

白头叶猴肠道菌群组成及其影响因素

梁秉鹏

广西崇左白头叶猴国家级自然保护区管理中心, 广西 崇左

收稿日期: 2026年5月6日; 录用日期: 2026年6月17日; 发布日期: 2026年6月26日

摘要

野生动物的肠道菌群结构是宿主动物与环境长期协同进化的结果, 对环境变化的响应非常迅速。研究野生动物的肠道菌群群落组成及其影响因素, 可为我们理解野生动物如何适应环境变化提供新的生理生态学方面的见解。白头叶猴是石山特有物种, 仅分布于我国广西崇左市境内的石山森林中。开展肠道菌群的研究, 对我们揭示石山灵长类的种群健康状况、环境适应策略以及制定科学保护措施具有重要的参考价值。本文系统综述了白头叶猴的肠道菌群结构特征及其时空变化规律, 探讨了白头叶猴肠道菌群结构的主要影响因素。结果发现, 厚壁菌门(Bacillota)是白头叶猴肠道菌群的优势菌群, 其相对丰度(47.00%~87.31%)在不同的猴群和季节间存在波动, 但始终占据主导地位, 表明出对宿主的高纤维食物结构的高度适应。白头叶猴肠道菌群的时空变化是多种因素共同作用的结果, 其中食物营养成分、气候因素、环境微生物等是影响其肠道菌群结构的重要因素。本文建议未来应当整合多组学分析, 结合宏转录组、代谢组等深度测序手段探究肠道菌群的功能, 从多维度揭示白头叶猴对破碎化石山生境的生理适应机制, 为物种的保护工作提供科学支撑。

关键词

白头叶猴, 肠道菌群, 组成, 影响因素

Gut Microbiota Composition and Its Influencing Factors in the White-Headed Langurs (*Trachypithecus leucocephalus*)

Jipeng Liang

Administration Center of Guangxi Chongzuo White-Headed Langur National Nature Reserve, Chongzuo Guangxi

Received: May 6, 2026; accepted: June 17, 2026; published: June 26, 2026

Abstract

The gut microbiota of the wildlife are results from coevolution of the host and environmental

factors, which responds rapidly to environmental variations. Data on the composition and influencing factors of gut microbiota could provide new insights into the physiological adaptation of the animals to their changing environments. The white-headed langurs (*Trachypithecus leucocephalus*) are karst-endemic animal exclusively distributed in the limestone forests of Guangxi, Southwest China. Information regarding the gut microbiota are important for us to understand the population health and environmental adaptation strategies of these animals, consequently facilitating developing conservation plans for primates. In this study, we first describe the characteristics and spatiotemporal variation patterns of the gut microbiota in the white-headed langurs, and then detect the predominant influencing factors. The results show that the phylum Bacillota (=Firmicutes) is the dominant bacterial group in the gut microbiota of the white-headed langurs, with a fluctuation in their relative abundance (ranging from 47.00% to 87.31%) among groups and seasons, which indicates highly adaptation to the fiber-rich diets of these langurs. There are marked spatiotemporal variations in the gut microbiota of white-headed langurs, which could be associated with the dietary nutrients, climatic factors, and environmental microorganisms. This paper suggests that future research should integrate multi-omics analyses to investigate gut microbial functions to explore the physiological adaptation of white-headed langurs to the fragmented limestone forests, thereby providing scientific support for species conservation.

Keywords

White-Headed Langurs, Gut Microbiota, Composition, Influencing Factors

Copyright © 2026 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 前言

白头叶猴(*Trachypithecus leucocephalus*)隶属灵长目(Primates), 猴科(Cercopithecidae), 疣猴亚科(Colobinae), 乌叶猴属(*Trachypithecus*), 被列为国家一级重点保护野生动物。白头叶猴为狭域分布物种, 目前仅分布于广西崇左市境内不到 200 km² 的喀斯特石山地区, 仅存数量约为 1300 只[1]。喀斯特是一种特殊的地貌类型, 以裸露的石山丘陵为特征, 具有地表储水能力差、土被不连续、环境容纳量低等特点[2][3]。此外, 石山山体之间的孤立状态以及频繁的人为干扰加深了石山地区的破碎化程度[4]。对于特殊的石山生境, 白头叶猴具有独特的行为适应策略, 体现在活动时间分配[5]-[7]、栖息地利用[2][8]、食物组成[9][10]等方面。然而, 随着保护工作的不断深入, 单一的行为生态学数据已难以全面反映濒危物种面临的生存威胁及其生理响应机制[11]。因此, 结合宏观生态学与微观分子生物学检测技术, 从多层次水平解析濒危物种的健康状况与环境适应能力, 已成为当前保护生物学研究的重要方向[12]-[14]。

