

麻雀幼鸟和成鸟逃逸距离的比较

张谦益 钟浩 何飘雨 Møller Anders Pape 夏灿玮*

北京师范大学生命科学学院 北京 100875

摘要: 逃逸是鸟类常用的反捕食手段。自然选择会优化鸟类的逃逸距离,以便在躲避被捕食风险和保持能量之间做出权衡。理论模型预测动物个体可依据期望寿命来调整自身的行为:期望寿命短的个体倾向于风险偏好,即逃逸距离短;而期望寿命长的个体倾向于风险回避,即逃逸距离长。同时,逃逸距离还受到外部因素(如人为干扰强度、鸟类群体大小)的影响。本研究在北京城区收集了麻雀(*Passer montanus*) 145只成鸟和75只幼鸟的逃逸距离数据,发现麻雀成鸟比幼鸟有着更长的逃逸距离,且成鸟更可能是群体中首先逃逸的个体。此外,研究发现麻雀的逃逸距离随着人为干扰强度的增加而降低,随着群体大小增加而增加。本研究结果符合理论预期:存活率高的类群(成鸟)有着更长的逃逸距离。

关键词: 逃逸;警戒距离;惊飞距离;飞逃距离;麻雀;年龄

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2019)05-627-09

Comparison of Escape Distances Between Juvenile and Adult Tree Sparrow

ZHANG Qian-Yi ZHONG Hao HE Piao-Yu MØLLER Anders-Pape XIA Can-Wei*

College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract: A common measure of anti-predator defense in birds under field conditions is the escape-related distances, which an individual would take action (e.g. alert, flee) when approached by a potential predator (e.g. human). These distances represent a compromise between the risks of mortality due to predation and foraging opportunities. The difference of escape-related distances among groups should reflect the difference in expected probability of survival: the group with relatively good survival prospect can be predicted to take small risks (long escape-related distances) in order not to jeopardize their prospects of survival. In addition, urban birds should have shorter escape-related distances in order to coexist with humans that caused frequent disturbance than rural ones, while larger flocks have more eyes that should result in an earlier detection of approaching predators, therefore, increasing escape-related distances. We used field data on age-specific escape-related distances in Tree Sparrows *Passer montanus* (145 adults and 75 juveniles) from Beijing city to test these predictions (Fig. 1 & 2). The analyses showed longer escape-related distances in adult than juvenile

基金项目 北京师范大学本科生科研训练与创新创业项目;

* 通讯作者, E-mail: xiacanwei@bnu.edu.cn;

第一作者介绍 张谦益,男,本科生;研究方向:动物行为;E-mail: 201711200130@mail.bnu.edu.cn。

收稿日期: 2019-03-11, 修回日期: 2019-07-21 DOI: 10.13859/j.cjz.201905002

(Figs. 3 & 4) (e.g. alert distance in adults 11.76 ± 0.60 m, in juveniles 9.33 ± 0.71 m, Mann-Whitney *U* test, $Z = 2.662$, $P = 0.008$; flight initiation distance in adults 8.71 ± 0.53 m, in juveniles 7.31 ± 0.68 m, Mann-Whitney *U* test, $Z = 1.872$, $P = 0.061$), and the adults, rather than juveniles, have higher probability to be the first individuals to escape within the flock ($\chi^2 = 4.934$, $df = 1$, $P = 0.026$). Independently, escape-related distances were significantly negatively related with the number of pedestrians, and positively correlated with flock size (Table 1). These findings are consistent with the hypothesis that adults take smaller risks than juveniles.

Key words: Escape; Alert distance; Flight initiation distance; Distance fled; Tree Sparrows; Age

逃逸 (escape) 是鸟类避免被捕食的重要手段 (蒋一婷等 2014, Møller 2015, 方小斌等 2017)。逃逸需要消耗能量, 包括飞行的耗能和占用觅食时间减少的能量获取。过早的逃逸会增加能量消耗, 而过晚的逃逸会增加被捕食风险 (Dowling et al. 2018)。所以自然选择会优化鸟类的逃逸距离, 以便在躲避被捕食风险和保持能量之间做出权衡 (trade-off) (Ydenberg et al. 1986, Cooper et al. 2007)。逃逸距离 (escape distance) 指的是鸟类对捕食者做出反应 (如警戒、惊飞) 时, 与捕食者之间的空间距离 (Møller 2015)。对鸟类的逃逸距离有悠久的历史。Darwin (1868) 研究了笼养环境下的鸟类, 发现伴人种逃逸距离缩短。Hediger (1934) 探究了捕食压力对动物的影响, 指出岛屿动物的逃逸距离普遍短于大陆的近缘种。Cooke (1980) 在城市生境中观察, 发现人类干扰强度增加会导致鸟类逃逸距离的降低。Burger 等 (1981) 进一步指出人类干扰下鸟类逃逸距离的变化会改变鸟类的栖息地利用和繁殖状况。近年来的研究发现, 当人类靠近时, 鸟类做出反应的距离可以近似替代鸟类对自然界捕食者的逃逸距离 (Møller et al. 2008, Blumstein et al. 2016)。这就使得逃逸距离的数据收集更加容易, 相关研究得到快速发展 (Tatte et al. 2018, Blumstein 2019)。

