强大工具。此阶段内, 功能基因组学和无线电追踪等手段也深入应用到物种进化适应和保护实践研究中(Li et al., 2022; 廖琳鸿, 2024[①]), 为保护遗传学提

① 廖琳鸿 (2024) 蜂猴放归种群栖息地利用模式和社区保护意识研究. 硕士学位论文, 四川农业大学, 四川雅安.

供了宝贵的线索, 并为科学选择放归地提供了关键生态参数。

3.2 国内懒猴专项研究的主要方向及关键进展

3.2.1 种群分布格局

20世纪60年代, 蜂猴曾广泛分布于云南中部、西部、南部及广西西南部, 最北分布线可达云南新平县元江沿岸及景东县无量山的低海拔地区, 至80年代末, 滇中地区仅偶见残存个体, 广西宁明、龙州及凭祥3地的种群可能已灭绝, 蜂猴种群主要见于滇南、滇西及广西靖西县等地(吴名川, 1983)。倭蜂猴在80年代末才被我国学者所鉴定记录(全国强等, 1987), 其分布区更为狭窄且靠近南部边缘, 仅见于云南南部的河口、屏边、金平、马关、麻栗坡等地(马世来和王应祥, 1988)。80年代末至90年代, 针对蜂猴野外种群分布的研究仍十分缺乏, 仅有一些非专项调查的零星报道(如: 周放等, 1995; Lan, 1999)。根据21世纪初的调查结果, 在云南境内蜂猴分布区可能涉及9个市(州) 35个县(市), 而倭蜂猴只限于2州(红河州、文山州) 5县(河口、屏边、金平、马关、麻栗坡)的部分区域[①]。

上述数据大多沿用历史资料及零散的访查结果, 始终缺少系统的针对性调查。直至近年来, Ni等(2020a)根据2014–2017年间的系统访查与实地调查, 推断国内蜂猴种群主要分布于云南西部、南部及东南部8个市(州) 27个县(市)的29个森林片段中, 种群密度呈现由西向东逐步递减的趋势, 另外在广西西南部可能存在零星分布(图4)。另据2022–2023年的调查, 赵凯瑞等(2024)明确了倭蜂猴原生种群在国内的分布, 指出其在滇东南地区仅残存于河口县大围山、马关县古林箐及麻栗坡县老山自然保护区及邻近区域。2022年至今, 广西境内也陆续开展了针对懒猴的调查工作, 初步结果显示, 不同于历史记录, 倭蜂猴种群在龙州、宁明、凭祥等县市有一定规模分布, 而蜂猴仅有零星发现, 具体范围仍在调查确认中。

3.2.2 系统发育与功能基因组学研究

懒猴科的系统分类与演化关系一直是学界讨论的焦点。较早时期, 国内分子系统发育研究基于线粒体D-loop和*CYTB*基因序列, 揭示了部分类群的遗传分化(Chen et al., 2006), 同时发现: 巽他(大)蜂猴(*Nycticebus coucang*)与蜂猴之间存在基因混合, 可能源于野外杂交; 而倭蜂猴较早从祖先类群分化; 菲律宾蜂猴(*Nycticebus menagensis*)应被视为独立物种, 这些发现为此后蜂猴属灵长类的分类奠定了基础。在种群遗传层面, Pan等(2007)对中国与越南边境分布的蜂猴和倭蜂猴的D-loop HVRI区域分析表明, 后者遗传多态性显著较低, 可能与外来基因渗入、性别比例偏斜或幼体存活率低有关, 并推测该地倭蜂猴可能源自越南中南部的近期迁移。近年来, 基因组学研究进一步从懒猴独特生理行为(如低代谢、慢运动、休眠等)的分子基础入手, 发现倭蜂猴在解毒、代谢调节(如*GSTA*和*PITRM1*基因)、肌肉发育(如*MYOF*基因)及昼夜节律(如*PER2-CRY*互作减弱)等方面经历了特异性基因家族扩张、正向选择或趋同进化, 这些遗传改变与其低代谢率、慢肌纤维比例高、非典型昼夜活动模式及食树胶习性等密切相关(Li et al., 2022; Chen et al., 2025)。同时, 种群基因组分析显示, 同域分布的蜂猴与倭蜂猴在百万年尺度上呈现相反的种群动态历史, 暗示种间竞争在物种分化后持续影响其演化轨迹。

3.2.3 肠道微生物组及其功能研究

稍早时期, Xu等(2010, 2013, 2014, 2017)通过对倭蜂猴粪便微生物宏基因组的系列研究, 揭示了其微生物多样性及功能酶的潜力。首先, 研究鉴定了儿茶酚1,2-双加氧酶(C12O)的遗传多样性, 克隆并异源表达了一个全长C12O基因(*catPL12*), 其次, 从构建的粪便宏基因组文库中筛选出新型α-淀粉酶基因(*amyPL*), 异源表达后进行了酶学表征, 首次报道了该酶的分子和生化特性。此外, 还通过16S rDNA分析了粪便细菌多样性组成。这些研究首次从倭蜂猴粪便微生物中揭示了冷适应C12O和新型α-淀粉酶的分子特性, 并阐明了细菌群落结构, 为胃肠道微生物的功能研究提供了新见解。

近年来, 国内研究者对蜂猴救护圈养种群开展了一系列研究, 从胃肠道微生物组、代谢组和寄生虫感染等多个角度, 全面评估了其健康状况, 为改进圈养管理提供了科学依据。研究表明, 圈养环境和饮食是影响懒猴健康的关键因素, 其中长期孤立饲养和严重人为干扰的群体展现出独特的肠道微生物特征, 并且饮食中树胶的匮乏导致与可溶性纤

① 云南省林业厅 (2001) 云南省陆生野生动物资源调查报告. 云南省林业厅, 昆明.

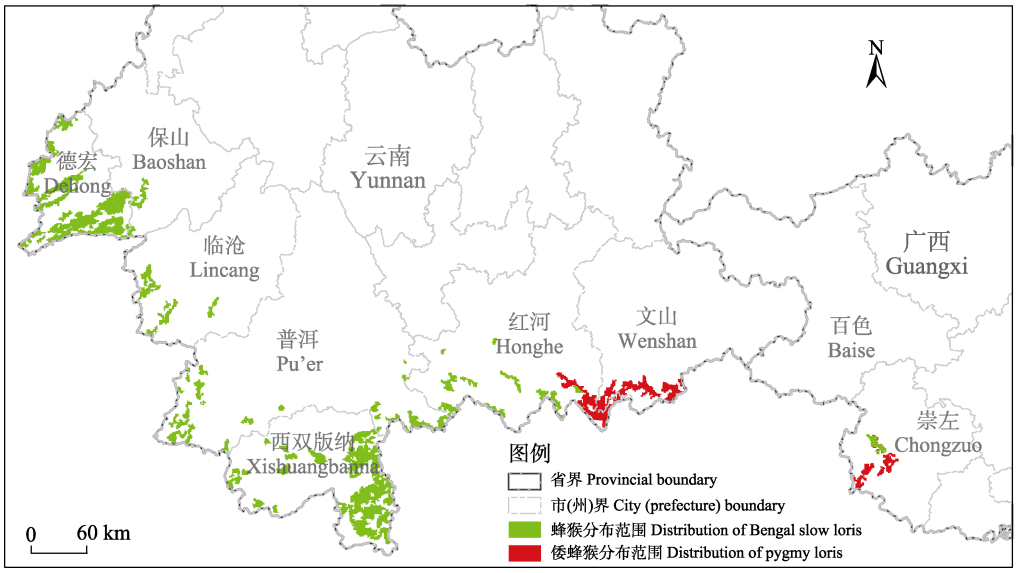


图4　中国懒猴科灵长类分布现状
Fig. 4　Distribution status of Lorisidae primates in China

维降解相关的益生菌(如普雷沃氏菌和双歧杆菌)丰度降低(Ni et al., 2021)。进一步的代谢组学分析证实, 饮食干预能够引起肠道菌群、粪便代谢物和短链脂肪酸的显著变化。此外, 比较长期圈养与短期圈养个体发现, 长期圈养组其肠道和口腔中积累了更多的致病菌属(如脱硫弧菌、梭杆菌等), 而短期圈养组则拥有更多与肠道平衡相关的特定细菌(Ni et al., 2022b)。功能预测分析表明, 短期圈养组的微生物组在帮助宿主适应新环境和饮食方面可能发挥着更积极的作用。这些研究结果表明, 当前懒猴的圈养管理存在较大优化空间, 亟需采取措施以保障动物福利和提高未来的再引入成功率。

3.2.4　人工智能在个体与行为识别中的应用

这类研究聚焦于利用计算机视觉与深度学习技术提升对懒猴的监测与保护能力, 通过自动化技术实现对懒猴姿态、个体识别及异常行为的精准分析, 解决传统人工观察方法效率低、易出错的问题。研究者首先建立了首个人工标注的懒猴姿态数据集, 结合YOLOv5目标检测与语义分割, 分类准确率超过95%, 为评估动物福利提供了高效工具(Lei et al., 2022a, b), 随后又构建了蜂猴面部识别数据集, 基于YOLOv5 + U-Net + VGG框架实现了96.27%的个体识别准确率(Guan et al., 2023)。针对多目标环境下的小位移刻板行为, 研究人员提出了基于Animal YOLO-Bytetrack跟踪与周期运动分析的检测方法, 实现了高精度和低误差的周期预测(Yang et al., 2025)。这些研究证实了深度学习在濒危物种保护中的广泛应用潜力, 尤其为夜行性灵长类的行为监测、个体管理和福利评估提供了可靠的技术解决方案。

3.2.5　救护种群野化放归研究

蜂猴是国内查获和救助最频繁的灵长类物种之一, 圈养环境导致其运动能力下降、异常行为增多。研究人员通过户外环境中的康复训练, 设置量化指标评估康复措施对改善圈养个体运动能力的效果, 结果表明野化训练可以显著提升圈养蜂猴的运动能力, 笼舍大小、圈养时长及个体特征对恢复效果具有明显影响(Xing et al., 2024), 这是国内外首个针对懒猴科灵长类野化训练评估及放归个体筛选的系统性量化方案。随后, 研究团队在云南西南部芒市境内, 通过佩戴无线电项圈对9只蜂猴放归个体进行了持续追踪监测(13–216 d), 其家域面积通过核密度和最小多边形模型估计分别为4.6–21.8 ha和12.2–75.1 ha, 蜂猴睡眠点选择受坡向、竹林分布及与种植园距离的显著影响, 而移动距离则受月亮辐照度和温度等气候因子调控[①]。然而, 放归过程中频繁出现个体死亡或失踪, 表明放归种群仍面临人为因素的严重威胁。此外, 早期在

① 廖琳鸿 (2024) 蜂猴放归种群栖息地利用模式和社区保护意识研究. 硕士学位论文, 四川农业大学, 四川雅安.

云南大围山地区, 研究者曾采用无线电遥测法对放归的3只倭蜂猴个体进行了为期4–5个月的家域研究, 估计倭蜂猴月活动家域在1.28–10.98 ha之间, 并且发现倭蜂猴在1月和2月存在蛰伏现象, 可持续11–18 d (陈敏杰等, 2014)。

4 国内懒猴保护现状及困境

4.1 懒猴种群面临的主要威胁

非法贸易(主要用于宠物)、栖息地丧失与破碎化(如种植园扩张)以及传统观念导致的捕猎(药用、食用)是其面临的三大核心威胁。懒猴因大眼圆脸的“可爱”外貌, 在社交媒体的诱导及传播推动下, 成为国际非法宠物市场的热门商品。在国内, 2000–2018年间蜂猴与倭蜂猴的救护地点遍及全国21个省级行政区, 表明非法宠物贸易仍具有一定规模(Ni et al., 2018)。尽管大多数卖家声称是人工繁殖, 但极高的繁殖难度和便捷的野生捕获渠道表明, 这些个体极大可能来自野外。为使它们成为“温顺”的宠物, 商贩会将其犬齿剪断或拔除。这一过程常导致严重出血、休克、败血症和高达90%的死亡率(Fuller et al., 2018), 即便幸存也会因无法撕咬和自卫而永久丧失野外生存能力。在贸易过程中, 懒猴的死亡率极高, 仅运输途中的死亡比例即可达30%–90% (Nekaris et al., 2016)。被贩卖的懒猴通常体重不足、营养不良, 不恰当的饮食还会导致蛀牙、糖尿病、肥胖和肾衰竭。从市场上被救助的懒猴高达95%死于牙齿感染或不当护理(Fuller et al., 2014)。

懒猴是严格的树栖灵长类动物, 依赖树冠层的连续性和藤本植物在树木间移动。大规模的森林砍伐、选择性伐木、刀耕火种农业以及为种植油棕、香蕉、咖啡等经济作物而进行的土地清理, 是导致懒猴栖息地退化的直接原因(Nekaris et al., 2008)。随着云南、广西等地橡胶、香蕉等经济作物在较低海拔区域的大量种植, 懒猴栖息林区受到极大压缩, 呈现严重的片断化分布(朱华, 2023), 大部分处于自然保护区边缘或小型的集体林斑块中。这些斑块通常位于村庄及道路附近, 导致懒猴栖息地与人类活动范围高度重叠, 其不得不选择冒险穿越公路或村庄, 以获得食物或配偶, 由此可能受到高压线电击或车辆撞击, 造成非自然死亡(Al-Razi et al., 2019), 同时在这些地区与人类的相遇几率增加, 可能导致人类下意识的捕捉行为。此外, 道路和基础设施的建设进一步切割了其栖息地, 使其种群被隔离在不同的森林斑块中, 阻碍了个体扩散、基因交流与种群补充, 极易导致局部灭绝。

在懒猴的全球分布范围内, 将其用于传统医药的习俗十分普遍, 部分地区甚至可追溯至数百年前。懒猴的身体各部分(包括皮毛、骨骼、肉、脑、眼及尿液)均被用于传统医药, 据称可治疗癌症、癫痫、哮喘、性病等上百种疾病(Gnanaolivu et al., 2022)。自20世纪80年代, 懒猴科灵长类曾在中国与越南、老挝及缅甸的边境市场频繁作为食物或宠物出售, 在某些少数民族地区, 懒猴也常被当作治疗癫痫或精神疾病的药物而猎杀(杨清等, 2000; Nijman et al., 2014)。近年来, 由于国内野生动物保护执法力度及公民意识的提升, 以食物或药物为目的的捕猎已明显减少, 但在部分地区仍然时有发生。

4.2 懒猴保护面临的问题与挑战

4.2.1 基础信息缺乏

尽管近年来与懒猴相关的调查工作陆续开展, 但由于调查方式和技术的局限性, 同时对专业性和经验的较高要求, 目前较大尺度上的专项调查只能以访查数据为主; 在局部区域, 通过样线调查或结合红外相机监测的方法, 可以解决是否有分布的问题, 或者能够获得短期内的遇见个体数量数据。然而, 仅就目前的调查规模和时间来看, 尚无法明确较大范围内乃至总体的懒猴种群的确切分布及个体数量。尤其是在其分布的北部边缘地带(如滇中地区), 以及蜂猴、倭蜂猴同域分布区域(如滇东南、桂西南地区), 较难获得准确数据, 可能阻碍进一步的保护策略的制定。

4.2.2 传统保护方式成效低

截至目前的调查显示, 懒猴种群仍然集中在原始林保存较好的区域及周边地带。然而, 原始林与次生林交界区域是其重要的觅食和栖息场所, 这些区域有相当比例处于国家公园、保护区等保护地范围之外。若以传统的“圈地保护”方式划定明确的界限, “圈”内外区别保护, 大量懒猴种群及其栖息地将会出现保护空缺, 可能进一步加剧种群下降及生境破碎化的态势。另一方面, 目前全国范围内几乎所有的懒猴救护均是就地开展, 后续的圈养和放归

由当地林业等保护部门或救护机构自主执行, 缺乏统一的实施标准和规范。在此过程中, 往往仅对放归个体进行简单的形态和健康检查, 放归前的野化训练和放归后的监测几乎完全缺失, 表明懒猴救护种群“硬放归”是当前各地普遍存在的现象。根据目前的研究结果, 未经野化训练的放归个体在4个月内的死亡率可能超过80%, 而放归后监测的缺失也导致保护成效难以评估[①]。

4.2.3 救护与圈养条件不足

近十余年来, 由于非法捕猎及贸易的持续威胁, 全国各地的懒猴救护事件仍时有发生。然而, 除少部分大型城市(如北京、南京等)及云南、广西境内的部分城市(如昆明、芒市、南宁)外, 绝大部分区域缺少懒猴救护设施及相应的专业知识。比如, 在救护后的物种鉴定中, 倭蜂猴通常与蜂猴相混淆, 导致了两种懒猴在此后被不加区别地进行圈养和放归。即便是在懒猴分布范围内的本土救护机构, 由于懒猴特殊的生理和行为特点, 圈养条件也难以维持救护种群的健康及营养管理, 不适合的食物配比和笼舍设计, 可能导致救护个体在恶劣的饲养环境中出现创伤或疾病, 以及恐惧、痛苦等异常状态, 进而在短时间内集中死亡。

4.2.4 巡护监测与科学研究难度大

蜂猴与倭蜂猴为夜行性树栖动物, 通常单独或者以松散的小家族式活动, 喜欢在覆盖度和连接度较高且灌丛或藤本丰富的林区觅食或栖息, 目前传统的样线法仍是最有效的调查或监测手段, 由于技术及人力的限制, 巡护监测成本较高且成效难以保证。同时, 懒猴行动隐秘, 栖息环境地形复杂, 野外生态学研究难以持续开展, 非损伤性采样也面临极大困难, 这些情况均导致目前懒猴科灵长类研究尤其是野外种群研究始终无法取得实质性突破。

5 保护管理措施与建议

5.1 政策、法律完善及保护意识提升

针对当前懒猴被捕猎及非法贸易仍持续发生的态势, 亟需在政策和法律方面继续完善和加强, 尤其在偏远和少数民族地区, 要提高惩处力度, 通过实际案例发挥警示作用。鉴于懒猴分布的跨国境特性和非法贸易的跨区域链条, 亟需加强与邻国(越南、缅甸、老挝等)在信息共享、联合执法和协同保护行动上的合作。针对线上贸易, 须督促社交媒体和电商平台建立机制, 下架宣扬非法宠物贸易的视频, 并鼓励用户举报非法野生动物交易内容。针对执法与保护人员, 持续开展培训工作, 内容涵盖懒猴物种识别、保护现状、相关法律法规及基本饲养知识。针对公众与消费者, 通过纪录片、学校教育项目和媒体宣传的形式, 揭示非法宠物贸易背后的残酷性以及传统医药使用对懒猴生存的影响, 引导消费者行为的改变。同时, 深化人–野生动物关系与社区共管研究, 设计并评估更具文化适应性的社区宣传教育方案, 探索生态补偿、替代生计等机制, 从源头减少捕猎压力, 将当地居民从保护的对立面或旁观者转变为参与者和受益者。

5.2 野外及救护圈养种群保护管理

在懒猴保护中推广生物圈保护区的相关理念, 优化人与野生动物关系。在懒猴分布的关键斑块之间建立和维护生态廊道, 特别是由藤蔓和木质藤本植物构成的树冠连接, 以促进懒猴种群的扩散与基因流动。在退化区域开展森林恢复项目, 优先种植懒猴赖以移动和觅食的本土植物物种。建立“评估–训练–放归–监测”的标准化流程, 整合行为学、兽医学、遗传学和生态学指标, 形成一套科学、可操作的救护懒猴野化放归技术规程, 并利用人工智能等新技术提高长期监测效率。

5.3 加强科学研究与监测

首先, 在整个分布区开展系统的样线调查, 并结合卫星遥感、环境DNA采样、红外相机和AI识别等技术, 更准确地评估野外种群数量、分布、健康状况和栖息地适宜性, 为保护行动提供基线数据。其次, 进行遗传多样性的深度解析与管理, 进一步利用全基因组测序等技术, 全面评估野生和圈养种群的遗传多样性, 并制定基于遗传学的种群管理策略, 以避免近亲繁殖和遗传衰退。另外, 对野外懒猴的行为模式、社会结构、觅食策略等进行长期、连续的跟踪观察, 揭示其对环境变化的适应机制, 预测气候变化和人类活动对懒猴栖息地的潜在影响, 并提出适应性管理措施。同时, 优化野化放归策略, 深入研究野化训练的效果评估指标、放归后的适应性、与当地社区的互动, 并完善放归后的监

① 廖琳鸿 (2024) 蜂猴放归种群栖息地利用模式和社区保护意识研究. 硕士学位论文, 四川农业大学, 四川雅安.

测体系, 提高放归成功率。

懒猴正面临着栖息地丧失、捕猎与非法贸易、执法不力以及公众意识薄弱等多重交织的生存危机。其保护是一项复杂的系统工程, 任何单一措施都难以奏效。未来的保护工作必须采取严格执法、栖息地保护、社区参与、公众教育、科学研究和国际协作等多种方式整合的综合策略。

ORCID

倪庆永 https://orcid.org/0000-0001-6979-8020
解萌 https://orcid.org/0000-0003-1667-079X

参考文献

Al-Razi H, Maria M, Bin Muzaffar S (2019) Mortality of primates due to roads and power lines in two forest patches in Bangladesh. Zoologia, 36, e33540.

Barrett M, Campera M, Morcatty TQ, Weldon AV, Hedger K, Maynard KQ, Ali Imron M, Nekaris KAI (2021) Risky business: The function of play in a venomous mammal—The Javan slow loris (*Nycticebus javanicus*). Toxins, 13, 318.

Bearder SK, Nekaris KAI, Curtis DJ (2006) A re-evaluation of the role of vision in the activity and communication of nocturnal primates. Folia Primatologica, 77, 50–71.

Blair M, Cao G, López-Nandam E, Veronese-Paniagua D, Birchette M, Kenyon M, Md-Zain B, Munds R, Nekaris K, Nijman V, Roos C, Thach H, Sterling E, Le M (2023) Molecular phylogenetic relationships and unveiling novel genetic diversity among slow and pygmy lorises, including resurrection of *Xanthonycticebus intermedius*. Genes, 14, 643.

Chen CY, Shao Y, Wang S, Li ML, Qiao HF (2025) The role of primate-specific genes in the phenotypic evolution of lorises. Current Zoology, 71, 267–272.

Chen JH, Pan D, Groves C, Wang YX, Narushima E, Fitch-Snyder H, Crow P, Thanh VN, Ryder O, Zhang HW, Fu YX, Zhang YP (2006) Molecular phylogeny of *Nycticebus* inferred from mitochondrial genes. International Journal of Primatology, 27, 1187–1200.

Chen MJ, Bi CX, Yu LG, Yang SJ (2014) Biological characteristics, survival status and protection strategies of the pygmy lorises. Bulletin of Biology, 49(10), 7–10, 64. (in Chinese) [陈敏杰, 毕超贤, 余梁哥, 杨士剑 (2014) 倭蜂猴生物学特性、生存现状及保护对策. 生物学通报, 49(10), 7–10, 64.]

Chen MJ, Yu LG, Yang SJ, Bi CX (2015) Advances on the ecological study of pygmy slow loris (*Nycticebus pygmaeus*). Chinese Journal of Nature, 37, 197–204. (in Chinese with English abstract) [陈敏杰, 余梁哥, 杨士剑, 毕超贤 (2015) 倭蜂猴生态学研究现状. 自然杂志, 37, 197–204.]

Curtis DJ (1995) Functional anatomy of the trunk musculature in the slow loris (*Nycticebus coucang*). American Journal of Physical Anthropology, 97, 367–379.

Deng DJ (2017) Some observations on the anatomy of lung of pygmy slow loris *Nycticebus pygmaeus*. Journal of Henan Forestry Science and Technology, 37(4), 19–22, 42. (in Chinese with English abstract) [邓大军 (2017) 倭蜂猴肺组织的解剖与观察. 河南林业科技, 37(4), 19–22, 42.]

Ding G, Chen ZK (1994) Observations and analysis on the electrocardiogram of *Nycticebus coucang*. Journal of Yunnan Agricultural University, 9, 148–151. (in Chinese with English abstract) [丁光, 陈振昆 (1994) 蜂猴(*Nycticebus coucang*)心电图分析. 云南农业大学学报, 9, 148–151.]

Duan YF, Xie ZH, Hu JY, Li WB, Gan P (2012) Present situation and protection strategy of Bengal and pygmy slow lorises. Bulletin of Biology, 47(7), 4–7. (in Chinese) [段艳芳, 谢朝晖, 胡建业, 李文博, 干萍 (2012) 蜂猴、倭蜂猴的现状与保护策略. 生物学通报, 47(7), 4–7.]

Feng Q, Wang YX, Li CY (1992) Mother–infants interactions in captive middle slow loris (*Nycticebus intermedicus*). Acta Theriologica Sinica, 12, 167–174. (in Chinese with English abstract) [冯庆, 王应祥, 李崇云 (1992) 笼养条件下间蜂猴(*Nycticebus intermedius*)的母婴关系. 兽类学报, 12, 167–174.]

Feng Q, Wang YX, Li CY (1993) Reproduction of slow lorises in cage-reared environments. Zoological Research, 14, 21–26. (in Chinese with English abstract) [冯庆, 王应祥, 李崇云 (1993) 笼养间蜂猴的繁殖. 动物学研究, 14, 21–26.]

Feng Q, Wang YX, Li CY (1996) Growth and development of slow lorises in cages. Zoological Research, 17, 443–449. (in Chinese with English abstract) [冯庆, 王应祥, 李崇云 (1996) 笼养间蜂猴的生长发育. 动物学研究, 17, 443–449.]

Fitzpatrick LLJ, Ligabue-Braun R, Nekaris KAI (2023) Slowly making sense: A review of the two-step venom system within slow (*Nycticebus* spp.) and pygmy lorises (*Xanthonycticebus* spp.). Toxins, 15, 514.

Fuller G, Eggen WF, Wirdateti W, Nekaris KAI (2018) Welfare impacts of the illegal wildlife trade in a cohort of confiscated greater slow lorises, *Nycticebus coucang*. Journal of Applied Animal Welfare Science, 21, 224–238.

Fuller G, Lukas KE, Kuhar C, Dennis PM (2014) A retrospective review of mortality in lorises and pottos in North American zoos, 1980–2010. Endangered Species Research, 23, 205–217.

Fuller G, Wirdateti W, Nekaris KAI (2024) Evaluating the use of chemical weapons for capturing prey by a venomous mammal, the greater slow loris (*Nycticebus coucang*). Animals, 14, 1438.

Geerah DR, O'Hagan RP, Wirdateti W, Nekaris KAI (2019)

The use of ultrasonic communication to maintain social cohesion in the Javan slow loris (*Nycticebus javanicus*). Folia Primatologica, 90, 392–403.

Gnanaolivu SD, Campera M, Nekaris KAI, Nijman V, Satish R, Babu S, Singh M (2022) Medicine, black magic and supernatural beings: Cultural rituals as a significant threat to slender lorises in India. People and Nature, 4, 1007–1019.

Goodman M, Porter CA, Czelusniak J, Page SL, Schneider H, Shoshani J, Gunnell G, Groves CP (1998) Toward a phylogenetic classification of primates based on DNA evidence complemented by fossil evidence. Molecular Phylogenetics and Evolution, 9, 585–598.

Grow NB, Wirdateti W, Nekaris KAI (2015) Does toxic defence in *Nycticebus* spp. relate to ectoparasites? The lethal effects of slow loris venom on arthropods. Toxicon, 95, 1–5.

Guan Y, Lei YJ, Zhu YH, Li TX, Xiang Y, Dong PM, Jiang R, Luo JW, Huang AQ, Fan YM, Teng P, Zhang Y, Zeng CJ, Xie M, Mu J, Ni QY (2023) Face recognition of a Lorisidae species based on computer vision. Global Ecology and Conservation, 45, e02511.

Jiang BQ, Yang MJ (1992) Studies on lactate dehydrogenase isozymes of *Nycticebus coucang bengalensis* and *Tupaia belangeri chinensis*. Journal of Yunnan University (Natural Sciences), 14, 69–73. (in Chinese with English abstract) [姜伯倩, 杨明江 (1992) 懒猴和树鼩的乳酸脱氢酶同工酶的研究. 云南大学学报(自然科学版), 14, 69–73.]

Jiang R, Zhang XJ, Xie L, Zhang Y, Zeng CJ, Yao YF, Xu HL, Yang CY, Wang X, Ni QY, Xie M, Li CR (2025) The role of MHC-II diversity over enclosure design in gut microbiota structuring of captive Bengal slow lorises. Biology, 14, 1094.

Lan DY (1999) Diversity and conservation of slow loris in Yunnan, China. Tigerpaper (FAO), 26, 12–15.

Lei YJ, Dong PM, Guan Y, Xiang Y, Xie M, Mu J, Wang YZ, Ni QY (2022a) Postural behavior recognition of captive nocturnal animals based on deep learning: A case study of Bengal slow loris. Scientific Reports, 12, 7738.

Lei YJ, Xiang Y, Zhu YH, Guan Y, Zhang Y, Yang X, Yao XL, Li TX, Xie M, Mu J, Ni QY (2022b) Development of a slow loris computer vision detection model. Animals, 12, 1553.

Li ML, Wang S, Xu PH, Tian HY, Bai MX, Zhang YP, Shao Y, Xiong ZJ, Qi XG, Cooper DN, Zhang GJ, Zhu HH, Wu DD (2022) Functional genomics analysis reveals the evolutionary adaptation and demographic history of pygmy lorises. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 119, e2123030119.

Lü XM, Wang YX, Zhang YP (2001) Divergence and phylogeny of mitochondrial cytochrome *b* gene from species in *Nycticebus*. Zoological Research, 22, 93–98. (in Chinese with English abstract) [吕雪梅, 王应祥, 张亚平 (2001) 蜂猴线粒体细胞色素*b*基因变异特点及系统发育分析. 动物学研究, 22, 93–98.]

Ma SL, Wang YX (1988) Distribution, current status and conservation of modern primates in China. Acta Theriologica Sinica, 8, 250–260. (in Chinese with English abstract) [马世来, 王应祥 (1988) 中国现代灵长类的分布、现状与保护. 兽类学报, 8, 250–260.]

McKenna MC, Bell SK (1997) Classification of Mammals: Above the Species Level. Columbia University Press, New York.

Müller EF (1979) Energy metabolism, thermoregulation and water budget in the slow loris (*Nycticebus coucang*, Boddaert 1785). Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology, 64, 109–119.

Nekaris KAI (2014) Extreme primates: Ecology and evolution of Asian lorises. Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews, 23, 177–187.

Nekaris KAI, Blackham GV, Nijman V (2008) Conservation implications of low encounter rates of five nocturnal primate species (*Nycticebus* spp.) in Asia. Biodiversity and Conservation, 17, 733–747.

Nekaris KAI, Burrows AM (2020) Evolution, Ecology and Conservation of Lorises and Pottos. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Nekaris KAI, Campera M, Nijman V, Birot H, Rode-Margono EJ, Fry BG, Weldon A, Wirdateti W, Ali Imron M (2020) Slow lorises use venom as a weapon in intraspecific competition. Current Biology, 30, R1252–R1253.

Nekaris KAI, Moore RS, Rode EJ, Fry BG (2013) Mad, bad and dangerous to know: The biochemistry, ecology and evolution of slow loris venom. Journal of Venomous Animals and Toxins Including Tropical Diseases, 19, 21.

Nekaris KAI, Musing L, Vazquez AG, Donati G (2016) Is tickling torture? Assessing welfare towards slow lorises (*Nycticebus* spp.) within Web 2.0 videos. Folia Primatologica, 86, 534–551.

Nekaris KAI, Nijman V (2022) A new genus name for pygmy lorises, *Xanthonycticebus* gen. nov. (Mammalia, Primates). Zoosystematics and Evolution, 98, 87–92.

Nekaris KAI, Stevens NJ (2007) Not all lorises are slow: Apid arboreal locomotion in *Loris tardigradus* of Southwestern Sri Lanka. American Journal of Primatology, 69, 113–121.

Ni QY, Dong SS, Fan YM, Wan W, Teng P, Zhu SB, Liang XB, Xu HL, Yao YF, Zhang MW, Xie M (2022a) Molecular epidemiology of *Blastocystis* in confined slow lorises, macaques, and gibbons. Animals, 12, 2992.

Ni QY, Dong SS, Xing BL, Zeng B, Kong FL, Xu HL, Yao YF, Li DY, Zhang MW, Fan XL, Yang DY, Yang MY, Xie M (2022b) Oral and fecal microbiome of confiscated Bengal slow lorises in response to confinement duration. Frontiers in Microbiology, 13, 941261.

Ni QY, He X, Wang Y, Meng XY (2020a) Distribution and conservation status of slow lorises in Indo-China. In: Evolution, Ecology and Conservation of Lorises and Pottos (eds Nekaris KAI, Burrows AM), pp. 326–338. Cambridge

University Press, Cambridge, UK.

Ni QY, He X, Zeng B, Meng XY, Xu HL, Li Y, Yang MY, Li DY, Yao YF, Zhang MW, Li Y, Fan XL, Yang DY, Xie M (2020b) Variation in gut microbiota of captive Bengal slow lorises. Current Microbiology, 77, 2623–2632.

Ni QY, Wang Y, Weldon A, Xie M, Xu HL, Yao YF, Zhang MW, Li Y, Li Y, Zeng B, Nekaris KAI (2018) Conservation implications of primate trade in China over 18 years based on web news reports of confiscations. PeerJ, 6, e6069.

Ni QY, Zhang C, Li DY, Xu HL, Yao YF, Zhang MW, Fan XL, Zeng B, Yang DY, Xie M (2021) Effects of dietary alteration on the gut microbiome and metabolome of the rescued Bengal slow loris. Frontiers in Microbiology, 12, 650991.

Nijman V, Shepherd CR, Nekaris KAI (2014) Trade in Bengal slow lorises in Mong La, Myanmar, on the China border. Primate Conservation, 28, 139–142.

Pan D, Chen JH, Groves C, Wang YX, Narushima E, Fitch-Snyder H, Crow P, Jinggong XY, Thanh VN, Ryder O, Chemnick L, Zhang HW, Fu YX, Zhang YP (2007) Mitochondrial control region and population genetic patterns of *Nycticebus bengalensis* and *N. pygmaeus*. International Journal of Primatology, 28, 791–799.

Peng YP, Xie YH, Zou RJ (1992) Study on energy demand of slow lorises. Chinese Journal of Zoology, 27(1), 33–35, 7. (in Chinese) [彭沿平, 谢云华, 邹如金 (1992) 懒猴能量需求的研究. 动物学杂志, 27(1), 33–35, 7.]

Quan GQ, Jin JY, Huang JS, Zhou YF (1987) A new record of primates in China. Acta Theriologica Sinica, 7, 158. (in Chinese) [全国强, 靳景玉, 黄金声, 周玉富 (1987) 我国灵长目一种的新记录. 兽类学报, 7, 158.]

Reinhardt KD, Vyazovskiy VV, Hernandez-Aguilar RA, Ali Imron M, Nekaris KAI (2019) Environment shapes sleep patterns in a wild nocturnal primate. Scientific Reports, 9, 9939.

Ruf T, Streicher U, Stalder GL, Nadler T, Walzer C (2015) Hibernation in the pygmy slow loris (*Nycticebus pygmaeus*): Multiday torpor in primates is not restricted to Madagascar. Scientific Reports, 5, 17392.

Starr C, Nekaris KAI (2013) Obligate exudativory characterizes the diet of the pygmy slow loris *Nycticebus pygmaeus*. American Journal of Primatology, 75, 1054–1061.

Tao YJ (1995) Five cases of death due to streptomycin allergy in slow loris. Chinese Journal of Veterinary Science and Technology, 25(11), 22. (in Chinese) [陶玉静 (1995) 懒猴链霉素过敏死亡5例. 中国兽医科技, 25(11), 22.]

Thompson CL, Hermann EA (2024) Behavioral thermoregulation in primates: A review of literature and future avenues. American Journal of Primatology, 86, e23614.

Wang W, Su B, Lan H, Liu RQ, Zhu CL, Nai WH, Chen YZ, Zhang YP (1996) Ribosomal DNA variation and interspecific differentiation in the genus *Loris*. Zoological Research, 17, 89–93. (in Chinese with English abstract) [王文, 宿兵, 兰宏, 刘瑞清, 朱春玲, 佴文惠, 陈玉泽, 张亚平 (1996) 懒猴属的核糖体DNA变异及其种间分化关系. 动物学研究, 17, 89–93.]

Wang WM, Liu J, Zheng T, Huang W, Cui DY (2010) Influence of food enrichment on behaviors of slow lorises in captivity. Chinese Journal of Wildlife, 31, 175–177. (in Chinese with English abstract) [王万民, 刘佳, 郑彤, 黄维, 崔多英 (2010) 食物丰容对圈养蜂猴行为的影响. 野生动物, 31, 175–177.]

Wang ZK, Liu L, Li QF, Sun RY (2000) The characteristics of nonshivering thermogenesis and cellular respiration in lesser slow loris (*Nycticebus pygmaeus*). Acta Theriologica Sinica, 20, 13–20. (in Chinese with English abstract) [王政昆, 刘璐, 李庆芬, 孙儒泳 (2000) 倭蜂猴的产热及细胞呼吸特征. 兽类学报, 20, 13–20.]

Wang ZK, Sun RY, Li QF (1995) A study on the basal metabolic rate and thermoregulation of the pygmy slow loris. Acta Zoologica Sinica, 41, 149–157. (in Chinese with English abstract) [王政昆, 孙儒泳, 李庆芬 (1995) 倭蜂猴静止代谢率和体温调节的研究. 动物学报, 41, 149–157.]

Wu JY (1990) Observation on tooth morphology of slow loris. Chinese Journal of Zoology, 25(1), 25–27. (in Chinese) [吴介云 (1990) 懒猴的牙齿形态观察. 动物学杂志, 25(1), 25–27.]

Wu JY, Wang ZK (1991) Comparative study on skull morphology of slow lorises. Chinese Journal of Zoology, 26(4), 29–33. (in Chinese) [吴介云, 王政昆 (1991) 懒猴的头骨形态及其比较研究. 动物学杂志, 26(4), 29–33.]

Wu MC (1983) Species distribution and quantitative estimation of primates in Guangxi. Acta Theriologica Sinica, 3, 16. (in Chinese) [吴名川 (1983) 广西灵长类动物的种类分布及数量估计. 兽类学报, 3, 16.]

Xing BL, Liao LH, Han DC, Liu JY, Zhao KR, Fan YM, Teng P, Zhang Y, Huang AQ, Zeng CJ, Xie M, Ni QY (2024) Effect of rehabilitation exercise on locomotion performance of captive Bengal slow loris. Applied Animal Behaviour Science, 276, 106304.

Xu B, Huang ZX, Wang XY, Gao RC, Tang XH, Mu YL, Yang YJ, Shi H, Zhu LD (2010) Phylogenetic analysis of the fecal flora of the wild pygmy loris. American Journal of Primatology, 72, 699–706.

Xu B, Xiong CY, Deng M, Li JJ, Tang XH, Wu Q, Zhou JP, Yang YJ, Ding JM, Han NY, Huang ZX (2017) Genetic diversity of catechol 1,2-dioxygenase in the fecal microbial metagenome. Journal of Basic Microbiology, 57, 883–895.

Xu B, Xu WJ, Yang FY, Li JJ, Yang YJ, Tang XH, Mu YL, Zhou JP, Huang ZX (2013) Metagenomic analysis of the pygmy loris fecal microbiome reveals unique functional capacity related to metabolism of aromatic compounds. PLoS ONE, 8, e56565.

Xu B, Yang FY, Xiong CY, Li JJ, Tang XH, Zhou JP, Xie ZR,

Ding JM, Yang YJ, Huang ZX (2014) Cloning and characterization of a novel α-amylase from a fecal microbial metagenome. Journal of Microbiology and Biotechnology, 24, 447–452.

Xu JJ, Tang CK, Tang SZ (1991) Study on hemoglobin aerum albumin and isozyme in *Nycticebus*. Zoological Research, 12, 406, 412, 418. (in Chinese with English abstract) [许金菊, 唐承奎, 唐绍宗 (1991) 懒猴血红蛋白血清蛋白及同功酶的研究. 动物学研究, 12, 406, 412, 418.]

Yang Q, Chen J, Bai ZL, Deng XB, Liu ZQ (2000) Trade of wild animals and plants in China–Laos border areas: Status and suggestion for effective management. Chinese Biodiversity, 8, 284–296. (in Chinese with English abstract) [杨清, 陈进, 白志林, 邓晓保, 刘志秋 (2000) 中国、老挝野生动植物边境贸易现状及加强管理的建议. 生物多样性, 8, 284–296.]

Yang ZQ, Du YT, Li PF, Leng TT, Ding SY, Zhang YX, Lin ZZ, Yang YL, Fan YM, Zhang Y, Zeng CJ, Xie M, Ni QY (2025) Identifying small-displacement stereotypical behavior of captive slow lorises based on Animal YOLO-Bytetrack network. Ecology and Evolution, 15, e72304.

Yin HL, Xuan QF, Cheng HC, Jin YY, Wang EF, Tao SC, Pang HW (1987) A preliminary study on the anatomical structure of slow lorises. Journal of Zhengzhou College of Animal Husbandry Engineering, (1), 10–17. (in Chinese) [阴化龙, 轩庆丰, 程会昌, 金玉叶, 王恩福, 陶书长, 庞宏伟 (1987) 懒猴体解剖构造的初步研究. 郑州牧业工程高等专科学校学报, (1), 10–17.]

Yu LG, Chen MJ, Yang SJ, Li XY, Shi L (2013) Camera trapping survey of *Nycticebus pygmaeus*, *Nycticebus coucang* and other sympatric mammals at Dawei Mountain, Yunnan. Sichuan Journal of Zoology, 32, 814–818. (in Chinese with English abstract) [余梁哥, 陈敏杰, 杨士剑, 李学友, 师蕾 (2013) 利用红外相机调查屏边县大围山倭蜂猴、蜂猴及同域兽类. 四川动物, 32, 814–818.]

Zhang FY, Liu C, Lü LB (2024) Analysis of microbial diversity in feces of adult *Nycticebus bengalensis* by high-throughput sequencing. Laboratory Animal and Comparative Medicine, 44, 297–304. (in Chinese with English abstract) [张飞燕, 刘超, 吕龙宝 (2024) 基于高通量测序技术分析人工圈养成年蜂猴的粪便微生物多样性. 实验动物与比较医学, 44, 297–304.]

Zhang YP, Zhang B, Shi LM (1989) Restriction maps of mitochondrial DNA of slow loris and tree shrew. Zoological Research, 10(Suppl.), 79–89. (in Chinese with English abstract) [张亚平, 张冰, 施立明 (1989) 蜂猴(*Nycticebus coucang*)和树鼩(*Tupaia belangeri chinensis*) mtDNA 10种限制酶物理图谱. 动物学研究, 10(增刊), 79–89.]

Zhao KR, Liao LH, Xie L, Du YT, Dong PM, Xie M, Ni QY (2024) Distribution and conservation status of Lorisinae primates in the middle and lower reaches of Nanxi River in southeastern Yunnan. Acta Theriologica Sinica, 44, 85–93. (in Chinese with English abstract) [赵凯瑞, 廖琳鸿, 谢磊, 杜雅婷, 董鹏妹, 解萌, 倪庆永 (2024) 滇东南南溪河中下游懒猴种群分布与保护现状. 兽类学报, 44, 85–93.]

Zhou F, Pan GP, Cao ZN, Huang CL (1995) Primates in the Karst mountains of Guangxi. Journal of Guangxi Academy of Sciences, 11(1), 8–11. (in Chinese with English abstract) [周放, 潘国平, 曹指南, 黄成亮 (1995) 广西岩溶山区的灵长类动物. 广西科学院学报, 11(1), 8–11.]

Zhu H (2023) Biodiversity changes of the fragmented tropical rain forest in Yunnan. Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences), 43(4), 1–7. (in Chinese with English abstract) [朱华 (2023) 云南片断化热带雨林生物多样性变化研究. 西南林业大学学报(自然科学), 43(4), 1–7.]

Zhu WL, Zhang D, Gao WR, Wang ZK (2014) Molecular genetics of *Nycticebus* inferred from D-loop control region and cytochrome *b* gene. Journal of Biology, 31(5), 1–5. (in Chinese with English abstract) [朱万龙, 章迪, 高文荣, 王政昆 (2014) 蜂猴属(*Nycticebus*) D-loop控制区和*Cyt b*基因遗传学研究. 生物学杂志, 31(5), 1–5.]

(责任编辑: 闫文杰)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (3): 25445, pages 1–5
doi: 10.17520/biods.2025445
cstr: 32101.14.biods.2025445

•中国灵长类研究历史与进展——纪念Jane Goodall专题•

心怀大爱，守护万物——致敬传奇灵长类动物学家珍·古道尔

李伟[1*]，何淑嫱[2]

1. 西南林业大学水土保持学院，昆明 650224; 2. 西南林业大学树木园管理中心(标本馆)，昆明 650224

李伟，何淑嫱 (2026) 心怀大爱，守护万物——致敬传奇灵长类动物学家珍·古道尔. 生物多样性，34，25445. doi: 10.17520/biods.2025445; cstr: 32101.14.biods.2025445.
Li W, He SQ (2026) With great love, she cared for all living beings—A tribute to the legendary primatologist Jane Goodall. Biodiversity Science, 34, 25445. doi: 10.17520/biods.2025445; cstr: 32101.14.biods.2025445.

With great love, she cared for all living beings—A tribute to the legendary primatologist Jane Goodall

Wei Li[1*], Shuqiang He[2]

1 *College of Soil and Water Conservation, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China*
2 *Arboretum Management Center (Specimen Museum), Southwest Forestry University, Kunming 650224, China*

著名灵长类动物学家、环境保护先驱珍·古道尔博士于2025年10月1日与世长辞。这位珍·古道尔研究会(Jane Goodall Institute, JGI)的创始人在其传奇一生中曾被授予联合国和平使者称号，并荣获美国总统自由勋章、大英帝国女爵士勋章、法国荣誉军团勋章等多项国际荣誉。她在动物行为学领域的开创性研究对学术界产生了革命性的影响，更以毕生之力守护大自然，弥合人与自然之间的情感隔阂，架起了人类与野生动物之间理解与关爱的桥梁。

珍·古道尔的沉静、执着与耐心如同一束光，为在黑暗中徘徊的世人带来了希望与勇气。她不畏权威、勇破陈规、心怀悲悯，并且坚信改变始于日常生活中每一个微小的行动。当环境危机的风暴席卷全球时，她依然传递着希望的火种：“即使世界被黑暗笼罩，希望之光永不熄灭” (Goodall et al., 2021)；“倘若你想守护这世间尚存的美好，倘若你想为子孙后代、为千秋万世的生灵留下一个清洁美丽的地球，就请先从付出自己的行动和努力开始。因为即使是再微小的行动和努力，当汇聚千万次、亿万次以后，终将汇聚成磅礴的力量，并带来翻天覆地的改变” (Bekoff & Margodt, 2024)。

1 潜入丛林秘境，倾听野性低语；挑战传统范式，重塑认知疆界

珍·古道尔从小就对动物行为产生了浓厚的兴趣，常常一连数个小时在自家花园里凝神观察松鼠、鸟类和昆虫的一举一动。1960年，26岁的珍·古道尔第一次走进坦桑尼亚的贡贝(Gombe)丛林，从此开启了她研究与保护黑猩猩(*Pan troglodytes*)的传奇生涯(Brett-Crowther, 2025)。当时，人们对黑猩猩的认知主要源于对人工圈养个体的研究，而对其在野生环境中的行为却知之甚少。同时，当为期六周的野外工作时长被奉为长期研究的标准时，

收稿日期 Received: 2025-11-07; 接受日期 Accepted: 2026-01-29
基金项目：云南省教育厅科学研究基金(2023J0722)和西南林业大学校级项目(WKYB22017) Supported by the Scientific Research Foundation of the Education Department of Yunnan Province (2023J0722) and the Scientific Research Project of Southwest Forestry University (WKYB22017)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: ww0592@gmail.com

珍·古道尔无畏选择了在远离人烟、林深路险、猛兽环伺的恶劣环境中展开长达数月乃至数年的沉浸式观察。她以非凡的勇气与毅力, 开创了野生黑猩猩行为研究的新范式。迄今为止, 珍·古道尔在贡贝开展的黑猩猩研究仍是全球历时最长的野生哺乳动物社会行为观察研究(Bekoff & Margodt, 2024)。她将数十年研究成果系统整合于1986年出版的《贡贝黑猩猩行为模式》(*The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*)中, 该著作不但引领我们深入理解黑猩猩的复杂世界, 而且也映照出人类自身的行为模式与起源(Goodall, 1986)。

珍·古道尔通过开展细致入微的近距离观察, 证实黑猩猩能够使用工具(如把草茎伸入白蚁穴中钓取白蚁为食), 而这一能力曾被学术界视为人类独有的特征(Goodall, 1964)。她还首次发现黑猩猩属于杂食性动物(Goodall, 1968), 并揭示了黑猩猩智慧情感的复杂性(如表露出喜悦、愤怒、悲伤等与人类相似的情感)及其社会纽带的紧密结构(如家庭内部深厚的母子纽带与跨家庭的策略性合作)(Goodall, 1968)。这些发现不断挑战着当时的固有认知, 并且重塑了人类对灵长类动物的理解。珍·古道尔的一个标志性特点是把对黑猩猩行为的深入观察与共情式解读紧密结合。她坚信每一只黑猩猩都拥有独特的个性和丰富的情感, 并且在开展研究的过程中拒绝以编号区分黑猩猩, 坚持为每一个个体赋予名字(Pappas, 2010; 曾甘霖, 2018)。然而, 珍·古道尔的做法曾令一些传统学者深感不满。他们认为科研人员在动物行为研究中不应有情感的带入, 否则便违背了专业的客观性原则(Goodall, 1998)。但这些质疑与批评从未阻挡珍·古道尔的脚步, 她始终坚持对研究对象的贴近与共情, 她的工作至今仍在动物行为学与人类学领域闪耀着不灭的思想光芒。

2 守望雨林生境, 构筑庇护乐土; 扶植生计长青, 携手联合保护

1977年, 珍·古道尔创立了珍·古道尔研究会, 其创立初衷是为了支持在坦桑尼亚贡贝地区开展黑猩猩的长期观测研究。9年后, 珍·古道尔在一次乘机参加学术会议的途中, 当飞机飞越贡贝上空时, 她俯视这片熟悉的土地, 发现虽然研究区内林木蓊郁, 但周围地带已是满目疮痍, 植被稀疏, 树木几乎被砍伐一空, 研究区俨然成为被人类活动包围的生态孤岛。这一景象令她深刻意识到, 人类活动已对贡贝雨林生态系统造成了严重破坏。在此形势下, 对黑猩猩进行孤立保护的努力是徒劳的, 因为黑猩猩及其他野生生物的命运与其栖息地的健康休戚与共。因此, 保护这些生物赖以生存的栖息地, 才是维护该地区生物多样性的根本所在(Goodall, 1996)。在学术会议上, 会议内容更令她深受震撼。尽管她此前闻听过医学实验室中黑猩猩所面临的非人处境, 但其严重程度仍远超她的想象(Goodall, 1998)。那些被披露的细节, 远比零星的听闻更为触目惊心, 仿佛无声的呐喊, 在她心中激起巨大回响。珍·古道尔的人生轨迹从此发生了巨大的变化, 她从一名纯粹的学者转变成环保领域的先锋人物, 将此后毕生精力投入于守护和捍卫我们共同的地球家园。

珍·古道尔不仅积极呼吁公众采取切实行动改善动物福利, 更致力于推动制度层面的深层变革。在她的持续努力与倡导下, 美国国立卫生研究院(National Institutes of Health, NIH)最终作出了终止使用黑猩猩进行医学研究的历史性决定(Cohen, 2007)。她还始终关注更广泛的实验动物伦理问题, 呼吁加强对非灵长类实验动物的规范管理, 最大限度地减少对它们的刺激与伤害, 切实保障每一只实验动物的生命尊严(Goodall, 2009)。此外, 她还孜孜不倦地推动黑猩猩栖息地的生态环境保护。她奔走于世界各地, 积极倡导保护野生动物与生态系统。在庄重的联合国讲坛上, 她曾手持一张被切割得支离破碎的黑猩猩栖息地地图, 以她那标志性温和而坚定的语调, 向全世界阐明保护自然的刻不容缓。

尽管热带雨林才是黑猩猩真正的家园, 然而, 当局部雨林遭受严重破坏, 导致黑猩猩无法回归自然时, 庇护所可为其提供近自然的栖息环境, 使其能够最大限度地展现自然天性和在安全丰容的环境中生活(Goodall, 1996)。珍·古道尔与众多保护生物学家通力协作, 以非洲大陆为中心建立了一系列黑猩猩庇护所, 其中包括建于刚果共和国的钦潘加黑猩猩康复中心(Tchimpounga Chimpanzee Rehabilitation Center, 为非洲收容黑猩猩个体数量最多的庇护所)、建于南非共和国的黑猩猩伊甸园

(Chimp Eden, 是南非共和国的第一个也是唯一一个黑猩猩庇护所)、建于肯尼亚的奥尔佩杰塔黑猩猩救助中心(Ol Pejeta Chimpanzee Sanctuary)和甜水黑猩猩救助中心(Sweetwaters Chimpanzee Sanctuary)、建于乌干达的恩甘巴岛黑猩猩救助中心(Ngamba Island Chimpanzee Sanctuary)、建于塞拉利昂的塔库加马黑猩猩救助中心(Tacugama Chimpanzee Sanctuary), 以及建于美国路易斯安那州的黑猩猩天堂(Chimp Haven, 为全球收容黑猩猩个体数量最多的庇护所)等。这些救助中心收容的黑猩猩多是从非法野生动物贸易、丛林肉贸易及动物娱乐表演中解救出来的, 其中不少在幼年时便遭非法贩运。它们在失去母亲庇护的同时, 也错失了在成长过程中学习生存技能的机会。为此, 工作人员除了给它们提供安全与舒适的生活环境以外, 还通过积极开展针对性互动的方式, 帮助它们逐步恢复和强化攀爬、觅食、筑巢等自然行为能力及关键生存技能, 同时促进其社会性发展, 学会恰当的交流方式, 建立稳定的社会纽带, 并作出符合群体规范的行为决策。当然, 最终的目的是促进黑猩猩在自然栖息地中实现长期繁衍与良性发展, 而非仅是勉强生存(thrive not just survive)。

然而, 无休止的森林索取与破坏、猖獗的盗猎活动, 以及日益泛滥的丛林肉交易, 正对以黑猩猩为代表的野生动物构成步步紧逼的生存威胁。在一片指责声中, 国际舆论往往将这些生态危机归咎于依靠森林为生的周边社区, 认为他们的传统生计模式是导致生态失衡与生物多样性丧失的主因(Pappas, 2010)。珍·古道尔却不这样认为。她目睹了一幅令人痛心的图景: 在贡贝研究站周边, 深陷贫困的居民为求生存, 不得不通过砍伐树木与捕猎包括黑猩猩在内的野生动物来获取基本生活资源, 而迫于生计的行为导致了黑猩猩栖息地的丧失与种群数量的锐减, 构成了一个严峻的恶性循环。珍·古道尔深刻地意识到, 要想有效地保护黑猩猩与它们的野外家园, 必须着力解决周边社区普遍存在的贫困问题(Pappas, 2010; Litchholt, 2021[①])。这意味着必须从改善社区民生和提升教育入手, 并在建立信任的基础上改变其思想观念, 最终使其转变成保护事业的中坚力量。同时, 在保护工作中应充分融合社区民众在长期生活与实践中所积累的宝贵知识与经验, 并与其紧密携手形成保护合力[①]。事实上, 珍·古道尔倡导在贡贝地区开展的TACARE项目(坦噶尼喀流域造林与教育计划 Lake Tanganyika Catchment Reforestation and Education Project)正是其“以社区为主体, 通过改善民生来促进自然保护”思想的集中体现。如今, TACARE模式(以社区为中心的发展和保护)已从贡贝走向世界, 不仅成为坦桑尼亚上百个社区的实践范式, 其成功经验更辐射至布隆迪、乌干达、刚果(金)、几内亚、塞内加尔等国(Mavanza & Grossman, 2007)。珍·古道尔所秉持的“自然保护必须以人为本, 且要优先惠及原住民”这一理念已成为现代环保事业的基石, 并重构了现代自然保护理念的内涵(Johnson-Pynn & Johnson, 2005; Brett-Crowther, 2025)。

3 培育青衿之志, 点亮巾帼之光; 行走万里之疆, 播撒希望之种

珍·古道尔深刻地认识到, 青少年是生态保护事业的根基所在, 更是能为世界带来积极改变的希望与力量。怀着这样的信念, 她于1991年创立了“根与芽” (Roots & Shoots)全球性环境教育项目, 以“根”的坚韧扎实和“芽”的蓬勃向上来激励年轻一代关爱动物、保护环境、服务社区, 并在行动中积蓄力量, 最终成长为守护地球的参天大树(Johnson-Pynn & Johnson, 2005)。1994年, 我国第一个“根与芽”小组在北京京西学校成立。2000年我国正式成立了“根与芽”北京办公室, 并通过环境教育培训、提供小组活动基金、项目指导支持等方式在全国各地建立了超300个“根与芽”小组, 致力于改善环境、关爱动物和服务社区。如今, 由她创立的“根与芽”环保教育项目已在全国逾1,000所学校开展, 累计培训教师超过1万名, 覆盖25个省份, 为数百万名学生播撒了环保理念的种子, 有力推动了生态环境保护意识在青少年群体中的广泛传播(曾甘霖, 2018)。她曾在北京与青少年互动时感慨道: “我看见中国青年眼中闪动着的光芒, 那是改变世界的光芒。”

如果说珍·古道尔在黑猩猩身上看到了其与人

① Litchholt B (2021) Chimpanzees, Conservation, and Community: An Analysis of the Jane Goodall Institute's Triangle Approach. Master's Thesis, Johns Hopkins University, Baltimore.

类相似的情感表现, 那么在人们热衷于讨论男性和女性区别的时候, 她看到的却是两性无论在情感、智慧还是潜能等方面的相似之处要远大于外表的差异性。在曾由男性主导的科学领域, 珍·古道尔以非凡的勇气与智慧激励着无数女性追随她的脚步, 在科学研究中展现才华、大显身手, 成为她们永远的精神灯塔(Pappas, 2010; Baumans et al., 2024; Brett-Crowther, 2025)。2022年7月, 全球最大的玩具制造企业美泰公司(Mattel, Inc.)推出了一款以珍·古道尔为原型的"励志女性"芭比娃娃, 以致敬她在激励女性方面所展现的非凡精神与影响力。

珍·古道尔是一位永动的行者。她长年奔走于世界各地, 传播尊重自然的理念和推动环境保护的共识, 并为这个世界点燃希望。即使在晚年, 她仍旧保持着高强度的工作节奏, 每年大概有300天在全球各地宣讲环境保护的重要性, 播种希望, 点亮梦想。2024年11月末, 珍·古道尔第十七次来到中国, 也是她最后一次深情凝望这片她深爱的土地。在短短的5天时间里, 她参加了包括"根与芽" 30周年庆典、"山海有灵" 2024中国野生生物影像年赛颁奖典礼、珍·古道尔2024希望之旅慈善晚宴等在内的6场大型活动, 并接受了多家媒体采访。即使在生命的最后时刻, 珍·古道尔仍在巡回讲座的路上。

珍·古道尔毕生的事业植根于对一切生命的深切尊重与对未来的坚定希望。面对气候变化、栖息地丧失、物种灭绝等严峻挑战, 她始终心怀希望并不断提醒我们, 即使是微小的行动, 只要持续下去就能如涟漪般扩散并催生真正的变革。在她的《希望之书》(*The Book of Hope*)里, 她一直强调用"希望"去化解"无力感", 告诉人们"莫在无助中裹足不前。行动将创造希望, 并引领我们走向光明的未来。" (Goodall et al., 2023)。她的播客"希望之声"(Hopecast)则如一座声音的桥梁, 让希望的暖流抵达全球数百万听众的心田(Murphy, 2025)。当有人在高声哀叹世界末日就要来临的时候, 她却执着地播撒希望的种子: 森林必将重焕生机, 物种终将得到拯救, 而尊重自然、锐意进取的年轻一代定能肩负起守护地球家园的重任。

4 结语

珍·古道尔走了, 但她播下的希望星火正化作燎原的光芒, 她开创的道路也正由后人接续, 并向更远的未来无限延伸。遍布全球25个国家的珍·古道尔研究会将继续秉持她的理念, 在改善社区民生福祉的同时推进对生态环境和生物多样性的保护。她挚爱的"根与芽"项目已成为全球最具影响力的青少年环境教育项目之一, 并将继续培养富有使命感、责任感和自觉生态观的年轻一代, 促其成长为未来保护事业的中流砥柱。如今, 她的身影虽已渐行渐远, 但她播撒的希望已化作我们前行路上永恒陪伴的星光, 让我们在孤寂时获得力量, 在迷惘时照亮前路。

ORCID

李伟 https://orcid.org/0000-0001-7753-9408

参考文献

Baumans V, Dontas IA, Van Loo PLP (2024) Celebrating women in science: Pioneering contributions to animal behaviour and welfare. Animals, 14, 1184.

Bekoff M, Margodt K (2024) Jane Goodall at 90: Celebrating an Astonishing Lifetime of Science, Advocacy, Humanitarianism, Hope, and Peace. Salt Water Media, Berlin.

Brett-Crowther M (2025) In Memoriam: Dame Jane Goodall, 1934–2025. Natural Built Social Environment Health, 1, 239–241.

Cohen J (2007) NIH to end chimp breeding for research. Science, 316, 1265.

Goodall J (1964) Tool-using and aimed throwing in a community of free-living chimpanzees. Nature, 201, 1264–1266.

Goodall J (1968) The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. Animal Behaviour Monographs, 1, 161-IN12.

Goodall J (1986) The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior. Harvard University Press, Cambridge.

Goodall J (1996) My Life with the Chimpanzees. Turtleback Books, St. Louis.

Goodall J (1998) Learning from the chimpanzees: A message humans can understand. Science, 282, 2184–2185.

Goodall J (2009) Encyclopedia of Animal Rights and Animal Welfare, 2nd edn. Greenwood Press, Connecticut.

Goodall J, Abrams D, Hudson G (2021) The Book of Hope: A Survival Guide for Trying Times. Celadon Books, New York.

Goodall J, Abrams D, Hudson G (translated by Zou YY) (2023) The Book of Hope: A Survival Guide for Trying Times. CITIC Press Group, Beijing. (in Chinese) [邹玥屿

(译) (2023) 希望之书: 珍·古道尔谈人类的生存、未来与行动. 中信出版集团, 北京.]

Johnson-Pynn JS, Johnson L (2005) The Jane Goodall Institute's Roots & Shoots program: Bettering the lives of East African youth and their ecology. Journal of Ethics in Leadership, 1, 17–31.

Mavanza M, Grossman AA (2007) Conservation and family planning in Tanzania: The TACARE experience. Population and Environment, 28, 267–273.

Murphy MK (2025) Emotion as motive: Aligning hope and action in Jane Goodall's climate rhetoric. Environmental Communication, 20, 340–353.

Pappas G (2010) The Integral Leadership of Dr. Jane Goodall: An Interpretive Biographical Case Study of Her Life. PhD dissertation, Fielding Graduate University, Santa Barbara.

Zeng GL (2018) Jane Goodall: The first person of wild chimpanzees study. Journal of Dialectics of Nature, 40(4), 134–142. (in Chinese with English abstract) [曾甘霖 (2018) 珍·古道尔: 野生黑猩猩研究第一人. 自然辩证法通讯, 40(4), 134–142.]

(责任编辑: 闫文杰)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (3): 26020, pages 1–5
doi: 10.17520/biods.2026020
cstr: 32101.14.biods.2026020

•中国灵长类研究历史与进展——纪念Jane Goodall专题•

“珍”精神与旧途径：珍·古道尔之于自然教育、科学普及之贡献

张劲硕[1*]，李想[2]

1. 中国科学院动物研究所国家动物博物馆，北京 100101; 2. 中国社会科学院考古研究所，北京 100101

张劲硕，李想 (2026) “珍”精神与旧途径：珍·古道尔之于自然教育、科学普及之贡献. 生物多样性，34，26020. doi: 10.17520/biods.2026020; cstr: 32101.14.biods.2026020.
Zhang JS, Li X (2026) “Jane” spirit and old ways: Contributions to education for nature and science popularization by Jane Goodall. Biodiversity Science, 34, 26020. doi: 10.17520/biods.2026020; cstr: 32101.14.biods.2026020.

“Jane” spirit and old ways: Contributions to education for nature and science popularization by Jane Goodall

Jinshuo Zhang[1*], Xiang Li[2]

1 *National Zoological Museum of China, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China*
2 *Institute of Archaeology, Chinese Academy of Social Sciences, Beijing 100101, China*

珍·古道尔博士于2025年10月1日与世长辞，她的去世不仅是动物学、灵长类研究领域的重大损失，更是自然保护、科学传播与自然教育界的重大损失。她在世界范围内的广泛影响力是以学术研究为基，但其更大的影响是基于她的自然教育与科学传播工作，恰恰是她面向广大社会公众的科普或自然教育事业成就了她巨大的影响力和名气。

珍·古道尔因为在环境保护和人道主义工作方面的杰出成就以及科学贡献，获得了不胜枚举的荣誉，例如：1995年被授予大英帝国司令勋章(Commander of the British Empire, CBE)，2004年被授予大英帝国爵级司令勋章(Dame Commander of the Order of the British Empire, DBE)，2002年被授予联合国和平使者(United Nations Messenger of Peace)等(Greene, 2019)。这些奖项的获奖理由并不是她的科学贡献，而是社会活动、环保工作、自然教育等。

从1960年珍·古道尔在坦桑尼亚贡贝溪国家公园(Gombe Stream National Park)开始从事野外研究，到2025年10月她在美国加利福尼亚州演讲的路上逝世，其长达65年的工作时间中，1977年是一个非常重要的时间节点，彼时她成立了珍·古道尔研究会(Jane Goodall Institute，也译作“珍·古道尔研究所”)，标志着她的工作重点由科学研究转向自然保护、自然教育与科学传播。1991年，古道尔创立自然教育项目“根与芽” (Roots & Shoots)，旨在让青少年以及社区成人参与到环保行动中来，为年轻人提供交流和展示自己的舞台(Greene, 2019; Goodall et al., 2023)；1993年，“根与芽”项目传到美国，标志着她在全球自然教育和科学传播方面的贡献和影响日益突出，该项目具有品牌性、独特性和不可替代性。根据珍·古道尔研究会的官方网站，“根与芽”项目涉及100多个国家1万余个“根与芽”小组，2024年积极参加“根与芽”项目的全球青少年达到174.5万人，活动积极开展的国家达到75个，有记录的活动时间超过42万小时(https://rootsandshoots.global/；访问时间: 2025年12月26日)。

收稿日期 Received: 2026-01-19；接受日期 Accepted: 2026-03-31
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhangjs@ioz.ac.cn

本文重点探讨珍·古道尔之于自然教育、科学传播方面的主要贡献。

1 古道尔自幼酷爱动物、热爱自然，深受科普之恩泽

珍·古道尔的成功与她幼年、青少年时期的成长，特别是父母的教育和影响有直接关系。古道尔的父亲Mortimer Herbert Morris-Goodall (1907–2001)曾是一位电话测试工程师，后成为一名赛车手、军人、商人；母亲Margaret Myfanwe Joseph (笔名为“万妮”，也常被古道尔称为“万妮” Vanne Morris-Goodall，1906–2000)是一位作家、小说家(Goodall, 2000; Greene, 2019)。她的性格、品格、人格深受家庭教育的影响。

古道尔2岁的时候，伦敦动物园展示黑猩猩(*Pan troglodytes*) “朱比莉” (Jubilee)，父亲随即送她一只巨大的黑猩猩毛绒玩具，也取名为朱比莉；古道尔在后来的诸多回忆中都提及这只毛绒黑猩猩陪伴了她整个童年，这使她与黑猩猩结下了不解之缘，而朱比莉也促使她从小喜爱活生生的小动物(张锋, 1999; Goodall, 2000; Greene, 2019)。古道尔在演讲中也多次提及她小时候钻进鸡窝而未被父母发现、她抱着爱犬在狗窝中熟睡、她把几条蚯蚓放进被窝等与动物接触的趣事，可见古道尔之于动物的酷爱!

珍·古道尔的“田园”生活，使她有更多的机会接触大自然，特别是各类野生动物，她会通过文字与绘画记录她看到的自然万物。古道尔还与小伙伴采集各种植物的叶片、花朵、岩石，以及贝壳、甲虫外壳、鸟类羽毛等自然遗留物，形成自己的标本陈列室，甚至还售票，所得收入捐给一家机构，用来救助马匹(Greene, 2019)。

珍·古道尔的母亲是一位作家，家中拥有诸多藏书，使古道尔有机会进行大量深度阅读，包括很多与动物、自然有关的书籍，例如著名的《怪医杜立德》(*The Story of Doctor Doolittle*)、《柳林风声》(*The Wind in the Willows*)、《野性的呼唤》(*The Call of the Wild*)，以及《人猿泰山》(*Tarzan of the Apes*)等。这些儿童文学作品也是深受国内外少年儿童喜爱的经典读物，在我国均有数十种译本。此外，古道尔非常喜爱诗歌，她阅读了英国诗人莎士比亚(William Shakespeare，1564–1616)、弥尔顿(John Milton, 1608–1674)、济慈(John Keats, 1795–1821)、勃朗宁(Robert Browning，1812–1889)、布鲁克(Rupert Brooke，1887–1915)、欧文(Wilfred Owen, 1893–1918)等人的作品，并为此经常去旧书店淘书(Greene，2019)。古道尔良好的人文素养、行云流水的文笔与她青少年时期的海量阅读有最直接的关联。古道尔尤其喜欢博物学著作、科学读物或科普书籍，包括著名人类学家路易斯·利基(Louis S. B. Leakey, 1903.8.7–1972.10.1)撰写的有关古人类学的科普读物。这使古道尔在中学阶段就向往利基等古人类学家、考古学家的田野调查工作和野外生活(Goodall, 1963; 张锋, 1999; Greene, 2019)。

所以，笔者以为，珍·古道尔的成功是因为其走上了一条传统的“旧途径”，即，(1)青少年时期受到家人、科学家的强烈影响；(2)有充分的条件接触自然万物，包括访问动物园、植物园、博物馆，以及自己家的花园和野外环境；(3)完成了涉猎领域广泛、深度且海量的书籍阅读；(4)受母亲的熏陶，热爱动笔写东西，包括做自然观察笔记，这为日后古道尔从事科研记录、科普书籍撰写奠定了扎实的基础。时至今日，我们仍然强烈地主张，我国的青少年在学习过程中应该延续这些“旧途径”。

另一条“旧途径”是珍·古道尔有“贵人相助”。1957年，她受朋友的鼓励，有机会认识当时的学术巨擘路易斯·利基博士，并得到利基的信任和支持；随即，利基将古道尔派往坦桑尼亚北部坦噶尼喀(Tanganyika)的奥杜瓦伊峡谷(Olduvai Gorge，又译作奥杜威峡谷)——利基家族的野外研究基地，从事研究助理工作。1958年，利基又将古道尔送到伦敦动物学会(Zoological Society of London)著名灵长类学家、解剖学家欧斯曼·希尔(William Charles Osman Hill, 1901–1975)和约翰·纳皮尔(John Russell Napier，1917–1987)处，跟随他们学习灵长类的解剖学、形态学、行为学等。1960年7月14日，利基将古道尔派往贡贝溪野生生物保护区(1968年升级为贡贝溪国家公园)，开启了野外科学研究工作。

2 古道尔不是科学主义者，甚至不以“科学家”自居

国内外媒体在介绍、宣传或评价珍·古道尔

时，都给予她“动物学家”“灵长类学家”“人类学家”“行为生态学家”或“保护学家”等头衔。但不可否认的是，古道尔之于黑猩猩使用、制造工具的重大发现(Goodall, 1963, 1964)以及其他多种行为的首次记录(Goodall, 1963, 1968)，近距离、习惯化地观察和接近被研究对象(Goodall, 1980)以及观察动物行为时采用焦点取样法等研究方法(Goodall, 1986)，都具有开创性、开拓性、奠基性。但是，纵观古道尔的一生，似乎她投入科学研究的时间是有限的，甚至曾几何时，她的研究也遭受过各种质疑和非议；尤其是实验动物被大量使用，这使她刻意地远离甚至厌恶科学界(Goodall, 1980, 2017; Goodall et al., 2023)。

有许多所谓正统的动物学家、生物学家，例如英国皇家学会会士(相当于院士)，名校的教授、副教授，科研院所的研究人员，从古道尔“出道”以来就对其持怀疑或否定态度，争议的焦点主要集中在: (1)古道尔未受过专业训练，甚至没有读过大学；(2)古道尔给黑猩猩起名字，而不是为它们编号；(3)古道尔使用简单的描述性语言进行科研，而非数据和统计分析得出结论(例如1986年其出版的学术著作仍然以描述为主，缺乏数理统计)；(4)古道尔对动物有感情，并认为黑猩猩或其他动物也拥有人类相似的情感；(5)古道尔认为动物有个性；(6)古道尔认为动物有快乐、悲伤和恐惧等情绪；(7)古道尔可能不是最早观察到黑猩猩使用和制造工具的学者，至少同一时期日本科学家，例如西田利贞(Toshisada Nishida, 1941–2011)也观察到黑猩猩大量复杂的行为；(8)古道尔被质疑不是科学家，而是博物学家、人道主义者。在古道尔的各类自传、传记、演讲或报告中，以上问题均被人们反复提及过(Goodall, 1969, 1980, 1986, 2000, 2017; Goodall & Berman, 2021; Goodall et al., 2023)。尽管古道尔的诸多观点已经被今天的科学界接受，但在几十年前，她所遭受的非议对她产生了较大影响，导致她不得不警惕并远离科学界。

1998年11月，珍·古道尔第一次来中国访问，并造访中国科学院动物研究所(以下简称“动物所”)，负责接待的科学家是张树义研究员。而本文第一作者作为张树义老师的学生而有机会成为最早认识、最早接待古道尔博士的一批中国人。在那次接待中，古道尔讲了很多话，其中有一句印象最为深刻: “这是我第一次来中国的动物研究机构，也是最后一次。”古道尔的这一公开表态，让笔者第一次了解到她对科研机构大量使用实验动物，特别是智商比较高的黑猩猩、猕猴(*Macaca mulatta*)、食蟹猴(*Macaca fascicularis*)、家犬(*Canis familiaris*)、家猫(*Felis catus*)等持否定态度。作为科学家，特别是经常以实验动物为研究材料的生物学家，是很难理解古道尔这一态度的。古道尔在其多部著作、文章，以及对话或采访中均谈及她对使用实验动物或者利用动物行为的担忧和反对(Goodall, 1969, 2000, 2017; Goodall & Berman, 2021; Goodall et al., 2023)。

2024年11月，珍·古道尔最后一次来华访问，笔者作为北京“根与芽”(北京根与芽社区青少年服务中心)的理事，也最后一次接待了古道尔。席间，笔者问古道尔博士: “您更喜欢大家称呼您科学家，还是博物学家?”古道尔博士回答: “我是博物学家!”古道尔在《希望之书》中也明确表示自己是博物学家(中文译本翻译为“自然学家”)而非科学家(Goodall et al., 2023)。

2024年12月3日，高山书院校长文厨先生与珍·古道尔博士展开了一次对话，笔者亦在现场。古道尔明确表示: “我是自然主义者、人文主义者。”她认为: “对动物来说，人类是入侵者，侵占了它们的栖息地。我们应该学习与动物和谐共处，补偿它们。”古道尔十余次来华，笔者几乎每次都聆听了她的讲座，也与她数次私下交流，以上身份认同和观点被古道尔反复提及。

3 古道尔是一位多产的科普作家

珍·古道尔出版了大量以黑猩猩或其他野生动物为创作内容的书籍，据笔者不完全统计，古道尔出版的书籍至少有30部，中国有10余种20余个版本出版发行，在其他华人地区(如新加坡、马来西亚等)也有几乎相同体量的版本，特别是繁体字版得以出版。

珍·古道尔是一位幸运儿。她在贡贝溪开展研究的第二年即得到美国国家地理学会(National Geographic Society)的资助，该学会在1961年春派出记者采访利基和古道尔。1962年9月，美国国家地理学会将荷兰摄影师雨果·范·劳维克(Baron Hugo

van Lawick, 1937–2002)派到坦桑尼亚贡贝溪全程跟拍古道尔的野外工作和生活。随着各种图片、文字通过新闻报道、科普文章、影视纪录片等形式呈现在世人面前, 古道尔一夜成名。这些传统的“旧途径”使古道尔在那个历史时期获得广泛声誉, 并得到人力、物力、财力等多方面的资助与支持。

珍·古道尔的代表作、成名作是1963年其在美国《国家地理》(*National Geographic*)杂志发表的关于黑猩猩的科普文章, 尽管这之前, 雨果·范·劳维克的文章已使她家喻户晓。1971年, 古道尔最著名的一本书《在人类的阴影下》(*In the Shadow of Man*, 也译为《在人类的庇护下》)正式出版。早在1980年, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所刘后一(1924–1997)、张锋(1936–2021)二位先生即翻译出版了该书, 并取名为《黑猩猩在召唤》, 由科学出版社出版(Goodall, 1980)。前者使西方世界认识到古道尔及其研究工作, 也了解到黑猩猩这种人类的近亲; 后者则让中国读者了解到了黑猩猩的社会, 并为古道尔的事迹、精神所感动。笔者曾听闻许多国内科学家提到, 正是因阅读这本书, 受到古道尔之感召而投入科学事业, 可见其影响力之大。

目前, 在国内已翻译多部珍·古道尔的著作, 除《黑猩猩在召唤》(科学出版社, 1980)外, 主要还包括《和黑猩猩在一起》(科学出版社, 2000);《古多尔的精神之旅》(上海译文出版社, 2005), 再版为《希望的理由: 古道尔的精神之旅》(上海译文出版社, 2001, 2013);《点燃希望: 古道尔的精神之旅》(上海译文出版社, 2021);《希望的收获: 食品安全关乎我们的心灵》(陕西人民出版社, 2009);《希望: 拯救濒危动植物的故事》(上海科技教育出版社, 2011), 再版为《希望: 关爱和拯救身边的濒危野生动植物》(上海科技教育出版社, 2020);《大地的窗口》(北京大学出版社, 2017);《小穿山甲》(江苏凤凰少年儿童出版社, 2022);《希望之书》(中信出版集团, 2023);《桃雀与鹰》(江苏凤凰少年儿童出版社, 2024)等。

4 “珍”精神在于“希望”

20世纪90年代末期, 珍·古道尔着手书写黑猩猩之外的野生动物故事, 传播她的思想精神、哲学思考, 并“破圈”影响各类人群。实际上, 在笔者跟随古道尔在国内演讲的过程中, 也深有感触地发现, 她演讲的内容从早期全部介绍黑猩猩的行为或故事, 转变为先介绍黑猩猩故事再传播她的思想; 继而在其近年的报告中黑猩猩本身的故事愈加减少, “布道”其“希望”之思想则是古道尔的主要工作。

珍·古道尔重要的思想见诸书端, 并常以其“名言”的形式得以传播, 这也再次印证了笔者的观点: 古道尔是一位杰出的传播家、宣传家、演讲家。她始终认为, 我们需要了解、关心并采取行动, 去保护野生动物及其生态环境。她的名言之一便是: “唯有了解, 才会关心。唯有关心, 才会行动。唯有行动, 我们所有的生命才能得以拯救” (Only if we understand, will we care. Only if we care, will we help. Only if we help, shall all be saved)。

珍·古道尔强调个体的重要性, 每一个个体只要付出努力, 就会改变。所以她常说: “你的行动会发生改变, 而你必须决定你想要带来怎样的改变” (What you do makes a difference, and you have to decide what kind of difference you want to make)。“每一个个体都很重要。每一个个体都能发挥作用。每一个个体都能带来改变” (Every individual matters. Every individual has a role to play. Every individual makes a difference.)。

在当今这个世界面临疫情、战争、犯罪、种族歧视、恐怖主义等各种困境之时, 珍·古道尔仍然不断给予人们信心。她的乐观主义体现在她之于“希望”的呐喊, 她对这个地球、地球上的生命, 以及人类的智力、行动力都抱有无限的希望。所以, 她反复强调: “希望的所在是不可思议的人类智识、自然的韧性、青年的力量, 以及人类的不屈精神!” (Goodall et al., 2023)。

北京大学刘华杰教授曾指出美国国家科学院院士爱德华·威尔逊(Edward O. Wilson, 1929–2021)最重要的头衔是“博物学家”, “博物人生”始终贯穿他的学术生涯(刘华杰, 2022)。笔者认为, 珍·古道尔的“珍”(真)精神与旧途径, 与爱德华·威尔逊、乔治·夏勒(George B. Schaller, 1933–)等人的“博物学主线”异曲同工, 他们最终必将“殊途同归”。

5 古道尔的“旧途径”之于我国科普、自然教育之借鉴意义

正如前文所述, 珍·古道尔的“旧途径”是她坚

持几十年的学习和工作方法, 例如广泛而深度的人文阅读和科学阅读、在大自然中观察与实践、建立环保组织机构、撰写各类书籍或文章、在世界各地演讲或作报告……。今天, 随着人工智能时代的到来, 特别是近些年, 快餐文化、短视频的广泛流行, 纸媒式微、图书出版行业持续萎缩, 人们的深度阅读也愈发匮乏; 无论是成人还是青少年, 都与大自然、野生动植物渐行渐远, 甚至出现“自然缺失症”, 抑郁者明显增多; 自然保护机构或组织得不到足够的经费支持, 有的甚至彻底倒闭; 而科普工作者、自然教育者著书撰文数量似乎也明显减少; 即使有一些科普报告或讲课, 也多在线上举行, 演讲者坐在办公室或拿着手机完成讲解。

这些新途径、新方法显然与珍·古道尔或她的那个时代的路径截然不同, 尽管这些方法确实有便捷和高效之处。但科普, 特别是自然教育的本质就是让人们, 尤其是青少年在实践中学习科学知识和方法, 在大自然中增加各种AI所无法替代的体验。作为科普工作者, 我们希望年轻一代不仅拥有博学的知识, 更应该具备博爱的情怀。无论从事什么专业或工作, 他们都会博雅、博智、博达, 成长为身心健康的人。

斯人已逝, 我们纪念珍·古道尔博士的最好方式就是静下心来读一读她的著作, 将这份精神遗产继承下去。而她的“旧途径”更不应被摒弃, 反而正是我们今天应该回归与珍视的方法论。

参考文献

Goodall J (1963) My life among wild chimpanzees. National Geographic, 124, 273–308.

Goodall J (1964) Tool-using and aimed throwing in a community of free-living chimpanzees. Nature, 201, 1264–1266.

Goodall J (1968) The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. Animal Behaviour Monographs, 1, 161–311.

Goodall J (1969) My Friends, the Wild Chimpanzees. National Geographic Society, Washington, DC.

Goodall J (translated by Liu HY, Zhang F) (1980) In the Shadow of Man. Science Press, Beijing. (in Chinese) [刘后一, 张锋 (译) (1980) 黑猩猩在召唤. 科学出版社, 北京.]

Goodall J (1986) The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior. Harvard University Press, Cambridge.

Goodall J (translated by Qin W, Lu W) (2000) My Life with the Chimpanzees. Science Press, Beijing. (in Chinese) [秦薇, 卢伟 (译) (2000) 和黑猩猩在一起. 科学出版社, 北京.]

Goodall J (translated by Yang SZ) (2017) Through a Window. Peking University Press, Beijing. (in Chinese) [杨淑智 (译) (2017) 大地的窗口. 北京大学出版社, 北京.]

Goodall J, Berman P (translated by Qi AH) (2021) Reason for Hope: A Spiritual Journey. Shanghai Translation Publishing House, Shanghai. (in Chinese) [祁阿红 (译) (2021) 点燃希望: 古道尔的精神之旅. 上海译文出版社, 上海.]

Goodall J, Abrams D, Hudson G (translated by Zou YY) (2023) The Book of Hope: A Survival Guide for Trying Times. CITIC Press Group, Beijing. (in Chinese) [邹玥屿 (译) (2023) 希望之书: 珍·古道尔谈人类的生存、未来与行动. 中信出版集团, 北京.]

Greene M (translated by Li Y) (2019) Jane Goodall: A Biography. Foreign Language Teaching and Research Press, Beijing. (in Chinese and in English) [李艳 (译) (2019) 珍妮·古道尔传: 走进黑猩猩的隐秘王国(英汉对照). 外语教学与研究出版社, 北京.]

Liu HJ (2022) On Edward O. Wilson’s title naturalist. Biodiversity Science, 30, 22014. (in Chinese) [刘华杰 (2022) E. O. 威尔逊的“博物学家”头衔. 生物多样性, 30, 22014.]

Zhang F (1999) Three Girls for the Great Apes. Jiangsu Education Press, Nanjing. (in Chinese) [张锋 (1999) 三位猿姑娘. 江苏教育出版社, 南京.]