肠道菌群作为宿主与环境长期协同进化的产物, 被称为宿主的“第二基因组”, 其基因产物直接参与宿主的营养获取、能量代谢、免疫发育及神经内分泌等功能的调控[15]-[19]。肠道菌群还具有较高的结构可塑性, 能够快速响应宿主的食物组成、年龄、性别等生理因素, 以及海拔、温度、栖息地质量等外界环境因素的变化, 在维持肠道微生态平衡、促进宿主适应性进化中具有不可替代的作用[15]-[19]。鉴于肠道菌群与宿主的健康状况和环境适应性之间的密切关联, 肠道菌群群落分析已成为监测野生灵长类动物健康状况的新兴手段[13]。长期监测肠道菌群的动态变化并解析其中的关键驱动因素, 有利于获取种群营养状况、疾病风险及生活史等方面的信息, 对预测种群生存潜力、提升濒危物种保护工作的有效性具有重要指导意义[12]-[14]。

石山叶猴在特殊的喀斯特生境中保持高度叶食性，进化出了更适于降解植物纤维的前肠发酵体系，具有特有的肠道微生态系统。白头叶猴作为典型的石山叶猴，开展其肠道菌群的研究，对揭示石山灵长类的种群健康状况、环境适应策略以及制定科学保护措施具有重要的参考价值。近年来，随着 16S rRNA 高通量测序和宏基因组测序技术的发展，白头叶猴肠道菌群的研究取得了一系列重要成果，主要集中于不同破碎化程度栖息地和不同季节的比较研究，揭示了白头叶猴的核心菌群组成和时空变化规律。这些研究不仅深化了我们对白头叶猴生理适应机制的理解，也为保护策略的制定提供了新的视角。本文系统梳理了近年来白头叶猴肠道菌群的研究成果，从基本结构特征、可塑性和主要影响因素三个方面进行综述，并对未来研究方向进行展望，以期为白头叶猴及其他石山濒危灵长类的保护提供科学依据。

2. 白头叶猴肠道菌群的基本组成特征

白头叶猴作为典型的叶食性灵长类，其肠道菌群形成了与高纤维摄入相适应的独特结构。多项研究一致表明，厚壁菌门 *Bacillota* 是白头叶猴肠道菌群的绝对优势菌群，尽管其相对丰度(47.00%~87.31%)在不同的猴群或季节间存在波动，但始终占据主导地位(表 1)。这一特征也在大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*) [20]、黔金丝猴(*Rhinopithecus brelichi*) [21]、牦牛(*Bos grunniens*) [22]等植食性哺乳动物中普遍存在，表明不同动物对高纤维食物结构具有趋同的适应策略。植物材料尤其是树叶中富含纤维素、半纤维素和木质素等膳食纤维，而动物宿主基因组缺乏编码相应的降解酶基因，仅靠宿主自身无法有效降解该类物质[23]。因此，叶食性动物需要依赖肠道菌群的纤维降解能力获取营养和能量。研究表明，厚壁菌门具备高效的膳食纤维降解体系，其细胞壁中特有的碳水化合物结合模块与溶质结合蛋白能够识别并结合膳食纤维，以激活复杂的降解反应[24]。同时，厚壁菌门富含编码多糖水解酶的基因，该类酶在膳食纤维的降解中发挥主要作用，且产物短链脂肪酸(Short chain fatty acids, SCFAs)与宿主能量供给、营养物质代谢以及免疫系统稳态的维持密切相关[25]-[28]。在破碎的石山生境中，白头叶猴长期以富含膳食纤维的树叶(嫩叶、成熟叶)为食，肠道中富集的厚壁菌门为其在有限的食物资源条件下维持能量收支平衡提供了重要保障。

白头叶猴肠道菌群的其余优势菌门为拟杆菌门(*Bacteroidota*)、放线菌门(*Actinomycetota*)、变形菌门(*Pseudomonadota*)，三者总相对丰度占比 10%~30%(表 1)。拟杆菌门是第二大优势菌门，具有编码丰富的果胶酶和支链半纤维素酶基因，对植物细胞壁中的果胶、阿拉伯木聚糖等复杂多糖组分的分解具有重要作用，是对厚壁菌门膳食纤维降解体系的重要补充[29] [30]。此外，拟杆菌门还可参与降解果实和其他食物中的蛋白质与简单碳水化合物[21] [31]。放线菌门可产生与木质素降解有关酶类，辅助宿主分解植物细胞壁中的木质素组分，进一步提高食物资源的利用效率[32]。变形菌门的相对丰度通常在灵长类动物食用高能量、高蛋白的食物时升高，与蛋白质、动物脂肪的消化分解密切相关[33]。此外，变形菌门下包含许多致病微生物，其丰度的异常升高通常与肠道炎症、病原菌感染有关，因此可作为监测白头叶猴种群健康状况的重要标志物[34]。这些细菌与厚壁菌门形成功能互补的协同代谢网络，共同形成了白头叶猴对高纤维、低营养食物资源的高效利用体系。

