

广西西南部熊猴对石山森林的利用

李钰慧^{①②} 马广智^③ 刘晟源^④ 周岐海^{①②}
李友邦^{①②*} 黄中豪^{①②③*}

① 珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室, 广西师范大学 桂林 541006;

② 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;

③ 华南师范大学生命科学学院 广州 510631; ④ 广西弄岗国家级自然保护区管理中心 龙州 532400

摘要: 栖息地利用直接反映灵长类适应环境或应对环境变化所采取的行为策略, 是了解和评估物种适应能力与进化潜力的重要途径。石山森林是一类特殊的生境, 栖息在石山森林中的灵长类动物可能展现出独特的适应策略。为了解熊猴 (*Macaca assamensis*) 对石山森林的利用策略, 2012年9月至2013年8月采用瞬时扫描法对广西弄岗国家级自然保护区内一群野生熊猴的行为活动进行观察。结果表明, 熊猴对石山不同部位的利用具有选择性 ($\chi^2 = 35.738$, $df = 3$, $P < 0.001$)。熊猴对崖壁的利用频率最高, 其次是山坡和山顶, 对平地的利用频率最低。分析发现, 熊猴对各山体部位的利用没有显著的季节性差异。熊猴的主要行为活动在不同山体部位的发生频率有显著差异 (休息: $\chi^2 = 58.075$, $df = 3$, $P < 0.001$; 移动: $\chi^2 = 36.709$, $df = 3$, $P < 0.001$; 觅食: $\chi^2 = 40.786$, $df = 3$, $P < 0.001$)。休息和移动主要发生在崖壁, 而觅食主要发生在山坡。在坡向利用中, 熊猴对北向利用频率最高, 其次为东向, 后依次为西向和无坡向, 最后为南向。在果实缺乏季节, 猴群对南向的利用频率明显高于果实丰盛季节。休息行为在不同坡向的利用频率有显著季节差异 ($\chi^2 = 13.292$, $df = 4$, $P < 0.05$), 表现为猴群在果实缺乏季节对南向的利用频率明显高于果实丰盛季节 ($t = -2.804$, $n = 12$, $P < 0.05$)。熊猴对栖息地的利用受到果实可利用性和温度的影响。在果实丰盛季节, 猴群的休息行为在崖壁的发生频率降低 ($r = -0.740$, $t = -3.481$, $df = 11$, $P < 0.01$), 在山坡的发生频率增高 ($r = 0.808$, $t = 4.329$, $df = 11$, $P < 0.01$)。逐步回归分析结果表明, 温度是影响熊猴栖息地利用的主要气候因子, 表现为猴群对崖壁的总利用频率与平均气温成负相关 ($r = -0.617$, $t = -2.477$, $df = 11$, $P < 0.05$); 猴群觅食时对北向的利用频率与温度成负相关 ($r = -0.764$, $t = -3.748$, $df = 11$, $P < 0.01$)。熊猴主要利用崖壁以降低被捕食的风险, 在果实丰富季节选择食物丰富的山坡觅食, 这可能是猴群在觅食收益与捕食风险中权衡的结果。本研究表明, 食物的数量和分布、猴群的反捕食和行为热调节策略是影响熊猴栖息地利用的重要因素。

关键词: 熊猴; 栖息地利用; 石山森林

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2021) 01-016-12

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31960106, No. 31172122);

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

第一作者介绍 李钰慧, 女, 硕士研究生, 研究方向: 灵长类生态学; E-mail: liyuhui1120@qq.com。

收稿日期: 2020-05-08, 修回日期: 2020-09-04 DOI: 10.13859/j.cjz.202101003

Habitat Use by Assamese Macaques (*Macaca assamensis*) in the Limestone Forests, Southwestern Guangxi, China

LI Yu-Hui^{①②} MA Guang-Zhi^③ LIU Sheng-Yuan^④ ZHOU Qi-Hai^{①②}
LI You-Bang^{①②*} HUANG Zhong-Hao^{①②③*}

① Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection (Guangxi Normal University), Ministry of Education, Guilin 541006; ② Guangxi Key Laboratory of Rare and Endangered Animal Ecology, Guangxi Normal University, Guilin 541006; ③ School of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631; ④ Administration Center of Guangxi Nonggang National Nature Reserve, Longzhou 532400, China

Abstract: Assamese Macaques (*Macaca assamensis*) inhabit various habitats; however, few studies have been conducted to document the selection of limestone forests by this monkey. Limestone forest is a unique habitat for primates, due to the patchy vegetation, and a large area of bare rock as well as hourly fluctuations in temperature, likely forcing monkeys to adopt unique adaptation strategy. In this study, we studied habitat use pattern of one group of Assamese macaques living in Guangxi Nonggang National Nature Reserve, Southwest Guangxi, China, to explore how these macaques use and adapt to the limestone forests. We conducted our surveys from September 2012 until August 2013. The instantaneous scan sampling method was used to collect the behavioral data, as well as to record the locations of Assamese Macaque individuals. In addition, the food availability was assessed by monitoring food trees' phenology. We expressed the monthly utilization proportion of vertical zones as the records' number of specific locations divided by the total records in each month. Annual and seasonal percentages were obtained by averaging relative monthly values. The differences were estimated using independent samples t-tests in normal distribution data and Mann-Whitney *U*-test in abnormal distribution data. In fact, for the multiple sample analysis, a Kruskal-Wallis test was used. The stepwise regression was performed to test the effects of the ecological factor on habitat use. Results showed that there were significant differences between different vertical zones in limestone forests ($\chi^2 = 35.738$, $df = 3$, $P < 0.001$). Cliff had the highest use frequency among the hill zones (41.0% \pm 8.8%), followed by the hill slopes (32.7% \pm 6.4%), hilltops (25.3% \pm 7.1%), and flat land (1.0% \pm 2.4%) (Table 2 and Fig. 2). There was no significant seasonal difference in the overall use pattern of the vertical zone by the Assamese Macaques. Different vertical zones were noticed to be used by Assamese Macaques for specific activities (Resting: $\chi^2 = 58.075$, $df = 3$, $P < 0.001$; Moving: $\chi^2 = 36.709$, $df = 3$, $P < 0.001$; Feeding: $\chi^2 = 40.786$, $df = 3$, $P < 0.001$). Specifically, the cliffs were frequently used as resting and moving sites, and the hill slopes were used as feeding sites. The utilization frequency of the cliffs in the fruit-rich season was lower than that in the fruit-lean season, which was contrary to cases recorded in the hill slopes (Table 2 and Fig. 2). As for the slope orientation, the utilization frequency of the north slope was the highest (25.3% \pm 10.9%), followed by the east slope (25.1% \pm 12.0%), the west slope (20.3% \pm 9.9%), then the none orientation slope (18.0% \pm 6.2%), and the south slope (11.3% \pm 4.7%) (Table 3 and Figure 3). The utilization frequency of the south slope in the fruit-lean season was higher than that in the fruit-rich season. There were significant seasonal differences across different slope directions during the resting actively ($\chi^2 = 13.292$, $df = 4$, $P < 0.05$), showing that the