逃逸距离又可以进一步分为三个不同的组分 (Møller 2015, Tatte et al. 2018): 警戒距离 (alert distance)、惊飞距离 (flight initiation distance) 和飞逃距离 (distance fled)。警戒距

离是指, 鸟类对靠近的捕食者首次表现出警戒行为 (如抬头环视) 时, 与捕食者之间的空间距离; 惊飞距离是指, 鸟类逃逸飞离时的位置与捕食者之间的空间距离; 飞逃距离是指, 鸟类逃逸飞离的位置, 到首次停落位置之间的空间距离。影响鸟类逃逸距离及其组分的因素众多, 如体重、羽色、感官系统、繁殖状态、窝卵数、被捕食压力、生境特征 (Cooper 2003, Møller et al. 2008, Møller 2015)。在众多的因素中, 期望寿命 (survival prospect) 是反应鸟类逃逸距离的重要指标 (Ydenberg et al. 1986, Cooper et al. 2007): 期望寿命短的鸟类倾向于风险偏好, 表现出短的逃逸距离, 以节约能耗和增加觅食时间, 提高短期的适合度; 期望寿命长的鸟类倾向于风险回避, 表现出长的逃逸距离, 以降低被捕食的风险 (Møller et al. 2012)。

期望寿命与逃逸距离的关联得到实证研究的支持。如, 对欧亚大陆热带和温带鸟类逃逸距离的比较, 发现热带鸟类的惊飞距离均值为 15.6 m, 约是温带鸟类惊飞距离均值 (7.7 m) 的两倍, 这与热带鸟类平均年存活率 (survival rate) 高于温带鸟类相吻合 (Møller et al. 2013)。上述研究中, 多个物种的比较可以扩大预测变量 (年存活率) 的变异程度, 从而容易发现年存活率与逃逸距离的关联 (Møller et al. 2013)。多个物种的比较在鸟类逃逸距离的研究中是普遍采用的方法。该方法通常假定同一种群或同一物种的逃逸距离是恒定的, 至少是远小于种群间或物种间的变异程度, 从而可以用少量个体的数据来反应种群或物种的特征 (Møller

2015, Blumstein 2019)。但逃逸距离在种群内的变异不容忽视 (Garamszegi et al. 2017), 如, Møller (2014) 对家燕 (*Hirundo rustica*) 的研究, Scales 等 (2013) 对歌带鹀 (*Melospiza melodia*) 的研究, Wilson-Aggarwal 等 (2016) 对三种夜鹰科 (Caprimulgidae) 鸟类的研究, 均发现个体间的惊飞距离存在差异。对于性二型 (sexual dichromatism) 的鸟类, 不难观察到种群内性比偏雄或偏雌的现象 (Donald 2007, Li et al. 2016)。考虑到多数鸟类出生时雌、雄性比是 1:1 (Ewen et al. 2004), 成鸟性比偏倚反应了两性存活率的差异 (Kuijper et al. 2012)。而存活率影响到期望寿命, 进而可导致逃逸距离在性别间不同 (Møller et al. 2016)。

逃逸距离变异的另一个潜在来源是幼鸟和成鸟之间的差异。冬季因食物短缺, 是鸟类死亡的高峰时期, 尤其是对于觅食能力较差的幼鸟影响更为严重 (Perrins 1979)。成鸟的年存活率可由环志-重捕数据获得 (Gilroy et al. 2012, Xia et al. 2015), 但多数鸟类尚缺乏幼鸟的年存活率数据。死亡的成鸟将由幼鸟补充, 对于数量稳定的种群意味着死亡的成鸟数量等于能存活到成鸟时的幼鸟数量 (Stearns 1992, Roff 2002)。故可以用成鸟的年死亡率与每个个体的年均子代数的比值来近似反映幼鸟的年存活率。基于 Cramp 和 Perrins (1977-1994) 提供的鸟类生活史信息和欧洲鸟类环志的数据 (<http://www.euring.org>), 发现成鸟的年存活率

