

# 青藏高原上的生灵

乔治·B·夏勒 著

康蔼黎 译

张恩迪 审校

华东师范大学出版社

Wildlife of the  
Tibetan teppe

# 第11章 食肉兽

我梦见 在那巍峨的山脉东部，  
 耸立着一根巨柱。  
 顶端，一只威严的狮子蹲伏着。  
 青绿色的鬃毛在风中飞舞，  
 锐利的爪子在雪地上伸展，  
 眼睛注视着上方，  
 在茫茫白雪中骄傲地咆哮着，  
 我向三世的藏教喇嘛描述了这一切。

它会是一个吉祥的预兆，  
 因为这样的幸运，我满怀喜悦。  
 但愿您能告诉我，它意味着什么。

米拉喇帕，11世纪藏教诗人和圣徒

青藏高原上的有蹄类动物为了躲避捕食者的猎杀，具备了各类防御能力。急速奔跑、隐藏等逃生方法，对生境选择、群体组合和迁移模式等生存行为的形成，可能都受到了狼和雪豹等猛兽捕食压力的影响。这两种猛兽是青藏高原上主要的大型捕食动物。此外还有其它一些捕食者，如黑熊、猞猁和藏狐。我尝试着对这些捕食者和它们对猎物种群的影响进行了研究，但是能遇到它们的机会很少，即使有也十分短暂。人类为了获取皮毛和保护家畜而打猎，布置陷阱，这些行为使得当地的食肉动物逐渐减少并且踪迹难觅。我在青藏高原上从未见过雪豹，只见到了一只兔狲，三次看到了猞猁。当地居民告诉我，有些地方还有豺。

因为难以进行直接观察，我就将重点集中在一些食肉动物的食性分析上，方法以检查它们的粪便成分为主。在调查时，通过残留物中毛的质地和颜色、骨骼、爪以及其它部分的外形来鉴别猎物的种类。我估算了每种食物成分的百分比。大致的检查显示，除了有蹄类动物是这些食肉动物的捕食对象以外，鼠兔和旱獭等小型哺乳动物也是组成其食物

的重要成分。下文中我将对猎物种类作一概述,然后讨论食肉动物的生态学。

## 猎物——啮齿类和兔类

在羌塘,主要的小型啮齿类动物有斯氏高山 (*Alticola stoliczkanus*),白尾松田鼠 (*Pitymus leucurus*)和藏仓鼠(*Cricetulus kamensis*) (Feng, Cai Zheng 1986)。这些都是我们平时难得一见的动物,它们的领地分散在广阔区域中,但面积很小。喜马拉雅旱獭也呈明显的地域性分布,但较大的体形使它们成为狼和棕熊喜欢的捕食对象。高原兔在大部分地区的数量都很稀少,但分布范围很广。黑唇鼠兔在高山草甸和高山草原上数量丰富,在许多地方它们都是食肉动物容易获得的最大摄食生物量,所以它对大多数食肉性鸟类和哺乳动物来说都是食物链中的关键环节。

### 旱獭

在青藏高原上,只有喜马拉雅旱獭(*Marmota himalayana*)在整个区域内有分布。在喀喇昆仑山和昆仑山西部,它被长尾旱獭(*M. caudata*)代替,而在天山和蒙古则分布着草原旱獭(*M. bobac*)。

喜马拉雅旱獭喜欢生活在高原草甸上,把巢穴建在植被茂盛的地方。由于它们有6个月或更多的时间是在冬眠,所以在短暂的植物生长季节中,它们要储备充足的脂肪。喜马拉雅旱獭会挖建一个地下洞穴网络,并在起伏的地面和山坡上开凿2~3个出入口,而且往往是挖在巨石下面。在多岩石的地区,土壤排水性好,并且棕熊不易挖掘。虽然人们在海拔5000m的丘陵和山区中发现喜马拉雅旱獭,但是它们也可以快速地占据长有合适植物的平原,比如青海的治多东部。在羌塘的干燥草原上,旱獭以小群零星地分布在地下水渗出的地区,大山的山谷中,冰川区域基部和其它潮湿的地方。阿鲁盆地和江爱山有旱獭生活的典型生境。我在土则岗日附近荒漠草原上的一个月內没有发现过旱獭,赫定([192]1991)也曾指出这类动物在羌塘西北部十分罕见。由于旱獭是昼行性动物,而且它们的洞穴外有明显的土堆存在,所以较为容易发现。但是,即使在高山草原上,我们在100多km的行走路程中,也往往找不到一只旱獭,这表明它们在当地数量很少。喜马拉雅旱獭从9月底或10月初进入冬眠,开始时间根据海拔高低而不同。我在羌塘保护区最晚一次看到旱獭是在10月7日。游牧民告诉我这种动物会在次年4月重新出来。

喜马拉雅旱獭的毛被呈暗棕褐色,并带有黑色,尤其是在它的头顶上。它们的体重在4~8kg之间(Feng, Cai Zheng 1986)。喜马拉雅旱獭一胎平均有4.8~4.9个胎儿(Huang *et al.* 1986),但是我在发现的每一个洞穴附近,都没有找到幼仔多于3~4只的旱獭窝。1986年9月,我们在青海东部记录了101只旱獭,其中53%是当年出生的。当幼仔第一

次从洞穴中出来的时候,最容易成为捕食者的攻击对象。

有一次(6月下旬)我观察到牧民的一只狗追逐旱獭(*M. caudata*)的情景,它在5个小时内间断地杀死了4只旱獭幼仔和一只成年雄性个体。在有些地区许多旱獭是因为皮毛而被人类猎杀的(藏族居民通常不吃旱獭肉)。在青海,由于人们认为它们会与家畜争食而放毒杀死它们。旱獭易受跳蚤传播的丛林鼠疫(一种细菌疾病(*Pasteurella pestis*))的感染,这种瘟疫会导致家畜数量严重下降,而且也会影响到人类健康(Li Xing,新疆地区疾病防治研究所,个人通信)。

## 高原兔

高原兔或称灰尾兔,是青藏高原的特有种。在已确认的5个亚种中,灰尾兔(*Lepus oiostolus*)分布于羌塘(Feng, Cai Zheng 1986)。这些兔子体重2.0~3.0kg左右(《动植物研究》Research on Flora and Fauna, 1979),长着一身黄色至灰棕色毛被,腹部呈白色,臀部是显眼的灰色,尾巴白色,背脊中央有一条深色条纹(图 11.1)。高原兔广泛分布于高原地区,向上直到海拔5000m处。极强的适应能力使它们可以生活在干燥得连鼠兔都不愿待的荒漠草原上,有众多家畜和人类的村庄周围,陡峭的山腰上以及平原地区。不过,高原兔喜欢的生境主要是有覆盖物的地区,比如砾石层和灌木丛。



图 11.1 一只高原兔蹲在火山岩石旁,它紧紧地贴着岩石,使自己不引人注目。

通常在一天的行程中,我们只能发现1~2只高原兔,但也有几次看到了很多只。在疏勒南山的一个山谷中,我在250m的距离内共记录了17只兔子,还从一堆灌丛中惊出了7只。在羌塘的一个小石丘或山坡上,可能有多达12只的高原兔生活在那里。在调查

中,如果我们不是十分接近那些高原兔,就很容易忽视它们,因为它们总是悄悄地蹲坐着,受惊扰后就跳到另一处地方继续蹲伏。在开阔的地方它们会挖出一条大约 25 ~ 40cm 长的坑,一端很浅,另一端有 15cm 左右的深度,在坑里高原兔蜷缩着臀部安静地卧着。旱獭的洞穴也可能被高原兔用于逃跑。在美马错我们发现一只幼年高原兔生活在鼠兔的巢穴中。在 6 天内,它每到 10 30 ~ 12 30 就出现在巢穴的洞口,并在那里保持着蹲伏的姿势。估计到了晚上它会在附近区域觅食。从雅口盆地收集来的一个兔粪便样品中,有 54.3% 驼绒藜, 19.4% 针茅, 16.7% 其它禾本科植物、一些豆类及凤毛菊。

### 黑唇鼠兔

在高原上生活着多种鼠兔,其中有 9 种是西藏的特有种( Feng, Cai, Zheng 1986 ),但是只有黑唇鼠兔( 或称为高原鼠兔 )在高山草甸和草原上处处可见。它是一种身体结实,无尾的典型鼠兔,毛被呈棕色至浅红棕色,腹部为淡灰色( 图 11.2 )。成年的个体重为 100 ~ 200g( Suo 1964 ; Kaiser, Gebauer 1993 )。在地形平坦的地方至坡度较小的山坡上到处都有这种鼠兔的领域,这些地方的土壤排水性好,土质呈泥质或沙质,没有大岩石。鼠兔非常喜欢高原草甸,特别是在草皮开裂呈块状的地方,它们可以在这些草皮下面挖洞。人们也可以在贫瘠的荒漠草原上或海拔高达 5 ■ 300m 的地方找到它们,后一种区域内只稀疏分布着丛生的驼绒藜。在青海繁茂的高山草甸地区,黑唇鼠兔的密度从每公顷 12 头



图 11.2 一只黑唇鼠兔蹲在它的粪场旁,粪场就在前侧一块岩石的下面。

到 380 头( Kaiser, Gebauer 1993 )。

黑唇鼠兔生活在洞穴里,白天有几个小时的时间是在洞外觅食。它们没有冬眠的习性,日活动周期随着季节的不同而改变。在每年中期,它们会在清晨 6:00 出现在地面上,在洞外间歇性地活动,直至 21:00,不过午后它们不会出洞。在冬季,它们要到太阳升起之后才会出洞,寒冷的时候就待在洞里。一次( 11 月 5 日)太阳在 8:30 升起,然而云朵遮住了光线,直到 9:30 阳光射到鼠兔的活动领域之后,这些小动物才离开洞穴。第二天,它们于 8:30 出现在洞外。高原上的捕食者必须调整捕猎时间,从而与鼠兔的这种活动节律相协调( Wei *et al.* 1996 )。

黑唇鼠兔的家庭中有 1 只成年雄性和 1 只成年雌性,以及 5~10 只至少属于两胎的幼仔( Smith *et al.* 1986, Smith 1988 )。每一家族都有一套洞穴系统,含许多出入口以及一些地面上的粪堆。我在东给错附近挖掘过一个鼠兔的洞穴(图 11.3)。这个洞穴有 833cm 长的通道,在地面以下 20~40cm 处,相当于厚草皮层下 10cm 处。洞系有 3 个出口,另外沿着通道壁共有 14 个粪场。有一处通道只与它们的邻居通道相隔 2cm。可能只有在食物丰富的时候才会出现如此高的鼠兔密度。在荒漠草原上,由于资源稀疏,鼠兔的社会系统不会十分密集,这可由它们的洞穴分布判断出来。在土则岗日,我们挖掘出的洞穴,每 7 个之中就有一个没有旁支,穴道长 70~233cm 并向下弯转,通常只有一个拐弯处,深可达 30~60cm。另 6 个洞穴的隧道尾端陡峭,但还有一个洞穴的短通道扩大成 30cm 宽, 20cm 高,并储藏了 435g 针茅草堆。分散的洞穴系统使鼠兔可以拥有广阔的觅食范围,而且在危险的时候能及时躲入最近的洞里。然而简单的洞穴使它们容易被熊挖出来。单一的出入口使它们没有其它的逃跑路线。在永冻层不到 1m 的地区,鼠兔不可能把洞穴挖得很深。

鼠兔可食用的植物有很多种。在青海东部的高山草甸,我偶然记录了它们食用的 11 种禾本科和 37 种非禾本科植物(表 11.1)。Jiang Xia( 1987 )发现在青海地区,鼠兔的食物中大约有一半是禾本科,一半为非禾本科植物。在高山草原上的一个鼠兔小群在其洞穴

表 11.1 在青海玛多和治多高山地区,鼠兔采食的植物

禾本科			
<i>Carex inanovai</i>	(苔草属)	<i>Kobresia rumulis</i>	(蒿草属)
<i>Carex przewalskii</i>	普氏苔草	<i>Littledalea tibetica</i>	藏三穗茅
<i>Elymus atratus</i>	(披碱草属)	<i>Poa sinatteruta</i>	(早熟禾属)
<i>Elymus durus</i>	(披碱草属)	<i>Stipa regeliana</i>	(针茅属)
<i>Kobresia robusta</i>	粗壮蒿草	<i>Trisetum spicatum</i>	穗三毛

非禾本科和灌木

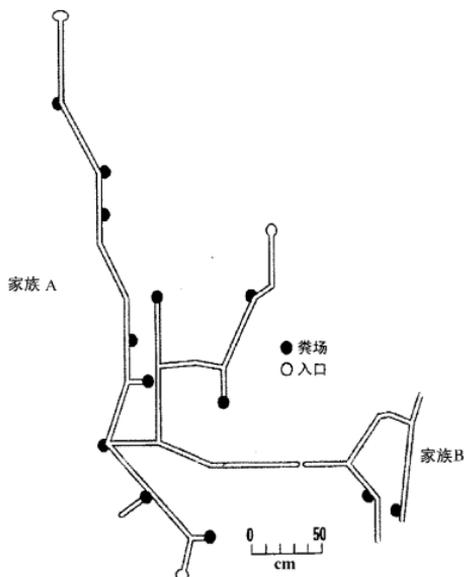


图 11.3 青海一片高山草甸生境中，一个黑唇鼠兔家族的洞穴通道系统。一处通道与相邻的另一家族的通道几乎相联。

<i>Aconitum gymnantrum</i>	露蕊乌头	* <i>Meconopsis horridula</i>	多刺绿绒蒿
<i>Ajania tenuifolia</i>	细叶亚菊	<i>Melanchum glandulosum</i>	——
<i>Ajuga lupulina</i>	白苞筋骨草	<i>Morina chinensis</i>	圆萼摩苓草
<i>Anaphalis flavescens</i>	绵华淡黄香青	<i>Oxytropis ochrocephala</i>	黄花棘豆
<i>Androsace mariae</i>	(点地梅属)	<i>Oxytropis</i> sp.	棘豆
<i>Artemisia nanschanica</i>	昆仑蒿	<i>Pedicularis anas</i>	鸭首马先蒿
<i>Artemisia</i> sp.	蒿	<i>Pedicularis curvutaba</i>	弯管马先蒿
<i>Aster glaccidus</i>	(紫苑)	<i>Pedicularis kansuensis</i>	甘肃马先蒿
<i>Corydalis</i> sp.	紫堇	<i>Pleurospermum</i> sp.	棱子芹
<i>Delphinium trichophorum</i>	毛翠雀花	<i>Polygonum sibiricum</i>	西伯利亚蓼
<i>Gentiana straminea</i>	麻花秦艽	<i>Polygonum</i>	
		<i>sphaerostachyum</i>	圆穗蓼
<i>Gentianopsis paludosa</i>	湿生扁蕾	<i>Polypgnum viviparum</i>	珠牙蓼
<i>Heracleum millefolium</i>	多裂叶独活	<i>Potentilla saundersiana</i>	钉柱委陵菜
* <i>Iris songarica</i>		<i>Saussurea arenaria</i>	沙生凤毛菊
<i>Lagotis brachystachya</i>	短穗兔耳草	<i>Saussurea brunneopilosa</i>	(凤毛菊属)
<i>Lamioiphomis rotata</i>	独一味	<i>Saxifraga tangutica</i>	甘青兔耳草
<i>Leontopodium</i>		* <i>Stellaria chamaejasme</i>	(繁缕属)
<i>Longifolium</i>	长叶火绒草		
<i>Leontopodium nanum</i>	矮火绒草	<i>Thalictrum rutaefolium</i>	芸香叶唐松草
* <i>Ligularia virgaurea</i>	(囊吾属)	* <i>Thermopsis inflata</i>	轮生叶黄华

