

上海市城市化梯度上饰纹姬蛙警戒距离的变化

刘宁宁^{①②③} 钟淑蓉^① 王天厚^{①④} 赵闪闪^⑤
宋宁宁^① 徐欢^⑥ 李贲^{②*}

① 华东师范大学生命科学学院 上海 200062; ② 华东师范大学河口海岸学国家重点实验室, 长江三角洲河口湿地生态系统教育部/上海市野外科学观测研究站 上海 200241; ③ 复旦大学生命科学学院 上海 200433; ④ 崇明生态研究院 上海 202162;
⑤ 中国计量大学 杭州 310018; ⑥ 上海市野生动植物和自然保护地研究中心 上海 200336

摘要: 警戒行为是动物对外界风险的一种行为反应, 可以提前探测或避开风险以提高生存率, 发生警戒行为时动物距外界干扰源的距离则定义为警戒距离。快速城市化发展引起的栖息地改变和人为干扰会对动物的警戒距离产生影响。本研究以饰纹姬蛙 (*Microhyla fissipes*) 为研究对象, 于 2020 和 2021 年的 5 至 7 月沿上海市城市化梯度, 即市区-近郊-郊区, 设置 22 个研究样点, 其中, 市区 3 个、近郊 10 个、郊区 9 个, 共测量 100 只饰纹姬蛙的警戒距离, 包含市区 15 只、近郊 51 只及郊区 34 只, 并基于 2 km 半径景观中不透水表面 (包括建筑和道路) 占比定义各研究样点的城市化指数, 同时获取各研究样点所在区域的人口密度以定义人类活动强度, 探究城市化梯度上两栖动物警戒距离变化与城市发展引起的栖息地与人类活动强度改变之间的关系。研究结果表明, 饰纹姬蛙的警戒距离与城市化指数呈显著负相关, 与人口密度也呈负相关, 但不显著。本研究认为, 两栖动物会通过改变警戒距离适应栖息地城市化过程, 研究结果有利于理解两栖类行为对城市化的响应机制。

关键词: 无尾两栖类; 警戒行为; 城市化进程; 适应

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2023) 01-108-09

The Changes of Vigilance Distance of the Ornamented Pygmy Frog (*Microhyla fissipes*) Along an Urban-rural Gradient in Shanghai City

LIU Ning-Ning^{①②③} ZHONG Shu-Rong^① WANG Tian-Hou^{①④} ZHAO Shan-Shan^⑤
SONG Ning-Ning^① XU Huan^⑥ LI Ben^{②*}

① School of Life Science, East China Normal University, Shanghai 200062; ② State Key Laboratory of Estuarine and Coastal Research, Yangtze Delta Estuarine Wetland Ecosystem Observation and Research Station, Ministry of Education & Shanghai Science and Technology Committee, East China Normal University, Shanghai 200241; ③ School of Life Science, Fudan University, Shanghai 200433;
④ Institute of Eco-Chongming, Shanghai 202162; ⑤ College of Life Science, China Jiliang University, Hangzhou 310018;
⑥ Shanghai Wildlife and Protected Natural Areas Research Center, Shanghai 200336, China

基金项目 国家自然科学基金项目(No. 31901099), 长江三角洲河口湿地生态系统教育部/上海市野外科学观测研究站开放基金项目(No. K202203) 和中央高校基本科研业务费;

* 通讯作者, E-mail: bli@sklec.ecnu.edu.cn;

第一作者介绍 刘宁宁, 男, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态学; E-mail: nnliu_bio_ecnu@163.com。

