

广西西南部石山森林中熊猴的姿势行为

刘箏^{1,2} 刘晟源³ 李友邦^{1,2*} 黄中豪^{1,2*}

(1 广西珍稀濒危动物生态学重点实验室, 广西师范大学, 桂林 541006) (2 广西师范大学生命科学学院, 桂林 541006)

(3 崇左市广西弄岗国家级自然保护区管理中心, 龙州 532400)

摘要: 灵长类动物姿势行为研究对了解其环境适应机制具有重要意义。2012年9月至2013年8月, 采用瞬时扫描取样法对广西弄岗国家级自然保护区内一群熊猴 (*Macaca assamensis*) 的姿势行为进行观察, 比较熊猴姿势行为的季节和日时段变化。结果表明, 熊猴移动模式的频率存在显著差异, 从高到低为四足行走 ($45.3\% \pm 7.6\%$)、跳跃 ($28.8\% \pm 4.8\%$)、攀爬 ($23.9\% \pm 6.2\%$)、四足奔跑 ($1.2\% \pm 0.7\%$)、搭桥 ($0.9\% \pm 0.6\%$)。分析发现, 熊猴搭桥和攀爬的频率存在显著的季节性差异: 搭桥的频率在果实丰盛季节明显高于果实缺乏季节; 攀爬的频率在果实缺乏季节高于果实丰盛季节。在日时段上, 熊猴在下午时段 (12:00—19:00) 攀爬比上午时段 (06:00—11:59) 更频繁。熊猴对姿态的使用频率具有显著差异, 从高到低为坐 ($91.7\% \pm 4.1\%$)、站立-前肢悬吊 ($4.2\% \pm 3.3\%$)、悬吊 ($1.9\% \pm 1.6\%$)、四足站立 ($1.4\% \pm 1.8\%$)、躺 ($0.8\% \pm 0.5\%$)。熊猴在觅食、理毛、休息时对姿态的利用频率不完全一致, 表现为觅食时的主要姿态为坐 ($87.3\% \pm 6.1\%$) 和站立-前肢悬吊 ($7.9\% \pm 5.5\%$); 理毛时的主要姿态为坐 ($95.6\% \pm 2.8\%$) 和躺 ($3.1\% \pm 2.2\%$); 休息时的主要姿态为坐 ($97.1\% \pm 1.4\%$) 和四足站立 ($2.2\% \pm 1.1\%$)。熊猴在觅食、理毛、休息时对姿态的利用频率没有显著的季节性差异。在日时段上, 觅食活动的躺和悬吊的频率存在显著差异, 具体表现在上午时段 (06:00—11:59) 躺和悬吊的频率明显高于下午时段 (12:00—19:00)。此外, 熊猴的姿势行为受到食物组成的影响。本文分别建立模型 I (含果实) 和模型 II (含嫩叶), 检验了食物组成对熊猴姿势行为的影响。食物资源的季节性分布和生态因子的动态变化是影响熊猴对姿势行为利用的重要因素, 熊猴灵活地调整姿势行为可能是对食物组成变化和生态因子的动态变化适应的结果。

关键词: 熊猴; 姿势行为; 季节变化; 日变化

中图分类号: Q958.12

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2022) 01-0012-12

Positional behavior of Assam macaque (*Macaca assamensis*) living in the limestone forest of southwest Guangxi, China

LIU Zheng^{1,2}, LIU Shengyuan³, LI Youbang^{1,2*}, HUANG Zhonghao^{1,2*}

(1 Guangxi Key Laboratory of Rare and Endangered Animal Ecology, Guangxi Normal University, Guilin 541006, China)

(2 College of Life Sciences, Guangxi Normal University, Guilin 541006, China)

(3 Administration Center of Guangxi Nonggang National Nature Reserve, Longzhou 532400, China)

Abstract: Positional behavior studies have vital importance for understanding the adaptation mechanism of primates to their habitat. To explore seasonal and daily variations of Assam macaques (*Macaca assamensis*) positional behavior and the influence of food composition and ecological factors on this type of behavior, we collected positional behavioral data via instantaneous scan sampling method from September 2012 to August 2013 at Guangxi Nonggang National Nature Reserve, located in southwest China. The quadrupedal walking ($45.3\% \pm 7.6\%$) was observed as the most frequently used locomotion mode, followed by leaping ($28.8\% \pm 4.8\%$), climbing ($23.9\% \pm 6.2\%$), quadrupedal running ($1.2\% \pm 0.7\%$) and bridging ($0.9\% \pm 0.6\%$), with a significant difference. Locomotion modes varied significantly between seasons. Assam macaques used bridging more frequently in fruit-rich season but used climbing less during the fruit-lean season. However, the other modes of locomotion did not significantly vary in the different seasons. Assam macaques were

基金项目: 国家自然科学基金 (31960106, 31960104); 广西自然科学基金 (2018GXNSFAA281029)

作者简介: 刘箏 (1996-), 女, 硕士研究生, 主要从事灵长类生态学研究。

收稿日期: 2021-03-26; **接受日期:** 2021-06-08

* 通讯作者, Corresponding authors, E-mail: lyb_2001@126.com; hzh773@126.com

documented to climb more often in the afternoon than during the morning period. There were also significant variations in the macaques' postures. Specifically, sitting ($91.7\% \pm 4.1\%$) was the dominant posture, followed by standing-forelimb suspending ($4.2\% \pm 3.3\%$), suspending ($1.9\% \pm 1.6\%$), quadrupedal standing ($1.4\% \pm 1.8\%$), and lying ($0.8\% \pm 0.5\%$). In addition, we observed a variety of significant different postures during different activities. For instance, sitting ($87.3\% \pm 6.1\%$) and standing-forelimb suspending ($7.9\% \pm 5.5\%$) was the dominant postural modes for feeding, sitting ($95.6\% \pm 2.8\%$) and lying ($3.1\% \pm 2.2\%$) was the dominant postural mode during the grooming behavior; and sitting ($97.1\% \pm 1.4\%$) and quadrupedal standing ($2.2\% \pm 1.1\%$) was the dominant postural modes observed during the resting periods. There was no significant seasonal variation in observations related to the different postures of this group of macaques. Lying and suspending posture were more frequently used in the morning (06:00–11:59) than during the afternoon (12:00–19:00). Nevertheless, diet and ecological factors were important parameters that affected the positional behavior of macaques. We established both model I (including fruits) and model II (including immature leaves) to test the effects of diet composition on the positional behavior of Assam macaques. These results provided evidence of the effects of diet and ecological factors on the positional behavior of Assam macaques. This study highlights the necessity to increase the knowledge of behavioral ecology and to understand the influence of ecological factors on the survival of Assam macaque in the limestone forest.