*Lonicera rupicola*

岩生忍冬

\* ■家畜通常不会采食。

■只显示属名

附近只找到针茅和火绒草,而在荒漠草原上的一个鼠兔群则主要以驼绒藜为食。在 7 月 3 日,我们看到一只鼠兔在 4 小时内寻觅了 37 处驼绒藜灌丛,在 300m<sup>2</sup> 区域内,它有三个通道可用于逃跑。鼠兔在高山草甸上会于夏秋季节堆筑干草堆,并把这些草沿着冲蚀形成的梯地推到洞穴里和其它被防护起来的地点。而这样的干草堆在高山草原和荒漠草原上很难找到。在羌塘地区,由于刮风、社会结构的分散以及有蹄类动物会食用牧民收割下来的谷物,所以干草堆可能较难保留,除非鼠兔将食物储存于地下,不然在冬季它们就要每天觅食,暴露在严寒中和捕食者的视野内。

鼠兔对洞穴附近的植被有明显的影响。它们会把针茅空秆挖出来,把驼绒藜啃短至只有一丛短枝。在高山草原上,有时可以看到直径 10 ~ 15m 的区域内地表裸露,其中有废弃的洞穴,看上去好像是鼠兔在除去所有植被后迁移到别处去了。在高山草甸生境中,鼠兔数量达每公顷 100 只或更多。那些地区中的植物被它们大量消耗,以至于牧民们认为鼠兔会同家畜竞争食料。有蹄类动物、家畜以及鼠兔在食性上有很大的重叠(第 12 章),但是对于有相同植物种类的牧场是否会出现植被枯竭的长期影响,尚难推测。Jiang 和 Xia(1987)发现高密度区的鼠兔在食物上会和家畜产生竞争,而在低密度区它们会取食不同的植物。鼠兔可以食用那些家畜讨厌的植物(表 11.1),它们也许可以限制这些植物的扩散。北美的黑尾草原犬鼠同鼠兔有相似之处,前者也有广阔的生活领域,而那些地方对野牛、叉角羚和马鹿同样具有明显的吸引力,因为那里生长着很多营养丰富的植物(Whicker, Detling 1988)。动物粪便以及挖掘活动导致的土壤成分循环,是提高植物营养含量的作用之一,而这也可能是鼠兔活动的有益之处,就像能增加植物多样性的作用一样(Huntly, Reichman 1994)。

人们还会指责鼠兔的活动导致了严重的山体侵蚀。由于这种动物喜欢在草皮开裂和侵蚀过的地方筑洞穴,所以有时会有特别多的鼠兔生活在这样的地方,比如在青海的玛沁和治多。虽然如此,但没有证据显示出鼠兔的活动是引发破坏的起因。大片土地的侵蚀以及草皮的下陷和滑动导致的土地和石块裸露,常常是由于土层运动、人类和家畜的活动,或者几者同时作用造成的。任何一种使表面地层分裂的活动,如筑路、家畜不断踩踏形成的小路以及牦牛的打滚行为都可导致侵蚀。然后,才会因鼠兔挖地洞而进一步造成破坏。但是在一些破坏严重的地区,比如在安多周围地区,鼠兔的数量并不多,而且人们也认识到不合理的家畜放养才是主要原因。在青海东部,人们大范围地放置锌磷化物,毒死了许多鼠兔。这已降低了鼠兔的数量,甚至波及到它们的天敌。我曾在一个放置了毒药的地区发现过一只死亡的艾鼬。这不由使人想起防御黑尾草原犬鼠行动的开展,导致

了这种动物的主要天敌——黑足鼬的灭绝。与此同时，鼠兔洞穴的明显减少还会影响褐背拟地鸭和一些白斑翅雪雀，这些动物就在鼠兔洞穴里筑巢。

羌塘地区以及高原其它地区的许多食肉动物都以鼠兔为主要食物。当地两种最常见的猛禽，大鵟和猎隼，就常常栖息于鼠兔活动的区域内。在一只大鵟和它的幼仔的巢下有 10 堆粪，里面都能找到残余的鼠兔组织，还有一只被吃了一半的鼠兔。我们在一个有两只幼仔的猎隼巢下取到 25 个粪便样品，残余物中 90% 为鼠兔，10% 为鸟类。在青海西南部一处有 50 个黑鸢巢的区域内，我们收集的粪便中主要成分包括鼠兔（可能是 *Ochotona macrotus*）和蜚螂。兔狲和艾鼬一样，可能也以鼠兔为主要食物。

1985 年 7 月 17 日，我在青海冬给错附近的鼠兔洞穴中观察一只估计是雌性的艾鼬和两只长到一半大的幼仔：

早上 7:00，它追逐一只鼠兔，迅速地抓住后者的肩部，把它拽进一个洞穴里。两分钟后，艾鼬走出来先后进入三个洞穴入口。从第三个洞穴出来时，它又抓着一只鼠兔，这是带给幼仔的食物。30 秒后它又出现在地面上，悄悄地移动至另一个洞穴里。随后，它逮住第三只鼠兔，但当它走出洞时，一只牧民的狗冲了过来。于是艾鼬退回洞中，留下来的鼠兔便成了狗的食物。在 7:12，艾鼬重新开始猎捕活动，它钻进一个洞穴，不过没有收获。然后，它回到幼仔洞里，直至 7:45 才出来。10:00，两只幼仔跑到了洞口处。

除了天敌以外，还有其它因素也会导致鼠兔的大量死亡。我曾见到一只很大的幼虫，可能是皮蝇，从一只死亡的鼠兔身上蜕变出来。1985 年 10 月的大风雪中，我在雪地上发现了众多寄生着跳蚤的已死亡或即将死亡的鼠兔。Wang 等（1988）也指出在暴风雪后鼠兔会有很高的死亡率。1994 年，双湖北部大面积地区内几乎全都没有了鼠兔的踪迹，但是许多静静的洞穴可以证明那些地区近期曾有鼠兔的活动。在玉盘错（Yupan Co）盐碱地周围，散布着许多已干枯的鼠兔尸体。疾病可能已毁灭了几千  $\text{km}^2$  内的鼠兔种群。由于高死亡率的存在，鼠兔必须有相应很高的繁殖率。它们每胎会生育 4~6 个幼仔，雌性每年两胎，有些雌性在出生后第一年就开始繁殖后代了（Smith 1988）。

## 狐狸

在高原上生活着两种狐狸。一种是小型的藏狐，体重 3.0~4.5 kg（Suo 1964），它的背部和身侧呈黄红色至浅红褐色，腹部红色。颈部、大腿和臀部呈灰色，深灰色的尾巴上有一庞大的白色尾端。另一种是赤狐，比藏狐大，体重 4.6~5.3 kg（Suo 1964）。它的毛呈显眼的红褐色，四肢、耳背和顶端白色，尾巴是暗灰色至黑色。藏狐生活在高平原地区，羌塘的大部分地区正属于这一类型。赤狐则喜欢山地，包括一些森林区域。不过，在羌塘这两者的重叠范围很宽。其中赤狐相对较少，原因之一是有人大量捕猎它们以获取皮毛。

在羌塘地区,我们看到过赤狐 10 次,另外还有 5 次是在保护区外,比如在唐古拉山口、昆仑山口和措勤附近地区。在保护区内,我们 1 次在美马错,1 次在依布茶卡北部以及 3 次在多格错仁南部和北部的火山区域发现了赤狐。与此相反的是我们看到藏狐的次数是 90 次。虽然如此,但是后者在保护区中也不常见。比如,1992 年 6 月,我们在荒漠草原上开车行驶了 1848km,并步行了一段距离,仅计数到 5 只藏狐。在青海沱沱河上游较好的生境中,有许多鼠兔生活在那里,我们在当地 367km<sup>2</sup> 的范围内看到了 15 只狐狸,这是一个异常高的密度。

我们从青海东部的 3 个山区中收集了赤狐粪便,检验显示出它们的主要猎物是鼠兔和小型啮齿类动物,其次是旱獭和野兔,另外还有极少量的有蹄类动物,但或许可以略去它们。藏狐常常在显眼的地方排便,比如在鼠兔洞穴旁的土堆上和驼绒藜灌丛旁。对粪便的检测表明藏狐以鼠兔为主要食物,有时会有一些小型啮齿类动物、鸟类和藏羚羊残留物(表 11.2)。有一个粪便样品中包含了麻黄(*Ephedra gerardiana*)。在阿鲁盆地时,有一只雌性亚成体藏狐(重 2.2kg)从它的洞穴中冲出来,不幸钻到了我们的车轮底下。在它的胃中,有一整只鼠兔。有几次我观察到一只藏狐在鼠兔洞穴旁小步急走,或者悄悄地伏在地上搜索。我还曾看到一只藏狐在一头被杀死的家养绵羊旁徘徊,此前刚有一只狼离开那里。

表 11.2 赤狐和藏狐粪便中的食物成分,以在样品中占总含量的百分比表示 %

成分	赤狐(青海)			藏狐(西藏羌塘保护区)	
	疏勒南山	杂多	阿尼玛卿山	西北地区	东部地区
	9~10/1985 n=42	8~9/1986 n=17	10/1986 n=72	6~7/1992 n=34	6/1994 n=79
岩羊	5.2	—	4.0	—	—
藏羚羊	—	—	—	2.9	2.5
麝	—	6.5	2.1	—	—
野兔	9.5	—	5.6	—	—
鼠兔或其它小 型啮齿类动物	67.0	57.9	50.5	94.1	93.5
旱獭	16.1	28.8	33.1	—	—
鸟类	—	5.6	2.2	—	2.7
昆虫	—	—	1.1	—	1.0
植物	0.2	1.2	—	2.9	0.3
土	1.9	—	—	—	—

注: ■赤狐粪便经常包含了小型啮齿类动物的残迹,藏狐粪便中则罕见。

由于鼠兔是昼行性动物,所以藏狐似乎会把活动安排在白天。在对藏狐的计数中发

现除了6对以外都是成单活动,这也表明在猎食过程中它们是单独行动的。藏狐通常将洞穴建筑在小山丘上或者山坡低处,每个洞穴有1~2个出入口,直径为25~35cm。我们在一沙堆上找到过有4个出口的藏狐洞穴。

我曾4次看到有一只藏狐在一群藏羚羊中间和周围漫步。另一次是在一个藏原羚群中。虽然有时狐狸会离那些动物只有3m或更近,但后者除了瞥它一眼以外没有其它反应。我不清楚这种联系的原因。

## 狼

在高原的高地上,还广泛地分布着狼。由于它们有很强的适应性,所以在各个地区都有它们的踪迹,最高处可达海拔5000m。在那些牧民稀少或不适合他们定居的地方,狼的踪迹是最为常见的,这说明在人类数量不断上升的同时,这种食肉动物并没有急剧减少。当地牧民对狼的容忍度不高,而后者是羌塘地区唯一一种没有受到法律保护的动物。在道路旁边间或会有狼的尸体,是被开着车的人射杀的。在绒马,我们看到3具下颌有严重枪伤的被弃尸体。

大部分的狼披着棕色至棕灰色的毛被,有些背部呈黑色(图11.4),不过另外一些个体的毛被是浅红色的,特别是在阿鲁盆地的狼。还有少量的狼几乎全身都是白色或黑色。



图 11.4 一头狼正在检查一块牦牛皮。

人  
成  
因

个  
关,  
成

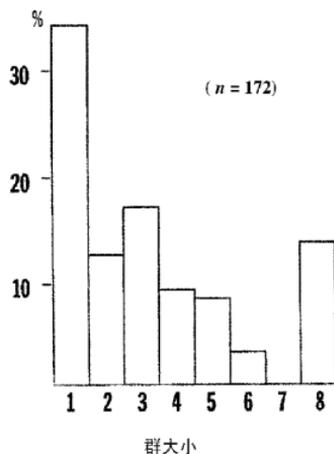


图 11.5 青藏高原上的狼群大小。

员,但我只有一次看到它们出现在同一行动小组中。有一回(12月份)我在嘎错附近的时候,发现3只狼在一个平地凹处休息。几分钟之后,第四只狼穿过草地,警惕地查看四周,直至它发现了其它个体。然后,它就伏身疾步走进它们,同时耳朵向后贴于头部。当它来到其它个体身边时,几只狼就互相摇动尾巴,在地上仰卧着滚来滚去,彼此间用嘴轻轻地咬对方。后来,又有1只狼加入进来。至此,这个群体中有2只成年个体和3只当年生的幼仔,它们排成一条直线离开了那里。

从身体大小来判断,幼狼在6月份离开洞穴。在阿鲁盆地,有一个狼的洞穴有2个出入口,每个洞口的直径是45cm。洞穴长8m,直至一个以前是湖泊的地方。幼狼早在8月份就和成年个体一起外出捕食,不过它们仍然会独自拜访那些洞穴,或者几只一起在那些地点周围游荡。

我在研究旅途中只听说过两次狼嚎,时间是8月14日和9月24日。

狼常常在固定的粪场排便。在特定的地点上,有时会有20堆以上的粪便,而且这些地点往往有地形标志,比如一个池塘、河流断崖的基部、一个孤零零的小土丘、山坡突起处或者是一个牦牛的头骨旁。狼的粪便成分显示它们捕食的哺乳动物从小型的鼠兔到庞大的牦牛都有(表11.3和表11.4)。食物的数量随着季节的变化而变化。在夏季,狼的食谱中常常有三分之一以上是旱獭,但是这些啮齿类动物有半年的冬眠期。在土则岗日,当藏羚羊迁移时,该地区的狼会以这种动物为主要食物,不过平时那里只有鼠兔的数量较丰富。从纳提岗(Natigan)收集的粪便样品显示,当有蹄类动物少的时候,狼就大量捕食鼠兔。虽然岩羊呈地域性分布,但是在可以找到它们的地方,狼就以它们为一种主要食物。我们在狼的粪便中没有发现藏野驴的残留物。作为羌塘地区常见的动物,狼对藏野驴

的

表 11.3 在青藏高原青海和新疆区域内的狼粪便中的食物成分,以样品中总含量的百分比表示 %

成 分	疏勒南山	昆仑山口	阿尼玛卿山	昆仑山
	青海 9 ~ 10/1985 n = 29	青海 12/1986 n = 21	青海 9/1986 n = 19	新疆 5 ~ 6/1987 n = 115
岩羊	24.1	45.7	47.4	2.6
西藏盘羊	—	—	—	2.6
藏羚羊	—	—	—	9.6
白唇鹿	3.4	—	—	—
麝	—	—	5.3	—
藏原羚	—	9.5	—	—
牦牛*	—	4.8	—	—
家养绵羊/山羊	3.4	9.5	—	—
旱獭	61.2	28.6	47.1	80.0
鼠兔或其它小 型啮齿类动物	—	—	—	残存痕迹
野兔	6.6	—	—	4.3
鸟类	0.7	1.9	—	—
植物	0.5	—	0.3	—

\* 家养或野生牦牛。

表 11.4 羌塘保护区内 狼粪便中的食物成分,以样品中总含量的百分比表示 %

成 分	阿鲁地区	土则岗日	纳提岗	东嘎错
	8/1990 n = 58	6/1992 n = 24	10/1990 n = 28	6/1991、1994 n = 90
岩羊	21.0	—	10.9	4.9
西藏盘羊	3.4	—	—	—
藏羚羊	12.1	65.6	—	21.9
藏原羚	5.2	—	—	—
牦牛*	3.4	—	3.6	5.5
家养绵羊/山羊	3.4	—	—	—
旱獭	35.0	—	11.6	41.2
鼠兔	7.1	25.0	66.8	16.9
野兔	1.7	4.2	—	6.3
未确定的有蹄 类动物毛发	4.9	—	7.1	2.1
鸟类	—	4.2	—	—