(责任编辑: 闫文杰)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (3): 25357, pages 1–15
doi: 10.17520/biods.2025357
cstr: 32101.14.biods.2025357

•研究报告•

广东南岭16个1 ha森林动态监测样地植物群落组成与结构

黄莉[1#], 刘志发[2#], 龚粤宁[2], 李步杭[1], 张健[1*]

1. 中山大学生命科学学院, 广州 510275; 2. 广东南岭国家级自然保护区, 广东乳源 512727

摘要: 南岭山地是中国中亚热带与南亚热带过渡的核心生态廊道, 热带与温带植物区系在此交汇, 是众多植物分布的南北界限。本研究基于广东南岭国家级自然保护区内建立的跨越整个保护区、覆盖代表性森林类型的16个1 ha森林动态监测样地, 分析了样地内胸径≥ 1 cm的木本植物的物种组成、区系特征、径级分布及物种空间分布格局。结果表明: 16个样地共记录木本植物独立个体75,141株(含分枝为100,923株), 隶属于78科220属582种, 其中热带成分共137属398种, 温带成分共80属174种, 分别占总属数的62%和36%, 占总种数的68%和30%, 其余3属10种为世界分布成分。物种数最高的样地达229种, 最低的样地仅87种。各样地乔木层重要值最高的物种均不相同, 较好地代表了南岭山地主要森林类型。所有样地整体径级结构均呈倒J型, 但各样地优势树种及同一树种在不同样地的径级结构存在差异。种–面积曲线显示, 16个样地物种数随面积的增长速率与饱和阈值存在显著差异; 平均而言, 当取样面积为400 m^2时, 所含物种数仅占总物种数的30%, 而达到90%物种覆盖需6,600 m^2。物种空间分布在不同植被类型和径级间存在较大差异, 且各样地不同优势种表现出不同的生境偏好, 同一物种在不同样地呈现不同的分布格局, 如木荷(*Schima superba*)、马尾松(*Pinus massoniana*)等。本研究揭示了南岭山地不同植被类型在物种组成、群落结构与空间分布格局等方面的差异, 为亚热带山地森林生物多样性长期监测体系的构建及国家公园的规划建设提供了科学依据。

关键词: 南岭山地; 亚热带森林; 常绿阔叶林; 群落结构; 物种多样性

黄莉, 刘志发, 龚粤宁, 李步杭, 张健 (2026) 广东南岭16个1 ha森林动态监测样地植物群落组成与结构. 生物多样性, 34, 25357. doi: 10.17520/biods.2025357; cstr: 32101.14.biods.2025357.
Huang L, Liu ZF, Gong YN, Li BH, Zhang J (2026) Plant community composition and structure of sixteen 1-ha forest dynamics monitoring plots of Nanling Mountains in Guangdong Province. Biodiversity Science, 34, 25357. doi: 10.17520/biods.2025357; cstr: 32101.14.biods.2025357.

Plant community composition and structure of sixteen 1-ha forest dynamics monitoring plots of Nanling Mountains in Guangdong Province

Li Huang[1#], Zhifa Liu[2#], Yuening Gong[2], Buhang Li[1], Jian Zhang[1*]

1 *School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China*
2 *Guangdong Nanling National Nature Reserve, Ruyuan, Guangdong 512727, China*

ABSTRACT

Aims: The Nanling Mountains serve as a key ecological corridor and transition zone between the mid- and south-subtropical regions of China. Both the tropical and temperate floras converge in this region, and therefore it is the northern or southern distributional boundaries for many plant species.

Methods: Based on 16 1-ha forest dynamics monitoring plots across the Guangdong Nanling National Nature Reserve, encompassing all major vegetation types throughout the region, we analyzed the species composition, floristic characteristics, size distribution, and spatial distribution of woody plants with ≥ 1 cm DBH (diameter at

收稿日期 Received: 2025-09-04; 接受日期 Accepted: 2026-03-07
基金项目: 南岭国家级自然保护区海拔梯度森林监测样地标准化建设项目和上海市教育委员会自然科学重大项目(2023ZKZD36) Supported by the Project of the Forest Monitoring Plots in Nanling National Nature Reserve and the Innovation Program of Shanghai Municipal Education Commission (2023ZKZD36)
共同第一作者 Co-first authors
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhangjian6@mail.sysu.edu.cn

breast height).
Results: A total of 75,141 individual trees and shrubs (100,923 stems, including branches) were recorded across the 16 plots, representing 582 species, 220 genera, and 78 families. Among these, 137 tropical genera (398 species; 62% of total genera, 68% of total species), 80 temperate genera (174 species; 36% of total genera, 30% of total species), and 3 cosmopolitan genera (10 species) were identified. The plot with the highest species richness contained 229 species, whereas the least diverse plot contained only 87 species. Dominant species in the tree layer varied among plots, effectively reflecting the primary forest types in the Nanling Mountains. Overall, all the plots exhibited stable inverse J-shaped size distributions for all the individuals together, but the dominant species in each plot and the same species among the plots varied considerably in size distribution. The results of species-area curves revealed substantial differences in species accumulation rates and saturation thresholds among the 16 plots. On average, sampling a 400 m^2 plot captured only 30% of the total species richness, whereas 90% species coverage was achieved at a plot size of 6,600 m^2. Spatial distribution patterns varied significantly across vegetation types and diameter classes. Dominant species exhibited distinct habitat preferences, and the same species (e.g., *Schima superba* and *Pinus massoniana*) displayed divergent spatial patterns across plots.
Conclusion: This study reveals substantial variation in plant species composition, community structure, and species' spatial distributions among distinct vegetation types in the Nanling Mountains. These findings provide a foundation for long-term biodiversity monitoring in subtropical montane forests and support the development of the national park system.
Key words: Nanling Mountains; subtropical forest; evergreen broad-leaved forest; community structure; species diversity

南岭山地(23°37′–27°14′ N, 109°43′–116°41′ E)作为我国中亚热带与南亚热带过渡的核心生态廊道, 其范围涵盖广西桂林、贵州东南、湖南南部、福建西南及广东北部, 北与江南丘陵相接, 东与武夷山脉南端相连, 南以粤北山区南缘为界, 西以桂江谷地和黔桂山地相隔(陈涛和张宏达, 1994; 周国逸等, 2018)。作为我国南方天然的生态保护屏障, 南岭山地主脊线既能拦截冬季南下的寒潮, 又能截留夏季北上的海洋性湿暖气团, 导致南岭南北两侧的降水和气温差异显著; 其山体走向多变、山地中脊不明显, 两侧岭谷相间排列, 形成了丰富的局部地形小气候, 塑造了独特的区域气候格局; 从水文角度看, 南岭是长江水系与珠江水系的分水岭; 从地质历史视角看, 南岭既是古热带生物区系的避难所, 又是近代东亚温带与亚热带生物的重要发源地之一。这些因素共同孕育了南岭山地丰富的物种与遗传多样性, 以及高度多样化的生态系统, 使其成为生物多样性特丰(megabiodiversity)产地(庞雄飞等, 2003), 被列为具有国际意义的中国陆地生物多样性关键地区之一(陈灵芝, 1993; 徐燕千, 1993)。

南岭山地植物区系在分区上被视为泛北方区与古热带区的交接地带, 热带与温带区系植物在此交汇过渡, 亦是大量植物分布的南北界限或分布中心(张宏达, 2003)。根据最新资料汇总(陈红锋和邓双文, 2024), 南岭山地共有原生维管植物241科1,474属6,221种(含种下分类群), 其中裸子植物8科27属43种, 被子植物198科1,334属5,491种。丰富的植物资源造就了南岭山地多样的植被类型(林英, 1965; 祁承经等, 1992)。其地带性植被以亚热带常绿阔叶林为主, 随海拔升高依次包括常绿针阔叶混交林、常绿针叶林、石灰岩山地植被及山顶矮林等。在低海拔地区, 受人为砍伐等干扰影响, 存在较大面积的次生林和人工林, 如马尾松(*Pinus massoniana*)林和杉木(*Cunninghamia lanceolata*)林。

广东南岭国家级自然保护区(112°30′–113°04′ E, 24°37′–24°57′ N)位于南岭山地中段, 是南岭山地生物多样性保护的关键枢纽, 亦为岭南国家公园候选地的核心区域。保护区南北宽约38 km, 东西长约43 km, 由数条山体组成, 是广东省面积最大的国家级自然保护区。尽管受人类干扰及冰雪灾害等影响, 南岭保护区仍保存着大面积的原生常绿阔叶林, 也是广东珍稀濒危针叶树种分布最集中的区域(徐燕千, 1993)。南岭保护区的植被研究工作包括《广东植被》(广东省植物研究所, 1976)、《广东森林》(广东森林编辑委员会, 1990)及《南岭国家级自然保护区植物区系与植被》(王发国等, 2013)等专著中对植被分类与物种组成的描述, 以及张金泉(1993)、苏志尧等(1995)、陈北光等(1997)在部分片区的调查, 但均基于临时样地。谢正生等(2003)和古炎坤等(2003)虽对整个南岭保护区开展了森林植被调查, 但仅对

其物种组成的短期更新动态进行了分析。沈勇等(2024)在八宝山片区设置的20 ha常绿阔叶林森林动态监测样地, 对群落组成与结构进行了详细描述, 共记录木本植物63科127属228种。然而, 南岭保护区地形复杂、生境异质性高, 其整体生物多样性格局是地形、海拔、土壤及历史干扰等多重因子协同作用的结果。现有研究多聚焦于特定片区或单一山体, 难以在区域尺度上揭示上述因子对植物多样性维持的共同影响。同时, 受限于南岭保护区地理跨度大、岭谷交错及交通不便等因素, 目前尚缺乏覆盖整个保护区、涵盖主要代表性森林植被类型的森林动态监测样地。

本研究参考全球森林生物多样性监测网络(Forest Global Earth Observatory Network, ForestGEO)和中国森林生物多样性监测网络(Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network, CForBio)的野外调查规范, 在南岭保护区内构建了16个1 ha的森林样地网络, 横跨乳阳、天井山、秤架和大东山4个片区, 覆盖从基带常绿阔叶林至山顶常绿阔叶矮林等代表性森林植被类型。本文通过分析该16个样地的植物群落物种组成、区系特征、径级分布及物种空间分布, 全面描述区域内主要森林植被的群落结构与空间变化特征, 探讨在不同气候条件、人类干扰强度及生境异质性等多重因素共同作用下, 木本植物群落物种多样性的维持机制, 进而为研究南岭山地植物分布、迁移与扩散、植被演替与恢复、南岭与周边地区植被区系间的联系, 以及推进国家公园建设提供关键基础资料。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于广东省北部南岭国家级自然保护区内, 覆盖乳阳片区、天井山片区、秤架片区和大东山片区(图1)。南岭保护区总面积为5.84万ha, 森林覆盖率达98%以上。该区属中亚热带季风气候区, 南北气流交汇频繁, 兼具海洋性与大陆性气候特征、季风气候及山地气候特点; 年平均气温为17.7℃, 年均最低气温11.3℃, 年均最高气温20.9℃, 极端最低气温–4.2℃, 极端最高气温34.4℃; 多年年均降水量达1,705 mm, 年际变化显著, 降水主要集中于3–10月; 年平均无霜期276天, 平均霜期89天(沈勇等, 2024)。地形以山地为主, 海拔1,000 m以上山峰有30余座, 地势呈北高南低、山地与河谷交替分布的格局。保护区最高峰石坑崆海拔1,902.3 m, 为广东省第一高峰; 最低点为龙溪口, 海拔202.1 m。土壤类型随海拔升高依次变化为红壤、山地黄红壤、山地黄壤和山地灌丛草甸土。南岭保护区植被类型包括常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、常绿针叶林、常绿针阔叶混交林、竹林、灌丛、草甸、沼泽及水生植被等(王发国等, 2013), 其中常绿阔叶林为其地带性植被类型。

1.2 植物群落调查

本研究于2022年在南岭保护区全域范围内选择代表性植被类型, 设置了16个1 ha (100 m × 100 m)的森林动态监测样地(图1; 表1)。其中, 样地NL06位于乳阳林场海拔861 m的近悬崖边缘区域, 面积为9,900 m^2 (90 m × 110 m)。依据ForestGEO的样地建设规范(Condit, 1998), 所有样地均以西南角为坐标原点, 将1 ha样地划分为25个20 m × 20 m的小样方。对样地内所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的木本植物进行挂牌、树种鉴定, 并测量胸径、位置、树高、分枝情况及生长状况等。同时记录样地的经纬度、海拔、坡向和坡度等环境参数。

1.3 数据分析

在区系组成上, 参照《中国种子植物区系地理》(吴征镒等, 2011)和《中国维管植物科属志》(李德铢等, 2018)的相关资料, 对16个1 ha样地内所有木

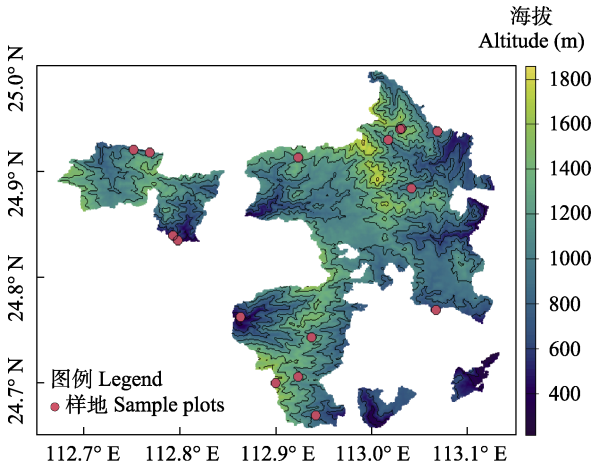


图1 广东省南岭研究区及其16个1 ha森林动态监测样地分布图

Fig. 1 The locations of the study area and 16 1-ha forest dynamics monitoring plots in the Nanling Mountains of Guangdong Province

表1　南岭16个1 ha亚热带森林动态监测样地特征

Table 1　The characteristics of 16 1-ha forest dynamics monitoring plots in subtropical forests in the Nanling Mountains

样地编号 Plot ID	海拔 Altitude (m)	物种数 No. of species (DBH ≥ 1 cm)	科数 No. of families	属数 No. of genera	总个体数 No. of individuals	植被类型 Vegetation type	乔木层优势种 Dominant species in tree layer
NL01	324	92	38	62	8,774	常绿针阔叶混交林 ECBF	马尾松 *Pinus massoniana* 鼠刺 *Itea chinensis* 油茶 *Camellia oleifera*
NL02	393	172	49	97	5,609	常绿阔叶林 EBLF	木荷 *Schima superba* 西南臀果木 *Prunus arborea* 硬壳桂 *Cryptocarya chingii*
NL03	447	185	56	113	9,538	常绿阔叶林 EBLF	硬壳桂 *Cryptocarya chingii* 鼠刺 *Itea chinensis* 檵木 *Loropetalum chinense*
NL04	600	229	54	110	6,409	常绿阔叶林 EBLF	蕈树 *Liquidambar chinensis* 双齿山茉莉 *Huodendron biaristatum* 米槠 *Castanopsis carlesii*
NL05	850	197	52	96	5,644	常绿落叶阔叶混交林 EDBF	南酸枣 *Choerospondias axillaris* 贵州木瓜红 *Rehderodendron kweichowense* 栲 *Castanopsis fargesii*
NL06	861	188	52	104	8,805	常绿阔叶林 EBLF	杉木 *Cunninghamia lanceolata* 红楠 *Machilus thunbergii* 枫香树 *Liquidambar formosana*
NL07	879	170	48	85	4,117	常绿阔叶林 EBLF	赤杨叶 *Alniphyllum fortunei* 小叶青冈 *Quercus myrsinaefolia* 刺毛杜鹃 *Rhododendron championiae*
NL08	916	168	45	80	7,418	常绿落叶阔叶混交林 EDBF	弯蒴杜鹃 *Rhododendron henryi* 水青冈 *Fagus longipetiolata* 枫香树 *Liquidambar formosana*
NL09	972	187	53	96	7,167	常绿阔叶林 EBLF	栲 *Castanopsis fargesii* 木莲 *Magnolia fordiana* 尖叶川杨桐 *Adinandra bockiana*
NL10	1,083	198	52	93	5,687	常绿阔叶林 EBLF	木莲 *Magnolia fordiana* 罗浮锥 *Castanopsis fabri* 枫香树 *Liquidambar formosana*
NL11	1,206	170	49	88	6,313	常绿阔叶林 EBLF	红楠 *Machilus thunbergii* 香港四照花 *Cornus hongkongensis* 罗浮锥 *Castanopsis fabri*
NL12	1,234	154	39	71	6,909	常绿针阔叶混交林 ECBF	米槠 *Castanopsis carlesii* 弯蒴杜鹃 *Rhododendron henryi* 长苞铁杉 *Nothotsuga longibracteata*
NL13	1,300	148	38	69	4,353	常绿落叶阔叶混交林 EDBF	黄丹木姜子 *Litsea elongata* 金毛柯 *Lithocarpus chrysocomus* 木荷 *Schima superba*
NL14	1,378	163	40	70	8,675	常绿阔叶林 EBLF	木荷 *Schima superba* 枫香树 *Liquidambar formosana* 银钟花 *Perkinsiodendron macgregorii*
NL15	1,393	124	37	58	2,710	常绿落叶阔叶混交林 EDBF	厚叶红淡比 *Cleyera pachyphylla* 黄丹木姜子 *Litsea elongata* 红楠 *Machilus thunbergii*
NL16	1,620	87	27	41	2,795	常绿阔叶矮林 EBDF	罗浮锥 *Castanopsis fabri* 假地枫皮 *Illicium jiadifengpi* 红楠 *Machilus thunbergii*

EBLF, Evergreen broad-leaved forest; EDBF, Evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest; ECBF, Evergreen coniferous and broad-leaved mixed forest; EBDF, Evergreen broad-leaved dwarf forest.

本植物进行分布区划分, 并对属的地理分布区类型进行分类, 统计各属与科的数量及其比例。

在群落组成上, 对每个1 ha样地内所有DBH ≥ 1 cm的木本植物物种组成进行统计分析, 计算各样地内各物种的重要值(宋永昌, 2016): 重要值 = (相对多度 + 相对频度 + 相对优势度)/3。其中, 相对多度 = 物种在样地内的个体数/样地总个体数; 相对频度 = 物种频度/样地全部物种的频度之和; 相对优势度 = 物种的胸高断面积/样地总胸高断面积。频度基于20 m × 20 m的小样方进行统计, 即物种出现的样方数占样地全部样方数的比例。考虑到DBH ≥ 1 cm的木本植物中包含了大量小灌木, 可能在重要值的计算中使其成为群落的优势种, 参考植被生态野外调查方法(宋永昌, 2016), 本研究将1 cm ≤ DBH < 5 cm的个体归为灌木层, DBH ≥ 5 cm的个体划分为乔木层, 分别计算两个林层的重要值。

为比较物种数随取样面积的变化规律, 将每个1 ha样地划分为100个相邻的10 m × 10 m小样方, 基于物种–样方矩阵, 通过随机累加算法计算不同面积梯度(每增加100 m^2)的物种累积数; 采用幂函数模型拟合种–面积曲线, 拟合方程为$S = a \times A^b$, 其中S为物种数, A为样地面积, a反映物种数与面积的相对变化趋势, b表示物种数随面积增加的变化速率(Palmer & White, 1994); 通过非线性最小二乘法估计站点特异性参数, 并采用bootstrap法计算95%置信区间, 最终绘制拟合曲线及其置信区间。

径级结构分析采用11个非等宽的径级区间: 小径级1–10 cm以2 cm为单位, 中径级10–30 cm以5 cm为单位, 30 cm以上为大径级。物种空间分布图基于各样地内个体的坐标绘制。本文所用统计分析基于样方内独立个体数。物种名标准化采用R包U.Taxonstand (Zhang & Qian, 2023)及其在线版本U.Taxonstand Online (Zhang J et al., 2025), 主要依据World Flora Online数据库(WFO, 2024)和*Flora of China* (Wu et al., 1994–2013)。植物系统发育树构建基于R包U.PhyloMaker (Jin & Qian, 2023), 并以Zanne等(2014)构建的系统发育树作为骨架。所有分析与制图均使用R 4.4.2软件完成(R Core Team, 2024)。

2 结果

2.1 区系组成

南岭保护区16个1 ha样地共记录DBH ≥ 1 cm的木本植物75,141株(含分枝共100,923株), 隶属于78科220属582种(附录1)。含20种以上的优势科共8科(附录2), 依次为樟科(50种)、壳斗科(45种)、冬青科(39种)、五列木科(32种)、蔷薇科(27种)、杜鹃花科(23种)、茜草科(22种)和豆科(21种)。含10种以上的属共10个, 以冬青属(*Ilex*, 39种)、柯属(*Lithocarpus*, 19种)和山矾属(*Symplocos*, 18种)为代表。各科的物种数在16个样地中存在较大差异(图2)。裸子植物物种在中高海拔地区更为常见, 以松科和柏科为例, 其峰值均出现在样地NL14。被子植物在全海拔梯度维持较高物种丰富度, 但呈现中低海拔优势: 樟科在样地NL04达最高值(30种), 壳斗科在样地NL10达最高值(23种)。对220个属进行分布区类型划分, 共分为13个类型(表2)。其中, 泛热带分布共42属, 约占总数的20%, 代表性属包括柯属、山矾属和榕属(*Ficus*); 热带亚洲分布共40属, 约占18%, 包括润楠属(*Machilus*)、新木姜子属(*Neolitsea*)和山茶属(*Camellia*)等; 北温带分布共26属, 约占12%, 包括杜鹃花属(*Rhododendron*)、栎属(*Quercus*)和荚蒾属(*Viburnum*)等; 东亚及北美间断分布共22属; 东亚分布共20属。总体来看, 热带成分共137属, 约占总属数的62%; 温带成分共80属, 约占36%。物种水平的统计亦表明(表2), 热带成分共398种, 约占总物种数的68%, 包括泛热带分布135种、东亚及热带美洲间断分布106种、热带亚洲分布81种; 温带成分共174种, 约占30%, 包括北温带分布78种、东亚及北美间断分布51种、东亚分布31种。

2.2 群落组成

在16个样地中, 物种数最高的样地NL04有229种, 其次为NL10 (198种)和NL05 (197种); 物种数最低的两个样地是位于最高海拔的NL16 (87种)和最低海拔的NL01 (92种) (表1)。群落总多度在样地间差异较大, 高海拔样地NL15和NL16分别仅有2,710和2,795棵植株, 而低海拔样地NL03则有9,538棵植株(表1)。从乔木层优势树种的组成来看, 不同样地间亦存在显著差异(表1): 16个样地乔木层重要值最高的物种各不相同, 较好地代表了南岭山地主

要的森林植被类型。例如, 在最低海拔324 m的样地NL01, 次生性较强, 其优势种为马尾松、鼠刺(*Itea chinensis*)和油茶(*Camellia oleifera*); 在海拔861 m的样地NL06, 其生境为石灰岩山地, 以杉木、红楠(*Machilus thunbergii*)和枫香树(*Liquidambar formosana*)最为优势; 在海拔1,234 m的样地NL12, 保存着较为原始的常绿针阔混交林, 主要以长苞铁杉(*Nothotsuga longibracteata*)、米槠(*Castanopsis carlesii*)和弯蒴杜鹃(*Rhododendron henryi*)为优势种; 海拔1,620 m的样地NL16则为以罗浮锥(*Castanopsis fabri*)、假地枫皮(*Illicium jiadifengpi*)和红楠占优势的常绿阔叶矮林。

进一步分析10个乔木层优势树种的分布格局, 不同树种的多度与重要值占比在各样地间亦差异显著(表3)。木荷(*Schima superba*)在所有样地均有出现, 最多达1,358株, 在样地NL14重要值达到峰值

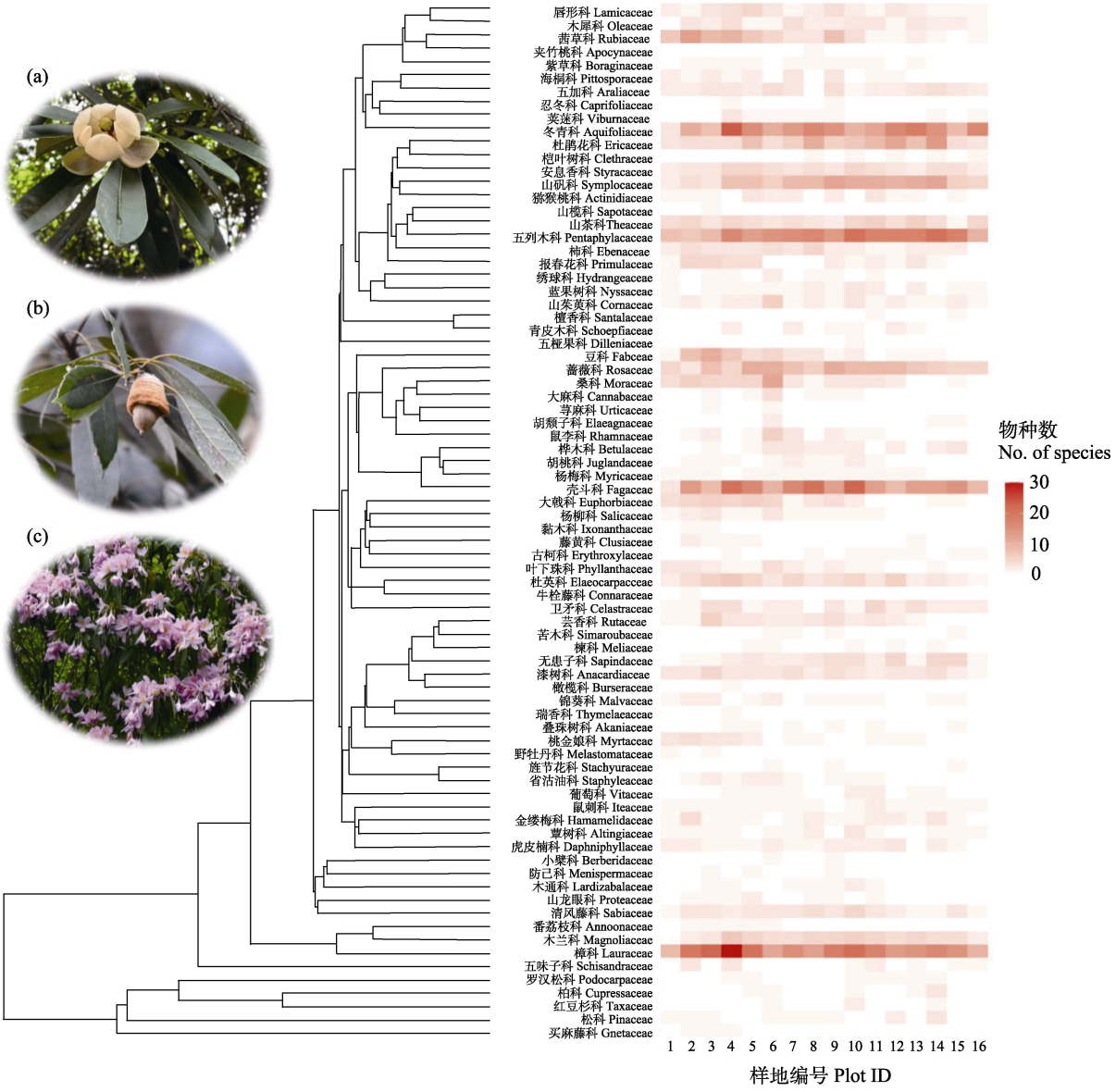


图2　582个物种所属的78个科在16个1 ha样地的系统发育分布与丰富度。图中展示了研究区内3个代表种的图片: (a)厚叶木莲(木兰科); (b)小叶青冈(壳斗科); (c)弯蒴杜鹃(杜鹃花科)。进化树末端标注了科名与拉丁名; 右侧色阶矩阵代表每个科在相应样地的物种丰富度。

Fig. 2　Phylogenetic placement and species richness of 78 families for 582 species in 16 1-ha plots. Photographs show three representative species in the study area: (a) *Manglietia pachyphylla* (Magnoliaceae); (b) *Quercus myrsinifolia* (Fagaceae); (c) *Rhododendron henryi* (Ericaceae). Family names in both Chinese and Latin are labeled at the tips of the phylogenetic tree. The color gradient matrix on the right indicates the species richness of each family within the corresponding plots.

表2　南岭16个1 ha样地种子植物属的分布类型

Table 2　Areal types for the genera of seed plants in 16 1-ha plots in the Nanling Mountains

代码 Code	分布类型 Areal type	属数 No. of genera (%)	物种数 No. of species (%)
1	世界分布 Cosmopolitan	3 (1.36)	10 (1.72)
2	泛热带分布 Pantropic	42 (19.09)	135 (23.20)
3	东亚及热带美洲间断分布 Tropical Asia and Tropical America disjunction	16 (7.27)	106 (18.21)
4	旧世界热带分布 Old World Tropic	14 (6.36)	30 (5.15)
5	热带亚洲至热带大洋洲分布 Tropical Asia to Tropical Australia	17 (7.73)	30 (5.15)
6	热带亚洲至热带非洲分布 Tropical Asia to Tropical Africa	8 (3.64)	16 (2.75)
7	热带亚洲分布 Tropical Asia	40 (18.18)	81 (13.92)
	热带成分小计(分布型2–7) Subtotal in tropical elements (Types 2–7)	137 (62.27)	398 (68.38)
8	北温带分布 North Temperate	26 (11.82)	78 (13.40)
9	东亚及北美间断分布 East Asia and North America disjunction	22 (10)	51 (8.76)
10	旧世界温带分布 Old World Temperate	3 (1.36)	5 (0.86)
11	温带亚洲分布 Temperate Asia	0 (0)	0 (0)
12	地中海、西亚至中亚分布 Mediterranean, West Asia to Center Asia	2 (0.91)	2 (0.34)
13	中亚分布 Central Asia	0 (0)	0 (0)
14	东亚分布 East Asia	20 (9.09)	31 (5.33)
15	中国特有分布 Endemic to China	7 (3.18)	7 (1.20)
	温带成分小计(分布型8–15) Subtotal in temperate elements (Types 8–15)	80 (36.36)	174 (29.90)
总计 Total		220 (100)	582 (100)

表3　南岭16个1 ha样地10个代表树种在各样地的个体数与重要值(%)

Table 3　The number of individuals and importance value (%) of 10 selected tree species in 16 1-ha plots in the Nanling Mountains

样地编号 Plot ID	木荷 *Schima superba*	红楠 *Machilus thunbergii*	罗浮锥 *Castanopsis fabri*	马尾松 *Pinus massoniana*	木莲 *Magnolia fordiana*	赤杨叶 *Alniphyllum fortunei*	米槠 *Castanopsis carlesii*	黄丹木姜子 *Litsea elongata*	枫香树 *Liquidambar formosana*	鼠刺 *Itea chinensis*
NL01	55 (1.71)	0 (0.00)	0 (0.00)	341 (34.10)	0 (0.00)	36 (3.11)	1 (0.00)	2 (0.15)	13 (1.68)	4,074 (19.23)
NL02	574 (17.04)	0 (0.00)	5 (0.12)	5 (0.68)	0 (0.00)	34 (2.55)	0 (0.00)	9 (0.18)	22 (1.81)	200 (2.00)
NL03	93 (3.99)	1 (0.00)	2 (0.00)	4 (0.28)	1 (0.00)	66 (6.31)	6 (0.09)	94 (0.57)	3 (0.61)	1,222 (7.47)
NL04	6 (0.23)	2 (0.14)	40 (1.59)	0 (0.00)	20 (1.11)	2 (0.08)	486 (7.45)	140 (1.62)	0 (0.00)	105 (0.74)
NL05	31 (0.86)	32 (0.64)	29 (0.88)	0 (0.00)	186 (4.32)	20 (1.32)	7 (0.31)	251 (2.26)	0 (0.00)	206 (0.33)
NL06	4 (0.11)	658 (14.03)	3 (0.17)	0 (0.00)	13 (0.31)	42 (1.67)	7 (0.17)	30 (0.32)	96 (5.69)	2 (0.00)
NL07	8 (0.17)	55 (1.95)	66 (2.19)	15 (3.45)	130 (3.04)	88 (4.83)	33 (2.17)	48 (0.57)	0 (0.00)	9 (0.15)
NL08	112 (3.39)	125 (2.01)	176 (3.45)	4 (0.12)	82 (1.27)	161 (4.12)	0 (0.00)	154 (1.38)	153 (5.03)	54 (0.12)
NL09	103 (1.03)	173 (2.34)	209 (2.97)	15 (3.12)	283 (4.72)	119 (2.97)	0 (0.00)	310 (3.22)	0 (0.00)	0 (0.00)
NL10	50 (1.10)	253 (3.32)	208 (4.94)	0 (0.00)	303 (11.81)	67 (3.85)	0 (0.00)	373 (2.25)	43 (4.12)	5 (0.00)
NL11	3 (0.20)	532 (14.19)	147 (7.05)	0 (0.00)	204 (4.27)	27 (1.37)	140 (4.70)	152 (2.48)	0 (0.00)	11 (0.06)
NL12	73 (2.13)	313 (5.52)	125 (4.18)	40 (3.15)	35 (0.85)	62 (3.29)	618 (21.03)	119 (1.08)	0 (0.00)	13 (0.08)
NL13	105 (6.26)	28 (2.03)	27 (0.91)	0 (0.00)	35 (0.60)	0 (0.00)	42 (1.83)	263 (7.11)	0 (0.00)	14 (0.27)
NL14	1,358 (36.23)	188 (2.06)	2 (0.00)	49 (3.53)	94 (1.38)	41 (1.11)	0 (0.00)	79 (0.35)	339 (7.54)	26 (0.08)
NL15	18 (2.94)	100 (4.76)	14 (1.91)	0 (0.00)	43 (3.26)	0 (0.00)	4 (0.12)	278 (6.05)	12 (2.49)	11 (0.00)
NL16	1 (0.11)	94 (9.73)	117 (14.74)	0 (0.00)	39 (2.92)	0 (0.00)	0 (0.00)	3 (0.26)	0 (0.00)	1 (0.00)

(36.23%), 最少仅有1株(样地NL16); 红楠、罗浮锥和木莲(*Magnolia fordiana*)等在中高海拔样地分布较多, 最高株数分别出现在样地NL06 (658株, 14.03%)、样地NL09 (209株, 2.97%)和样地NL10 (303株, 11.81%), 其中罗浮锥的最高重要值出现在样地NL16 (117株, 14.74%); 马尾松和鼠刺则主要

分布于低海拔区域, 在最低海拔324 m的样地NL01分别聚集了341株和4,074株, 重要值分别占该样地的34.10%和19.23%; 米槠常见于中高海拔, 在样地NL12有618株, 重要值为21.03%, 并与长苞铁杉(470株, 10.39%)形成混交群落。通过分析4个亚热带代表性科在各样地的重要值变化可知(附录3), 樟科重要值在中低海拔样地中较高, 壳斗科在中高海拔占主导地位, 山茶科在低海拔(样地NL01、NL02)和高海拔(NL14、NL16)的4个样地中存在明显优势, 木兰科则在中高海拔的常绿落叶阔叶混交林中具有显著优势。

2.3 种–面积曲线

物种数随取样面积的增加在16个样地中表现出显著不同的增长速率与饱和阈值(图3)。各样地在取样面积小于2,500 m^{2}时, 物种数随面积增加而急剧上升; 当面积超过2,500 m^{2}后, 物种数的增长速率逐渐减缓。其中, 样地NL04的物种数增长较快且饱和阈值较高, 而NL01和NL16的增长速率较慢且饱和阈值较低。由于干扰历史与生境条件的差异, 同一植被类型的样地在种–面积曲线上亦存在明显差异。例如, 同属常绿针阔叶混交林的NL01和NL12, 海拔相差910 m, 高海拔的原生植被样地NL12其物种增长速率与饱和阈值均显著高于低海拔的次生植被样地NL01。又如, 同为常绿落叶阔叶混交林的NL05与NL15, 次生林样地NL05的物种增长速率与饱和阈值远高于原生林样地NL15。对物种数与取样面积的定量分析表明(表4), 平均而言, 当取样面积

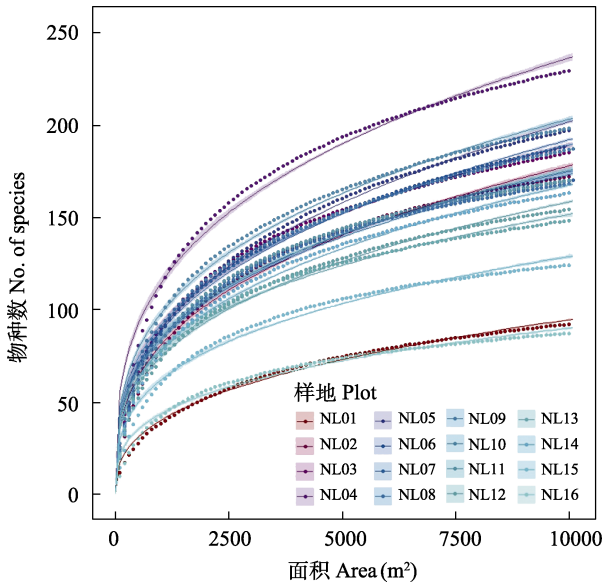


图3 南岭16个1 ha样地木本植物的种–面积曲线

Fig. 3 Species–area relationship of woody plants in 16 1-ha plots in the Nanling Mountains

表4 南岭16个样地物种累积百分比与取样面积(m^2)的关系

Table 4 Relationship between the cumulative species percentage and sampling plot size (m^2) in 16 1-ha plots in the Nanling Mountains

样地编号 Plot ID	物种数占比 Percentage of species richness							
	20%	30%	40%	50%	60%	70%	80%	90%
NL01	220	467	830	1,386	2,167	3,218	4,936	7,052
NL02	247	468	802	1,260	1,910	2,932	4,534	6,719
NL03	184	365	665	1,110	1,746	2,778	4,313	6,564
NL04	199	379	649	1,052	1,685	2,627	4,221	6,554
NL05	236	455	804	1,322	2,044	3,099	4,650	6,939
NL06	208	414	737	1,253	2,070	3,263	4,915	7,040
NL07	207	386	659	1,103	1,722	2,665	4,135	6,437
NL08	177	341	595	1,023	1,640	2,543	3,916	6,188
NL09	185	370	658	1,155	1,933	3,109	4,746	7,057
NL10	194	362	619	1,020	1,644	2,622	4,077	6,305
NL11	214	418	682	1,087	1,666	2,601	3,938	6,218
NL12	188	379	655	1,112	1,824	2,925	4,436	6,767
NL13	166	312	545	912	1,485	2,454	4,017	6,407
NL14	195	399	706	1,145	1,813	2,843	4,373	6,649
NL15	217	391	663	1,083	1,696	2,627	4,100	6,280
NL16	201	398	697	1,135	1,737	2,608	4,135	6,405
平均面积 Mean area (m^2)	202	394	685	1,135	1,799	2,807	4,340	6,599

为400 m²时, 所含物种数约占总物种数(即物种覆盖度)的30%; 当面积达到1,200 m^2时, 覆盖度约为50%; 当面积达到2,800 m^2时, 覆盖度约为70%; 当面积达到4,300 m^2时, 覆盖度约为80%; 当面积达到6,600 m^2时, 覆盖度约为90%。

2.4 径级结构

各样地的平均胸径最大为8.01 cm (NL15), 最小为4.37 cm (NL01)。所有样地的径级分布总体呈倒J型(图4)。其中, 胸径1–5 cm的个体有70,958株, 占总个体数的70.31%; 胸径5–10 cm的有17,695株, 占17.53%; 胸径10–20 cm的有8,793株, 占8.71%; 胸径≥ 20 cm的个体有3,477株, 占3.44%。

从样地径级结构来看, 低海拔样地中胸径1–3 cm与3–5 cm的个体数差异超过2,000株, 而在高海拔(> 1,300 m)样地中, 该差异大多不超过1,000株(NL14次生林样地除外)。从各样地乔木层代表种的径级结构来看(图5b, d; 图6b, d; 附录4b, d; 附录5b, d, f; 附录6b, d, f), 相同物种在不同样地表现出显著不同的径级结构。例如, 木荷在低海拔样地NL02中呈倒“J”型分布, 胸径1–5 cm个体有228株, 占该样地木荷总数的39.72%; 而在高海拔样地NL14中, 其径级结构呈左偏分布, 峰值出现在5–10 cm径级, 共398株, 占该样地木荷总数的29.31%。相同样地中不同优势种的径级结构亦存在明显差异。例如, 样地NL01中马尾松的径级结构呈右偏分布, 个体主要集中在胸径30 cm以上, 共162株, 占该样地马尾松总数的47.51%; 而鼠刺则呈“L”型分布, 个体多集中于胸径1–5 cm, 共3,376株, 占该样地鼠刺总

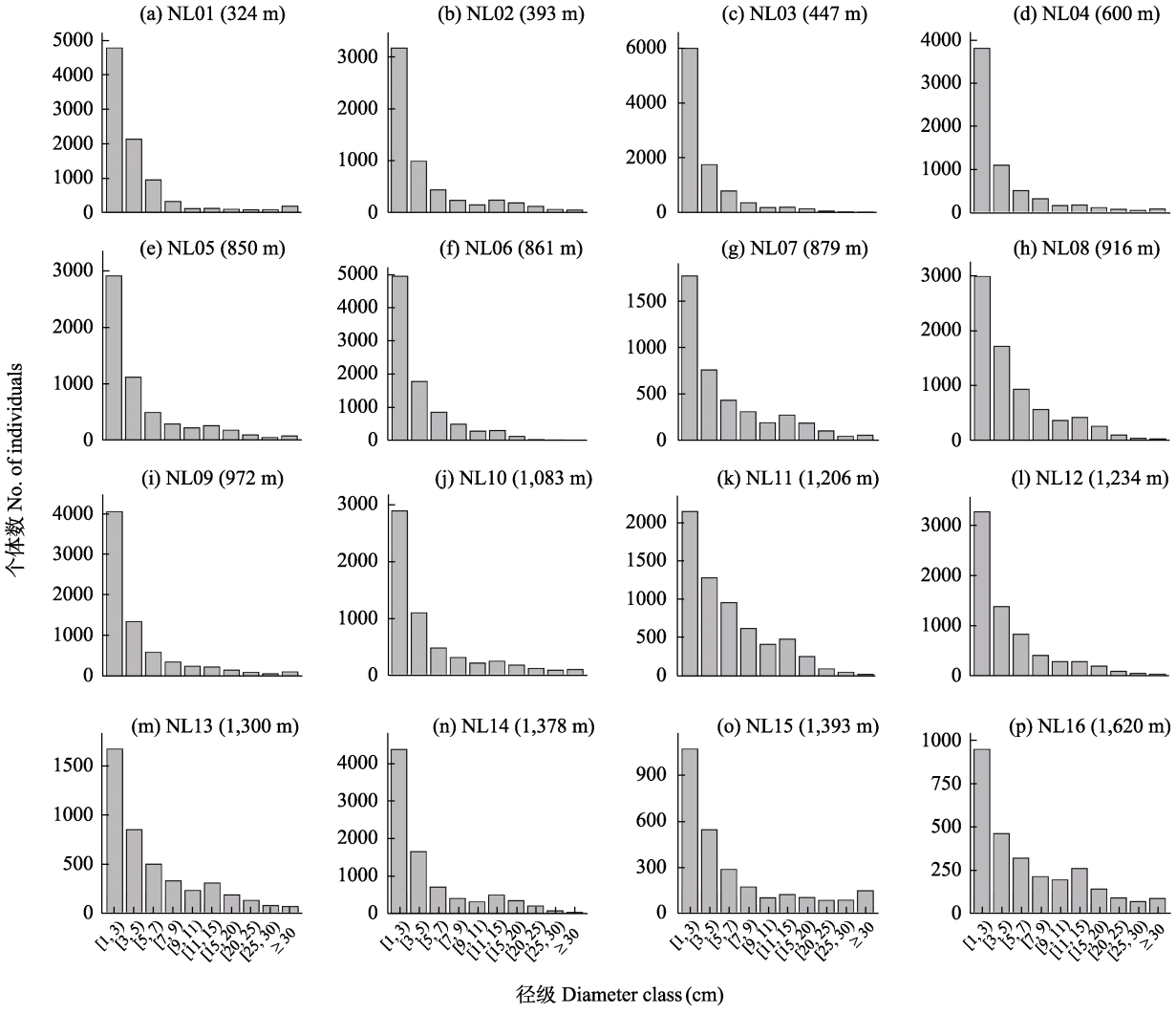


图4 南岭16个1 ha样地木本植物径级分布图

Fig. 4 Diameter-class distributions of woody plants in 16 1-ha plots in the Nanling Mountains

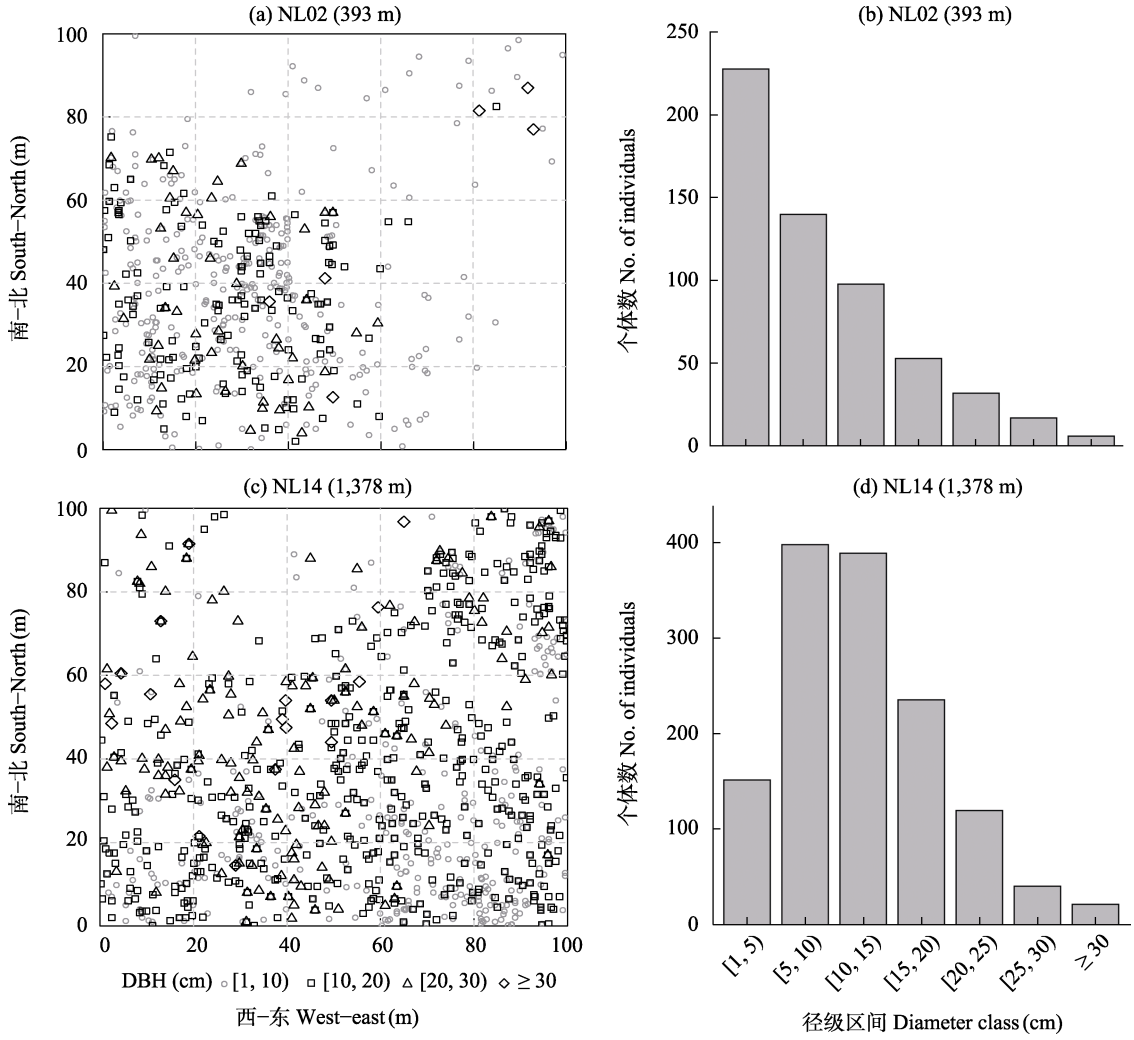


图5　木荷在样地NL02 (a–b)和NL14 (c–d)的空间分布与径级结构
Fig. 5　Spatial distribution and diameter-class structure of *Schima superba* in the two plots NL02 (a–b) and NL14 (c–d)

数的82.87%, 与胸径5–10 cm个体数量相差逾2,000株。样地NL11中红楠的径级结构呈左偏分布, 峰值出现在5–10 cm径级, 共189株, 占该样地红楠总数的35.53%; 而同一样地的木莲则呈倒J型分布, 胸径1–5 cm个体占优势, 共88株, 占该样地木莲总数的42.72%。长苞铁杉主要分布于高海拔样地NL12, 呈倒J型分布, 其中41.40%的个体(195株)集中于胸径1–5 cm的最小区间, 更大径级个体数量随径级增大而逐渐减少。

2.5　空间分布

16个样地的物种空间分布格局存在明显差异(附录7–9)。在常绿针阔叶混交林样地NL01中, 群落整体呈随机分布, 胸径1–10 cm个体在整个样地均有分布, 胸径20–30 cm个体在中部偏北方向呈轻微聚集。在沟谷常绿阔叶林样地NL04中, 物种分布受地形影响, 胸径10 cm以上的个体在样地东南与西南方向呈现轻微聚集。在山顶常绿阔叶矮林样地NL16中, 胸径30 cm以下的个体聚集于样地东北与西南区域, 而胸径30 cm以上的个体呈均匀分布。在石灰岩常绿阔叶林样地NL06中, 个体整体呈聚集分布, 其中胸径1–10 cm个体主要集中于样地东部, 胸径10–20 cm个体呈随机分布, 胸径20 cm以上个体主要分布于样地西部。

对于各样地优势物种的空间分布(图5a, c; 图6a, c; 附录4a, c; 附录5a, c, e; 附录6a, c, e), 同一物种表现出不同的生境偏好。木荷的大树与小树在样地NL02中分布区重叠, 均集中于样地西南区域; 而在高海拔样地NL14中, 胸径1–20 cm个体除西北区

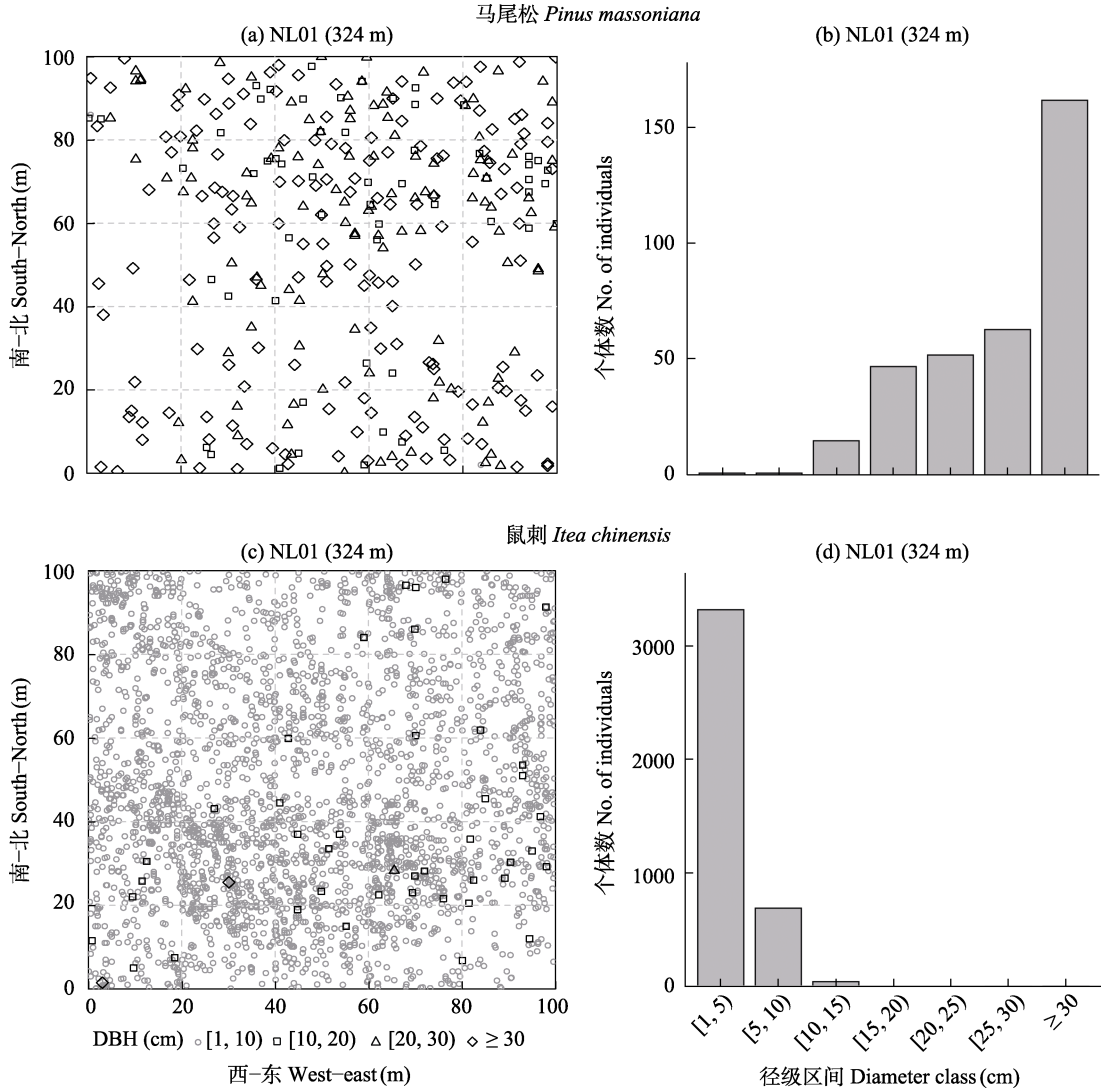


图6　马尾松(a–b)、鼠刺(c–d)在样地NL01的空间分布与径级结构
Fig. 6　Spatial distribution and diameter-class structure of *Pinus massoniana* (a–b) and *Itea chinensis* (c–d) in the plot NL01

域外广泛分布，胸径30 cm以上个体则分布于西南方向。不同类型的乔木树种对生境的偏好存在差异，例如在样地NL11中，红楠胸径20 cm以下个体主要分布于样地东南与西北，而胸径20 cm以上个体聚集于样地西部；木莲在样地NL11中，胸径1–10 cm个体主要分布于样地东部偏北，胸径10–20 cm个体倾向于随机分布，胸径20 cm以上个体主要分布于样地东北方向。米槠在样地NL04中表现为聚集于样地东部，其中胸径20–30 cm个体主要分布于东南方向。黄丹木姜子在样地NL13中，胸径1–20 cm个体分布于样地东南与西北，胸径20 cm以上个体主要出现在样地西部。此外，不同优势树种亦可表现出相似的生境偏好，如样地NL08中的赤杨叶与枫香树，其胸径20 cm以上个体均在样地西南方向聚集分布。除马尾松外，其余优势树种在小径级上均表现出一定程度的聚集分布，且随径级增加，聚集程度逐渐减弱。

3　讨论

通过对广东南岭国家级自然保护区16个1 ha森林动态监测样地的系统调查，共记录木本植物78科220属582种。其物种丰富度显著高于广东南岭山地已建立的两个常绿阔叶林大样地。沈勇等(2024)在南岭保护区建立的中亚热带常绿阔叶林20 ha样地(海拔850–1,050 m)记录木本植物228种，隶属于63科127属，与南岭16个1 ha样地共有87%的物种(199

种)。李步杭等(2020)在南岭山地南缘车八岭国家级自然保护区建立的中亚热带常绿阔叶林20 ha样地(海拔430–560 m)记录木本植物300种, 隶属于70科159属, 与南岭16个1 ha样地共有78%的物种(234种)。此外, 与较低纬度的广东南亚热带常绿阔叶林样地相比, 鼎湖山20 ha样地共记录木本植物55科117属207种(叶万辉等, 2008; 曹洪麟等, 2013), 黑石顶50 ha样地共记录木本植物75科171属292种(Li et al., 2021), 与南岭16个1 ha样地分别共有54% (112种)和69% (202种)的物种。南岭16个1 ha样地的高多样性及其与广东省4个常绿阔叶林大样地的高物种共有度表明, 相较于大样地研究通常仅选择单一植被类型不同, 在区域范围内依据主要植被类型设置的系列样地能更有效地代表环境梯度上的物种变化, 可为研究气候变化对物种分布与群落组成的影响及其长期动态提供重要研究平台, 在一定程度上弥补了大样地研究的不足。

从582种木本植物的区系组成来看, 在13个分布区类型中, 热带成分(137属398种)占比超过60%, 占主导地位; 温带成分(80属174种)占比超过30%。陈涛和张宏达(1994, 1996)对南岭山脉种子植物区系成分的分析表明, 在1,048个属中, 热带成分占52%, 温带成分占40%。尽管本研究仅包括胸径不小于1 cm的木本植物, 但结果仍较好地支持了南岭作为热带–温带区系过渡带的特征(陈涛和张宏达, 1996)。一些热带性较强的科和属以南岭为其分布北界, 鉴于物种的分布边界是研究其对气候变化响应的理想材料(Radomski, 2025), 南岭可作为研究此类物种在个体与种群水平上响应与适应机制的理想区域。此外, 需指出的是, 本文的区系成分分析仅聚焦于木本植物, 尚不能全面反映南岭整体植物区系特征。未来研究应考虑将草本植物多样性纳入固定监测样地的调查(宋永昌等, 2015), 并开展生物地理亲和性(biogeographic affinity)及其沿环境梯度变化的研究(Harrison & Grace, 2007; Zhang ZC et al., 2025), 以期从地质历史、物种演化与群落构建等多角度深入理解植物多样性的维持机制。

南岭16个1 ha样地的植被类型包括常绿阔叶林、常绿针阔叶混交林、常绿落叶阔叶混交林及常绿阔叶矮林。常绿阔叶林为主要植被类型, 既涵盖沟谷与石灰岩生境的原始林, 也包括不同干扰程度的次生林。这些生境条件与干扰程度的差异, 导致群落在物种组成、径级结构及优势种空间分布等方面存在显著差异。例如, 海拔324 m的样地群落建群种以马尾松、鼠刺等次生性较强树种为主, 且植株多度较高; 而海拔800–900 m的多个样地以杉木、红楠等为优势种, 表明其受干扰程度较高, 处于群落演替早期或中期阶段; 高海拔样地则形成以米槠、黄丹木姜子、长苞铁杉、罗浮锥等为优势种的原生性较强森林植被, 尽管海拔1,378 m的乳阳片区存在一定程度干扰。同一树种在不同样地的数量差异亦在一定程度上反映了样地间的生境分异。例如, 常绿阔叶林演替早期物种木荷虽在所有样地均有出现, 但其重要值最高出现在次生林样地NL14, 远高于其他常绿阔叶林原生林样地; 而罗浮锥、米槠等壳斗科树种整体在中高海拔占据主导地位, 马尾松、鼠刺及樟科树种则在中低海拔优势度较高。这些物种在分布范围与数量上的差异, 反映了环境过滤、扩散限制、种间与种内竞争等过程对植物群落构建的综合影响。

从各样地优势树种的径级结构与空间分布的比较可见, 乔木层优势种大多呈现一定程度的聚集格局, 且不同径级个体的分布并不完全重叠。树种聚集分布格局在森林生态系统中极为常见, Condit等(2000)基于热带雨林1,768个树种的分析已提供了物种聚集分布的强有力证据。同时, 同一物种在南岭16个样地间亦呈现不同的径级结构与分布格局。例如, 马尾松在海拔324 m样地中以大树为主, 胸径30 cm以上个体达162株, 而林下胸径1–10 cm个体仅3株; 而在海拔1,234 m与1,378 m样地中, 胸径30 cm以上大树分别仅有2株和5株, 胸径1–10 cm小树分别仅3株和0株。木荷在16个样地均有记录, 但其数量与空间分布存在较大差异: 在海拔393 m样地中, 大树与小树空间分布较为一致; 而在1,378 m样地中, 小树数量较少, 部分区域仅有大树分布。然而, 仅基于当前数据及初步分析尚难以全面揭示影响这些物种组成变化与分布格局的内在机制。未来研究需结合空间点格局分析与生境关联分析等方法(Shen et al., 2013), 整合生境异质性、物种生活史性状、垂直结构及长期定位监测等多维度数据, 深入揭示驱动种群结构与空间变异的生态与演化机制(Wiegand et al., 2025)。

种–面积关系结果表明, 16个1 ha样地的饱和阈值差异较大, 这与植被类型、生境条件及干扰历史等因素密切相关(Lyons & Willig, 2002; Drakare et al., 2006)。例如, 海拔600 m的样地NL04属沟谷常绿阔叶林原始林, 拥有最多的物种数(229种木本植物), 其种–面积曲线增长迅速且饱和阈值高, 物种丰富度与广东4个20 ha以上常绿阔叶林样地相近, 表明该样地较好代表了该区域保存较完整的地带性植被。相反, 物种数最少的两个样地NL01 (海拔324 m的常绿阔叶混交林)与NL16 (海拔1,620 m的常绿阔叶矮林)其种–面积曲线增长缓慢且阈值较低, 表明低海拔人类干扰或高海拔环境限制可能产生相似的宏生态学格局。此外, 在同一植被类型中, 不同样地的物种累积规律亦存在显著差异。同为常绿阔叶林的海拔861 m样地NL06主要受石灰岩生境限制, 其物种数明显低于相近海拔的其他常绿阔叶林样地。在常绿落叶阔叶混交林中, 次生林样地(NL05)的物种增长速率与饱和阈值远高于原生林(NL15), 表明样地NL05处于森林演替前期, 低海拔人为干扰在一定程度上为不同物种提供了多样生境, 形成短期高物种丰富度; 而样地NL15为演替后期的原生林, 主要受高海拔低温胁迫与资源限制, 群落内竞争排斥作用强烈, 导致物种数维持在较低但稳定的水平。这一结果提醒我们, 理解群落构建机制需建立生态学格局与过程之间的紧密联系, 不能仅凭格局推断生态过程(Vellend, 2016, 2020), 必须同时考虑群落演替阶段、干扰历史与环境条件等因素。此外, 通过对16个不同类型代表样地的比较可知, 覆盖样地80%以上物种平均需要4,300 m^2的取样面积, 而覆盖90%的物种则平均需要6,600 m^2, 显著高于常用的400 m^2或1,000 m^2取样面积。基于本研究结果, 并兼顾野外调查工作量, 建议在亚热带山地森林植物多样性研究中设置6,000 m^2以上(如1个80 m × 80 m或4个相邻的40 m × 40 m)的样地。

综上, 本文通过对广东南岭国家级自然保护区(国家公园候选地)建立的16个1 ha跨植被带固定监测样地的初步分析, 发现这些样地较好地代表了本区域从地带性常绿阔叶林到山顶矮林的主要原生与次生森林生态系统类型; 在区系组成上较好地体现了南岭地区热带与温带区系的过渡特征; 在群落组成上, 有效覆盖了本区域的优势树种及具有较高保护价值的树种(如广东松、长苞铁杉)。本文仅对木本植物群落的区系组成、径级结构与空间分布等进行了比较分析, 受限于当前可获得的数据, 尚未对影响这些格局的驱动机制进行深入探讨。未来研究需结合土壤养分、地形、干扰历史与种间关系等开展更全面深入的分析, 同时应开展长期物种动态监测, 采集微气候与近地面遥感等多源数据, 推进多生物类群的综合研究。该研究平台的建设为开展气候变化背景下物种迁移、不同物种对气候变化的响应与适应机制、森林群落结构与功能的时空变化等研究提供了基础数据, 亦为亚热带山地森林生物多样性保护与国家公园建设提供了重要支撑。

ORCID

刘志发 https://orcid.org/0009-0008-0717-4587
张健 https://orcid.org/0000-0003-0589-6267

参考文献

Cao HL, Wu LF, Wang ZG, Huang ZL, Li L, Wei SG, Lian JY, Ye WH (2013) Dinghushan Lower Subtropical Forest Dynamics Plot: Tree Species and Their Distribution Patterns. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [曹洪麟, 吴林芳, 王志高, 黄忠良, 李林, 魏识广, 练琚愉, 叶万辉 (2013) 鼎湖山南亚热带森林——树种及其分布格局. 中国林业出版社, 北京.]

Chen BG, Su ZY, Li ZK (1997) Structural characteristics of montane broadleaved evergreen forest on Mount Tianjingshan, Guangdong. Journal of South China Agricultural University, 18(3), 45–50. (in Chinese with English abstract) [陈北光, 苏志尧, 李镇魁 (1997) 广东天井山山地常绿阔叶林的结构特征. 华南农业大学学报, 18(3), 45–50.]

Chen HF, Deng SW (2024) Inventory of Vascular Plants Diversity of Nanling Mountains. Huazhong University of Science and Technology Press, Wuhan. (in Chinese) [陈红锋, 邓双文 (2024) 南岭山地维管植物多样性编目. 华中科技大学出版社, 武汉.]

Chen LZ (1993) Biodiversity in China: Current Status and Conservation Strategies. Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈灵芝 (1993) 中国的生物多样性——现状及其保护对策. 科学出版社, 北京.]

Chen T, Zhang HD (1994) Study on the floristic geography of Nanling. I. Composition and characteristics of flora. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2, 10–23. (in Chinese with English abstract) [陈涛, 张宏达 (1994) 南岭植物区系地理学研究. I. 植物区系的组成和特点. 热带亚热带植物学报, 2, 10–23.]

Chen T, Zhang HD (1996) Study on the floristic geography of Nanling. II. Analysis of seed plant flora. Sun Yat-sen

University Forum, 2, 102–109. (in Chinese with English abstract) [陈涛, 张宏达 (1996) 南岭植物区系地理学研究. Ⅱ. 种子植物区系分析. 中山大学学报论丛, 2, 102–109.]

Condit R (1998) Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots. Springer-Verlag, Berlin.

Condit R, Ashton PS, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell SP, Foster RB, Itoh A, LaFrankie JV, Lee HS, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. Science, 288, 1414–1418.

Drakare S, Lennon JJ, Hillebrand H (2006) The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species–area relationships. Ecology Letters, 9, 215–227.

Gu YK, Chen BG, Su ZY, Xie ZS, Ouyang XG, Chen S (2003) Study on dynamics of main forest types in Guangdong Nanling National Nature Reserve. In: Biodiversity Research of Guangdong Nanling National Nature Reserve (ed. Pang XF), pp. 286–304. Guangdong Science and Technology Press, Guangzhou. (in Chinese) [古炎坤, 陈北光, 苏志尧, 谢正生, 欧阳学工, 陈苏 (2003) 广东南岭国家级自然保护区主要森林类型动态的研究. 见: 广东南岭国家级自然保护区生物多样性研究(庞雄飞 主编), 286–304页. 广东科技出版社, 广州.]

Guangdong Forest Editorial Committee (1990) Guangdong Forest. Guangdong Science and Technology Press, Guangzhou & China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [广东森林编辑委员会 (1990) 广东森林. 广东科技出版社, 广州 & 中国林业出版社, 北京.]

Guangdong Institute of Botany (1976) Guangdong Vegetation. Science Press, Beijing. (in Chinese) [广东省植物研究所 (1976) 广东植被. 科学出版社, 北京.]

Harrison S, Grace JB (2007) Biogeographic affinity helps explain productivity–richness relationships at regional and local scales. The American Naturalist, 170, S5–S15.

Jin Y, Qian H (2023) U.PhyloMaker: An R package that can generate large phylogenetic trees for plants and animals. Plant Diversity, 45, 347–352.

Li BH, Wu ZH, Bin Y, Xiao RG, Song XJ, Shu ZF, Chu CJ (2020) Chebaling Mid-Subtropical Evergreen Broad-Leaved Forest Dynamics Plot: Species Composition and Community Structure. Guangdong Science and Technology Press, Guangzhou. (in Chinese) [李步杭, 吴智宏, 宾粤, 肖荣高, 宋相金, 束祖飞, 储诚进 (2020) 车八岭中亚热带常绿阔叶林监测样地——物种组成与群落结构. 广东科技出版社, 广州.]

Li DZ, Chen ZD, Wang H, Lu AM, Luo Y, Yu WB (2018) Flora of China: Families and Genera of Vascular Plants. Science Press, Beijing. (in Chinese) [李德铢, 陈之端, 王红, 路安民, 骆洋, 郁文彬 (2018) 中国维管植物科属志. 科学出版社, 北京.]

Li YZ, Jiang Y, Shipley B, Li BH, Luo WQ, Chen YF, Zhao KN, He D, Rodríguez-Hernández DI, Chu CJ (2021) The complexity of trait–environment performance landscapes in a local subtropical forest. New Phytologist, 229, 1388–1397.

Lin Y (1965) On the nature of vegetation in the Nanling Mountains and its position in China's vegetation regionalization. Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica, 3, 50–74. (in Chinese) [林英 (1965) 论南岭山地植被的性质及其在中国植被区划中的位置问题. 植物生态学与地植物学丛刊, 3, 50–74.]

Lyons SK, Willig MR (2002) Species richness, latitude, and scale-sensitivity. Ecology, 83, 47–58.

Palmer MW, White PS (1994) Scale dependence and the species–area relationship. The American Naturalist, 144, 717–740.

Pang XF, Zhuang XY, Tian MY, Pang H (2003) Nanling and Lingnan: Megabiodiversity hotspots. In: Research on Biodiversity of Guangdong Nanling National Nature Reserve (ed. Pang XF), pp. 28–64. Guangdong Science and Technology Press, Guangzhou. (in Chinese) [庞雄飞, 庄雪影, 田明义, 庞虹 (2003) 南岭和岭南——生物多样性特丰产地. 见: 广东南岭国家级自然保护区生物多样性研究(庞雄飞 主编), 28–64页. 广东科技出版社, 广州.]

Qi CJ, Xiao YT, Cao TR, Lin QZ (1992) Study on vegetation of Nanling Mountains. Journal of Central South University of Forestry and Technology, 12, 1–10. (in Chinese with English abstract) [祁承经, 萧育檀, 曹铁如, 林亲众 (1992) 南岭植被的研究. 中南林学院学报, 12, 1–10.]

R Core Team (2024) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Radomski T (2026) The ecology of geographic range limits. Biological Reviews, 101, 39–59.

Shen GC, He FL, Waagepetersen R, Sun IF, Hao ZQ, Chen ZS, Yu MJ (2013) Quantifying effects of habitat heterogeneity and other clustering processes on spatial distributions of tree species. Ecology, 94, 2436–2443.

Shen Y, Gong YN, Mei QM, Liu ZF, Wu LF, Zhang Q (2024) Subtropical Forests of Guangdong Nanling: Tree Species and Distribution Patterns. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [沈勇, 龚粤宁, 梅启明, 刘志发, 吴林芳, 张强 (2024) 广东南岭亚热带森林——树种及其分布格局. 中国林业出版社, 北京.]

Song YC (2016) Vegetation Ecology, 2nd edn. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [宋永昌 (2016) 植被生态学(第二版). 高等教育出版社, 北京.]

Song YC, Yan ER, Song K (2015) Synthetic comparison of eight dynamics plots in evergreen broadleaf forests, China. Biodiversity Science, 23, 139–148. (in Chinese with English abstract) [宋永昌, 阎恩荣, 宋坤 (2015) 中国常绿阔叶林八大动态监测样地植被的综合比较. 生物多样性, 23, 139–148.]

Su ZY, Chen BG, Gu YK (1995) Floristic composition and structural characteristics of forest communities in Babaoshan Nature Reserve, North Guangdong. Guihaia, 15, 124–130. (in Chinese with English abstract) [苏志尧, 陈北

光, 古炎坤 (1995) 粤北八宝山森林群落的组成和结构特征. 广西植物, 15, 124–130.]

Vellend M (2016) The Theory of Ecological Communities. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Vellend M (translated by Zhang J, Zhang ZC, Wang YZ, Liu XY, Song HJ, Gao ZW, Wang X, Zhang R) (2020) The Theory of Ecological Communities. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [张健, 张昭臣, 王宇卓, 刘翔宇, 宋厚娟, 高志文, 王昕, 张然 (译) (2020) 生态群落理论. 高等教育出版社, 北京.]

Wang FG, Chen ZM, Chen HF, Xing FW, Dong AQ (2013) Flora and Vegetation of Nanling National Nature Reserve. Huazhong University of Science and Technology Press, Wuhan. (in Chinese) [王发国, 陈振明, 陈红锋, 邢福武, 董安强 (2013) 南岭国家级自然保护区植物区系与植被. 华中科技大学出版社, 武汉.]

WFO (World Flora Online Consortium) (2024) World Flora Online. http://www.worldfloraonline.org. (accessed on 2024-06-14)

Wiegand T, Wang XG, Fischer SM, Kraft NJB, Bourg NA, Brockelman WY, Cao GH, Cao M, Chanthorn W, Chu CJ, Davies S, Ediriweera S, Gunatilleke CSV, Gunatilleke IAUN, Hao ZQ, Howe R, Jiang MX, Jin GZ, Kress WJ, Li BH, Lian JY, Lin LX, Liu F, Ma KP, McShea W, Mi XC, Myers JA, Nathalang A, Orwig DA, Shen GC, Su SH, Sun IF, Wang XH, Wolf A, Yan ER, Ye WH, Zhu Y, Huth A (2025) Latitudinal scaling of aggregation with abundance and coexistence in forests. Nature, 640, 967–973.

Wu ZY, Raven PH, Hong DY (1994–2013) Flora of China (Vols. 1–25). Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.

Wu ZY, Sun H, Zhou ZK, Li DZ, Peng H (2011) Floristic Geography of Seed Plants in China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒, 孙航, 周浙昆, 李德铢, 彭华 (2011) 中国种子植物区系地理. 科学出版社, 北京.]

Xie ZS, Gu YK, Chen BG, Su ZY (2003) Species diversity of the natural forest communities in Nanling National Nature Reserve, Guangdong. In: Biodiversity Research of Guangdong Nanling National Nature Reserve (ed. Pang XF), pp. 305–311. Guangdong Science and Technology Press, Guangzhou. (in Chinese) [谢正生, 古炎坤, 陈北光, 苏志尧 (2003) 广东南岭国家级自然保护区森林群落物种多样性分析. 见: 广东南岭国家级自然保护区生物多样性研究(庞雄飞 主编), 305–311页. 广东科技出版社, 广州.]

Xu YQ (1993) The significance of establishing Nanling National Nature Reserve. Ecological Science, 13, 14–20. (in Chinese with English abstract) [徐燕千 (1993) 建立南岭国家级自然保护区的重大意义. 生态科学, 13, 14–20.]

Ye WH, Cao HL, Huang ZL, Lian JY, Wang ZG, Li L, Wei SG, Wang ZM (2008) Effects of vertical stratification on community structure and functions in a subtropical, evergreen broad-leaved forest in the Dinghushan National Nature Reserve. Journal of Plant Ecology (Chinese Version), 32, 274–286. (in Chinese with English abstract) [叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 练琚愉, 王志高, 李林, 魏识广, 王章明 (2008) 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林20公顷样地群落特征研究. 植物生态学报, 32, 274–286.]

Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, FitzJohn RG, McGlinn DJ, O'Meara BC, Moles AT, Reich PB, Royer DL, Soltis DE, Stevens PF, Westoby M, Wright IJ, Aarssen L, Bertin RI, Calaminus A, Govaerts R, Hemmings F, Leishman MR, Oleksyn J, Soltis PS, Swenson NG, Warman L, Beaulieu JM (2014) Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. Nature, 506, 89–92.

Zhang HD (2003) Study on the seed plant flora of Nanling Mountains. In: Research on Biodiversity of Guangdong Nanling National Nature Reserve (ed. Pang XF), pp. 98–123. Guangdong Science and Technology Press, Guangzhou. (in Chinese) [张宏达 (2003) 南岭山地的种子植物区系研究. 见: 广东南岭国家级自然保护区生物多样性研究(庞雄飞主编), 98–123页. 广东科技出版社, 广州.]

Zhang J, Qian H (2023) U.Taxonstand: An R package for standardizing scientific names of plants and animals. Plant Diversity, 45, 1–5.

Zhang J, Qian H, Wang XY (2025) An online version and some updates of R package U.Taxonstand for standardizing scientific names in plant and animal species. Plant Diversity, 47, 166–168.

Zhang JQ (1993) Vegetation characteristics of Babao Mountain Nature Reserve in Ruyang, Guangdong. Ecological Science, 1, 39–124. (in Chinese with English abstract) [张金泉 (1993) 广东乳阳八宝山自然保护区的植被特点. 生态科学, 1, 39–124.]

Zhang ZC, Wang F, Wang XR, Sun MF, Zheng P, Zhao JC, Chen JH, Guan M, Liu PG, Shang XF, Lu YS, Yang QP, Song QN, Chen L, Zhong QY, Zhang J (2025) Biogeographic affinity partly shapes woody plant diversity along an elevational gradient in subtropical forests. Plant Diversity, 47, 784–792.

Zhou GY, Zhang HO, Zhou P (2018) Multidisciplinary comprehensive research value of Nanling Mountains. Tropical Geography, 38, 293–298. (in Chinese with English abstract) [周国逸, 张虹鸥, 周平 (2018) 南岭山地的多学科综合研究价值. 热带地理, 38, 293–298.]

(责任编委: 林露湘　责任编辑: 周玉荣)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025357

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (3): 25274, pages 1–12
doi: 10.17520/biods.2025274
cstr: 32101.14.biods.2025274

•研究报告•

中国鸟类纬度梯度种域格局及Rapoport法则的检验

李世娴, 冯刚*

内蒙古大学生态与环境学院, 蒙古高原生态学与资源利用教育部重点实验室, 内蒙古草地生态学重点实验室, 呼和浩特 010020

摘要: 物种分布范围随环境梯度的变化格局一直是宏生态学和生物地理学的重要议题之一。Rapoport法则最初是关于物种分布的纬度位置与纬度分布宽度关系的假说。此后, 该假说经过多位科学家的研究讨论得以发展。Stevens于1996年提出了一个Rapoport法则的广义定义, 即物种种域宽度会随着某个生物地理梯度(纬度、海拔、水体深度等)的升高而逐渐变宽。目前, 关于Rapoport法则在中国鸟类纬度梯度上种域宽度的适用性检验的相关研究还比较缺乏, 尤其在不同分类阶元和不同性状间的比较。本文基于中国鸟类的分布数据及性状数据, 应用4种常用方法, 在3个维度(不同分类阶元、不同体重、不同食性)上分别验证中国鸟类种域宽度的纬度格局是否支持Rapoport法则。结果表明: (1) Rapoport法则的适用性可能依赖于分类阶元, 即在不同分类阶元(科、属、种)下, 较高分类阶元的种域宽度变化更支持Rapoport法则(Stevens法、Pagel法和逐种法的$R^2 > 0.5$)。(2)在不同食性标准下, 植食性鸟类相较于其他食性鸟类, 种域宽度变化对Rapoport法则的支持程度最低(逐种法$R^2 = 0.24$), 这可能是由于其与植物物种分布存在较为密切的相关关系。(3)在不同体重标准下, 小体重鸟类相对最符合Rapoport法则预测的种域纬度格局(逐种法$R^2 = 0.42$), 这可能是由于其竞争能力较弱、具有较快的生长速度以及更能适应环境变化。本研究发现中国鸟类种域纬度格局对Rapoport法则有较强的适用性, 但不同维度的鸟类对Rapoport法则的适用性有所差别。与此同时, 本文对这些差异形成的原因进行了探讨, 有助于理解宏观尺度上生物分布格局的形成与维持机制。

关键词: 鸟类; 体重; 食性; Rapoport法则; 分类阶元

李世娴, 冯刚 (2026) 中国鸟类纬度梯度种域格局及Rapoport法则的检验. 生物多样性, 34, 25274. doi: 10.17520/biods.2025274; cstr: 32101.14.biods.2025274.
Li SX, Feng G (2026) Latitudinal patterns of species range size of birds in China: A test of Rapoport's rule. Biodiversity Science, 34, 25274. doi: 10.17520/biods.2025274; cstr: 32101.14.biods.2025274.

Latitudinal patterns of species range size of birds in China: A test of Rapoport's rule

Shixian Li, Gang Feng*

Ministry of Education Key Laboratory of Ecology and Resource Use of the Mongolian Plateau & Inner Mongolia Key Laboratory of Grassland Ecology, School of Ecology and Environment, Inner Mongolia University, Hohhot 010020, China

ABSTRACT

Aims: The variation of species distribution ranges along environmental gradients has long been an important topic in macroecology and biogeography. Rapoport's rule was initially proposed as a hypothesis concerning the relationship between the latitudinal position of species distributions and their latitudinal range size. In 1996, Stevens provided a broad definition of Rapoport's rule, stating that the geographic range size of species gradually increases with the rise of a biogeographic gradient (such as latitude, elevation, water depth, etc.). Currently, there is relatively limited research examining the applicability of Rapoport's rule to latitudinal range breadth of Chinese birds, particularly in terms of comparisons across different taxonomic categories and traits.

