



研究论文 ORIGINAL PAPERS

融合红外相机与无人机载激光雷达技术
揭示喀斯特生境黑叶猴和猕猴时空共存模式周源^{1,2#}, 丁武福^{3#}, 唐冬艳³, 刁奕欣^{1,2}, 冯朝波^{1,2}, 杨光美^{1,2}, 粟海军^{1,2*}

- (1. 贵州大学林学院, 贵阳 550025;
2. 贵州大学生物多样性与自然保护研究中心, 贵阳 550025;
3. 六盘水市林业局, 六盘水 553001)

稿件运行过程

收稿日期: 2025-12-08

修回日期: 2026-02-06



关键词: 黑叶猴;

猕猴;

无人机载激光雷达;

共存模式;

生态位分化;

野钟自然保护区

Keywords: François' langur (*Trachypithecus francoisi*);Rhesus macaque (*Macaca mulatta*);

UAV-borne LiDAR;

Co-occurrence patterns;

Niche differentiation;

Yezhong Nature Reserve

中图分类号: Q958.1; Q959.848

文献标志码: A

文章编号:

2310-1490(2026)-02-0159-15

DOI: 10.12375/ysdwxb.202512009

摘要

为准确探究狭布种黑叶猴(*Trachypithecus francoisi*)与广布种猕猴(*Macaca mulatta*)在喀斯特生境中的共存模式,本研究于2023年6月—2025年6月在贵州野钟黑叶猴自然保护区对两物种开展调查。利用无人机载激光雷达技术提取高精度地形与植被三维结构变量,并结合红外相机监测技术获取物种日活动数据。基于集成物种分布模型、核密度估计法与Watson双样本检验分析二者时空共存模式。结果显示:(1)空间上,黑叶猴呈聚集分布,主要位于保护区中部喀斯特河谷底部及悬崖两侧,高适宜生境面积为6.71 km²,占保护区总面积的25.09%;猕猴分布则较分散,高适宜生境面积为8.79 km²,占32.88%;二者高适宜生境重叠区位于中部河谷两侧(3.02 km²),空间生态位重叠度较高(Schoener's $D = 0.733$, Warren's $I = 0.935$),空间竞争较大。(2)二者对环境因子的选择性存在差异,地形和水源是塑造黑叶猴空间分布的主导因子,而猕猴的分布主要受人为干扰因子制约。(3)时间上,两者的日活动节律高度重叠且受季节影响(雨季重叠系数0.74,旱季0.81)。黑叶猴在雨季、猕猴在旱季的共现位点与非共现位点日活动节律存在极显著差异($P < 0.001$),前者上午活动高峰增强,后者中午活动强度显著降低。本研究表明,在喀斯特河谷复杂生境中同域共存的黑叶猴和猕猴,在空间上高度重叠但通过生境选择的分化,在时间上整体趋同但存在季节性活动调整,形成了复杂的时空共存适应模式。研究结果可为进一步揭示喀斯特地区物种共存机制、促进珍稀濒危物种保护管理提供科学依据。

基金项目: 国家自然科学基金项目(32360333);贵州六盘水野钟黑叶猴市级自然保护区黑叶猴年度监测项目;贵州省六盘水市国家重点保护野生动物调查项目

第一作者简介: 周源(2001—),男,硕士研究生;主要从事野生动物生态学研究。E-mail: yuan22477@126.com

共同第一作者: 周源; 丁武福

*** 通信作者:** 粟海军, E-mail: hjsu@gzu.edu.cn

Integrating Camera-Trapping and UAV-Borne LiDAR Technologies to Reveal the Spatiotemporal Coexistence Patterns of François' Langurs and Rhesus Macaques in Karst Habitats

ZHOU Yuan^{1,2#}, DING Wufu^{3#}, TANG Dongyan³,
DIAO Yixin^{1,2}, FENG Chaobo^{1,2}, YANG Guangmei^{1,2}, SU Haijun^{1,2*}

(1. College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China;

2. Research Center for Biodiversity and Nature Conservation of Guizhou University, Guiyang 550025, China;

3. Liupanshui Forestry Bureau, Liupanshui 553001, China)

Abstract: To accurately investigate the coexistence patterns of the narrow-ranged François' langur (*Trachypithecus francoisi*) and the widely distributed rhesus macaque (*Macaca mulatta*) in karst habitats, a survey was conducted on both species in the Yezhong François' Langur Nature Reserve, Guizhou, from June 2023 to June 2025. Unmanned aerial vehicle (UAV)-borne LiDAR technology was employed to extract high-precision three-dimensional topographic and vegetation structural variables, and combined camera-trapping technology to obtain the daily activity date of the two species. Based on the ensemble species distribution modeling, kernel density estimation, and Watson's two-sample test, the spatiotemporal coexistence patterns of the two species were analyzed. The results showed that: (1) Spatially, François' langurs were aggregated and primarily inhabited at the bottom of karst valleys and on both sides of cliffs in the central nature reserve, and the high-suitability habitat was 6.71 km², accounting for 25.09% of the total reserve area. Rhesus macaques showed a more dispersed distribution, and the high-suitability habitat was 8.79 km², accounting for 32.88%. The central valley-adjacent areas represented overlapping high-suitability habitat zones for both species (3.02 km²), with high spatial niche overlap (Schoener's $D = 0.733$, Warren's $I = 0.935$) and substantial spatial competition. (2) There were differences in the selectivity of environmental factors between the two species, topography and water sources were the dominant factors shaping the spatial distribution of François' langurs, whereas rhesus macaque distribution was primarily constrained by anthropogenic disturbance factors. (3) In terms of time, the daily activity rhythms of two species were highly overlapping and affected by season (overlap coefficient of 0.74 in rainy season and 0.81 in dry season). Significant differences were detected between co-occurrence and non-co-occurrence sites for François' langurs in rainy season and for rhesus macaques in dry season ($P < 0.001$). The former had shown and enhanced peak of activity in the morning, while the latter had exhibited a significant reduction in activity intensity at noon. This study demonstrated that sympatric François' langurs and rhesus macaques in complex karst canyon habitats exhibited mutual avoidance and adaptation patterns to a certain extent in both space and time. These findings provide scientific basis for further elucidating species maintenance mechanism and promoting conservation management of rare and endangered species in karst regions.

分析物种共存模式是揭示同域物种生态位分化的重要手段,也是群落生态学研究的核心问题之一^[1]。空间生态位分化通常是物种缓解直接竞争的首要策略,即通过占据差异化生境空间实现共存。例如,白汭露^[2]在唐家河国家级自然保护区运用MaxEnt模型研究发现,同域分布的川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)与藏酋猴(*Macaca thibetana*)在宏

观生境选择上存在显著分化,川金丝猴受海拔和植被因子主导,偏好高海拔区域,藏酋猴则受道路和河流因子影响,更倾向于低海拔河谷及道路周边区域;贾伟等^[3]利用红外相机技术揭示了梵净山同域分布的黔金丝猴(*Rhinopithecus brelichi*)与藏酋猴虽存在宏观生境上高度重叠,却可通过对森林垂直层次的差异化利用实现共存,其中黔金丝猴主要占据树冠

上层,而藏酋猴更多利用地面层。当物种在空间生态位上存在较高重叠时,活动时间分化则可能是同域物种规避竞争的另一方式。例如,Zhou *et al.* [4]发现白鹇(*Lophura nycthemera*)在与豹猫(*Prionailurus bengalensis*)的共现位点会主动调节日活动节律以降低与对方的时间重叠;而Wang *et al.* [5]在三江源地区研究4种大型食肉动物时发现,物种间的日活动节律重叠度普遍较高,且在时间维度上并未表现出主动回避,表明当资源竞争型物种在时间生态位高度重叠时,种间竞争可能进一步加剧。因此,解析同域物种的时间共存模式,不仅能揭示其活动节律的分化规律,更是深入理解物种间资源分配与稳定共存机制的关键[6]。

物种分布模型(species distribution model, SDM)是研究物种空间分布格局与共存机制的重要工具[6-7]。现有的物种分布模型多基于公共平台栅格数据构建[8],虽能有效解释物种在区域大尺度上的分布限制,却常受限于数据分辨率和探测方式,难以解译喀斯特地区复杂的微地形变化及植被三维结构特征,而这些未被传统模型充分量化的微地形与植被结构变量可能蕴含着解释其生态位分化的关键信息[9]。无人机载激光雷达(UAV-borne LiDAR)技术的发展和应用于解决上述难题提供了有效路径,其通过发射激光脉冲并记录回波信号,可穿透森林冠层获取地表及植被的精细三维结构信息[10]。相比于传统的从卫星遥感图像中获取变量数据的方法,无人机载激光雷达具备更高的精度与空间分辨率,能提取冠层覆盖度、森林垂直分层结构等传统数据难以获取的植被结构变量[11]。将激光雷达点云衍生的三维结构变量纳入生态位模型,可更精准地刻画灵长类动物的空间分布特征,为揭示其精细尺度下的空间分布格局与共存机制提供新的技术支撑[12]。

