

鸟类惊飞距离及其影响因素

方小斌 邹瑀琦 丁长青*

北京林业大学自然保护区学院 北京 100083

摘要: 惊飞距离 (FID) 是指捕食者 (包括人类) 接近目标个体并导致其逃避时, 捕食者与目标个体之间的距离。惊飞距离能很好地衡量动物个体在特定环境下的恐惧反应和风险权衡, 是研究动物逃避行为的常用指标, 并为物种保护提供科学依据。鸟类是研究逃避行为的理想对象, 本文综述了影响鸟类惊飞距离的各种因素, 可分为 3 类: 栖息地因素 (距隐蔽处的距离和生境开阔度等)、鸟类自身因素 (生活史、体型和群体大小等) 以及与捕食者相关的因素 (捕食者的接近方向和速度等)。城市化也会影响鸟类的惊飞距离, 导致城市中的鸟类通常比乡村生境的同种鸟类拥有更短的惊飞距离。习惯化、适应和生境选择是解释惊飞距离城乡差异的 3 种假说。研究鸟类的惊飞距离及其影响因素, 有助于理解鸟类的逃避行为及其风险权衡机制, 为物种保护中设立合理的缓冲区域及制定有效的保护管理措施提供科学依据。目前国内有关鸟类惊飞距离的研究多为行为观察和单一因素的影响, 有待从不同因素的交互作用角度探讨鸟类的逃避行为并用于物种保护。

关键词: 反捕食行为; 惊飞距离; 鸟类; 风险权衡

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2017) 05-897-14

Factors Affecting Flight Initiation Distance in Birds

FANG Xiao-Bin ZOU Yu-Qi DING Chang-Qing*

College of Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: Flight initiation distance (FID) is defined as a distance at which an animal flees due to the presence of an approaching stimulus (such as predators and humans). It is a very common used parameter for studying the processes associated with escape decision making because it reflects the risk at which an individual is willing to take while approached by a potential predator. It is also applied for animal conservation purposes such as establishing buffer areas to minimize human disturbance. This review summarized the factors influencing the FID in birds during the predator-prey interaction, with mainly three categories classified as environmental factors (e.g., distance to refuge and habitat openness), bird's own factors (e.g., life history, body size and group size) and predator's factors (e.g., direction of approach and approach speed). Moreover, urbanization also affects the FID in birds, with smaller FID in the cities, caused by habituation, local adaptation, and habitat selection. Knowledge and understanding of the factors affecting FID in birds may play

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31372218) ;

* 通讯作者, E-mail: cqding@bjfu.edu.cn;

第一作者介绍 方小斌, 男, 硕士研究生; 研究方向: 鸟类行为与生态学; E-mail: fangxbf@foxmail.com。

收稿日期: 2017-02-10, 修回日期: 2014-04-29 DOI: 10.13859/j.cjz.201705021

a key role in escape behavior research and promoting the coexistence of human being and birds. Most studies on FID of birds were focused on behavioral observation or the effect of single factor in China, we suggest future works should strive to test targeted interactions between factors to understand how species weigh the importance of each factor in different situations.

Key words: Antipredator behavior; Flight initiation distance; Bird; Risk trade-off

捕食者通常是导致猎物死亡的直接原因, 个体死亡预示着将来可能获得的适合度会全部消失 (Creel et al. 2008, Cooper et al. 2015a)。猎物因此进化出多种反捕食策略以避免被捕食, 概括起来有隐蔽、逃避和自卫 3 类 (Caro 2005)。对于依靠逃避来避免被捕食的猎物而言, 其遇到捕食者时需要作出合适的逃避决策, 即何时逃避 (Cooper et al. 2015a)。这并不表示猎物遇到捕食者后就立刻逃避, 因为逃避行为不仅消耗能量, 还会干扰其他重要的生命活动, 如觅食和繁殖。因此, 猎物遇到捕食者时会对逃避行为的代价和利益进行权衡 (trade-off) 并采用最佳的逃避策略 (Ydenberg et al. 1986)。

逃避行为的大多数研究集中在惊飞距离 (flight initiation distance, FID) (Stankowich et al. 2005, Cooper et al. 2015b, Samia et al. 2016), 即指捕食者接近目标个体并导致其逃避时, 捕食者与目标个体之间的距离 (Heidiger 1934, Ydenberg et al. 1986), 它能反映捕食者接近过程中猎物个体的风险权衡 (Blumstein 2006, Møller 2008a)。动物通常将人 (*Homo sapiens*) 视为潜在的捕食者 (Frid et al. 2002), 因此研究者通常采取人类接近的方法测量动物的惊飞距离, 测得的惊飞距离还能反应动物对人为干扰的耐受性 (tolerance) (Nisbet 2000, Møller 2008a, Samia et al. 2015a), 同时为缓冲区和安全距离的设定, 以及野生动物保护提供科学依据 (Blumstein et al. 2010)。鸟类是研究动物逃避行为的理想对象, 本文对影响鸟类惊飞距离的各种因素进行了综述。

1 惊飞距离

1.1 惊飞距离的定义

猎物逃避捕食者的方式有多种, 例如哺乳动物主要采用逃跑的方式, 而鸟类可以飞走或游走。定义猎物逃避捕食者时其与捕食者之间的距离时, 以前的研究者在不同动物类群的研究中使用过许多不同的术语 (Cooper et al. 2015b, Møller 2015b)。许多鱼类的研究中使用 “reaction distance” (Utne-Palm 1999), 鸟类和哺乳动物的研究中使用 “flush distance” 或 “flight distance” (Elliott et al. 2001, Møller 2008a, Malo et al. 2011), 而在不同动物类群的比较研究中常采用 “approach distance” 或惊飞距离 “flight initiation distance” (Lailvaux et al. 2003, Stankowich et al. 2005)。由于猎物逃避方式的多样, “escape initiation distance” 可能比 “flight initiation distance” 更准确, 但惊飞距离是目前已经确定的最好术语, 并统一用于所有动物类群的研究 (Cooper et al. 2015b)。因此, 不论猎物的逃避方式 (包括飞走、逃跑、跳跃逃离或游走), 捕食者接近目标个体并导致其逃避时, 捕食者与目标个体之间的距离都称为惊飞距离 “flight initiation distance” (Cooper et al. 2015b)。

惊飞距离是物种的种属特征 (Blumstein et al. 2003, 2005), 而且不同研究者测量的同一物种的惊飞距离数值具有很高的重复性。Møller (2008a) 用 3 种方法分析了自己收集的数据的可靠性, 结果表明不同的研究者及其在不同环境、栖息地景观和国家中的测量结果没有显著影响。近年来许多相关研究还表明惊飞距离具有较高的个体重复性 (Carrete et al. 2010, 2013)。因此, 可以使用不同研究者收集的惊飞距离数据进行大尺度的研究 (Møller et

al. 2013a)。

1.2 理论模型

逃避行为的经济模型 (economic model) 和最优模型 (optimality model) 是研究惊飞距离的理论基础 (Ydenberg et al. 1986, Cooper et al. 2007, 2010), 已经得到大量实验研究的支持 (Cooper et al. 2015b, Blumstein et al. 2016)。这两个理论模型都认为, 猎物遇到捕食者后并不会立刻逃避, 而是在捕食者接近过程中不断权衡逃避行为的代价和利益, 最终确定允许捕食者接近的最短距离 (惊飞距离) (Ydenberg et al. 1986)。惊飞距离具有一定的变异, 主要是猎物面临不同风险时进行权衡的结果。如果个体被捕食的风险增加, 其惊飞距离应该增加, 反之亦然。因此任何与捕食风险相关或者影响逃避代价和利益的因素都可能影响其风险权衡过程, 最终导致猎物调整自身的惊飞距离 (Ydenberg et al. 1986, Cooper et al. 2007), 主要有栖息地因素、猎物自身因素及与捕食者相关的因素 (Stankowich et al. 2005, Stankowich 2008)。

