

太行山猕猴王屋-1 群的种群动态

路纪琪, 田军东

(郑州大学 生命科学学院;生物多样性与生态学研究, 郑州 450001)

摘要:种群动态是种群生态学研究的核心问题,为深化对太行山猕猴种群生态学的认识,本研究以栖息于太行山猕猴国家级自然保护区天坛山管护区的太行山猕猴王屋-1 群(WW-1)为对象,基于野外观察记录,并结合访问调查和文献查阅,整理分析了该群 2002 年 12 月至 2015 年 12 月的种群参数、个体扩散模式和种群增长方式等.结果显示:1)WW-1 群由 2002 年 12 月的 14 只增长至 2015 年 12 月的 106 只;2)WW-1 群平均出生率为每年每只成年雌性生产(0.56 ± 0.23)只婴猴,婴猴(<1 岁)平均死亡率为 $10.8\% \pm 21.0\%$;3)WW-1 群表现出明显的偏雄(male-biased)的个体扩散模式;4)种群呈指数式增长($N_t = 13.32 \times e^{0.1531(t-2002)}$),瞬时增长率为 0.153 1.

关键词:太行山猕猴;种群参数;种群大小;指数式增长;个体扩散

中图分类号:Q958

文献标志码:A

种群动态是种群生态学研究的核心问题^[1-2].研究并掌握种群的消长规律对珍稀濒危物种的有效保护等具有重要意义,而对种群动态的调查和分析是濒危非人灵长类保育与管理的重要基础^[3-4].非人灵长类与人类有着最近的进化关系,非人灵长类动物的保护虽已取得了显著成效,但仍面临栖息地破碎化、丧失等潜在威胁,使得许多物种的生存状况不容乐观^[5].作为除人类之外分布最为广泛的灵长类物种,猕猴(*Macaca mulatta*)对环境有着极强的适应能力^[6-7].但是,如果不采取积极有效的保育、管理策略和相应的政策、法律法规等,随着农业发展、工业化进程的加剧,猕猴栖息地退化及丧失等现象将会凸显,猕猴种群数量会迅速降低,甚至会出现地区性灭绝的悲剧^[8-9].

国外学者对猕猴的种群生态学的相关研究较早且涉及地域广泛.研究表明,热带地区猕猴群体大小(59)小于温带地区猕猴群体大小(82),但出生率(热带地区 77.8%,温带地区 50%)和种群增长率(热带地区:12.7%,温带地区:8.9%)则有相反的结果^[10];此外,栖息环境影响群体大小,如印度北部乡村地区的猕猴群体大小(平均 18.3)较城镇地区的猕猴群体(平均 24.6)小^[11].国内有关猕猴种群生态学的研究起步相对较晚,且多为一些局部地区的小规模调查,缺乏对全国野生猕猴资源进行系统的调查与研究^[12].在海南南湾地区,猕猴群体通常由 15~60 只个体组成,平均为 38 只^[13],且其种群经 80 年代迅速增长之后进入缓慢发展期,种群增长曲线呈现“S”形;云南和贵州等省的林栖猕猴群体大小平均为 47 只^[14];广西龙虎山地区猕猴平均群体大小为 34 只^[15].而分布于太行山和中条山南端地区的野生猕猴群体大小平均为 82 只^[16].

太行山猕猴为猕猴华北亚种(*M. m. tcheliensis*),是我国栖息纬度最高的野生猕猴,已被列入国家重点保护野生动物名录(二级)和 CITES 附录 II,目前仅分布于河南与山西两省交界的太行山与中条山南端地区,现有约 26 群 2 500 只^[17].有关太行山猕猴种群生态的研究开始于 20 世纪 80 年代.瞿文元等^[16]、田随味和张龙胜^[18]、Qu et al.^[19]对太行山猕猴的分布、数量等进行了调查;Southwick et al.^[10]对太行山猕猴(暖温带)和海南猕猴(热带)的种群参数做了比较分析.路纪琪等对有关太行山猕猴的研究进展作了回顾和总结^[20].本课题组长期关注太行山猕猴生态与保护生物学研究,并持续跟踪观察栖息于天坛山管护区的一群太

收稿日期:2017-10-10;**修回日期:**2018-01-05.