植物

0.7

1.0

—

1.1

\* 家养或野生牦牛。

忽略令人感到惊奇。除了巴基斯坦和尼泊尔的一些地方以外,在大部分地区,家畜只是狼的食谱中最小的组成部分(Schaller 1977b; Oli 1994b)。在喀喇昆仑山和天山,狼大量捕食旱獭和野山羊,当地没有岩羊(Schaller et al. 1987, 1988)。

我曾好几次看到狼守在旱獭洞穴附近,似乎在等待没有防备的旱獭出现。一次,一只狼叼着一只刚被捕杀的旱獭离开了后者的小领地。另一次,有 36 头藏野驴从我们的汽车旁边飞奔而过,它们不小心惊动了一群 8 只正在休息的狼,于是其中两只尾随着藏野驴群跑了将近 300m。但是实际上,我只观察到了两次较完整的捕食过程:

在阿鲁盆地,有一群野牦牛正在离丘陵 1km 远的平地上休息和觅食,约有 40 头牦牛。11 30,所有的牦牛突然紧密地集中在一起,向不远处的丘陵地带跑去。在它们旁边和后面 5 只狼正紧追不舍。不久,牦牛群中的个体渐渐拉开了距离,有 2 只狼跑进了它们之间,却没有攻击任何牦牛。牦牛也没有实施集体防御,而是各自低头将角指向狼,并向它们冲去,以此来抵御对方。在跑出几百米之后,牦牛群停了下来。所有的狼集合起来,在牦牛旁站了一会儿,好像不能决定进一步的行动。然后,它们快步跑到出现在近旁一个高地上的第 6 只狼旁。

这次攻击看上去并不连贯,好像它们只是为了检查一下在这个群体中是否有幼年牦牛或其它容易受攻击的个体。

在 14 30,大约有 50 头雌性藏羚羊和它们的幼仔紧紧地挤在一起,跑到倾斜的溪流岸边,后面紧跟着一只大狼。藏羚羊排成弓状快速登上一处较低的山脊,然后沿着山脊向前奔跑,那只狼一直尾随着它们。然而,当藏羚羊群刚从山顶往下走时,那只狼突然提速抄近路缩短了彼此的距离。一头雌性藏羚羊从聚在一起的群体中突然转向并停了下来。大狼从它身边经过,把视线集中在另一头拐弯时离开群体的雌性个体。最后,那只狼猛冲上去,追击了 2km 后在扬起的尘土中逮住了掉队的雌藏羚羊。

我们对那具雌性藏羚羊尸体进行了检查,发现在身侧有一条长 4cm 的抓伤伤口,这显然是被狼首先抓住的地方。在藏羚羊头骨顶端和喉部周围的咬伤是致命的伤口。那只藏羚羊已经怀孕,它的胎儿重 1.8kg,胎盘重 1.5kg。

此外,我们还检查了另外 10 头遭捕食的有蹄类动物的新鲜尸体,它们包括 1 头被吃了一半的藏原羚幼仔,1 头刚被杀死的家养绵羊,8 头藏羚羊(6 头成年雌性、1 头 1 龄雌性以及 1 头成年雄性个体)。对其中 6 头动物的骨髓脂肪含量进行测定,结果表明所有个体的身体状况都属健康。有 2 头在 9 月和 10 月份被捕杀的雌性藏羚羊正处于哺乳期。8 头藏羚羊中有 4 头属于容易被捕杀的个体,2 头已怀孕的雌性,其中 1 头即将分娩(胎儿重 3.1kg);1 头年老的雌性,它所有的臼齿都已磨平;另外 1 头 1 龄个体的一只眼睛患有

白内障(另一只眼睛被乌鸦啄食了)。

我们在1994年6月期间4次发现在狼和棕熊之间存在一种联系。有3次,当一只熊正在挖掘鼠兔洞穴的时候,有一只狼就在离它30~100m的距离内休息。而另一次这两种捕食者彼此距离很近:

19 50,有两只熊站在一处山腰上,它们显然是一对伴侣,较大的那一头可能是雄性。母熊正在挖掘鼠兔,它的一侧身体深深地探入一个洞中,而雄性个体则在50m远的地方躺着。有一只狼站在离雌熊3m远处机警地看着它。过了一会儿,那只雌熊边走边将它的吻部伸入5个洞穴中,而狼就在1m之外面对着它。公熊走到雌熊身旁卧下来。由于雌熊没有找到任何猎物,于是这3头动物排成一列走了几百米,雌熊领头,后面紧紧跟着狼,最后是公熊。20 30,两只熊又开始挖洞,而那只狼一会儿站在一头熊身旁,一会儿又转到另一头旁边。很明显,这只狼想伺机抓住从熊爪中逃出的猎物,但一直没有收获。20 45,两只熊穿过一条结冰的河流,而狼则留在了后面。

## 藏棕熊

青藏高原上的棕熊属于马熊亚种(*Ursus arctos pruinosus*),在尼泊尔的喜马拉雅山脉西部,喀喇昆仑山和昆仑山西部生活着喜马拉雅亚种(*U. a. isabellinus*),但不知这两个亚种的分布如果有重叠的话,是在哪个地方。喜马拉雅亚种的分布区向北穿过帕米尔,直到天山,然后沿着山脉向东延伸。在天山东部尽端,有一些小区域是属于蒙古大戈壁国家公园,那里残存着小面积的沙漠戈壁。根据特定的地理分布,棕熊曾被划定为不同的种类,有*U. pruinosus*或*U. a. pruinosus*,这是由于人们推测它和高原上的熊相似,或者是戈壁棕熊(*U. gobiensis*) (Schaller, Tulgat, Navantsatsvalt 1993)。

高原上的棕熊体型中等大小,曾有人在10月份打死了一只熊,其体重为109kg (Wallace 1913)。棕熊的毛被又粗又多,有时有显眼的颈毛。它们的毛色十分特别,但也变化多样。成年棕熊往往是深棕色至黑色,脸部是红棕褐色至棕褐色,从肩部到胸前有一圈白色领圈,而且在胸部领圈渐宽。它们的耳朵也是黑色的,有时有很多毛以至于看上去像长着流苏一样。我观察到结伴而行的两对配偶显示出雄性与雌性毛色的差异。其中一对,一只较大的估计是雄性,它除了领圈以外,全身都是黑色,但雌性的背部呈浅红棕色。另一对棕熊,雄性的颈部和身侧是稻草色,而雌性个体呈黑色。华理士(1913)、伯德萨尔和埃蒙(1935)以及多兰(1939)对甘肃、四川和青海地区高原东部边界的成年棕熊进行了研究。他们的照片和文字描述显示棕熊的毛被颜色和我在羌塘地区看到的相近。通常,棕熊亚成体的毛色较成体更浅。虽然它们的四肢、脸部和臀部颜色很深,但其余部分的毛色是从灰棕色至浅红棕色,从远处看上去它们就像是白色的。

喜马拉雅棕熊 (*U. a. isabellinus*) 的毛被呈红棕、红褐或深棕色, 间或有一层银色, 特别是幼仔, 它们可能有一条白色颈圈 (Sterndale 1884)。戈壁棕熊也有红棕色至红褐色的毛被, 四肢比其余部位稍暗 (Schaller, Tulgat, Navantsatsvalt 1993, Schaller 1995)。这与藏棕熊有很大差别。所以戈壁棕熊与西部和北部地区的棕熊有密切的关系, 但同藏棕熊缺少关联, 而且将它们指定为 *pruinusos* 是不正确的。切斯汀 (1996) 指出藏棕熊的头骨与中亚其它地区的熊有显著差异。

藏棕熊在青藏高原的现存数量很稀少, 它们分布于高原山地中或附近地区。在历史上, 它们曾一度十分常见, 尤其是在青海的高山草甸上。罗克希尔 (1891) 发现“黄河两边有许多熊”, 后来在 20 世纪 30 年代沙夫一天内看到 14 只熊 (Dolan 1939)。在罗克希尔 (1891) 的描述中, 藏人认为熊是最可怕的动物, 而且“他们常常杀死这些动物”。然而, 我几乎看不到熊, 只是偶尔发现了它们的踪迹, 比如足迹、粪便以及挖寻鼠兔和旱獭留下的洞穴痕迹 (图 11.6)。

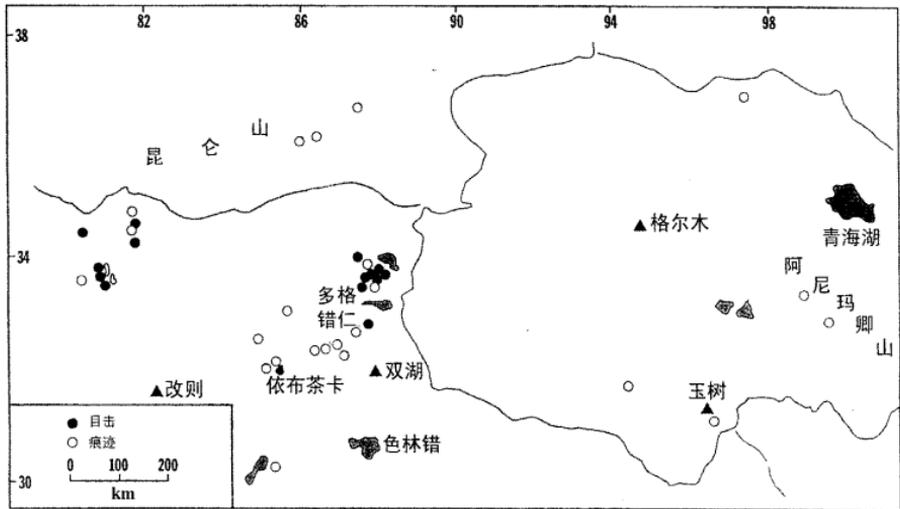


图 11.6 在调查中看到的藏棕熊实体和足迹。

据当地有关人员介绍, 藏棕熊在 10 月到次年 4 月间进行迁移。在阿尼玛卿山, 我于 9 月 21 日发现了雪地上的新鲜足印。寻着足迹, 27 日我在一处面北的山坡上找到一个新挖筑的洞穴。由于洞里可能住着棕熊, 所以我没有进行测量。找到的另一个洞是在杂多附近面向西南的地方, 洞口高 60cm, 通道深 2m。1991 年 12 月 17 日, 有一只雄性棕熊跑到依布茶卡西部一个牧民的帐篷处并杀死了一条狗。一位妇女逃离了那帐篷, 随后那只熊闯进去吃掉了一只绵羊的后腿和身体后半部, 当天晚些时候, 这只熊就在 1km 外的地方被射杀了 (图 11.7)。它的大牙和门牙已

大部分磨损了，而且体内缺乏脂肪，这一点无疑是使它在隆冬时节被射杀的原因，在它的胃中还残留着羊肉。



图 11.7 一头雄性藏棕熊闯入一户游牧民的帐篷中寻觅食物后被射杀。熊皮的颈部和肩部有典型的白色皮毛。

我在羌塘保护区里只有两次看到藏棕熊，分别在西北角和东部地区。1990 年间，在阿鲁盆地，我观察到 5 只不同的藏棕熊，2 只成体，1 只亚成体和 2 只幼仔。两年后却只找到了 1 头成年藏棕熊。1992 年在土则岗日，我记录了 4 头藏棕熊，6 月 6 日看到一对以及另两个单独活动的成年个体。1994 年 6 月，我们在普若岗日和若拉岗日之间西部地区看

到了 12 次至少 11 只不同的棕熊,包括 2 对伴侣和一只带着幼仔的雌性个体。其中有 9 只熊就在若拉岗日东边的丘陵地带,这是那一带唯一有大量鼠兔的地方。

藏棕熊一旦发现人和车辆,往往会马上逃跑,因此我们很难观察到不受惊扰的动物。一次当我们的车子不小心靠近了两只幼熊时,它们的母亲攻击并追逐我们,而后消失在一个洼地中。我们队伍中的两位成员曾在 30m 距离内被一头藏棕熊攻击过,因为他们突然接近了它。另一次,当一对棕熊看到我们的车子后,马上逃离了一小段距离,但是当雌性个体想继续逃的时候,雄性 4 次侧身截在它的前面,似乎要阻拦它,而雌熊每次都会绕过公熊,最后公熊就跟着跑了。与此同时,一头雄性牦牛和一只狼正在附近的山岭上注视这一切。我们三次观察到藏棕熊挖掘鼠兔洞穴。它们将吻部伸入洞中,两个前肢交替,或只用一个前肢把疏松的泥土刨至身后(见有关狼的一节内容)。

我们在保护区总共收集了 48 堆粪便(表 11.5),其中绝大多数来自藏棕熊挖坑处和休息地。有时,藏棕熊会在悬崖上的凸出地点上刨一个浅浅的坑作休息用。坑的边缘常有一堆或多堆粪便。在藏棕熊的食物中有 59% 是鼠兔。根据样品判断,藏棕熊几乎不吃旱獭,其原因可能是后者的洞穴又深又多石粒,不便挖掘。藏棕熊的粪便中几乎多半是有蹄类动物(占 13%)。嫩草、干草以及植物根也是藏棕熊的重要食物,占到 26%。在玉树附近,一头藏棕熊挖出一棵铅笔杆细的蓝罂粟花(*Meconopsis*)的主根食用,不过它去掉了叶子和茎。从疏勒南山收集来的一头藏棕熊的 9 堆粪便经检查显示,它的食物包括旱獭、岩羊、禾本科植物和柃柳茎。赫定(1903)在一只藏棕熊胃中找到一只旱獭和一些非禾本科草本植物。科兹洛夫在高原北部报道:“我们射杀的 7 只熊的胃里只有鼠兔。其中一只熊的胃里有 25 只鼠兔。它是在捕食时被我们打死的。”(1899,引自 Zhirmov, Iliyinsky 1986)

表 11.5 羌塘保护区内,藏棕熊粪便( $n=48$ )中的食物成分,以样品中总含量的百分比表示

成 分	%	成 分	%
岩羊	9.1	旱獭	1.8
盘羊	0.6	熊	残迹
藏羚羊	2.6	昆虫	残迹
牦牛	0.4	草	20.0
鼠兔	59.3	植物的根	6.0

## 猞猁

猞猁在高原上的分布范围很广。由于它们的皮毛价值昂贵,有时它们还会捕食家

养绵羊和山羊,所以遭到大量捕杀。西藏昌都地区,政府在1968、1970、1971年收购了870张猓狻皮,这种捕杀程度比其它13种食肉动物(除两种貂外)都严重(Feng, Cai, Zheng 1986)。

在羌塘,我们仅三次看到猓狻。1987年6月6日,15:50,在阿尔金山保护区西边丘陵上,我们找到了一头雄性猓狻的尸体,它离自己的洞穴有2m远。喉部和颈部的新鲜血迹表明它才被杀死不久。另一次在离我们50m远处,2只猓狻疾步登上了山坡。在土则岗日的北部,从平原上伸出一座小丘,一侧是悬崖。1992年6月20日,一只可能是雄性的大猓狻在悬崖顶旁休息,距它10m不到的地方有一个猎隼的巢,里面有两只雏鸟。虽然我们距它只有20~30m,但它只是一直注视着我们,并未十分紧张(图11.8)。1993年10月16日10:15,我们在依布茶卡北部一个山墩上看到一只卧着的成体和一只较大的幼体。