utilization frequency of the south slope was higher in the fruit-lean season than that in the fruit-rich season (Table 3 and Fig. 3). Assamese Macaques' habitat use was mainly influenced by fruits availability and environmental temperature. The fruits availability was negatively correlated with resting activity documented on the cliffs ($r = -0.740$, $t = -3.481$, $df = 11$, $P < 0.01$) and positively correlated with the resting behavior observed in the hill slope area ($r = 0.808$, $t = 4.329$, $df = 11$, $P < 0.01$). The utilization frequency of overall activities on cliffs ($r = -0.617$, $t = -2.477$, $df = 11$, $P < 0.05$) as well as the utilization frequency of the north slope in feeding ($r = -0.764$, $t = -3.748$, $df = 11$, $P < 0.01$) both was negatively and significantly correlated with the average temperature. Our results indicated that Assamese Macaques used the cliffs as a sleeping site and chose high-quality patch nearby for foraging to maximize the feeding benefits, which could be the trade-off strategy between foraging benefits and predation risks. Moreover, temperature also acted as a vital factor in shaping habitats' use pattern in Assamese Macaques, suggesting behavioral thermoregulation was of great importance for Assamese Macaques to adapt on the limestone forests habitat.

Key words: Assamese Macaques, *Macaca assamensis*; Habitat use; Limestone forest

栖息地利用直接反映灵长类适应环境或应对环境变化所采取的行为策略, 对其展开研究是了解和评估物种适应能力与进化潜力的重要途径 (Overdorff 1996, Cowlishaw 1997, Hill 2006, Zhou et al. 2013, Terada et al. 2015)。灵长类在响应异质环境时表现出较高的行为灵活性 (Marsh et al. 2013)。例如在自然林与人工油棕林混合的栖息地中, 南方豚尾猴 (*Macaca nemestrina*) 主要在油棕林中觅食, 在自然林中休息或进行其他社会性活动 (Ruppert et al. 2018)。在南苏拉威西岛的喀斯特森林中, 大群的灰肢猕猴 (*M. maura*) 经常利用捕食风险较高但食物较多的斑块, 而小群灰肢猕猴则更倾向利用食物较少但捕食风险较低的区域 (Albani et al. 2020)。这些利用策略主要受到栖息地内各种生物或非生物因素的影响 (Cowlishaw 1997, Marsh et al. 2013)。

食物可利用性 (Cowlishaw 1997, Camaratta et al. 2017)、捕食风险 (Coleman et al. 2014) 和气候条件 (Hill et al. 2004) 是灵长类栖息地利用的重要影响因素。最佳觅食理论认为, 动物在食物密度高的斑块内觅食, 可在单位时间内获得更多的营养和能量 (Stephens et al. 2007); 而在捕食风险较低的斑块内觅食, 则能够有效保证猴群的安全, 并且减少反捕食行为

(如逃跑、打斗) 带来的能量消耗 (Gursky et al. 2007)。然而, 在复杂的自然环境中, 食物资源分布通常存在巨大的时空差异 (Albert et al. 2013, Huang et al. 2015)。因此, 灵长类栖息地利用模式通常随着喜食食物的变化而季节性波动 (Albert et al. 2013, Camaratta et al. 2017)。另一方面, 捕食风险是动物对自身受到捕食者攻击可能性的感知, 对捕食者的恐惧和警惕可能会直接影响灵长类动物对栖息地的利用 (Lima et al. 1990, Hill et al. 1998, Gursky et al. 2007, Coleman et al. 2014)。在气候因素中, 温度对灵长类的栖息地利用影响尤为重要 (Hill et al. 2004, McFarland et al. 2020)。行为热调节 (behavioral thermoregulation) 对维持体温恒定有至关重要的作用 (Hill et al. 2004, Kelley et al. 2016, Li et al. 2020a, McFarland et al. 2020)。其中, 栖息地利用是常见的行为热调节策略之一, 如利用树冠层或阴凉区域躲避高温 (McFarland et al. 2020)、在岩石上晒太阳取暖 (Li et al. 2020a, 黄乘明等 2006)、增加休息并减少移动和觅食活动 (Campos et al. 2009) 等。因此, 灵长类对栖息地的利用需要考虑栖息地内食物资源的丰富程度、评估被捕食的风险以及考虑维持自身体温恒定的需求, 通过权衡环境的综合作用做出栖息地空间利用

决策 (Lima et al. 1990, Cowlshaw 1997, Hill 2006, 陈婷等 2019)。

熊猴 (*M. assamensis*) 是猕猴属中分布范围较广的物种之一, 在尼泊尔、印度、泰国、中国等地区均有分布 (IUCN 2020)。在中国广西, 熊猴主要分布于西南部和西北部的喀斯特石山中 (Wada et al. 2010)。与热带地区种群的果食性不同, 生活在广西石山森林的熊猴表现出特殊的竹叶食性, 全年大量采食石山专性植物芸香竹 (*Bonia saxatilis*) 的嫩叶 (Huang et al. 2015)。与其他植物相比, 竹亚科 (Bambusoideae) 物种的幼嫩部分如竹笋中能量含量很低 (Chongtham et al. 2011)。为了应对低能量食物模式带来的能量收支平衡压力, 石山森林的熊猴主要采用“低成本-低收益”的能量平衡策略, 尽可能减少能量支出 (Li et al. 2020b, c)。例如, 熊猴通过维持较短的日活动距离 (816.7 m) 和较小的家域面积 (50.5 hm²) (Li et al. 2020b), 在果实缺乏季节增加休息时间 (果实丰富季 vs. 果实缺乏季: 25.6% vs. 32.8%) 来减少能量支出 (Li et al. 2020c)。前期的研究报道了石山熊猴雨季时期的栖息地利用策略 (李钰慧等 2017), 但未阐明栖息地利用的季节性变化规律及其与生态因子的关系。因此, 本研究基于完整的早雨季栖

