

•研究报告•

基于PAE编码系统的半放养阿拉伯狒狒的行为多样性

宁致远^{1,2} 董贵信³ 唐虹⁴ 蓝道英^{1*} 胡慧建^{1*}

1 (广东省生物资源应用研究所, 广东省动物保护与资源利用重点实验室, 广东省野生动物保护与利用公共实验室, 广州 510260)

2 (中国科学院华南植物园, 广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650)

3 (广州长隆野生动物世界, 广州 511430)

4 (广东省珠海淇澳—担杆岛省级自然保护区, 广东珠海 519000)

摘要: 动物行为多样性作为生物多样性的重要组成部分, 与珍稀动物的迁地保护以及行为管理密切相关。2015年12月至2016年8月, 我们在广州长隆野生动物世界园区内的狒狒岛, 利用焦点取样法和瞬时扫描取样法, 观察并记录了半放养条件下阿拉伯狒狒(*Papio hamadryas*)行为的发生过程、内容和环境。基于以“姿势-动作-环境”(posture-act-environment, PAE)为轴心、以行为生态功能为依据的PAE编码系统, 对该环境下阿拉伯狒狒的行为进行分类和系统编码, 构建并利用PAE行为谱表征其行为多样性。结果如下: (1)研究中分辨并记录到阿拉伯狒狒的18种姿势, 120种动作, 208种行为; (2)记录到的行为可分别归入摄食、排遗、调温、配对、交配、育幼、亲密、高序位、威胁、攻击、屈服、通讯、聚群、休息、运动、玩耍、讨食和杂类18个类别中; (3)编制基于PAE编码系统的人工饲养阿拉伯狒狒行为谱, 描述了各种行为的相对发生频次与性别、年龄的关系; (4)在前人工作的基础上为非人灵长类PAE行为编码系统丰富了两类行为(玩耍行为和讨食行为), 描述了半放养环境下阿拉伯狒狒这两类行为的特点, 并探讨了其生态功能和适应意义; (5)基于PAE行为谱求得阿拉伯狒狒各年龄-性别组的行为多样性指数。本研究发现, 阿拉伯狒狒各年龄-性别组的行为多样性在总体层面上很接近, 在细分的行为层面上则有着渐进明显的差别。这表明, 利用PAE行为编码分类系统对动物的行为进行归类细分以及编码标准化, 对于行为多样性的研究是有帮助的。

关键词: 阿拉伯狒狒; 行为谱; PAE编码系统; 行为多样性; 半放养

Behavioral diversity of semi-captive hamadryas baboons (*Papio hamadryas*) on the basis of the PAE coding system

Zhiyuan Ning^{1,2}, Guixin Dong³, Hong Tang⁴, Daoying Lan^{1*}, Huijian Hu^{1*}

1 Guangdong Key Laboratory of Animal Conservation and Resource Utilization, Guangdong Public Laboratory of Wild Animal Conservation and Utilization, Guangdong Institute of Applied Biological Resources, Guangzhou 510260

2 Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

3 Guangzhou Chimelong Safari Park, Guangzhou 511430

4 Guangdong Zhuhai Qi'ao-Dan'gan Island Provincial Nature Reserve, Zhuhai, Guangdong 519000

Abstract: Diversity of animal behavior, as an essential part of biodiversity, is closely related to the *ex situ* conservation and behavior management of rare animals. We recorded the processes, contents, and surrounding habitat, derived from behaviors of semi-captive hamadryas baboons (*Papio hamadryas*) living in Guangzhou Chimelong Safari Park between December 2015 and August 2016. Both instantaneous scan sampling and focal animal sampling methods were used. The behavioral data were collected and coded based on the “posture-act-environment” (PAE) coding system which concerns posture, act, environment and the ecological function of behaviors. All observed behaviors of hamadryas baboons were classified and systematically

收稿日期: 2017-03-27; 接受日期: 2017-06-15

基金项目: 国家自然科学基金(31572257)、广东省自然科学基金(2015A030313870)和广东省科学院科技发展专项(2017GDASCX-0107)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: 13922339577@139.com, 2022132550@qq.com

encoded to construct the PAE behavior spectrum, and behavioral diversity was characterized simultaneously. A total of 18 postures, 120 acts and 208 behaviors were distinguished and the relative frequency of each behavior in relation to gender and age was described. Based on the ecological function of behaviors, these recorded behaviors were divided into 18 categories, including forage, eliminate, thermo-regulate, pair, mate, parent, affiliative, superior, threaten, aggression, submission, communicate, aggregate, rest, locomotive, play, beg, and miscellaneous behaviors. This ethogram extends previous behavioral lists and ethograms of non-human primate species constructed by our predecessors. Furthermore, two categories of behavior (play and beg) were enhanced in the non-human primates' PAE behavior coding system. The characteristics of these two categories of behaviors were described and discussed, and hence, they are proposed to be new adaptive behavior to the captive environment. This research also probed the ecological function and adaptable significance for most behavior categories, separately. Finally, the index of behavioral diversity among different sex-age classes of semi-captive *P. hamadryas* were calculated on the basis of PAE coding system. Our results suggest that the behavioral diversity among different sex-age classes of semi-captive *P. hamadryas* were very close to one other at the overall behavioral level, and the more subdivided the behavioral segmentation was, the more obvious the displayed differences. It also proves that the utilization of the PAE coding system to classify, subdivide, and standardize the behavior of animals will improve the study of behavioral diversity.

Key words: *Papio hamadryas*; ethogram; PAE coding system; behavioral diversity; semi-captivity

圈养野生动物的行为多样性是行为生态学研究热点领域(孟秀祥等, 2006)。尽管生物多样性概念被学界广泛使用, 关于生物多样性的文献中却很少涉及到行为多样性(Corderorivera, 2017)。Corderorivera (2017)提出了专有术语“Ethodiversity”来代指“行为多样性(behavioral diversity)”这一概念, 并将其定义为各生物学层次中行为特征的可变度, 包括个体水平(如动物的个性)、种群水平(如可选择的生殖对策)和生态系统水平(如物种之间的行为模式比较)。有学者认为, 不仅种群和物种层面上的行为差异(Caro & Sherman, 2012), 同种个体层面上的行为差异也应被视为是生物多样性的一部分(Stone et al, 2012)。行为多样性与功能多样性密切相关。有学者认为, 在某些情况下功能多样性就是行为多样性: 物种不仅是基因库和一系列生态属性的集合体, 它们还是大相径庭的行为实体(Corderorivera, 2017)。行为多样性与动物的保育也是密切相关的(Cassini, 1999; MacDonald, 2013)。维持动物的行为多样性对于局部种群的管理(Ryan, 2006)、重引入动物的存活率(MacDonald, 2013)以及动物福利的提高(Grandin, 2003)都是至关重要的。

动物行为多样性作为生物多样性的一个基础理论问题, 与濒危动物的成功保护相关。为了更好地探讨动物行为的多样性, 发展一种能将在时间和空间中连续变化的行为分解为基本单元, 以进行行为的编码分析的方法是很有必要的(蒋志刚等,

2001)。行为谱作为对某个动物物种一系列行为单元的综合描述, 反映了该物种可能存在的行为模式, 因此行为学者们普遍认为行为谱应该是任何动物行为学研究的起点(Lehner, 1996)。行为谱的构建在任何行为学研究的设计中都是一个重要的基础部分(Jennings, 1906; Tinbergen, 1959, 1963; Lorenz, 1973)。圈养动物的行为研究通常是为了提高动物个体的福利, 而行为谱是实现该目的的有效工具(Munita et al, 2016)。以往大多数有关行为谱的研究对行为只作概念描述性的定义(李进华, 1999; Thierry et al, 2000; 严康慧等, 2006)。由于缺乏对行为的系统编码, 从而难以将数理方法引入行为谱的系统比较和分析(蒋志刚, 2004)。由于传统行为谱的这些局限性, 所以很少被用于动物行为多样性的研究中(Schleidt et al, 1984)。为了量化行为学特征, 可以在物种层面研究个体的行为, 记录每种行为的发生频率和内容, 并在此基础上计算其多样性指数(Corderorivera, 2017)。以行为的基本单元“姿势-动作-环境”(posture-act-environment, PAE)为轴心, 以行为的生态功能为分类依据的PAE行为编码分类系统从结构上分辨行为的层次, 且行为数码化后还具有聚类价值(蒋志刚, 2000, 2004)。构建非人灵长类各个物种的PAE行为谱有利于非人灵长类行为研究的标准化、数据共享及非人灵长类不同种间的比较分析(田军东等, 2011)。

阿拉伯狒狒(*Papio hamadryas*)主要分布在非洲

的东北部和阿拉伯半岛的西南部(Wolfheim, 1983), 其父系型重层社会结构在非人灵长类动物中是独一无二的(Stammach, 1987)。由于食物和水在其栖息地的稀疏分布, 与其他灵长类动物相比, 阿拉伯狒狒有较大的活动范围和较长的日行进距离(Kummer, 1968; Sigg & Stolba, 1981; Swedell, 2002), 大群体在日常行进中会分散成较小的觅食群体(Schreier & Swedell, 2010)。在行为学方面, 已见报道的是有关其迁徙行为(Phillips-Conroy et al, 1992)、觅食行为(Jones & Pillay, 2004)、繁殖行为(Jolly & Phillips-Conroy, 2003)、集群行为(Zinner et al, 2001)、冲突行为(Güth & Güth, 1998)和工具使用行为(Beck, 1972, 1973)以及活动时间格局(陈静等, 2016)等方面的研究, 而缺少基于PAE的行为谱研究。本研究利用PAE行为编码分类系统, 对半放养条件下的阿拉伯狒狒进行行为多样性的初步研究, 并编制行为谱。

