

•数据论文•

三种珍稀有蹄类动物的警戒行为数据

李忠秋*

(南京大学生命科学院, 南京 210023)

摘要: 警戒行为是野生动物重要的反捕食策略之一, 警戒行为的研究已经成为行为生态学中哺乳动物的采食行为、繁殖行为之外的另一热点研究领域。然而, 尽管研究人员至今已经在数百种鸟类、兽类中开展了各种类型的警戒行为学研究, 但相关研究的原始数据却鲜有共享。本文公开了利用焦点取样法采集的我国3种珍稀有蹄类动物警戒行为数据样本716个, 其中普氏原羚(*Procapra przewalskii*) 175个、藏原羚(*P. picticaudata*) 180个、麋鹿(*Elaphurus davidianus*) 361个, 并同时公布了采集该行为学数据时的相关变量, 包括性别、群体类型、群体大小、捕食风险、人类干扰等。结果显示在上述3种有蹄类动物中, 均存在明显的集群效应, 且此效应与性别及捕食风险存在交互作用。本文尝试建立标准的行为学数据规范, 以期为未来的行为学研究数据的共享及深度挖掘提供可能。

关键词: 捕食风险; 反捕食策略; 集群效应; 麋鹿; 普氏原羚; 群体大小; 人类干扰; 藏原羚

Datasets of vigilance behavior for three rare ungulates

Zhongqiu Li*

School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210023

Abstract: Vigilance is an important strategy of anti-predation. After foraging and reproductive behavior, vigilance behavior has become another important research domain in behavioral ecology. However, original raw data of such kinds of study are seldom shared, despite the mounting studies on vigilance behavior of hundreds of birds and mammals. Here I publish vigilance datasets of three rare ungulates in China collected by focal sampling. These datasets include 716 samples, of which 175 are from Przewalski's gazelle *Procapra przewalskii*, 180 are from the Tibetan gazelle *P. picticaudata* and 361 are from Père David's deer *Elaphurus davidianus*. I also include environmental variables, including sex, group type, group size, predation risk and human disturbance. A positive group size effect was found in all three ungulates, and this interacted with sex and predation risk/human disturbance. I attempt to establish a criterion for behavioral data collection, and to improve data sharing and exploration in ethology.

Key words: predation risk; anti-predation strategy; group-size effect; Père David's deer; Przewalski's gazelle; group size; human disturbance; Tibetan gazelle

1 引言

警戒行为是动物对群体内部或外部刺激的行为反应, 主要表现为抬头环视或凝视周围环境 (Beauchamp, 2015)。将抬头环视作为警戒行为的标准的原因是: (1)抬头的姿势使所有感觉器官处于能够增大探测范围的位置; (2)环视行为的发生以减少花费在其他行为上的时间为代价; (3)当一个捕食者

出现时, 环视是可观测到的警戒状态 (Childress & Lung, 2003)。警戒行为可以侦察潜在的捕食者, 防御捕食者的攻击, 是动物重要的反捕食策略之一。此外, 由于群体内部或群体间广泛存在的食物、配偶、领域的争夺, 警戒行为还具有社群监控的作用, 从而达到抑制偷窃寄生现象、表达支配关系、识别配偶或同伴等目的 (Robinette & Ha, 2001; Childress & Lung, 2003; Cameron & Du Toit, 2005; Beau-

收稿日期: 2016-10-04; 接受日期: 2016-12-14

基金项目: 国家自然科学基金项目(30670267; 31000174)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lizq0314@gmail.com

hamp, 2014, 2015)。警戒行为的表达有利于个体的生存和适合度的增加(Beauchamp, 2014, 2015)。

在实际观测中, 衡量个体警戒行为的指标主要有警戒比例(警戒行为占所有行为时间的比例)、警戒频率(单位时间内警戒的次数)和警戒时长(单次警戒行为的持续时间)等, 其中使用警戒比例和警戒频率代表警戒水平较为普遍(Beauchamp, 2008, 2014)。此外, 还可以用警戒距离和逃逸距离等对警戒强度作出判断(Ge et al, 2011a; Lian et al, 2012)。