图11.8 一头猓狻在一块岩石的凸露部分休息,它可能是雄性。

1991年12月17日,在嘎错和萨桑之间的公路上,一位卡车司机看到一只猓狻正在吃一头藏羚羊,便开车压死了它,这只雄性猓狻重22.3kg,而被它捕杀的藏羚羊是雌性,重29.5kg,其中大约有1.5kg是已被吃掉的颈部和一条大腿的重量,它的骨髓状况良好。费尔普斯([1900][1983])曾观察到一头猓狻追踪一头幼年藏羚羊的场景。

## 雪豹

雪豹生活在地球上一些人迹罕至或者海拔最高的地区。它们那华美的烟灰色皮毛上

点缀着黑色的玫瑰斑点,它们的尾巴长而柔软,这些使人不禁想起白雪无垠的孤寂大地。稀少而神秘的雪豹已成为旷野,尤其是中亚旷野的象征。我们努力地寻找它们,但得到的却是它们濒临灭绝的信号——一个痕迹或一堆粪便。尽管雪豹的分布区覆盖 200 万  $\text{km}^2$  以上的面积,其范围内有 12 个国家,包括阿富汗东部,巴基斯坦北部,向东经过喜马拉雅山脉和青藏高原,向东北方向穿越帕米尔高原并沿着天山和阿尔泰山脉,往北一直到俄罗斯白考尔湖(Baikal Lake)旁的萨延山(Sayan Mountains),其中有许多分布区在中国。我们在 1984 年开始调查时,对中国地区的雪豹一无所知。在该项目的早期阶段,我们走访了青海、甘肃和新疆,确定这种动物的分布状况(Schaller *et al.* 1987; Schall *et al.* 1988; Schaller, Ren, Qiu 1988),而后在蒙古也进行了类似的调查(Schaller, Tserendeleg, Amar-sanaa 1994)。羌塘是西藏地区的调查重点。除了在蒙古阿尔泰山中部( $45^{\circ}40'N$ ,  $96^{\circ}50'E$ )对一个雪豹种群进行了短暂但集中的研究以外,对雪豹的研究以调查为主。曾对雪豹做过细致研究的人员有科什卡尔夫(1989)在科尔克斯坦,福克斯等(1991)及丘恩达瓦特和雷瓦特(1994)在印度,杰克逊和阿尔邦恩(1988、1989),奥里、泰勒和罗杰斯(1993、1994),奥里(1994a, 1994c)在尼泊尔,麦克卡瑟(待发)在蒙古。

## 分布

由于中国西部地区 and 蒙古总共有 400 万  $\text{km}^2$  以上的面积,所以我们只能通过抽样方法对雪豹进行调查。在确定分布范围时,我们首先仔细研究了地形地貌和生境,从中分析出可能有雪豹的区域,然后向当地居民询问有关雪豹的情况。雪豹生活的典型环境是起伏不平的地区,比如有悬崖的陡峭山坡、被地层突起断开的山脉区域以及有峭壁的山谷里(Jackson, Ahlborn 1988)。喜马拉雅山脉的雪豹生境常常出现在我们的脑海中。但是,这种地貌同样存在于戈壁的荒漠山岳上,在海拔 1000m 以下的地区也有雪豹活动。虽然景观呈破碎状态,但雪豹能穿越广阔的平原到达丘陵地带。一般而言,这种动物居住在没有树的地方,但是它们也会进入零星分布的栎树和针叶树林中,尤其是冬季(Schaller 1977b)。

为了获取有关雪豹的直接证据,我们进行了穿越区域的样带调查,在部分路段中采用步行寻找足迹,但有时也会骑马。雪豹在行走中,会在山路上、悬崖底部、溪流汇合处、凸出的巨石旁以及其它明显的地方留下特别的刮痕。这些刮痕、足迹和粪便粗略地反映了雪豹的相对数量。将刮痕计数作为测量丰富度的方法时,必须考虑雪豹在不同地区对地势选择上存在的差异。在疏勒南山,雪豹主要沿着山涧底部行走,但是在昆仑山西侧,它们几乎都是循着峡谷宽阔一侧的丘陵基部走动。在青海东南部石灰石山岳地区,雪豹没有明显的直线式路线(图 11.10)。它们的行走模式也许能反映出遇到猎物的概率。

有关新疆、青海、甘肃和蒙古的详细调查结果,已在以前出版的文献中报道过了。在这里我将对这些地区进行一次概述,另外还加入了从西藏和内蒙古得到的新数据(图 11.11)。



图 11.9 在蒙古的阿尔泰山上,一位蒙古牧民和我(右侧)抱着一只被麻醉的雌性雪豹。此前它被套上了无线电发报机(1992年10月)。

## 新疆

雪豹分布在新疆主要山脉地区,大约占新疆总面积  $1\ 603\ 774\text{km}^2$  的 10.6%。我们分别在天山三个地区和昆仑山两个地区进行采样,在天山东部顶端没有发现任何雪豹的踪迹,中部地区雪豹也十分罕见,但在西部与吉尔吉斯斯坦相邻的托木尔峰保护区 ( $3\ 000\text{km}^2$ ) 内,当时还有一个存活的种群。据有关资料,在保护区东部的口口苏(Kokosu),当地猎人在 1985~1986 年间冬天打死了 12 头雪豹;在西南地区,1984~1985 年间的冬天里,共有 11 头雪豹遭捕杀。我们对塔什库尔干保护区内部和周围地区进行了 2 个月的调查,发现整个区域的雪豹都十分罕见,只有在马尔洋(Mariang)附近的一个地方似乎常常见到它们。在昆仑山和阿尔金山脉,沿着青藏高原北缘长达 1500km 以上的区域没有进行任何详细调查。虽然据其它资料显示,阿尔金山保护区有一些雪豹生活着(But-



图 11.10 陡峭的山坡是雪豹喜欢的生境,图中的山区在青海东南部。(1984年8月)

ler, Achuff, Johnston 1986),但是,我们对阿尔金山保护区的北部和西部进行的搜寻中,没有找到它们的踪迹。普泽瓦尔斯基发现阿尔金山的雪豹“非常罕见”(Prejevalsky 1897)。

## 青海

沿着纵向穿过青海的三条山脉区域,可以连续或几乎连续地找到雪豹。高原的北缘是阿尔金山脉,后者形成了祁连山及其附属地区,中部是昆仑山,向东延伸成阿尼玛卿山;第三条山脉是沿着西藏边界的唐古拉山。此外,在许多小山区里也生活着雪豹,特别是东南部,不过那里的分布处于高度隔离状态(Liao 1985, Schaller, Ren, Qiu 1988, Yang 1994)。雪豹的分布区有 6.5 万  $\text{km}^2$ ,即青海省的 9%。密度从稀少到中等程度。在都兰南部,昆仑山的布尔汗布达山区域,我们在 4 天的调查中只发现了一处足迹和一个刮痕。在阿尼玛卿山和杂多周围一些地区内,我们多次找到了雪豹的痕迹。而在疏勒南山有众多的痕迹,我们共记录了 170 个刮痕,91 堆粪便。在过去的两年中,曾有 12 头雪豹(3 头幼仔,6 头 1~3 岁的亚成体,3 头成年个体)被捕捉并送至西宁动物园。另外,我们听说当地的牧民在我们调查之后的冬季里杀死了 11 头雪豹。这一事实或许能反映自我们的调查后,中国许多地区雪豹数量的变化趋势。

## 西藏

我们对西藏许多地区的雪豹状况和分布仍然一无所知。我从当地居民处得到的资料显示这种动物在整个区域内至少有稀疏的分布(图 11.11)。毫无疑问的是,沿着喜马拉雅

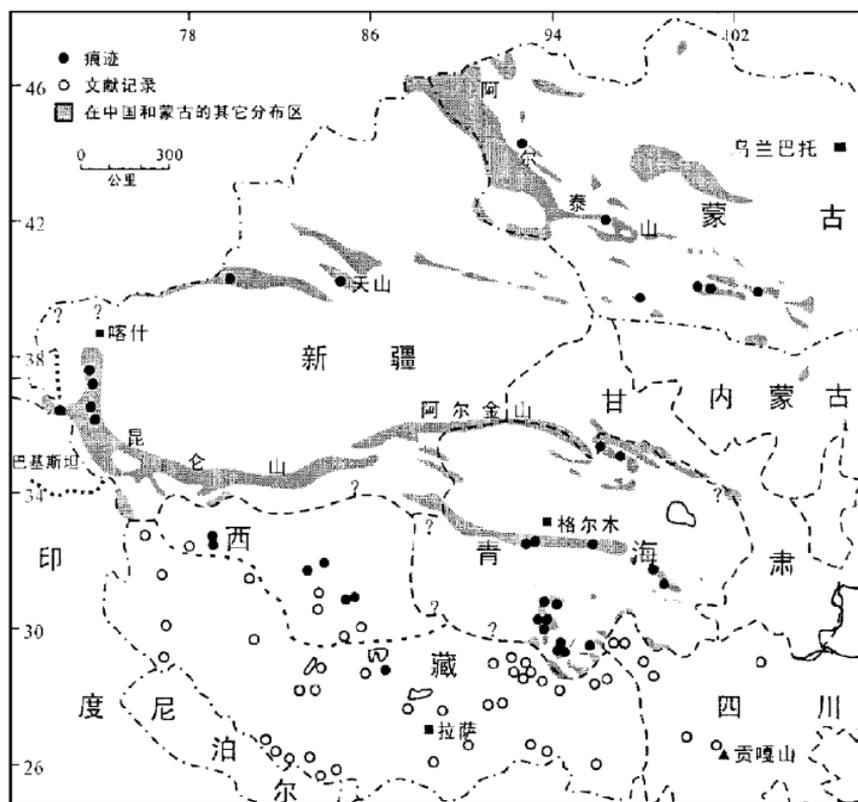


图 11.11 雪豹在蒙古和中国西部地区的大致分布。四川西部和西藏的许多地区还未进行过调查。

喜马拉雅一线有雪豹的分布。在珠穆朗玛保护区(33■901km<sup>2</sup>)，它们的分布“广泛但很分散”(Jackson *et al.* 1994)。在沿着喜马拉雅山脉较东端的墨脱(676km<sup>2</sup>)和察隅(101km<sup>2</sup>)保护区中，有关雪豹的状态还未进行调查。在西藏的其它部分，由于存在着平原和林带等不适宜的生境，还有因过度捕猎导致猫科动物稀少的地区，所以雪豹的种群被严重地隔离开来。1995年10月我们在拉萨河谷以南到不丹和印度边界进行了一次调查，总面积达4万km<sup>2</sup>。结果表明雪豹在过去的25年中几乎全部消失了；虽然雪豹被列为保护动物，但是1977年在西藏大约有200张皮毛被卖出(Wang, Wang 1986年)。

在西藏干燥的西部地区、冈底斯山脉、念青唐古拉山和其它区域中似乎只有极少量的雪豹。而且许多小区域中即使生存着雪豹的主要猎物——岩羊，仍然不见它们的踪影。其缘由或者是雪豹已在当地消失，或是岩羊太少，或活动地域太小导致无法维持一个可发展的雪豹种群。1990年，我们得知在过去两年内已有5头雪豹被杀死在开劳山附近。色林错南部的地形为较低的圆形丘陵，一些区域为峭壁，那里的岩羊十分稀少。对于雪豹来

说,这个地区只是它们分布的边缘部分,但是我发现了痕迹并检查了当天被杀死的一只家养山羊。这个地区的调查结果着重表明雪豹可以在许多现在已无它们踪迹的地方生存。

在羌塘保护区,雪豹的分布稀少且有局限性,既使在一些没有牧民居住的地方也是如此,这主要是因为不适宜的地形及可捕猎物的数量太少。有人告诉我们,在鲁玛江冬错西南石灰石丘陵地区和色林错西北的一些山脊上有雪豹,但我只在 3 处发现过它们的痕迹。在阿鲁地区漫长的徒步旅行中,我仅找到 3 个刮痕。在甜水河南岸,分布着有悬崖峭壁的丘陵。在这些山丘中,有一个峡谷延伸 4km 直到进入更开阔的地区,峡谷侧翼有峭壁和凸起部分。这个峡谷是野生动物的主要过道。在峡谷边的沙土和碎石上一共找到了 37 处雪豹的刮痕。另一地点是在江爱山,那里地势起伏,还有少量冰川,我在山顶北边发现 20 个刮痕。此外,在戈木错北部一地势低的地方发现了一具雪豹头骨。

### 中国其它地区

在四川省,雪豹分布于林线以上的不同区域中,但仍有必要对它们进行一次分布调查。Liao, Tan(1988)在文献中列举了所有据说有雪豹的县,其中包括位于高原东部边界的宝兴县,这个县的部分地区属卧龙保护区。和甘肃省一样,雪豹在四川的活动边界也在  $104^{\circ}\text{E}$ 。

在甘肃,雪豹分布在阿尔金山和祁连山地区。在该省南部,除了迭山有少量幸存者外,其它地方的雪豹已消失了。据我们 1996 年的调查,直到 20 世纪 80 年代,在甘肃省北部马鬃山上还有雪豹的痕迹。

在内蒙古西部大部分荒漠地区内,都曾发现过雪豹,这是根据我们对当地居民的访问做出的判断,这些地区包括东大山、雅布赖山、乌兰山、大青山、内蒙古和宁夏交界的贺兰山以及内蒙古边界上的龙首山。然而从 1940 年开始,雪豹就从这些地方消失了。除了会在中国—蒙古边境上偶尔发现外,在内蒙古只有狼山( $41^{\circ}\text{N}$ ,  $106^{\circ}35'\text{E}$ )的一个区域有少量的存活者。

### 蒙古

马龙(1984)描绘了一张雪豹大致分布的地图,我们的调查(Schaller, Tserendelong, Amarsanaa 1994)在此基础上加入了一些细节,尤其是强调了孤寂的戈壁荒漠山区中的分离种群(图 11.11)。从大约  $106^{\circ}\text{E}$  开始,穿过戈壁,然后沿着阿尔泰和它的一些附属支脉,到达俄罗斯边境,在这个范围内雪豹呈零星分布。阿尔泰北部地区中,在 Hanhohiy、①

① 译者注:在本段落中,集中出现多蒙古地名,对照《中国地图出版社》的《世界分国地图》,无法找出所有地名,故除杭爱山以外的都保留原文。

Harkhyra 和杭爱山,雪豹的密度不高甚至很低;另外有一些活动在蒙古最北边, Hovsgol Lake 西侧。雪豹的分布区总面积不超过 9 万  $\text{km}^2$ , 即蒙古面积的 14.9%。有好几个保护区对雪豹实行了法律保护, 它们是蒙古的大戈壁国家公园( 54 ■  $120\text{km}^2$  )和戈壁—Gurven-saikhar( 2 万  $\text{km}^2$  )保护区, 阿尔泰的 Khokh Serkh Nuruu(  $660\text{km}^2$  )和 Khasagt Khairkhan Uul(  $270\text{km}^2$  )保护区, 以及杭爱山 Otgon Tenger(  $951\text{km}^2$  )保护区。