息地利用数据, 进一步揭示熊猴对喀斯特石山的行为适应策略。本研究主要回答以下两个问题: 在食物资源斑块化分布的喀斯特石山中, 食物分布对熊猴的栖息地利用有何影响? 在裸岩面积较大、温度时空变动大的喀斯特石山中, 温度对熊猴的栖息地利用有何影响?

1 研究地点和研究对象

本研究于 2012 年 9 月至 2013 年 8 月在广西弄岗国家级自然保护区进行。保护区为典型的裸露型岩溶地貌, 有峰从洼地和峰丛谷地两种类型山体, 海拔 300 ~ 700 m (广西壮族自治区林业厅 1993)。石山从上到下可分为山顶、崖壁、山坡和谷底平地等; 土壤主要分布在山体中下部, 特别是在山脚平地 (李克因 1988)。

广西弄岗国家级自然保护区地处北回归线以南, 处于北热带和南亚热带的过渡区域; 太阳辐射强, 气温高, 属热带季风气候 (广西壮族自治区林业厅 1993)。由于雨热同期, 不同月份的降雨量分布不均匀, 保护区内旱季和雨季交替现象明显。2012 年 9 月至 2013 年 8 月, 收集了温度和降雨量等气候因子数据, 研究期间总降雨量为 1 055 mm; 月平均最低温度为 6.1 °C (2013 年 1 月), 月平均最高温度为 31.3 °C (2013 年 6 月) (图 1)。

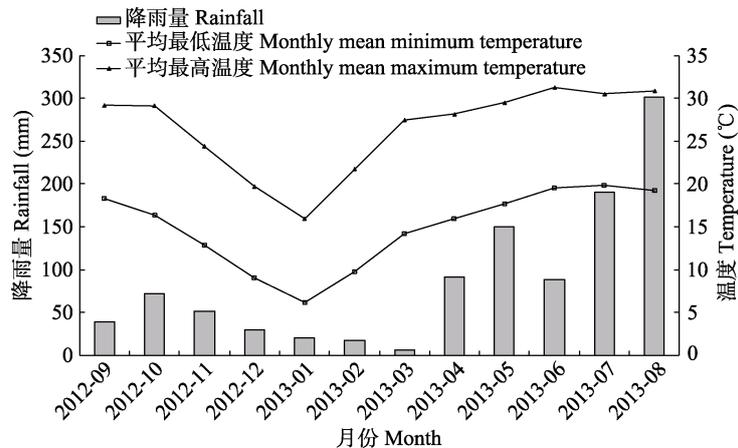


图 1 广西弄岗国家级自然保护区的平均最低温度、平均最高温度和降雨量 (2012 年 9 月至 2013 年 8 月)

Fig. 1 Monthly mean maximum and minimum temperatures and rainfall in the Guangxi Nonggang National Nature Reserve (from September 2012 to August 2013)

广西弄岗国家级自然保护区内具有独特的石灰岩山地常绿季节性雨林, 森林覆盖率达到96%以上(广西壮族自治区林业厅 1993)。受土壤和水分空间分布的影响, 石山山体不同部位的植被分布表现出明显的垂直变化规律(苏宗明等 1988)。依据优势度排序, 研究区域内前 10 种优势植物分别是山榄叶柿 (*Diospyros siderophylla*) (优势度 0.99, 下同)、假鹊肾树 (*Streblus indicus*) (0.63)、广西牡荊 (*Vitex kwangsiensis*) (0.60)、蚬木 (*Excentrodendron tonkinense*) (0.53)、对叶榕 (*Ficus hispida*) (0.47)、乌材 (*Diospyros eriantha*) (0.44)、翻白叶树 (*Pterospermum heterophyllum*) (0.41)、柘树 (*Maclura tricuspidata*) (0.40)、闭花木 (*Cleistanthus saichikii*) (0.40) 和假肥牛树 (*Cleistanthus petelotii*) (0.39) (Huang et al. 2015)。

在研究营地附近共有 3 群熊猴活动, 群大小 10~16 只不等。3 群熊猴的活动范围有严格的边界, 家域互不重叠。选择猴群个体数量最多的一群作为研究对象。研究初期, 猴群由 2 只成年雄性、6 只成年雌性和 6 只青少年共 14 只个体组成; 到了研究后期, 猴群中有 2 只婴猴出生, 猴群数量增至 16 只。2012 年 6 至 8 月, 对猴群进行预观察。经过 3 个月的习惯化跟踪观察, 猴群已经适应观察者的存在。

2 研究方法

2.1 行为取样

2012 年 9 月至 2013 年 8 月, 对猴群进行跟踪观察。在完整取样日, 从清晨发现猴群开始, 一直跟踪猴群至天黑为止。在非完整取样日, 观察开始于发现猴群的任意时刻, 一直跟踪猴群至天黑或者直到猴群从视野中消失超过 30 min。研究期间, 共观察猴群 124 d, 其中完整取样日 66 d, 非完整取样日 58 d (表 1)。

采用瞬时扫描取样法 (instantaneous scan sampling) (Altmann 1974) 对猴群进行行为取样, 每次扫描持续 5 min, 取样间隔 10 min。扫描时, 通常从猴群的最左侧开始, 顺时针依

表 1 熊猴栖息地利用的行为取样信息

Table 1 Assamese Macaques' observation information of habitat use in the limestone forest