1.3 研究范围

鸟类常具有强烈的护巢行为, 很多鸟类对靠近巢的捕食者会直接发动攻击; 还有一些鸟类则通过“拟伤”行为将捕食者引离巢区, 对巢、卵和雏鸟进行有效保护 (郑光美 2012)。这些情况不属于惊飞距离的研究范围 (Blumstein et al. 2015)。捕食者或人类接近时, 鸟类当时的行为也会影响其惊飞距离 (Stankowich et al. 2005)。例如, 鸟类在取食时, 逃避行为不仅导致额外的能量消耗, 还预示着食物资源的丧失, 此时逃避的成本会高于休息状态下的逃避成本, 最终导致惊飞距离缩短 (Ydenberg et al. 1986, Stankowich et al. 2005)。因此, 研究者通常只在鸟类处于放松状态 (如停歇、觅食、理羽或鸣叫) 下进行接近, 并详细记录具体的状态, 进而统计分析不同状态下的惊飞距离是否有差异 (Blumstein et al. 2015)。

2 栖息地因素

2.1 距隐蔽处的距离

隐蔽处 (refuge) 是能降低捕食风险的生境, 或者阻止捕食者的安全区域, 猎物可以利用隐蔽处降低或者消除被捕食的风险 (Caro 2005)。越靠近隐蔽处, 个体被捕食的风险越小, 因此距离隐蔽处的距离会影响动物的反捕食行为 (Ydenberg et al. 1986)。鸟类因其具有飞行能力, 其隐蔽处难以确定 (Guay et al. 2013)。Guay 等 (2013) 认为岸上觅食的黑天鹅 (*Cygnus atratus*) 与湖水之间的距离可以看成个体距隐蔽处的距离, 因为湖水可以阻隔地面的捕食者并为黑天鹅提供保护, 其研究表明, 距离湖面越远的黑天鹅其惊飞距离越长。

2.2 栖枝高度

如果鸟类停歇在树上或者其他建筑物上, 其惊飞距离要比地上活动个体的惊飞距离更复杂。惊飞距离计算的是接近者与鸟之间的直线距离, 需要考虑垂直距离和水平距离。同时栖枝高度 (停歇高度) 的增加可以提高鸟类的安全感, 离人类居住区越近的鸟类巢位越高 (Knight et al. 1985, Datta et al. 1993)。如果天敌主要是地面上活动的捕食者, 鸟类的栖枝高度越高时, 地面上接近的捕食者对其造成的威胁越小, 因此栖枝高度可能影响鸟类的惊飞距离。Møller (2010a) 的研究表明惊飞距离随着栖枝高度的降低而增加。但是栖枝高度与惊飞距离间的关系可能存在种间差异, 有些物种的惊飞距离随着栖枝高度的增加而降低, 而有些物种则不然 (Blumstein et al. 2004, Fernández-Juricic et al. 2004, 蒋一婷等 2014)。Fernández-Juricic 等 (2004) 研究了 5 种林鸟的栖枝高度与惊飞距离的关系, 其中 3 种鸟类的惊飞距离随着栖枝高度的增加而降低, 1 种鸟类的惊飞距离随着栖枝高度的增加而增加, 剩下的 1 种鸟类其惊飞距离与栖枝高度没有关系。Blumstein 等 (2004) 对 34 种鸟类的研究也发现, 不同鸟类的惊飞距离与栖枝高度的关

系存在种间差异。当捕食者主要来自空中时, 栖枝高度的增加可能使个体更容易被捕食者发现, 被捕食风险增加。另外, 随着栖枝高度的增加, 鸟类的视野更加开阔, 能更早发现接近的捕食者 (Fernández-Juricic et al. 2004), 如果某些鸟类在发现捕食者后立刻逃避, 这会导致惊飞距离随着栖枝高度的增加而增加 (Blumstein et al. 2004)。

2.3 生境开阔度

在开阔的生境中, 鸟类更容易被捕食者发现或者攻击, 其被捕食的风险会增加, 表现为更长的惊飞距离。对鸟类的研究表明, 惊飞距离的水平成分 (水平距离) 随着生境开阔度的增加而增加, 而垂直成分 (垂直距离) 不存在这样的关系 (Møller 2010a)。但 Samia 等 (2015a) 的研究却发现, 开阔生境中的鸟类具有更短的惊飞距离。开阔生境中的鸟类具有更好的视野, 发现捕食者后能更好地监视捕食者的行为, 而人类活动通常是非致命的, 因此开阔生境中的鸟类能更好地通过观察和学习降低对人类的恐惧, 最终使开阔生境中的鸟类具有更强的耐受性 (Samia et al. 2015a)。城市生境中的植被覆盖率较低, 通常被划归开阔生境 (Blumstein 2006, Samia et al. 2015a, b), 这可能导致开阔生境与郁闭生境的人为干扰强度存在差异。研究生境开阔度对惊飞距离的影响时, 需要先消除人为干扰强度差异造成的影响。Blumstein (2006) 的研究未考虑生境开阔度不同地区人为干扰强度的差异, 这可能是未发现生境开阔度影响惊飞距离的原因。此外, 鸟类行为表型的多样性表明其能利用更多不同的生境, Møller 等 (2012) 发现惊飞距离变异性大的物种拥有更多的繁殖生境。

2.4 环境噪音

人类活动造成的非致命性干扰刺激 (包括噪音) 与捕食者的捕食风险具有类似作用 (Frid et al. 2002), 会影响动物感知到的捕食风险, 进而影响其逃避行为 (蒋一婷等 2014)。威胁增加假说 (increased threat hypothesis) 认为,

环境中的噪音会使动物感知到的被捕食风险增加, 导致其警戒性和惊飞距离的增加 (Owens et al. 2012)。例如, 在噪音干扰下繁殖的家麻雀 (*Passer domesticus*) 表现出更长的惊飞距离 (Meillère et al. 2015)。

3 鸟类自身因素

3.1 生活史

逃避行为反应了动物的生活史对策, 因为个体需要在自身生存与繁殖之间进行权衡 (Møller 2015a)。剩余繁殖价值 (residual reproductive value) 是指特定年龄个体相对新生个体的潜在繁殖贡献 (Roff 2002), 动物个体会根据自身的繁殖价值选择最优化的逃避行为, 繁殖产出或存活期望低的个体 (剩余繁殖价值低的个体) 会比健康个体愿意承担更高的风险。因此, 生活史的各组分 (首次繁殖年龄、窝卵数、繁殖期) 会影响动物个体的惊飞距离 (Møller et al. 2012)。

为了避免繁殖前就死亡, 首次繁殖年龄大的物种愿意承担的风险更小。许多研究表明, 首次繁殖年龄较大的鸟种拥有更长的惊飞距离 (Blumstein 2006, Møller et al. 2012, 2013a), 也有研究表明, 惊飞距离变异性大的鸟种的首次繁殖年龄更小 (Møller et al. 2012)。