黑叶猴(*Trachypithecus francoisi*)为国家一级重点保护野生动物,仅见于我国贵州、广西、重庆及越南北部的部分喀斯特石山和峡谷区域,其分布范围狭窄、食性特化[13],而猕猴(*Macaca mulatta*)则为适应性强的广布物种[14]。贵州六盘山野钟黑叶猴自然保护区(以下简称“野钟保护区”)是黑叶猴的关键栖息地,区内同时分布有多个黑叶猴与猕猴种群[15-16],为探究这两种生态特征差别较大的灵长类在喀斯特复杂生境中的共存机制提供了理想研究平台。基于此,本研究整合红外相机监测、样线调查与无人机调

查获取的物种分布位点数据,利用无人机载激光雷达技术提取保护区内高精度的地形与植被三维结构变量,采用集成物种分布模型与核密度估计法解析二者的时空生态位分化特征,旨在阐明:(1)同域分布的黑叶猴与猕猴空间分布格局差异及其空间生态位重叠程度;(2)影响二者空间分布的主要环境因子及其生境选择的生态位分化特征;(3)潜在的种间竞争是否改变了黑叶猴与猕猴的日活动节律模式,以及二者时间生态位重叠的季节动态。通过回答上述问题,以期揭示喀斯特生境中同域灵长类的时空共存模式,为珍稀濒危灵长类的保护管理提供科学依据。

1 研究方法

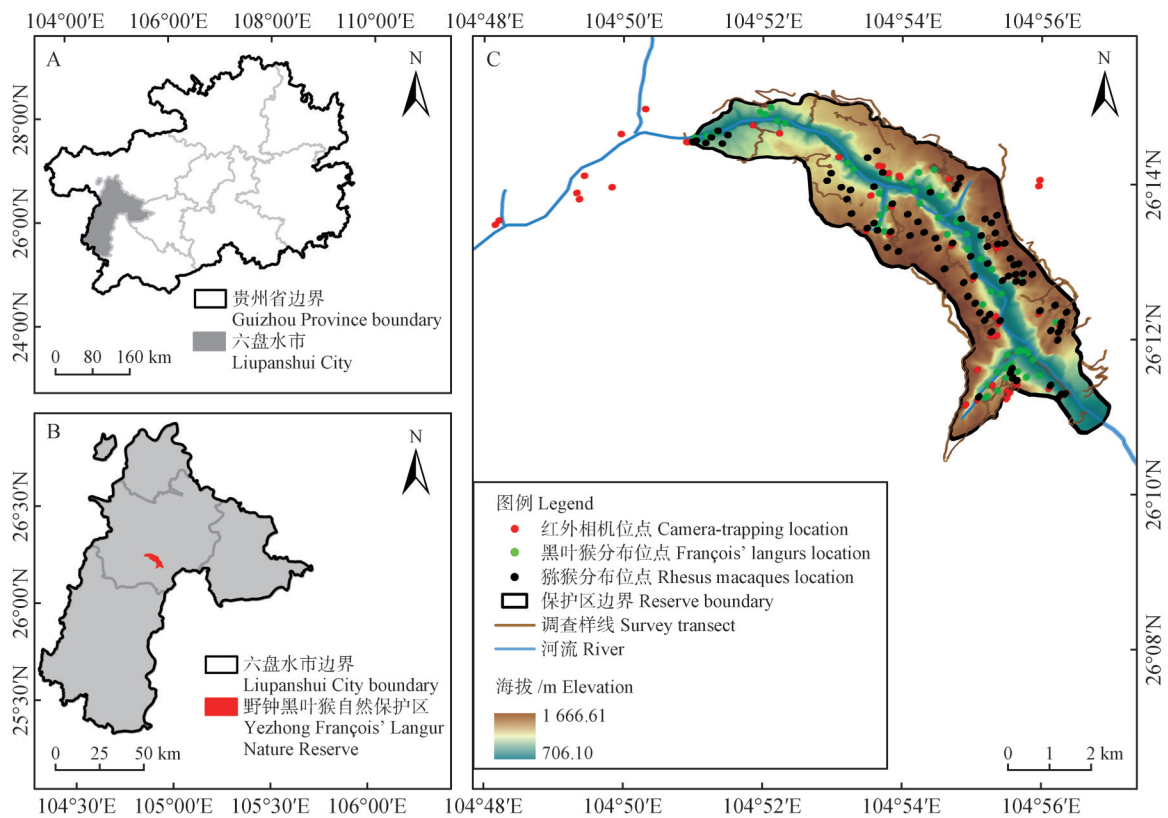
1.1 研究区概况

野钟保护区位于贵州省六盘水市水城区南部北盘江大峡谷(26°09'—26°15'N, 104°50'—104°57'E; 图1),区内集中栖息着120余只黑叶猴(21群核心种群及少量孤猴),是全球最重要的黑叶猴集中分布区之一,同时亦有多群猕猴分布[15-16]。保护区为峡谷深切、崖壁陡峭的典型喀斯特河谷森林景观,处于亚热带季风气候区,较高海拔区呈现山地暖温带季风气候属性,年均气温约13℃,年均降水量1 239.5 mm,海拔1 200 m以下的河谷地带则为干热沟谷气候。受河谷高差悬殊(约900 m)影响,区内植被垂直分层明显,地带性植被以中亚热带偏干性常绿阔叶林和落叶阔叶林为主。除黑叶猴、猕猴两种重点保护灵长类动物外,区内还分布着藏酋猴、小灵猫(*Viverricula indica*)和白腹锦鸡(*Chrysolophus amherstiae*)等珍稀物种,生物多样性较为丰富。

1.2 数据获取

1.2.1 野外调查与物种分布数据

于2023年6月—2025年6月对保护区全域进行监测。在区内石山、悬崖边缘及峡谷周边等关键生境共布设72台红外相机(苍鹭CL-A1)。相机工作模式均设置为24 h连续拍摄,触发间隔30 s,灵敏度中等,以获取两种灵长类的活动影像数据。累计监测17 090个相机工作日,共获得有效照片20 755张,其中在22个相机位点记录到黑叶猴独立有效照片218张,在25个位点记录到猕猴独立有效照片375张。样线调查与无人机调查同期进行,共布设调查样线55条,累计长度109.64 km,平均样线长度1.99 km(图1C)。



A. 六盘水市在贵州省的位置;B. 野钟保护区在六盘水市的位置;C. 基于无人机载激光雷达点云生成的野钟保护区数字高程模型。

A. Location of Liupanshui City in Guizhou Province; B. Location of Yezhong Nature Reserve in Liupanshui City; C. LiDAR-derived digital elevation model (DEM) of Yezhong Nature Reserve.

图1 野钟保护区在贵州省及六盘水市内的位置及保护区内数字高程模型

Figure 1 Location of Yezhong Nature Reserve in Guizhou Province and Liupanshui City, and the LiDAR-derived digital elevation model of the reserve

样线主要沿保护区巡护道路布设,覆盖喀斯特石山森林、河谷灌丛及悬崖周边等多海拔梯度生境。受区内复杂地形与茂密植被限制,谷底及悬崖两侧等人难以抵达的区域采用大疆 Mavic 3T 无人机进行辅助调查。当样线调查发现猴群活动迹象时,操控无人机飞至猴群垂直上空约 300 m 处,通过长焦镜头拍摄,利用照片的可交换式图像文件格式(exchangeable image file format, EXIF)信息提取拍摄位点经纬度,以规避地面直接标记可能产生的位置误差。此外,在保护区内选择 27 个无人机飞行制高点,对可达性较差的区域使用无人机搭载的热成像相机进行搜索,以获取猴群的准确位置信息。最终共获取黑叶猴有效分布位点 64 个,猕猴有效分布位点 84 个。

1.2.2 无人机载激光雷达数据

将保护区划分为 100 个等面积矩形网格作为飞行单元,使用搭载禅思 L2 激光雷达传感器的大疆 Matrice 350 RTK 无人机,对各网格单元逐一进行激光雷达数据采集。飞行采用仿地模式,以大疆 RC

Plus2 遥控器内置的 ASTER GDEM 30 m 分辨率地形数据作为仿地飞行参考,确保无人机随地形起伏保持相对恒定高度。无人机平台与激光雷达传感器的详细参数见表 1。

表 1 无人机与激光雷达传感器参数设置

Table 1 Parameter settings of the UAV platform and LiDAR sensor

参数 Parameter	描述 Description
飞行高度 Flight height	100 m
飞行速度 Flight speed	3 m/s
旁向重叠率 Side overlap ratio	70%
扫描角 Scanning angle	45°
激光波长 Laser wavelength	905 nm
回波数 Number of returns	5
平面精度 Planar accuracy	5 cm
垂直精度 Vertical accuracy	4 cm
脉冲发射频率 Pulse emission frequency	240 kHz
平均点云密度 Average point cloud density	25 points/m ²

1.2.3 环境变量提取

使用大疆智图(DJI Terra)软件对获取到的激光雷达原始点云数据进行拼接、降噪与地面点分类。对于分类后的地面点,使用R 4.3.1中的lidR包,基于地面点构建不规则三角网(triangulated irregular network,TIN),并利用TIN线性插值方法计算地面高程,完成点云归一化处理^[17]。参照相关研究^[18],通过激光雷达点云数据提取12个与黑叶猴、猕猴分布可能相关的环境变量(表2),主要包括地形与植被两类。地形变量来源于地面点云,针对坡向的圆周不连续性,将其分解为北坡向和东坡向两个连续正交