## 现状

在已出版的资料中, 有过对雪豹密度的估计, 但由于调查范围和调查强度的不同, 使得这些数据有明显的差异。在一些相对较小的地区出现高密度的雪豹分布, 这是因为研究人员对地点的选择, 主要是以研究可持续发展种群为目的。在尼泊尔一个地方, 每  $100\text{km}^2$  有 5 ~ 10 头雪豹( 幼仔除外 ) ( Jackson, Ahlborn 1989 ), 另一处为 4.8 ~ 6.7 头/ $100\text{km}^2$  ( Oli 1994c )。在蒙古, 夏勒、特塞伦德勒格和阿莫桑纳( 1994 )在  $275\text{km}^2$  的区域内估计的雪豹密度是 3.0 头/ $100\text{km}^2$ 。对大范围地区内雪豹平均密度的估算还包括: 印度拉达克  $1.5$  万  $\text{km}^2$  内 1.0 ~ 2.0 头/ $100\text{km}^2$  ( Mallon 1991 ), 哈萨克斯坦的准噶尔地区 ( Dzungarian Alatau )  $8$  ■  $200\text{km}^2$  内 0.8 头/ $100\text{km}^2$  ( Annenkov 1990 ), 吉尔吉斯斯坦境内天山山脉地区  $65$  ■  $800\text{km}^2$  内 1.0 头/ $100\text{km}^2$ , 根据调查点的不同, 其密度变化在 0.8 ~ 4.7 头/ $100\text{km}^2$  之间 ( Koshkarev 1989 )。

我们的调查几乎都是在 10 年前进行的, 结果过于粗略, 无法作为可靠的数量估计基础, 所以我不太愿意将数据写出来。不过, 在对一个濒危物种进行评估时, 一个经过详尽考虑之后提出的估测也会有一定作用。雪豹仍拥有许多适宜的生境, 但是人类为了获取皮毛和骨头( 骨头被用于制作中医药 ), 以及保护家畜而进行的捕杀已严重削减了雪豹的数量, 只剩下一些被隔离开的残余种群。而且, 由于猎人同时也捕杀了大量的雪豹猎物, 结果可想而知: 或者是雪豹的密度下降, 或者家畜成了雪豹主要的食物来源。

在上文引用的三个估计中, 大区域内 1 头/ $100\text{km}^2$  的平均密度或许具有代表性。新疆有  $17$  万  $\text{km}^2$  的潜在生境, 但我怀疑那里是否还存活着 1 ■ 700 头雪豹。除了猎杀压力之外, 干燥的昆仑山和阿尔金山上大部分地区通常只能维持较低的野生动物密度。我和几位专家曾推测: 那里的雪豹少于 750 头 ( 1988 )。在青海  $6.5$  万  $\text{km}^2$  的生境中, 会有 650 头雪豹, 这可能是一个正确的数量等级。在好些地区内, 比如青海省东南角, 存在着相当多的雪豹, 估计密度是 3 ~ 4 头/ $100\text{km}^2$ 。对中国其它地区的数量进行估计还为时过早。根据这个物种的整个分布范围推算, 中国国内的数量总计可能超过 2 ■ 000 头。苏联曾估计有 1 ■ 000 ~ 2 ■ 000 头雪豹, 其中大多数如今在吉尔吉斯斯坦 ( Braden 1982 ); 蒙古可能有 1 ■ 000 头 ( Schaller, Tserendeleg, Amarsanaa 1994 ); 印度大约有 500 头 ( Fox *et al.*

1991)。这三个地区都拥有数量相对较多的雪豹。因此中国的雪豹数量在世界上占相当大的比例。值得庆幸的是,中国有一定数量的保护区内有雪豹。但是,其中一些面积相对较小,而两个最大的保护区——阿尔金山和羌塘几乎没有这种动物,主要原因在于它们没有雪豹适宜的生境。福克斯(1994)曾估计在整个(包括中国及上述国家)分布区域内大约有 4 500 ~ 7 350 头雪豹。

## 食性

雪豹是体形中等的猫科动物,全长 190 ~ 210cm,其中几乎一半是尾长。有两头成年雄性个体的体重分别是 49.5kg 和 52.5kg(Dang 1967; Suo 1964); 两头亚成体雄性,重 28kg 和 34kg,另外一头成年雌性个体体重 39kg(Jackson, Ahlborn 1989)。这种大小的猫科动物可以在它的领域内捕食除了成年野牦牛等体形巨大的种类之外的所有有蹄类动物。雪豹是孤行性动物,通常单独捕猎,但有时会有结伴而行的现象,尤其在冬天交配期中。一头雌性雪豹会带着它的 1 ~ 3 头幼豹直到它们长到 1 龄以上,独立的亚成体间或也会跟着母兽(Schaller 1977b)。雪豹往往从黎明到上午 10:00 左右,再从黄昏到午夜这两个时段最为活跃(Jackson, Ahlborn 1989; Schaller, Tserendeleg, Amarsanna 1994)。在食物资源充足的地方,雪豹家域相对较小。在尼泊尔兰谷峡谷(Langu Valley)中 5 头雪豹平均最小家域面积是  $20.9 \pm 4.9 \text{ km}^2$ (Jackson, Ahlborn 1989)。在尼泊尔马囊(Manang)的 2 头雌性和 1 头雄性雪豹的冬季家域从  $12 \text{ km}^2$  到  $23 \text{ km}^2$ (Oli 1994c)。冬季,蒙古的一头雄性雪豹在移动到相邻的一个水沟之前,在  $12 \text{ km}^2$  的区域内待了 41 天(Schaller, Tserendeleg, Amarsanna 1994)。

雪豹可以捕食任何找得到的有蹄类动物,从野猪、斑羚到喜玛拉雅塔尔羊、捻山羊、羚牛和盘羊(Schaller 1977b)。在蒙古,它的猎物有野生双峰驼、鹅喉羚和蒙古野驴(Tulgat, Schaller 1992; Mallon 1984)。但是,雪豹主要的食物是岩羊和野山羊,在大部分地区没有它们雪豹就无法存活。另外,所有种类的家畜也会遭到雪豹的捕食,而旱獭则是雪豹在小型哺乳类动物中的主要选择。

从青海 4 个地方收集到的粪样显示岩羊(24% ~ 39%)和旱獭(37% ~ 65%)是雪豹在夏季最主要的食物,此外还有鹿类、野兔、鼠兔,偶尔也有鸟类(表 11.6)。在尼泊尔的马囊和中国塔什库尔干保护区,情况近似,岩羊和旱獭占雪豹食物成分的三分之二(Schaller *et al.* 1987; Oli, Tayloe, Rogers 1993)。在托木尔峰保护区,所有的雪豹粪样中全是野山羊,没有旱獭。在蒙古我们获得的 22 个粪堆中,63% 的残留物是野山羊,18% 旱獭,3% 家养牦牛,其余是些植物。不过在尼泊尔兰谷峡谷的雪豹与其它种群不同,它们大量捕食鼠兔和小型啮齿类动物,在粪便成分中有将近四分之一的剩余物是这类动物(Jackson 1996)。

我在羌塘保护区只是偶尔收集一些粪便。美马错的一个雪豹粪便样品中有 5 只羊幼仔蹄，江爱山的 4 个粪样中，3 个含岩羊，1 个有旱獭，甜水河地区的 3 个样品分别含藏羚羊、旱獭和野牦牛幼仔。

表 11.6 在青海省获得的雪豹粪便中的食物成分。以样品中总含量的百分比表示 %

成 分	疏勒南山	阿尼玛卿山	玉树	杂多
	9 ~ 10/1985 n = 91	9/1986 n = 20	8/1984 n = 46	8 ~ 9/1986 n = 36
岩羊	39.3	31.3	30.4	24.0
鹿科	1.1	—	2.2	—
麝	—	—	—	13.8
家养绵羊/山羊	2.2	—	17.4	2.8
家养牦牛	—	—	4.3	—
旱獭	36.5	65.3	41.3	51.1
野兔	5.5	—	—	—
鼠兔或小型啮齿类动物	2.2	—	—	—
未确定的有蹄类动物毛皮	2.1	—	2.2	—
鸟类	0.1	—	—	—
植物	11.0	3.4	2.2	8.4

数据来源：■Schaller *et al.* 1988 修改。

在一些地区，家畜是雪豹主要的食物之一。在我们从中国和蒙古收集来的粪样中，家畜剩余物百分比大部分少于 5%，但在青海的玉树，有 22%。我们主要在夏秋两季收集雪豹的粪便样品，但是如奥里、泰勒和罗杰斯(1994)已指出的那样，在冬春两季，雪豹最有可能捕杀家畜。另外丘恩达瓦特和雷瓦特(1994)提到在拉达克，雪豹捕杀家畜比例是 15%。我(1997b)从巴基斯坦收集的一个雪豹样本中，家畜含量为 45%，大部分被杀的家畜是绵羊和山羊，但雪豹也能轻易地捕到马、双峰驼，以及重达 200kg 的牦牛。

不知为何，在雪豹的粪样中，有些全部是 2 ~ 4cm 的小树枝，种类是怪柳(*Tamarix* sp.)、猪茅草(*Salsola arbuscula*)和 *Sibiraea angustata* 等灌木。在拉达克，水柏枝(*Myricaria germanica*)和其它植物成分在这类粪样中占了 41.0%(Chundawa, Rawat 1994)。

## 捕食的影响

我列举了大型食肉动物粪便中的食物类型(表 11.3、表 11.4 和表 11.6)，它可以反映

出猎物对食肉动物的重要性,但不能表明被杀动物的生物量和数量。后两类信息能评估捕食对野生有蹄类动物数量和对家畜的影响,被捕食的动物也包括旱獭和鼠兔等作为缓冲食物的动物。弗洛伊德、梅克和乔丹(1978)发展了一套线性回归方程,将狼粪便数据转换成消耗的猎物数量,韦弗后来对此方程进行了简化(1993)。阿克曼、林德则和赫姆克(1984)为美洲豹设计了近似的方程,我将用它来转换雪豹的数据。由于体格小的动物比大型动物有更大的表面-体积比,所以它们的皮毛/肉的比率也更大。除非这种偏差被消除掉,不然以粪便中的皮毛成分作为计算生物量和数量的基础,会使生物量过高而数量估计过低。可用的方程有:狼  $y = 0.439 + 0.008x$ , 雪豹  $y = 1.98 + 0.035x$ , 其中  $y$  代表每个粪便样品中猎物的重量(kg),  $x$  是猎物的平均体重(kg)。

### 捕食作用

一只狼每天至少需要 1.7kg 或每年 620kg 的食物满足基本需求(Mech 1970)。捕食者不能食用的大型骨骼和胃等部分平均占一头有蹄类动物总体重的三分之一(Jackson 1984);占旱獭和野兔体重的四分之一。鼠兔可以被全部消化。如果一只狼只捕食有蹄类动物,它每年要杀掉 930kg 的猎物,相当于平均体重为 40kg 的 23 头岩羊或体重 30kg 的 31 头藏羚羊。如果食肉者捕杀大量体重更小的动物幼仔,那么它的影响将比我的计算结果更严重。

在阿鲁盆地,生活着多种动物,狼捕食的动物中有三分之二是有蹄类动物,在旱獭的 6 个月活动期中,它也会成为狼猎物的一部分。然而,根据转换的被猎动物的相对数量:有蹄类 8 头、旱獭 22 只和鼠兔 152 只,表明对于鼠兔等小型猎物,即使在粪便中出现几率低,但转换后的实际数量仍很高(表 11.7)。纳提岗山区南部的河谷不仅地势高而且干燥,一年中大部分时间都很少见到平原有蹄类动物。于是鼠兔就占据了食肉动物猎物生物量的一半以上,而旱獭占 12%。在土则岗日北部荒漠高原上,狼会捕食大量的迁移中的藏羚羊,后者占猎物生物量的 71%,另外还有鼠兔。

中等大小的有蹄类动物和旱獭是狼最喜欢的食物,但在难以找到旱獭的时候,狼会将目标转向中小型的全年性食物资源——鼠兔。捕杀鼠兔的数量可能与更大的猎物的数量成反比,在纳提岗和土则岗日,狼捕食的鼠兔数( $p < 0.001$ )明显大于阿鲁盆地,而前两个地区中,纳提岗的狼对鼠兔的捕食数( $p = 0.004$ )则更大些。旱獭在冬眠期间减少了自身的被捕食压力,而藏羚羊的迁移是它得以躲避捕食者的一种途径。另一种主要的猎物——岩羊呈地域性分布。对于狼而言,鼠兔的数量很多,也容易捕捉,所以它可以作为一种重要的缓冲性食物,以此削减捕食对其它物种产生的压力。但是,以鼠兔为基本食物可能是因为狼的数量高于它们原应有的数量水平,这反而会对一些有蹄类动物数量造成显著的影响。

岩羊和旱獭是雪豹的主要食物,而鼠兔所占比例就很少了(表 11.8)。生活在相同地区的雪豹和狼会竞争食物资源吗?大型猫科动物每天的食物量是平均 1kg 体重消耗 40~45g 食物(Emmons 1987)。在 11 月 12 日至 12 月 22 日的 41 天内,一头雄性雪豹捕食了总共表 11.7 羌塘保护区中三个有不同猎物的区域内,从春天至秋天 6 个月中狼的食谱

	岩羊	盘羊	藏羚羊 35 ♂ 25 ♀	藏原羚	牦牛*	绵羊/山羊	旱獭	鼠兔	野兔
猎物的估计重量 (kg)	40	48		14	150	27	5.3	0.125	2.3
阿鲁盆地(粪便样数):	13	2	7	3	2	2	21	5	1
58 个)出现频次(次) %含量	27.5	5.5	14.0	4.6	9.1	3.7	28.2	6.1	1.3
被猎杀的动物数量 (头、只)	3.2	0.4	1.9	1.5	0.3	0.6	22.0	152.1	2.3
纳提岗(粪便样数):	5	—	—	—	1	—	4	19	—
28 个)出现频次(次) %含量	24.1	—	—	—	10.4	—	12.2	53.2	—
被猎杀的动物数量 (头、只)	2.8	—	—	—	0.3	—	9.61	318.9	—
土则岗日(粪便样数 24 个) 出现频次(次) %含量	—	—	17	—	—	—	—	9	1
被猎杀的动物数量 (头、只)	—	—	13.2	—	—	—	—	642.7	5.4

\* 家养或野生牦牛

阿鲁盆地

土则岗日

表 11.8 青海东南部两个区域内,从春天至秋天 6 个月中雪豹的食谱 表中显示了对家畜的不同捕食率

	岩羊	白唇鹿	麝*	家养牦牛	绵羊/山羊	旱獭
玉树(粪便样数:46 个)出现频次 (次) %含量	15	1	—	2	9	20
被猎杀的动物数量(头、只)	3.7	0.1	—	0.3	2.8	21.2
杂多(粪便样数:36 个)出现频次 (次) %含量	9	—	6	—	1	21
	32.7	—	15.3	—	3.1	48.9

被猎杀的动物数量(头、只)	3.4	—	5.7	—	0.5	33.7
---------------	-----	---	-----	---	-----	------

\* 估计重量, 11kg。

66kg 的猎物, 平均每天 1.6kg (Schaller, Tserendeleg, Amarsanaa 1994)。这与它的消耗量相接近。依照每天 1.5kg 的需求量, 一只重 35kg 的雪豹一年要消耗 548kg 猎物, 捕杀量则是 822kg, 这同狼的捕食量相近。不过, 猫科动物的消耗率可能略低于犬科动物 (Houston 1988)。即便如此, 雪豹和狼会选择相同的猎物, 并有相似的需求量, 在疏勒南山就存在这样的状况 (表 11.9)。对于这两种食肉动物而言, 它们对旱獭的捕食没有明显差异, 但是雪豹捕猎的岩羊 ( $p = 0.026$ ) 多于狼。食性上的重叠很可能会导致竞争的产生。随着平原上的野生动物被人类大量猎杀后, 食肉动物可能会比以往捕杀更多的岩羊。在竞争中, 雪豹处于不利的地位, 因为它的活动适应性远远低于狼。