收稿日期: 2022-05-24, 修回日期: 2022-10-13 DOI: 10.13859/j.cjz.202301010

Abstract: [Objectives] Vigilance behavior is a kind of animal response to external risks that can detect or avoid dangers in advance to improve survival rate, when it occurs, the distance between animals and external risk source is defined as vigilance distance. Habitat changes and human disturbance caused by rapid urbanization have a significant influence on the vigilance behavior of wildlife. The vigilance distances of populations adapted to urban environments involves changes in behavior and physiology, reflecting phenotypic plasticity or evolution. The objective of this study was to explore the relationships between vigilance distance of *Microhyla fissipes* and the changes of habitat and human activity intensity caused by urbanization along an urbanization gradient (urban-suburban-rural). [Methods] In this study, we selected *M. fissipes* as study species, and measured 100 *M. fissipes* male individuals (urban: 15 males; suburban: 51 males; rural: 34 males) from 22 study sites (urban: 3 sites; suburban: 10 sites; rural: 9 sites) along an urbanization gradient (urban-suburban- rural) between May and August in 2020 and 2021 in Shanghai, China. We used the percentage of impervious surface (including buildings and roads) in each 2 km-radius landscape to represent the urbanization index of these study sites. In addition, we also collected the human population density of each study site to represent human activity intensity. Then we tested the normality of vigilance distance using the Shapiro-Wilk test, and general linear models were used to test the effects of urbanization index and human population density on vigilance distance of *M. fissipes* in each study site. [Results] We found that the vigilance distance of *M. fissipes* ranged from 2.8 m to 5.1 m (mean 3.9 ± 0.5 standard deviation) (Table 1). By ranking all possible candidate models based on their Akaike's information criterion corrected (AICc), urbanization index was the most important predictor in the best model ($\Delta_{\text{AICc}} < 2$) (Table 2). Model average coefficients showed that vigilance distance of *M. fissipes* was significantly negatively correlated to urbanization index ($P < 0.01$) and also negatively related to human population density, although not significant ($P > 0.05$) (Table 3). [Conclusion] Our finding suggested that amphibians change the vigilance distance in response to urbanization, which benefits us to understand the response mechanism of amphibian behavior to urbanization.

Key words: Anurans; Vigilance distance; Urbanization development; Adaptive

警戒行为是动物对外界自然环境的风险或者潜在风险的一种行为反应 (Lima et al. 1996, Treves 2000)，可以提前探测和避开自然环境中的风险（比如捕食者的靠近），提高动物在自然环境中的生存几率。感知捕食风险是塑造动物行为的主要选择力 (Lima et al. 1990)，在感知到较高的捕食风险时，动物可能会在许多方面改变它们的行为，例如增加警惕性或降低活动水平 (Kats et al. 1998)，这些行为的改变可能会潜在地影响个体的适应性和种群动态 (Lima 1998)。在动物个体警戒行为的研究中，通常使用警戒行为的时间占比、频次、警戒距离以及起始逃逸距离判断生物个体警戒行为强度 (车

烨等 2014)。目前关于动物警戒行为的研究涉及到有蹄类(田鑫鑫等 2012, Zheng et al. 2013, Wang et al. 2021)、鸟类 (Møller 2008)、两栖爬行类 (Martín et al. 2006, Gallup et al. 2021) 和无脊椎动物 (Seuront 2018)，重点关注种群警戒行为的集群效应、性别差异以及季节变化 (Li et al. 2008, 2013)。

城市化的快速发展导致很多生物群落的自然栖息地迅速转变为以人类为主导的景观，迫使动物去适应新环境的变化 (Vargas-Salinas et al. 2014, Seddon et al. 2016)。其中，城市化发展所引起的人类活动干扰对于动物而言是一种捕食风险，一些鸟类会通过改变警戒行为去

适应人类活动 (Frid et al. 2002)，尤其在一些城市化发展迅速的地区，尽管自然天敌的捕食威胁下降，但是人类活动的干扰成为新的捕食风险 (Gosling et al. 2002, 蒋志刚 2004)。

两栖类正面临全球性的生物多样性丧失，2021 年国际自然保护联盟红色名录报告显示，41% 的两栖类物种面临种群受胁，与哺乳动物 (26%) 和鸟类 (14%) 等其他脊椎动物相比，两栖类已成为受胁迫率最高的脊椎动物类群 (IUCN 2021)。城市化过程所引起的栖息地丧失、破碎化以及生境质量下降是两栖类面临的主要威胁 (Hamer et al. 2008)；除此之外，随着全球化的进程 (Liu et al. 2013)，壶菌病也逐渐成为造成两栖动物快速下降的主导因素 (Scheele et al. 2019)。然而却较少有研究关注城市化对两栖类警戒行为的影响。

上海市是我国城市化率最高的城市，自 1978 年到 2020 年，城市化率从 58.7% 迅速增加到 89.3% (国家统计局 2021)。饰纹姬蛙 (*Microhyla fissipes*) 广泛分布于上海市区和郊区，移动能力相对较弱，方便定位测量，在过去的几十年间，上海市的快速城市化过程导致饰纹姬蛙的种群数量明显下降 (Zhang et al. 2016, Li et al. 2018)。本研究拟通过调查上海市不同城市化梯度上饰纹姬蛙警戒距离的变化，探究上海市城市化对饰纹姬蛙警戒行为的影响，以期深入理解城市化背景下的两栖类适应与种群动态。