普遍高于幼鸟, 如麻雀 (*Passer montanus*) 成鸟的年存活率为 41.5%, 而幼鸟仅有 7.9%。故我们预测幼鸟和成鸟的逃逸距离会有明显的不同。

本文以麻雀为研究对象, 关注种群内幼鸟和成鸟的逃逸距离。麻雀隶属于雀科 (Passeridae) 麻雀属, 广布于旧大陆 (欧洲、亚洲和非洲), 并被引入美洲和澳洲 (Summers-Smith 2017)。麻雀春、夏季繁殖, 当年出生的幼鸟至次年性成熟 (成为成体) 参与繁殖 (Summers-Smith et al. 2017)。麻雀雌、雄两性羽色上是否存在分化尚有争论 (Eaton 2005), 但基于反射光谱的研究, 发现两性间羽色差异很微弱, 不易作为野外区分性别的标准 (胥帅帅等 2018)。从外形上可以区分麻雀的幼鸟和成鸟: 前者喙基淡黄色、耳羽和喉部黑色斑块不明显; 而后者喙基黑色、耳羽和喉部黑色斑块明显 (图 1) (Summers-Smith 2017)。由于麻雀成鸟的年存活率要高于幼鸟的年存活率, 故推测成鸟将采用风险回避型的策略, 表现为 1) 成鸟有更长的逃逸距离; 2) 成鸟更可能是群体中首先逃逸的个体。本文的另一个研究目的是检验人类干扰和群体大小对麻雀逃逸距离的影响。麻雀作为伴人种, 为避免人类干扰而导致的频繁逃逸, 我们预测 3) 逃逸距离将随着人类干扰的加剧而缩短。群体数量增加能更有效地发现潜在的威胁而提早做出反应, 故预测 4) 逃逸距离将随着群体大小的增加而增加。



图 1 麻雀幼鸟 (a) 和成鸟 (b) 外形差异

Fig. 1 The morphological difference between juvenile (a) and adult (b) Tree Sparrow

1 材料与方法

1.1 研究时间和地点

本研究于 2018 年夏季（7 月 7 日至 9 月 8 日）在北京（北纬 39°56′，东经 116°20′）的高校（北京大学、北京师范大学、北京语言大学、中国地质大学、清华大学）和公园（奥林匹克森林公园、北海公园、北京植物园、朝阳公园、地坛公园、海淀公园、景山公园、柳荫公园、马甸公园、青年湖公园、什刹海、双秀公园、天坛公园、玉渊潭公园、元大都遗址公园、中山公园、紫竹院公园）开展。麻雀是北京地区的常见留鸟，每年的春、夏季繁殖（张淑萍等 2006, Zhang et al. 2010）。7 月以后当年出生的幼鸟已经离巢活动，并且羽色和成鸟有明显的不同（图 1），而这种羽色的差异会在秋季换羽后减弱（Summers-Smith 2017）。选择高校和公园作为研究地，一是考虑到麻雀的数量多，便于发现研究对象（张淑萍等 2006, 叶淑英等 2013）；此外高校和公园均为人类设计的景观（杨刚等 2015），以便削弱生境异质性对麻雀逃逸距离的影响（Stankowich et al. 2005）。

1.2 数据收集

模仿 Blumstein (2006) 和 Rodriguez-Prieto 等 (2008) 方法来收集麻雀逃逸距离及相关的距离，该方法普遍被应用在鸟类反捕食策略的研究中（Møller 2015, Tatte et al. 2018）。首先通过在研究地漫步发现实验对象麻雀。为避免

实验对象受到天敌和其他行人的影响，只有当实验对象周边 100 m 内无猛禽、家猫等捕食者活动，且研究者是距离实验对象最近的行人时，才开始记录数据。记录的数据包括日期、时间（具体到分钟）、麻雀的个体数量。当麻雀数量超过 1 只时，任选其中的 1 只作为实验个体。利用 ACULON A30 (8 × 25) 双筒望远镜（尼康，日本）观察实验个体的羽色，以判断年龄。因麻雀出生的次年即可参与繁殖（Summers-Smith et al. 2017），故我们将当年出生的个体定义为幼鸟；而非当年出生的个体定义为成鸟。部分个体因植被、建筑物遮挡而无法看清羽色，年龄记录为未知。完成上述数据的记录后，研究者正对实验个体，步行靠近，直至实验个体飞离。利用 CS600 激光测距仪（保时安电子，中国），记录 1) 实验个体首次表现出警戒行为（抬头环视、凝视研究者、跳跃远离）时，与研究者的直线距离；2) 实验个体飞离时，与研究者的直线距离；3) 实验个体飞离的起始位置到首次停落位置之间的直线距离。这三个距离分别为实验个体的警戒距离、惊飞距离和飞逃距离（图 2）。若实验个体在惊飞前未表现出抬头环视、凝视研究者或跳跃远离，则警戒距离与惊飞距离相等。当麻雀数量超过 1 只时，记录实验个体是否为该群体首先飞离的个体。实验个体飞离后，记录 3 min 周边 30 m 内的行人数量，作为人为干扰强度的指标。