在对鸟类和哺乳类动物的广泛研究中发现, 诸多因素均会影响到动物的警戒行为模式和强度(Beauchamp, 2015)。从内部因素的个体层面来看, 个体的年龄、性别、个性、繁殖状态、采食模式以及所处空间位置或者个体在群体中的社会地位等级、同伴的出现或靠近, 以及群体内成员对食物或配偶的竞争等因素均会影响到动物的警戒行为(Li et al, 2009; Couchoux & Cresswell, 2012; Li et al, 2012a; Li et al, 2013; Zheng et al, 2013); 从内部因素中的群体特征来看, 群体的组成、大小、集群模式和群体在自然环境中所处的空间位置等也具有不可忽视的作用(Li & Jiang, 2008; Li et al, 2009; Shi et al, 2010)。外部因素如捕食风险和人类活动干扰等也会对动物的警戒行为产生影响(Li et al, 2009; Wang et al, 2011; Zheng et al, 2013)。并且, 这些因素之间并非相互独立, 而是相互作用, 共同影响着动物警戒行为的表现(Wang et al, 2011)。

作为重要的反捕食策略之一, 动物的警戒行为在近年来已经吸引了大量关注(Beauchamp, 2014, 2015)。加拿大学者Guy Beauchamp博士、美国学者Daniel Blumstein教授和Esteban Fernandez-Juricic教授、法国学者Olivier Pays博士等先后在警戒行为的集群效应(Beauchamp, 2008, 2010)、遗传基础(Blumstein & Daniel, 2005)、同步性(Pays et al, 2007, 2009; Ge et al, 2011b)等方面开展了大量研究。我国学者也在近10年对有蹄类、鹤类的警戒行为, 尤其是集群效应方面开展了系列研究(车烨和李忠秋, 2014)。笔者收集了30余年来哺乳动物警戒行为的研究文献, 截至2015年, 至少已经有127个涉及警戒行为集群效应的独立研究。然而, 这些研究的原始数据鲜有公布。本文将首次公开本人及本课题组近年开展的3种有蹄类动物包括普氏原羚(*Procapra przewalskii*)、藏原羚(*P. picticaudata*)、麋鹿

(*Elaphurus davidianus*)的警戒行为数据, 并尝试建立标准的行为学数据规范, 以期为未来的行为学数据共享及深度挖掘提供基础。

2 研究方法

2.1 研究物种

普氏原羚属于哺乳纲偶蹄目牛科羚羊亚科原羚属, 为我国特有物种, 仅分布于青藏高原青海湖地区, 由湖东、元者、哈尔盖、刚察、鸟岛、天峻等数个种群构成, 数量约1,600只(Li et al, 2012b)。因数量稀少, 普氏原羚被列为国家一级重点保护野生动物, 并被中国脊椎动物红皮书评为极危级(蒋志刚等, 2016)。

藏原羚同属于羚羊亚科原羚属, 分布在青藏高原地区(Schaller, 1998; 蒋志刚, 2004)。除分布于我国以外, 少量种群亦见于拉达克地区(Bhatnagar et al, 2006)。藏原羚虽然分布较广, 但其种群密度很低, 而且在最近几十年中其种群数量不断减少, 已被列为国家二级重点保护野生动物, 并被中国脊椎动物红皮书评为近危(蒋志刚等, 2016)。

普氏原羚与藏原羚为近缘物种, 且同域分布, 我们主要根据以下形态特征进行区分(蒋志刚, 2004): (1)普氏原羚体型较大, 体长110 cm左右, 成年雄性体重可达30 kg, 成年雌性体重约23 kg (Lei et al, 2001); 而藏原羚体型较小, 体长90 cm左右, 成年个体体重通常小于20 kg; (2)普氏原羚雄性个体有角, 角形短粗, 并且在两个矢形面上弯曲; 藏原羚的雄性个体也有角, 但角形细长, 仅在一个矢形面上弯曲; (3)普氏原羚头骨的面部较长, 鼻骨较宽; 藏原羚头骨的面部较短, 鼻骨较窄; (4)普氏原羚毛色为棕黄色; 而藏原羚毛色为暗灰色。