表 11.9 青海疏勒南山, 从春天至秋天 6 个月中狼和雪豹的食谱比较

	岩羊	白唇鹿*	绵羊/山羊	旱獭	野兔
雪豹(粪便样数 91 个)出现频次(次)	38	—	2	39	5
% 含量	56.1	—	2.6	36.9	4.5
被猎杀的动物数量(头、只)	5.8	—	0.4	25.4	7.1
狼(粪便样数 29 个)出现频次(次)	8	1	2	19	2
% 含量	32.2	7.6	6.9	48.4	4.8
被杀死的动物数量(头、只)	3.7	0.3	1.2	37.8	8.7

\* 估计重量, 125kg。

一个种群的被捕食率占 10% 左右, 代表着“对大型捕食者和大型哺乳类猎物是一个限定的平衡状态” (Emmons 1987)。由此可见, 一个拥有 150 ~ 200 头岩羊的种群, 年增长率在 15%, 那么如果没有其它死亡情况发生, 就可以满足一头狼或雪豹的需求, 但这是不可能成立的假设。即使有鼠兔和旱獭作为缓冲食物, 捕食仍可能对许多岩羊种群造成严重的影响, 使其种群死亡率接近甚至超过 10%, 尤其是加入了人类的捕杀之后。旱獭的数量似乎也会受捕食压力的严重影响。

## 对家畜的捕食

狼和雪豹对家畜的偶尔捕食, 已使它们和牧民产生了严重的冲突, 而且成为一个极具争议的问题, 并将对这两种动物未来的生存造成影响。随着家畜数量的上升, 牧民不断地向更高的山地以及平原边缘扩展, 于是在捕食者和猎物之间造成了愈来愈多的无益接触。在尼泊尔的安纳普尔那保护区 (Annapurna Conservation Area), 当地居民对雪豹怀着十分

抵触的情绪；大多数人认为只有雪豹的完全消失，才是他们可以接受的唯一一种解决家畜被捕食问题的途径（Oli, Taylor, Rogers 1994）。在以游牧为生的当地经济中，即使是 1~2 头绵羊的损失，对一户人家而言也是十分严重的。此外，销售皮毛和骨骼可获得的利益会进一步诱使人们捕杀食肉动物。

对于不同地区，甚至是同一社群中不同的家庭而言，捕食所造成的损失都各不相同，这要依据当地放牧和看管家畜的方式而定。在阿尼玛卿山的 5 户人家，共有 2 350 头家畜，他们在过去 12 个月中有 6 头绵羊、5 头牦牛和 1 匹马死于雪豹的捕杀，另有 1 头绵羊和 1 匹马被狼吃掉（共占 0.6%）。我们在杂多附近做调查时，正有一户人家在照料一头几天前受到一只雪豹攻击的牦牛幼仔（在它的肩膀背部有一处咬伤的痕迹），另有 3 头牦牛和 3 头绵羊，即那户人家家畜的 2% 在过去一年中被食肉动物捕食。

在珠穆朗玛峰保护区，每年家畜损失量平均为所有家畜数量的 1.2%（Jackson 1991）。绒马的官方估计是每年有 0.7%~0.9% 的家畜遭到狼的捕食。阿鲁盆地的 5 户人家在过去一年中有 4.5% 的家畜落入狼口。

在塔什库尔干保护区的马尔洋，雪豹对家畜的捕食量很大。每户人家的平均损失率是每年 3.3 头绵羊和山羊，以及 0.3 头大型动物，尤其是牦牛。用百分比表示分别为 7.6% 的绵羊和山羊、0.9% 的牦牛，而捕食者是狼（Schaller *et al.* 1987）。

在尼泊尔的马囊，平均每户人家有 26.6 头家畜，其中 2.6% 在两年内遭到捕食（Oli, Taylor, Rogers 1994）。

1990 年，在蒙古阿尔泰山脉的研究范围内，住着 8 户人家，共有 3 175 头家畜。每年有 0.4% 的绵羊和山羊，11.9% 牦牛和 17.0% 的马被雪豹捕食，其中 1 龄左右的幼仔是主要目标。1989 年 12 月，我在戈壁一个孤立的山区——楚斯乌德（Toost Uud）走访了一户人家。他们有 300 匹马，从上年 4 月至今，已被雪豹捕食了 21 匹。我还看到了 3 匹受伤的小马，其中 2 匹伤在肩上，1 匹喉部被咬伤。这些家庭都是在雪豹高密度分布区内放牧。虽然如此，总体上由雪豹和狼捕食造成的家畜损失较其它地方低得多。在戈壁的两个区中，只有 0.34%~0.38% 的家畜遭捕杀，在阿尔泰两个区内则为 0.13%~0.14%。牦牛和马遭到捕食的比率异常高，因为牧民会在几天甚至几周内将它们放养在外而不加看管。对于绵羊和山羊则不然，它们在白天受到照料，晚上则被带到离牧民居住处不远的地方围护。与其它民族不同的是，蒙古人不吃也不使用被食肉动物杀死的动物尸体，所以对于一户人家来说，他们损失的是整头家畜。但从实际角度来看，捕食者能保留自己的猎物，就可能避免立即进行另一次捕食行动。

捕食在一定程度上会受放牧行为的影响，有些放牧习惯使家畜成为易受攻击的对象。比如，绵羊和山羊无人看管，牧民和狗或是离开，或是睡觉，而在晚上家畜们常常没有围栏保护。因为草料太少且不易采集和储存，所以马和牦牛经常放养于不同地方。一些传统

的放牧习惯和方式对家畜的安全造成影响。杰克逊(1991)指出,儿童和妇女比男性保护家畜的能力差,狗也往往没有作用。然而要改变放牧习惯,就要推广发展新的家畜放牧模式,改变家庭成员的劳力分配以及实施其它一些调整措施。比如,提高对母兽及其幼仔的看护水平以降低被捕食率。然而这不一定受牧民的欢迎。

野生猎物的数量衰减很可能增加食肉动物对家畜的威胁。有些地方政府通过政策鼓励,或曾鼓励过减少猎物数量的行动。例如,西藏和青海开展过减少鼠兔数量的放毒行动。青海还资助过为获取旱獭皮毛进行的狩猎活动。当地猎民可以通过一定的手续得到弹药甚至枪支。而这些工具不仅仅被用于对旱獭的猎捕。从20世纪50年代后期到80年代后期,每年在青海有1万头岩羊遭射杀,它们的肉作为一种昂贵的食物出口到欧洲。这样的商业狩猎会在不同范围内毁掉大部分可生存衍续的岩羊种群。

青海东南部玉树地区的野生动物数量可能比杂多低,但家畜却多得多,这可由雪豹捕食的家畜量上得到反映(表11.6)。在此表中每个地方,雪豹捕食的生物量中三分之一是岩羊,此外,旱獭也是重要的猎物。但在玉树,雪豹的食物中有高达22%的家畜。相对而言,杂多只有3%,这是一个十分显著的差异( $P=0.015$ )。

针对被捕食者的控制行动,也会直接导致狼、雪豹和其它食肉动物数量的下降。政府提供免费或廉价的弹药,然后收购皮毛。西藏的日喀则地区曾有一个类似项目,在20世纪90年代被中断,其原因是皮毛数量急剧减少,同时当地居民渐渐地以更高的价格将皮毛出售给私人而不是政府(Miller, Jackson 1994)。

我在前文已就一些细节问题讲述了有关捕食对家畜造成的影响,目的是要强调这样的经济损失对于一户人家而言相当严重,它可能在家庭年收入中占有显著比例(Jackson 1991, Oli, Taylor, Rogers 1994, Oli 1994b)。只有当地居民愿意作出一些让步,雪豹和狼才能在牧区继续生存。同时,必须实施减少捕食损失的补救措施。当地必须改善家畜管理,比如改进放牧习惯和畜栏设计。政府要从法律和政策上加强对食肉动物及其猎物的保护。除此以外,在保护区内以及其它有濒危动物的地区,为了维护当地居民经济上的利益,需要广泛开展教育项目,包括宗教文化以及一些提高社区生活水平的工作。推行一些能够改善食肉动物生存状况的可行性措施,包括弥补损失,增加税收,共同分享旅游业收入,改进健康和教育服务,以及其它特别为一个地区设计的项目。西雅图国际雪豹信托委员会(the International Snow Leopard Trust of Seattle)和蒙古自然及环境保护协会(the Mongolian Association for Conservation of Nature and Environment)在蒙古阿尔泰山脉的雪豹濒危地区开展了一个创新的开拓项目,向当地牧民提供茶、针、布以及其它许多生活需求品。这些居民将是保护野生动物的力量之一。如果要维持中亚地区的大型食肉动物的生态,必须开展更多的此类行动。

# 第12章 有蹄类动物的取食生态学

尽管西藏北部的荒漠地带资源贫乏,气候恶劣,它却养育了各种动物。如果不是我们亲眼所见,决不会相信在这片自然环境极差的土地上,居然生活着如此众多的野生动物。它们可以在不同的地区游荡觅食,满足自身的营养需求。虽然食物稀少,但它们不必担心遇到最大的敌人——人类。因为远离了人类可怕的追踪,这些动物得以在这里宁静自由地生活。

尼古拉·普泽瓦斯基(1876)

在羌塘地区,占优势的植物只有一些禾本科、非禾本科草本植物和生长缓慢的灌木。虽然狼尾草可以长到50cm高,还有些灌木偶尔也能达到这样的高度,但大多数的植被低于10~15cm,这就减少了当地景观中的垂直分布成分。除了在一些潮湿的地方长有一片片高山草甸外,许多地方的植被呈零星状分布。由于大部分地区海拔高于4■600m,而植被的生长上限在5■200m左右,所以动物能够利用的生境被限制在一个狭长的平原和丘陵地带内。植物的生长与降水和温度有密切关系。由于羌塘地区的冬季十分漫长而且降水量少,因此植物生长季节短暂,仅从5月下旬或6月到9月为止。植物的幼芽嫩叶能提供大量可消化的蛋白质和能量,但在生长过程中,纤维的含量会逐渐增加,而养分含量以及可吸收率下降(Hudson,White 1985),有时会低于有蹄类动物维持生存的需求量。漫长的冬季使有蹄类动物只能找到养分含量低的食物,同时它们还常常面临大雪的威胁。有些植物的次要成分有毒或妨碍消化,这会进一步减少动物可食用的植物量。一些柔軟的植物具有特别的外形防止动物的采食。由此可见,羌塘地区的植被组成简单而且营养有限,那么6种有蹄类动物是如何分配这些有限的资源,使自己可以有效地利用它们,并在这片高原上得以生存呢?

在这一章节中,我将讨论有蹄类动物是如何根据食物的可用程度和养分含量进行自我调整,内容涉及种内和种间两个范畴。在非洲的稀树草原上,生活着大量不同种类的有蹄类动物,研究人员就取食生态学,对那里的动物已经做了许多研究,我从中采纳了一些观点。一个地区的植被与当地土壤状况有关,如土壤类型、土壤颗粒大小、土壤湿度、暴露程度以及动物对土壤造成的影响,包括旱獭挖洞过程中形成的土堆,牦牛在地上打滚造成

的土坑等。由于上述因素在各地区作用不同,所以即使在环境相对单一的羌塘地区,也存在众多不同的植被群落。如果一些有蹄类动物能够在同一地区采食不同的植物,或者它们的觅食区域分开,那么这些动物就能够在有不同植物群的地方共存下来( McNaughton 1983)。在坦桑尼亚塞伦盖提国家公园中,有 28 种有蹄类动物,其中几种以相同的植物为食,但是这些动物的身体大小各异,而且分布在不同的区域内( Sinclair 1983)。羌塘与塞伦盖提草原的情况类似,根据当地地貌特征、植被组成、植物群落、类型和最终涉及的植物种类,动物们有机会根据自身的需求选择食物。

但是,有蹄类动物的分布主要受植物质量的制约,而不是其丰富度的限制( Fryxell, Greever, Sinclair 1988),冬季和干旱季节会对这些动物的生存造成极大的压力。在那些季节中,植物中的蛋白质含量降至最低,养分都贮存在地下根茎内。有蹄类动物为了维持体重需要 4% ~ 9% 的蛋白质( Sinclair 1975; Fryxell 1987; Koerth *et al.* 1984)。同时,植物的纤维量上升,使之不易被消化。有蹄类动物对多水分的草类吸收率为 80%,而对于干草只有 40%( Sinclair 1975)。雨水或冰雪融化,会使植物进入生长阶段,营养成分重新增加,包括矿物质含量的上升。

一般说来,灌木的根比禾本科和非禾本科草本植物的根长得更深,使之能够在土壤深层吸收养分。因此,作为食物,灌木的质量较好,季节性波动小( Boutton, Tieszen, Imbamba 1988)。在塞伦盖提草原,麦克诺顿( 1985)指出,当选择性采食者集中在一片草地上时,频繁的采食可以防止草本植物的衰老。通过延长植物的生长,以及保持茎叶交替的高比率,能够保持草类的营养成分。

根据对植物种类、生长阶段和植物部位的不同需求,动物食性发生分化,形成不同的觅食策略,这有助于缓解竞争的压力。在塞伦盖提草原上,斑马是第一个进入高草地地区的动物,它们采食粗糙的茎干、叶鞘和少量叶子。随后进入的是角马,它们以植物的叶子为食。然后是汤姆森瞪羚,它们食用低矮的草本植物。这是按一定顺序采食植物的典型例子( McNaughton 1985; Jarman, Sinclair 1979)。格氏羚在平原上以非禾本科草本植物为主要食物。在有禾本科植物的地区,水牛集中采食有大型叶子的草类,而非洲林羚和黑斑羚在雨季寻觅营养丰富的草类,在旱季则采取非选择性的觅食方法。由于在旱季,食物质量大为下降,从而成为一种限制性资源( Sinclair 1975)。

禾本科植物从居间分生组织中萌发出来的草叶和嫩芽,生长在土里或地表以下,其营养成分大多相同,但质量往往不高( Georgiadis, McNaughton 1988)。与此相反,非禾本科草类和灌木的嫩叶从植株顶端发出,营养集中。每一种动物要根据营养成分选择最有益的植物和植物部位,而且要以自己的身体大小和消化能力为判断基础。对于一头食草动物而言,植物主要由两个部分组成:一部分是含可溶性养分的细胞内含物,包括液体、糖分和蛋白质;另一部分是细胞壁和其坚硬的表皮、半纤维素和木质素( Van Soest 1982)。一旦

细胞壁被分解,细胞内含物将十分容易消化。年轻组织的细胞容易破碎,但年老的却十分坚硬。食草动物缺少必要的酶去消化细胞壁,不过它们与微生物建立了共生关系来解决这个问题。那些微生物可以通过酵解来分解纤维素和半纤维素,但第三层结构——木质素是无法消化的。酵解需要时间,其效率与含蛋白质的食物量有关。消化道缓慢地运输食物,为消化创造了时间条件(Van Soest 1982; Hudson, White 1985);消化器官中有发酵位点,这两点是有效利用食物所必需的条件。