由于实验对象均没有进行个体标记（如环

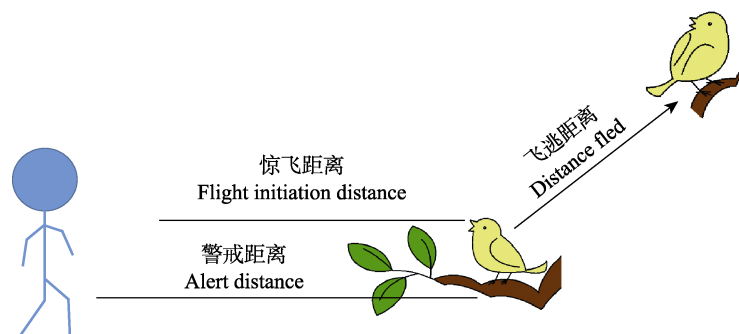


图 2 鸟类逃逸距离的示意图

Fig. 2 Schematic illustration of bird escape-related distances used in this study

志), 采用如下策略以降低假重复(同一实验个体被多次观测)的可能性: 相邻的观测点之间至少间隔 50 m, 且每次观测只记录 1 只实验个体的行为。总共获得了 268 只麻雀的数据, 其中, 幼鸟 75 只, 成鸟 145 只, 未知年龄的个体 48 只。已知年龄的 220 只个体中, 因障碍物(围墙、栅栏)阻隔研究者靠近, 分别有 4 只个体(2 只成鸟、2 只幼鸟)未表现出警戒行为, 5 只个体(2 只成鸟、3 只幼鸟)未逃逸; 因逃逸飞离后停落的位置过远, 或障碍物阻挡研究者观察, 有 9 只个体(4 只成鸟、5 只幼鸟)未能记录飞逃距离。其余个体均获取了警戒距离、惊飞距离和飞逃距离的数据。

1.3 数据分析

数据分析基于 SPSS 20.0 (Spss Inc, 美国)完成。所有检验均为双尾检验(two-tailed test), 在 $P < 0.05$ 时认为差异显著。数据以“平均值 \pm 标准误 (Mean \pm SE)”的形式呈现。

由于警戒距离、惊飞距离、飞逃距离均不符合正态分布(Kolmogorov-Smirnov 检验, $P < 0.05$), 故采用非参数的 Mann-Whitney U 检验比较幼鸟和成鸟的差异。考虑到目标个体的逃逸行为可能受到周边个体的影响, 筛选出单独活动麻雀的数据, 采用 Mann-Whitney U 检验对幼鸟和成鸟逃逸距离再次进行比较。通过 Chi-square 检验来验证群体中首先飞离的个体是否更可能是成鸟。利用回归分析(regression analysis)检验人类干扰和群体大小对逃逸距离的影响。由于发现了幼鸟和成鸟在逃逸距离上存在显著差异, 故回归分析中将不同年龄组(幼鸟、成鸟)的数据分别分析。

2 结果

麻雀成鸟的警戒距离为 (11.76 ± 0.60) m ($n = 143$), 显著长于幼鸟的警戒距离 (9.33 ± 0.71) m ($n = 73$) ($Z = 2.662$, $P = 0.008$); 成鸟的惊飞距离 (8.71 ± 0.53) m ($n = 143$) 也长于幼鸟的 (7.31 ± 0.68) m ($n = 72$), 二者的差异接近显著 ($Z = 1.872$, $P = 0.061$); 飞逃距离,

成鸟为 (8.95 ± 0.64) m ($n = 141$), 幼鸟为 (8.97 ± 1.35) m ($n = 70$), 二者无显著差异 ($Z = -1.455$, $P = 0.146$) (图 3)。

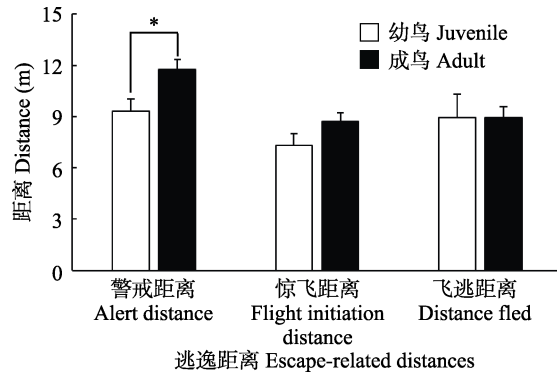


图 3 全部麻雀的逃逸距离

(平均值 \pm 标准误, $n = 220$)

Fig. 3 Escape-related distances of Tree Sparrow based on the total data set (Mean \pm SE, $n = 220$)

图中的星号示意差异显著 ($P < 0.05$)。

Asterisk indicates significant differences ($P < 0.05$).