1 材料与方法

1.1 样点选取与城市化指数定义

本研究沿上海市市区-近郊-郊区的城市化梯度共设置 22 个研究样点，相关生境主要包括农田田埂、林地沟渠以及公园池塘。为确保样点之间的空间独立性 (Suárez et al. 2016, Ribeiro et al. 2017)，每个样点之间的距离大于 1 km (图 1)。

为定义各研究样点的城市化水平，我们基于 Formosat-2 (福卫二号，中国台湾) (2012

年 6 月；2 m 分辨率) 卫星图像和谷歌地球 (Google Earth Pro 7.3.2)，并将卫星图像与实地调查相结合，对每个研究样点 2 km 半径内的景观数据进行解译 (Wei et al. 2021, Liu et al. 2022)，土地利用类型划分为建筑和道路 (图 1, 表 1)。使用 ArcMap 10.3 和 Fragstats 4.2 软件 (McGarigal et al. 2012) 计算每个研究样点建筑、道路的占比，然后将每个研究样点的不透水表面 (建筑占比加上道路占比) 进行标准化处理 (0-1 转换) 以定义城市化指数 (urbanization index) (Liu et al. 2022)。城市化指数越高，城市化发展程度越高。除此之外，我们通过统计年鉴获取各研究样点所在区级行政区的人口密度 (上海统计局 2021)，并同样进行标准化处理 (0-1 转换)。

1.2 野外调查

本研究通过人为模拟捕食者的方式进行两栖类警戒距离的测定，这种方法已经成功在包括两栖类 (Martín et al. 2005, Cooper et al. 2008) 在内的很多物种研究中应用 (Stankowich et al. 2005)。饰纹姬蛙在繁殖期会发出求偶鸣声，易吸引包括人类在内的各种捕食者的攻击，当被接近时，它们通常会停止鸣叫行为。

本研究的野外实验于 2020 年和 2021 年的 5 月至 7 月夜间 19:00 ~ 24:00 时进行，共调查 60 d，调查人员以 1 m/s 的步行速度寻找并接近 1 只正在鸣叫的雄性饰纹姬蛙个体，警戒距离定义为雄性个体停止鸣叫时调查人员与被接近个体之间的距离，使用米尺测量每只个体的警戒距离，数据精确到 0.1 m，如果雄性饰纹姬蛙个体在一个相对密闭的空间无法察觉调查人员靠近时，则不计入在警戒距离范围内 (Halfwerk et al. 2019)。

1.3 数据分析

将各研究样点饰纹姬蛙警戒距离的平均值作为因变量，以各研究样点的城市化指数和人口密度作为自变量构建一般线性模型 (general linear model)。使用 Shapiro-Wilk Test 检验警戒距离的正态性。为避免两个自变量的自相关，