麋鹿属于鹿科麋鹿属。1985年和1986年两次从欧洲重引入中国, 先后建立了北京、大丰和石首3个种群(Jiang et al, 2000; 蒋志刚等, 2001; Ding, 2004)。截至2016年, 麋鹿全球个体约6,000只, 本研究所涉及的大丰麋鹿保护区麋鹿种群达到3,223只, 占到世界种群的50%以上。自1998年以来, 大丰麋鹿保护区管理局先后5次将约60头麋鹿野放到保护区第三核心区, 截至2016年, 该野放种群已达到295只。麋鹿目前被列为国家一级重点保护动物, 并被中国脊椎动物红皮书评为极危级(蒋志刚等, 2016)。

2.2 研究地区概况

普氏原羚与藏原羚的行为观察点位于青海省东北部的海西州天峻县(96°49'42"–99°41'48" E, 36°53'00"–48°39'12" N)。天峻县海拔最低2,850 m, 最高5,826.8 m, 相对高差近3,000 m。属高原寒带气候, 全年无明显无霜期, 年均温–1.5°C, 年降雨量360 mm。布哈河为境内最大的河流, 也是青海湖水量最大的河流, 年径流量达 $10.96 \times 10^9 \text{ m}^3$ 。研究的具体区域位于布哈河上游的生格乡, 海拔介于3,400–4,200 m之间。境内植被多为高寒草甸, 优势物种有矮嵩草(*Kobresia humilis*)、针茅(*Stipa* spp.)、羊茅(*Festuca* spp.)、黄芪(*Astragalus* spp.)等。

麋鹿的观察点位于江苏省盐城市黄海之滨的大丰麋鹿国家级自然保护区(120°42'–120°51' E, 32°56'–33°36' N)。保护区面积最初为1,000 ha, 1996年扩增至78,000 ha; 1986年始建为省级自然保护区, 1997年晋升为国家级自然保护区, 2002年被列入国际重要湿地名录, 主要保护对象为麋鹿及其栖息地。保护区共有三个核心区, 其中一二区主要用于保护半散养麋鹿, 三区用于保护野放麋鹿。

大丰麋鹿保护区平均海拔2–4 m。气候为介于亚热带与暖温带之间的过渡性气候, 年平均气温14.1°C, 1月平均气温0.8°C, 7月平均气温27.0°C。全年无霜期217天, 年均降水1,068 mm, 降水多在6–9月。保护区内水网交错、生境复杂, 由林地、草地、芦苇滩、米草滩、沼泽地、盐裸地、农田等组成。

2.3 行为学观察及参数定义

2.3.1 警戒行为及动物社群定义

有蹄类动物的警戒行为定义为头高于肩并向四周观望。衡量指标包括警戒比例、警戒频率、警戒时长。在普氏原羚和藏原羚的野外观察中, 记录了以上3个指标; 在麋鹿的野外观察中, 仅记录了警戒比例1个指标。

当群体中的个体间距小于50 m, 且具有相对一致的行为表现时, 将其定义为一群(Clutton-Brock et al, 1982)。有蹄类的社群类型根据性别年龄可以大致分为4类: 雌性群、雄性群、混合群以及母子群。羚羊类和鹿类动物在社群结构上有些差异: 普氏原羚和藏原羚同性聚群现象明显, 除繁殖季节外, 雌雄两性多各自聚群活动, 故夏季两种原羚主要以雌性群、雄性群及母子群为主; 麋鹿同性聚群现象不甚明显, 且夏季为麋鹿的繁殖季节, 故麋鹿主要以