Key words: Assam macaque (*Macaca assamensis*); Positional behavior; Seasonal variation; Daily variation

姿势行为 (Positional behavior) 是野生动物为适应特定环境形成的行为模式 (蒋志刚, 2004)。姿势行为反映物种的形态、行为和环境间的关系 (Workman and Schmitt, 2012)。在哺乳动物中, 灵长类动物的姿势行为多样性更高 (Fleagle, 2013), 因而能够较好地适应复杂的环境 (Mekonnen *et al.*, 2018)。例如, 灵长类通过攀爬在垂直陡峭的石壁上移动 (Huang and Li, 2005), 通过跳跃跨越不连续的树木间隙 (Chatani, 2003)。灵长类动物的姿势行为不仅受到自身形态结构 (Granatosky, 2018)、生理特征 (Zhu *et al.*, 2015) 以及个体发育 (Dunham, 2015) 的影响, 也受到栖息地结构 (Workman and Schmitt, 2012)、食物资源的空间分布格局及其季节变化 (Chen *et al.*, 2020) 和温度 (Li *et al.*, 2020a) 等外部因素的影响。

灵长类的个体大小 (Druelle *et al.*, 2016)、肢体长度 (Fleagle, 2013)、尾长 (Chatani, 2003) 是决定动物运动能力的重要因素, 表现在个体较小的种类跳跃更频繁 (Cartmill and Milton, 1977; Fleagle, 2013)。例如黑吼猴 (*Alouatta caraya*) 的青少年个体比成年个体更频繁地跳跃 (Prates and Bicca-Marques, 2008)。此外, 膜间系数 (Intermembral Index, IMI) 是前肢与后肢的比值, 也是判断物种运动能力的有效指标 (Fleagle, 2013)。跳跃能力强的灵长类膜间系数较低, 而喜欢悬吊的灵长类膜间系数较高, 四足行走的灵长类具有中等大小的膜间系数 (Chatani, 2003; Huang and Li, 2005; Fleagle,

2013)。尾长在个体跳跃时起到平衡作用, 善于跳跃的树栖动物比陆栖动物的尾巴更长 (Chatani, 2003; Fleagle, 2013)。例如黑叶猴 (*Trachypithecus francoisi*) 在移动时更多地采用跳跃姿势 (Huang and Li, 2005)。

食物资源的季节变化和栖息地结构是影响动物姿势行为的重要因素 (Youlatos, 1998; Huang and Li, 2005)。在自然状态下, 灵长类动物的食物资源分布格局会出现周期性的变化, 表现为食物数量和质量的季节性波动 (Tsuji *et al.*, 2013; Hendershott *et al.*, 2017)。为应对食物资源的季节性变化, 灵长类动物可能会采取姿势调整策略 (张晶等, 2012; Bezanson, 2017)。例如黑叶猴在食物缺乏的旱季更频繁地采用双足站立姿势取食, 而在食物丰富的雨季更频繁地采用坐立取食 (Chen *et al.*, 2020)。栖息地结构差异可能会使生活在同一类型生境中灵长类的姿势行为产生差异 (Workman and Schmitt, 2012)。例如在乔木丰富、裸岩较少的广西石山地区, 黑叶猴在林间移动更频繁采用跳跃姿势 (Chen *et al.*, 2020); 而在植被稀疏、乔木较少的越南石山地区, 德氏叶猴 (*T. delacouri*) 主要采用四足行走在裸岩上移动 (Workman and Schmitt, 2012)。

环境温度变化对动物姿势行为调整也产生重要影响 (Aujard *et al.*, 2006; Hanya *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2020a)。恒温动物通过体温调节降低代谢成本 (Li *et al.*, 2020a); 或者从外界获得热量 (Ges-

tich *et al.*, 2014), 避免在极端温度下消耗体内过多的能量 (Gestich *et al.*, 2014)。例如在寒冷季节, 日本猴 (*Macaca fuscata*) 通过日光浴、集体拥坐等方式调节体温, 减少热量散失 (Hanya *et al.*, 2007; Gestich *et al.*, 2014)。马达加斯加岛的环尾狐猴 (*Lemur catta*) 采用蜷缩姿势防止热量散失 (Kelley *et al.*, 2016)。在高温季节, 白面卷尾猴 (*Cebus capucinus*) 通过吐舌头和仰卧散热 (Campos and Fedigan, 2009)。

熊猴 (*Macaca assamensis*) 是国家 II 级重点保护野生动物。在中国广西, 熊猴主要分布在广西西南部的石山森林中 (Wada *et al.*, 2010)。已有研究对熊猴的姿势行为进行初步探讨 (Huang *et al.*, 2015b)。然而, 季节变化、日时段变化、食物组成和生态因子对熊猴姿势行为的影响还没有深入研究, 这些因素对熊猴的姿势行为影响尚不明确。本研究分析熊猴姿势行为的季节变化、日时段变化, 及其与食物组成、生态因子的关系, 以了解石山生境中的熊猴在不同季节采取的姿势调整策略。

1 研究方法

1.1 研究地点和研究对象

本研究地点位于广西弄岗国家级自然保护区 (北纬 22°13'56" ~ 22°33'19", 东经 106°46'28" ~ 107°4'19")。保护区由裸露型岩溶地貌构成, 是典型的喀斯特地貌, 山峰平均高度约 300 ~ 700 m (广西林业厅, 1993)。保护区属于热带季风气候, 雨水充沛, 热量丰富。保护区主要优势种有山榄叶柿 (*Diospyros siderophylla*)、假鹊肾树 (*Streblus indicus*)、广西牡荊 (*Vitex kwangsiensis*)、蚬木 (*Excentrodendron tonkinense*)、对叶榕 (*Ficus hispida*)、乌材 (*Diospyros eriantha*)、翻白叶树 (*Pterospermum heterophyllum*)、柘 (*Maclura tricuspidata*)、闭花木 (*Cleistanthus sumatranus*)、假肥牛树 (*Cleistanthus petelotii*) (Huang *et al.*, 2015a)。

研究期间保护区总降雨量为 1 055 mm, 月平均最低气温为 6.1℃, 月平均最高气温为 31.3℃ (Huang *et al.*, 2015a)。研究初期, 猴群有 14 只个体, 包括 2 只成年雄猴、6 只成年雌猴、6 只未成年猴。研究后期, 猴群新增 2 只婴猴, 猴群增至 16 只。保护区内的猛禽可能捕食灵长类动物, 对

幼仔的威胁最大 (黄乘明, 2002)。

1.2 方法

本研究于 2012 年 9 月至 2013 年 8 月对猴群进行了 121 d 的行为观察。在完整观察日, 观察从天亮开始, 直到猴群进入夜宿地无法观察时结束; 在不完整的观察日, 从当日第一次遇到熊猴开始观察, 在熊猴消失时间大于 30 min 或者进入夜宿地无法进行观察时结束。采用瞬时扫描取样法 (Instantaneous scan sampling) (Altmann, 1974) 对熊猴进行行为取样, 每次扫描以 15 min 作为 1 个单元, 在最初的 5 min 完成所有个体的瞬时扫描取样。为消除对某些个体的潜在偏好, 在扫描过程中尽可能多地记录个体的姿势行为, 并且每个个体的姿势行为记录不超过 1 次。取样时, 记录熊猴的主要活动, 包括休息、移动、觅食、理毛等。当取样对象取食时, 记录采食的具体食物种类和部位。具体取样过程见 Huang 等 (2015) 和 Li 等 (2020b)。研究期间对熊猴进行共 3 239 次扫描, 获得姿势行为记录 16 639 条。

姿势行为包括移动模式 (Locomotor mode) 和姿态 (Posture)。参照 Hunt 等 (1996) 对移动模式和姿态的定义, 将移动模式划分为搭桥、跳跃、攀爬、四足奔跑和四足行走, 姿态划分为坐、躺、四足站立、站立-前肢悬吊和悬吊。具体定义见表 1。

1.3 数据收集及统计分析

以猴群花费在不同食物部位的取食时间占总取食时间的比例表示食物组成, 每次扫描猴群的同时分别记录猴群取食的食物种类和部位 (包括嫩叶、成熟叶、果实、花和其他食物)。具体计算方法见 Hanya 和 Bernard (2012)。采用 Shannon-Wiener 指数来表示食物种类的多样性, 公式如下:

$$H' = -\sum_{i=1}^n P_i \ln P_i$$

其中 H' 表示 Shannon-Wiener 指数, P_i 表示第 i 种食物所占的比例。食物组成和食物多样性指数具体计算方法详见文献 (Huang *et al.*, 2015a; 黄中豪等, 2016)。

为分析食物的可利用性指数, 选取熊猴采食的 20 种主要食物种类进行物候监测。首先每个物种选取 10 棵, 并标记做好的塑料牌, 共计 200 棵。每月底观察并记录挂牌树的嫩叶、花和果实等部

