

武陵源风景区猕猴种群结构和繁殖参数

沈承烨¹ 禹洋^{1*} 雷书瑶² 向左甫^{2*}

(1 中南林业科技大学生命科学与技术学院, 长沙 410000) (2 中南林业科技大学林学院, 长沙 410000)

摘要: 在国内现存的6个猕猴亚种中, 福建亚种(*Macaca mulatta littoralis*)是受关注较少的亚种之一。本研究在湖南武陵源风景区, 通过野外跟踪调查, 在个体识别的基础上对该地区猕猴种群大小、交配和出生季节进行了调查研究, 旨在探究猕猴福建亚种的种群结构和繁殖参数。结果表明: (1)研究地区内现有18个猴群, 群体平均大小为(47.78 ± 22.51)只(范围16~79), 总体性比(雄/雌)为1:1.57, 成年个体为1:2.47, 亚成年个体为1:3.25, 青少年个体为1:1.08, 婴猴为1:1.05; (2)射精交配发生在10月到翌年2月, 11月交配频次达到顶峰; (3)出生季节分布在3—6月, 4—5月为高峰期, 平均出生日期为4月28日, 出生日期中位数为5月1日, 标准差为19.11 d, 表明猴群为季节性繁殖类型, 符合脉冲模型; (4)种群出生率为66.27%, 死亡率为1.80%, 种群增长率为18.09%。本研究结果可为武陵源风景区猕猴的生态、行为及保护生物学等研究提供基础数据。

关键词: 猕猴; 种群结构; 种群大小; 繁殖; 性比

中图分类号: Q958.5

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2025)01-0070-08

Population structure and reproductive parameters of rhesus macaque in Wulingyuan National Scenic Spot

SHEN Chengye¹, YU Yang^{1*}, LEI Shuyao², XIANG Zuofu^{2*}

(1 College of Life Science and Technology, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410000, China)

(2 College of Forest, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410000, China)

Abstract: Among the six extant subspecies of macaques in China, the Fujian subspecies (*Macaca mulatta littoralis*) is one of the subspecies that has received relatively less attention. In this study, we investigated the population size, mating and birth seasons of rhesus macaque in the Wulingyuan area of Hunan Province through field tracking surveys based on individual identification. The results are as follows: (1) There are 18 monkey groups, with an average group size of 47.78 ± 22.51 , with ranging from 16 to 79 individuals. The overall sex ratio (male/female) is 1:1.57. The sex ratio for adult individuals is 1:2.47, for sub-adult individuals is 1:3.25, for adolescent individuals is 1:1.08, and for infant monkeys is 1:1.05. (2) Copulation events with ejaculation occur between October and February of the following year, with the highest mating frequency observed in November. (3) The distribution of birth events is from March to June, with a peak from April to May. The average birth date is 28th April, and the median birth date is 1st May with a standard deviation of 19.11 days. These results indicate that the rhesus macaque in study area is seasonality and conforms to the pulse model; (4) The birth rate is 66.27%, the mortality rate is 1.80%, and the growth rate is 18.09%. The results can provide basic data for research on the ecology, behaviour and conservation biology of macaques in Wulingyuan National Scenic Spot.

Key words: *Rhesus macaques*; Population structure; Population size; Reproduction; Sex ratio

种群结构和大小是动物种群生态学研究的焦点之一(Lawler, 2018), 重点关注某个时间点种群内不同年龄段的个体数量、性别比例等。猕猴种群结构和大小受多因素影响, 包括成年雌性繁殖

力、死亡率、种群个体迁入率和迁出率、种群分裂等种群参数(Ménard and Vallet, 1993; Kumar, 1995; Kuester and Paul, 1997; Tsuji and Sugiyama, 2014)及食物资源、气候变化(Lehman *et al.*, 1994;

基金项目: 湖南省林业局科技项目(XLK201924, 2021JJ41074)

作者简介: 沈承烨(1998-), 男, 硕士研究生, 主要从事灵长类繁殖研究.

收稿日期: 2023-09-26; 接受日期: 2024-03-24

* 通讯作者, Corresponding authors, E-mail: yuyangjcl@126.com; xiangzf@csoft.edu.cn

Kurita *et al.*, 2008)、人类活动 (Waterman *et al.*, 2020; Francés *et al.*, 2022) 等。因此, 对种群结构和大小的研究是深入理解灵长类社会生态和制定有效保护措施的前提 (Campbell *et al.*, 2016; Chen *et al.*, 2022)。

猕猴 (*Macaca mulatta*) 隶属于灵长目猴科猕猴属, 主要分布于东亚、南亚和东南亚地区的多个国家, 范围为北纬 $15^{\circ} \sim 36^{\circ}$, 东经 $70^{\circ} \sim 120^{\circ}$ (路纪琪等, 2018)。猕猴福建亚种 (*M. m. littoralis*) 是在我国分布的六个猕猴亚种之一, 分布于湖南、湖北、江西等地 (蒋学龙等, 1991; 张荣祖等, 2006), 为国家二级重点保护野生动物。国外学者较早开展过猕猴属物种的种群生态相关研究, 包括猕猴 (Smith, 1982; Hasan *et al.*, 2013)、北非猕猴 (*M. sylvanus*) (Ménard and Vallet, 1993)、食蟹猕猴 (*M. fascicularis*) (Agoramoorthy and Hsu, 2006)、熊猴 (*M. assamensis*) (Murmu *et al.*, 2004)、日本猕猴 (*M. fuscata*) (Itoigawa *et al.*, 1992) 等。很多报道过国内猕猴的种群数量 (马世来和王应祥, 1988; 江海声等, 1995; 张荣祖等, 2002; 李进华等, 2006; 赵海涛等, 2015), 早期推测国内猕猴种群数量约为 150 000 只 (马世来和王应祥, 1988); 对于其种群结构的研究也有大量文献报道 (侯进怀等, 1998; 江海声等, 1989; 常弘等, 2002; 田军东, 2011; 赵远等, 2012)。然而, 不同地区的猕猴在形态、种群结构、行为等方面存在差异, 例如猕猴海南亚种 (*M. m. brevicaudatus*) 体型明显小于栖息于纬度更高地区的川西亚种 (*M. m. lasiotus*)、华北亚种 (*M. m. tcheliensis*) 等, 基本符合伯格曼法则和岛屿法则 (张茹帆等, 2021)。