窝卵数大预示着更大的亲代投入, 亲代能从保护当前繁殖后代中取得更大的适合度收益 (Blumstein 2006, Samia et al. 2015a)。因此, 为确保后代的存活, 窝卵数大的鸟类更愿意保护当前后代 (Blumstein 2006)。许多研究表明窝卵数大的鸟种愿意承担更大的风险, 表现为更短的惊飞距离 (Blumstein 2006, Møller et al. 2012)。热带鸟类的窝卵数小于温带近缘种, 表现出更长的惊飞距离 (Møller et al. 2013a)。

惊飞距离短的鸟种能适应多样的环境, 比惊飞距离长的鸟种更容易进入繁殖状态 (Møller 2015a), 且繁殖期短的鸟种具有更短的惊飞距离 (Møller et al. 2012)。

3.2 体型

体型大小是生物体最明显的性状和遗传特征，强烈影响其生活史对策。不同鸟种的比较研究表明，体型大小能较好地反映惊飞距离的种间差异。Blumstein (2006) 分析了 150 种鸟类的惊飞距离，发现体型大小与惊飞距离存在显著的正相关，体型较大的鸟种比体型较小的鸟种有更长的惊飞距离。同样地，Glover 等 (2011) 对澳大利亚 28 种鸻鹬类的惊飞距离进行了研究，同样发现体型较大的鸟种具有更长的惊飞距离。

体型影响惊飞距离的原因可能有多种。首先，体型较大的种类更容易被捕食者发现，被捕食风险也更大，它们可能通过更早地逃避以降低被捕食风险 (Holmes et al. 1993)。其次，体型较大物种的敏捷性比体型较小物种差 (Marden 1987, Witter et al. 1994)，它们逃避时需要更多的时间或空间 (Fernández-Juricic 2002, Møller et al. 2013b)。第三，体型较小的物种为满足相对较高的能量需求，需要更多时间来觅食，为了延长觅食时间，愿意承担更大的风险 (Bennettand et al. 1987, Blumstein 2006)。另外，飞行对于体重较大的鸟类是非常耗能的，较早地逃避可以采用成本更低的逃避行为，例如走或跑 (Fernández-Juricic 2002)。

3.3 年龄和性别

年龄也是影响鸟类惊飞距离的因素之一。与成鸟相比，亚成鸟在判断捕食者的危险程度方面缺乏经验，进而影响其惊飞距离 (Legagneux et al. 2013)。对白领姬鹀 (*Ficedula albicollis*) (Jablonszky et al. 2017) 和纹颊企鹅 (*Pygoscelis antarctica*) (Martín et al. 2006) 的研究表明，亚成鸟的惊飞距离比成鸟短。如果成鸟的存活率随着年龄的增长而下降，老年个体在繁殖时会增加亲本投入 (Fisher 1930)，愿意承担更大的风险，表现为更短的惊飞距离。Seltmann 等 (2012) 发现年龄较大的雌性欧绒鸭 (*Somateria mollissima*) 的惊飞距离更短。但是家燕 (*Hirundo rustica*) 的惊飞距离与年龄存在曲线关系，2~3 龄家燕的惊飞距离最短，

而年龄更低或更高个体的惊飞距离更长 (Møller 2014a)。惊飞距离短的家燕被家猫 (*Felis catus domesticus*) 和雀鹰 (*Accipiter nisus*) 捕食的风险高，这可能是导致年龄大的家燕具有较长惊飞距离的原因 (Møller 2014a)。

虽然经济模型没有预测性别对惊飞距离的影响，如果两性个体在生态和形态上的差异会影响各自的被捕食风险，被捕食风险高的性别应该具有更长的惊飞距离 (Cooper 2015)。许多研究表明，性别会影响鸟类的惊飞距离，如雄性松鸡 (*Tetrao urogallus*) 的惊飞距离比雌性长 (Thiel et al. 2007)，而雄性王企鹅 (*Aptenodytes patagonicus*) 的惊飞距离却比雌性短。但是，鹊鹀 (*Grallina cyanoleuca*) (Kitchen et al. 2011) 和黑天鹅 (Guay et al. 2013) 的研究却发现，惊飞距离不受性别的影响。研究性别对没有明显性二型差异鸟类惊飞距离的影响时，研究者需要对个体进行捕捉、标记以及性别鉴定，因此研究者经常忽略性别因素 (Glover et al. 2011)。

3.4 集群

集群大小会影响动物的反捕食行为和逃避反应。风险稀释假说 (risk dilution hypothesis) 认为，随着群体大小的增加，群体内单个个体的被捕食概率会降低 (Roberts 1996, Sridhar et al. 2009)。多眼睛假说 (many-eyes hypothesis) 认为，个体数的增多会提高发现捕食者的概率，同时个体间的信息共享使群体应对危险的能力增强，最终使个体被捕食的风险降低 (Roberts 1996, Beauchamp 2015)。这两个假说是相互兼容的，都认为个体被捕食的风险随着群体的增大而降低，因此较大群体中的个体应该表现出较短的惊飞距离。许多研究确实证明惊飞距离会随着群体大小的增加而缩短 (Fernández-Juricic et al. 2003, 2004, Samia et al. 2015a, Ye et al. 2017)，也有研究表明，集群大小对惊飞距离没有影响 (Guay et al. 2013)，即群体大小可能对降低捕食风险没有显著作用。甚至有研究表明，惊飞距离会随着群

体的增大而变长 (Laursen et al. 2005)。部分鸟类的研究表明, 群体中个体的行为直接受邻近个体的影响, 群体中惊飞距离较长的个体逃避后可能会引起近邻做出同样的行为, 即导致群体中惊飞距离短的个体提早惊飞, 这可能是导致惊飞距离随着群体的增大而变长的原因 (Stankowich et al. 2005, Hingee et al. 2009, Weston et al. 2012)。种群的生活史、群体成员的生殖状态、人类活动的致命性与强度或者景观的开阔度有可能影响群体大小与惊飞距离的关系 (Stankowich 2008)。群体大小对惊飞距离的影响有待进一步研究。

3.5 血液寄生虫

寄生虫是造成动物死亡的重要原因之一 (Lehmann 1993, Møller et al. 1997), 会降低寄主的寿命。由于感染导致个体剩余繁殖价值的降低, 受感染个体比健康的个体愿意承担更大的风险, 即寄生虫对寄主的惊飞距离有直接的负面影响。Møller (2008c) 发现鸟类惊飞距离随着受感染寄生虫种类和感染率的增加而降低。鸣唱雄鸟和非鸣唱雄鸟的惊飞距离差异会随着疟原虫感染率的增加而降低, 也会随天然抗体浓度的增加而降低 (Møller et al. 2008)。Martín 等 (2006) 发现纹颊企鹅的惊飞距离随着 T 细胞反应强度的降低而降低, 而 T 细胞反应强度高表示身体条件更好。

3.6 个性

个性特征 (personality trait 或 behavioral syndrome) 指的是在一个种群或群体之间, 个体表现出来稳定的行为差异化, 可能和种群整体表现出的统计规律有差别或相关, 具有个体独特性 (Smith et al. 2008) 和可重复性 (repeatability, R) (Réale et al. 2007)。研究者经常使用惊飞距离研究动物的个性特征。控制性别和领域的影响后, 穴小鸮 (*Athene cunicularia*) 的惊飞距离在短期内表现出很高的个体重复性 ($R = 0.84 \sim 0.92$) (Carrete et al. 2010), 家燕 ($R = 0.84$) 和家麻雀 ($R = 0.79$) 的研究也得到了相同的结果 (Møller et al.