月份 (年-月) Month (Year-month)	完整取样 天数 (d) Number of full-day observation days	非完整取样 天数 (d) Number of partial-day observation days	扫描 次数 Number of scans	位点记录 次数 Number of locations
2012-09	3	5	176	184
2012-10	4	5	220	218
2012-11	7	5	336	335
2012-12	5	6	327	327
2013-01	9	5	427	416
2013-02	5	1	210	209
2013-03	9	4	412	408
2013-04	5	9	385	383
2013-05	4	4	234	231
2013-06	5	4	301	300
2013-07	5	7	313	312
2013-08	5	3	275	278
合计 Total	66	58	3 616	3 601
平均值 Mean	5.5	4.8	301.3	300.1
标准差 SD	1.9	2.0	81.4	78.5

次扫描猴群中的所有个体, 记录被扫描对象的行为类型。具体扫描过程详见 Huang 等 (2015) 对同一猴群的取样方法描述。猴群的行为类型主要包括休息、移动、觅食、理毛、玩耍和其他行为, 详细的行为定义参见 Li 等 (2019)。每 15 min 记录一次猴群大多数成员的中心位置, 并记录猴群的三种主要行为类型休息、移动和觅食以及所在山体的部位和坡向。山体部位主要包括山顶、崖壁、山坡和山脚平地, 其中, 山顶上的植被以稀少的灌木为主; 崖壁一般为坡度 80°~90°的陡峭悬崖; 山坡位于植被覆盖率较高部位, 多为高大乔木; 山脚平地位于山坡以下较平缓部分, 坡度不超过 20°, 植被丰富。通过指北针并结合 1:10 000 地形图确定坡向, 分为东向 (45°~135°, 不包括 135°)、南向 (135°~225°, 不包括 225°)、西向 (225°~315°, 不包括 315°)、北向 (315°~45°, 不包括 45°) 和无坡向。

为分析食物可利用性对猴群栖息地选择的

影响,在植被调查的基础上,随机选取 20 种熊猴主要采食的植物作为监测对象,每种监测 10 株,共计 200 株植物。具体做法是先为植株挂上塑料牌,每月底观察记录每株植物的嫩叶、花和果实的生长情况,同时根据相应食物部位在树冠中的比例分别赋值 0~4,0 为无相应食物部位,1 为食物部位占 0.1%~25%,2 为食物部位占 25.1%~50%,3 为食物部位占 50.1%~75%,4 为食物部位占 75.1%~100%。分别计算相应部位的食物可利用性指数 (food availability index, FAI), 公式为:

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

其中, I_{FA} 为食物可利用性指数, D_i 为树种的密度 (株/hm²), B_i 为树种的基盖度 (m²/hm²), P_i 为相应食物部位的物候赋值 (Albert et al. 2013, Huang et al. 2015)。季节划分参考本猴群的其他研究 (Huang et al. 2015, Li et al. 2019, 2020b, c), 根据果实的可利用性指数把研究期间划分为两个季节,即果实丰盛季节 (2012 年 9 和 10 月, 2013 年 4 至 8 月) 和果实缺乏季节 (2012 年 11 月至 2013 年 3 月), 果实丰盛季节的果实可利用性指数大于或等于 500, 果实缺乏季节果实可利用性指数小于 500。

2.2 数据处理

参考 Chen 等 (2020) 和陈婷等 (2019) 的分析方法,将每 15 min 猴群的主要行为类型记录作为独立样本,计算猴群对不同山体位置的利用次数占当月总记录次数的百分比,以此来表示猴群对山体部位的利用频率。以相关月份的平均值表示年度和季节的利用比例。用同样的方法计算不同行为类型发生时猴群对山体及其坡向的利用比例。结果以平均值 ± 标准差 (Mean ± SD) 表示。

采用 one-sample Kolmogorov-Smirnov test 对所有数据进行正态性 (normality) 检验。结果表明,少数数据不成正态分布。对于不呈正态分布 ($P < 0.05$) 的数据,采用 Mann-Whitney U test 来检验不同数据平均值的差异,并采用

t -test 来检验其余两个独立样本间的差异。采用 Kruskal-Wallis 来检验多个独立样本间的差异。采用逐步回归 (stepwise regression) 分析生态因子对猴群栖息地利用的影响。为了提高回归的线性效应,所有百分比数据经过 logit 转换 (Warton et al. 2011),非百分比数据经过 $\lg(X+1)$ 转换 (Xu et al. 2017)。生态因子主要包括嫩叶、花和果实的可利用性指数,以及温度和降雨量。由于平均最高温度和平均最低温度高度共线性 ($r = 0.972$, $n = 12$, $P < 0.001$),因此仅选择平均最高温度作为温度因子代表进入逐步回归模型。所有数据分析和检验在 SPSS 22.0 统计软件上完成,显著性水平设为 $\alpha = 0.05$ 。

3 研究结果

3.1 熊猴对山体部位的利用及其季节性差异

总体来看,熊猴对石山不同部位的利用频率具有选择性 ($\chi^2 = 35.738$, $df = 3$, $P < 0.001$)。猴群对崖壁的利用频率最高,其次是山坡和山顶,谷底平地的利用频率最低。对比发现,山体部位的利用频率没有显著的季节性差异 (表 2, 图 2)。

不同的行为类型发生的山体位置有明显的区别 (休息: $\chi^2 = 58.075$, $df = 3$, $P < 0.001$; 移动: $\chi^2 = 36.709$, $df = 3$, $P < 0.001$; 觅食: $\chi^2 = 40.786$, $df = 3$, $P < 0.001$)。猴群选择崖壁作为主要休息和移动场所,其次是山顶和山坡,最后是平地。在熊猴的休息行为中,猴群在果实丰盛季节对崖壁的利用比例低于果实缺乏季节,而对山坡的利用比例刚好相反;对山顶和平地的利用没有显著的季节性差异。熊猴的移动和觅食行为在不同山体部位的分布没有明显的季节性差异 (表 2, 图 2)。

3.2 熊猴对山体坡向的利用及其季节性差异

全年来看,熊猴对不同坡向的利用没有明显的偏好 ($\chi^2 = 6.680$, $df = 4$, $P > 0.05$)。猴群对北向利用频率最高,其次是东向、西向、无坡向,猴群对南向利用频率最低。猴群对不同坡向的选择存在季节性差异 (表 3, 图 3),