本研究以栖息于湖南武陵源风景区的猕猴种群作为研究对象, 在个体识别的基础上, 通过跟踪调查和行为观察等方式, 对猕猴种群结构和繁殖参数等进行了初步研究, 旨在了解该亚种的生物学特征, 丰富猕猴种群生态学和繁殖生态学等方面的基础资料, 为进一步保护和管理猕猴资源提供科学依据。

1 研究方法

1.1 研究地区

研究地点位于湖南省武陵源风景区 (北纬 $29^{\circ}17' \sim 29^{\circ}21'$, 东经 $110^{\circ}24' \sim 110^{\circ}28'$), 地处湖

南省西北部, 面积 48.1 km^2 。区内独特的砂岩峰林地貌由特定地质构造部位通过外力作用形成, 平均海拔 $200 \sim 300 \text{ m}$, 最高峰海拔 1262.5 m (Yang *et al.*, 2012)。研究地区的植被以常绿落叶阔叶混交林为主, 常见树种包括黄山松 (*Pinus taiwanensis*)、港柯 (*Lithocarpus harlandii*)、香桦 (*Betula insignis*)、椴树 (*Tilia tuan*)、鹅耳枥 (*Carpinus turczaninowii*)、多脉青冈 (*Cyclobalanopsis multinervis*)、杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 和柏木 (*Cupressus funebris*); 珍稀树种包括珙桐 (*Davida involucrata*)、红豆杉 (*Taxus chinensis*)、鹅掌楸 (*Liriodendron chinense*) 等 (周菲菲, 2018)。

研究地区属亚热带季风性湿润气候。研究期间, 年总降雨量 2234.5 mm , 全年有两个降雨高峰, 分别在 2 月和 7 月。年均温 18.1°C , 1 月平均气温最低, 为 6.2°C , 7 月平均气温最高, 为 30.8°C 。全年最高气温达 40.9°C , 最低气温为 -2.9°C 。数据来源于“历史天气”网站 (<https://rp5.ru/>)。

1.2 研究对象和数据收集

研究对象为栖息于武陵源风景区的猕猴种群, 分类上属于福建亚种。根据伤痕、体型、脸型、皮毛颜色和面部褶皱等表观特征对成年个体进行个体识别, 结合图片和视频进行记录, 并对部分个体命名。识别未成年个体时, 除利用显著表观特征外, 还借助其与群中成年雌性个体的互动关系。年龄组依据体型、第二性征、行为特征来划分, 即成年个体 (雌性 4 岁以上, 雄性 5 岁以上, 体型最大, 性成熟)、亚成年个体 (雌性 3 ~ 4 岁, 雄性 4 ~ 5 岁, 体型较大, 面部褶皱较少)、青少年个体 (雌性 1 ~ 3 岁, 雄性 1 ~ 4 岁, 体型较小, 面部褶皱较多)、婴猴 (0 ~ 1 岁, 体型最小, 常被成年雌性怀抱或在其身边活动)。在个体识别的基础上, 通过跟踪观察猕猴觅食、休息、移动及活动范围等区分不同猕猴群体。许多非人灵长类动物都具有在其生命中独自生活一段时间的能力 (Bolt *et al.*, 2021), 研究期间, 发现过几次独居个体, 由于其在非繁殖季与其他个体几乎无社会联系 (Nishida, 1966), 因此将这些个体定义为离群独居个体。

2022 年 7 月至 2023 年 6 月, 对不同猕猴群体进行跟踪观察, 记录猴群的出生、交配事件。将首次观察到母猴怀抱新生婴猴的时间作为婴猴出生

日期。依据 $b = I_t / F_t$ 计算猕猴种群出生率，其中 I_t 是观察到的新出生婴猴数量， F_t 是同时期成年雌性数量。根据丢失或死胎婴猴数量占同年婴猴总数百分比计算死亡率 (Eisenberg *et al.*, 1981)。

使用全事件记录法和焦点动物取样法 (Altmann, 1974)，记录栖息于森林公园氧吧广场猕猴群体的交配行为数据，同时记录武陵源风景区内其他猴群婴猴出生时间、婴猴性别和婴猴母亲等数据。