在食草动物体内有两种类型的消化系统得到了发展。后肠发酵拥有扩大了结肠和袋状的盲肠,进行食物的贮存、发酵和养分消化。藏野驴和野兔的消化系统属于这一类型。在反刍类动物中,藏原羚和牦牛的前肠已经发生特化,形成了多室囊,食物可以先在这里进行酵解,然后再到胃中作进一步的消化(Bunnell, Gillingham 1985)。马科动物缺乏反刍的消化效率,因此它们通常只是食用营养成分较少的植物。但是,它们消化管道的输送率却是反刍动物的两倍。这样可以提高它们的进食速度,不过为了获得必要的营养,它们花费大量的时间觅食(McNaughton 1985)。

身体大小对食物选择也有影响。大型动物比小型动物需要更多的食物满足自身营养需要,这是在预料之中的。然而随着体格的增大,动物的新陈代谢率将降低,身体大小和消耗之间就呈现非线性发展的关系。但牦牛等大型动物为了满足消耗需求,常常采食数量丰富但营养价值小的草类,它们更趋近于泛食性。藏原羚和其它相似种类的动物,所需食物的绝对数量少,但要求食物有高蛋白质含量,以维持高酵解率,这也就和新陈代谢率直接相关了。所以小型动物应属于选择高质量食物的选择性觅食者(Sinclair 1983)。有蹄类动物一般都分属于三种觅食类型中的一种,这在很大范围上取决于身体的大小。三种类型包括:选择性觅食者、非选择性觅食者和混合型觅食者(选择性加非选择性)。

在这里,我对有蹄类动物的食物营养以及影响食物选择的因素进行了概括,以此作为分析羌塘地区野生和家养动物的取食生态学的基础。在以下段落中,我将依次讨论羌塘地区可食用的植物、营养成分和各种有蹄类动物的食性。

## 植被

我们对高原上的植物群落进行了取样调查,检测了当地植被的丰富度和多样性。我们没有在高山草甸和贫瘠的荒漠中用样带法进行测量。高山草甸上多为块状的草皮,被茂密的高草属植物覆盖着,而对于荒漠,我们仅在生长季节开始时路过。在收集的数据中,植物生物量来自高山草原,植物蛋白质分析和土壤矿物质分析的样方则来自羌塘的不同地点。

## 组成

我们通过两种方法对植被取样。一种是使用十点框( 10 - point frame ) ,取点用的钉子的倾斜角是  $57^\circ$  。在一个植物群落中 ,我们沿着样带拉一根线( 表 12. 1 和表 12. 3 ) ,取 10 或 20 个样方 ,每个样方中采 10 点 ,相邻样方的间隔为 2m 。我们总计获得 7 ■ 300 点。当一枚钉子接触到 1 棵植物时 ,就记位“ 接触”( hit )。物种成分的统计以 1 个“ 接触 ”/茎或叶为准。而对植被盖度 ,则是离地 1cm 距离中的 1 个“ 接触 ”为计算。我们同时记录了植物各部位是否有食草动物的咬痕 ,对于禾本科植物 ,我们记录被咬的植物是年轻的还是衰老的。我的同事丹尼尔 · 米勒 ,则使用一个  $0.25\text{m}^2$  大的环状框( 表 12. 3 )进行植被测量。他选择的每条样带长 50m ,包括 10 个样方。我们估计了每种植物的盖度百分比。在保护区东半部不同的植物群落中 ,共取样了 540 个样方。两种方法的测量结果相似( 表 12. 1、表 12. 2、表 12. 3 ,图 12. 1 ~ 图 12. 3 )。

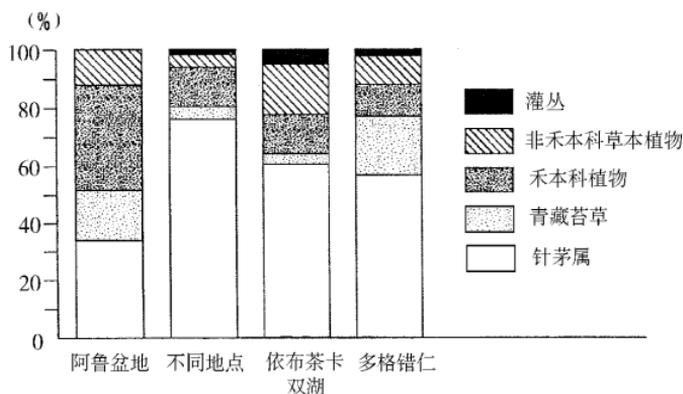


图 12.1 夏季,羌塘保护区平原上,高山草原群落中的植被组成。( 植被取样用十点框法 )

高山草甸的一个重要特征是其地表有 72% ~ 92% ( 平均 85% ) 是裸露的。植被由单棵植物、草皮和蔓生植物垫组成。另一特征是禾本类植物占优势 ,特别是针茅属( *Stipa purpurea glareosa subsessilifolia* )、高草属( *Kobresia prainii, robusta, persica* )、早熟禾( *Poa poiphagorum pagophila, calliopsis, litwinowiana* )、老芒麦( *Elymus sibiricus* )和青藏苔草( *Carex moorcroftii* ) ,这些都是高山草甸上最重要的物种。禾本科植物常常占植被的 66% 以上 ,只是在一些砂砾沉积区和凹凸不平的山坡上的植物群落中 ,它们小于 33% 。禾本科和莎草科草状植物 ,尤其是青藏苔草同矮灌木垫状驼绒藜( *Ceratoides compacta* )在荒漠草甸中为优势种。非禾本科草本植物在高山草甸中较少 ,在针茅草地中( 图 12. 1 )少于 1.5% ,但在山区草甸的有些区域中高于 30% ( 图 12. 2 ) ,而且常组成蔓生草垫。有些非禾

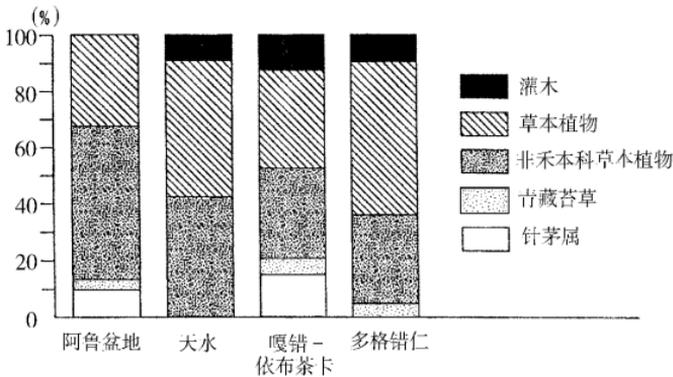


图 12.2 夏季, 羌塘保护区山坡上, 高山草原群落中的植被组成。(植被取样用十点框)

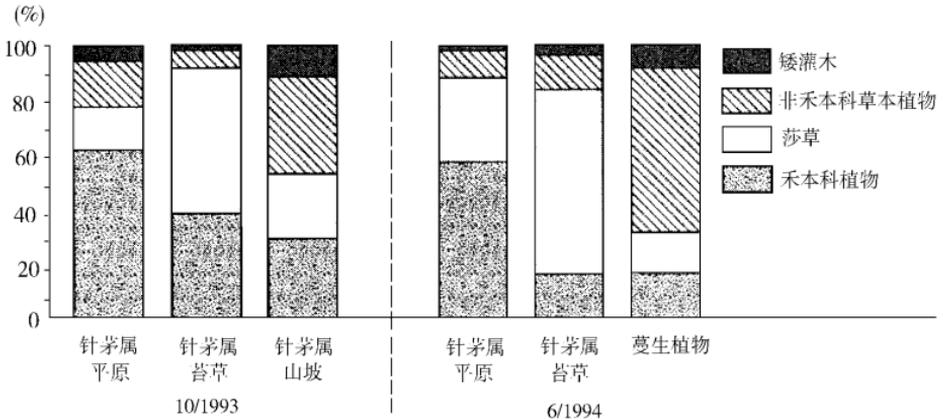


图 12.3 6~10月, 羌塘保护区东部平原的高山草原群落中的植被组成(植被取样用环状框样方)。(Miller, Schaller 1997)

本科草本植物, 如二裂叶委陵菜 (*Potentilla bifurca*)、风毛菊 (*Saussurea stoliczkae*) 和一丛丛弱小火绒草 (*Leontopodium pusillum*) 分布广泛, 而黄芪 (*Astragalus*) 和棘豆属 (*Oxytropis*) 的豆类则是最重要的植物之一, 在几乎所有的样带中都有分布。其它大部分非禾本科草本植物往往只生长在某一地区, 而且有时十分稀少。在所有植物群落中, 我们发现沿着样带, 植物成分变化很小, 植物种类少于 15 种, 有时少于 10 种 (表 12.1 ~ 表 12.3)。平原上以针茅属植物为优势种的草甸, 与山丘地带草甸相比, 其它植物种类较少。

在植被中, 矮灌木常常是最少的组成成分。匍匐状水柏枝 (*Myricaria prostrata*) 和多刺的西藏沙棘 (*Hippophae tibetana*) 主要生长在湖泊旁和溪流滩上, 而鼠尾草类 (灌木亚菊 (*Ajania fruticulosa*) 和 *Artemisia nanschanica*) 只在一些水源较多的地方比较常见。委陵

## 菜属

表 12.1 8 月份 阿鲁盆地植物群落的组成。① 用十点框取样调查

	中文植物名	针茅草原	砂砾沉积区	亚菊平地	山地草甸
样点数(个)		1 ■ 200	400	200	600
裸露地表平均%		78.0	79.3	83.0	72.2
接触数(个)		1 ■ 132	293	99	601
禾本科					
<i>Stipa</i> sp.	针茅属	33.0	15.4	19.2	19.8
<i>Poa</i> sp.	早熟禾	13.3	2.0	3.0	5.2
<i>Elymus sibiricus</i>	老芒麦	—	2.4	—	11.8
<i>Pennisetum flaccidum</i>	白草	1.5	—	—	—
<i>Kobresia</i> sp.	蒿草属	21.4	6.8	—	36.3
<i>Carex moorcroftii</i>	青藏苔草	17.9	—	—	3.0
其它禾本科		—	—	—	1.3
非禾本科					
<i>Biebersteinia odorata</i> *		1.9	25.9	—	—
<i>Leontopodium pusillum</i>	弱小火绒草	6.2	3.4	—	7.0
<i>Saussurea stoliczkai</i>	藏西风毛菊(亚种)	0.2	3.1	—	1.6
<i>Arenaria pulvinata</i>	垫状雪灵芝	—	—	24.2	—
<i>Ajuga lupulina</i>	白苞筋骨草	0.1	—	—	1.0
<i>Oxytropis glacialis</i>	冰川棘豆	1.1	7.9	—	3.0
<i>Oxytropis pauciflora</i>	少花棘豆	—	4.4	—	15.0
<i>Oxytropis falcata</i>	镰型棘豆	—	28.3	—	—
<i>Astragalus heydei</i>	短爪黄芪	0.3	—	—	0.5
<i>Potentilla bifurca</i>	二裂叶委陵菜	2.0	0.3	1.0	4.3
<i>Thermopsis inflata</i>	轮生叶黄华	0.2	—	—	—
其它非禾本科		0.9	—	—	0.2
矮灌木					
<i>Ephedra gerardiana</i>	山岭麻黄	—	—	11.1	—
<i>Ajania fruticulosa</i>	灌木亚菊	—	—	41.1	—

① 在本章节中,译者加入植物中文名以供对照,但有极少数几种植物未具中文名。

\* ■ 牦牛儿苗科植物。

## 196青藏高原上的生灵

表 12.2 7~8 月份 高山草原上植物群落的组成。用十点框取样调查

	植物中文名	针茅草原	玛尔果茶卡 北部的丘陵	甜水河谷	甜水南部的丘陵
点数(个)		3■100	300	700	800
裸露地表平均%		92.2	84.7	91.0	85.0
接触数(个)		1■770	158	156	236
<b>禾本科</b>					
<i>Stipa</i> sp.	针茅属	75.5	10.1	3.2	—
<i>Poa</i> sp.	早熟禾	■0.8	4.4	3.2	8.5
<i>Elymus sibiricus</i>	老芒麦	—	6.3	—	—
<i>Pennisetum flaccidum</i>	白草	■0.1	—	—	—
<i>Kobresia</i> sp.	蒿草	11.2	26.6	8.3	20.3
<i>Carex moorcroftii</i>	青藏苔草	■4.4	32.3	48.1	—
<i>Festuca</i> sp.	羊茅	—	11.5	—	—
其它禾本科		■0.6	—	1.9	—
<b>非禾本科草本植物</b>					
<i>Leontopodium pusillum</i>	弱小火绒草	■0.7	—	3.2	2.1
<i>Saussurea</i> sp.	风毛菊	■0.5	—	—	1.7
<i>Arenaria pulvinata</i>	垫状雪灵芝	■0.7	—	2.5	4.7
<i>Draba</i> sp.	葶苈	■0.2	—	—	—
<i>Euphorbia tibetica</i>	西藏大戟	■0.1	—	—	—
<i>Rhodiola</i> sp.	红景天	■0.3	—	—	—
<i>Ajuga lupulina</i>	白苞筋骨草	■0.5	—	0.6	11.4
<i>Oxytropis</i> 和 <i>Astragalus</i> spp.	棘豆和黄芪亚种 <sup>91</sup>	■1.	1.9	2.6	19.9
<i>Potentilla bifurca</i>	二裂叶委陵菜	■0.6	—	3.2	7.6
<i>Heteropappus</i> sp.	狗哇花	—	—	2.6	3.0
<i>Androsace</i> sp.	点地梅	—	4.4	6.4	7.2
<i>Ranunculus longicaulis</i>	长茎毛茛	—	—	—	0.8
其它非禾本科草本植物		■0.4	—	—	3.0
<b>矮灌木</b>					
<i>Ceratoides compacta</i>	垫状驼绒藜	■0.3	2.5	—	—
<i>Potentilla</i> sp.	委陵菜	■1.2	—	14.1	9.7

表 12.3 羌塘东部高山草原上植被的组成(%)。用 0.25m<sup>2</sup> 环状框取样调查

中文植物名	针茅 (平原)	针茅 (平原)	针茅 (丘陵)	针茅-苔 草	针茅-苔 草	蔓生植物	
样方数(个)	180	100	60	40	100	40	
月/年	10/1993	6/1994	10/1993	10/1993	6/1994	6/1994	
裸露地表平均%	84.5	87.6	76.4	89.4	89.8	90.2	
<b>禾本科</b>							
<i>Stipa</i> sp.	针茅属	61.0	56.5	15.6	40.3	11.9	—
<i>Poa poiphagorum</i>	波发早熟禾	0.9	2.2	3.6	0.6	5.4	11.6
<i>Poa</i> sp.	早熟禾	—	—	4.3	1.8	—	—
<i>Elymus sibiricus</i>	老芒麦	—	0.1	0.1	—	—	3.2
<i>Deyeuxia</i> sp.	野青茅	—	—	4.4	—	—	0.7
<i>Roegneria thoroldii</i>	鹅冠草	—	—	—	—	0.1	—
<i>Festuca</i> sp.	羊茅	—	—	—	—	—	1.7
<i>Kobresia robusta</i>	粗状蒿草	3.4	7.3	0.8	5.8	6.5	2.0
<i>Kobresia macrantha</i>	大花蒿草	6.4	1.2	9.8	4.3	2.6	—
<i>Kobresia pygmaea</i>	高山蒿草	0.6	0.3	6.9	—	0.7	10.8
<i>Kobresia</i> sp.	蒿草	1.8	—	—	—	—	—
<i>Carex moorcroftii</i>	青藏苔草	3.0	19.7	5.3	38.4	60.0	0.9
其它禾本科		—	—	1.8	—	—	—
<b>非禾本科草本植物</b>							
<i>Leontopodium</i> sp.	火绒草	3.5	1.3	14.9	1.6	2.4	3.1
<i>Potentilla bifurca</i>	二裂叶委陵菜	4.2	4.1	2.2	1.7	0.6	4.4
<i>Saussurea</i> spp.	风毛菊(亚种)	0.2	1.6	—	—	0.7	—
<i>Oxytropis</i> 和 <i>Astragalus</i>	棘豆和黄芪	5.7	1.6	4.7	0.9	4.0	4.6
<i>Sibbaldia tetrandra</i>	四蕊山莓草	0.5	—	—	—	—	—
<i>Draba</i> sp.	葶苈	1.1	—	—	—	0.2	—
<i>Heteropappus</i> sp.	狗哇花	3.3	—	0.2	—	—	—
<i>Arenaria</i> sp.	蚤缀	1.3	—	10.2	1.6	—	8.5
<i>Androsace</i> sp.	点地梅	—	0.3	1.3	—	0.8	8.1
<i>Thylacospermum</i> sp.	囊种草	—	0.3	—	—	0.6	25.9
<i>Allium</i> sp.	葱	—	1.1	—	—	—	—
其它非禾本科草本植物		0.8	—	1.6	0.4	—	0.6
<b>矮灌木</b>							
<i>Ceratoides compacta</i>	垫状驼绒藜	0.5	2.1	0.3	—	1.5	—
<i>Potentilla parvifolia</i>	小叶金老梅	1.3	—	11.9	2.6	0.8	8.9
<i>Ajania</i> sp.	亚菊	3.6	—	—	—	—	—
<i>Myricaria prostrata</i>	匍匐水柏枝	痕迹	—	痕迹	0.1	—	—
<i>Ephedra gerardiana</i>	山岭麻黄	—	—	—	—	1.1	—