1 材料与方法

1.1 研究地点和观察对象

研究地点位于广州市长隆野生动物世界内的狒狒岛。狒狒岛是一处面积约为500 m²、三面环水的人造景观, 岛上主要设施包括内室、石屋、石山、木桥、假树、吊索及秋千等, 可为阿拉伯狒狒提供食物以及自由活动的庇护所。内室为面积约70 m²的笼舍。饲养员每日17:30在内室中放置充足的食物(水果、蔬菜和精饲料等)并打开内室门让阿拉伯狒狒入内自由取食。每日8:30, 饲养员打开内室门放出阿拉伯狒狒在岛上自由活动, 并打扫内室笼舍, 清理食物残渣。阿拉伯狒狒在岛上自由活动期间, 饲养员会不定时往岛内少量投食。

由于广东省属亚热带季风气候区, 没有明显的四季变化, 根据温度与降水量可将研究地全年作干湿两季划分。其中: 湿季是4–9月, 伴随较高的温度与较多雨量; 干季是1–3月和10–12月, 气候相对较干燥, 温度也较低(简茂球, 1994)。

本研究选择狒狒岛上展出的所有半放养状态的阿拉伯狒狒为观察对象, 并将其视为一个队级单位(由几个族和外族单元组成)看待。该队31只个体分别包括了成年雄性6只, 成年和亚成年雌性13只, 未成年个体12只。

本文依据阿拉伯狒狒的体型、外貌特征及第二

性征等, 对全部31只个体进行个体识别、命名, 划分为5个年龄–性别组:

婴幼儿组[0, 1): 此组体型最小, 四肢纤细; 脸形为长尖型, 面部褶皱最多; 全身呈灰黑色, 腹部为裸露的白色皮肤。半岁左右毛色由灰黑转变为黄色。婴幼儿常于母猴怀中吮乳或在其附近活动; 雄性具明显的粉色阴茎, 雌性会阴部色红。研究期间共有6只。

青少年组(♀: [1, 3), ♂: [1, 3)): 体型较亚成年个体小, 面部褶皱较多, 第二性征不明显。2岁以上为青年, 体纤细。研究期间共有6只。

亚成年组(♀: [3, 4), ♂: [3, 4)): 体型和同性别成年个体很接近, 面部褶皱少。雌性乳头较明显, 会阴部常出现较明显的性皮肿; 雄性头部两侧和肩背部长出长毛, 形如蓑衣, 攻击性增强。研究期间共有3只。

成年雌性组[4–): 体型比成年雄性小很多, 呈棕绿色, 头型为圆形; 面部长尖, 褶皱最少; 具明显乳头, 左右乳头在长度、颜色上差异较明显; 会阴部常出现明显的性皮肿。研究期间共有10只。

成年雄性组[4–): 体型最大, 蓑毛明显, 体色为灰褐色, 体格健壮; 两眼漆黑深陷, 吻部很长, 略似狗头, 上颚的犬齿长而突出; 面部宽大, 褶皱最少; 阴茎修长明显, 阴囊和臀部连成一整块呈鲜红色的皮垫。研究期间共有6只。

1.2 研究方法

2015年12月在狒狒岛外围进行预观察, 对狒狒岛群内所有个体进行个体识别、命名以及年龄–性别组划分。2016年1–8月采用焦点取样法和瞬时扫描取样法进行PAE行为谱有效数据的采集工作。在90天的观察中, 每天基本上从8:30开始到17:30结束(期间休息1 h), 有效观察时间累计达到700 h。焦点取样法: 随机选取群内1个个体作为焦点动物, 以收集其在预先选定时间长度内的行为数据, 本研究每个个体取10分钟, 然后选取其他个体作观察(Altmann, 1974; Rhine & Flamigon, 1978)。瞬时扫描取样法: 预先设定取样时间点, 然后在时间点上, 对所有可见个体或特别的性别年龄组如成年雌性(或定义的研究对象群体)的所有可见个体进行行为取样。以每个个体第一眼被看到的数秒内辨认出的行为做记录, 个体为观察记录单位, 扫描取样时间在1min左右, 超过即停止取样。取样间隔10 min, 以

保证样本间的相对独立性(Altmann, 1974)。该方法主要用于记录各行为的发生频次。只要可能, 取样时间外观察到的新奇特行为也作特别记录。对狒狒岛群内全部个体的个体识别、命名和年龄-性别组划分工作在预观察阶段完成, 在正式收集行为数据时主要记录动物行为的观察时间、动物代码、行为代码或简述(按PAE分解)。本研究对半放养阿拉伯狒狒行为进行规范和PAE系统编码的工作部分主要参考了蒋志刚(2000)对麋鹿(*Elaphurus davidianus*)行为进行编码的方法以及其他非人灵长类已有行为谱的相关行为术语(李进华, 1999; Thierry et al, 2000; 田军东等, 2011; 李勇等, 2013; 崔多英等, 2014)。

行为数据统计分析使用Excel和SPSS软件。先分别统计干湿两季行为的发生情况; 再计算各年龄-性别组中全部行为频次的平均值, 最后求出某个年龄-性别组中特定行为的发生频次占所有年龄-性别组中此种行为总频次的百分比。行为频次由低到高依序表示为: 0-1%, 1-5%, 和 > 5%。

计算样本的绝对行为多样性指数 H (absolute diversity index)及最大行为多样性指数 H_{\max} , 从而求出行为的相对多样性指数(relative diversity index, r)以及校正多样性指数 r -variable (Stolba, 1983)。 $P_i = f_i / \sum f_i$, 其中 f_i 为样本行为流里第 i 种行为的发生频次, 则: $H = -\sum_{i=1}^s (P_i \log_2 P_i)$; $H_{\max} = \log_2 N$, 其中 N 为半放养阿拉伯狒狒的PAE行为谱中所含行为的类别数; H_{\max} 代表行为谱的 N 种行为等概率出现, 即最大行为多样性指数; $r = H/H_{\max}$, 即相对行为多样性指数, 反映绝对行为多样性指数 H 和最大行为多样性指数 H_{\max} 的相对关系。同理, $H_{\text{variable}} = \log_2 n$, 其中 n 为行为谱特定行为类别的所有行为元素数, H_{variable} 代表行为谱中某一行为类型的所有行为元素等概率发生时的行为多样性指数; $r\text{-variable} = H/H_{\text{variable}}$, 即校正行为多样性指数, 反映行为谱中特定行为类型的具体行为多样性指数 H 和其最大行为多样性指数 H_{variable} 的相对关系(孟秀祥等, 2006)。

2 结果

2.1 阿拉伯狒狒的姿势编码

本研究共分辨和记录到阿拉伯狒狒的18种姿

势: 站、立、坐、蹲、趴、躺、靠、蜷缩、悬挂、行、跑、跳、攀爬、爬跨、抱、背负、携挂和哺(表1)。上述姿势中的前17种为雌性与雄性所共有; “爬跨”在雄性和雌性中均有出现, 多见于雄性; “背负”在雄性和雌性中均有出现, 以雌性最为常见; “携挂”多见于成年雌性与未成年个体之间; “哺”是成年雌性喂婴幼儿母乳时的姿势。前7种为静止姿势; “行”、“跑”、“跳”、“攀爬”和“爬跨”属于运动姿势; “抱”、“携挂”、“背负”和“哺”大部分时候作为成年雌性对未成年幼猴照料的姿势。阿拉伯狒狒各种姿势定义如下:

站(standing): 四肢直立承重。

立(rearing): 两后肢直立承重, 两前肢离开地面支撑物(如地面或树枝等), 但是手部可以扶握上部树枝。

坐(sitting): 指臀部接触地面支撑物, 两后肢向前伸展, 两前肢离开支撑物。

蹲(squatting): 指两后肢弯曲承重, 两前肢离开地面支撑物, 臀部不接触支撑物。

趴(groveling): 指四肢、腹部接触地面等支撑物。

躺(lying): 指四肢伸展, 只有身体的一侧接触地面等支撑物。

蜷缩(crouching): 指个体受到攻击后, 上体或整个身体伏在地上, 面部或下颌贴近地面, 眼睛紧盯攻击者或观察周围环境; 或坐于地面, 常伴有尖叫声, 眼睛避免与攻击者正视。

悬挂(hanging): 指肢体通过各种形式(四肢、单侧或双侧肢体)固定于树枝等非地面支撑物, 身体下垂。

行(moving): 指通过前后肢左右交错接触地面支撑物, 让身体向前位移。

跑(running): 指通过前后肢快速左右交错接触地面支撑物, 让身体快速向前位移。

跳(jumping): 指通过两前肢或/和两后肢同时撑地发力, 身体完全离开地面或树枝等支撑物, 向前或向两侧发生瞬时位移。

攀爬(climbing): 通过前后肢左右交错接触非地面支撑物(如树干、树枝、岩壁等), 令身体向上发生位移。

靠(leaning on): 指身体一侧接触并依靠着非地面支撑物, 或身体一侧接触并依靠其他个体。

爬跨(mounting): 指某一个体身体前倾, 腹部与另一个体背部贴近, 双手抓扶后者背部, 尾巴自然下垂, 其阴部挨近后者阴部并伴随腰臀部抽动。

抱(cradling): 指某一个体通过单侧或双侧前肢将其他个体揽于怀中。

携挂(carrying below the abdomen): 指某一个体将未成年个体自一个位点转移至另一位点, 未成年个体在此过程中一直位于携带者的腹部, 并以前后肢抓住携带者腹部皮毛, 携带者常用一侧前肢帮助被携带者固定。