分量;植被变量来源于归一化后的植被点云。此外,选取水源和人为干扰因子作为物种分布建模中的协变量,其中水源数据来自OpenStreetMap(<https://download.geofabrik.de/asia/china.html>),人为干扰变量来自Yang *et al.*^[19]提供的30 m分辨率土地利用数据。所有衍生环境变量均输出为TIFF格式栅格文件,空间分辨率统一为10 m,坐标系统一为WGS84/UTM zone 48N投影坐标,以确保后续物种分布模型分析的一致性。上述步骤在R 4.3.1环境中使用terra、spatialEco和lidR包完成。

表2 激光雷达衍生的生态位建模变量
Table 2 LiDAR-derived variables used for ecological niche modeling

变量类型 Variable type	变量名称 Variable name	缩写 Abbreviation	计算方式 Calculation method	数据来源 Data source
地形 Topography	海拔 Elevation	ELE	栅格单元内地面点高程平均值	激光雷达
	坡度 Slope	SLO	基于数字地形模型(DTM),通过相邻栅格高程差计算坡度角度	
	北坡向 Northness	NOR	cos(坡向),值为1代表正北,-1代表正南	
	东坡向 Eastness	EAS	sin(坡向),值为1代表正东,-1代表正西	
	地形粗糙度 Terrain roughness	ROU	计算3×3窗口内所有地面点高程值的标准差	
	地形起伏度 Terrain relief	REL	计算3×3窗口内最高地面高程与最低地面高程的差值	
植被 Vegetation	地形位置指数 Terrain position index	TPI	栅格单元高程与周围邻域(3×3窗口)地面点高程平均值的差值	激光雷达
	冠层覆盖度 Canopy cover	CC	栅格单元内高度>3 m的植被点占总植被点的比例	
	平均植被高度 Mean vegetation height	Hmean	栅格单元内植被点高度平均值	
	最大植被高度 Maximum vegetation height	Hmax	栅格单元内最大植被点高度值	
	植被垂直分布指数 Vegetation vertical distribution index	VVD	栅格单元内植被点高度的标准差	
	高度第25百分位数 25th percentile of height	H25	栅格单元内植被点高度按升序排序后第25%分位对应的高度值	
水源 Water	高度第75百分位数 75th percentile of height	H75	栅格单元内植被点高度按升序排序后第75%分位对应的高度值	OpenStreetMap
	高度第90百分位数 90th percentile of height	H90	栅格单元内植被点高度按升序排序后第90%分位对应的高度值	
	距水源距离 Distance to water	DTW	计算栅格单元到最近水源的欧式距离	
	距农田距离 Distance to farmland	DTF	计算栅格单元到最近农田的欧式距离	
人为干扰 Human disturbance	距居民区距离 Distance to human settlement	DTH	计算栅格单元到最近居民区的欧式距离	Yang <i>et al.</i> ^[19]
	距道路距离 Distance to road	DTR	计算栅格单元到最近道路的欧式距离	

1.3 数据分析

1.3.1 物种分布建模

基于黑叶猴和猕猴的分布点数据,从各环境变量栅格图层提取对应点位环境值。采用方差膨胀因

子(variance inflation factor,VIF)进行共线性诊断,使用 R 4.3.1usdm 包中的 vifstep 函数进行逐步筛选,设定剔除阈值为 10^[20],经筛选,黑叶猴与猕猴分别保留 13 个和 14 个建模变量(表 3)。

表 3 黑叶猴和猕猴物种分布模型建模变量的方差膨胀因子检验结果

Table 3 Variance inflation factor (VIF) test results of modeling variables in François' langurs and rhesus macaques species distribution models					
变量名称 Variable name	方差膨胀因子 Variance inflation factor		变量名称 Variable name	方差膨胀因子 Variance inflation factor	
	黑叶猴 <i>Trachypitecus francoisi</i>	猕猴 <i>Macaca mulatta</i>		黑叶猴 <i>Trachypitecus francoisi</i>	猕猴 <i>Macaca mulatta</i>
海拔 ELE	2.35	2.17	最大植被高度 Hmax	—	9.10
坡度 SLO	5.54	3.84	高度第 25 百分位数 H25	4.94	6.77
北坡向 NOR	1.54	1.32	植被垂直分布指数 VVD	5.40	7.69
东坡向 EAS	1.67	1.36	距水源距离 DTW	2.29	2.64
地形粗糙度 ROU	5.12	6.36	距道路距离 DTR	2.55	1.83
地形位置指数 TPI	1.74	1.39	距农田距离 DTF	1.54	1.38
冠层覆盖度 CC	2.17	3.03	距居民区距离 DTH	2.52	2.01

—. 该变量未进入最终模型构建。
—. The variable was not included in the final model for that species.

采用 R 4.3.1 中的 biomod2 包构建黑叶猴与猕猴的集成物种分布模型(ensemble model,EM),选择 10 种常用的 SDM 算法进行集成建模(表 4)。单个 SDM 的算法参数设置选取 biomod2 包默认的 default 策略。由于仅依赖“存在点”(presence)数据无法满

足单个算法对二项分类数据的输入要求,为避免在物种实际活动范围内选取伪不存在点(pseudo-absence,PA)造成模型偏差,本研究依据 Deng *et al.*^[21]和周岐海等^[22]对喀斯特地区黑叶猴、猕猴的平均日漫游距离的研究结果,分别为黑叶猴、猕猴设定

表 4 黑叶猴与猕猴集成模型及单一模型的性能评估结果

Table 4 Performance evaluation results of François' langur and rhesus macaque in ensemble model and single model				
模型 Model	黑叶猴 <i>Trachypitecus francoisi</i>		猕猴 <i>Macaca mulatta</i>	
	AUC	TSS	AUC	TSS
集成物种分布模型 Ensemblemodel,EM	0.93	0.77	0.92	0.72
多元自适应回归样条 Multivariate adaptive regression splines,MARS	0.94	0.70	0.89	0.58
广义线性模型 Generalized linear model,GLM	0.91	0.68	0.89	0.64
灵活判别分析 Flexible discriminant analysis,FDA	0.91	0.67	0.90	0.59
广义加性模型 Generalized additive model,GAM	0.91	0.65	0.89	0.59
广义提升模型 Generalized boosted model,GBM	0.92	0.63	0.90	0.59
分类树分析 Classification tree analysis,CTA	0.79	0.59	0.80	0.55
人工神经网络 Artificial neural network,ANN	0.71	0.42	0.70	0.40
极端梯度提升 Extreme gradient boosting,XGBoost	0.84	0.27	0.84	0.45
随机森林 Random forest,RF	0.93	0.23	0.93	0.35
表面范围包络 Surface range envelope,SRE	0.61	0.22	0.62	0.25

注:集成模型基于 TSS > 0.4 的单一模型采用加权平均法构建。
Note: The ensemble model was constructed using the weighted average method based on single models with TSS > 0.4.

650 m 和 700 m 的最小缓冲距离,在此距离外为每个物种随机选择 1 000 个伪不存在点^[23]。为降低随机采样带来的不确定性,构建了 3 组背景数据集,以确保模型充分学习并捕捉物种存在与不存在区域的真实环境差异。采用随机数据分割策略进行模型性能验证,将数据按 75% 和 25% 的比例随机分为训练集和测试集,重复运行 10 次以评估模型稳定性。模型评估指标包括受试者工作特征曲线下面积(area under the curve, AUC)和真实技能统计量(true skill statistic, TSS)。评价标准:AUC ≥ 0.9 为极好,0.8 ≤ AUC < 0.9 为良好,0.7 ≤ AUC < 0.8 为一般,AUC < 0.7 为差^[24];TSS > 0.4 为预测性能良好^[25]。所有性能指标均在测试集上进行验证。基于各单个 SDM 的建模结果,采用加权平均集成法(ensemble model weighted mean, EMwmean)构建集成模型。以各单个 SDM 的 TSS 值为权重,TSS 值越高的模型在集成模型中的贡献越大。为确保集成模型的整体预测精度,仅将 TSS > 0.4 的单个模型纳入到最终模型中进行集成^[26]。

所有 SDM 及 EM 预测结果的评价指标如表 4 所示。在黑叶猴的单个 SDM 中,MARS 表现最优,SRE 表现最差,而 XGBoost、RF 和 SRE 的 TSS 均小于 0.4,因此采用其余 7 种 SDM 进行集成。在猕猴的单个 SDM 中,GLM 表现最好,SRE 表现最差,RF 和 SRE 的 TSS 均小于 0.4,因此采用其余 8 种 SDM 进行集成。黑叶猴 EM 的 AUC 和 TSS 分别为 0.93 和 0.77,猕猴分别为 0.92 和 0.72。两个物种 EM 的 AUC 均大于 0.9, TSS 均大于 0.7,且均高于单一模型,表明本研究构建的 EM 预测效果达到了较好的水平,可准确反映黑叶猴与猕猴的潜在空间分布特征。

在关键环境因子识别方面,通过 biomod2 包内置的置换法评估各环境变量对集成模型预测结果的贡献度,即对单个变量进行随机重排(重复 3 次),计算模型预测精度的下降程度。精度损失越大,意味着该变量对物种分布的解释能力越强^[27]。