1.3 数据处理

根据 Eisenberg 等 (1981) 的方法，以观察期内第一个婴猴出生日期为起始，将猴群的出生季节每 7 d 作为一个周期，计算婴猴平均出生日期、出生日期中位数和标准差。相关参数的计算公式为：

$$\text{平均出生日期: } Mn = \frac{\sum f \cdot x}{\sum f} \quad (1)$$

$$\text{出生日期中位数: } Md = L + \frac{g \cdot C}{f} \quad (2)$$

$$\text{方差: } s^2 = \frac{\sum f \cdot x^2 - (\sum f x)^2 / \sum f}{\sum f} - \frac{1}{12} \quad (3)$$

$$\text{标准差: } SD = \sqrt{s^2} \quad (4)$$

其中， f 为每周期内出生的婴猴数量， x 为周期序号。 L 为观察期内婴猴出生总数达到一半时所在周期的上限日期前的累积天数， g 为观察期内所有生育个体数的一半减去生育事件完成一半时所处时间段之前完成生育的个体数量， C 为周期天数 (7 d)。按照 Caughley (1977) 标准，即出生季节的标准差小于 30 d，该物种可被视作具有季节性繁殖模式，检验猴群出生季节性是否符合脉冲模型 (Van Schaik *et al.*, 1999)。

使用 Excel 2016 对数据进行初步整理，使用 Origin 2021 绘图，利用 SPSS (version 22.0) 分析数据，利用二项分布检验出生性别是否偏斜，利用 Spearman 检验交配频次与出生事件频次的关系，检验为双尾检验， $P < 0.05$ 为显著水平，数据表示为均值 \pm 标准差 (mean \pm SD)。

2 结果

2.1 种群数量及种群结构

在研究地区，可以辨别出 18 个猕猴种群，计 860 只个体，另有 59 只独居个体，共计 919 只。猕猴种群主要分布于张家界森林公园氧吧广场、金鞭溪、袁家界、黄石寨、百龙天梯、水绕四

门等区域。平均群体大小为 (47.78 ± 22.51) 只，其中最大群体有 79 只个体，最小群体仅有 16 只个体。每群体包含成年雄性 1~9 只，平均 (4.11 ± 2.32) 只；包含成年雌性 4~25 只，平均 (13.67 ± 6.07) 只。

雄性个体 358 只，约占种群 38.87%；雌性个体 561 只，约占种群 61.13%。整体雄雌性别比为 1:1.57，成年雄雌性别比为 1:2.47，亚成年雄雌性别比为 1:3.25，青少年雄雌性别比例为 1:1.08，婴猴雄雌性别比为 1:1.05，新生婴猴雄雌性别比例无显著差异 ($P = 0.816$)。

各年龄段个体数量差别较大，成年个体 (354 只，38.52%) > 青少年个体 (331 只，35.99%) > 婴猴 (166 只，18.09%) > 亚成年个体 (68 只，7.40%)，为增长型种群，种群增长率为 18.09% (图 1)。

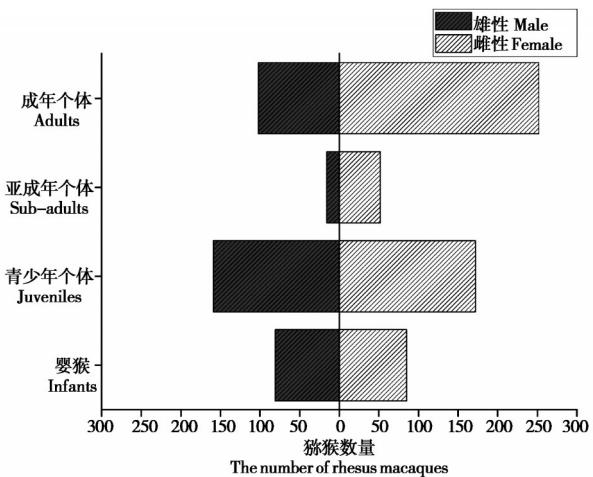


图 1 武陵源风景区猕猴年龄结构

Fig. 1 Age structure of macaques in Wulingyuan National Scenic Spot

2.2 出生率和死亡率

研究区域共有 252 只成年雌性，研究期间共生育 167 只婴猴，出生率为 66.27%，观察期间，仅有 3 只婴猴夭折，死亡率为 1.80%。

2.3 婴猴出生时间

研究期间，首个婴猴出生于 2023 年 3 月 14 日，最后一只出生于 2023 年 6 月 5 日，出生事件期跨越 84 d；出生集中在 3—6 月 (图 2)，平均出生日期 (Mn) 为 4 月 28 日，出生日期中位数 (Md) 为 5 月 1 日，方差 s^2 为 7.50，标准差 SD 为 19.11 d (即 2.73 个等距时间段)；武陵源猕猴为季节性繁殖物种，符合脉冲模型。

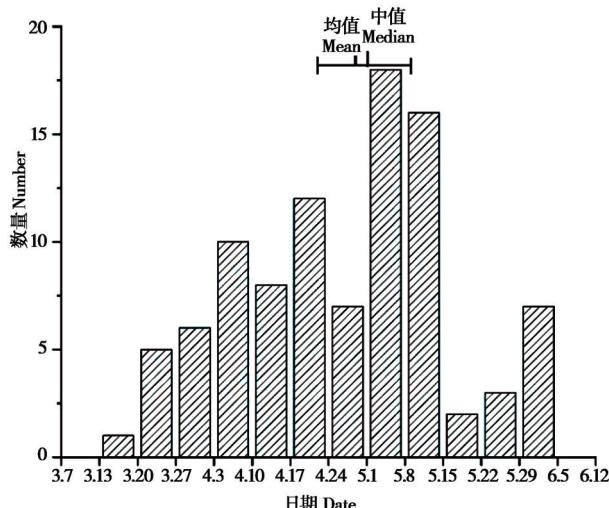


图2 研究期间武陵源风景区婴猴出生时间分布

Fig. 2 Distribution of birth time of infant monkeys in Wulingyuan National Scenic Spot during the study period