表 1 移动模式和姿态分类

Table 1 Definitions of locomotor mode and posture of Assam macaque

姿势行为 Positional behavior	姿势行为定义 Definition
移动模式 Locomotor mode	
搭桥 Bridging	跨越间隙的方法,后肢固定开始的支撑物,用前肢拉住前端的支撑物后小心地拉动身体穿过间隙 Mode for crossing small gaps that the hindlimbs grasp the initial support securely and cautiously pull the body through the gap while the forelimbs hold the front support
跳跃 Leaping	后肢提供推进力的跨越间隙的运动,弯曲的后肢和后背用力伸展,通常由前肢辅助 An interstitial crossing movement in which the hindlimbs are used as propulsors. Flexing the hindlimbs and back, and forcefully extending with the help of forelimbs
攀爬 Climbing	在垂直的或陡峭倾斜的基底上向上或向下的移动 Moving upward or downward a vertical or steeply inclined substrate
四足奔跑 Quadrupedal running	以不对称或不规则的步态快速移动,并有一段时间的自由飞行 Moving rapidly with asymmetrical or irregular gaits and with a period of free flight
四足行走 Quadrupedal walking	以对称或规则的步态快速移动 Moving quadrupedally on substrates, with all four limbs contact the support in a particular sequence and the trunk is pronograde or roughly parallel
姿态 Posture	
坐 Sitting	坐骨和坐骨腓胫体承担大部分体重的姿势 A posture that the ischia and ischial callosities bear substantial portion the body weight
躺 Lying	躯干在相对水平的支撑层上的垂直姿势,体重主要由躯干承担 Torso orthograde posture on a relatively horizontal supporting stratum, with the bulk of body weight bear by the torso
四足站立 Quadrupedal standing	四肢站在水平或近水平的支撑物上,肘部和膝盖伸展,躯干接近水平 Four-limbed standing on horizontal or subhorizontal supports, the elbow and knee are extended and the trunk is near horizontal
站立-前肢悬吊 Standing-forelimb suspending	超过一半的体重由后肢支撑,但前肢有明显的支撑 The hindlimbs support most of the body weight, but the forelimbs have additional support
悬吊 Suspending	身体一半以上的重量由前肢承担,前肢抓住上方的支撑物 The forelimbs support most of the body weight, and forelimbs grasp a support above the animal's center of mass

位的生长情况,并根据嫩叶、花、果实在树冠中的比例从低到高依次按 0~4 分别赋值 (1: 0.1%~25%, 2: 25.1%~50%, 3: 50.1%~75%, 4: 75.1%~100%)。分别计算相应食物部位的可利用性指数 (Food Availability Index, FAI), 公式如下:

$$FAI = \sum_{i=1}^n D_i B_i P_i$$

式中 D_i 表示树种的密度 (ind./hm²), B_i 表示树种基盖度 (m²/hm²), P_i 为相应食物部位的物候赋值 (Huang *et al.*, 2015a)。

季节划分参照果实可利用性指数: 当果实可利用性指数≥500 时将季节划分为果实丰盛季节 (2012 年 9—10 月、2013 年 4—8 月); 当果实可利用性指数<500 时将季节划分为果实缺乏季节 (2012 年 11 月—2013 年 3 月) (Huang *et al.*, 2015a; Li *et al.*, 2020b)。以 12: 00 为界限, 06: 00—11: 59

为上午时段, 12: 00—19: 00 为下午时段 (韦华, 2007; 黄中豪等, 2016)。

分别以猴群各移动模式和姿态扫描次数占当月扫描到的移动模式或姿态总记录的百分比来表示猴群当月的移动模式和姿态的比例。以 12 个月的平均值表示一年的姿势行为比例。以不同季节的姿势行为与对应月份的平均值表示季节的姿势行为的使用频率 (Huang *et al.*, 2015b; Chen *et al.*, 2020)。

建立广义线性混合模型 (Generalized linear mixed model, GLMM) 分别比较熊猴姿势行为的季节和日时段差异 (Li *et al.*, 2020d)。以季节和日时段的姿势行为的频率分别作为响应因子 (Response variable), 以样本大小作为随机效应变量 (Random factor), 以季节或日时段作为固定效应变量 (Fixed factor), 使用方差分析 (Likelihood ratio test, ANOVA 分析) 分别检验姿势行为频率在不同季节和日

时段的差异。当 $P < 0.05$ 时,不同季节或日时段对模型的效应明显,表明不同季节和日时段的差异显著(Zhang *et al.*, 2020)。

建立广义线性模型 (Generalized linear model, GLM) 分析熊猴姿势行为的主要影响因素。基于赤池信息准则 (Akaike information criterion, AIC), 利用模型平均 (Model averaging) 分别检验食物组成 (果实、嫩叶、成熟叶、花、其他、食物种类数、食物种类多样性指数) 和生态因子 (果实可利用指数、嫩叶可利用指数、花可利用指数、降雨量、最低气温) 对熊猴姿势行为的影响 (Li *et al.*, 2020c)。当把所有食物组成都放入模型中时, 果实和嫩叶高度相关 ($r = -0.902$, $n = 12$, $P < 0.001$)。因此, 分别建立两个模型考察果实和嫩叶对熊猴姿势行为的影响 (Hanya *et al.*, 2020)。含有果实的模型为模型 I, 含有嫩叶的模型为模型 II (Hanya *et al.*, 2020)。以熊猴的姿势行为作为响应变量, 食物组成和生态因子分别作为解释变量。 $\Delta AIC \leq 2$ 的模型进入最佳模型评估。同时, 把所有含有该参数模型的权重 (Akaike weight, W_i) 相加即为该参数的权重 (W_p), 以确定解释变量对响应变量的影响 (Burnham and Anderson, 2002)。此外, 计算解释变量的回归系数 (β) 及其 95% 置信区间 (95% CI)。若 β 的置信区间包含 0, 则相应变量不是主要的影响因素 (Burnham and Anderson, 2002)。当 $P < 0.05$ 时, 表明食物组成或生态因子对熊猴姿势行为有显著影响 (Zhang *et al.*, 2020)。

姿势行为的百分比以平均值 $\pm$ 标准差 (mean $\pm$ SD) 表示。为提高回归分析的线性效应, 对百分比的数值进行 logit 转换 (Warton and Hui, 2011)。数据

整理汇总在 Excel 2010 上完成; GLMM 模型采用 lme4 包中的 lmer 函数构建。GLM 模型采用 MuMin 包中的 avg 函数构建。数据分析在 R4.0.3 上进行, 显著性水平设为 0.05。

2 结果

2.1 熊猴的移动模式

总体来看, 熊猴各移动模式的频率有显著差异 ($\chi^2 = 51.896$, $df = 4$, $P < 0.001$)。其中, 四足行走 ($45.3\% \pm 7.6\%$) 是熊猴使用频率最高的移动模式, 其次是跳跃 ($28.8\% \pm 4.8\%$)、攀爬 ($23.9\% \pm 6.2\%$)、四足奔跑 ($1.2\% \pm 0.7\%$)、搭桥 ($0.9\% \pm 0.6\%$)。

在果实缺乏季节, 熊猴的移动模式频率从高到低为四足行走 ($42.0\% \pm 7.7\%$)、攀爬 ($29.4\% \pm 4.1\%$)、跳跃 ($26.8\% \pm 5.9\%$)、四足奔跑 ($1.1\% \pm 0.5\%$)、搭桥 ($0.6\% \pm 0.1\%$)。在果实丰盛季节, 熊猴的移动模式频率从高到低为四足行走 ($47.6\% \pm 7.2\%$)、跳跃 ($30.2\% \pm 3.6\%$)、攀爬 ($19.9\% \pm 4.0\%$)、四足奔跑 ($1.2\% \pm 0.8\%$)、搭桥 ($1.0\% \pm 0.8\%$)。猴群移动模式在不同季节存在差异, 主要表现在果实丰盛季节, 猴群的搭桥频率显著高于果实缺乏季节; 在果实缺乏季节, 攀爬频率显著低于果实丰盛季节; 其他移动模式在季节上没有显著差异 (表 2, 图 1a)。