基金项目:国家自然科学基金(31472018;31170503;31600304);郑州大学青年教师启动基金项目(32210305);郑州大学优秀青年教师发展基金项目(32210448).

作者简介(通信作者):路纪琪(1964—),男,陕西蒲城人,郑州大学教授,博导,从事动物生态与保护生物学研究,E-mail: lujq@zzu.edu.cn.

行山猕猴(王屋-1 群, WW-1), 通过对 WW-1 群 2002~2015 年的种群参数分析, 旨在深化太行山猕猴种群生态认识, 以期促进野生太行山猕猴的保护与管理.

1 研究方法

1.1 研究地点与对象

本研究地点为济源管理局愚公分局所属的天坛山管护区($N35^{\circ}05' \sim N35^{\circ}15'$, $E112^{\circ}12' \sim E112^{\circ}22'$), 隶属于河南太行山猕猴国家级自然保护区($N34^{\circ}54' \sim N35^{\circ}42'$, $E112^{\circ}02' \sim E112^{\circ}45'$). 该保护区位于河南省与山西省交界的太行山和中条山地区, 呈片断化的狭长带状分布. 保护区总面积为 $56\,600\text{ hm}^2$, 海拔高度为 $600 \sim 1\,955\text{ m}$ (斗顶), 区内地质构造复杂, 山势陡峭, 峡谷纵横交错. 天坛山管护区面积约 310 hm^2 , 南部为人为活动较强的王屋山景区, 东、西两边分别有大店河、铁山河为天然边界, 北面为王屋山腹地, 使研究地区成半岛状, 海拔高度为 $800 \sim 1\,711\text{ m}$. 管护区内植被较好, 为太行山猕猴提供了较好的食物资源和庇护所, 但在寒冷的冬季, 猕猴的食物来源相当匮乏^[21], 并且管护区内金钱豹活动频繁^[22], 猕猴种群因此而面临着严峻的食物竞争压力和捕食风险. 有关自然保护区和本研究地点的详细生态环境描述分别见宋朝枢和瞿文元^[23]、Lu 等^[17]、谢东明等^[24]和郭相保等^[25]的报道.

本研究以常年活动于天坛山管护区的一个野生太行山猕猴群(王屋-1 群, WW-1)为对象. 愚公管理分局职工于 2002 年冬季在天坛山管护区发现一小群太行山猕猴(即后来命名的 WW-1 群), 并于 2003 年春季对 WW-1 群进行了招引性投食试验并获成功. 投食场位于天坛山管护区十方院沟内, 海拔 $1\,083\text{ m}$, 是一个面积约为 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 的开阔区域($N\,35^{\circ}11'28''$, $E\,112^{\circ}16'21''$). 投食主要在冬季和初春(12 月至翌年 3 月)进行, 饵料以玉米为主, 辅以苹果、白萝卜、胡萝卜等. 投食分别于约 09:30 和 15:30 进行, 投食时间约持续 1 h. 以玉米为例, 每次的投食质量共约 2.5 kg , 平均每只为 $0.05 \sim 0.10\text{ kg}$ (不足成年太行山猕猴体质量的 1%). 投食时, 猕猴可以自由进出投食场, 投食结束后猴群离开投食场并自由活动.

依据猕猴的体型、毛色、面部特征及第二性征等表观特征, 对 WW-1 群的个体进行年龄-性别组的划分^[27], 包括 5 个年龄-性别组: 婴幼儿组($[0, 1)$), 青少年组($\text{♀}:[1, 3)$, $\text{♂}:[1, 4)$), 亚成年组($\text{♀}:[3, 4)$, $\text{♂}:[4, 5)$)和成年组($\text{♀}:[4 -)$, $\text{♂}:[5 -)$).