2.4 交配期

以武陵源风景区内栖息于森林公园氧吧广场猕猴群体中成年个体为焦点对象进行取样, 研究期间共记录到515次交配, 其中射精交配发生在10月到翌年2月, 交配频次在11月时达到顶峰, 其余月份未发现交配行为(图3)。交配事件频次与出生事件频次之间存在显著正相关($r_s = 0.31$, $P < 0.05$)。

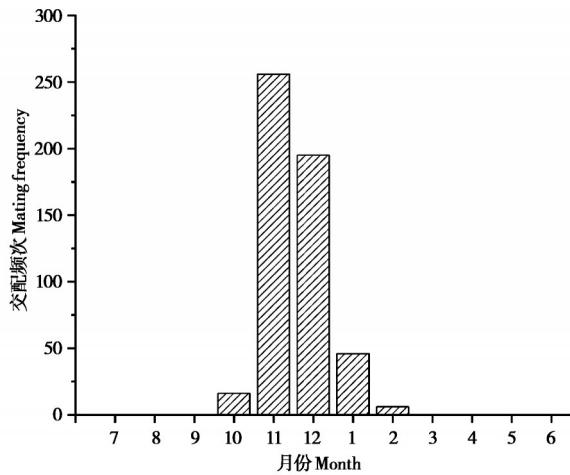


图3 武陵源风景区森林公园氧吧广场猕猴群体中成年个体交配频次
Fig. 3 Mating frequency of adult individuals of macaque group of Forest Park Square in Wulingyuan National Scenic Spot

3 讨论

通过识别个体, 辨别猕猴群体, 并观察出生季节和繁殖行为, 发现武陵源风景区有18个群体,

计860只猕猴个体, 以及59只独居个体; 雄性个体占38.87%, 雌性个体占61.13%; 未成年个体超过50%, 为增长型种群, 研究地区猕猴出生季节主要集中在3—6月, 为季节性繁殖模式, 符合脉冲模型。

在研究地区, 猴群平均大小约为47只, 低于猕猴华北亚种平均每群约80只(Southwick *et al.*, 1996; 宋朝枢和瞿文元, 1996), 高于海南南湾地区猕猴平均每群约38只(江海声等, 1988a), 以及龙虎山地区猕猴平均每群37只(王骏等, 1996), 这可能与猴群栖息地范围、生境组成和天敌有关。对日本猕猴的研究发现, 猴群大小与栖息地面积存在显著正相关关系(Takasaki, 1981), 在猕猴中也有类似研究, 同样认为猴群大小与栖息地面积密切相关(Makwana, 1978)。群内成年雌性个体数量均高于雄性, 未成年个体数占比超过50%, 表明种群仍处于发展阶段, 应对其进行合理保护和管理。北方的猕猴种群偏大, 很可能由于猕猴栖息生境内多为落叶树, 在冬天容易被天敌发现, 群体大则可以有利于抵御天敌捕食(Caro, 2005)。

从性别比例来看, 武陵源猕猴种群成年个体雄雌性别比为1:2.47, 与广东内伶仃岛猕猴种群(1:1.67, 常弘等, 2002)、太行山猕猴种群(1:2.72, Lu *et al.*, 2007)和黔灵山公园猕猴种群(1:1.5, 朱源等, 2019)存在差异。可以注意到武陵源种群中自婴猴开始, 各时期雄性个体比例均小于雌性个体, 造成这一现象的原因可能是成年雄性个体在争夺食物、配偶过程中发生的争斗较为激烈, 致其受伤, 并使死亡率升高(Kuester and Paul, 1992; Saito *et al.*, 1998; Chancellor and Isbell, 2008; Higham and Maestripieri, 2014)。并且这一现象在内伶仃岛猕猴种群和黔灵山公园猕猴种群等也已观察到, 这表明该现象与猕猴生态习性相关。

出生率是衡量雌性繁殖力的指标之一(Dunbar, 1988)。对猕猴属不同物种而言, 成年雌性繁殖力存在差别, 从一年一胎到两年一胎不等(江海声等, 1998b; Hsu and Lin, 2001; Fooden and Aimi, 2005)。武陵源猕猴种群出生率(0.663)小于台湾猕猴(*M. cyclopis*)(0.80±0.21, Hsu and Lin, 2001)、猕猴华北亚种(0.71±0.26, Tian *et al.*, 2013)和海南南湾猕猴(0.77±0.14, 江海声等, 1988b), 大于日本猕猴(0.57, Fooden and Aimi, 2005), 这可能

是生态因素和社会因素共同作用的结果 (Hill *et al.*, 2000)。例如太行山猕猴 2010 年出生率显著下降, 可能与该年降雨量低以及群内成年雌性生殖衰老有关 (Tian *et al.*, 2013), 同为猕猴属的日本猕猴同样存在雌性个体由于生殖衰老导致出生率降低 (Fooden and Aimi, 2005)。研究群中包含部分年龄较大的成年雌性个体, 这可能是武陵源猕猴种群出生率较低的原因。此外, 研究区域为世界知名的旅游区, 每年接待的游客量超千万, 因此猴群处于严重的人类干扰之下, 人类干扰会导致动物长期处于环境胁迫状态。尽管大猩猩 (*Gorilla gorilla gorilla*) 和红毛猩猩 (*Pongo pygmaeus*) 已经习惯人类出现, 但是其粪便中胁迫类激素水平表明它们仍然处于环境胁迫状态之下 (Shutt *et al.*, 2014)。环境胁迫刺激下丘脑-腺垂体-性腺/肾上腺轴分泌多种激素(促肾上腺皮质激素、去甲肾上腺素、催乳素等), 最终通过促进内源吗啡物质分泌进而抑制促性腺释放激素的释放 (Cyr and Romero, 2007)。如果体内促性腺激素释放激素水平降低, 将影响到与繁殖相关的激素(卵泡刺激素和黄体生成素)释放, 从而影响动物体内雌激素以及孕酮的水平, 延长排卵周期和繁殖周期 (Sapolsky, 2005), 最终抑制生长和繁殖 (Wong *et al.*, 2008)。武陵源猕猴群的出生率较低, 很可能是长期的游客干扰导致。