表1 青海省天峻县布哈河上游普氏原羚夏季的警戒行为
Table 1 Summer vigilance behavior of Przewalski's gazelle in the Upper Buha River, Tianjun County, Qinghai Province

变量 Variables	均值±标准误 Mean±SE	极差 Range	样本量 N
群体类型 Group type			175
雌性群 Female			98
雄性群 Male			26
母子群 Mother-offspring			51
性别 Sex			175
雌性 Female			98
雄性 Male			26
携幼雌性 Mother			51
捕食风险 Predation risk			175
高 High			16
低 Low			159
群体大小 Group size	5.86 ± 0.35	1–25	175
警戒比例 Vigilant (%)	5.43 ± 0.50	0–40.90	175
警戒频率 Vigilant rate (No./h)	19.26 ± 1.23	0–97.6	175
警戒时长 Vigilant duration (s)	9.60 ± 0.70	2.00–61.67	175

一雄多雌的繁殖群及多雄多雌的混合群为主。

2.3.2 焦点取样法

警戒行为观察主要采用全事件焦点取样法(Altmann, 1974), 即随机选择有蹄类社群中的1只个体, 跟踪记录其行为20–30 min或直至群体结构发生变化或者焦点个体在视野中消失。当群体规模较大时, 我们也会对同一群不同位置个体分别采样。考虑到目标种群均有上百只个体, 且对每一群每天仅取样1次, 伪重复的问题基本可以解决。

影响动物警戒行为的因素众多, 因此对每个行为样本尽可能全地记录社群及环境变量。其中, 较为重要的变量包括: 集群类型、集群大小、性别、年龄、捕食风险或人类干扰。在两种原羚的行为观察中, 将焦点个体周围300 m内是否有天敌(狐狸、狼等)作为评估捕食风险高低的标准, 300 m内有天敌定义为高风险, 没有天敌则定义为低风险。在麋鹿行为观察中, 由于第一核心区和第二核心区的游客数量有明显差异, 将不同区域作为划分人类干扰高低的标准, 一区为高干扰区域, 二区为低干扰区域。除以上因素外, 记录内容通常还包括时间、地理坐标、植被类型、天气、海拔等。普氏原羚与藏原羚警戒行为数据的采集时间为2007年6–7月, 麋鹿警戒行为数据的采集时间为2010年和2011年的7–8月。为避免产生观察者效应, 所有的行为学观察均在焦点个体200 m之外进行(李春旺等, 2006; Li

表2 青海省天峻县布哈河上游藏原羚夏季的警戒行为
Table 2 Summer vigilance behavior of Tibetan gazelle in Upper Buha River in Tianjun, Qinghai Province

变量 Variables	均值±标准误 Mean±SE	极差 Range	样本量 N
群体类型 Group type			180
雌性群 Female			135
雄性群 Male			19
母子群 Mother-offspring			26
性别 Sex			180
雌性 Female			135
雄性 Male			19
携幼雌性 Mother			26
捕食风险 Predation risk			180
高 High			35
低 Low			145
群体大小 Group size	5.10 ± 0.22	1–12	180
警戒比例 Vigilant percentage (%)	6.44 ± 0.68	0–55.41	180
警戒频率 Vigilant rate (No./h)	21.11 ± 1.49	0–117.92	180
警戒时长 Vigilant duration (s)	9.84 ± 0.65	2.00–38.00	180

表3 江苏省大丰麋鹿自然保护区麋鹿夏季的警戒行为
Table 3 Summer vigilance behavior of Père David's deer in in Dafeng National Nature Reserve, Jiangsu Province