上述幼鸟和成鸟之间的差异, 在单独活动的麻雀中也表现出来。对于观察时单独活动的麻雀, 成鸟的警戒距离为 (10.72 ± 0.89) m ($n = 50$), 显著长于幼鸟的警戒距离 (7.89 ± 0.98) m ($n = 27$) ($Z = 2.091$, $P = 0.036$); 成鸟的惊飞距离 (8.44 ± 0.89) m ($n = 50$) 也显著长于幼鸟的 (5.72 ± 0.93) m ($n = 26$) ($Z = 2.030$, $P = 0.042$); 在飞逃距离上, 成鸟的 (9.22 ± 1.02) m ($n = 48$) 和幼鸟的 (12.89 ± 3.24) m ($n = 26$) 无显著差异 ($Z = -0.182$, $P = 0.856$) (图 4)。

对于非单独活动的麻雀, 幼鸟 ($n = 47$) 有 27.66% 的比率是首先被惊飞的个体, 而这一比率在成鸟 ($n = 91$) 中高达 47.25%, 二者差异显著 ($\chi^2 = 4.934$, $df = 1$, $P = 0.026$)。

逃逸距离受到人为干扰强度(以行人数量反应)和群体大小(个体数量)的影响(表 1)。警戒距离和惊飞距离均随着行人数量的增加而降低、群体大小的增加而增加; 飞逃距离受到人为干扰和群体大小的影响不显著。

表 1 行人数量、群体大小对逃逸距离的影响

Table 1 The effect of number of pedestrians and flock size on escape distance

因变量 Dependent variables	年龄 Age	自变量 Independent variables	回归系数 Coefficient	标准误 Standard error	<i>t</i>	<i>P</i>
警戒距离 Alert distance	幼鸟 Juvenile	行人数量 Pedestrians	- 0.377	0.120	- 3.138	0.002
		群体大小 Flock size	0.257	0.067	3.817	< 0.001
	成鸟 Adult	行人数量 Pedestrians	- 0.625	0.125	- 5.011	< 0.001
		群体大小 Flock size	0.146	0.038	3.816	< 0.001
惊飞距离 Flight initiation distance	幼鸟 Juvenile	行人数量 Pedestrians	- 0.375	0.116	- 3.222	0.002
		群体大小 Flock size	0.215	0.065	3.323	0.001
	成鸟 Adult	行人数量 Pedestrians	- 0.488	0.113	- 4.319	< 0.001
		群体大小 Flock size	0.128	0.035	3.670	< 0.001
飞逃距离 Distance fled	幼鸟 Juvenile	行人数量 Pedestrians	- 0.225	0.261	- 0.861	0.392
		群体大小 Flock size	- 0.127	0.145	- 0.876	0.384
	成鸟 Adult	行人数量 Pedestrians	0.072	0.152	0.474	0.636
		群体大小 Flock size	0.039	0.047	0.833	0.406

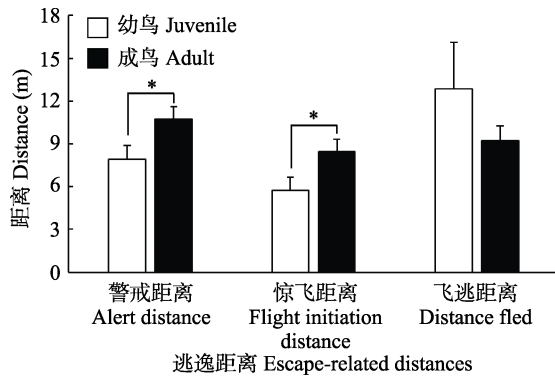


图 4 单独活动麻雀的逃逸距离

(平均值 ± 标准误, $n = 77$)

Fig. 4 Escape-related distances of Tree Sparrow based on the solitary individual

(Mean ± SE, $n = 77$)

图中的星号示意差异显著 ($P < 0.05$)。

Asterisk indicates significant differences ($P < 0.05$)

3 讨论

动物有多样的反捕食策略, 如伪装、防御、警戒、逃逸 (车焯等 2014, Møller 2015)。其中逃逸是鸟类最常用的反捕食手段 (蒋一婷等 2014, 方小斌等 2017)。自然选择会优化鸟类的逃逸距离, 以便在躲避被捕食风险和保持能