武陵源风景区猕猴种群死亡率为 1.80%, 低于海南南湾猕猴种群 (3.90%, 江海声等, 1988b)、猕猴华北亚种 (13.4%, Tian *et al.*, 2013)、台湾猕猴 (22.1%, Fooden, 2001) 和日本猕猴 (28.4%, Fooden and Aimi, 2005)。捕食、杀婴、食物资源等因素均会对动物种群参数产生影响 (Fukuda, 1988; Hart, 2007; Rees, 2010)。人为提供食物会影响多个种群参数, 如出生率、初产年龄、死亡率等, 然而如何产生影响目前尚未明确 (Sugiyama and Ohsawa, 1982; Fukuda, 1988)。较低的捕食风险也可能是婴猴死亡率较低的原因之一。武陵源乃至整个武陵山区华南虎 (*Panthera tigris amoyensis*) 已经绝迹, 云豹 (*Neofelis nebulosa*) 也难以发现其踪迹, 因而其所带来的捕食风险也随之降低 (潘丹等, 2019)。另外, 猕猴种群死亡率较低可能与其得到工作人员和游客投喂、食物较为充足有关。

繁殖活动需要摄入大量能量, 动物在获得生

存所需能量基础上才可进行繁殖活动 (Demas *et al.*, 1998)。因此, 非人灵长类动物的季节性繁殖模式是应对食物资源季节性变化所采取的繁殖策略 (Takahashi, 2002; Huang *et al.*, 2012)。武陵源地区因植物花和果实在营养丰富, 所以猕猴采食花和果实的频率更高, 但花和果实的获取存在季节性 (王骏等, 1992)。本研究中, 猕猴出生于 3—6 月 (平均是 4 月 28 日), 恰好与植物开花和果实成熟的季节一致。哺乳是兽类繁殖活动中能量消耗最高的时期, 因此分娩发生在食物丰富度增加的季节 (Bronson, 1989)。野生太行山猕猴出生在 4—5 月 (平均为 4 月 22 日), 恰好雨季到来, 食物资源变得丰富 (郭相保等, 2011; Tian *et al.*, 2013)。海南南湾猕猴出生于 4—8 月 (平均为 6 月 25 日), 该时期食物种类丰富、果实成熟, 可以让成年雌性在哺乳期获得更多的营养 (江海声等, 1988b; 王骏等, 1994)。

本研究发现, 武陵源风景区野生猕猴种群数量呈上升趋势, 且有较强的季节性繁殖特征, 这可能与其栖息地食物丰富度的季节性变化相关。研究结果也为进一步揭示研究地区野生猕猴种群结构和繁殖特征, 推动猕猴保护和生态旅游的协调发展提供了科学依据, 同时也为猕猴的行为生态、社会生态等后续研究奠定了基础。

致谢:感谢张家界国家森林公园管理局工作人员对本次调查研究的大力支持。

参考文献:

- Agoramoorthy G, Hsu M J. 2006. Population status of long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) in Singapore/Statut des populations de macaque à longue queue (*Macaca fascicularis*) à Singapour. *Mammalia*, **70** (3–4): 300–302.
- Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, **49** (1): 229–267.
- Bolt L M, Cavanaugh M N, Schreier A L. 2021. Lone males: Solitary and group-living male howler monkey (*Alouatta palliata*) behavioral ecology in a Costa Rican rainforest. *American Journal of Physical Anthropology*, **174** (2): 201–212.
- Bronson F H. 1989. *Mammalian Reproductive Biology*. Chicago: University of Chicago Press.
- Campbell G, Head J, Junker J, Nekaris K A I. 2016. Primate abundance and distribution: background concepts and methods. In: Wich S A, Marshall A J eds. *An Introduction to Primate Conservation*. Oxford: Oxford University Press, 79–110.