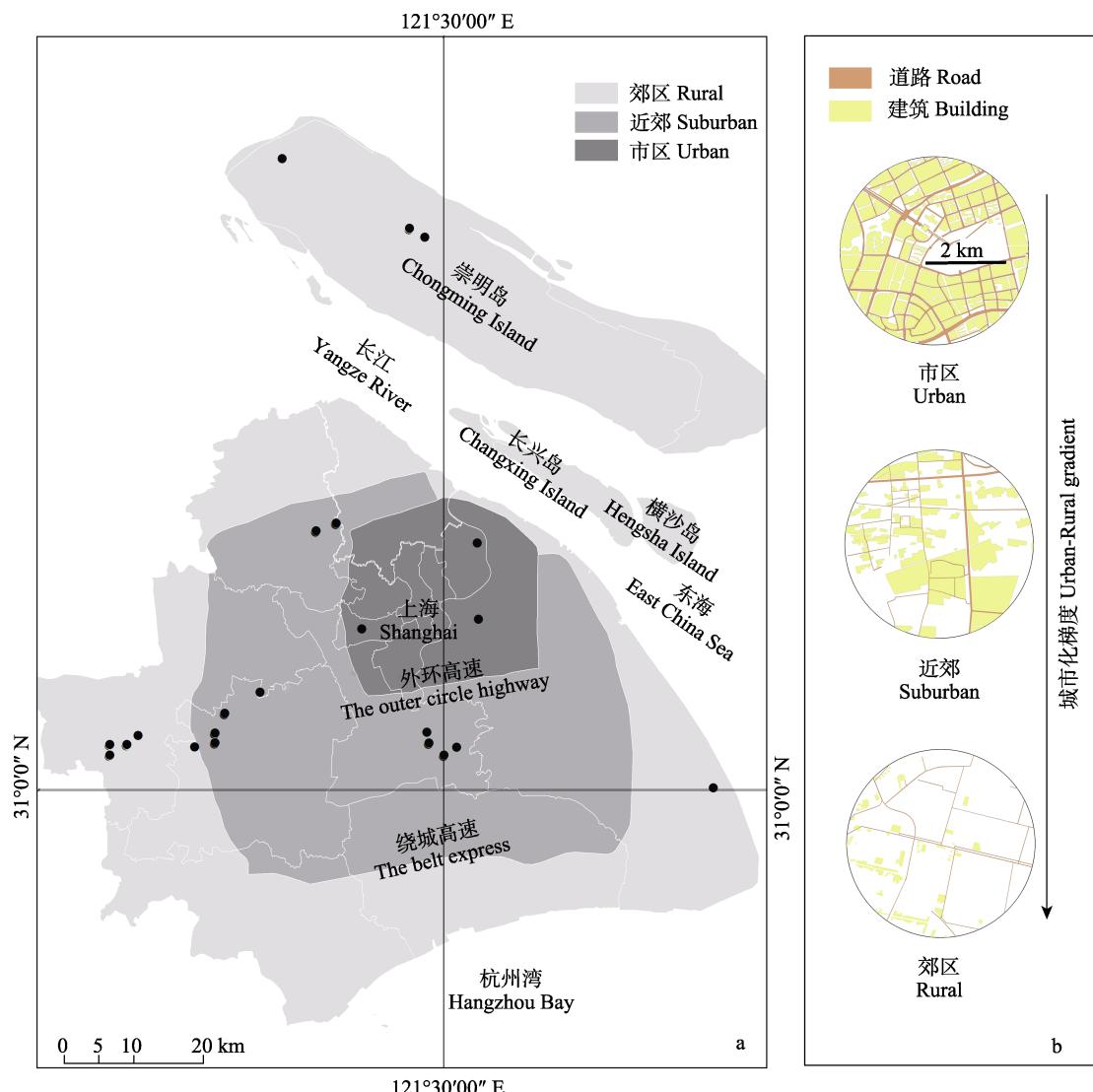


图1 研究样点分布图

Fig. 1 Locations of the study sites

a. 沿上海城市化梯度设置的 22 个研究样点分布图; b. 三个城市化指数不同研究样点的景观解译图 (半径为 2 km)。

a. Locations of the 22 study sites along an urban-rural gradient in Shanghai, China; b. Three examples of study sites within a 2-km radius of different urbanization index (UI) sites in Shanghai.

计算其方差膨胀因子 (variance inflation factors, VIFs) (Neter et al. 1996)，如果方差膨胀因子的值大于 4，则说明自变量之间存在自相关 (Chatterjee et al. 2006)。

运用全模型方法分析城市化指数和人口密度对饰纹姬蛙警戒距离的影响，然后基于修改后的赤池信息准则值 (Akaike's information criterion corrected, AICc) 的多模型推理方法，

计算和比较标准化模型的加权平均系数，用来确定各自变量对因变量的影响和相对重要性。每个模型基于 AICc 变化量 (variation of AICc, Δ_{AICc})，小于 2 的模型被视为等效最优模型。模型赤池权重 (Akaike weights, W_i) 表示该模型在全模型中为最优模型的概率 (Burnham et al. 2004)。

所有的统计分析使用 R 4.0.2 (R Core Team

2019), 模型选择和平均使用“glmulti”(Calcagno 2019) 和 “MuMIn”包 (Bartoń 2019)。

2 结果

本研究共计测量了 100 只饰纹姬蛙的警戒距离, 警戒距离的范围为 2.8~5.1 m, 平均值 \pm 标准误为 (3.9 ± 0.5) m (表 1)。城市化指数和人口密度共线性检验结果, 方差膨胀因子值 VIFs 为 1.685, 小于 4, 说明这两个变量之间没有显著的自相关。

城市化指数是最优模型 (即 A_{AICc} 小于 2) 中唯一的自变量 (表 2)。全模型平均结果显示, 饰纹姬蛙的警戒距离与城市化指数呈显著负相

关, 估计系数 \pm 标准误为 -1.512 ± 0.252 ($P < 0.01$) (表 3), 即随着城市化梯度的增加饰纹姬蛙的警戒距离显著降低; 此外, 饰纹姬蛙的警戒距离与人口密度也呈负相关趋势, 但是不显著, 估计系数 \pm 标准误为 -0.236 ± 0.425 ($P > 0.05$) (表 3)。

