

类人猿概览

类人猿索引

所有信息都摘自《世界哺乳动物手册》第三卷《灵长类》（作者：Mittermeier、Rylands和Wilson，2013年出版），出处另有说明的除外。



倭黑猩猩

野外分布和数量

倭黑猩猩只分布在刚果民主共和国（刚果（金））境内，在生物地理意义上，刚果河把倭黑猩猩和黑猩猩、大猩猩分隔开（见图AO1）。种群数量不明确，因为到目前只调查过该物种历史分布区的30%。不过，对四个不同地理位置的倭黑猩猩长期重要栖息地的估计表明，倭黑猩猩至少有15,000–20,000只个体，数量仍在减少（Fruth *et al.*, 2016）。

倭黑猩猩列入《濒危野生动植物种国际贸易公约》（《华盛顿公约》）附录I，并列入世界自然保护联盟红色名录，属于濒危级别（Fruth *et al.*, 2016；见附加说明AO1）。

导致种群衰退的原因包括：偷猎；栖息地丧失和退化；疾病；人们对捕猎和食用倭黑猩猩是违法行为缺乏意识。偷猎主要是为了供应商业性野味贸易，也有一部分是为了药用目的。武装冲突的持续影响，比如军队许可的捕猎和现代武器弹药容易获得，更加剧了偷猎（Fruth *et al.*, 2016）。

生理特征

成年雄倭黑猩猩身高可达73–83厘米，体重36–43公斤，成年雌倭黑猩猩略小，体重26–36公斤。倭黑猩猩性别二态性较为明显，大小和外貌与黑猩猩相似，只是头小一些，并且看起来更轻快敏捷。野外预期寿命估计约为40岁，已知人工饲养环境一只最老的倭黑猩猩活了60岁（Hohmann, Robbins and Boesch, 2006; Lowenstine, McManamon and Terio, 2016; Robson and Wood, 2008）。

倭黑猩猩的食谱以食果为主（果实超过50%），辅以叶子、茎、芽、秸秆髓心、种子、树皮、花、蜂蜜和菌类。食谱中只有很小一部分是动物性的，比如：昆虫、小型爬行动物、鸟类，以及其他灵长类等中等体型的哺乳动物。

社会组织

倭黑猩猩生活在最多120只个体的社群里，时聚时散，一个社群包括多只雄性和雌性。觅食时，分成只数更少的雌雄混合的小群或组，平均5到23只个体。雄倭黑猩猩彼此合作，相互容忍。不过，成年雄性之间长久的纽带关系十分罕见，这不同于成年雌性之间的纽带关系，十分牢固，并且可能持续数年。雌倭黑猩猩的一个显著特征是与雄性共同统治，形成联盟，共同对付社群里的某些雄性。在倭黑猩猩之间，母子纽带关系最为牢固，持续到幼仔成年，这对他的社会地位非常重要。不同小群相遇时，倭黑猩猩尤其是雌倭黑猩猩一般展示出放松的互动，比如在同一棵果树上进食（Idani, 1990）。雌倭黑猩猩是扩散性别，通常会迁移进入临近的社群（Ishizuka, Toda and Furuichi, 2020）。与黑猩猩一样，倭黑猩猩是现存的人类最近的亲戚，其98.8%的DNA与人类相同（Smithsonian Institute, 2022; The Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium, 2005）。



黑猩猩 (*Pan troglodytes*)

野外分布和数量

黑猩猩在赤道非洲分布广泛，从塞内加尔南部到乌干达和坦桑尼亚西部都有断续分布的种群。他们生活在以森林为主的景观，在稀树草原和农业用地相互交错的景观也有分布（Humble *et al.*, 2016b；见图AO1）。

黑猩猩列入《华盛顿公约》附录I，所有四个亚种都列入世界自然保护联盟红色名录，属于濒危或极危级别。现在大约有114,200–317,000只分布在中非的黑猩猩指名亚种（*Pan troglodytes troglodytes*）；17,600–96,600只黑猩猩西非亚种（*Pan t.*

verus) ; 170,000–250,000只黑猩猩东非亚种 (*Pan t. schweinfurthii*) ; 以及很可能不到9,000只黑猩猩尼喀亚种 (*Pan t. ellioti*)¹。

相信黑猩猩各个种群都在衰退, 但是还没有对各个种群衰退速度的量化研究 (Humble *et al.*, 2016b) 。1990年到2014年, 黑猩猩西非亚种每年减少了6%, 在这项研究的24年间, 种群减少了80.2% (Kühl *et al.*, 2017) 。黑猩猩只数减少主要是因为供应商业性野味贸易的偷猎增加, 栖息地丧失和退化, 以及疾病 (Humble *et al.*, 2016b) 。

生理特征

雄黑猩猩身高77-96厘米, 体重28-70公斤, 雌黑猩猩身高70-91厘米, 体重20-50公斤。黑猩猩与人类有许多同样的面部表情, 不过, 黑猩猩额头肌肉系统没有那么显著, 嘴唇比人类更灵活。黑猩猩野外寿命可达60岁。

黑猩猩以食果为主。一些黑猩猩社群的食谱包括200种不同食物, 以果实为主, 辅以树皮、花、菌类、蜂蜜、叶子、秸秆髓心、种子、嫩芽、茎和捕获的动物, 比如蚂蚁和白蚁, 但是也包括其他灵长类小型哺乳动物。黑猩猩是所有类人猿中肉食最多的。

社会组织

黑猩猩社群包括多只雄性和多只雌性, 时聚时散。一个大的社群包括经常相互交往的所有个体。这样的社群平均包括35只个体, 已知最大的社群超过150只, 不过这么大的社群十分罕见。社群分为较小的临时的子群或组。组的流动性高, 成员频繁进出, 或者几个个体呆在一起几天, 然后又重返社群, 与其他成员呆在一起。

家域一般由领地意识强的雄性黑猩猩守护, 它们可能攻击甚至杀死临近的黑猩猩。雄性黑猩猩统治雌性黑猩猩, 雄性一般更爱社交, 更经常分享食物和互相理毛。雌性黑猩猩是扩散性别, 在青春期或成年初期, 通常会迁移进入临近的社群 (Ishizuka, Toda and Furuichi, 2020) 。黑猩猩能使用工具, 特别是使用工具捉白蚁或从坚果壳下挖果仁等隐藏的食物, 并且有复杂的合作形式, 比如一起捕猎和守卫领地, 这些能力引人注目。不过, 不同社群集体捕猎活动的合作水平和各种工具使用本领也有所不同。



大猩猩 (Gorilla种 (所有种))

野外分布和数量

在赤道非洲西部, 西非大猩猩 (*Gorilla gorilla*) 都有分布, 它有两个亚种: 西非低地大猩猩 (*Gorilla g. gorilla*) 和克罗斯河大猩猩 (*Gorilla g. diehli*) 。东非大猩猩 (*Gorilla beringei*) 分布在刚果 (金) 及其邻国乌干达和卢旺达。东非大猩猩有两个亚种: 山地大猩猩 (*Gorilla b. beringei*) 和格劳尔大猩猩 (*Gorilla b. graueri*) (见图AO1) 。

大猩猩四个亚种有三个列入世界自然保护联盟红色名录, 属于极危级别²。2013年, 对西非低地大猩猩进行了第一次分布区范围的种群估计, 种群总数约为362,000

只; 此后, 该数字已经大幅减少。2018年, 科学家估计, 到2020年, 种群总数将只有300,000只 (Strindberg *et al.*, 2018; Williamson, Strindberg and Maisels, 2018) 。野外克罗斯河大猩猩只有250–300只 (Bergl *et al.*, 2016; Dunn *et al.*, 2014) 。对格劳尔大猩猩的最新种群估计是6,800只, 这比2016年的估计数字高, 这是因为评估准确性提高了, 但是仍旧表明从1990年代中期以来, 种群数量总体丧失60%, 在Kahuzi-Biega国家公园, 种群丧失估计高达80% (Maisels, Plumptre and Strindberg, 2021; Plumptre *et al.*, 2021) 。野外山地大猩猩估计有1,000只 (Granjon *et al.*, 2020b; Hickey *et al.*, 2019a) 。

对东非大猩猩和西非大猩猩的主要威胁是供应商业性野味贸易的偷猎; 栖息地破坏和退化; 以及疾病 (对西非大猩猩来说, 尤其是埃博拉病毒) (Maisels, Bergl and Williamson, 2018; Plumptre, Robbins and Williamson, 2019) 。格劳尔大猩猩还受到国内动乱的威胁 (Plumptre, Robbins and Williamson, 2019) 。另一个威胁是气候变化对大猩猩森林栖息地的影响 (Maisels, Bergl and Williamson, 2018; Plumptre, Robbins and Williamson, 2019) 。