从日时段上看, 熊猴的移动模式频率从高到低为四足行走 ($46.3\% \pm 4.8\%$)、跳跃 ($28.0\% \pm 5.8\%$)、攀爬 ($23.8\% \pm 3.7\%$)、四足奔跑 ($1.2\% \pm 0.5\%$)、搭桥 ($0.8\% \pm 0.4\%$)。熊猴在下午时段攀爬比上午时段更频繁; 其他移动模式在日时段的差异没有达到显著水平 (表 2, 图 1b)。

表 2 熊猴不同季节、日时段移动模式 ($df = 1$)

Table 2 Locomotor modes of Assam macaque in different seasons and day time ($df = 1$)

项目 Item		移动模式 Locomotor modes				
		搭桥 Bridging	四足行走 Quadrupedal walking	四足奔跑 Quadrupedal running	攀爬 Climbing	跳跃 Leaping
季节 Season	χ^2	6.293	1.489	0.008	11.131	1.876
	P	0.012*	0.222	0.931	< 0.001*	0.171
日时段 Day time	χ^2	0.026	0.000	0.026	4.116	0.002
	P	0.873	1.000	0.873	0.042*	0.966

*表示熊猴移动模式在日时段有显著差异

* indicated that there was a significant difference in locomotor mode in day time

2.2 熊猴的姿态

熊猴不同姿态存在显著差异 ($\chi^2 = 40.381, df = 4, P < 0.001$), 姿态频率从高到低为坐 ($91.7\% \pm 4.1\%$)、站立-前肢悬吊 ($4.2\% \pm 3.3\%$)、悬吊 ($1.9\% \pm 1.6\%$)、四足站立 ($1.4\% \pm 1.8\%$)和躺 ($0.8\% \pm 0.5\%$)。

熊猴在觅食、理毛、休息中的姿态频率存在显著差异 (觅食: $\chi^2 = 46.622, df = 4, P < 0.001$; 理毛: $\chi^2 = 47.702, df = 4, P < 0.001$; 休息: $\chi^2 =$

$50.345, df = 4, P < 0.001$)。猴群觅食时的主要姿态为坐 ($87.3\% \pm 6.1\%$) 和站立-前肢悬吊 ($7.9\% \pm 5.5\%$)；理毛时的主要姿态为坐 ($95.6\% \pm 2.8\%$) 和躺 ($3.1\% \pm 2.2\%$)；休息时的主要姿态为坐 ($97.1\% \pm 1.4\%$) 和四足站立 ($2.2\% \pm 1.1\%$)。

熊猴不同季节的姿态频率没有显著差异，觅食、理毛、休息时的姿态也没有显著的季节差异 (图2, 表3)。

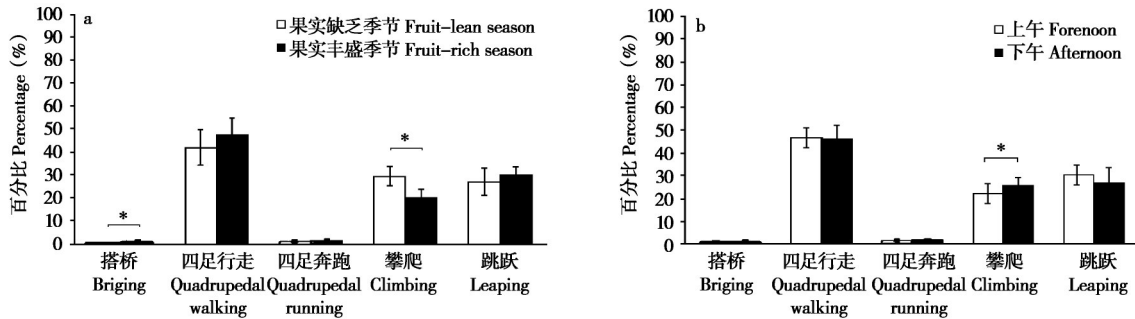


图1 熊猴不同季节 (a) 和日时段 (b) 的移动模式差异比较. * $P < 0.05$

Fig. 1 Locomotor modes of Assam macaque in different seasons (a) and day time (b). * $P < 0.05$

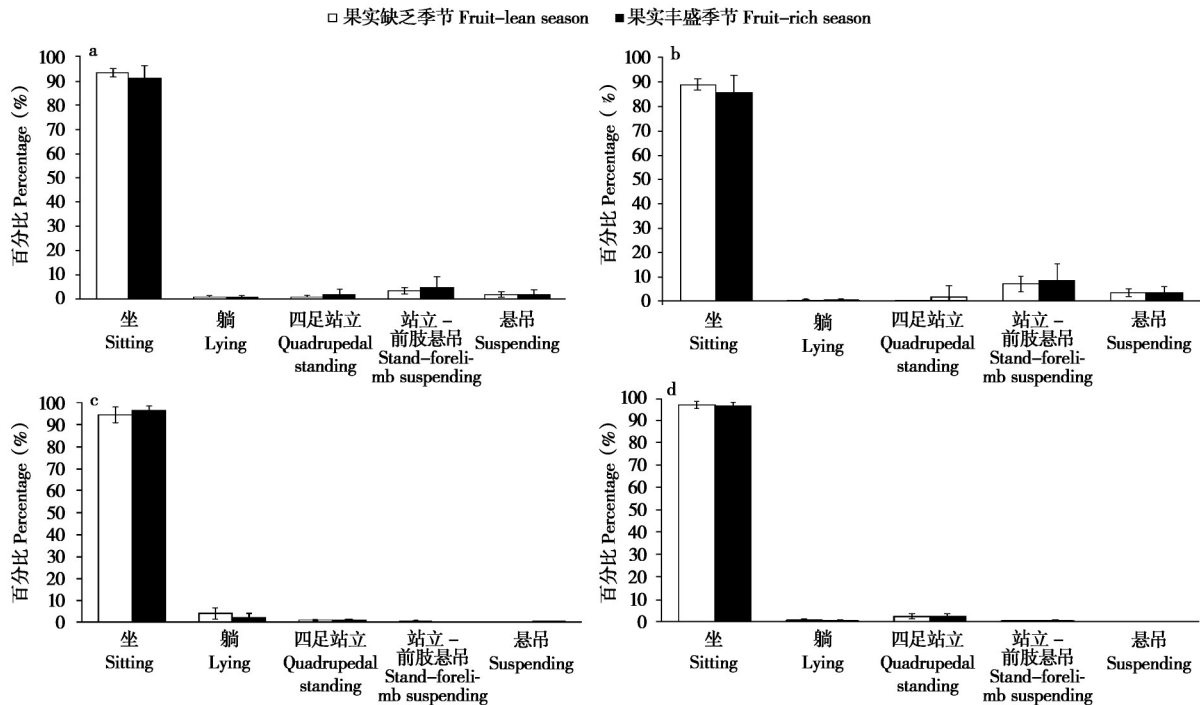


图2 熊猴在不同季节各活动下姿态比较. a: 总体; b: 觅食; c: 理毛; d: 休息

Fig. 2 Seasonal variations in the postures of Assam macaque. a: Overall; b: Feeding; c: Grooming; d: Resting

表 3 熊猴在不同季节各活动下姿态比较 (% , $df=1$)
Table 3 Seasonal variations in the postures of Assam macaque (% , $df=1$)