1.2 数据收集和分析

种群动态研究种群数量在时间和空间上的变动规律, 而初级种群参数和次级种群参数是种群群体特征的两个主要指标. 初级种群参数包括出生率(Natality)、死亡率(Mortality)、迁入和迁出, 次级种群参数包含性比(Sex ratio)、年龄分布(Age distribution)和种群增长率等^[1, 2]. 在本研究中, 出生率指每年每只成年雌性所生产子代的数量, 平均出生率是对研究期间各年出生率求均值; 死亡率系指猕猴死亡率, 即未满 1 周岁丢失猕猴数量与当年新生猴的总数量的比例, 猕猴平均死亡率则是历年猕猴死亡率的均值; 种群增长率系指当年 12 月份猴群大小比前一年 12 月份群体大小增加或减少的数量与后者的比值. 首次观察到成年雌性携抱猕猴之后一年内, 若持续在群内未观察到该猕猴, 则记为猕猴丢失.

通过野外观察、记录, 并查阅相关文献、访问愚公管理分局职工, 尤其是(曾)驻守天坛山管护区的护林员, 并进行野外跟踪观察、核对, 进而整理出太行山猕猴 WW-1 群 2002 年 12 月至 2015 年 12 月的种群参数, 包括群体大小、初级种群参数(出生率与猕猴死亡率, 迁入与迁出)及种群结构(年龄-性别结构)等. 在研究过程中, 虽然无法对 WW-1 群进行实时跟踪, 但是在个体识别的基础上, 于每年的 12 月份对群内成员进行核查, 以确定群体大小、个体年龄与性别、迁入与迁出情况. 在每年的秋季和初冬确定翌年可繁殖雌性的数量, 在每年的冬末至初夏观察成年雌性的怀孕与分娩、猕猴的出生与存活等. 在野外条件下, 很难观察到流产等情况, 故仅记录到成功的繁殖事件并对其进行分析. 此外, 未获得小于 1 周岁丢失猕猴的性别, 在分析性比时未包含丢失的未周岁猕猴.

利用 R for Windows(version 3.2.3)对数据进行统计分析. 数据表示为平均值 $\pm$ 标准差(Mean $\pm$ SD).

2 结 果

2.1 初级种群参数

2002 年 12 月至 2015 年 12 月,WW-1 群的成年雌性计有 37 只,其中有 28 只雌性成功繁殖,共生育新生猴 113 只(包含 7 只‘死亡’婴猴),平均出生率为每年每只成年雌性生产(0.56 ± 0.23)只婴猴.出生率变化幅度较大(最高的 2011 年为 0.87,最低的 2010 年为 0.08),表现出年际波动性(图 1).在 113 只新生猴中,有 7 只未存活至 1 周岁,占总新生猴数量的 6.2%,婴猴的平均死亡率为 $10.8\% \pm 21.0\%$.