Methods: We used distribution and trait data of Chinese birds, and applied four commonly used methods to test

收稿日期 Received: 2025-08-20; 接受日期 Accepted: 2026-01-26
基金项目: 内蒙古自治区科技计划项目(2025YFHH0161)、内蒙古自治区自然科学基金(2023JQ01)和蒙古高原生态学与资源利用教育部重点实验室科研创新能力提升项目(KF2023003) Supported by the Inner Mongolia Autonomous Region Science and Technology Plan Project (2025YFHH0161), the Natural Science Foundation of Inner Mongolia, China (2023JQ01), and the Project for Scientific Innovation Capability Development of the Key Laboratory of Ecology and Resource Use of the Mongolian Plateau, Ministry of Education of China (KF2023003)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: qaufenggang@163.com

whether the latitudinal patterns of species range size of Chinese birds support Rapoport's rule across three dimensions: taxonomic categories, feeding habits and body mass.
Results: The results showed that: (1) At different taxonomic levels (family, genus and species), higher taxonomic levels exhibited stronger support for Rapoport's rule (the R^2 values for Stevens's method, Pagel's method and Cross-species method were all greater than 0.5). (2) Among different feeding habits, species range size variation of herbivorous birds exhibited the least support for Rapoport's rule (Cross-species method: $R^2 = 0.24$). (3) Under the criteria of different body mass, small-bodied birds showed the strongest support for Rapoport's rule (Cross-species method: $R^2 = 0.42$).
Conclusion: This study found that birds with different dimensions show varying applicability to Rapoport's rule. The stronger applicability of small-bodied birds to Rapoport's rule may be due to their weaker competitive abilities, rapid growth rates and better adaptability to changing environment; the lower applicability of herbivorous birds may be related to their correlation with the distribution of plant species. This study discussed the potential reasons for these differences, which helps to understand the formation and maintenance of biodiversity distribution patterns at a macroscale.
Key words: birds; body mass; feeding habit; Rapoport's rule; taxonomic category

物种分布范围随环境梯度的变化格局一直是宏生态学和生物多样性研究的一个重要焦点, 在探究生物多样性的起源及其保护方面具有重要意义(Stevens, 1989; Brown et al., 1996; Willig et al., 2003)。种域是物种的基本生物地理属性, 即一个或多个物种占据的分布范围, 是大尺度物种丰富度格局研究的基础(Sax, 2001)。20世纪70年代, Rapoport在比较美洲大陆哺乳动物的不同亚种的地理分布时发现, 物种的纬度种域宽度会随着纬度的升高而逐渐变宽(Rapoport, 1975)。之后, 在20世纪90年代, Stevens在美洲大陆多种生物的纬度分布格局研究中也发现了种域宽度与纬度的这一关系, 并将这一规律命名为"Rapoport法则" (Stevens, 1989)。Rapoport法则一度被认为是解释物种丰富度沿纬度梯度变化的关键。多年来, 作为物种分布范围最经典的规律之一, Rapoport法则在全球不同区域、不同的生物类群和环境梯度下, 不断接受新证据的检验(孙雯等, 2021; Seifert et al., 2022; 李漫淑等, 2024)。

然而, Rapoport法则的适用性在不同类群与不同地区存在差异。例如, 喜马拉雅山脉吉隆沟繁殖鸟类的海拔分布格局对Rapoport法则支持较弱, 反映出此规律在该地区适用性较差(孙雯等, 2021)。阿根廷境内安第斯山脉以东*Liolaemus*属的蜥蜴的分布格局也不支持Rapoport法则(Bonino & Cruz, 2025)。还有研究指出热带以外地区的鸟类、哺乳动物、鱼类和植物的分布格局符合Rapoport法则, 而热带地区的物种则不适用该法则(Sax, 2001)。在此背景下, Rapoport法则所揭示的纬度梯度格局的形成机制仍缺乏统一认识。例如, 作为该格局的经典假说之一, 气候变异性假说面临挑战(Bonino & Cruz, 2025), 进一步凸显了物种种域格局在纬度梯度上形成机制的复杂性(黄建辉, 1994; 沈泽昊和卢绮妍, 2009)。有研究表明物种分布格局可能与其生态位有关, 因为生态位宽度与物种的纬度分布范围存在正相关关系(沈泽昊和卢绮妍, 2009; Saupe et al., 2019; Chen KY et al., 2024)。然而, 生态位宽度本身受多种因素影响, 当前研究关于影响生态位宽度的因素认识仍不充分(Saupe et al., 2019; Lustenhouwer & Riddell, 2025)。

物种的种域格局在不同分类阶元下可能不同(胡军华等, 2007; 郑智等, 2014b)。研究发现, 不同分类阶元占据的生态位宽度存在差异, 通常分类阶元越高的等级占据更大的生态位宽度, 在空间尺度上表现出更广的分布范围(丁晶晶等, 2012)。具体而言, 种通常占据小尺度地理分布区, 活动范围相对有限, 因此所占生态位较窄; 属通常分布在一个或多个大陆; 而科会在全球范围内分布(郑智等, 2014b)。此外, 生态位宽度-分布范围大小假说(the niche breadth-range size hypothesis)认为生态位越宽的类群, 往往能够在更广的纬度范围内分布(Chen KY et al., 2024)。因此, 分类阶元间生态位宽度的差异可能导致Rapoport法则在不同分类阶元上的检验结果有所不同。秦岭小陇山保护区的一项关于植物的研究揭示了这一关键现象, 即随着分类阶元的提高(从种、属到科), 研究结果对Rapoport法则的支持程度显著增强(郑智等, 2014b)。

物种性状也可能通过影响生态位宽度及环境适应能力, 进而影响物种的地理分布格局

(Inostroza-Michael et al., 2018; 李耀琪和王志恒, 2023)。其中, 食性作为一个重要的功能性状, 不仅影响物种的地理分布格局(Reif et al., 2016; Chen W et al., 2024), 食性特化(dietary specialization)更是解释大尺度生物多样性分布的重要机制(Seifert et al., 2022)。通常, 鸟类的取食选择与环境中食物资源的空间配置有关, 食物资源影响鸟类的能量获取, 从而影响鸟类的迁徙和扩散(Li et al., 2020)。例如, 有研究认为拥有特定食性(如肉食性)的鸟类可能具有更大的地理分布范围(Laube et al., 2013)。此外, 对其他类群(如欧洲的尺蛾)的研究也发现食性和种域有关, 其高纬度种域增大的趋势符合Rapoport法则(Seifert et al., 2022)。这意味着食性所影响的生态位宽度, 可能使物种分布范围支持Rapoport法则(Seifert et al., 2022)。也有研究指出, 体重作为另一个关键的功能性状, 与脊椎动物竞争的生态位密切相关(Read et al., 2018)。体重对生物的扩散有限制作用, 即体重越大, 扩散限制通常越强(De Bie et al., 2012)。因此, 鸟类的体重可能关系着它们的竞争能力和对多变环境的适应能力(Lawrence, 1987; Saino et al., 2014)。此外, 生物体重还会通过影响生物群落构建(community assembly)的确定性和随机性过程, 在局域和全球范围内影响生物分布(Luan et al., 2020)。例如, 有研究发现鸟类地理分布的最小范围随着体重大小呈线性增加。同时, 这种关系还会影响物种形成率(speciation rates), 进而间接塑造其分布格局(Inostroza-Michael et al., 2018)。

鸟类作为陆生脊椎动物的重要类群之一, 因具有扩散能力强、分布广、种类多等特点, 是研究宏生态学规律的理想类群, 其地理分布格局一直受到广泛关注(Barnagaud et al., 2017; 雷富民等, 2021)。中国具有丰富的生物多样性, 最新版《中国鸟类分类与分布名录》(第四版)记录到的中国鸟类有1,507种, 隶属于26目115科506属(郑光美, 2023), 这为探究鸟类宏观分布规律提供了一个理想的研究体系。虽然Rapoport法则已在多数分类单元中得到了证实, 但许多研究都是在北美等地区开展的(Gaston et al., 1998)。国内关于生物分布与Rapoport法则的研究也大多针对海拔梯度, 并且研究对象少有鸟类(张婉君等, 2010; 郑智等, 2014a, b; 孙雯等, 2021; 李漫淑等, 2024)。目前针对鸟类分布的研究又往往局限在某个省市或地区, 或仅针对某个物种或类群, 缺乏对中国鸟类整体纬度分布格局的研究(刘澈等, 2014; 孙雯等, 2021)。此外, 当前研究对于不同分类阶元、不同功能性状(如食性、体重)的类群是否适用Rapoport法则的认识仍不够清晰(Barnagaud et al., 2019; Bonino & Cruz, 2025)。综上所述, 物种分布格局会受到功能性状的影响, 而性状之间的差异会导致物种在沿纬度梯度扩展其种域时有所不同, 从而导致它们对Rapoport法则表现出不同的支持程度(Guo et al., 2024)。因此, 本研究利用中国鸟类的分布数据, 探讨不同分类阶元、不同食性和不同体重的类群对Rapoport法则支持程度是否存在差异, 以期为Rapoport法则的普适性提供证据。与此同时, 因为清晰的生物多样性地理格局是制定保护策略的支撑(Jenkins et al., 2013), 所以本研究将有助于进一步了解中国鸟类分布规律和理解宏观尺度上生物分布格局的形成与维持机制, 为更有效地保护鸟类提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 数据收集

本研究使用的繁殖鸟类分布数据来源于动物志书数据和观测数据。动物志书数据主要来自国家、地区及省级的鸟类志书和动物志书, 如《中国鸟类分类与分布名录》(郑光美, 2017)、《广东陆生脊椎动物分布名录》(邹发生和叶冠锋, 2016)、《中国东北地区鸟类及其生态学研究》(高玮, 2006)等(附录1)。根据每本志书上已有的鸟类分布信息(即某种鸟类分布在哪个地级市), 将该地级市的中心纬度记为该鸟类的纬度分布信息, 最终通过搜集汇总整理出一套中国鸟类纬度分布数据集。动物志书中的鸟类分布信息主要是依据各地区鸟类分类专家长期积累的野外调查数据和经验, 能够较好地反映真实的鸟类分布情况。

鸟类观测数据由全球生物多样性信息服务网络(Global Biodiversity Information Facility, GBIF, http://www.gbif.org/)、中国观鸟记录中心数据(BirdReport, https://www.birdreport.cn/)和国家标本资源平台(National Specimen Information Infrastructure, NSII, http://www.nsii.org.cn/)鸟类标本分布数据组成。GBIF作为全球最大的生物多样性

数据网络, 提供了广泛的鸟类物种出现记录(Boakes et al., 2010); 中国观鸟记录中心数据是中国目前最全面、最完整的市民观鸟数据库, 其专家审核的制度保证了发布记录的可靠性, 可以作为鸟类监测的基础数据, 用于分析研究(斯幸峰和丁平, 2011); NSII整合了全国主要自然博物馆的历史标本, 对补全稀有物种、偏远地区和历史记录具有重要意义(金冬梅等, 2023)。以鸟类拉丁名在GBIF中进行搜索, 在搜索区域中选择中国, 下载CSV格式的数据, 使用CoordinateCleaner程序包中的cc_gbif()函数识别潜在的坐标错误, 并对其进行校正或剔除, 只要某个物种在某个地级市有出现记录, 即认为该物种在此地级市有分布。综合上述鸟类观测数据, 将其统一到地级市水平(与动物志书数据一致)。通过上述方法最终获得了中国329个地级市的1,127种繁殖鸟分布信息。

鸟类的体重和食性数据提取自公开的鸟类性状数据集(王彦平等, 2021)。核对了鸟类纬度分布的最高上限和最低下限以确定各物种的分布宽度, 参照同类研究的处理方式(张婉君等, 2010), 去除只有单纬度分布值的物种, 最终获得1,106种鸟类的种域宽度及性状数据供分析使用。

1.2 纬度带划分

由获取的鸟类分布数据可知, 中国鸟类纬度分布最高上限是52.34° N, 最低下限是21.27° N。参照相关文献(沈泽昊和卢绮妍, 2009), 将此纬度范围按照2°间隔划分为16个纬度带, 规定为第Ⅰ纬度带(21°–23° N)、第Ⅱ纬度带(23°–25° N)、第Ⅲ纬度带(25°–27° N)、第Ⅳ纬度带(27°–29° N)……以此类推。为分析比较在不同维度下的物种种域宽度的纬度梯度格局及其差异, 本文将鸟类划分为不同阶元、不同体重和不同食性。不同阶元即科、属、种; 不同体重为小体重(≤ 60 g)、大体重(> 60 g) (Blackburn & Gaston, 1994; Maurer, 1998); 为方便分析, 将不同食性鸟类分为肉食性(食虫鸟、食肉鸟等)、植食性(食果鸟、食谷鸟、食蜜鸟等)和杂食性3大类(王娟等, 2021)。

1.3 统计分析

为验证Rapoport法则是否适用中国鸟类的纬度分布, 本文采用4种常用算法进行综合分析, 包括Stevens法(Stevens, 1989)、Pagel法(Pagel et al., 1991)、中点法(Rohde, 1992)、逐种法(Letcher & Harvey, 1994)。通过科、属、种多阶元分析以避免4种方法存在的谱系不独立性问题(郑智等, 2014a, b)。采用逐种法以避免Stevens法和中点法存在的空间不独立性问题(Letcher & Harvey, 1994)。尽管Pagel法存在边界限制, 但其仍是检验Rapoport法则的经典方法, 因此本研究仍采用该方法。此外, McCain和Knight (2013)提出了四分法, 但该方法是基于小分布范围物种的海拔梯度格局, 与本研究旨在评估整个中国鸟类种域宽度纬度格局的核心目标有所差异, 因此本研究未采用该方法。Stevens法是将完整梯度以2°为间隔划分为16个纬度带, 计算出现在各个纬度带内的所有鸟类种域宽度的平均值, 然后以各纬度带的中点纬度为横坐标, 鸟类种域宽度的平均值为纵坐标, 进行线性回归关系分析。根据线性回归模型的斜率k值的正负来评价是否支持Rapoport法则; 根据拟合优度R^2判断对Rapoport法则的支持程度。Pagel法和Stevens法相似, 差别在于Pagel法的平均种域宽度需要统计分布上限落到每一纬度带内的全部鸟类, 再求出每个纬度带内所有鸟类的平均种域宽度。中点法需要找出鸟类分布范围的中点在某纬度带内, 再算出各纬度带内的平均种域宽度。逐种法是将每种鸟类看作独立的样本点, 以所有鸟类的纬度种域宽度为纵坐标, 种域宽度中点为横坐标作线性拟合。如果回归分析斜率为正相关, 无论显著与否均证明存在Rapoport效应, 反之不存在Rapoport效应(沈泽昊和卢绮妍, 2009)。所有分析均在R 4.1.3 (R Core Team, 2022)中进行。

2 结果

2.1 不同分类阶元比较

通过Stevens法、Pagel法、中点法和逐种法得到了中国鸟类科、属、种在纬度梯度上的种域格局(图1)。Stevens法、Pagel法和逐种法的结果显示, 中国鸟类科、属、种的分布宽度与纬度梯度呈正相关关系(图1a, b, c, e, f, g, i, j, k), 即支持Rapoport法则。但3种方法对Rapoport法则支持程度有所差别。Stevens法最支持Rapoport法则, 平均R^2为0.95 (图1a, e, i的R^2分别为0.95, 0.97, 0.94); Pagel法次之, 平均R^2为0.87 (图1b, f, j的R^2分别为0.97, 0.93, 0.70); 逐种法

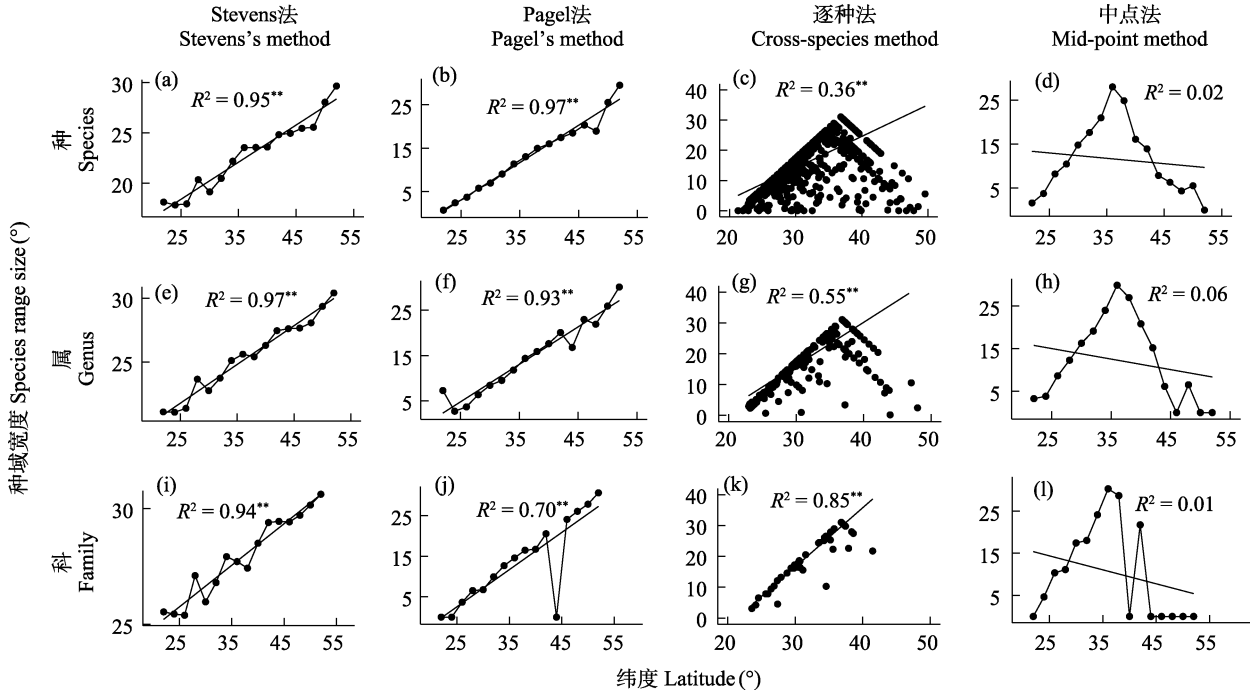


图1　不同分类阶元鸟类纬度种域宽度的Rapoport法则验证。图1a, b, c, d分别是在种水平上使用Stevens法、Pagel法、逐种法、中点法进行验证；图1e, f, g, h分别是在属水平上使用4种方法进行验证；图1i, j, k, l分别是在科水平上使用4种方法进行验证。 $P < 0.01$。**

Fig. 1　Test of Rapoport's rule for the different taxonomic categories of birds along the latitudinal gradients. Figure 1a, b, c, d showed the validation using Stevens's method, Pagel's method, Cross-species method and Mid-point method at the species level respectively; Figure 1e, f, g, h presented the validation using four methods at the genus level respectively; Figure 1i, j, k, l demonstrated the validation using four methods at the family level respectively. ** $P < 0.01$.

在三者之中最低, 平均R^2为0.59 (图1c, g, k的R^2分别为0.36, 0.55, 0.85)。然而, 中点法的结果呈单峰格局(图1d, h, l), 其线性拟合对鸟类科、属、种的检验结果都不支持Rapoport法则(图1d, h, l的R^2分别为0.02, 0.06, 0.01)。同时, 我们发现在科、属、种水平上, Stevens法和Pagel法均表现出较高的拟合度, 而逐种法在属、种水平上支持力度减弱。虽然Stevens法和Pagel法依然保持较高的R^2, 但逐种法的R^2值出现显著下降。综上, 基于逐种法的拟合度变化表明, 在中国鸟类分布格局的宏观趋势中, 较高分类阶元(科、属)的鸟类比低分类阶元(种)的鸟类分布宽度格局更支持Rapoport法则。

2.2　不同食性比较

Stevens法、Pagel法和逐种法的结果显示, 肉食性、植食性和杂食性鸟类的分布宽度与纬度梯度呈正相关关系(图2a, b, c, e, f, g, i, j, k), 即支持Rapoport法则。肉食性鸟类在Pagel法、Stevens法和逐种法下均表现出较高的拟合度(图2a, b, c的R^2分别为0.93, 0.97, 0.45)。然而, 对于植食性和杂食性鸟类, 支持程度则表现出不一致性。虽然Stevens法与Pagel法对Rapoport法则显示出较高的拟合度(图2e, f, i, j的R^2分别为0.78, 0.57, 0.94, 0.96), 但逐种法的R^2值均出现显著下降(图2g, k的R^2分别为0.24, 0.26)。此外, 整体来看植食性鸟类在3个方法中的R^2相对低于其他两种食性的鸟类。中点法的结果呈单峰格局(图2d, h, l), 其线性拟合对不同食性鸟类检验结果都不支持Rapoport法则。综上, 植食性鸟类对Rapoport法则的拟合程度最低, 表明其分布宽度对纬度梯度变化最不敏感。

2.3　不同体重比较

利用Stevens法、Pagel法、中点法和逐种法得到不同体重的中国鸟类在纬度梯度上的分布宽度格局(图3)。Stevens法、Pagel法和逐种法的结果显示, 小体重、大体重鸟类的分布宽度均与纬度梯度呈正相关关系(图3a, b, c, e, f, g), 即支持Rapoport法则。但3种方法对Rapoport法则支持程度有所差别, Pagel法和Stevens法均表现出较高的拟合度(图3a, b, e, f的R^2分别为0.94, 0.97, 0.94, 0.97)。相比之

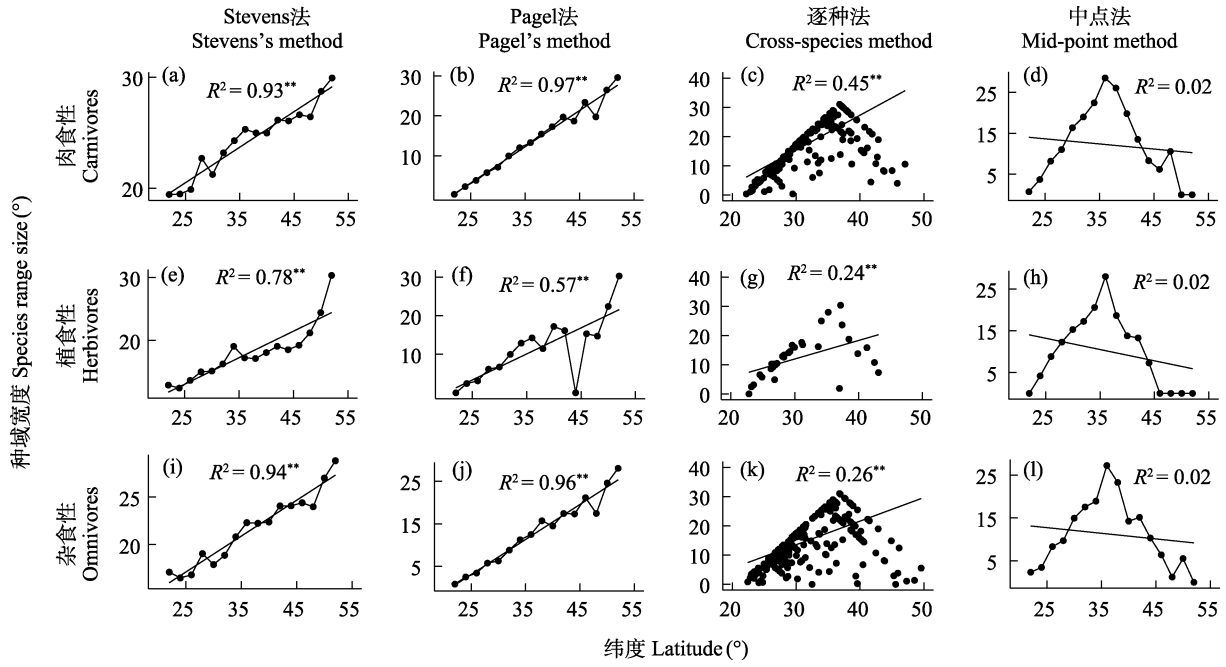


图2　不同食性鸟类纬度种域宽度的Rapoport法则验证。图2a, b, c, d分别是在肉食性鸟类中使用Stevens法、Pagel法、逐种法、中点法进行验证；图2e, f, g, h分别是在植食性鸟类中使用4种方法进行验证；图2i, j, k, l分别是在杂食性鸟类中使用4种方法进行验证。 *P* < 0.01。**

Fig. 2　Test of Rapoport's rule for the different feeding habits of birds along the latitudinal gradients. Figure 2a, b, c, d showed the validation using Stevens's method, Pagel's method, Cross-species method and Mid-point method in carnivorous birds respectively; Figure 2e, f, g, h presented the validation using four methods in herbivorous birds respectively; Figure 2i, j, k, l demonstrated the validation using four methods in omnivorous birds respectively. ** $P < 0.01$.

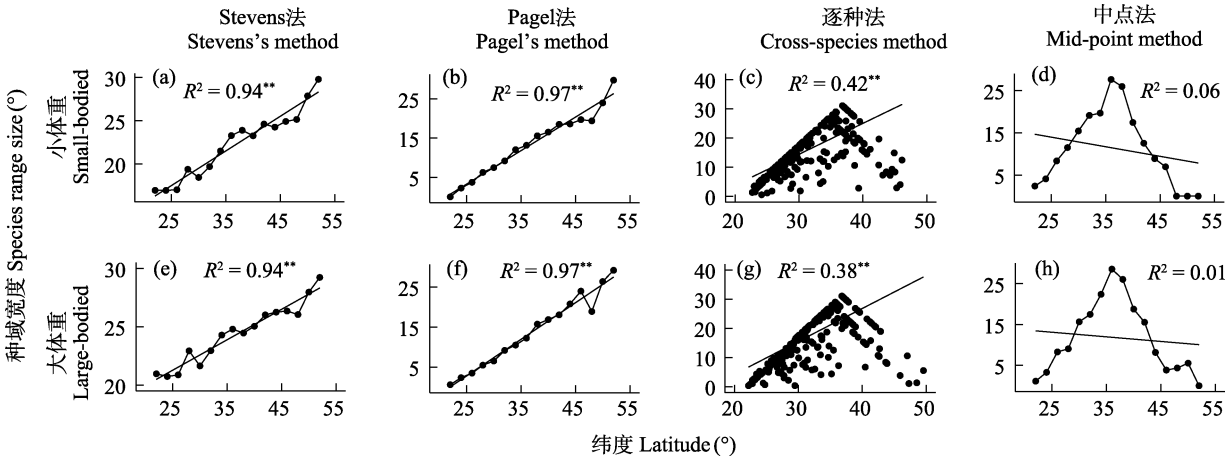


图3　不同体重鸟类纬度种域宽度的Rapoport法则验证。图3a, b, c, d分别是在小体重鸟类中使用Stevens法、Pagel法、逐种法、中点法进行验证；图3e, f, g, h分别是在大体重鸟类中使用4种方法进行验证。 *P* < 0.01。**

Fig. 3　Test of Rapoport's rule for the different body mass of birds along the latitudinal gradients. Figure 3 a, b, c, d showed the validation using Stevens's method, Pagel's method, Cross-species method and Mid-point method in small-bodied birds respectively; Figure 3 e, f, g, h presented the validation using four methods in large-bodied birds respectively. ** $P < 0.01$.

下, 逐种法拟合度整体降低(图3c, g的R^2分别为0.42, 0.38), 表明其对Rapoport法则的支持程度相对较弱。中点法的结果呈单峰格局(图3d, h), 其线性拟合对不同体重鸟类检验结果都不支持Rapoport法则(图3d, h的R^2分别为0.06, 0.01)。进一步比较不同体重类群中各方法的R^2变化发现, 尽管Stevens法与Pagel法在大、小体重鸟类中均保持较高的解释拟合度($R^2 > 0.5$), 但逐种法的结果揭示出随着体重的增

大, R^2从小体重鸟类的0.42 (图3c)降低为大体重鸟类的0.38 (图3g)。综上, 我们根据逐种法的结果, 发现小体重鸟类拟合程度更高, 更支持Rapoport法则。这表明小体重鸟类分布宽度对纬度梯度变化敏感, 而大体重鸟类的分布不易受纬度梯度影响。

3 讨论

本研究发现在不同分类阶元中较高的阶元等级对Rapoport法则的支持程度更优, 等级较低的分类阶元分布范围受纬度变化影响较小; 植食鸟类分布宽度对纬度梯度变化引起的环境因子变化最不敏感, 肉食性和杂食性鸟类受纬度梯度变化影响更大; 小体重鸟类分布宽度对纬度梯度变化敏感, 而大体重鸟类的分布不易受纬度梯度的影响。Rapoport法则在中国鸟类纬度梯度分布格局上的适用性为生态学中长期存在的“Rapoport法则的普适性”争议提供了新证据, 同时强调了未来在应用宏观生态规律时, 必须考虑生物类群本身的系统发育特征与功能特征。

3.1 不同分类阶元对Rapoport法则的验证

在本文的验证中, 鸟类的分类阶元越高, 对Rapoport法则的响应越显著; 分类阶元越低, 其分布范围受纬度变化的影响则越弱。这可能是由于分类阶元等级越高, 占据生态位越大, 分布范围就越广(丁晶晶等, 2012), 这符合生态位宽度-分布范围大小假说。该假说认为, 生态位宽度和生物分布范围大小之间存在正相关关系(Chen KY et al., 2024), 即生态位宽度的增加会要求物种去承受更广泛的环境条件(Seifert et al., 2022)。一个物种可使用的资源范围越大, 其占据的地理区域也可能扩大(Slatyer et al., 2013)。

此外, 较高的分类阶元更符合Rapoport法则可能与其系统发育和演化历史密切相关。不同分类阶元水平(如科、属、种)的生物受地史事件影响的程度和分化历史存在差异(Qian & Ricklefs, 2004), 导致了进化水平的差异, 进而影响物种的生存繁衍以及种群数量的增加和扩散(Weiss-Lehman & Shaw, 2022)。具体而言, 种以上阶元(如属、科)的演化过程可能通过产生具有独特性状的后代, 从而增强了整个类群的繁殖与扩散潜力(Barraclough & Humphreys, 2015), 并最终体现为更广泛的分布范围和对Rapoport法则的更强支持。这一基于性状的机制, 可与经典的“年龄与面积模型(the age and area model)”互为印证。年龄与面积模型认为较古老的谱系预计比较年轻的物种拥有更大的分布范围。因为自物种形成以来, 前者有更长时间进行范围扩张(Bateson, 1923)。一项关于鸟类分布范围的研究指出, 在较高分类阶元上(如目级)年龄对范围大小的正向效应最强、最稳定, 随着分类阶元越低, 该关系显著变弱, 并且表现出高度的变异性和不确定性(Alzate et al., 2025)。综上, 高分类阶元的类群不仅拥有更大的分布范围, 其更长的演化历史也可能使其分布区在沿纬度梯度上的格局更具连续性, 从而在宏观尺度上更容易表现出随纬度变化的种域格局。

3.2 不同食性对Rapoport法则的验证

本研究发现在不同食性的鸟类中, 植食性鸟类的分布宽度变化对Rapoport法则支持最低, 表明植食鸟类分布宽度对纬度梯度变化引起的环境因子变化最不敏感, 肉食性和杂食性鸟类受纬度梯度变化影响更大。这可能与植食性鸟类(包括食果、食籽鸟类)的分布往往紧密依赖其所能利用的特定植物资源有关(陈宇等, 2012)。这些植物资源可能受局部非气候因子的驱动更强(Liang et al., 2023), 导致其分布格局在纬度梯度上不存在严格规律, 从而限制了植食性鸟类的纬度梯度格局。而肉食性和杂食性鸟类的分布则可能受其猎物季节性迁移的驱动, 需要扩散以获取食物(Sheard et al., 2020)。与此同时, 肉食性鸟类的分布范围还受到系统发育背景的影响, 亲缘关系近的物种会继承相似的环境需求而分布在相似的空间中(Morales-Castilla et al., 2013), 且高纬度地区减弱的种间竞争也有利于肉食性鸟类分布范围的扩大(Stevens, 1996)。这些因素可能共同促使肉食性鸟类表现出更符合Rapoport法则的分布格局。综上, 肉食性鸟类可能不仅拥有较大的分布区, 其分布区的形成与扩展过程更易受跨纬度的大尺度因素所驱动, 这使其种域随纬度的变化格局比其他食性鸟类更为明显。

3.3 不同体重对Rapoport法则的验证

在本文的验证中, 小体重鸟类更支持Rapoport法则, 表明小体重鸟类分布宽度对纬度梯度变化敏感, 这一格局可能是多种生态与进化机制共同作用的结果。首先, 竞争压力是驱动小体重鸟类广泛扩

散的关键因素(Ye et al., 2023)。在物种丰富的低纬度地区, 激烈的种间竞争可能是压缩物种分布范围的一个重要因素(Stevens, 1996)。小体重鸟类通常占据更小的营养生态位(Read et al., 2018), 为避免剧烈的竞争影响生存, 小体重鸟类更倾向于通过扩散来规避压力(Ye et al., 2023)。这一推断与全球尺度上鸟类体重与分布范围呈负相关的研究结论一致(Laube et al., 2013)。此外, 种群密度升高所带来的种内资源压力也会进一步促进鸟类的扩散行为(Nilsson, 1989)。其次, 小体重鸟类往往具有更快的生长速率和世代更替, 这可能增加突变几率和进化速率, 从而更易适应新环境(Inostroza-Michael et al., 2018)。一项研究表明体重是当代鸟类形态变化速率的关键预测因子, 体重较小的鸟类在应对环境变化时, 其身体形态的变化速率显著快于体重较大的鸟类(Zimova et al., 2023)。还有研究发现小体型会提高翅膀骨骼的进化灵活性(evolutionary lability), 从而为形态进化和快速适应新环境提供便利(Orkney & Hedrick, 2024)。最后, 体重增加可能因能量需求增长和运动限制而削弱扩散能力(De-Bie et al., 2012)。不同体重鸟类的生态位宽度与生境利用策略存在差异。在中国鄱阳湖的鸟类研究中发现小型涉禽如鹤鹬(*Tringa erythropus*)和青脚鹬(*T. nebularia*)能够利用从浅到深的多种水位环境, 表现出对多变生境的适应性; 而大型鸟类如白琵鹭(*Platalea leucorodia*)则表现出更窄的生态位和特定的生境偏好(Zhi et al., 2020)。这种差异可能意味着小体重鸟类能随纬度梯度灵活调整其分布, 而大体重鸟类因其对稳定环境的依赖, 其分布更易被限制在特定区域, 从而削弱了对纬度梯度的响应。综上, 小体重鸟类的高扩散能力与快速进化潜力, 可能提升了它们适应纬度环境梯度变化的能力, 从而使它们的种域表现出更符合Rapoport法则的趋势。然而, 这一关联并非绝对规律, 其作用仍可能受到物种其他性状与具体生境条件的共同影响(Laube et al., 2013)。

4 结论

本研究对中国鸟类的纬度分布宽度是否符合Rapoport法则进行了验证, 并对其形成机制进行了探讨, 有助于对中国鸟类多样性的保护提供科学建议。我们发现Stevens法、Pagel法和逐种法均支持Rapoport法则, 中点法由于中域效应不支持Rapoport法则; 较高分类阶元的分布宽度变化随纬度升高变化更明显; 不同食性的鸟类中, 植食性鸟类的分布宽度随纬度变化的响应程度最低; 在不同体重的鸟类中, 小体重鸟类最支持Rapoport法则。鸟类的分布格局不仅反映了其生境需求, 也为制定有效的保护措施提供了重要依据(李利平等, 2019)。植食性鸟类受其所能利用的特定植物资源的限制可能会成为更受威胁的物种(陈宇等, 2012)。因此, 可以通过这些关键植被类型的分布范围确定植食性鸟类的潜在栖息地, 从而更有针对性地保护植食性鸟类。在我国, 已有一些模型方法(如MaxEnt模型)来模拟植物物种分布区(柳晓燕等, 2016)。在此基础上, 植食性鸟类可以通过确定某些特定植被的分布区预判其分布范围(Cardador et al., 2014), 从而得到更好的保护。此外也要注意小体重鸟类的保护, 小体重鸟类有着更强的扩散能力, 同时为避免竞争需要向外扩散寻找食物, 可以提供更多小体重鸟类的适宜栖息地帮助其生存繁衍、成功扩散(Zhu et al., 2025)。对于大体重鸟类来说, 要使它们现存的栖息地不遭受或少遭受破坏, 维持其正常生存繁衍(Zhi et al., 2020)。本文对Rapoport法则的机制进行初步讨论, 但如何准确解释Rapoport法则, 尚有研究空间, 是未来需要继续探讨的方向。

5 局限性与展望

Rapoport法则的各种算法存在缺陷, 例如谱系不独立性、空间不独立性和边界限制性等是目前主要面临的问题(沈泽昊与卢绮妍, 2009)。在本文中, Stevens法、Pagel法和逐种法因为均值会出现统计偏差, 中点法受中域效应的影响呈现单峰曲线格局。未来如何规避这些方法的局限性仍是我们研究的方向。此外, 本研究的中国繁殖鸟类分布数据来自于鸟类志书、动物志书和观测数据, 存在数据的偏倚。例如, 志书数据编纂周期长, 部分信息存在时间滞后性; 公民科学数据虽然时效性强, 可以一定程度弥补志书的滞后性, 但其存在的空间采样偏差和类群采样偏差可能导致对物种实际分布范围的高估或低估。此外, 由于我国西部很多地级市面积较为广阔, 使用地级市中心坐标点来代表物种分布可能会导致一定的误差。未来的研究可以通过采用

更高精度的物种分布数据来提升分析的准确性。最后，Rapoport法则的检验结果可能受纬度间隔选择的影响。本研究选择2°作为间隔，是综合考虑鸟类南北纬度跨度约30°后的一个折中方案，需在后续研究中进一步验证结论的稳健性。本研究作为一项全国尺度的初步探索，旨在揭示可能存在的宏观规律与机制假说，其结果可为后续更精细的研究提供方向和基础。

致谢: 谨向团队全体成员的支持、编辑部和审稿专家的宝贵意见与建议，致以诚挚感谢。

ORCID

冯刚 https://orcid.org/0000-0002-4192-2058

参考文献

Alzate A, Rozzi R, Velasco JA, Robertson DR, Zizka A, Tobias JA, Hill A, Bacon CD, Janzen T, Pellissier L, van der Plas F, Rosindell J, Onstein RE (2025) Evolutionary age correlates with range size across plants and animals. Nature Communications, 16, 7894.

Barnagaud JY, Kissling WD, Tsirogiannis C, Fisikopoulos V, Villéger S, Sekercioglu CH, Svenning JC (2017) Biogeographical, environmental and anthropogenic determinants of global patterns in bird taxonomic and trait turnover. Global Ecology and Biogeography, 26, 1190–1200.

Barnagaud JY, Mazet N, Munoz F, Grenié M, Denelle P, Sobral M, Kissling WD, Şekercioğlu ÇH, Violle C (2019) Functional biogeography of dietary strategies in birds. Global Ecology and Biogeography, 28, 1004–1017.

Barraclough TG, Humphreys AM (2015) The evolutionary reality of species and higher taxa in plants: A survey of post-modern opinion and evidence. New Phytologist, 207, 291–296.

Bateson W (1923) Age and area: A study in geographical distribution and origin of species. Nature, 111, 39–43.

Blackburn TM, Gaston KJ (1994) The distribution of body sizes of the world's bird species. Oikos, 70, 127–130.

Boakes EH, McGowan PJK, Fuller RA, Ding CQ, Clark NE, O'Connor K, Mace GM (2010) Distorted views of biodiversity: Spatial and temporal bias in species occurrence data. PLoS Biology, 8, e1000385.

Bonino MF, Cruz FB (2025) Biological and environmental drivers of *Liolaemus* species distribution: A case story East of the Andes. Zoology, 173, 126303.

Brown JH, Stevens GC, Kaufman DM (1996) The geographic range: Size, shape, boundaries, and internal structure. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 27, 597–623.

Cardador L, De Cáceres M, Bota G, Giralt D, Casas F, Arroyo B, Mougeot F, Cantero-Martínez C, Moncunill J, Butler SJ, Brotons L (2014) A resource-based modelling framework to assess habitat suitability for steppe birds in semiarid Mediterranean agricultural systems. PLoS ONE, 9, e92790.

Chen KY, Wang B, Chen C, Zhou GY (2024) The relationship between niche breadth and phylogenetic characteristics of eight species of rhubarb on the Qinghai-Tibet Plateau, Asia. Ecology and Evolution, 14, e11040.

Chen W, Wang X, Cai YY, Huang XL, Li P, Liu W, Chang Q, Hu CC (2024) Potential distribution patterns and species richness of avifauna in rapidly urbanizing East China. Ecology and Evolution, 14, e11515.

Chen Y, Wang JF, Zhang H, Ding HL, Tang SX (2012) Observation on feeding habit of dominant birds and forage sites in an evergreen broadleaved forest, Tiantong Forest Park, Zhejiang. Chinese Journal of Zoology, 47(5), 46–53. (in Chinese with English abstract) [陈宇, 王军馥, 张航, 丁虎林, 唐思贤 (2012) 天童常绿阔叶林样地中优势鸟类食性与采食地点植物的关系. 动物学杂志, 47(5), 46–53.]

De Bie T, De Meester L, Brendonck L, Martens K, Goddeeris B, Ercken D, Hampel H, Denys L, Vanhecke L, Van der Gucht K, Van Wichelen J, Vyverman W, Declerck SAJ (2012) Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. Ecology Letters, 15, 740–747.

Ding JJ, Liu DZ, Li CW, Jiang ZG (2012) Spatial variation in species richness of birds and mammals in China's mainland. Acta Ecologica Sinica, 32, 343–350. (in Chinese with English abstract) [丁晶晶, 刘定震, 李春旺, 蒋志刚 (2012) 中国大陆鸟类和兽类物种多样性的空间变异. 生态学报, 32, 343–350.]

Gao W (2006) Studies on Birds and Their Ecology in Northeast China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [高玮 (2006) 中国东北地区鸟类及其生态学研究. 科学出版社, 北京.]

Gaston KJ, Blackburn TM, Spicer JI (1998) Rapoport's rule: Time for an epitaph? Trends in Ecology & Evolution, 13, 70–74.

Guo QF, Qian H, Liu PC, Zhang J (2024) Macroecological correlates of richness, body size, and species range size in terrestrial vertebrates across the world. Frontiers of Biogeography, 16, e61729.

Hu JH, Hu HJ, Jiang ZG (2007) Distribution regularities of species diversity at large spatial scale. Chinese Journal of Applied & Environmental Biology, 13, 731–735. (in Chinese with English abstract) [胡军华, 胡慧建, 蒋志刚 (2007) 大空间尺度上物种多样性的分布规律. 应用与环境生物学报, 13, 731–735.]

Huang JH (1994) The spatial pattern of species diversity and its forming mechanism. Chinese Biodiversity, 2, 103–107. (in

Chinese with English abstract) [黄建辉 (1994) 物种多样性的空间格局及其形成机制初探. 生物多样性, 2, 103–107.]

Inostroza-Michael O, Hernández CE, Rodríguez-Serrano E, Avaria-Llautureo J, Rivadeneira MM (2018) Interspecific geographic range size–body size relationship and the diversification dynamics of Neotropical furnariid birds. Evolution, 72, 1124–1133.

Jenkins CN, Pimm SL, Joppa LN (2013) Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 110, E2602–E2610.

Jin DM, Yang L, Xu ZP, Xiao C, Luo MF, Ma KP (2023) Effectiveness analysis of the National Specimen Information Infrastructure (NSII) in supporting scientific research on biodiversity. Guihaia, 43, 1501–1515. (in Chinese with English abstract) [金冬梅, 杨灵, 许哲平, 肖翠, 罗茂芳, 马克平 (2023) 国家标本资源共享平台(NSII)支撑生物多样性科学研究的成效分析. 广西植物, 43, 1501–1515.]

Laube I, Korntheuer H, Schwager M, Trautmann S, Rahbek C, Böhning-Gaese K (2013) Towards a more mechanistic understanding of traits and range sizes. Global Ecology and Biogeography, 22, 233–241.

Lawrence WS (1987) Dispersal: An alternative mating tactic conditional on sex ratio and body size. Behavioral Ecology and Sociobiology, 21, 367–373.

Lei FM, Song G, Cai TL, Qu YH, Jia CX, Zhao YF, Zhang DZ (2021) Research progress and prospect on biogeography of birds in China. Chinese Journal of Zoology, 56, 265–289. (in Chinese with English abstract) [雷富民, 宋刚, 蔡天龙, 屈延华, 贾陈喜, 赵义方, 张德志 (2021) 中国鸟类生物地理学研究回顾与展望. 动物学杂志, 56, 265–289.]

Letcher AJ, Harvey PH (1994) Variation in geographical range size among mammals of the Palearctic. The American Naturalist, 144, 30–42.

Li DL, Zhang J, Liu Y, Lloyd H, Pagani-Núñez E, Zhang ZW (2020) Differences in dietary specialization, habitat use and susceptibility to human disturbance influence feeding rates and resource partitioning between two migratory *Numenius* curlew species. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 245, 106990.

Li LP, He SY, Jiang YM, Wang T, Zhao HH, Cui WH, Zheng YM, Hai Y, Wan HW (2019) Species range size patterns and their significance on biodiversity conservation. Scientia Sinica (Vitae), 49, 929–937. (in Chinese with English abstract) [李利平, 何思源, 蒋样明, 王拓, 赵辉辉, 崔伟宏, 郑姚闽, 海鹰, 万华伟 (2019) 物种分布区特征及其对生物多样性保育的意义. 中国科学: 生命科学, 49, 929–937.]

Li MS, Wu XQ, Zhou YJ, Long SY, Zhang MH, Gu HW, Si XF, Yan ER, Zhang J (2024) Elevational pattern of species range size of vascular plants in Changbai Mountain, China: A test of Rapoport's rule. Chinese Journal of Applied Ecology, 35, 3329–3338. (in Chinese with English abstract) [李漫淑, 吴晓晴, 周银佳, 龙诗怡, 张美惠, 顾汉威, 斯幸峰, 阎恩荣, 张健 (2024) 长白山维管植物海拔梯度上种域格局及Rapoport法则的检验. 应用生态学报, 35, 3329–3338.]

Li YQ, Wang ZH (2023) Functional biogeography of plants: Research progresses and challenges. Chinese Journal of Plant Ecology, 47, 145–169. (in Chinese with English abstract) [李耀琪, 王志恒 (2023) 植物功能生物地理学的研究进展与展望. 植物生态学报, 47, 145–169.]

Liang HZ, Fu TG, Gao H, Li M, Liu JT (2023) Climatic and non-climatic drivers of plant diversity along an altitudinal gradient in the Taihang Mountains of northern China. Diversity, 15, 66.

Liu C, Zheng CY, Zhang T, Zeng FX, Wang YR (2014) Geographic patterns of avian species richness in China and their environmental factors. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis, 50, 429–438. (in Chinese with English abstract) [刘澈, 郑成洋, 张腾, 曾发旭, 王逸然 (2014) 中国鸟类物种丰富度的地理格局及其与环境因子的关系. 北京大学学报(自然科学版), 50, 429–438.]

Liu XY, Li JS, Zhao CY, Quan ZJ, Zhao XJ, Gong L (2016) Prediction of potential suitable area of *Ambrosia artemisiifolia* L. in China based on MAXENT and ArcGIS. Journal of Plant Protection, 43, 1041–1048. (in Chinese with English abstract) [柳晓燕, 李俊生, 赵彩云, 全占军, 赵相健, 宫璐 (2016) 基于MAXENT模型和ArcGIS预测豚草在中国的潜在适生区. 植物保护学报, 43, 1041–1048.]

Luan L, Jiang YJ, Cheng MH, Dini-Andreote F, Sui YY, Xu QS, Geisen S, Sun B (2020) Organism body size structures the soil microbial and nematode community assembly at a continental and global scale. Nature Communications, 11, 6406.

Lustenhouwer N, Riddell EA (2025) Range shifts as drivers of niche breadth and dispersal ability in wild populations. Journal of Animal Ecology, 94, 175–178.

Maurer BA (1998) The evolution of body size in birds. II. The role of reproductive power. Evolutionary Ecology, 12, 935–944.

McCain CM, Knight BK (2013) Elevational Rapoport's rule is not pervasive on mountains. Global Ecology and Biogeography, 22, 750–759.

Morales-Castilla I, Rodríguez MÁ, Kaur R, Hawkins BA (2013) Range size patterns of New World oscine passerines (Aves): Insights from differences among migratory and sedentary clades. Journal of Biogeography, 40, 2261–2273.

Nilsson JA (1989) Causes and consequences of natal dispersal in the marsh tit, *Parus palustris*. Journal of Animal Ecology, 58, 619–636.

Orkney A, Hedrick BP (2024) Small body size is associated with increased evolutionary lability of wing skeleton proportions in birds. Nature Communications, 15, 4208.

Pagel MD, May RM, Collie AR (1991) Ecological aspects of

the geographical distribution and diversity of mammalian species. The American Naturalist, 137, 791–815.

Qian H, Ricklefs RE (2004) Taxon richness and climate in angiosperms: Is there a globally consistent relationship that precludes region effects? The American Naturalist, 163, 773–779.

R Core Team (2022) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rapoport EH (1975) Areografía: Estrategias geográficas de las especies. Fondo de Cultura Económica, Mexico City.

Read QD, Baiser B, Grady JM, Zarnetske PL, Record S, Belmaker J (2018) Tropical bird species have less variable body sizes. Biology Letters, 14, 20170453.

Reif J, Hořák D, Krištín A, Kopsová L, Devictor V (2016) Linking habitat specialization with species' traits in European birds. Oikos, 125, 405–413.

Rohde K (1992) Latitudinal gradients in species diversity: The search for the primary cause. Oikos, 65, 514–527.

Saino N, Romano M, Scandolara C, Rubolini D, Ambrosini R, Caprioli M, Costanzo A, Romano A (2014) Brownish, small and lousy barn swallows have greater natal dispersal propensity. Animal Behaviour, 87, 137–146.

Saupe EE, Myers CE, Peterson AT, Soberón J, Singarayer J, Valdes P, Qiao HJ (2019) Non-random latitudinal gradients in range size and niche breadth predicted by spatial patterns of climate. Global Ecology and Biogeography, 28, 928–942.

Sax DF (2001) Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: Implications for biogeography. Journal of Biogeography, 28, 139–150.

Seifert CL, Strutzenberger P, Hausmann A, Fiedler K (2022) Dietary specialization mirrors Rapoport's rule in European geometrid moths. Global Ecology and Biogeography, 31, 1161–1171.

Sheard C, Neate-Clegg MHC, Alioravainen N, Jones SEI, Vincent C, MacGregor HEA, Bregman TP, Claramunt S, Tobias JA (2020) Ecological drivers of global gradients in avian dispersal inferred from wing morphology. Nature Communications, 11, 2463.

Shen ZH, Lu QY (2009) The Rapoport's rule for the geographic patterns of species range size. Biodiversity Science, 17, 560–567. (in Chinese with English abstract) [沈泽昊, 卢绮妍 (2009) 物种分布区范围地理格局的Rapoport法则. 生物多样性, 17, 560–567.]

Si XF, Ding P (2011) History, status of monitoring land birds in Europe and America and countermeasures of China. Biodiversity Science, 19, 303–310. (in Chinese with English abstract) [斯幸峰, 丁平 (2011) 欧美陆地鸟类监测的历史、现状与我国的对策. 生物多样性, 19, 303–310.]

Slatyer RA, Hirst M, Sexton JP (2013) Niche breadth predicts geographical range size: A general ecological pattern. Ecology Letters, 16, 1104–1114.

Stevens GC (1989) The latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist in the tropics. The American Naturalist, 133, 240–256.

Stevens GC (1996) Extending Rapoport's rule to Pacific marine fishes. Journal of Biogeography, 23, 149–154.

Sun W, Pan XY, Liang JC, Ding ZF, Zhou J, Hu HJ (2021) Species range pattern of breeding birds in the middle part of the Himalayas with a test of Rapoport's rule—Based on data from an altitude gradient of 3600 m. Chinese Journal of Zoology, 56, 358–366. (in Chinese with English abstract) [孙雯, 潘新园, 梁健超, 丁志锋, 周江, 胡慧建 (2021) 喜马拉雅中段繁殖鸟类种域格局及Rapoport法则检验——基于3600 m海拔梯度范围的数据. 动物学杂志, 56, 358–366.]

Wang J, Gao ZZ, Jiang YT, Wan DM (2021) Research advances in the intestinal microbes in wild birds with different feeding habits. Acta Ecologica Sinica, 41, 7939–7945. (in Chinese with English abstract) [王娟, 高泽中, 蒋一婷, 万冬梅 (2021) 不同食性野生鸟类肠道微生物研究进展. 生态学报, 41, 7939–7945.]

Wang YP, Song YF, Zhong YX, Chen CW, Zhao YH, Zeng D, Wu YR, Ding P (2021) A dataset on the life-history and ecological traits of Chinese birds. Biodiversity Science, 29, 1149–1153. (in Chinese with English abstract) [王彦平, 宋云枫, 钟雨茜, 陈传武, 赵郁豪, 曾峘, 吴亦如, 丁平 (2021) 中国鸟类的生活史和生态学特征数据集. 生物多样性, 29, 1149–1153.]

Weiss-Lehman C, Shaw AK (2022) Understanding the drivers of dispersal evolution in range expansions and their ecological consequences. Evolutionary Ecology, 36, 181–197.

Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, process, scale, and synthesis. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 34, 273–309.

Ye YX, Santoro S, Song ZT, Hu CS, Zhang Z, Qing BP, Wang C, Ding CQ (2023) Dispersal patterns of the endangered Crested Ibis suggest high breeding densities drive natal dispersal. Ornithological Applications, 125, duac042.

Zhang WJ, Lu QY, Liang J, Shen ZH (2010) Altitudinal gradients of species richness and range size of vascular plants in Taiwan: A test of Rapoport's rule. Biodiversity Science, 18, 312–322. (in Chinese with English abstract) [张婉君, 卢绮妍, 梁军, 沈泽昊 (2010) 台湾维管束植物物种丰富度和种域宽度的海拔格局及对Rapoport法则的检验. 生物多样性, 18, 312–322.]

Zheng GM (2017) A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2017) 中国鸟类分类与分布名录. 科学出版社, 北京.]

Zheng GM (2023) A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China, 4th edn. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2023) 中国鸟类分类与分布名录(第四版). 科学出版社, 北京.]

Zheng Z, Gong DJ, Sun CX (2014a) Elevational pattern of

species richness and species range size of herpetofauna in Baishuijiang Nature Reserve: A test of Rapoport's rule. Chinese Journal of Ecology, 33, 537–546. (in Chinese with English abstract) [郑智, 龚大洁, 孙呈祥 (2014a) 白水江自然保护区两栖爬行动物物种丰富度和种域海拔梯度格局及对Rapoport法则的验证. 生态学杂志, 33, 537–546.]

Zheng Z, Gong DJ, Sun CX, Li XJ, Li WJ (2014b) Altitudinal patterns of species richness and species range size of vascular plants in Xiaolongshan Reserve of Qinling Mountain: A test of Rapoport's rule. Chinese Journal of Applied Ecology, 25, 2477–2485. (in Chinese with English abstract) [郑智, 龚大洁, 孙呈祥, 李晓军, 李万江 (2014b) 秦岭小陇山保护区维管植物丰富度和种域海拔梯度格局及其对Rapoport法则验证. 应用生态学报, 25, 2477–2485.]

Zhi YJ, Shao MQ, Li QJ (2020) Wading bird habitat, water depth utilization and niche separation in Poyang Lake, China. Pakistan Journal of Zoology, 52, 2243–2250.

Zhu C, Dalsgaard B, Li WD, Kaiser-Bunbury CN, Simmons BI, Ren P, Zhao YH, Zeng D, Gonçalves F, Zhang X, Chang LX, Ding P, Si XF (2025) Interconnecting fragmented forests: Small and mobile birds are cornerstones in the plant-frugivore meta-network. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 122, e2415846122.

Zimova M, Weeks BC, Willard DE, Giery ST, Jirinec V, Burner RC, Winger BM (2023) Body size predicts the rate of contemporary morphological change in birds. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 120, e2206971120.

Zou FS, Ye GF (2016) Distribution List of Terrestrial Vertebrates in Guangdong. Guangdong Science and Technology Press, Guangzhou. (in Chinese) [邹发生, 叶冠锋 (2016) 广东陆生脊椎动物分布名录. 广东科技出版社, 广州.]

(责任编委: 王彦平　责任编辑: 李会丽)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025274

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (3): 24560, pages 1–9
doi: 10.17520/biods.2024560
cstr: 32101.14.biods.2024560

•研究报告•

南充市城区繁殖鸟类群落20年前后的变化

朱浩友[1], 周友兵[2], 罗怡[1,3], 周昭敏[1,3*]

1. 西华师范大学生命科学学院, 四川南充 637009; 2. 三峡大学生物与制药学院, 湖北宜昌 443002; 3. 西华师范大学环境科学与生物多样性保护实验室, 四川南充 637009

摘要: 在过去20年里, 中国投入了大量资金与资源开展生态城市建设, 以实现城市生态系统的可持续发展。由于历史基准数据的缺失, 城市生物多样性在生态城市建设过程中的变化情况仍然缺乏评估。基于2002–2004年南充市城区繁殖鸟类种类和鸟巢数的调查报告, 本文于2023年2–7月开展了5轮重复调查, 分别采用样点法或样线法调查14个斑块绿地和22个行道绿地中的繁殖鸟物种数和巢数。共记录了28种繁殖鸟1,599个巢(冠层筑巢鸟类17种1,451个巢、地面/灌丛筑巢鸟类6种87个巢、树洞筑巢鸟类4种31个巢、人工建筑筑巢鸟类1种30个巢)。与历史数据对比表明: 城区繁殖鸟类的物种数增加了1种, 但是样地物种数平均值减少了1.3种(21.4%, $P = 0.025$), 样地巢数平均值减少了90.4个(67.1%, $P < 0.001$); 繁殖鸟类群落受到筑巢类型和样地类型的交互作用, 其中冠层筑巢鸟类、地面/灌丛筑巢鸟类和人工建筑筑巢鸟类的样地物种数、样地巢数和Shannon-Wiener多样性指数在斑块绿地或行道绿地中发生了显著下降($P < 0.05$)。此外, 物种优势度排序发生显著变化, 其中第一次调查中优势度排名前5的2种地面/灌丛筑巢鸟类和1种洞穴筑巢鸟类被冠层筑巢鸟类替代。因此, 在南充市过去20年的生态城市建设中, 繁殖鸟类没有广泛获得积极的生态收益, 使得其群落组成在小空间尺度上发生了显著改变。我们建议, 城市绿地的规划建设应兼顾不同生态类群, 更全面地提高城市建设的生态效益, 从而为可持续的城市生物多样性和生态服务功能提供保障。

关键词: 城市生物多样性; 繁殖鸟类; 筑巢类型; 行道绿地; 斑块绿地; 生态服务功能; 长期变化

朱浩友, 周友兵, 罗怡, 周昭敏 (2026) 南充市城区繁殖鸟类群落20年前后的变化. 生物多样性, 34, 24560. doi: 10.17520/biods.2024560; cstr: 32101.14.biods.2024560.
Zhu HY, Zhou YB, Luo Y, Zhou ZM (2026) Changes in breeding bird community in an urban area of Nanchong over two decades. Biodiversity Science, 34, 24560. doi: 10.17520/biods.2024560; cstr: 32101.14.biods.2024560.

Changes in breeding bird community in an urban area of Nanchong over two decades

Haoyou Zhu[1], Youbing Zhou[2], Yi Luo[1,3], Zhaomin Zhou[1,3*]

1 *College of Life Sciences, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637009, China*
2 *College of Biological and Pharmaceutical Sciences, China Three Gorges University, Yichang, Hubei 443002, China*
3 *Laboratory of Environmental Science and Biodiversity Conservation, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637009, China*

ABSTRACT

Aim: One main goal of eco-city development is to improve urban biodiversity. However, it is often difficult to determine how it may influence long-term biodiversity patterns, due to the lack of historical benchmark data. Here, we followed up on a study in urban areas of Nanchong during 2002–2004 by replicating the historical survey methods, to examine changes in the breeding bird community, accounting for nesting and habitat types.

Methods: From late February to early July 2023, we conducted five rounds of repeated investigations on the numbers of breeding bird species and nests using point counts in 14 patch green spaces and line transects in 22 roadside green spaces. We compiled an annual dataset based on the recorded species and nests, and then compared it with the historical data.

收稿日期 Received: 2024-12-13; 接受日期 Accepted: 2025-11-26
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhouzm81@gmail.com

Results: We recorded a total of 28 breeding bird species and 1,599 nests (1,451 nests of 17 canopy-nesting species, 87 nests of 6 ground/shrub-nesting species, 31 nests of 4 tree-cavity-nesting species, and 30 nests of 1 artificial-building-nesting species). Compared with the historical data, the total number of breeding species increased by 1, but the average numbers of species and nests across sampling sites decreased by 1.3 (21.4%, $P = 0.025$) and 90.4 (67.1%, $P < 0.001$), respectively; the breeding bird community was affected by the interaction of nesting type and habitat type, where species number, nest number and/or Shannon-Wiener diversity index of canopy-nesting birds, ground/shrub-nesting birds and artificial-building-nesting birds showed a significant decrease ($P < 0.05$) in either patch green spaces or roadside green spaces. In addition, the order of species dominance changed significantly, with two ground/shrub-nesting species and one cave-nesting species that ranked in the top five in the first survey being replaced by canopy-nesting species.

Conclusion: Over the past two decades of eco-city development in Nanchong, breeding birds have not widely obtained positive ecological benefits, resulting in significant changes in their community composition at the local scale. We recommend that the planning and development of urban green spaces take into account the needs of diverse ecological groups to more comprehensively enhance the ecological benefits of urban construction. This approach will help ensure sustainable biodiversity and the provision of ecological services.

Key words: urban biodiversity; breeding birds; nesting types; roadside green space; patch green space; ecological service functions; long-term changes

世界银行将生态城市定义为“通过综合城市规划和管理, 利用生态系统的优势, 为后代保护和培育这些资产, 从而增进公民和社会福祉的城市”(Suzuki et al., 2010)。在生态城市建设过程中, 需要将城市设计与生态联系起来, 注重与自然共存和关爱自然, 从而实现社会的可持续发展(McHarg, 1969; Yang & Li, 2016)。为了应对快速城市化所带来的诸多挑战, 以实现城市生态系统的可持续发展, 中国在过去20年投入了数万亿美元用于生态城市开发、生态修复、生态文明建设和立法优先事项(Wu & Zhang, 2020)。其中, 作为生态城市建设的重要内容, 城市生物多样性反映了人与自然和谐共处水平, 并提供了广泛的经济和社会效益(王海洋等, 2023)。虽然, 我们预期生态城市建设有助于提升城市生物多样性, 但受限于生态城市建设初期基线数据缺失等原因, 在较长时间尺度上对城市生物多样性的比较研究非常匮乏。

为了反映城市生物多样性在长期生态城市建设后的变化情况, 我们选择位于四川省东北部的南充市城区作为研究区域, 在2023年开展了繁殖鸟类群落调查, 并将其与20年前的历史数据进行对比分析。根据南充市统计年鉴, 相比2007年, 2023年南充市市辖区的绿地面积增加了334%, 达到7,241 ha; 公园绿地面积增加了382%, 达到2,275 ha; 公园数量从10个增加至28个, 公园面积增加了445%, 达到2,145 ha。南充市市辖区常住人口增加了0.5%, 达到192万人; 建设用地面积增加71.7%, 达到172万m^2; 民用汽车数量增加10倍至近40万辆。自20世纪60年代, 已有数十篇文献对南充市鸟类多样性、行为和鸟撞等方面进行了报道(例如, 胡锦矗等, 1960; 周友兵, 2004[①]; 黄成俊, 2021[②])。其中, 周友兵[①]在2002年10月至2004年4月调查了主城区斑块绿地和行道绿地的繁殖鸟类群落(以下简称“第一次调查”), 共记录5目18科22属27种鸟类的4,854个鸟巢(冠层筑巢鸟类2目7科10属13种947个鸟巢, 地面/灌丛筑巢鸟类1目5科5属5种981个鸟巢, 洞穴筑巢鸟类3目3科3属3种2,882个鸟巢, 树洞筑巢鸟类1目2科3属3种28个鸟巢, 人工建筑筑巢鸟类1目1科1属2种12个鸟巢, 寄生巢鸟类1目1科1属1种4个鸟巢)。2023年2–7月, 我们按照第一次调查的方法开展重复调查(以下简称“第二次调查”), 并结合景观和筑巢习性, 比较在间隔20年的两次调查中繁殖鸟类的物种组成、鸟巢数量和物种多样性指数。

1 研究区域及方法

1.1 研究区概况

南充市位于四川盆地东北部、嘉陵江中游, 属亚热带湿润季风气候, 年平均气温15.8–17.8℃, 年降雨量980–1,150 mm, 相对湿度76.0%–86.0% (Liu

① 周友兵 (2004) 南充城市绿地内繁殖鸟类繁殖和四种繁殖鸟的行为生态学研究. 硕士学位论文, 西华师范大学, 四川南充.
② 黄成俊 (2021) 城市化进程中土地利用变化对南充高坪机场鸟类群落的影响. 硕士学位论文, 西华师范大学, 四川南充.

et al., 2018)。其主城区包括顺庆、嘉陵和高坪3个区, 南北延伸, 周边景观以农田为主。嘉陵江从东北方流入, 贯穿主城区后向南流出。主城区绿地内木本植物共有84科164属252种, 其中乔木136种, 灌木106种, 藤本10种(谢天资等, 2022)。南充市鸟类共计16目46科243种, 包括留鸟85种, 夏候鸟41种, 冬候鸟60种, 旅鸟57种(邓其祥等, 1980)。其中, 留鸟和夏候鸟的筑巢类型可分为6种: 冠层筑巢(7目25科34属50种)、地面/灌丛筑巢(7目14科31属44种)、洞穴筑巢(3目4科5属7种)、树洞筑巢(3目7科10属12种)、人工建筑筑巢(1目1科1属2种)和巢寄生(1目1科5属6种)。

1.2 研究方法

第一次调查(2002年10月至2004年4月)由周友兵一人开展, 共涉及36个样地(14个斑块绿地面积(平均值 ± 标准差): 0.20 ± 0.18 km^2; 22个行道绿地长度: 0.69 ± 0.34 km) (图1, 附录1)。其中, 斑块绿地为不呈条带状的公园、学校等植被覆盖较高的斑块状区域, 而行道绿地为街道两侧的绿化带。每个季度在36个样地开展一轮调查, 共计6轮调查。每轮调查中, 单个斑块绿地的调查时长为2–6 h, 单个行道绿地的调查时长为1–2 h。调查一般在天气晴朗、少雾、无大风的情况下进行, 日观察时间段为早上6点至中午2点。利用Nikon双目望远镜进行观察。在斑块绿地, 设置若干观察点, 使观察范围覆盖该样地全部区域; 在行道绿地, 以1–2 km/h的速度在行道两侧行进, 观察左右两侧约10 m的范围。如果观察到以下现象之一, 则认为该鸟巢正在被繁殖个体使用, 并将该鸟巢及其相应物种纳入计数: (1)亲鸟将巢材衔入巢中; (2)巢中有卵或雏鸟; (3)亲鸟在距巢2 m范围内持续警报呼叫。如果在多轮调查中发现同一鸟巢被繁殖个体使用, 不重复计数。调查数据经汇总后, 形成各样地的繁殖鸟物种和鸟巢数据, 即第一次调查结果。在第一次调查中, 繁殖鸟的筑巢时间集中在2–7月。

第二次调查(2023年2–7月)由朱浩友开展, 同样在上述第一次调查的36个样地进行。每轮调查从当月下旬持续至次月上旬(约20天), 共计5轮重复调查。为了使两次调查的数据具有较好的可比性, 周友兵指导并参与了其中的第一轮调查。尽可能与第一次调查在观察区域、每轮调查的单个样地调查时长、工作日的天气条件和观察时间段、观察方法, 以及鸟巢和物种计数标准等方面保持一致。寻找鸟巢的过程中, 特别关注邓其祥等(1980)和第一次调查所涉及物种的筑巢生境, 尽量避免出现物种遗漏。5轮调查数据经汇总后, 形成第二次调查结果。

36个样地中, 滨江公园和上中坝湿地公园的地貌和景观变化最大。滨江公园于2018年竣工, 由嘉陵江干道的一处河漫滩改造而成。上中坝湿地公园则于2019年竣工, 由嘉陵江干道的一处江心岛改造而成。其他绿地也存在不同程度的改造, 但其植被状况在两次调查间仍较为相似。斑块绿地中, 乔木、灌木

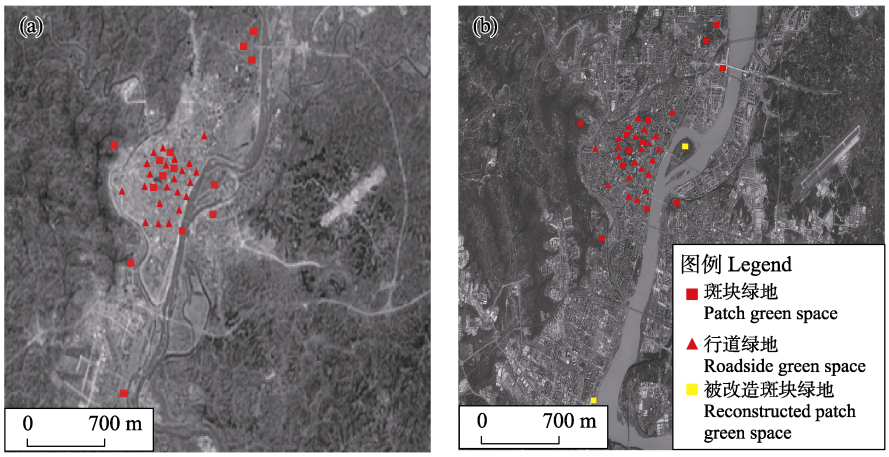


图1 第一次调查(a)和第二次调查(b)中, 南充市城区14个斑块绿地和22个行道绿地位置图。在滨江公园和上中坝湿地公园(被改造斑块绿地), 植被和景观发生明显变化。

Fig. 1 Location map of 14 patch green spaces and 22 roadside green spaces in Nanchong's urban areas during the first survey (a) and the second survey (b). Vegetation and landscape greatly changed in Binjiang Park and Shangzhongba Wetland Park (reconstructed patch green spaces).

和草本植物的多样性较为丰富，常见的有黄葛树(*Ficus virens*)、香樟(*Camphora officinarum*)、朴树(*Celtis sinensis*)、栾树(*Koelreuteria paniculata*)、垂丝海棠(*Malus halliana*)和蓝花鼠尾草(*Salvia farinacea*); 行道绿地中，植被类型较为单一，一般只有1–2种绿化树种，例如桂花(*Osmanthus fragrans*)和银杏(*Ginkgo biloba*)等，灌木稀少，草本植物也多是1–2种，例如白车轴草(*Trifolium repens*)和红叶石楠(*Photinia* × *fraseri*)等，缺乏成片的草地。

根据数据分布属性，使用非参数检验将两次调查的结果进行以下比较: (1)运用Wilcoxon符号秩检验(Wilcoxon signed-rank test)，检验样地物种数(S)、巢数和Shannon-Wiener多样性指数(马克平，1994; 马克平和刘玉明，1994)在前后两次调查中是否存在显著差异; (2)运用Spearman秩相关系数(Spearman rank correlation coefficient，r_s)，检验群落优势物种鸟巢数排序在前后两次调查中是否存在显著差异。其中，Shannon-Wiener多样性指数反映物种多样性，计算公式如下:

$$H' = -\sum_{i=1}^{S} p_i \ln(p_i) \quad (1)$$

其中，S为调查到的繁殖鸟物种总数，p_i为物种的巢相对丰度。

物种优势度指数计算公式如下:

$$D_i = N_i/N \quad (2)$$

其中，N_i为物种的巢数，N为所有物种的总巢数。

上述分析均将筑巢类型纳入考虑。这有助于从多物种集体响应的角度来理解生态系统的变化，从而避免以单一物种为研究对象的局限性(Marja et al., 2013; Schultz et al., 2022)。使用SPSS Statistics 27版本进行数据分析。

2 结果

2.1 繁殖鸟类物种数、巢数和物种多样性的变化

在36个样地中，共记录4目22科25属28种1,599个巢(冠层筑巢鸟类2目12科15属17种1,451个巢、地面/灌丛筑巢鸟类3目6科6属6种87个巢、树洞筑巢鸟类1目3科4属4种31个巢、人工建筑筑巢鸟类1目1科1属1种30个巢)。相比第一次调查，第二次调查新记录的物种11个，未记录到的物种10个，总物种数增加1种(3.7%) (附录2); 巢数下降3,255个(67.1%)，样地物种数平均值减少了1.3种(21.4%, P = 0.025)，样地巢数平均值减少了90.4个(67.1%, P < 0.001) (图2)，Shannon-Wiener多样性指数(P = 0.259)无显著变化。部分物种的巢数变化较大，例如: 白腰文鸟(*Lonchura striata*)巢数减少816个(96.0%)，崖沙燕(*Riparia riparia*)巢数减少2,859个(100.0%)，第二次调查新发现的白颊噪鹛(*Garrulax sannio*)共记录有285个鸟巢(附录2)。

繁殖鸟类的群落变化在不同筑巢类型间存在明显差异(图3)。相比第一次调查，冠层筑巢鸟类物种数增加4种(30.8%)，巢数增加504个(53.2%)，样地物种数平均值(P = 0.644)、样地巢数平均值(P = 0.141)和Shannon-Wiener多样性指数(P = 0.517)无显著变化; 地面/灌丛筑巢鸟类物种数增加1种(20.0%)，

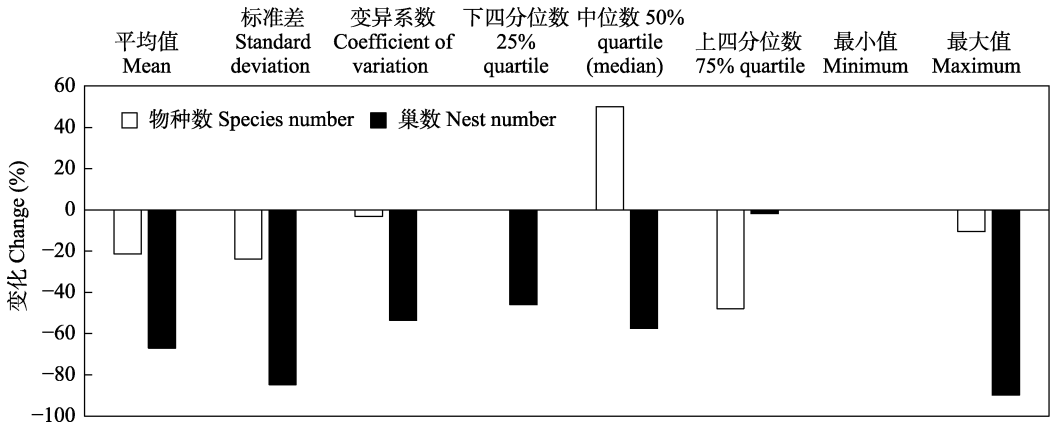


图2 在两次鸟类调查中，36个样地繁殖鸟类群落物种数和巢数分布参数变化

Fig. 2 Changes in species number and nest number in breeding bird communities across the 36 sampling sites between the two surveys

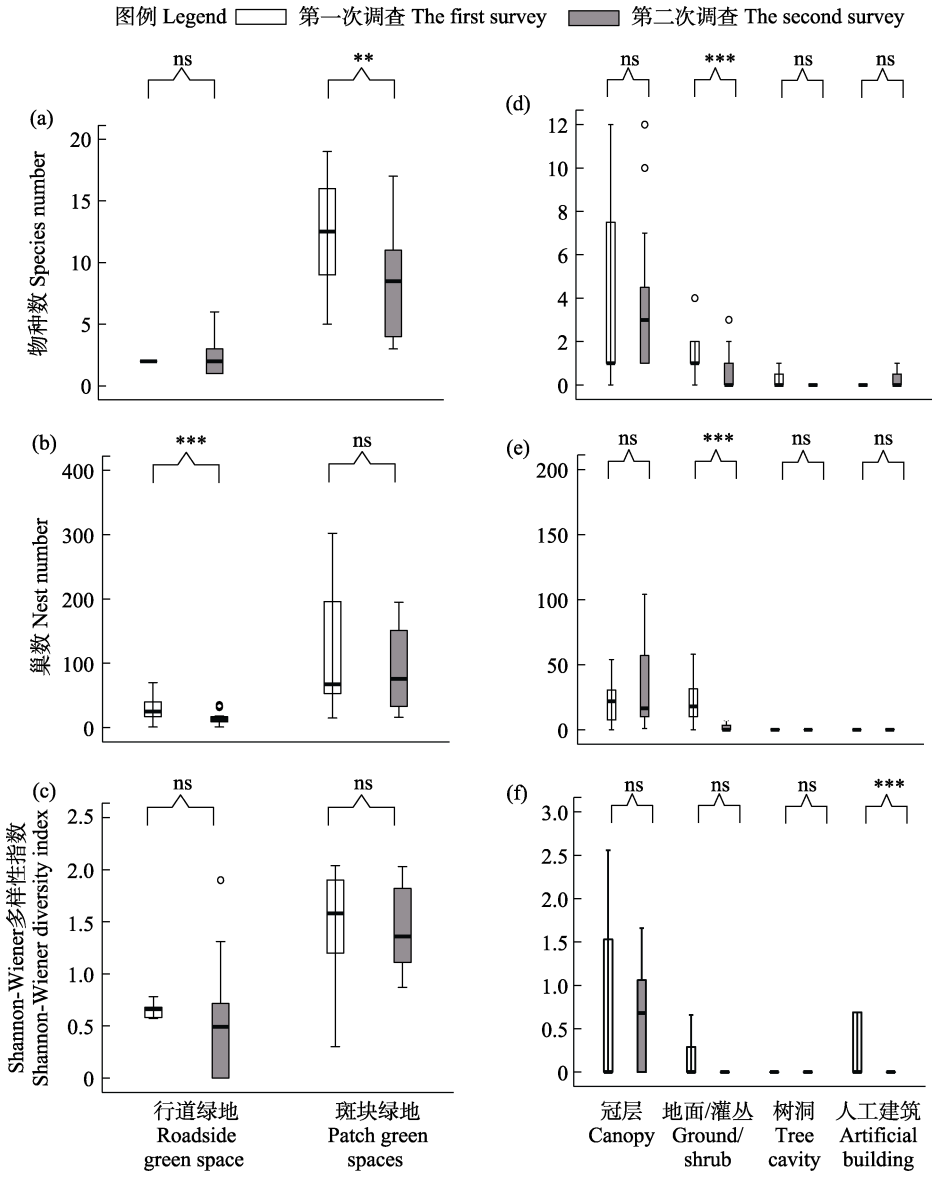


图3　在两次调查中，不同绿地类型繁殖鸟类物种数(a)、繁殖鸟类巢数(b)、Shannon-Wiener多样性指数(c)以及不同生境类型繁殖鸟类物种数(d)、繁殖鸟类巢数(e)、Shannon-Wiener多样性指数(f)发生变化。箱式图上方和下方的线段分别表示上四分位数和下四分位数，箱式图内部的横线表示数据的中位数。 *P* < 0.01; *** *P* < 0.001; ns: *P* > 0.05。**

Fig. 3　Variations in species number (a), nest number (b) and Shannon-Wiener diversity index (c) of breeding birds in roadside and patch sites between the two surveys, and variations in these indices of birds nesting in canopy, ground/shrub, tree cavity and artificial building (d, e, f). The lines above and below the boxplots represent the upper and lower quartiles, respectively; the horizontal line inside the box indicates the median. ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$; ns, $P > 0.05$.

巢数下降894个(91.1%)，样地物种数平均值减少了0.8种(59.2%，$P < 0.001$)，样地巢数平均值减少了24.6个(91.1%，$P < 0.001$)，Shannon-Wiener多样性指数($P = 0.877$)无显著变化；树洞筑巢鸟类物种数增加1种，巢数增加3个(11.0%)，样地物种数平均值($P = 0.739$)、样地巢数平均值($P = 0.905$)和Shannon-Wiener多样性指数($P = 0.199$)无显著变化；人工建筑筑巢鸟类物种数减少1种，巢数增加18个(150.0%)，样地物种数平均值($P = 0.934$)和样地巢数平均值($P = 0.308$)无显著变化，Shannon-Wiener多样性指数($P = 0.001$)显著下降；未发现巢寄生鸟类和洞穴筑巢鸟类。

繁殖鸟类的群落变化在不同生境类型间也存在明显差异(图3)。相比第一次调查，14个斑块绿地中的繁殖鸟类物种数增加1种(3.7%)，巢数减少2,946个(69.5%)，样地物种数平均值减少了3.7种

(30.3%, P = 0.002), 样地巢数平均值(P = 0.069)和Shannon-Wiener多样性指数(P = 0.875)无显著变化; 22个行道绿地中的繁殖鸟类物种数增加3种(75.0%), 巢数下降309个(50.5%), 样地巢数平均值减少了14.1个(50.7%, P = 0.002), 样地物种数平均值(P = 0.490)和Shannon-Wiener多样性指数(P = 0.179)无显著变化。

筑巢类型和生境类型对繁殖鸟类的群落变化存在交互影响。相比第一次调查, 14个斑块绿地中的冠层筑巢鸟类物种数增加3种(21.4%), 巢数增加514个(67.0%), 样地物种数平均值减少了2.6种(30.3%, P = 0.013), 样地巢数平均值无显著变化(P = 0.055), Shannon-Wiener多样性指数(P = 0.016)显著下降; 地面/灌丛筑巢鸟类物种数增加2种(50.0%), 巢数下降587个(87.2%), 样地物种数平均值无显著变化(P = 0.061), 样地巢数平均值减少了41.9个(87.2%, P < 0.001), Shannon-Wiener多样性指数(P = 0.382)无显著变化; 树洞筑巢鸟类物种数增加1种, 巢数增加3个(10.7%), 样地物种数平均值(P = 0.739)、样地巢数平均值(P = 0.905)和Shannon-Wiener多样性指数(P = 0.199)无显著变化; 人工建筑筑巢鸟类物种数减少1种, 巢数增加10个(83.3%), 样地物种数平均值(P = 0.386)和样地巢数平均值(P = 0.721)无显著变化, Shannon-Wiener多样性指数(P = 0.001)显著下降。22个行道绿地中的冠层筑巢鸟类物种数增加2种(66.7%), 巢数下降17个(5.5%), 样地物种数平均值增加了0.9种(85.7%, P = 0.002), 样地巢数平均值(P = 0.751)无显著变化, Shannon-Wiener多样性指数(P = 0.023)显著增加; 地面/灌丛筑巢鸟类物种数减少1种(50.0%), 巢数下降300个(99.7%), 样地物种数平均值减少了0.9种(94.7%, P < 0.001), 样地巢数平均值减少了13.6个(99.6%, P < 0.001), Shannon-Wiener多样性指数(P = 0.102)无显著变化; 未发现树洞筑巢鸟类; 人工建筑筑巢鸟类物种数增加1种, 巢数增加8个, 样地物种数平均值增加0.1种(P = 0.046), 样地巢数平均值(P = 0.066)和Shannon-Wiener多样性指数(P = 1.000)无显著变化。

2.2 繁殖鸟类物种优势度的变化

两次调查间物种优势度排名发生了明显变化。在36个样地, 第一次调查中物种优势度排名前5的物种包括2种冠层筑巢鸟类、2种地面/灌丛筑巢鸟类和1种洞穴筑巢鸟类, 包括白头鹎(*Pycnonotus sinensis*)、乌鸫(*Turdus merula*)、白腰文鸟、白鹡鸰(*Motacilla alba*)和崖沙燕, 第二次调查中物种优势度排名前5的物种则全部是冠层筑巢鸟类, 分别是白头鹎、乌鸫、白颊噪鹛、珠颈斑鸠(*Spilopelia chinensis*)和树麻雀(*Passer montanus*)。第一次调查($D_i \geq 0.006$)和第二次调查($D_i \geq 0.010$)中优势物种排序前11位的物种共计有15个(附录2), 其排序在两次调查间存在显著差异(r_s = −0.036, P = 0.899)。在14个斑块绿地, 物种优势度排名前5的物种及其替代情况与上述基于36个样地的结果相同; 第一次调查($D_i \geq 0.006$)和第二次调查($D_i \geq 0.010$)中优势物种排序前12位的物种共计有16个(附录2), 其鸟巢数量排序在两次调查间存在显著差异(r_s = −0.240, P = 0.185)。在22个行道绿地, 第一次调查中仅记录2种冠层筑巢鸟类(白头鹎和树麻雀)和2种地面/灌丛筑巢鸟类(白腰文鸟和棕头鸦雀*Paradoxornis webbianus*); 第二次调查中物种优势度排名前4的物种有3种冠层筑巢鸟类和1种人工建筑筑巢鸟类, 即白头鹎、白颊噪鹛、树麻雀和家燕(*Hirundo rustica*)(附录2); 这6个物种的鸟巢数量排序在两次调查间存在显著差异(r_s = 0.098, P = 0.762)。

3 讨论

在南充市过去20年的生态城市建设中, 繁殖鸟类群落的物种组成和分布发生了明显变化, 其生态响应差异与空间尺度、筑巢习性和生境类型有关, 其中部分筑巢类型繁殖鸟类并没有获得积极的生态收益。因此, 在较小空间尺度上精细地提升生境质量, 并兼顾不同生态类群, 将有助于生态城市建设的生态收益最大化。

3.1 不同空间尺度的鸟类物种数变化

虽然我们记录到南充市城区繁殖鸟类的物种总数增加了1种, 但样地物种数显著减少。较小空间尺度环境中的物种数在维持较大尺度物种数方面会出现补偿效应, 即鸟类物种数量最多的几个样地可以对较大尺度鸟类物种数产生不成比例的积极影响(Benton et al., 2003; Fuller et al., 2004), 或者在小空间尺度物种丧失的情况下局部区域间的物种差异依然能够在较大空间尺度上维持较高的物种

数(Catano et al., 2020)。例如, 在德国东北部农业地区的一项调查发现, 尽管样地平均物种数减少了约12种(32.5%), 但整个景观中的物种数并未明显下降(Schultz et al., 2022)。两次调查中, 紧邻城郊的西山公园以及嘉陵江边的上中坝湿地公园和滨江公园均具有较高的繁殖鸟类物种数(≥ 12种)。在第一次调查时其物种总数在城区物种总数中的占比为88.0%, 在第二次调查时其占比为96.2%。

3.2 不同空间尺度的鸟巢数量变化

南充市城区繁殖鸟类的样地巢数发生了显著下降, 进而导致群落巢总数下降了67.1%。巢数在较小尺度的变化会通过累积效应, 使得较大尺度的群落巢数发生明显变化。特别是, 个别优势物种在局部区域的剧烈丰度变化可能会对整个群落的丰度造成影响。例如, 在北美地区, 1971–2010年间的集约化农业扩张使在草原栖息的普通夜鹰(*Caprimulgus indicus*)、家麻雀(*Passer domesticus*)等5种鸟类的丰度下降了12.2%, 进而导致鸟类丰度整体下降了10.8% (Schipper et al., 2016)。在本研究中, 崖沙燕的巢数变化最大。该物种在南充嘉陵江边的河漫滩集群筑洞巢繁殖(周昭敏等, 2004)。第一次调查时, 记录到两个繁殖群, 共计2,859个巢, 占群落巢总数的58.9%[①]。这两个繁殖群的营巢地在2017–2020年被分别改造成上中坝湿地公园和滨江公园, 筑巢生境遭到完全破坏。该物种减少的巢数在群落巢总数减少数量中的占比达到87.8%。

3.3 筑巢类型与生态响应差异

不同筑巢习性的繁殖鸟类对城市化的响应存在差异。除了前述因洞穴筑巢生境遭到完全毁坏而导致巢数发生剧烈变化的崖沙燕, 地面/灌丛筑巢鸟类在36个样地的物种数和巢数显著下降, 而冠层、树洞和人工建筑筑巢鸟类的样地物种数和样地巢数则没有显著变化。相对于冠层筑巢鸟类, 地面/灌丛筑巢鸟类的优势度发生了明显下降。地面/灌丛筑巢鸟类的栖息环境更为低矮, 受到人为干扰的影响更为直接。交通、园艺修剪、宠物活动和道路施工等都会破坏或限制地面/灌丛筑巢鸟类的繁殖栖息环境(Ikin et al., 2012; Magre et al., 2019; Patankar et al., 2021)。例如, 美国肯塔基州灌丛区域长期受到农业开发的影响, 导致田雀鹀(*Spizella pusilla*)和北美金翅雀(*Spinus tristis*)等灌丛筑巢鸟类丰度明显下降(Slankard et al., 2024); 受游客接近和交通噪音的影响, 美国阿拉斯加州冰川湾国家公园地面筑巢的北极燕鸥(*Sterna paradisaea*)和褐鹈鹕(*Pelecanus occidentalis*)等地面筑巢鸟类离巢率显著增加, 幼鸟存活率显著降低(Arimitsu et al., 2004)。对冠层和树洞筑巢鸟类而言, 更多种类和数量的树木可以满足更多样的筑巢需求(刘俊雁等, 2019)。对人工建筑筑巢鸟类而言, 城市中虽然存在巨大的生态陷阱风险, 但也为其提供了更多的筑巢机会(Mainwaring, 2015)。对巢寄生鸟类而言, 城市中的生境破碎化有利于寻找寄主目标, 但强烈的人为干扰也会降低其巢寄生的成功率(Burhans & Thompson, 2006)。

3.4 生境类型与生态响应差异

冠层筑巢类群的物种数和Shannon-Wiener多样性指数在斑块绿地显著下降, 但在行道绿地显著增加, 这可能与不同的管护方式有关。相比行道绿地, 斑块绿地的树木通常需要更频繁的修剪, 以满足景观功能要求(Jim, 2004)。然而, 冠层筑巢鸟类对栖息地中树木的隐蔽性通常非常敏感。例如, 在修剪后乔木上的蓝山雀(*Cyanistes caeruleus*)等冠层筑巢鸟类密度要比未修剪乔木上的减少一半(Leal et al., 2013)。相反, 行道绿地管理相对简单, 树木更替较少, 冠层结构较为稳定(Botes & Zanni, 2021)。澳大利亚维多利亚州超过80%的原生林地和森林植被在当地城市化后消失, 黑头矿鸟(*Manorina melanocephala*)等35种冠层筑巢鸟类受到影响后选择了城市行道绿地作为筑巢地点(Hall et al., 2016)。

生态城市建设应增加城市绿地面积和生物栖息地, 优化当地的生态系统服务功能(Fang et al., 2022)。因此, 城市规划必须为不同的生态类群提供适宜的栖息地, 特别需要兼顾崖沙燕等对筑巢生境存在高度偏好性的种类(Desalegn & Abebe, 2024)。值得注意的是, 在栖息地丧失、退化和其他环境变化(如全球变暖)发生后, 生物多样性的下降可能具有相当长的时间滞后性(Chen et al., 2023)。这种时间滞后通常会使人们不能及时感知生物多样性丧失, 最终导致多样性保护和补救的延迟(Ning et al., 2021; Chen et al., 2023)。为确保城市生态建设能够达成既定效益, 应开展较长时间周期的动态监测。

① 周友兵 (2004) 南充城市绿地内繁殖鸟类繁殖和四种繁殖鸟的行为生态学研究. 硕士学位论文, 西华师范大学, 四川南充.

通过对关键生物指标的定期监测和系统数据分析来识别生物多样性在城市生态环境中的变化趋势, 预测可能的生态风险, 并尽早识别出潜在的威胁因素, 从而及时采取干预措施。综上, 在生态城市建设过程中, 南充市城区的繁殖鸟类尚未广泛获得积极的生态收益。城市绿地的规划建设应兼顾不同生态位物种。通过建立长期监测体系, 及时发现生物多样性变化的趋势和潜在威胁, 对保护措施和管理策略形成持续优化, 从而维护健康、可持续的城市生物多样性。

参考文献

Arimitsu ML, Romano MD, Piatt JF (2004) Ground-nesting marine birds and potential for human disturbance in Glacier Bay National Park. In: Proceedings of the Fourth Glacier Bay Science Symposium (eds Piatt JF, Gende SM), pp. 196–200. U. S. Geological Survey, Juneau, Alaska.

Benton TG, Vickery JA, Wilson JD (2003) Farmland biodiversity: Is habitat heterogeneity the key? Trends in Ecology & Evolution, 18, 182–188.