1.3.2 生境重叠度分析

将集成模型的生境适宜性预测结果导出为 TIFF 格式栅格文件,栅格值为预测的生境适宜性指数(habitat suitability index, HSI),取值 0~1,表示从不适宜到适宜最优生境。在 ArcGIS 10.8 中,使用自然断点法(jenks natural breaks)将 HSI 划分为不适宜、低适宜、中适宜和高适宜生境 4 类,并统计各类生境

在保护区内的面积及占比^[28]。为评估保护区内黑叶猴与猕猴适宜生境的空间重叠程度,采用 Schoener's D 和 Warren's I 指数表征物种间的生境重叠度^[29]。计算公式如下

$$\text{Schoener's } D(p_X, p_Y) = 1 - \frac{1}{2} \sum_i |p_{X,i} - p_{Y,i}|,$$

$$\text{Warren's } I(p_X, p_Y) = 1 - \frac{1}{2} \sum_i \left(\sqrt{p_{X,i}} - \sqrt{p_{Y,i}} \right)^2.$$

式中: $p_{X,i}$ 和 $p_{Y,i}$ 分别表示物种 X (黑叶猴) 和物种 Y (猕猴) 在第 i 个栅格单元内的标准化 HSI, D 和 I 的取值均为 0~1, 0 表示生境完全不重叠, 1 表示完全重叠。

通过生境等级空间叠加,分析黑叶猴与猕猴在不同适宜生境中的空间重叠格局。为明确两物种的核心适宜分布范围,首先通过最大化 TSS 值确定最佳阈值(cutoff),将 HSI 栅格转换为二元生境分布图(适宜/不适宜)。基于二元分布结果,提取两物种适宜生境内所有环境变量所对应的数值,以表征其实际占据的环境因子范围,进而对比二者在环境资源利用上的差异性与生态位重叠情况^[30]。

1.3.3 日活动节律重叠分析

利用红外相机独立有效照片数据分析黑叶猴与猕猴的近地面日活动节律,将仅拍摄到黑叶猴或猕猴单一物种的红外相机位点定义为非共现位点,将同时拍摄到两个物种的位点定义为共现位点^[31]。因雨季和旱季对食源植物资源动态影响较大,依据野钟保护区气候情况,将 4—10 月划分为雨季,11 月—次年 3 月划分为旱季^[16],以此探究季节变化对二者活动节律的影响。使用 R 4.3.1 中 overlap 包的核密度估计法(kernel density estimation, KDE)绘制黑叶猴与猕猴在不同季节下非共现位点与共现位点的日活动核密度曲线,比较两者共现情形下的日活动节律变化。通过 Watson 双样本检验(Watson's two-sample test)比较非共现位点与共现位点的日活动节律差异,以探讨潜在的种间竞争对两者日活动节律的影响,该分析基于 R 4.3.1 中的 circular 包完成^[32]。为量化黑叶猴与猕猴的日活动节律重叠程度,使用 overlap 包中的 overlap Est() 函数分析两者在共现位点的日活动节律重叠系数(coefficient of overlapping, Δ), Δ 取值 0~1, 0 为完全错开, 1 为完全一致,采用 $\Delta 4$ 值计算日活动节律重叠度,并通过 1 000 次 bootstrap 重复抽样计算其 95% 置信区间^[33-34]。

2 结果

2.1 空间共存模式

2.1.1 生境适宜性与空间重叠程度

集成模型的生境适宜性预测结果(图2)显示,黑叶猴的高适宜和不适宜生境面积分别为 6.71、10.55 km², 分别占保护区总面积的 25.09% 和 39.45%; 猕猴的高适宜和不适宜生境面积分别为

8.79、6.07 km², 占比为 32.88% 和 22.70%。从空间分布格局来看,黑叶猴的高适宜生境呈狭长带状沿河谷连续分布,而猕猴的高适宜生境范围更广,覆盖了保护区中部及南部大部分区域。黑叶猴的不适宜生境主要位于河谷外围区域,而猕猴的不适宜生境仅在保护区北部与南部靠近边界处零星分布,这一差异与两者习性相符。

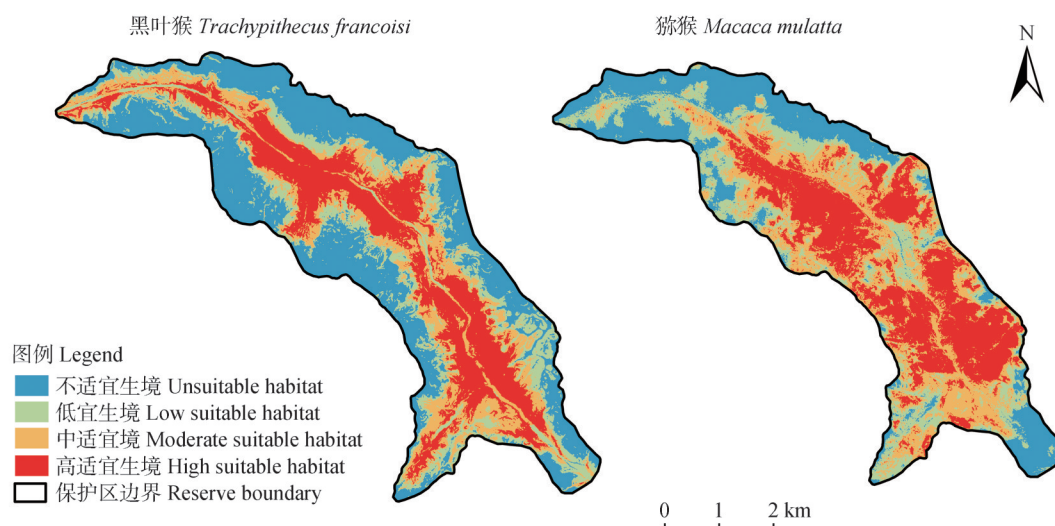


图2 野钟保护区黑叶猴与猕猴生境适宜性分布

Figure 2 Distribution of habitat suitability for François' langurs and rhesus macaques in Yezhong Nature Reserve

两物种生境空间重叠程度量化结果显示, Schoener's *D* 和 Warren's *I* 指数分别为 0.733 和 0.935,表明黑叶猴与猕猴在保护区内的生境空间重叠度较高。生境叠加分析的结果见图3所示,黑叶

猴与猕猴高适宜生境重叠区主要位于保护区中部与南部的河谷两侧,重叠面积为 3.02 km²,是两物种生境重叠的核心区域,体现了对喀斯特河谷生境的共同偏好;中适宜生境重叠区主要位于河谷底部、紧邻

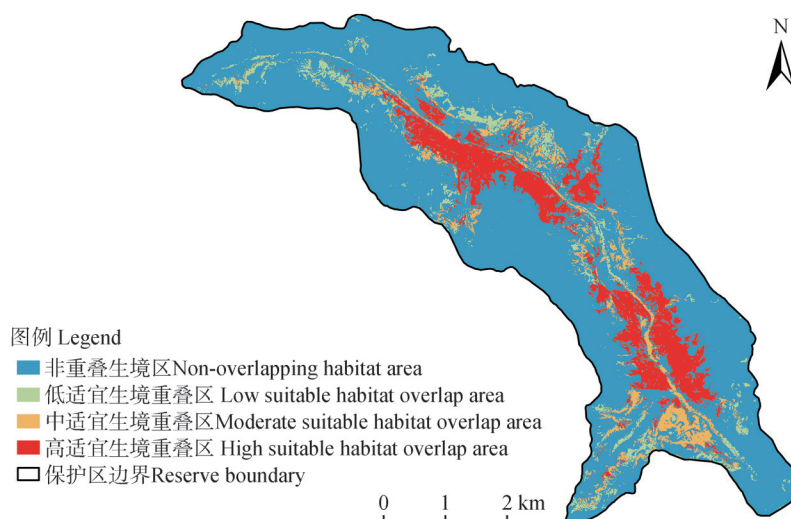


图3 野钟保护区黑叶猴与猕猴不同等级适宜生境重叠区分布

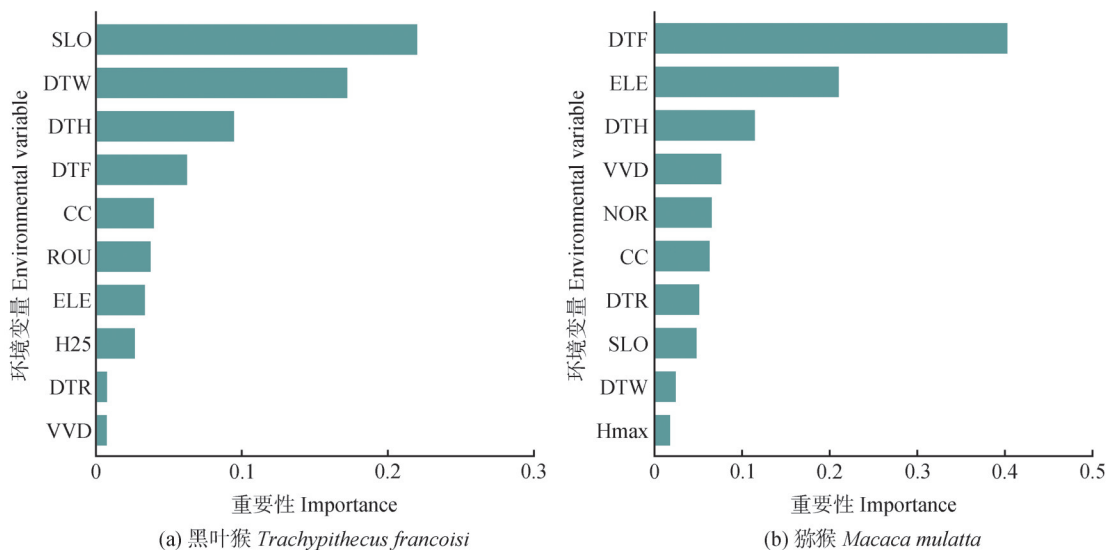
Figure 3 Distribution of overlap regions in different suitable habitats between François' langurs and rhesus macaques in Yezhong Nature Reserve