变量 Variables	均值±标准误 Mean±SE	极差 Range	样本量 N
群体类型 Group type			361
雌性群 Female			40
雄性群 Male			26
一雄多雌群 Polygamous			143
多雄多雌群 Mixed			152
性别 Sex			361
雌性 Female			203
雄性 Male			158
区域 Area			361
一区 First zone			149
二区 Second zone			212
群体大小 Group size	31.08 ± 2.10	1–303	361
警戒比例 Vigilant percentage (%)	3.50 ± 0.35	0–52.33	361

et al, 2007)。

2.4 数据整理、校正及分析

所有的警戒行为数据均录入电子表格, 分别计算每个样本的警戒比例、警戒频率以及警戒时长, 并详细注明各社群及环境因素。整理完毕后, 将数据分别按照降序或者升序重排, 校正可能出现的录入或计算错误。对于普氏原羚和藏原羚而言, 每个群体规模不大, 通常仅对其中1只个体取样, 因此各行行为样本可以认为相互独立, 采用一般线性模型

(即多因素方差分析)即可进行数据分析; 对于麋鹿而言, 群体规模相对较大, 很多样本均取自同一群体, 这些样本并不完全独立, 因此可以采用混合线性模型(将群体编号作为随机因素加入模型)进行分析。本文主要目的并非探讨数据分析方法, 因此对数据分析部分略过, 具体的数据分析过程可以参考已经发表的普氏原羚及麋鹿的论文(Li et al, 2009; Zheng et al, 2013)。

3 结果及简要结论

本文共公布警戒行为样本716个(数据已上传至 Figshare, doi: 10.6084/m9.figshare.4287821), 其中普氏原羚175个(表1, 附录1), 藏原羚180个(表2, 附录2), 麋鹿361个(表3, 附录3)。所有的样本均采自夏季, 其中普氏原羚与藏原羚为产羔期, 而麋鹿处于繁殖期中后段。

利用线性模型对3种有蹄类警戒行为的分析显示, 群体大小对警戒行为具有显著的影响: 群体越大, 它们警戒的投入越低。这种集群效应还和性别及繁殖状态存在交互作用, 如集群效应在普氏原羚的雌性群及母子群中均显著存在, 而在雄性群中并不存在(Li et al, 2009); 同理, 集群效应在麋鹿雌性群中显著存在, 而在混合群及雄性群中则不明显(Zheng et al, 2013)。

性别对有蹄类警戒行为的影响并不一致, 在普氏原羚中, 雄性个体的警戒投入明显高于雌性; 而在麋鹿中, 雄性的警戒投入则低于雌性, 这可能与雌雄两性所在群体大小差异及不同的繁殖策略有关(Li et al, 2009; Zheng et al, 2013)。

除此之外, 简单比较3种有蹄类的警戒比例, 似乎可以看出一个大致趋势: 体型越大, 警戒比例越低。这是因为警戒行为的最重要功能为探测外界捕食风险, 体型越大, 往往抵御捕食者的能力也越强, 警戒的投入也就相应越小(Beauchamp, 2015)。

致谢: 实验设计得到蒋志刚研究员指导, 野外研究得到卢星、郑炜、丁玉华、刘彬等帮助, 在此一并致谢。

参考文献

- Altmann J (1974) Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227–267.
Beauchamp G (2008) What is the magnitude of the group-size