生理特征

成年雄性东非大猩猩 (159-196厘米, 120-209公斤) 比西非大猩猩稍大 (138-180厘米, 145-191公斤) 。两种大猩猩的性别二态性十分明显, 雌性只有雄性的约一半大。野外寿命为30到40年。成年雄性称为“银背”, 因为达到成熟年龄后, 雄性背上长出鞍状的银灰色毛发。

大猩猩的食谱主要包括成熟的果实、树叶和陆生草本植物。果实丰富程度随季节变化，果实稀少时，食用的草本植物增加。大猩猩不吃肉，但是偶尔吃蚂蚁和白蚁。与低地大猩猩相比，山地大猩猩生活环境中没有那么多果实，所以主要吃叶子、秸秆髓心、茎、树皮，偶尔吃蚂蚁。

社会组织

西非大猩猩群体稳定，包括多只雌性和一只成年雄性（银背）。东非大猩猩一夫多妻制，也可能多夫多妻制，一个小群包括一只或多只银背、多只雌性、它们的后代和未成熟的亲属。一个大猩猩小群平均包括10只个体，东非大猩猩小群最多会有65只个体，而西非大猩猩小群最多只有22只个体。大猩猩没有领地性，它们的家域广泛重叠。住在同一个区域的小群一般采取互相避让的策略。邻近的银背相遇时，一般采取捶胸和啼叫的方式。不过，小群之间的相遇也可能升级为肢体打斗。



猩猩 (*Pongo*所有种)

野外分布和数量

猩猩曾经遍布东南亚大部分地区，但是现在它的分布区仅限于苏门答腊和婆罗洲两座岛屿 (Delgado and van Schaik, 2000; Wang *et al.*, 2014; 见图AO2)。

2015年，在苏门答腊，不到14,000只苏门答腊猩猩 (*Pongo abelii*) 分布在17,000平方公里 (170万公顷) 的土地上，主要是在勒赛尔生态系统 (Singleton *et al.*, 2017)。达班努里猩猩 (*Pongo tapanuliensis*) 是新定义的物种，不到1,000只个体，分布在巴唐打鲁大约1,000平方公里 (100,000公顷) 成片状的森林里 (Nowak *et al.*, 2017; Wich *et al.*, 2019)。在婆罗洲，野外有80,000到100,000只婆罗洲猩猩 (*Pongo pygmaeus*所有种)，分布面积超过100,000平方公里 (1,000万公顷) (Ancrenaz *et al.*, 2016; Voigt *et al.*, 2018)。因为栖息地丧失和捕猎仍在继续，苏门答腊猩猩和婆罗洲猩猩都属于极危级别 (Ancrenaz *et al.*, 2016; Nowak *et al.*, 2017; Singleton *et al.*, 2017)。所有三个物种都列入《华盛顿公约》附录I。

猩猩各个物种面临的主要威胁是栖息地丧失和碎片化，人猿冲突背景下杀死猩猩，捕猎，以及国际活体动物贸易³。婆罗洲猩猩还面临其他威胁，包括森林火灾，以及人们对猩猩受到法律保护缺乏意识 (Sherman *et al.*, 2020)。苏门答腊猩猩面临的主要威胁是亚齐省政府发布的当前的土地使用计划，该计划不承认勒赛尔生态系统享有国家战略区地位 (Singleton *et al.*, 2017)。因此，非法伐木和栖息地丧失是对

该物种长期存续的高风险 (Wich *et al.*, 2016)。达班努里猩猩仅存的种群小，这是一项严重关切，因为可能导致近亲繁殖和种性退化 (Nater *et al.*, 2017)。拟建的水电站及其相关基础设施将分隔Sibual-Buali自然保护区，进一步隔断和隔绝种群 (Laurance *et al.*, 2020; Nasution, Perwitasari-Farajallah and Utami-Atmoko, 2018, 2020; Wich *et al.*, 2019)。

生理特征

猩猩性别二态性十分明显。成年雄性身高可到94-99厘米，体重60-85公斤 (有颊垫) 或30-65公斤 (无颊垫)。雌性比雄性小得多，身高可达约64-84厘米，体重30-45公斤。在苏门答腊野外，雄性的预期寿命是58岁，雌性的预期寿命是53岁。婆罗洲猩猩可能活得同样久，不过对该物种还没有准确的数据。

完全成熟的雄性会长出短须和向两侧突出的面颊肉垫，称为“颊垫”。一些雄性猩猩经历“发育骤停”，在性成熟后许多年保持与雌性一样的身高体重和外貌，这些称为“无颊垫”雄性。猩猩是唯一一种显示雄性两次成熟的哺乳动物物种。

猩猩食谱主要包括果实，不过也有叶子、嫩芽、种子、树皮、秸秆髓心、花、蛋、土和无脊椎动物，比如白蚁和蚂蚁。也观察到猩猩有食肉行为，尤其是在苏门答腊，不过发生频率非常低 (捕食懒猴等物种)。

社会组织

母婴关系是猩猩中唯一永久的社会关系。独立个体之间的社交互动确有发生，不同种群和种属的发生频率不同。与婆罗洲猩猩物种相比，苏门答腊两个猩猩物种的社交互动更为常见（Fröhlich *et al.*, 2020; Roth *et al.*, 2020）。雌猩猩对彼此一般比较容忍，但是，有颊垫的雄猩猩不能容忍其他有颊垫和无颊垫的雄猩猩（Utami-Atmoko *et al.*, 2009）。苏门答腊岛上的猩猩一般比婆罗洲岛上的猩猩更爱社交，住在互相重叠的家域里，有颊垫的雄猩猩会发出“长呼”，提醒别的猩猩它的位置（Delgado and Van Schaik, 2000; Spillmann *et al.*, 2017）。猩猩的生命历程极其缓慢，生育间隔是所有灵长类物种中最长的，平均7.6年（van Noordwijk *et al.*, 2018）。



长臂猿（*Hoolock*属所有种；*Hylobates*属所有种；*Nomascus*属所有种；*Symphalangus*属物种）

长臂猿所有四属有一些共同的生态和行为特征，比如在领地小群内实行一夫一妻制；通过复杂的歌唱啼叫（包括复杂的二重唱）；食果性；以及荡越前进（只使用胳膊在树冠层行进）。长臂猿主要吃果实，但是食谱多样，包括昆虫、花、叶子和种子。雌性长臂猿每2.5到3年产一仔。长臂猿是昼行性动物，在日出和日落时歌唱。它们一天很多时间用来在领地内寻找果树。

白眉长臂猿属

野外分布和数量

白眉长臂猿属包括三个种：西白眉长臂猿（*Hoolock hoolock*）、东白眉长臂猿（*Hoolock leuconedys*）和2017年首次发现的高黎贡白眉长臂猿或称天行长臂猿（*Hoolock tianxing*）（Fan *et al.*, 2017; Fan, Turvey and Bryant, 2020）。西白眉长臂猿米什米亚种（*Hoolock h. mishmiensis*）是最近发现的西白眉长臂猿亚种，2013年正式命名（Choudhury, 2013）。

西白眉长臂猿分布在孟加拉国、印度和缅甸。东白眉长臂猿分布在中国和缅甸（见图AO2）。迄今为止，仅在缅甸东部和中国西南部发现有高黎贡长臂猿（Fan *et al.*, 2017）。高黎贡长臂猿在中国估计有九个子群，大约200只个体。对缅甸的种群数量还没有最新的估计（P.-F. Fan, 个人沟通，2019）。当前的估计是缅甸的种群可能有几千只，但是需要更多调查收集详细的数据。密度估计从每平方公里0.76到1.0个小群（Aung *et al.*, 2023）。

西白眉长臂猿相邻种群最多有15,000只个体，列入世界自然保护联盟红色名录，属于濒危级别（Brockelman, Molur and Geissmann, 2019）。东白眉长臂猿种群数量有10,000–50,000只，列入世界自然保护联盟红色名录，属于易危级别（Brockelman and Geissmann, 2019）。两个物种都列入《华盛顿公约》附录I，面临的主要威胁是栖息地丧失和碎片化，以及为食物、宠物、旅游和药用目的的捕猎。高黎贡长臂猿列入世界自然保护联盟红色名录，属于濒危级别（Fan, Turvey and Bryant, 2020）。