表 2 熊猴对山体部位的利用的季节性差异

Table 2 Seasonal variations in vertical zone use by Assamese Macaques in the limestone forest of southwest Guangxi ($n = 12$)

		山体部位 Hill zone			
		山顶 Hill top	崖壁 Cliff	山坡 Hill slope	平地 Flat zone*
总体 Overall	比例 Percentage (%)	25.3 ± 7.1	41.0 ± 8.8	32.7 ± 6.4	1.0 ± 2.4
	<i>t/Z</i>	1.024	- 1.714	0.734	- 0.676
	<i>P</i>	0.330	0.117	0.480	0.499
休息 Resting	比例 Percentage (%)	23.8 ± 10.3	53.8 ± 13.0	22.3 ± 6.9	0.2 ± 0.6
	<i>t/Z</i>	1.304	- 2.612	2.385	- 0.845
	<i>P</i>	0.222	0.026	0.038	0.398
移动 Moving	比例 Percentage (%)	30.1 ± 9.3	41.8 ± 9.2	27.6 ± 8.4	0.5 ± 1.2
	<i>t/Z</i>	0.795	- 0.125	- 0.902	- 1.248
	<i>P</i>	0.445	0.903	0.388	0.212
觅食 Feeding	比例 Percentage (%)	25.8 ± 6.8	25.4 ± 10.8	47.0 ± 10.0	1.8 ± 4.2
	<i>t/Z</i>	- 0.036	- 1.010	0.799	- 0.676
	<i>P</i>	0.972	0.336	0.433	0.499

* “平地”数据的检验方法为 Mann-Whitney *U* test, 统计量为 *Z*。

* The data of “Flat zone” was tested by Mann-Whitney *U* test, and the statistic value was *Z*.

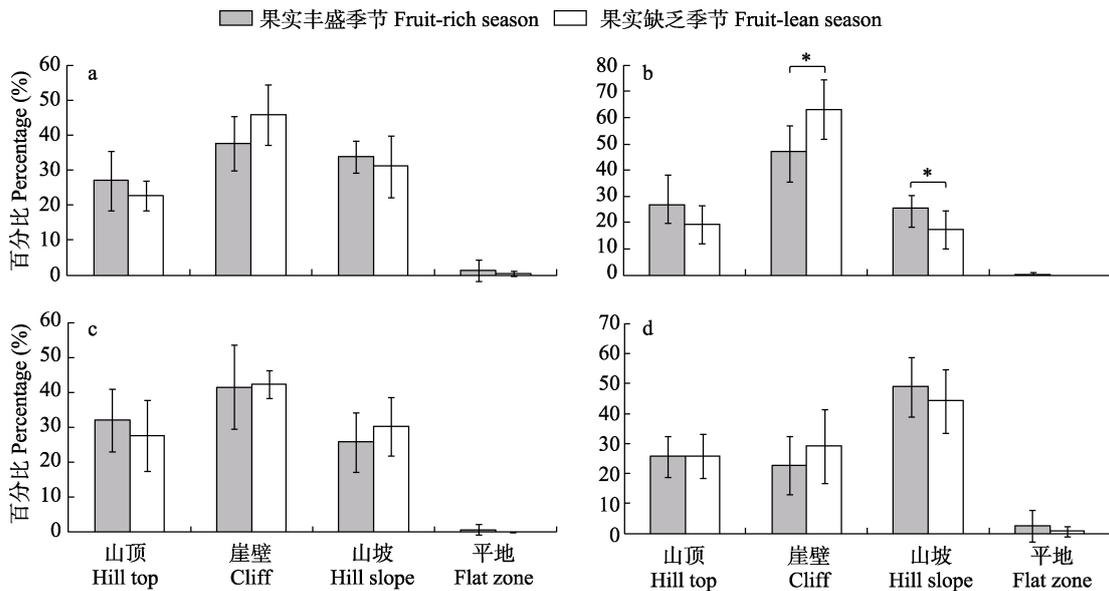


图 2 熊猴的主要行为在不同山体部位分布的季节性差异

Fig. 2 Seasonal variations in vertical zone use by Assamese Macaques in the limestone forest of southwest Guangxi

a. 总体; b. 休息; c. 移动; d. 觅食。* 差异显著 ($P < 0.05$)。

a. Overall; b. Resting; c. Moving; d. Feeding. An asterisk shows significant difference ($P < 0.05$).

主要表现为在果实缺乏季节, 猴群对南向的利用频率明显高于果实丰盛季节。

猴群休息时对不同坡向的利用频率有显著

差异 ($\chi^2 = 13.292, df = 4, P < 0.05$), 并呈现出明显的季节性变化 (表 3, 图 3)。猴群移动和觅

食时对不同坡向的利用频率没有显著差异 (移

动: $\chi^2 = 5.913$, $df = 4$, $P > 0.05$; 觅食: $\chi^2 = 6.533$, $df = 4$, $P > 0.05$), 也没有明显的季节性变化。

3.3 生态因子对猴群利用山体部位的影响

熊猴对石山山体部位的利用受生态因子的影响。逐步回归结果显示, 猴群对崖壁的总体利用频率与平均温度成负相关关系 ($r = -$

0.617 , $t = -2.477$, $df = 11$, $P < 0.05$)。当果实可利用性增加时, 猴群的休息行为在崖壁的发生频率降低 ($r = -0.740$, $t = -3.481$, $df = 11$, $P < 0.01$), 在山坡的发生频率升高 ($r = 0.808$, $t = 4.329$, $df = 11$, $P < 0.01$)。移动和觅食行为受生态因子的影响不显著。

表 3 熊猴对山体坡向利用的季节性差异 ($n = 12$)

Table 3 Seasonal variations in slope orientation use by Assamese Macaques in the limestone forest of southwest Guangxi