河谷的零星区域及保护区南部的大面积灌丛区,重叠面积为1.52 km²;低适宜生境重叠区较少,呈碎片状散布,面积为1.16 km²。整体而言,二者在河谷两侧的坡地存在大面积高适宜生境重叠,反映出它们对相似环境条件的共同偏好。

2.1.2 影响空间分布的环境变量

为了直观展示关键环境因子的影响,基于置换法计算了各环境变量对集成模型预测精度的贡献度,并按重要性值降序排列,选取影响黑叶猴与猕猴空间分布前10位的环境变量进行展示(图4)。由图4可见:影响黑叶猴空间分布的主要变量为地形和水源,其中坡度(SLO,0.22)是贡献率最高的主导变量,距水源距离(DTW,0.17)次之,二者的重要性明

显高于其他变量;影响猕猴空间分布的主要变量为人为干扰,距农田距离(DTF,0.40)的重要性远高于其他变量,是决定其分布的主导变量,其次为海拔(0.21)。结合适宜生境环境变量范围(表5)进一步分析显示,两物种对环境因子的响应阈值也表现出一定程度的差异。黑叶猴适宜生境的坡度范围(22.80°~77.04°)高于猕猴(13.88°~73.14°),且距水源距离范围(20.00~560.36 m)明显小于猕猴(36.06~968.76 m),表明其对陡峭岩壁和近水源生境的依赖更强。此外,黑叶猴对人为干扰的回避性更强,其适宜生境距道路、农田和居民区的最小距离均大于猕猴。



ELE. 海拔;SLO. 坡度;NOR. 北坡向;ROU. 地形粗糙度;CC. 冠层覆盖度;Hmax. 最大植被高度;H25. 高度第25百分位数;VVD. 植被垂直分布指数;DTW. 距水源距离;DTR. 距道路距离;DTF. 距农田距离;DTH. 距居民区距离。

ELE. Elevation; SLO. Slope; NOR. Northness; ROU. Terrain roughness; CC. Canopy cover; Hmax. Maximum vegetation height; H25. 25th percentile of height; VVD. Vegetation vertical distribution index; DTW. Distance to water; DTR. Distance to road; DTF. Distance to farmland; DTH. Distance to human settlement.

图4 野钟保护区黑叶猴与猕猴集成模型中变量置换重要性排序

Figure 4 Ranking of variables permutation importance in the integrated models for François' langurs and rhesus macaques in Yezhong Nature Reserve

2.2 时间共存模式

2.2.1 空间共现对活动节律的影响

对日活动节律差异的Watson检验表明(图5),黑叶猴在雨季的共现位点与非共现位点间日活动节律存在极显著差异($P < 0.001$),而在旱季差异并不显著($P = 0.070$);而猕猴在旱季的共现位点与非共现位点间存在显著差异($P < 0.001$),在雨季差异并不显著($P = 0.100$)。这表明种间竞争在雨季对黑叶猴、旱季对猕猴的日活动节律产生了显著影响。

从存在显著差异季节的活动特征来看:黑叶猴在雨季非共现位点呈双峰型活动模式,活动高峰分别出现在清晨(约08:00)和傍晚(约19:00),且傍晚峰值更高;在共现位点上,黑叶猴仍维持双峰型模式,但清晨活动强度显著增强,傍晚峰值明显减弱,表明黑叶猴在雨季竞争压力下将核心活动时段提前,以抢占资源利用的时间优势(图5(a))。猕猴在旱季非共现位点呈单峰型活动模式,活动强度在午后(约14:00)达到最高;在共现位点上,猕猴的活动模式转变为多

表 5 黑叶猴与猕猴适宜生境及共存生境的环境变量范围

Table 5 Environmental variable ranges in suitable and coexistence habitats of François' langurs and rhesus macaques

变量类型 Variable type	变量名称 Variable name	适宜生境范围 Suitable habitat range		共存范围 Coexistence range
		黑叶猴 <i>Trachypitecus francoisi</i>	猕猴 <i>Macaca mulatta</i>	
地形 Topography	海拔/m ELE	733. 67 ~ 1 441. 92	756. 00 ~ 1 564. 04	756. 00 ~ 1 441. 92
	坡度/(°) SLO	22. 80 ~ 77. 04	13. 88 ~ 73. 14	22. 80 ~ 73. 14
	地形粗糙度/m ROU	5. 62 ~ 61. 83	3. 33 ~ 47. 38	5. 62 ~ 47. 38
	地形位置指数/m TPI	-2. 10 ~ 1. 95	-1. 29 ~ 1. 34	-1. 29 ~ 1. 34
	北坡向 NOR	-0. 96 ~ 0. 96	-0. 93 ~ 0. 96	-0. 93 ~ 0. 96
	东坡向 EAS	-0. 96 ~ 0. 96	-0. 97 ~ 0. 97	-0. 96 ~ 0. 96
植被 Vegetation	冠层覆盖度/% CC	2. 46 ~ 69. 16	0. 57 ~ 74. 84	2. 46 ~ 69. 16
	植被垂直分布指数/m VVD	0. 71 ~ 7. 49	0. 53 ~ 5. 79	0. 71 ~ 5. 79
	高度第 25 百分位数/m H25	0. 16 ~ 5. 91	0. 09 ~ 5. 70	0. 16 ~ 5. 70
	最大植被高度/m Hmax		2. 19 ~ 21. 57	
水源 Water	距水源距离/m DTW	20. 00 ~ 560. 36	36. 06 ~ 968. 76	36. 06 ~ 560. 36
人为干扰 Human disturbance	距道路距离/m DTR	157. 99 ~ 1 078. 13	74. 24 ~ 1 063. 45	157. 99 ~ 1 063. 45
	距农田距离/m DTF	0 ~ 135. 10	0 ~ 117. 18	0 ~ 117. 18
	距居民区距离/m DTH	255. 40 ~ 1 176. 13	204. 31 ~ 1 150. 27	255. 40 ~ 1 150. 27

注：表中数据为基于 TSS 最优阈值划分的适宜生境与共存生境内各环境变量的数值范围,反映了黑叶猴与猕猴在各自适宜生境及重叠生境中的环境条件分布区间。

Note: The data in the table show the range of environmental variable values for suitable habitats and coexistence habitats, classified based on the optimal TSS threshold, and reflect the environmental condition distribution intervals for François' langur and rhesus macaque in their respective suitable and overlapping habitats.

峰型,中午时段的活动强度降低,活动被分散到多个时段。这一显著变化反映了在旱季食物资源匮乏、种间竞争加剧的双重压力下,猕猴被迫调整活动策略,通过分散觅食时段来降低与黑叶猴在关键时段的直接竞争,同时优化对有限资源的利用效率。在差异不显著的季节,两物种的共现位点与非共现位点活动节律曲线形态高度一致(图 5(b),图 5(c))。

2.2.2 日活动节律重叠程度

基于共现位点的红外相机数据,采用核密度估计法分析黑叶猴和猕猴的日活动节律重叠程度。结果表明,两物种在研究期间呈现出较高的日活动节律重叠,但在季节尺度上存在一定波动。在雨季,两物种的日活动节律重叠系数为 0.74(95% CI:0.64 ~ 0.85)。从活动节律曲线(图 6(a))来看:黑叶猴在雨季呈双峰型活动模式,活动高峰分别出现在清晨约

08:00 和傍晚约 18:00,其中清晨为最主要的活动高峰。猕猴的活动节律亦呈双峰型,但曲线更为平缓,其清晨活动高峰明显滞后于黑叶猴,而傍晚峰值略高于黑叶猴。灰色重叠区域显示,两物种在清晨至中午时段以及傍晚至夜间时段均有较高的活动重合度,但黑叶猴在清晨时段的活动强度显著高于猕猴,体现出在时间资源利用上的一定程度分化。进入旱季后,两物种的日活动节律重叠系数升高至 0.81 (95% CI: 0.72 ~ 0.92)(图 6(b))。从活动节律曲线来看,黑叶猴在旱季的活动模式转变为单峰型,活动集中于午后约 16:00 时段;猕猴则呈现多峰型活动模式,在上午、中午和下午均有活动高峰。灰色重叠区域覆盖了大部分活动时段,重叠面积显著大于雨季,表明在旱季食物资源匮乏、环境条件更为严酷的情况下,两物种的时间生态位分化空间明显缩小。