项目 Item		姿态 Posture				
		坐 Sitting	躺 Lying	四足站立 Quadrupedal standing	站立-前肢悬吊 Standing-forelimb suspending	悬吊 Suspending
总体 Overall	χ^2	0.470	1.181	0.324	0.113	0.001
	P	0.493	0.227	0.570	0.737	0.981
觅食 Feeding	χ^2	0.257	0.755	0.017	0.440	0.008
	P	0.612	0.385	0.896	0.507	0.927
理毛 Grooming	χ^2	0.802	0.048	0.096	1.634	0.815
	P	0.371	0.826	0.757	0.201	0.367
休息 Resting	χ^2	0.097	0.111	0.139	0.251	—
	P	0.755	0.709	0.739	0.616	—

“—”表示没有收集到休息时有悬吊姿态
‘—’ There was no data record of suspending during resting

从日时段看，熊猴上午时段各姿态的频率具有显著差异 ($\chi^2 = 22.744, df=4, P < 0.001$)，姿态的频率从高到低为坐 ($91.5\% \pm 2.2\%$)、站立-前肢悬吊 ($4.0\% \pm 1.7\%$)、悬吊 ($2.3\% \pm 0.8\%$)、躺 ($1.1\% \pm 0.6\%$)、四足站立 ($1.1\% \pm 0.7\%$)。下午时段各姿态频率存在显著差异 ($\chi^2 = 24.792, df=4, P < 0.001$)，姿态的频率从高到低为坐 ($92.9\% \pm 2.8\%$)、站立-前

肢悬吊 ($3.7\% \pm 2.5\%$)、四足站立 ($1.5\% \pm 0.9\%$)、悬吊 ($1.3\% \pm 0.8\%$)、躺 ($0.7\% \pm 0.5\%$) (图 3)。上午时段和下午时段的姿态没有显著差异 (表 4)。

在觅食活动中，熊猴躺和悬吊的频率在日时段存在显著差异。熊猴上午时段躺和悬吊的频率高于下午时段 (图 3b，表 4)。其他活动下的姿态在日时段上没有显著差异 (图 3，表 4)。

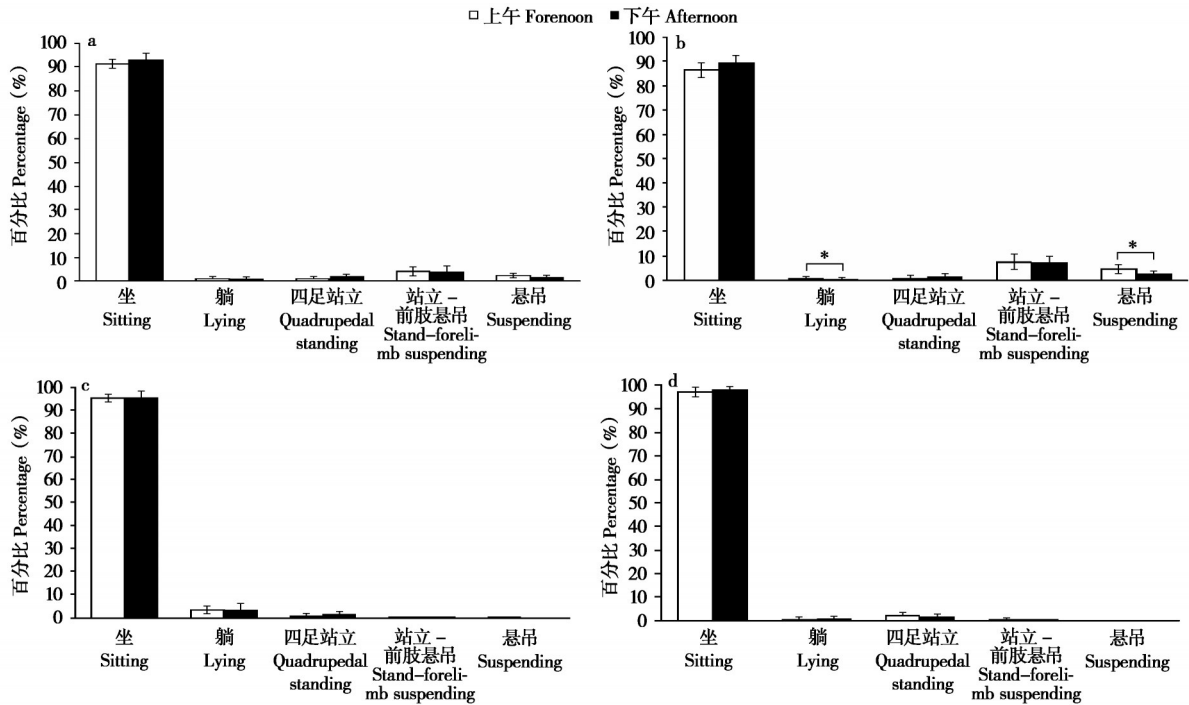


图 3 熊猴各活动类型下姿态的日时段变化. a: 总体; b: 觅食; c: 理毛; d: 休息. * $P < 0.05$
Fig. 3 Daily variations in postures of Assam macaque. a: Overall; b: Feeding; c: Grooming; d: Resting. * $P < 0.05$

表 4 熊猴不同活动类型姿态的日时段变化 (% , $df = 1$)
Table 4 Daily variations in the postures of Assam macaque (% , $df = 1$)

项目 Item		姿态 Posture				
		坐 Sitting	躺 Lying	四足站立 Quadrupedal standing	站立-前肢悬吊 Standing-forelimb suspending	悬吊 Suspending
总体 Overall	χ^2	0.953	0.276	0.745	0.096	2.762
	P	0.329	0.600	0.388	7.757	0.097
觅食 Feeding	χ^2	3.183	8.227	0.434	0.088	7.315
	P	0.074	0.004*	0.510	0.767	0.007*
理毛 Grooming	χ^2	0.015	1.553	1.189	0.110	0.000
	P	0.902	0.213	0.664	0.740	1.000
休息 Resting	χ^2	1.483	0.070	1.026	0.004	—
	P	0.223	0.791	0.311	0.951	—

“—” 表示没有收集到休息时有悬吊姿态；*表示熊猴姿态在日时段有显著差异
‘—’ There was no data record of suspending during resting; * indicated that there was a significant difference in postural in day time

2.3 食物组成对姿势行为的影响

熊猴姿势行为与食物组成有密切关系。在模型 I 中，其他食物 ($\beta = 0.174$, $W_{ip} = 0.69$) 是影响姿态躺的关键因子，表现为在采食其他食物增加时，躺的频率上升。植物花 ($\beta = 0.046$, $W_{ip} = 0.72$)、食物可利用性指数 ($\beta = 0.477$, $W_{ip} = 0.54$)、成熟叶 ($\beta = -0.091$, $W_{ip} = 0.98$)、食物种类数 ($\beta = 0.965$, $W_{ip} = 0.30$) 是影响熊猴四足奔跑的关键因子，表现为四足奔跑和花、食物可利用性指数、食物种类数呈正相关，而与成熟叶呈负相关。果实 ($\beta = -0.168$, $W_{ip} = 0.87$) 是影响攀爬的关键因子，表现为熊猴采食更多果实时，攀爬会减少。果实 ($\beta = 0.144$, $W_{ip} = 0.62$) 和成熟叶 ($\beta = 0.068$, $W_{ip} = 0.69$) 是影响跳跃的关键因子，表现为采食果实和成熟叶的比例增加时，跳跃会更频繁。其他食物组成对姿势的影响没有达到显著水平。

在模型 II 中，其他食物 ($\beta = 0.172$, $W_{ip} = 0.71$) 是影响熊猴躺的关键因子。植物花 ($\beta = 0.047$, $W_{ip} = 0.76$)、食物可利用性指数 ($\beta = 0.462$, $W_{ip} = 0.50$)、成熟叶 ($\beta = -0.090$, $W_{ip} = 1.00$) 是影响熊猴四足奔跑的关键因子，表现为熊猴采食花的比例增加或者食物可利用性指数上升时，熊猴四足奔跑频率上升。而当熊猴采食成熟叶比例上升时，四足奔跑的频率会相对减少。嫩叶 ($\beta = 0.201$, $W_{ip} = 0.90$) 和成熟叶 ($\beta = 0.064$, $W_{ip} = 0.88$) 是影响熊猴攀爬的关键因子，表现为熊猴采食嫩叶和成熟叶比例增加时，攀爬频率升高。其