2012)。进一步的研究表明, 成年穴小鸮的惊飞距离在其一生中都具有很高的个体重复性 ($R = 0.85 \sim 0.96$) (Carrete et al. 2013)。其他的动物行为重复性一般为 $0.4 \sim 0.5$ (Bell et al. 2009, Garamszegi et al. 2012), 所以鸟类的惊飞距离具有很高的重复性。至少在某些环境下或者个体发育的某个阶段, 鸟类的逃避行为是一致且可重复的个性特征。惊飞距离还与物种内的其他个性特征相关, 例如探索性强的白颈姬鹀拥有更短的惊飞距离 (Garamszegi et al. 2009)。

3.7 其他因素

Blumstein (2006) 认为食性同样影响鸟类的惊飞距离, 但 Møller 等 (2010, 2014a) 的研究发现食性对惊飞距离没有影响。惊飞距离均值会随着扩散距离的增加而增加 (Møller et al. 2012), 但惊飞距离变异性与扩散距离的关系并不明确, Lin 等 (2012) 发现惊飞距离变异性随着扩散距离的增加而增加, 而 Møller 等 (2012) 的研究结果正好相反。另外, 接近前鸟类的活动也会影响其逃避决策 (Møller et al. 2008, Møller 2015b), 如鸟类鸣唱时愿意承担的风险会降低, 表现为较长的惊飞距离 (Møller et al. 2008)。影响惊飞距离的因素还包括合作繁殖 (Blumstein 2006)、眼睛大小 (Møller et al. 2010)、脑容量大小 (Carrete et al. 2011, Møller et al. 2014a, Samia et al. 2015b)、性二型 (Møller et al. 2016)、翅型 (Møller et al. 2013b)、鸣声 (Hubbard et al. 2015)、基础代谢率 (Møller 2009)、激素水平 (Seltmann et al. 2012, Møller 2015a) 和红细胞比容 (Møller et al. 2013b) 等。

4 捕食者因素

4.1 捕食者数量

惊飞距离研究中通常采用单人接近的方式。当多人接近时, 动物感受到的被捕食风险应该更大, 表现为更长的惊飞距离。Geist 等 (2005) 比较了单人和两人接近对惊飞距离的影响, 红玫瑰鸚鵡 (*Platycercus elegans*) 的惊

飞距离在两个研究者同时接近时明显变长，而斑噪钟鹊 (*Strepera graculina*) 的惊飞距离却不受接近人数的影响。

4.2 接近速度和接近方向

猎物与捕食者之间的距离相同时，接近速度快的捕食者威胁更大。鸟类的惊飞距离与接近速度的关系比较复杂。研究者以徒步方式快速接近时，噪鹛 (*Bostrychia hagedash*) 表现出更长的惊飞距离，表明噪鹛认为快速接近的人类具有更大的威胁 (Bateman et al. 2011)，但接近速度对粉红凤头鹦鹉 (*Cacatua roseicapilla*) 的惊飞距离没有影响 (Cárdenas et al. 2005)。当研究者以车辆快速接近时，鸟类似乎不能准确判断车辆的实际速度，并根据车速调整自身的惊飞距离 (Legagneux et al. 2013)。面对快速接近的车辆时，褐头牛鹂 (*Molothrus ater*) 很可能是根据距离来确定危险程度，车速并不影响其惊飞距离，甚至在车速过快时没有足够的时间做出逃避反应 (de Vault et al. 2015)。车辆是近 100 年内才出现的新事物，其速度超过自然界中遇到的捕食者的接近速度，面对快速接近的车辆时，鸟类用于躲避接近捕食者的生理机制和行为策略可能会失效，最终导致撞击的发生 (de Vault et al. 2014, 2015)。

直线接近的捕食者具有更大的威胁，因为捕食者很可能已经发现猎物并且准备发动攻击，而沿着切线接近的捕食者可能还在搜寻猎物或者因为其他原因经过这里 (Cooper 2015)。猎物应该能区分捕食者的接近方向，并调整其惊飞距离。许多研究表明，捕食者直线接近时，鸟类的惊飞距离会更长 (Burger et al. 1981, Fernández-Juricic et al. 2005, Møller et al. 2014b)，即直线接近的捕食者具有更大的威胁。但是，Fernández-Juricic 等 (2005) 研究了接近方向对 5 种鸟惊飞距离的影响，切线接近时，4 种鸟类的惊飞距离更长。猎物发现捕食者的概率可能使切线接近时其惊飞距离变得更长 (Bulova 1994)。猎物与捕食者之间的距离相

同时，切线接近的捕食者与猎物间距离缩短的速率更慢，接近相同距离所花费的时间也更多，导致其接近过程中被猎物发现的概率更高。如果鸟类在发现捕食者后立刻逃避，即使切线接近的捕食者所具有的威胁低，鸟类的惊飞距离也会更长，同时鸟类提早逃避时可以采用能量消耗更低的逃避方式 (Fernández-Juricic et al. 2005)。另外，接近方向对惊飞距离的影响还可能与生境有关。在人为干扰强度高的地区，切线接近时喜鹊 (*Pica pica*) 和灰喜鹊 (*Cyanopica cyanus*) 的惊飞距离更短，在人为干扰强度低的地区，接近方向对惊飞距离没有影响 (方小斌，未发表数据)。

4.3 注视方向和面部表情

捕食者注视猎物所在方向表明可能已经发现猎物 (Cooper 2015)，注视方向也表明捕食者可能的运动方向 (Clucas et al. 2013)，二者均预示猎物的被捕食风险有所提高。研究表明鸟类能够准确识别接近者的注视方向，当人类直视目标个体并接近时，鸟类会有更长的惊飞距离 (Eason et al. 2006, Bateman et al. 2011, Clucas et al. 2013)。Eason 等 (2006) 指出，捕食者直视和非直视接近的区别主要表现在头部的方向，鸟类能准确捕捉到这些细微差异，并根据捕食风险的大小做出合适的逃避行为。

有些动物能够通过面部表情识别人类的情绪 (Soto et al. 2011)，如原鸽 (*Columba livia*) 能区分人类愤怒和微笑的表情 (Tate et al. 2006)。人类的愤怒表情可能代表了更大的威胁，而快乐表情则意味着较低的危险，鸟类可能根据人类的面部表情判断风险，并影响其逃避行为 (Mühlberger et al. 2011)。Clucas 等 (2013) 报道了短嘴鸦 (*Corvus brachyrhynchos*) 的惊飞距离不受接近者面部表情的影响，可能是由于通过其他信息 (注视方向) 已足够判断接近者的威胁程度，不需要精确到面部表情等细微特征。