背负(carrying on the back): 指某一个体将未成年个体自一个位点转移至另一位点, 未成年个体在此过程中一直坐或卧于携带者的背部, 常以前后肢抓住携带者背部皮毛。

哺(nipple holding): 成年雌性坐着或站着, 让未成年个体以嘴含前者乳头。

2.2 阿拉伯狒狒的动作及编码

研究中共分辨和记录到阿拉伯狒狒120种动作, 并进行了编码(表2)。结果表明, 阿拉伯狒狒四肢的动作类型最多, 达49种, 其次为嘴部动作, 计27种。

2.3 阿拉伯狒狒行为发生的环境及其编码

本研究中分辨和记录到阿拉伯狒狒行为发生的环境(包括生物环境和非生物环境)共23种, 并对这些环境进行了编码(表3)。

2.4 阿拉伯狒狒的PAE行为谱

参考了其他灵长类的研究, 我们观察记录到阿拉伯狒狒的208种行为, 并根据这些行为的生态功能归纳划分为摄食、排遗、调温、配对、交配、育幼、亲密、高序位、威胁、攻击、屈服、通讯、聚群、休息、运动、玩耍、讨食、杂类等18类(附录1)。

其中摄食、排遗和调温属于生存行为, 配对、交配和育幼属于繁殖行为, 亲密、高序位、威胁、攻击、屈服、通讯和聚群属于社会行为, 休息、运动和讨食属于个体行为, 玩耍行为包括了个体行为(个体玩耍)和社会行为(社会玩耍)。参考其他研究, 上述18类行为定义如下:

摄食行为(ingestive behavior): 指个体采食所在环境中能获得的食物资源(如狒狒岛上的小型哺乳动物、鱼类、昆虫、植物的各部分等)以及捡拾食物(主要来源于人工投喂)、饮水、摄取矿物质、婴幼儿吮乳等行为。

排遗行为(eliminate behavior): 指动物个体在食物消化后排出食物残渣、尿液以及应对紧急情况时发生的排粪、排尿等行为。

调温行为(thermo-regulatory behavior): 指个体为了维持机体恒温而作出的适应外界环境温度的行为, 包括抱团取暖、水上静息、树下静息等。

配对行为(pairing behavior): 指成年或亚成年个体出于维持性伙伴关系的目的而发生的一系列行为, 通常在雌雄个体间发生, 仅包括交配前的行为, 如跟随、邀配等。

交配行为(mating behavior): 指成年或亚成年个体出于繁殖目的而发生的一系列姿势和动作, 如爬跨、交配、射精等。

育幼行为(parental behavior): 指成年雌性对未能独立生活的幼崽表现出哺育以及照料的行为。

亲密行为(affinitive behavior): 指不同个体之间所发生的一系列用以确定或维持亲和关系的行为。如互相理毛、挨坐等。

高序位行为(superior behavior): 指家庭单元内

表1 阿拉伯狒狒的姿势编码
Table 1 Posture codes for *Papio hamadryas*

姿势 Posture	编码 Code	姿势 Posture	编码 Code
站 Standing	1	跑 Running	10
立 Rearing	2	跳 Jumping	11
坐 Sitting	3	攀爬 Climbing	12
蹲 Squatting	4	靠 Leaning on	13
趴 Groveling	5	爬跨 Mounting	14
躺 Lying	6	抱 Cradling	15
蜷缩 Crouching	7	携挂 Carrying below the abdomen	16
悬挂 Hanging	8	背负 Carrying on the back	17
行 Moving	9	哺 Nipple holding	18

表2 阿拉伯狒狒的动作及编码

Table 2 Act codes for *Papio hamadryas*

动作 Action	编码 Code	动作 Action	编码 Code
头颈部 Head and neck		挖 Dig	59
摆头 Swing	1	拔 Pluck	60
点头 Nod	2	掀 Uncover	61
前伸 Extend forward	3	摘 Pick	62
左转 Turn left	4	剥 Strip	63
右转 Turn right	5	掰 Break off with hand	64
抬头 Raise head	6	拉 Haul	65
低头 Bow head	7	拽 Drag	66
歪头 Wry neck	8	捋 Stroke	67
头顶 Butt	9	揪 Pull	68
嘴部 Mouth		捏 Pinch	69
啃 Gnaw	10	推 Push	70
嚼 Chew	11	举 Lift	71
舔 Lick	12	摇 Shake	72
咬 Bite	13	抱 Embrace	73
吻 Kiss	14	搓 Rub	74
衔 Hold in mouth	15	拍 Slapping	75
吐 Vomit	16	敲 Knock	76
缩唇 Lip shrink	17	甩 Throw	77
张嘴 Open mouth	18	触碰 Touch with finger	78
咂嘴 Lip flipper	19	四肢站立 Standing	79
露齿 Showing teeth	20	三肢站立 Three-legs standing	80
蹰牙 Teeth chattering	21	后肢站立 Hind-legs standing	81
伸舌 Tongue out	22	前迈 Step forward	82
吞咽 Swallow	23	后退 Step backward	83
闭嘴 Close mouth	24	侧迈步 Step diagonally	84
吮吸 Suck	25	跑 Running	85
呵欠 Yawn	26	跳 Jumping	86
喷嚏 Sneeze	27	踢 Kick	87
打嗝 Burp	28	踩 Step on	88
咳嗽 Cough	29	翘腿 Leg raised	89
鸣叫 Bleat	30	攀爬 Climbing	90
哀鸣 Whine	31	单前肢击地 One foreleg hits	91
尖叫 Scream	32	前肢击地 Forelegs hit	92
吠叫 Bark	33	单前肢弯曲 One foreleg bends	93
嚎叫 Howl	34	前肢弯曲 Forelegs bent	94
吼叫 Roar	35	单前肢伸直 One foreleg straightens	95
低吼 Growl	36	前肢伸直 Forelegs straighten	96
眼耳鼻 Eye, ear and nose		单后肢弯曲 One hind-leg bends	97
闭眼 Close eyes	37	后肢弯曲 Hind-legs bend	98
眨眼 Blink	38	单后肢伸直 One hind-leg straightens	99
瞪眼 Stare	39	后肢伸直 Hind-legs straighten	100
注视 Watch	40	腰荐腹部 Hindquarter	
瞥视 Glance	41	抖 Shiver	101
眺望 Overlook	42	平腰 Plane	102
展耳 Unfurl ears	43	伸腰 Stretch	103
耳后伏 Ears laid back	44	弯腰 Bend	104
呼气 Exhale	45	塌腰 Cave	105
吸气 Inhale	46	左转身 Turn left	106
嗅 Sniff	47	右转身 Turn right	107
触 Touch with muzzle	48	翘尾 Tail raised	108
面部 Face		上卷尾 Tail up-arched	109
皱眉 Frown	49	下卷尾 Tail down-arched	110
抬眉 Brow lift	50	拍尾 Tail shake	111
颊囊填充 Fill in the cheek pouch	51	垂尾 Tail down	112
四肢 Limbs		排粪 Defecate	113
按 Press	52	排尿 Urinate	114
握 Hold	53	爬跨 Mount	115
揽 Pull into arms	54	勃起 Erect	116
扶 Lean on	55	插入 Insert	117
抓 Grasp	56	抽动 Vellicate	118
理毛 Groom	57	射精 Ejaculate	119
挠 Scratch	58	退下 Withdraw	120

表3 阿拉伯狒狒行为发生的环境及其编码
Table 3 Environments and their codes of behaviors for *Papio hamadryas*

环境 Environment	生物环境 Biotic (E1)	非生物环境 Abiotic (E2)	编码 Code
乔木 Arbor	√		1
灌丛 Shrub	√		2
崖壁 Cliff		√	3
岩坡 Rock slope		√	4
岩石 Stone		√	5
裸地 Bare ground		√	6
沙地 Sandlot		√	7
水源 Water		√	8
木桥 Wooden bridge		√	9
阳面 Solar slope		√	10
阴面 Lunar slope		√	11
半阳面 Semi-solar slope		√	12
人造丰容物 Man-made object for enrichment		√	13
雄性 Male	√		14
雌性 Female	√		15
婴幼儿 Infant	√		16
青少年猴 Juvenile	√		17
亚成体猴 Subadult	√		18
雌猴与婴幼儿 Female and infant	√		19
家庭群 One male unit	√		20
混合群 Mixed group	√		21
聚合群 Large semi-cohesive band	√		22
单一个体 Single	√		23

地位高的个体向低位个体所表现出来的行为, 或者是应对其他家庭单元个体的挑衅所表现出来的行为。如高序位个体来后, 低序位个体让位走开。

威胁行为(threatening behavior): 指个体之间发生冲突时表达威胁恐吓的行为, 如瞪眼、抬眉、露齿、击地等。

攻击行为(aggressive behavior): 指成年或亚成年个体之间发生冲突的竞争行为, 表现为突然的快速移动和激烈的身体接触, 主要发生在雄性个体之间。雌性个体发生该行为时常伴有尖叫。

屈服行为(submissive behavior): 指个体在受到威胁或被攻击后表现出的一系列回避伤害的行为, 如逃逸、退却、蜷缩等。

通讯行为(communication behavior): 指家庭单元内、外个体之间通过特定的声音或姿势和动作传

递信息的行为。

聚群行为(agggregation behavior): 指多个个体通过某种特定的形式而聚集, 并表现出相互联系和相互影响的行为。如婴幼儿个体聚集在一块活动。

休息行为(resting behavior): 指个体在适宜的环境里维持一定的姿势不改变, 机体呈放松状态。

运动行为(locomotive behavior): 指个体通过四肢活动完成身体位移的行为, 如行走、奔跑、跳跃等。

玩耍行为(playing behavior): 指个体在身体健康、吃喝无忧的前提下有意识自发作出轻松的表情和夸张的肢体动作, 包括一系列不完整的、被夸大的以及调整的行为模式, 如摔跤玩耍、捉迷藏、玩耍式爬跨等。主要在未成年个体观察到。