- Caro T. 2005. *Antipredator Defenses in Birds and Mammals*. Chicago: University of Chicago Press.
- Caughley G. 1977. *Analysis of Vertebrate Populations*. London: Wiley.
- Chancellor R L, Isbell L A. 2008. Punishment and competition over food in captive rhesus macaques, *Macaca mulatta*. *Animal Behaviour*, **75** (6): 1939–1947.
- Chang H, Zhuang P D, Zhu S J, Zhang G P, Wang Y J. 2002. The age composition and dynamics of population in Neilingding Island, Guangdong Province. *Acta Ecologica Sinica*, **22** (7): 1057–1060. (in Chinese)
- Chen Y X, Yu Y, Li C, Xiao Z S, Zhou G W, Zhang Z J, Wang X W, Xiang Z F, 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** (4): 523–527.
- Cyr N E, Romero L M. 2007. Chronic stress in free-living European starlings reduces corticosterone concentrations and reproductive success. *General and Comparative Endocrinology*, **151** (1): 82–89.
- Demas G E, Nelson R J. 1998. Photoperiod, ambient temperature, and food availability interact to affect reproductive and immune function in adult male deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Journal of Biological Rhythms*, **13** (3): 253–262.
- Dunbar R I M. 1988. *Primate Social Systems*. New York: Comstock Publishing Associates.
- Eisenberg J F, Dittus W P J, Fleming T H, Green K, Struhsaker T, Thorington R W. 1981. *Techniques for the Study of Primate Population Ecology*. Washington, DC: National Academy Press, 135–155.
- Fooden J. 2001. Systematic review of the Taiwanese macaque, *Macaca cyclopis* Swinhoe, 1863. *Fieldiana Zoology*, **98**: 1–70.
- Fooden J, Aimi M. 2005. Systematic review of Japanese macaques, *Macaca fuscata* (Gray, 1870). *Fieldiana Zoology*, **104**: 1–198.
- Francés V B, Spaan D, Amici F, Maulany R I, Oka N P, Majolo B. 2022. Effect of anthropogenic activities on the population of moor macaques (*Macaca maura*) in South Sulawesi, Indonesia. *International Journal of Primatology*, **43** (2): 339–359.
- Fukuda F. 1988. Influence of artificial food supply on population parameters and dispersal in the Hakone T troop of Japanese macaques. *Primates*, **29** (4): 477–492.
- Guo X B, Wang Z L, Chen J R, Wang B S, Lu J Q. 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** (3): 483–488. (in Chinese)
- Hart D. 2007. Predation on primates: a biogeographical analysis. In: Gursky S L, Nekaris K A I eds. *Primate Anti-Predator Strategies. Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Boston: Springer Press, 27–59.
- Hasan M K, Aziz M A, Alam S M R, Kawamoto Y, Jones-Engel L, Kyes R C, Akhtar S, Begum S, Feeroz M M. 2013. Distribution of rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in Bangladesh: inter-population variation in group size and composition. *Primate Conservation*, **26** (1): 125–132.
- Higham J P, Maestripieri D. 2014. The costs of reproductive success in male rhesus macaques (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago. *International Journal of Primatology*, **35** (3–4): 661–676.
- Hill R A, Lycett J E, Dunbar R I M. 2000. Ecological and social determinants of birth intervals in baboons. *Behavioral Ecology*, **11** (5): 560–564.
- Hou J H, Qu W Y, Chen L, Zhang H X. 1998. Study of the reproduction eco-behavior of *Macaca mulatta* in Taihang Mountains. *Chinese Journal of Ecology*, **17** (4): 22–25. (in Chinese)
- Hsu M J, Lin J F. 2001. Birth seasonality and interbirth intervals in free-ranging Formosan macaques, *Macaca cyclopis*, at Mt. Longevity, Taiwan. *Primates*, **42** (1): 15–25.
- Huang Z P, Cui L W, Scott M B, Wang S J, Wen X. 2012. Seasonality of reproduction of wild black-and-white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) at Mt. Lasha, Yunnan, China. *Primates*, **53** (3): 237–245.
- Itoigawa N, Tanaka T, Ukai N, Kurokawa T, Koyama T, Ando A, Watanabe Y, Imakawa S. 1992. Demography and reproductive parameters of a free-ranging group of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) at Katsuyama. *Primates*, **33** (1): 49–68.
- Jiang H S, Lian J S, Wang J, Liu Z H, Feng M. 1995. Influence of population growth stress on distribution of macaque monkey in south China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **6** (2): 176–181. (in Chinese)
- Jiang H S, Liu Z H, Yuan X C, Wang H S. 1988a. The rhesus monkey (*Macaca mulatta*) population dynamic and distribution at Nanwan Peninsula of Hainan Island. *Acta Ecologica Sinica*, **8** (1): 86–94. (in Chinese)
- Jiang H S, Liu Z H, Yuan X C, Wang H S. 1988b. Study on the reproduction of rhesus monkey in nature, at Nanwan Peninsula, Hainan Island. *Acta Theriologica Sinica*, **8** (2): 105–112. (in Chinese)
- Jiang H S, Liu Z H, Yuan X C, Wang H S. 1989. Population structure of rhesus monkeys at Nanwan Peninsula of Hainan Island. *Acta Theriologica Sinica*, **9** (4): 254–261. (in Chinese)
- Jiang X L, Wang Y X, Ma S L. 1991. Taxonomic revision and distribution of subspecies of rhesus monkey (*Macaca mulatta*) in China. *Zoological Reserach*, **11** (3): 171–185. (in Chinese)
- Kuester J, Paul A. 1992. Influence of male competition and female mate choice on male mating success in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Behaviour*, **120** (3–4): 192–216.
- Kuester J, Paul A. 1997. Group fission in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) at Affenberg Salem. *International Journal of Primatology*, **18** (6): 941–966.
- Kumar A. 1995. Birth rate and survival in relation to group size in the lion-tailed macaque, *Macaca silenus*. *Primates*, **36** (1): 1–9.
- Kurita H, Sugiyama Y, Ohsawa H, Hamada Y, Watanabe T. 2008. Changes in demographic parameters of *Macaca fuscata* at Takasakiyama in relation to decrease of provisioned foods. *International*