在科水平上，白头叶猴肠道菌群的优势类群均属于厚壁菌门，主要包括颤螺菌科(*Oscillospiraceae*)、克里斯滕森菌科(*Christensenellaceae*)、*norank_o__Clostridia_UCG-014* 和毛螺旋菌科(*Lachnospiraceae*)。这些优势科与植物纤维的降解密切相关，能够产生多种纤维素酶和半纤维素酶，将复杂的植物多糖分解为 SCFAs，为宿主提供能量[35] [36]。颤螺旋菌科还可参与粘蛋白的降解[37]。粘蛋白作为肠道黏液层的主要成分，可在肠道内形成屏障，保护肠黏膜免受粗纤维的摩擦和植物次生代谢物的伤害，有效降低肠道炎症风险[36] [37]。对于长期取食树叶的白头叶猴而言，颤螺菌科参与维持的粘蛋白稳态对维持机体消化系统的健康意义重大。

上述结果主要来源于对 16S rRNA V3-V4 区的测序，由于精确度限制，对白头叶猴肠道菌群的物种

鉴定大多在门水平和科水平。近期研究首次利用 16S rRNA 基因全长测序和深度宏基因组测序技术, 从物种水平揭示了白头叶猴肠道菌群的结构特征[38]。结果表明, 白头叶猴的肠道中存在大量未培养和未分类的细菌类群, 研究获得的 1199 个高质量 MAGs 中, 未分类或未培养的细菌比例达 89.5% [38]。同时, 该研究还指出白头叶猴肠道中的优势种均属于厚壁菌门, 包括 Christensenellaceae R-7 group、Ruminococcaceae UCG014_ uncultured bacterium、Ruminococcaceae UCG010_ uncultured bacterium 与 Campylobacter troglodytes [38]。

Table 1. Summary of research on the composition of gut microbiota in white-headed langur (at phylum level)

表 1. 白头叶猴肠道菌群组成研究汇总(门水平)

| 序号 | 研究时间 | 厚壁菌门 Bacillota | 拟杆菌门 Bacteroidota | 放线菌门 Actinomycetota | 变形菌门 Pseudomonadota | 参考文献 |
|----|----------------------------------|-------------------|----------------------|------------------------|------------------------|------|
| 1 | 2020.12~2021.1, 2021.6~2021.7 | 86.30% ± 8.60% | 4.75% ± 4.70% | 3.88% ± 3.56% | 1.90% ± 5.29% | [36] |
| | 2020.12~2021.1, 2021.6~2021.7 | 78.85% ± 10.35% | 13.65% ± 9.73% | 1.82% ± 2.04% | 2.20% ± 5.59% | |
| 2 | — | 47.00% | — | — | — | [39] |
| 4 | 2020.9, 2021.1, 2021.7 | 70.06% | 15.76% | 4.25% | 4.92% | [38] |
| 5 | 2020.12~2021.1, 2021.6~2021.7 | 86.18% ± 8.66% | 4.77% ± 4.72% | 3.89% ± 3.57% | 1.95% ± 5.44% | [35] |
| 6 | 2021.8~2022.7 | 67.62% ± 21.32% | 2.43% ± 2.68% | 1.57% ± 3.04% | 24.97% ± 21.65% | [40] |
| 7 | 2021.4~2021.11 | 83.99% ± 13.72% | 3.38% ± 3.93% | 4.92% ± 4.80% | 6.01% ± 12.48% | [41] |
| | 2023.3~2024.2 | 83.65% ± 15.95% | 4.76% ± 3.60% | 4.32% ± 6.67% | 4.35% ± 12.73% | |
| 8 | 2023.3~2024.2 | 83.66% ± 15.99% | 4.77% ± 3.61% | 4.31% ± 6.69% | 4.35% ± 12.77% | [42] |
| 9 | 2023.5~2023.7 | 84.98% ± 11.04% | 4.10% ± 2.09% | 5.93% ± 7.54% | 2.70% ± 6.48% | [43] |
| | 2023.5~2023.7 | 86.08% ± 10.72% | 2.83% ± 2.46% | 5.37% ± 5.75% | 3.66% ± 7.70% | |
| 10 | 2021.8~2022.7 | 65.78% ± 20.89% | 3.28% ± 6.17% | 1.24% ± 2.47% | 26.89% ± 19.67% | [44] |

注: “—”表示文献中无数据。

总体来看, 白头叶猴肠道菌群中的主要门类与该物种的高度叶食性密切相关[9] [10]。为消化这些富含纤维素的食物, 它们的消化系统发生了明显的适应性变化。从解剖结构上来看, 疣猴亚科动物的胃肠道进化出了独特的囊状胃, 有利于纤维束的发酵和分解[45]。疣猴前胃中的 pH 值通常保持在 5.0~6.7, 容许大量厌氧细菌对营养物质进行发酵; 以上的特征使得叶猴的囊状胃成为一个较完善的发酵器官, 而叶类、草类和木质素等食物则在胃室里经微生物发酵分解, 生成单糖、脂肪酸等可被利用的营养物质[46]。白头叶猴的肠道菌群结构与该物种的解剖结构和食性特征密切相关, 与其他典型的叶食性动物一样, 其肠道菌群中具有丰富的消化纤维素的细菌类群, 如黔金丝猴[21]等。