Botes CM, Zanni AM (2021) Trees, ground vegetation, sidewalks, cycleways: Users' preferences and economic values for different elements of an urban street—A case study in Taipei. Environmental Economics and Policy Studies, 23, 145–171.

Burhans DE, Thompson FR III (2006) Songbird abundance and parasitism differ between urban and rural shrublands. Ecological Applications, 16, 394–405.

Catano CP, Fristoe TS, LaManna JA, Myers JA (2020) Local species diversity, β-diversity and climate influence the regional stability of bird biomass across North America. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 287, 20192520.

Chen XJ, Wang Q, Cui BS, Chen GG, Xie T, Yang WX (2023) Ecological time lags in biodiversity response to habitat changes. Journal of Environmental Management, 346, 118965.

Deng QX, Hu JC, Yu ZW, Chen HX (1980) Report on the Nanchong bird survey. Journal of Nanchong Teachers College (Natural Sciences Edition), 2, 46–88. (in Chinese) [邓其祥, 胡锦矗, 余志伟, 陈鸿熙 (1980) 南充地区鸟类调查报告. 南充师院学报(自然科学版), 2, 46–88.]

Desalegn T, Abebe B (2024) Diversity and distribution of avifauna in the northeast of Addis Ababa, central Ethiopia. The Scientific World Journal, 2024, 5592074.

Fang Z, Ding TH, Chen JY, Xue S, Zhou Q, Wang YD, Wang YX, Huang ZD, Yang SL (2022) Impacts of land use/land cover changes on ecosystem services in ecologically fragile regions. Science of the Total Environment, 831, 154967.

Fuller RJ, Hinsley SA, Swetnam RD (2004) The relevance of non-farmland habitats, uncropped areas and habitat diversity to the conservation of farmland birds. Ibis, 146, 22–31.

Hall M, Nimmo D, Bennett AF (2016) At the crossroads: Does the configuration of roadside vegetation affect woodland bird communities in rural landscapes? PLoS ONE, 11, e0155219.

Hu JC (1960) New records of non-passerine birds in Sichuan Province. Chinese Journal of Zoology, 7, 307–309. (in Chinese) [胡锦矗 (1960) 四川省非雀形目鸟类的新纪录. 动物学杂志, 7, 307–309.]

Ikin K, Knight E, Lindenmayer DB, Fischer J, Manning AD (2012) Linking bird species traits to vegetation characteristics in a future urban development zone: Implications for urban planning. Urban Ecosystems, 15, 961–977.

Jim CY (2004) Green-space preservation and allocation for sustainable greening of compact cities. Cities, 21, 311–320.

Leal AI, Correia RA, Palmeirim JM, Granadeiro JP (2013) Does canopy pruning affect foliage-gleaning birds in managed cork oak woodlands? Agroforestry Systems, 87, 355–363.

Liu JY, Zheng Z, Dong TF (2019) Density and characteristics of tree holes in different forest types in Xishuangbanna. Acta Ecologica Sinica, 39, 494–501. (in Chinese with English abstract) [刘俊雁, 郑征, 董廷发 (2019) 西双版纳不同森林类型的树洞密度及其特征. 生态学报, 39, 494–501.]

Liu S, Yu WH, Li F, Zhao J, Yin RY, Zhou ZM, Pan B (2018) Fertilizer application in rural cropland drives cadmium enrichment in bats dwelling in an urban area. Environmental Pollution, 242, 970–975.

Ma KP (1994) Measurement of biotic community diversity. I. α diversity (Part 1). Chinese Biodiversity, 2, 162–168. (in Chinese) [马克平 (1994) 生物群落多样性的测度方法. I. α多样性的测度方法(上). 生物多样性, 2, 162–168.]

Ma KP, Liu YM (1994) Measurement of biotic community diversity. I. α diversity (Part 2). Chinese Biodiversity, 2, 231–239. (in Chinese) [马克平, 刘玉明 (1994) 生物群落多样性的测度方法. I. α多样性的测度方法(下). 生物多样性, 2, 231–239.]

Magre JM, Juncà MB, Campanera JM, Pagès AB, Mallén IR, Zaragoza RM, Mateo SS, Barberà MP, Lozano CB (2019) How urban green management is influencing passerine birds' nesting in the Mediterranean: A case study in a Catalan city. Urban Forestry & Urban Greening, 41, 221–229.

Mainwaring MC (2015) The use of man-made structures as nesting sites by birds: A review of the costs and benefits. Journal for Nature Conservation, 25, 17–22.

Marja R, Uuemaa E, Mander Ü, Elts J, Truu J (2013) Landscape pattern and census area as determinants of the diversity of farmland avifauna in Estonia. Regional Environmental Change, 13, 1013–1020.

McHarg IL (1969) Design with Nature. American Museum of

Natural History, New York.

Ning Z, Chen C, Zhu Z, Xie T, Wang Q, Cui B, Bouma TJ (2021) Tidal channel-mediated gradients facilitate *Spartina alterniflora* invasion in coastal ecosystems: Implications for invasive species management. Marine Ecology Progress Series, 659, 59–73.

Patankar S, Jambhekar R, Suryawanshi KR, Nagendra H (2021) Which traits influence bird survival in the city? A review. Land, 10, 92.

Schipper AM, Belmaker J, de Miranda MD, Navarro LM, Böhning-Gaese K, Costello MJ, Dornelas M, Foppen R, Hortal J, Huijbregts MAJ, Martín-López B, Pettorelli N, Queiroz C, Rossberg AG, Santini L, Schiffers K, Steinmann ZJN, Visconti P, Rondinini C, Pereira HM (2016) Contrasting changes in the abundance and diversity of North American bird assemblages from 1971 to 2010. Global Change Biology, 22, 3948–3959.

Schultz A, Glemnitz M, Stachow U, Schwierz F (2022) Changes in a bird community in an agricultural landscape in northeast Germany between 1999 and 2015. Land, 11, 2115.

Slankard KG, Leffew B, Patton MD, Baird LK, Miller J, Stoelb D, Pelly D, Barnard JO, Taylor L, Burford LS (2024) The effects of native grass and shrub restoration on nesting and fall migrant songbirds in central Kentucky. Diversity, 16, 615.

Suzuki H, Dastur A, Moffatt S, Yabuki N, Maruyama H (2010) Eco^2 Cities: Ecological Cities as Economic Cities. The World Bank, Washington, DC.

Wang HY, Wang HQ, Chen XY, Han BL, Shu CJ, Zhang T, Ding SY (2023) A review of research on urban biodiversity assessment and enhancement in China and abroad. Acta Ecologica Sinica, 43, 2995–3006. (in Chinese with English abstract) [王海洋, 王浩琪, 陈禧悦, 韩宝龙, 束承继, 张童, 丁仕宇 (2023) 国内外城市生物多样性评价与提升研究综述. 生态学报, 43, 2995–3006.]

Wu F, Zhang J (2020) Explore urban sustainable ecology construction from bio-design perspective. In: Advances in Human Factors in Architecture, Sustainable Urban Planning and Infrastructure (ed. Kacprzyk J), pp. 71–77. Springer International Publishing, Cham.

Xie TZ, Chen JH, Xie C, Liu YD, He JM, Gong GT, Mu CL (2022) Analysis of urban forest structural characteristics in the main urban area of Nanchong City. Journal of Sichuan Forestry Science and Technology, 43(2), 118–123. (in Chinese with English abstract) [谢天资, 陈俊华, 谢川, 刘一丁, 何家敏, 龚固堂, 慕长龙 (2022) 南充市主城区城市森林结构特征分析. 四川林业科技, 43(2), 118–123.]

Yang B, Li SJ (2016) Design with nature: Ian McHarg's ecological wisdom as actionable and practical knowledge. Landscape and Urban Planning, 155, 21–32.

Zhou ZM, Zhou YB, Hu JC, Zhuang H, Zhu W, Chen T (2004) Vocalization behavior of male sand martins (*Riparia riparia*) during the breeding season. Chinese Journal of Zoology, 39(6), 77–81. (in Chinese with English abstract) [周昭敏, 周友兵, 胡锦矗, 庄华, 朱维, 陈涛 (2004) 崖沙燕繁殖期雄鸟的鸣叫行为. 动物学杂志, 39(6), 77–81.]

(责任编委: 李晟　责任编辑: 李会丽)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2024560

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (3): 25290, pages 1–15
doi: 10.17520/biods.2025290
cstr: 32101.14.biods.2025290

•研究报告•

西鄂尔多斯高原濒危孑遗植物四合木相关真菌的多样性与群落构建机制

陈昭[#], 徐颖[#], 梁田雨, 赵艳玲, 张旋, 王禄景, 杨颜慈[*], 王永龙[*]

包头师范学院生态环境学院, 内蒙古包头 014030

摘要: 四合木(*Tetraena mongolica*)是内蒙古鄂尔多斯高原地区珍稀濒危孑遗植物, 目前已有研究对四合木相关真菌的多样性和群落结构仍知之甚少。本研究利用Illumina高通量测序技术分析四合木叶片、根系和根际土壤样本中的真菌多样性, 探究其群落结构与构建机制。结果表明, 四合木不同部位共有752个真菌可操作分类单元(operational taxonomic units, OTUs), 不同部位的真菌多样性和群落组成存在显著差异, 不同植物部位具有偏好性和标志性真菌类群。真菌多样性从根际土壤到根再到叶呈降低趋势, 其中根和叶的表生真菌多样性高于内生真菌。中性群落模型、修正后随机率和基于系统发育分箱推断群落构建机制的零模型分析显示, 随机性过程特别是扩散限制和生态漂变主导了四合木相关真菌群落的构建, 各生态学过程在不同部位真菌群落构建中的重要性不同。本研究可为珍稀孑遗植物的保护提供一定的科学依据和实践指导。

关键词: 孑遗植物; 植物部位; 偏好性真菌; 扩散限制; 功能类群

陈昭, 徐颖, 梁田雨, 赵艳玲, 张旋, 王禄景, 杨颜慈, 王永龙 (2026) 西鄂尔多斯高原濒危孑遗植物四合木相关真菌的多样性与群落构建机制. 生物多样性, 34, 25290. doi: 10.17520/biods.2025290; cstr: 32101.14.biods.2025290.

Chen Z, Xu Y, Liang TY, Zhao YL, Zhang X, Wang LJ, Yang YC, Wang YL (2026) Diversity and mechanisms underlying community assembly of the fungi associated with *Tetraena mongolica*, an endangered relict plant in West Ordos. Biodiversity Science, 34, 25290. doi: 10.17520/biods.2025290; cstr: 32101.14.biods.2025290.

Diversity and mechanisms underlying community assembly of the fungi associated with *Tetraena mongolica*, an endangered relict plant in West Ordos

Zhao Chen[#], Ying Xu[#], Tianyu Liang, Yanling Zhao, Xuan Zhang, Lujing Wang, Yanci Yang[*], Yonglong Wang[*]

School of Ecology and Environment, Baotou Teachers' College, Baotou, Inner Mongolia 014030, China

ABSTRACT

Aim: This study explored the diversity and ecological mechanisms of the fungal communities in different compartments of *Tetraena mongolica*.

Methods: Leaf, root and soil samples were collected from *T. mongolica*, and Illumina high-throughput sequencing targeting the fungal ITS1 region was employed to analyze fungal diversity and composition. Additionally, preference analysis and LEfSe analysis were adopted to detect the biomarker fungi for each plant compartment, and the neutral community model (NCM), modified stochasticity ratio (MST) and infer community assembly mechanisms by phylogenetic-bin-based null model analysis (iCAMP) approaches were used to examine the ecological processes driving fungal communities.

Results: A total of 752 fungal operational taxonomic units (OTUs) were identified across five plant compartments. Significant differences in fungal diversity and composition were observed among compartments, with niche-preferential OTUs and biomarker taxa specific to each compartment. Fungal diversity decreased progressively from the rhizosphere

收稿日期 Received: 2025-07-21; 接受日期 Accepted: 2025-11-28

基金项目: 国家自然科学基金(32260027)、内蒙古自治区高等学校科学技术研究项目(NJZY22029)和内蒙古高等学校青年科技人才发展项目(青年科技英才) (NJYT24051) Supported by the National Natural Science Foundation of China (32260027), Scientific and Technological Research Project of Higher Education Institutions in Inner Mongolia Autonomous Region (NJZY22029), and Program for Young Talents of Science and Technology in Universities of Inner Mongolia Autonomous Region (NJYT24051)

共同第一作者 Co-first authors

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: wylongceltics@163.com; yycjyl@163.com

soil to root and then leaf. Epiphytic samples of roots and leaves harbored higher fungal diversity than endophytic samples. Integrated analyses using the NCM, MST, and iCAMP revealed that stochastic processes, particularly the dispersal limitation and ecological drift, dominated fungal community assembly. Furthermore, the relative importance of these ecological processes varied across different plant compartments.
Conclusion: This research reveals, for the first time, the community diversity and community assembly mechanisms of fungi associated with the endangered relict plant *T. mongolica*, and provides a scientific basis and practical guidance for conserving rare relict plants.
Key words: relict plant; plant compartment; preference fungi; dispersal limitation; functional group

植物微生物是植物生命体的重要组成部分, 在促进植物生长、增强植物抗逆性以及加快凋落物的生物地球化学循环等方面发挥着重要的作用(Behie & Bidochka, 2014; Trivedi et al., 2020; Marro et al., 2022)。一些有益真菌与植物相互作用, 研究表明, 通过各种机制增强植物对病原体的免疫能力, 真菌不仅能够抵制病原菌及极端干旱、盐分等非生物因素的胁迫促进植物生长, 而且可以促进植物凋落物的分解(Bennett et al., 2017; Tiwari et al., 2024; Zhang et al., 2024; Xu et al., 2025)。了解真菌多样性是进一步探究其生态功能的基础(Xu et al., 2025), 因此, 揭示与植物相关真菌多样性以及阐明真菌群落的构建机制对于理解生物多样性、维持群落稳定和生态系统的功能等具有重要意义。

前人研究发现植物部位是影响植物相关微生物群落的重要因素(Cregger et al., 2018; del Pilar Martínez-Diz et al., 2019; Sonam & Liu, 2024; Zhang et al., 2025), 例如Cregger等(2018)对杨树(*Populus* spp.)、Gao等(2020)对农作物高粱(*Sorghum bicolor*)、Yang等(2022)对中国福建亚热带森林13种木本植物、Li等(2022)对若尔盖湿地草原3种草本植物以及Zhang等(2025)对金银花(*Lonicera japonica*)的研究均表明植物相关的微生物或真菌的多样性及其群落结构在植物不同部位如叶片(表面和内部)、根系、根际土壤之间存在显著差异。此外, Yao等(2019)对红树林5种植物、张旋等(2024)对孑遗植物半日花(*Helianthemum songaricum*)叶际真菌的研究都表明叶片内部和表面的真菌多样性和群落构成显著不同。植物不同器官或部位的微生境存在差异即不同部位提供的理化环境、养分状况以及宿主分泌物等不同, 这对微生物群落起到筛选作用, 导致定殖的真菌群落存在显著差异。同时, 受到宿主选择效应的影响, 从土壤到根际再到内部, 从叶片表面到叶片内部, 真菌的多样性通常呈现下降趋势(Zheng & Gong, 2019; Li et al., 2022), 这可能是植物相关微生物在土壤–植物连续体上的多样性分布规律。因此, 揭示植物体不同器官或部位的微生物多样性、群落组成及其变化, 对于进一步理解植物相关微生物的功能以及植物与微生物互作有重要意义(Compant et al., 2019; Trivedi et al., 2020)。

近些年, 越来越多的研究者应用生态学过程解析植物相关微生物群落构建机制(Xiong et al., 2021; Prieto-Rubio et al., 2022; Yang et al., 2022; Chen et al., 2025), 例如Yang等(2022)对亚热带森林13种木本植物的研究表明确定性过程主导了植物叶表、根系以及根际土壤的真菌群落构建; 与之相反的是, 张旋等(2024)对荒漠孑遗植物半日花叶际真菌的研究则表明随机性过程主导了叶际表生与内生真菌群落的构建。微生物群落的构建机制通常与空间尺度大小以及环境异质性有关, 即在较大空间尺度或环境异质性较强时, 微生物群落构建主要由确定性过程驱动; 当研究尺度较小或环境异质性较低时, 微生物群落构建则主要由随机性过程驱动(Kivlin et al., 2014; Bahram et al., 2016; Shi et al., 2018; Zhang et al., 2024)。此外, 由于植物不同器官或部位的理化性质、结构与功能存在差别, 其微生物群落构建的机制也可能存在差异。

四合木(*Tetraena mongolica*)主要分布在中国宁夏与内蒙古交界的麻黄沟地区。四合木起源于古地中海植物区系, 是中国特有的单种属孑遗植物, 为草原化荒漠物种之一, 被誉为“植物中的大熊猫”。四合木在荒漠生态系统的防风固沙方面具有积极的作用, 然而, 由于人类过度放牧与乱砍滥伐, 导致四合木的分布区域日渐缩小、生存面临较大危机, 保护工作迫在眉睫(姬玉飞等, 2024; 吕增伟等, 2024)。然而, 目前对四合木的研究主要集中在种群及其分布、生理特征、叶绿体基因组等方面(段义忠等, 2019; 张丽等, 2023; 贾芳彬等, 2025), 仅少量

研究涉及到四合木古菌群落、根际土壤功能菌筛选等(赵世超, 2019[①]; 刘建利等, 2021), 而对其不同组织的真菌多样性、群落结构及其构建机制尚不清楚, 相关研究亟待开展。

因此, 基于以上研究背景与进展, 本研究在西鄂尔多斯国家级自然保护区采集四合木的根系、叶片、根际土壤, 利用高通量测序技术检测其不同部位真菌的多样性, 主要验证以下两个假设: (1)四合木不同部位真菌群落存在显著差异且根际土壤真菌多样性最高; (2)四合木相关真菌的群落构建主要由随机性过程驱动且各生态学过程的重要性不同。本研究有助于了解珍稀孑遗植物四合木不同部位的真菌群落组成, 加深对植物共生真菌的认识, 进而为珍稀孑遗植物的保护提供科学依据和实践指导。

1 材料与方法

1.1 研究区概述

采集地位于西鄂尔多斯国家级自然保护区(106°42′–107°44′ E, 39°13′–40°11′ N), 属干燥的大陆性季风气候, 据过去40年气候数据得知, 该地年平均气温为7.8–8.1℃, 年平均降水量162–272 mm (Fang & Zhang, 2013; Liu et al., 2023)。保护区分布有国家二级保护植物沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)、绵刺(*Potaninia mongolica*)和半日花等多种古老的第三纪孑遗植物。

1.2 样品采集与处理

尽管已有研究报道地点或空间距离会影响真菌的多样性和群落结构, 但是本研究主要关注植物部位对真菌群落的影响, 因此选择了保护区内孑遗植物保护较好、人为活动极少的1个地点开展样品采集。根据当地每日的天气预报, 保证采样前一周没有发生过沙尘、降雨等, 尽可能地减少天气对植物微生物的影响。本研究共设置6个样方, 每个样方大小为10 m × 10 m, 为了获得有代表性的样本, 要求每两个样方之间的间隔至少大于50 m。每个样方选取5株个体, 从植物的3个不同方向采集植物的根系及根围土壤, 选取植株5–6支健康枝干(无病虫害或牲畜取食的), 并分别装入干净的自封袋中。将5株个体各个部位的样本混合在一起代表该样方的样本。因此, 本研究共采集30株健康植株, 18份样品即6份叶片样本、6份根系样品和6份根际土壤样品, 将做好标记的样品放入随身携带的冰盒中低温保存, 在24 h内带回实验室处理。四合木野外居群及单植株样貌见图1。

1.3 叶片、根际、土壤真菌样品的制备

称取植物叶片5 g放于50 mL离心管中, 加入35 mL预冷的PBS缓冲液。超声清洗(45 s)和漩涡震荡(30 s)各3次, 将叶片转移到新的离心管中, 10,000 *g*离心10 min收集沉淀, 即为叶际表生微生物样品(YB)。将新离心管中的叶片, 利用三步法进行表面消毒, 依次使用75%乙醇处理1 min, 3.25%的次氯酸钠处理3 min, 75%乙醇处理30 s, 无菌水浸洗处理3 min, 即为叶际内生微生物样品(YN)。根系样品的处理方法与叶际样品处理方法一致, 并由此获得根际表生样品(GB)和根际内生样品(GN)。根际土壤样品(GT)用2 mm筛子清除植物杂质和根系, 装入无菌自封袋中。因此, 本研究合计30份样本, 即6份叶际表生样品、6份叶际内生样品、6份根际表生样品、6份根际内生样品和6份根际土壤样品用于后续实验。样品存放于–80℃冰箱, 用于总基因组提取。

1.4 叶片、根系、土壤总DNA的分子检测

使用试剂盒(DNeasy PowerSoil Pro Kit, QIAGEN, 货号: 47014)进行根系表生、叶际表生以及土壤微生物总基因组的提取, 严格按照试剂盒说明书操作。采用CTAB方法进行根系内生和叶际内生微生物基因组提取。提取完的DNA保存于–80℃冰箱, 用于后续实验。采用ITS1F (5'-barcode-CTTGGTCATTT

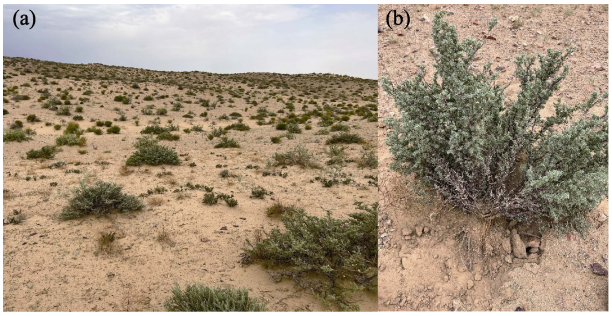


图1 西鄂尔多斯高原孑遗植物四合木野外照片。(a)野外居群; (b)采样时单植株样貌。

Fig. 1 Field photos of *Tetraena mongolica*, an endangered relict plant in West Ordos Plateau. (a) Field population; (b) Single plant individual.

① 赵世超 (2019) 四种荒漠珍稀植物根际土壤功能菌株的分离筛选及其促生作用研究. 硕士学位论文, 内蒙古大学, 呼和浩特.

AGAGGAAGTAA-3')和ITS2 (5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3')扩增真菌ITS1区, 其中引物ITS2带有12个碱基barcode用于区分样品, 每份样品重复3次PCR后混合为一份, 并使用PCR产物纯化试剂盒QIAquick PCR Purification Kit纯化。每个样品抽取相同摩尔的PCR产物混合, 最后在Illumina Miseq-PE250平台上完成测序(上海派森诺生物科技股份有限公司)。测序原始数据已上传至美国国家生物技术信息中心(National Center for Biotechnology Information, NCBI, https://www.ncbi.nlm.nih.gov/)数据库(登录编号: PRJNA1288565)。

1.5 生物信息学分析

针对Illumina原始双端测序数据, 首先使用cutadapt (v2.1)软件根据样本的barcode序列获得样本的有效序列, 并使用fastp (v0.23.2)软件去除低质量序列和序列控制。使用ITSx (v1.1.2)软件进行真菌ITS1序列的提取, 然后基于UNITE数据库(https://unite.ut.ee)进行嵌合体的检查和移除。使用Usearch软件中的cluster otus命令按照97%的序列相似性划分操作分类单元(operational taxonomic units, OTUs)。基于UNITE数据库, 使用BLAST软件进行OTU的分类信息注释。为了避免不同样本测序深度差异对后续统计学分析的影响, 使用R软件vegan包的rarefy命令将数据按照最低序列数(1,042)进行标准化处理, 最终保留27个样本用于分析(编号为s41/s44/ss41的3个样品序列数低于300, 被剔除)。该部分分析方法参考Zhang等(2023)和张旋等(2024)。

1.6 数据分析

本文分析主要基于R v4.3.2完成。为更加全面地衡量真菌的多样性情况, 使用vegan包计算丰富度指数(richness index)、Shannon指数(Shannon index)、Simpson指数(Simpson index)和Chao1指数(Chao1 index) 4个多样性指数。丰富度指数体现实际观测的物种数量; Shannon指数同时考虑物种丰富度和均匀度, 对群落的丰富度以及稀有物种更敏感; Simpson指数也同时考虑物种丰富度和均匀度, 其对优势种敏感; Chao1指数用于估计群落中物种丰富度, 特别用于推测未被发现的物种数量, 其数值越大, 表示群落中的物种丰富度越高, 即可能存在更多未被发现的物种。使用stats包中的pairwise.t.test函数进行多组间的配对t检验, 以此分析植物不同部位之间真菌多样性的差异。Bray-Curtis距离矩阵可有效反映微生物多度差异, 被广泛应用于微生物β多样性分析方法, 本研究中的分析也基于真菌多度数据。因此, 基于Bray-Curtis距离算法对样本数据进行主坐标分析(principle coordinate analysis, PCoA), 同时结合置换多元方差分析(permutational multivariate analysis of variance, PerMANOVA)探究不同部位间群落构成的差异性。使用线性判别分析(linear discriminant analysis (LDA) effect size, LEfSe)探究植物不同部位的标志类群, 其中LDA阈值设为4.5。使用Toju等(2016)开发的偏好性分析方法探究具有植物部位(生态位)偏好性的真菌OTUs。简要来说, 首先将样品-OTUs多度矩阵转化为植物部位-OTUs频度矩阵, 即观测矩阵(矩阵中的数字代表该OTUs在某植物部位出现的次数), 然后基于shuffle-null随机模型得到1,000个随机化的物种水平矩阵(随机矩阵)。使用bipartite包中(Dormann et al., 2009)的“dfun”命令分别计算上述观测矩阵和1,000个随机矩阵, 以此得到植物和真菌的实际和随机化的物种专一性指数d' (Blüthgen et al., 2007), 并对其进行标准化处理获得z-standardized d'。计算公式如下:

$$z\text{-standardized } d' = \frac{d'_{\text{observed}} - \text{Mean}\left(d'_{\text{randomized}}\right)}{\text{SD}\left(d'_{\text{randomized}}\right)} \quad (1)$$

基于上述原理, 本研究计算了所有植物部位-OTUs配对的二维偏好性(two-dimensional preferences, *2DP*)及其显著性数值, 绘制了*2DP*-*P*值分布图并以此寻找具有显著配对偏好性的植物部位-OTUs对。分析中采用单尾t检验获得显著性数值P值并对其进行假发现率(false discovery rate, FDR)校正。由于稀有OTUs的偏好性难以评估, 本研究只展示优势OTUs的偏好性(序列数占总序列数的0.5%以上)。基于NST包中的tNST函数计算修正的标准化随机率(modified stochasticity ration, MST), 以探究群落的构建机制。MST指数范围为0–1, 0表示群落的构建完全由确定性过程驱动, 1表示群落完全由随机性过程驱动, 指数以0.5为界, 大于0.5表示随机性过程对群落构建的贡献多于确定性过程, 反之则表示确定性过程贡献大于随机性过程(Ning et al., 2019)。

使用minpack.lm包中的nlsLM函数进行中性群落模型(neutral community model, NCM)分析, 以此

量化随机性过程的重要性, 该分析主要考虑R^2值和m值, R^2越接近1, 表示群落模型越符合中性过程, 即随机性过程贡献越大, m值则表示群落中物种的迁移速率, 数值越接近0表示迁移率越低, 暗示了扩散限制的影响(Sloan et al., 2006)。使用基于系统发育分箱的零模型推断群落构建机制(infer community assembly mechanisms by phylogenetic-bin-based null model analysis, iCAMP)进一步量化各生态过程对群落构建的贡献。该分析中iCAMP计算可以获得β净相关指数(beta net relatedness index, βNRI)和Raup-Crick距离指数(Raup-Crick distance index, RC), 以量化不同生态过程的贡献。具体判定标准为: 当βNRI < –1.96时, 对应同质选择(homogeneous selection)的百分比; βNRI > 1.96时, 对应异质选择(heterogeneous selection)的百分比; 若|βNRI| ≤ 1.96, 则需结合RC值进一步判断, 即RC < –0.95表示同质扩散(homogenizing dispersal)的百分比, RC > 0.95表示扩散限制(dispersal limitation), 而|RC| ≤ 0.95则主要归因于漂变(drift) (Ning et al., 2020)。此外, 我们使用FungalTraits数据库(https://unite.ut.ee/ repository.php) (Põlme et al., 2020)对真菌OTUs进行功能类群划分, 并分析了主要功能类群的多样性、群落组成以及群落构建机制。

2 结果

2.1 四合木不同部位真菌多样性分析

本研究共获得1,241个OTUs, 经鉴定获得934个真菌OTUs, 标准化处理后保留752个真菌OTUs用于后续统计分析。丰富度指数、Shannon指数、Simpson指数和Chao1指数结果显示, 四合木不同部位真菌的多样性存在显著差异, 例如, 根际土壤真菌丰富度显著高于根内、叶表和叶内的真菌丰富度, 同样根际土壤真菌Chao1指数显著高于根内和叶内(图2)。相似地, 腐生真菌和病原真菌的多样性在不同部位间也存在显著差异, 例如腐生菌OTUs丰度的多样性在根际土壤中显著高于叶表和根内; 病原菌的Shannon指数在根际土壤中显著高于叶内和叶表(附录1)。这说明真菌多样性在同一植物不同部位具有差异性分布。基于交集图分析显示, 不同部位都存在独有的OTUs。不同部位OTUs数量排序为: 根际土壤(477) > 根表(341) > 根内(204) > 叶表(202) > 叶内(186), 各自独有的OTUs数量分别是190、68、62、52和38, 5个部位共享44个OTUs (图3)。

2.2 四合木不同部位真菌群落组成分析

在真菌群落的整体水平上, 子囊菌门和担子菌门为优势菌门, 且子囊菌占据绝对优势(71.7%)。在纲水平上, 四合木真菌群落主要为座囊菌纲、粪壳菌纲、散囊菌纲、盘菌纲和未鉴定真菌, 它们的相对多度分别为34.11%、27.29%、18.13%、8.21%和7.35% (图4a)。座囊菌纲在叶表生和叶内生中相对多度明显高于根和根际土壤, 说明座囊菌纲是叶片的优势类群; 粪壳菌纲在根和根际土壤中相对多度明显高于叶片, 说明粪壳菌纲是根和根际土壤的优势类群; 而盘菌纲在根内生中的相对多度最高。在目水平上, 四合木真菌群落主要为肉座菌目、格孢腔菌目、散囊菌目、盘菌目、刺盾炭目、煤炭目

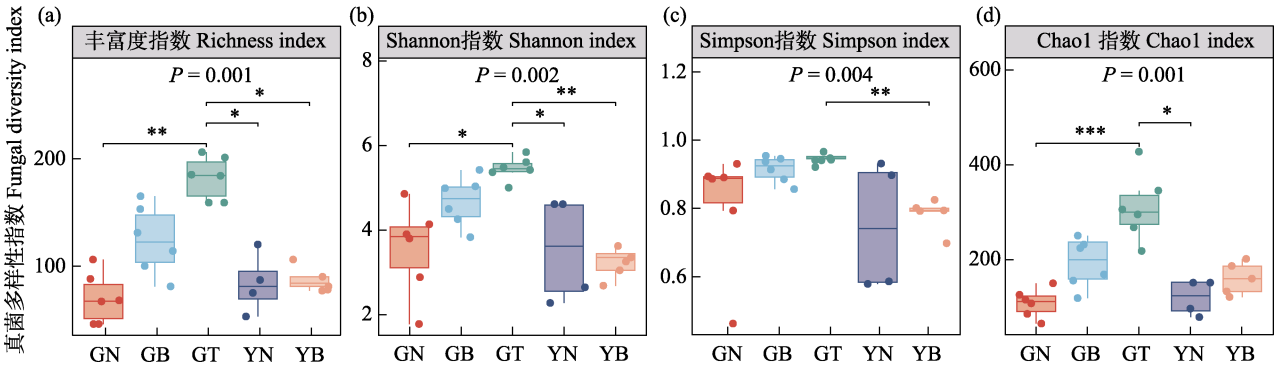


图2 四合木不同部位真菌alpha多样性分析。(a)丰富度指数; (b) Shannon指数; (c) Simpson指数; (d) Chao1指数。GN: 根内; GB: 根表; GT: 根际土壤; YN: 叶内; YB: 叶表。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$。

Fig. 2 Analysis on diversity of fungal alpha in different compartments of *Tetraena mongolica*. (a) Richness indices; (b) Shannon indices; (c) Simpson indices; (d) Chao1 indices. GN, Root endophytic fungi; GB, Root epiphytic fungi; GT, Rhizosphere soil; YN, Phyllosphere endophytic fungi; YB, Phyllosphere epiphytic fungi. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

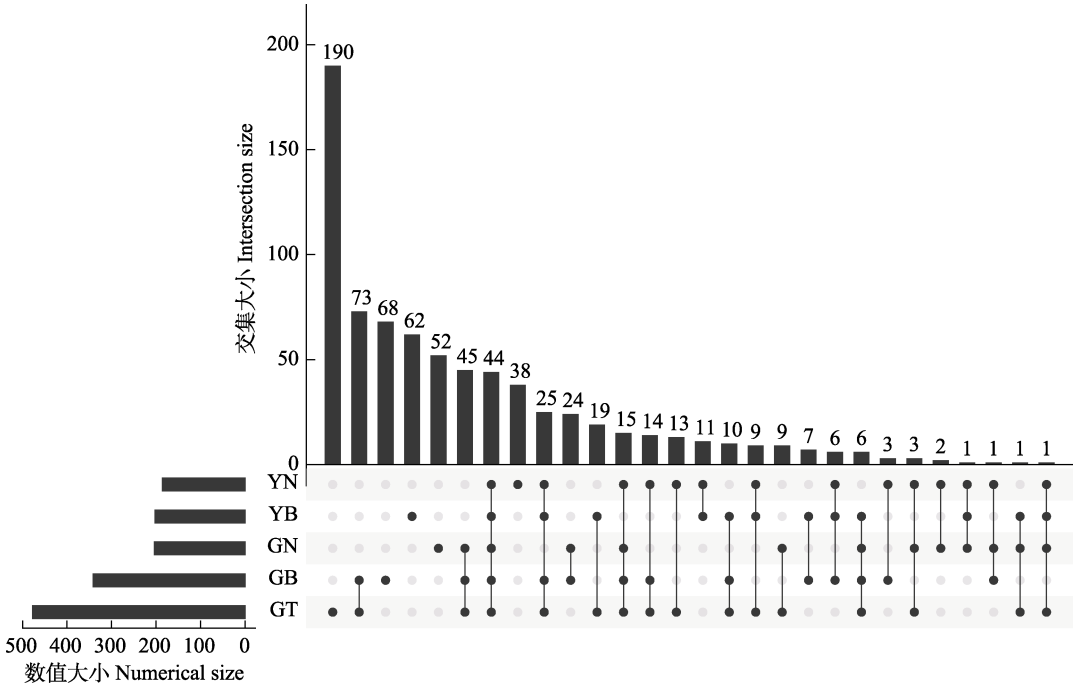


图3　四合木不同部位独有及共享的操作分类单元(OTUs)的分布Upset图。GN: 根内; **GB**: 根表; **GT**: 根际土壤; **YN**: 叶内; **YB**: 叶表。数值大小表示**OTUs**丰度数数值大小; 交集大小表示各部位之间共享**OTUs**的个数; 圆点示意植物部位。

Fig. 3　Upset diagram of distribution of unique and shared fungal operational taxonomic units (OTUs) across different compartments of *Tetraena mongolica*. GN, Root endophytic fungi; GB, Root epiphytic fungi; GT, Rhizosphere soil; YN, Phyllosphere endophytic fungi; YB, Phyllosphere epiphytic fungi. Numerical size indicates OTUs richness; intersection size indicates the number of shared OTUs across different plant compartments; black dots indicate plant compartments.

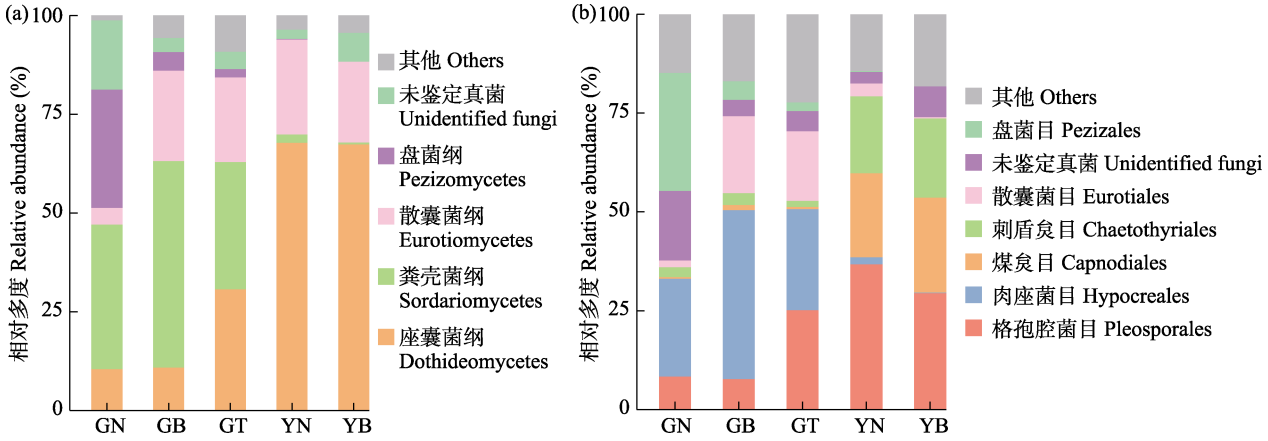


图4　四合木真菌群落在纲(a)和目(b)水平上优势类群(高于总序列数5%)的相对多度。GN: 根内; **GB**: 根表; **GT**: 根际土壤; **YN**: 叶内; **YB**: 叶表。

Fig. 4　Relative abundance of dominant fungal taxonomy associated with *Tetraena mongolica* at the class (a) and order (b) levels (more than 5% of total reads). GN, Root endophytic fungi; GB, Root epiphytic fungi; GT, Rhizosphere soil; YN, Phyllosphere endophytic fungi; YB, Phyllosphere epiphytic fungi.

和未鉴定真菌, 其相对多度分别为20.97%、20.08%、9.14%、8.21%、8.18%、8.11%和7.83% (图4b)。相似地, 植物各个部位的优势目也不相同, 例如, 格孢腔菌目为叶内生的优势菌目, 相对多度为36.78%; 格孢腔菌目为叶表生的优势菌目, 为29.48%; 盘菌目为根内生的优势菌目, 为29.94%; 肉座菌目为根表生的优势菌目, 为42.72%; 肉座菌目为根际土壤的优势菌目, 为25.52%。在科水平上,

四合木真菌群落主要为未鉴定科、丛赤壳科、毛壳菌科、曲霉科、亚隔孢壳科、格孢菌科和火丝菌科, 其相对多度分别为22.62%、13.25%、8.08%、9.01%、6.85%、7.25%和7.71%; 在属水平上, 未鉴定属、*Knufia* 、镰刀菌属(*Fusarium*) 、链格孢霉属(*Alternaria*)、*Xenodidymella*和青霉菌属(*Penicillium*)为优势类群, 其相对多度分别为22.83%、8.08%、9.35%、6.95%、5.56%和4.96%。此外, 在科和属水平上, 主要真菌类群的相对多度在植物不同部位间也存在差异。例如, 火丝菌科的相对多度在根内高达29.94%, 但在根表和根际仅为4.58%和0.19%, 在叶表和叶内则不存在; *Knufia*在叶表和叶内的相对多度分别为20.10%和19.40%, 但在根表、根内和根际土壤均低于3% (附录2)。

基于FungalTraits数据库, 将真菌划分为15个功能类群, 其中腐生真菌和病原真菌是最优势类群, 相对多度分别为51.27%和23.36%; 腐生真菌中主要包括土壤腐生真菌(soil saprotroph)、未定义腐生真菌(unspecified saprotroph)、凋落物腐生真菌(litter saprotroph)、粪便腐生真菌(dung saprotroph)和木腐生真菌(wood saprotroph), 相对多度分别为19.58%、14.31%、8.75%、6.36%和2.19% (附录3)。各功能类群的相对多度在植物部位间存在差异, 例如, 植物病原真菌在根际土壤中的相对多度最高(34.06%); 未确定功能类群在根内(37.68%)、叶内(26.59%)、叶表(30.60%)的相对多度明显高于根表(11.34%)和根际土壤(10.58%); 此外, 凋落物腐生菌的相对多度在叶内(15.94%)和叶表(21.89%)明显高于其他3个部位(根际土壤: 7.25%; 根表: 2.47%; 根内0.79%) (附录3)。

利用Bray-Curtis距离算法的PCoA结果显示, PCoA1轴和PCoA2轴对真菌群落结构差异的贡献率分别为14.68%和9.93%, PerMANOVA的分析结果表明四合木真菌群落结构在植物不同部位间存在显著差异(图5, R^2 = 0.32, P < 0.001)。相似地, 腐生真菌(R^2 = 0.21, P = 0.002)和病原真菌(R^2 = 0.23, P = 0.002)的群落结构在植物部位间也存在显著差异(附录4)。

2.3 四合木不同部位的偏好性真菌和标志性真菌类群

偏好性分析发现, 39个优势OTUs中有29个(74.36%)表现出植物部位(生态位)偏好性, 植物5个部位中有3个部位(60%)表现为持有特定的OTUs; 同时, 有16对(8.21%)植物部位与真菌OTUs表现为配对偏好性, 即特定的OTUs与特定的植物部位表现出显著的配对偏好性(图6)。此外, LEfSe分析表明, 共有41个不同分类水平的类群可以被确定为四合木不同部位真菌群落的标志类群, 其中根表有12个, 例如粪壳菌纲、肉座菌目和赤壳科; 根内有8个, 例如盘菌目、火丝菌科和盘菌纲; 叶表13个, 例如煤炱目、亚隔孢壳科、OTU_1 (*Knufia*)和煤炱目; 叶内有2个, 例如格孢腔菌和座囊菌纲; 而根际土壤有6个, 例如格孢菌科、交链孢属(*Alternaria*)和青霉属(*Penicillium*) (图7)。

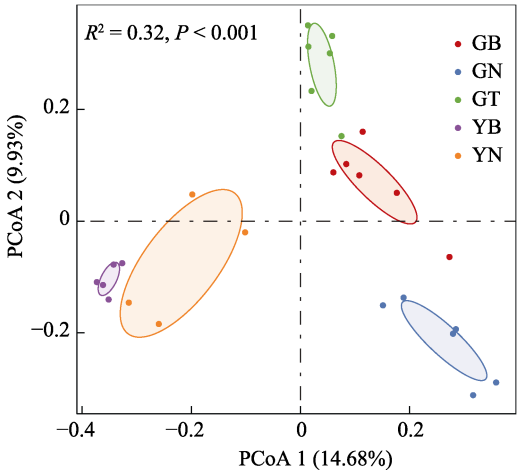


图5 基于Bray-Curtis距离矩阵的四合木植物各部位真菌群落的主坐标分析(PCoA)。GN: 根内; GB: 根表; GT: 根际土壤; YN: 叶内; YB: 叶表。

Fig. 5 Principle coordinate analysis (PCoA) of fungal communities in *Tetraena mongolica* based on Bray-Curtis distance. GN, Root endophytic fungi; GB, Root epiphytic fungi; GT, Rhizosphere soil; YN, Phyllosphere endophytic fungi; YB, Phyllosphere epiphytic fungi.

2.4 四合木不同部位的真菌群落构建机制

总真菌NCM的结果分析显示(图8a), 四合木相关真菌群落的构建符合中性模型(R^2 = 0.564, m = 0.065), 暗示真菌群落受随机性过程的影响, 且真菌的扩散受到较强的限制作用。相似地, 腐生菌和病原菌的拟合度R^2分别为0.560和0.684, 迁移率m值分别为0.068和0.078, 表明腐生菌和病原菌的群落结构也符合中性模型, 即随机性过程驱动了它们的群落构建且扩散限制发挥重要作用(附录5)。校正随机率占比(MST)分析显示, 根内、根表、根际土壤、

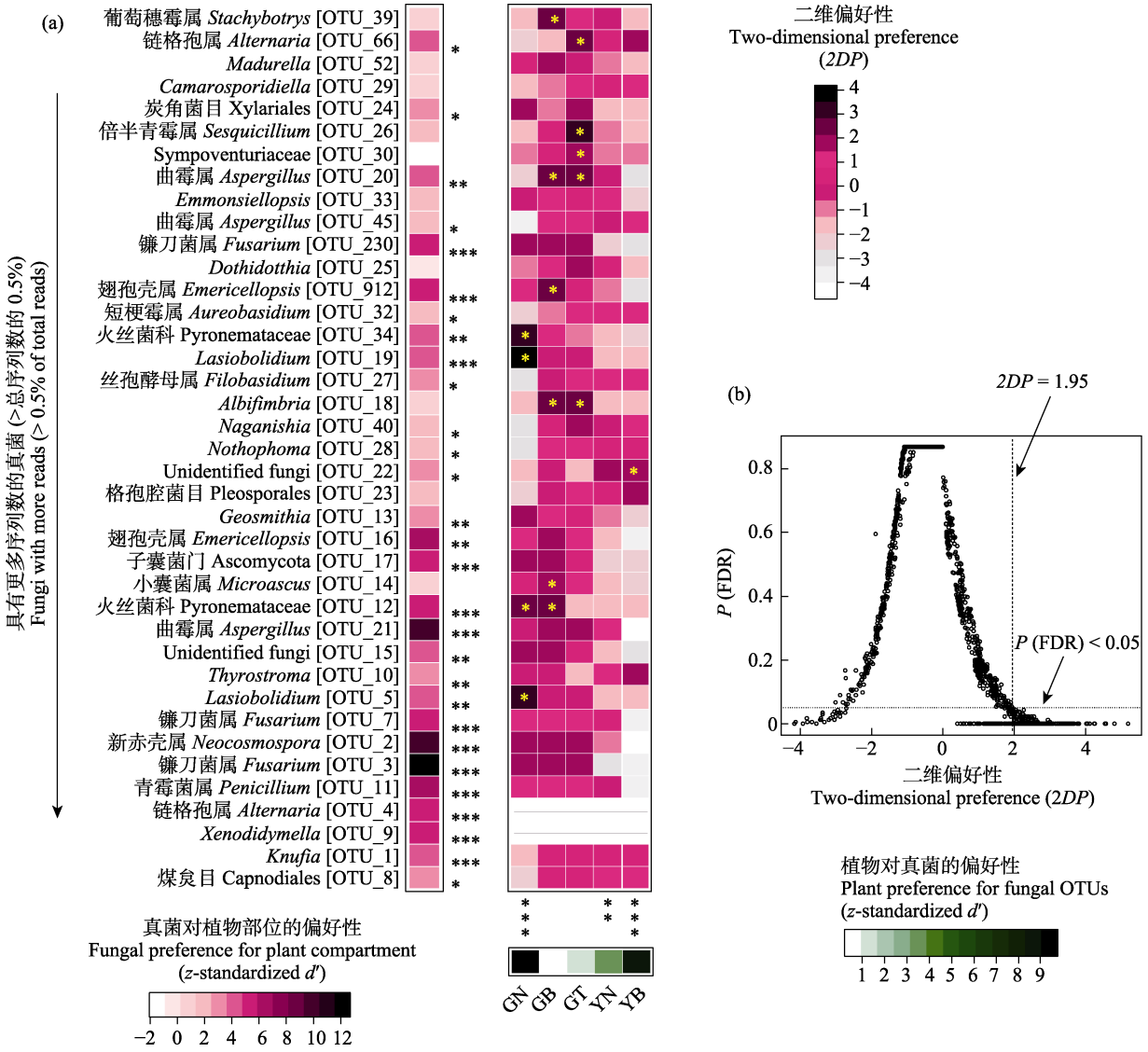


图6　植物部位与真菌的偏好性。(a) 39个优势OTUs与植物部位之间的偏好性; (b)二维偏好性与校正的*P*值关系图。*2DP* ≥ 1.95表示植物部位与真菌OTUs具有显著的配对偏好性。*2DP*: 二维偏好性。FDR: 错误发现率。GN: 根内; GB: 根表; GT: 根际土壤; YN: 叶内; YB: 叶表。* *P* < 0.05, ** *P* < 0.01, * *P* < 0.001。**

Fig. 6　Preference of plant compartment-fungus associations. (a) Preferences between the 39 dominant fungal OTUs and plant compartment. (b) Relationship between *2DP* and FDR-adjusted *P* values. *2DP*, Two-dimentional preference. FDR, False discovery rate. GN, Root endophytic fungi; GB, Root epiphytic fungi; GT, Rhizosphere soil; YN, Phyllosphere endophytic fungi; YB, Phyllosphere epiphytic fungi. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

叶内和叶表的真菌群落MST值分别为0.526 ± 0.057 (mean ± SE)、0.559 ± 0.069、0.473 ± 0.029、0.620 ± 0.070和0.596 ± 0.079 (图8b)。就功能类群而言，腐生真菌群落MST值在各植物部位分别为根内(0.510 ± 0.077)、根表(0.510 ± 0.068)、根际土壤(0.435 ± 0.039)、叶内(0.545 ± 0.080)以及叶表(0.474 ± 0.078); 病原真菌的MST值分别为根内(0.564 ± 0.058)、根表(0.637 ± 0.065)、根际土壤(0.750 ± 0.053)、叶内(0.446 ± 0.096)以及叶表(0.511 ± 0.066) (附录6a–b)。这些结果表明随机性过程在四合木总真菌以及功能真菌群落的构建中发挥了重要作用。iCAMP进一步量化了真菌群落构建的生态过程机制，结果表明四合木不同部位总真菌、腐生真菌以及病原菌的群落构建主要由随机性过程中的扩散限制和漂变驱动，其次为确定性过程中的同质化选择(图8c，附录6c–d)。

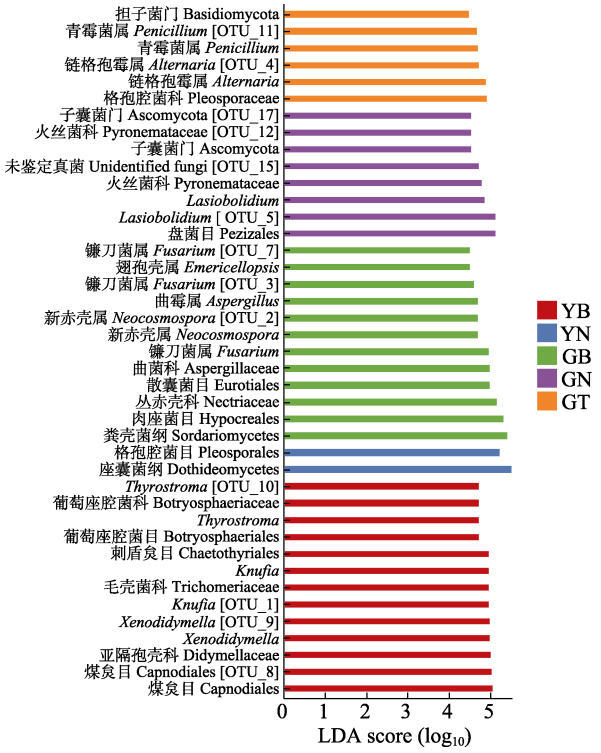


图7　四合木各部位的标志性真菌类群(LDA score (log_{10}) > 4.5, P < 0.05)。LDA score (log_{10}): 线性判别分析得分数值(log_{10}转换)。YB: 叶表; **YN**: 叶内; **GB**: 根表; **GN**: 根内; **GT**: 根际土壤。

Fig. 7　Fungal biomarkers in each plant compartments of *Tetraena mongolica*. (LEfSe: LDA > 4.5, P < 0.05). LDA score (log_{10}), Linear discriminant analysis score (log_{10}). YB, Phyllosphere epiphytic fungi; YN, Phyllosphere endophytic fungi; GB, Root epiphytic fungi; GN, Root endophytic fungi; GT, Rhizosphere soil fungi.

3　讨论

本研究以西鄂尔多斯国家级自然保护区孑遗植物四合木为研究对象, 首次揭示了其不同部位的真菌多样性、物种组成及其构建机制, 这对四合木及互作的真菌群落的保护至关重要。结果表明, 真菌多样性在植物不同部位间存在显著差异, 根际土壤的真菌多样性最高, 而且其独有的OTUs最多, 一方面, 土壤本身就是微生物天然培养基, 是真菌多样性物种库, 是植物体相关真菌群落的主要来源; 另一方面, 植物根系分泌的有机物如糖类、有机酸等是真菌生长所需的营养物质, 助力了土壤真菌的聚集与繁殖。这与前人对蜘蛛香(*Valeriana jatamansi*)、白刺(*Nitraria tangutorum*)等植物上的真菌分布规律相一致(艾海白尔·卡斯木等, 2022; 古玉梅等, 2024)。此外, 植物不同部位的养分水平、生物以及非生物因子等也存在一定的差异, 这也促进了真菌多样性在植物不同部位间的显著差异(Yang et al., 2022)。Upset图及群落结构分析表明, 四合木根际土壤及不同组织部位之间的真菌既存在相似性又存在差异性, 这可能是四合木的根际土壤及不同部位的真菌群落在不断地进行着更换和重组, 从而形成不同的真菌群落(Qian et al., 2019; Sapkota et al., 2023)。

在真菌群落的整体水平上, 子囊菌门占据绝对优势(71.7%), 这与其他研究报告结果相一致, 说明四合木真菌群落与大多数植物一样, 在门水平上的组成相对稳定(Li et al., 2022; Yang et al., 2022; 古玉梅等, 2024; 张旋等, 2024)。子囊菌的营养方式有腐生型、寄生型和共生型, 其中腐生型较多, 这可以有效分解枯枝落叶与动物等残体, 有利于四合木在干旱贫瘠的环境中获得生长所需的养分(艾海白尔·卡斯木等, 2022; Manici et al., 2024a, b)。根据主坐标分析和LEfSe分析表明, 四合木不同部位具有不同的标志性群落。此外, 相同纲的真菌在四合木不同部位(土壤、根际、叶片)的相对多度不同。例如, 座囊菌纲在叶表生和叶内生中, 相对多度明显高于根和根际土壤; 在目水平上, 肉座菌目在根际土壤与根际中大量存在, 而在叶际中仅有极少量存在; 火丝菌科在根内的相对多度明显高于根表和根际, 而在叶表和叶内则不存在; *Knufia*在叶表和叶内的相对多度明显高于根表、根内和根际土壤。各类群相对多度在植物部位间的差异可能与真菌生长特性或功能有关, 例如, 肉座菌目真菌多属于腐生真菌, 能够分解木质素、纤维素等复杂有机物, 根际土壤中的残体(根系脱落物、凋落物)为其提供丰富碳源促进其生长繁殖, 此外, 根系及其分泌的有机酸、糖类及酚类物质会选择性吸引肉座菌目真菌定殖并可激活孢子萌发促进菌丝扩展(王桠楠, 2024)。煤炱目真菌呈现叶际环境寄生特性, 这与其生态适应性及营养获取方式密切相关, 即煤炱目真菌通过暗色菌丝体和附着枝紧密附着于叶片表面, 其营养获取依赖分解植物表皮细胞壁的角质层和蜡质层, 并通过吸器穿透表皮细胞吸收养分, 这种寄生方式使其在叶际环境富集, 可能会直接影响植物光合作用。另外, 根系环境缺乏叶片表皮的角

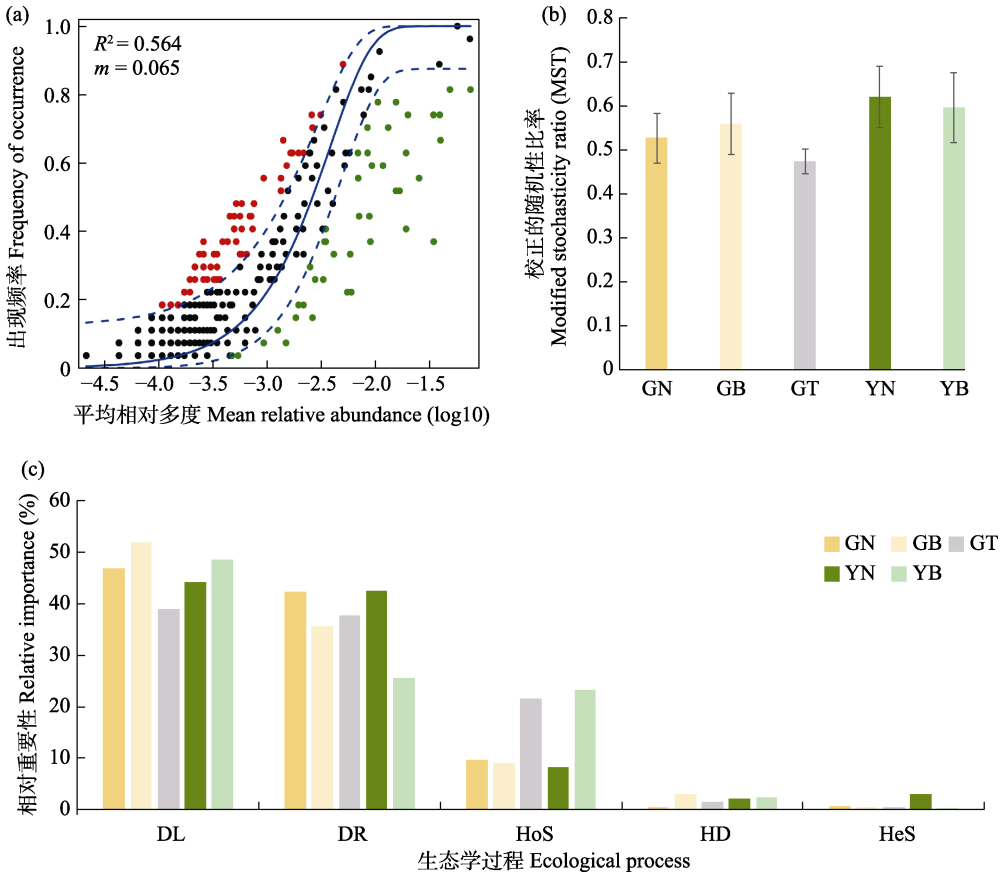


图8　四合木真菌群落的生态构建机制。(a)真菌群落的中性群落模型(NCM)分析; (b)植物不同部位真菌群落的校正的标准化随机比率(MST)分析; (c)各生态过程对真菌群落构建的重要性。DL: 扩散限制; **DR**: 漂变; **HoS**: 均质化选择; **HD**: 均质化扩散; **HeS**: 异质化选择; **GN**: 根内; **GB**: 根表; **GT**: 根际土壤; **YN**: 叶内; **YB**: 叶表。

Fig. 8　Ecological assembly mechanisms of fungal communities associated with *Tetraena mongolica*. (a) Neutral community model (NCM) analyses for fungal communities; (b) Modified stochasticity ration (MST) analyses for fungal communities; (c) The relative importance of ecological processes in driving fungal community assembly. DL, Dispersal limitation; DR, Drift; HoS, Homogeneous selection; HD, Homogenizing dispersal; HeS, Heterogeneous selection; GN, Root endophytic fungi; GB, Root epiphytic fungi; GT, Rhizosphere soil fungi; YN, Phyllosphere endophytic fungi; YB, Phyllosphere epiphytic fungi.

质层等易分解物质, 且土壤微生物竞争激烈, 煤炱目真菌难以适应, 导致其在根际和土壤中占比极低(金辉等, 2021)。火丝菌科中的一些真菌是根系共生真菌, 可以帮助植物更好适应干旱生境, 因此该科真菌主要分布在根际, 叶际则无此真菌类群(Danielsen et al., 2012)。*Knufia*属的真菌被认为具有耐极端环境的特性, 常见于干旱、高温或有毒生境中, 而四合木叶际环境直接暴露在干旱、高温、重金属沉降的生境中, 因此促进了该属真菌在叶际环境的富集(Isola et al., 2022; Chander et al., 2024)。镰刀菌属真菌多为植物病原菌, 其在根内与根际环境富集, 是四合木植物生存的潜在威胁(Ma et al., 2013)。本研究中四合木根际土壤主要类群为肉座菌目和格孢菌目, 根系为盘菌目和肉座菌目, 叶片为刺盾炱目、格孢菌目和煤炱目, 这与其他研究人员的研究结果存在差异, 例如古玉梅等(2024)对蜘蛛香的研究发现被孢霉目为根际土壤的优势菌, 刺盾炱目、鸡油菌目为根的优势菌, 枝孢目、散囊菌目、银耳目、毛霉菌目为叶的优势菌。这主要因为植物真菌群落结构受多种因素的影响, 如植物种类、空间距离、生境类型等(Qian et al., 2019; Wang et al., 2019; Yao et al., 2019; Chen et al., 2025)。

真菌功能类群方面, 腐生真菌和植物病原真菌为优势类群, 这与其他研究报道相似(Chen et al., 2025), 表明各生境在真菌功能类群组成方面具有相似性。腐生真菌占据绝对优势(51.27%), 它可以有效促进荒漠生态系统中的物质循环, 维持生态系统的碳氮循环平衡, 并影响了微生物群落的多样性

和稳定性; 植物病原真菌在孑遗植物四合木各部位的广泛分布, 表明其面临潜在的植物病原菌感染, 这是因为在全球变化(如变暖)背景下病原真菌更容易大暴发, 从而威胁植物的生存繁衍(Liu et al., 2022)。此外, 各功能类群的相对多度在植物部位间也存在差异, 例如, 未确定功能类群在根内(37.68%)、叶内(26.59%)、叶表(30.60%)的相对多度明显高于根表(11.34%)和根际土壤(10.58%), 这暗示植物器官部位可能含有更加丰富的未知功能真菌; 凋落物腐生菌的相对多度在叶内(15.94%)和叶表(21.89%), 明显高于其他3个部位(根际土壤: 7.25%; 根表: 2.47%; 根内: 0.79%), 这主要是因为凋落物腐生真菌主要发挥分解凋落物如叶片中纤维素、木质素等成分的功能, 反映了其对特定微环境的功能适应性。

本研究中四合木不同部位的真菌群落结构不同, 这反映出生态位分化(植物部位微生境)对微生物群落分布的影响(高程和郭良栋, 2022; Faticov et al., 2023; 李洁等, 2023)。真菌群落在植物部位间的差异主要是由植物不同部位的理化性质和功能差异所致, 例如叶片是光合作用器官, 叶际内生真菌可直接依赖光合产物生长繁殖, 叶际表生真菌则主要靠叶际分泌的代谢物或空气沉降的有机物生存且要耐受较强的紫外线照射; 根系主要发挥吸收和运输功能, 其表面分泌有机物质如有机酸、糖类、酚类等吸引土壤中特定的真菌类群定殖。因此, 植物不同部位的功能差异及其构造的不同微环境促进了真菌群落在植物不同部位的分化(Hassani et al., 2018; Chen et al., 2020; Díaz-González et al., 2025)。上述分析与讨论支撑了我们的第一个假设, 即真菌多样性与群落组成在四合木各部位间存在显著差异且根际土壤真菌多样性最高。

微生物群落构建机制一直是近些年的研究热点。本研究基于MST和NCM的结果显示, 随机性过程在四合木相关真菌群落的构建过程中发挥了重要作用, 且其作用强度略大于确定性过程; iCAMP分析进一步表明, 随机性过程中的扩散限制与漂变是驱动四合木真菌群落构建的主要生态学过程, 其次是确定性过程中的同质化选择。这与张旋等(2024)、白农恩等(2025)、Chen等(2025)的研究结果相似。四合木是荒漠耐干旱灌木, 与Chen等(2025)和张旋等(2024)研究中的植物所处生境相似, 即植株多处于干旱生境中, 生境异质性小, 这种同质性高且干旱严酷环境会在一定程度上促进群落的同质性, 但是荒漠土壤的沙粒间隙大且有机质分散, 导致微生物特别是个体较大的真菌迁移通道受限, 使得真菌扩散能力被严重削弱; 真菌个体及其孢子、菌丝等从土壤扩散至叶片、从叶际表面扩散至叶际内部, 以及在不同植株之间的扩散均受到空间的限制(Custer et al., 2022; Barbour et al., 2023)。此外, 荒漠中干旱、强紫外的严酷环境更不利于真菌繁殖体如菌丝的生长与蔓延, 这进一步限制了真菌的扩散(冯源等, 2010; Fu et al., 2022)。因此, 扩散限制是四合木相关真菌群落构建机制中最主要的驱动力。Jiao等(2021)对河西走廊干旱生态系统以及Dong等(2024)对中国西北干旱荒漠系统的研究都表明, 随机性过程特别是扩散限制是驱动干旱生态系统真菌群落构建的主要机制。此外, 有研究发现在环境同质性较高的荒漠环境中, 细菌群落的构建主要由同质化过程驱动, 这表明处于相同生境中的不同微生物类群具有不同的群落构建机制(Dong et al., 2024)。生态漂变则主要来自于各个真菌类群或OTUs的多度变化, 这与微生物的出生、死亡、迁入和迁出等事件有关(Gao et al., 2020)。干旱是荒漠生态系统的核心胁迫因子, 生态漂变这一随机性过程允许真菌快速占据生态位空缺, 增强群落应对环境波动的潜力(Gao et al., 2020)。与本研究结果相反的是, Yang等(2022)对亚热带木本植物的研究则表明确定性过程主导植物各个部位真菌群落的构建, 这可能是因为该研究中涉及到的植物种类多(13种), 不同种的植物创造了多样且丰富的生态位, 导致环境异质性高, 因此确定性过程的贡献大于随机性过程。

各生态学过程在驱动植物不同部位真菌群落构建过程中的重要性略有差异, 一方面, 这可能与植物各部位结构和功能差异有关, 例如, 扩散限制的重要性在根际土壤中低于其他植物部位, 这可能是因为相较于与叶际和根际形成紧密关系的真菌而言, 土壤中的真菌更加“自由”, 因此扩散相对容易导致扩散限制的重要性下降; 另一方面, 这可能与各部位群落组成存在差异有关, 如图4和图5所示, 植物各部位的真菌群落以及主要类群的相对多度

存在明显差异, 这种差异本身以及所带来的真菌各功能类群的相对多度不同, 会导致各生态过程的重要性在不同亚群落间存在差异(Fan et al., 2024)。本研究对腐生真菌和病原真菌的群落构建机制的分析显示, 尽管都是随机性过程主导群落构建, 但腐生真菌的群落构建主要由扩散限制和生态漂变驱动, 病原真菌则主要由生态漂变驱动, 这暗示了不同功能类群真菌的群落构建机制存在差异(Fan et al., 2024)。上述分析与论证支撑了我们的第二个假设, 即四合木相关真菌的群落构建主要是由随机性过程驱动, 此外, 各生态学过程在决定各部位真菌群落构建中的重要性不同。

综上所述, 本研究首次对珍稀孑遗植物四合木根系、叶片和根际土壤的真菌多样性和群落构成进行探究。结果显示, 四合木不同部位的真菌多样性和群落构成存在显著差异, 根际土壤真菌多样性最高。随机性过程中的扩散限制和漂变主导了植物各部位真菌群落的构建且其重要性略有差异。本研究可为四合木真菌资源挖掘、孑遗植物保护和荒漠植被修复等提供科学理论依据。

参考文献

Akbar K, Fan YH, Dilara H (2022) High throughput analysis of the microbial community in different parts of *Nitraria* in saline alkali land. Xinjiang Agricultural Sciences, 59, 2562–2573. (in Chinese with English abstract) [艾海白尔·卡斯木, 樊永红, 迪拉热·海米提 (2022) 盐碱地白刺不同部位微生物群落高通量分析. 新疆农业科学, 59, 2562–2573.]

Bahram M, Kohout P, Anslan S, Harend H, Abarenkov K, Tedersoo L (2016) Stochastic distribution of small soil eukaryotes resulting from high dispersal and drift in a local environment. The ISME Journal, 10, 885–896.

Bai NE, Deng W, Cheng YT, Zhong XY, Yuan CL, Yang XY (2025) The dominant role of microbial groups in the community assembly process of phyllospheric microorganisms. Microbiology China, 52, 1587–1599. (in Chinese with English abstract) [白农恩, 邓巍, 程依婷, 钟欣媛, 袁彩莲, 杨晓燕 (2025) 微生物类群在叶际微生物群落构建过程中的主导作用. 微生物学通报, 52, 1587–1599.]

Barbour KM, Barrón-Sandoval A, Walters KE, Martiny JBH (2023) Towards quantifying microbial dispersal in the environment. Environmental Microbiology, 25, 137–142.

Behie SW, Bidochka MJ (2014) Nutrient transfer in plant–fungal symbioses. Trends in Plant Science, 19, 734–740.

Bennett JA, Maherali H, Reinhart KO, Lekberg Y, Hart MM, Klironomos J (2017) Plant–soil feedbacks and mycorrhizal type influence temperate forest population dynamics. Science, 355, 181–184.

Blüthgen N, Menzel F, Hovestadt T, Fiala B, Blüthgen N (2007) Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. Current Biology, 17, 341–346.

Chander AM, de Melo Teixeira M, Singh NK, Williams MP, Parker CW, Leo P, Stajich JE, Torok T, Tighe S, Mason CE, Venkateswaran K (2024) Genomic and morphological characterization of *Knufia obscura* isolated from the Mars 2020 spacecraft assembly facility. Scientific Reports, 14, 12249.

Chen DQ, Yang JJ, Wu CP, Li LY, Lan SR, Zhang DX, Liu ZJ, Qian X (2025) Drivers of root-associated fungal community structure in a common drought-tolerant shrub at a regional scale. Journal of Plant Ecology, 18, rtaf016.

Chen PL, Zhao ML, Tang F, Hu YM, Peng XJ, Shen SH (2020) The effect of plant compartments on the *Broussonetia papyrifera*-associated fungal and bacterial communities. Applied Microbiology and Biotechnology, 104, 3627–3641.

Compant S, Samad A, Faist H, Sessitsch A (2019) A review on the plant microbiome: Ecology, functions, and emerging trends in microbial application. Journal of Advanced Research, 19, 29–37.

Cregger MA, Veach AM, Yang ZK, Crouch MJ, Vilgalys R, Tuskan GA, Schadt CW (2018) The *Populus* holobiont: Dissecting the effects of plant niches and genotype on the microbiome. Microbiome, 6, 31.

Custer GF, Bresciani L, Dini-Andreote F (2022) Ecological and evolutionary implications of microbial dispersal. Frontiers in Microbiology, 13, 855859.

Danielsen L, Thürmer A, Meinicke P, Buée M, Morin E, Martin F, Pilate G, Daniel R, Polle A, Reich M (2012) Fungal soil communities in a young transgenic poplar plantation form a rich reservoir for fungal root communities. Ecology and Evolution, 2, 1935–1948.

del Pilar Martínez-Diz M, Andrés-Sodupe M, Bujanda R, Díaz-Losada E, Eichmeier A, Gramaje D (2019) Soil–plant compartments affect fungal microbiome diversity and composition in grapevine. Fungal Ecology, 41, 234–244.

Díaz-González S, González-Bodí S, González-Sanz C, Marín P, Brunner F, Sacristán S (2025) Maize associated bacterial and fungal microbiomes show contrasting conformation patterns dependent on plant compartment and water availability. BMC Plant Biology, 25, 448.

Dong L, Li MX, Li S, Yue LX, Ali M, Han JR, Lian WH, Hu CJ, Lin ZL, Shi GY, Wang PD, Gao SM, Lian ZH, She TT, Wei QC, Deng QQ, Hu Q, Xiong JL, Liu YH, Li L, Abdelshafy OA, Li WJ (2024) Aridity drives the variability of desert soil microbiomes across north-western China. Science of the Total Environment, 907, 168048.

Dormann CF, Fründ J, Blüthgen N, Gruber B (2009) Indices,

graphs and null models: Analyzing bipartite ecological networks. The Open Ecology Journal, 2, 7–24.

Duan YZ, Du ZY, Wang HT (2019) Chloroplast genome characteristics of endangered relict plant *Tetraena mongolica* in the arid region of northwest China. Bulletin of Botanical Research, 39, 653–663. (in Chinese with English abstract) [段义忠, 杜忠毓, 王海涛 (2019) 西北干旱区孑遗濒危植物四合木(*Tetraena mongolica*)叶绿体基因组特征研究及比较分析. 植物研究, 39, 653–663.]

Fan QP, Liu KF, Wang ZL, Liu D, Li T, Hou HY, Zhang ZJ, Chen DH, Zhang S, Yu AL, Deng YC, Cui XY, Che RX (2024) Soil microbial subcommunity assembly mechanisms are highly variable and intimately linked to their ecological and functional traits. Molecular Ecology, 33, e17302.

Fang SB, Zhang XS (2013) Control of vegetation distribution: Climate, geological substrate, and geomorphic factors. A case study of grassland in Ordos, Inner Mongolia, China. Canadian Journal of Remote Sensing, 39, 167–174.

Faticov M, Abdelfattah A, Hambäck P, Roslin T, Tack AJM (2023) Different spatial structure of plant-associated fungal communities above- and belowground. Ecology and Evolution, 13, e10065.

Feng Y, Zu YQ, Chen HY, Li Y (2010) Effects of enhanced UV-B radiation on growth, physiology and pathogenicity of *Alternaria alternata*. Plant Protection, 36(4), 64–69. (in Chinese with English abstract) [冯源, 祖艳群, 陈海燕, 李元 (2010) UV-B辐射增强对链格孢菌(*Alternaria alternata*)生长、生理及致病力的影响. 植物保护, 36(4), 64–69.]

Fu W, Chen BD, Rillig MC, Jansa J, Ma W, Xu C, Luo WT, Wu HH, Hao ZP, Wu H, Zhao AH, Yu Q, Han XG (2022) Community response of arbuscular mycorrhizal fungi to extreme drought in a cold-temperate grassland. New Phytologist, 234, 2003–2017.

Gao C, Guo LD (2022) Progress on microbial species diversity, community assembly and functional traits. Biodiversity Science, 30, 22429. (in Chinese with English abstract) [高程, 郭良栋 (2022) 微生物物种多样性、群落构建与功能性状研究进展. 生物多样性, 30, 22429.]

Gao C, Montoya L, Xu L, Madera M, Hollingsworth J, Purdom E, Singan V, Vogel J, Hutmacher RB, Dahlberg JA, Coleman-Derr D, Lemaux PG, Taylor JW (2020) Fungal community assembly in drought-stressed sorghum shows stochasticity, selection, and universal ecological dynamics. Nature Communications, 11, 34.

Gu YM, Shen M, Zhao S (2024) Fungal diversity in the plant and rhizosphere soil of *Valeriana jatamansi* Jones. Microbiology China, 51, 2475–2485. (in Chinese with English abstract) [古玉梅, 申敏, 赵爽 (2024) 蜘蛛香内生真菌及其根际土壤真菌群落多样性. 微生物学通报, 51, 2475–2485.]

Hassani MA, Durán P, Hacquard S (2018) Microbial interactions within the plant holobiont. Microbiome, 6, 58.

Isola D, Prigione VP, Zucconi L, Varese GC, Poli AN, Turchetti B, Canini F (2022) *Knufia obscura* sp. nov. and *Knufia victoriae* sp. nov., two new species from extreme environments. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 72, 005530.

Ji YF, Yang YZ, Pang LD, Jia FB, Lu XY, Gao RH (2024) Response of *Tetraena mongolica* plant community to varying grazing intensities. Forest and Grassland Resources Research, (4), 84–93. (in Chinese with English abstract) [姬玉飞, 杨永志, 庞立东, 贾芳彬, 鲁雪妍, 高润红 (2024) 四合木植物群落对不同放牧强度的响应. 林草资源研究, (4), 84–93.]

Jia FB, Dai R, Lu XY, Ji YF, Gao RH (2025) Photosynthetic physiological characteristics of six relict plants in west Ordos under different water conditions. Journal of Inner Mongolia Agricultural University (Natural Science Edition), https://kns.cnki.net/kcms/detail/15.1209.S.20250529.1330.002.html. (in Chinese with English abstract) [贾芳彬, 代瑞, 鲁雪妍, 姬玉飞, 高润红 (2025) 不同水分条件下西鄂尔多斯6种孑遗植物光合生理特征研究. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), https://kns.cnki.net/kcms/detail/15.1209.S.20250529.1330.002.html.]

Jiao S, Zhang BG, Zhang GZ, Chen WM, Wei GH (2021) Stochastic community assembly decreases soil fungal richness in arid ecosystems. Molecular Ecology, 30, 4338–4348.

Jin H, Yang XY, Liu HY, Zhao YH, Zheng WL, Cheng JN, Min D, Xu XX, Qin B (2021) The structure of rhizosphere soil and endophytic fungal communities associated with *Stipa purpurea* and their correlation with soil environmental factors. Acta Microbiologica Sinica, 61, 3520–3541. (in Chinese with English abstract) [金辉, 杨晓燕, 柳皓月, 赵玉卉, 郑伟丽, 程济南, 闵灯, 许欣欣, 秦波 (2021) 紫花针茅根际和体内真菌群落结构及与土壤环境因子的相关性研究. 微生物学报, 61, 3520–3541.]

Kivlin SN, Winston GC, Goulden ML, Treseder KK (2014) Environmental filtering affects soil fungal community composition more than dispersal limitation at regional scales. Fungal Ecology, 12, 14–25.

Li J, Li XC, Guo LD (2023) Research progress on community assembly mechanisms of fungi. Mycosystema, 42, 13–25. (in Chinese with English abstract) [李洁, 李杏春, 郭良栋 (2023) 真菌群落构建机制研究进展. 菌物学报, 42, 13–25.]

Li J, Liu YX, Lü PP, Wang YL, Li ZF, Zhang Y, Gan HY, Li XC, Mandal D, Cai J, Guo ZX, Yao H, Guo LD (2022) Community assembly of fungi and bacteria along soil–plant continuum differs in a Zoige Wetland. Microbiology Spectrum, 10, e02260-22.

Liu JL, Wang YN, Wei L, Wang J, Lü Y, Sun QF, Gou Q, Li JY (2021) Effect of relict plant *Tetraena mongolica* on archaeal community in desert soil. Acta Ecologica Sinica, 41, 3548–3563. (in Chinese with English abstract) [刘建利,

王英娜, 未丽, 王静, 吕燕, 孙钦飞, 苟琪, 李靖宇 (2021) 荒漠孑遗植物四合木对土壤古菌群落的影响. 生态学报, 41, 3548–3563.]

Liu SG, García-Palacios P, Tedersoo L, Guirado E, van der Heijden MGA, Wagg C, Chen DM, Wang QK, Wang JT, Singh BK, Delgado-Baquerizo M (2022) Phylotype diversity within soil fungal functional groups drives ecosystem stability. Nature Ecology & Evolution, 6, 900–909.

Liu Z, Wang C, Yang X, Liu G, Cui Q, Indree T, Ye X, Huang Z (2023) The relationship and influencing factors between endangered plant *Tetraena mongolica* and soil microorganisms in West Ordos desert ecosystem, northern China. Plants, 12, 1048.

Lü ZW, Zhu XR, Ye XZ, Wen GW, Jiang TY, Lai WF, Shi CY, Huang QL, Zhang GF (2024) Impacts of climate change on the suitable habitats and spatial migration of *Tetraena mongolica*. Acta Ecologica Sinica, 44, 1164–1176. (in Chinese with English abstract) [吕增伟, 朱晓如, 叶兴状, 文国卫, 蒋天雨, 赖文峰, 施晨阳, 黄秋良, 张国防 (2024) 气候变化对四合木适生区及空间迁移的影响. 生态学报, 44, 1164–1176.]

Ma LJ, Geiser DM, Proctor RH, Rooney AP, O'Donnell K, Trail F, Gardiner DM, Manners JM, Kazan K (2013) *Fusarium* pathogenomics. Annual Review of Microbiology, 67, 399–416.

Manici LM, Caputo F, De Sabata D, Fornasier F (2024a) The enzyme patterns of Ascomycota and Basidiomycota fungi reveal their different functions in soil. Applied Soil Ecology, 196, 105323.

Manici LM, Caputo F, Fornasier F, Paletto A, Ceotto E, De Meo I (2024b) Ascomycota and Basidiomycota fungal *Phyla* as indicators of land use efficiency for soil organic carbon accrual with woody plantations. Ecological Indicators, 160, 111796.

Marro N, Grilli G, Soteras F, Caccia M, Longo S, Cofré N, Borda V, Burni M, Janoušková M, Urcelay C (2022) The effects of arbuscular mycorrhizal fungal species and taxonomic groups on stressed and unstressed plants: A global meta-analysis. New Phytologist, 235, 320–332.

Ning DL, Deng Y, Tiedje JM, Zhou JZ (2019) A general framework for quantitatively assessing ecological stochasticity. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 116, 16892–16898.

Ning DL, Yuan MT, Wu LW, Zhang Y, Guo X, Zhou XS, Yang YF, Arkin AP, Firestone MK, Zhou JZ (2020) A quantitative framework reveals ecological drivers of grassland microbial community assembly in response to warming. Nature Communications, 11, 4717.

Põlme S, Abarenkov K, Nilsson RH, Lindahl BD, Clemmensen KE, Kauserud H, Nguyen N, Kjøller R, Bates ST, Baldrian P, …, Li W, Coimbra VRM, de Oliveira VRT, de Lima VX, Mikryukov VS, Lu YZ, Matsuda Y, Miyamoto Y, Kõljalg, Tedersoo L (2020) FungalTraits: A user-friendly traits database of fungi and fungus-like stramenopiles. Fungal Diversity, 105, 1–16.

Prieto-Rubio J, Garrido JL, Pérez-Izquierdo L, Alcántara JM, Azcón-Aguilar C, López-García A, Rincón A (2022) Scale dependency of ectomycorrhizal fungal community assembly processes in Mediterranean mixed forests. Mycorrhiza, 32, 315–325.

Qian X, Li HZ, Wang YL, Wu BW, Wu MS, Chen L, Li XC, Zhang Y, Wang XP, Shi MM, Zheng Y, Guo LD, Zhang DX (2019) Leaf and root endospheres harbor lower fungal diversity and less complex fungal co-occurrence patterns than rhizosphere. Frontiers in Microbiology, 10, 1015.

Sapkota R, Jørgensen LN, Boeglin L, Nicolaisen M (2023) Fungal communities of spring barley from seedling emergence to harvest during a severe *Puccinia hordei* epidemic. Microbial Ecology, 85, 617–627.

Shi Y, Li YT, Xiang XJ, Sun RB, Yang T, He D, Zhang KP, Ni YY, Zhu YG, Adams JM, Chu HY (2018) Spatial scale affects the relative role of stochasticity versus determinism in soil bacterial communities in wheat fields across the North China Plain. Microbiome, 6, 27.

Sloan WT, Lunn M, Woodcock S, Head IM, Nee S, Curtis TP (2006) Quantifying the roles of immigration and chance in shaping prokaryote community structure. Environmental Microbiology, 8, 732–740.

Sonam W, Liu YQ (2024) Plant compartment niche is more important in structuring the fungal community associated with alpine herbs in the subnival belt of the Qiangyong glacier than plant species. Symbiosis, 92, 289–304.

Tiwari P, Bose SK, Park KI, Dufossé L, Fouillaud M (2024) Plant–microbe interactions under the extreme habitats and their potential applications. Microorganisms, 12, 448.

Toju H, Tanabe AS, Ishii HS (2016) Ericaceous plant–fungus network in a harsh alpine-subalpine environment. Molecular Ecology, 25, 3242–3257.

Trivedi P, Leach JE, Tringe SG, Sa TM, Singh BK (2020) Plant–microbiome interactions: From community assembly to plant health. Nature Reviews Microbiology, 18, 607–621.

Wang YL, Gao C, Chen L, Ji NN, Wu BW, Li XC, Lü PP, Zheng Y, Guo LD (2019) Host plant phylogeny and geographic distance strongly structure Betulaceae-associated ectomycorrhizal fungal communities in Chinese secondary forest ecosystems. FEMS Microbiology Ecology, 95, fiz037.

Wang YN (2024) Mechanisms of Livestock Grazing Regulating Decomposition of Dominant Plant Litters in a Typical Steppe of Inner Mongolia. PhD dissertation, Inner Mongolia University, Hohhot. (in Chinese with English abstract) [王椏楠 (2024) 家畜放牧调控内蒙古典型草原优势植物凋落物分解的机制研究. 博士学位论文, 内蒙古大学, 呼和浩特.]

Xiong C, Singh BK, He JZ, Han YL, Li PP, Wan LH, Meng GZ, Liu SY, Wang JT, Wu CF, Ge AH, Zhang LM (2021) Plant developmental stage drives the differentiation in

ecological role of the maize microbiome. Microbiome, 9, 171.

Xu ZW, Guo X, Allen WJ, Hu Y, Wang JF, Li MY, Wu LW, Guo WH (2025) Soil fungi influence the relationship between plant diversity and ecosystem multifunctionality. Nature Communications, 16, 5521.

Yang H, Yang ZJ, Wang QC, Wang YL, Hu HW, He JZ, Zheng Y, Yang YS (2022) Compartment and plant identity shape tree mycobiome in a subtropical forest. Microbiology Spectrum, 10, e01347–22.

Yao H, Sun X, He C, Maitra P, Li XC, Guo LD (2019) Phyllosphere epiphytic and endophytic fungal community and network structures differ in a tropical mangrove ecosystem. Microbiome, 7, 57.

Zhang L, Wang TJ, Guo JT, Li XT, Zhang H, Liu YJ, Liu XT (2023) Population distribution pattern analysis of the rare and endangered plant *Tetraena mongolica* in western Ordos, China. Acta Agrestia Sinica, 31, 551–557. (in Chinese with English abstract) [张丽, 王铁娟, 郭金停, 李晓田, 张慧, 刘雅洁, 刘晓婷 (2023) 西鄂尔多斯珍稀濒危植物四合木种群分布格局分析. 草地学报, 31, 551–557.]

Zhang X, Wang YL, Xu Y, Babalola BJ, Xiang SM, Ma JJ, Su Y, Fan YJ (2023) Stochastic processes dominate community assembly of ectomycorrhizal fungi associated with *Picea crassifolia* in the Helan Mountains, China. Frontiers in Microbiology, 13, 1061819.

Zhang X, Xu Y, Yang YC, Zhao YL, Men ZH, Wang YL (2024) The diversity and assembly mechanism of phyllosphere fungal communities in the relict plant *Helianthemum songaricum*. Biodiversity Science, 32, 23384. (in Chinese with English abstract) [张旋, 徐颖, 杨颜慈, 赵艳玲, 门中华, 王永龙 (2024) 孑遗植物半日花叶际真菌群落的多样性与构建机制. 生物多样性, 32, 23384.]