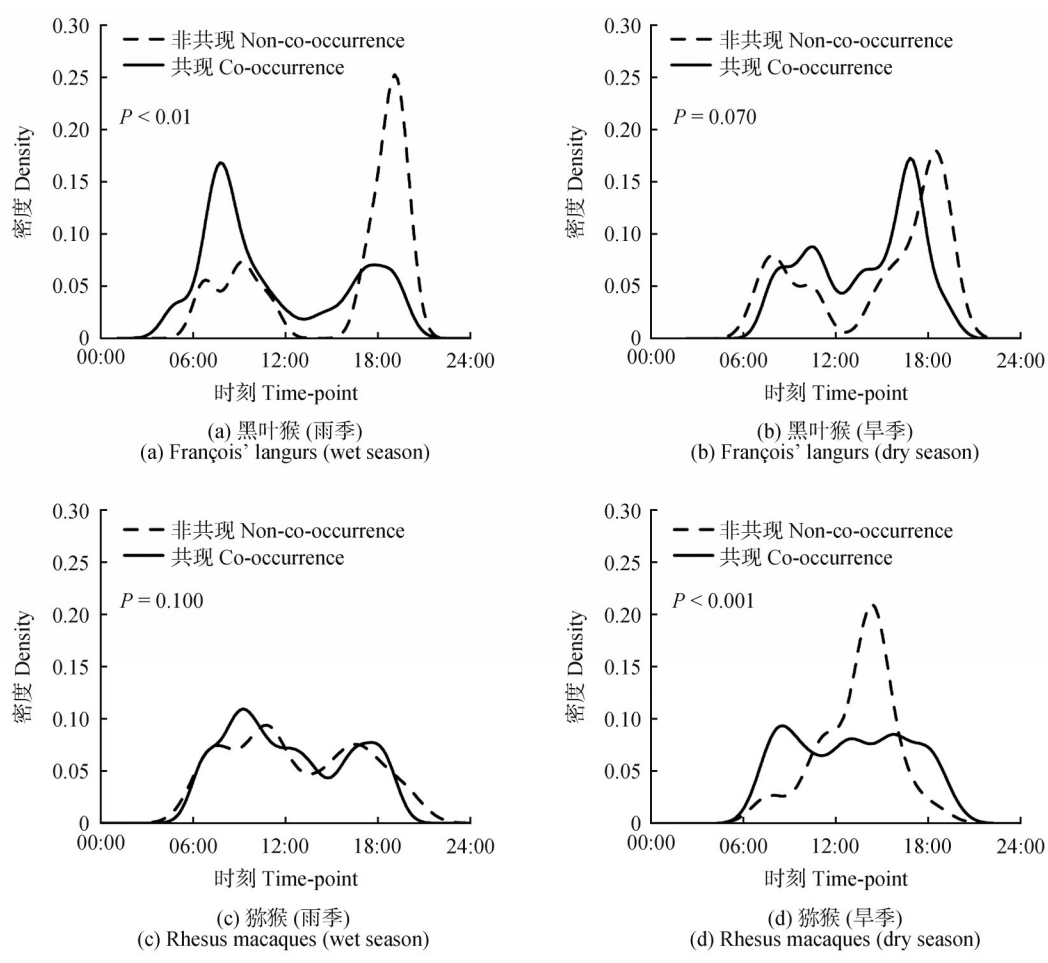


图5 野钟保护区黑叶猴与猕猴在共现位点和非共现位点的日活动节律

Figure 5 Diurnal activity rhythms of François' langurs and rhesus macaques at co-occurrence and non-co-occurrence camera sites in Yezhong Nature Reserve

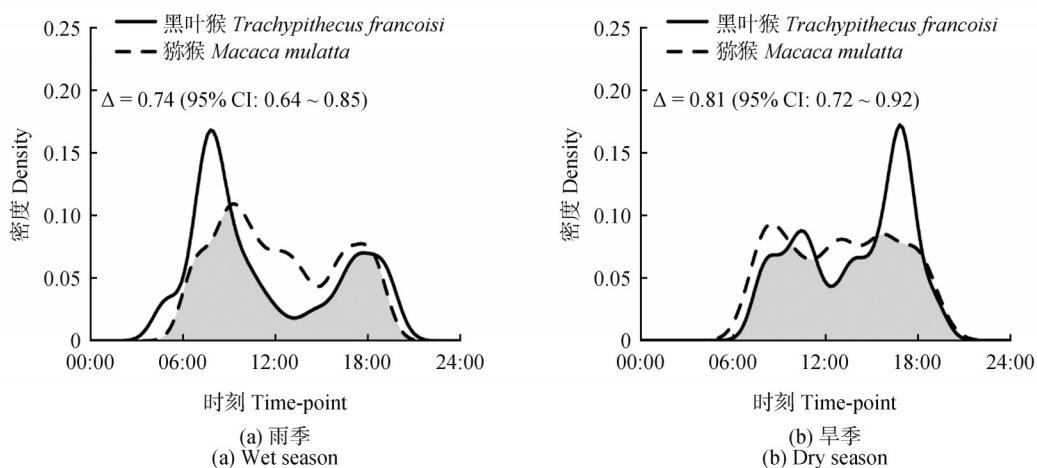


图6 野钟保护区黑叶猴与猕猴在共现相机位点的时间生态位重叠

Figure 6 Temporal niche overlap of François' langurs and rhesus macaques at co-occurrence camera sites in Yezhong Nature Reserve

3 讨论

3.1 黑叶猴与猕猴空间共存模式

同域分布物种对空间的差异化利用是缓解种间

竞争、实现长期共存的首要机制^[1]。野钟保护区内黑叶猴和猕猴因生态习性的差异而表现出不同的生境需求,进而占据不同的空间生态位。黑叶猴高适宜生境(占保护区总面积 25.09%)局限于保护区中

部峡谷深切核心地带,并沿峡谷呈带状延伸,这与王双玲^[35]在麻阳河保护区对黑叶猴的观察结果一致,即黑叶猴比猕猴更长的尾部和更纤细的身躯使其更适于悬崖攀爬活动。相比之下,猕猴的高适宜生境范围更为广泛(占保护区总面积32.88%),呈破碎状遍布保护区全域。与黑叶猴不同的是,猕猴能够适应从农田边缘^[36]、喀斯特石山森林^[37]、高原丘陵^[38]甚至到城市边缘^[39]的多种生境类型,体现出极强的适应力^[40]。此外,猕猴通常具有更大的群体规模,单群个体数量明显多于黑叶猴,而较大的群体需要通过增加日漫游距离和延长进食时间来获取足够的能量,因此猕猴的整体分布范围更为广泛^[41]。两者在野钟保护区高适宜生境重叠区主要位于中部峡谷两侧受人为干扰相对较少的区域,这可能归因于该区域优越的水热条件与植被质量。根据沈定荣^[16]对野钟保护区内的植被调查表明,受谷底焚风效应的增温影响,河谷地带发育有质量较好的常绿阔叶林;而高海拔区域多为常绿落叶阔叶混交林,且因长期的砍伐、开垦及放牧干扰,原始森林已基本消失,导致优质植被资源高度集中于河谷区域。黑叶猴作为典型的叶食性动物,高度依赖此类植被资源,而猕猴也倾向于利用这类优质自然生境,因此在该区域内空间重叠更为严重。

通过无人机载激光雷达获取的环境变量,本研究揭示了两种灵长类在生境需求上的差异。黑叶猴对生境的选择主要受地形与水源因子的驱动,其偏好高坡度与靠近水源的区域。这可能与较强的攀爬能力和在悬崖处夜宿的习性密切相关^[42]。陡峭的地形不仅为黑叶猴提供安全的夜宿场所,也有效阻隔了地面人为活动的干扰^[43]。黑叶猴对谷底水源的依赖与韩家亮^[44]在麻阳河保护区的研究结果相一致,这可能源于喀斯特地貌特殊的地质结构导致高海拔区域地表水极易下渗,使谷底稳定水源成为限制其分布的关键因子。在植被因子中,除冠层覆盖度(CC)和植被垂直分布指数(VVD)有一定影响外,其余变量在模型中的贡献率均较低。这一发现与Hou *et al.*^[18]在白马雪山国家级自然保护区对滇金丝猴(*Rhinopithecus bieti*)的研究结果类似,他们使用激光雷达提取了滇金丝猴生境内地形与植被的三维结构因子,发现地形因子是影响其空间分布的关键变量。推测这种结果可能与选取的研究尺度相关,即在宏观区域尺度下,地形和人为干扰往往可能占

据主导地位,而植被结构等较精细变量则可能在更小尺度上占据主导地位。例如Yang *et al.*^[45]通过激光雷达衍生的植被变量对川金丝猴在步选择尺度上的研究,发现树冠高度与其移动连续性存在显著相关。

人为干扰变量进一步强化了两个物种的空间分化格局,除距农田距离外,猕猴在距居民区距离和距道路距离的上限和下限均小于黑叶猴。猕猴属于适应性强的灵长类,能频繁活动于居民区附近,部分种群甚至能利用人类提供的食物资源,类似现象在近期也多有报道^[36]。两者在距农田距离变量上并不存在明显区别,距农田距离范围的下限均为0,上限仅相差17.92 m。这可能与野钟保护区特殊的人为干扰格局有关。Deng *et al.*^[46]的研究指出,野钟保护区内的牲畜和人口规模在过去几十年增长了5倍,大量农田甚至直接开垦至靠近悬崖的两侧,这可能正是导致本研究中黑叶猴在距农田距离上并不出现远距离回避的主要原因。