他食物组成对姿势行为的影响没有达到显著水平。

2.4 生态因子对姿势行为的影响

生态因子对熊猴姿势有重要影响。嫩叶的可利用性是影响悬吊 ($\beta = -0.345$, $W_{ip} = 0.58$)、四足奔跑 ($\beta = 0.139$, $W_{ip} = 0.61$) 和搭桥 ($\beta = -0.804$, $W_{ip} = 0.82$) 的关键因子，表现为嫩叶可利用性增加时，熊猴四足奔跑频率上升，悬吊频率下降；当嫩叶可利用性下降时，搭桥频率下降。果实可利用性 ($\beta = -0.353$, $W_{ip} = 0.67$) 是影响攀爬的关键因子，表现为果实可利用性下降时，攀爬频率降低。

3 讨论

3.1 熊猴的移动模式

身体结构是影响灵长类动物移动模式选择的重要因素。跳跃能力强的灵长类有相对较长的后肢 (Fleagle, 2013)，例如黑叶猴 (IMI = 83) (Chen *et al.*, 2020)。膜间系数中等的灵长类动物的移动模式主要是四足行走，例如日本猴 (Chatani, 2003)、猕猴 (*Macaca mulatta*) (Huang *et al.*, 2015b)、白颌伶猴 (*Callicebus lucifer*) 等。本研究中，熊猴主要采用四足行走的移动模式，其移动方式和其他猕猴属的灵长类动物相似。研究表明，四足行走依靠后肢作为推进力，与发达的肌肉有关 (Haxton, 1947)。熊猴四足行走的移动模式可能与其形态结构有关。熊猴的膜间系数为 96，前肢和后肢长度相差不大，属于典型的四足动物 (Fleagle, 2013)。

并且熊猴在地面上移动的比例高于其他支持物 (Huang *et al.*, 2015b)。熊猴在平稳的地面上移动时采用四足行走可以减少四肢的摆动, 可以最大程度减少能量损耗 (Druelle *et al.*, 2016)。

食物资源的空间分布及栖息地结构是影响灵长类动物跳跃和攀爬的重要因素 (Zhou *et al.*, 2013)。当高质量食物充足时, 猴群采取“高成本—高收益”的能量平衡策略, 增加游走距离寻找果实等高质量食物 (Li *et al.*, 2020c)。熊猴喜食假鹊肾树、毛叶铁榄 (*Sinosideroxylon pedunculatum*)、鱼骨木 (*Psyrdrax dicocca*)、鱼尾葵 (*Caryota maxima*)、小果微花藤 (*Iodes vitiginea*) 等植物的果实, 这些植物主要分布在山坡 (李钰慧等, 2017)。而石山森林树木垂直分布不连续, 熊猴从夜宿地到觅食区需要跨越不连续的树木屏障 (Fan *et al.*, 2011)。分析发现, 熊猴的跳跃姿势和果实的采食量呈显著正相关, 猴群可能通过跳跃跨越树冠间隙快速高效地采摘果实。跳跃可能是灵长类动物从高处往低处跨越不连续地带的有效移动方式 (Chatani, 2003)。日本猴在跨越林间较大间隙时也使用相同的策略 (Chatani, 2003)。在果实丰盛季节, 熊猴跳跃姿势比例高于果实缺乏季节, 但是熊猴的跳跃姿势在季节上没有显著差异。这可能与熊猴的食物组成有关。虽然猴群在果实丰盛季节偏爱果实, 但嫩叶是熊猴的主要食物, 尤其是芸香竹的嫩叶 (Huang *et al.*, 2015a)。芸香竹是石山特有的物种, 为熊猴提供稳定的食物来源 (Zhou *et al.*, 2011; Huang *et al.*, 2015c)。这可能是熊猴对跳跃姿势的利用比例在季节上差异不显著的原因。

熊猴的攀爬姿势与嫩叶和成熟叶呈显著正相关。分析发现, 熊猴的主要食物是嫩叶, 尤其是芸香竹叶在熊猴全年的食物组成中占据重要地位, 而芸香竹分布于石山中上部 (Huang *et al.*, 2015a)。熊猴可能通过攀爬, 到食物资源丰盛的区域采食。攀爬姿势在季节上存在差异, 在果实缺乏季节, 攀爬比果实丰盛季节更频繁。灵长类动物的食物在季节上有明显的差异, 在果实缺乏季节, 熊猴以能稳定提供食物资源的芸香竹为替代食物来应对果实的缺乏 (Tsuji *et al.*, 2013; Huang *et al.*, 2015a; Hendershott *et al.*, 2017), 这可能是熊猴在果实缺乏季节攀爬更多的原因。攀爬在日时段上存在差异, 在下午时段, 熊猴攀爬比上午更频

繁, 这可能与熊猴食物组成的日变化有关。研究发现, 熊猴上午时段选择果实等高质量的食物进食, 下午时段选择水分含量较高的嫩叶进食 (Li *et al.*, 2019)。果实主要分布在山坡, 而嫩叶主要分布在山坡中上部, 并且大部分嫩叶来源于芸香竹 (Huang *et al.*, 2015a; 黄中豪等, 2016)。由于果实和嫩叶在空间上分布的差异, 上午进食之后, 熊猴沿着石壁攀爬到嫩叶分布较多的区域, 这可能是熊猴下午攀爬比例较高的原因。此外, 石山环境险峻, 风险较小的悬崖或山顶是熊猴夜宿地的最佳选择, 攀爬是熊猴到达夜宿地相对安全的方式 (Anderson, 2000; Huang and Li, 2005; Zhou *et al.*, 2009; Hendershott *et al.*, 2018)。

熊猴在果实丰盛季节比果实缺乏季节更频繁地使用搭桥行为。本研究中, 嫩叶可利用性与搭桥呈显著负相关。熊猴在果实丰盛季节比果实缺乏季节更偏爱果实, 对果实的采食量增加 (Huang *et al.*, 2015a)。由于果实主要分散分布在树冠层 (Youlatos, 1998), 熊猴通过搭桥获得更多果实, 这可能是熊猴在不同季节使用搭桥存在差异的原因。

3.2 熊猴的姿态

灵长类动物通过姿势调节以适应环境变化 (Workman and Schmitt, 2012; Li *et al.*, 2020a)。本研究中, 坐姿是熊猴利用频率最高的姿态。这与大部分灵长类动物相似, 例如食蟹猴 (*M. fascicularis*) (Cant, 1988)、安哥拉疣猴 (*Colobus angolensis palliatus*) (Dunham, 2015)、日本猴 (Chatani, 2003)、川金丝猴 (*Rhinopithecus roxellana*) (Zhu *et al.*, 2015)、黑叶猴 (Chen *et al.*, 2020) 等。熊猴频繁利用悬崖和山顶较平坦的平地休息 (Huang *et al.*, 2015b)。石山地区岩石表面裸露, 经雨水冲刷形成锋利的突起, 坐姿可能是一种比较安全的姿势。猕猴属动物有特别发育的坐骨腓胫体, 能适应长期坐立 (Miller, 1945; Napier, 1967)。坐姿还可能与食物消化有关。熊猴在果实丰盛季节更偏爱取食果实, 但是在熊猴的食物组成中, 树叶所占比例大于果实, 这与其他猕猴属灵长类动物不同 (Su and Lee, 2001; Riley, 2007; Huang *et al.*, 2015a)。植物叶含有大量的纤维素, 动物需要花费较长的时间使其发酵才能充分消化吸收 (Dunham, 2015)。受身体结构限制, 坐姿能促进食物消化 (Matsuda *et al.*, 2017)。另外, 有学者认为坐姿与行为热调