4.4 人为干扰

人类的狩猎行为对鸟类而言是致命威胁，

对威胁的错误估计很可能导致个体死亡, 因此人类的狩猎行为会影响鸟类对人类威胁大小的判断, 进而影响惊飞距离。Laursen 等 (2005) 的研究表明, 控制体重因素后狩猎鸟 (game bird) 的惊飞距离大于非狩猎鸟 (non-game bird)。Sreekar 等 (2015) 比较了狩猎强度不同地区白喉红臀鹎 (*Pycnonotus aurigaster*) 的惊飞距离, 结果表明, 惊飞距离随着狩猎强度的增加而增大。徒步接近的人类通常比乘坐交通工具接近的人类具有更明确的目的 (例如狩猎), 因此鸟类会认为徒步接近的人类具有更大的威胁 (Stankowich 2008)。McLeod 等 (2013) 研究了接近方式 (利用不同交通工具接近) 对鸟类惊飞距离的影响, 结果表明徒步接近时的惊飞距离大于利用车辆接近时的惊飞距离。

5 城市化与惊飞距离

5.1 城市化对惊飞距离的影响

城市化可导致动物对人为干扰的耐受性增强, 表现为更短的惊飞距离 (Møller 2012, Blumstein 2014, Møller 2014b)。Cooke (1980) 首次报道了城市生境中的鸟类比乡村生境中的同种鸟类拥有更短的惊飞距离。欧洲多个地点的对比研究同样表明, 城市生境中鸟类的惊飞距离比乡村生境中的同种鸟类短 (Dáz et al. 2013)。城市和乡村种群间的惊飞距离差异会随着城市化时间的增加而扩大 (Møller 2008a)。最初适应城市生境鸟类的惊飞距离变异性小于乡村生境中的同种鸟类, 随着时间的延长, 城市种群惊飞距离的变异性会增大 (Møller 2010a)。

5.2 潜在机制

至少有 3 种不同的假说可以解释鸟类城市和乡村种群间的惊飞距离差异, 分别是习惯化假说 (habituation hypothesis)、适应假说 (local adaptation hypothesis) 和生境选择假说 (habitat selection hypothesis) (Samia et al. 2015a, Vincze et al. 2016)。习惯化是指动物重复接触中性刺激后, 遇到相同刺激时会降低其反应强度

(Blumstein 2014)。城市生境中的鸟类不断接触没有威胁的人类后, 降低对人类的恐惧, 允许人类靠得更近。习惯化经常用于解释城市鸟类惊飞距离的降低, 但目前的研究只是比较人口密度不同地区鸟类的惊飞距离, 没有直接证据表明鸟类个体的惊飞距离会随着接触人类次数的增加而降低 (Weston et al. 2012, Møller 2015a)。适应假说认为, 城市生境中高强度的人为干扰会导致耐受性弱的个体不断被淘汰, 只有耐受性强的个体才能生活在城市中, 最终导致城市鸟类的惊飞距离变短 (Møller 2008a)。此外, 城市和乡村种群间的惊飞距离差异也可能是个体的生境选择导致的, 该假说认为耐受性强的个体进入城市生境, 而耐受性弱的个体栖息在人为干扰强度低的地区 (Carrete et al. 2010, Møller 2010b, Blumstein 2014)。人类的投食行为可能是耐受性强的鸟类个体进入城市生境的原因之一 (Møller et al. 2015)。城市生境中捕食者数量少, 鸟类被捕食的风险降低, 这也可能是导致城乡间惊飞距离差异的原因 (Møller 2012, Dáz et al. 2013)。

6 展望

惊飞距离能反映动物最优化的反捕食逃避策略, 受到行为和生态学研究者的广泛关注 (Stankowich et al. 2005, Cooper et al. 2015b)。基于逃避行为带来的适合度收益和代价提出的逃避行为经济模型 (economic model) 和最优模型 (optimality model), 是研究惊飞距离的理论基础 (Ydenberg et al. 1986, Cooper et al. 2007, 2010), 得到大量实验研究的支持 (Cooper et al. 2015b, Blumstein et al. 2016)。然而, 由于个体的适合度无法准确测量, 而且适合度与模型中各变量的定量关系也不清楚, 这些模型尚不能预测惊飞距离的准确数值 (Blumstein et al. 2016)。另外, 这些模型也无法解释警戒距离 (alert distance, AD, 猎物对接近的捕食者表现出明显警戒行为时, 捕食者和猎物之间的距离) 与惊飞距离之间的相关关系 (Blumstein

2003)。虽然提早惊飞假说 (flush early and avoid the rush hypothesis) 认为提早警戒的能量消耗是导致动物提早逃避的原因 (Blumstein 2010, Samia et al. 2013), 部分研究却认为警戒距离与惊飞距离之间的相关性可能只具有统计上的意义 (Dumont et al. 2012)。这些理论上的不足有待进一步研究。

目前大多数鸟类惊飞距离的研究只关注单一因素或仅检验几个因素的主效应, 对各因素间交互作用的研究较少 (Stankowich et al. 2005, Møller 2015a)。动物同时受多个因素影响时, 不同因素间的交互作用可能导致非加性效应 (non-additive effects), 进而影响动物的风险评估和逃避决策 (Stankowich et al. 2015)。有些因素可能只在特定环境下起作用。例如, Ye 等 (2017) 发现群体大小和集群类型的交互作用对朱鹮 (*Nipponia nippon*) 的惊飞距离有显著影响, 朱鹮单独集群时, 其惊飞距离随着群体大小的增加而降低, 但当朱鹮与白鹭 (*Egretta garzetta*) 混群时, 群体大小对朱鹮的惊飞距离没有影响。因此不同因素间的交互作用可能对于理解鸟类的风险评估和逃避行为非常重要 (Stankowich et al. 2015), 有待从不同因素的交互作用角度探究鸟类的惊飞距离。

人类活动会干扰动物个体的正常行为 (警戒、逃避、生境选择、求偶和亲本投入), 并间接影响种群和群落动态 (Frid et al. 2002, Coetzee et al. 2016)。随着生态旅游的兴起, 人类活动和野生动物保护的矛盾日益严重。缓冲区域 (buffer area) 是指隔离野生动物和人类活动的区域 (Blumstein et al. 2010), 能有效降低人类干扰的影响 (Tarlow et al. 2007)。而惊飞距离能为生态旅游活动设立合理的“安全距离”或缓冲区域, 以及制定有效的保护管理措施提供科学依据 (Blumstein et al. 2010, Guay et al. 2016, Livezey et al. 2016)。为更好的保护野生动物, 需要记录动物的惊飞距离并开展相关研究。

国内已有部分关于鸟类惊飞距离研究, 如

人为干扰 (张佰莲等 2009, Ge et al. 2011, 张微微等 2011, Xu et al. 2013, Zhang et al. 2015, 张贺等 2016)、城市化 (王彦平等 2004, 王明春等 2007) 和接近方式 (杨月伟等 2005, 2007, 叶淑英等 2013) 对鸟类惊飞距离的影响。目前国内有关鸟类惊飞距离的研究多为行为观察和单一因素的影响, 未针对生态旅游及缓冲区域设立等保护措施开展研究, 有待从不同因素的交互作用角度探讨鸟类的逃避行为和惊飞距离影响因子。同时, 目前国内外针对濒危鸟类惊飞距离的研究开展较少 (蒋一婷 2014, Ye et al. 2017), 在生态旅游日益增加的形势下, 濒危珍稀鸟类的惊飞距离研究更值得关注。