		坡向 Slope orientation				
		东向 East	南向 South	西向 West	北向 North	无坡向 None
总体 Overall	比例 Percentage (%)	25.1 ± 12.0	11.3 ± 4.7	20.3 ± 9.9	25.3 ± 10.9	18.0 ± 6.2
	<i>t</i>	0.763	-2.804	0.802	-0.953	0.882
	<i>P</i>	0.463	0.019	0.441	0.387	0.402
休息 Resting	比例 Percentage (%)	25.2 ± 11.7	10.0 ± 7.5	18.8 ± 14.0	30.7 ± 18.7	15.2 ± 8.2
	<i>t</i>	0.220	-2.649	1.138	-0.552	1.011
	<i>P</i>	0.831	0.024	0.282	0.593	0.336
移动 Moving	比例 Percentage (%)	17.2 ± 9.6	13.2 ± 9.0	19.2 ± 8.3	27.7 ± 10.9	22.5 ± 8.8
	<i>t</i>	0.508	-0.710	-0.101	-0.579	1.009
	<i>P</i>	0.622	0.494	0.921	0.575	0.337
觅食 Feeding	比例 Percentage (%)	27.8 ± 14.8	12.2 ± 6.0	22.4 ± 8.4	18.9 ± 9.3	18.6 ± 7.9
	<i>t</i>	1.464	-1.038	0.509	-2.199	-0.163
	<i>P</i>	0.174	0.324	0.622	0.053	0.874

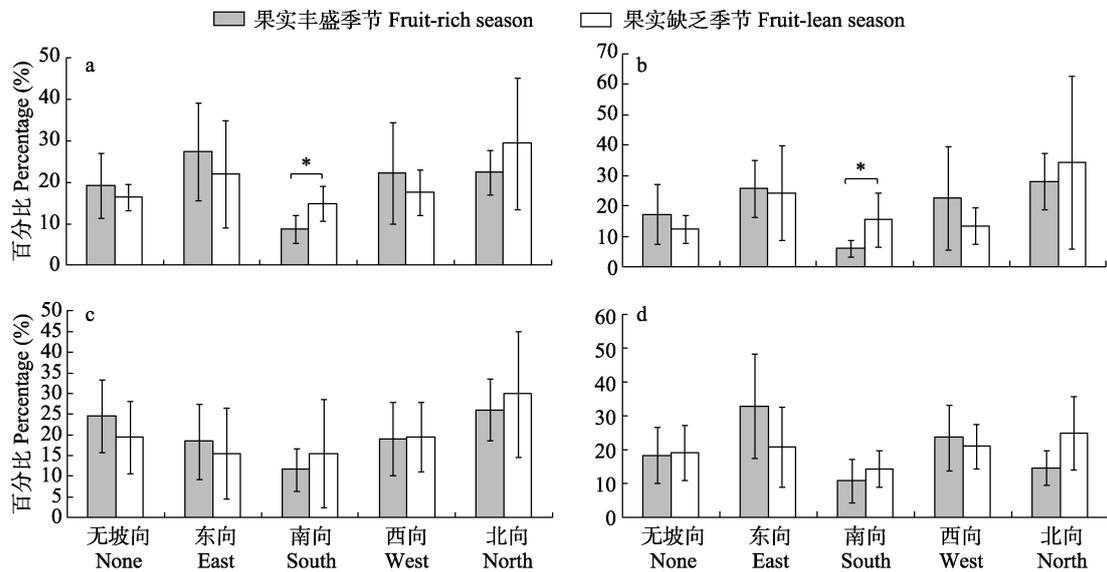


图 3 熊猴的主要行为在山体不同坡向分布的季节性差异

Fig. 3 Seasonal variations in slope orientation use by Assamese Macaques in the limestone forest of southwest Guangxi

a. 总体; b. 休息; c. 移动; d. 觅食。* 差异显著 ($P < 0.05$)。

a. Overall; b. Resting; c. Moving; d. Feeding. An asterisk shows significant difference ($P < 0.05$).

熊猴觅食时对北坡向的选择与温度呈负相关关系 ($r = -0.764$, $t = -3.748$, $df = 11$, $P < 0.01$)。休息和觅食行为发生时的坡向选择受生态因子的影响不显著。

4 讨论

食物的分布和数量是影响灵长类栖息地选择的重要因素。许多灵长类倾向选择食物资源丰富的斑块,如北方豚尾猴 (*M. leonine*, Albert et al. 2013)、倭黑猩猩 (*Pan paniscus*, Terada et al. 2015) 和褐吼猴 (*Alouatta guariba clamitans*, Camaratta et al. 2017)。本研究中,熊猴表现出相类似的栖息地利用偏好,位于山坡的休息时间在果实丰富季节明显增加,在山坡的休息频率与果实可利用性也呈现出正相关关系。观察发现,熊猴在觅食后通常直接选择在觅食斑块内休息,因此熊猴休息行为中产生的栖息地利用差异可能与其食物的时空分布有关。熊猴喜食果实 (Huang et al. 2015),而乔木主要分布在山坡及以下的区域 (苏宗明等 1988),包括为熊猴提供大量果实的假鹊肾树。因此,山坡是为熊猴提供果实的主要斑块,而果实可利用性的季节波动可能是熊猴对山坡的利用频率产生季节变化的主要原因。与山坡相反,猴群位于崖壁的休息时间在果实缺乏季节更高。在果实缺乏季节,熊猴主要以石山专性植物芸香竹的嫩叶为食 (Huang et al. 2015, 黄中豪等 2016)。芸香竹主要分布在山体的中上部分,包括山坡和崖壁 (Huang et al. 2015)。因此,在喜食果实缺乏后,熊猴增加了对山体中上部芸香竹的采食量并选择就近休息,这可能是导致猴群在崖壁的休息频率在果实缺乏季节显著上升的主要原因。此外,采食芸香竹后到附近的崖壁上休息,除了最大限度降低被捕食风险外,还能降低转移地点所需的代价。这种以保存能量为主要特征的行为策略是熊猴能够适应石山生境的关键因素 (Li et al. 2019, 2020b, c)。