量之间做出权衡 (Dowling et al. 2018)。理论模型预测动物个体可依据期望寿命来调整自身的行为: 期望寿命短的个体倾向于风险偏好, 而期望寿命长的个体倾向于风险回避 (Ydenberg et al. 1986, Cooper et al. 2007)。这一观点在鸟类逃逸距离的研究中得到了验证。通过种间 (Møller et al. 2013) 以及性别间 (Møller et al. 2016) 逃逸距离的比较, 均支持存活率高的类群有更长的逃逸距离。相比于成鸟, 幼鸟的存活率更低 (Perrins 1979)。但二者间逃逸距离是否存在差异, 得到的关注较少。本文对北京地区的常见鸟类麻雀进行了研究, 通过比较幼鸟和成鸟逃逸距离的不同组分, 发现成鸟有着更长的警戒距离和惊飞距离。

鸟类的逃逸行为可受到研究者与鸟类间的初始距离影响 (Dumont et al. 2012, Samia et al. 2014), 相关研究中多选择固定的初始距离 (如 30 m) 开始实验 (Møller 2015, Tatte et al. 2018)。本研究在北京的高校和公园开展, 研究地人类活动频繁 (张淑萍等 2006, Zhang et al. 2010)。如果研究者和实验对象的初始距离设定得较远 (如 30 m), 很难确保研究者是距离实验对象最近的行人, 从而无法避免其他行人对实验对象的干扰; 若研究者和实验对象的初始距离设

定得较近（如 10 m），则可导致研究者尚未进入指定地点，实验对象已经被惊飞。所以在收集逃逸距离的数据时，本研究没有固定研究者与实验对象的初始距离。我们采用的数据收集方法不会削弱本研究的结论。因为本研究是先选定实验个体，然后再通过羽色来鉴定年龄，所以初始距离的不同可能会增加逃逸距离的变异程度，但不会改变成鸟与幼鸟逃逸距离的差异。此外，鸟类的逃逸距离还会受到实验个体停歇高度，以及生境特征（植被郁闭程度、与庇护所的距离、是否存在阻隔捕食者的障碍物）的影响（Stankowich et al. 2005, Møller 2015）。这些因素可导致成鸟或幼鸟组内逃逸距离变异程度增加，从而减弱了组间差异，但并不会改变组间差异的结果。

逃逸距离由三个相互关联的组分所构成：警戒距离、惊飞距离、飞逃距离。这三个距离之间通常正相关，但并不能完全相互替代（Tatte et al. 2018）。如，鸟类自身体重影响飞行时的能耗（Tatner et al. 1986），进而会影响到惊飞距离和飞逃距离（Møller 2015），但对警戒距离的作用较弱。在本研究中也发现这三者所表现出的结果并不相同：成鸟的警戒距离、惊飞距离显著大于幼鸟，而飞逃距离与幼鸟无显著差异。警戒距离和惊飞距离在幼鸟和成鸟间的差异符合理论预期，并且和种间（Møller et al. 2013）、性别间（Møller et al. 2016）的研究结果相一致，即存活率高的类群逃逸距离更长。鸟类逃逸后的飞逃距离，除了受到被捕食压力的影响，还受到生境中庇护所（refuge）位置的影响（Cooper 1999, Stankowich et al. 2005）。麻雀在城市生境中很容易找到庇护所，如浓密的灌丛、建筑物缝隙，这可能导致幼鸟和成鸟在飞逃距离上没有表现出差异。此外，我们发现群体中的成鸟更可能首先被惊飞。这符合我们的预期：存活率高的类群（成鸟）更倾向于规避风险。相比于幼鸟，成鸟有更发达的感官、运动系统，和更丰富的经验，这也有助于成鸟优先做出反应（Møller et al. 2008）。

在本研究中还发现，麻雀的警戒距离和惊飞距离随着行人数量增多而降低，随群体大小增加而增加。城市中生活的野生动物，警戒性降低是普遍现象，有助于减少因频繁逃逸而消耗的能量（王彦平等 2004, Legagneux et al. 2013, Samia et al. 2015）。对近缘种家麻雀（*P. domesticus*）的研究，也发现在人类干扰强度高的生境，逃逸距离有减少的趋势（Vincze et al. 2016）。群体大小对逃逸距离的影响较为复杂。群体大小增加能更有效地发现潜在的威胁而提早做出反应。但另一方面，群体大小增加有助于稀释个体所受的风险，从而降低个体的逃逸距离。从 Stankowich 等（2005）和 Møller（2015）的综述看，已有的例证普遍支持群体大小与逃逸距离正相关。本研究结果也与之类似，集群活动的麻雀数量越多，逃逸距离越长。这可能是因为群体大小的增加，能更有效地发现潜在的威胁而提早做出反应。