讨食行为(begging behavior): 指个体自发地做出特定的动作吸引饲养员的注意力从而获取食物的行为, 如倒立、拍水、后空翻等。

杂类行为(miscellaneous behavior): 指不同于上述类别暂难归类且发生频次较低的行为。

2.5 半放养阿拉伯狒狒的行为多样性指数

依据PAE行为谱的行为类型和各行为发生的频次, 求得半放养阿拉伯狒狒5个年龄-性别组总体(所有行为类别)的绝对行为多样性指数 $H_{总}$ ($3.66 \pm 0.21, n = 5$)及相对行为多样性指数 $r_{总}$ ($0.90 \pm 0.02, n = 5$)。5个年龄-性别组的行为多样性在总体水平上很接近(表4)。

成年组两性间的行为多样性无论在行为的总体层面还是在刚性与弹性划分的较大的行为层面上都非常接近, 在更为细分的行为层面上(如玩耍与讨食)则有着明显的差别。成年组两性间的玩耍行为的绝对行为多样性指数($H_{玩}$)以及讨食行为的校正多样性指数($r_{讨}$)都极为接近, 成年雌性的玩耍行为的校正多样性指数($r_{玩}$)低于成年雄性, 而其讨食行为的绝对行为多样性指数($H_{讨}$)远高于成年雄性, 表明成年雄性玩耍行为的均匀度比成年雌性的要高, 而成年雌性讨食行为的类型和发生频次比成年雄性的要多。

青少年组的玩耍行为的多样性最高($H_{玩} = 3.1518, r_{玩} = 0.8282$), 成年雌性组的讨食行为的多样性最高($H_{讨} = 2.9437, r_{讨} = 0.9812$)。由于没有婴幼儿组讨食行为的观察记录, 所以该组未作讨食行为多样性指数的计算。

表4 半放养阿拉伯狒狒不同年龄-性别组的行为多样性
Table 4 Behavioral diversity of different sex-age classes of semi-captive *Papio hamadryas*

年龄-性别组 Sex-age classes	总体 Total		刚性行为 Behaviors of inelasticity		弹性行为 Behaviors of elasticity		玩耍行为 Playing behavior		讨食行为 Begging behavior	
	$H_{\text{总}}$	$r_{\text{总}}$	$H_{\text{刚}}$	$r_{\text{刚}}$	$H_{\text{弹}}$	$r_{\text{弹}}$	$H_{\text{玩}}$	$r_{\text{玩}}$	$H_{\text{讨}}$	$r_{\text{讨}}$
成年雄性 Adult male	3.8489	0.9230	1.5189	0.6542	2.3300	0.6297	1	1	0.9785	0.9785
成年雌性 Adult female	3.8953	0.9341	1.4554	0.6268	2.4399	0.6594	1.0612	0.6695	2.9437	0.9812
亚成年 Subadult	3.7118	0.8901	1.6922	0.7288	2.0196	0.5458	2.2028	0.7846	0.8453	0.8453
青少年 Juvenile	3.5498	0.8685	1.6552	0.7129	1.8946	0.5285	3.1518	0.8282	2.1793	0.9386
婴幼儿 Infant	3.3094	0.8943	1.5260	0.6572	1.7834	0.5945	2.9691	0.8067	—	—

3 讨论

3.1 半放养阿拉伯狒狒PAE行为谱的建立

PAE行为编码分类系统首先用于哺乳动物有蹄类中偶蹄目的行为研究, 蒋志刚(2000)分辨并记录了麋鹿的12种姿势、92种动作和134种行为。在非人灵长类的PAE行为谱行为研究方面, 田军东等(2011)报道了太行山猕猴(*Macaca mulatta tcheliensis*)的14种姿势、93种动作和121种行为, 李勇等(2013)报道了滇金丝猴(*Rhinopithecus bieti*)的14种姿势、82种动作和143种行为, 崔多英等(2014)分辨并记录了黔金丝猴(*R. brelichi*)的16种姿势、107种动作和136种行为, 肖俊等(2016)分辨并记录了岷山藏酋猴(*Macaca thibetana*)的15种姿势、91种动作和116种行为。本研究利用PAE行为编码分类系统比较了上述非人灵长类物种的共有典型行为及各自独特的行为, 结果表明, 阿拉伯狒狒作为典型的地栖型猴类, 其行为与田军东等(2011)及肖俊等(2016)研究的猕猴属(*Macaca*)、李勇等(2013)及崔多英等(2014)研究的仰鼻猴属(*Rhinopithecus*)这些半地栖型和树栖型的猴类行为有所差异, 有一些行为在上述研究中未见报道, 如背雌、触睾问候、咬颈、抬眉、原地纵跳等。研究中发现, 阿拉伯狒狒各年龄-性别组的行为多样性在总体层面上很接近, 在细分的行为层面上则有着渐进明显的差别。这表明, 利用PAE行为编码分类系统对动物的行为进行归类细分以及编码标准化, 对于行为多样性的研究是有帮助的。

3.2 半放养阿拉伯狒狒的玩耍行为和讨食行为

本研究在前人工作的基础上为非人灵长类PAE行为编码系统丰富了两类行为: 玩耍行为和讨食行为。对这两类行为归类和编码, 有助于对其进

行标准化研究以及在非人灵长类种间的比较分析。玩耍行为是高等动物幼体的重要行为之一, 而灵长类是哺乳动物中表现玩耍行为最多和最复杂的。具有亲缘关系的灵长类动物之间也会有智力的差异(Jolly, 1985), 将非人灵长类按其表现玩耍行为形式的复杂程度来排序, 依次是猿类、旧世界猴类、新世界猴类、原猴亚目猴类。非人灵长类玩耍行为的发生情况还和其食物和日活动范围相关, 一些能整个群体集中移动并在移动之前花费更多时间待在一个取食地点的物种比那些频繁地移动或者以分散的群体在取食地点之间移动的物种会玩耍得更频繁^①。群大小也会影响社会玩耍和单独玩耍的比例, 群体大的红尾长尾猴(*Cercopithecus ascanius*)和红疣猴(*Ptilocolobus rufomitratus*)进行社会玩耍的比例更高, 群体较小的青长尾猴(*Cercopithecus mitis*)和黑白疣猴(*Colobus polykomos*)的社会玩耍比例较低, 黑猩猩(*Pan troglodytes*)玩耍类型的比例随着玩耍同伴的数量变化而发生显著改变(Bruner, 1972)。本研究按照玩耍行为的运动训练功能和社交功能区分并记录了半放养条件下阿拉伯狒狒的15种玩耍行为: 追逐玩耍、摔跤玩耍、跳跃玩耍、个体物品玩耍、物品争夺、个体携物运动、交互性携物运动、频繁拥抱、玩耍邀请、玩耍式爬跨、抱婴玩耍、架桥玩耍、翻跟斗、捉迷藏、荡秋千。研究中发现, 阿拉伯狒狒的婴幼儿个体比少年个体的玩耍主动性更强, 而在个体间的相互玩耍行为中表现最为主动的是青年个体。但是青年个体的这种玩耍主动性会随着年龄进一步增长在亚成年时期迅速降低, 这点和其他研究者的报道有所不同^②。区别于本能层面的觅食行为, 讨食行为通过发

① 江峡 (2010) 三种笼养灵长类幼体的玩耍行为. 硕士学位论文, 广西师范大学, 桂林.

出视觉或声音信号吸引注意力来获取他者占有的资源,是具有可塑性的后天行为。在某些情况下,讨食行为属于联想学习而不是本能学习,例如猫和狗通过向人类展示仪式化的动作和姿势获得非食物相关的资源(如运动、玩耍或挠痒理毛的机会)。从进化的角度来看,个体对社会环境表现出某种敏感性,并且能够将这些手势信号调整到引起对方注意的状态是非常重要的(Pika et al, 2003)。非人灵长类动物生活在复杂的社会群体中,相关的研究发现它们能灵活使用各种手势与同类交流(Goodall, 1986; Maestripieri & Call, 1996; Tomasello et al, 1997)。有学者认为在动物园圈养环境下雄性狮尾猕猴(*Macaca silenus*)和雄性白眉长臂猿(*Hylobates hoolock*)展示的讨食行为可能是一种智能的适应性反应,此类行为的表达水平可能取决于非人灵长类物种的认知复杂性和社会交际能力(Mallapur & Choudhury, 2003)。人类的社会学习允许新颖的行为通过社群快速传播,许多野生动物的讨食行为其实也类似于这种情况(Donaldson et al, 2012)。有研究发现,宽吻海豚(*Tursiops truncatus*)会和任何擅长捕获猎物的个体保持非常近的距离,并展示出讨食行为(Connor & Smolker, 1985),而海豚的社会结构并没有受到个体讨食行为的影响(Perrtree & Cox, 2013)。海豚幼崽能从母亲那里学习讨食(Donaldson et al, 2012)。