生理特征

白眉长臂猿头和身子长45-81厘米，体重6-9公斤；雄性比雌性略重。与大多数长臂猿一样，白眉长臂猿属二态性明显，雌性和雄性毛发纹理和颜色不同。不同种的毛发也有不同：与西白眉长臂猿不同，东白眉长臂猿的白色眉毛中间完全分开，并且阴毛为白色。

西白眉长臂猿食谱主要是果实，辅以叶子、嫩芽、种子、苔藓和花朵等植物性食物。虽然对东白眉长臂猿的食谱所知甚少，但很可能与西白眉长臂猿相似。

社会组织

白眉长臂猿由2到6个个体组成家庭小群，包括一对成年配偶及其子女。推测白眉长臂猿有领地性，不过这一假设还需要数据证实。一对白眉长臂猿配偶的啼叫是“双猿独唱”，而不是各种长臂猿更为常见的“二重唱”。



长臂猿属

野外分布和数量

长臂猿属目前包括九个种，不过，对灰长臂猿沙捞越种 (*Hylobates abbottii*)、婆罗洲灰长臂猿 (*Hylobates funereus*) 和穆氏长臂猿 (*Hylobates muelleri*) 是否构成独立的种还有一些争议 (见表AO2)。

这一属长臂猿过去和现在分布在从中国西南部 (这一属在当地已经灭光)，到中南半岛、马来半岛和泰国，到婆罗洲、爪哇和苏门答腊岛的断续的热带和亚热带森林 (Fan, 2017; Wilson and Reeder, 2005; 见图AO2)。丰度最低的种是银白长臂猿 (*Hylobates moloch*)，合在一起丰度最高的种是灰长臂猿 (灰长臂猿沙捞越种、婆罗洲灰长臂猿、穆氏长臂猿)，不过灰长臂猿沙捞越种还没有准确的种群数字。

长臂猿属各个种都列入世界自然保护联盟红色名录，属于濒危级别，都列入《华盛顿公约》附录I。三个混居区自然发生，继续与野外非混居区物种共存。长臂猿属面

临的主要共同威胁是森林砍伐、捕猎和非法宠物贸易。

生理特征

所有种雄性和雌性的平均高度都是大约46厘米，体重5公斤到7公斤。除戴帽长臂猿 (*Hylobates pileatus*) 外，这一属的长臂猿各个种雌雄二态性不明显，不过白掌长臂猿 (*Hylobates lar*) 有两种色型，这与性别或年龄无关。

长臂猿以食果为主。无花果是其食谱特别重要的组成部分，辅以叶子、花蕾、花朵、嫩芽、藤和昆虫，而蛋白质摄入则来自小动物和鸟蛋。

社会组织

长臂猿属长臂猿以一夫一妻制为主，由两只成年长臂猿及其子女组成家庭单位。不过，也观测到一妻多夫制和一夫多妻制的家庭单位，尤其在混居区。领地纷争主要由雄性领导，它们对其他雄性有攻击性；雌性一般领导日常移动，并赶走其他雌性。



黑冠长臂猿属

野外分布和数量

黑冠长臂猿属包括七个种 (见表AO2)。黑冠长臂猿属的分布没有长臂猿属那么广，分布在柬埔寨、老挝、越南和中国南部，包括海南岛 (见图AO2)。

目前有一些种的种群估计：西黑冠长臂猿 (*Nomascus concolor*)，约有5,000只，东黑冠长臂猿 (*Nomascus nasutus*) 约有200只，海南长臂猿 (*Nomascus hainanus*) 有37只 (Fan, 2017)⁴。北白颊冠长臂猿 (*Nomascus leucogenys*) 和南白颊冠长臂猿 (*Nomascus siki*) 的种群估计只有部分地点的种群数量估计，已知总体数量严重枯竭。北黄颊冠长臂猿 (*Nomascus annamensis*) 和南黄颊冠长臂猿

(*Nomascus gabriellae*) 是黑冠长臂猿中种群数量最多的。北黄颊冠长臂猿 (*Nomascus annamensis*) 和南黄颊冠长臂猿 (*Nomascus gabriellae*) 是黑冠长臂猿中种群数量最多的。

黑冠长臂猿属各个种都列入《华盛顿公约》附录I。五个种列入世界自然保护联盟红色名录，属于极危级别：东黑冠长臂猿、海南长臂猿、北黄颊冠长臂猿、南黄颊冠长臂猿、西黑冠长臂猿。两个种属于濒危级别：北黄颊冠长臂猿、南黄颊冠长臂猿。对这些种群的主要威胁是为食物、宠物和药用目的的捕猎、栖息地丧失和碎片化。

► 生理特征

这一属各个种的头部和身子长度不分雌雄平均约为47厘米，一只个体的体重约7公斤。黑冠长臂猿各个种都有性别二态性明显的毛发：成年雄性主要是黑色，成年雌性是淡黄色。食谱与长臂猿属基本相似，以食果为主，辅以叶子和花。

社会组织

黑冠长臂猿属长臂猿一般一夫一妻制，不过，也观测到大部分种有一妻多夫制和一夫多妻制的小群。北部种似乎比南部种更多采用一夫多妻制。也记录到一夫一妻制外的交配，不过少有发生。



合趾猿属

野外分布和数量

合趾猿属 (*Symphalangus syndactylus*) 分布在印度尼西亚、马来西亚和泰国的几片森林里 (见图AO2)。这个种分布区内的栖息地面临严重威胁。对总的种群数量还没有准确的估计。该物种列入《华盛顿公约》附录I，列入世界自然保护联盟红色名录，属于濒危级别 (IUCN, 2022; Nijman *et al.*, 2020)。

生理特征

合趾猿的头和身子长75-90厘米，成年雄性体重10.5-12.7公斤，成年雌性体重9.1-11.5公斤。合趾猿性别二态性很不明显，雄性和雌性的毛发一样，都是黑色。这种长臂猿喉部有一个大的可膨胀的气囊。

合趾猿主要吃无花果，吃叶子较少，这种食谱使他们在一些地方能与长臂猿属长臂猿同处一个地域，因为后者主要吃果肉型果实。合趾猿的食谱也包括花和昆虫。

社会组织

雄性和雌性利用喉部的大气囊啼叫宣示领地，雄性会追逐驱赶邻近的雄性。一个小群的啼叫压制了附近的小群，所以，它们轮番啼叫。这些小群通常是一夫一妻制家庭，不过，也观测到一妻多夫制小群。雄性也可能扮演照护幼仔的角色。

照片

倭黑猩猩：© Takeshi Furuichi, Wamba Committee for Bonobo Research

黑猩猩：© Arcus Foundation and Jabrison, 2014.

保留所有版权。www.jabrison.photoshelter.com

大猩猩：© Annette Lanjouw

猩猩：© Perry van Duijnhoven 2013

长臂猿：

白眉长臂猿属：© Dr. Axel Gebauer/naturepl.com;

长臂猿属：© International Primate Protection League (IPPL);

黑冠长臂猿属：© IPPL;

合趾猿属：© Pete Oxford/naturepl.com

类人猿社会生态⁵

这一节概括介绍类人猿的社会生态，包括：倭黑猩猩；黑猩猩；东非和西非大猩猩；婆罗洲、苏门答腊和达班努里猩猩；长臂猿（包括合趾猿）。

黑猩猩是非洲分布最广的类人猿物种，在21个国家都有分布，而倭黑猩猩仅限于刚果民主共和国（刚果（金））（Fruth *et al.*, 2016; Humle *et al.*, 2016b）。大猩猩分布在非洲十个国家（Maisels, Bergl and Williamson, 2018; Plumptre, Robbins and Williamson, 2019）。猩猩分布在亚洲（印度尼西亚和马来西亚两国），是唯一一种雄性有两种不同形态的类人猿（Ancrenaz *et al.*, 2016; Nowak *et al.*, 2017; Singleton *et al.*, 2017）。长臂猿是

地理分布最广的类人猿。目前，亚洲各国确立了四个属、20种长臂猿，包括：长臂猿属9个种，黑冠长臂猿属7个种，白眉长臂猿属3个种，合趾猿属1个种（Fan *et al.*, 2017; IUCN, 2019b; Tinh *et al.*, 2010）。

社会组织

类人猿的社会组织差别很大。猩猩过着半独居的生活，一些长臂猿组成一夫一妻制的家庭小群，非洲大型长臂猿（倭黑猩猩、黑猩猩和大猩猩）生活在较大的社群里。

倭黑猩猩和黑猩猩形成包括多只雄性和多只雌性的动态社群或小群，可

方框AO1

世界自然保护联盟红色名录级别和标准，《华盛顿公约》附录

世界自然保护联盟物种存续委员会根据其红色名录级别和标准，评价每一物种和亚种的保护现状。因为所有大型类人猿和长臂猿都属于易危、濒危或极危级别，这个附加说明只介绍这三个级别的一些标准（见表AO1）。对五项标准的概述，见附录I。世界自然保护联盟红色名录级别和标准的完整内容（英语、法语、日语、西班牙语），查阅和下载地址：