许多灵长类动物最终表现出的利用模式通

常是基于觅食利益和捕食风险相互权衡的结果 (Cowlshaw 1997)。高觅食利益和高风险兼具的食物资源斑块通常由于高风险的存在而鲜少被灵长类长期稳定使用;类似地,低觅食利益和低风险并存的斑块由于觅食利益太低也较少被选择 (Lima et al. 1990, 陈婷等 2019)。因此,灵长类在做出栖息地选择决策时,不仅要掌握食物资源的分布数量,还要预判、防范捕食风险 (Gursky et al. 2007)。本研究中,熊猴主要利用石山的中上部分,很少下到平地,而且这种趋势保持稳定,没有明显的季节差异。研究表明,动物喜欢利用两类能够降低被捕食风险的区域,即能够提供更多避难所或保护性遮盖物和更容易提前发现捕食者的地方 (Cowlshaw 1997, Zhou et al. 2013)。相对于平地,利用山体中上部能够更快地发现捕食者,相类似的反捕食策略在其他灵长类中也有报道。例如,生活在岛屿上 (不存在食肉动物威胁) 的白脸卷尾猴 (*Cebus capucinus imitator*) 常常在平地活动,而大陆上的种群由于受到大型食肉动物的捕食威胁,几乎不利用平地,而是选择在树冠层活动以降低被捕食风险 (Monteza-Moreno et al. 2020)。此外,以石山崖壁作为夜宿地,这可能也是一种有效的反捕食策略 (黄乘明 2002)。在本研究地点中有豹猫 (*Prionailurus bengalensis*) 和凤头鹰 (*Accipiter trivirgatus*) 的分布 (刘佳 2019),而陆地食肉动物与猛禽对灵长类的幼崽有较大的威胁 (黄乘明 2002)。因此,利用视野较高的崖壁,不仅更容易提前发现捕食者,同时陆地大型食肉动物也难以接近 (Zhou et al. 2013)。相类似的策略在其他石山灵长类中亦有报道,包括白头叶猴 (*Trachypithecus leucocephalus*, 黄乘明 2002)、黑叶猴 (*T. francoisi*, Zhou et al. 2013) 等。

温度对灵长类的栖息地利用有显著影响。当冬季气温下降时,有的灵长类表现出趋阳性,通过晒太阳提高体表温度,例如白头叶猴 (黄乘明 2002)、黑叶猴 (黄中豪等 2007) 和环

尾狐猴 (*Lemur catta*, Kelley et al. 2016) 等。当夏季温度过高时, 猴群表现出避阳性, 选择背阳处以降低体表温度, 例如卷尾猴 (*C. capucinus*, Campos et al. 2009)、长尾黑颞猴 (*Chlorocebus pygerythrus*, McFarland et al. 2020) 等。本研究中, 熊猴对南坡向的利用频率有明显的季节性变化, 这种现象在休息行为中尤为明显。冬季 (果实缺乏季节) 猴群对南向的选择明显高于夏季, 这可能与熊猴的行为热调节有关。在喀斯特石山, 不同时段太阳光的直接照射角度和时长是岩石表面温度变化的最主要原因, 气温与岩石表面温度差值最大可达 17 °C; 同时, 南坡向的温度普遍比其他朝向更高 (Larson et al. 2000)。广西弄岗国家级自然保护区内低温出现在冬季, 气温可低至 1.1 °C (黄中豪等 2007)。因此, 熊猴在寒冷季节增加南向的利用可能是为了减少维持体温所损耗的热量, 并且在南向更容易受到阳光直射而获得更多的热能。此外, 熊猴对崖壁の利用与温度成负相关。夏季时崖壁吸热后温度比环境温度更高, 因此熊猴在炎热的夏季通常选择阴凉处进行休息; 而冬季时裸岩表面更温暖, 因此熊猴在寒冷的冬季常常簇拥聚集在夜宿地 (崖壁) 附近晒太阳。如果夜宿地为背阳处, 猴群则会移动到山顶接受阳光直射。晒太阳行为一方面可以帮助熊猴获得热能, 维持体温恒定, 另一方面可以减少移动产生的能量支出, 这是一种高效的行为热调节策略 (Kelley et al. 2016)。相似的情形在黑叶猴中也有记录 (黄乘明等 2006)。研究发现, 温度是影响黑叶猴栖息地利用的重要因素, 与黑叶猴在石山中的行为热调节有密切关系 (Li et al. 2020a)。除了季节性温差的影响之外, 一天中不同时间段的温度变化与熊猴的日活动也有密切关系, 表现在熊猴的食物组成和行为节律具有显著的日时段变化 (Li et al. 2019)。因此, 温度与熊猴的行为活动有着紧密关联。

综上所述, 石山森林的熊猴对栖息地的利用受食物分布、捕食风险和温度的影响。果实

丰富季节猴群增加山坡 (果实丰富区) 的利用频率, 而果实缺乏季节则增加崖壁の利用频率, 利于熊猴在增大觅食利益的同时最大限度地降低捕食风险和能量消耗, 与其低能量的食性模式一致。另外, 增加南坡的利用、在崖壁和山顶晒太阳都是熊猴应对寒冷季节时维持体温的有效策略, 灵活的行为热调节能力是熊猴适应喀斯特森林的关键因素。

致谢 特别感谢华南师范大学江海声教授和孙儒泳院士对本研究的帮助和建议。感谢黄恒善、唐创斌和黄立彬三位同志协助收集野外数据。感谢张克处、农天应、宁林、徐静婷和彭莎莎五位同学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和北京林业大学 Majda Aouititen 博士帮助修改润色英文摘要, 在此表示衷心感谢。

参 考 文 献

- Albani A, Cutini M, Germani L, et al. 2020. Activity budget, home range, and habitat use of moor macaques (*Macaca maura*) in the karst forest of South Sulawesi, Indonesia. *Primates*, 61(5): 673–684.
- Albert A, Huynen M C, Savini T, et al. 2013. Influence of food resources on the ranging pattern of northern pig-tailed macaques (*Macaca leonina*). *International Journal of Primatology*, 34 (4): 696–713.
- Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49(3): 227–267.
- Camaratta D, Chavesóscar M, Bicca-Marques J C. 2017. Fruit availability drives the distribution of a folivorous-frugivorous primate within a large forest remnant. *American Journal of Primatology*, 79(3): e22626.
- Campos F A, Fedigan L M. 2009. Behavioral adaptations to heat stress and water scarcity in white-faced capuchins in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *American Journal of Physical Anthropology*, 138(1): 101–111.
- Chen T, Huang Z, Huang C, et al. 2020. Positional behaviours of François' langur (*Trachypithecus francoisi*) in the limestone forest of Nonggang, Guangxi, South-West China. *Folia*