逃逸距离反应了动物的风险权衡，受到外部环境（如天敌密度）和动物自身（如期望寿命）的共同影响（Møller 2015, Blumstein 2019）。幼鸟和成鸟的存活率不同，但二者在逃逸距离上是否存在差异，得到的关注较少。本研究发现，麻雀成鸟有着更长的逃逸距离，并且更可能是群体中首先逃逸的个体；逃逸距离随着人为干扰强度的增加而降低，随群体数量的增加而增加。逃逸距离在保护生物学领域有着重要的应用（Jiang et al. 2017, 潘汝南等 2018），如生态旅游区的景观规划需要考虑到野生动物的逃逸距离，以确保野生动物安全的活动空间（Gutzwiller et al. 1998, Heil et al. 2007, Weston et al. 2012）；机场驱鸟需要依据鸟类的逃逸距离来优化干扰源的位置，以节约成本（de Vault et al. 2016, Swaddle et al. 2016）。成年个体和幼年个体是稳定种群不可缺失的组分。本研究的结果表明，需要考虑群体中不同类群（如，成年个体、幼年个体）的逃逸距离，从而有效地保护鸟类。

致谢 感谢北京师范大学生命科学学院王纯

老师在立项时的指导;感谢朱浩强、刘春宏、王天卉同学在数据集中的帮助;感谢梁智健、娄方洲提供麻雀幼鸟的照片。

参 考 文 献

- 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. 2019. What chasing birds can teach us about predation risk effects: past insights and future directions. *Journal of Ornithology*, 160(2): 587–592.
- Blumstein D T, Samia D S M, Cooper W E. 2016. Escape behavior: dynamic decisions and a growing consensus. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 12(12): 24–29.
- Burger J. 1981. The effect of human activity on birds at a coastal bay. *Biological Conservation*, 21(3): 231–241.
- 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. 1999. Escape behavior by prey blocked from entering the nearest refuge. *Canadian Journal of Zoology*, 77(4): 671–674.
- Cooper W E. 2003. Risk factors affecting escape behavior by the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*: speed and directness of predator approach, degree of cover, direction of turning by a predator, and temperature. *Canadian Journal of Zoology*, 81(6): 979–984.
- Cooper W E, Frederick W G. 2007. Optimal flight initiation distance. *Journal of Theoretical Biology*, 244(1): 59–67.
- Cramp S, Perrins C M. 1977–1994. *The Birds of the Western Palearctic*. Vols 1–9. Oxford: Oxford University Press.
- Darwin C. 1868. *The Variation of Animals and Plants under Domestication*. London: John Murray.
- de Vault T L, Blackwell B F, Seamans T W, et al. 2016. Identification of off airport interspecific avian hazards to aircraft. *Journal of Wildlife Management*, 80(4): 746–752.
- Donald P F. 2007. Adult sex ratios in wild bird populations. *Ibis*, 149(4): 671–692.
- Dowling L, Bonier F. 2018. Should I stay, or should I go: Modeling optimal flight initiation distance in nesting birds. *PLoS One*, 13(11): e0208210.
- Dumont F, Pasquaretta C, Reale D, et al. 2012. Flight initiation distance and starting distance: biological effect or mathematical artefact? *Ethology*, 118(11): 1051–1062.
- Eaton M D. 2005. Human vision fails to distinguish widespread sexual dichromatism among sexually "monochromatic" birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(31): 10942–10946.
- Ewen J G, Cassey P, Møller A P. 2004. Facultative primary a lack of evidence sex ratio variation: a lack of evidence in birds? *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 271(1545): 1277–1282.
- Garamszegi L Z, Møller A P. 2017. Partitioning within-species variance in behaviour to within- and between-population components for understanding evolution. *Ecology Letters*, 20(5): 599–608.
- Gilroy J J, Virzi T, Boulton R L, et al. 2012. A new approach to the "apparent survival" problem: estimating true survival rates from mark-recapture studies. *Ecology*, 93(7): 1509–1516.
- Gutzwiller K J, Marcum H A, Harvey H B, et al. 1998. Bird tolerance to human intrusion in Wyoming montane forests. *Condor*, 100(3): 519–527.
- Hediger H. 1934. Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren. *Biologisches Zentralblatt*, 54: 21–40.
- Heil L, Fernandez-Juricic E, Renison D, et al. 2007. Avian responses to tourism in the biogeographically isolated high Cordoba Mountains, Argentina. *Biodiversity and Conservation*, 16(4): 1009–1026.
- Jiang Y, Møller A P. 2017. Antipredator escape distances of common and threatened birds. *Behavioral Ecology*, 28(6): 1498–1503.
- Kuijper B, Pen I, Weissing F J. 2012. A guide to sexual selection theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43(1): 287–311.
- Legagneux P, Ducatez S. 2013. European birds adjust their flight initiation distance to road speed limits. *Biology Letters*, 9(5): 20130417.
- Li J, Zhang Z, Wang Y, et al. 2016. The sex ratio of orange-flanked bush-robins (Aves: Passeriformes: Muscicapidae) from a winter population in central China. *Journal of Natural History*, 50(19/20): 1283–1289.
- Møller A P. 2014. Life history, predation and flight initiation distance in a migratory bird. *Journal of Evolutionary Biology*, 27(6): 1105–1113.
- Møller A P. 2015 *Birds* // Cooper W E, Blumstein D T. *Escaping from Predators: an Integrative View of Escape Decisions*. Cambridge:

- Cambridge University Press, 88–112.
- 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. 2013. 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.
- Perrins C M. 1979. *British Tits*. London: Collins.
- Rodriguez-Prieto I, Fernandez-Juricic E, Martin J. 2008. To run or to fly: low cost versus low risk escape strategies in blackbirds. *Behaviour*, 145(8): 1125–1138.
- Roff D A. 2002. *Life History Evolution*. Sunderland: Sinauer.
- Samia D S M, Blumstein D T. 2014. Phi Index: A new metric to test the flush early and avoid the rush hypothesis. *PLoS One*, 9(11): e113134.
- Samia D S M, Nakagawa S, Nomura F, et al. 2015. Increased tolerance to humans among disturbed wildlife. *Nature Communications*, 6: 8877.
- Scales J, Hymanb J, Hughes M. 2013. Fortune favours the aggressive: territory quality and behavioural syndromes in song sparrows, *Melospiza melodia*. *Animal Behaviour*, 85(2): 441–451.
- 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.
- Stearns S C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford: Oxford University Press.
- Summers-Smith D. 2017. Eurasian Tree Sparrow (*Passer montanus*) // del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, et al. *Handbook of the Birds of the World Alive*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Summers-Smith D, Bonan A. 2017. Old World Sparrows (Passeridae) // del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, et al. *Handbook of the Birds of the World Alive*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Swaddle J P, Moseley D L, Hinders M K, et al. 2016. A sonic net excludes birds from an airfield: implications for reducing bird strike and crop losses. *Ecological Applications*, 26(2): 339–345.
- Tatner P, Bryant D M. 1986. Flight cost of a small passerine measured using doubly labeled water: Implications for energetics studies. *Auk*, 103(1): 169–180.
- Tatte K, Møller A P, Mand R. 2018. Towards an integrated view of escape decisions in birds: relation between flight initiation distance and distance fled. *Animal Behaviour*, 136: 75–86.
- 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.
- Wilson-Aggarwal J K, Troscianko J T, Stevens M, et al. 2016. Escape distance in ground-nesting birds differs with individual level of camouflage. *American Naturalist*, 188(2): 231–239.
- Xia C, Wei C, Zhang Y. 2015. Territory tenure increases with repertoire size in brownish-flanked bush warbler. *PLoS One*, 10(3): e0122789.
- Ydenberg R C, Dill L M. 1986. The economics of fleeing from predators. *Advances in the Study of Behavior*, 16: 229–249.
- Zhang S P, Zheng G M. 2010. Effect of urbanization on the abundance and distribution of tree sparrows (*Passer montanus*) in Beijing. *Chinese Birds*, 1(3): 188–197.
- 车烨, 李忠秋. 2014. 动物的警戒行为——回顾及展望. *四川动物*, 33(01): 144–150.
- 方小斌, 邹瑀琦, 丁长青. 2017. 鸟类惊飞距离及其影响因素. *动物学杂志*, 52(5): 897–910.
- 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(4): 613–620.
- 潘汝南, 赵树兰, 多立安. 2018. 飞机噪声与人为干扰对麻雀惊飞距离的影响. *天津师范大学学报: 自然科学版*, 38(5): 42–46, 80.
- 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.
- 胥帅帅, 邓竹青, 陈功, 等. 2018. 麻雀两性羽色的比较. *动物学杂志*, 53(5): 693–700.
- 杨刚, 王勇, 许洁, 等. 2015. 城市公园生境类型对鸟类群落的影响. *生态学报*, 35(12): 4186–4195.
- 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.
- 张淑萍, 郑光美, 徐基良. 2006. 城市化对城市麻雀栖息地利用的影响: 以北京市为例. *生物多样性*, 14(5): 372–381.