Zhang YZ, Hogan JA, Crowther TW, Xu SJ, Zhao RS, Song PF, Cui MF, Song XY, Cao M, Yang J (2024) Drivers and mechanisms that contribute to microbial β-diversity patterns and range sizes in mountains across a climatic variability gradient. Ecography, 2024, e07049.

Zhang ZY, Dong YD, Chen X, Zhang GZ, Liang CL, Zhou YX, Huang ZY, Shi LP, Chen SL, Dong LL, Wei GF (2025) Ecological niche imprints the structure and network of microbial communities in *Lonicera japonica* Thunb. Plant and Soil, 513, 1541–1555.

Zheng Y, Gong X (2019) Niche differentiation rather than biogeography shapes the diversity and composition of microbiome of *Cycas panzhihuaensis*. Microbiome, 7, 152.

(责任编委: 高程　责任编辑: 李会丽)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025290

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (3): 25426, pages 1–18
doi: 10.17520/biods.2025426
cstr: 32101.14.biods.2025426

•研究报告•

渤海与北黄海春季有害甲藻包囊：多样性、分布及环境相关性

康志成[1], 高春蕾[2*], 郭嘉宁[2], 孟范平[1*], 王宗灵[2]

1. 中国海洋大学环境科学与工程学院, 山东青岛 266100; 2. 自然资源部第一海洋研究所海洋生态研究中心, 山东青岛 266061

摘要: 在近海富营养化和气候变化的双重驱动下, 渤海和北黄海海域有害藻华(harmful algal blooms, HABs)发生频率持续上升, 而甲藻包囊被认为是潜在种子库, 在HABs的发生发展中起着关键作用。本研究将DNA宏条形码技术应用于甲藻包囊群落研究, 针对18S V4和ITS1基因片段进行扩增和高通量测序分析, 对2023年春季(5月)渤海和北黄海表层沉积物中的有害甲藻包囊群落多样性和分布进行研究。基于序列注释的结果, 共有38种(含5种尚不确定是否产包囊的物种)有害甲藻包囊物种eDNA信息被检出, 包括8种渤海与北黄海海域新记录种包囊, 其中具刺环胺藻(*Azadinium spinosum*)、*Gymnodinium nolleri*和*Alexandrium fragae*为首次在我国海域沉积物中被检出。α多样性分析结果表明, 春季甲藻包囊物种丰富度从渤海经渤海海峡至北黄海中部整体呈明显降低趋势, 与水温梯度变化呈正相关。典范对应分析结果表明, 两海域有害甲藻包囊优势物种的丰度和分布在不同程度上受环境因素(如温度、盐度、水深、可溶性无机氮(dissolved inorganic nitrogen, DIN)、可溶性无机磷(dissolved inorganic phosphorus, DIP)、氮磷比(N/P)等)的影响, 其中温度为主要解释变量。温度协同N/P及DIN影响和调控多数近岸-河口物种包囊的丰度和分布, 使其在温暖、富营养的渤海西南部有更高的检出率和/或丰度。低温、高盐及较高的磷酸盐水平是链状亚历山大藻(*Alexandrium catenella*)包囊在北黄海尤其是中部冷水团周边占绝对优势的重要影响因素。春季表层沉积物中有害甲藻包囊多样性和分布表明, 渤海西南部及北黄海海域HABs发生的潜在风险比较突出, 尤其是产生剧毒麻痹性贝类毒素(paralytic shellfish toxins, PSTs)的链状亚历山大藻包囊的普遍和高丰度检出, 显著提高了HABs发生、海产品PSTs污染和中毒事件发生的风险。另外, 针对一些新记录藻华原因种(如*Lepidodinium chlorophorum*), 在今后的工作中可适当增加对其在表层沉积物和水柱中的种群季节性变化的调查和研究, 为防范渤海和北黄海新的HABs发生及预测其潜在影响提供数据支持。

关键词: 有害甲藻包囊; DNA宏条形码技术; 多样性; 分布; 环境因素

康志成, 高春蕾, 郭嘉宁, 孟范平, 王宗灵 (2026) 渤海与北黄海春季有害甲藻包囊: 多样性、分布及环境相关性. 生物多样性, 34, 25426. doi: 10.17520/biods.2025426; cstr: 32101.14.biods.2025426.

Kang ZC, Gao CL, Guo JN, Meng FP, Wang ZL (2026) Diversity, distribution and environmental correlation of harmful dinoflagellate cysts in the Bohai Sea and the North Yellow Sea in spring. Biodiversity Science, 34, 25426. doi: 10.17520/biods.2025426; cstr: 32101.14.biods.2025426.

Diversity, distribution and environmental correlation of harmful dinoflagellate cysts in the Bohai Sea and the North Yellow Sea in spring

Zhicheng Kang[1], Chunlei Gao[2*], Jianing Guo[2], Fanping Meng[1*], Zongling Wang[2]

1 *College of Environmental Science and Engineering, Ocean University of China, Qingdao, Shandong 266100, China*
2 *Research Center of Marine Ecology, First Institute of Oceanography, Ministry of Natural Resources, Qingdao, Shandong 266061, China*

ABSTRACT

Aims: The frequency of harmful algal blooms (HABs) in the Bohai Sea and the North Yellow Sea has been increasing continuously in the context of coastal eutrophication and climate change. Dinoflagellate cysts are considered a potential

收稿日期 Received: 2025-10-28; 接受日期 Accepted: 2026-01-27
基金项目: 青岛市自然科学基金(23-2-1-223-zyyd-jch) Supported by the Natural Science Foundation of Qingdao, China (23-2-1-223-zyyd-jch)
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: gaochunlei@fio.org.cn; mengfanping@ouc.edu.cn

seed bank and play a key role in the occurrence of HABs. This study aimed to investigate the diversity, distribution patterns, and environmental factors of harmful dinoflagellate cysts in the Bohai Sea and the North Yellow Sea, and to assess the potential risk of HABs in these regions.
Methods: A DNA metabarcoding approach was applied, targeting the small subunit ribosomal (18S V4) and internal transcribed spacer (ITS1) to investigate the diversity and distribution of harmful dinoflagellate cyst assemblages in surface sediments from the Bohai Sea and the North Yellow Sea in May 2023. Canonical correspondence analysis (CCA) was used to assess the correlations between cyst assemblages and environmental factors.
Results: The environmental DNA (eDNA) information revealed 38 potentially harmful dinoflagellate cyst species, including 5 species not previously known to produce dinoflagellate cysts, and 8 newly recorded dinoflagellate cysts species of the Bohai Sea and the North Yellow Sea. Among them, *Azadinium spinosum*, *Gymnodinium nolleri* and *Alexandrium fragae* were detected for the first time in sediment samples from the coastal waters of China. Alpha diversity analysis revealed a clear decreasing trend in species richness from the Bohai Sea, through the Bohai Strait, to the central North Yellow Sea, and this trend was positively correlated with the water temperature gradient. CCA result indicated that the abundance and distribution of dominant harmful dinoflagellate cysts in the two seas were influenced to varying degrees by environmental factors (temperature, salinity, water depth, dissolved inorganic nitrogen (DIN), dissolved inorganic phosphorus (DIP) and N/P), with temperature being the main explanatory variable. Temperature, in combination with the N/P and DIN, affected and regulated the abundance and distribution of most coastal-estuarine species, resulting in higher detection rates and/or abundances in the warm and eutrophic southwestern Bohai Sea. Low temperature, high salinity, and high phosphorus levels were key factors contributing to the dominance of *Alexandrium catenella* cysts in the North Yellow Sea, particularly around the central cold-water mass.
Conclusion: This study provides crucial information on the diversity and distribution patterns of harmful dinoflagellate cysts in the whole Bohai Sea and the North Yellow Sea in spring. The southwestern Bohai Sea remains a high-risk area for HABs due to both established toxic and harmful species and emerging potential risks, such as HABs-forming, *Lepidodinium chlorophorum*, whereas the North Yellow Sea faces elevated risks from the widespread high relative abundance of *Alexandrium catenella*. These findings demonstrate that molecular techniques are a powerful tool for monitoring harmful dinoflagellate cysts, underscoring the need for their use in early warning of HABs and for protecting marine aquaculture from blooms.
Key words: harmful dinoflagellate cysts; DNA metabarcoding; diversity; distribution; environmental factors

休眠包囊(resting cysts)是许多海洋甲藻生活史中的重要底栖阶段。在目前已被鉴定的2,000多种现存甲藻中, 约10%–15%的物种在其生命周期中会产生休眠包囊(Head, 1996; Bravo & Figueroa, 2014; Wang et al., 2025)。在已知产包囊的甲藻物种中, 至少有90种为有害藻华(harmful algal blooms, HABs)原因种(Sournia et al., 1992), 45种为毒素生产者(Sournia, 1995; Smayda, 1997; Hallegraeff, 2003)。休眠包囊在结束休眠期后, 在环境条件适宜时会萌发并进入水体, 所以甲藻包囊被普遍认为是藻华(反复)发生的“种源”或“种子库” (Anderson et al., 2012; Zonneveld et al., 2013)。

表层沉积物中的甲藻包囊是某一海域在一段时期内形成的包囊集群, 其物种组成、丰度和分布不仅与上层水体中甲藻群落的组成和结构密切相关, 还受水体温度、盐度、营养盐、海流、沉积物特性、沉降速率等因素影响(Limoges et al., 2010; D’Silva et al., 2013; Zonneveld et al., 2013; Sildever et al., 2015), 因此包囊集群可在一定程度上指示环境变化(De Vernal et al., 1997; Matsuoka et al., 2003; Sangiorgi & Donders, 2004)。在群落水平上研究某海域甲藻包囊的多样性与分布, 不仅能反映和/或补充上层水体中浮游甲藻的群落结构信息, 还能够发现有害甲藻包囊物种并绘制分布情况(Satta et al., 2013), 结合变化的海洋环境状况(如富营养化加剧、海表温度升高等)能够为评估未来HABs暴发的潜在风险、地点及可能产生的危害提供重要依据。

全面、准确的包囊鉴定是在群落水平研究沉积物中甲藻包囊多样性和分布的前提。虽然形态学鉴定仍然是很多实验室的主要鉴定方法, 但目前包囊可用的形态学分类检索表还非常有限(Gao et al., 2017), 无法鉴定或错误鉴定的情况时有发生, 且形态学方法在批量样品鉴定方面优势并不明显。近年来特异性分子标记扩增和高通量测序(high-throughput sequencing, HTS)相结合的宏条形码技术(metabarcoding)的发展和应用, 在揭示环境沉积物

中甲藻包囊群落多样性方面显示出强大优势。采用该技术后, 许多之前未报道过的包囊类型(新种、稀有种、小型种)不断被检出(Liu XH et al., 2023; Wang et al., 2025), 扩大和丰富了对产包囊甲藻物种多样性的认识, 对某些种类的包囊及其分布与环境因素之间的相关关系也有了深入了解(Dzhembekova et al., 2018; Gao et al., 2018; Liu XH et al., 2023; Wang et al., 2025)。

渤海及北黄海均为半封闭型陆架浅海, 陆源相互作用强烈, 多条大型河流(黄河、海河、滦河、辽河等)带来大量的淡水、泥沙以及丰富的营养物质, 使得渤海和北黄海成为高生产力和高生物多样性的海域(郭术津等, 2014; 王静等, 2022)。近30年, 受人类活动和气候变化的双重驱动, 渤海和北黄海海域营养盐结构失衡、近岸海水增温现象明显(于仁成和刘东艳, 2016), 海区浮游植物群落组成和结构以及生态系统的稳定性都发生了显著变化, 甲藻组成比例升高(Wei et al., 2004; Lin et al., 2005), 新的藻华原因种及藻华类型不断出现, HABs暴发频率和强度均呈上升趋势(宋南奇等, 2018), 给当地生态系统健康、渔业和水产养殖业、旅游业、海产食品安全与人类健康和生命安全带来了巨大损失和潜在威胁。

目前, 已有很多学者采用形态学方法开展渤海与北黄海海域表层沉积物中甲藻包囊群落多样性和分布的研究, 多种有害甲藻包囊被检出, 如链状亚历山大藻(*Alexandrium catenella*)、太平洋亚历山大藻(*A. pacificum*)、网状原角藻(*Protoceratium reticulatum*)、链状裸甲藻(*Gymnodinium catenatum*)、锥状斯氏藻(*Scrippsiella acuminata*)等(石雅君等, 2011; 郝赛赛, 2016[①]; 钟文聪, 2019[②]; 赵俊彦, 2023[③])。近几年, 虽有研究人员采用分子生物学的方法在渤海和/或北黄海海域开展有害甲藻包囊的研究, 但主要是针对少数几个物种, 如链状亚历山大藻和太平洋亚历山大藻(Dai et al., 2020)、米氏凯伦藻(*Karenia mikimotoi*) (Liu et al., 2021)、深沟假旋沟藻(*Pseudocochlodinium profundisulcus*) (Hu et al., 2021)等, 利用宏条形码技术在群落水平上开展的研究非常有限(Liu XH et al., 2023; Wang et al., 2025)。综合分析以往的研究还发现, 不论是基于形态学还是分子生物学方法, 目前针对渤海与北黄海海域甲藻包囊的研究主要集中于海湾或近岸海域的有限范围内, 站位设置相对稀疏, 渤海和北黄海中部海域相关研究存在明显不足, 应用宏条形码技术开展全海域有害甲藻包囊群落多样性、分布特征及与环境因子相关性的研究还非常有限, 有理由推测这两个海域的有害甲藻包囊多样性可能很大程度上被低估了。

本研究旨在利用2023年春季渤海和北黄海海域表层沉积物样品, 通过DNA宏条形码技术, 揭示其表层沉积物中有害甲藻包囊的种类多样性, 并根据相对丰度绘制优势种属的分布范围, 结合同步调查获取的环境参数分析其优势包囊多样性和分布与环境因素的相关性, 为渤海与北黄海海域HABs的早期预警和灾害风险评估提供参考。

1 材料与方法

1.1 样品采集

2023年5月, 采用箱式采泥器在渤海与北黄海海域38个站位采集表层(0–5 cm)沉积物样品 (图1)。沉积物样品密封于聚乙烯袋中4℃避光保存, 待进一步处理。每个站位同步采集表层、中层和底层海水各200 mL, 经0.22 μm聚碳酸酯膜过滤, 取100 mL过滤海水于–20℃冻存, 用于可溶性无机氮(dissolved

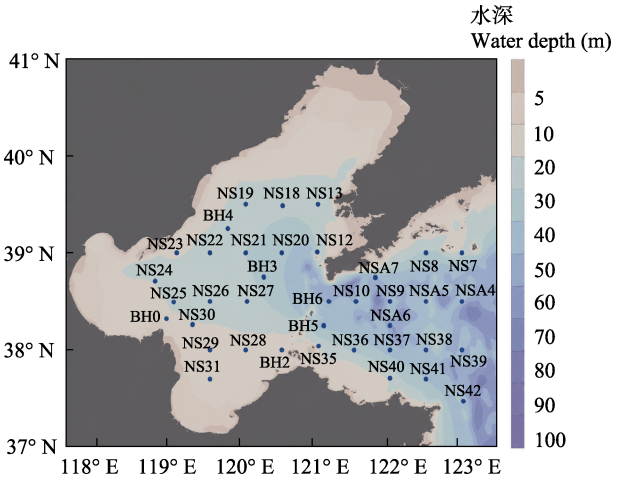


图1 渤海与北黄海海域沉积物采样站位图

Fig. 1 Sampling stations in the Bohai Sea and the North Yellow Sea, China

① 郝赛赛 (2016) 渤海全新世甲藻包囊及其环境意义研究. 硕士学位论文, 厦门大学, 福建厦门.

② 钟文聪 (2019) 渤海中部海域表层沉积物生源要素及浮游植物休眠体分布与分子多样性研究. 硕士学位论文, 暨南大学, 广州.

③ 赵俊彦 (2023) 獐子岛虾夷扇贝养殖区浮游藻类群落结构及其影响因素研究. 硕士学位论文, 大连海洋大学, 辽宁大连.

inorganic nitrogen, DIN)和可溶性无机磷(dissolved inorganic phosphorus, DIP)的实验室分析。其中DIN为硝酸氮(NO_3^--N)、亚硝酸氮(NO_2^--N)和氨氮(NH_4^+-N)的总和, DIP为磷酸盐(PO_4^{3-}-P)的浓度。各采样站位水深、海水温度和盐度等信息由航次温盐深测量仪(conductivity-temperature-depth system, CTD, Seabird 911, 美国Sea-Bird Scientific公司)记录获取。

1.2 沉积物中甲藻包囊的分离与富集

为最大限度地回收沉积物中的活体包囊并降低小粒径和/或脆弱包囊的损失, 本研究参考Bolch (1997)的多钨酸钠密度梯度离心法并稍作改进以分离和富集沉积物中的甲藻包囊。具体过程为: 将每个站位的沉积物样品充分混匀, 称取8 g沉积物与30 mL过滤灭菌海水混合重悬并超声处理2 min。重悬液依次通过100 μm和10 μm筛绢, 将保留在10 μm筛绢上的残留物用过滤灭菌海水充分洗涤并重悬于15 mL无菌海水中。将上述含有甲藻包囊的海水缓慢添加到预装有2 mL多钨酸钠溶液(1.4 g/cm^3)的离心管中, 3,000 rpm离心10 min。将上清液与下层多钨酸钠层之间的包囊层(包含少量的多钨酸钠层)转移至新的15 mL离心管中, 用过滤灭菌海水定容至10 mL, 再以2,000 rpm的速度离心10 min。吸除上清至管底以上约2 mL, 即可得到分离浓缩后的包囊集群。将分离浓缩后的包囊全部转移至孔径为5 μm的筛绢上, 用无菌ddH_2O反复清洗3–5次, 去除残留多钨酸钠的影响, 最后将包囊连同筛绢一起用于后续基因组DNA的提取。

1.3 包囊基因组DNA提取、PCR扩增和高通量测序

使用Fast DNA SPIN Kit for Soil (MP Biomedicals, Santa Ana, CA, USA)试剂盒提取包囊基因组DNA。利用18S V4区和ITS1区两对引物对相应基因片段进行扩增, 引物序列及扩增反应体系分别见表1和表2。PCR反应体系在无菌PCR管中配制、振荡混匀并短暂离心后进行扩增。

18S V4区引物的PCR反应程序为: 94℃预变性3.5 min, 94℃变性50 s, 47℃退火50 s, 72℃延伸50 s, 循环32次, 72℃再延伸10 min, 10℃保存至停止。

ITS1区引物的PCR反应程序为: 95℃预变性5 min, 95℃变性50 s, 47℃退火50 s, 72℃延伸50 s, 循环34次, 72℃再延伸10 min, 10℃保存至停止。

PCR扩增产物经1%的琼脂糖凝胶电泳检测后, 送至生工生物工程(上海)股份有限公司, 连接测序接头构建文库, 使用Illumina MiSeq PE300 (San Diego, CA, USA)平台进行扩增子测序。

1.4 包囊萌发和单包囊扩增测序

另外称取8 g沉积物样品, 按照前述方法分离包囊, 然后在显微镜下用微量移液管挑取单个活体包囊, 用过滤灭菌海水在载玻片上冲洗2–3次后转移至提前加入200 μL f/2培养基的96孔板中。将孔板封口后放入气候培养室, 温度设置为20℃, 光照为4,000 lux, 光暗比为12 h∶12 h, 每天观察萌发情况并拍照记录。

单包囊用无菌蒸馏水冲洗2–3遍, 用灭菌的盖玻片或尖头镊子直接破碎包囊壁, 然后全部转移至PCR管中进行扩增。萌发的单细胞用过滤灭菌海水冲洗后转移至无菌蒸馏水中, 使细胞在低渗条件下破裂, 随后进行PCR扩增。PCR特异性扩增ITS序列(ITS1, 5.8S, ITS2)和LSU序列(D1–D2)引物名称和序列分别为: ITS-F (5′-CCTCGTAACAAGGHTCCGTAGGT-3′)和ITS-R (5′-CAGATGCTTAARTTCAGCRGG-3′) (Adachi et al., 1996); LSU-F (5′-ACCCGCTGAATTTAAGCATA-3′)和LSU-R (5′-CCTTGGTCCGTGTTTCAAGA-3′) (Scholin et al., 1994)。PCR反应体系为50 μL, 其中含有5 μL 10×buffer, 75 μM $MgCl_2$, 1.25 μM dNTPs, 1U rTaq (5 U/μL), 10 pM引物和ddH_2O。PCR扩增反应程序为: 94℃预变性5 min, 94℃变性1 min, 55–60℃退火1 min, 72℃延伸2 min, 循环34次, 72℃再延伸10 min, 10℃保存至停止。PCR扩增产物由1%的琼脂糖凝胶电泳检测后, 送至生工生物工程(上海)股份有限公司进行测序。

1.5 水体中溶解无机营养盐的测定

采用连续流动分析仪(QuAAtro 39, SEAL, Germany)检测海水中的DIN和DIP, 其中NO_3^--N和NO_2^--N采用粉红色偶氮染料法测定, NH_4^+-N采用次溴酸盐氧化法, PO_4^{3-}-P采用钼蓝法。

1.6 测序数据的处理和物种注释

原始测序reads由测序公司进行组装, 经过去除接头序列、引物序列、barcode序列及其他低质量序列后得到高质量有效序列。使用DADA2软件包进一步对上述有效序列进行去噪和去除嵌合体获得干净数据——扩增子序列变体(amplicon sequence

表1　本研究中高通量测序使用的引物
Table 1　The primers used for high-throughput sequencing in this study

扩增区域 Target region	扩增片段长度 Fragment length	引物名称 Primers	引物序列(5′–3′) Sequences of primers (5′–3′)	文献 References
18S V4	370 bp	TAReuk454FWD1	CCAGCA(G/C)C(C/T)GCGGTAATTCC	Stoeck et al., 2010
		TAReukREV3	ACTTTCGTTCTTGAT(C/T)(A/G)A	Stoeck et al., 2010
ITS1 (5.8S)	260 bp	PRIMER B-reverse	TAGGTGAACCTGCAGAAGGAT	Medlin et al., 1988
		ITS300R	CACGGAA(G/T)TTCTGCA(A/G)TTCACAATG	Scholin et al., 1994

表2　高通量测序的PCR扩增反应体系
Table 2　PCR amplification reaction system for high-throughput sequencing

组分 Components	体积 Volume (μL)	浓度 Concentration
DNA模板 DNA template	2	含量 Amount < 200 ng
正向引物 Forward primer	1	10 μM
反向引物 Reverse primer	1	10 μM
dNTP Mix	4	2.5 mM
Ex Taq DNA聚合酶 Ex Taq DNA polymerase (Takara)	0.3	50 U/μL
10× Ex Taq buffer	5	
双蒸水 ddH_2O	36.7	
总体积 Total volume	50	

variants, ASVs) (Callahan et al., 2016)。使用BLAST软件将ASVs序列与PR2数据库(https://github.com/pr2database/pr2database)进行比对和物种注释, 物种注释相似度阈值设为99%, 注释结果最多设为5条。本研究中, 物种注释以18S V4区的ASVs注释结果为主, 辅以ITS1 (数据库由顾海峰研究员提供, 未公开发表)的注释结果, 筛选和确定出最终的物种注释表。对ASVs的分类注释分为以下几种情况: (1) 1条ASV注释到1个物种的即被认为注释到种水平; (2) 1条ASV对应2个及以上物种的, 首先按序列相似度大小排序, 相似度最高的物种为最终注释结果; 如果相似度最高的物种不唯一, 则结合ITS1的注释结果并参考研究海域以往的历史数据进行种水平上的确认, 不能确认到种的按照同属的统一注释到属水平、不同属的直接注释为甲藻; (3)对于多个ASVs注释为同一个物种的, 所对应的注释物种只统计一次, reads数合并。注释得到的每一个物种的名称和分类地位(门、纲、目、科、属)参考世界海洋生物名录数据库(World Register of Marine Species, WoRMS) (https://www.marinespecies.org/)。

1.7　数据统计和分析

本文所有数据统计和分析均基于有害甲藻包囊种水平上的注释结果和信息进行。某种有害甲藻包囊在某个站位的相对丰度定义为其reads数与该站点所有有害甲藻包囊的总reads数之比, 相对丰度若超过10%, 则该种包囊被定义为优势种, 若相对丰度在5%–10%之间, 则被认为是次优势种。相对丰度超过5%的甲藻包囊所在的属被定义为优势属。

利用Tutools在线平台(http://cloudtutu.com.cn/)分析每个站位甲藻包囊群落的α多样性指数, 包括Chao1指数、Shannon多样性指数和Pielou均匀度指数。站位间甲藻包囊群落组成及分布的相异度(β多样性)采用基于Bray-Curtis距离算法的主坐标分析(principal co-ordinates analysis, PCoA)法, 在ChiBioPlot在线平台(https://www.chiplot.online/)上完成。

采用CANOCO 5.0软件分析沉积物中甲藻包囊多样性和分布与6种环境因素(温度、盐度、水深、DIN、DIP、N/P)的相关性: 通过去趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA)评估物种组成沿排序梯度的变异性, 根据第一轴长度选择采用典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)或冗余分析(redundancy analysis, RDA)评估甲藻包囊多样性和分布与环境因素的相关性。当第一轴长度介于3–4标准偏差(standard deviation, SD)之间, CCA或RDA均可用于相关性分析, 而第一轴长度小于3 SD时更适用于RDA分析(ter Braak & Šmilauer, 2002)。每个变量的显著性用基于499次随机排列的Monte Carlo检验进行评估。通过Monte Carlo检验确定个体和所有典型轴的统计显著性($P < 0.05$)。

利用Surfer 16.0绘制α多样性指数的分布图。利用Ocean Data View软件(Schlitzer, Reiner, Ocean

Data View, https://odv.awi.de, 2022)绘制优势属(> 5%)、优势种(> 10%)、次优势种(5%–10%)和环境因素在渤海与北黄海海域的分布图。本文使用的环境数据均为每个站位表层、中层、底层数据相加后取平均。采用R语言ggplot2软件包对优势属、优势种、次优势种的各站位相对丰度数据进行分面图绘制。

2 结果

2.1 ASVs物种注释结果

质控后的18S V4区测序数据经DADA2分析后共获得3,825条ASVs, 序列长度为363 ± 26 bp (240–428 bp)。与PR2数据库进行比对与注释后共获得1,512条与真核生物相关的ASVs, 其中与甲藻纲相关的共计683条。结合ITS1物种注释结果, 共注释出90种甲藻包囊, 分属10目24科46属, 其中有害甲藻包囊38种, 分属21属(附录1)。有害甲藻包囊中有20余种分别通过其形态特征、萌发后的细胞形态和单包囊PCR扩增测序得到进一步确认(附录2)。因本文主要研究的是有害甲藻包囊, 故除特别注明外, 所有关于包囊的统计数据和结果都只在有害甲藻包囊而非所有注释类群基础上进行。

2.2 有害甲藻包囊多样性

38个站位包囊群落的α多样性指数大小见附录3。统计分析发现, 渤海海域有害甲藻包囊群落的Chao1指数、Shannon多样性指数和Pielou均匀度指数极显著高于北黄海海域($P < 0.01$), 前者分别为20.50 ± 3.14、1.86 ± 0.58和0.62 ± 0.18, 后者分别为14.50 ± 4.71、1.14 ± 0.62和0.43 ± 0.22, 表明渤海海域表层沉积物中有害甲藻包囊种类更丰富、群落中各物种的相对丰度差异更小, 均匀度更高。

具体到每个海区, 包囊群落的多样性又具有明显的区域异质性(图2)。在北黄海海域中部(如NS36、NS37、NS38、NS39、NSA6等站位)有害甲藻包囊群落的Chao1指数、Shannon多样性指数和Pielou均匀度指数(11.90、0.61、0.25)显著低于沿岸区域站位(16.40、1.50、0.60) (P值分别为0.039、0.012和0.005), 表明中部海域物种多样性和均匀度都较低, 优势种明显。在渤海海域内, 渤海湾湾口和黄河入海口附近海域(如BH0、NS23、NS24、NS25、NS30等站位)和北黄海中部情况类似, 也存在明显的优势物种, 其Shannon多样性指数和Pielou均匀度指数显著低

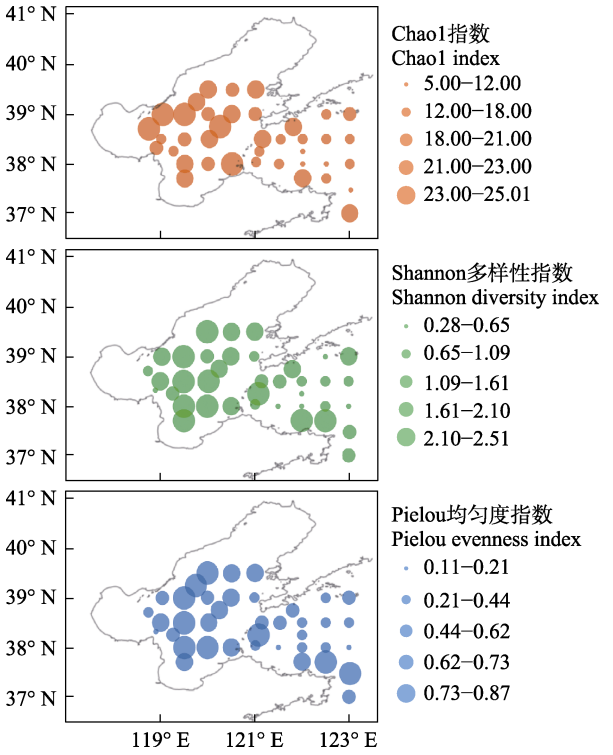


图2 渤海及北黄海海域有害甲藻包囊α多样性指数的分布情况

Fig. 2 Distribution of α diversity indices of harmful dinoflagellate cyst in the Bohai Sea and the North Yellow Sea, China

于渤海其他区域($P < 0.05$), 但物种多样性(Chao1指数)差异不显著($P = 0.352$)。渤海海峡一带(BH2、BH6、BH5和NS35站位)甲藻包囊群落多样性指数整体介于北黄海与渤海之间, 与两个海域的多样性差异均不显著($P > 0.2$), 但靠渤海一侧的站位物种更丰富, 均匀度更高。

根据各站位有害甲藻包囊群落物种组成和相对丰度的数据, 基于Bray-Curtis相异性指数对站位进行聚类和PCoA分析(图3)。聚类后38个站位可划分成3个组群: 渤海湾湾口集群(Group A)、北黄海中部集群(Group C)和上述两个区域以外的集群(Group B), 分组变量的R^2值为0.532 ($P = 0.001$), 表明不同组群在有害甲藻包囊群落物种组成及丰度上存在显著差异。

2.3 有害甲藻包囊优势种属及其分布

基于reads数的统计和本研究对优势种、属的定义, 2023年春季渤海和北黄海表层沉积物有害甲藻包囊群落共有15种优势种和4种次优势种, 分属于12属, 这些优势种属在研究海区各站位的丰度和分布见图4–7。

亚历山大藻属(*Alexandrium*)是包囊种类多样性最高的属, 也是检出有害种最多的属, 在渤海与北黄海海域内广泛分布(图4, 图5)。在检出的11种亚历山大藻包囊中有10种为有害种(附录1), 其中6种为优势种, 分别为链状亚历山大藻、拟膝沟亚历山大藻(*A. pseudogonyaulax*)、相似亚历山大藻(*A. affine*)、李氏亚历山大藻(*A. leei*)、奥氏亚历山大藻(*A. ostenfeldii*)和安德森亚历山大藻(*A. andersonii*)。

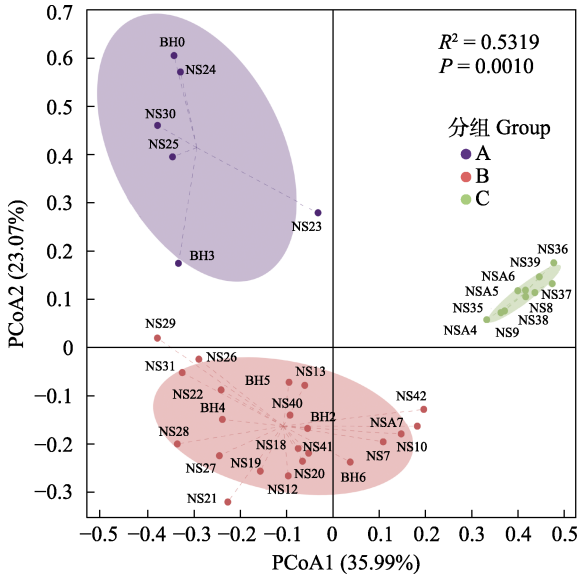


图3　渤海及北黄海海域有害甲藻包囊群落结构的主坐标分析(PCoA)结果。A: 渤海湾湾口附近海域站位; B: 北黄海沿岸及渤海湾湾口以外渤海海域站位; C: 北黄海中部海域站位。

Fig. 3　Result of principal coordinate analysis (PCoA) of harmful dinoflagellate cyst assemblages in the Bohai Sea and the North Yellow Sea, China. A, Stations in the sea area near the mouth of Bohai Bay; B, Stations along the coast of the North Yellow Sea and in the Bohai Sea area outside the mouth of Bohai Bay; C, Stations in the central North Yellow Sea.

从整体分布情况看, 6种亚历山大藻优势种广泛分布在渤海和北黄海海域, 但每种亚历山大藻包囊在不同海区的检出率和相对丰度存在一定差异。除了老黄河口附近站位(BH0)外, 链状亚历山大藻包囊在两个海域的所有站位均有检出, 且该包囊是北黄海海域有害甲藻包囊中的绝对优势种, 其相对丰度超过40%的站位占北黄海海域全部站位的65%以上, 最大相对丰度(89.24%)出现在烟台芝罘岛以北靠近北黄海冷水团边缘处(NS36) (图6, 图7); 而在渤海海域, 其相对丰度显著低于北黄海海域(图6)。李氏亚历山大藻包囊在两海域的分布情况与链状亚历山大藻包囊有些类似, 但整体相对丰度明显低于后者。相反, 相似亚历山大藻、奥氏亚历山大藻和安德森亚历山大藻包囊在渤海的检出率和相对丰度要略高于北黄海海域; 而拟膝沟亚历山大藻包囊在两海域的检出率和相对丰度差异较小。

相较于以上优势亚历山大藻包囊, 微小亚历山大藻(*A. minutum*)包囊作为次优势种, 主要集中分布在渤海海峡区域, 渤海海域零星站位也有检出, 而北黄海海域几乎没有检出(图6)。其他属的优势种

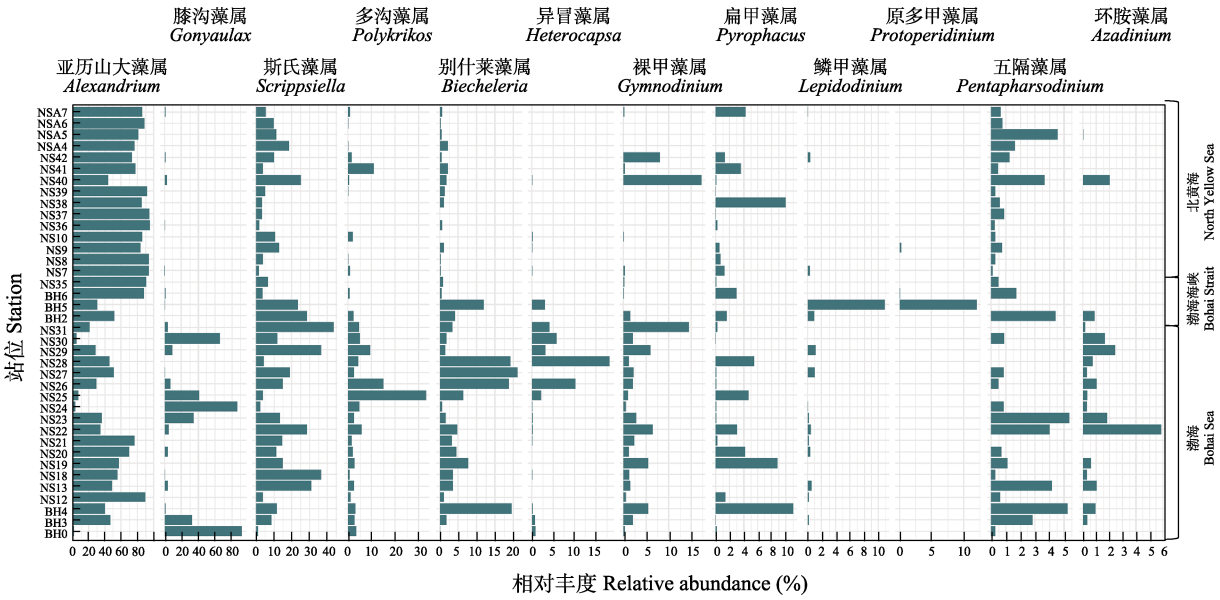


图4　12个优势属(相对丰度 > 5%)在各采样站位的相对丰度

Fig. 4　Relative abundance of 12 dominant genera (relative abundance > 5%) at each sampling station

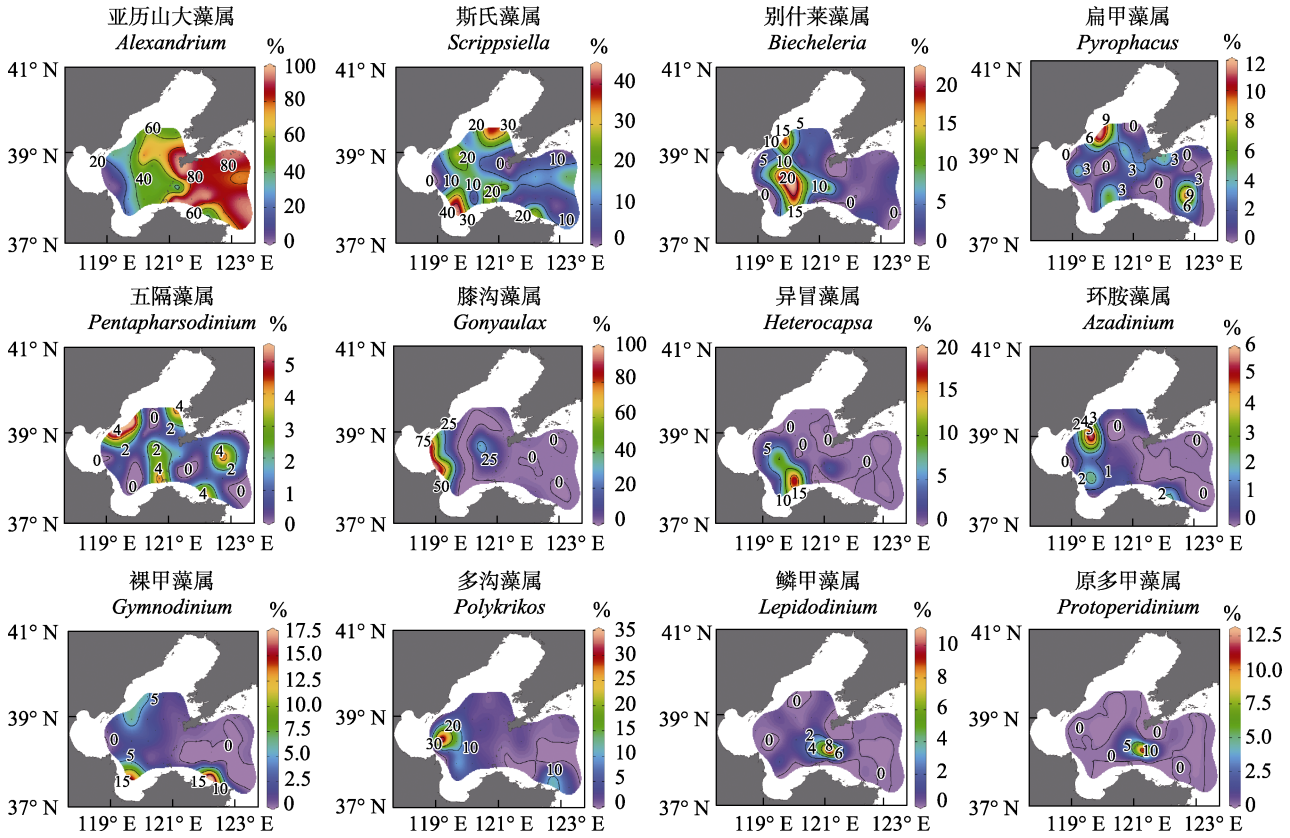


图5　优势属(相对丰度 ＞5%)包囊相对丰度分布情况

Fig. 5　Distribution of relative abundance of cysts in the dominant genus (relative abundance > 5%)

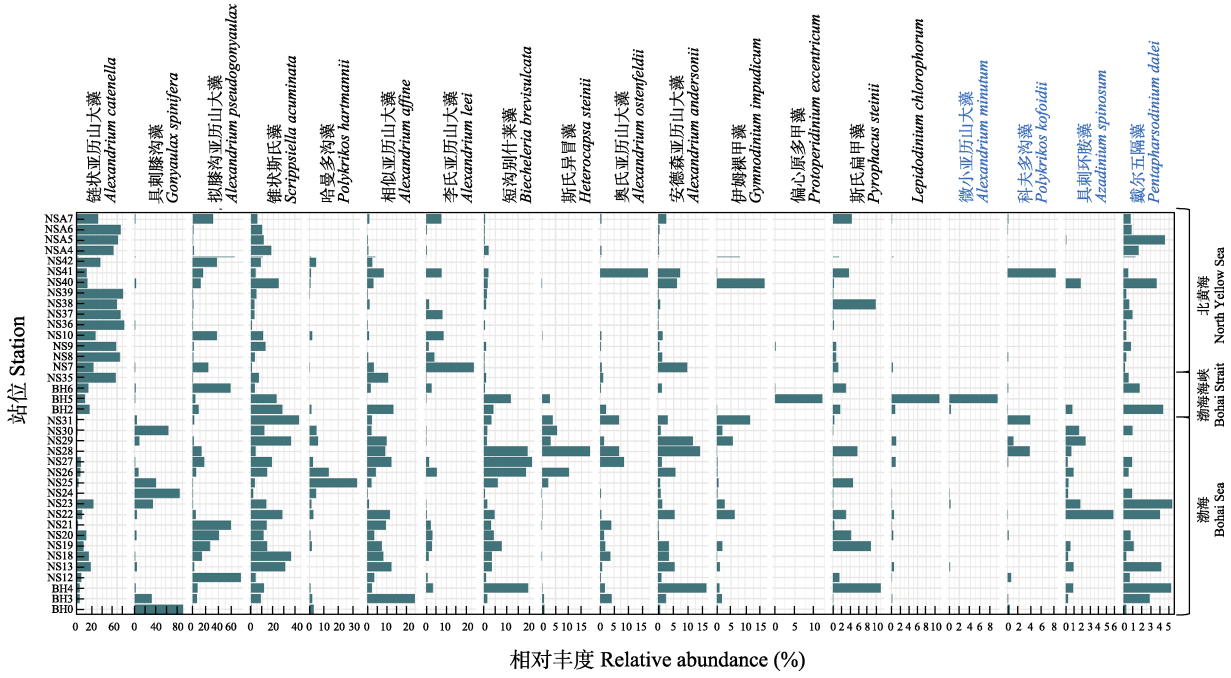


图6　优势种(相对丰度 ＞10%)及次优势种(相对丰度5%–10%)在各采样站位的相对丰度。黑色：优势种；蓝色：次优势种。

Fig. 6　Relative abundance of dominant species (relative abundance > 10%) and sub-dominant species (relative abundance 5%–10%) at each station. Black, Dominant species; Blue, Sub-dominant species.

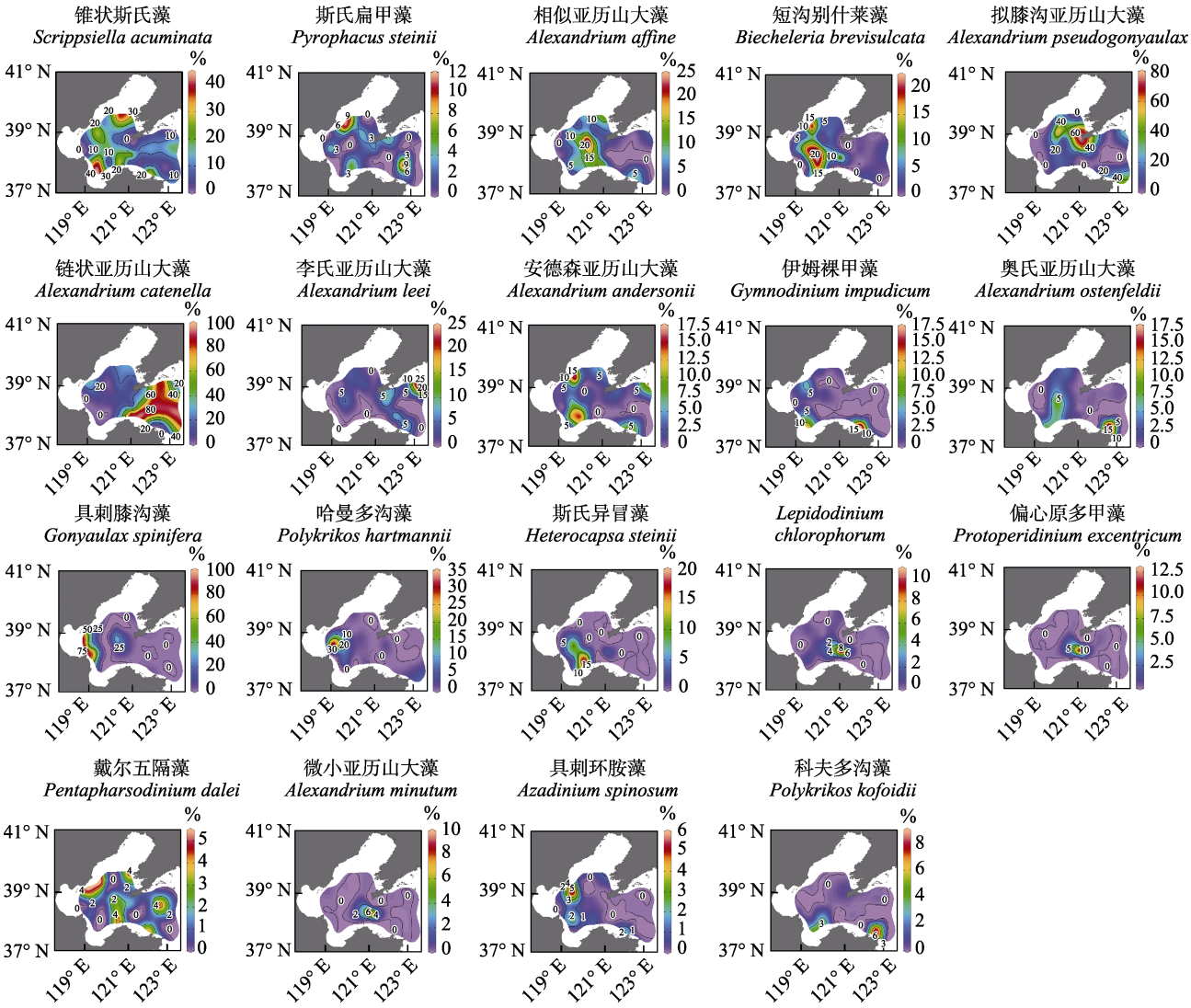


图7　优势种及次优势种包囊相对丰度分布情况

Fig. 7　Distribution of relative abundance of dominant and sub-dominant cysts in species level

或次优势种中，锥状斯氏藻、戴尔五隔藻(*Pentapharsodinium dalei*)、斯氏扁甲藻(*Pyrophacus steinii*)和短沟别什莱藻(*Biecheleria brevisulcata*)的包囊在两个海域均呈广泛分布，前3种包囊在两海区间各自的检出率和相对丰度差异不明显，但短沟别什莱藻在渤海尤其是渤海中部区域的相对丰度显著高于北黄海，尽管伊姆裸甲藻(*Gymnodinium impudicum*)包囊最大相对丰度出现在北黄海，但其在渤海的检出率显著高于北黄海(仅3个站位有检出)；具刺膝沟藻(*Gonyaulax spinifera*)、哈曼多沟藻(*Polykrikos hartmannii*)、斯氏异帽藻(*Heterocapsa steinii*)和具刺环胺藻(*Azadinium spinosum*)则是渤海湾湾口及河北唐山近岸海域和莱州湾海域的优势或次优势有害包囊种类。

2.4　基于高通量测序的有害甲藻包囊新记录种及其分布

通过与PR2数据库、ITS1数据库序列直接比对，结合GenBank中各物种序列号所对应的完整序列进行比对和注释后，从表层沉积物中共检出8种之前不曾在渤海及北黄海海域报道过的有害甲藻包囊eDNA信息，详细比对结果见附录4。8种新记录种为 *Gymnodinium nolleri* 、*Barrufeta bravensis* 、*Paragymnodinium shiwhaense* 、*Lepidodinium chlorophorum* 、具刺环胺藻、*Alexandrium fragae* 、纺锤环沟藻(*Gyrodinium fusiforme*)和螺旋环沟藻(*G. spirale*)，而

Gymnodinium nolleri、具刺环胺藻、*Alexandrium fragae*也是在我国海域首次被记录。8种新记录种中, 前3种已知为产包囊物种, 后5种目前被认为是不产包囊的物种。新记录种的具体分布情况为: *Lepidodinium chlorophorum*和*Barrufeta bravensis*集中分布在渤海海峡地带, 具刺环胺藻和*Gymnodinium nolleri*分别在河北唐山附近海域和辽东湾南部近渤海中央区域检出, 这4个物种的eDNA相对丰度较高(1.6%–11.0%) (图6, 图7), 其中*Lepidodinium chlorophorum*和具刺环胺藻的eDNA相对丰度分别达到11%和8%, 属于有害包囊中的优势种类; 另外4种中, *Paragymnodinium shiwhaense*、纺锤环沟藻、*Alexandrium fragae*主要在莱州湾、渤海湾湾口附近海域被检出, 但相对丰度较低, 分别为0.03%、0.19%–0.55%、0.20%–0.60%, 螺旋环沟藻则在渤海大连西侧附近海域有检出(0.007%–0.83%)。上述8个新记录种中, 除了具刺环胺藻和*Alexandrium fragae*外, 其他6种均为裸甲藻科物种。

2.5 有害甲藻包囊优势种相对丰度和分布与原位环境因素的相关性

DCA结果显示第一轴的梯度长度为3.2 SD, 介于3–4 SD之间, 因此本研究采用CCA分析包囊与环境因素之间的相关性。

CCA分析结果如图8所示, Axis1对数据变异的解释度为20.68%, Axis2为7.12%, 总变异解释度为27.80%。6种环境变量中, 温度对有害包囊群落变异的解释率最大(15.93%, $P = 0.002$), 即其影响最显著; 其次为水深(13.81%, $P = 0.002$)和盐度(12.44%, $P = 0.002$), 而营养盐的解释率相对较小(DIN: 3.72%, $P = 0.004$; N/P: 3.34%, $P = 0.008$; DIP : 2.61 %, $P = 0.016$) (表3)。基于对所分析的环境参数的类似响应(关系), CCA分析将19种优势和次优势包囊分成了3个包囊类群。类群I: 与温度和DIN及N/P正相关, 与盐度、水深和DIP负相关的类群, 包括相关性比较强的斯氏异帽藻、伊姆裸甲藻、科夫多沟藻(*Polykrikos kofoidii*)、具刺环胺藻、奥氏亚历山大藻、安德森亚历山大藻、短沟别什莱藻、具刺膝沟藻、哈曼多沟藻包囊, 以及相关性较弱的相似亚历山大藻、锥状斯氏藻、斯氏扁甲藻、*Lepidodinium chlorophorum*包囊等; 类群II: 与盐度、水深和DIP正相关, 与温度、DIN和N/P负相关的类群, 包括链状亚历山大

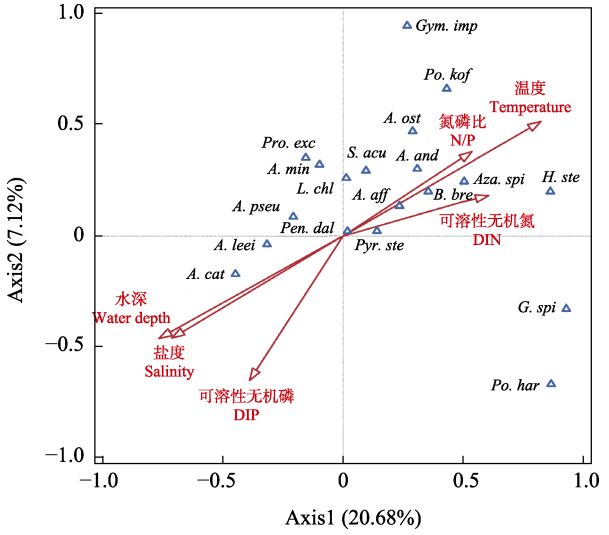


图8 优势和次优势有害甲藻包囊相对丰度与原位环境因素相关性的典范对应分析(CCA)结果。***A. aff***: 相似亚历山大藻; ***A. and***: 安德森亚历山大藻; ***A. cat***: 链状亚历山大藻; ***A. leei***: 李氏亚历山大藻; ***A. min***: 微小亚历山大藻; ***A. ost***: 奥氏亚历山大藻; ***A. pseu***: 拟膝沟亚历山大藻; ***Aza. spi***: 具刺环胺藻; ***B. bre***: ***Biecheleria brevisulcata***; ***G. spi***: 具刺膝沟藻; ***Gym. imp***: 伊姆裸甲藻; ***H. ste***: 斯氏异冒藻; ***L. chl***: ***Lepidodinium chlorophorum***; ***Pen. dal***: 戴尔五隔藻; ***Po. har***: 哈曼多沟藻; ***Po. kof***: 科夫多沟藻; ***Pro. exc***: 网状原角藻; ***Pyr. ste***: 斯氏扁甲藻; ***S. acu***: 锥状斯氏藻。

Fig. 8 Canonical Correspondence Analysis (CCA) performed on the relative abundance of dominant and sub-dominant harmful dinoflagellate cysts and *in-situ* environmental parameters. *A. aff*, *Alexandrium affine*; *A. and*, *Alexandrium andersonii*; *A. cat*, *Alexandrium catenella*; *A. leei: Alexandrium leei*; *A. min*, *Alexandrium minutum*; *A. ost*, *Alexandrium ostenfeldii*; *A. pseu*, *Alexandrium pseudogonyaulax*; *Aza. spi*, *Azadinium spinosum*; *B. bre*, *Biecheleria brevisulcata*; *G. spi*, *Gonyaulax spinifera*; *Gym. imp*, *Gymnodinium impudicum*; *H. ste*, *Heterocapsa steinii*; *L. chl*, *Lepidodinium chlorophorum*; *Pen. dal*, *Pentapharsodinium dalei*; *Po. har*, *Polykrikos hartmannii*; *Po. kof*, *Polykrikos kofoidii*; *Pro. exc*, *Protoperidinium excentricum*; *Pyr. Ste*, *Pyrophacus steinii*; *S. acu*, *Scrippsiella acuminata*. DIN, Dissolved inorganic nitrogen; DIP, Dissolved inorganic phosphorus.

表3 环境因素的独立解释度和显著性

Table 3 The independent explanatory rate and significance of each environmental factors

环境因素 Environmental factors	解释度 Explaination (%)	*P*
温度 Temperature	15.93	0.002
水深 Water depth	13.81	0.002
盐度 Salinity	12.44	0.002
可溶性无机氮 Dissolved inorganic nitrogen	3.72	0.004
氮磷比 N/P	3.34	0.008
可溶性无机磷 Dissolved inorganic phosphorus	2.61	0.016

藻、李氏亚历山大藻和拟膝沟亚历山大藻包囊, 其中链状亚历山大藻包囊对这种相关性体现的最为明显; 类群III: 与环境因素无明显相关性的包囊种类, 包括偏心原多甲藻(*Protoperidinium excentricum*)、微小亚历山大藻和戴尔五隔藻包囊。

3 讨论

3.1 有害甲藻包囊多样性及分布与环境因素的相关性

表层沉积物中包囊种类、丰度和分布取决于非生物因素(如海区水文、化学、沉积环境、季节性等)和生物因素(如上层水体中营养细胞的丰度、包囊形成和萌发、包囊被摄食等因素和过程)的复杂关系(Dale, 1976; Persson, 2000; Anderson et al., 2005; Ellegaard et al., 2017), 是多种因素和过程在时间和空间上共同影响、调控并累积的结果。

本研究中, 包囊多样性及CCA结果清晰地揭示出春季两海域有害甲藻包囊种类、丰度和分布与环境因素(温度、盐度、水深、营养盐)密切相关, 其中温度的相关性最强, 是主要解释变量(图8)。

调查期间, 水温沿渤海(~12℃)至渤海海峡(~10℃)再到北黄海中部(~8℃)整体呈下降趋势(图9a), 而有害甲藻包囊物种多样性(Chao1指数)也从渤海海域的20.4下降至北黄海的14.5, 北黄海中部甚至降至9.0以下(图2, 附录3), 即在8–12℃温度范围内, 有害甲藻包囊物种多样性随温度升高而增加。Chen等(2011)利用全球表层沉积物中现存有机壁包囊数据分析了各采样点水体年均温对物种丰富度的影响, 发现温度对包囊丰富度的影响在低于13℃的冷水中最明显, 此时包囊丰富度与温度正相关, 本研究结果也验证了这一结论。

温度不仅影响两海域包囊物种的多样性, 对多数有害包囊的分布和相对丰度也具有选择和调控作用。虽然营养盐的独立解释度比较低, 但其特定形态或浓度与温度、盐度等因素可以协同影响和调控包囊的丰度和分布。

基于CCA的结果, 类群I的物种表现为与温度、DIN及N/P呈正相关, 与盐度、DIP呈负相关, 代表性物种有具刺膝沟藻、多边舌甲藻(*Lingulodinium polyedra*)、斯氏异帽藻、科夫多沟藻、具刺环胺藻、锥状斯氏藻、伊姆裸甲藻等。这些物种主要为近岸-河口种(Marret & Zonneveld, 2003), 有相似的生态偏好, 如偏好较高水温、较低盐度和较高营养盐水平(Zonneveld, 1995; Dale et al., 1999; Wang et al., 2022; 张静等, 2023)。对照其分布和丰度发现, 这些物种在温度较高的渤海尤其是渤海西南部(渤海湾湾口及以北海域、黄河口附近海域)站位的检出率和丰度更高(图6), 这与渤海西南部平均水温高于渤海其

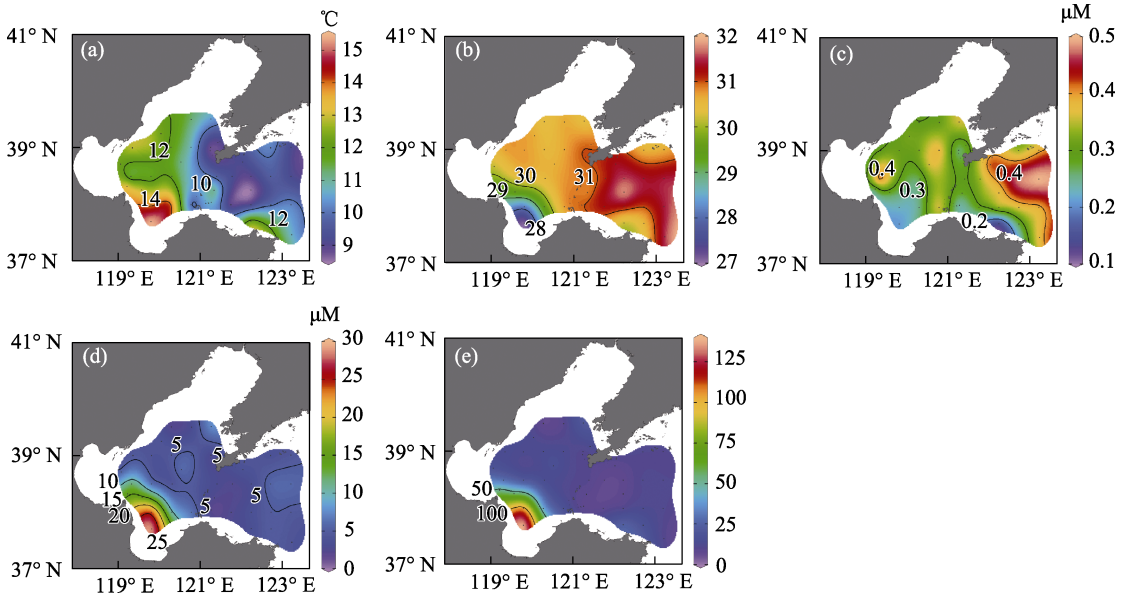


图9 原位环境数据分布图。(a)温度; (b)盐度; (c)可溶性无机磷(DIP); (d)可溶性无机氮(DIN); (e)氮磷比(N/P)。
Fig. 9 Distribution of *in-situ* environmental factors. (a) Temperature; (b) Salinity; (c) Dissolved inorganic phosphorus (DIP); (d) Dissolved inorganic nitrogen (DIN); (e) N/P.

他区域和北黄海海域相吻合(图9a)。另外, 渤海西南部近岸养殖、污水排放、河流输入等导致水体氮营养盐水平较高、盐度较低(图9b, d, e), 再加上调查站位离岸稍远, 水体扰动相对减弱, 这种温暖、富营养、稳定的水体有利于营养细胞的生长, 从而原位触发了细胞的有性生殖, 形成更多的包囊并沉积在该区域。

相反, 类群II的包囊物种与温度负相关, 与盐度、水深和DIP正相关, 最有代表性的是链状亚历山大藻包囊。该种包囊是温度较低、DIP浓度较高的北黄海海域的优势种, 在中部冷水团区域(~8℃, DIP > 0.5 μmol/L)的相对丰度更是超过了80%, 这也很好地体现了其营养细胞的生态偏好, 这与以往的研究结果相同(OBIS数据库, https://obis.org/)。虽然水深与该类群包囊丰度和分布呈显著正相关(P < 0.05), 但它本身并不是影响包囊动力学的直接环境信号, 而是与水深导致的扰动强弱、氧气含量、光照强弱、水压大小等相关。北黄海中部水深较深(平均水深 > 50 m, 最深可达80 m以上), 底层相对黑暗、低氧、弱扰动、高水压的环境可能降低了包囊的代谢, 抑制包囊萌发, 延长了包囊的休眠周期, 有利于包囊的沉积和保存。而相对高的盐度可能起到了维持链状亚历山大藻包囊渗透压和活性、调控包囊休眠周期的作用, 从而间接提高了包囊丰度。

类群III主要是与环境因子相关性不明显的包囊类群, 代表性物种有戴尔五隔藻、微小亚历山大藻等。作为次优势种, 戴尔五隔藻包囊在渤海和北黄海海域普遍检出, 但高丰度区呈明显斑块化分布(图6, 图7)。虽然CCA图显示该包囊与所有环境因素相关性都不明显, 但进一步分析发现, 戴尔五隔藻包囊的丰度和分布与调查海区中磷酸盐的浓度和分布吻合度较好(图9c), 而Zonneveld等(2012)在研究地中海富营养化趋势时也发现了类似的相关性, 其包囊丰度伴随水体中磷酸盐浓度增加而升高。

综上所述, 表层沉积物中的包囊是某个海区在一段时间内的包囊集群, 是不同物种包囊动力学和沉降过程在时间和空间上的整合, 是数年主要生态过程的反映, 而不是一个季节性特征(Dale, 1976)。本研究中, 单个调查航次获得的环境数据的时间尺度与包囊记录的时间尺度存在较大差异, 尽管CCA结果显示大多数优势包囊丰度和分布与原位环境变量之间显著相关, 但两个主轴(Axis1和Axis2)对包囊丰度和分布变异的总解释度却不足30% (图8), 说明除研究中提到的环境因素外, 海流、水体混合、沉积物底质类型、微生物作用、摄食、藻华历史事件等都可能对其起到影响或调控作用。

目前研究普遍认为, 细粒度沉积物有利于包囊的沉积和保存。石雅君等(2011)的研究表明, 北黄海表层沉积物中包囊总丰度与粘土和粉砂含量呈正相关(P < 0.05), 与砂含量呈负相关(P < 0.05), 其中粘土和粉砂质类型的粒径在50 μm以下, 而砂质类型可在100 μm以上(石学法等, 2021)。在渤海与北黄海海域, 渤海沿岸、北黄海北部海域多为砂质类型, 而渤海中部、北黄海南部及中部海域则主要为粉砂质类型。本研究中, 链状亚历山大藻包囊在北黄海中部占绝对优势, 与石雅君等(2011)和Dai等(2020)研究结果一致, 表明细颗粒的底质类型为链状亚历山大藻包囊的沉积和保存提供了有利环境。但在渤海中部, 这一规律并不明显, 表明链状亚历山大藻包囊在渤海的分布可能受温度、水深等的影响比沉积物底质类型更大。另外, 具刺膝沟藻、锥状斯氏藻、短沟别什莱藻等多种优势种包囊也均在粉砂质底质类型中分布广泛, 与早期研究结果基本一致。

海流或水动力条件也是十分重要的影响因素。本研究中, 微小亚历山大藻包囊的分布情况明显不同于以往的报道。郝赛赛(2016)[①]研究发现, 该包囊为2014年春季整个渤海表层沉积物中的主要优势包囊, 符合温带海域该包囊的分布特征: 通常在浅海、港口、海湾等水交换较弱、营养盐较丰富的半封闭水域有较高的营养细胞和包囊丰度(Lewis et al., 2018)。在本研究中, 该包囊集中分布在渤海海峡中部北黄海的一侧(BH5站位), 渤海海域只有零星站位检出且丰度很低(图6, 图7)。春季渤海海峡中部表层流强度加大, 水体交换比较剧烈, 理论上并不利于微小亚历山大藻包囊的沉积和保存, 包囊丰度在此处出现高值的原因可能是春季渤海海峡水体交换表现为渤海净流出(冀承振等, 2019), 微小亚历山大藻包囊可能从渤海被携带至海峡区域, 并在海峡处往复流的作用下进一步被富集所致; 另外, 2014–2023年10年间渤海水体环境的变化可能改变

① 郝赛赛 (2016) 渤海全新世甲藻包囊及其环境意义研究. 硕士学位论文, 厦门大学, 福建厦门.

了其浮游植物群落的组成和结构, 微小亚历山大藻已不再是该海域的优势物种, 但具体原因仍需更多的调查和研究。

此外, 渤海及北黄海海域的锋面, 如渤海沿岸锋面、渤海海峡锋面、山东半岛锋面(陈标等, 2018; 刘东艳等, 2022)等也可能是影响甲藻包囊丰度和分布的因素之一。锋面的辐聚作用能够聚集浮游生物或把营养丰富的海洋次表层或底层水带入上层, 为浮游甲藻的生长提供更多的营养物质与良好的光照条件, 也为包囊的大量形成创造了条件。本研究中, 具刺膝沟藻、李氏亚历山大藻、安德森亚历山大藻、伊姆裸甲藻、微小亚历山大藻、具刺环胺藻等优势种包囊的分布与渤海和北黄海锋面区域有很高的一致性。

需要说明的是, 包囊丰度和分布与原位环境变量之间的相关性不一定是直接的因果关系, 更多的是对潜在影响因素和调控机制的一种提示。另外, 宏条形码技术所获得的相对丰度是根据测序的reads数计算得到的, 而reads数与物种自身的基因拷贝数相关, 可能与包囊实际丰度不完全一致。

3.2 基于宏条形码技术的有害甲藻包囊新记录种

DNA宏条形码技术在检测低丰度、稀有或稀见、个体小且形态特征不易区分的物种方面具有强大的优势。本研究基于宏条形码技术注释到8种之前在渤海及北黄海海域未曾报道过的甲藻包囊的eDNA信息, 其中*Lepidodinium chlorophorum*、具刺环胺藻、纺锤环沟藻、螺旋环沟藻、*Alexandrium fragae*的包囊因尚未在沉积物中被观察到而被认为是不产包囊物种, 其eDNA信息的检出可能与目前包囊分离和浓缩方法无法完全排除非包囊成分(如营养细胞、死亡藻体碎片等)有关。但是, 有些之前被认为不产包囊的物种, 如米氏凯伦藻、东海原甲藻(*Prorocentrum donghaiense*)等, 在后来的研究中被证实是可以产生休眠包囊的(Liu et al., 2021; Hu et al., 2022)。所以, 上述物种能否产生休眠包囊仍需要深入研究: 可对水体中的营养细胞开展调查, 分离获得纯培养后对其生活史进行研究, 确认该藻能否形成休眠包囊, 并设计特异性分子标记检测沉积物中该藻包囊存在与否等等。

在8种区域新记录种中, *Lepidodinium chlorophorum*是值得特别关注的一种HABs引发物种。

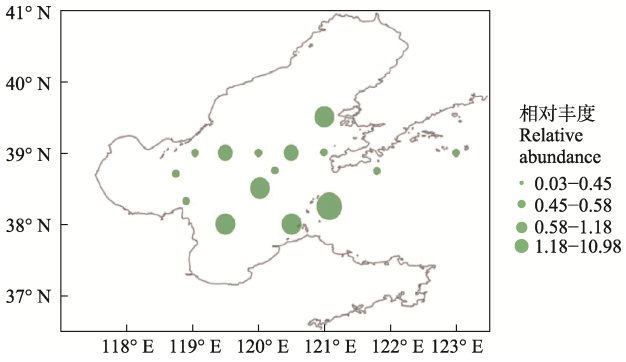


图10 有害藻华暴发新记录种*Lepidodinium chlorophorum* eDNA在2023年春季渤海和北黄海表层沉积物中的分布

Fig. 10 Distribution of eDNA of new recorded harmful algal blooms dinoflagellate *Lepidodinium chlorophorum* in the surface sediments of the Bohai Sea and the North Yellow Sea

该藻属于广温、广盐性裸甲藻(Elbrächter & Schnepf, 1996; Claquin et al., 2008), 在许多国家的近岸水域中普遍存在并引发藻华, 如在法国布列塔尼南部沿岸, 该藻自1982年以来每年夏季都会形成藻华(Siano et al., 2020), 造成鱼类、贝类等的大量死亡。但直到目前为止, 在藻华现场的沉积物中并未观察到该藻的休眠包囊, 其暂时性包囊是否存在也不清楚(Sourisseau et al., 2016)。Roux等(2023)利用布列塔尼南部沿岸的沉积物样品, 通过宏条形码技术、单包囊PCR扩增和沉积物直接萌发3种方式试图鉴定*L. chlorophorum*包囊的存在, 但只有宏条形码技术的结果显示沉积物中存在低丰度的*L. chlorophorum* eDNA, 提示沉积物中可能存在低丰度的*L. chlorophorum*包囊。在我国海域, Chen等(2024)曾在2014年春季从香港海域分离获得1株*Lepidodinium* sp., 系统发育分析后发现其与*L. chlorophorum*亲缘关系最近; Wang等(2025)通过宏条形码技术在北部湾海域的表层沉积物中也检测到*L. chlorophorum*。从本研究注释结果看, *L. chlorophorum* eDNA在整个渤海海域及北黄海沿岸部分站位均有分布, 在渤海海峡中部(BH5)相对丰度最高(图10), 属于38种有害甲藻包囊中的优势种(最大相对丰度 > 10%)。综合我国海域已有的报道和本研究结果可以推断, 不管*L. chlorophorum*包囊是否存在, 该藻在我国海域可能已经广泛存在。

同样值得关注的还有具刺环胺藻, 该藻是潜在的氮杂螺环酸(azaspiracids, AZAs)毒素的产生者, 也是我国海域的首次记录。在本研究中, 该藻的

eDNA几乎在渤海所有站位均有检出, 在河北唐山附近海域(NS22)有最大相对丰度。该藻eDNA也在2021年夏季渤海表层沉积物中检出过, 是从老黄河口至河北唐山附近海域(不包括渤海湾口)的优势种(数据来源于本课题组未发表结果)。可见, 具刺环胺藻在渤海可能已经形成稳定种群。目前尚无该藻形成包囊或包囊样(cyst-like)细胞的报道, 但是该属的其他种类如腹孔环胺藻(*Azadinium poporum*) (Gu et al., 2013; Liu ML et al., 2023)、长孔环胺藻(*A. polongum*) (Tillmann et al., 2012)的包囊均已在沉积物和实验室培养过程中被分离和观察到。

3.3 有害甲藻包囊的潜在风险

休眠包囊结束休眠后, 当环境条件适宜时会萌发重新进入水体, 所以甲藻包囊被认为是藻华(反复)发生的"种源"或"种子库"。在本研究注释出的38种有害甲藻包囊(包括尚不确定是否为包囊的种类)中, 有36种其对应的营养细胞在全球不同海域曾暴发过藻华, 其中17种可形成有毒藻华。可见, 渤海和北黄海海域有害藻华发生的潜在风险比较突出。

特别值得注意的是, 本研究共有9种有产毒记录的亚历山大藻包囊被检出(附录1), 其中7种为优势种, 尤其是链状亚历山大藻包囊, 是本研究海域尤其是北黄海海域的绝对优势种。2016年, 河北秦皇岛近岸海域曾暴发亚历山大藻藻华和麻痹性贝类毒素(paralytic shellfish toxins, PSTs)中毒事件, 初步确认肇事种为链状亚历山大藻, 之后连续几年都有因食用受PSTs污染的贻贝而中毒或死亡事件发生(Yu et al., 2021; Liang et al., 2022); 2021年夏季北黄海大连近岸海域也曾发生过包括链状亚历山大藻在内的多相藻华(2021年北海区海洋灾害公报, https://ncs.mnr.gov.cn)。因此, 表层沉积物中链状亚历山大藻包囊可能是渤海和北黄海海域亚历山大藻藻华的种源, 本研究中高丰度且普遍检出的链状亚历山大藻包囊预示着两海域未来暴发HABs的风险大大增加, 需加强监测力度并防范PSTs中毒风险。

渤海海域除了亚历山大藻属包囊外, 还检出其他多种有害包囊种类, 如产虾夷扇贝毒素(yessotoxins, YTXs)的具刺膝沟藻、网状原角藻和多边舌甲藻等, 产AZAs毒素的具刺环胺藻, 以及产生goniodomins和溶血性毒素(hemolysin)等鱼毒性毒素的拟膝沟亚历山大藻、哈曼多沟藻、宝石多沟藻(*Polykrikos geminatus*)、斯氏异冒藻、*Stoeckeria algicida*等。上述包囊大多在渤海西南部海域(渤海湾口及以北海域、黄河口附近海域)有高丰度分布, 在2018–2022年《北海局海洋灾害公报》(https://ncs.mnr.gov.cn/n1/)中, 锥状斯氏藻、具刺膝沟藻、伊姆褐甲藻等在渤海与北黄海海域已多次暴发藻华, 再暴发的可能性大, 需引起重视。

另外, 本次调查中藻华原因种*Lepidodinium chlorophorum*的eDNA在渤海海域普遍检出, 这也是该藻首次在渤海海域大范围被检出。*L. chlorophorum*是典型的河口-近岸种, 自20世纪90年代末以来在全球范围内的水华现象日益频繁。其细胞具有较高的铵同化酶-谷氨酰胺合成酶活性, 对NH_4^+有强亲和力(Iriarte et al., 2005), 水体中其最大相对丰度与水-沉积物界面浊度增加后的最大NH_4^+相关(Roux et al., 2023), 而水体层化和河流输入对藻华的发展有促进作用(Sourisseau et al., 2016)。尽管目前*L. chlorophorum*以较低的相对丰度在渤海表层沉积物中检出, 但其在水柱中的丰度尚不清楚。对于水深较浅的渤海海域而言, 冬、春季节水柱整体混合程度高, 表层沉积物间隙水中可交换的NH_4^+可随沉积物再悬浮使水体中NH_4^+增加, 可能会触发*L. chlorophorum*的增殖。夏季随着海水温度升高, 水体层化加强, 再加上黄河、滦河、海河等的淡水输入及生活污水的排放增多, 水体中营养富集, 理论上有利于*L. chlorophorum*生长和繁殖。当然, *L. chlorophorum*能否大量增殖不仅与温度、盐度、营养盐、水体交换、降水等水文、气象和化学因素有关, 还受到种间竞争、摄食压力等生物因素的调控。该藻在我国海域的相关研究和记录较少, 但鉴于其在其他国家海域发生藻华期间造成鱼类、贝类等大量死亡的危害(Roux et al., 2021), 可未雨绸缪对其种群动力学、种间竞争能力等开展季节性调查监测和实验室验证工作。

4 结论

本研究首次将宏条形码技术用于渤海及北黄海大范围表层沉积物中有害甲藻包囊群落研究, 共检出38种有害甲藻物种, 远高于之前通过形态学方法鉴定得到的结果。8种新记录有害种(其中3种为我

国海域沉积物中首次检出) eDNA信息的检出, 扩大了对渤海和北黄海HABs包囊多样性的认识, 同时也凸显了宏条形码技术的强大优势及在环境监测中广泛应用的必要性。

有害甲藻包囊种类、丰度和分布受春季环境因素和其营养细胞生理生态学特性共同调节。环境因素中, 温度为主控因素, 盐度、营养盐种类或浓度发挥协同作用。春季多数近岸-河口物种的丰度和分布与温度、DIN及N/P呈正相关, 在渤海和北黄海近岸表层沉积物中具有较高的物种丰富度和相对丰度; 而相对低温、高盐、高DIP及较深的水深使链状亚历山大藻包囊成为北黄海中部的绝对优势种。渤海与北黄海的水体交换及海峡处的海流可能对某些有害甲藻包囊物种起到了运移、筛选和富集的作用。

基于有害甲藻包囊多样性和分布情况, 常见或优势有害种, 如链状亚历山大藻、链状裸甲藻、具刺膝沟藻、网状原角藻、斯氏异帽藻等使渤海西南部(从渤海湾湾口向北向南分别辐射至秦皇岛和黄河口-莱州湾附近海域)具有较高的HABs发生风险。北黄海海域普遍检出的高丰度链状亚历山大藻包囊使该海域发生HABs的风险显著增加。

致谢: 感谢自然资源部第三海洋研究所的黄舒虹硕士和黄舒柠硕士在沉积物样品处理、包囊鉴定以及数据处理与分析方面提供的帮助。

参考文献

Adachi M, Sake Y, Ishida Y (1996) Analysis of *Alexandrium* (Dinophyceae) species using sequences of the 5.8S ribosomal DNA and internal transcribed spacer regions. Journal of Phycology, 32, 424–432.

Anderson DM, Alpermann TJ, Cembella AD, Collos Y, Masseret E, Montresor M (2012) The globally distributed genus *Alexandrium*: Multifaceted roles in marine ecosystems and impacts on human health. Harmful Algae, 14, 10–35.

Anderson DM, Stock CA, Keafer BA, Bronzino Nelson A, Thompson B, McGillicuddy DJ, Keller M, Matrai PA, Martin J (2005) *Alexandrium fundyense* cyst dynamics in the Gulf of Maine. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 52, 2522–2542.

Bolch CJS (1997) The use of sodium polytungstate for the separation and concentration of living dinoflagellate cysts from marine sediments. Phycologia, 36, 472–478.

Bravo I, Figueroa RI (2014) Towards an ecological understanding of dinoflagellate cyst functions. Microorganisms, 2, 11–32.

Callahan BJ, McMurdie PJ, Rosen MJ, Han AW, Johnson AJA, Holmes SP (2016) DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data. Nature Methods, 13, 581–583.

Chen B, Ma L, Zhang CH, Li B, Liu HW (2018) Ocean front analysis in subdivided sea areas by using satellite remote sea surface temperature data. The Ocean Engineering, 36, 108–118. (in Chinese with English abstract) [陈标, 马亮, 张春华, 李冰, 刘洪伟 (2018) 基于卫星遥感海面温度数据的海洋锋分海区分析方法. 海洋工程, 36, 108–118.]

Chen BZ, Irwin AJ, Finkel ZV (2011) Biogeographic distribution of diversity and size-structure of organic-walled dinoflagellate cysts. Marine Ecology Progress Series, 425, 35–45.

Chen JW, Deng LX, Pang MW, Li YD, Xu ZM, Zhang XD, Liu HB (2024) Transcriptomic insights into the shift of trophic strategies in mixotrophic dinoflagellate *Lepidodinium* in the warming ocean. ISME Communications, 4, ycae087.

Claquin P, Probert I, Lefebvre S, Veron B (2008) Effects of temperature on photosynthetic parameters and TEP production in eight species of marine microalgae. Aquatic Microbial Ecology, 51, 1–11.

Dai L, Yu RC, Geng HX, Zhao Y, Zhang QC, Kong FZ, Chen ZF, Zhao JY, Zhou MJ (2020) Resting cysts of *Alexandrium catenella* and *A. pacificum* (Dinophyceae) in the Bohai and Yellow seas, China: Abundance, distribution and implications for toxic algal blooms. Harmful Algae, 93, 101794.

Dale B (1976) Cyst formation, sedimentation, and preservation: Factors affecting dinoflagellate assemblages in recent sediments from Trondheimsfjord, Norway. Review of Palaeobotany and Palynology, 22, 39–60.

Dale B, Thorsen TA, Fjellsa A (1999) Dinoflagellate cysts as indicators of cultural eutrophication in the Oslofjrord, Norway. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 48, 371–382.

De Vernal A, Rochon A, Turon JL, Matthiessen J (1997) Organic-walled dinoflagellate cysts: Palynological tracers of sea-surface conditions in middle to high latitude marine environments. Geobios, 30, 905–920.

D'Silva MS, Anil AC, Sawant SS (2013) Dinoflagellate cyst assemblages in recent sediments of Visakhapatnam harbour, east coast of India: Influence of environmental characteristics. Marine Pollution Bulletin, 66, 59–72.

Dzhembekova N, Moncheva S, Ivanova P, Slabakova N, Nagai S (2018) Biodiversity of phytoplankton cyst assemblages in surface sediments of the Black Sea based on metabarcoding. Biotechnology & Biotechnological Equipment, 32, 1507–1513.

Elbrächter M, Schnepf E (1996) *Gymnodinium chlorophorum*, a new, green, bloom-forming dinoflagellate (Gymnodiniales, Dinophyceae) with a vestigial prasinophyte endosymbiont. Phycologia, 35, 381–393.

Ellegaard M, Dale B, Mertens KN, Pospelova V, Ribeiro S (2017) Dinoflagellate cysts as proxies for Holocene environmental change in estuaries: Diversity, abundance and morphology. In: Applications of Paleoenvironmental Techniques in Estuarine Studies (eds Weckström K, Saunders KM, Gell PA, Skilbeck CG), pp. 295–312. Springer-Verlag, New York.

Gao YC, Dong YH, Li HT, Zhan AB (2018) Influence of environmental factors on spatial-temporal distribution patterns of dinoflagellate cyst communities in the South China Sea. Marine Biodiversity, 49, 769–781.

Gao YC, Fang HD, Dong YH, Li HT, Pu CL, Zhan AB (2017) An improved method for the molecular identification of single dinoflagellate cysts. PeerJ, 5, e3224.

Gu HF, Luo ZH, Krock B, Witt M, Tillmann U (2013) Morphology, phylogeny and azaspiracid profile of *Azadinium poporum* (Dinophyceae) from the China Sea. Harmful Algae, 21/22, 64–75.

Guo SJ, Li YQ, Zhang CX, Zhai WD, Huang T, Wang LF, Ma W, Jin HL, Sun J (2014) Phytoplankton community in the Bohai Sea and its relationship with environmental factors. Marine Science Bulletin, 33, 95–105. (in Chinese with English abstract) [郭术津, 李彦翘, 张翠霞, 翟惟东, 黄韬, 王丽芳, 马威, 谨华龙, 孙军 (2014) 渤海浮游植物群落结构及与环境因子的相关性分析. 海洋通报, 33, 95–105.]

Hallegraeff GM (2003) Harmful algal blooms: A global overview. In: Manual on Harmful Marine Microalgae (eds Hallegraeff GM, Anderson DM, Cemballa AD), pp. 25–49. UNESCO Publishing, Paris.

Head MJ (1996) Modern dinoflagellate cysts and their biological affinities. In: Palynology: Principles and Applications (eds Jansonius J, McGregor DC), pp. 1197–1248. American Association of Stratigraphic Palynologists, College Station.

Hu ZX, Liu YY, Deng YY, Tang YZ (2022) The notorious harmful algal blooms-forming dinoflagellate *Prorocentrum donghaiense* produces sexual resting cysts, which widely distribute along the coastal marine sediment of China. Frontiers in Marine Science, 9, 826736.

Hu ZX, Xu N, Gu HF, Chai ZY, Takahashi K, Li Z, Deng YY, Iwataki M, Matsuoka K, Tang YZ (2021) Morpho-molecular description of a new HAB species, *Pseudocochlodinium profundisulcus* gen. et sp. nov., and its LSU rRNA gene based genetic diversity and geographical distribution. Harmful Algae, 108, 102098.

Iriarte JL, Quiñones RA, González RR (2005) Relationship between biomass and enzymatic activity of a bloom-forming dinoflagellate (Dinophyceae) in southern Chile (41° S): A field approach. Journal of Plankton Research, 27, 159–166.

Ji CZ, Li G, Yu B, Dong L, Liu QR (2019) The multi-time scale variations of water exchange across the Bohai strait. Oceanologia et Limnologia Sinica, 50(1), 24–30. (in Chinese with English abstract) [冀承振, 黎舸, 于博, 董琳, 刘清容 (2019) 渤海海峡水交换多时间尺度变化特征研究. 海洋与湖沼, 50(1), 24–30.]

Lewis AM, Coates LN, Turner AD, Percy L, Lewis J (2018) A review of the global distribution of *Alexandrium minutum* (Dinophyceae) and comments on ecology and associated paralytic shellfish toxin profiles, with a focus on Northern Europe. Journal of Phycology, 54, 581–598.

Liang YB, Li AF, Chen JH, Tan ZJ, Tong MM, Liu Z, Qiu JB, Yu RC (2022) Progress on the investigation and monitoring of marine phycotoxins in China. Harmful Algae, 111, 102152.

Limoges A, Kielt JF, Radi T, Ruíz-Fernandez AC, de Vernal A (2010) Dinoflagellate cyst distribution in surface sediments along the south-western Mexican coast (14.76° N to 24.75° N). Marine Micropaleontology, 76, 104–123.