节有关 (Li *et al.*, 2020a)。恒温动物通过姿势调节生理代谢, 行为热调节使个体在保持最低代谢率的同时适应环境温度的变化 (Aujard *et al.*, 2006)。例如日本猴在寒冷季节拥坐在阳光下增加身体产热 (Hanya *et al.*, 2007)。在石山生活的德氏叶猴也有相似的适应方式 (Workman and Schmitt, 2012)。

熊猴的坐姿在季节和日活动上没有显著差异, 这可能与熊猴的食物组成有关。虽然熊猴在果实丰盛季节偏爱果实, 但是芸香竹是重要的食物来源 (Huang *et al.*, 2015a)。芸香竹在石山的崖壁上成片分布, 并且能全年供应, 不需要花费大量时间寻找 (Zhou *et al.*, 2011)。在觅食活动中, 熊猴上午和下午的姿态没有显著差异, 可能因为熊猴上午和下午的食物中芸香竹的比例都高于果实, 导致在觅食的时候熊猴对食物的采食姿势没有显著差异 (Li *et al.*, 2019)。

在觅食活动中, 熊猴在上午时段更多地利用躺和悬吊这两种姿态, 而站立-前肢悬吊姿态在日时段上没有显著差异。一方面, 熊猴上午悬吊比下午更频繁, 这可能与上午采食果实有关。由于石山植被分布不连续, 熊猴可能通过悬吊方式可以快速获取另一棵树的果实。类似获取果实的姿势在长臂猿中比较常见 (Fan *et al.*, 2013)。另一方面, 在采食果实的间隙, 熊猴可能通过悬吊采食附近含水量较多的食物, 例如采食地面上芸香竹的嫩叶。而上午躺的姿态可能是进食之后进行短暂的休息或者理毛。

综上所述, 石山地区的熊猴对姿势行为的利用受到食物组成和生态因子动态变化的影响。四足行走是熊猴的主要移动方式。在果实丰盛季节, 熊猴增加搭桥频率, 而果实缺乏季节和下午时段增加攀爬频率。石山地区的熊猴通过灵活调整姿势行为以应对食物资源的时空变化和生态因子的动态变化, 对其适应石山栖息环境具有重要意义。

致谢: 广西师范大学黄恒善、唐创斌和黄立彬协助收集野外数据; 张克处、农天应、宁林、徐静婷和彭莎莎协助开展野外植被调查和数据处理。西华师范大学黎大勇教授对本文提出了修改意见, 北京林业大学 Majda Aoutiten 博士和大理大学 Alexey Reshchikov 博士帮助修改英文摘要, 在此

表示衷心感谢。

参考文献:

- Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, **49** (3): 227–267.
- Anderson J R. 2000. Sleep-related behavioural adaptations in free-ranging anthropoid primates. *Sleep Medicine Reviews*, **4** (4): 355–373.
- Aujard F, Séguy M, Terrien J, Botalla R, Blanc S, Perret M. 2006. Behavioral thermoregulation in a non human primate: effects of age and photoperiod on temperature selection. *Experimental Gerontology*, **41** (8): 784–792.
- Bezanson M. 2017. Primate positional behavior development and evolution. *Annual Review of Anthropology*, **46**: 279–298.
- Burnham K P, Anderson D R. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach* (2nd ed.). New York: Springer-Verlag.
- Campos F A, Fedigan L M. 2009. Behavioral adaptations to heat stress and water scarcity in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *American Journal of Physical Anthropology*, **138** (1): 101–111.
- Cant J G H. 1988. Positional behavior of long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) in Northern Sumatra. *American Journal of Physical Anthropology*, **76** (1): 29–37.
- Cartmill M, Milton K. 1977. The Lorisiform wrist joint and the evolution of “brachiating” adaptations in the hominoidea. *American Journal of Physical Anthropology*, **47** (2): 249–272.
- Chatani K. 2003. Positional behavior of free-ranging Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Primates*, **44** (1): 13–23.
- Chen T, Huang Z H, Huang C M, Wei H, Zhou Q H. 2020. Positional behaviours of François’ langur (*Trachypithecus francoisi*) in the limestone forest of Nonggang, Guangxi, South-West China. *Folia Primatologica*, **91** (3): 170–187.
- Druelle F, Aerts P, Berillon G. 2016. Effect of body mass distribution on the ontogeny of positional behaviors in non-human primates: longitudinal follow-up of infant captive olive baboons (*Papio anubis*). *American Journal of Primatology*, **78** (11): 1201–1221.
- Dunham N T. 2015. Ontogeny of positional behavior and support use among *Colobus angolensis palliatus* of the Diani Forest, Kenya. *Primates*, **56** (2): 183–192.
- Fan P F, Fei H L, Scott M B, Zhang W, Ma C Y. 2011. Habitat and food choice of the critically endangered cao vit gibbon (*Nomascus nasutus*) in China: implications for conservation. *Biological Conservation*, **144** (9): 2247–2254.
- Fan P F, Scott M B, Fei H L, Ma C Y. 2013. Locomotion behavior of cao vit gibbon (*Nomascus nasutus*) living in karst forest in Bangliang Nature Reserve, Guangxi, China. *Integrative Zoology*, **8** (4): 356–364.
- Fleagle J G. 2013. *Primate Adaptation and Evolution*. New York: Academic Press.