3 讨论

本研究发现饰纹姬蛙的警戒距离与城市化指数呈显著负相关, 该结果表明随着城市化梯度的增加, 饰纹姬蛙的警戒距离显著下降 (表 2, 表 3)。已有研究发现, 城市化会对鸟类和两栖类警戒距离和逃逸距离产生影响

表 1 上海市城市化梯度上各研究样点饰纹姬蛙的警戒距离与城市化指数

Table 1 The vigilance distance and urbanization index of *Microhyla fissipes* of each study site along an urban-rural gradient in Shanghai

研究样点 Study site		警戒距离 Vigilance distance (m)		样本量 Sample size (ind)	城市化指数 Urbanization index
		最小 ~ 最大 Minimum-maximum	平均值 \pm 标准差 Mean \pm SD		
市区样点 Urban site	1	2.8~3.1	2.9 \pm 0.1	5	1.00
	2	2.9~3.2	3.1 \pm 0.1	6	0.77
	3	3.3~3.7	3.5 \pm 0.1	4	0.74
近郊样点 Suburban site	1	3.0~3.5	3.3 \pm 0.2	4	0.70
	2	3.3~3.5	3.4 \pm 0.1	4	0.63
	3	3.0~3.3	3.2 \pm 0.1	5	0.59
	4	3.5~3.7	3.6 \pm 0.1	6	0.32
	5	3.5~3.8	3.6 \pm 0.1	5	0.47
	6	3.6~3.8	3.7 \pm 0.1	5	0.24
	7	3.6~4.0	3.8 \pm 0.1	6	0.24
	8	3.6~3.8	3.7 \pm 0.1	5	0.16
	9	3.7~3.9	3.8 \pm 0.1	6	0.12
	10	3.7~4.0	3.8 \pm 0.1	5	0.13
郊区样点 Rural site	1	3.8~4.1	4.0 \pm 0.1	3	0.13
	2	3.8~3.9	3.9 \pm 0.1	4	0.10
	3	4.0~4.1	4.0 \pm 0.0	5	0.07
	4	4.0~4.3	4.1 \pm 0.1	5	0.03
	5	4.2~4.3	4.3 \pm 0.0	4	0.04
	6	4.6~4.8	4.7 \pm 0.0	3	0.01
	7	4.5~4.6	4.6 \pm 0.0	3	0.07
	8	4.6~4.8	4.7 \pm 0.1	3	0.05
	9	4.9~5.1	5.0 \pm 0.1	4	0.00

表 2 基于饰纹姬蛙警戒距离与自变量(城市化指数和人口密度)之间关系的所有模型组合

Table 2 All models examining relationships between predictors (urbanization index, population density) and vigilance distance of *Microhyla fissipes*

模型 Models	对数似然函数值 Log-likelihood	修改后的赤池信息量准则值 Akaike's information criterion corrected AICc	AICc 变化量 Variation of AICc Δ_{AICc}	赤池权重 Akaike weight W_i
城市化指数 (-) Urbanization index (-)	- 3.67	14.67	0.00	0.79
人口密度 (-) + 城市化指数 (-) Population density (-) + Urbanization index (-)	- 3.47	17.29	2.61	0.21
人口密度 (-) Population density (-)	- 12.71	32.76	18.08	0.00
空模型 Null model	- 17.52	39.68	25.00	0.00

模型中呈负相关的变量用“-”表示。

Negative coefficient values for a given variable in the model are indicated by “-”.

表 3 基于饰纹姬蛙警戒距离与城市化指数、人口密度的全模型平均自变量系数

Table 3 Model-averaged estimates of the coefficient of predictors in all models between vigilance distance of *Microhyla fissipes* and urbanization index, and population density

变量 Variables	估计系数 Estimate	标准误差 Standard errors	P 值 P value
截距 Intercept	4.313	0.098	< 0.01
城市化指数 Urbanization index	- 1.512	0.252	< 0.01
人口密度 Population density	- 0.236	0.425	> 0.05

(McGiffin et al. 2013, Halfwerk et al. 2019)。比如, 城市中绿头鸭 (*Anas platyrhynchos*)、苍鹭 (*Ardea cinerea*)、原鸽 (*Columba livia*)、灰斑鸠 (*Streptopelia decaocto*) 种群的逃逸距离低于郊区种群, 这表明它们的警戒行为随着人为干扰的增强发生了适应性变化, 造成这种结果的原因可能是靠近人类活动的城市区域自然捕食风险较低也有更丰富的食物资源 (Møller 2008)。同样, 在有蹄类警戒行为研究中发现, 在人类活动密集的区域 (表现为交通流量增加), 藏羚 (*Pantholops hodgsoni*) 和藏原羚 (*Procapra picticaudata*) 的起始逃逸距离显著下降 (Lian et al. 2012)。本研究结果与鸟类和有蹄类研究近似, 两栖类警戒行为也会随着人