3. 白头叶猴肠道菌群的时空变化规律

目前对白头叶猴肠道菌群的研究主要集中于时空变化规律[35] [36] [42] [43]。在时间尺度上, 白头叶猴的肠道菌群表现出显著的季节性差异[35]。由于亚热带季风气候的影响, 广西西南部喀斯特地区具有明

显的季节性并表现出雨热同期的特点。雨季时白头叶猴肠道菌群的 α 多样性、以及拟杆菌门、螺旋体门 (Spirochaetes) 和普雷沃氏菌科 (Prevotellaceae) 的相对丰度均显著高于旱季；而旱季主要以更高比例的厚壁菌门、放线菌门、变形菌门、颤螺旋菌科为特征 [35]。此外，该研究还从群落构建机制分析了旱雨季的差异，结果表明在群落构建过程中，决定性过程对旱季的影响高于雨季，而迁移率在雨季高于旱季 [35]。肠道菌群在不同季节出现的波动可能与食物资源与气候的变化密切相关 [35]。同年的研究表明，尽管肠道菌群的 α 多样性不存在显著差异，但部分优势菌群的相对丰度仍然具有显著的旱雨季变化规律，尤其是在属水平上发现，库特氏菌属 (*Kurthia*) 和链球菌属 (*Streptococcus*) 等具有脂类、果胶和简单糖类降解能力的细菌在雨季显著富集，而泛菌属 (*Pantoea*)、索利芽孢杆菌属 (*Solibacillus*) 等具备复杂碳水化合物能力的细菌在旱季的相对丰度更高 [44]。

近期研究连续收集了为期一年的白头叶猴肠道菌群数据，并将其分为春、夏、秋、冬四个季节进行比较，进一步阐明了季节变化规律 [42]。结果表明，白头叶猴肠道菌群在春季以较高丰度的放线菌门为特征；秋季肠道菌群的 α 多样性指数显著高于其它三个季节；在冬季，厚壁菌门及其下的颤螺旋菌科、*norank_o__Clostridia_UCG_014* 和克里斯滕森菌科等类群的相对丰度显著降低，而变形菌门、拟杆菌门的相对丰度显著升高 [42]。白头叶猴肠道菌群在时间尺度上的变化证明其具有较强的可塑性，可适应栖息地气候条件与食物资源的季节性波动，对白头叶猴适应多变的外界环境具有重要意义。

在空间尺度上，白头叶猴的肠道菌群在破碎化程度不同的栖息地也呈现出显著差别 [36] [43]。栖息地破碎化是当前威胁白头叶猴生存的主要因素，不同破碎化程度的栖息地在植被组成、食物资源和人类干扰强度上存在差别 [36] [43]。在破碎化程度较低的岫盆片区，白头叶猴肠道菌群拥有更高的 α 多样性，且与代谢蛋白质或简单碳水化合物有关的变形菌门、拟杆菌门与该门下的普雷沃氏菌科的相对丰度也显著更高；而在较为破碎的板利片区，白头叶猴的肠道内显著富集与膳食纤维降解有关的放线菌门、厚壁菌门及其门下的克里斯滕森菌科、*norank_o__Clostridia_UCG_014* [36]。白头叶猴肠道菌群表现出的地域差异可能与破碎化程度导致的食物资源差异有关，提示动物的肠道菌群可对栖息地质量的变化做出适应性响应 [36]。

地域比较研究同样发现，尽管主要菌群在地域间保持相对稳定，但部分菌群表现出明显的地域差异，体现为属水平上的 *unclassified_f__Lachnospiraceae*、*UCG-005*、*unclassified_f__Oscillospiraceae*、*Monoglobus* 和 *UCG-002* 等菌群在板利猴群肠道菌群中的富集程度显著高于岫盆猴群 [43]。主坐标分析也表明两地白头叶猴肠道菌群的群落结构存在显著差异 [43]。上述菌群的差异性可能与两地猴群食物营养的分化有关，不同地域猴群的食物中淀粉、粗蛋白的比例显著不同，表明白头叶猴肠道菌群可对食物营养成分变化做出适应性调整 [43]。现有研究表明，白头叶猴肠道菌群在空间和时间尺度上均存在显著的变化规律，表明白头叶猴的肠道菌群具有较强的可塑性，该特性对提高白头叶猴对破碎化生境和波动食物资源的适应性具有重要意义。