对半放养条件下阿拉伯狒狒讨食行为的观察,发现年轻的雌性个体能通过观察来学习年长雌性个体的讨食动作和姿势,并在该行为发展过程中自发地差异化,演变为具有个体辨识度的行为形式。比如一成年雌性的讨食行为形式为前肢拍打水面,另一青少年雌性在前者拍打水面的基础上结合旋转身体的动作,发展出了旋身拍水的讨食行为形式。在有竞争者讨食的情况下,资源占有者的注意力本身就属于稀缺资源,因此阿拉伯狒狒讨食行为差异化,发展出具有个体辨识度的行为信号,可能是一种应对注意力资源竞争的适应性反应。研究中还发现,阿拉伯狒狒的雌性个体比雄性个体表现出频次更高和形式更丰富的讨食行为,其讨食行为的绝对行为多样性指数($H_{\text{讨}}$)远高于成年雄性。雄性个体里只有唯一一只幼年受过人为训练的个体展示了后空翻的讨食行为形式,其他5个雄性个体的讨食行为通常只表现为眼神持续注视的形式。而雌性

个体在讨食方面则展示了较为丰富的行为形式:倒立、点头、原地旋身、拍打树干、拍打水面、旋身拍水、直立跳跃、起身跳跃、装死。

由于其相对较高的能量需求,繁殖活跃的非人灵长类成年雌性个体可能会非常积极地探索潜在的环境和资源,其行为可塑性相对会更强(Cunningham et al, 2011)。而阿拉伯狒狒成年雄性个体在控制一雄多雌繁殖单元(one-male/multi-female units, OMU)方面的投资可能使它们在探索性的行为上更为谨慎。有研究认为讨食行为不局限于发生在资源稀少的情况下,而是也可发生在食物充足的背景下,因为讨食的主要目的不仅仅是获得营养奖励,高序位个体倾向于把讨食作为食物获取的手段,而较低序位的个体可能有其他的社会动机,比如通过讨食来测试自身在群体中的等级地位(Goldstone et al, 2016)。相对于成年雄性,雌性和年轻的个体更倾向于讨食,很可能是因为成年雄性通过相互争斗就能得到近似线性的清楚有序的等级排位(Surbeck et al, 2011),它们不需要别的措施来确定个体间关系的质量。另一方面,雌性的等级层次结构不太线性,比雄性的更复杂(Stevens et al, 2007),因此更可能利用诸如讨食行为这样的方式来测试个体间的社会关系。

本研究在参考前人工作的基础上,通过比较系统的观察和记录建立了基于PAE行为编码系统的阿拉伯狒狒行为谱以表征其行为多样性,为其他非人灵长类动物的行为谱以及行为多样性研究提供了数据参照,为非人灵长类的种内与种间的比较行为生态学研究提供了参考。

致谢: 广东长隆集团对本研究工作给予大力支持,提供了研究场地以及部分研究资金。广州长隆野生动物世界的张学礼院长、吴坤经理以及杜雪晴、罗裕、张致远等工作人员在生活、数据收集中提供了极大的帮助。在工作及写作过程中,得到了袁喜才研究员的悉心指导和帮助。谨此一并致谢。

参考文献

- Altmann J (1974) Observational study of behaviour sampling methods. *Behaviour*, 49, 227–267.
- Beck BB (1972) Tool use in captive hamadryas baboons. *Primates*, 13, 277–295.

- Beck BB (1973) Cooperative tool use by captive hamadryas baboons. *Science*, 182, 594–597.
- Bruner JS (1972) The nature and uses of immaturity. *American Psychologist*, 27, 687–708.
- Caro T, Sherman PW (2012) Vanishing behaviors. *Conservation Letters*, 5, 159–166.
- Cassini MH (1999) Importancia de la Etología en la Conservación. *Etología*, 7, 69–75. (in French with English abstract)
- Chen J, Wu BL, Lu QB (2016) Diurnal activity pattern and seasonal variations of captive *Papio hamadryas*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 27, 3719–3726. (in Chinese with English abstract) [陈静, 武丙琳, 鲁庆彬 (2016) 圈养阿拉伯狒狒日活动时间格局及季节差异. *应用生态学报*, 27, 3719–3726.]
- Connor RC, Smolker RS (1985) Habituated dolphins (*Tursiops* sp.) in Western Australia. *Journal of Mammalogy*, 66, 398.
- Cordero-Rivera A (2017) Behavioral diversity (ethodiversity): a neglected level in the study of biodiversity. *Frontiers in Ecology and Evolution*, <http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fevo.2017.00007/full>. (accessed on 2017-02-20)
- Cui DY, Niu KF, Tan CL, Yang MY, Zhang YY, Zhang JG, Yang YQ (2014) Behavior coding and ethogram of Guizhou snub-nosed monkey (*Rhinopithecus brelichi*). *Sichuan Journal of Zoology*, 33, 815–828. (in Chinese with English abstract) [崔多英, 牛克锋, Chia Luen Tan, Mouyu Yang, 张媛媛, 张金国, 杨业勤 (2014) 黔金丝猴的行为谱及 PAE 编码系统. *四川动物*, 33, 815–828.]
- Cunningham C, Anderson J, Mootnick A (2011) A sex difference in effect of prior experience on object-mediated problem-solving in gibbons. *Animal Cognition*, 14, 599.
- Donaldson R, Finn H, Bejder L, Lusseau D, Calver M (2012) The social side of human wildlife interaction: wildlife can learn harmful behaviours from each other. *Animal Conservation*, 15, 427–435.
- Goldstone LG, Sommer V, Nurmi N, Stephens C, Fruth B (2016) Food begging and sharing in wild bonobos (*Pan paniscus*): assessing relationship quality. *Primates*, 57(3), 1–10.
- Goodall J (1986) *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*. Harvard University Press, Boston.
- Grandin T (2003) Transferring results of behavioral research to industry to improve animal welfare on the farm, ranch and the slaughter plant. *Applied Animal Behaviour Science*, 81, 215–228.
- Güth S, Güth W (1998) Male fights of hamadryas baboons. *Journal of Theoretical Biology*, 190, 1–14.
- Jennings HS (1906) *Behavior of the Lower Organisms*. The Columbia University Press, New York.
- Jian MQ (1994) The division of seasons for the South China region. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 33, 131–133. (in Chinese with English abstract) [简茂球 (1994) 华南地区气候季节的划分. *中山大学学报(自然科学版)*, 33, 131–133.]
- Jiang ZG (2000) Behavior coding and ethogram of the Père David's deer. *Acta Theriologica Sinica*, 20, 1–12. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚 (2000) 麋鹿行为谱及 PAE 编码系统. *兽类学报*, 20, 1–12.]
- Jiang ZG, Li CW, Peng JJ, Hu HJ (2001) Structure, elasticity and diversity of animal behavior. *Biodiversity Science*, 9, 265–274. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 李春旺, 彭建军, 胡慧建 (2001) 行为的结构、刚性和多样性. *生物多样性*, 9, 265–274.]
- Jiang ZG (2004) *Principle of Animal Behavior and Methods in Species Conservation*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [蒋志刚 (2004) 动物行为原理与物种保护方法. 科学出版社, 北京.]
- Jolly A (1985) The evolution of primate behavior. *American Scientist*, 73, 230–239.
- Jolly CJ, Phillips-Conroy JE (2003) Testicular size, mating system, and maturation schedules in wild Anubis and hamadryas baboons. *International Journal of Primatology*, 24, 125–142.
- Jones M, Pillay N (2004) Foraging in captive hamadryas baboons: implications for enrichment. *Applied Animal Behaviour Science*, 88, 101–110.
- Kummer H (1968) *Social Organization of Hamadryas Baboons: A Field Study*. University of Chicago Press, Chicago.
- Lehner PN (1996) *Handbook of Ethological Methods*, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge.
- Li JH (1999) *The Society of Wild Macaca thibetana*. Anhui University Press, Hefei. (in Chinese) [李进华 (1999) 野生短尾猴的社会. 安徽大学出版社, 合肥.]
- Li Y, Ren BP, Li YH, Li DY, Hu J (2013) Behavior ethogram and PAE coding system of *Rhinopithecus bieti*. *Sichuan Journal of Zoology*, 32, 641–650. (in Chinese with English abstract) [李勇, 任宝平, 李艳红, 黎大勇, 胡杰 (2013) 滇金丝猴的行为谱及 PAE 编码系统. *四川动物*, 32, 641–650.]
- Lorenz K (1973) The fashionable fallacy of dispensing with description. *The Science of Nature*, 60, 1–9.
- MacDonald DW (2013) From ethology to biodiversity: case studies of wildlife conservation. In: Quo Vadis, Behavioural Biology? Past, Present, and Future of an Evolving Science (eds Wessel A, Menzel R, Tembrock G), pp. 111–156. Deutsche Akademie der Naturforscher Leopoldina, Stuttgart.
- Maestripieri D, Call J (1996) Mother–infant communication in primates. *Advances in the Study of Behavior*, 25, 613–642.
- Mallapur A, Choudhury BC (2003) Behavioral abnormalities in captive nonhuman primates. *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 6, 275–284.
- Meng XX, Yang QS, Feng ZJ, Xia L, Feng JC, Zhou YJ, Xu HF (2006) Behavioral diversity of captive alpine musk deer in Xinglongshan Musk Deer Farm. *Acta Zoologica Sinica*, 52, 1026–1033. (in Chinese with English abstract) [孟秀祥, 杨奇森, 冯祚建, 夏霖, 冯金朝, 周宜君, 徐宏发 (2006) 兴隆山圈养马麝的行为多样性. *动物学报*, 52, 1026–1033.]