- Journal of Primatology*, **29** (5): 1189–1202.
- Lawler R R. 2018. *The International Encyclopedia of Biological Anthropology*. London: Wiley, 1–2.
- Lehman S M, Taylor L L, Easley S P. 1994. Climate and reproductive seasonality in two free-ranging Island populations of rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *International Journal of Primatology*, **15** (1): 115–128.
- Lu J Q, Hou J H, Wang H F, Qu W Y. 2007. Current status of *Macaca mulatta* in Taihangshan Mountains Area, Jiyuan, Henan, China. *International Journal of Primatology*, **28** (5): 1085–1091.
- Lu J Q, Tian J D, Zhang P. 2018. Advances in ecological research regarding rhesus monkey (*Macaca mulatta*) in China. *Acta Theriologica Sinica*, **38** (1): 74–84. (in Chinese)
- Makwana S C. 1978. Field ecology and behavior of the rhesus macaque (*Macaca mulatta*): I. Group composition, home range, roosting sites, and foraging routes in the Asarori Forest. *Primates*, **19** (3): 483–492.
- Ma S L, Wang Y X. 1988. The recent distribution, status and conservation of primates in China. *Acta Theriologica Sinica*, **8** (4): 250–260. (in Chinese)
- Ménard N, Vallet D. 1993. Population dynamics of *Macaca sylvanus* in Algeria: An 8-year study. *American Journal of Primatology*, **30** (2): 101–118.
- Murmu A, Chaudhuri S, Mazumder P C, Talukder B. 2004. Status of Assamese macaque, *Macaca assamensis* in Darjeeling District, West Bengal, India. *Records of the Zoological Survey of India*, **103** (1–2): 33–41.
- Nishida T. 1966. A sociological study of solitary male monkeys. *Primates*, **7** (2): 141–204.
- Pan D, Wu B X, Zhang B, Cui S, Zhang Z Q, Hu X H, Yang D D. 2019. Preliminary survey on mammal and bird resources using camera traps in Wulingyuan World Natural Heritage Site, Hunan Province, China. *Acta Theriologica Sinica*, **39** (2): 209–217. (in Chinese)
- Rees A. 2010. The infanticide controversy: primatology and the art of field science. *Animal Behaviour*, **80** (5): 943–944.
- Saito C, Sato S, Suzuki S, Sugiura H, Agetsuma N, Takahata Y, Sasaki C, Takahashi H, Tanaka T, Yamagiwa J. 1998. Aggressive intergroup encounters in two populations of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Primates*, **39** (3): 303–312.
- Sapolsky R M. 2005. The influence of social hierarchy on primate health. *Science*, **308** (5722): 648–652.
- Shutt K, Heistermann M, Kasim A, Todd A, Kalousova B, Profosouva I, Petzelkova K, Fuh T, Dicky J F, Bopalanizognako J B, Setchell J M. 2014. Effects of habituation, research and ecotourism on faecal glucocorticoid metabolites in wild western lowland gorillas: Implications for conservation management. *Biological Conservation*, **172**: 72–79.
- Smith D G. 1982. A comparison of the demographic structure and growth of free-ranging and captive groups of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Primates*, **23** (1): 24–30.
- Song C S, Qu W Y. 1996. *Scientific Survey of Taihangshan Macaque Nature Reserve*. Beijing: China Forestry Publish House, 56–105. (in Chinese)
- Southwick C H, Zhang Y Z, Jiang H S, Liu Z H. 1996. *Evolution and Ecology of Macaque Societies*. Cambridge: Cambridge University Press, 95–105.
- Sugiyama Y, Ohsawa H. 1982. Population dynamics of Japanese monkeys with special reference to the effect of artificial feeding. *Folia Primatologica*, **39** (3–4): 238–263.
- Takahashi H. 2002. Female reproductive parameters and fruit availability: factors determining onset of estrus in Japanese macaques. *The American Journal of Primatology*, **57** (3): 141–153.
- Takasaki H. 1981. Troop size, habitat quality, and home range area in Japanese macaques. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **9**: 277–281.
- Tian J D, Wang Z L, Lu J Q, Wang B S, Chen J R. 2013. Reproductive parameters of female *Macaca mulatta tcheliensis* in the Temperate Forest of Mount Taihangshan, Jiyuan, China. *American Journal of Primatology*, **75** (6): 605–612.
- Tsuji Y, Sugiyama Y. 2014. Female emigration in Japanese macaques, *Macaca fuscata*: ecological and social backgrounds and its biogeographical implications. *Mammalia*, **78** (3): 281–290.
- Van Schaik C P, Van Noordwijk M A, Nunn C L. 1999. *Comparative Primate Socioecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 204–240.
- Wang J, Feng M, Li Y H. 1996. The study on population ecology of *Macaca mulatta* at Longhushan Nature Reserve, Guangxi. *Acta Theriologica Sinica*, **16** (4): 264–271. (in Chinese)
- Wang J, Jiang H S, Feng M. 1992. The distribution and conservation of rhesus monkey in Wuling Mountain area, northwestern Hunan. *Tropical Geography*, **12** (1): 65–70. (in Chinese)
- Wang J, Jiang H S, Liu Z H, Feng M. 1994. Feeding habits of *Macaca mulatta* in tropical and subtropical forest. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **5** (2): 167–171. (in Chinese)
- Waterman J O, Campbell L A D, Marechal L M, Pilot B M. 2020. Effect of human activity on habitat selection in the endangered Barbary macaque. *Animal Conservation*, **23** (4): 373–385.
- Wong D L, Tai T C, Wong F D C, Claycomb R, Kvetňanský R. 2008. Adrenergic responses to stress transcriptional and post-transcriptional changes. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1148** (1): 249–256.
- Yang G F, Tian M Z, Zhang X J, Chen Z H, Robert A L, Wray Ge Z L, Ping Y M, Ni Z Y, Zhen Y. 2012. Quartz sandstone peak forest landforms of Zhangjiajie Geopark, northwest Hunan Province, China: pattern, constraints and comparison. *Environmental Earth Sciences*, **65**: 1877–1894.
- Zhang R F, Wu C F, Chen T, Zhang J, Zhang P. 2021. Morphological characteristics of *Macaca mulatta brevicaudus*. *Acta Anthropologica Sinica*, **40** (1): 97–108. (in Chinese)
- Zhang R Z, Chen L W, Qu W Y, Chris Choginns. 2002. *The Primates of China: Biogeography and Conservation Status*. Beijing: China