- Gestich C C, Caselli C B, Setz E Z F. 2014. Behavioural thermoregulation in a small neotropical primate. *Ethology*, **120** (4): 331–339.
- Granatosky M C. 2018. A review of locomotor diversity in mammals with analyses exploring the influence of substrate use, body mass and intermembral index in primates. *Journal of Zoology*, **306** (4): 207–216.
- Hanya G, Kiyono M, Hayaishi S. 2007. Behavioral thermoregulation of wild Japanese macaques: comparisons between two subpopulations. *American Journal of Primatology*, **69** (7): 802–815.
- Hanya G, Bernard H. 2012. Fallback foods of red leaf monkeys (*Presbytis rubicunda*) in Danum Valley, Borneo. *International Journal of Primatology*, **33** (2): 322–337.
- Hanya G, Yoshihiro S I, Hayaishi S, Takahata Y. 2020. Ranging patterns of Japanese macaques in the coniferous forest of Yakushima: home range shift and travel rate. *American Journal of Primatology*, **82** (10): e23185.
- Haxton H A. 1947. Muscles of the pelvic limb. A study of the differences between bipeds and quadrupeds. *The Anatomical Record*, **98** (3): 337–346.
- Hendershott R, Behie A, Rawson B. 2017. Erratum to: seasonal variation in the activity and dietary budgets of Cat Ba langurs (*Trachypitecus poliocephalus*). *International Journal of Primatology*, **38** (3): 613–622.
- Hendershott R, Rawson B, Behie A. 2018. Home range size and habitat use by Cat Ba langurs (*Trachypitecus poliocephalus*) in a disturbed and fragmented habitat. *International Journal of Primatology*, **39** (4): 547–566.
- Huang C M. 2002. *White-Headed Langurs in China*. Guilin: Guangxi Normal University Press. (in Chinese)
- Huang C M, Li Y B. 2005. How does the white-headed langur (*Trachypitecus leucocephalus*) adapt locomotor behavior to its unique limestone hill habitat? *Primates*, **46** (4): 261–267.
- Huang Z H, Huang C M, Tang C B, Huang L B, Tang H X, Ma G Z, Zhou Q H. 2015a. Dietary adaptations of Assamese macaques (*Macaca assamensis*) in limestone forests in Southwest China. *American Journal of Primatology*, **77** (2): 171–185.
- Huang Z H, Huang C M, Wei H, Tang H X, Krzton A, Ma G Z, Zhou Q H. 2015b. Factors Influencing positional behavior and habitat use of sympatric macaques in the limestone habitat of Nonggang, China. *International Journal of Primatology*, **36** (1): 95–112.
- Huang Z H, Tang H X, Liu S Y, Huang C M, Zhou Q H. 2016. Dietary composition of assamese macaques (*Macaca assamensis*) inhabiting a limestone forest during the rainy season. *Acta Ecologica Sinica*, **36** (8): 2304–2310. (in Chinese)
- Hunt K D, Cant J G H, Gebo D L, Rose M D, Walker S E, Youlatos D. 1996. Standardized descriptions of primate locomotor and postural modes. *Primates*, **37** (4): 363–387.
- Jiang Z G. 2004. *Animal Behavioral Principles and Species Conservation Methods*. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- Kelley E A, Jablonski N G, Chaplin G, Sussman R W, Kamilar J M. 2016. Behavioral thermoregulation in *Lemur catta*: the significance of sunning and huddling behaviors. *American Journal of Primatology*, **78** (7): 745–754.
- Li Y H, Zhou Q H, Huang Z H. 2017. Ranging behavior and habitat utilization of assamese macaque (*Macaca assamensis*) during rainy season in Nonggang Nature Reserve, Guangxi, China. *Journal of Guangxi Normal University* (Nature Science Edition), **35** (4): 114–121. (in Chinese)
- Li Y H, Huang Z H, Zhou Q H, Ma G Z, Huang C M. 2019. Daily activity pattern in assamese macaques inhabiting limestone forest, southwest Guangxi, China. *Global Ecology and Conservation*, **20**: e00709.
- Li Y B, Huang X H, Huang Z H. 2020a. Behavioral adjustments and support use of François' langur in limestone habitat in Fusui, China: implications for behavioral thermoregulation. *Ecology and Evolution*, **10** (11): 4956–4967.
- Li Y H, Ma G Z, Zhou Q H, Huang Z H. 2020b. Seasonal variation in activity budget of assamese macaques in limestone forest of southwest Guangxi, China. *Folia Primatologica*, **91** (5): 495–511.
- Li Y H, Ma G Z, Zhou Q H, Huang Z H. 2020c. Ranging patterns and foraging patch utilization of assamese macaques inhabiting limestone forests in southwest Guangxi, China. *Global Ecology and Conservation*, **21**: e00816.
- Li Y H, Ma G Z, Zhou Q H, Li Y B, Huang Z H. 2020d. Nutrient contents predict the bamboo-leaf-based diet of Assamese macaques living in limestone forests of southwest Guangxi, China. *Ecology and Evolution*, **10** (12): 5570–5581.
- Matsuda I, Chapman C A, Physilia C Y S, Mun Sha J C, Clauss M. 2017. Primate resting postures: constraints by foregut fermentation? *Physiological and Biochemical Zoology*, **90** (3): 383–391.
- Mekonnen A, Fashing P J, Sargis E J, Venkataraman V V, Bekele A, Hernandez-Aguilar R A, Rueness E K, Stenseth N C. 2018. Flexibility in positional behavior, strata use, and substrate utilization among Bale monkeys (*Chlorocebus djamdjamensis*) in response to habitat fragmentation and degradation. *American Journal of Primatology*, **80** (5): e22760.
- Miller R A. 1945. The ischial callosities of primates. *American Journal of Anatomy*, **76** (1): 67–91.
- Napier J R. 1967. Evolutionary aspects of primate locomotion. *American Journal of Physical Anthropology*, **27** (3): 333–341.
- Prates H M, Bicca-Marques J C. 2008. Age-sex analysis of activity budget, diet, and positional behavior in *Alouatta caraya* in an orchard forest. *International Journal of Primatology*, **29** (3): 703–715.
- Riley E P. 2007. Flexibility in diet and activity patterns of *Macaca tonkeana* in response to anthropogenic habitat alteration. *International Journal of Primatology*, **28** (1): 107–133.
- Su H H, Lee L L. 2001. Food habits of formosan rock macaques (*Macaca cyclopis*) in Jentse, northeastern Taiwan, assessed by fecal analysis and behavioral observation. *International Journal of Primatology*, **22** (3): 359–377.
- Tsuji Y, Hanya G, Grueter C C. 2013. Feeding strategies of primates

- in temperate and alpine forests: comparison of Asian macaques and colobines. *Primates*, **54** (3): 201–215.
- Wada K, Hamada Y, Li Y B, Zhou Q H, Jiang J B, Huang C M. 2010. Distribution pattern of macaques in Guangxi. *Mammalian Science*, **50** (1): 21–29.
- Warton D I, Hui F K C. 2011. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology*, **92** (1): 3–10.
- Wei H. 2007. Diet, activity patterns and time budgets of assam macaque (*Macaca assamensis*) in Longgang Nature Reserve, China. Master thesis. Guilin: Guangxi Normal University. (in Chinese)
- Workman C, Schmitt D. 2012. Positional behavior of Delacour's Langurs (*Trachypithecus delacouri*) in Northern Vietnam. *International Journal of Primatology*, **33** (1): 19–37.
- Youlatos D. 1998. Seasonal variation in the positional behavior of red howling monkeys (*Alouatta seniculus*). *Primates*, **39** (4): 449–457.
- Zhang J, Qi X G, Zhang K, Zhang P, Guo S T, Wei W, Li B G. 2012. Diversity and development of positional behavior in non-human primates. *Zoological Research*. **33** (5): 511–522. (in Chinese)
- Zhang K C, Zhou Q H, Xu H L, Huang Z H. 2020. Effect of group size on time budgets and ranging behavior of white-headed langurs in limestone forest, southwest China. *Folia Primatologica*, **91** (3): 188–201.
- Zhou Q H, Huang C M, Li M, Wei F W. 2009. Sleeping site use by *Trachypithecus francoisi* at Nonggang Nature Reserve, China. *International Journal of Primatology*, **30** (2): 353–365.
- Zhou Q H, Wei H, Huang Z H, Huang C M. 2011. Diet of the assamese macaque *Macaca assamensis* in limestone habitats of Nonggang, China. *Current Zoology*, **57** (1): 18–25.
- Zhou Q H, Luo B, Wei F W, Huang C M. 2013. Habitat use and locomotion of the François' langur (*Trachypithecus francoisi*) in limestone habitats of Nonggang, China. *Integrative Zoology*, **8** (4): 346–355.
- Zhu W W, Garber P A, Bezanson M, Qi X G, Li B G. 2015. Age- and sex-based patterns of positional behavior and substrate utilization in the golden snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*). *American Journal of Primatology*, **77** (1): 98–108.
- 广西林业厅. 1993. 广西自然保护区. 北京: 中国林业出版社.
- 韦华. 2007. 弄岗熊猴 (*Macaca assamensis*) 的食性、活动节律和活动时间分配. 桂林: 广西师范大学硕士学位论文.
- 李钰慧, 周岐海, 黄中豪. 2017. 广西弄岗熊猴的雨季游走行为与栖息地的利用. 广西师范大学学报 (自然科学版), **35** (4): 114–121.
- 张晶, 齐晓光, 张堪, 张培, 郭松涛, 魏玮, 李保国. 2012. 非人灵长类位置行为的辐射适应与研究进展. 动物学研究, **33** (5): 511–522.
- 黄中豪, 唐华兴, 刘晟源, 黄乘明, 周岐海. 2016. 喀斯特石山生境中熊猴的雨季食物组成. 生态学报, **36** (8): 2304–2310.
- 黄乘明. 2002. 中国白头叶猴. 桂林: 广西师范大学出版社.
- 蒋志刚. 2004. 动物行为原理与物种保护方法. 北京: 科学出版社.