- Munita C, Tadich TA, Briceño C (2016) Comparison of two behavioral sampling methods to establish a time budget in a captive female cheetah (*Acinonyx jubatus*). *Journal of Veterinary Behavior*, 13, 1–5.
- Perrtree R, Cox T (2013) Begging behavior by the common bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) near Savannah, Georgia: prevalence, spatial distribution, and social structure. Marine Sciences Program, Savannah State University. http://www.marinemammalscience.org/smmmtampa/Perrtree_Robin_14-12.pdf. (accessed on 2017-02-10)
- Phillips-Conroy JE, Jolly CJ, Nystrom P, Hemmalin HA (1992) Migration of male hamadryas baboons into anubis groups in the Awash national park, Ethiopia. *International Journal of Primatology*, 13, 455–476.
- Pika S, Liebal K, Tomasello M (2003) Gestural communication in young gorillas (*Gorilla gorilla*): gestural repertoire, learning, and use. *American Journal of Primatology*, 60, 95–111.
- Rhine RJ, Flamigon M (1978) An empirical comparison of one-zero, focal-animal, and instantaneous methods of sampling spontaneous primate social behavior. *Primates*, 19, 353–361.
- Ryan SJ (2006) The role of culture in conservation planning for small or endangered populations. *Conservation Biology*, 20, 1321–1324.
- Schleidt WM, Yakalis G, Donnelly M, McGarry J (1984) A proposal for a standard ethogram, exemplified by an ethogram of the bluebreasted quail (*Coturnix chinensis*). *Ethology*, 64, 193–220.
- Schreier A, Swedell L (2010) Use of palm trees as a sleeping site for hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) in Ethiopia. *American Journal of Primatology*, 70, 107–113.
- Sigg H, Stolba A (1981) Home range and daily march in a hamadryas baboon troop. *Folia Primatologica*, 36, 40–75.
- Stammbach E (1987) Desert, forest and montane baboons: multilevel societies. In: *Primate Societies* (eds Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT), pp. 112–120. University of Chicago Press, Chicago.
- Stevens JMG, Vervaecke H, Han DV, Elsacker LV (2007) Sex differences in the steepness of dominance hierarchies in captive bonobo groups. *International Journal of Primatology*, 28, 1417–1430.
- Stolba A (1983) The characterization of stereotyped behavior in stalled sows by informational redundancy. *Behaviour*, 87, 157–181.
- Stone PA, Snell HL, Snell HM (2012) Behavioral diversity as biological diversity: introduced cats and lava lizard wariness. *Conservation Biology*, 8, 569–573.
- Surbeck M, Mundry R, Hohmann G (2011) Mothers matter! Maternal support, dominance status and mating success in male bonobos (*Pan paniscus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 590–598.
- Swedell L (2002) Ranging behavior, group size and behavioral flexibility in Ethiopian hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*). *Folia Primatologica*, 73, 95–103.
- Thierry B, Bynum EL, Baker S, Kinnaird MF, Matsumura S, Muroyama Y, O'Brien TG, Petit O, Watanabe K (2000) The social repertoire of *Sulawesi macaques*. *Primate Research*, 16, 203–226.
- Tian JD, Wang ZL, Lu JQ, Guo XB, Liu JD (2011) PAE coding system-based ethogram of Taihangshan macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*), Jiyuan, Henan Province, China. *Acta Theriologica Sinica*, 31, 125–140. (in Chinese with English abstract) [田军东, 王振龙, 路纪琪, 郭相保, 刘金栋 (2011) 基于PAE编码系统的太行山猕猴行为谱. 兽类学报, 31, 125–140.]
- Tinbergen N (1959) Comparative studies of the behaviour of gulls (Laridae): a progress report. *Behaviour*, 15, 1–70.
- Tinbergen N (1963) On aims and methods of ethology. *Ethology*, 20, 410–433.
- Tomasello M, Call J, Gluckman A (1997) Comprehension of novel communicative signs by apes and human children. *Child Development*, 68, 1067–1080.
- Wolfheim JH (1983) *Primates of the World*. University of Washington Press, Seattle.
- Xiao J, Zheng WC, Jin GX, Li DY (2016) Ethogram of *Macaca thibetana* in Minshan Mountains on the basis of PAE coding system. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 37(5), 55–60. (in Chinese with English abstract) [肖俊, 郑维超, 金贵祥, 黎大勇 (2016) 基于PAE编码的岷山藏酋猴(*Macaca thibetana*)行为谱. 四川林业科技, 37(5), 55–60.]
- Yan KH, Su YJ, Ren RM (2006) Social behavioral repertoires and action patterns of Sichuan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*). *Acta Theriologica Sinica*, 26, 129–135. (in Chinese with English abstract) [严康慧, 苏彦捷, 任仁眉 (2006) 川金丝猴社会行为节目及其动作模式. 兽类学报, 26, 129–135.]
- Zinner D, Pelaez F, Torkler F (2001) Group composition and adult sex-ratio of hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) in central Eritrea. *International Journal of Primatology*, 22, 415–430.

(责任编辑: 蒋志刚 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 半放养阿拉伯狒狒的行为谱和PAE编码

Appendix 1 Ethogram and PAE coding system for the behaviors of semi-captive *Papio hamadryas*
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017099-1.pdf>

宁致远, 董贵信, 唐虹, 蓝道英, 胡慧建. 基于PAE编码系统的半放养阿拉伯狒狒的行为多样性. 生物多样性, 2017, 25 (9): 1008–1018.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2017099>

附录1 半放养阿拉伯狒狒的行为谱和PAE编码

Appendix 1 Ethogram and PAE coding system for the behaviors of semi-captive *Papio hamadryas*

行为 Behaviors	成年雄性	成年雌性	亚成年	青少年	婴幼儿	季节	序号	PAE 编码		
	Adult	Adult	Subadult	Juvenile	Infant	Season	Order	姿势 (P)	动作 (A)	环境 (E)
	male	female					code	Posture	Act	Environment
1. 摄食行为										
Ingestive behavior										
觅食										
Foraging	++	+++	++	+		Y	1	9,10,11,12	6,7,56,59,61,62,82,85,90	1,2,6,7,8
夺食										
Snatching food	++		+	+		Y	2	1,3,4,9	56,65,66	15,16,17,18
站式采食										
Feeding while standing	+++	+++	+++	+++	+++	Y	3	1	10,11,12,13,15,16,23,53,56,61,69,79,80	1,2,4,5,6,7,8
立式采食										
Feeding while rearing forelegs	+	+	++	++	++	Y	4	2	10,11,12,13,15,16,23,53,56,61,62,65,66,69,81	1,2,5,6,13
行式采食										
Feeding while walking	++	+++	++	++		Y	5	9	10,11,12,13,15,16,23,53,56,61,65,66,69,82	1,2,5,6,7,8,9
趴式采食										
Feeding while kneeling down				+	+++	Y	6	5	10,11,12,13,15,16,23,25,53,56,61,63,64,65,66,69	1,2,5,6,7,8,13
坐式采食										
Feeding while sitting	+++	+++	+++	+++	++	Y	7	3	10,11,12,13,15,16,23,53,56,60,61,63,64,65,66,69	1,3,4,5,6,7,8,9,13
悬挂采食										
Feeding while hanging				++	++	Y	8	8	10,11,12,13,15,16,23,53,55,56,62,65,66,68,69	1,4,9,13
食树叶										
Eating leaves	+++	+++	+++	+++	++	Y	9	1,2,3,4,5,8,9,13	11,13,23,53,62,69	1,3,4,5,6,7,8,9,13
食嫩枝										
Eating young twigs	++	++	++	++	+	d	10	1,2,3,4,5,8,9,13	11,13,23,53,62,69	1,3,4,5,6,7,8,9,13
食芽										
Eating buds	++	++	++	++	+	d	11	1,2,3,4,5,8,9,13	11,13,23,53,62,69	1,3,4,5,6,7,8,9,13
食花										
Eating flowers	++	++	++	++		r	12	1,2,3,4,5,8,9,13	11,13,23,53,62,69	5,6,8,9
啃树皮										
Gnawing barks		+	+	++		r	13	2,5,8,12	10,11,13,23,55,56,63,69,90	1,9
食果实、坚果										
Eating fruits or nuts	++	++	++	++	+	Y	14	1,2,3,4,5,8,9,13	10,11,12,13,15,16,23,53,56,59,61,62,63,64,69	1,3,4,5,6,7,8,9,13
食椰子										
Eating coconut	+++	++	+	+		Y	15	3,4,13,15	7,10,11,12,13,16,25,53,64,71,76,77	5,6,8
食蔬菜										
Eating vegetables	++	++	++	++	+	Y	16	1,2,3,4,5,8,9,13	11,13,23,53,62,63,64,69	3,4,5,6,7,8,9,13
食草叶										
Eating grasses		+	+	+		d	17	1,3,4,5	11,13,23,53,62,69	2,6
食菌类										
Eating fungus		+	+	+		r	18	1,2,3,4,5,8,9,13	11,13,23,53,62,69,78	1,8,9
食昆虫										
Eating insects		+	+	+		Y	19	1,2,3,4,5,8,9,11,12,13	11,13,23,53,56,62,69,78,86,90,95,96	1,9
食鱼										
Eating fishes	++	+++	++	++		Y	20	1,2,3,4,5,9,13	10,11,12,13,15,16,23,52,53,56,65,68,76,77	4,5,6,8
食小型哺乳类										
Eating small mammals		+	+			Y	21	1,2,3,4,5,9,13	10,11,12,13,15,16,23,52,53,56,65,66,69,71,76,77	4,5,6,23
吮乳										
Sucking					+++	Y	22	3,7,13,15,16	15,25,56,73	15
咀嚼										
Chewing	+++	+++	+++	+++	+	Y	23	1,2,3,4,5,6,8,9,13	11,19	1,2,3,4,5,6,7,8,9,13
饮水										
Drinking	+++	+++	+++	+++		Y	24	1,5	7,12,25,94,98,100	5,8
挤颊囊										
Squeezing cheek pouch	+	+++	+++	+++	+++	Y	25	1,2,3,4,5,6,8,9,13,17,18	11,15,51,69	1,3,4,5,6,7,8,9,13