参 考 文 献

- Bateman P W, Fleming P A. 2011. Who are you looking at? Haded ibises use direction of gaze, head orientation and approach speed in their risk assessment of a potential predator. *Journal of Zoology*, 285(4): 316–323.
- Beauchamp G. 2015. *Animal Vigilance: Monitoring Predators and Competitors*. Oxford: Academic Press.
- Bell A M, Hankison S J, Laskowski K L. 2009. The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 77(4): 771–783.
- Bennettand P M, Harvey P H. 1987. Active and resting metabolism in birds: allometry, phylogeny and ecology. *Journal of Zoology*, 213(2): 327–344.
- Blumstein D T. 2003. Flight-initiation distance in birds is dependent on intruder starting distance. *The Journal of Wildlife Management*, 67(4): 852–857.
- Blumstein D T. 2006. Developing an evolutionary ecology of fear: how life history and natural history traits affect disturbance tolerance in birds. *Animal Behaviour*, 71(2): 389–399.
- Blumstein D T. 2010. Flush early and avoid the rush: a general rule of antipredator behavior? *Behavioral Ecology*, 21(3): 440–442.
- Blumstein D T. 2014. Attention, habituation, and antipredator behaviour: implications for urban birds//Gil D, Brumm H. *Avian Urban Ecology: Behavioural and Physiological Adaptations*. New York: Oxford University Press, 41–53.
- Blumstein D T, Anthony L L, Harcourt R, et al. 2003. Testing a key

- assumption of wildlife buffer zones: is flight initiation distance a species-specific trait? *Biological Conservation*, 110(1): 97–100.
- Blumstein D T, Fern ández-Juricic E, Ledee O, et al. 2004. Avian risk assessment: effects of perching height and detectability. *Ethology*, 110(4): 273–285.
- Blumstein D T, Fern ández-Juricic E, Zollner P A, et al. 2005. Inter-specific variation in avian responses to human disturbance. *Journal of Applied Ecology*, 42(5): 943–953.
- Blumstein D T, Fern ández-Juricic E. 2010. *A Primer of Conservation Behavior*. Sunderland: Sinauer Associates.
- Blumstein D T, Samia D S, Cooper W E Jr. 2016. Escape behavior: dynamic decisions and a growing consensus. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 12: 24–29.
- Blumstein D T, Samia D S, Stankowich T, et al. 2015. Best practice for the study of escape behavior//Cooper W E Jr, Blumstein D T. *Escaping from Predators: an Integrative View of Escape Decisions*. New York: Cambridge University Press, 407–419.
- Bulova S J. 1994. Ecological correlates of population and individual variation in antipredator behavior of two species of desert lizards. *Copeia*, 1994(4): 980–992.
- Burger J, Gochfeld M. 1981. Discrimination of the threat of direct versus tangential approach to the nest by incubating herring and great black-backed gulls. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 95(5): 676–684.
- C árdenas Y L, Shen B, Zung L, et al. 2005. Evaluating temporal and spatial margins of safety in galahs. *Animal Behaviour*, 70(6): 1395–1399.
- Caro T. 2005. *Antipredator Defenses in Birds and Mammals*. Chicago: University of Chicago Press.
- Carrete M, Tella J L. 2010. Individual consistency in flight initiation distances in burrowing owls: a new hypothesis on disturbance-induced habitat selection. *Biology Letters*, 6(2): 167–170.
- Carrete M, Tella J L. 2011. Inter-individual variability in fear of humans and relative brain size of the species are related to contemporary urban invasion in birds. *PLoS One*, 6(4): e18859.
- Carrete M, Tella J L. 2013. High individual consistency in fear of humans throughout the adult lifespan of rural and urban burrowing owls. *Scientific Reports*, 3(12): 3524.
- Clucas B, Marzluff J M, Mackovjak D, et al. 2013. Do American crows pay attention to human gaze and facial expressions? *Ethology*, 119(4): 296–302.
- Coetzee B W T, Chown S L. 2016. A meta-analysis of human disturbance impacts on Antarctic wildlife. *Biological Reviews*, 91(3): 578–596.
- Cooke A S. 1980. Observations on how close certain passerine species will tolerate an approaching human in rural and suburban areas. *Biological Conservation*, 18(2): 85–88.
- Cooper W E Jr. 2015. *Reptiles*//Cooper W E Jr, Blumstein D T. *Escaping from Predators: an Integrative View of Escape Decisions*. New York: Cambridge University Press, 113–151.
- Cooper W E Jr, Blumstein D T. 2015a. Escape behavior: importance, scope, and variables//Cooper W E Jr, Blumstein D T. *Escaping from Predators: an Integrative View of Escape Decisions*, New York: Cambridge University Press, 3–14.
- Cooper W E Jr, Blumstein D T. 2015b. *Escaping from Predators: an Integrative View of Escape Decisions*. New York: Cambridge University Press.
- Cooper W E Jr, Frederick W G. 2007. Optimal flight initiation distance. *Journal of Theoretical Biology*, 244(1): 59–67.
- Cooper W E Jr, Frederick W G. 2010. Predator lethality, optimal escape behavior, and autotomy. *Behavioral Ecology*, 21(1): 91–96.
- Creel S, Christianson D. 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(4): 194–201.
- Datta T, Pal B C. 1993. The effect of human interference on the nesting of the openbill stork *Anastomus oscitans* at the raiganj wildlife sanctuary, India. *Biological Conservation*, 64(2): 149–154.
- de Vault T L, Blackwell B F, Seamans T W, et al. 2014. Effects of vehicle speed on flight initiation by Turkey Vultures: implications for bird-vehicle collisions. *PLoS One*, 9(2): e87944.
- de Vault T L, Blackwell B F, Seamans T W, et al. 2015. Speed kills: ineffective avian escape responses to oncoming vehicles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1801): 20142188.
- D áz M, M øller A P, Flensted-Jensen E, et al. 2013. The geography of fear: A latitudinal gradient in anti-predator escape distances of