- Forestry Publishing House. (in Chinese)
- Zhang R Z, Quan G Q, Zhao T G. 1991. Distribution of macaques (*Macaca*) in China. *Acta Theriologica Sinica*, **11** (3): 171–185. (in Chinese)
- Zhang Y Z, Quan G Q, Lin Y L, Southwick C H. 1989. Extinction of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in Xinglung, North China. *International Journal of Primatology*, **10** (4): 375–381.
- Zhao H T, Wang C L, Wang X W, Li B G, Wang K F, Li T C, Li J F, Li C L. 2015. Distribution and population status of *Macaca mulatta* in Shaanxi Micangshan National Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, **35** (17): 5632–5637. (in Chinese)
- Zhao Y, Wang J B, He Z L, Yu W H, Lu S Y. 2012. Population structure of wild *Macaca mulatta* in three different regions of Yunnan. *Acta Theriologica Sinica*, **32** (3): 203–208. (in Chinese)
- Zhou F F. 2018. Assessment of eco-tourism impact on landscape ecology in Zhangjiajie Nature Reserves in Hunan Province. *Journal Zhejiang Forestry Science and Technology*, **38** (2): 21–28.
- Zhu Y, Lu Z Y, Li D, Wang Q, Su H J. 2019. Population dynamics of semi-free-ranging rhesus macaque (*Macaca mulatta*) in Qianlingshan Park, Guizhou, China. *Acta Theriologica Sinica*, **39** (6): 630–638. (in Chinese)
- 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** (4): 250–260.
- 王骏, 冯敏, 李艳红. 1996. 广西龙虎山猕猴种群生态特征. 兽类学报, **16** (4): 264.
- 王骏, 江海声, 冯敏. 1992. 湘西北武陵山区域猕猴资源及其保护. 热带地理, **12** (1): 65–70.
- 王骏, 江海声, 刘振河, 冯敏. 1994. 热带—亚热带森林中猕猴的食性. 应用生态学报, **5** (2): 167–171.
- 田军东. 2011. 野生太行山猕猴的种群生态和社会结构. 郑州: 郑州大学硕士学位论文.
- 朱源, 卢志远, 李达, 粟海军. 2019. 贵州黔灵山公园半野生猕猴的种群动态. 兽类学报, **39** (6): 630–638.
- 江海声, 刘振河, 袁喜才, 王韩生. 1988a. 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** (1): 86–94.
- 江海声, 刘振河, 袁喜才, 王韩生. 1988b. 海南岛南湾半岛野生猕猴的繁殖研究. 兽类学报, **8** (2): 105–112.
- 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** (4): 254–261.
- 江海声, 练健生, 王骏, 刘振河, 冯敏. 1995. 华南地区人口压力增长对猕猴 (*Macaca mulatta*) 分布的影响. 应用生态学报, **6** (2): 176–181.
- 李进华, 尹华宝, 葛继志. 2006. 安徽省野生灵长类资源调查报告. 见: 安徽省林业厅主编. 安徽省陆生野生动植物资源. 合肥: 合肥工业大学出版社, 129–135.
- 宋朝枢, 瞿文元. 1996. 太行山猕猴自然保护区科学考察集. 北京: 中国林业出版社, 56–105.
- 张荣祖, 全国强, 赵体恭. 2006. 猕猴属在中国的分布. 兽类学报, **11** (3): 171.
- 张荣祖, 陈立伟, 瞿文元, Chris Choginns. 2002. 中国灵长类生物地理与自然保护: 过去、现在和未来. 北京: 中国林业出版社.
- 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** (1): 97–108.
- 周菲菲. 2018. 生态旅游开发对张家界自然保护区植物景观生态的多尺度影响. 浙江林业科技, **38** (2): 21–28.
- 赵远, 王俊斌, 和占龙, 禹文海, 鲁帅尧. 2012. 云南三个地区野生猕猴的种群结构分析. 兽类学报, **32** (3): 203–208.
- 赵海涛, 王程亮, 王晓卫, 李保国, 王开锋, 李庭春, 李俊峰, 高存劳. 2015. 陕西米仓山国家级自然保护区猕猴的分布及种群数量调查. 生态学报, **35** (17): 5632–5637.
- 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.
- 郭相保, 王振龙, 陈菊荣, 陈菊荣, 田军东, 王白石. 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** (3): 483–488.
- 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** (7): 1057–1060.
- 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** (3): 171–185.
- 路纪琪, 田军东, 张鹏. 2018. 中国猕猴生态学研究进展. 兽类学报, **38** (1): 74–84.
- 潘丹, 吴炳贤, 张冰, 崔珊, 张志强, 胡新华, 杨道德. 2019. 武陵源世界自然遗产地兽类和鸟类多样性的红外相机初步监测. 兽类学报, **39** (2): 209–217.