3.2 黑叶猴与猕猴时间共存模式

日活动节律能够反映物种的行为适应机制和资源利用模式^[47]。共现位点与非共现位点的活动节律差异揭示了潜在的种间竞争压力对时间生态位的影响。在本研究中,黑叶猴在雨季的共现位点与非共现位点间日活动节律存在极显著差异($P < 0.001$),而猕猴在旱季存在极显著差异($P < 0.001$),表明种间竞争在特定的季节对两者的日活动节律产生了显著影响。种间竞争分为资源利用型与直接干扰型,前者通过消耗共同的资源来影响对方,后者则通过直接的个体接触阻止另一方利用资源^[48]。本研究发现,黑叶猴在雨季共现位点的活动高峰由非共现条件下的傍晚提前至清晨,表明其在种间竞争压力下采取资源优先利用策略,即在猕猴活动高峰前完成核心摄食,以降低干扰竞争风险^[49]。虽然在实地调查中未发现黑叶猴与猕猴发生直接的冲突行为,但当地猕猴的总体数量与平均单群数量均远高于黑叶猴,不排除存在潜在的干扰型竞争。通过这种活动高峰的前移,黑叶猴可在一定程度上弥补其在干扰型竞争中的弱势地位,以加强对资源的利用^[6]。在旱季非共现位点,猕猴的日活动节律呈现明显的单峰模式;而在共现位点上,其活动模式转变为多峰型,中午时段的活动强度显著降低。这可能是在旱季食物资源有限、种间竞争增加的双重压力下,猕猴

被迫调整活动策略,将觅食活动分散到多个时间段,以降低与黑叶猴在关键时段的直接竞争,同时优化对有限资源的利用效率。

从时间生态位重叠来看,黑叶猴与猕猴在雨季的日活动节律重叠系数为0.74,旱季为0.81,两者整体表现出较高的日活动节律重叠,且旱季高于雨季,表明旱季两者间的潜在竞争压力可能更为激烈。这可能与季节性食物资源变化有关,野钟保护区雨季植被生长旺盛,食物资源相对丰富,种间竞争压力较低;而旱季食物资源匮乏,加之气温下降导致两者维持体温所需的能量消耗增加,对食物的需求更为迫切,从而加剧了种间竞争^[50]。同时,周岐海等^[51]发现,黑叶猴在旱季用于移动和觅食的时间显著增加,而午间休息时间相应减少。因此,在野钟保护区内,旱季资源短缺可能促使黑叶猴调整其活动高峰,使其更趋近于全天活跃的猕猴,从而导致两个物种在时间生态位上的趋同。

致谢：感谢六盘水市林业局工作人员和野钟保护区内护林员的帮助与支持！

参考文献：

- [1] SCHOENER T W. Resource partitioning in ecological communities[J]. Science, 1974, 185(4145): 27-39.
- [2] 白汭露. 同域分布川金丝猴和藏酋猴的生境适宜性比较[D]. 南充: 西华师范大学, 2019.
- BAI Y L. Habitat suitability comparison of sympatric *Rhinopithecus roxellanae* and *Macaca thibetana*[D]. Nanchong: China West Normal University, 2019.
- [3] 贾伟, 何青青, 闫莎莎, 等. 梵净山黔金丝猴与藏酋猴冬春季生态位分化初探[J]. 动物学杂志, 2022, 57(4): 503-513.
- JIA W, HE Q Q, YAN S S, *et al.* Preliminary study on the niche differentiation of grey snub-nosed monkey and Tibetan macaque in Fanjing Mountain in winter and spring[J]. Chinese Journal of Zoology, 2022, 57(4): 503-513.
- [4] ZHOU P C, XU Y L, HUANG C B, *et al.* Temporal niche partitioning as a coexistence mechanism between China's endemic Elliot's pheasant (*Syrnaticus ellioti*) and its predator, the leopard cat (*Prionailurus bengalensis*)[J]. Diversity, 2025, 17(7): 460.
- [5] WANG D, LI Q B, GAO J Y, *et al.* Increased temporal overlap in diel activity patterns potentially intensifies interspecific competition among sympatric large carnivores in the Sanjiangyuan Region of China[J]. Animals, 2025, 15(14): 2059.
- [6] 刘鹏, 刘振生, 高惠, 等. 基于红外相机技术的贺兰山同域分布阿拉善马鹿和岩羊活动规律研究[J]. 生态学报, 2019, 39(24): 9365-9372.
- LIU P, LIU Z S, GAO H, *et al.* Comparing the activity pattern of red deer (*Cervus alashanicus*) and blue sheep (*Pseudois nayaur*) using camera-traps in Helan Mountains [J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(24): 9365-9372.
- [7] 黄太福, 张溢, 刘晓敏, 等. 狼、豺和赤狐时空生态分布特征[J]. 生态学报, 2025, 45(13): 6600-6608.
- HUANG T F, ZHANG Y, LIU X M, *et al.* Spatial and temporal relationships among wolf (*Canis lupus*), dhole (*Cuon alpinus*), and red fox (*Vulpes vulpes*)[J]. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(13): 6600-6608.
- [8] HAN J L, WILLIAMS G M, ZOU Q X, *et al.* The range and habitat suitability of François' langur (*Trachypithecus francoisi*) in Mayanghe Nature Reserve, China[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2023, 30(14): 40952-40960.
- [9] RUSSO N J, TAKUO J M, TEGEBONG V, *et al.* Spaceborne and UAV-LiDAR reveal hammer-headed bat preference for intermediate canopy height and diverse structure in a Central African rainforest[J]. Movement Ecology, 2025, 13(1): 30.
- [10] PALMINTERI S, POWELL G V N, ASNER G P, *et al.* LiDAR measurements of canopy structure predict spatial distribution of a tropical mature forest primate[J]. Remote Sensing of Environment, 2012, 127: 98-105.
- [11] 林梦飞, 张涛涛, 于兵, 等. 春秋季节狍三维栖息地选择和营养策略研究[J]. 野生动物学报 (2025-09-08) [2025-11-15]. <https://link.cnki.net/urlid/23.1587.s.20250905.1923.002>.
- LIN M F, ZHANG T T, YU B, *et al.* Study on the three-dimensional habitat selection and nutritional strategy of Siberian roe deer in spring and autumn[J]. Chinese Journal of Wildlife (2025-09-08) [2025-11-15]. <https://link.cnki.net/urlid/23.1587.s.20250905.1923.002>.
- [12] VIERLING K T, VIERLING L A, GOULD W A, *et al.* Lidar: Shedding new light on habitat characterization and modeling[J]. Frontiers in Ecology and the Environment, 2008, 6(2): 90-98.
- [13] 周岐海, 黄秉明. 中国石山叶猴生态学研究进展[J]. 兽类学报, 2021, 41(1): 59-70.
- ZHOU Q H, HUANG C M. Advances in ecological research on the limestone langurs in China [J]. Acta Theriologica Sinica, 2021, 41(1): 59-70.
- [14] 路纪琪, 田军东, 张鹏. 中国猕猴生态学研究进展[J]. 兽类学报, 2018, 38(1): 74-84.
- LU J Q, TIAN J D, ZHANG P. Advances in ecological research regarding rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in China[J]. Acta Theriologica Sinica, 2018, 38(1): 74-84.
- [15] 唐冬艳, 周源, 杨光美, 等. 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探究[J]. 四川动物, 2025, 44(4): 361-372.
- TANG D Y, ZHOU Y, YANG G M, *et al.* Study on the population size and sleeping site selection strategy of *Trachypithecus francoisi* in the Yezhong François' Langur Nature Reserve, Guizhou[J]. Sichuan Journal of Zoology, 2025, 44(4): 361-372.
- [16] 沈定荣. 六盘山野钟黑叶猴自然保护区兽类调查[M]//贵州省环境保护局, 六盘水市环境保护局. 六盘山野钟黑叶猴自