<https://www.iucnredlist.org/resources/categories-and-criteria>。级别和标准的具体使用指南，见：

<https://www.iucnredlist.org/resources/redlistguidelines>。

《濒危野生动植物种国际贸易公约》（《华盛顿公约》）附录I、II和III是为了防止过度利用、被赋予不同级别或类型保护的物种清单。所有类人猿都列入附录I，附录I包括公约列出的动植物中最濒危的物种。

《华盛顿公约》禁止面临绝灭威胁的物种的国际贸易，特定情形的除外，比如为某些类型的科学研究并且交割不违反国家法律的国际贸易。这类特殊的贸易要求进口许可和出口许可，或者再出口证明，在交割不违反国家法律的情况下，只有在主管当局确定该移交不会对物种的野外存续产生负面影响，移交样本的取得合法，并且贸易主要不是为了商业目

表AO1

世界自然保护联盟红色名录易危、濒危和极危级别的主要标准

| 红色名录级别 | 野外绝灭风险 | 野外成熟个体数量 | 过去十年或三个世代种群衰退率（以较长者为 准） |
|--------|--------|----------|-------------------------|
| 易危 | 高 | <10,000 | ≥30% |
| 濒危 | 很高 | <2,500 | ≥50% |
| 极危 | 极高 | <250 | ≥80% |

的，才会批准（见第6章和第8章）。公约第七条规定了对这项总体禁止的几种例外情况。要获得更多信息，请访问：<https://www.cites.org/eng/disc/text.php#VII>。

表A02

大型类人猿和长臂猿

世界自然保护联盟红色名录级别：● 易危 ● 濒危 ● 极危

| 大型类人猿属 | 种 | 学名 | 分布国家 |
|--------|---------------|---------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------|
| 黑猩猩属 | 倭黑猩猩 | <i>Pan paniscus</i> | ■ 刚果民主共和国（刚果（金）） |
| | 分布在中非的黑猩猩指名亚种 | <i>Pan troglodytes troglodytes</i> | ■ 安哥拉 ■ 喀麦隆 ■ 中非共和国 ■ 刚果（金） ■ 赤道几内亚 ■ 加蓬 ■ 刚果共和国 |
| | 黑猩猩东非亚种 | <i>Pan troglodytes schweinfurthii</i> | ■ 布隆迪 ■ 中非共和国 ■ 刚果（金） ■ 卢旺达 ■ 南苏丹 ■ 坦桑尼亚 ■ 乌干达 |
| | 黑猩猩尼喀亚种 | <i>Pan troglodytes schweinfurthii</i> | ■ 喀麦隆 ■ 尼日利亚 |
| | 黑猩猩西非亚种 | <i>Pan troglodytes schweinfurthii</i> | ■ 加纳 ■ 几内亚 ■ 几内亚比绍 ■ 科特迪瓦 ■ 利比里亚 ■ 马里 ■ 塞内加尔 ■ 塞拉利昂 |
| 大猩猩属 | 克罗斯河大猩猩 | <i>Gorilla gorilla diehli</i> | ■ 喀麦隆 ■ 尼日利亚 |
| | 格劳尔大猩猩 | <i>Gorilla beringei graueri</i> | ■ 刚果（金） |
| | 山地大猩猩 | <i>Gorilla beringei beringei</i> | ■ 刚果（金） ■ 卢旺达 ■ 乌干达 |
| | 西非低地大猩猩 | <i>Gorilla gorilla gorilla</i> | ■ 安哥拉 ■ 喀麦隆 ■ 中非共和国 ■ 赤道几内亚 ■ 加蓬 ■ 刚果共和国 |
| 猩猩属 | 婆罗洲猩猩沙巴亚种 | <i>Pongo pygmaeus morio</i> | ■ 印度尼西亚 ■ 马来西亚 |
| | 婆罗洲猩猩指名亚种 | <i>Pongo pygmaeus pygmaeus</i> | ■ 印度尼西亚 ■ 马来西亚 |
| | 婆罗洲猩猩加里曼丹亚种 | <i>Pongo pygmaeus wurmbii</i> | ■ 印度尼西亚 |
| | 苏门答腊猩猩 | <i>Pongo abelii</i> | ■ 印度尼西亚 |
| | 达班努里猩猩 | <i>Pongo tapanuliensis</i> | ■ 印度尼西亚 |

| 长臂猿属 | 种 (不含亚种) | 学名 | 分布国家 |
|--------|-------------------------|-----------------------------|-------------------------------------------|
| 白眉长臂猿属 | 东白眉长臂猿 | <i>Hoolock leuconedys</i> | ■ 中国 ■ 缅甸 |
| | 高黎贡长臂猿 (也称天行长臂猿) | <i>Hoolock tianxing</i> | ■ 中国 ■ 缅甸 |
| | 西白眉长臂猿 | <i>Hoolock hoolock</i> | ■ 孟加拉国 ■ 印度 ■ 缅甸 |
| 长臂猿属 | 灰长臂猿沙捞越种 | <i>Hylobates abbotti</i> | ■ 印度尼西亚 ■ 马来西亚 |
| | 敏长臂猿 (也称黑掌长臂猿) | <i>Hylobates agilis</i> | ■ 印度尼西亚 ■ 马来西亚 |
| | 婆罗洲灰长臂猿 (也称北部灰长臂猿) | <i>Hylobates funereus</i> | ■ 文莱 ■ 印度尼西亚 ■ 马来西亚 |
| | 婆罗洲白须长臂猿 (也称婆罗洲敏长臂猿) | <i>Hylobates albibarbis</i> | ■ 印度尼西亚 |
| | 克氏长臂猿 (也称明打威长臂猿) | <i>Hylobates klossii</i> | ■ 印度尼西亚 |
| | 白掌长臂猿 | <i>Hylobates lar</i> | ■ 印度尼西亚 ■ 老挝 ■ 马来西亚 ■ 缅甸 ■ 泰国 |
| | 银白长臂猿 (也称爪哇长臂猿) | <i>Hylobates moloch</i> | ■ 印度尼西亚 |
| | 穆氏长臂猿 (也称穆氏灰长臂猿、南部灰长臂猿) | <i>Hylobates muelleri</i> | ■ 印度尼西亚 |

能分散成更小的小群 (称为组), 也可能聚集起来形成更大的群。在一天的不同时间, 这些组的只数会变化, 这取决于食物可获得性和是否有繁殖活跃期雌性在场 (Wrangham, 1986)。在果实稀少的时期, 组一般更小, 尤其是黑猩猩的组 (Furuichi, 2009)。成年雌性黑猩猩常常与其子女单独相处, 或者与其他雌性生活在一个组里。而成年雌性倭黑猩猩一般与其成年雄性孩子更广泛地交往。黑猩猩社群平均有35名成员, 有些社群甚至超过150只 (Mitani, 2009; Mittermeier, Rylands and Wilson, 2013)。倭黑猩猩社群通常包括10到120只个体 (Fruth, Williamson and

Richardson, 2013)。不管是黑猩猩还是倭黑猩猩, 雌性一般是扩散的性别, 在性成熟时, 从原来的社群迁移到邻近的社群。倭黑猩猩在8岁时性成熟, 黑猩猩在8到14岁性成熟 (Hashimoto, 1997; Walker *et al.*, 2018)。