为干扰强度的变化发生改变。饰纹姬蛙的警戒距离随着城市化梯度的增加而显著降低, 这与 Halfwerk 等 (2019) 关于市区和郊区雄性南美泡蟾 (*Physalaemus pustulosus*) 的警戒距离研究结果相似, 这可能是因为长期暴露在人为干扰产生的噪音背景中使得饰纹姬蛙的警戒行为产生了一定适应。除此之外, 有研究指出两栖类种群数量随着上海市城市化水平的上升显著下降 (Li et al. 2016, Zhang et al. 2016), 可能会引起种内竞争加剧, 因此我们推测市区中的两栖类可能通过调整警戒行为, 将更多的时间和能量分配到繁殖期求偶行为中, 进而提高繁殖成功率。

人口密度可以直接反映出人类活动的强度, 动物对人类活动的习惯化也会降低其警戒距离 (Møller 2009, 鲍明霞等 2019)。在本研究中同样发现, 饰纹姬蛙的警戒距离随着人口密度的增加而降低, 尽管两者的关系并不显著。然而, 本研究使用的人口密度数据是各研究样点所在行政区的人口密度, 可能无法精确反映研究样点在一定空间范围内受到的人类干扰。

在关于鸟类和哺乳类动物警戒行为的影响因素研究中发现, 动物的年龄 (Li et al. 2013)、性别 (Xia et al. 2011)、空间位置 (Shi et al. 2011)、种群大小 (Li et al. 2012, 宋文涛等 2017) 等因素都会对警戒行为产生一定的影响。

比如，个体的警戒水平一般与种群大小呈负相关，即随着种群多度的增加，种群内个体的警戒水平降低，也被称为是集群效应（collective detection），并在丹顶鹤（*Grus japonensis*）（Wang et al. 2011）、藏原羚（Li et al. 2008）和麋鹿（*Elaphurus davidianus*）（Zheng et al. 2013）等鸟类和有蹄类中已经得到广泛验证。然而也有一些动物群体行为不符合群体效应，例如长颈鹿（*Giraffa camelopardalis*）的群体大小和其警戒行为之间并无显著相关性（Cameron et al. 2005），同样，在马鹿（*Cervus elaphus*）和美洲野牛（*Bison bison*）中也没有发现明显的群体效应（Laundre et al. 2001）。两栖类通常在繁殖期出现短暂聚集的行为，Martín 等（2005）对伊比利亚绿蛙（*Rana perezi*）临时聚集种群集体警戒行为研究发现，对捕食者产生警戒反应的第一只个体的起始逃逸距离与种群大小无显著相关性，然而，剩余个体对捕食者的起始逃逸距离更长。有的两栖动物逃逸时的鸣声也会对其他个体的警戒行为产生影响，比如，Cooper（2011）发现，当美国牛蛙（*Lithobates catesbeianus*）的某些逃逸个体发出鸣声时，附近其他个体发生逃逸的频率会显著升高。在本研究中，当饰纹姬蛙受到干扰停止鸣叫时，可能也会影响周围同种个体的鸣叫行为，进而对警戒距离产生影响。

本研究仅分析了饰纹姬蛙雄性个体警戒距离沿上海市城市化梯度的变化，尚有一定不足，关于性别、个体形态差异等对两栖类警戒距离的影响需要进一步探究。总体而言，目前仍然缺乏对两栖类警戒行为适应性变化的研究，关注两栖类在城市化过程中警戒行为的变化有利于深入理解两栖类对人为活动干扰的适应性机制。