- 然保护区科学考察集. 贵阳: 贵州民族出版社, 1990: 161–166.
- SHEN D R. Investigation of mammals in the Yezhong François' Leaf Monkey Natural Reserve [M]//Environmental protection bureau of Guizhou Province, Environmental protection bureau of Liupanshui City. Scientific survey of the Yezhong François' Leaf Monkey Natural Reserve in Liupanshui, Guizhou Province, China. Guiyang: Guizhou Nationalities Publishing House, 1990: 161–166.
- [17] ROUSSEL J R, AUTY D, COOPS N C, *et al.* lidR: An R package for analysis of airborne laser scanning (ALS) data [J]. *Remote Sensing of Environment*, 2020, 251: 112061.
- [18] HOU G S, SHEN X, GE S, *et al.* A novel adaptive similarity-based ecological niche model for the endangered Yunnan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus bieti*) using UAV LiDAR data [J]. *Remote Sensing of Environment*, 2025, 326: 114804.
- [19] YANG J, HUANG X. The 30 m annual land cover datasets and its dynamics in China from 1985 to 2024 [J]. *Earth System Science Data*, 2025, 13 (1): 3907–3925.
- [20] DORMANN C F, ELITH J, BACHER S, *et al.* Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance [J]. *Ecography*, 2013, 36: 27–46.
- [21] DENG H Q, HONG W Q, ZHOU J, *et al.* A preliminary study on home range and daily travel distance of François' langur in a high-altitude area [J]. *Primates*, 2023, 64(2): 247–259.
- [22] 周岐海, 庾太林, 冯平, 等. 喀斯特生境同域分布熊猴和猕猴的群体大小差异和行为适应比较 [Z]. 桂林: 广西师范大学, 2022.
- ZHOU Q H, YU T L, FENG P, *et al.* Comparison of group size differences and behavioral adaptations between sympatric assam macaques (*Macaca assamensis*) and rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in karst habitats [Z]. Guilin: Guangxi Normal University, 2022.
- [23] BARBET-MASSIN M, JIGUET F, ALBERT C H, *et al.* Selecting pseudo-absences for species distribution models: How, where and how many? [J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2012, 3(2): 327–338.
- [24] ARAÚJO M B, PEARSON R G, THUILLER W, *et al.* Validation of species-climate impact models under climate change [J]. *Global Change Biology*, 2005, 11: 1504–1513.
- [25] LANDIS J R, KOCH G G. The measurement of observer agreement for categorical data [J]. *Biometrics*, 1977, 33 (1): 159–174.
- [26] GUO M Y, CAO L Q, DONG J Y, *et al.* Ensemble habitat suitability model predicts *Suaeda salsa* distribution and resilience to extreme climate events [J]. *Journal of Environmental Management*, 2025, 373: 123700.
- [27] THUILLER W, LAFOURCADE B, ENGLER R, *et al.* BIOMOD: A platform for ensemble forecasting of species distributions [J]. *Ecography*, 2009, 32(3): 369–373.
- [28] LI D, LI B, HOU X Y, *et al.* Habitat suitability assessment for Saunders' s Gull (*Saundersilarus saundersi*) in the Yellow River Delta, China [J]. *Ecological Informatics*, 2024, 79: 102393.
- [29] WARREN D L, GLOR R E, TURELLI M. Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution [J]. *Evolution*, 2008, 62(11): 2868–2883.
- [30] 孙捷, 章蜜, 罗伟, 等. 庐山国家级自然保护区区域分布的鼬獾和花面狸时空分布格局 [J]. *兽类学报*, 2025, 45(1): 60–69.
- SUN J, ZHANG M, LUO W, *et al.* Temporal and spatial distribution patterns of Chinese ferret-badger (*Melogale moschata*) and masked palm civet (*Paguma larvata*) in the same region of Lushan National Nature Reserve [J]. *Acta Theriologica Sinica*, 2025, 45(1): 60–69.
- [31] BURTON A C, NEILSON E, MOREIRA D, *et al.* Wildlife camera trapping: A review and recommendations for linking surveys to ecological processes [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2015, 52(3): 675–685.
- [32] 石江艳, 杨海, 华俊钦, 等. 利用红外相机研究白冠长尾雉日活动节律与人为干扰的关系 [J]. *生物多样性*, 2020, 28(7): 796–805.
- SHI J Y, YANG H, HUA J Q, *et al.* The relationship between the diurnal activity rhythm of Reeves' s pheasant (*Syrnaticus reevesii*) and human disturbance revealed by camera trapping [J]. *Biodiversity Science*, 2020, 28(7): 796–805.
- [33] RIDOUT M S, LINKIE M. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data [J]. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 2009, 14(3): 322–337.
- [34] 白小节, 肖文宏, 张廷跃, 等. 赤水桫欏自然保护区小灵猫及其潜在啮齿类猎物活动节律的季节适应格局 [J]. *兽类学报*, 2024, 44(3): 309–320.
- BAI X J, XIAO W H, ZHANG T Y, *et al.* Seasonal variation patterns of daily activity rhythm of small Indian civets (*Viverricula indica*) and their potential rodent prey in Guizhou Chishui Alsophila National Nature Reserve, China [J]. *Acta Theriologica Sinica*, 2024, 44(3): 309–320.
- [35] 王双玲. 贵州麻阳河自然保护区黑叶猴家域和生境特征研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2008.
- WANG S L. Home range and habitat characteristics of François' s langur (*Trachypithecus francoisi*) in Mayanghe National Nature Reserve [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2008.
- [36] 何曼芳, 王丽娟, 杨光美, 等. 基于多方法的猕猴种群数量县域快速调查与人猴冲突分析: 以贵州长顺为例 [J]. *山地农业生物学报*, 2024, 43(5): 18–25.
- HE M F, WANG L J, YANG G M, *et al.* Rapid assessment of macaque population size using multiple methods and analysis of human-macaque conflicts in county-level areas: A case study of Changshun, Guizhou [J]. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 2024, 43(5): 18–25.
- [37] 李友邦, 黄乘明, 韦振逸, 等. 广西猕猴分布数量及其保护 [J]. *广西师范大学学报(自然科学版)*, 2009, 27(1): 79–83.
- LI Y B, HUANG C M, WEI Z Y, *et al.* Distribution, population

- and conservation of rhesus monkey in Guangxi, China[J]. Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition), 2009, 27(1): 79–83.
- [38] 杨创明, 徐怀亮, 窦亮, 等. 色达县猕猴的日活动节律及适宜栖息地分析[J]. 浙江农林大学学报, 2025, 42(6): 1264–1272.
- YANG C M, XU H L, DOU L, *et al.* Daily activity rhythm and assessment of suitable habitat of macaques (*Macaca mulatta*) in Seda County, China[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2025, 42(6): 1264–1272.
- [39] 李毅, 王奕凯, 骆畅, 等. 贵阳市人猴冲突及其时空分布[J]. 兽类学报, 2024, 44(4): 449–455.
- LI Y, WANG Y K, LUO C, *et al.* Spatiotemporal distribution of human-monkey conflict in Guiyang [J]. Acta Theriologica Sinica, 2024, 44(4): 449–455.
- [40] RICHARD A F, GOLDSTEIN S J, DEWAR R E. Weed macaques: The evolutionary implications of macaque feeding ecology [J]. International Journal of Primatology, 1989, 10(6): 569–594.
- [41] MAJOLO B, DE BORTOLI VIZIOLI A, SCHINO G. Costs and benefits of group living in primates: Group size effects on behaviour and demography [J]. Animal Behaviour, 2008, 76(4): 1235–1247.
- [42] ZHOU Q H, HUANG C M, LI M, *et al.* Sleeping site use by *Trachypitecus francoisi* at Nonggang Nature Reserve, China[J]. International Journal of Primatology, 2009, 30(2): 353–365.
- [43] WANG S L, LUO Y, CUI G F. Sleeping site selection of François’ langur (*Trachypitecus francoisi*) in two habitats in Mayanghe National Nature Reserve, Guizhou, China[J]. Primates, 2011, 52(1): 51–60.
- [44] 韩家亮. 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[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2021.
- HAN J L. Study on space utilization pattern and habitat evaluation of *Trachypitecus francoisi* in Mayanghe Nature Reserve [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2021.
- [45] YANG H T, LI S, HOU R, *et al.* Three-dimensional assessment of movement patterns of Sichuan snub-nosed monkeys affected by habitat structure in temperate forests [J]. Zoological Research, 2023, 44(2): 361–365.
- [46] DENG H Q, CUI H T, ZHAO Q S, *et al.* Constrained François’ langur (*Trachypitecus francoisi*) in Yezhong Nature Reserve, Guizhou, China [J]. Global Ecology and Conservation, 2019, 19: e00672.
- [47] 马志兵, 马旭, 王忠骅, 等. 甘肃盐池湾国家级自然保护区豺和狼的日活动节律[J]. 野生动物学报, 2025, 46(3): 483–490.
- MA Z B, MA X, WANG Z H, *et al.* Daily activity rhythm of dhole and wolf in Yanchiwan National Nature Reserve, Gansu Province [J]. Chinese Journal of Wildlife, 2025, 46(3): 483–490.
- [48] CASE T J, GILPIN M E. Interference competition and niche theory [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1974, 71(8): 3073–3077.
- [49] 冯彬, 胡露, 赵姗姗, 等. 同域分布中华鬃羚与中华斑羚时空生态位特征[J]. 生态学报, 2022, 42(13): 5275–5284.
- FENG B, HU L, ZHAO S S, *et al.* Spatio-temporal niche characteristics of sympatric Chinese serow and Chinese goral [J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(13): 5275–5284.
- [50] LI Q X, ZHANG Q, JIANG Q S, *et al.* Daily activity rhythms of animals in the southwest mountains, China: Influences of interspecific relationships and seasons [J]. Animals, 2024, 14(19): 2842.
- [51] 周岐海, 黄乘明, 李友邦. 黑叶猴活动时间季节性变化[J]. 动物学杂志, 2007, 42(1): 67–73.
- ZHOU Q H, HUANG C M, LI Y B. Seasonal variations in activity of François’ langur (*Trachypitecus francoisi*) [J]. Chinese Journal of Zoology, 2007, 42(1): 67–73.