大猩猩生活在有凝聚力的稳定的社会单位或小群里, 平均有十只。大多数小群包括一只或多只银背雄性, 以及多只雌性及其子女。山地大猩猩与此不同, 它们的小群经常包括20多只个体, 小群里有多个雄性的结构 (Robbins and Robbins, 2018)。山地大猩猩主要以植物为主的食谱使它们能生活在果实有限的区域。西非大猩猩

| | | | |
|-------|--------------------------------|---------------------------------|-----------------------|
| | 戴帽长臂猿 | <i>Hylobates pileatus</i> | ■ 柬埔寨 ■ 老挝 ■ 泰国 |
| 黑冠长臂猿 | 东黑冠长臂猿 | <i>Nomascus nasutus</i> | ■ 中国 ■ 越南 |
| | 海南长臂猿（也称海南黑冠长臂猿、海南黑长臂猿、海南冠长臂猿） | <i>Nomascus hainanus</i> | ■ 中国（海南岛） |
| | 北白颊冠长臂猿（也称北白颊长臂猿、白颊长臂猿） | <i>Nomascus leucogenys</i> | ■ 老挝 ■ 越南 |
| | 北黄颊冠长臂猿（也称北黄颊长臂猿） | <i>Nomascus annamensis</i> | ■ 柬埔寨 ■ 老挝 ■ 越南 |
| | 南白颊冠长臂猿（也称南白颊长臂猿） | <i>Nomascus siki</i> | ■ 老挝 ■ 越南 |
| | 南黄颊冠长臂猿（也称红颊长臂猿、黄颊长臂猿） | <i>Nomascus gabriellae</i> | ■ 柬埔寨 ■ 越南 |
| | 西黑冠长臂猿（也称黑冠长臂猿、黑长臂猿、中南半岛长臂猿） | <i>Nomascus concolor</i> | ■ 中国 ■ 老挝 ■ 越南 |
| 合趾猿属 | 合趾猿 | <i>Symphalangus syndactylus</i> | ■ 印度尼西亚 ■ 马来西亚 |

来源：IUCN (2023); Mittermeier, Rylands and Wilson (2013); 作者知识和经验; S. Wich, 个人沟通, 2021, E.A.Williamson, 个人沟通, 2022

一般形成一只银背雄性统治的小群，不过偶尔也有多只雄性和全部是雄性（不包括雌性，所以不繁殖的）的小群。多只雄性的小群包括一只以上银背，但是只有在罕见情况下包含两只以上银背。

大猩猩雄性和雌性都离开原来的小群向外扩散。雄性在黑背或成为年轻的银背（大约13到15岁）时，开始离群独居。雄性可能独居好几年，才组成小群。雄性西非大猩猩一般在大约18岁时形成小群，比山地大猩猩晚几年，山地大猩猩一般在大约15岁时就取得主导地位。西非雄性大猩猩几乎毫无例外地沿袭这一路径：先是独居，在有

雌性加入后，形成新的小群。成年雄性从不加入已经建立的小群，所以一个西非大猩猩群里有几只雄性极其罕见。在只有一只雄性的小群里的银背死亡后，小群解体，成年雌性和未成年子女加入独居的雄性，或者加入另一个小群。与西非大猩猩不同，大约40%的山地大猩猩小群有多只雄性。山地大猩猩按照两种策略之一，成为一个小群的首领：一直留在小群里，找机会在小群里成为首领；或者迁移，成为离群索居的雄性，最终组建新的小群（Robbins and Robbins, 2018）。

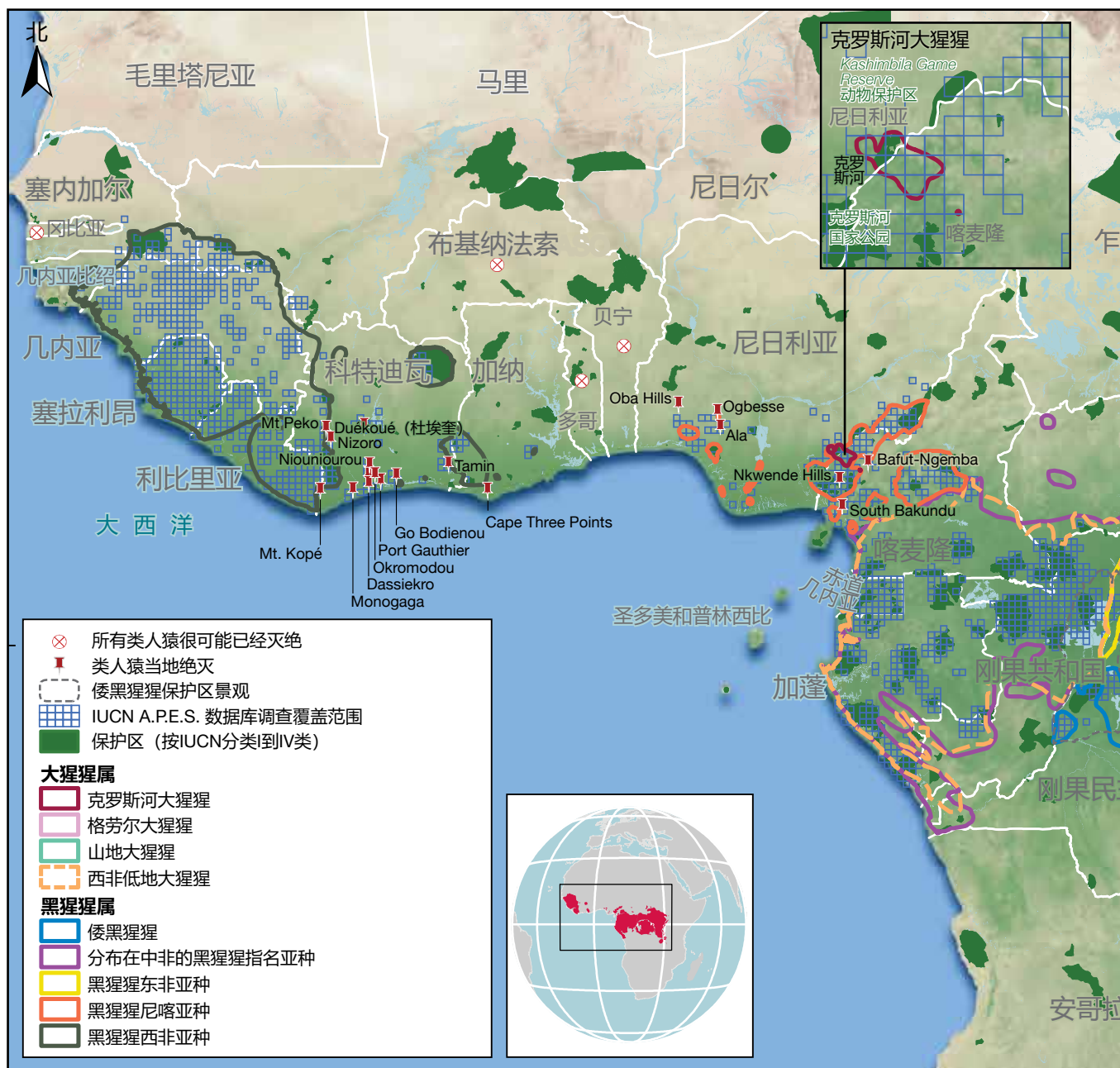
猩猩的三个种都是半独居的，不显示有领地行为，有松散的社群。不认

为猩猩是“社会型”动物，但是显示有基于个体的时聚时散的社会结构（Roth *et al.*, 2020; van Schaik, 1999）。猩猩的基本社会单位是单个一只个体，不

过，成年雌性一般带着一个婴儿，或者一个婴儿加一个未成年猩猩。有颊垫的成年雄性猩猩特征是面颊上肥肥的肉垫和体型大，它们过着半独居的

图A01

非洲类人猿分布⁶



生活，不能容忍其他有颊垫的雄性，对无颊垫的雄性，忍耐多一些 (Emery Thompson, Zhou and Knott, 2012; Spillmann *et al.*, 2017; Utami-Atmoko *et*

al., 2009)。体型小一些、无颊垫的成年雄性对其他猩猩更为包容。成年雌猩猩是最喜欢群居的个体，有时候一起行进几个小时到几天时间，特别是在苏门答腊，在食物充裕时，猩猩偶尔聚集在一起 (van Schaik, 1999; Wich *et al.*, 2006)。雌性与母系亲属交往更多；没有亲属关系的个体社会容忍度低，有时候展现侵略性，可能导致死亡 (Knott *et al.*, 2008; Marzec *et al.*, 2016)。雄猩猩是扩散性别，在达到性成熟后，离开出生地区域，到别处建立自己的家域 (Arora *et al.*, 2012)。雌猩猩很恋家，成年后，它们的一部分家域与出生地家域重叠 (Ashbury *et al.*, 2020; van Noordwijk *et al.*, 2012)。猩猩有多夫多妻制配偶系统，雄猩猩到周围寻找雌性交配。雌猩猩倾向于更喜欢与有颊垫的雄性交配，不过，无颊垫雄性的子女在一个种群里也有不少 (Goossens *et al.*, 2006; Utami-Atmoko *et al.*, 2009)。