- Primatologica, 91(3): 170–187.
- Chongtham N, Bisht M S, Haorongbam S. 2011. Nutritional properties of bamboo shoots: potential and prospects for utilization as a health food. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*, 10(3): 153–168.
- Coleman B T, Hill R A. 2014. Living in a landscape of fear: the impact of predation, resource availability and habitat structure on primate range use. *Animal Behaviour*, 88: 165–173.
- Cowlishaw G. 1997. Trade-offs between foraging and predation risk determine habitat use in a desert baboon population. *Animal Behaviour*, 53(4): 667–686.
- Gursky S L, Nekaris K A I. 2007. *Primate Anti-Predator Strategies*. US: Springer.
- Hill R A. 2006. Thermal constraints on activity scheduling and habitat choice in baboons. *American Journal of Physical Anthropology*, 129(2): 242–249.
- Hill R A, Dunbar R. 1998. An evaluation of the roles of predation rate and predation risk as selective pressures on primate grouping behaviour. *Behaviour*, 135(4): 411–430.
- Hill R A, Weingrill T, Barrett L, et al. 2004. Indices of environmental temperatures for primates in open habitats. *Primates*, 45(1): 7–13.
- Huang Z, Huang C, Tang C, et al. 2015. Dietary adaptations of Assamese macaques (*Macaca assamensis*) in limestone forests in southwest China. *American Journal of Primatology*, 77(2): 171–185.
- IUCN. 2020. The Red List of Threatened Species. [DB/OL]. [2020-05-06]. <http://www.iucnredlist.org/details/12549/0>.
- Kelley E A, Jablonski N G, Chaplin G, et al. 2016. Behavioral thermoregulation in *Lemur catta*: the significance of sunning and huddling behaviors. *American Journal of Primatology*, 78(7): 745–754.
- Larson D W, Matthes U, Kelly P E. 2000. *Cliff Ecology: Pattern and Process in Cliff Ecosystems*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Li Y, Huang X, Huang Z. 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, Huang Z, Zhou Q, et al. 2019. Daily activity pattern in Assamese macaques inhabiting limestone forest, southwest Guangxi, China. *Global Ecology and Conservation*, 20: e00709.
- Li Y, Ma G, Zhou Q, et al. 2020b. Ranging patterns and foraging patch utilization of Assamese macaques inhabiting limestone forests in southwest Guangxi, China. *Global Ecology and Conservation*, 21: e00816.
- Li Y, Ma G, Zhou Q, et al. 2020c. Seasonal variation in activity budget of Assamese macaques in limestone forest of southwest Guangxi, China. *Folia Primatologica*, 91(5):495–511.
- Lima S L, Dill L M. 1990. Behavioral Decisions made under the risk of Predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4): 619–640.
- Marsh L K, Chapman C A. 2013. *Primates in Fragments: Complexity and Resilience*. New York: Springer, 199–211.
- McFarland R, Barrett L, Costello M A, et al. 2020. Keeping cool in the heat: behavioral thermoregulation and body temperature patterns in wild vervet monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 171(3): 407–418.
- Monteza-Moreno C M, Crofoot M C, Grote M N, et al. 2020. Increased terrestriality in a neotropical primate living on islands with reduced predation risk. *Journal of Human Evolution*, 143: 102768.
- Overdorff D J. 1996. Ecological correlates to activity and habitat use of two prosimian primates: *Eulemur rubriventer* and *Eulemur fulvus rufus* in Madagascar. *American Journal of Primatology*, 40(4): 327–342.
- Ruppert N, Holzner A, See K W, et al. 2018. Activity budgets and habitat use of wild southern pig-tailed macaques (*Macaca nemestrina*) in oil palm plantation and forest. *International Journal of Primatology*, 39(2): 237–251.
- Stephens D W, Brown J S, Ydenberg R C. 2007. *Foraging, Behavior and Ecology*. Chicago and London: The University of Chicago Press.
- Terada S, Nackoney J, Sakamaki T, et al. 2015. Habitat use of bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba: selection of vegetation types for ranging, feeding, and night-sleeping. *American Journal of Primatology*, 77(6): 701–713.
- Wada K, Hamada Y, Li Y P, et al. 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.
- Xu Y, Lin S, He J, et al. 2017. Tropical birds are declining in the Hainan Island of China. *Biological Conservation*, 210: 9–18.
- Zhou Q, Luo B, Wei F, et al. 2013. Habitat use and locomotion of the François' langur (*Trachypithecus francoisi*) in limestone habitats of Nonggang, China. *Integrative Zoology*, 8(4): 346–355.
- 陈婷, 黄中豪, 黄乘明, 等. 2019. 广西弄岗黑叶猴的栖息地选择与利用. *生态学报*, 39(18): 6908–6915.
- 广西壮族自治区林业厅. 1993. 广西自然保护区. 北京: 中国林业出版社.
- 黄乘明. 2002. 中国白头叶猴. 桂林: 广西师范大学出版社.
- 黄乘明, 周岐海, 李友邦, 等. 2006. 广西扶绥黑叶猴活动节律和日活动时间分配. *兽类学报*, 26(4): 380–386.
- 黄中豪, 唐华兴, 刘晟源, 等. 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.
- 黄中豪, 周岐海, 李友邦, 等. 2007. 弄岗黑叶猴的日活动类型和活动时间分配. *动物学报*, 53(4): 589–599.
- 李克因. 1988. 弄岗自然保护区地貌分区及地貌发育初考. *广西植物*, (增刊): 33–51.
- 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): 120–127.
- 刘佳. 2019. 广西弄岗保护区鸟兽多样性、分布及占域模型研究. 桂林: 广西师范大学硕士学位论文, 33–37.
- 苏宗明, 赵天林, 黄庆昌. 1988. 弄岗自然保护区植被调查报告. *广西植物*, (增刊): 185–214.