- effect on vigilance? *Behavioral Ecology*, 19, 1361–1368.
- Beauchamp G (2010) A comparative analysis of vigilance in birds. *Evolutionary Ecology*, 24, 1267–1276.
- Beauchamp G (2014) *Social Predation: How Group Living Benefits Predators and Prey*. Academic Press, London.
- Beauchamp G (2015) *Animal Vigilance: Monitoring Competitors and Predators*. Academic Press, Oxford.
- Bhatnagar YV, Wangchuk R, Mishra C (2006) Decline of the Tibetan gazelle *Procapra picticaudata* in Ladakh, India. *Oryx*, 40, 229–232.
- Blumstein DT, Daniel JC (2005) The loss of anti-predator behaviour following isolation on islands. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272, 1663–1668.
- Cameron EZ, du Toit JT (2005) Social influences on vigilance behaviour in giraffes, *Giraffa camelopardalis*. *Animal Behaviour*, 69, 1337–1344.
- Che Y, Li ZQ (2014) Vigilance behavior of animals: overview and perspective. *Sichuan Journal of Zoology*, 33, 144–150. (in Chinese with English abstract) [车烨, 李忠秋 (2014) 动物的警戒行为——回顾与展望. *四川动物*, 33, 144–150.]
- Childress MJ, Lung MA (2003) Predation risk, gender and the group size effect: does elk vigilance depend upon the behaviour of conspecifics? *Animal Behaviour*, 66, 389–398.
- Clutton-Brock TH, Iason GR, Albon SD, Guinness FE (1982) The effects of lactation on feeding behaviour and habitat use of wild red deer hinds. *Journal of Zoology*, 198, 227–236.
- Couchoux C, Cresswell W (2012) Personality constraints versus flexible antipredation behaviors: how important is boldness in risk management of redshanks (*Tringa totanus*) foraging in a natural system? *Behavioral Ecology*, 23, 290–301.
- Ding YH (2004) *Chinese Milu Research*. Jilin Publishing House for Science and Technology, Changchun. (in Chinese) [丁玉华 (2004) 中国麋鹿研究. 吉林科技出版社, 长春.]
- Ge C, Li ZQ, Li J, Huang C (2011a) The effects on birds of human encroachment on the Qinghai-Tibet Plateau. *Transportation Research Part D: Transport and Environment*, 16, 604–606.
- Ge C, Beauchamp G, Li ZQ (2011b) Coordination and synchronisation of anti-predation vigilance in two crane species. *PLoS ONE*, 6, e26447.
- Jiang ZG, Yu CQ, Feng ZJ, Zhang LY, Xia JS, Ding YH, Lindsay N (2000) Père David's deer in China. *Wildlife Society Bulletin*, 28, 681–687.
- Jiang ZG (2004) *Przewalski's Gazelle*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [蒋志刚 (2004) 中国普氏原羚. 中国林业出版社, 北京.]
- Jiang ZG, Zhang LY, Yang RS, Xia JS, Rao CG, Ding YH, Shen H, Xu AH, Yu CQ (2001) Density dependent growth and population management strategy for Père David's deer in China. *Acta Zoologica Sinica*, 47, 53–58. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 张林源, 杨戎生, 夏经世, 饶成刚, 丁玉华, 沈华, 徐安红, 于长青 (2001) 中国麋鹿种群密度制约现象与发展策略. *动物学报*, 47, 53–58.]
- Jiang ZG, Jiang JP, Wang YZ, Zhang E, Zhang YY, Li LL, Xie F, Cai B, Cao L, Zheng GM, Dong L, Zhang ZW, Ding P, Luo ZH, Ding CQ, Ma ZJ, Tang SH, Cao WX, Li CW, Hu HJ, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Chen YY, Li JT, Feng ZJ, Wang Y, Wang B, Li C, Song X, Cai L, Zang CX, Zeng Y, Meng ZB, Fang HX, Ping XG (2016) Red List of China's Vertebrates. *Biodiversity Science*, 24, 500–551. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 江建平, 王跃招, 张鹏, 张雁云, 李立立, 谢锋, 蔡波, 曹亮, 郑光美, 董路, 张正旺, 丁平, 罗振华, 丁长青, 马志军, 汤宋华, 曹文宣, 李春旺, 胡慧建, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 陈跃英, 李家堂, 冯祚建, 王燕, 王斌, 李成, 宋雪琳, 蔡蕾, 臧春鑫, 曾岩, 孟智斌, 方红霞, 平晓鸽 (2016) 中国脊椎动物红色名录. *生物多样性*, 24, 500–551.]
- Lei RH, Jiang ZG, Liu BW (2001) Group pattern and social segregation in Przewalski's gazelle (*Procapra przewalskii*) around Qinghai Lake, China. *Journal of Zoology*, 255, 175–180.
- Li CW, Jiang ZG, Li LL, Li ZQ, Fang HX, Li CW, Beauchamp G (2012a) Effects of reproductive status, social rank, sex and group size on vigilance patterns in Przewalski's gazelle. *PLoS ONE*, 7, e32607.
- Li CL, Jiang ZG, Ping XG, Cai J, You ZQ, Li CL, Wu YL (2012b) Current status and conservation of the endangered Przewalski's gazelle *Procapra przewalskii*, endemic to the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Oryx*, 46, 145–153.
- Li CW, Jiang ZG, Tang SH, Zeng Y (2007) Evidence of effects of human disturbance on alert response in Père David's deer (*Elaphurus davidianus*). *Zoological Biology*, 26, 461–470.
- Li CW, Yang XB, Ding YH, Zhang LY, Fang HX, Tang SH, Jiang ZG (2011) Do Père David's deer lose memories of their ancestral predators? *PLoS ONE*, 6, e23623.
- Li CW, Jiang ZG, Tang SH (2006) Patterns of vigilance behavior, alert distance and its seasonal difference in free-ranging Père David's deer. *Acta Zoologica Sinica*, 52, 942–947. (in Chinese with English abstract) [李春旺, 蒋志刚, 汤宋华 (2006) 散放麋鹿的警戒行为模式、警戒距离及其季节差异. *动物学报*, 52, 942–947.]
- Li ZQ, Jiang ZG (2008) Group size effect on vigilance: evidence from Tibetan gazelle in Upper Buha River, Qinghai-Tibet Plateau. *Behavioural Processes*, 78, 25–28.
- Li ZQ, Jiang ZG, Beauchamp G (2009) Vigilance in Przewalski's gazelle: effects of sex, predation risk and group size. *Journal of Zoology*, 277, 302–308.
- Li ZQ, Wang Z, Ge C (2013) Time budgets of wintering red-crowned cranes: effects of habitat, age and family size. *Wetlands*, 33, 227–232.
- Lian XM, Li XX, Zhou DX, Yan PS (2012) Avoidance distance from Qinghai-Tibet highway in sympatric Tibetan antelope and gazelle. *Transportation Research Part D: Transport and Environment*, 17, 585–587.
- Pays O, Dubot AL, Jarman PJ, Loisel P, Goldizen AW (2009)