- birds across Europe. PLoS One, 8(5): e64634.
- Dumont F, Pasquaretta C, Réale D, et al. 2012. Flight initiation distance and starting distance: Biological effect or mathematical artefact? Ethology, 118(11): 1051–1062.
- Eason P K, Sherman P T, Rankin O, et al. 2006. Factors affecting flight initiation distance in American Robins. Journal of Wildlife Management, 70(6): 1796–1800.
- Elliott C H S, Steidl R J. 2001. Flush responses of Mexican Spotted Owls to recreationists. The Journal of Wildlife Management, 65(2): 312–317.
- Fernández-Juricic E. 2002. Can human disturbance promote nestedness? A case study with breeding birds in urban habitat fragments. Oecologia, 131(2): 269–278.
- Fernández-Juricic E, Schroeder N. 2003. Do variations in scanning behavior affect tolerance to human disturbance? Applied Animal Behaviour Science, 84(3): 219–234.
- Fernández-Juricic E, Vaca R, Schroeder N. 2004. Spatial and temporal responses of forest birds to human approaches in a protected area and implications for two management strategies. Biological Conservation, 117(4): 407–416.
- Fernández-Juricic E, Venier M P, Renison D, et al. 2005. Sensitivity of wildlife to spatial patterns of recreationist behavior: A critical assessment of minimum approaching distances and buffer areas for grassland birds. Biological Conservation, 125(2): 225–235.
- Fisher R A. 1930. The Genetical Theory of Natural Selection: a Complete Variorum Edition. Oxford: Oxford University Press.
- Frid A, Dill L M. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. Conservation Ecology, 6(1): 11.
- Garamszegi L Z, Eens M, Török J. 2009. Behavioural syndromes and trappability in free-living collared flycatchers, *Ficedula albicollis*. Animal Behaviour, 77(4): 803–812.
- Garamszegi L Z, Markó G, Herczeg G. 2012. A meta-analysis of correlated behaviours with implications for behavioural syndromes: mean effect size, publication bias, phylogenetic effects and the role of mediator variables. Evolutionary Ecology, 26(5): 1213–1235.
- Ge C, Li Z, Li J, et al. 2011. The effects on birds of human encroachment on the Qinghai-Tibet Plateau. Transportation Research Part D: Transport and Environment, 16(8): 604–606.
- Geist C, Liao J, Libby S, et al. 2005. Does intruder group size and orientation affect flight initiation distance in birds? Animal Biodiversity and Conservation, 28(1): 69–73.
- Glover H K, Weston M A, Maguire G S, et al. 2011. Towards ecologically meaningful and socially acceptable buffers: Response distances of shorebirds in Victoria, Australia, to human disturbance. Landscape and Urban Planning, 103(3/4): 326–334.
- Guay P, Lorenz R D A, Robinson R W, et al. 2013. Distance from water, sex and approach direction influence flight distances among habituated Black Swans. Ethology, 119(7): 552–558.
- Guay P, van Dongen W F D, Robinson R W, et al. 2016. AvianBuffer: An interactive tool for characterising and managing wildlife fear responses. Ambio, 45(7): 841–851.
- Heidiger H. 1934. Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren. Biologisches Zentralblatt, 54: 21–40.
- Hingee M, Magrath R D. 2009. Flights of fear: a mechanical wing whistle sounds the alarm in a flocking bird. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 276(1676): 4173–4179.
- Holmes T L, Knight R L, Stegall L, et al. 1993. Responses of wintering grassland raptors to human disturbance. Wildlife Society Bulletin, 21(4): 461–468.
- Hubbard L, King W, Vu A, et al. 2015. Heterospecific nonalarm vocalizations enhance risk assessment in common mynas. Behavioral Ecology, 26(2): 632–638.
- Jablonszky M, Szász E, Markó G, et al. 2017. Escape ability and risk-taking behaviour in a Hungarian population of the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 71(3): 54.
- Kitchen K, Lill A, Price M. 2011. Tolerance of human disturbance by urban magpie-larks. Australian Field Ornithology, 28(1): 1–9.
- Knight R L, Fitzner R E. 1985. Human disturbance and nest site placement in Black-Billed Magpies. Journal of Field Ornithology, 56(2): 153–157.
- Lailvaux S P, Alexander G J, Whiting M J. 2003. Sex-Based differences and similarities in locomotor performance, thermal preferences, and escape behaviour in the Lizard *Platysaurus intermedius wilhelmi*. Physiological and Biochemical Zoology, 76(4): 511–521.
- Laursen K, Kahlert J, Frikke J. 2005. Factors affecting escape

- distances of staging waterbirds. *Wildlife Biology*, 11(1): 13–19.
- Legagneux P, Ducatez S. 2013. European birds adjust their flight initiation distance to road speed limits. *Biology Letters*, 9(5): 20130417.
- Lehmann T. 1993. Ectoparasites: Direct impact on host fitness. *Parasitology Today*, 9(1): 8–13.
- Lin T, Coppack T, Lin Q, et al. 2012. Does avian flight initiation distance indicate tolerance towards urban disturbance? *Ecological Indicators*, 15(1): 30–35.
- Livezey K B, Fernández-Juricic E, Blumstein D T. 2016. Database of bird flight initiation distances to assist in estimating effects from human disturbance and delineating buffer areas. *Journal of Fish and Wildlife Management*, 7(1): 181–191.
- Malo J E, Acebes P, Traba J. 2011. Measuring ungulate tolerance to human with flight distance: a reliable visitor management tool? *Biodiversity and Conservation*, 20(14): 3477–3488.
- Marden J H. 1987. Maximum lift production during takeoff in flying animals. *Journal of Experimental Biology*, 130(1): 235–258.
- Martín X, N J, de Neve L, et al. 2006. Health-dependent vulnerability to predation affects escape responses of unguarded chinstrap penguin chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(6): 778–784.
- McLeod E M, Guay P, Taysom A J, et al. 2013. Buses, cars, bicycles and walkers: The influence of the type of human transport on the flight responses of waterbirds. *PLoS One*, 8(12): e82008.
- Meillère A, Brischox F, Angelier F. 2015. Impact of chronic noise exposure on antipredator behavior: an experiment in breeding house sparrows. *Behavioral Ecology*, 26(2): 569–577.
- Møller A P. 2008a. Flight distance of urban birds, predation, and selection for urban life. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(1): 63–75.
- Møller A P. 2008b. Flight distance and population trends in European breeding birds. *Behavioral Ecology*, 19(6): 1095–1102.
- Møller A P. 2008c. Flight distance and blood parasites in birds. *Behavioral Ecology*, 19(6): 1305–1313.
- Møller A P. 2009. Basal metabolic rate and risk-taking behaviour in birds. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(12): 2420–2429.
- Møller A P. 2010a. Up, up, and away: relative importance of horizontal and vertical escape from predators for survival and senescence. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(8): 1689–1698.
- Møller A P. 2010b. Interspecific variation in fear responses predicts urbanization in birds. *Behavioral Ecology*, 21(2): 365–371.
- Møller A P. 2012. Urban areas as refuges from predators and flight distance of prey. *Behavioral Ecology*, 23(5): 1030–1035.
- Møller A P. 2014a. Life history, predation and flight initiation distance in a migratory bird. *Journal of Evolutionary Biology*, 27(6): 1105–1113.
- Møller A P. 2014b. Behavioral and ecological predictors of urbanization // Gil D, Brumm H. *Avian Urban Ecology: Behavioural and Physiological Adaptations*. New York: Oxford University Press, 54–68.
- Møller A P. 2015a. *Birds* // Cooper W E Jr, Blumstein D T. *Escaping from Predators: an Integrative View of Escape Decisions*. New York: Cambridge University Press, 88–112.
- Møller A P. 2015b. The value of a mouthful: Flight initiation distance as an opportunity cost. *European Journal of Ecology*, 1(1): 43–51.
- Møller A P, Clayton D H, Moore J. 1997. Parasitism and the evolution of host life history // Clayton D, Moore J. *Host-parasite Evolution: General Principles and Avian Models*. New York: Oxford University Press, 105–127.
- Møller A P, Erritzøe J. 2010. Flight distance and eye size in birds. *Ethology*, 116(5): 458–465.
- Møller A P, Erritzøe J. 2014a. Predator–prey interactions, flight initiation distance and brain size. *Journal of Evolutionary Biology*, 27(1): 34–42.
- Møller A P, Garamszegi L Z. 2012. Between individual variation in risk-taking behavior and its life history consequences. *Behavioral Ecology*, 23(4): 843–853.
- Møller A P, Liang W. 2013a. Tropical birds take small risks. *Behavioral Ecology*, 24(1): 267–272.
- Møller A P, Nielsen J T, Garamszegi L Z. 2008. Risk taking by singing males. *Behavioral Ecology*, 19(1): 41–53.
- Møller A P, Samia D S M, Weston M A, et al. 2016. Flight initiation distances in relation to sexual dichromatism and body size in birds from three continents. *Biological Journal of the Linnean Society*, 117(4): 823–831.
- Møller A P, Tryjanowski P, Dáz M, et al. 2015. Urban habitats and