Lin C, Ning X, Su J, Lin Y, Xu B (2005) Environmental changes and the responses of the ecosystems of the Yellow Sea during 1976–2000. Journal of Marine Systems, 55, 223–234.

Liu DY, Lü T, Lin L, Wei QS (2022) Review of fronts and its ecological effects in the shelf sea of China. Advances in Marine Science, 40, 725–741. (in Chinese with English abstract) [刘东艳, 吕婷, 林磊, 韦钦胜 (2022) 我国近海陆架锋面与生态效应研究回顾. 海洋科学进展, 40, 725–741.]

Liu ML, Tillmann U, Ding GM, Wang AJ, Gu HF (2023) Metabarcoding revealed a high diversity of Amphidomataceae (Dinophyceae) and the seasonal distribution of their toxigenic species in the Taiwan Strait. Harmful Algae, 124, 102404.

Liu XH, Liu YY, Chai ZY, Hu ZX, Tang YZ (2023) A combined approach detected novel species diversity and distribution of dinoflagellate cysts in the Yellow Sea, China. Marine Pollution Bulletin, 187, 114567.

Liu YY, Deng YY, Shang LX, Yi L, Hu ZX, Tang YZ (2021) Geographic distribution and historical presence of the resting cysts of *Karenia mikimotoi* in the seas of China. Harmful Algae, 109, 102121.

Marret F, Zonneveld KAF (2003) Atlas of modern organic-walled dinoflagellate cyst distribution. Review of Palaeobotany and Palynology, 125, 1–200.

Matsuoka K, Joyce LB, Kotani Y, Matsuyama Y (2003) Modern dinoflagellate cysts in hypertrophic coastal waters of Tokyo Bay, Japan. Journal of Plankton Research, 25, 1461–1470.

Medlin L, Elwood HJ, Stickel S, Sogin ML (1988) The characterization of enzymatically amplified eukaryotic 16S-like rRNA-coding regions. Gene, 71, 491–499.

Persson A (2000) Possible predation of cysts—A gap in the knowledge of dinoflagellate ecology? Journal of Plankton Research, 22, 803–809.

Roux P, Schapira M, Mertens KN, André C, Terre-Terrillon A, Schmitt A, Manach S, Collin K, Serghine J, Noel C, Siano R (2023) When phytoplankton do not bloom: The case of the dinoflagellate *Lepidodinium chlorophorum* in southern Brittany (France) assessed by environmental DNA. Progress in Oceanography, 212, 102999.

Roux P, Siano R, Collin K, Bilien G, Sinquin C, Marchand L, Zykwinska A, Delbarre-Ladrat C, Schapira M (2021) Bacteria enhance the production of extracellular polymeric substances by the green dinoflagellate *Lepidodinium chlorophorum*. Scientific Reports, 11, 4795.

Sangiorgi F, Donders TH (2004) Reconstructing 150 years of eutrophication in the north-western Adriatic Sea (Italy) using dinoflagellate cysts, pollen and spores. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 60, 69–79.

Satta CT, Anglès S, Lugliè A, Guillén J, Sechi N, Camp J, Garcés E (2013) Studies on dinoflagellate cyst assemblages in two estuarine Mediterranean bays: A useful tool for the discovery and mapping of harmful algal species. Harmful Algae, 24, 65–79.

Scholin CA, Herzog M, Sogin M, Anderson DM (1994) Identification of group and strain-specific genetic markers for globally distributed *Alexandrium* (Dinophyceae). II. Sequence analysis of a fragment of the LSU rRNA gene. Journal of Phycology, 30, 999–1011.

Shi XF, Liu YG, Qiao SQ, Liu SF, Wang KS (2021) Sediment Type Map of the Bohai Sea, Yellow Sea, and East China Sea. Science Press, Beijing. (in Chinese) [石学法, 刘焱光, 乔淑清, 刘升发, 王昆山 (2021) 渤海、黄海和东海沉积物类型图. 科学出版社, 北京.]

Shi YJ, Liu DY, Shao HB, Di BP, Dong ZJ, Wang YJ (2011) Distribution of dinoflagellate cysts in the surface sediments from the northern Yellow Sea, China. Marine Science Bulletin, 30, 320–327. (in Chinese with English abstract) [石雅君, 刘东艳, 邵红兵, 邸宝平, 董志军, 王玉珏 (2011) 北黄海表层沉积物中甲藻孢囊的分布特征. 海洋通报, 30, 320–327.]

Siano R, Chapelle A, Antoine V, Michel-Guillou E, Rigaut-Jalabert F, Guillou L, Hégaret H, Leynaert A, Curd A (2020) Citizen participation in monitoring phytoplankton seawater discolorations. Marine Policy, 117, 103039.

Sildever S, Andersen TJ, Ribeiro S, Ellegaard M (2015) Influence of surface salinity gradient on dinoflagellate cyst community structure, abundance and morphology in the Baltic Sea, Kattegat and Skagerrak. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 155, 1–7.

Smayda TJ (1997) Harmful algal blooms: Their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. Limnology and Oceanography, 42, 1137–1153.

Song NQ, Wang N, Wu N, Lin WN (2018) Temporal and spatial distribution of harmful algal blooms in the Bohai Sea during 1952–2016 based on GIS. China Environmental Science, 38, 1142–1148. (in Chinese with English abstract) [宋南奇, 王诺, 吴暖, 林婉妮 (2018) 基于GIS的我国渤海1952–2016年赤潮时空分布. 中国环境科学, 38, 1142–1148.]

Sourisseau M, Jegou K, Lunven M, Quere J, Gohin F, Bryere P (2016) Distribution and dynamics of two species of Dinophyceae producing high biomass blooms over the French Atlantic Shelf. Harmful Algae, 53, 53–63.

Sournia A (1995) Red-tide and toxic marine phytoplankton of the world ocean: An inquiry into biodiversity. In: Harmful Marine Algal Blooms (eds Lassus P, Arzul G, Erard-Le Denn E, Gentien P, Marcaillou-Le Baut C), pp. 103–112. Intercept, Paris.

Sournia A, Belin C, Billard C, Catherine M, Erard-Le Denn E, Fresnel J, Lassus P (1992) The repetitive and expanding occurrence of a green blooming-forming dinoflagellate (Dinophyceae) on the coast of France. Cryptogamie Algologie, 13, 1–13.

Stoeck T, Bass D, Nebel M, Christen R, Jones MDM, Breiner HW, Richards TA (2010) Multiple marker parallel tag environmental DNA sequencing reveals a highly complex eukaryotic community in marine anoxic water. Molecular Ecology, 19(s1), 21–31.

ter Braak CJF, Šmilauer P (2002) Canoco Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Itacha, NY, USA.

Tillmann U, Soehner S, Nézan E, Krock B (2012) First record of the genus *Azadinium* (Dinophyceae) from the Shetland Islands including the description of *Azadinium polongum* sp. nov. Harmful Algae, 20, 142–155.

Wang J, Li HR, Chen HJ, Liu GX, Zhuang YY (2022) Community characteristics of zooplankton in the Yellow Sea and Bohai Sea in spring 2014. Marine Sciences, 46(5), 17–29. (in Chinese with English abstract) [王静, 李浩然, 陈洪举, 刘光兴, 庄昀筠 (2022) 2014年春季黄、渤海浮游动物群落特征. 海洋科学, 46(5), 17–29.]

Wang JX, Kong FZ, Wang YF, Ji NJ, Song MJ, Hu ZX, Niu Z, Liu C, Wang X, Sun YY, Yu RC, Yan T (2022) Newly recorded bloom-forming dinoflagellate *Gymnodinium impudicum* in Haizhou Bay, Yellow Sea, China. Journal of Oceanology and Limnology, 40, 2430–2445.

Wang JY, Liu Q, Huang SN, Mertens KN, Pospelova V, Shen X, Gu HF (2025) High-resolution DNA metabarcoding of modern surface sediments uncovers a diverse assemblage of dinoflagellate cysts in the Pacific and Arctic Oceans. Marine Pollution Bulletin, 215, 117899.

Wei H, Sun J, Moll A, Zhao L (2004) Phytoplankton dynamics in the Bohai Sea—Observations and modelling. Journal of Marine Systems, 44, 233–251.

Yu RC, Liu DY (2016) Harmful algal blooms in the coastal

waters of China: Current situation, long-term changes and prevention strategies. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 31, 1167–1174. (in Chinese with English abstract) [于仁成, 刘东艳 (2016) 我国近海藻华灾害现状、演变趋势与应对策略. 中国科学院院刊, 31, 1167–1174.]

Yu RC, Zhang QC, Liu Y, Chen ZF, Geng HX, Dai L, Lin ZR, Tang WJ, Kong FZ, Yan T, Zhou MJ (2021) The dinoflagellate *Alexandrium catenella* producing only carbamate toxins may account for the seafood poisonings in Qinhuangdao, China. Harmful Algae, 103,101980.

Zhang J, Liu Y, Cen JY, Hong JZ, Lü SH, Wang JY (2023) Preliminary study on the toxicity and temperature adaptation of a harmful alga *Gymnodinium impudicum*. Environmental Chemistry, 42, 976–985. (in Chinese with English abstract) [张静, 刘悦, 岑竞仪, 洪洁漳, 吕颂辉, 王建艳 (2023) 赤潮生物伊姆裸甲藻(*Gymnodinium impudicum*)毒性和温度适应初步研究. 环境化学, 42, 976–985.]

Zonneveld KAF (1995) Palaeoclimatic and palaeo-ecological changes during the last deglaciation in the Eastern Mediterranean—Implications for dinoflagellate ecology. Review of Palaeobotany and Palynology, 84, 221–253.

Zonneveld KAF, Chen L, Elshanawany R, Fischer HW, Hoins M, Ibrahim MI, Pittauerova D, Versteegh GJM (2012) The use of dinoflagellate cysts to separate human-induced from natural variability in the trophic state of the Po River discharge plume over the last two centuries. Marine Pollution Bulletin, 64, 114–132.

Zonneveld KAF, Marret F, Versteegh GJM, Bogus K, Bonnet S, Bouimetarhan I, Crouch E, de Vernal A, Elshanawany R, Edwards L, Esper O, Forke S, Grøsfjeld K, Henry M, Holzwarth U, Kielt JF, Kim SY, Ladouceur S, Ledu D, Chen L, Limoges A, Londeix L, Lu SH, Mahmoud MS, Marino G, Matsouka K, Matthiessen J, Mildenhal DC, Mudie P, Neil HL, Pospelova V, Qi YZ, Radi T, Richerol T, Rochon A, Sangiorgi F, Solignac S, Turon JL, Verleye T, Wang Y, Wang ZH, Young M (2013) Atlas of modern dinoflagellate cyst distribution based on 2405 data points. Review of Palaeobotany and Palynology, 191, 1–197.

(责任编委: 孙军　责任编辑: 黄祥忠)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025426

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (3): 25249, pages 1–17
doi: 10.17520/biods.2025249
cstr: 32101.14.biods.2025249

•研究报告•

1990–2020年围填海对我国中华白海豚栖息地的影响

鲁夕霞[1,2,3], 周冯祥[1,2,3], 雍李明[1,2,3], 曾千慧[1,2,3], 赵丽媛[1,2,3], 张语克[1,2,3*], 王先艳[1,2,3*]

1. 自然资源部第三海洋研究所, 福建厦门 361005; 2. 自然资源部海洋生态保护与修复重点实验室, 福建厦门 361005; 3. 福建省海洋生态保护与修复重点实验室, 福建厦门 361005

摘要: 海岸带的快速开发对全球海洋生物多样性构成严峻挑战, 亟须对关键物种的栖息地变化开展大尺度、长时程的量化评估。本研究以中华白海豚(*Sousa chinensis*)为关键指示物种, 耦合近30年的卫星遥感与社会经济数据, 系统解析了中国东南沿海围填海的空间格局及其驱动因素, 并评估了围填海造成的栖息地丧失与当前保护空缺。结果表明: 在地区常住人口密度(r = 0.638, P < 0.01)和人均地区生产总值(r = 0.635, P < 0.01)等因素驱动下, 1990–2020年研究区累计围填海面积1,683.20 km^2, 围填海强度为0.30 ha·yr^{-1}·km^{-1}, 整体呈现“北高南低, 河口集聚”的空间格局。广泛发生的围填海活动对中华白海豚各地方种群造成不同程度的影响: 厦门湾种群的栖息地丧失比例与栖息地内围填海强度最高(分别为9.03%, 0.46 ha·yr^{-1}·km^{-1}), 其次是珠江口种群(4.63%, 0.43 ha·yr^{-1}·km^{-1}), 海南西南水域种群栖息地丧失比例与栖息地内围填海强度最低(0.06%, 0.02 ha·yr^{-1}·km^{-1})。值得注意的是, 现有中华白海豚种群栖息地总体仅有8.25% (818.94 km^2)位于保护区范围内, 存在巨大保护空缺。当前亟须将中华白海豚种群分布的河口地区纳入自然保护地体系, 构建陆海统筹的生态保护格局, 以保护现有的栖息地并提高其连通性。该成果可为优化我国海洋生态保护红线及制定濒危海洋物种保护策略提供科学依据。

关键词: 遥感影像; 归一化差异水体指数; 围填海强度; 栖息地; 保护空缺

鲁夕霞, 周冯祥, 雍李明, 曾千慧, 赵丽媛, 张语克, 王先艳 (2026) 1990–2020年围填海对我国中华白海豚栖息地的影响. 生物多样性, 34, 25249. doi: 10.17520/biods.2025249; cstr: 32101.14.biods.2025249.
Lu XX, Zhou FX, Yong LM, Zeng QH, Zhao LY, Zhang YK, Wang XY (2026) Impacts of coastal reclamation on Chinese white dolphin (*Sousa chinensis*) habitats in China from 1990 to 2020. Biodiversity Science, 34, 25249. doi: 10.17520/biods.2025249; cstr: 32101.14.biods.2025249.

Impacts of coastal reclamation on Chinese white dolphin (*Sousa chinensis*) habitats in China from 1990 to 2020

Xixia Lu[1,2,3], Fengxiang Zhou[1,2,3], Liming Yong[1,2,3], Qianhui Zeng[1,2,3], Liyuan Zhao[1,2,3], Yuke Zhang[1,2,3*], Xianyan Wang[1,2,3*]

1 *Third Institute of Oceanography, Ministry of Natural Resources, Xiamen, Fujian 361005, China*
2 *Key Laboratory of Marine Ecological Conservation and Restoration, Ministry of Natural Resources, Xiamen, Fujian 361005, China*
3 *Fujian Provincial Key Laboratory of Marine Ecological Conservation and Restoration, Xiamen, Fujian 361005, China*

ABSTRACT

Background & Aims: The rapid development of the coastal zones poses a serious challenge to global marine biodiversity, highlighting the urgent need for large-scale and long-term quantitative assessments of habitat changes for key species. Using the Chinese white dolphin (*Sousa chinensis*) as a key indicator species, this study integrates nearly three decades of satellite remote sensing and socioeconomic data to systematically analyze the spatial patterns and drivers of coastal reclamation in Southeast China, along with the resultant habitat loss and conservation gaps for this species. These findings provide scientific evidence for optimizing China's marine ecological redlines and formulating conservation strategies for endangered marine species.

Results: Driven primarily by regional population density (r = 0.638, P < 0.01) and gross regional product per capita

收稿日期 Received: 2025-06-30; 接受日期 Accepted: 2025-10-23
基金项目: 国家重点研发计划(2022YFF0802202; 2022YFF0802204) Supported by the National Key R&D Programme of China (2022YFF0802202; 2022YFF0802204)
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: zhangyuke@tio.org.cn; wangxianyan@tio.org.cn

(r = 0.635, P < 0.01), the cumulative coastal reclamation area in the study region reached 1,683.20 km^2 from 1990 to 2020, with reclamation intensity of 0.30 ha·yr^{-1}·km^{-1}. The reclamation exhibited a distinct spatial pattern characterized by "higher intensity in the north, lower in the south, and significant clustering in estuarine zones". Extensive reclamation differentially impacted local Chinese white dolphin populations: the Xiamen Bay population experienced the highest proportion of habitat loss and the highest reclamation intensity within its habitat (9.03% and 0.46 ha·yr^{-1}·km^{-1}, respectively), followed by the Pearl River Estuary population (4.63% and 0.43 ha·yr^{-1}·km^{-1}), the population in the southwestern waters of Hainan was the least affected (0.06% and 0.02 ha·yr^{-1}·km^{-1}). Notably, only 8.25% (818.94 km^2) of the species' current habitat was located within protected areas, revealing significant conservation gaps.

Conclusion & Recommendation: Urgent actions are required to: (1) incorporate the estuarine habitats of Chinese white dolphin population into the natural protected area system; (2) establish an integrated land-sea conservation framework to protect the existing habitats and enhance connectivity.

Key words: remote sensing imagery; MNDWI; coastal reclamation intensity; habitat; conservation gaps

河口及近岸海域是海洋生态系统的关键过渡带，不仅维持着高初级生产力(Cardoso, 2021; Dai et al., 2022)，为众多鱼类提供了育幼场和索饵场，同时也是沿海鲸类动物的重要栖息地(Huang et al., 2022)。然而，全球75%的巨型城市群分布于距海岸线100 km的范围内(Chen et al., 2022)，导致这些生态关键区承受着高强度的人类活动压力。长期以来，围填海作为解决区域人口增长与城市用地紧张问题的重要途径之一(Meng et al., 2017; 刘彦随和李进涛, 2020)，普遍发生在沿海国家经济发展和城市化快速推进时期。13世纪以来，荷兰通过围填海新增了约20%的国土面积(约7,100 km^2) (Hoeksema, 2007; 郝晓地等, 2016)。19世纪以来，日本东京湾90%的海岸线经历了围填海(约250 km^2)；韩国全罗北道史上规模最大的新万金项目，围填海面积累计达401 km^2 (Choi, 2014; Martín-Antón et al., 2016)。我国沿海省市在1985–2010年间累计围填海约7,546.97 km^2，且2005–2010年间的围填海急剧增加，占研究期间围填海总量的35%以上(Tian et al., 2016)。大规模的围填海已经成为全球河口及近岸物种栖息地衰退的最严峻威胁之一(Huang et al., 2022)。

围填海影响的核心机制包括水动力环境重构(改变潮汐强度与水交换周期)、生境丧失和破碎化(永久性侵占潮间带与浅海生境)及污染物滞留效应(削弱水体自净能力)，对沿岸生态系统产生多重生态级联效应，最终导致生态系统功能退化(Ryu et al., 2014; 徐彩瑶等, 2018)。例如，韩国的新万金海堤建成后，内海潮差和潮汐强度均下降80%以上(Lee et al., 2008)，导致潮间带物种数量减少了30%–50%，潮上带的大型底栖动物在120天内全部死亡(Koo et al., 2008)；我国广西钦州湾在2004–2019年间的围填海直接导致水体半交换时间延长19天，加剧了污染物聚集(吕赫等, 2021)；广西保税港的围填海导致底栖生物量损失超过1.99 t，生态补偿成本高达1.13亿元(李洋等, 2016)。然而，区域内围填海活动的时空重叠及其生态影响的滞后性和累积性，导致难以在短期内准确识别和量化围填海的影响，限制了人们对围填海生态影响的深入理解。因此，迫切需要从更大的时空尺度系统解析围填海强度、空间格局及驱动机制，并量化其对海洋物种栖息地的侵占程度，评估其未来演变趋势以及对种群存续的潜在影响。

近岸鲸类动物对栖息地变化的敏感性使其成为评估人类活动生态影响的天然哨兵物种(Liu et al., 2022)。其中，中华白海豚(*Sousa chinensis*)作为专性适应河口-近岸生态系统的小型齿鲸，对围填海的影响更为敏感，其种群动态与栖息地完整性可有效表征海岸带生态系统的健康水平(刘宣，2007[①]; Huang et al., 2022)。近海高强度的围填海、渔业活动、海上航运交通及水体污染等人类活动导致中华白海豚种群快速衰退，使其被IUCN物种红色名录评估为"易危(Vulnerable)"物种(Jefferson & Smith, 2016)。目前，全球约83%的中华白海豚栖息于我国东南沿海水域，主要包括福建宁德、厦门湾，广东汕头、珠江口(含香港至漠阳江海域)、雷州湾，广西北部湾，台湾西海岸和海南西南水域等8个地方种群(Jefferson et al., 2017; Liu et al., 2023; 雍李明等,

① 刘宣 (2007) 中华白海豚(*Sousa chinensis*)的栖息地选择. 硕士学位论文, 华南师范大学, 广州.

2023)。此外，在福建东山湾以及泉州湾还有少量个体零星分布[①]。据渔民问卷调查显示，中华白海豚在20世纪90年代以前曾连续分布于我国东南沿海，此后栖息地破碎化日益严重，导致当前种群呈斑块化分布模式(黄文几等, 1978; 王先艳等, 2012; Wu et al., 2014)。然而, 1990–2020年间区域尺度围填海对中华白海豚分布变化的影响尚不清楚。

长期以来，围填海被视作中华白海豚的主要生存威胁之一，在各地方种群的研究中备受关注：据统计，厦门海域在1973–2013年间累积围填海约119.95 km^2，导致厦门湾种群逐渐分化成2个相对隔离的社群(Wang et al., 2017)；北部湾的北部沿海同期(1973–2014年)累积丧失海域面积129.6 km^2，其中60 km^{2}位于中华白海豚核心栖息地内(Wu et al., 2017)；台湾西部沿岸在1972–2013年间的围填海总面积超222 km^2 (约占地方种群栖息地的23%)，致使种群栖息地退化，分布模式改变(Karczmarski et al., 2017)；而珠江口-漠阳江口近岸海域面积在1986–2015年间丧失了344.08 km^2，导致珠江口种群核心栖息地显著萎缩(王新星等, 2022)。迄今为止，已有研究主要关注上述局部热点水域，缺乏对区域尺度围填海进程及其对中华白海豚影响的系统研究；并且地方案例研究的时间尺度和方法存在差异，限制了区域间的横向对比。此外，区域围填海背后的社会与经济驱动因素尚不清楚，难以为区域经济发展与生态保护整体布局提供科学参考。

本研究以中华白海豚为指示物种，通过构建我国东南沿海中华白海豚种群分布数据库，结合多时相卫星遥感数据，系统量化了1990–2020年间的围填海进程及其对该物种栖息地的影响，旨在回答以下科学问题：(1) 1990–2020年间我国东南沿海围填海的空间格局及其驱动因素是什么？(2) 1990–2020年间围填海导致的中华白海豚栖息地的萎缩程度如何？(3)现有中华白海豚栖息地存在多大的保护空缺？通过解析上述问题，不仅能为我国海岸带可持续发展提供理论支撑，还能为完善海洋保护区空间规划、制定基于濒危海洋物种及栖息地保护的用海管控政策提供定量依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域及栖息地界定

本研究聚焦于我国东南沿海(108°03′–122°01′ E, 18°15′–27°16′ N)，该区域承载了全国42.24%的海岸线资源(约13,769.24 km)，2023年经济总量占全国GDP的29.65%，人口密度达426人/km^2，是我国陆海交互作用最显著的生态-经济复合系统[②③]；并且区域内涵盖了福建宁德、厦门湾，台湾西海岸，广东汕头、珠江口、雷州湾，广西北部湾和海南西南水域8个中华白海豚地方种群。围填海研究范围以海岸线为基线，向海一侧构建5 km缓冲区，总面积约73,870.03 km^2 (图1)。

最小凸多边形法(minimum convex polygon, MCP)常用于研究动物的分布(Mohr, 1947; Hayne, 1949)，通常使用95% MCP计算动物的家域范围(Burt, 1943; Powell, 2000)。本研究基于中华白海豚各种群的历史分布点位绘制95% MCP，并以此界定各地方种群的历史栖息地，主要依据为：物种的基础生态位是由允许其长期生存的所有条件组成，而其当前分布范围可视为其历史潜在分布范围的子集(Hutchinson, 1957; Phillips et al., 2006)；另外，中华白海豚生活史较长，同时其偏好栖息于近岸水域，表现出高度的栖息地忠实性(Jefferson, 2000)，其当前被记录的出现水域在很大程度上能够反映其历史分布模式[④]。因此，尽管围填海等人类活动已导致其栖息地萎缩而呈斑块化分布格局，但通过整合不同时期的分布点位，可以更接近其受干扰前的潜在历史分布范围。此外，对于因人为干扰而分布退缩的物种，采用物种分布模型(species distribution model, SDM)同样可能低估种群的历史栖息地(Pang et al., 2022)。整合历史分布点位的MCP可以在权衡准确度的前提下，尽可能地将物种能到达的区域划入活动范围(Parra, 2006)，一定程度上减少了历史分布退缩造成的栖息地低估。综上，本研究首先通过搜集已经发表的期刊论文、专著和科考报告，获取中华白海豚各地方种群1990–2020年间的分布点

① 吴福星 (2013) 福建沿海中华白海豚的分布与种群数量调查. 硕士学位论文, 山东大学, 山东威海.

② 王泉力 (2019) 海岸带土地-水-生物多样性联结测度及弹性管理研究. 硕士学位论文, 厦门大学, 福建厦门.

③ 梁荣清 (2021) 基于陆海统筹的海岸带空间管制研究. 硕士学位论文, 广州大学, 广州.

④ 雍李明 (2024) 近30年我国东南沿海中华白海豚分布变迁及驱动因素研究. 硕士学位论文, 上海海洋大学, 上海.

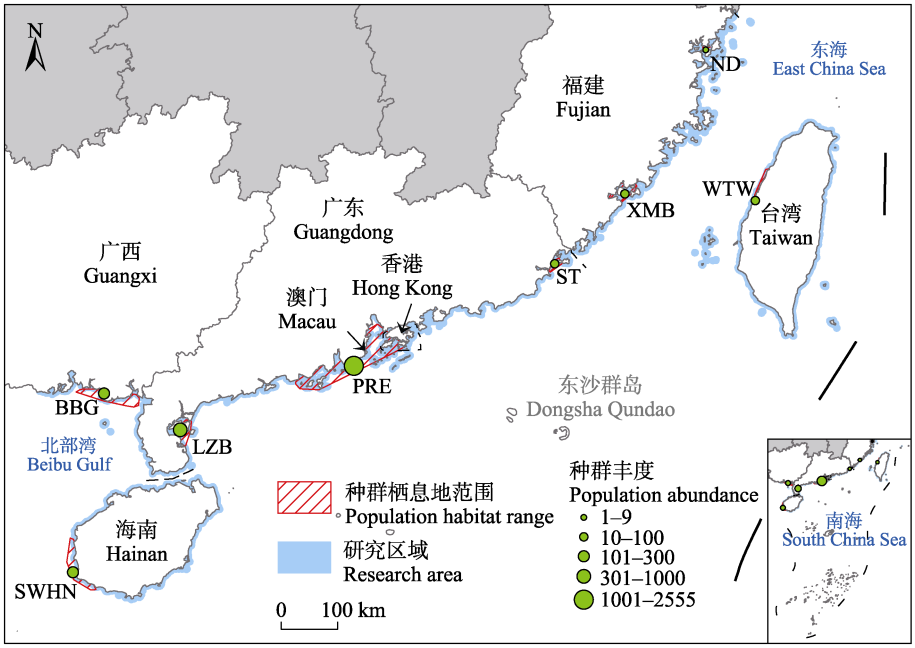


图1 我国东南沿海中华白海豚主要种群分布及估算丰度。地理位置含义及数据来源: ND: 宁德(Chen et al., 2012; 吴福星, 2013①); XMB: 厦门湾(刘文华和黄宗国, 2000; 王先艳等, 2021; 钟铭鼎, 2021②; 何思璇等, 2022); WTW: 台湾西海岸(Huang et al., 2018; Araújo-Wang et al., 2022); ST: 汕头(鲍淼, 2017③; Lin et al., 2024b); PRE: 珠江口(Jefferson, 2000; Chen et al., 2010; Li et al., 2019; 曾千慧, 2021; Guo et al., 2022); LZB: 雷州湾(Liu et al., 2021; Lin et al., 2024a); BBG: 北部湾(Chen et al., 2009, 2016; Peng et al., 2020; Lin et al., 2022); SWHN: 海南西南水域(Li et al., 2016; Dong et al., 2017; Liu et al., 2020; Tang et al., 2021)。

Fig. 1 Distribution and estimated abundance of the main local populations of Chinese white dolphin along the Southeast China coast. Abbreviations and data sources: ND, Ningde (Chen et al., 2012; Wu, 2013①); XMB, Xiamen Bay (Liu & Huang, 2000; Wang et al., 2021; Zhong, 2021②; He et al., 2022); WTW, West Taiwan (Huang et al., 2018; Araújo-Wang et al., 2022); ST, Shantou (Bao, 2017③; Lin et al., 2024b); PRE, Pearl River Estuary (Jefferson, 2000; Chen et al., 2010; Li et al., 2019; Zeng, 2021; Guo et al., 2022); LZB, Leizhou Bay (Liu et al., 2021; Lin et al., 2024a); BBG, Beibu Gulf (Chen et al., 2009, 2016; Peng et al., 2020; Lin et al., 2022); SWHN, Southwest Hainan (Li et al., 2016; Dong et al., 2017; Liu et al., 2020; Tang et al., 2021).

位。其次，使用ArcGIS 10.8的HRT 2.0 (Home Range Tools for ArcGIS)分析插件(Rodgers & Kie, 2011)，选取Fix Mean的百分比计算方法，绘制中华白海豚不同地方种群的95% MCP。此外，由于珠江口种群来自不同研究的分布点位密集，为降低空间自相关的影响，该区域2 km间距内只保留1个点位用于计算95% MCP。最后，因陆地区域无法被海豚利用，从95% MCP中分别剔除1990年和2020年的陆地区域，得到对应时期的中华白海豚栖息地范围。

1.2 围填海空间分布与驱动因素分析

1.2.1 海岸线提取与验证

选择具有长时间序列和高空间分辨率(30 m)的Landsat系列卫星图像，用于分析1990–2020年间我国东南沿海围填海的空间格局。卫星图像下载自地理空间数据云(https://www.gscloud.cn/)。选择1990年及2020年云量< 5%，或海岸线部分清晰的图像用于分析，若当年影像数据不符合上述标准，则使用前后一年的数据替代(附录1)。

改进的归一化差异水体指数(modified normalized difference water index, MNDWI)可以最大化地物光谱差异，并且可以快速准确地分割陆域和海洋，因而被广泛用于海岸线的提取(徐涵秋, 2005)。本研究中遥感影像经过图像裁剪和辐射定标预处理后，首先基于ENVI 5.3 (Exelis Visual Information Solutions)平台计算MNDWI指数(式1)。利用MNDWI处理后的图像，陆域和海洋呈现较强的对比，其直方图也呈现出明显的双峰特征。由于直方图能很好地反映图像中目标物体和背景在灰

① 吴福星 (2013) 福建沿海中华白海豚的分布与种群数量调查. 硕士学位论文, 山东大学, 山东威海.
② 钟铭鼎 (2021) 厦门湾中华白海豚种群生态学研究. 硕士学位论文, 自然资源部第三海洋研究所, 福建厦门.
③ 鲍淼 (2017) 我国闽粤沿海中华白海豚潜在栖息地的预测. 硕士学位论文, 汕头大学, 广东汕头.

度特征上的差异(Hsu et al., 2019; 闵蕾等, 2020), 因此本研究采用基于直方图的整体阈值分割法, 对图像进行二值化处理。具体而言, 先通过观察图像的灰度直方图, 确定前景(陆域)和背景(海洋)的灰度分布峰值, 然后选取两个峰值之间的波谷对应的灰度值作为阈值(本研究确定为0.9)。最后, 以此来分离陆域和海洋, 得到理想的二值图像, 即MNDWI > 0.9为陆域, MNDWI < 0.9为海洋。

$$\mathrm{MNDWI}=\frac{Green-MIR}{Green+MIR} \tag{1}$$

式中, *Green*代表绿波段(Landsat TM/ETM+的波段2和Landsat OLI的波段3), *MIR*代表中红外波段(Landsat TM/ETM+的波段5和Landsat OLI的波段6)。

海岸线常以多年平均大潮高潮面时的水陆交界线为基准, 由于遥感影像瞬时成像的特点, 从遥感影像中自动提取的大多是瞬时水边线, 而非实际意义上的海岸线(许家琨等, 2007), 因此, 海岸线的提取结果可能与实际海陆分界线存在差异。本研究中采用的海岸线定位为“海水到达陆地极限位置的连线” (王厚军等, 2021)。当卫星扫描瞬时成像时, 部分区域受高潮位影响处于水面以下, 这些区域在提取水边线时会自动判定为水体。然而, 对于潮位较低的区域, 部分滩涂裸露会成为临时性的“陆域”。为保证海岸线提取的精度, 本研究结合同一区域不同时间的遥感图像对比, 通过目视解译对海岸线进行修正: 将低潮时露出的红树林(在Landsat TM的假彩色组合下显红色)和滩涂(在Landsat TM的RGB组合下呈灰色)区域重新判定为海洋。此外, 根据目视解译结果, 未发现研究区域内有明显的自然动力(如泥沙沉积)导致的海岸线扩张, 因此本研究的围填海结果受自然岸线拓展的影响可以忽略。

海岸线提取后, 分别向海、陆两侧各建立50 m缓冲区, 并在缓冲区内生成500个随机验证点。2020年的海岸线用空间分辨率为4 m的Google 2022年高清影像进行验证, 1990年海岸线用原Landsat图像在2、3、4的波段组合下结合目视解译进行精度验证。最后, 为评估海岸线提取结果的精度和可靠性, 本研究采用混淆矩阵中的总体分类精度(overall accuracy, OA)作为评价指标, 其定义为所有正确分类样本数占总样本数的比例, 反映了整体的分类准确度(式2)。

$$\mathrm{OA}=\frac{\sum_{i=1}^{n}x_{ii}}{N} \tag{2}$$

式中, n为地类的总类别, N为随机验证点总数, x_{ii}为混淆矩阵在第i行第i列被提取为正确地类的验证点数量。

1.2.2 围填海识别与强度计算

在ArcGIS 10.8中将1990年和2020年的海岸线矢量图层叠加以识别围填海区域。再将研究区划分为5 km × 5 km的网格, 并计算每个网格的围填海强度系数(coastal reclamation index, CRI), 即每公里海岸线年均围填海的面积(Tian et al., 2016), 计算公式如下:

$$\mathrm{CRI}=\frac{s_{t-t_0}}{(t-t_0)\times\frac{\left(l_t+l_{t_0}\right)}{2}} \tag{3}$$

式中, CRI为围填海强度系数, t_0为起始年份, t为目标年份, $s_{t\text{-}t_0}$为起始年份至目标年份间的围填海面积, l_{t_0}为起始年份海岸线长度, l_t为目标年份海岸线长度。

此外, 围填海活动通常伴随着大规模的交通基础设施建设, 通过叠加1990年与2020年的海岸线矢量数据, 结合桥梁典型的线性几何特征, 对比识别出近30年各地方种群栖息地内新建的跨海大桥, 并以Google 2022年高分辨率遥感影像对识别结果进行验证。

1.2.3 社会驱动因素分析

选取研究区域各地级市和县级市的地区生产总值、人均地区生产总值、地区常住人口、地区人口密度、区划面积5项社会经济要素, 进一步分析围填海进程的社会驱动因素。其中数据来源于各地区的统计年鉴以及各行政区政府的官网(附录2, 附录3)。为构建一个可用于跨区域横向对比的、反映1990–2020年间总体发展水平的综合指标, 本研究统计各要素在1990年和2020年的平均值, 表示各市县近30年社会经济发展的总体水平的近似值, 并用于与围填海强度的空间相关性分析。使用SPSS Statistics 27中的Pearson相关系数法, 分析各要素与围填海强度的相关性。

1.3 栖息地影响与保护成效评估

为量化围填海导致的种群栖息地萎缩程度, 将1990年的中华白海豚栖息地初始范围与2020年的海岸线叠加, 统计各地方种群栖息地的丧失面积与

比例。

同时，为评估中华白海豚的保护成效及现状，搜索已发表的论文及政府发布的保护区规划公告等相关文件，提取以中华白海豚为主要保护对象的自然保护区的空间分布数据(附录4)，其中广西合浦儒艮国家级自然保护区也将中华白海豚列为主要保护对象，因而被纳入本研究。基于围填海和保护区矢量数据，在ArcGIS 10.8中进行以下3个部分的数据统计：(1)保护区内围填海情况。叠加保护区与围填海区域，统计各保护区从建立起至2020年，在其法定边界内发生的累计围填海面积及其占比，以量化保护区受围填海影响程度。对于在研究期间边界范围调整过的保护区，分别统计了调整前后保护区内的围填海面积，以更客观地评估保护区内围填海情况。(2)保护区内栖息地分布。统计各保护区内所包含的中华白海豚栖息地面积及其占比，反映保护区对种群栖息地的有效保护程度。(3)栖息地受保护情况。计算各地方种群栖息地被现有保护区覆盖的比例，用于识别地方种群栖息地的保护空缺。

2 结果

2.1 1990–2020年我国东南沿海围填海特征

1990年和2020年的海岸线提取总体精度分别为89.06%和90.70%。在此期间，我国东南沿海的围填海面积共计约1,683.20 km^2，年均围填海约56.11 km^2 (表1)。围填海面积在各省市之间的差异较大(图2)，总体上北部大于南部，且主要集中在河口地区：广东围填海总量最大(746.15 km^2)，主要集中在珠江三角洲区域；福建围填海总量次之(496.50 km^2)，主要集中在福州、厦门两地；广西和海南围填海较少(分别为186.37 km^2和75.13 km^2)。此外，台湾围填海(113.46 km^2)主要集中在西部地区；香港和澳门围填海总量最少(47.98 km^2和17.60 km^2) (表1，图3)。

1990–2020年间我国东南沿海整体围填海强度为0.30 $ha·yr^{-1}·km^{-1}$，其中澳门围填海强度最大(0.55 $ha·yr^{-1}·km^{-1}$) (表1)。Pearson相关性分析表明，围填海强度与地区常住人口密度(r = 0.638, P < 0.01)、人均地区生产总值(r = 0.635, P < 0.01)、地区生产总值(r = 0.587, P < 0.01)和地区常住人口(r = 0.528, P < 0.01)之间呈显著正相关，与区划面积无显著相关性 (r = 0.078, P > 0.05) (表2)。

2.2 种群栖息地内围填海状况

1990年广东珠江口的中华白海豚种群栖息地约有5,989.96 km^2，是我国东南沿海最大的栖息地斑块。1990–2020年间中华白海豚各地方种群栖息地均出现了不同程度的萎缩：珠江口种群栖息地面积减少最大，至2020年丧失面积达277.21 km^2，占1990年栖息地面积的4.63%；厦门湾种群栖息地的丧失比例最大(占比9.03%)，丧失面积为54.60 km^2。相比之下，广东汕头和海南西南水域种群栖息地丧失比例和面积较小，分别有0.32% (0.72 km^2)和0.06% (0.73 km^2)的海域被用于围填海。宁德种群栖息地丧失面积较小(0.83 km^2)，但占比达3.24%。此外，在此期间珠江口和厦门湾种群栖息地内分别建设了13座和9座跨海大桥，宁德、汕头和北部湾种群栖息地内各建设1座跨海大桥(表3)。

不同地方种群栖息地内的围填海强度有明显差异。厦门湾种群栖息地内的围填海强度最高，达0.46 $ha·yr^{-1}·km^{-1}$，其次为珠江口与北部湾，分别为0.43和0.39 $ha·yr^{-1}·km^{-1}$，海南西南水域种群栖息地内围填海强度最低，为0.02 $ha·yr^{-1}·km^{-1}$ (表3)。此外，厦门湾、珠江口、台湾西海岸以及北部湾4个地方种群栖息地内的围填海强度均大于其所在省份的平均围填海强度(表1)。

2.3 中华白海豚保护区内的围填海情况

从保护区成立至2020年，部分保护区内发生了不同程度的围填海，这些保护区内的围填海面积大

表1 我国东南沿海地区围填海统计(1990–2020年)
Table 1 Statistics of coastal reclamation in Southeast China (1990–2020)

区域 Region	围填海面积 Reclamation area (km^2)	年均围填海速率 Average annual reclamation rate (km^2/yr)	围填海强度 Coastal reclamation index ($ha·yr^{-1}·km^{-1}$)
广东 Guangdong	746.15	24.87	0.40
福建 Fujian	496.50	16.55	0.29
广西 Guangxi	186.37	6.21	0.36
台湾 Taiwan	113.46	3.78	0.19
海南 Hainan	75.13	2.50	0.15
香港 Hong Kong	47.98	1.60	0.14
澳门 Macau	17.60	0.59	0.55
区域综合值 Regional composite value	1,683.20	56.11	0.30

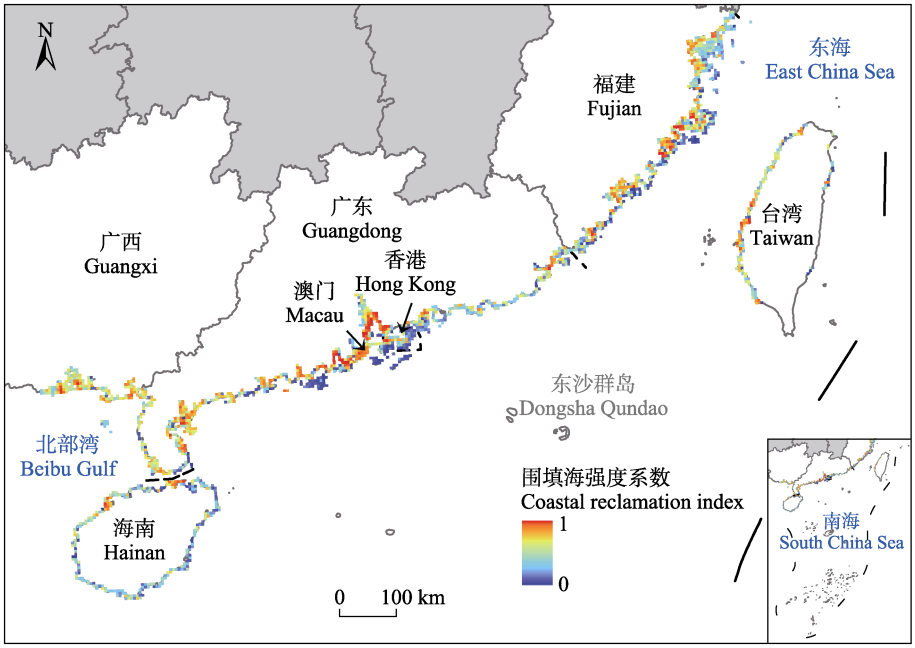


图2　我国东南沿海围填海强度空间格局(1990–2020年)

Fig. 2　Spatial pattern of coastal reclamation intensity in Southeast China (1990–2020)

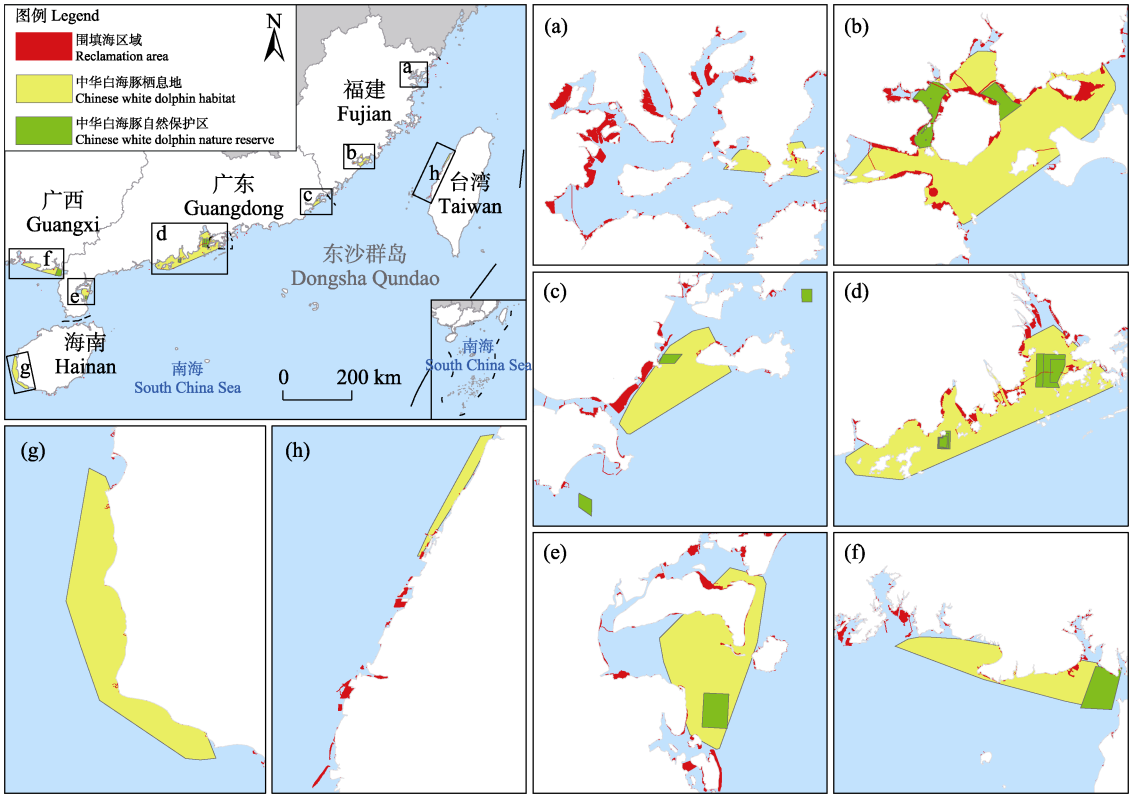


图3　我国东南沿海8个中华白海豚地方种群栖息地内围填海及自然保护区分布。(a)宁德; (b)厦门湾; (c)汕头; (d)珠江口; (e)雷州湾; (f)北部湾; (g)海南西南水域; (h)台湾西海岸。

Fig. 3　The distribution of reclamation and nature reserves in the habitats of 8 Chinese white dolphin local populations along the Southeast China coast. (a) Ningde; (b) Xiamen Bay; (c) Shantou; (d) Pearl River Estuary; (e) Leizhou Bay; (f) Beibu Gulf; (g) Southwest Hainan; (h) West Taiwan.

表2　围填海强度与社会驱动因素的相关系数矩阵

Table 2　The correlation coefficient matrix of reclamation and social driving factors

变量 Variable	地区生产总值 Gross regional product	人均地区生产总值 Gross regional product per capita	地区常住人口 Regional resident population	地区常住人口密度 Regional resident population density	区划面积 Division area	围填海强度系数 Coastal reclamation index
地区生产总值 Gross regional product	1	0.859**	0.821**	0.713**	0.171	0.587**
人均地区生产总值 Gross regional product per capita	0.859***	1	0.606**	0.498**	0.095	0.635**
地区常住人口 Regional resident population	0.821***	0.606***	1	0.615**	0.536**	0.528**
地区常住人口密度 Regional resident population density	0.713***	0.498**	0.615***	1	–0.235	0.638**
区划面积 Division area	0.171	0.095	0.536**	–0.235	1	0.078
围填海强度 Coastal reclamation index	0.587***	0.635***	0.528**	0.638***	0.078	1

** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

表3　中华白海豚各地方种群栖息地内围填海状况

Table 3　Reclamation in habitat of Chinese white dolphin local populations

中华白海豚现有种群 Existing populations of Chinese white dolphin	1990年栖息地面积 Habitat area in 1990 (km^2)	2020年栖息地面积 Habitat area in 2020 (km^2)	栖息地丧失面积 Habitat loss (km^2)	基于1990年的栖息地丧失比例 Proportion of habitat loss based on 1990 (%)	栖息地内围填海强度 Coastal reclamation index in the habitat ($ha \cdot yr^{-1} \cdot km^{-1}$)	栖息地内跨海大桥建设数量(座) Number of cross-sea bridges built in the habitat (n)
广东珠江口 PRE	5,989.96	5,712.74	277.21	4.63	0.43	13
福建厦门湾 XMB	604.92	550.32	54.60	9.03	0.46	9
广西北部湾 BBG	1,423.75	1,399.52	24.24	1.70	0.39	1
广东雷州湾 LZB	634.59	626.75	7.85	1.24	0.25	0
台湾西海岸 WTW	161.60	158.97	2.64	1.63	0.22	0
福建宁德 ND	25.61	24.78	0.83	3.24	0.06	1
海南西南水域 SWHN	1,231.70	1,230.97	0.73	0.06	0.02	0
广东汕头 ST	226.07	225.36	0.72	0.32	0.09	1
区域综合值 Regional composite value	10,298.21	9,929.40	368.81	3.58	0.39	25

PRE, Pearl River Estuary; XMB, Xiamen Bay; BBG, Beibu Gulf; LZB, Leizhou Bay; WTW, West Taiwan; ND, Ningde; SWHN, Southwest Hainan; ST, Shantou.

小依次为: 厦门珍稀海洋物种国家级自然保护区(2000年建立初始范围) (809.35 ha, 占保护区面积的12.97%) > 广西合浦儒艮国家级自然保护区(152.59 ha, 占0.49%) > 广东江门中华白海豚省级自然保护区(2003年建立初始范围) (23.59 ha, 占0.26%) > 广东珠江口中华白海豚国家级自然保护区(94.92 ha, 占0.21%) > 厦门珍稀海洋物种国家级自然保护区(2016年调整后范围) (2.94 ha, 占比0.05%)。潮州饶平中华白海豚县级自然保护区、汕头澄海莱芜中华白海豚市级自然保护区、汕头潮阳龙头湾中华白海豚市级自然保护区、广东江门中华白海豚省级自然保护区(2009年调整后范围)和湛江雷州湾中华白海豚市级自然保护区内未见围填海。厦门和江门这两个自然保护区通过范围调整, 极大减少了其边界内部围填海的面积(表4)。然而, 大部分发生在保护区调出范围内的围填海水域, 本身就是中华白海豚的重要栖息地(厦门原保护区范围内92.87%的围填海, 江门原保护区内78.36%的围填海为种群栖息地)。

现有省级以上中华白海豚自然保护区与栖息地重叠比例均超过90%, 但广西合浦儒艮国家级自然保护区与中华白海豚栖息地重叠部分仅为48.28%。此外, 潮州饶平中华白海豚县级自然保护区和汕头潮阳龙头湾中华白海豚市级自然保护区, 与本研究所界定的栖息地范围无空间重叠。各地方种群栖息地受保护比例大小依次为: 北部湾(10.79%) > 厦门湾(9.85%) > 珠江口(9.57%) > 雷州湾(9.51%) > 汕头(3.32%) (表5)。福建宁德、台湾西海岸和海南西南水域的种群栖息地内尚未设立中华白海豚保护区。总体而言, 现有中华白海豚栖息地总面积为9,929.40 km^2 (表3), 其中仅有8.25% (818.94 km^2)位于保护区范围内(表5)。

表4　中华白海豚保护区内围填海情况

Table 4　Reclamation in Chinese white dolphin nature reserves

中华白海豚现有保护区 Chinese white dolphin existing nature reserve	保护区内围填海面积 Reclamation area in the reserve (ha)	保护区内围填海面积占比 Proportion of reclamation area in the reserve (%)
厦门珍稀海洋物种国家级自然保护区(2000年建立初始范围) Xiamen National Nature Reserve for Rare Marine Species (Initial boundary: 2000)	809.35	12.97
厦门珍稀海洋物种国家级自然保护区(2016年调整后范围) Xiamen National Nature Reserve for Rare Marine Species (Adjusted boundary: 2016)	2.94	0.05
潮州饶平中华白海豚县级自然保护区 Raoping Chinese White Dolphin County-level Nature Reserve, Chaozhou City	0.00	0.00
汕头澄海莱芜中华白海豚市级自然保护区 Laiwu Chinese White Dolphin Municipal Nature Reserve in Chenghai District, Shantou City	0.00	0.00
汕头潮阳龙头湾中华白海豚市级自然保护区 Longtou Bay Chinese White Dolphin Municipal Nature Reserve in Chaoyang District, Shantou City	0.00	0.00
广东珠江口中华白海豚国家级自然保护区 Guangdong Pearl River Estuary Chinese White Dolphin National Nature Reserve	94.92	0.21
广东江门中华白海豚省级自然保护区(2003年建立初始范围) Guangdong Jiangmen Chinese White Dolphin Provincial Nature Reserve (Initial boundary: 2003)	23.59	0.26
广东江门中华白海豚省级自然保护区(2009年调整后范围) Guangdong Jiangmen Chinese White Dolphin Provincial Nature Reserve (Adjusted boundary: 2009)	0.00	0.00
湛江雷州湾中华白海豚市级自然保护区 Leizhou Bay Chinese White Dolphin Municipal Nature Reserve, Zhanjiang City	0.00	0.00
广西合浦儒艮国家级自然保护区 Guangxi Hepu Dugong National Nature Reserve	152.59	0.49

表5　中华白海豚自然保护区与现有种群栖息地空间重叠度

Table 5　Spatial overlap between the Chinese white dolphin nature reserves and the existing population habitats

中华白海豚现有自然保护区 Chinese white dolphin existing nature reserve	现有保护区面积 Existing reserve area (km^2)	保护区内栖息地面积 Habitat area in the reserve (km^2)	保护区内栖息地占比 Proportion of habitats in reserve (%)	种群栖息地受保护比例 Proportion of protected areas in habitat (%)
厦门珍稀海洋物种国家级自然保护区(2016年调整后范围) Xiamen National Nature Reserve for Rare Marine Species (Adjusted boundary: 2016)	55.14	54.23	98.35	9.85
潮州饶平中华白海豚县级自然保护区 Raoping Chinese White Dolphin County-level Nature Reserve, Chaozhou City	6.19	0.00	0.00	0.00
汕头澄海莱芜中华白海豚市级自然保护区 Laiwu Chinese White Dolphin Municipal Nature Reserve in Chenghai District, Shantou City	7.51	7.49	99.63	3.32
汕头潮阳龙头湾中华白海豚市级自然保护区 Longtou Bay Chinese White Dolphin Municipal Nature Reserve in Chaoyang District, Shantou City	9.39	0.00	0.00	0.00
广东珠江口中华白海豚国家级自然保护区 Guangdong Pearl River Estuary Chinese White Dolphin National Nature Reserve	450.98	450.03	99.79	7.88
广东江门中华白海豚省级自然保护区(2009年调整后范围) Guangdong Jiangmen Chinese White Dolphin Provincial Nature Reserve (Adjusted boundary: 2009)	96.65	96.65	100.00	1.69
湛江雷州湾中华白海豚市级自然保护区 Leizhou Bay Chinese White Dolphin Municipal Nature Reserve, Zhanjiang City	59.66	59.61	99.92	9.51
广西合浦儒艮国家级自然保护区 Guangxi Hepu Dugong National Nature Reserve	312.64	150.94	48.28	10.79
区域综合值 Regional composite value	998.16	818.94	82.05	8.25

3 讨论

3.1 我国东南沿海围填海空间格局及其驱动因素

我国大规模围填海始于20世纪70年代。据统计, 1985–2010年间, 全国共计围填海约7,546.97 km^2, 年均围填海面积约301.88 km^2, 围填海强度为1.9 $ha·yr^{-1}·km^{-1}$, 远大于本研究统计的1990–2020年间东南沿海的围填海程度(面积1,683.20 km^2, 年均围填海56.11 km^2, 围填海强度0.30 $ha·yr^{-1}·km^{-1}$), 这可能与超过70%的围填海发生在我国长江以北的沿海地区有关(Tian et al., 2016)。1990–2020年间, 我国东南沿海围填海活动整体呈现“北高南低, 河口集聚”的空间格局, 在福建福州、厦门以及广东珠江三角洲等经济发达的河口地区尤为显著。这种空间格局主要由人均地区生产总值和地区常住人口密度等关键因素驱动。具体而言, 人口剧增、区域经济和城市化快速发展, 以及填海所获得的建设用地配额与巨额经济回报等都是影响沿海城市围填海的重要驱动因素(高志强等, 2014; Meng et al., 2017; 刘彦随和李进涛, 2020)。本文围填海驱动因素分析结果验证了前人研究结论(Tian et al., 2016), 东南沿海地区依托资源优势与经济活力吸引大量人口, 快速城市化持续加剧土地供需矛盾, 这些社会因素共同驱动了大规模围填海工程的实施, 在经济发达的省份和河口地区尤为明显。

3.2 围填海对中华白海豚栖息地的影响

1990–2020年间大规模围填海导致我国东南沿海永久性丧失了368.81 km^2的中华白海豚栖息地, 约占历史栖息地总面积的3.58%。其中, 厦门湾、珠江口、台湾西海岸和北部湾中华白海豚栖息地内的围填海强度均高于其所在省份的平均水平。这种空间差异主要源自中华白海豚对河口栖息地的选择以及河口在社会经济发展的区位优势: 一方面, 大型河口可能吸引更大的中华白海豚种群驻留(尽管种群个体数量正在下降) (Liu et al., 2023); 另一方面, 大型河口作为内外联动的重要交通枢纽, 是我国东南沿海城市开发建设的核心区域, 因此种群分布与高强度的人类活动区域在空间上高度重叠, 保护与发展的矛盾尤为突出。相比之下, 宁德、汕头、雷州湾、北部湾和海南西南水域中华白海豚栖息地内的围填海强度较小。其中, 海南西南水域种群栖息地内围填海强度最低, 仅为0.02 $ha·yr^{-1}·km^{-1}$, 可能与区域相对滞后的城镇化进程有关。

围填海会对中华白海豚构成系统性的多重威胁。首先, 围填海直接侵占并永久性损毁中华白海豚栖息地, 导致其生存空间碎片化(Huang et al., 2022; Zhang et al., 2025)。其次, 人为构筑的永久性地理屏障限制了种群移动, 改变其分布模式并加剧种群内部分化(Wang et al., 2017)。对于工程建设本身, 特别是水下爆破作业, 影响范围广, 极易造成中华白海豚伤亡, 甚至直接导致小种群局部灭绝(张荔锋, 2008[①]; 吴洽儿等, 2010)。再者, 施工和运营期持续的水下噪声会形成听觉掩蔽效应, 甚至损伤听觉系统, 严重干扰其觅食效率和社交行为[②]。更为深远的影响是, 围填海通过改变河口及近岸生态系统的物理、化学和生物属性, 降低栖息地的质量, 引发一系列生态级联效应, 损害生态系统功能。例如, 围填海造成的高浓度悬浮颗粒会严重影响鱼卵和仔稚鱼的存活和发育(高文斌等, 2009), 导致周边海域鱼类的种类数、种群密度和生物量显著下降(索安宁等, 2012; 王泽斌, 2019[③])。此外, 围填海会侵占滨海湿地、河口岛礁等特殊生境, 直接导致多种鱼类和底栖生物的关键产卵场、索饵场及洄游通道丧失(魏婷, 2014), 进而导致近岸海域渔业资源锐减(张明慧等, 2012), 最终影响中华白海豚的摄食结构和种群动态(Lin et al., 2021; 罗方强, 2024[④])。

基于自然因素预测的中华白海豚适宜栖息地在福建、广东、广西呈较为连续的分布格局(Yong et al., 2025)。然而自1990年以来, 尽管自然条件适宜, 中华白海豚在宁德北部、莆田、汕尾、阳江至湛江、雷州半岛西南部和海口水域的分布已显著萎缩甚至消失, 这可能与区域较高的围填海、渔业活动、航运活动以及近岸陆源压力有关(Yong et al., 2025)。此外, 除了导致生境丧失, 围填海很可能也是地方种群个体数量下降最重要的人为因素之一(Jefferson et al., 2023)。例如, 厦门湾中华白海豚种

① 张荔锋 (2008) 中华白海豚环境压力分析和保护对策研究——以厦门中华白海豚为例. 硕士学位论文, 国家海洋局第三海洋研究所, 福建厦门.
② 赵润晗 (2022) 海上打桩噪声对中华白海豚whistles信号的掩蔽效应评估. 硕士学位论文, 厦门大学, 福建厦门.
③ 王泽斌 (2019) 围填海工程对天津近海鱼类资源的影响及评估. 硕士学位论文, 天津农学院, 天津.
④ 罗方强 (2024) 中华白海豚饵料鱼资源变化与栖息地选择关系研究. 硕士学位论文, 北部湾大学, 广西钦州.

群个体数量在2004–2019年间下降了约28.9% (Chen et al., 2009; 钟铭鼎, 2021[①]), 大风江口水域的个体数量在2015–2019年间下降了约34.6% (Lin et al., 2022), 汕头种群个体数量在2012–2022年间下降了29.4% (Lin et al., 2024b), 台湾西海岸种群个体数量在2010–2017年间下降了15.3% (Araújo-Wang et al., 2022)。上述地方种群的衰退可能与其所在区域较高强度的围填海有关。

值得注意的是, 围填海区域通常伴随桥梁等基础设施建设以支持经济发展。虽然桥梁本身占用的海域面积相对较小, 但其生态影响往往超过其物理尺度。沿海跨海桥梁的建设活动(如基槽开挖、打桩、填海筑岛等), 会显著破坏沿岸及海洋生物栖息地, 加速生态系统退化(张华, 2010)。施工期间产生的噪声、悬浮物及污染物对邻近水域的中华白海豚构成直接威胁(温华等, 2016)。对香港水域2010–2017年出现的中华白海豚研究表明, 在港珠澳大桥海上通道和香港国际机场第三跑道建设期间, 雌性海豚繁殖率显著下降, 同时幼崽存活率较低(出生后3个月存活率< 60%, 1年存活率< 46%), 平均出生率(~0.03)和年补充率(~0.02)均跌至历史最低水平(Chan et al., 2024)。此外, 密集的桥墩会构成物理屏障, 可能持续阻碍种群迁移和个体交流, 进而改变其原有的空间利用模式, 加剧栖息地的破碎化。例如, 港珠澳大桥工程施工期间(2015–2016年), 珠江口伶仃洋水域的人类活动干扰显著增强, 迫使该水域的中华白海豚向近岸区域迁移, 导致其栖息地利用模式发生变化(王新星等, 2022)。厦门翔安大桥施工(2018年12月至2023年1月)后, 中华白海豚对同安湾海域的利用大幅减少(Zhang et al., 2025)。因此, 伴随围填海推进的跨海桥梁极有可能成为中华白海豚未来面临的重要干扰因素, 其对地方种群栖息地质量及种群间基因交流的累积性影响亟待研究。

3.3 保护区现状与保护空缺

大部分成立时间较早的保护区内部均有围填海发生, 如厦门珍稀海洋物种国家级自然保护区、广东珠江口中华白海豚国家级自然保护区、广东江门中华白海豚省级自然保护区和广西合浦儒艮国家级自然保护区。其他保护区内没有发生围填海, 这与区域城市化速度相对较慢以及保护区远离海岸线分布有关。汕头澄海莱芜中华白海豚市级自然保护区和湛江雷州湾中华白海豚市级自然保护区的范围内基本都是中华白海豚栖息地, 且没有发生围填海, 具有更高的保护有效性, 未来若能增加种群栖息地的受保护比例将有效缩小保护空缺。厦门珍稀海洋物种国家级自然保护区和广东江门中华白海豚省级自然保护区, 在其保护区范围调整之后, 保护区建立初始范围内发生了围填海。需要警惕的是, 在没有科学论证种群实际分布和栖息地利用规律的情况下调整保护区, 可能会削弱保护区对地方种群的保护效用(吴洽儿等, 2010)。

对我国东南沿海以中华白海豚为主要保护对象的保护区统计发现, 保护区只覆盖了当前(2020年)中华白海豚栖息地的8.25% (818.94 km^2), 存在严重的保护空缺。广西合浦儒艮国家级自然保护区对地方种群的栖息地保护比例最高, 也仅覆盖了地方种群10.79%的栖息地。值得注意的是, 潮州饶平与汕头潮阳龙头湾这两个市县级保护区与当前中华白海豚栖息地无空间重叠, 可能存在“纸上公园”(paper parks)现象, 即保护区虽在法律上成立, 但其划定范围未能有效覆盖目标保护物种的实际分布区域, 缺乏对物种的有效保护。由于缺少历史调查数据, 无法直接证明这两个保护区成立时是否有中华白海豚分布。另一种可能是, 保护区设立之初尚有中华白海豚分布, 但后续保护区外围人类活动不断加剧, 导致种群栖息地发生历史性退缩甚至消失, 造成种群实际分布区域与保护区之间的空间错位。另外, 汕头种群监测主要集中在南澳岛西南侧水域(鲍淼, 2017[②]; Lin et al., 2024b), 对北侧水域调查不足, 可能会低估汕头种群的栖息地范围。虽然这两个保护区对中华白海豚种群的直接保护效应已十分有限, 但它们可能阻止了辖区内围填海等开发活动, 间接维护了局部水域的生态功能。

3.4 保护建议

未来持续加速的城市化进程和沿海土地扩张的压力, 将进一步加剧中华白海豚这类沿海物种的栖息地破碎化程度, 限制种群之间基因交流, 增加地方种群的灭绝风险(Liu et al., 2023)。因此, 亟须

① 钟铭鼎 (2021) 厦门湾中华白海豚种群生态学研究. 硕士学位论文, 自然资源部第三海洋研究所, 福建厦门.

② 鲍淼 (2017) 我国闽粤沿海中华白海豚潜在栖息地的预测. 硕士学位论文, 汕头大学, 广东汕头.

采取多维度的保护策略来减轻围填海与其他人类活动的累积生态影响。

首先，实施更严格的用海管控措施。2018年国务院公报《关于加强滨海湿地保护严格管控围填海的通知》中指出: “除国家重大战略项目外，全面停止新增围填海项目审批”，这为保护中华白海豚这类近岸濒危物种提供了重要保障。当前，应强化现有保护区的刚性约束，严格禁止在保护核心区或核心栖息地内进行围填海活动。同时，需警惕围填海以其他形式的涉海工程(如跨海大桥、码头、新能源发电设施)变相发展，亟须建立针对相关涉海工程的全过程生态影响评估与管理调控机制(汪启铭, 2014[①]; 温华等, 2016)。此外，鉴于上述涉海工程的影响具有滞后性和累积性特征，因此评估其对生态环境的影响时，不能只聚焦单个项目本身，应当以中华白海豚所生存的生态系统(如河口或海湾)为单位，系统评估区域内所有涉海工程的累积影响程度。

其次，依据预防性原则，建立具有生态连通性的动态保护网络。具体来说: (1)对于经济欠发达但生态价值高的区域，应提前规划并设立预防性保护区，避免陷入“重开发轻保护，先开发后保护”的困境。建议优先在福建宁德、海南西南沿岸这些目前仍有中华白海豚分布的关键水域建立保护区。(2)保护区范围应基于科学评估实施动态优化调整，确保其能有效覆盖因人类活动或气候变化而发生迁移的种群栖息地，同时防止为开发让路的保护区调整。鉴于核心栖息地丧失30%将会灾难性地降低种群生存能力(Huang et al., 2022)，建议将各地方种群中华白海豚核心栖息地的保护覆盖率提高至30%以上。对于潮州饶平与汕头潮阳龙头湾这两个与当前中华白海豚栖息地无空间重叠的保护区，亟须依据最新的物种分布调查数据，调整保护区的范围，将有限的保护资源投入到最关键的栖息地上，从而提升保护有效性。(3)实施“河口保护优先”策略，坚持系统治理的理念(陈雨菲等, 2025)，建议优先将福建九龙江、广东漠阳江及广西南流江等开发强度低且是中华白海豚重要栖息地的河口区域划入海洋生态红线，并实行最严格的开发管控，系统保护与种群栖息地密切相关的上游-河口沿岸生境。(4)当前全球海洋保护区规划侧重局部海域管理而忽视了生态连通性，形成了片段化保护网络，导致对迁徙物种的保护成效不佳(Beltrán et al., 2017; Balbar & Metaxas, 2019)。因此，建议将生态连通性作为未来海洋保护区规划的核心评估指标，同时对因人为干扰而受损的关键节点进行生态修复，构建连接不同地方种群的海洋生态廊道，逐步形成空间连通和功能完整的动态保护网络(卢嘉颖等, 2024)。

最后，基于历史栖息地连续性及当前围填海分布格局，为提升中华白海豚栖息地连通性与质量，建议优先从以下3个层面开展生态修复和管理: (1)优先修复因海堤、桥梁等涉海工程造成物理阻隔与水动力减弱、淤积变浅的内湾或河口区域。例如，福建八尺门海堤的建成直接形成人为地理屏障，导致东山湾与诏安湾之间水交换受阻，泥沙淤积，水深变浅，环境污染严重，阻碍了东山与汕头种群间的交流；厦门湾长期建造码头、海堤以及跨海桥梁等设施导致种群分布远离人工岸线，逐渐分化为两个隔离的社群(Wang et al., 2017; Zhang et al., 2025)；连接东海岛与湛江、雷州跨海通道两侧的围填海也可能加剧了种群内部的隔离。对此可通过海堤开口、水道清淤等方式，进行疏通拓宽，改善水动力环境，恢复内湾与周边水域的生态连接(万艳, 2022)，为中华白海豚及其饵料生物提供更通畅的迁移通道。(2)建议在海水养殖与中华白海豚栖息地高度重叠的区域，实施养殖清退。鉴于海水养殖对近30年我国东南沿海中华白海豚的分布退缩具有显著的驱动效应(Yong et al., 2025)，福建宁德三都澳、东山湾、诏安湾等水域长期大面积的围海养殖已导致种群栖息地退化严重。因此，应立即清除上述水域的养殖设施，拓宽河道，以提高生态连通性并促进种群交流。(3)在更大的区域尺度上，对于东山湾-汕头南澳岛南侧等因围填海而缩小的栖息地，除了立即清除海水养殖，还需实施限制捕捞等综合管理措施，减少人为干扰，以改善区域的生境质量，提高栖息地连通性。

3.5 局限性与展望

本研究基于遥感数据和历史分布点位，利用95% MCP方法系统地评估了1990–2020年围填海对我国东南沿海中华白海豚栖息地的影响，但仍存在局限性。首先，本研究结合阈值分割和目视解译方

① 汪启铭 (2014) 海上风电场建设水下噪声对中华白海豚影响研究. 硕士学位论文, 厦门大学, 福建厦门.

法人机交互进行海岸线的提取和修正工作，存在一定的误差，同时本文仅比较了1990年和2020年的海岸线变化，反映的是研究期间的整体围填海强度，未体现围填海强度的时间变化规律及其潜在影响。因此，未来需要结合实地调查数据对海岸线提取结果进行精度评估和误差分析，也可以结合各种海岸地貌类型的特点，融合不同方法和数据源的优势，优化海岸线提取方法，例如基于遥感影像的边缘检测算子方法、水体淹没频率方法等(吴一全和刘忠林, 2019; 赵静等, 2025)，更客观、系统地获取精细的海岸线数据。

其次，本研究围填海的累积生态影响可能会被系统性低估。主要体现在3个方面：第一，对于历史上曾有分布但如今种群锐减甚至消失的区域，因数据不足，难以准确评估其历史栖息地的受损程度。例如20世纪90年代，中华白海豚曾在我国东南沿海呈现连续分布(Wu et al., 2014; Yong et al., 2025)，这表明围填海的影响范围远超当前残存的8个地方种群。第二，由于对小种群的系统调查不足，致使其分布数据匮乏，导致基于95% MCP方法估算的种群栖息地范围可能偏小，其真实的栖息地退化模式可能未被完全揭示，进而也会低估围填海对种群栖息地的实际影响。第三，本研究采用95% MCP划分种群的栖息地范围，可能低估了其潜在栖息地的范围。未来研究可采用SDM等方法模拟历史栖息地(Elith & Leathwick, 2009)。然而不论是95% MCP或是SDM，均受物种分布数据的影响，调查不足会导致低估中华白海豚种群栖息地的分布范围，扩大SDM的模拟范围能够一定程度上减小这种偏差(Pang et al., 2022)。因此，建议未来研究系统整合我国东南沿海详细的渔民问卷与地方档案记录，校正物种分布数据偏差，并重建中华白海豚的历史分布，进而全面评估围填海对其造成的累积性生态影响。

此外，本研究主要评估了围填海对栖息地的直接影响，未纳入航运、渔业捕捞、海水养殖和污染等其他人类活动对中华白海豚栖息地及种群动态可能产生的累积影响(Jefferson & Smith, 2016; 王先艳等, 2021)。同时，由于各地方种群的监测历史和调查努力不同，且大种群的数量调查困难，导致不同种群之间缺乏可比性，并且多时相的种群个体数量数据缺乏，因此难以在区域尺度上定量评估围填海对中华白海豚种群动态的影响。最后，本研究仅聚焦于当前以中华白海豚为主要保护对象的保护区的保护成效，尚未评估东南沿海其他类型的海洋保护区对沿海生态环境的整体保护成效。因此，未来研究可整合多源数据(包含种群动态、各类海洋保护区数据)进行全域分析，以更全面评估当前种群栖息地的生态风险与保护空缺。

ORCID

鲁夕霞 https://orcid.org/0009-0009-2196-9797
雍李明 https://orcid.org/0009-0008-6623-1254
曾千慧 https://orcid.org/0000-0001-6992-8761
张语克 https://orcid.org/0000-0003-0441-6591

参考文献

Araújo-Wang C, Wang JY, Draghici AM, Ross PS, Bonner SJ (2022) New abundance and survival estimates for the critically endangered Taiwanese white dolphin indicate no signs of recovery. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 32, 1341–1350.

Balbar AC, Metaxas A (2019) The current application of ecological connectivity in the design of marine protected areas. Global Ecology and Conservation, 17, e00569.

Beltrán DM, Schizas NV, Appeldoorn RS, Prada C (2017) Effective dispersal of Caribbean reef fish is smaller than current spacing among marine protected areas. Scientific Reports, 7, 4689.

Burt WH (1943) Territoriality and home range concepts as applied to mammals. Journal of Mammalogy, 24, 346–352.

Cardoso PG (2021) Estuaries: Dynamics, biodiversity, and impacts. In: Life Below Water, Encyclopedia of the UN Sustainable Development Goals (eds Leal Filho W, Azul AM, Brandli L, Lange Salvia A, Wall T), pp. 1–12. Springer, Cham.

Chan SCY, Ho YW, Karczmarski L (2024) Reproductive dynamics of an inshore delphinid reflect demographic consequences of large-scale coastal constructions. Biological Conservation, 297, 110690.

Chen BY, Xu XR, Jefferson TA, Olson PA, Qin QR, Zhang HK, He LW, Yang G (2016) Conservation status of the Indo-Pacific humpback dolphin (*Sousa chinensis*) in the Northern Beibu Gulf, China. Advances in Marine Biology, 73, 119–139.

Chen BY, Zheng DM, Wang L, Xu XR, Yang G (2012) The northernmost distribution of Indo-Pacific humpback dolphin (*Sousa chinensis*) in the world evidence from preliminary survey in Ningde, China. Pakistan Journal of Zoology, 44, 1209–1214.

Chen BY, Zheng DM, Yang G, Xu XR, Zhou KY (2009) Distribution and conservation of the Indo-Pacific humpback dolphin in China. Integrative Zoology, 4, 240–247.

Chen D, Wang YF, Shen ZY, Liao JF, Chen JZ, Sun SB (2022) Long time-series mapping and change detection of coastal zone land use based on Google Earth engine and multi-source data fusion. Remote Sensing, 14, 1.

Chen T, Hung SK, Qiu YS, Jia XP, Jefferson TA (2010) Distribution, abundance, and individual movements of Indo-Pacific humpback dolphins (*Sousa chinensis*) in the Pearl River Estuary, China. Mammalia, 74, 117–125.

Chen YF, Wang YJ, Dong S, Qiao GP (2025) Key issues and countermeasures in estuary management and protection. Water Resources Development Research, 25, 1–7. (in Chinese with English abstract) [陈雨菲, 王亚杰, 董森, 乔根平 (2025) 河口管理保护的关键问题及对策探讨. 水利发展研究, 25, 1–7.]

Choi YR (2014) Modernization, development and underdevelopment: Reclamation of Korean tidal flats, 1950s–2000s. Ocean & Coastal Management, 102, 426–436.

Dai MH, Su JZ, Zhao YY, Hofmann EE, Cao ZM, Cai WJ, Gan JP, Lacroix F, Laruelle GG, Meng FF, Müller JD, Regnier PAG, Wang GZ, Wang ZX (2022) Carbon fluxes in the coastal ocean: Synthesis, boundary processes and future trends. Annual Review of Earth and Planetary Sciences, 50, 593–626.

Dong LJ, Liu MM, Dong JC, Li SH (2017) Acoustic occurrence detection of a newly recorded Indo-Pacific humpback dolphin population in waters southwest of Hainan Island, China. Journal of the Acoustical Society of America, 142, 3198–3204.

Elith J, Leathwick JR (2009) Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 40, 677–697.

Gao WB, Liu XZ, Duan YY, Dong J (2009) Impact of the sea reclamation on fishery resources in Liaoning offshore and corresponding countermeasures. Journal of Dalian Fisheries University, 24, 163–166. (in Chinese with English abstract) [高文斌, 刘修泽, 段有洋, 董婧 (2009) 围填海工程对辽宁省近海渔业资源的影响及对策. 大连水产学院学报, 24, 163–166.]

Gao ZQ, Liu XY, Ning JC, Lu QS (2014) Analysis on changes in coastline and reclamation area and its causes based on 30-year satellite data in China. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 30(12), 140–147. (in Chinese with English abstract) [高志强, 刘向阳, 宁吉才, 芦清水 (2014) 基于遥感的近30a中国海岸线和围填海面积变化及成因分析. 农业工程学报, 30(12), 140–147.]

Guo L, Luo DY, Yu RQ, Zeng C, Huang NY, Wang HR, Wu YP (2022) Habitat decline of the largest known Indo-Pacific humpback dolphin (*Sousa chinensis*) population in poorly protected areas associated with the hypoxic zone. Frontiers in Marine Science, 9, 1048959.

Hao XD, Song X, Cao DQ (2016) A water country—Netherlands: From inning and drainage to ecological water control. China Water & Wastewater, 32, 1–7. (in Chinese with English abstract) [郝晓地, 宋鑫, 曹达啟 (2016) 水国荷兰——从围垦排涝到生态治水. 中国给水排水, 32, 1–7.]

Hayne DW (1949) Calculation of size of home range. Journal of Mammalogy, 30, 1–18.

He SX, Zhang D, Wu FX, Wang XY, Hu WJ, Liang SS, Du JG, Yu WW, Chen B (2022) Identification of potential ecological corridors for *Sousa chinensis* in Xiamen Bay and assessment of anthropogenic disturbance. Acta Ecologica Sinica, 42, 8555–8567. (in Chinese with English abstract) [何思璇, 张典, 吴福星, 王先艳, 胡文佳, 梁姗姗, 杜建国, 俞炜炜, 陈彬 (2022) 厦门湾中华白海豚潜在生态廊道识别及人类活动干扰评估. 生态学报, 42, 8555–8567.]

Hoeksema RJ (2007) Three stages in the history of land reclamation in the Netherlands. Irrigation and Drainage, 56, S113–S126.

Hsu CY, Shao LJ, Tseng KK, Huang WT (2019) Moon image segmentation with a new mixture histogram model. Enterprise Information Systems, 15, 1046–1069.

Huang SL, Wang CC, Yao CJ (2018) Habitat protection actions for the Indo-Pacific humpback dolphin: Baseline gaps, scopes, and resolutions for the Taiwanese subspecies. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 28, 733–743.

Huang SL, Wang XY, Wu HP, Peng CW, Jefferson TA (2022) Habitat protection planning for Indo-Pacific humpback dolphins (*Sousa chinensis*) in deteriorating environments: Knowledge gaps and recommendations for action. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 32, 171–185.

Huang WJ, Wen YX, Tang ZY (1978) The preliminary investigation on Chinese white dolphin. Journal of Fudan University (Natural Science), 17, 105–110. (in Chinese) [黄文几, 温业新, 唐子英 (1978) 中华白海豚的初步调查研究. 复旦学报(自然科学版), 17, 105–110.]

Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22, 415–427.

Jefferson TA (2000) Population biology of the Indo-Pacific hump-backed dolphin in Hong Kong waters. Wildlife Monographs, 64, 1–65.

Jefferson TA, Becker EA, Huang SL (2023) Influences of natural and anthropogenic habitat variables on Indo-Pacific humpback dolphins *Sousa chinensis* in Hong Kong. Endangered Species Research, 51, 143–160.

Jefferson TA, Smith BD (2016) Re-assessment of the conservation status of the Indo-Pacific humpback dolphin (*Sousa chinensis*) using the IUCN Red List Criteria. In: Advances in Marine Biology (eds Jefferson TA, Curry BE), pp. 1–26. Academic Press, Amsterdam.

Jefferson TA, Smith BD, Braulik GT, Perrin W (2017) Indo-Pacific humpback dolphin *Sousa chinensis* (errata version published in 2018). The IUCN Red List of

Threatened Species 2017: e.T82031425A123794774. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T82031425A50372332.en. (accessed on 2024-12-01)

Karczmarski L, Huang SL, Wong WH, Chang WL, Chan SCY, Keith M (2017) Distribution of a coastal delphinid under the impact of long-term habitat loss: Indo-Pacific humpback dolphins off Taiwan's west coast. Estuaries and Coasts, 40, 594–603.

Koo BJ, Shin SH, Lee S (2008) Changes in benthic macrofauna of the Saemangeum tidal flat as result of a drastic tidal reduction. Ocean and Polar Research, 30, 485–495.

Lee S, Lie HJ, Song KM, Cho CH, Lim EP (2008) Tidal modification and its effect on sluice-gate outflow after completion of the Saemangeum dike, South Korea. Journal of Oceanography, 64, 763–776.

Li M, Wang XX, Hung SK, Xu YW, Chen T (2019) Indo-Pacific humpback dolphins (*Sousa chinensis*) in the Moyang River Estuary: The western part of the world's largest population of humpback dolphins. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 29, 798–808.

Li SH, Lin ML, Xu X, Xing LR, Zhang PJ, Gozlan RE, Huang SL, Wang D (2016) First record of the Indo-Pacific humpback dolphins (*Sousa chinensis*) southwest of Hainan Island, China. Marine Biodiversity Records, 9, 3.

Li Y, Huang H, Tong ZC (2016) Study on ecological loss and compensation value of reclamation project in Qinzhou bonded port area. Journal of Qinzhou University, 31(1), 17–21. (in Chinese) [李洋, 黄鹄, 佟智成 (2016) 钦州保税港区围填海工程生态损失及其补偿价值研究. 钦州学院学报, 31(1), 17–21.]

Lin WZ, Chen SL, Liu BS, Zheng RQ, Serres A, Lin ML, Liu MM, Li SH (2024a) Survival and population size of the Indo-Pacific humpback dolphins off the eastern Leizhou Peninsula. Marine Mammal Science, 41, e13156.

Lin WZ, Karczmarski L, Zhou RL, Mo YQ, Guo L, Yiu SKF, Ning X, Wai TC, Wu YP (2021) Prey decline leads to diet shift in the largest population of Indo-Pacific humpback dolphins? Integrative Zoology, 16, 548–574.

Lin WZ, Zheng RQ, Liu BS, Chen SL, Lin ML, Liu MM, Liu WH, Li SH (2022) Low survivals and rapid demographic decline of a threatened estuarine delphinid. Frontiers in Marine Science, 9, 782680.

Lin WZ, Zheng RQ, Xu SY, Li SH (2024b) Indo-Pacific humpback dolphins face extirpation in Shantou waters. Regional Studies in Marine Science, 77, 103641.

Liu MM, Lin ML, Dong LJ, Xue TF, Zhang PJ, Tang XM, Li SH (2020) Group sizes of Indo-Pacific humpback dolphins in waters southwest of Hainan Island, China: Insights into rare records of large groups. Aquatic Mammals, 46, 259–265.

Liu MM, Lin ML, Li SH (2022) Species diversity and spatiotemporal patterns based on cetacean stranding records in China, 1950–2018. Science of the Total Environment, 822, 153651.

Liu MM, Lin ML, Li SH (2023) Population distribution, connectivity and differentiation of Indo-Pacific humpback dolphins in Chinese waters: Key baselines for improving conservation management. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 33, 409–422.

Liu MM, Lin ML, Tang XM, Dong LJ, Zhang PJ, Lusseau D, Li SH (2021) Group size of Indo-Pacific humpback dolphins (*Sousa chinensis*): An examination of methodological and biogeographical variances. Frontiers in Marine Science, 8, 655595.

Liu WH, Huang ZG (2000) Distribution and abundance of Chinese white dolphins (*Sousa chinensis*) in Xiamen. Acta Oceanologica Sinica, 22, 95–101. (in Chinese with English abstract) [刘文华, 黄宗国 (2000) 厦门中华白海豚的分布和数量. 海洋学报, 22, 95–101.]

Liu YS, Li JT (2020) The patterns and driving mechanisms of reclaimed land use in China's coastal areas in recent 30 years. Scientia Sinica Terrae, 50, 761–774. (in Chinese) [刘彦随, 李进涛 (2020) 近30年中国沿海围垦土地利用格局及其驱动机制. 中国科学: 地球科学, 50, 761–774.]

Lu JY, Cao L, Zeng C (2024) Ecological connectivity of marine protected areas: An overview. Natural Protected Areas, 4(4), 107–121. (in Chinese with English abstract) [卢嘉颖, 曹玲, 曾聪 (2024) 海洋保护区间生态连通性研究进展及思考. 自然保护地, 4(4), 107–121.]

Lü H, Zhang SF, Song DH, Bao XW (2021) The cumulative effect of land reclamation on hydrodynamics in Qinzhou Bay. Oceanologia et Limnologia Sinica, 52, 823–833. (in Chinese with English abstract) [吕赫, 张少峰, 宋德海, 鲍献文 (2021) 围填海累积效应对钦州湾水动力环境的影响. 海洋与湖沼, 52, 823–833.]

Martín-Antón M, Negro V, del Campo JM, Santos López-Gutiérrez J, Esteban MD (2016) Review of coastal land reclamation situation in the world. Journal of Coastal Research, 75, 667–671.

Meng WQ, Hu BB, He MX, Liu BQ, Mo XQ, Li HY, Wang ZL, Zhang Y (2017) Temporal-spatial variations and driving factors analysis of coastal reclamation in China. Estuarine Coastal and Shelf Science, 191, 39–49.

Min L, Gao K, Li W, Wang H, Li T, Wu Q, Jiao JC (2020) A review of the optical remote sensing image segmentation technology. Spacecraft Recovery & Remote Sensing, 41(6), 1–13. (in Chinese with English abstract) [闵蕾, 高昆, 李维, 王红, 李婷, 吴穹, 焦建超 (2020) 光学遥感图像分割技术综述. 航天返回与遥感, 41(6), 1–13.]