4. 白头叶猴肠道菌群的主要影响因素

白头叶猴肠道菌群的时空变化是多种因素共同作用的结果。现有研究表明，食物营养成分、气候因素、环境微生物等是影响其肠道菌群结构的重要因素，其中食物是对野生动物肠道菌群影响最直接的因素 [42] [43]。对于叶食性的白头叶猴而言，食物资源的时空变化导致的食谱调整是其肠道菌群时空可塑性的核心驱动因素。在特殊的石山生境中，优质食物如嫩叶、水果的生物量与栖息地质量及降雨密切相关 [35]。食性研究表明，在食物资源较为丰富时，白头叶猴增加对嫩叶和果实的摄入，具有较高的食物多样性；而当优质食物供应减少时，增加对成熟叶的取食 [35] [47]。营养成分的种类与含量在不同食物部位存在差异，如嫩叶与果实富含还原糖、蛋白质及其它简单碳水化合物，而成熟叶中纤维素、半纤维素等难

以降解的膳食纤维成分含量较高。食物营养成分对白头叶猴肠道菌群的调控作用已得到大量实验数据的证实。例如, 研究发现白头叶猴食物中粗蛋白、淀粉和粗脂肪的含量有显著的四季差异, 肠道菌群群落结构的差异由食物营养含量解释的部分分别占 31.84% (门水平)、27.45% (科水平) [42]。食物中多种营养成分与优势菌群相对丰度存在显著关联, 表现为在门水平上, 变形菌门相对丰度与粗纤维含量的显著正相关, 与单宁含量、粗脂肪含量和水分含量显著负相关; 粗脂肪含量对放线菌门、疣微菌门相对丰度分别有显著正向、负向效应[42]。研究还证实, 不同破碎化栖息地中白头叶猴部分菌群的相对丰度与两地猴群食物中粗脂肪和淀粉的含量有关[43]。食物营养对白头叶猴肠道菌群结构的调控机制可能为不同食物营养成分对肠道菌群施加特异性选择压力, 适配代谢的菌群丰度随营养成分变化而波动, 最终形成与食物营养特征匹配的菌群结构, 保障宿主高效利用食物[19] [48] [49]。

气候尤其是温度也是白头叶猴肠道菌群的重要影响因素之一[42]。研究发现, 气候因子对肠道菌群结构季节差异的解释度达 26.95% (门水平)和 20.57% (科水平) [42]。其中, 以温度的效应最为显著, 主要表现为平均温度与纤维素降解细菌厚壁菌门及其门下的颤螺旋菌科、norank_o__Clostridia_UCG_014 和克里斯滕森菌科等类群的相对丰度显著正相关[42]。该结果不同于其他灵长类动物中厚壁菌门数量在低温季节增多以增加产热的发现, 厚壁菌门在寒冷季节丰度下降, 可能与温度变化导致的肠道微环境改变、菌群互作关系变化有关[42] [50] [51]。石山植被连续性和完整性低, 白头叶猴应对气温变化缺乏良好的体温调节缓冲, 表明生境气温变化不仅使白头叶猴在行为上适应, 其肠道菌群也承受相应压力, 温度可能直接或间接塑造其肠道菌群组成模式[42]。

此外, 环境微生物也是白头叶猴肠道菌群的重要来源。Zhou *et al.* [38]的微生物来源分析显示, 白头叶猴肠道菌群中有相当一部分来自其生活的喀斯特环境。在旱季, 约 9%的肠道菌群来自水源; 在雨季, 约 12%的肠道菌群来自食物。其中, 具有主要贡献的核心 ASV 均来源于 *Pandoraea norimbergensis*, 在环境样本(水、土壤、食物)和白头叶猴肠道中都具有较高的丰度, 并且该物种已经被证实可从环境中分离得到, 说明其可以通过环境传播进入宿主肠道[38]。然而, 也有研究表明, 白头叶猴肠道菌群的群落结构与不同来源土壤菌群存在显著差异, 且猴肠道中的优势菌群仅以极低丰度存在于土壤样品中。此外, 该研究还指出在白头叶猴肠道中的条件致病菌 *Micrococcaceae* 在土壤中的相对丰度大于 1%, 提示我们来源于环境的微生物在某种情况下也可能危害宿主健康[42]。

5. 结论与展望

肠道菌群的高度可塑性是白头叶猴在能量来源单一且波动的喀斯特石山环境中维持能量平衡的关键生理缓冲机制。白头叶猴肠道菌群以纤维素降解细菌厚壁菌门为主, 肠道菌群内各优势菌群功能互补, 共同形成了对喀斯特石山高纤维、低营养食物资源的高效利用体系。白头叶猴肠道菌群表现出较高的可塑性, 不同外界环境如宿主食物营养、气候条件、环境微生物等均在不同程度上影响肠道菌群的组成, 且面对栖息地质量的变化或季节转变肠道菌群均表现出显著的时空差异性。然而, 已有研究对属水平以及种水平上的类群仍不清晰, 导致对菌群功能的理解受限。另外, 仅依靠组成分析无法评估白头叶猴肠道菌群的适应潜力, 未来应当整合多组学分析结合宏转录组、代谢组等深度测序手段探究肠道菌群的功能; 同步采集个体识别信息、行为记录、植被可利用性、人为活动干扰等数据, 从多维度揭示白头叶猴对喀斯特破碎化生境的适应机制, 为物种的保护工作提供科学、可靠的理论参考。