- Vigilance and its complex synchrony in the red-necked pademelon, *Thylogale thetis*. *Behavioral Ecology*, 20, 22–29.
- Pays O, Renaud PC, Loisel P, Petit M, Gerard JF, Jarman PJ (2007) Prey synchronize their vigilant behaviour with other group members. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 1287–1291.
- Robinette RL, Ha JC (2001) Social and ecological factors influencing vigilance by northwestern crows, *Corvus caurinus*. *Animal Behaviour*, 62, 447–452.
- Schaller GB (1998) *Wildlife of the Tibetan Steppe*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Shi JB, Beauchamp G, Dunbar R (2010) Group-size effect on vigilance and foraging in a predator-free population of Feral goats (*Capra hircus*) on the Isle of Rum, NW Scotland. *Ethology*, 116, 329–337.
- Wang Z, Li ZQ, Beauchamp G, Jiang ZG (2011) Flock size and human disturbance affect vigilance of endangered red-crowned cranes. *Biological Conservation*, 144, 101–105.
- Zheng W, Beauchamp G, Jiang XL, Li ZQ, Yang QL (2013) Determinants of vigilance in a reintroduced population of Père David's deer. *Current Zoology*, 59, 265–270.

(责任编辑: 黄晓磊 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 本研究观察警戒行为的175个普氏原羚样本

Appendix 1 175 vigilance samples of Przewalski's gazelle
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016284-1.xlsx>

附录2 本研究观察警戒行为的180个藏原羚样本

Appendix 2 180 vigilance samples of Tibetan gazelle
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016284-2.xlsx>

附录3 本研究观察警戒行为的361个麋鹿样本

Appendix 3 361 vigilance samples of Père David's deer
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016284-3.xlsx>