Mohr CO (1947) Table of equivalent populations of North American small mammals. The American Midland Naturalist, 37, 223–249.

Pang SEH, Zeng YW, De Alban JDT, Webb EL (2022) Occurrence-habitat mismatching and niche truncation when modelling distributions affected by anthropogenic range

contractions. Diversity and Distributions, 28, 1327–1343.

Parra GJ (2006) Resource partitioning in sympatric delphinids: Space use and habitat preferences of Australian snubfin and Indo-Pacific humpback dolphins. Journal of Animal Ecology, 75, 862–874.

Peng CW, Wu HP, Wang XY, Zhu Q, Jefferson TA, Wang CC, Xu YH, Li J, Huang H, Chen M, Huang SL (2020) Abundance and residency dynamics of the Indo-Pacific humpback dolphin, *Sousa chinensis*, in the Dafengjiang River Estuary, China. Marine Mammal Science, 36, 623–637.

Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling, 190, 231–259.

Powell RA (2000) Animal home ranges and territories and home range estimators. In: Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences (eds Boitani L, Fuller TK), pp. 65–110. Columbia University Press, New York.

Rodgers AR, Kie JG (2011) HRT: Home Range Tools for ArcGIS. Version 1.1. https://www.jennessent.com/arcgis/HRT/index.html. (accessed on 2023-07-07)

Ryu J, Nam J, Park J, Kwon BO, Lee JH, Song SJ, Hong S, Chang WK, Khim JS (2014) The Saemangeum tidal flat: Long-term environmental and ecological changes in marine benthic flora and fauna in relation to the embankment. Ocean & Coastal Management, 102, 559–571.

Suo AN, Zhang MH, Yu YH, Han FW (2012) Post project environmental retrospective evaluation of reclamation in Caofeidian. Environmental Monitoring in China, 28(2), 105–111. (in Chinese with English abstract) [索安宁, 张明慧, 于永海, 韩富伟 (2012) 曹妃甸围填海工程的环境影响回顾性评价. 中国环境监测, 28(2), 105–111.]

Tang XM, Lin WZ, Karczmarski L, Lin ML, Chan SCY, Liu MM, Xue TF, Wu YP, Zhang PJ, Li SH (2021) Photo-identification comparison of four Indo-Pacific humpback dolphin populations off southeast China. Integrative Zoology, 16, 586–593.

Tian B, Wu WT, Yang ZQ, Zhou YX (2016) Drivers, trends, and potential impacts of long-term coastal reclamation in China from 1985 to 2010. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 170, 83–90.

Wan Y (2022) Numerical study of the hydrodynamic and scouring and silting effects of the opening of the Bachimen seawall in Dongshan Bay. Marine Forecasts, 39(6), 13–24. (in Chinese with English abstract) [万艳 (2022) 东山八尺门海堤开口水动力及冲淤影响数值研究. 海洋预报, 39(6), 13–24.]

Wang HJ, Yuan GJ, Liu L, Lin N (2021) Effective methodologies for coastline classification and delimitation. Marine Environmental Science, 40, 430–434. (in Chinese with English abstract) [王厚军, 袁广军, 刘亮, 林宁 (2021) 海岸线分类及划定方法研究. 海洋环境科学, 40, 430–434.]

Wang XX, Chen T, Li M, Wang YZ (2022) Long-term changes in habitat use of Indo-Pacific humpback dolphins (*Sousa chinensis*) in response to anthropogenic coastline shift in Lingding Bay of Pearl River Estuary, China. Acta Ecologica Sinica, 42, 2962–2973. (in Chinese with English abstract) [王新星, 陈涛, 李敏, 王跃中 (2022) 珠江口伶仃洋中华白海豚栖息地利用对海岸线等变迁的响应. 生态学报, 42, 2962–2973.]

Wang XY, Miao X, Wu FX, Yan CX, Liu WH, Zhu Q (2012) Investigation on the distribution of *Sousa chinensis* in the coastal waters between Xiamen and the Pearl River Estuary. Journal of Oceanography in Taiwan Strait, 31, 225–230. (in Chinese with English abstract) [王先艳, 妙星, 吴福星, 闫晨曦, 刘文华, 祝茜 (2012) 厦门至珠江口间沿岸海域中华白海豚分布的调查研究. 台湾海峡, 31, 225–230.]

Wang XY, Wu FX, Zhu Q, Huang SL (2017) Long-term changes in the distribution and core habitat use of a coastal delphinid in response to anthropogenic coastal alterations. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 27, 643–652.

Wang XY, Zhong MD, Wu FX, Dai YF, Lin L (2021) Indo-Pacific humpback dolphins (*Sousa chinensis*) in Xiamen Bay: Threats and conservation. Journal of Applied Oceanography, 40(1), 154–162. (in Chinese with English abstract) [王先艳, 钟铭鼎, 吴福星, 戴宇飞, 林莉 (2021) 厦门湾中华白海豚: 面临的威胁与保护对策. 应用海洋学学报, 40(1), 154–162.]

Wei T (2014) Study of the impact of sea reclamation engineering to Lianyungang marine ecological environment and of protection countermeasures. Land and Resources Information, (6), 22–27. (in Chinese with English abstract) [魏婷 (2014) 连云港围填海工程对海洋生态环境的影响及防治对策研究. 国土资源情报, (6), 22–27.]

Wen H, Duan GQ, Huang ZX, Xian XH (2016) Preliminary study of Chinese white dolphin protection management in the construction period of Hong Kong-Zhuhai-Macao Bridge Main Bridge Project. Transactions of Oceanology and Limnology, 38(3), 68–74. (in Chinese with English abstract) [温华, 段国钦, 黄志雄, 冼宪恒 (2016) 港珠澳大桥主体工程建设期中华白海豚保护管理实践初探. 海洋湖沼通报, 38(3), 68–74.]

Wu FX, Wang XY, Ding XH, Miao X, Zhu Q (2014) Distribution pattern of Indo-Pacific humpback dolphins (*Sousa chinensis*) along coastal waters of Fujian Province, China. Aquatic Mammals, 40, 341–349.

Wu HP, Xu YH, Peng CW, Liao YY, Wang XY, Jefferson TA, Huang H, Huang SL (2017) Long-term habitat loss in a lightly-disturbed population of the Indo-Pacific humpback dolphin, *Sousa chinensis*. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 27, 1198–1208.

Wu QE, Li CH, Sun DR (2010) Effects of nature reserve adjustment on Jiangmen Chinese white dolphin. Journal of

Anhui Agricultural Sciences, 38, 18216–18218, 18246. (in Chinese with English abstract) [吴洽儿, 李纯厚, 孙典荣 (2010) 江门中华白海豚自然保护区调整对中华白海豚的影响. 安徽农业科学, 38, 18216–18218, 18246.]

Wu YQ, Liu ZL (2019) Research progress on methods of automatic coastline extraction based on remote sensing images. Journal of Remote Sensing, 23, 582–602. (in Chinese with English abstract) [吴一全, 刘忠林 (2019) 遥感影像的海岸线自动提取方法研究进展. 遥感学报, 23, 582–602.]

Xu CY, Pu LJ, Zhu M (2018) Effect of reclamation activity on coastal ecological environment: Progress and perspectives. Acta Ecologica Sinica, 38, 1148–1162. (in Chinese with English abstract) [徐彩瑶, 濮励杰, 朱明 (2018) 沿海滩涂围垦对生态环境的影响研究进展. 生态学报, 38, 1148–1162.]

Xu HQ (2005) A study on information extraction of water body with the modified normalized difference water index (MNDWI). Journal of Remote Sensing, 9, 589–595. (in Chinese with English abstract) [徐涵秋 (2005) 利用改进的归一化差异水体指数(MNDWI)提取水体信息的研究. 遥感学报, 9, 589–595.]

Xu JK, Liu YC, Xu XQ, Zhai GJ, Lin YC, Bao JY, Huang CH (2007) Scientific locating and practical descripting on mean high water springs. Hydrographic Surveying and Charting, 27(6), 19–24. (in Chinese with English abstract) [许家琨, 刘雁春, 许希启, 翟国军, 林有财, 暴景阳, 黄辰虎 (2007) 平均大潮高潮面的科学定位和现实描述. 海洋测绘, 27(6), 19–24.]

Yong LM, Lu XX, Zeng QH, Zhao LY, Zhang YK, Wang XY (2025) Decoding anthropogenic risk through historical baselines: A conservation prioritization framework for Chinese white dolphin in anthropogenic seascapes. Frontiers in Marine Science, 12, 1607234.

Yong LM, Zhang YK, Zhao LY, Zeng QH, Lin LS, Gao MH, Cheng H, Wang XY (2023) Research advances on the ecology of *Sousa chinensis*. Biodiversity Science, 31, 22670. (in Chinese with English abstract) [雍李明, 张语克, 赵丽媛, 曾千慧, 林龙山, 高旻昊, 程昊, 王先艳 (2023) 中华白海豚生态学研究进展. 生物多样性, 31, 22670.]

Zeng QH (2021) Studies on the Spatial Use, Community Dynamics and Reproductive Ecology of Indo-Pacific Humpback Dolphins (*Sousa chinensis*) in Jiangmen Waters. PhD dissertation, Shandong University, Weihai, Shandong. (in Chinese with English abstract) [曾千慧 (2021) 江门水域中华白海豚空间利用、社群动态及繁殖生态的研究. 博士学位论文, 山东大学, 山东威海.]

Zhang H (2010) The influence of bridge engineering construction on ecological environment. Shanxi Science & Technology of Communications, (1), 22–24. (in Chinese with English abstract) [张华 (2010) 桥梁工程建设对生态环境的影响. 山西交通科技, (1), 22–24.]

Zhang MH, Chen CP, Suo AN, Lin Y (2012) International advance of sea areas reclamation impact on marine environment. Ecology and Environmental Sciences, 21, 1509–1513. (in Chinese with English abstract) [张明慧, 陈昌平, 索安宁, 林勇 (2012) 围填海的海洋环境影响国内外研究进展. 生态环境学报, 21, 1509–1513.]

Zhang YK, Zeng QH, Turvey ST, Zhao LY, Yong LM, Lu XX, Wang XY (2025) Rapid habitat fragmentation and niche shifting of an estuarine dolphin driven by coastal urbanization. Global Ecology and Conservation, 58, e03448.

Zhao J, Cui CL, Wu YB, Li JW, Chen Z (2025) Coastline extraction method for water inundation frequency based on GEE platform. Geospatial Information, 23(8), 68–71. (in Chinese with English abstract) [赵静, 崔长露, 吴仪邦, 李经纬, 陈喆 (2025) 基于GEE平台的水体淹没频率的湖泊水域岸线提取方法. 地理空间信息, 23(8), 68–71.]

(责任编委: 贺强　责任编辑: 闫文杰)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025249

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (3): 25453, pages 1–14
doi: 10.17520/biods.2025453
cstr: 32101.14.biods.2025453

•研究报告•

全球尺度水产养殖系统减少鸟类致损措施成效评估

尚晓彤[1], 黄程[2*], 杨立[1], 牟希东[3], 李添明[1], 刘阳[1*]

1. 中山大学生态学院, 水产动物疫病防控与健康养殖全国重点实验室, 广东深圳 518107; 2. 华南师范大学生命科学学院, 广州 510631; 3. 中国水产科学研究院珠江水产研究所, 广州 510380

摘要: 水产养殖发展与水鸟保护之间的冲突在全球范围内普遍存在。一方面, 水产养殖用地扩张侵占了水鸟栖息地, 尤其是在沿海地区; 另一方面, 水鸟取食水产品可能增加水产品疾病跨塘传播的风险, 进而引发养殖户对水鸟采取非选择性致死控制, 形成恶性循环, 威胁水鸟的生存及其生态系统功能。因此, 指导养殖户采取合理的非致死性控制措施对水产养殖产业的可持续发展具有现实意义。然而, 目前仍缺乏系统性研究来评估水产养殖区防鸟措施的成效。本研究梳理了全球1950–2024年间经过实验验证的防鸟措施及其行为刺激, 并整合评估了这些措施的有效性。结果表明, 当前防鸟措施的整体有效比例为66.7%, 其中复合型措施(80.9%)与物理阻碍型措施(76.7%)的有效性较高, 而单一的视觉干扰措施有效性相对较低(46.9%)。防鸟措施的有效性受多种因素影响, 不存在能够完全消除损失的解决方案。目前, 该领域研究在地域覆盖和水产品种类上存在严重偏倚, 超过80%的案例集中在北美和欧洲(亚洲仅占2.8%), 研究案例高度集中于鱼类养殖(73.1%), 对甲壳类等其他种类的养殖关注不足。中国作为全球最大的水产养殖国, 仅有1项案例关注甲壳类养殖场景的研究。基于全球经验与中国本土现状, 本研究呼吁中国应尽快在冲突区域(如沿海水产养殖塘)开展减损措施成效评估实验, 加强水鸟在养殖区域内的生态与行为研究, 并结合新技术设计更多防鸟措施, 在保障水产养殖发展的同时, 履行中国在全球候鸟保护网络中的关键责任。

关键词: 水产养殖; 养殖塘; 防鸟措施; 有效性; 水鸟保护

尚晓彤, 黄程, 杨立, 牟希东, 李添明, 刘阳 (2026) 全球尺度水产养殖系统减少鸟类致损措施成效评估. 生物多样性, 34, 25453. doi: 10.17520/biods.2025453; cstr: 32101.14.biods.2025453.
Shang XT, Huang C, Yang L, Mu XD, Lee TM, Liu Y (2026) Evaluation of the effectiveness of bird-induced loss reduction measures in global aquaculture systems. Biodiversity Science, 34, 25453. doi: 10.17520/biods.2025453; cstr: 32101.14.biods.2025453.

Evaluation of the effectiveness of bird-induced loss reduction measures in global aquaculture systems

Xiaotong Shang[1], Cheng Huang[2*], Li Yang[1], Xidong Mu[3], Tien Ming Lee[1], Yang Liu[1*]

1 *State Key Laboratory of Biocontrol, School of Ecology, Sun Yat-sen University, Shenzhen, Guangdong 518107, China*
2 *School of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631, China*
3 *Pearl River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510380, China*

ABSTRACT

Aims: Conflict between aquaculture development and waterbird conservation is a widespread issue globally. The expansion of aquaculture occupies waterbird habitats, particularly in coastal areas, and waterbirds feed on aquatic products, potentially increasing the risk of cross-pond disease transmission. This may lead to non-selective lethal control of waterbirds by farmers, creating a vicious cycle that threatens the survival of waterbirds and the ecosystem services they support. To address this issue, promoting the adoption of effective, non-lethal bird control strategies among farmers is essential for achieving sustainable aquaculture. This study systematically evaluates the efficacy of various bird control measures implemented in aquaculture areas.

收稿日期 Received: 2025-11-11; 接受日期 Accepted: 2026-01-22
基金项目: 广东省林业局“广东省粤西湿地重要水鸟种群监测与保护项目”和水产动物疫病防控与健康养殖全国重点实验室“健康可持续养殖体系的构建项目” (91018-32030001) Supported by the Project for Monitoring and Protection of Important Waterbird Populations in the Western Guangdong Wetlands by the Guangdong Forestry Administration, and Project for the Construction of a Healthy and Sustainable Aquaculture System by the State Key Laboratory of Aquatic Animal Disease Prevention and Control and Healthy Aquaculture (91018-32030001)
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: huangchengeco@163.com; liuy353@mail.sysu.edu.cn

Methods: This study examined experimentally validated bird control measures and their associated behavioral stimuli on a global scale from 1950 to 2024. The assessment of their effectiveness was conducted using the vote-counting method.
Results: The findings indicate that the overall efficacy of existing bird control measures was 66.7%, with composite measures (80.9%) and physical barrier measures (76.7%) being more effective, while single visual disturbance measures have relatively low effectiveness (46.9%). The efficacy of bird control strategies was shaped by various factors, and no single solution could entirely mitigate associated losses. Presently, research in this domain revealed significant imbalances in geographical focus and aquaculture species. Over 80% of documented cases originated from North America and Europe, with only 2.8% reported in Asia. Furthermore, research efforts were predominantly concentrated on fish farming, accounting for 73.1% of cases, while other aquaculture species, such as crustaceans, receive limited attention.
Conclusion: As the leading global producer of aquaculture, China currently has only one case study examining crustacean farming scenarios. Drawing on international experience and considering its domestic context, this study emphasizes the urgent need for China to conduct effectiveness evaluation experiments in conflict-prone areas, such as coastal aquaculture ponds. Additionally, it is crucial to enhance ecological and behavioral research on waterbirds within aquaculture settings and to develop innovative bird control measures using advanced technologies. These efforts will promote the sustainable growth of aquaculture while reinforcing China's critical role in the global network for migratory bird conservation.
Key words: aquaculture; aquaculture pond; bird control measures; effectiveness; waterbird conservation

鸟类与人类生产活动之间的冲突在农业和渔业等领域普遍存在, 这体现在鸟类直接取食农作物或者渔获物。自人类世以来(Lewis & Maslin, 2015), 人类活动与鸟类栖息地大面积交叠, 进一步加剧了此类冲突(Faulkner et al., 2024)。鸟类对农作物(Huang et al., 2023)、果实(Shave et al., 2018)、蜜蜂(Goras et al., 2023)、渔获(Huang et al., 2024)以及养殖水产动物(Mott & Boyd, 1995)的取食行为, 给农业和渔业造成了一定程度的经济损失。为减少损失, 生产者通常采取防护措施, 但这些措施常有意或无意导致鸟类伤亡(Liang et al., 2024)。在全球农业绿色转型与生物多样性保护的背景下, 如何在经济效益与生态保护之间实现平衡, 已成为亟待解决的重要科学与实践问题(Frank & Schlenker, 2016)。

在操作层面, 缓解人类与鸟类冲突的方法可大致分为事前预防措施和事后缓解措施。预防措施包括物理阻碍(如罩网)、听觉(如播放同类警报声)或视觉(如鹰形风筝)威慑(王雪, 2018; Liang et al., 2024; Huang et al., 2025), 以及致死性防控措施(Glahn, 2000; Taylor & Strickland, 2008)。事后缓解措施则包括野生动物致害补偿、适合人类共存的空间利用规划以及宣传教育等(Can, 2021)。其中, 预防措施被认为是最根本的手段。

不同的致损场景需要有针对性的防控措施。目前已有研究主要集中于农田和捕捞渔业(Huang et al., 2023, 2024), 而对水产养殖系统中人鸟冲突的关注相对不足(Huang et al., 2025)。事实上, 水产养殖与水鸟保护之间的冲突在全球范围内普遍存在(Spanier, 1980; Bomford & Sinclair, 2002; 李国峰等, 2009; Burr et al., 2020)。养殖塘的持续扩张不仅占用了水鸟的自然栖息地(Duan et al., 2021), 其丰富的水生动物资源与饵料投放也吸引了大量水鸟前来取食(Cheng et al., 2022)。在此过程中, 不当的防鸟措施可能进一步加剧养殖水产产量与水鸟保护之间的矛盾(Angkaew et al., 2022; Liang et al., 2024)。

水鸟取食养殖水产品不仅导致产量损失(Wywialowski, 1999; Rummel, 2010; Kumar et al., 2021), 还可能通过将感染病原的水产动物携带且误投到未染病养殖塘和粪便排泄等方式传播鱼、虾、贝类等水生动物的疾病(Céspedes et al., 2017; Hanson, 2019; Cunningham et al., 2020; Floris et al., 2020)。此外, 野生鸟类在养殖区的聚集显著增加了其与家禽的接触机会, 尤其是在水产与家鸭混养的塘体中, 这种效应可能潜在促进禽流感等病毒的变异与传播, 构成公共卫生隐患(Blagodatski et al., 2021)。这表明, 水产养殖与鸟类保护之间的矛盾并非单一产业或生态问题, 而是关联粮食安全、生态安全与公共健康的系统性挑战。因此, 全球亟需构建一个兼顾生态安全、产业可持续与人类健康的综合治理框架。

我国是全球水产养殖第一大国, 2022年的水

产养殖动物产量占全球的56% (联合国粮食及农业组织, 2024)。其中, 沿海11个省级行政区(广东、山东、福建、浙江、江苏、辽宁、广西、海南、河北、天津、上海)的水产养殖产量占全国总产量的72.04%, 海岸带养殖已成为我国水产品供给的核心组成部分(中华人民共和国农业农村部渔业渔政管理局等, 2024)。然而, 随着沿海地区水产养殖的扩张, 大量原有的海岸带湿地被改造或占用, 导致候鸟栖息地面积显著减少(Duan et al., 2021; Wang et al., 2023; Jiang et al., 2024; Zhang et al., 2024)。同时, 全球有9条候鸟迁飞通道, 其中4条经过中国境内(https://www.gov.cn/zhengce/zhengceku/202406/content_6959116.htm)。我国东部沿海区域是东亚–澳大利西亚迁飞通道(涉及22个国家)与西太平洋迁飞通道(涉及10余个国家)的关键交汇地带, 使中国在全球候鸟保护网络中具有不可替代的地位。近年来, 在浙江和福建(Liang et al., 2024), 以及广东(Zou et al., 2006)、广西(代文章等, 2022)等沿海地区, 水鸟取食养殖水产品的现象普遍存在, 成为制约水产养殖业可持续发展的重要生态冲突之一。在此背景下, 系统评估全球范围内针对水产养殖系统的水鸟致损问题的防控措施, 不仅有助于科学指导我国冲突缓解与管理实践, 也能为制定兼顾产业发展与生态保护的政策提供依据, 对于推动我国沿海地区生态文明建设与国际候鸟保护合作具有重要意义(韩冬梅和胡钰, 2025)。

为此, 本研究采用系统性综述的方法, 汇总并分析了1950–2024年间有关全球范围内经实验验证的水产养殖防鸟措施的文献, 并且采用选票式计数法(vote-counting) (Bushman & Wang, 2009)对防鸟措施的有效性进行定量评估。通过对研究分布的时空格局与不同类型防鸟措施的效果进行系统梳理, 本研究旨在揭示全球水产养殖区防鸟研究的进展、区域差异与发展趋势, 为我国在相关领域的实践提供科学依据与国际经验参考。

1 方法

1.1 文献收集

本研究通过覆盖全球范围较全面、支持不同语言的7个文献库, 收集了1950–2024年间发表的实验研究。英文文献来自于Web of Science、Scopus、Indianjournals, 西班牙语和葡萄牙语文献来自SciELO, 中文、日文、俄文文献分别来自于中国知网、J-stage和Elibrary (附录1)。由于不同文献库对检索规则复杂度的支持程度存在一定差异, 本研究针对不同文献库设计了相应的检索规则(附录1)。总体上, 检索规则由五方面关键词组成, 即“水鸟类群+影响+水产养殖产品+水产养殖设施和方法+产出和受损情况+措施”。其他语言的检索采用类似的关键词组合, 例如英文的关键词为“waterbird+feed+catfish+pond+biomass+net”。

本研究筛选研究论文和案例的标准如下: (1)主题聚焦于全球水产养殖系统防鸟措施成效评估, 确定有效检索式; (2)论文检索语言包括英语、中文、西班牙语、葡萄牙语、日语和俄语; (3)实验性及准实验性研究, 包括随机对照试验(randomized controlled trial)、控制-影响(control-impact)、前后对比(before-after)、前后对照-影响设计(before-after-control-impact)等, 实验所选对照组与处理组通常需同步进行或在可比时间间隔内实施; (4)研究针对实际养殖场景; (5)研究需报道可用于评估鸟类防御措施有效性的数据, 包括水产产品的数量或重量、鸟类的数量、捕食频率或到访时长等指标。

本研究从7个文献库中共计检索到7,189篇文献, 剔除重复后剩余6,516篇。通过文献标题(n = 156)和摘要(n = 80)筛选, 核对研究是否与主题相关, 最终获得80篇相关文献。基于这80篇文献的参考文献开展滚雪球式检索, 新增173篇相关文献。阅读这253篇文献的全文后, 最终筛选出32篇符合标准的防鸟措施有效性评估研究。随后在Google Scholar网站补充检索(检索内容为Bird-defence measures for aquaculture ponds), 最终纳入分析的文献共计40篇, 进行数据提取与分析(图1)。上述系统性文献收集过程采用系统评价和荟萃分析优先报告文献筛选流程(Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses, PRISMA) (图1)。

1.2 数据提取与成效评估

本研究对40篇文献进行数据提取(图1), 并将同一研究中养殖种类、肇事鸟类、缓解措施、有效性均一致的实验作为一项研究案例。本研究整理了研究案例中的研究年份、国家、养殖品类、肇事鸟类、具体措施及其有效性。在世界银行的国家经济

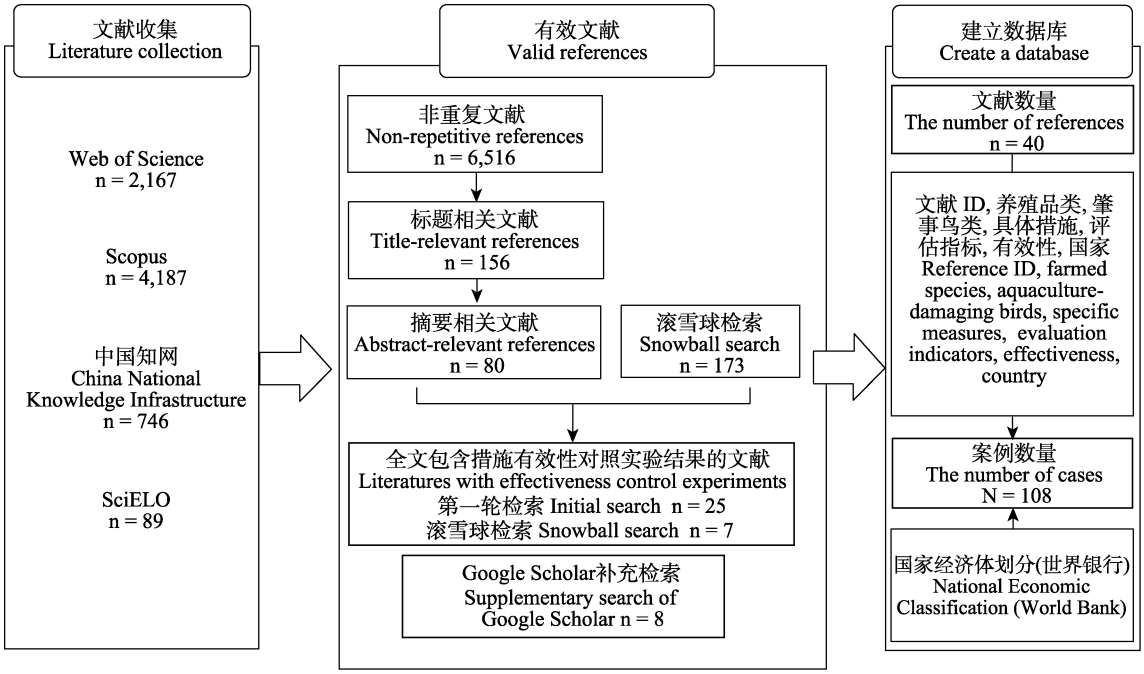


图1　本研究文献收集采用的系统评价和荟萃分析优先报告文献筛选(PRISMA)流程图。n: 文献数量, N: 案例数量。图内仅展示检索结果数量大于0的数据库。

Fig. 1　The preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses (PRISMA) flowchart illustrating the literature collection process for this study. n, The number of literature, N, The number of cases. Only databases with at least one retrieval result are shown in the figure.

体划分数据库中, 提取该研究涉及国家的经济体类型(低收入国家、中等偏下收入国家、中等偏上收入国家和高收入国家)。对整合后的数据集进行了详细统计分析。评估措施成效的指标根据主体差异分为两类: 水鸟相关指标和水产品相关指标。水鸟相关指标包括水鸟数量、多样性、访问频率、停留时间、捕食频率/成功率; 水产品相关指标包括有无措施或措施前后剩余的水产鲜重、数量, 以及养殖动物的存活率、死亡率、损失率减少量或比例。若案例研究中采取措施(后)的养殖塘评估指标优于未采取措施(前)的评估指标, 且差异具有统计学显著性, 则认为该措施在本案例中有效; 如果是采取措施(后)的指标劣于未采取措施(前), 则视为反作用; 如果二者没有显著差异, 则视为无显著效果, 简称无效。本研究将$P < 0.05$视为统计学显著。值得注意的是, 统计显著性受样本量、效应量等多重因素影响。例如, 样本量极小时, 即使效果显著的措施也可能无法达到显著效应, 而小样本量问题广泛存在于该领域的研究。因此, 本研究认为无显著成效代表“缺乏强有利证据支撑其作用”, 而非干预措施完全无效。

1.3　措施分类

按照防鸟措施对鸟类的行为作用机制, 本研究将其划分为6种类型: (1)视觉干扰措施, 指鸟类通过视觉感官接收措施发出的信号, 例如发射激光驱赶鸟类。(2)听觉干扰措施, 指鸟类通过听觉感官接收措施发出的信号, 例如播放鸟类警报叫声以起到威慑作用。(3)物理阻碍措施, 指通过物理阻碍物阻止鸟类访问养殖区域或者取食行为, 例如使用防鸟网将鱼塘罩住以阻断路径。(4)致死性措施, 通常以直接杀死鸟类为目的, 以减少养殖区域的鸟类数量。(5)养殖管理措施, 指通过调整养殖管理方案减少鸟类取食, 例如优化养殖塘排布以降低被鸟类取食的可能性, 或通过工人巡逻惊飞鸟类。(6)复合措施, 指某些措施可通过多种机制对鸟类产生影响, 促使其离开养殖塘, 例如傍晚放烟花, 兼具视觉和听觉作用, 这类措施被归为复合措施。

2　结果

2.1　措施统计

全球40篇有效性评估文献共计有108个独立

案例，评估了37种防鸟措施，整体有效比例为66.7%。从养殖类型来看，防鸟措施的研究主要集中在鱼类养殖场景，占全部案例的73.1% (N = 79)，涉及20种措施，有效性为62.0%；共计29种养殖鱼类，其中最多的前4种为斑点叉尾鮰(*Ictalurus punctatus*)、罗非鱼(*Tilapia nilotica*)、虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)和鲤(*Cyprinus carpio*)。软体动物养殖相关研究占21.3% (N = 23)，涉及15种措施，有效性为78.2%；共计3种双壳纲养殖动物，包括蓝贻贝(*Mytilus edulis*)、牡蛎和蛤蜊(*Mercenaria mercenaria*)。甲壳类养殖研究较少，仅占5.6% (N = 6)，涉及3种措施，有效性为83.3%；共计3种养殖甲壳类动物，包括澳大利亚淡水小龙虾(*Cherax destructor*)、蓝蟹(*Callinectes sapidus*)和中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)的苗种(附录2)。在肇事鸟类方面，共记录到54种，隶属于10个目、19个科(附录3)。其中，鹭科(25.9%)和鸻鹬科(22.2%)为主要冲突种类，其次为鸭科(10.2%)和翠鸟科(6.5%)；另有21.3%的研究提到的肇事鸟类分属多个科。本研究中拟黄鹂科和椋鸟科(Blackwell et al., 2002)、潜鸟科(Fraser, 1974)分别在1个案例中出现，统一归为“其他”类(图2B)。就防鸟措施类型而言，视觉干扰措施(28.7%)与物理阻碍措施(27.8%)应用最为广泛，而致死性措施(1.9%)及听觉干扰措施(9.3%)占比较小(表1)。

不同类型防鸟措施的有效性评估结果表明复合型措施的有效性最高(81%)，优于所有单一机制措施。在单一机制措施中，物理阻碍措施效果最佳(76.7%)，而视觉干扰措施的有效性最低(< 50%) (图2A)。进一步对108个独立案例的养殖品类、肇事鸟类及措施类型进行关联分析(图2B)。结果显示，鱼类养殖主要受到鸻鹬科与鹭科鸟类的取食压力：针对鹭科鸟类的有效措施以复合措施、视觉干扰和物理阻碍为主，而针对鸻鹬科鸟类的有效措施以复合型手段最为显著。软体类养殖则主要受到鸭科、鸻鹬科和蛎鹬科鸟类的影响，其中，鸭科鸟类的有效防控措施以听觉干扰为主，而蛎鹬科鸟类更适合采用养殖管理类手段。在甲壳类养殖系统中，通常存在多科鸟类共同取食的情况，物理阻碍类措施是主要的有效应对手段(图2B)。此外，研究还发现，同一防鸟措施对不同物种可能产生不同效果，例如，使用激光驱鸟时，加拿大雁(*Branta canadensis*)和绿头鸭(*Anas platyrhynchos*)会避开，但紫翅椋鸟(*Sturnus vulgaris*)不仅没有回避，甚至表现出吸引趋势(Blackwell et al., 2002)。

2.2 研究趋势分析

本研究选取的40篇有效文献发表时间跨度为1970年至2024年(图3)。研究热度呈现出“起步–繁荣–衰退”的三阶段特征：1970–1989年为起步期，整体研究热度较低；1990–2009年进入繁荣期，实验数量分别在1992年、1996年和1999年达到历史峰值(7次)，而研究成果的发表则在1995年达到顶峰(5篇)。2010–2024年，研究领域进入衰退期，研究热度显著下降。该领域具有实验周期长且论文发表滞后的特点，40篇文献的实验工作有80%需要2年及以上的时间，同时80%的研究论文在实验结束2年后才得以发表。

关于水产养殖防鸟措施有效性评估的40篇文献中，包含108个独立案例，广泛分布于全球五大洲的14个国家。然而，这些案例在各大洲及国家间的分布极不均衡。北美洲是文献的主要来源地，占总样本量的55.0% (n = 22)，其中美国的研究占主导地位(n = 19) (图4)。欧洲是样本量第二大的地区，占总数的25.0% (n = 10)，其中英国是欧洲范围内的主要贡献者，提供了该地区50%的样本(n = 5)。相比之下，非洲(n = 5)、亚洲(n = 2)和大洋洲(n = 1) 3个区域对该研究领域的关注度较低。在108个有效案例中，北美洲占50% (n = 54，其中美国n = 50)；非洲占25% (n = 27，其中肯尼亚n = 19)；欧洲占19.4% (n = 21，其中英国n = 15)；大洋洲的3个案例均来自澳大利亚；亚洲的案例来自以色列和中国(图4)。对现有研究的国家分布与经济类型分析表明，所有已开展防鸟措施有效性评估的案例均来自拥有海岸线的国家(图4)。按经济发展水平划分，74.1%的研究案例(n = 80)来自高收入国家，0.9%的研究案例(n = 1)来自中等偏上收入国家，25.0%的研究案例(n = 27)来自中等偏下收入国家，而低收入国家尚无相关研究记录。进一步比较发现，高收入经济体中防鸟措施的平均有效性(71.3%)明显高于中等偏下经济体(51.9%) (回归系数β = –0.833，SE = 0.458，统计量 $Z = -1.82$，$P = 0.069$)。

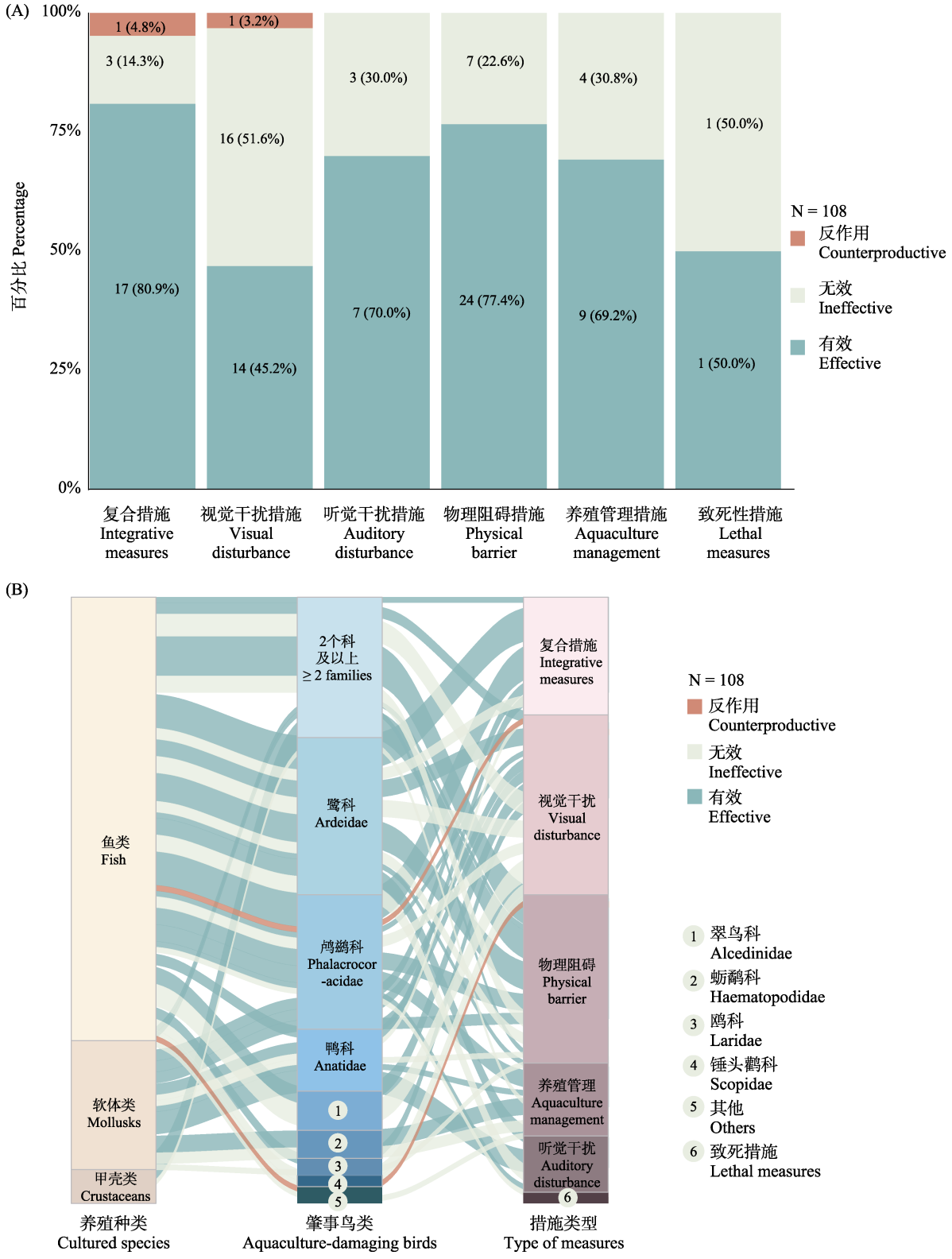


图2　全球养殖塘防鸟措施有效性(A)及其与水产动物和肇事鸟类的关系(B)。N: 案例数量。其他包括鹰科、拟黄鹂科、棕鸟科和潜鸟科的各一个案例。

Fig. 2　Effectiveness of bird control measures in global aquaculture ponds (A) and their association with aquaculture species and bird species causing damage to aquaculture (B). N, Number of cases. Others include one case each from Accipitridae, Icteridae, Sturnidae, and Gaviidae.

表1　水产养殖系统防鸟措施类型、种类、有效比例、分布及典型案例

Table 1　Types, categories, effectiveness ratios, distribution, and typical cases of bird control measures in aquaculture systems

措施类型 Measure types	措施(数量) Measures (Count)	有效比例 Effective proportion	国家 Country	案例 Case	参考文献 References
视觉干扰措施 Visual disturbance	增加水体浑浊度 Increase the turbidity of water bodies (21)	38%	肯尼亚 Kenya 加纳 Ghana 美国 USA 法国 France	农家肥和商业磷酸肥在整个鱼类生长期间分次施用, 增加水体浑浊度 Use farmyard manure and commercial phosphorus fertilizers in multiple applications throughout the fish growth period to increase water turbidity	Otieno & Shidavi, 2022, 2024
	激光 Laser (5)	60%	美国 USA	使用激光在日落前后照射鸟群 Use lasers to shine on bird flocks before and after sunset	Glahn et al., 2000
	闪光灯 Flash light	66.7%	美国 USA	使用灯塔和光束在日落后旋转闪光 Use lighthouses and beams that rotate and flash after sunset	Woolley & Hopper, 1997
	猛禽风筝 Raptor-like kite (1)	100%	美国 USA	用风筝模拟捕食者(如猛禽)的形象, 吓退鸟类 Use raptor-like kites to simulate the image of predators (such as raptors) to scare away birds	Cunningham et al., 2024
	反光带 Reflective tape (1)	0%	美国 USA	红色反光聚酯薄膜带系在埋入池塘周边的金属桩上, 风动时反射阳光产生闪烁 Red reflective polyester film strips are tied to metal posts buried around the pond; they reflect sunlight and create flashes when moved by the wind	Baird et al., 1993
物理阻碍措施 Physical barrier	罩网 Cover net (15)	73.3%	美国 USA 肯尼亚 Kenya 澳大利亚 Australia 丹麦 Denmark 德国 Germany	在养殖塘上安装罩网(尼龙、钢丝、塑料等材质)阻碍鸟类取食 Install overhead nets (made of nylon, steel wire, plastic, etc.) on aquaculture ponds to obstruct birds from preying	Avery et al., 1999
	防鸟绳 Bird-scaring lines (5)	80%	美国 USA 澳大利亚 Australia 中国 China	单丝线悬挂于池面上方0.5 m作为障碍干扰鸟类进入养殖塘捕食 Hang monofilament lines 0.5 m above the pond surface as an obstacle to interfere with birds entering the aquaculture pond	Farrell & Leonard, 2001
	降落阻碍物 Landing deterrents (4)	100%	美国 USA 加拿大 Canada	尖刺条塑料制成的扎带铺设在浮筒表面阻碍鸟类站立 Lay plastic tie strips with sharp points on the surface of floating rafts to prevent birds from standing	Cunningham et al., 2024
	网笼 Net cages (2)	100%	喀麦隆 Cameroon	封闭式网箱排除包括鸟类在内的所有捕食者 Enclosed net cages exclude all predators, including birds	Yong-Sulem et al., 2007
	电围栏 Electric fencing (2)	100%	美国 USA	鸟类身体同时接触塘边的电围栏和水体/地面时, 形成闭合电路, 受到高压低电流脉冲电击, 不致命但极具威慑力 When birds' bodies simultaneously contact both the electric fence around the pond and the water/ground, a closed circuit is formed, and they receive high-voltage, low-current pulse shocks, which are non-lethal but highly deterrent	Mott & Flynt, 1995
	塑料膜覆盖 Plastic film covering (1)	0%	美国 USA	托盘的顶部覆盖一块1 mm厚的黑色塑料, 以防止海鸥(银鸥、大鸥)的捕食 Cover the top of trays with a 1 mm thick black plastic sheet to prevent seagulls (e.g., silver gulls, large gulls) from preying	Beal et al., 2009
	可降解网套包裹 Biodegradable mesh sleeves (1)	0%	加拿大 Canada	双层网套, 外层是一层可生物降解的保护性套筒, 网眼尺寸小于内层, 旨在限制贻贝移动至网套外部 Double-layered netting: the outer layer is a biodegradable protective sleeve, with smaller mesh than the inner layer, designed to limit mussel migration outside the netting	Dionne et al., 2006
	普通围栏 Standard fencing (1)	100%	喀麦隆 Cameroon	当地尼龙袋剪裁缝合制成, 高度1.0 m, 埋入堤岸10 cm, 木桩固定 Local nylon bags are cut and sewn to make a fence height of 1.0 m, buried 10 cm into the embankment, and fixed with wooden stakes	Yong-Sulem et al., 2007

表1 (续) Table 1 (continued)

措施类型 Measure types	措施(数量) Measures(Count)	有效比例 Effective proportion	国家 Country	案例 Case	参考文献 References
养殖管理措施 Aquaculture management	养殖布局调整 Farm layout adjustment (5)	60%	英国 UK	根据贻贝生长阶段, 分阶段调整其养殖的潮位, 以减少被水鸟捕食 Adjust the tidal level of mussel farming in stages based on the growth stage of mussels to reduce predation by waterfowl	Caldow et al., 2004
	水下庇护所 Underwater shelters (4)	75%	英国 UK 比利时 Belgium 澳大利亚 Australia	立方体框架结合内部树枝, 提供复杂躲避空间, 顶部遮荫和水下安装对应, 减少水面反光, 减少鸬鹚捕食效率 A cubic frame combined with internal branches provides complex shelter space, with shading on top and underwater installation to reduce surface reflections and decrease cormorant predation efficiency	Russell et al., 2022
	工人巡逻 Worker patrols (2)	100%	英国 UK 比利时 Belgium	工人出现可使鸭群减少95% The presence of workers can reduce duckflocks by 95%	Ross, 2000
	设施沉水 Submerging structures (1)	100%	加拿大 Canada	浮子移至养殖设备上方, 通过松绳使设备下沉6 cm, 减少鸟类停留 Move the floaters above the aquaculture equipment, and lower the equipment by 6 cm through slackening the rope to reduce bird perching	Comeau et al., 2009
	训练鱼躲避鸟 Training fish to avoid birds (1)	0%	加拿大 Canada	塑料潜鸟模型模拟潜鸟游动, 对靠近的鱼产生电击, 鱼学会侧向躲避模型后释放到养殖区 Use a plastic diving bird model to simulate diving bird movement, delivering electric shocks to nearby fish. The fish learn to avoid the model sideways and are later released into the aquaculture area	Fraser, 1974
听觉干扰措施 Auditory disturbance	水下声音威慑 Underwater acoustic deterrents (4)	100%	英国 UK	播放船只引擎声, 模拟真实威胁, 使鸭群误以为有船靠近 Play engine sounds of boats to simulate a real threat, making duck flocks believe a boat is approaching	Ross et al., 2001
	高分贝气枪 High-decibel gas cannon (1)	0%	以色列 Israel	在鱼塘区域持续整夜循环播放高分贝气枪声 Continuously play the sound of a high-decibel gas cannon throughout the night in the pond area	Spanier, 1980
	鸟类遇险警戒叫声 Bird distress (5)	60%	美国 USA 以色列 Israel	在鱼塘区域循环播放幼鸟和成鸟的惊叫组合 Cycle the sounds of distress calls from both chicks and adult birds in the pond area	Spanier, 1980
复合措施 Integrative measures	视觉与听觉组合 Visual and auditory combination (17)	76.4%	美国 USA 英国 UK 比利时 Belgium 埃及 Egypt	在鸟类夜间栖息地使用烟花类爆音装置驱赶夜栖鸟类 Use firecracker-like noise devices in the birds' night roosting areas to drive away roosting birds	Woolley & Hopper, 1997
	视觉与物理组合 Visual and physical combination (3)	100%	美国 USA	机械臂转动产生视觉和运动干扰, 使鸟类不敢靠近 Mechanical arms rotate to create visual and motion disturbances, preventing birds from approaching	Cunningham et al., 2024
	视觉、听觉与管理组合 Visual, auditory and management combination (3)	100%	美国 USA	人偶突然充气、摇晃模拟人类活动并发出警戒声, 配合巡逻驱赶 Inflate and shake a mannequin suddenly to simulate human activity and emit warning sounds, in coordination with patrols to drive birds away	Stickley & King, 1993
致死性措施 Lethal measures	射击 Shooting (2)	50%	美国 USA	射击驱散鸟类 Shooting to disperse birds	Taylor & Strickland, 2008

2.3 措施有效性分析

根据文献系统分析结果, 当前水产养殖领域防鸟措施的总体有效性为66.7% (表1)。不同类型措施的有效性存在显著差异, 其中复合型措施(有效性80.9%)和物理阻碍型措施(有效性75.9%)表现最为可靠(图2)。在有效性 > 50%的措施中, 罩网的出现频率最高(n = 9, N = 15)。该措施在各类养殖品类中均有应用(附录4), 但主要应用于鱼类养殖场景(占93.3%)。复合型措施中, 视觉与听觉结合的防鸟措施整体有效性较高(76.5%) (附录4)。相比之下, 单一的视觉干扰措施整体有效性最低, 仅为46.9%。从案例来源国的经济水平来看, 视觉干扰措施中有58%

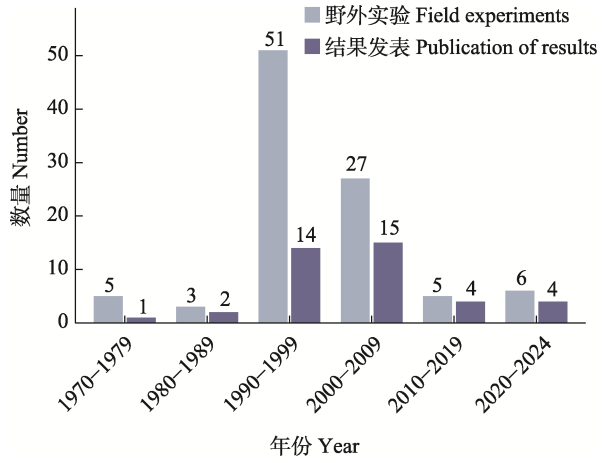


图3　水产养殖系统防鸟措施有效性评估研究的实验开展与文献发表热度变化

Fig. 3　Development of experimental methodologies and the publication patterns of literature assessing the efficacy of bird control strategies in aquaculture systems

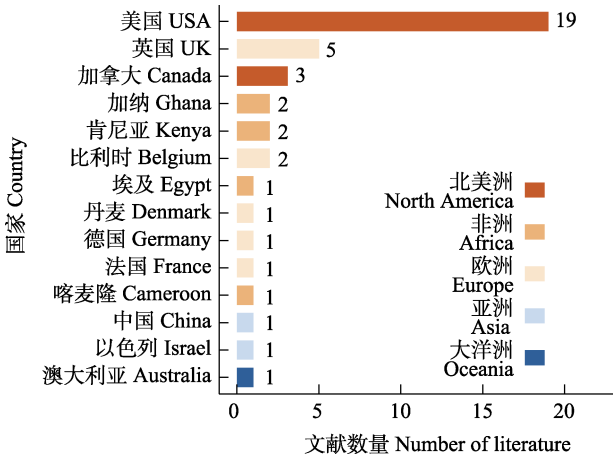


图4　研究文献的全球分布格局

Fig. 4　Global research pattern of research literature

的案例来自中等偏下收入国家，其有效性(45.1%)低于该类措施的全球整体水平。物理阻碍型措施中，70.9%的案例来自高收入国家，其有效性(77.4%)高于全球同类措施的整体表现。此外，听觉干扰措施和养殖管理措施的全部评估案例，以及复合措施中95.2%的案例，均来源于高收入国家。

3　讨论

3.1　全球防鸟措施梳理与研究空白识别

本研究系统总结了全球水产养殖系统中防鸟措施的类型与有效性，并揭示了不同措施间的有效性差异。总体而言，复合型措施和单一机制的物理阻碍措施防效最佳(有效性分别约为80.9%和77.4%)，远高于单一感官刺激类手段。前者通过整合声、光、物理隔离等多维刺激，延缓了鸟类的习惯化过程，提高了驱避的持久性与情境适应性(Blackwell et al., 2002; Bomford & Sinclair, 2002)。相反，单一的视觉干扰措施常因鸟类的学习与认知能力而迅速失效，有效性不足50%。从生态行为机制来看，防鸟措施的效果与目标鸟类的感知方式和觅食策略密切相关。在鱼类养殖系统中，主要肇事鸟类为鸻鹬科和鹭科。它们依赖视觉定位与浅水伏击，因而物理阻碍(如罩网)和视觉干扰具有较好效果。但鸻鹬科鸟类认知能力较强，需结合复合措施或养殖管理手段(如分时放养、网格覆盖)方能维持长期防效。软体动物养殖多受鸭科和蛎鹬科取食。前者对听觉刺激敏感，后者可通过调整滩涂养殖位置或设置遮蔽结构减少觅食干扰。甲壳类养殖系统通常面临多类水鸟共同取食的情境，物理阻碍类措施因其普适性相对有效。此外，目前研究案例存在显著的养殖系统偏向性，鱼类养殖的防鸟措施有效性评估研究占主流，软体动物的相关研究不足1/4，甲壳类相关研究甚至不足6%。

除研究偏倚之外，防鸟措施的副作用也不容忽视。网具是目前使用频率最高的措施，但若未按鸟类友好标准布设，可能导致缠绕与误伤，造成目标鸟类死亡。例如，中国浙江和福建沿海的蛏苗养殖基地的防鸟网造成了大量迁徙水鸟的死亡(Liang et al., 2024)。未来需要更多关于防鸟措施对鸟类影响的评估。

综上所述，本研究建议未来防鸟措施的设计应同时兼顾有效性与生态安全。在已有技术基础上，推广使用柔性且显色的材料，增加鸟类逃逸通道。并且扩大研究针对的养殖种类范围，在实际养殖场景中开展实地实验与长期监测，以明确两个核心问题：(1)防鸟措施生效条件；(2)措施对鸟类行为和种群的影响。

3.2　研究领域时空格局与偏倚

全球防鸟措施有效性评估研究存在显著区域失衡，北美和欧洲贡献了80%的研究文献，而亚洲仅占5%，中国在该领域的研究仅有1篇，关注度严

重不足(图4)。当前研究主要来自临海的高收入国家(85%)和中等偏下收入国家(12.5%), 低收入国家和内陆国家缺少对水产养殖系统的防鸟措施有效性评估的实验研究。

现有文献从不同区域与技术路径对防鸟措施的经济成本进行了评估。美国阿肯色州诱饵鱼和观赏鱼养殖户用于防鸟措施的年均支出达到622 ± 742美元/ha, 其中人工和车辆使用成本合计占比接近90%; 斑点叉尾鮰养殖户平均每年需投入704 ± 394美元/ha用于驱赶食鱼鸟类, 其中, 人工投入和车辆使用成本合计占总成本的70%以上(Engle et al., 2021)。然而, 该研究发现即便持续投入防鸟措施, 养殖系统仍然面临额外的鸟类捕食造成的损失, 并且, 与历史数据相比, 在过去数十年中鸟类捕食压力与相应管理投入在同步增加(Engle et al., 2021)。

不同措施的成本也存在较大差异。电围栏系统的设备成本随池塘规模变化: 0.3 ha池塘约为309美元, 2.2 ha池塘约为404美元(Mott & Flynt 1995)。贻贝养殖中使用的防鸟网通常按重量计价, 2013年新防鸟网的市场价格约为14美元/kg (Varennes et al., 2013)。用于防止潜鸭类捕食的保护性贻贝套袋材料, 其价格约为常规贻贝套袋材料的20倍, 因此很少被养殖者采用(Dionne et al., 2006)。用于养殖池塘的普通围栏每平方米仅需约0.4 m^2的尼龙材料, 对应的缝制与安装人工成本约为64 CFA francs/m^2 (~0.14 USD/m^2); 开放式网箱每平方米需约5 m^2的网布材料, 其缝制人工成本升至约1,200 CFA francs/m^2 (~2.65 USD/m^2); 在此基础上加设防鸟网后, 材料成本进一步增加约20%, 人工成本增加约50% (Yong-Sulem et al., 2007)。Geffen等(2019)提出了一种用于水产养殖池塘的自动化鸟类识别与驱赶系统, 旨在通过技术手段替代人工防鸟以降低长期管理成本, 但其具体可行性仍有待后续研究验证。

长期的防鸟措施往往需要较高的人力与物力成本(Hegde et al., 2023), 这可能是低收入国家使用防鸟措施和研究该领域的重要制约因素之一。这种由经济条件所放大的区域研究不均衡, 进一步限制了现有防鸟措施在全球不同水产养殖情景下的适用性评估, 也凸显了在亚洲尤其是中国背景下开展低成本、可推广防鸟策略研究的必要性。

同时, 该领域研究呈现出实验周期长、成果发表滞后的特点, 自2010年后研究热度显著衰退, 这与全球水产养殖业持续发展的现实需求形成矛盾。研究发表的减少, 并非因为研究已经饱和或者问题辨析已经清楚, 更可能与该研究开展的复杂度较高有关。该领域跨水产养殖与鸟类学方向, 需要多领域科研工作者与企业或者养殖个体户合作, 且实验开展需要持续投入人力和资金, 目前受到的关注尚不足。

本研究建议未来全球非低收入国家, 应当增加对水产养殖业人鸟冲突问题的研究经费支持。低收入国家可以通过贸易或者合作等方式, 填补在该领域的技术空缺。以我国为例, 可以通过鼓励研发企业与科研机构合作、科研经费和商业资金并用的产学研一体化方式, 促进该领域的发展。

3.3 措施有效性的特征和不确定性

全球水产养殖系统的各类型防鸟措施在具体实践中存在明显的种类依赖等不确定性。例如, 视觉干扰措施中, 激光对驱赶加拿大雁、绿头鸭、角䴙䴘(*Nannopterum auritum*)有效, 对褐头牛鹂(*Molothrus ater*)无效, 对紫翅椋鸟反而有招引作用(Blackwell et al., 2002)。听觉措施有效性同样受到物种制约。美国的虹鳟养殖户用鸟类遇险警戒叫声成功驱赶了夜鹭(*Nycticorax nycticorax*), 但该方法对驱赶大蓝鹭(*Ardea herodias*)无效(Andelt & Hopper, 1996)。尽管物理措施有效性整体较高, 也会因肇事鸟类物种适应性的差异产生不同效果, 例如尼龙网对阻碍大蓝鹭取食虹鳟有效, 但对夜鹭无效(Woolley & Hopper, 1997)。养殖管理类措施的有效性在地域和养殖品类之间存在差异, 例如英国与比利时用网笼和植被制作鱼类水下避难所可有效防止䴙䴘捕食淡水鱼类(Russell et al., 2008; 2022; Lemmens et al., 2016), 而澳大利亚以轮胎为庇护所并不能防止䴙䴘科、鹭科及鹈鹕科鸟类捕食澳大利亚淡水小龙虾(Farrell & Leonard, 2001)。有效比例最高的复合措施, 如果在一个位置被长期使用, 其效果也会减弱。例如, 美国在虹鳟养殖区采用燃放烟花驱赶夜鹭和大蓝鹭, 初期效果良好, 但随着时间推移, 大蓝鹭出现适应行为, 效果逐渐衰减(Woolley & Hopper, 1997)。这些案例表明, 防鸟措施的有效性取决于鸟类物种行为特征和适应能力

的差异, 不同养殖物种和区域面临的防护需求有差异, 尚没有普适和“一劳永逸”的解决方案。

此外, 目前整合了感光传感、人工智能识别与自动驱避等高新技术的防鸟措施已经有研发成果(Lee et al., 2011; Zhao et al., 2021; 王钰存等, 2023), 但其有效性与鸟类友好程度的基础研究未能同步匹配, 生态风险尚不明确。为此, 本研究建议未来的农业、渔业用地中的鸟类防范, 应结合鸟类行为学原理与技术创新, 采用因地制宜、动态调整、阶段性更替的综合策略, 以实现防鸟措施的长期有效性与鸟类友好性。

3.4 中国水产养殖系统防鸟措施的现状

我国作为全球最大的水产养殖国, 在防鸟措施的系统性研究与有效性评估方面存在较大空缺。目前, 全国范围内仅见一项发表于2014年的针对性研究, 该研究评估了尼龙线在中华绒螯蟹苗种养殖塘中的防鸟效果(吴旭干等, 2014)。然而, 蟹类养殖产量仅占全国养殖水生动物总产量的2.13% (中华人民共和国农业农村部渔业渔政管理局等, 2024), 这意味着占绝对主导地位的鱼类、虾类、贝类等主要养殖品类, 其防鸟措施缺乏科学评估与指导。

这种研究与产业规模严重不匹配的现状, 潜藏着巨大的生态与管理风险。例如, 我国海岸带水产养殖区的防鸟网具使用不当, 可能对迁徙水鸟造成误伤、缠绕等非选择性致死风险(Liang et al., 2024)。这一问题尤为严峻, 因为我国海岸带不仅是水产品供应的核心区域, 更处于东亚–澳大利西亚与西太平洋两条全球重要候鸟迁飞通道的交汇地带。虽然水产养殖环境能为部分适应力强的常见水鸟提供替代性觅食地, 但其对珍稀、濒危以及迁徙水鸟种群造成的负面影响可能更为深远(Cheng et al., 2022; Liang et al., 2024)。因此, 在我国水产养殖体系中科学地缓解人鸟冲突, 不仅能够保障养殖业稳定产出获得经济收益, 更是维护全球候鸟多样性、履行国际生态保护责任的关键环节。

当前, 中国正持续推进以“大食物观”为引领的海洋牧场建设(王凤霞等, 2025)。这一新型养殖模式通过布设人工鱼礁、培育海藻床等生态工程, 在提升渔业资源的同时, 也可能因其聚集效应而吸引鸬鹚、鸥类、鹭类等捕食性鸟类大量聚集。然而, 全球范围内尚无针对此类新型生态养殖系统的专项防护措施研究, 存在滞后效应。

本研究建议: (1)建立跨部门协作机制, 整合农业渔业、林业草原、生态环境等管理资源, 联合科研机构与养殖企业, 共同构建一个覆盖海岸带与内陆主要养殖区的“鸟损防控–生态监测”一体化网络。(2)鼓励在典型养殖区开展防鸟措施示范项目, 通过科学监测本地数据, 筛选并推广兼具高有效性与低生态风险的最佳措施。(3)针对海洋牧场等新兴养殖模式, 启动防鸟机制与生态风险的专项研究。

3.5 社会管理促进人鸟共存

社会管理是缓解人鸟冲突的重要维度。防控措施的经济与时间成本直接影响其可行性及养殖户的采纳意愿(Hegde et al., 2023)。此外, 政策与法规在措施选择与实施中也发挥着关键作用。例如, 美国鱼类及野生动植物管理局于1998年颁布《损害控制令》, 允许养殖户在鱼塘周边射杀造成损害的鸬鹚。经过数年评估与争议, 该政策于2003年修订, 授权美国农业部动植物卫生检验局等机构在夜栖地实施致死性控制, 以期提高驱散效果。然而, 实验结果表明, 射击驱鸟的实际效果并不理想(Taylor & Strickland, 2008)。相较之下, 中国长期实施严格的野生动物保护政策与禁枪制度。近年来, 随着防鸟网具在农业与沿海养殖区造成鸟类误伤事件的增多, 多个省份自2025年以来陆续出台了防鸟网(线)使用指南, 为科学防控提供了政策依据与管理规范。这表明中国在探索“防控与保护并重”的治理模式方面已迈出关键步伐。未来, 可结合国际经验与本土实践, 因地制宜地开展研究, 根据不同养殖系统类型与经济条件, 选择兼顾经济效益与生态友好的防鸟措施。

同时, 随着部分地区野生动物种群恢复甚至过度增长, 出现了“反向生态失衡”现象。法学界也开始尝试构建兼顾生态保护与民生保障的司法裁量框架, 以在野生动物保护与人类生计之间寻找平衡(陈金林, 2024)。在冲突管理过程中, 既要保障养殖户的基本生计, 又应通过政策激励增加其因保护鸟类而获得收益的机会。为此, 本研究建议未来政策制定需要将不同利益方纳入调研, 尤其关注直接受损群体。例如, 可将高效、鸟类友好的防鸟设施纳入农机购置补贴目录, 并为采用此类措施的养殖户提供技术支持与培训。

综上, 有效缓解鸟类与水产养殖之间的冲突, 不仅是水产养殖产业健康可持续发展的基础, 也直接助力多项联合国可持续发展目标(Sustainable Development Goals, SDGs), 包括消除饥饿(目标2)、负责任的消费与生产(目标12)、水下生物(目标14)以及陆地生物(目标15)。本研究建议各国基于候鸟迁飞通道保护的合作网络, 进行防鸟管理经验的国际合作与交流, 促进实现“产业发展–生物多样性保护–人类健康”的多重目标。

ORCID

尚晓彤 https://orcid.org/0009-0006-1433-568X
黄程 https://orcid.org/0000-0003-4796-5603
杨立 https://orcid.org/0000-0003-1654-4806
牟希东 https://orcid.org/0000-0003-4091-7430
李添明 https://orcid.org/0000-0003-2698-9358
刘阳 https://orcid.org/0000-0003-4580-5518

参考文献

Andelt WF, Hopper SN (1996) Effectiveness of alarm-distress calls for frightening herons from a fish rearing facility. The Progressive Fish-Culturist, 58, 258–262.

Angkaew R, Round PD, Ngoprasert D, Powell LA, Limparungpatthanakij W, Gale GA (2022) Collateral damage from agricultural netting to open-country bird populations in Thailand. Conservation Science and Practice, 4, e12810.

Avery ML, Eiselman DS, Young MK, Humphrey JS, Decker DG (1999) Wading bird predation at tropical aquaculture facilities in central Florida. North American Journal of Aquaculture, 61, 64–69.

Baird ML, Smith TIJ, Jenkins WE (1993) Evaluation of control techniques for avian predators of pond-reared fishes. In: Proceedings of the Annual Conference of the Southeastern Association of Fish and Wildlife Agencies, pp. 580–587. SEAFWA, Maggie Valley, North Carolina, USA.

Beal BF, Protopopescu G, Yeatts K, Porada J (2009) Experimental trials on the nursery culture, overwintering, and field grow-out of hatchery-reared northern quahogs (hard clams), *Mercenaria mercenaria* (L.), in eastern Maine. Journal of Shellfish Research, 28, 763–776.

Blackwell BF, Bernhardt GE, Dolbeer RA (2002) Lasers as nonlethal avian repellents. The Journal of Wildlife Management, 66, 250.

Blagodatski A, Trutneva K, Glazova O, Mityaeva O, Shevkova L, Kegeles E, Onyanov N, Fede K, Maznina A, Khavina E, Yeo SJ, Park H, Volchkov P (2021) Avian influenza in wild birds and poultry: Dissemination pathways, monitoring methods, and virus ecology. Pathogens, 10, 630.

Bomford M, Sinclair R (2002) Australian research on bird pests: Impact, management and future directions. Emu Austral Ornithology, 102, 29–45.

Bureau of Fisheries and Fishery Administration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People’s Republic of China, National Fisheries Technology Extension Center, China Society of Fisheries (2024) China Fishery Statistical Yearbook. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [中华人民共和国农业农村部渔业渔政管理局, 全国水产技术推广总站, 中国水产学会 (2024) 2024中国渔业统计年鉴. 中国农业出版社, 北京.]

Burr PC, Avery JL, Street GM, Strickland BK, Dorr BS (2020) Historic and contemporary use of catfish aquaculture by piscivorous birds in the Mississippi Delta. The Condor, 122, duaa036.

Bushman BJ, Wang MC (2009) Vote-counting procedures in meta-analysis. In: The Handbook of Research Synthesis and Meta-analysis (eds Cooper H, Hedges LV, Valentine JC), pp. 207–220. Russell Sage Foundation, New York.

Caldow RWG, Beadman HA, McGrorty S, Stillman RA, Goss-Custard JD, le V dit Durell SEA, West AD, Kaiser MJ, Mould K, Wilson A (2004) A behavior-based modeling approach to reducing shorebird–shellfish conflicts. Ecological Applications, 14, 1411–1427.

Can ÖE (2021) How to design better human wildlife conflict management plans? Forestist, 71, 118–126.

Céspedes V, Sánchez MI, Green AJ (2017) Predator–prey interactions between native brine shrimp *Artemia parthenogenetica* and the alien boatman *Trichocorixa verticalis*: Influence of salinity, predator sex, and size, abundance and parasitic status of prey. PeerJ, 5, e3554.

Chen JL (2024) Conflict and its reconciliation between wild animal protection. Journal of National Prosecutors College, 32(6), 60–75. (in Chinese with English abstract) [陈金林 (2024) 野生动物刑法保护与民生的冲突及其协调. 国家检察官学院学报, 32(6), 60–75.]

Cheng CY, Liu JJ, Ma ZJ (2022) Effects of aquaculture on the maintenance of waterbird populations. Conservation Biology, 36, e13913.

Comeau LA, St-Onge P, Pernet F, Lanteigne L (2009) Deterring coastal birds from roosting on oyster culture gear in eastern New Brunswick, Canada. Aquacultural Engineering, 40, 87–94.

Cunningham FL, Burr P, Glover J, Tappa J, Redd M, Wang GM (2024) The effectiveness of commercially available double-crested cormorant (*Nannopterum auritus*) deterrent methods in reducing loafing time on floating oyster cages. Diversity, 16, 5.

Cunningham FL, Hanson-Dorr KC, Ford L, Middleton DR, Crain A, Durst L, Ware C, Griffin MJ, Mischke CC, Wan XF, Hanson LA (2020) Environmental factor(s) and animal vector(s) associated with atypical *Aeromonas hydrophila* abundance and dissemination among channel catfish ponds. Journal of the World Aquaculture Society, 51, 750–762.

Dai WZ, Cao AQ, Kang HT, Tang SB, Jiang AW (2022) Distribution of waterbirds in shrimp aquaculture pond areas in Beilun Estuary from November 2018 to March 2019 and analysis of its influencing factors. Wetland Science, 20, 591–597. (in Chinese with English abstract) [代文章, 曹爱清, 亢红涛, 唐上波, 蒋爱伍 (2022) 2018年11月至2019年3月北仑河口虾养殖塘区水鸟分布及其影响因素分析.

湿地科学, 20, 591–597.]
Dionne M, Lauzon-Guay JS, Hamilton DJ, Barbeau MA (2006) Protective socking material for cultivated mussels: A potential non-disruptive deterrent to reduce losses to diving ducks. Aquaculture International, 14, 595–613.
Duan HL, Yu XB, Xia SX, Zhang GS (2021) Waterbird habitat loss: Fringes of the Yellow and Bohai seas along the East Asian–Australasian Flyway. Land Degradation & Development, 32, 4174–4182.
Engle CR, Christie TW, Dorr BS, Kumar G, Davis B, Roy LA, Kelly AM (2021) Principal economic effects of cormorant predation on catfish farms. Journal of the World Aquaculture Society, 52, 41–56.
FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) (2024) The State of World Fisheries and Aquaculture 2024—Blue Transformation in action. FAO, Rome. (in Chinese) [联合国粮食及农业组织 (2024) 2024年世界渔业和水产养殖状况: 蓝色转型在行动. 联合国粮食及农业组织, 罗马.]
Farrell P, Leonard B (2001) Observations on the survival of the yabby, *Cherax destructor*, in ponds where access by piscivorous birds is inhibited. Journal of Applied Aquaculture, 11, 75–80.
Faulkner KT, Hulme PE, Wilson JRU (2024) Harder, better, faster, stronger? Dispersal in the Anthropocene. Trends in Ecology & Evolution, 39, 1130–1140.
Floris I, Pusceddu M, Satta A (2020) Birds and honey bees: A brief overview on this antagonistic relationship and its potential impact on beekeeping. Redia, 103, 65–67.
Frank EG, Schlenker W (2016) Balancing economic and ecological goals. Science, 353, 651–652.
Fraser JM (1974) An attempt to train hatchery-reared brook trout to avoid predation by the common loon. Transactions of the American Fisheries Society, 103, 815–818.
Geffen O, Yitzhaky Y, Glassner H, Katzir G, Halachmi I (2019) Developing an automatic system aiming to detect and deter migrating birds from aquaculture ponds. Precision Livestock Farming, 19, 899–902.
Glahn JF (2000) Comparison of pyrotechnics versus shooting for dispersing double-crested cormorants from their night roosts. Proceedings of the Vertebrate Pest Conference, 19, 44–48.
Goras G, Tananaki C, Liolios V, Kanelis D, Tofaris C, Giannouris E, Argena N, Gounari S, Rodopoulou M, Thrasyvoulou A (2023) The conflict between avian predators and domestic honey bees: A case study of European bee-eater (*Merops apiaster* L.) preying on the honey bee (*Apis mellifera* L.) in Cyprus. Journal of Apicultural Research, 62, 1115–1122.
Han DM, Hu Y (2025) Vision and directions for China's agricultural green development during the 15th Five-Year Plan period. Journal of Agro-Forestry Economics and Management, 24, 849–858. (in Chinese with English abstract) [韩冬梅, 胡钰 (2025) "十五五"时期中国农业绿色发展愿景及行动方向. 农林经济管理学报, 24, 849–858.]
Hanson L (2019) Fish eating birds can spread bacterial diseases between catfish ponds. In: Proceedings of the 18th Wildlife Damage Management Conference (eds Armstrong JB, Gallagher GR), pp. 47–48. The Eighteenth Wildlife Damage Management Conference. Mount Berry, Berry College, GA.
Hegde S, Kumar G, Engle C, van Senten J (2023) Cost of regulations on US catfish farms. Journal of the World Aquaculture Society, 54, 32–53.
Huang C, Chen YQ, Li LL, Campos-Arceiz A, Wang Y, Onditi KO, Li ZQ, Feng LM, Liu Y, Lee TM (2025) Human–wildlife coexistence needs more evidence-based interventions to reduce the losses of crops, livestock and fishery catches. Journal of Applied Ecology, 62, 527–544.
Huang C, Rice J, Richter A, Zhou KW, Wang Y, Wei CT, Pagani-Núñez E, Maleko PN, Zhang X, Lee TM, Liu Y (2024) Effects of fishery bycatch-mitigation measures on vulnerable marine fauna and target catch. Nature Sustainability, 7, 1535–1545.
Huang C, Zhou KW, Huang YJ, Fan PF, Liu Y, Lee TM (2023) Insights into the coexistence of birds and humans in cropland through meta-analyses of bird exclosure studies, crop loss mitigation experiments, and social surveys. PLoS Biology, 21, e3002166.
Jiang YF, Li J, Zhang Z, Li Y (2024) Dynamics of coastal land-based aquaculture pond in China and Southeast Asia from 1990 to 2020. International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation, 127, 103654.
Kumar G, Hegde S, Wise D, Mischke C, Dorr B (2021) Economic losses of catfish to avian predation: A case report. North American Journal of Aquaculture, 83, 127–137.
Lee CE, Seo BS, Kim JB, Kim SH, Roh MC, Byun JM, Lee KH (2011) Method for controlling bird in airport using mobile robot. 8812156, Electronics and Telecommunications Research Institute. 2011-03-03.
Lemmens P, De Meester L, Declerck SAJ (2016) Can underwater refuges protect fish populations against cormorant predation? Evidence from a large-scale multiple pond experiment. Fisheries Management and Ecology, 23, 89–98.
Lewis SL, Maslin MA (2015) Defining the Anthropocene. Nature, 519, 171–180.
Li GF, Li Q, Chen TX (2009) Protective measures of bird damage in tidal flat aquaculture. Jiangsu Agricultural Sciences, 37(3), 282–283. (in Chinese) [李国峰, 李茜, 陈天兄 (2009) 滩涂水产养殖中鸟害的防护措施. 江苏农业科学, 37(3), 282–283.]
Liang D, Mu T, Yang ZY, Giam X, Wang YD, Li J, Cai SX, Zhang XL, Wang YX, Liu Y, Wilcove DS (2024) Assessing shorebird mortalities due to razor clam aquaculture at key migratory stopover sites in southeastern China. Conservation Biology, 38, e14185.
Mott DE, Flynt RD (1995) Evaluation of an electric fence system for excluding wading birds at catfish ponds. The Progressive Fish-Culturist, 57, 88–90.
Mott DF, Boyd FL (1995) A review of techniques for preventing cormorant depredations at aquaculture facilities in the southeastern United States. Colonial Waterbirds, 18, 176–180.

Otieno NE, Shidavi E (2022) Effectiveness of physical barriers and enhanced fertilization in controlling predation on tilapia and catfish aquaculture systems by four piscivorous water bird families. Frontiers in Sustainable Food Systems, 6, 1018064.

Otieno NE, Shidavi E (2024) Piscivorous bird assemblages at functional rather than species level better predict predation risk on open culture fish ponds within enhanced fertilization treatment regime. Hydrobiologia, 851, 3963–3976.

Ross BP (2000) Manipulation of the Feeding Behaviour of Diving Ducks on Mussel Farms. PhD dissertation, University of Glasgow, Glasgow.

Ross BP, Lien J, Furness RW (2001) Use of underwater playback to reduce the impact of eiders on mussel farms. ICES Journal of Marine Science, 58, 517–524.

Rummel SM (2010) Evaluation of the Post-Stocking Loss of Three Species of Hatchery-Reared Salmonids in Pennsylvania PhD dissertation, The Pennsylvania State University, State College.

Russell IC, Parrott D, Ives MJ, Davison PI, Fox S, Clifton-Dey D (2022) Reducing fish losses to great cormorants using artificial fish refuges: Refining refuge deployment strategies. Ardea, 109, 639–658.

Russell IC, Parrott D, Ives MJ, Goldsmith D, Fox S, Clifton-Dey D, Prickett A, Drew T (2008) Reducing fish losses to cormorants using artificial fish refuges: An experimental study. Fisheries Management and Ecology, 15, 189–198.

Shave ME, Shwiff SA, Elser JL, Lindell CA (2018) Falcons using orchard nest boxes reduce fruit-eating bird abundances and provide economic benefits for a fruit-growing region. Journal of Applied Ecology, 55, 2451–2460.

Spanier E (1980) The use of distress calls to repel night herons (*Nycticorax nycticorax*) from fish ponds. The Journal of Applied Ecology, 17, 287.

Stickley AR, King JO (1993) Long term trial of an inflatable effigy scare device for repelling cormorants from catfish ponds. In: Proceeding of the Sixth Eastern Wildlife Damage Control Conference (ed. King GMM), pp. 89–92. Clemson University, Asheville.

Taylor J, Strickland B (2008) Effects of roost shooting on double-crested cormorant use of catfish ponds preliminary results. Proceedings of the Vertebrate Pest Conference, 23, 98–102.

Varennes É, Hanssen SA, Bonardelli J, Guillemette M (2013) Sea duck predation in mussel farms: The best nets for excluding common eiders safely and efficiently. Aquaculture Environment Interactions, 4, 31–39.

Wang FX, Li J, Zhu H (2025) Research progress in ecological security of tropical marine ranching. Chinese Journal of Applied Ecology, 36, 3202–3210. (in Chinese with English abstract) [王凤霞, 李建, 朱辉 (2025) 热带海洋牧场生态安全研究进展. 应用生态学报, 36, 3202–3210.]

Wang M, Mao DH, Xiao XM, Song KS, Jia MM, Ren CY, Wang ZM (2023) Interannual changes of coastal aquaculture ponds in China at 10-m spatial resolution during 2016–2021. Remote Sensing of Environment, 284, 113347.

Wang X (2018) Preliminary study on the influence of bird damage in aquaculture pond and ecological bird prevention technology. Fishery Guide to be Rich, (12), 55–56. (in Chinese) [王雪 (2018) 水产养殖池塘鸟害的影响及生态防鸟技术的初步研究. 渔业致富指南, (12), 55–56.]

Wang YC, Liu CJ, Chen CY, Zhou P, Sun GL, Pan YH, Wang WP (2023) Image identification-based airport bird-expelling intelligent auxiliary control system for driving birds. CN116630897A, Weihai Sanwei Engineering Surveying and Mapping Co., Ltd. 2023-08-22. (in Chinese) [王钰存, 刘昌军, 陈春雨, 周鹏, 孙光磊, 潘永红, 王伟鹏 (2023) 基于图像识别的机场驱鸟智能辅助控制系统. CN116630897A, 威海市三维工程测绘有限公司. 2023-08-22.]

Woolley T, Hopper SN (1997) Effectiveness of barriers, pyrotechnics, flashing lights, and Scarey Man? For deterring heron predation on fish. Wildlife Society Bulletin, 25, 686–694.

Wu XG, Li JY, Yuan X, Wu H, Cheng YX (2014) A preliminary study on major bird species of bird trouble and ecological technique for bird prevention in rice-crab co-culture pond of Chongming Island. Journal of Shanghai Ocean University, 23, 690–696. (in Chinese with English abstract) [吴旭干, 李嘉尧, 袁晓, 吴昊, 成永旭 (2014) 崇明岛稻蟹种养池塘的主要鸟害及生态防鸟技术的初步研究. 上海海洋大学学报, 23, 690–696.]

Wywialowski AP (1999) Wildlife-caused losses for producers of channel catfish *Ictalurus punctatus* in 1996. Journal of the World Aquaculture Society, 30, 461–472.

Yong-Sulem S, Brummett RE, Tabi TE, Tchoumboué J (2007) Towards the maximum profitability of smallholder catfish nurseries: Predator defense and feeding-adapted stocking of *Clarias gariepinus*. Aquaculture, 271, 371–376.

Zhang P, Gui FK, Feng DJ, Zhang GY (2024) Remote sensing extraction of aquaculture ponds in China's coastal zone based on random forest. Journal of Physics, 2863, 012018.

Zhao X, Zhao C, Liu H, Zhang Y, He G, Yang J, An J, Xu Y. (2021) Intelligent detection fan-blade type acousto-optic bird repelling device. CN215012977U, China. 2021-12-24. (in Chinese) [赵鑫, 赵常, 刘海, 张亚, 何光, 杨洁, 安敬, 徐勇 (2021) 智能探测扇叶式声光驱鸟装置. CN215012977U, 中国. 2021-12-24.]

Zou FS, Yang QF, Dahmer T, Cai JX, Zhang W (2006) Habitat use of waterbirds in coastal wetland on Leizhou Peninsula, China. Waterbirds, 29, 459–464.

(责任编委: 吴永杰　责任编辑: 李会丽)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025453

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (3): 25264, pages 1–17
doi: 10.17520/biods.2025264
cstr: 32101.14.biods.2025264

•从昆蒙框架到国家行动专题•

《昆蒙框架》背景下国际OECMs体系构建实践进展及中国化思路

侯姝彧[1], 刘盈盈[2,3,4], 杨锐[5,6*]

1. 华南农业大学林学与风景园林学院, 广州 510642; 2. 华南理工大学建筑学院风景园林系, 广州 510641; 3. 华南理工大学亚热带建筑与城市科学全国重点实验室, 广州 510641; 4. 华南理工大学广州市景观建筑重点实验室, 广州 510641; 5. 清华大学建筑学院景观学系, 北京 100084; 6. 国家林业和草原局清华大学国家公园研究院, 北京 100084

摘要: 生物多样性的全面有效保护难以仅凭自然保护地实现, “其他有效的区域保护措施” (other effective area-based conservation measures, OECMs)能够通过兼容性方式协调自然保护与人类利用, 在《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》中被作为实现2030年保护目标的重要工具。当前全球OECMs实践工作快速推进, 在治理模式、认定体系、管理机制方面提供了先行经验。本文通过梳理14个已正式认定及报告OECMs的国家或地区的OECMs体系以及各国OECMs的治理模式、认定体系及管理机制, 基于对6,339处OECMs的统计分析、空间分析和199处OECMs具体管理措施文本的梳理, 从管理目标、治理主体、地表特征、使用主体等角度分析了各国各类OECMs的特征及管理要点, 旨在为我国OECMs体系建设实践提供参考。结合中国的国土空间规划和生态保护背景, 从提出中国探索治理模式、完善保护用地体系、构建弹性管理机制3个层面, 提出OECMs的中国化思路及近期工作建议。

关键词: 生物多样性; 国土空间规划; OECMs; 自然保护兼用地; 自然共生地; 3030目标; 主流化; 就地保护

侯姝彧, 刘盈盈, 杨锐 (2026) 《昆蒙框架》背景下国际OECMs体系构建实践进展及中国化思路. 生物多样性, 34, 25264. doi: 10.17520/biods.2025264; cstr: 32101.14.biods.2025264.
Hou SY, Liu YY, Yang R (2026) Progress of international OECMs practices under the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework and pathways for localization in China. Biodiversity Science, 34, 25264. doi: 10.17520/biods.2025264; cstr: 32101.14.biods.2025264.