参考文献

- [1] Huang, C., Wei, F., Li, M., Quan, G. and Li, H. (2002) Current Status and Conservation of White-Headed Langur (*Trachypithecus leucocephalus*) in China. *Biological Conservation*, **104**, 221-225.

- [https://doi.org/10.1016/s0006-3207\(01\)00168-9](https://doi.org/10.1016/s0006-3207(01)00168-9)
- [2] 黄乘明. 中国白头叶猴[M]. 桂林: 广西师范大学出版社, 2002.
- [3] 广西壮族自治区林业厅. 广西自然保护区[M]. 北京: 中国林业出版社, 1993.
- [4] Arroyo-Rodríguez, V. and Dias, P.A.D. (2010) Effects of Habitat Fragmentation and Disturbance on Howler Monkeys: A Review. *American Journal of Primatology*, **72**, 1-16. <https://doi.org/10.1002/ajp.20753>
- [5] Zhang, K., Zhou, Q., Xu, H. and Huang, Z. (2020) Effect of Group Size on Time Budgets and Ranging Behavior of White-Headed Langurs in Limestone Forest, Southwest China. *Folia Primatologica*, **91**, 188-201. <https://doi.org/10.1159/000502812>
- [6] 张克处, 袁培松, 黄恒连, 等. 白头叶猴食物组成的地域性差异比较[J]. 广西师范大学学报(自然科学版), 2017, 35(1): 75-81.
- [7] 周岐海, 黄恒连, 唐小平, 等. 白头叶猴全雄群的日活动节律和活动时间分配[J]. 广西师范大学学报(自然科学版), 2012, 30(3): 282-287.
- [8] 黄乘明, 薛跃规, 韦毅, 等. 白头叶猴栖息环境与栖息地选择的研究[J]. 兽类学报, 2000, 20(3): 180-185.
- [9] Lu, S., Chen, T., Huang, Z., Li, Y. and Lu, C. (2021) Interannual Variation in Food Choice of White-Headed Langur Inhabiting Limestone Forests in Fusui, Southwest Guangxi, China. *Ecology and Evolution*, **11**, 9349-9360. <https://doi.org/10.1002/ece3.7726>
- [10] 陆施毅, 鲁长虎, 李友邦. 食物可获得性对白头叶猴食物季节性组成的影响[J]. 生态学杂志, 2016, 35(3): 759-766.
- [11] Wong, B.B.M. and Candolin, U. (2015) Behavioral Responses to Changing Environments. *Behavioral Ecology*, **26**, 665-673. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru183>
- [12] Amato, K.R., Metcalf, J.L., Song, S.J., Hale, V.L., Clayton, J., Ackermann, G., et al. (2016) Using the Gut Microbiota as a Novel Tool for Examining Colobine Primate GI Health. *Global Ecology and Conservation*, **7**, 225-237. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2016.06.004>
- [13] Stumpf, R.M., Gomez, A., Amato, K.R., Yeoman, C.J., Polk, J.D., Wilson, B.A., et al. (2016) Microbiomes, Metagenomics, and Primate Conservation: New Strategies, Tools, and Applications. *Biological Conservation*, **199**, 56-66. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.03.035>
- [14] Clayton, J.B., Gomez, A., Amato, K., Knights, D., Travis, D.A., Blekman, R., et al. (2018) The Gut Microbiome of Nonhuman Primates: Lessons in Ecology and Evolution. *American Journal of Primatology*, **80**, e22867. <https://doi.org/10.1002/ajp.22867>
- [15] Sommer, F. and Bäckhed, F. (2013) The Gut Microbiota—Masters of Host Development and Physiology. *Nature Reviews Microbiology*, **11**, 227-238. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2974>
- [16] Riaz Rajoka, M.S., Shi, J., Mehwish, H.M., Zhu, J., Li, Q., Shao, D., et al. (2017) Interaction between Diet Composition and Gut Microbiota and Its Impact on Gastrointestinal Tract Health. *Food Science and Human Wellness*, **6**, 121-130. <https://doi.org/10.1016/j.fshw.2017.07.003>
- [17] de la Cuesta-Zuluaga, J., Kelley, S.T., Chen, Y., Escobar, J.S., Mueller, N.T., Ley, R.E., et al. (2019) Age- and Sex-Dependent Patterns of Gut Microbial Diversity in Human Adults. *mSystems*, **4**, e00261-19. <https://doi.org/10.1128/msystems.00261-19>
- [18] Valeri, F. and Endres, K. (2021) How Biological Sex of the Host Shapes Its Gut Microbiota. *Frontiers in Neuroendocrinology*, **61**, Article 100912. <https://doi.org/10.1016/j.yfme.2021.100912>
- [19] Amato, K.R. (2016) Incorporating the Gut Microbiota into Models of Human and Non-human Primate Ecology and Evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, **159**, 196-215. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22908>
- [20] Adak, A. and Khan, M.R. (2019) An Insight into Gut Microbiota and Its Functionalities. *Cellular and Molecular Life Sciences*, **76**, 473-493. <https://doi.org/10.1007/s00018-018-2943-4>
- [21] Hale, V.L., Tan, C.L., Niu, K., Yang, Y., Zhang, Q., Knight, R., et al. (2019) Gut Microbiota in Wild and Captive Guizhou Snub-Nosed Monkeys, *Rhinopithecus brelichi*. *American Journal of Primatology*, **81**, e22989. <https://doi.org/10.1002/ajp.22989>
- [22] Gong, G., Zhou, S., Luo, R., Gesang, Z. and Suolang, S. (2020) Metagenomic Insights into the Diversity of Carbohydrate-Degrading Enzymes in the Yak Fecal Microbial Community. *BMC Microbiology*, **20**, Article No. 302. <https://doi.org/10.1186/s12866-020-01993-3>
- [23] Holscher, H.D. (2017) Dietary Fiber and Prebiotics and the Gastrointestinal Microbiota. *Gut Microbes*, **8**, 172-184. <https://doi.org/10.1080/19490976.2017.1290756>
- [24] Sun, Y., Zhang, S., Nie, Q., He, H., Tan, H., Geng, F., et al. (2023) Gut Firmicutes: Relationship with Dietary Fiber and