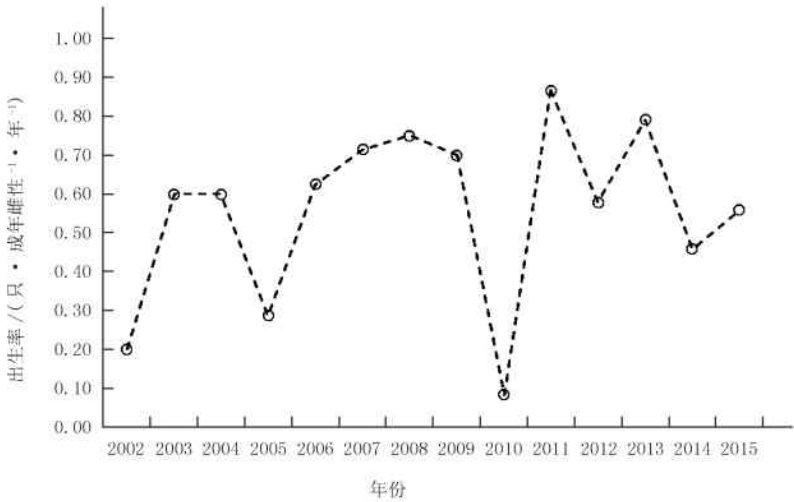


图 1 太行山猕猴 WW-1 群的出生率

在研究期间,太行山猕猴 WW-1 群表现出个体的扩散现象.分别于 2005 年、2008 年和 2009 年各迁入 1 只成年雄性,但未观察到有成年雌性迁入;而在 2003 年、2005 年、2006 年、2007 年、2008 年、2010 年、2011 年和 2013 年每年各迁出 1 只成年雄性;此外,2008 年还迁出 2 只亚成年雄性.值得注意的是,在 2007 年秋末,有 2 只繁殖成年雌性个体离群,其中一只雌性离群时带走其新生猴,另一只则将新生猴留在群内,留在群内的新生猴受到群内优势个体的看护和照料;2009 年有一只约 8 岁的成年雌性离群,但其两个女儿留在群内;2015 年有一只约 30 岁的成年雌性离群.

2.2 次级种群参数

2002 年 12 月至 2015 年 12 月,太行山猕猴 WW-1 群体大小由 14 增至 106 只,该群的种群增长型逐渐由衰退型向增长型转变(图 2),雌性所占比例逐年增加.婴猴组雌性个体数量逐年增加,而雄性则保持基本稳定;青少年组亦为雌性个体数量增加明显,雄性较稳定;亚成年组中,雌性个体数量稳中有升,而雄性早期较少但随后保持稳定个体数;在成年组中,雌性个体数量表现出指数型增长趋势($N_t = 3.93 \times e^{0.1566 * (t-2002)}$, $R = 0.958$, $p < 0.01$),而雄性数量较稳定且相对较少.

研究期间,WW-1 群种群呈指数型,拟合的增长方程为 $N_t = 13.32 \times e^{0.1531(t-2002)}$ ($R = 0.9901$, $p < 0.01$),瞬时增长率为 0.1531(图 3).

3 讨 论

出生率是呈现动物种群繁殖输出的 4 个主要指标之一^[2],非人灵长类动物的出生率被认为是生态因子和社会因子相互作用的结果^[26].太行山猕猴 WW-1 群的年均出生率(0.56 ± 0.23)不仅低于海南猕猴(约 0.77)^[27]和日本猴(*M. fuscata*)(< 0.70)^[28-29],也低于对本群早期的研究结果(0.71 ± 0.26)^[30]和投食太行山猕猴群(0.848)^[23]的出生率.此外,本研究群婴猴年均死亡率亦低于对该群的早期研究结果^[30]以及对太行山猕猴的早期调查结果^[23].产生这一结果的原因可能在于:首先,由于受到资源环境承载能力(即环境容纳

量,carryingcapacity)的限制,猴群不可能无限制增长,亦即出生率的变化极可能是种群自身调控的机制之一^[2].2014 年 12 月,WW-1 群的群体大小已超过太行山猕猴平均群体值(81.8 ± 31.5 只)^[23].其次,群内成年雄性与成年雌性的比例持续降低(图 2),亦会通过影响个体间的有效交配而作用于繁殖成效.再次,保护力度的增强有利于降低婴猴死亡率,主要表现为自 2008 年以来未记录到婴猴丢失案例.此外,栖息地人为活动的增加(如旅游活动)干扰了猕猴天敌(如金钱豹和金雕等)的出现频率,从而降低了因天敌捕食所造成的婴猴年死亡率.