长臂猿领地性很强，住在半永久的家庭小群，守卫一个区域，不让其他长臂猿进入。雄性和雌性长臂猿都从出生所在的小群往外扩散，建立自己的领地 (Leighton, 1987)。一般认为长臂猿组成一夫一妻制家庭小群。不过，其他研究显示，它们在性方面未必一夫一妻制 (Palombit, 1994)。明显的例外包括：在一对夫妻关系之外的交配，个体离开家域领地到邻近的个体处居住，以及雄性长臂猿照顾婴儿 (Lappan, 2008; Palombit, 1994; Reichard, 1995)。研究也显示，更北边的东黑冠长臂猿、海南长臂猿和西黑冠长臂猿通常形成一夫多妻制小群 (Fan and



注：在类人猿整个分布区的各个地点，种群数据收集仍在进行中。更新的信息，见：A.P.E.S.Portal (IUCN SSC PSG SGA, 无日期-b)。

图A02

亚洲类人猿分布⁷



注：在类人猿整个分布区的各个地点，种群数据收集仍在进行中。更新的信息，见：A.P.E.S. Portal (IUCN SSC PSG SGA, 无日期-b)。

Jiang, 2010; Fan *et al.*, 2010; Zhou *et al.*, 2008)。对这些不一致的社会和配偶结构背后的原因，还没有一致意见；这些可能是自然的，也可能是种群只数少、环境压缩或者栖息地次优所致。只有在成年长臂猿中的一只死亡时，群体只数才会发生变化；其他时间这些社会小群基本不会有个体进入或迁出。在碎片化栖息地的长臂猿与其他种群隔绝，因而扩散受到影响，这会威胁这些种群的长期可持续性。关于接近成年的长臂猿的扩散距离还没有充分信息，无法确定它们扩散的最远距离（也许需要借助树冠层搭桥的帮助）。

栖息地类型和现状

大部分类人猿生活在树冠层封闭、潮湿、多样化的热带森林，包括低地、沼泽、季节性淹没的、廊道性、海边、山脚、山地森林和次生再生森林。一些倭黑猩猩种群和黑猩猩东非亚种和西非亚种也生活在森林与稀树草原交叉分布的景观。大型类人猿最大的种群生活在亚洲和非洲海拔500米以下的大片沼泽森林中 (Williamson *et al.*, 2013)。倭黑猩猩在刚果（金）刚果河南岸海拔300到700米的起伏地带间断分布 (Fruth *et al.*, 2016; Fruth, Williamson and Richardson, 2013)。黑猩猩东非亚种和东非大猩猩可以分布在海拔2,000米以上地区。婆罗洲猩猩一般偏好海平面到海拔500米的低矮地带，不过在海拔500米以上的森林中偶尔也有分布 (Nowak *et al.*, 2017; Payne, 1988)。在苏门答腊，大型类人猿一般生活在更高海拔：苏门答腊猩猩分布

在海平面到海拔1,500多米以上的高度，达班努里猩猩一般分布在海拔500米以上，但是这是在这个历史分布区的森林砍伐所致，包括砍伐了许多低地的森林 (Meijaard *et al.*, 2021; Wich *et al.*, 2016)。

大多数黑猩猩和倭黑猩猩生活在常绿森林里，但是一些种群也生活在落叶性林地，以及更干燥的稀树草原为主、点缀着森林廊道的栖息地。虽然许多种群居住在保护区内，大量黑猩猩社群居住在保护区外。在西非（几内亚、利比里亚和塞拉利昂等国），大部分黑猩猩生活在保护区外；在中部非洲，大约80%的黑猩猩指名亚种生活在保护区之外 (Brncic, Amarasekaran and McKenna, 2010; Kormos *et al.*, 2003; Strindberg *et al.*, 2018; Tweh *et al.*, 2015)。在婆罗洲岛印度尼西亚部分，一半的野生猩猩种群生活在保护区之外，这些区域容易被人类开发和改变。在沙巴和沙捞越（婆罗洲岛马来西亚部分），猩猩主要生活在受保护的原生森林和退化的森林里 (Ancrenaz *et al.*, 2016)。大部分苏门答腊猩猩生活在受保护的原生森林里 (Nowak *et al.*, 2017; Singleton *et al.*, 2017)。大型类人猿的好几个种现在越来越多出现在以农业用地和其他类型用地为主、间杂原生森林的人类改变过的景观 (Spehar *et al.*, 2018)。长臂猿分布在从海平面到最高海拔2,700米的山地到低地泥炭沼泽栖息地 (Hu *et al.*, 2018)。许多长臂猿生活在保护区外面，但是因为它们完全是树栖的，在人类改造过的交叉分布景观无法生存 (Cheyne *et al.*, 2016; Geissmann *et al.*, 2013; Sarma, Krishna and Kumar, 2015)。

“大型类人猿适应植物性食谱，但是所有种都吃昆虫，一些种还捕杀和吃小型哺乳动物。”

饮食

大型类人猿适应植物性食谱，但是所有种都吃昆虫，一些种还捕杀和吃小型哺乳动物。总的来说，类人猿也可能把人类栽培品种（田地里的庄稼或果园和种植园里的水果和果树）当作食物，尤其是在野生食物稀少时，也因为类人猿可能偏爱人类栽培品种，因为营养高，并且容易获得 (Campbell-Smith *et al.*, 2011b; Seiler and Robbins, 2016)。对倭黑猩猩、黑猩猩、猩猩和大猩猩来说，汁多味美的果实是主要的营养来源，但不包括难以获得果肉型果实的高海拔地带。虽然倭黑猩猩主要吃果实，但是与黑猩猩相比，它们吃更多陆生草本植物和水生植物 (Fruth *et al.*, 2016)。

大猩猩在其分布区内比其他类人猿种更严重依赖草本植物，比如：下层植物的叶子、茎、秸秆髓心和灌木和树木的叶子⁸。早期研究显示，大猩猩很少吃果实，这个结论可归因于对大猩猩饮食规律的最初研究在维龙加火山进行，只有这个栖息地的大猩猩几乎不吃果实，因为这里基本没有果实。对生活在较低海拔栖息地的大猩猩开展了细致研究后，对这些结论进行了修正 (Doran-Sheehy *et al.*, 2009; Masi, Cipolletta and Robbins, 2009; Williamson *et al.*, 1990)。虽然在可获得果实时，大猩猩的食谱包括不少果实，但是在爱吃果实方面比不上黑猩猩，即便在果实高度容易获得时，大猩猩也在吃植物性食物 (Head *et al.*, 2011; Morgan and Sanz, 2006; Yamagiwa and Basabose, 2009)。山地大猩猩基本上是陆栖的。虽然西非大猩猩偏树栖

性，但是仍旧主要在地面行进，而不是在树冠层穿行。在大猩猩和黑猩猩分布区重叠的地方，物种之间的食谱差异限制了为食物的直接竞争（Head *et al.*, 2011）。

与此类似，在亚洲，猩猩主要吃果实，在果实稀少的时候，吃更多树皮和嫩叶。猩猩能根据在森林中能获得什么食物而调整食谱。苏门答腊猩猩比婆罗洲猩猩更爱吃果实。在婆罗洲，已知猩猩吃131个科453个属的1,500多种植物（Russon *et al.*, 2009）。随着收集的数据增多，这个列表还在增加。比如，从未记录列入苏门答腊猩猩食谱的多个树种是新确定的达班努里猩猩种日常食用的食谱（Wich *et al.*, 2014b）。记录到在以下地方有猩猩出现，表明猩猩的顽强和应对栖息地剧烈变化的能力，包括：东加里曼丹的金合欢树种植园；婆罗洲油棕种植园为主的农业用地景观；以及被伐木取材的森林（Ancorenaz *et al.*, 2010, 2015; Campbell-Smith *et al.*, 2011a; Meijaard *et al.*, 2010; Wich *et al.*, 2016）。在这些受到人类干扰的景观，婆罗洲猩猩比在原始森林更多依赖嫩芽和叶子。

长臂猿依赖森林生态系统获得食物。长臂猿食谱的特点是果实摄入比例高，主要是无花果，辅以嫩叶、成熟叶子和花，不过合趾猿更偏爱吃叶子（Bartlett, 2011; Cheyne, 2008b; Elder, 2009; Palombit, 1997）。对昆虫、鸟蛋和小型脊椎动物等其他蛋白质来源的依赖程度很可能在文献中报告不足。食谱构成因季节和栖息地类型有所不同，在泥炭沼泽地森林的旱季，以花和嫩叶为主；在龙脑香树森林，以无

花果为主（Cheyne, 2010; Fan and Jiang, 2008; Lappan, 2009; Marshall and Leighton, 2006）。虽然尚未观察到长臂猿觅食（种植园或小型农场的）作物，但是，在必要时利用人类干扰区域是可能的。