- Role in Host Homeostasis. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, **63**, 12073-12088. <https://doi.org/10.1080/10408398.2022.2098249>
- [25] Roediger, W.E. (1980) Role of Anaerobic Bacteria in the Metabolic Welfare of the Colonic Mucosa in Man. *Gut*, **21**, 793-798. <https://doi.org/10.1136/gut.21.9.793>
- [26] Neish, A.S. (2009) Microbes in Gastrointestinal Health and Disease. *Gastroenterology*, **136**, 65-80. <https://doi.org/10.1053/j.gastro.2008.10.080>
- [27] Pérez-Reytor, D., Puebla, C., Karahanian, E. and García, K. (2021) Use of Short-Chain Fatty Acids for the Recovery of the Intestinal Epithelial Barrier Affected by Bacterial Toxins. *Frontiers in Physiology*, **12**, Article 650313. <https://doi.org/10.3389/fphys.2021.650313>
- [28] Koropatkin, N.M., Cameron, E.A. and Martens, E.C. (2012) How Glycan Metabolism Shapes the Human Gut Microbiota. *Nature Reviews Microbiology*, **10**, 323-335. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2746>
- [29] Luis, A.S., Briggs, J., Zhang, X., Farnell, B., Ndeh, D., Labourel, A., *et al.* (2018) Dietary Pectic Glycans Are Degraded by Coordinated Enzyme Pathways in Human Colonic Bacteroides. *Nature Microbiology*, **3**, 210-219. <https://doi.org/10.1038/s41564-017-0079-1>
- [30] Pereira, G.V., Abdel-Hamid, A.M., Dutta, S., D'Alessandro-Gabazza, C.N., Wefers, D., Farris, J.A., *et al.* (2021) Degradation of Complex Arabinoxylans by Human Colonic Bacteroidetes. *Nature Communications*, **12**, Article No. 459. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-20737-5>
- [31] Wu, G.D., Chen, J., Hoffmann, C., Bittinger, K., Chen, Y., Keilbaugh, S.A., *et al.* (2011) Linking Long-Term Dietary Patterns with Gut Microbial Enterotypes. *Science*, **334**, 105-108. <https://doi.org/10.1126/science.1208344>
- [32] Kim, C.C., Healey, G.R., Kelly, W.J., Patchett, M.L., Jordens, Z., Tannock, G.W., *et al.* (2019) Genomic Insights from *Monoglobus pectinilyticus*: A Pectin-Degrading Specialist Bacterium in the Human Colon. *The ISME Journal*, **13**, 1437-1456. <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0363-6>
- [33] Mallott, E.K. and Amato, K.R. (2018) The Microbial Reproductive Ecology of White-Faced Capuchins (*Cebus capucinus*). *American Journal of Primatology*, **80**, e2289. <https://doi.org/10.1002/ajp.22896>
- [34] Shin, N., Whon, T.W. and Bae, J. (2015) Proteobacteria: Microbial Signature of Dysbiosis in Gut Microbiota. *Trends in Biotechnology*, **33**, 496-503. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2015.06.011>
- [35] Chen, Y., Lai, Y., Zheng, J., Liu, Z., Nong, D., Liang, J., *et al.* (2023) Seasonal Variations in the Gut Microbiota of White-Headed Black Langur (*Trachypitecus leucocephalus*) in a Limestone Forest in Southwest Guangxi, China. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **11**, Article 1126243. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1126243>
- [36] Lai, Y., Chen, Y., Zheng, J., Liu, Z., Nong, D., Liang, J., *et al.* (2023) Gut Microbiota of White-Headed Black Langurs (*Trachypitecus leucocephalus*) in Responses to Habitat Fragmentation. *Frontiers in Microbiology*, **14**, Article 1126257. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1126257>
- [37] Raimondi, S., Musmeci, E., Candelieri, F., Amaretti, A. and Rossi, M. (2021) Identification of Mucin Degraders of the Human Gut Microbiota. *Scientific Reports*, **11**, Article No. 11094. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-90553-4>
- [38] Zhou, Q., Guo, Q., Cui, X., Meng, T., Pang, Z., Wang, S., *et al.* (2025) Species-Level Exploration of the Gut Microbiome in the Leaf-Eating *PRESBYTIS* Monkeys Reflected the Effects of Anthropogenic Activity and Specialized Dietary Niches: Conservation on the Fourth Biodiversity Level. *iMetaOmics*, **2**, e70051. <https://doi.org/10.1002/imo2.70051>
- [39] Huang, H., Pang, X., Que, T., Chen, P., Li, S., Wu, A., *et al.* (2023) Antibiotic Resistance Profiles of Gut Microbiota across Various Primate Species in Guangxi. *Frontiers in Microbiology*, **14**, Article 1309709. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1309709>
- [40] 陆媚静. 不同家庭单元及繁殖时期成年白头叶猴肠道菌群比较研究[D]: [硕士学位论文]. 桂林: 广西师范大学, 2023.
- [41] 陈言琼. 不同社群环境下白头叶猴肠道菌群的结构和功能[D]: [硕士学位论文]. 桂林: 广西师范大学, 2025.
- [42] 赖影. 白头叶猴肠道菌群结构与功能的季节性变化[D]: [硕士学位论文]. 桂林: 广西师范大学, 2025.
- [43] 刘红影. 白头叶猴肠道菌群结构与功能的地域比较[D]: [硕士学位论文]. 桂林: 广西师范大学, 2024.
- [44] 郭秋艳. 野生白头叶猴肠道微生物的性别、年龄和季节性差异[D]: [硕士学位论文]. 桂林: 广西师范大学, 2023.
- [45] Chivers, D.J. and Hladik, C.M. (1980) Morphology of the Gastrointestinal Tract in Primates: Comparisons with Other Mammals in Relation to Diet. *Journal of Morphology*, **166**, 337-386. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051660306>
- [46] 杨贵波, 彭燕章, 叶智彰. 中国食叶猴胃底粘膜的组织学结构及与其他灵长类的比较研究[J]. 解剖学报, 1996(1): 96-99.
- [47] Dayong, L., Yuan, P., Krzton, A., Huang, C. and Zhou, Q. (2016) Dietary Adaptation of White-Headed Langurs in a Fragmented Limestone Habitat. *Mammalia*, **80**, 153-162. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2014-0152>