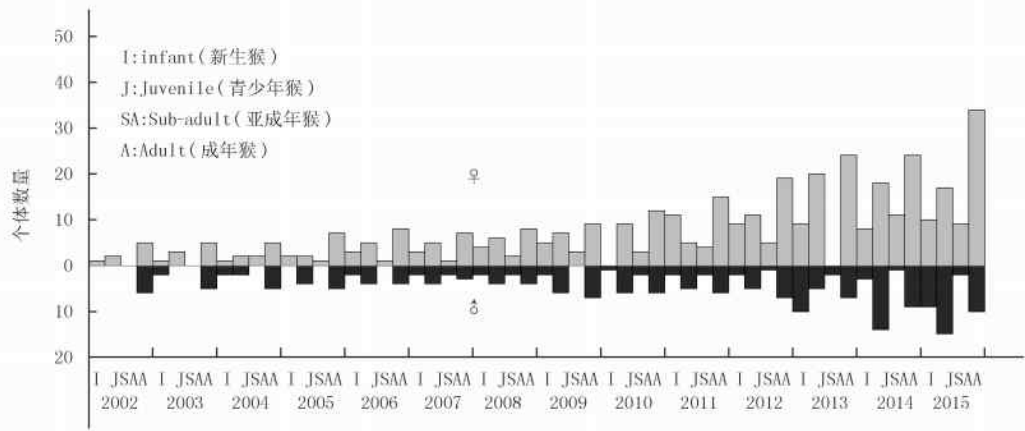
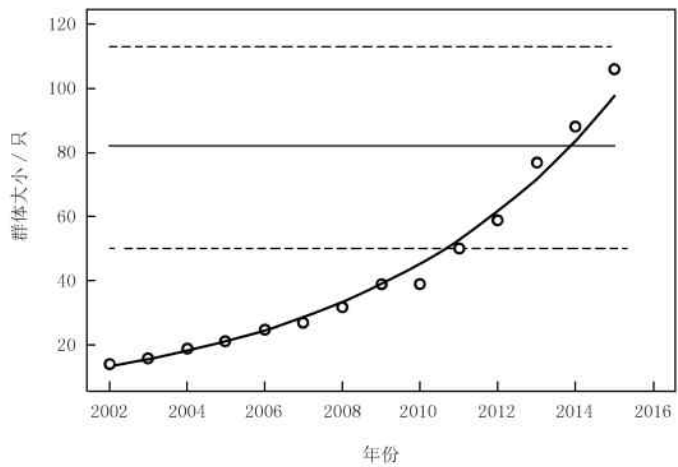


图 2 太行山猕猴 WW-1 群的性别-年龄结构



灰实线表示太行山猕猴平均群体大小,灰虚线表示平均群体大小的标准方差

图 3 太行山猕猴 WW-1 群的种群增长曲线

猕猴属物种多表现为多雌多雄型社会结构特征,雌性个体通常终生留居于其出生群,而雄性个体则表现出强烈的扩散偏向性^[31-32].这种偏雄扩散方式对群内的近交回避、裙带关系减少等具有积极的作用^[33-34].驱逐和异性吸引是促使个体迁移的两大动力^[32],交配竞争及近交回避促使成年雄性迁移^[35],成年雄性社会等级的获得常与其自身经历有关^[36],高等级个体在食物、空间资源获取和交配等方面占有优势^[37].研究期间,雄性个体共迁出 10 只、迁入 3 只,成年雌性有 4 只迁出而没有迁入案例.迁出雄性多为性成熟不久的个体或年长个体,其迁移原因可能为:1)性成熟后遭到群内成年雄性的驱逐与回避亲缘雌性;2)年长个体由于在其出生群内时间较长,可能使群内出现较多的亲缘雌性和较大的交配竞争压力,最终导致在群内的吸引力减弱而迁出.另外,雄性个体在群间迁移可使其社会等级得以提升.对雌性个体而言,它们在群内组成母系单元,当群内雌性间对资源或交配等竞争过大时,可引起以母系单元为单位的群分裂(groupfission)^[38].本研究共

记录到4起成年雌性迁移事件,且均为迁出,其中,一只老年个体(约30岁)极可能属于死亡案例,其迁出原因可能在于群内竞争压力较大、群外雄性吸引等。

在自然条件下,由于空间、食物、栖息场所等资源分布的不均匀性和数量的有限性、种群增长的密度制约性特征等,使动物的种群增长最终无法达到“环境容纳量”^[1-2]。在本研究中,太行山猕猴 WW-1 群由2002年12月的14只增长至2015年12月的106只。早期调查显示,太行山猕猴群体平均大小为 (81.8 ± 31.5) 只^[23]。虽然尚难以准确的拟合分析,但可以预期,WW-1群的快速增长阶段即将结束,可能将在未来一段时间向缓慢发展期过渡,使其种群增长曲线呈现“S”形。有关太行山猕猴种群的长期动态和增长模式等,仍需积累更多的数据,方可得出较为准确的判断。