家域和白天行进距离

在复杂的森林环境觅食，要求有空间记忆和头脑规划路线能力。每日寻找食物一般限定在一个具体的位置，即一只类人猿个体或一个小群很熟知的森林区域。黑猩猩经过多年累积能记住几千棵树的具体位置（Normand and Boesch, 2009）。其他类人猿物种可能也具有类似的智力。一个物种的一只个体、一个小群或社群惯常活动的区域称为家域。建立家域有助于类人猿确保获得家域内的资源（Delgado, 2010; Mittermeier, Rylands and Wilson, 2013）。

黑猩猩的家域面积相差可能很大，从约10平方公里（1,000公顷）到90平方公里（9,000公顷），这取决于栖息地和资源分布。在更干燥和更开放式栖息地的种群有更大的家域（Herbinger, Boesch and Rothe, 2001; Pruetz and Herzog, 2017）。雄性黑猩猩一般领地性很强，巡逻家域的边界。雄性黑猩猩组成的小群可能攻击临近社群的成员，一些社群因攻击性较强而闻名（Williams *et al.*, 2008）。胜利者的回报是获得雌性黑猩猩，或者扩大家域的面积。黑猩猩一般不能容忍邻近的小群，群体间相遇可能导致致命的攻击，尤其是雄性之间（Mitani, Watts and Amsler, 2010; Watts *et al.*, 2006; Wilson *et al.*, 2014b）。与栖息地丧失、

“在复杂的森林环境觅食，要求有空间记忆和头脑规划路线能力。”

栖息地质量变化和黑猩猩环境受到干扰（比如建设道路或伐木）相关的家域变迁，会增加发生这类相遇的频率。

倭黑猩猩的家域面积相差也很大，从²⁰平方公里（^{2,000}公顷）到⁶⁰平方公里（6,000公顷）不等，不同社群的家域一般广泛重叠（Fruth, Williamson and Richardson, 2013）。倭黑猩猩既不守卫领地，也不合作巡逻；不同社群成员之间的相遇，更多互相容忍而不是冲突（Lucchesi *et al.*, 2020）。

东非大猩猩的家域面积从6平方公里（600公顷）到34平方公里（3,400公顷）不等，西非大猩猩的家域面积平均为10到20平方公里（1,000到2,000公顷），有可能高达50平方公里（5,000公顷）⁹。大猩猩没有领地性，家域重叠，也不积极守卫。不过，有证据表明，它们有专属的不重叠的核心区域（小群使用最多的部分），表明各小群的确分割栖息地（Seiler *et al.*, 2017）。大猩猩偏爱使用家域中食物可获得量较高的区域，这意味着它们的活动规律可能随着果实可获得性的季节性变化而变化（Seiler *et al.*, 2018; Seiler and Robbins, 2020）。随着大猩猩密度增加，家域重叠程度会大幅增加，不同小群之间相遇的频率也会增加，这可能导致更多打斗、伤害和死亡（Caillaud *et al.*, 2014）。

一只雄猩猩的家域覆盖几只雌猩猩的家域。地位高的有颊垫雄猩猩能在一定程度上垄断食物和雌猩猩，它们可能临时生活在相对较小的区域（对婆罗洲雄猩猩来说，4到8平方公里（400到800公顷）），不过它们的家域实际面积可能大大超过10平方公里

（1,000公顷）。猩猩的家域通常广泛重叠，但是有颊垫的雄猩猩会通过发出长呼，建立自己的个人空间（Spillmann *et al.*, 2017）。无颊垫的成年雄猩猩没有严格界定的家域，活动距离很远（Utami-Atmoko *et al.*, 2009）。婆罗洲有颊垫的成年雄猩猩和成年雌猩猩一天平均行进200米；无颊垫的成年雄猩猩一天行进通常比这远一倍。苏门答腊猩猩行进距离更远，但是平均一天也不到1公里（Singleton *et al.*, 2009）。与成年时期相比，雌猩猩在年轻和未产仔时（“探索阶段”）每天行进距离更远，家域面积更大（Ashbury *et al.*, 2020）。只要雄猩猩之间保持距离，肢体冲突较为罕见；不过，成年雄猩猩之间近距离相遇，会引发展示攻击性行为，有时候导致打斗，有可能导致死亡（Knott, 1998）。雌猩猩显示一生钟情于一个地点，住在重叠、比较稳定的家域，但是它们会守卫家域的核心区域，防止雌猩猩侵入，尤其是没有亲属关系的个体（Ashbury *et al.*, 2020; Knott *et al.*, 2008）。

栖息地被破坏的领地性类人猿要在附近建立新的领地会有极大困难，因为其他动物已经在那里建立了领地。确实，在这样的情形，领地遭到破坏的动物们通常慢慢死去。

非洲类人猿属于半陆栖性，常常在白天时间在地面休息。与此不同，猩猩几乎完全树栖，不过在婆罗洲，猩猩会在各种自然和人造的栖息地在地面上行走相当长的距离（Ancrenaz *et al.*, 2014; Loken, Boer and Kasyanto, 2015; Loken, Spehar and Rayadin, 2013）。因此，猩猩能在一定程度上穿越开放的

“栖息地被破坏的领地性类人猿要在附近建立新的领地会有极大困难，因为其他动物已经在那里建立了领地。”

人造基础设施。比如，在沙巴，观察到猩猩在交通不太繁忙时，穿越隔离的道路和土路（Ancrenaz *et al.*, 2021）。猩猩陆栖性增加，增加了卫生关切和感染在树冠层一般接触不到的疾病的风险。目前，有关这类卫生和健康风险的信息还很匮乏。

半陆栖性的非洲类人猿行进距离远得多，最爱吃果实的类人猿每天行进几公里：山地大猩猩每天行进500米到1公里；倭黑猩猩和西非低地大猩猩每天平均行进2公里，但是有时候达到5到6公里；黑猩猩每天行进2到3公里，不过偶尔远达10公里。住在稀树草原的黑猩猩每天行进的距离一般比住在森林里的黑猩猩远。随着下层植物越来越容易获得，西非大猩猩每天行进的距离减少，从约500米到3公里不等（Seiler and Robbins, 2020）。因为大猩猩的食性，东非大猩猩和西非大猩猩仅分布在潮湿的森林栖息地（海拔高度从海平面到3,000米以上），在黑猩猩和倭黑猩猩栖息的森林-稀树草原交错地带或廊道森林没有分布（Robbins, 2011）。

长臂猿属长臂猿的领地面积平均0.42平方公里（42公顷），但是相差很大。更北面的黑冠长臂猿种会维护更大的领地（从0.13到1.3平方公里（13公顷到130公顷）），可能是因为这些地区森林季节性更强，一年中部分时间资源丰裕度减少（Fan *et al.*, 2010）。少数季节性森林的资源丰裕度高，但是长臂猿密度和领地面积可能与这些因素不直接相关（Bryant *et al.*, 2015; Hamard, Cheyne and Nijman, 2010; Zhang *et al.*, 2014）。

筑巢

大多数类人猿不仅在树上进食，也在树上休息、社交和睡觉。不过，大猩猩主要是在地面上。作为脑容量大、智力高的哺乳动物，类人猿需要长时间睡眠。所有已经断奶的大型类人猿都会筑巢或铺床，供晚上睡觉使用。猩猩只在树上筑巢；倭黑猩猩和黑猩猩也可能在树上或在地面上建造白天的巢休息；大猩猩主要是在地面上筑巢（Prasetyo *et al.*, 2009）。

树巢通常建在离地10到20米的高度。筑巢高度的差异，受到降雨、温度、栖息地结构、可获得材料、是否有掠食者等环境变量，个体性别或年龄等特征，以及后天习惯等社会因素的影响（Fruth, Tagg and Stewart, 2018）。大型类人猿偶尔重复使用已筑巢穴；重复使用的频率主要取决于宿栖地点和筑巢材料的可获得性（Ancrenaz, Calaque and Lackman-Ancrenaz, 2004; Fruth, Tagg and Stewart, 2018）。倭黑猩猩偏爱在有丰富食物的区域筑巢，而黑猩猩对宿栖地点的选择差异较大，不一定取决于是否临近有成熟果实的果树（Fruth, Tagg and Stewart, 2018; Serckx *et al.*, 2014）。不过，就筑巢而言，黑猩猩和倭黑猩猩都表现出对特定树种的偏好（Fruth and Hohmann, 1996）。

繁殖

雄性大型类人猿在8到18岁性成熟，黑猩猩8到15岁达到成年，倭黑猩猩10岁、东非大猩猩约12到16岁、西非大猩猩18岁达到成年（Williamson *et al.*, 2013）。雄猩猩8到16岁成熟，但是可能之后20