参 考 文 献

- Bartoń K. 2019. Mumin: Multi-model inference. [EB/OL]. [2021-08-15]. <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html>.
- Burnham K P, Anderson D R. 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research*, 33(3): 261–304.
- Calcagno V. 2019. Glmulti: model selection and multimodel inference made easy. [EB/OL]. [2021-08-21]. <https://cran.r-project.org/web/packages/glmulti/index.html>.
- Cameron E Z, Du Toit J T. 2005. Social influences on vigilance behaviour in Giraffes, *Giraffa camelopardalis*. *Animal Behaviour*, 69(6): 1337–1344.
- Chatterjee S, Hadi A S. 2006. *Regression Analysis by Example*. New York: John Wiley & Sons Press, 16–30.
- Cooper W E. 2011. Escape strategy and vocalization during escape by American Bullfrogs (*Lithobates catesbeianus*). *Amphibia-Reptilia*, 32(2): 213–221.
- Cooper W E, Caldwell J P, Vitt L J. 2008. Effective crypsis and its maintenance by immobility in *Craugastor* frogs. *Copeia*, 2008(3): 527–532.
- Frid A, Dill L M. 2002. Human caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Ecology and Society*, 6(1): 11.
- Gallup A C, Meyers K. 2021. Seeing others yawn selectively enhances vigilance: an eye-tracking study of snake detection. *Animal Cognition*, 24(3): 583–592.
- Gosling L M, Sutherland W. 2002. *Behavior and Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, 51–65.
- Halfwerk W, Blaas M, Kramer L, et al. 2019. Adaptive changes in sexual signaling in response to urbanization. *Nature Ecology and Evolution*, 3(3): 374–380.
- Hamer A J, McDonnell M J. 2008. Amphibian ecology and conservation in the urbanising world: a review. *Biological Conservation*, 141(10): 2432–2449.
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). 2021. The IUCN Red List of Threatened Species. [EB/OL]. [2021-03-14]. <https://www.iucnredlist.org/en>.
- Kats L B, Dill L M. 1998. The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animal. *Ecoscience*, 5(3): 361–94.
- Laundre J W, Hemdndez L, Altendorf K B. 2001. Wolves, elk and bison: reestablishing the landscape of fear in Yellowstone National Park, USA. *Canadian Journal of Zoology*, 79(8): 1401–1409.

- Li B, Zhang W, Shu X X, et al. 2016. The impacts of urbanization on the distribution and body condition of the Rice-paddy Frog (*Fejervarya multistriata*) and Gold-striped Pond Frog (*Pelophylax plancyi*) in Shanghai, China. *Asian Herpetological Research*, 7(3): 200–209.
- Li B, Zhang W, Shu X X, et al. 2018. Influence of breeding habitat characteristics and landscape heterogeneity on anuran species richness and abundance in urban parks of Shanghai, China. *Urban Forestry and Urban Greening*, 32(1): 56–63.
- Li C L, Jiang Z G, Li L L, et al. 2012. Beauchamp G. Effects of reproductive status, social rank, sex and group size on vigilance patterns in Przewalski's Gazelle. *PLoS ONE*, 7(2): e32607.
- Li Z Q, Jiang Z G. 2008. Group size effect on vigilance: evidence from Tibet Gazelle in Upper Buha River, Qinghai-Tibet Plateau. *Behavioural Processes*, 78(1): 25–28.
- Li Z Q, Wang Z, Ge C. 2013. Time budgets of wintering Red-crowned Cranes: effects of habitat, age and family size. *Wetlands*, 33(2): 227–232.
- Lian X M, Li X X, Zhou D X, et al. 2012. Avoidance distance from Qinghai-Tibet highway in sympatric Tibetan Antelope and Gazeze. *Transportation Research Part D: Transport and Environment*, 17(8): 585–587.
- Lima S L. 1998. Stress and decision marking under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Advances in the Study of Behavior*, 27(8): 215–63.
- 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.
- Lima S L, Zollner P A. 1996. Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, 11(3): 131–135.
- Liu N N, Zhong S R, Wang T H, et al. 2022. Advertisement call variation of two frog species along an urban-rural gradient in Shanghai, China. *Diversity*, 14(7): 550.
- Liu X, Rohr J R, Li Y. 2013. Climate, vegetation, introduced hosts and trade shape a global wildlife pandemic. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1753): 20122506.
- Martin J, Lopez P. 2005. Wall Lizards modulate refuge use through continuous assessment of predation risk level. *Ethology*, 111(2): 207–219.
- Martin J, Luque-Larena J, Lopez P. 2006. Collective detection in escape responses of temporary groups of Iberian Green Frogs. *Behavioral Ecology*, 17(2): 222–226.
- McGarigal K, Cushman S A, Ene E. 2012. FRAGSTATS v4: spatial pattern analysis program for categorical and continuous maps. [EB/OL]. [2021-06-08]. <https://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>.
- McGiffin A, Lill A, Beckman J, et al. 2013. Tolerance of human approaches by Common Mynas along an urban-rural gradient. *Emu-Austral Ornithology*, 113(2): 154–160.
- Møller A P. 2008. Flight distance of urban birds, predation, and selection for urban life. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(1): 63–75.
- Møller A P. 2009. Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. *Oecologia*, 159(4): 849–858.
- Neter J, Kutner M H, Nachtsheim C. 1996. Applied Linear Statistical Models. Chicago: Irwin Press, 2–38.
- R Core Team. 2019. R: A Language and Environment for Statistical Computing. [EB/OL]. [2021-03-14]. <https://www.r-project.org>.
- Ribeiro J, Colli G R, Caldwell J P, et al. 2017. Evidence of neotropical anuran community disruption on rice crops: a multidimensional evaluation. *Biodiversity and Conservation*, 26(14): 3363–3383.
- Scheele B C, Pasmans F, Skerratt L F, et al. 2019. Amphibian fungal panzootic causes catastrophic and ongoing loss of biodiversity. *Science*, 363(6434): 1459–1463.
- Seddon N, Mace G M, Naeem S, et al. 2016. Biodiversity in the Anthropocene: prospects and policy. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1844): 20162094.
- Seuront L. 2018. Microplastic leachates impair behavioural vigilance and predator avoidance in a temperate intertidal gastropod. *Biology Letters*, 14(11): 20180453.
- Suárez R P, Zaccagnini M E, Babbitt K J, et al. 2016. Anuran responses to spatial patterns of agricultural landscapes in Argentina. *Landscape Ecology*, 31(10): 2485–2505.
- Shi J, Li D, Xiao W. 2011. Influences of sex, group size, and spatial