致谢 太行山猕猴国家级自然保护区济源管理局、愚公管理分局职工、王屋山景区的管理人员等在野外工作中给予极大的支持和帮助,谨此一并致谢。

参 考 文 献

- [1] 孙儒泳,李庆芬,牛翠娟,等.基础生态学[M].北京:高等教育出版社,2002:63-85.
- [2] Rockwood L L. Introduction to Population Ecology (2 • edition)[M]. Oxford: Wiley Blackwell, 2015.
- [3] Dobson A P, Lees A M. The population dynamics and conservation of primate populations[J]. Conservation Biology, 1989, 3(4): 362-380.
- [4] Cowlshaw G, Dunbar R. Primate Conservation Biology[M]. Chicago: The University of Chicago Press, 2000.
- [5] Rowe N, Myers M. All the World's Primates[M]. Charlestown: Pogonias Press, 2017.
- [6] Fooden J. Systematic review of the rhesus macaques, *Macaca mulatta* (Zimmermann, 1780)[J]. Fieldiana Zoology (New Series), 2000, 96: 1-180.
- [7] Maestripieri D. Macachiavellian Intelligence: How Rhesus Macaques and Humans Have Conquered the World[M]. Chicago: The University of Chicago Press, 2007: 17-35.
- [8] Southwick C H, Siddiqi M R, Oppenheimer J R. Twenty-year changes in rhesus monkey population in agricultural areas of Northern India[J]. Ecology, 1983, 64(3): 434-439.
- [9] Zhang Y Z, Quan G Q, Lin Y L, et al. Extinction of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in Xinglung, North China[J]. International Journal of Primatology, 1989, 10(4): 375-381.
- [10] Southwick C H, Zhang Y Z, Jiang H S, et al. Population ecology of rhesus macaques in tropical and temperate habitats in China[A]. In: Fa J E, Lindburg D G eds. Evolution and Ecology of Macaque Societies[C]. Cambridge: Cambridge University Press, 1996: 95-105.
- [11] Southwick C H, Siddiqi M R. Population trends of rhesus monkeys in villages and towns of Northern India, 1959-65[J]. Journal of Animal Ecology, 1968, 37(1): 199-204.
- [12] 路纪琪,田军东,张鹏.中国猕猴生态学研究进展[J].兽类学报,2017,37(4):74-84.
- [13] 江海声,刘振河,袁喜才,等.海南岛南湾猕猴种群结构研究[J].兽类学报,1989,9(4):254-261.
- [14] 叶智彰,彭燕章,张耀平.猕猴解剖[M].北京:科学出版社,1985:3-6.
- [15] 王骏,冯敏,李艳红.广西龙虎山猕猴种群生态特征[J].兽类学报,1996,16(4):264-271.
- [16] 瞿文元,李延娟,李晓海,等.河南济源太行山猕猴初步调查[J].河南师范大学学报(自然科学版),1989,62(2):98-101.
- [17] Lu J Q, Hou J H, Wang H F, et al. Current status of *Macaca mulatta* in Taihangshan mountains area, Jiyuan, Henan, China[J]. International Journal of Primatology, 2007, 28(5): 1085-1091.
- [18] 田随味,张龙胜.蟒河保护区猕猴生态观察与种群检测[J].山西林业科技,2003,(4):16-18.
- [19] Qu W Y, Zhang Y Z, Manry D, et al. Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in the Taihang mountains, Jiyuan County, Henan, China[J]. International Journal of Primatology, 1993, 14(4): 607-621.
- [20] 路纪琪,王好峰,谢东明.太行山猕猴研究进展与展望[J].四川动物,2009,28(6):952-957.
- [21] 吕九全,路纪琪,李景原,等.太行山猕猴的食性[J].生态学杂志,2002,21(1):29-31.
- [22] 王好峰,路纪琪,汤发友,等.太行山猕猴自然保护区金钱豹资源现状及其保护[J].河南林业科技,2008,28(2):94-95.
- [23] 宋朝枢,瞿文元.太行山猕猴自然保护区科学考察集[M].北京:中国林业出版社,1996
- [24] 谢东明,路纪琪,吕九全.太行山猕猴的冬季生境选择[J].兽类学报,2009,29(3):252-258.
- [25] 郭相保,王振龙,田军东,等.河南太行山自然保护区猕猴夜宿地选择研究[J].四川动物,2010,29(6):849-856.
- [26] Hill R A, Lycett J E, Dunbar R I M. Ecological and social determinants of birth intervals in baboons[J]. Behavioral Ecology, 2000, 11: 560-564.
- [27] 田军东,王振龙,路纪琪,等.基于 PAE 编码系统的太行山猕猴行为谱[J].兽类学报,2011,31(2):125-140.
- [28] 江海声,刘振河,袁喜才,等.海南岛南湾半岛野生猕猴种群的繁殖研究[J].兽类学报,1988,8(2):105-112.
- [29] Wolfe L D. Reproductive biology of rhesus and Japanese macaques[J]. Primates, 1986, 27: 95-101.