附录 1 (续)

+++	+++	+++		Y	49	1,3,4,5,6,13	57
++	+++	++	+	Y	50	9	8
++	+	+	+	Y	51	10.11.12	82,83

附录 1 (续)

行为	成年雄性	成年雌性	亚成年	青少年	婴幼儿	季节	序号	PAE 编码	PAE Code	
Behaviors	Adult	Adult	Subadult	Juvenile	Infant	Season	Order	姿势（P）	动作（A）	环境（E）
	male	female					code	Posture	Act	Environment
配对挨坐	++	++	+	+		Y	52	3,13	57	14,15,18,20,21,22
Pairing contact sitting										
嗅阴	+++	+	+			Y	53	1,3,4,5	3,47,48	15,18,20,21
Anus-genital sniffing										
邀配		+++	++	+		Y	54	1,5,9	4,5,18,30,83,108	14,20,21
Solicitation										
背雌	++					Y	55	1,9,10,17	3,36,45,82,85,102	15,18,20,21
Carrying female on the back										E2
5. 交配行为										
Mating behavior										
爬跨	+++	+++	++	++		Y	56	14	115,116	15
Mounting										
交配	+++	+++	++	+		Y	57	14	117,118,119,120	15
Copulation										
性打扰			+	++		Y	58	1,10,11	3,18,32,39,44,50,56,83,85,86	14,15
Disturbing										
交配鸣叫	+	+	+			Y	59	14	30,36	14,15
Copulation call										
自慰	+					d	60	3	53,67,116,119	23
Masturbation										
6. 育幼行为										
Parental behavior										
检查	+	+++	+			d	61	1,3,4	40,56,73,78	16
Examination										
拽尾		+++	+			Y	62	1,3,4	56,66	16
Holding tail										
哺乳		+++				Y	63	1,3,4,6,9,13,15,16,17,18	54	16
Nursing										
吮吸					+++	Y	64	2,3,4,5,6,7,8,13,15	25	15
Sucking										
吮乳					+++	Y	65	2,3,4,5,6,7,8,13,15	14	15
Nipple holding										
拒哺		+				Y	66	1,3,4,6,9,13,15,16,17,18	52,70	16
Refusing to nurse										
抱仔	+	+++	+	+		Y	67	15	54,73	16
Embracing infant										
背仔	+	+++	+			Y	68	17	102	16
Carrying on back										
携挂		+++	+			Y	69	16	54,56,73	16
Carrying below the abdomen										
耍性子					++	Y	70	1,2,3,4,8,9,10,11,12	30,32,39,56	15
Tantrum										
吻仔		++	+	+		Y	71	1,3,4,15,16	7,14,48,54,73	16
Kissing infant										
舔仔		++	+			Y	72	1,3,4,15,16	7,12,22,48,54,73	16
Licking infant										
主动放手锻炼婴猴		++				Y	73	1,2,3,9,15	40	16
Let go										
看护	+	+++	+	+		Y	74	1,2,3,9,15	40,41,65,66	16
Looking after										
抢婴		+	++			Y	75	1,2,3,9,15	54,56,65,73	16,19
Kidnapping										
阿姨行为		++	++	++		Y	76	1,2,3,9,15,16,17	12,14,54,73	16
Allo-mother behavior										
7. 亲密行为										
Affinitive behavior										
趋近	++	+++	++	++	+	Y	77	9,11,12	82,106,107	14,15,16,17,18,19,20,21
Approaching										
跟随	+	+++	++	+	++	Y	78	9,11,12	82,85,86,106,107	14,15,16,17,18,19,20,21
Following										

附录 1 (续)

行为	成年雄性	成年雌性	亚成年	青少年	婴幼儿	季节	序号	PAE 编码		
Behaviors	Adult	Adult	Subadult	Juvenile	Infant	Season	Order	姿势 (P)	动作 (A)	环境 (E)
	male	female					code	Posture	Act	Environment
近距										14,15,18,19,20,21
Proximity	+	+++	++	++	+++	Y	79	1,3,4,5,6,9,10	82,84,106,107	
挨坐										14,15,16,17,18,19,20,21
Contact sitting	+++	+++	+++	++	+++	Y	80	3,4	84,106,107	
离开										14,15,16,17,18,19,20,21
Leaving	++	++	++	+	+	Y	81	9	82,84,106,107	
对坐										14,15,16,17,18,19
Opposite sitting	++	+++	+++	++	+	Y	82	3,4	84,106,107	
抱团										14,15,16,17,18,19,20,21
Huddling	++	+++	+++	++	+	Y	83	3,4	73	
拥抱安慰										14,15,16,17,18,19
Embracing	+++	+++	++	+		Y	84	2,3,4	73	
靠背										14,15,16,17,18,19,20,21
Backrest	+++	+++	++	++	+	Y	85	3,4,13	84,106,107	
抱腰										14,15,16,17,18,19
Holding lumbar			+	++	+	Y	86	2,3,4	54,73	
轻拍										14,15,16,17,18,19
Light patting		+	+	+		Y	87	1,2,3,4,5,6,8,9,12,13	75	
抚摸										14,15,16,17,18,19
Caress				+	++	Y	88	1,2,3,4,5,6,8,13,15	52,58,67,69	
支持									13,18,19,20,21,32,35,39,	14,15,16,17,18,19,20
Supporting	++	++	+	++		Y	89	1,9,10,11,12	44,45,92	
目光交流										14,15,16,17,18,19,20
Eye contact	++	++	++	+++	+	Y	90	1,3,4,9	6,8,40	
互相理毛										14,15,17,18,19,20
Allo-grooming	+++	+++	++	+		Y	91	1,2,3,4,5,6	57	
快理										14,15,17,18,19,20
Fast-grooming	++	++	+	+++		Y	92	1,2,3,4,5,6	57	
吻										14,15,16,17,18,19
Kissing		+	+	+	+	Y	93	1,3,4,5,6	14,47,48	
碾牙										14,20
Teeth chattering	+++					Y	94	1,3,4,9	18,21,24	
等待										14,15,16,17,18,19
Waiting			+	+++	++	Y	95	1,3,4,5	40,41,84	
拉手										16,17,19
Holding hand				+	++	Y	96	1,2,3,8,12,15	53,65	
纠缠										16,17,18,19
Badgering			+	+++	++	Y	97	1,2,3,4,5,6,8,11,12,15	9,56,65,66,68,70,73,86,87,88	
呈臀										14
Hip present		+++	++	+		Y	98	1,9	3,4,5,,8,83,84,108	
呈生殖器										14
Showing a genital	+	++	+			Y	99	1,3,4,6	3,4,5,,8,83,84,89,97,108	
无性爬跨										15,17,18
Non-sexual mounting	+		+	+++	+	Y	100	14	115	
搭桥										16,19
Bridging	+	++	++	+++		Y	101	1,2,3,4,5,6,13,15,16,17	3,7,9,12,14,40,47,48,54,66,67,68,69,71,78,104	
触睾问候										14
Greeting by touching genital	+					Y	102	1,3,4,9	7,19,41,53,69,78,80,82	
8. 高序位行为										
Superior behavior										
张嘴										14,15,17,18,20,21
Opening mouth	+++	++	++	+		Y	103	1,2,3,9	3,18,20	
作威									3,34,35,39,49,85,86,91,	14,15,17,18,20,21
Displaying	+++	+				Y	104	10,11	92	
替代										14,15,20,21
Supplementing	+++	++	++	+		Y	105	9,11,12	3,18,19,82	
抢夺										15,16,17,18,19,21
Robbing food	++	+	+	+		Y	106	1,3,9,10,11,	56,65,82,84	
咬颈										15,18,20
Neck-biting	++					Y	107	1	3,7,13,52,80,88	

附录 1 (续)