-
- [48] Amato, K.R., Leigh, S.R., Kent, A., Mackie, R.I., Yeoman, C.J., Stumpf, R.M., *et al.* (2015) The Gut Microbiota Appears to Compensate for Seasonal Diet Variation in the Wild Black Howler Monkey (*Alouatta pigra*). *Microbial Ecology*, **69**, 434-443. <https://doi.org/10.1007/s00248-014-0554-7>
- [49] Guo, N., Wu, Q., Shi, F., Niu, J., Zhang, T., Degen, A.A., *et al.* (2021) Seasonal Dynamics of Diet-Gut Microbiota Interaction in Adaptation of Yaks to Life at High Altitude. *npj Biofilms and Microbiomes*, **7**, Article No. 38. <https://doi.org/10.1038/s41522-021-00207-6>
- [50] Wu, Y., Yao, Y., Dong, M., Xia, T., Li, D., Xie, M., *et al.* (2020) Characterisation of the Gut Microbial Community of Rhesus Macaques in High-Altitude Environments. *BMC Microbiology*, **20**, Article No. 68. <https://doi.org/10.1186/s12866-020-01747-1>
- [51] Wang, X., Wu, X., Shang, Y., Gao, Y., Li, Y., Wei, Q., *et al.* (2022) High-Altitude Drives the Convergent Evolution of Alpha Diversity and Indicator Microbiota in the Gut Microbiomes of Ungulates. *Frontiers in Microbiology*, **13**, Article 953234. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.953234>