- position vigilance behavior of Przewalski's Gazelles. *Acta Theriologica*, 56(1): 73–79.
- 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.
- Treves A. 2000. Theory and method in studies of vigilance and aggregation. *Animal Behaviour*, 60(6): 711–722.
- Vargas-Salinas F, Cunningham G M, Amézquita A, et al. 2014. Does traffic noise alter calling time in frogs and toads? A case study of anurans in Eastern Ontario, Canada. *Urban Ecosystems*, 17(4): 945–953.
- Wang X X, Yang L, Zhao Y M, et al. 2021. The group size effect and synchronization of vigilance in Tibetan Wild Ass. *Current Zoology*, 67(1): 11–16.
- Wang Z, Li Z Q, Beauchamp G, et al. 2011. Flock size and human disturbance affect vigilance of endangered Red-crowned Cranes (*Grus japonensis*). *Biological Conservation*, 144(1): 101–105.
- Wei X, Huang M L, Yue Q, et al. 2021. Long-term urbanization impacts the Eastern Golden Frog (*Pelophylax plancti*) in Shanghai City: demographic history, genetic structure, and implications for amphibian conservation in intensively urbanizing environments. *Evolutionary Applications*, 14(4): 117–135.
- Xia C J, Yang W K, Blank D, et al. 2011. Diurnal time budget of Goitred Gazelles (*Gazella subgutturosa* Guldenstaedt, 1780) in Xinjiang, China. *Mammalia*, 75(3): 235–242.
- Zhang W, Li B, Shu X X, et al. 2016. Responses of anuran communities to rapid urban growth in Shanghai, China. *Urban Forestry and Urban Greening*, 20(1): 365–374.
- Zheng W, Beauchamp G, Jiang X L, et al. 2013. Determinants of vigilance in a reintroduced population of Pere David's Deer. *Current Zoology*, 59(2): 265–270.
- 鲍明霞, 杨森, 杨阳, 等. 2019. 城市常见鸟类对人为干扰的耐受距离研究. *生物学杂志*, 36(1): 55–59.
- 车烨, 李忠秋. 2014. 动物的警戒行为——回顾及展望. *四川动物*, 33(1): 144–150.
- 国家统计局. 2021. 中国统计年鉴. [EB/OL]. [2022-03-10]. <http://www.stats.gov.cn/tjsj/ndsj/>.
- 蒋志刚. 2004. 动物行为原理与物种保护方法. 北京: 科学出版社, 191–236.
- 上海统计局. 2021. 上海统计年鉴. [EB/OL]. [2022-03-10]. <https://tjj.sh.gov.cn/tjnj/index.html>.
- 宋文涛, 王也, 张小倩, 等. 2017. 集群数量和采食距离对储草期布氏田鼠警戒频次的影响. *动物学杂志*, 52(5): 754–760.
- 田鑫鑫, 陈珉, 王会, 等. 2012. 獐的警戒行为模式及逃跑起始距离的适应性变化. *动物学杂志*, 47(6): 25–30.