[30] Koyama N,Takahata Y,Huffman MA,et al.Reproductive parameters of female Japanese macaques:thirty years data from the Arashiya-ma troops,Japan[J].Primates,1992,33:33-47.

[31] Tian J D,Wang Z L,Lu JQ,et al.2013.Reproductive parameters of female Macaca mulatta tcheliensis in the temperate forest of Mount Taihangshan,Jiyuan,China[J].American Journal of Primatology,75(6):605-612.

[32] Johnson C N.Dispersal and sex ratio at birth in primates[J].Nature,1988,332(6166):726-728.

[33] 王程亮,齐晓光,郗文忠,等.非人灵长类个体的迁移与扩散[J].人类学学报,2008,27(3):256-263.

[34] Drickamer L C.Group changing in free-ranging male rhesus monkeys[J].Primates,1973,14(4):359-368.

[35] Melnick D J,Hoelzer G A.Differences in male and female macaque dispersal lead to contrasting distributions of nuclear and mitochondrial DNA variation[J].International Journal of Primatology,1992,13(4):379-393.

[36] Jack K M,Fedigan L.Male dispersal patterns in white-faced cauchins,*Cebus capucinus*,Part 2:patterns and causes of secondary dispersal [J].Animal Behaviour,2004,67:771-782.

[37] Blomquist G E.Environmental and genetic causes of maturational differences among rhesus macaque matriline[J].Behavioral Ecology and Sociobiology,2009,63(9):1345-1352.

[38] Caraco T.Time budgeting and group size:a test of theory[J].Ecology,1979,60(3):618-627.

[39] Widdig A,Nürnberg P,Bercovitch F B,et al.Consequences of group fission for the patterns of relatedness among rhesus macaques[J].Molecular Ecology,2006,15:3825-3832.

Population dynamics of troop Wangwu-1 taihangshan macaques in Mt. Taihangshan area,Jiyuan,China

Lu Jiqi, Tian Jundong

(School of Life Sciences; Institute of Biodiversity and Ecology, Zhengzhou University, Zhengzhou 450001, China)

Abstract:Population dynamic is the core topic of population ecology. In order to deepen the understanding of population ecology of Taihangshan macaques, this study surveyed the population parameters, dispersal, and population growth of a free-ranging troop (WW-1) of Taihangshan macaques inhabiting in Mt. Wangwu of Taihangshan Macaque National Natural Reserve. During December 2002 to December 2015, we collected the data with the methods of field observation, survey, and publications. The results shows; 1) troop size increased from 14 individuals by December 2002 to 106 individuals by December 2015; 2) the average birth rate was (0.56 ± 0.23) infants per adult female per year, and the infant (< 1 year old of age) mortality was $10.8\%\pm21.0\%$ on average; 3) WW-1 exhibited a pattern of male-biased dispersal; 4) the population growth of WW-1 was as exponential ($N_t=13.32\times e^{0.153\ 1(t-2002)}$), and the instantaneous growth rate was 0.153 1.

Keywords:Taihangshan macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*); population parameters; population size; exponential growth model; dispersal

[责任编辑 王凤产]