“大多数类人猿不仅在树上进食，也在树上休息、社交和睡觉。不过，大猩猩主要是在地面上。”

年都不会长出颊垫 (Utami-Atmoko *et al.*, 2009)。雌性大型类人猿6到12岁进入繁殖活跃期：大猩猩在6到7岁，黑猩猩在7到8岁，倭黑猩猩在9到12岁，猩猩在10到11岁。它们一般在8到16岁之间生育第一胎：大猩猩在10岁（平均在8到14岁），黑猩猩在13.5岁（不同地点的黑猩猩平均在9.5到15.4岁），倭黑猩猩在13到15岁，猩猩在15到16岁（平均14.5岁） (van Noordwijk *et al.*, 2018; Williamson *et al.*, 2013)。

大猩猩和猩猩的孕期与人类大致相同；黑猩猩和倭黑猩猩的孕期稍短，为7.5到8个月 (Peacock and Rogers, 1959; Stevens, 2020; van Noordwijk *et al.*, 2018)。类人猿一般一次生育一个幼仔，不过生双胞胎的情况也确有发生 (Goossens *et al.*, 2011)。生育没有季节性；不过，怀孕要求雌性处于良好的健康状态。黑猩猩和倭黑猩猩更可能在果实丰富时排卵，所以在一些种群中，怀孕的雌性只数存在季节性高峰，导致在一些月份出现生育率高峰 (Anderson, Nordheim and Boesch, 2006; Emery Thompson and Wrangham, 2008)。生活在高度季节性的龙脑香树森林的婆罗洲猩猩最可能在果实丰富时怀孕，那时有充足的含脂肪的种子 (Knott, 2005)。苏门答腊猩猩不面临这类严格的限制 (Marshall *et al.*, 2009)。大猩猩不怎么依赖季节性食物，繁殖方面不显示有季节性。

雌性长臂猿在大约9岁时生育第一胎。人工饲养个体的数据显示，长臂猿在5.5岁就性成熟了 (Geissmann, 1991)。生育间隔为2到4年，孕期长约7个月 (Bartlett, 2011)。人工饲养的个体寿

命可达40岁；野外长臂猿的寿命尚不清楚，不过相信应该短得多。由于长臂猿成熟相对较晚，生育间隔又长，繁殖生命期可能只有10到20年 (Palombit, 1992)。因此，长臂猿种群更替相对较慢。

所有类人猿的繁殖速度都很慢，母亲对一个子女投入大量时间，并且婴儿发育成熟缓慢。幼仔与母亲一起睡觉，直到断奶（非洲类人猿4到5岁、婆罗洲猩猩5到6岁、苏门答腊猩猩7岁断奶），或者直到弟弟妹妹出生。对非洲类人猿来说，在3到6岁时断奶意味着婴儿期结束，不过，猩猩幼仔仍旧依赖母亲，直到7到9岁 (Knott, 2001; van Noordwijk *et al.*, 2009; Williamson *et al.*, 2013)。一般地，在婴儿哺乳期，雌性不会怀孕，因为哺乳抑制了繁殖周期 (Stewart, 1988; van Noordwijk *et al.*, 2013)。因此，生育间隔很长，非洲类人猿平均4到7年，猩猩平均7到8年 (Emery Thompson *et al.*, 2007; Robbins *et al.*, 2009; Stoinski *et al.*, 2013; van Noordwijk *et al.*, 2018)。猩猩的生育间隔比非洲类人猿和长臂猿更长，表明母亲繁殖投入更高，以及对这一物种发现的基础代谢率减退相关的成长、发育和繁殖缓慢 (Pontzer *et al.*, 2016; van Noordwijk *et al.*, 2018)。

如果同一物种的一名成员（一般是无亲缘关系的成年雄性）杀死尚未断奶的子女，生育间隔会缩短 (Harcourt and Greenberg, 2001; Hrdy, 1979)。虽然没有观察到倭黑猩猩和猩猩有杀婴现象，但是，如果一只雌性大型类人猿携带幼仔转换到一个不同的小群，杀婴有可能发生。新的小群里的一只雄性会杀

“所有类人猿的繁殖速度都很慢，母亲对一个子女投入大量时间，并且婴儿发育成熟缓慢。”

死她的子女，使她的繁殖周期及早回复（Knott *et al.*, 2019; Watts, 1989）。

对山地大猩猩和黑猩猩的长期研究使我们能评估雌性一生的繁殖成功情况。每只成年雌性的年平均生育率是0.2到0.3胎，也就是每个成年雌性每3.3到5.0年生育一胎。与山地大猩猩相比，西非大猩猩的生育率更低，幼仔死亡率更高（Robbins *et al.*, 2022）。雌性山地大猩猩一生平均生育3.6个子女；与此类似，雌性黑猩猩一生平均生育1.0到4.3个存活到成年的子女（Emery Thompson and Wrangham, 2013; Robbins *et al.*, 2011a）。

应注意的要点时：1) 由于繁殖速度慢，记录较长寿命物种的生物信息需要几十年的调查研究；2) 数量已经衰退的类人猿种群可能需要几个世代才能恢复（类人猿的一个世代是15到25年）（IUCN, 2022）。这些因素使类人猿比更小的、繁殖更快的物种更脆弱。所有哺乳动物中，猩猩的生命历程最慢。与非洲类人猿相比，猩猩的第一次繁殖年龄更晚，生育间隔和世代周期更长。结果，猩猩是最容易消失的物种（van Noordwijk *et al.*, 2018; Wich *et al.*, 2009a, 2009b）。

鸣谢

主要作者： Annette Lanjouw¹⁰、Helga Rainer¹¹和 Alison White¹²

社会生态章节： Marc Ancrenaz¹³、Susan M. Cheyne¹⁴、Tatyana Humle¹⁵、Benjamin M. Rawson¹⁶、Martha M. Robbins¹⁷和Elizabeth A. Williamson¹⁸

尾注

- 1 Heinicke *et al.* (2019); Humle *et al.* (2016a); Maisels *et al.* (2016); Oates *et al.* (2016); Plumptre *et al.* (2010, 2016a); Strindberg *et al.* (2018).
- 2 Bergl *et al.* (2016); Hickey *et al.* (2020); IUCN (2022); Maisels, Bergl and Williamson (2018); Plumptre *et al.* (2016b).
- 3 Davis *et al.* (2013); Gaveau *et al.* (2014); Sherman *et al.* (2020); Singleton *et al.* (2017); Wich *et al.* (2012a, 2019).
- 4 更新的东黑冠长臂猿和海南长臂猿种群数字，来自作者见到的未发表的数据。
- 5 这一节提供的信息主要参照：Emery Thompson and Wrangham (2013), Mittermeier, Rylands and Wilson (2013), Reinartz, Ingmanson and Vervaecke (2013), Robbins (2011), Robbins and Robbins (2018), Wich *et al.* (2009a), Williamson and Butynski (2013a, 2013b) and Williamson *et al.* (2013).
- 6 Arcus基金会委托为《类人猿现状》丛书制作了类人猿分布地图（图AO1和AO2），以便对类人猿分布数据提供准确最新的地图标识。这一卷也包括了撰稿人使用不同来源的类人猿分布数据制作的地图。因此，这些地图可能不完全一致。
- 7 见尾注4。
- 8 Doran-Sheehy *et al.* (2009); Ganas *et al.* (2004); Masi, Cipolletta and Robbins (2009); Robbins, Ortmann and Seiler (2022); Wright *et al.* (2015); Yamagiwa and Basabose (2009).
- 9 Caillaud *et al.* (2014); Head *et al.* (2013); Robbins (2011); Seiler *et al.* (2018); Williamson and Butynski (2013a, 2013b).
- 10 Arcus Foundation (www.arcusfoundation.org).
- 11 在本卷编写时，Arcus Foundation (www.arcusfoundation.org).
- 12 Arcus Foundation (www.arcusfoundation.org).
- 13 HUTAN-Kinabatangan Orang-utan Conservation Programme (www.hutan.org.my).
- 14 Borneo Nature Foundation (www.borneonaturefoundation.org).
- 15 在本卷编写时，University of Kent (www.kent.ac.uk/sac). 现在，Re:wild (www.rewild.org/).
- 16 World Wide Fund for Nature in Asia Pacific (asiapacific.panda.org).
- 17 Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology (www.eva.mpg.de).
- 18 University of Stirling (www.stir.ac.uk/about/faculties/natural-sciences).