行为	成年雄性	成年雌性	亚成年	青少年	婴幼儿	季节	序码	PAE 编码 PAE Code		
Behaviors	Adult	Adult	Subadult	Juvenile	Infant	Season	Order	姿势（P）	动作（A）	环境（E）
	male	female					code	Posture	Act	Environment
震跳 Jouncing	+++	+	+			Y	108	11	35,39,86,91	14,15,17,18, 20,21
9. 威胁行为 Threatening behavior										
抬眉瞪目 Brow-lifting and staring	+++	+++	+++	++	+	Y	109	1,3,9	3,39,44,50	14,15,17,18, 20,21
对瞪 Staring each other	++	+++	++	+		Y	110	1	3,35,39,44,	14,15,17,18
瞪嘎 Staring and vocalizing	++	+++	++	++	+	Y	111	1,3,9	3,18,20,5,39,44,82,83	14,15,17,18
反复露牙 Showing teeth repeatedly	+++	+	+	+		Y	112	1,3	6,18,20,24,96	14,20,21
击地 Hitting on the ground	++					Y	113	1,3	2,3,40,91,92	14,15,17,18, 20,21
吼叫警告 Howling for warning	+++	++	+			Y	114	1,3,9	34,35,36,40	14,15,17,18
正步走向 Striding toward	+++	++	+			Y	115	9	40,44,82	14,15,17,18
引诱支持 Soliciting support	++	++	+	+	+	Y	116	1,3,9,10	3,8,40,49,106,107	14,15,17,18
10. 攻击行为 Aggressive behavior										
驱赶 Driving away	+++	++	+			Y	117	1	3,18,20,39	14,15,17,18, 20
冲向 Lunging	+++					Y	118	10,11	18,20,35,39,82,85,86	14,15,17,18, 20,21
追赶 Chasing	+++					Y	119	10,11	39,82,85,86	14,15,17,18
冲撞 Dashing	++					Y	120	10	85	14
抓打 Grasping and hitting	+++					Y	121	1,2,9,10,11	18,20,39,44,52,56,68,70, 75	14,15,17,18
翻跳撕咬 Flipping and biting	+++					Y	122	9,10,11	1,3,13,18,20,36,40,44, 49,52,56,75,85,86,87	14
转嫁攻击 Redirection	++	++	+			Y	123	9,10,11	4,5,13,18,20,35,39,82, 85,86,106,107	14,15,17,18
原地纵跳 Standing vertical jumping	+++					Y	124	10,11	2,7,45,46,86,92	14,23
11. 屈服行为 Submissive behavior										
回避 Avoiding	+	+++	+++	+++	++	Y	125	1,3,4,5,6,9,10	4,5,7,18,24,106,107	14,15,17,18, 20,21
屈服 Shrinking lip	+	++	+	++		Y	126	5	7,8,31,44,94,112	14,15
退却 Retreating	++	++	+	++		Y	127	1,9	40,79,83,106,107	14,15,17,18, 20,21
蜷缩 Crouching		++	+	++	++	Y	128	7	7,8,31,40,44,101,104	14,15,17,18, 20,21
逃逸 Fleeing	++	+++	+	++		Y	129	9,10	83,84,85,86,106,107	14,15,17,18, 20,21
12. 通讯行为 Communication behavior										
哭喊 Crying		+++	++	+	++	Y	130	1,3,4,7,9,10, 12,13,15	30,32	15,19,20
哀鸣 Whining		+++	+++	+	+	Y	131	1,5,7,9,10,11	31	14,15,20,21
寻仔鸣叫 Calling for infant		+++	+			r	132	1,3,4,9,10,12	30	16,19,20,21
寻母鸣叫 Calling for mother					+++	r	133	1,3,4,7,9,10, 12,13,15	30,32	15,19,20,21

附录 1 (续)

	+	+	+	+	+	Y	155	3,4	97,98
gs	+++	+++	+++	++	+	Y	156	3,4	99,100,1
	++	+	+	+	++	Y	157	5	94,98
	+++	+	+	+	++	Y	158	5	96,100,1
	++			+		r	159	6	96,100,1
ding	+++	+++	++	+	+	Y	160	6	95,96,99,1

附录 1 (续)

行为	成年雄性	成年雌性	亚成年	青少年	婴幼儿	季节	序号	PAE 编码		
Behaviors	Adult	Adult	Subadult	Juvenile	Infant	Season	Order	姿势 (P)	动作 (A)	环境 (E)
	male	female					code	Posture	Act	Environment
打盹	+++	+++	+++	+++	+++	Y	161	3,4,5,6,13	37,,43,112	E1
Napping										
呵欠	+++	+++	+++	+++	+++	Y	162	1,3,4,5,6,13	26	E1
Yawning										
15. 运动行为										
Locomotive behavior										
缓步										
Walking	+++	+++	++	++	+	Y	163	9	79,82	E2
三肢行走										
Walking on three legs	+	++	++	++	+	d	164	9	80,82	E2
直立行走										
Walking on hind-legs		+	+	++		Y	165	9	81,82	E2
小跑										
Trotting	+	+	++	++	+	Y	166	10	79,85	E2
三肢小跑										
Trotting on three legs		+	+	++		d	167	10	80,85	E2
直立小跑										
Trotting on hind-legs			+	++		Y	168	10	81,85	E2
奔跑										
Galloping	+++	++	++	+++		Y	169	10	79,85	E2
向前跳跃										
leaping	+	+	++	+++	+	Y	170	11	3,82,86,96	E1
向上跳起										
Jumping	++	+	+	+++	+	Y	171	11	86	E1
前行										
Walking forward	+++	+++	+++	+++	++	Y	172	9	82	E2
侧行										
Walking aside	+	+	++	++	+	Y	173	9	84	E2
上树										
Going up the tree	+	++	++	+++	+	Y	174	11,12	55,56,73,82,86,90	1
下地										
Down to ground	+	++	++	+++	+	Y	175	11,12	55,56,82,83,84,86,90	1,3,4,5,6,9
16. 玩耍行为										
Playing behavior										
追逐玩耍										
Chasing for game			+	+++	+++	Y	176	9,10	40,82,85,86	16,17
摔跤玩耍										
Wrestling for game				+++	+++	Y	177	2,3,4,12,15	9,18,40,52,56,65,68,70,73,80,81,82,83,84,87,88	16,17
攀爬跳跃玩耍										
Climbing and leaping for game				+++	+++	Y	178	8,11,12	55,56,73,82,86,90	17
个体运动玩耍										
Individual movement for game				++	+++	Y	179	9,10,11,12	4,5,6,7,8,15,40,52,53,54,56,65,66,71,73,82,83,84,85,86,106,107	15,17,18,19
个体物品玩耍										
Individual playing with item		++	+	+++	+++	Y	180	1,2,3,4,5,6,8,9,12,13,15	48,52,53,56,69,71,72,74,75,76,77,78,80,81	17,18
物品争夺										
Competing for item			+	+	+	Y	181	1,2,3,4,5,6,8,9,10,12,13,15	4,5,40,52,53,54,56,65,66,71,73,82,83,84,85,106,107	17,18
个体携物运动										
Individual movement of carrying objects				++	++	Y	182	9,10,11,12	4,5,15,40,52,53,54,56,65,66,71,73,82,83,84,85,86,106,107	17,18
交互性携物运动										
Interactive movement of carrying objects			+	+++	+	Y	183	9,10,11,12	4,5,15,40,52,53,54,56,65,66,71,73,82,83,84,85,86,106,107	17,18
频繁拥抱										
Embracing frequently			+	++	+++	Y	184	2,3,4,15	73	16,17
玩耍邀请										
Invitation to the game				++	+	Y	185	1,2,3,4,6,8,9	8,40	17
玩耍式爬跨										
Mounting for game				++	++	Y	186	2,14,15	73,81,115	17

附录 1 (续)

行为	成年雄性	成年雌性	亚成年	青少年	婴幼儿	季节	序码	PAE 编码 PAE Code		
Behaviors	Adult	Adult	Subadult	Juvenile	Infant	Season	Order	姿势（P）	动作（A）	环境（E）
	male	female					code	Posture	Act	Environment
抱婴玩耍								1,2,3,4,6,8,9,		
Embracing infant for game		+	++	+++		Y	187	15,16	40,71,73	15,17,18,19
架桥玩耍								1,2,3,4,5,6,	3,7,9,12,14,40,47,48,54,	
Bridging for game	+	+	+	++		Y	188	13,15,16,17	66,67,68,69,71,78,104	15,17,18,19
翻跟斗										
Somersaulting				+		Y	189	11	86	16,17
捉迷藏										
Playing hide-and-seek				+	+	Y	190	5,7	3,6,7,8,40,41,43,112	17
17. 讨食行为										
Begging behavior										
注视										
Gazing	+++	+++	+	++		Y	191	3,4	39,40,96	5,6,8,E2
倒立										
Standing upside-down		++				Y	192	2	41,53,71,96,103	1,E2
点头										1,4,5,6,8,9,
Nodding		++		+		Y	193	2,4	2,	E2
原地旋身										
Pivoting		++				Y	194	1,2	106,107	5,6,8,9,E2
旋身拍水										
Pivoting and slapping the water		++				Y	195	1,2	75,106,107	8,E2
拍打水面										
Slapping the water		++	++	++		Y	196	3,4	40,75,104	8,E2
拍打树干										1,4,5,6,8,9,
Slapping the trunk				++		Y	197	2,3,4	40,75,103,104	E2
直立跳跃										1,4,5,6,8,9,
Upright jumping		++				Y	198	2	40,86,100,102	E2
起身跳跃										1,4,5,6,8,9,
Standing up and jumping		++				Y	199	2,4	40,86,103,104	E2
后空翻										
Back flipping	++					Y	200	4	86	6,8,E2
装死										
Playing possum				++		Y	201	6	95,96,99,100	5,6,8,9,E2
18. 杂类行为										
Miscellaneous behavior										
抬尾										
Switching tail	+	+	+	+	+	Y	202	1,9	111	E1, E2
打嗝										
Burping	++	++	++	++	+	Y	203	1,2,3,4,5,6,7, 8,13,15	28	E1, E2
打喷嚏										
Sneezes	+	+	+	+	+	Y	204	1,3,4,5,6,9,13	27	E1, E2
咳嗽										
Cough	+	+	+	+	+	Y	205	1,3,4,5,6,9,13	29	E1, E2
舔手指										
Licking or sucking finger		+			+	Y	206	2,3,4,5,6,13	12,25	16,19
自我理毛										
Self-grooming	++	+++	+++	++		Y	207	3,4	4,5,7,8,57	E1, E2
自我清洁										4,5,7,8,12,47,48,57,58,
Self-cleaning	++	+++	+++	++	+	Y	208	3,4,5,6,13	67,69,74	E1, E2

1)行为发生频次由低到高: +, + +, + + +; 2) 行为发生季节: Y 代表全年, r 和 d 分别代表雨季和旱季。

1) Frequency of behavior from low to high: +, + +, + + +; 2) Y indicates all year around; r and d indicate rainy season and dry season, respectively.