- feeders both contribute to flight initiation distance reduction in birds. *Behavioral Ecology*, 26(3): 861–865.
- Møller A P, Tryjanowski P. 2014b. Direction of approach by predators and flight initiation distance of urban and rural populations of birds. *Behavioral Ecology*, 25(4): 960–966.
- Møller A P, Végási C I, Pap P L. 2013b. Risk-taking and the evolution of mechanisms for rapid escape from predators. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(5): 1143–1150.
- Mühlberger A, Wieser M J, Gerdes A B M, et al. 2011. Stop looking angry and smile, please: start and stop of the very same facial expression differentially activate threat- and reward-related brain networks. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 6(3): 321–329.
- Nisbet I C T. 2000. Disturbance, habituation, and management of waterbird colonies. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, 23(2): 312–332.
- Owens J L, Stec C L, O'Hatnick A. 2012. The effects of extended exposure to traffic noise on parid social and risk-taking behavior. *Behavioural Processes*, 91(1): 61–69.
- Réale D, Reader S M, Sol D, et al. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82(2): 291–318.
- Roberts G. 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour*, 51(5): 1077–1086.
- Roff D A. 2002. *Life History Evolution*. New York: Chapman & Hall.
- Samia D S M, Blumstein D T, Stankowich T, et al. 2016. Fifty years of chasing lizards: new insights advance optimal escape theory. *Biological Reviews*, 91(2): 349–366.
- Samia D S M, Nakagawa S, Nomura F, et al. 2015a. Increased tolerance to humans among disturbed wildlife. *Nature Communications*, 6: 8877.
- Samia D S M, Nomura F, Blumstein D T. 2013. Do animals generally flush early and avoid the rush? A meta-analysis. *Biology Letters*, 9(2): 20130016.
- Samia D S M, Pape Møller A, Blumstein D T. 2015b. Brain size as a driver of avian escape strategy. *Scientific Reports*, 5: 11913.
- Seltmann M W, Öst M, Jaatinen K, et al. 2012. Stress responsiveness, age and body condition interactively affect flight initiation distance in breeding female eiders. *Animal Behaviour*, 84(4): 889–896.
- Smith B R, Blumstein D T. 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 19(2): 448–455.
- Soto F A, Wasserman E A. 2011. Asymmetrical interactions in the perception of face identity and emotional expression are not unique to the primate visual system. *Journal of Vision*, 11(3): 24.
- Sreekar R, Goodale E, Harrison R. 2015. Flight initiation distance as a behavioral indicator of hunting pressure: a case study of the Sooty-headed Bulbul (*Pycnonotus aurigaster*) in Xishuangbanna, SW China. *Tropical Conservation Science*, 8(2): 505–512.
- Sridhar H, Beauchamp G, Shanker K. 2009. Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. *Animal Behaviour*, 78(2): 337–347.
- Stankowich T. 2008. Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biological Conservation*, 141(9): 2159–2173.
- Stankowich T, Blumstein D T. 2005. Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1581): 2627–2634.
- Stankowich T, Reimers E. 2015. *Mammals//Cooper W E Jr, Blumstein D T. Escaping from Predators: an Integrative View of Escape Decisions*. New York: Cambridge University Press, 63–87.
- Tarlow E M, Blumstein D T. 2007. Evaluating methods to quantify anthropogenic stressors on wild animals. *Applied Animal Behaviour Science*, 102(34): 429–451.
- Tate A J, Fischer H, Leigh A E, et al. 2006. Behavioural and neurophysiological evidence for face identity and face emotion processing in animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 361(1476): 2155–2172.
- Thiel D, Mányi E, Brenot J, et al. 2007. Effects of recreation and hunting on flushing distance of Capercaillie. *The Journal of Wildlife Management*, 71(6): 1784–1792.
- Utne-Palm A C. 1999. The effect of prey mobility, prey contrast, turbidity and spectral composition on the reaction distance of *Gobiusculus flavescens* to its planktonic prey. *Journal of Fish Biology*, 54(6): 1244–1258.
- Vincze E, Papp S, Preiszner B, et al. 2016. Habituation to human disturbance is faster in urban than rural house sparrows.

- Behavioral Ecology, 27(5): 1304–1313.
- Weston M A, Mcleod E M, Blumstein D T, et al. 2012. A review of flight-initiation distances and their application to managing disturbance to Australian birds. *Emu*, 112(4): 269–286.
- Witter M S, Cuthill I C, Bonser R H C. 1994. Experimental investigations of mass-dependent predation risk in the European starling, *Sturnus vulgaris*. *Animal Behaviour*, 48(1): 201–222.
- Xu F, Yang W, Xu W, et al. 2013. The effects of the Taklimakan Desert Highway on endemic birds *Podoces biddulphi*. *Transportation Research Part D: Transport and Environment*, 20: 12–14.
- Ydenberg R C, Dill L M. 1986. The economics of fleeing from predators. *Advances in the Study of Behavior*, 16(2): 229–249.
- Ye Y X, Jiang Y T, Hu C S, et al. 2017. What makes a tactile forager join mixed-species flocks? A case study with the endangered Crested Ibis (*Nipponia nippon*). *The Auk*, 134(2): 421–431.
- Zhang H, Li W, Hu Y, et al. 2015. Opposite companion effect on flight initiation distance in sympatric species: plateau pika (*Ochotona curzoniae*) and White-rumped Snowfinch (*Onychostruthus taczanowskii*). *Canadian Journal of Zoology*, 94(2): 109–114.
- 蒋一婷. 2014. 朱鹮对非致命刺激的警戒策略研究. 北京: 北京林业大学硕士学位论文.
- 蒋一婷, 丁长青. 2014. 非致命性捕食风险对鸟类的影响. *动物学杂志*, 49(9): 613–620.
- 王明春, 杨月伟. 2007. 城市化对繁殖期白鹭的影响. *曲阜师范大学学报: 自然科学版*, 33(4): 90–94.
- 王彦平, 陈水华, 丁平. 2004. 惊飞距离——杭州常见鸟类对人为侵扰的适应性. *动物学研究*, 25(3): 214–220.
- 杨月伟, 夏贵荣, 丁平, 等. 2005. 人为干扰对黑腹滨鹬觅食行为的影响. *动物学研究*, 26(2): 136–141.
- 杨月伟, 张伟, 王军, 等. 2007. 人为干扰对两种鸻形目鸟类觅食行为的影响. *曲阜师范大学学报: 自然科学版*, 33(3): 113–115.
- 叶淑英, 王振龙, 路纪琪. 2013. 人为干扰对城市园林麻雀惊飞距离的影响. *郑州大学学报: 理学版*, 45(4): 96–101.
- 张佰莲, 田秀华, 刘群秀, 等. 2009. 崇明东滩自然保护区越冬白头鹤警戒行为的观察. *东北林业大学学报*, 37(7): 93–95.
- 张贺, 李文靖, 胡延萍, 等. 2016. 青藏高原两种雪雀惊飞距离的比较研究. *四川动物*, 35(3): 368–371.
- 张微微, 马建章, 李金波. 2011. 骨顶鸡等游禽对不同人为干扰的行为响应. *生态学报*, 31(6): 1695–1702.
- 郑光美. 2012. 鸟类学. 北京: 北京师范大学出版社, 256.