Progress of international OECMs practices under the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework and pathways for localization in China

Shuyu Hou[1], Yingying Liu[2,3,4], Rui Yang[5,6*]

1 *College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China*
2 *Department of Landscape Architecture, School of Architecture, South China University of Technology, Guangzhou 510641, China*
3 *State Key Laboratory of Subtropical Building and Urban Science, South China University of Technology, Guangzhou 510641, China*
4 *Guangzhou Key Laboratory of Landscape Architecture, South China University of Technology, Guangzhou 510641, China*
5 *Department of Landscape Architecture, School of Architecture, Tsinghua University, Beijing 100084, China*
6 *Institute of National Parks, Tsinghua University, Beijing 100084, China*

ABSTRACT

Background & Aims: The comprehensive and effective protection of biodiversity cannot be achieved solely through protected areas. Other effective area-based conservation measures (OECMs) can coordinate nature conservation with human utilization in a compatible manner. Establishing OECMs system is recognized as an important tool for achieving the 2030 conservation targets within the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. China has not yet formally launched an OECMs system at the national level, and related research is still in the exploratory stage. How to build a national OECMs system within the context of existing protected areas and territorial spatial planning, clarify governance models, recognition systems, management mechanisms, and effectively fulfill Target 3 of the

收稿日期 Received: 2025-07-07; 接受日期 Accepted: 2026-02-14
基金项目: 教育部人文社科基金(25YJCZH078)和国家自然科学基金(52508059) Supported by the Humanities and Social Science Fund of Ministry of Education of China (25YJCZH078) and National Natural Science Foundation of China (52508059)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yrui@tsinghua.edu.cn

Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework, still lacks a clear working path.
Method: Responding to China's implementation needs under the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework, this study conducted a comprehensive analysis of OECMs systems worldwide across three dimensions: governance models, recognition frameworks, and management mechanisms. Based on China's current natural protected area system and territorial spatial planning framework, we proposed pathways for adapting OECMs to the Chinese context. In terms of governance models, the study made statistical analysis to identify the governance entities and conservation objectives characterizing OECMs across different countries. Regarding the recognition framework, the study focused on analyzing experiences of how countries have developed localized OECMs recognition systems based on their own land use frameworks. The findings provided reference for China to establish a dual-purpose land use system for conservation that aligns with its domestic territorial spatial planning while connecting with international OECMs standards. Concerning management mechanisms, the research examined management measure documents from 199 OECMs sites to synthesize representative management approaches across different land cover types and user groups. This offers insights for developing management protocols for potential OECMs in China and supports bottom-up implementation at various sites.
Results: In terms of governance models, among OECMs where conservation was a secondary objective or co-benefit, 65% were under collaborative governance, aligning well with the original intent of OECMs—to provide diverse stakeholders with opportunities to participate in conservation while achieving biodiversity outcomes compatible with human use. Notably, the Canadian and Japanese approaches, which centered on government-led and partnership-driven modalities, offered valuable insights for China in establishing cooperative mechanisms and mainstreaming pathways for OECMs. Regarding recognition systems, developing localized OECM frameworks—grounded in each country's unique spatial planning and ecological management context, including clear definitions, conceptual scope, and tailored criteria—was identified highly instructive. This approach ensured that national definitions of "localized OECMs" are precise and unambiguous, clearly delineated from existing protected area systems domestically, while remaining fully aligned with international OECM standards. In terms of management mechanisms, OECMs exhibited distinct characteristics in conservation priorities, management measures, and monitoring schemes depending on land cover types and user groups. Although the limited number of documented cases has not yet yielded universally applicable models, these examples still provided practical references for designing management strategies for similar potential OECMs.
Conclusion: China should actively explore governance models, improve the in-situ conservation system, and establish flexible management mechanisms in the near future, laying the foundation for fulfilling the "30×30" target and building a continuum of "conservation-utilization" across the national territory under the vision of "living in harmony with nature".
Key words: biodiversity; territorial spatial planning; OECMs; conservation compatible areas; nature symbiosis areas; "30×30" target; mainstreaming; in-situ conservation

目前我国自然保护地(protected areas, PA)对于重要生态系统和濒危动植物的覆盖仍存在较大空缺(周志华等, 2025), 且不同保护地和不同物种的保护代表性差距显著(Tseng et al., 2025)。候鸟迁飞通道中很多未纳入自然保护地的区域管理措施不足(刘双祺等, 2024; Jia et al., 2025), 自然保护地之外的物种栖息地保护尚无充分的法律法规、管理制度和方法技术支撑(杨锐等, 2024), 难以全面有效地实现生物多样性保护, 生物多样性下降态势仍然严峻。

在自然保护地之外设立其他有效的区域保护措施(other effective area-based conservation measures, OECMs)是突破当前困境的重要途径(田瑜和李俊生, 2024)。OECMs概念2010年在《生物多样性公约》第十届缔约方大会首次出现, 2018年获得官方正式定义及认证标准(IUCN, 2019), 2022年在《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》(以下简称《昆蒙框架》)中正式被纳入2030年全球30%陆地和海洋区域受自然保护地或OECMs保护的"30 × 30"目标(CBD, 2022)。OECMs与自然保护地的主要区别在于前者的主要目标未必是自然保护, 而是通过适当措施使该区域在被人类利用的同时实现生物多样性保护效果。当前各国经认证的OECMs已统一收录至联合国环境规划署(UNEP)与世界自然保护联盟(IUCN)联合发布的世界OECMs数据库(WD-OECM, https://www.protectedplanet.net/en/thematic-areas/oecms)。截至2025年4月, 该数据库已收录6,479处OECMs, 涉及14个国家和地区(https://www.protectedplanet.net/en/resources/april-2025-update-of-the-wdpa-wd-oecm-and-gd-pame)。

近年来国内外OECMs的相关研究呈逐渐增多的趋势, 主要关注潜在区域识别、保护效果评估、

治理模式应用3方面。潜在区域识别研究包含2类:自下而上讨论已有保护用地能否纳入OECMs,或自上而下识别潜在区域。自下而上的讨论包含多种保护用地类型,如以保护为首要目标的协议保护(MacKey et al., 2015);以保护为次要目标的社区保护用地(Artelle et al., 2019)、自然圣境(Sinthumule, 2025)、私人用地(Gooden, 2019);以保护为附加结果的特殊用地(Cook, 2024a)等,主要探讨其是否符合OECMs标准。自上而下的研究是基于生物多样性的保护价值,从国家层面识别保护空缺,提出应当设立OECMs的区域(Donald et al., 2019; Hou et al., 2024)。目前保护效果评估的相关研究及实践工作有限,通常是关注OECMs对生物多样性的潜在贡献,包括其管理适应性优势(吕植, 2022)、潜在社会贡献(Renwick et al., 2017; 王晓倩和邓毅, 2025)、代表性和连通性提升作用(UNEP-WCMC & IUCN, 2024)等。而对于已设立的OECMs的实际保护成效,仅有少量研究通过环境指标作为替代指标进行评估(Beazley et al., 2021; Mascorda Cabre et al., 2021),尚缺少基于实际监测对照等方式反映保护成效的研究。治理模式方面,现有研究多基于个案进行分析,涉及政策支持(Heo & Park, 2023)、共同治理路径(Jonas et al., 2024a)、已有保护形式纳入及治理模式选择(Schram et al., 2019)等层面,尚缺少可复制、可推广的经验模式总结。总体上,在各国OECMs实践工作加速推进的当下,科学研究相对滞后,尚未形成系统化的理论框架与充分的实证基础,导致各国在认定标准、成效评估和管理措施等方面仍面临普遍的不确定性与实操困境。

中国尚未在国家层面正式开展OECMs体系构建工作。2024年我国发布的《中国生物多样性保护战略与行动计划(2023–2030年)》首次将OECMs纳入国家政策框架,并提出2030年至少30%的国土得到有效保护和管理,加强对自然保护地外重要栖息地和野生植物原生境的保护[①]。同年,多家社会机构在生态环境部指导下联合组织"中国潜力OECMs案例"征集,遴选出12处潜力案例和34处入围案例;目前IUCN OECMs中国专家组已结合国际标准与中国国情提出我国OECMs识别标准建议(Zhang et al., 2024; 张琰等, 2025)。然而,中国如何在现有自然保护地和国土空间规划背景下构建本国OECMs体系——明确治理模式、认定体系及管理机制,以有效完成《昆蒙框架》目标3履约,并推动OECMs纳入各部门规划及国土空间规划体系(张丽荣等, 2023),仍缺乏明确的工作路径。

当前我国OECMs研究仍处于探索阶段。虽然较多研究已论证中国应当在自然保护地之外进行生物多样性保护(王伟和李俊生, 2021; 靳彤等, 2022; 唐小平等, 2024; 赵维洋等, 2025),并将该工作纳入《昆蒙框架》的目标3,包括明确部门与程序、制定标准和规范、激励社会参与、启动样板研究等(王应临等, 2024; 张欣颖和晋海, 2025),但对于具体方法和路径仍需更多探索。有研究提出"自然保护兼用地"概念(侯姝彧, 2023; 杨锐等, 2024),认为其可以与我国的自然保护地体系充分互补,并与我国生物多样性保护目标及国土空间规划有效衔接,在满足土地"主体功能"的同时实现生物多样性的兼容性保护(王应临等, 2024),并作为中国OECMs的重要来源,但具体实现路径尚不明确。针对以上知识空缺,本研究结合统计分析、空间分析和文本分析方法,梳理了国际OECMs实践进展,从管理目标、治理主体、地类特征、使用主体等角度综合分析了代表性国家及各类OECMs的治理模式、认定体系及管理机制,以期为我国构建本土OECMs体系并与国际接轨提供思路。

1 各国已设立OECMs现状及治理模式特征

1.1 各国OECMs现状

按首次收录至WD-OECM数据库的时间顺序整理各国已认证的OECMs概况如表1。此外,南非曾在2021年认证17处OECMs,但后来又变为国家层面的自然保护地,因而已于2025年3月从WD-OECM数据库中移除。

当前WD-OECM数据库中共列出11类治理主体,可归纳为政府机构、个人或组织治理及合作治理三大类,对应主体类型分别包含国家政府(federal or national ministry or agency)、地方部门(sub-national ministry or agency)、政府授权管理(government-delegated management);个人土地所有者(individual landowners)、当地社区(local communities)、原住民

① https://www.mee.gov.cn/ywdt/hjywnews/202401/t20240118_1064111.shtml.

表1　各国已提交WD-OECM数据库的其他有效的区域保护措施(OECMs)概况

Table 1　Summary of other effective area-based conservation measures (OECMs) submitted by countries to the WD-OECM database

国家/地区 Country/ region	数量 No.	国家层面负责机构 National-level authority	原有保护形式 Original conservation form	治理主体类型数量 Types of governance authorities	管理目标种类 Types of management objective
加拿大 Canada	333	环境和气候变化部 Environment and Climate Change	(直接认定的) OECMs; 永久禁伐区; 水源保护区; 禁渔区; 天然林; 自然保护区; 各级公园; 各级保护用地; 休憩地; 荒野保护区; 栖息地保护区; 遗产保护区; 研究用地; 墓葬地等 (Directly recognized) OECMs; conservation set-asides in managed forests; watershed protection zones; fishery closure that maintain biodiversity; natural forest; nature reserve; multi-level park; multi-level conservation area; recreation site; wilderness area; wildlife habitat protection; heritage conservation zone; research areas; place of interment, etc.	8	3
阿尔及利亚 Algeria	5	环境与可再生能源部 Ministry of Environment and Renewable Energy	文化公园 Cultural park	1	1
英国(根西岛) United Kingdom (Guernsey)	10	根西环境与设施部 Guernsey Department for the Environment & Infrastructure	重要栖息地 Critical habitat	1	未报告 Not reported
菲律宾 Philippines	42	环境和自然资源部 Department of Environment and Natural Resources	关键栖息地; 地方保护地; 原住民社区保护地; 海洋保护地网络 Critical habitats; local conservation areas; indigenous community conserved areas; marine protected areas network	3	1
摩洛哥 Morocco	338	水资源与森林局 Department of Water and Forests	生物与生态重点区; 永久禁猎区 Biological and ecological interest site; permanent hunting reserve	2	2
斯威士兰 Eswatini	8	环境管理局 Eswatini Environment Authority	社区保护地; 私人保护地; 大学 Community-based conservation area; privately-owned conservation area; university	3	2
哥伦比亚 Colombia	47	环境与可持续发展部 Ministry of Environment and Sustainable Development	自然保护区; 自然公园; 流域保护区; 拉姆萨尔湿地; 国际重要湿地; 生物圈保护区; 海洋保护地; 保护区域; 社区保护地; 特别管理区 Nature reserve; nature park; watershed protected area; Ramsar site; wetland of international importance; biosphere reserve; marine protected area; conservation district; community conserved area; special management area	6	2
秘鲁 Peru	1	国家自然保护地局 National Service of Natural Protected Areas	特许保护区域 Conservation concession	1	1
阿曼 Oman	2	环境和气候局 Ministry of Environment and Climate Affairs	自然保护区 Nature reserve	1	1
韩国 South Korea	4	气候能源环境部 The Ministry of Climate, Energy and Environment	特殊保护用地; 信托土地; 实验林 Special conserved area; trust properties; research forest	2	2
日本 Japan	153	环境省 Ministry of the Environment	(国家层面认定的)自然共生地 (National recognized) Nature symbiosis site	未报告 Not reported	2
瑞典 Sweden	5,365	瑞典环境保护署 The Swedish Environmental Protection Agency	自愿保留地 Voluntary set-aside areas	1	1
不丹 Bhutan	11	林业和公园局 Department of Forests and Park Services	生物多样性关键区域 Key Biodiversity Areas	1	1
公海区 Areas beyond National Jurisdiction	20	东北大西洋渔业委员会 North-east Atlantic Fisheries Commission	东北大西洋渔业委员会脆弱海洋生态系统底拖网禁渔区 North-east Atlantic Fisheries Commission Area closed to bottom fisheries for the protection of vulnerable marine ecosystems	1	未报告 Not reported

各国原有保护形式源于WD-OECM数据库及国家OECMs信息, 其名称基于各国保护用地体系背景, 与IUCN自然保护地及中国自然保护地体系的同样术语含义不尽相同。需特别注意: 阿曼、哥伦比亚、加拿大各有两处原有“自然保护区”, 其状态为“非依法设立”, 与自然保护地体系中已正式设立的自然保护区不同, 应避免混淆, 详见数据库使用指南(pp. 38–39, 52, https://www.protectedplanet.net/en/resources/wdpa-manual)。

The original conservation forms of each country derive from the WD-OECM database and national OECM frameworks. Their expressions differ from equivalent terms in IUCN's and China's protected area system. Special note: Oman, Colombia, and Canada each have two existing "nature reserves" with the status of "established (not legally designated)" which differ from the formally designated nature reserves within their national protected area systems; confusion between the two should be avoided. For details, see the *Database User Guide* (pp. 38–39, 52, https://www.protectedplanet.net/en/resources/wdpa-manual).

(indigenous peoples)、营利组织(for-profit organizations)、非营利组织(non-profit organizations);以及协同治理(collaborative governance)、联合治理(joint governance)、跨境治理(transboundary governance)。现有OECMs已涵盖除跨境治理外的各类治理主体。

依据保护在OECMs管理目标中的定位可将其分为3类: 将保护作为首要目标、作为次要目标, 或不作为目标而仅作为管理的附加结果。目前除加拿大、日本、摩洛哥、瑞典和哥伦比亚已报告454处以生物多样性保护为次要目标的OECMs及加拿大设立的9处以生物多样性保护为附加结果的OECMs外, 其余国家均仅报告了以保护为首要目标的OECMs。在同时提供了治理主体和保护目标信息的747处OECMs中, 以保护作为首要目标的OECMs有63%为政府机构治理, 23%为合作治理; 以保护作为次要目标或附加结果的OECMs中, 65%为合作治理, 32%为政府机构治理, 较符合OECMs为多种主体提供参与保护的机会, 并在人类利用的同时实现兼容性的生物多样性保护的初衷(IUCN, 2019)。

各国普遍基于原有自然保护地外的各类保护用地进行OECMs认定, 但原有保护和利用形式多样化。加拿大作为最早开始推进OECMs工作的国家之一, 经过多年政策探索及对各类保护形式潜在影响的长期探讨(Gray et al., 2018; Lemieux et al., 2019; No'kmaq et al., 2021), 已形成较为丰富的OECMs体系, 目前已将33类原有保护用地中符合OECMs标准的区域纳入OECMs体系, 另有71处直接认定为OECMs, 同时包含8类治理主体和全部3类管理目标。哥伦比亚同样有较多的原有保护用地类型纳入OECMs, 治理主体类型丰富, 达到6类。各国OECMs的数量和面积差异显著(图1)。阿尔及利亚的5处文化公园是全球面积最大的OECMs, 共占全部陆地OECMs面积的78%, 而数量最多的瑞典仅占不足1%; 海洋OECMs主要来自于加拿大、公海区、哥伦比亚及菲律宾, 分别占全球海洋OECMs面积的67%、18%、8%及7%。

1.2 各国OECMs治理模式特征

多样化的治理主体及管理目标特征体现了各国OECMs对于社会共同参与保护的正面效果。目前加拿大有27%的OECMs不以政府机构作为治理主体, 有49%的OECMs以保护作为次要目标或附加结果, 将公园、研究机构、历史遗址等纳入OECMs, 体现了较广泛的社会参与度和丰富的保护管理目标。

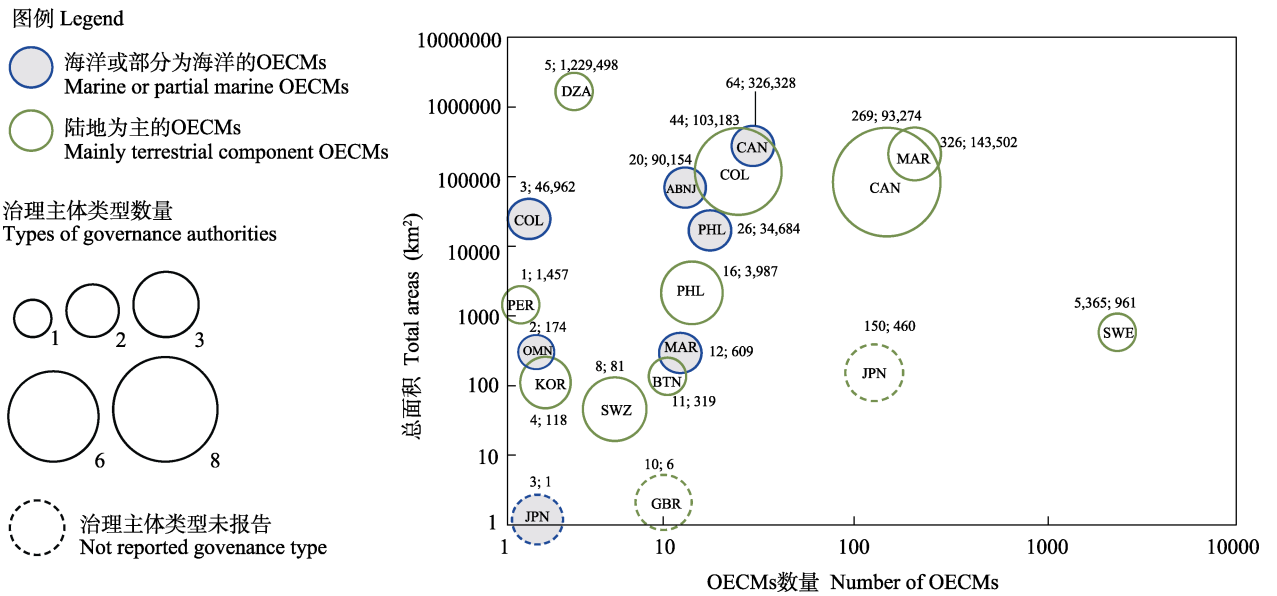


图1 各国其他有效的区域保护措施(OECMs)数量、总面积及治理主体类型数量情况示意。ABNJ: 公海区; BTN: 不丹; CAN: 加拿大; COL: 哥伦比亚; DZA: 阿尔及利亚; GBR: 英国(根西岛); JPN: 日本; KOR: 韩国; MAR: 摩洛哥; OMN: 阿曼; PER: 秘鲁; PHL: 菲律宾; SWE: 瑞典; SWZ: 斯威士兰。

Fig. 1 Illustration of the other effective area-based conservation measures (OECMs) number, total area, and types of governing authority across countries. ABNJ, Areas beyond National Jurisdiction; BTN, Bhutan; CAN, Canada; COL, Colombia; DZA, Algeria; GBR, United Kingdom (Guernsey); JPN, Japan; KOR, Republic of Korea; MAR, Morocco; OMN, Oman; PER, Peru; PHL, Philippines; SWE, Sweden; SWZ, Eswatini.

哥伦比亚79%的OECMs为合作治理模式, 11%为个人或组织治理, 将原有的社区保护地和生物圈保护区等形式纳入OECMs系统。摩洛哥65%的OECMs为合作治理, 且均以保护为次要目标, 原有保护形式均为永久禁猎区, 通过严格管理进行有控制的狩猎, 防止过度捕猎。尽管日本尚未在数据库中报告治理主体信息, 但其将“自然共生地”明确定义为通过民间组织等主体的努力实现生物多样性保护的区域, 奠定了日本OECMs的多方参与基础, 有效吸引了社会各界的广泛投入。基于日本各OECMs管理文件的分析显示, 日本大量OECMs以企业为主体, 86处OECMs为公司属地, 并普遍与当地居民进行合作治理; 有68%的OECMs以保护作为次要目标, 充分体现了OECMs与自然保护地的区别。

在国家层面, 加拿大和日本已建立较完善的多方合作治理模式, 成立了围绕“30 × 30”目标的全国性合作组织。2017年, 在加拿大环境和气候变化部等相关部门主导下, 围绕本国生物多样性目标成立了“全加拿大行动计划” (A pan-Canadian Pathway Initiative)的联合推进机制“加拿大目标1推进机制” (Pathway to Canada Target 1, PCT1), 这是一个由各类保护用地涉及的联邦、省、市政府部门及原住民代表组织、社会组织、个人等共同组成的伙伴关系, 旨在推动保护行动取得更好的成果, 促进对原住民权利、责任的认知和支持, 以及与更广泛的社区建立合作(https://canadaconservation.ca/home/resources-whoweare/)。它由原住民专家团(Indigenous Circle of Experts)、国家咨询小组(National Advisory Panel)和国家指导委员会(National Steering Committee) 3个核心团队构成, 分别关注社区和原住民贡献、各类相关团体代表的专业建议以及官方组织和受邀个人代表的指导意见。该伙伴关系大力推动了加拿大本土OECMs标准及认定工作, 为各类社会主体参与奠定了良好基础。日本于2022年由环境省自然环境计划科设立“30 × 30联盟”事务局, 倡导地方政府、农林渔牧和旅游相关民营企业及从业者、非营利组织、潜在OECMs管理主体、相关研究机构和个人等代表共同成立“30 × 30联盟” (https://policies.env.go.jp/nature/biodiversity/30by30alliance/), 推进日本的《昆蒙框架》履约工作。该联盟的主要工作包括组织国内自然共生地认定、OECMs宣传推广、“30 × 30”网站运营、合作网络构建、国内自然共生地数据整理及公示, 并将自然共生地中符合国际OECMs标准的场地报送至WD-OECMs等, 全面推动本国OECMs主流化工作, 着力推动各类非政府主体在生物多样性保护中的广泛参与。

2 代表性国家OECMs识别认定体系

当前各国的OECMs识别认定体系有3类: (1)直接沿用IUCN的OECMs认定标准《其他有效的区域保护措施(OECMs)场地级识别工具》(IUCN, 2019)及指南(Jonas et al., 2024b), 由有意愿申请的案例地提出申请, 再采用IUCN工具进行评定, 如菲律宾、摩洛哥等; (2)国家层面判定某类已有保护用地类型可纳入OECMs, 由相关用地自愿加入, 如瑞典将5,365处林业公司或个人林主已于瑞典环境保护署备案的自愿保留地经由欧洲环境署上报至WD-OECM数据库; (3)国家自行建立一套保护用地认定体系并制定标准, 完成认定后, 将其中符合国际OECMs标准的部分上报至IUCN, 如日本和加拿大。由于前两种形式均无需在国家层面构建自己的OECMs认定体系, 而相关研究已论述我国应建立与自身国土空间规划等制度背景和当前保护工作需求更加契合的本土化保护用地体系(杨锐等, 2024; 张琰等, 2025), 因此本文主要关注第三类, 以目前本国认定体系最为完善的日本和加拿大为例, 为我国建立本土化OECMs认定体系提供参考。

目前日本已在国家层面建立了较为完整和清晰的认定体系——“自然共生地” (自然共生サイト)体系, 由环境省主管。日本于2024年颁布的《促进地区生物多样性提升活动相关法律》, 提出区域应当具备“生物多样性、稀有动植物、生态系统连通性及其他相关功能” 3个层面9条价值标准, 满足其中之一方可成为自然共生地。治理主体向独立行政法人环境修复与保护机构(Environmental Restoration and Conservation Agency, ERCA)提交申请, 经ERCA初审并组织专家评审后, 提交给对口的环境、农业、国土等相关部门审核并完成认定(https://www.erca.go.jp/nature/schedule.html)。自然共生地的认定无需考虑与自然保护地的空间关系, 在登记国际OECMs时, 将与自然保护地交叠的区域排除在外即可(图2)。其特色在于已形成一套完整自洽的认定

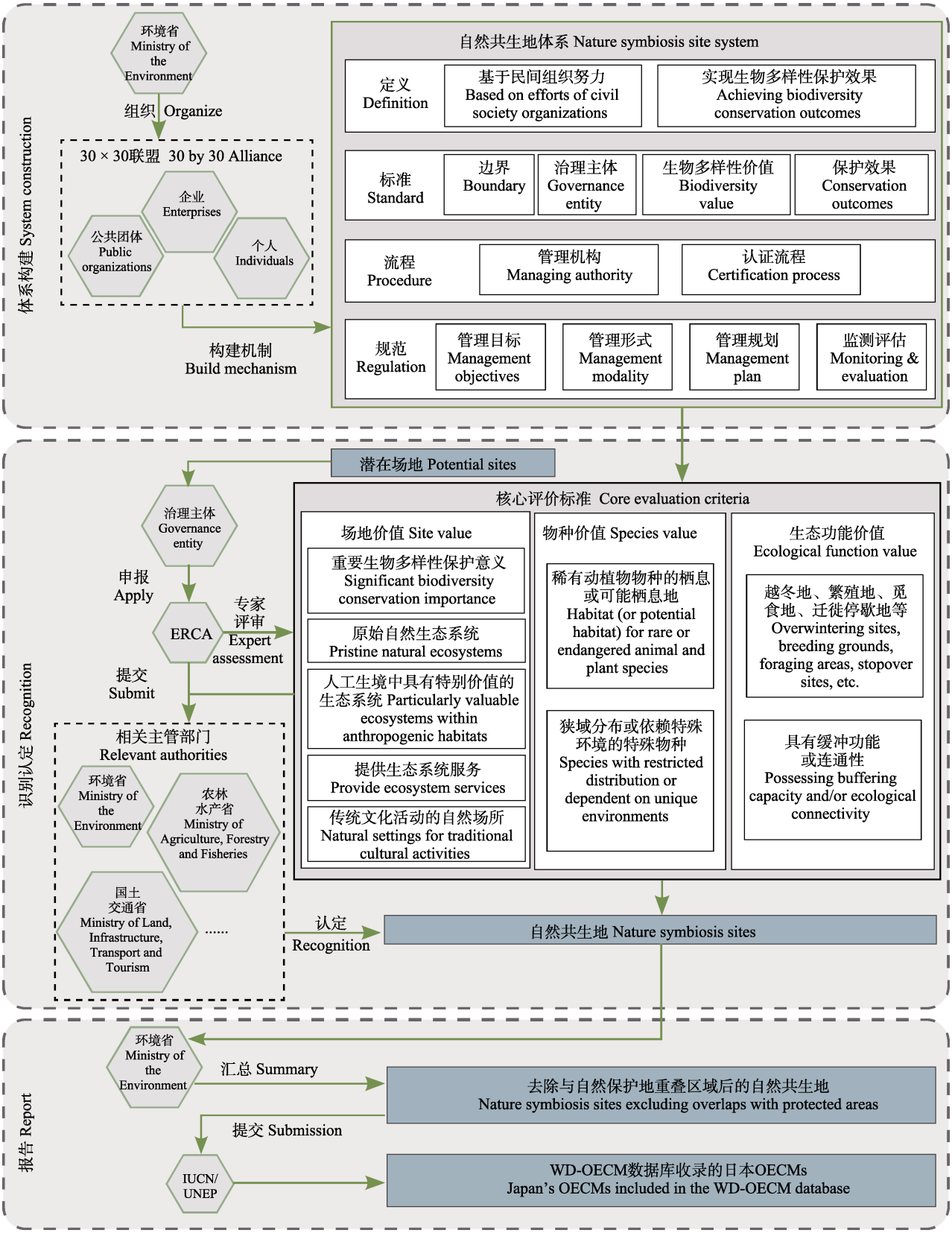


图2　日本自然共生地申报、认定、报告流程。ERCA: 独立行政法人环境修复与保护机构。

Fig. 2　Process for nomination, designation, and reporting of the nature symbiosis sites in Japan. ERCA, Environmental Restoration and Conservation Agency.

体系, 既有独立、明确、根植于本土的国土空间和生态环境管理背景的定义、内涵及认定标准, 也有与国际OECMs衔接的明确逻辑和方法。

加拿大于2016年发布了国家层面的OECMs认定指南, 提出了本国OECMs的定义和标准, 并在2021年更新发布了用于认定陆域和淡水OECMs的决策支持工具(https://canadaconservation.ca/wp-content/uploads/DST_03-2021-EN.pdf)及用于认定海洋OECMs的指南, 二者分别由PCT1和加拿大渔业和海洋局(Environment and Climate Change Canada, ECCC)主导完成[①], 在认可IUCN指南的基础上对国内OECMs认定标准做出规定。加拿大在保留原有多种类型保护用地形式的同时, 构建了保护用地网络(protected and conserved areas network)体系, 将自然保护地、OECMs以及原住民保留地统一纳入(朱玉等, 2025), 以便在国家层面统筹推进生物多样性保护工作。ECCC与联邦、省、地区司法管辖区和其他数据提供商合作汇编及管理本国保护用地数据库(Canadian Protected and Conserved Areas Database, CPCAD), 整合自然保护地及OECMs的信息, 向政府和公众公开, 原有各类保护用地形式均可经由认定纳入OECMs数据库(https://www.canada.ca/en/environment-climate-change/services/nature-legacy/other-effective-area-based-measures.html), 并用于对接WD-OECM数据库。

对比日本、加拿大与IUCN的OECMs认定标准, 三者均要求场地具有明确地理边界、治理和管理主体及生物多样性保护措施。加拿大将OECMs作为与自然保护地互补且不重叠的体系, 而日本的自然共生地作为独立体系, 可包含自然保护地。两国在判断“生物多样性价值”这一核心条件时均有本土化标准(Box 1), 体现出与社会文化、既有保护体系及城乡空间特征的紧密关联。关于IUCN标准中的保护长期性与治理公平性, 加拿大标准有所体现, 日本则未提及。这类由国家层面建立本国保护用地体系、场地自主申报的自上而下与自下而上结合的方式, 可以保证各国对于本土化OECMs有清晰明确的定义, 与国内的自然保护地体系关系清楚, 又能保证与国际OECMs衔接顺畅, 避免各国原有的自然保护地体系与IUCN自然保护地体系内涵和概念不完全一致所产生的问题(杨锐等, 2024)。

3 代表性OECMs类型及其管理机制特征

3.1 数据与方法

本文基于WD-OECM数据库信息综合分析了6,339处OECMs的土地利用现状及空间特征。基于欧洲航空局300 m分辨率地表数据[②]统计各个OECMs内的主要地表覆盖类型, 并分析各国OECMs的用地类型特征。在管理机制分析中, 收集现有OECMs管理规划或管理措施文本, 从保护对象、管理措施、监测机制、规划设计等层面, 细化分析各类OECMs的管理机制特征。目前共有154处OECMs在数据库中报送了管理规划, 另有112处日本OECMs在本国官网中提供了其保护对象和管理措施的具体信息; 除去其中67处仅有区域层面规划但未提及OECMs具体管理措施的, 本文共将199处OECMs的具体管理措施纳入分析与总结, 分别分析不同用地主导及不同使用主体的OECMs管理特征及措施要点, 为我国各类潜在OECMs管理实践提供参考。

3.2 不同地表类型OECMs管理机制特征

不同生态系统的保护需求通常存在差异, 本文基于地表覆盖情况探索了各国各类OECMs特征。除部分面积太小无法通过地表覆盖数据统计的OECMs外, 有约4%以建设用地、农田或农田与自然植被镶嵌为主, 其余近96%的OECMs以自然地表为主。从面积来看, 由于5处最大的OECMs均为阿尔及利亚以裸地为主的文化公园, 因此该类OECMs面积最大, 约占可统计OECMs总面积的85%。其他面积较大的区域为林地或林草混合地表(8%)、农田或农田与自然植被镶嵌(3%)、草地或稀疏植被(4%)。单个面积最大的30处陆域或淡水OECMs中, 15处以裸地为主, 8处以林地为主, 4处为农田或农田与自然植被镶嵌, 3处为草地或稀疏植被。

各国OECMs涉及的地表类型普遍较多且各有特色。瑞典的OECMs为林场主或个人在林业中的自愿保留地, 普遍以林地为主, 以湿地水体为主的约占4%; 加拿大OECMs涉及的地表类型丰富, 涵盖除城市以外的农田、湿地、林地、草地、裸地等各种主导土地利用类型; 摩洛哥有102处OECMs以农

① https://www.canada.ca/content/dam/eccc/documents/pdf/cesindicators/canada-conserved-areas/2024/conserved-areas.pdf.

② http://maps.elie.ucl.ac.be/CCI/viewer/download/ESACCI-LC-Ph2-PUGv2_2.0.pdf.

Box 1 日本、加拿大与IUCN OECMs生物多样性价值判断标准对比	
日本	加拿大
与IUCN相同/相近: 存在原始自然生态系统的场所; 稀有动植物物种栖息或可能栖息的场所; 分布有限, 依赖特殊环境等具有生态特殊性的物种栖息或潜在栖息地; 越冬、休息、繁殖、觅食、移动(迁徙)等对动物生活史重要的场所; 与现有保护区或认定区域相邻或连接, 具有缓冲功能或连通性的场所。 **本国独特标准:** 已被公共机构等认可为具有重要生物多样性保护意义的地点; 里地里山等次生环境中具有特征性生态系统的场所; 用于传统工艺或传统活动等地方传统文化的自然资源场所。	**与IUCN相同/相近:** 完整的生态系统; 具代表性的自然生态系统; 关键生物多样性区域; 稀有/受威胁/濒危物种的群落及其关键栖息地; 分布受限物种; 提供关键生态系统功能与服务的区域; 生态与野生动物连通性重要区域。 **本国独特标准:** 具有文化意义的野生物种; 在高度改造景观中残存的栖息地; 具有高生态恢复潜力或物种复育潜力的重要区域。

田为主, 18处以农田与自然植被镶嵌为主, 2处以城市为主。由于日本将社会-生态系统型生产性景观与海域(socio-ecological production landscapes and seascapes)作为其自然共生地体系的重要来源, 因此其多数OECMs位于城市和农业区, 且因面积较小而无法统计主导用地, 而可统计的85处中有15处以城市用地为主, 29处以农田或农林混合用地为主, 其余41处以林地为主。我们基于各案例的管理措施文件及日本环境省提出的自然共生地各类生态系统工作重点(https://policies.env.go.jp/nature/biodiversity/30by30alliance/documents/lowBio/30by30site-append01-Active-list.pdf)总结了各类用地中的管理措施要点(表2)。

3.3 不同使用主体OECMs管理机制特征

不同利用方式会给场地生物多样性带来不同的影响, 因而需要针对性地制定不同管理措施和监测措施。考虑不同使用主体的活动特征及对保护管理措施的响应程度特征, 可将使用主体分为访客、工作人员、居民3大类: 访客指以休闲观光、参与活动等目的进入OECMs的人群, 需靠管理措施对其行为进行引导; 工作人员指单位内部员工(或学生), 通常熟悉场地管理要求并可参与日常保护管理; 居民指OECMs内或临近区域的居民, 通常在场地中进行日常生产生活活动。同时, 针对少量多种使用主体混杂且功能综合性较强的案例增设了“混合主体”大类。在此基础上, 参照我国《城市用地分类与规划建设用地标准》(GB50137-2011)中的城乡用地分类及城市建设用地分类, 归纳了不同使用主体下的场地类型, 并根据场地实际使用及管理特征对其中部分类型进行细分; 对于个别以保护为首要目标且无对应用地分类的区域, 在以工作人员为主体的大类下增设“特别管理区”类型。本文基于现有199处OECMs保护管理措施文件总结了各类OECMs中主要人类活动特点及对应的管理措施要点(表3)。

总体上, 以访客为使用主体的OECMs主要开展游憩和自然教育相关活动, 目前的管理和监测措施多关注低影响活动的提供、定期巡护与监测、访客行为引导及管理、公众参与调查等。以工作人员为主体的OECMs通常有较完善的内部人员参与管理体系, 开展定期维护、影响监测、物种调查等工作, 同时也有较多有控制地向外部开放和展示的民众参与及教育宣传机制。以居民为主体的OECMs较多通过多方协作开展日常管理维护, 由专业机构主导开展监测, 社区民众参与日常巡视并以主题活动形式加入监测及管护工作, 周边青少年自然教育相关活动开展频繁; 农林用地的管理和监测需更多协调生物多样性保护与作物生产的关系, 注重关键物种监测及野生动物对经济作物的影响控制, 同时顺应生物需求调整养护工作开展的时间及区域。

4 OECMs中国化思路

OECMs的中国化应当坚持“以我为主、为我所用”的原则, 根植于我国独特的政治、经济、文化、社会背景, 基于现有的国土空间规划和自然保护地体系逻辑及特征展开。本研究基于前文分析, 就治理模式、认定体系和管理机制三方面提出初步思路。

4.1 探索适宜治理模式, 推动中国OECMs主流化

目前全社会各类主体对OECMs工作参与度最高的两个国家, 加拿大和日本, 均采用组成伙伴关系的方式, 由政府倡导成立合作联盟, 带动不同类型治理主体参与OECMs体系建设。建议中国尽快由相关政府部门牵头, 结合国情和生物多样性保护共识, 推动组建保护伙伴关系, 如“中国3030联盟”, 在相关概念、认定标准及流程、协同治理模式等基

础问题上形成共识, 基于现有“中国OECMs潜力案例”筛选的案例形成示范模型, 逐步形成可复制的认定指标、评估标准、合作及支持机制等, 再进一步推动社会各界主体参与大范围申报, 避免因推广速度超过管理能力而带来风险(Zhao & Wang, 2026)。

表2 不同地表类型其他有效的区域保护措施(OECMs)管理措施要点

Table 2 Key management measures for other effective area-based conservation measures (OECMs) across different landcover types

主导地类 Dominant landcover	保护关注点高频词 Frequent terms of conservation concerns	管理特色 Management features	规划设计要点 Design considerations	代表案例 Representative project
农田 Cropland	连通性; 物种繁殖和越冬; 两栖和爬行动物; 珍稀物种; 传统农事风俗文化 Connectivity; species reproduction and overwintering; amphibians and reptiles; rare species; traditional agricultural practices and cultural customs	合作管理为主; 多为新纳入保护体系; 不同季节不同措施 Primary reliance on collaborative management; most areas are newly designated within the conservation network; implementing season-specific measures	分区规划; 关注物种连通性; 景观和视线廊道 Zoning; prioritizing species connectivity; landscape and visual corridors	北海道大学札幌校区 Hokkaido University-Sapporo Campus[①] 旅行者廊道 Voyageurs corridor[②]
农田与自然植被镶嵌 Cropland and vegetation mosaic	连通性; 物种繁殖和越冬; 两栖和爬行动物; 区域生态功能支持 Connectivity; species reproduction and overwintering; support for regional ecological functions	机构管理为主; 不同季节不同措施 Management predominantly by institutions; implementing season-specific measures	分区规划; 光照环境; 观察通道 Zoning; light environment; observation corridor	阿斯制药坂越工场 Earth Corporation Sakoshi Factory (Earth Forest in Sakoshi)[③]
林地 Woodland	珍稀动植物; 生态修复; 外来物种防控; 水源涵养 Rare flora and fauna; ecological restoration; invasive species management; water conservation	政府和企业管理为主; 常态化养护; 采伐管理; 各季节不同管理重点; 低干扰作业; 多方合作 Government and corporate co-led management; routine maintenance; regulated harvesting; seasonally-adapted management priorities; low-impact operations; multi-stakeholder collaboration	分区规划; 保留自然区域; 动态监测系统; 提供环境教育和宣传场地 Zoning; preservation of natural areas; adaptive monitoring systems; provision of sites for public awareness and education	北海道大学雨龙研究林 Hokkaido University-Uryu experimental forest[④] 格罗斯岛和爱尔兰国家纪念遗址 Grosse Île and the Irish Memorial National Historic Site[⑤]
草地 Grassland	农林复合系统; 野生动物栖息地; 低强度可持续生产; 生态廊道 Agroforestry ecosystem; wildlife habitat; low-intensity sustainable production; ecological corridor	参与性管理计划; 能力建设与环境教育 Participatory management plan; capacity building and environmental education	生态廊道建设; 人类使用与生态修复的协调 Ecological corridor construction; coordinating human use with ecological restoration	菲勒蒙-利米廊道 Philemon Wright Corridor[⑥]
城市用地 Urban land	连通性; 踏脚石; 自然教育; 体验 Connectivity; stepping stones; nature education; experience	合作管理为主; 季节动态养护; 公众参与 Collaborative management; seasonally adaptive maintenance; public participation	分区规划; 游憩设施与物种关系; 人工生境 Zoning; relationship between recreational facilities and species; artificial habitats	兵库尼崎之森中央绿地 Amagasaki Forest Central Green Space[⑦]
裸地 Bare land	濒危动植物; 珍稀动物栖息地; 生态系统 Endangered flora and fauna; habitat for rare animals; ecosystem	管控狩猎; 旅游活动管理; 发动多方合作 Regulated hunting; visitor activity management; mobilizing multi-stakeholder collaboration	监测系统; 分区明确对自然和文化遗产保护要求 Monitoring systems; zoning with explicit conversation requirements for natural and cultural heritage	塔西利恩阿耶文化公园 Tassili n'Ajjer Cultural Park[⑧]
湿地水体 Wetland & Water	文化景观; 水生生物; 水文功能 Cultural landscape; aquatic organisms; hydrological functions	政府管理为主; 结合运营进行保护 Government-led management; conservation through operations	暂无 Not reported for now	里多运河国家历史遗址 Rideau Canal National Historic Site[⑨]

① https://policies.env.go.jp/nature/biodiversity/30by30alliance/documents/nintei/R5second01_HokkaidoUniversity_SapporoCampus.pdf.
② https://www.nps.gov/voya/learn/management/upload/VOYA-5-year-Priorities_508-3.pdf.
③ https://policies.env.go.jp/nature/biodiversity/30by30alliance/documents/nintei/R5second51_EarthCorporation_SakoshiNoMori.pdf.
④ https://policies.env.go.jp/nature/biodiversity/30by30alliance/documents/nintei/R4Late2_Uryu_Research_Forest.pdf.
⑤ https://parks.canada.ca/lhn-nhs/qc/grosseile.
⑥ https://publications.gc.ca/collections/collection_2022/ccn-ncc/W93-63-2012-eng.pdf.
⑦ https://policies.env.go.jp/nature/biodiversity/30by30alliance/documents/nintei/R5Early57_Hyogo_Prefectural_Amagasaki_Forest_Central_Green_Space.pdf.
⑧ https://worldheritageoutlook.iucn.org/node/988/pdf?year=2020.
⑨ https://parks.canada.ca/lhn-nhs/on/rideau/info/plan/plan-2022.

表3　不同使用主体及场地类型其他有效的区域保护措施(OECMs)的管理措施要点

Table 3　Management measures for other effective area-based conservation measures (OECMs) by different governing entities and site types

场地类型 Site type	主要活动 Primary activities	管理要点 Key management aspects	监测要点 Key monitoring aspects	代表案例 Representative project
访客 Visitor				
绿地与广场用地: 廊道 Green space and square land: corridors	生态修复工程; 休闲活动; 生物多样性维护 Ecological restoration project; recreational activities; biodiversity conservation	提升生态连通性; 划定分区并管控人类活动强度; 多方参与协同治理 Enhancing ecological connectivity; zoning and regulating human activity intensity; multi-stakeholder collaborative governance	栖息地状况监测; 动植物监测; 专业机构主导监测 Habitat condition monitoring; biodiversity monitoring; agency-led monitoring	菲勒蒙-利米廊道 Philemon Wright Corridor①
绿地与广场用地: 郊野公园 Green space and square land: country park	生物多样性维护; 自然体验 Biodiversity conservation; nature-based experience	多维度资源保护; 体验导向的游客管理; 强化公众参与和宣传教育 Multi-dimensional resource conservation; experience-oriented visitor management; strengthening public engagement and awareness campaigns	定期开展监测 Regular monitoring	安达基市立自然公园 Parque Municipal Natural Andaki②
绿地与广场用地: 城市公园 Green space and square land: urban park	日常游憩; 自然教育; 公众参与活动; 生态系统服务 Daily recreation; environmental education; public participation activities; ecosystem services	访客行为管理; 外来物种管控; 日常随时巡护; 根据生物需求调整养护工作时间和区域; 生态修复 Visitor behavior management; invasive species control; routine and responsive patrolling; adjusting maintenance schedules and areas based on biological needs; ecological restoration	保护对象定期监测; 公众参与调查 Regular monitoring of conservation targets; citizen science surveys	爱知县春日井市高森山公园 Aichi Prefecture Kasugai City Takamoriyama Park③
水域: 自然水域 Aquatic areas: natural waters	观光游览; 生态保护 Sightseeing; ecological conservation	多方协助管理; 恢复保护特有植被 Multi-party assisted management; restoring and conserving endemic vegetation	重点物种监测; 多方参与式监测 Key species monitoring; multi-stakeholder participatory monitoring	伊瓜滩 Playón del Iguá④
文物古迹用地 Heritage site	观光游览; 文化教育 Sightseeing; cultural education	维护遗址纪念的完整性; 多方协助管理; 游线规划引导 Preserving the commemorative integrity of the heritage site; management with multi-party assistance; visitor route planning	重点物种监测; 生态系统调查; 定期监测文化和自然遗产资源; 考虑历史资源的优先次序 Key species monitoring; ecosystem surveys; regular monitoring of cultural and natural heritage resources; priority setting for historical resources	伦诺克斯堡国家历史遗址 Fort Lennox National Historic Site⑤
工作人员 Manage-ment personnel				
特别管理区 Special management area	特有物种保护; 资源管理经营 Endemic species conservation; resource management and stewardship	以生物多样性保护为首要目标; 关键栖息地管理; 多方协助管理; 生境评估 Prioritizing biodiversity conservation as the primary objective; critical habitat management; management with multi-party assistance; habitat assessment	定期普查评估; 对比研究; 专业人员开展全面监测 Regular census and assessment; comparative studies; comprehensive monitoring by professionals	塔基图穆保护区 Takitumu Conservation Area⑥
商务用地 Commercial land	工作; 参观活动; 企业合作活动 Management operations; guided tours; corporate partnership programs	员工参与维护与管理; 根据生物需求调整养护工作时间、区域及养护强度 Staff involvement in maintenance and management; adjusting timing, zones, and intensity based on species' requirements	重点物种监测; 员工参与定期巡护调查; 公众参与调查 Key species monitoring; staff-led regular patrol-based surveys; citizen science surveys	格林怀斯株式会社总公司 GREEN WISE Co., Ltd. Head Office⑦
工业用地 Industrial land	工作; 参观活动; 企业合作活动 Management operations; guided tours; corporate partnership programs	员工参与维护与管理; 根据生物需求调整养护工作时间和区域; 分区管理 Staff involvement in maintenance and management; adjusting timing, zones based on species' requirements; zoning management	重点物种监测; 员工参与调查; 公众参与调查 Key species monitoring; staff-involved surveys; public participation in surveys	花王株式会社和歌山工厂 Kao Corporation Wakayama Plant⑧

① https://publications.gc.ca/collections/collection_2022/ccn-ncc/W93-63-2012-eng.pdf.
② https://www.belendelosandaquies-caqueta.gov.co/noticias/plan-de-manejo-parque-municipal-natural-andaki.
③ https://policies.env.go.jp/nature/biodiversity/30by30alliance/documents/nintei/R5second39_AichiKasugaiCityTakamorisanPark.pdf.
④ https://drive.google.com/drive/folders/1QHj40MGpr2BmxqR6LoQZs6CqMsU36x9r.
⑤ https://parcs.canada.ca/lhn-nhs/qc/lennox.
⑥ http://cookislands-data.sprep.org/resource/takitumu-conservation-area-management-plan-2020-2030.
⑦ https://policies.env.go.jp/nature/biodiversity/30by30alliance/documents/nintei/R5second24_GreenWiseCo.pdf.
⑧ https://policies.env.go.jp/nature/biodiversity/30by30alliance/documents/nintei/R5Early62_Kao_Corporation_Wakayama_ Plant.pdf.

表3 (续) Table 3 (continued)

场地类型 Site type	主要活动 Primary activities	管理要点 Key management aspects	监测要点 Key monitoring aspects	代表案例 Representative project
科研教育用地: 学校用地 Land for scientific research and education: school sites	教学活动; 日常游憩; 公众教育 Educational programs; daily recreation; public education	活动需申请; 分区管理; 根据生物需求调整养护工作 Activity permit system; zoning management; maintenance adjusted to biological needs	活动前后调查; 定期巡护; 定期监测; 学生为监测主体 Pre- and post-activity surveys; regular patrols; periodic monitoring; student-led monitoring	北海道大学札幌校区 Hokkaido University-Sapporo Campus
科研教育用地: 科研用地 Land for scientific research and education: research facilities	科学研究; 生态修复 Scientific research; ecological restoration	分区管理; 根据生物需求调整养护工作 Zoning management; maintenance adjusted to biological needs	定期巡护; 定期监测; 活动前后调查 Regular patrols; periodic monitoring; pre- and post-activity surveys	清瀬市大林组技术研究所 Kiyose City Big Woods in Obayashi Technology Research Institute[①]
居民 Residents				
居住用地 Residential land	居住; 日常休憩 Residence; daily leisure	常驻管理; 按内容划分实施时间; 多以公众参与活动形式实施维护工作 On-site management; task-specific scheduling; maintenance often conducted as public participation activities	聚焦重点物种; 抽样检测; 与专业机构或专家合作 Focusing on key species; sampling and testing; collaboration with professional institutions or experts	“Branch神户学园都市”用地东侧斜坡 Branch Kobe Gakuentoshi[②]
水域: 水库 Aquatic areas: reservoirs	生态保护; 水源涵养; 外来物种清除 Ecological conservation; water retention; invasive species removal	保障水质优质; 开展相应物种保护活动 Ensuring high water quality; implementing targeted species conservation activities	委托专业机构检测; 水质监测; 跟踪观察定期维护 Commissioning professional institutions for testing; water quality monitoring; tracking and observing regular maintenance	青下水库 Sendai City Waterworks[③]
水域: 渔业用地 Aquatic areas: fisheries	鱼类养殖和畜牧业; 生态保护 Aquaculture and animal husbandry; ecological conservation	多方协助管理; 恢复保护原有物种 Management with multi-party assistance; restoring and conserving native species	记录生物物种; 注重气候变化带来的影响 Biodiversity inventories; accounting for climate change impacts	拉雷塞达自然保护区 Reserva Natural la Reseda[④]
农林用地: 农业用地 Agricultural and forestry land: cropland	种植生产; 自然体验 Crop production; nature-based experience	日常巡视; 特定区域生物危害防治措施; 与生态友好农业及农业文化融合 Routine patrols; pest management measures in specific zones; integration with eco-friendly agriculture and agricultural heritage	持续监视; 招募志愿者参与监测活动 Continuous surveillance; recruiting volunteers for monitoring activities	鸟取县八头船冈环境保全区域 Yazu-funaoka, Tottori Prefecture, Environmental Conservation Area[⑤]
农林用地: 农用林 Agricultural and forestry land: woodland for agricultural use	农业生产为主, 种植经济树种 Agriculture-dominated production with economic tree species	定期巡视; 特定区域采取兽害防治措施; 根据生物需求调整养护工作时间和区域 Regular patrols; wildlife damage prevention measures in specific areas; maintenance timing and zones adjusted to biological needs	重点物种类群及栖息环境定期监测; 多方合作监测 Regular monitoring of priority species groups and their habitats; collaborative monitoring with multiple parties	森田守中心 Moritamori Field Guardian Base[⑥]
农林用地: 林业用地 Agricultural and forestry land: woodland	林业生产活动; 自然体验 Forestry production activities; nature-based experience	分区规划; 适应性管理; 日常巡视; 协同治理; 基于树木生长周期的管理; 根据生物需求调整养护工作时间和区域 Zoning planning; adaptive management; routine patrols; collaborative governance; management based on tree growth cycles; maintenance timing and zones adjusted to biological needs	以植物和动物为主要监测对象; 多方协作; 专业人员开展全面监测; 监测反馈适应性管理 Focusing monitoring on flora and fauna; multi-stakeholder collaboration; comprehensive monitoring by professionals; adaptive management informed by monitoring feedback	可口可乐装永井水源之森 Coca-cola Bottlers Japan Water Source Forest[⑦]

① https://policies.env.go.jp/nature/biodiversity/30by30alliance/documents/nintei/R5Early20_Obayashi_Technical_Research_Institute_wooded_area.pdf.
② https://policies.env.go.jp/nature/biodiversity/30by30alliance/documents/nintei/R5Early56_Branch_Kobe_Gakuentoshi_Chigaya_community.pdf.
③ https://policies.env.go.jp/nature/biodiversity/30by30alliance/documents/nintei/R5second07_SendaiCity_WaterworksBureau_Aoshita_WaterCulverts.pdf.
④ https://tinyurl.com/mdy6zart.
⑤ https://policies.env.go.jp/nature/biodiversity/30by30alliance/documents/nintei/R5Early63_Tottori_Prefecture_Yazu-Funaoka_Environmental_Conservation_Area.pdf.
⑥ https://policies.env.go.jp/nature/biodiversity/ 30by30alliance/documents/nintei/R5Early6_Moritamori_Center.pdf.
⑦ https://policies.env.go.jp/nature/biodiversity/30by30alliance/documents/nintei/R5second62_CocaColaBottlersJapan_SuigenNoMoriEbino.pdf.

表3 (续) Table 3 (continued)

场地类型 Site type	主要活动 Primary activities	管理要点 Key management aspects	监测要点 Key monitoring aspects	代表案例 Representative project
混合主体 Mixed user groups				
多功能综合用地 Mixed-use land	生态维护; 自然教育; 观光休闲; 流域环境管理; 饮用水供应 Ecosystem stewardship; nature education; sightseeing and leisure tourism; watershed environmental management; potable water supply	分区管理; 提供自然体验场所及活动; 协同治理; 资源可持续利用; 教育宣传 Zoning planning; provision of natural experience sites and activities; co-management; sustainable resource use; education and outreach	委托专业人员检测; 设立多个自动监测站 Testing commissioned to professionals; deployment of multiple automated monitoring stations	湘南平塚缓坡田畔山林 Shonan Hiratsuka Yurugi Satochi-Satoyama①; 塞瓦斯河流域 Las Ceibas River Basin②

在基础体系建立后, 多主体的伙伴关系有助于全方位助力中国OECMs主流化工作推广, 为自然保护地外的物种栖息地保护提供充分的保障与支持。通过政府主导完善政策支持体系, 社会资金助力广泛参与及系统可持续, 教育科研机构推进科学支撑与意识提升, 各场地提供宣传教育与体验的协作模式, 完善科普宣教、资金、品牌等各方面的支持体系, 形成良好的品牌效应及保护与物质或精神收益的良性循环(刘弋洋等, 2026), 吸引更多具有潜力的地区加入OECMs体系, 提升生物多样性保护效果。未来可结合基于自然的解决方案等各类生物多样性保护主流化工作(靳彤等, 2023), 共同贡献于中国实现生物多样性保护"30 × 30"目标, 构建多样化且具有良好适应性的生物多样性就地保护网络。

4.2 完善中国保护用地体系, 构建与国际OECMs认定的衔接机制

长远而言, 中国需要构建与我国现有自然保护地体系和生态保护红线相补充的保护用地体系, 以将生物多样性保护纳入各级政府和部门发展规划与国土空间规划(张丽荣等, 2023)。基于相关研究及前文分析, 笔者认为"自然保护兼用地"是符合中国国土空间规划背景的适宜名称(王应临等, 2024; 杨锐等, 2024; 周志华等, 2025), 其与我国自然保护地及生态保护红线关系清晰, 具备成为国土空间规划中一种用地管制类型的基本条件。完善保护用地体系的远期目标是通过精准识别、精确保护、精细管理, 结合生物多样性主流化, 最终构成"自然保护地-自然保护兼用地-可持续利用地(其他区域)"的保护-利用带谱, 实现全部国土空间中生物多样性的全面有效保护(杨锐和曹越, 2018; 杨锐等, 2024), 实现人与自然和谐共生的愿景。

自然保护兼用地可能包含公益林、候鸟迁徙通道节点、自然圣境、社会公益保护地等具有重要生态功能但同时已有保护管理基础的区域(王伟和李俊生, 2021; 靳彤等, 2022; 周志华等, 2025), 也可包含耕地、公园、校园、自然保护地外围地带、农业文化遗产等对生物多样性维持具有重要意义的兼容性利用区域(郭旋等, 2025)。未来需进一步凝聚共识, 明确自然保护兼用地的定义与内涵、识别与认定、规划与管理等方面的机制及标准, 将前述潜在区域纳入这一体系, 与自然保护地和生态保护红线等共同构成我国生物多样性就地保护网络的一部分。

在此基础上, 需完善其与国际OECMs识别认定的衔接机制, 以便于完成《昆蒙框架》目标3的履约。根据自然保护兼用地定义(杨锐等, 2024), 其符合国际OECMs的标准, 且与生态保护红线互不交叠, 因而届时可基于已制定的中国OECMs评估标准对自然保护地外有意申报的生态保护红线进行评估, 并将其中符合国际标准的区域纳入候选OECMs, 与自然保护兼用地一同经生态环境部复核后, 作为中国OECMs提交至WD-OECM数据库, 完成履约(图3)。

4.3 构建弹性管理机制, 支持潜在OECMs因地制宜落实就地保护

动态性和灵活性是OECMs长期有效运行的重要条件(赵维洋等, 2025), 为确保我国OECMs持续有效地保护生物多样性, 提出机制和场地层面的工作建议如下:

① https://policies.env.go.jp/nature/biodiversity/30by30alliance/documents/nintei/R5second26_ShonanHiratsukaYurugiSatoyama.pdf.
② https://drive.google.com/file/d/1p7qjlZaLst941jgtjO7JtTXTTQ3ao2hg/view?pli=1.

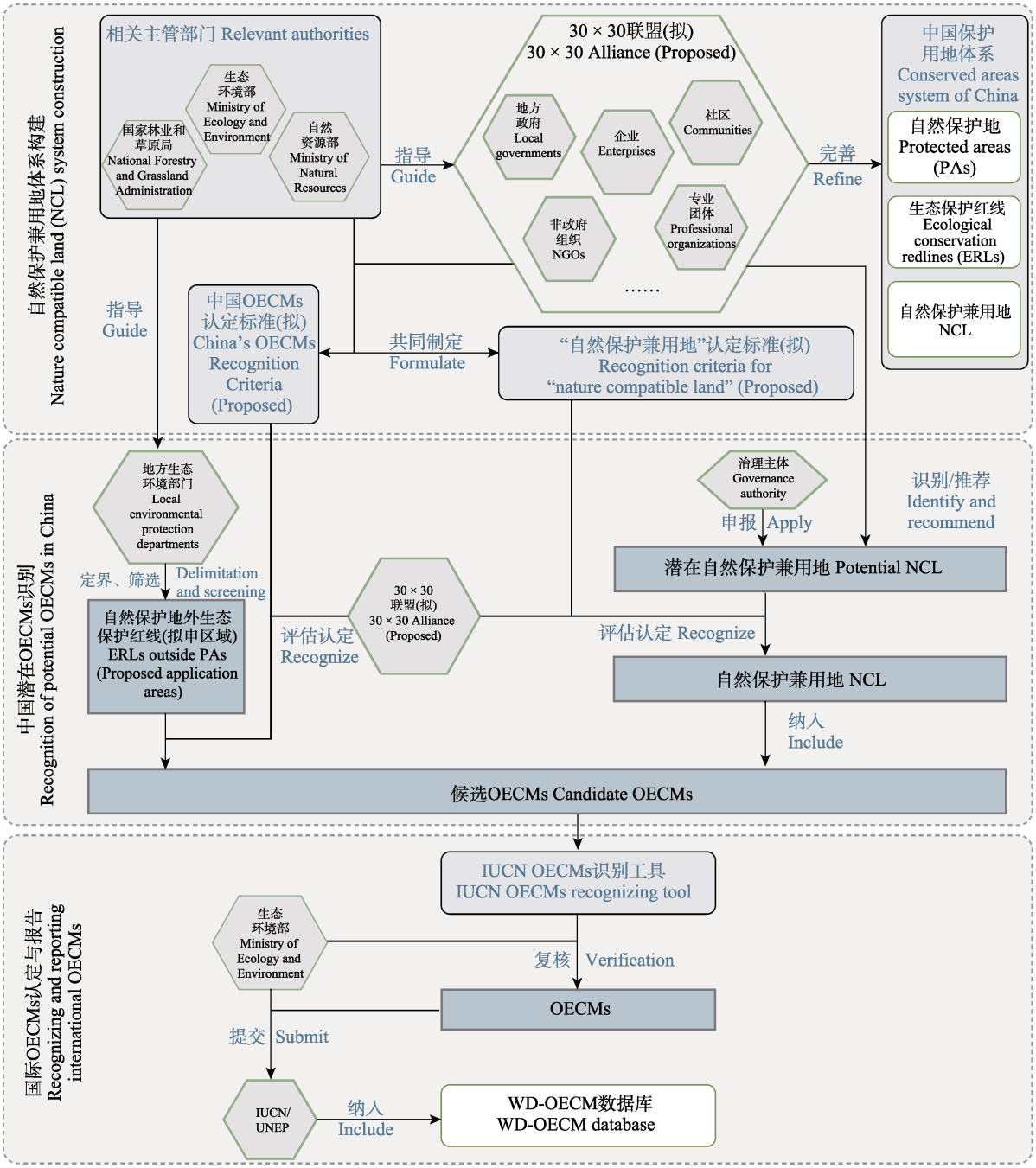


图3　中国自上而下-自下而上结合的其他有效的区域保护措施(OECMs)识别认定体系示意

Fig. 3　Schematic representation of China's integrated top-down and bottom-up approach to identifying and recognizing other effective area-based conservation measures (OECMs). NGOs, Non-Governmental Organizations.

(1)机制层面，构建长效管理评估机制与动态退出机制。对生物多样性的长期有效保护是国际OECMs认证的核心标准之一，但目前相关研究和实践中缺少统一标准(Cook, 2024b)。中国应首先在国家层面确定保护效果评价的整体性标准，根据不同的土地类型、保护对象需求等特征，制定具有适应性的评价标准及动态退出机制(Zhao & Wang, 2026)。可以借助科研机构、社会团体等力量进行监测、记录及分析工作，并充分发挥OECMs治理主体多样性的特色，构建多方参与的监督反馈平台(侯姝彧, 2023)。关于退出机制，加拿大OECMs认证指南中明确提出，如某一OECM长期提供生物多样性

保护惠益的能力受损, 应考虑移除, 但尚未提供具体评估标准。日本自然共生地的管理规划要求设置5年的规划期限, 绝大多数OECMs的管理措施中提出定期监测生物多样性状况并进行管理审查, 将无法实现保护效果的场地从OECMs中移除。目前南非、秘鲁、哥伦比亚、摩洛哥均曾将已认定OECMs从数据库移除, 主要原因是其被认定为自然保护地或进行了整合优化。由于OECMs体系运行时间有限, 暂时没有因长期保护效果评估不达标而被移除的场地, 未来相关要求如何落实有待进一步观察。

(2)场地层面, 由于动物在不同季节的习性普遍存在差异, 需要场地管理措施随保护对象在不同区域和时段的生境需求及保护需求动态变化, 因此各OECM须因地制宜地制定各自的保护管理措施, 实现兼容性、精细化的保护管理。虽然OECMs不存在统一普适的具体管理措施, 但将现状零散的各类相关保护管理方法进行系统性的总结, 完善针对多种功能用地的生物多样性保护管理方法, 可为自然保护地外各类土地利用类型中的物种栖息地保护管理提供系统性的保护策略与模式, 并为一线的管理工作提供技术指南与方法参考。

在各国OECMs实践工作加速推进的当下, 相应理论体系与实证模式的研究相对滞后, 本研究从中国《昆蒙框架》履约需求出发, 从治理模式、认定体系、管理机制3个方面综合分析了各国各类OECMs体系建设现状及特征, 并基于我国自然保护地及国土空间规划体系现状, 提出了OECMs中国化思路。治理模式方面, 通过统计分析识别了各国OECMs的治理主体及管理目标特征, 并详解最具代表性的加拿大和日本模式, 其以伙伴关系为核心推动OECMs工作的思路可为国内构建合作机制及OECMs主流化路径提供重要参考。认定体系方面, 着重分析了基于本国自然保护地体系构建本土化OECMs认定体系的经验, 为我国构建与国内国土空间规划相适应的自然保护兼用地体系并与国际OECMs接轨的路径提供参考。管理机制方面, 基于199处OECMs的管理措施文本及相关资料, 梳理了不同地表类型及使用主体的OECMs管理机制要点, 为国内潜在OECMs制定管理机制及各个场地自下而上推动工作提供思路。尽管目前全球可供分析的样本有限, 尚未形成标准模式, 但各类代表OECMs的管理措施要点对于潜在OECMs在场地尺度的工作推进仍具有参考价值。基于前文分析, 提出探索治理模式、完善保护用地体系、构建弹性管理机制的近期工作建议, 为我国完成“30 × 30”目标履约及“人与自然和谐共生”愿景下国土空间全域“保护-利用”梯度构建提供参考。

ORCID

侯姝彧 https://orcid.org/0000-0002-1694-0078
刘盈盈 https://orcid.org/0009-0000-8512-4843
杨锐 https://orcid.org/0000-0001-6212-8753

参考文献

Artelle KA, Zurba M, Bhattacharyya J, Chan DE, Brown K, Housty J, Moola F (2019) Supporting resurgent indigenous-led governance: A nascent mechanism for just and effective conservation. Biological Conservation, 240, 108284.

Beazley L, Kenchington E, Korabik M, Fenton D, King M (2021) Other effective area-based conservation measures promotes recovery in a cold-water coral reef. Global Ecology and Conservation, 26, e01485.

CBD (Convention on Biological Diversity) (2022) COP15 Decision. https://www.cbd.int/doc/c/c2db/972a/fb32e0a277bf1ccfff742be5/cop-15-05-add1-en.pdf/. (accessed on 2024-12-20)

Cook CN (2024a) Diverse approaches to protecting biodiversity: The different conservation measures discussed as possible other effective area-based conservation measures. Conservation Letters, 17, e13027.

Cook CN (2024b) Progress developing the concept of other effective area-based conservation measures. Conservation Biology, 38, e14106.

Donald PF, Buchanan GM, Balmford A, Bingham H, Couturier AR, de la Rosa Jr GE, Gacheru P, Herzog SK, Jathar G, Kingston N, Marnewick D, Maurer G, Reaney L, Shmygaleva T, Sklyarenko S, Stevens CMD, Butchart SHM (2019) The prevalence, characteristics and effectiveness of Aichi Target 11's "other effective area-based conservation measures" (OECMs) in key biodiversity areas. Conservation Letters, 12, e12659.

Gooden JL (2019) Cultivating identity through private land conservation. People and Nature, 1, 362–375.

Gray PA, Cheriton D, Gaetz N, Lehman P, Sherwood J, Beechey TJ, Lemieux CJ (2018) Comparing screening tools for assessment of potential "other effective area-based conservation measures" in Ontario, Canada. Parks, 24(SI), 31–48.

Guo X, He SY, Min QW (2025) Ideas and ways for agricultural sectors to implement the Convention on Biological Diversity: Insights from the management of Important

Agricultural Heritage Systems. Biodiversity Science, 33, 24527. (in Chinese with English abstract) [郭旋, 何思源, 闵庆文 (2025) 农业部门履行《生物多样性公约》的思路与途径——来自重要农业文化遗产管理的启示. 生物多样性, 33, 24527.]

Heo HY, Park SJ (2023) A study on the identifying OECMs in Korea for achieving the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. Korean Journal of Environment and Ecology, 37, 302–314.

Hou SY (2023) Identification and Management of the Priority Areas for Conservation-compatible Areas for Birds in China. PhD dissertation, Tsinghua University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [侯姝彧 (2023) 中国鸟类保护兼用地优先区域识别与管理研究. 博士学位论文, 清华大学, 北京.]

Hou SY, Yang R, Zhao ZC, Cao Y, Tseng TH, Wang FY, Wang H, Wang P, Wang X, Yu L (2024) A cost-effective approach to identify conservation priority for 30 × 30 biodiversity target on the premise of food security. Science of the Total Environment, 941, 172870.

IUCN (2019) Recognising and Reporting Other Effective Area-based Conservation Measures. IUCN, Gland, Switzerland.

Jia YF, Sun LL, Guo J, Ren SC, Yang HY, Huang G, Wen L, Saintilan N, Chen Q, Wang YY, Lei GC (2025) Identifying non-breeding habitat conservation gaps of the critically threatened spoon-billed sandpiper (*Calidris pygmaea*) using species distribution model. Global Ecology and Conservation, 61, e03640.

Jin T, Bu JY, Ma JZ (2022) Other-effective area-based measures of global experiences and implications for Post-2020 Biodiversity Conservation in China. Journal of West China Forestry Science, 51(1), 1–8. (in Chinese with English abstract) [靳彤, 卜君玉, 马建忠 (2022) 其他有效的区域保护措施的国际经验及对中国2020年后生物多样性保护的启示. 西部林业科学, 51(1), 1–8.]

Jin T, Peng YY, Zeng LS, Chu ZT, Ge L, Zhang XQ (2023) Promoting the mainstreaming of biodiversity conservation. Natural Protected Areas, 3(3), 35–44. (in Chinese) [靳彤, 彭昀月, 曾丽诗, 楚哲婷, 葛乐, 张小全 (2023) 基于自然的解决方案: 推动生物多样性保护主流化. 自然保护地, 3(3), 35–44.]

Jonas HD, Bingham HC, Bennett NJ, Woodley S, Zlatanova R, Howland E, Belle E, Upton J, Gottlieb B, Kamath V, Lessmann J, Delli G, Dubois G, Ahmadia G, Claudet J, Cook C, Deza J, Grorud-Colvert K, Gurney G, Lemieux CJ, Ruiz L (2024a) Global status and emerging contribution of other effective area-based conservation measures (OECMs) towards the '3030' Biodiversity Target 3. Frontiers in Conservation Science, 5, 1447434.

Jonas HD, Wood P, Woodley S (2024b) Guidance on Other Effective Area-based Conservation Measures (OECMs). IUCN WCPA Good Practice Series, No. 36. Gland, Switzerland.

Lemieux CJ, Gray PA, Devillers R, Wright PA, Dearden P, Halpenny EA, Groulx M, Beechey TJ, Beazley K (2019) How the race to achieve Aichi Target 11 could jeopardize the effective conservation of biodiversity in Canada and beyond. Marine Policy, 99, 312–323.

Liu SQ, Hua FY, Xia F, Yan LL, Yu F, Ye H, Peng P, Zhang DY, Guan XY, Fu JP, Liang X, Hou XR, Li XY, Zhao XR (2024) Stopover habitat quality of urban green space for migratory landbirds and the impact of urban wilding measures. Biodiversity Science, 32, 24046. (in Chinese with English abstract) [刘双祺, 华方圆, 夏舫, 闫亮亮, 于方, 叶红, 彭澎, 张东元, 关雪燕, 付建平, 梁烜, 侯笑如, 李晓阳, 赵欣如 (2024) 城市绿地作为迁徙陆鸟中途停歇地的栖息地质量及其受留野措施的影响. 生物多样性, 32, 24046.]

Liu YY, Lü JY, Hou YL (2026) From conflict to symbiosis: The Chinese case of harmony between man and nature in crested ibis habitat. Natural Protected Areas, doi: 10.12335/2096-8981.2024091401. (in Chinese with English abstract) [刘弋洋, 吕佳谕, 侯一蕾 (2026) 从冲突到共生: 朱鹮栖息地人与自然和谐共生的中国案例. 自然保护地, doi: 10.12335/2096-8981.2024091401.]

Lü Z (2022) Meeting China's "3030 goal" on biodiversity conservation. Frontiers, (4), 24–34. (in Chinese with English abstract) [吕植 (2022) 中国生物多样性保护与"3030目标". 人民论坛·学术前沿, (4), 24–34.]

MacKey B, Dellasala DA, Kormos C, Lindenmayer D, Kumpel N, Zimmerman B, Hugh S, Young V, Foley S, Arsenis K, Watson JEM (2015) Policy options for the world's primary forests in multilateral environmental agreements. Conservation Letters, 8, 139–147.

Mascorda Cabre L, Hosegood P, Attrill MJ, Bridger D, Sheehan EV (2021) Offshore longline mussel farms: A review of oceanographic and ecological interactions to inform future research needs, policy and management. Reviews in Aquaculture, 13, 1864–1887.

No'kmaq M, Marshall A, Beazley KF, Hum J, Joudry S, Papadopoulos A, Pictou S, Rabesca J, Young L, Zurba M (2021) "Awakening the sleeping giant": Re-indigenization principles for transforming biodiversity conservation in Canada and beyond. FACETS, 6, 839–869.

Renwick AR, Robinson CJ, Garnett ST, Leiper I, Possingham HP, Carwardine J (2017) Mapping indigenous land management for threatened species conservation: An Australian case-study. PLoS ONE, 12, e0173876.

Schram C, Ladell K, Mitchell J, Chute C (2019) From one to ten: Canada's approach to achieving marine conservation targets. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 29(S2), 170–180.

Sinthumule NI (2025) Sacred natural sites as other effective area-based conservation measures (OECMS) for biodiversity conservation in South Africa: Key opportunities and challenges for policy and practice. Journal for Nature

Conservation, 86, 126935.

Tang XP, Tian H, Jiang YF, Zhang BL (2024) Systematic optimization of in-situ biodiversity conservation patterns. Research of Environmental Sciences, 37, 2093–2099. (in Chinese with English abstract) [唐小平, 田禾, 蒋亚芳, 张博琳 (2024) 系统优化生物多样性就地保护格局. 环境科学研究, 37, 2093–2099.]

Tian Y, Li JS (2024) Analysis of the connotation and implementation path for the 30 by 30 target in the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. Biodiversity Science, 32, 24086. (in Chinese with English abstract) [田瑜, 李俊生 (2024)《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》“3030”目标的内涵及实现路径分析. 生物多样性, 32, 24086.]

Tseng TH, Wang FY, Sun MC, Cao Y, Hou SY, Zhou YX, Zhao ZC, Yang R (2025) Protected areas unevenly contribute to terrestrial vertebrate habitat conservation in China. Communications Earth & Environment, 6, 313.

UNEP-WCMC, IUCN (2024) Protected Planet Report 2024. UNEP-WCMC, Cambridge, United Kingdom & IUCN, Gland, Switzerland.

Wang W, Li JS (2021) In-situ conservation of biodiversity in China: Advances and prospects. Biodiversity Science, 29, 133–149. (in Chinese with English abstract) [王伟, 李俊生 (2021) 中国生物多样性就地保护成效与展望. 生物多样性, 29, 133–149.]

Wang XQ, Deng Y (2025) Key issues and advancement strategies for China’s OECMs in alignment with the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. Biodiversity Science, 33, 24569. (in Chinese with English abstract) [王晓倩, 邓毅 (2025) 与《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》衔接的中国OECMs关键问题与推进策略. 生物多样性, 33, 24569.]

Wang YL, Hong CB, Xue YH, Ren TY (2024) An exploration of the pivotal issues for the localization of other effective area-based conservation measures (OECMs) in China. Chinese Landscape Architecture, 40(10), 6–11. (in Chinese with English abstract) [王应临, 洪传博, 薛镒涵, 任天祎 (2024) 试析其他基于区域的有效保护措施(OECMs)中国化的关键议题. 中国园林, 40(10), 6–11.]

Yang R, Cao Y (2018) Discussion on the long-term target of protected area coverage in China. Chinese Landscape Architecture, 34(7), 5–12. (in Chinese with English abstract) [杨锐, 曹越 (2018) 论中国自然保护地的远景规模. 中国园林, 34(7), 5–12.]

Yang R, Hou SY, Zhang Y, Zhao ZC (2024) The necessity and feasibility of establishing conservation compatible land in China. Biodiversity Science, 32, 23454. (in Chinese with English abstract) [杨锐, 侯姝彧, 张引, 赵智聪 (2024) 论建立中国自然保护兼用地的必要性和可行性. 生物多样性, 32, 23454.]

Zhang LR, Luo M, Zhu ZX, Sun YQ, Jin SC, Yang CY, Meng R, Zhang LJ (2023) Implementation path of biodiversity mainstreaming in China under the guidance of Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. Guihaia, 43, 1356–1365. (in Chinese with English abstract) [张丽荣, 罗明, 朱振肖, 孙雨芹, 金世超, 杨崇曜, 孟锐, 张丽佳 (2023) 《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》指引下中国生物多样性主流化实施路径探析. 广西植物, 43, 1356–1365.]

Zhang XY, Jin H (2025) Construction of general wetland legal protection mechanism based on OECMs. Wetland Science & Management, 21(2), 78–82. (in Chinese with English abstract) [张欣颖, 晋海 (2025) 基于OECMs的一般湿地法律保护机制构建. 湿地科学与管理, 21(2), 78–82.]

Zhang Y, Zhang L, Sun YY, Li DQ, Wang W, Jin T, Xu JY (2024) A Stocktaking Report on Other Effective Area-Based Conservation Measures in China. IUCN, Gland, Switzerland.

Zhang Y, Zhang L, Sun YY, Jin T, Wang W, Fang Z, Guo YF, Li DQ, Liu J, Luo M, Lü Z, Wang XF, Yang B (2025) Identifying Other Effective Area-Based Conservation Measures (OECMs): Recommendations for an Assessment Tool in the Chinese Context. IUCN China Representative Office, Beijing. (in Chinese) [张琰, 张璐, 孙艺芸, 靳彤, 王伟, 房志, 郭寅峰, 李迪强, 柳军, 罗明, 吕植, 汪晓帆, 杨彪 (2025) 识别其他有效的区域保护措施: 基于中国情境的评估工具建议. IUCN中国代表处, 北京.] https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/2025-028-Zh.pdf. (accessed on 2025-10-26)

Zhao WY, Wang W (2026) Promise and precautions in mainstreaming China’s OECMs. Trends in Ecology & Evolution, 41, 10–12.

Zhao WY, Wang W, Ma BR (2025) Advances and prospects in research on other effective area-based conservation measures (OECMs). Biodiversity Science, 33, 24525. (in Chinese with English abstract) [赵维洋, 王伟, 马冰然 (2025) 其他有效的区域保护措施(OECMs)研究进展与展望. 生物多样性, 33, 24525.]

Zhou ZH, Jin XH, Luo Y, Li DQ, Yue JB, Liu F, He T, Li X, Dong H, Luo P (2025) Analyses and suggestions on mechanisms of forestry and grassland administrations in China to achieve targets of Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. Biodiversity Science, 33, 24487. (in Chinese with English abstract) [周志华, 金效华, 罗颖, 李迪强, 岳建兵, 刘芳, 何拓, 李希, 董晖, 罗鹏 (2025) 中国林草部门落实《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》的机制、成效分析及建议. 生物多样性, 33, 24487.]

Zhu Y, Li LX, Li SL, Xiong GL, He RX (2025) Canada’s other effective area-based conservation measures (OECMs): Practices and implications. World Forestry Research, 38(3), 100–105. (in Chinese with English abstract) [朱玉, 李岚曦, 黎淑翎, 熊国玲, 何荣晓 (2025) 加拿大其他有效的区域保护措施(OECMs)实践与启示. 世界林业研究, 38(3), 100–105.]

(责任编委: 申小莉　责任编辑: 黄祥忠)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (3): 26017, pages 1–3
doi: 10.17520/biods.2026017
cstr: 32101.14.biods.2026017

•书评•

读《罗浮山植物图鉴》：一部高质量区域图鉴及其对下一代图鉴的启示

刘彬彬*

中国科学院植物研究所，北京 100093

刘彬彬 (2026) 读《罗浮山植物图鉴》：一部高质量区域图鉴及其对下一代图鉴的启示. 生物多样性, 34, 26017. doi: 10.17520/biods.2026017; cstr: 32101.14.biods.2026017.
Liu BB (2026) *Plants of Luofu Mountain*: A high-quality regional field guide and its lessons for next generation of data-ready floras. Biodiversity Science, 34, 26017. doi: 10.17520/biods.2026017; cstr: 32101.14.biods.2026017.

Plants of Luofu Mountain: A high-quality regional field guide and its lessons for next generation of data-ready floras

Binbin Liu*

Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

近20年来，中国各地陆续出版了大量面向公众与专业读者的植物图鉴。它们往往不以方法炫技取胜，而是以长期、扎实的野外记录与严谨的考订整理，持续拓展公众对身边植物多样性的认知边界，并为区域调查、自然教育、保护行动与资源利用提供了重要的基础资料。新近由河南科学技术出版社出版的《罗浮山植物图鉴》(曾云保、陈又生、宋柱秋主编)正是这一类型中的高质量代表：其完成度高、信息密度大，而且以可用为目标——读者拿到书就能在多个实际场景中直接上手使用。

1 把罗浮山的植物家底工作做得扎实、系统

本书明确分为3部分：概述、维管植物图鉴和维管植物名录。图鉴部分收录3,100余张在罗浮山拍摄的植物图片，覆盖维管植物1,651种(含种下单元)，并区分野生与栽培类群(栽培种以*标注)。名录部分进一步扩展到2,447种维管植物，为理解罗浮山区域物种组成提供了更完整的底盘。

更值得肯定的是，书中对工作基础交代得很实在：编写团队累计开展150余次野外调查，覆盖不同植被类型与地理区域，拍摄植物图片4万余张，并尽可能记录GPS位置、海拔等信息。

对任何做过区域调查与图像整理的人来说，这些数字本身就足以说明其中的工作强度与组织能力，也解释了本书为何能呈现出较高的覆盖度与稳定性。

2 可追溯的意识：让图鉴更接近科学记录

对区域图鉴而言，名称体系的可比性、可更新性与可追溯性非常关键。本书明确写出采用的分类系统：石松类与蕨类植物采用PPG I，裸子植物采用Yang等的系统，被子植物采用APG IV。这种把框架说清楚的做法，会显著降低读者在名称对照、分类修订、数据汇交时的摩擦成本。

收稿日期 Received: 2026-01-19; 接受日期 Accepted: 2026-02-15
基金项目：国家自然科学基金(32570240; 32270216; 32000163)、中国科学院青年创新促进会(2023086)和中国科学院战略生物资源计划(CAS-TAX-24-013) Supported by the National Natural Science Foundation of China (32570240; 32270216; 32000163), the Youth Innovation Promotion Association of Chinese Academy of Sciences (2023086), and Biological Resources Programme of Chinese Academy of Sciences (CAS-TAX-24-013)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liubinbin@ibcas.ac.cn

更进一步, 本书强调每个物种都建立了凭证信息(标本、文献或实地图片), 但受篇幅限制未逐条列出。这句话非常重要: 它表明编者并不满足于“像不像”的经验判断, 而是在可能范围内努力为记录保留证据链, 使图鉴更接近可复核的科学记录。另外, 从再版与传播效果出发, 个别排版细节仍有进一步精炼的空间: 如图鉴部分图注中学名定名人可酌情省略以提升版面清晰度; 亦建议对个别页面的细节疏漏, 在再版时一并核对修订。为弥补纸版篇幅的客观限制, 编者团队另提供了一份《罗浮山维管植物名录和凭证信息》的数据表。经作者同意, 这里作为本书评的附录随文一并发表(附录1), 供读者检索与核查。

此外, 概述部分专门列举了以罗浮山为模式产地的维管植物, 并给出了相应名录与处理说明。这类内容提醒读者: 区域图鉴不仅是汇总已知, 也可能成为新记录核查、重点类群跟踪与保护关注的入口。

3 从一本好图鉴出发: 下一代图鉴应把劳动沉淀为可更新的数据资产

在充分肯定《罗浮山植物图鉴》贡献的同时, 也可以借它提出一个更面向未来的共同议题: 当代生物多样性工作不仅需要更多图鉴, 更需要图鉴背后的信息能够进入可复核、可链接、可更新的工作流, 从而更直接地服务于长期监测、红色名录评估、入侵预警、生态修复选种、遗传资源利用与科研复用等任务。

纸书在阅读体验与传播上具有不可替代的优势; 但“凭证信息”“记录元数据”“版本更新”更适合以在线附录、可检索数据库或版本化数据包的方式承载。尤其是本书已明确“建立了凭证信息但未逐条列出”的情况, 将名录与凭证信息以附录的形式公开发布, 能够显著提升其可检索性与可复用价值, 也为后续纠错、增补与再版迭代提供更稳固的版本化基础。

在国家公园体系建设与自然保护地精细化管理的背景下, 区域图鉴的角色也正在变化: 它不再只是识别工具, 而应成为监测、评估与决策可直接调用的数据底座。我们期待类似《罗浮山植物图鉴》这样高质量的区域成果, 未来能在保持纸书优势的同时, 通过可追溯凭证、机器可读名录与版本化更新机制, 进一步沉淀为可持续迭代的生物多样性数据资产, 从而把发现–保护–利用的链条真正打通。

4 下一代图鉴最低数据发布清单

以下清单强调最低可用, 其中核心项是一般区域图鉴在篇幅与能力约束下也应尽量做到的最低门槛; 可选扩展项用于条件允许时逐步完善。整体目标是不追求面面俱到, 而是让记录尽可能可追溯、可复核、可复用、可更新。

(一)核心最低项(建议优先做到, 6条)

(1)物种接受名(Accepted name): 含作者引证与命名出处(至少到可核对层级); 并注明采用的分类系统/版本(如APG/PPG等)。

(2)记录属性(Record status): 野生/栽培/逸生/归化(与纸书标注规则一致, 定义清楚)。

(3)凭证类型与最小标识(Evidence type and identifier): 标本/照片/文献三者至少其一; 并给出可核查的最小标识(如标本馆代码 + 标本号; 或照片编号/链接; 或文献条目)。

(4)观察/采集基本信息(Collection/observation metadata): 采集(或拍摄)日期、采集人/拍摄者; 如有鉴定者(或鉴定团队)与鉴定日期更佳。

(5)空间信息(Locality information, 允许脱敏): 地点(至少到乡镇/地名 + 保护区分区); 坐标可按保护需要脱敏(降精度或栅格化), 但需说明脱敏规则。

(6)数据开放许可与引用建议(Data license and citation): 明确使用许可(如CC BY或CC BY-NC)与推荐引用格式/引用条目, 保障规范复用与署名。

示例1: 照片凭证: 物种 = ××; 状态 = 野生; 拍摄者 = ××; 日期 = YYYY-MM-DD; 地点 = 罗浮山×× (坐标脱敏/栅格); 凭证 = 照片编号/链接。

示例2: 标本凭证: 物种 = ××; 状态 = 野生; 采集人 = ××; 采集号 = ××; 日期 = YYYY-MM-DD; 馆藏 = PE; 凭证 = 标本号; 鉴定者/日期 = ×× (如果有)。

(二)可选扩展项(条件允许时逐步完善, 6条)

(1)异名/常见误用名(Synonyms/misapplied names): 至少覆盖本地区常见替代用法, 便于对照与检索。

(2)海拔与生境(Elevation and habitat, 推荐): 简要生境类型 + 海拔范围(便于生态分析与修复选种)。

(3)图像元数据(Image metadata): 器官/角度(花/果/叶/全株/生境)、野生/栽培、拍摄时间等; 便于后续复核与训练数据整理。

(4)图像质量控制标签(Image quality control tags): 是否清晰? 是否包含关键鉴定特征? 是否可能混入相似种(供复核与模型训练使用)?

(5)版本号与变更日志(Versioning and change log): 新增/删减/更名/纠错的原因与日期; 保留历史版本以便引用与回溯。

(6)与公共标准的最小字段映射(Minimum mapping to public standards, 可选): 给出与Darwin Core等常用标准对接所需的字段对应关系, 降低汇交与复用门槛。

ORCID

刘彬彬 https://orcid.org/0000-0002-0297-7531

(责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2026017