(可能是 *parviflora*) 多见于一些丘陵地带。在土壤容易流失的丘陵地带和贫瘠的高地平原上, 垫状驼绒藜 (*Ceratoides compacta*) 分布广泛, 并且占有优势。在针茅草地上, 灌木只占到 5% 或更少, 在丘陵上则少于 12%。

## 物候学

当我们于 1994 年 5 月 28 日到达双湖的时候, 寒冷干燥的漫漫冬季已近尾声。虽然植被上还蒙着淡淡的沙棕色, 但是在枯老发黄的草丛中, 一些绿色的针茅属植物正散播着春天即将到来的信息。6 月 4 日, 在北边的多格错仁周围, 盐碱地平原上的水柏枝已进入了开花期。三天后, 在火山岩巨石缝隙中, 出现了成簇的蓝色鸢尾花。同时, 棘豆属、葶苈属、葱属 (*Allium*) 以及其它一些非禾本科草本植物从沙土中探出脑袋。在几处山坡上, 青草和莎草披上了闪亮的绿色。一周之后, 潮湿的洼地中, 蒿草属草类在灰暗的土地上呈现出亮丽的绿色。春天, 山坡上的植物最早进入生长期, 水流的渗透和冰雪融化而造成的土壤潮湿可能是其成因。在这样一个地方, 我们测得地表以下 7cm 处的土壤是湿的。与之相比, 平原上土壤的干燥层达 12cm 深, 再往下 15cm 深处才有较低的湿润度。一辆汽车驶过平原时, 下陷深度达 5~7cm。如此紧压状态下的土壤当然有助于保持湿润, 禾本科植物比附近草甸上的同类绿得更早便是证据。丘陵地带是火山的起源地区, 覆盖着黑色巨石, 也许能吸收热量, 所以当地的植物生长最早最多。

在土则岗日和黑石北湖之间的荒漠草甸上, 春天的到来比多格错仁地区慢一个星期以上。1992 年 6 月 8 日, 针茅属植物已有些绿叶长出, 但直至 6 月 16 日, 绿叶植物才开始茂盛起来, 非禾本科草本植物也开始生长。在一处碎砾平原上, 6 月 17 日一株葶苈开出了白色花朵, 不过第一朵花显得有些孱弱。到了 6 月 23 日, 一些驼绒藜灌木上绽放了粉色小花。6 月的大雪为土壤带来了充足的水分, 特别在许多地方, 地表下 60~70cm 深处的永冻层影响了当地土壤中的水分流动。驼绒藜属和蔓生植物在当季盛行风吹动积雪时, 也吸收到了潮湿的水汽。

虽然到了 6 月下旬, 新生植物已很茂盛, 但是针茅草地仍未显示出春天的气息。苔属植物的根可以延伸至地表 40cm 以下, 但针茅属的根却扎得很浅, 直至 6 月下旬或 7 月, 在夏季雨水来临之时, 才是针茅属的主要生长期和养分贮存阶段。由于每年降雨时间各不相同, 所以针茅的主要生长期无法预先推断。少数蒿草属和苔属植物在 6 月下旬长出种穗, 不过禾本科的结果期集中在 7 月和 8 月上旬。到 8 月下旬和 9 月时, 针茅草上柔软的芒在阳光下闪闪发亮。植物的生长停止于 9 月, 而且非禾本科草本植物开始枯萎, 禾本科植物的叶子也渐渐转黄, 此时高原草甸又恢复了冬季灰褐色的外貌。

## 生物量

由于羌塘地区许多地表都呈裸露状,而且大多数植被低于 15cm,所以地表以上的生物量(standing biomass)几乎为零。在羌塘保护区南部以外,辛高达等(1991)在他们的研究区域内发现 28% 地区的净初级生产率大于  $10\text{g}/\text{m}^2$ 。为了说明高山草甸上食物的可利用率,我们在  $1\text{m}^2$  的 46 个样方中,剪下了距地表 1cm 内的植物(图 12.4)。大部分样方是沿着植被样带设定的,包括了不同类型的植物群落。



图 12.4 凯依·夏勒在阿鲁盆地上测量植被生物量,她正在剪下样方中的植物。背景中有一个十点框,用于植被取样。(1992 年 7 月)

在样方中采集到的植物种类繁多(表 12.4)。针茅属植物是禾本科的优势种,常与粗状蒿草(*Kobresia robusta*)和青藏蒿草一同生长。禾本科植物占据了 77% 的生物量,其余的则包括非禾本科草本植物和少量的亚菊属、委陵菜属和驼绒藜属灌木。在阿鲁盆地测量到的非禾本科草本植物平均生物量很高,这有些异常。其原因在于有几个样方中生长着有蹄类动物不采食的大型灌木(*Biebersteinia*)和镰形棘豆(*Oxytropis falcata*)。如果将这些非禾本科草本植物从共生群落中除去,那么平均生物量会从  $14.8\text{g}/\text{m}^2$  降至  $2.7\text{g}/\text{m}^2$ ,而阿鲁盆地总生物量也将由  $27.7\text{g}/\text{m}^2$  降为  $15.6\text{g}/\text{m}^2$ 。大部分地区植物的生物量大概在  $8 \sim 16\text{g}/\text{m}^2$  之间,或  $80 \sim 160\text{g}/\text{ha}$ (干重)。

在表 12.4 中,我将 7 月到 9 月划分为三个时段。植被的干重,特别是禾本科植物的干重会随着植物的成熟和湿度下降而增加。7 月份植物样品的湿重与干重平均高出

53% ,但夏末时收集的样品重量则仅高出 36%。

表 12.4 在高山草原上 ,用  $1\text{m}^2$  样方测得的各植物类型的生物量

干重 g

	不同地区 7 月 ( $n = 23$ )	阿鲁盆地 8 月上旬 ( $n = 13$ )	不同地区 8 月下旬 ~ 9 月( $n = 10$ )
禾本科植物和蒿草属	4.5	8.0	10.2
青藏苔草	1.5	2.9	0.5
非禾本科草本植物	1.7	14.8	1.7
矮灌木	0.8	2.0	0.1
总数 $\pm$ S. D.	$8.5 \pm 7.9$	$27.7 \pm 25.0$	$12.5 \pm 5.8$

如果将大型灌木和镰形棘豆保留在样品中 ,那么活的植物平均湿重( 其中包括一部分禾本科植物干燥样品 ,是前一年收集的 )在阿鲁盆地内为  $49\text{g}/\text{m}^2$  ,外部为  $19\text{g}/\text{m}^2$ 。这与非洲稀树草原的生物量相差甚远。布顿、蒂斯森和英巴姆巴( 1988 )在肯尼亚马塞马拉( Masai Mara )保护区测得的生物量是  $368 \sim 466\text{g}/\text{m}^2$  ,内罗毕国家公园是  $326 \sim 499\text{g}/\text{m}^2$ 。在塞伦盖提草原的低草原上 ,角马、斑马和瞪羚频繁地采食当地植被 ,但那里的生物量也达  $84\text{g}/\text{m}^2$  ( McNaughton 1979 )。在羌塘地区有些地方除了野生有蹄类动物外还放养家畜 ,而我们的样品来自于动物采食较少的地区。但即便如此 ,羌塘大部分地区的生物量仅为塞伦盖提草原的四分之一。

## 可利用率

虽然 ,羌塘地区的植物生物量很小 ,但从理论上讲 ,它们可以被有蹄类动物充分地利用。然而 ,无心菜属( *Arenaria* )、点地梅属( *Androsace* )和 *Thylacospermum* ,以及其它几种蔓生植物生长得十分密集 ,以至于食草动物无法接触到它们的叶和花朵。有些芳香性植物的次要成分使动物不喜欢食用它们 ,这包括 *Biebersteinia* 和鼠尾草属植物 ,不过有时后一种也会被大面积地采食。镰形棘豆等一些豆科植物可能有毒。根据牧民介绍 , *O. stracheyana* 会导致绵羊和山羊的死亡。虽然如此 ,但在 1993 年 10 月我们曾发现藏羚羊在觅食中寻找这种植物。而在另一处 ,藏野驴在地上挖了  $30 \sim 40\text{cm}$  深的沟渠 ,使这种豆类的基部暴露出来 ,然后把它从主根上咬下来。当然 ,植物的防御能力与其自身的养分状况、运输率和其它因素有关 ,并不是在所有地区都能发挥同样的作用( Belovsky , Schmitz 1994 )。

由于在羌塘许多地区内,动物采食量少,所以那些枯萎和衰老的禾本科植物的叶子和茎,会从冬季到翌年夏季一直竖立在地面上。新生的植物夹杂在那些老植被中,妨碍了动物对营养丰富的嫩叶的采食。特别是西藏苔草,它的老叶片僵硬而且叶尖锋利。6月30日,我们发现在一片苔草中已长出了嫩芽,但在一个529片叶子的样品中,73%是老叶。在生长期的鼎盛阶段,有一半以上的禾本科植物的叶片是年老枯萎的(表12.5)。由于这么多的老植被的存在,使草甸的许多区域即使在夏天也显得单调枯涩。例外的是高山草甸,由于牦牛和其它动物的觅食,使得这些长着蒿草的青草地像一片牧场,其植被高度常常低于1cm。在保护区南部,当地居民在这样的草地上大面积地放养家畜。

表 12.5 7~8 月间,在高山草原上,新生的禾本科植物嫩叶的百分比,以及被食草动物采食百分比

	植物叶片取样总数(片)	嫩叶(%)	被采食的叶片(%)
阿鲁盆地	1488	58.8	7.4
针茅草原	1639	44.9	6.1
玛尔果茶卡北部的丘陵	144	25.7	6.9
甜水河谷	92	43.5	7.6
甜水南部的丘陵	68	26.5	0

### 粗蛋白含量

用经典的凯氏定氮法测量粗蛋白含量,可以粗略地测定草料的质量。蛋白质是一类有限的营养成分,同时我们已知有蹄类动物对蛋白质的基本需求量。比如,角马需要5%~6%(Sinclair 1975),北美鹿类需要6%~8%(Koerth *et al.* 1984)。我们对选定的植物种类进行所有季节的取样测量(表12.6)。作为重要的草料之一的针茅属植物有周年期的养分循环,是典型的禾本科植物(图12.5)。如果将6%的粗蛋白含量作为平均维持水平,那么动物在10月至翌年5月间的获得量就低于这一水平。只有在6月至9月的短时期内,那些食草动物可以获得高于维持生命水平的蛋白质和其它养分,并将养分转化为用于哺乳、脂肪储备和交配活动的能量消耗。非禾本科草本植物、矮灌木与禾本科植物有相近的夏季蛋白质含量,大约是20%。到了10月,非禾本科草本植物变得干枯脆硬,但蛋白质含量平均达到12%,高于禾本科的含有量(7%),所以对于藏原羚等选择性采食者而言,非禾本科草本植物是它们在冬季的主要食物。驼绒藜属植物可能在冬季也是重要的食物之一,特别对于荒漠草甸地区的动物而言。

表 12.6 在羌塘保护区的不同季节中,调查选取的植物的粗蛋白含量

%

	植物中文名	6月	7~8月	10月	11~12月
<b>禾本科植物*</b>					
<i>Kobresia robusta</i>	粗状蒿草	17.0	12.7	2.6	—
<i>Kobresia prainii</i>	日喀则蒿草	—	22.4	—	—
<i>Kobresia</i> sp.	蒿草	—	22.4	4.3	4.5
<i>Elymus sibiricus</i>	老芒麦	—	16.0	—	—
<i>Poa litwinowiana</i>		—	18.5, 18.5	—	—
<i>Poa</i> sp.	早熟禾	—	—	—	4.5
<i>Deyeuxia tibetica</i>	藏野青茅	—	—	5.7	3.1
<i>Trisetum spicatum</i>	蕙三毛	—	—	—	3.7
<i>Agropyron cristatum</i>	冰草	—	—	—	4.1
<i>Littledalea tibetica</i>	藏扇穗茅	—	—	—	3.3
<i>Festuca rubra</i>	紫羊茅	—	—	—	6.9
<i>Carex</i>		4.9, 18.5	3.3, 17.3		
<i>moorcroftii</i>	青藏苔草	4.0, 3.3	12.3, 17.3	—	—
<b>非禾本科草本植物</b>					
<i>Oxytropis pauciflora</i>	少花棘豆	12.9	17.6	12.6	—
<i>Oxytropis glacialis</i>	冰川棘豆	—	12.9, 20.8	—	8.7
<i>Oxytropis stracheyana</i>	胀果棘豆	—	—	8.3	15.1
<i>Oxytropis chiliophylla</i>	轮叶棘豆	—	—	12.4	—
<i>Oxytropis falcate</i>	镰型棘豆	—	—	—	11.4
<i>Astragalus heydei</i>	短爪黄芪	—	12.8	—	—
<i>Biebersteinia odorata</i>		—	17.2	—	—
<i>Leontopodium pusillum</i>	弱小火绒草	—	8.7	5.0	—
<i>Potentilla bifurca</i>	二裂叶委陵菜	—	13.8	9.5	—
<i>Sibbaldia tetrandra</i>	四蕊山莓草	—	—	3.2	—
<b>矮灌木</b>					
<i>Ajania fruticolosa</i>	灌木亚菊	—	9.8	—	—
<i>Ceratoides compacta</i>	垫状驼绒藜	12.6, 19.1	19.8	7.6	—

\* ■ 针茅属植物的数据见图 12.5。

粗蛋白含量水平只能粗略地说明草料质量。从生理上讲,在食物中有 10% 的蛋白质无法被动物吸收(Owen - Smith, Cooper 1989)。事实上,由于动物们会选择自己的食物,所以实际吸收肯定比我们样本分析的结果要高。在 7 月,枯老的苔草叶有 3.3% 的蛋白质含量,而同一地区新叶的蛋白质含量达 17.3%。

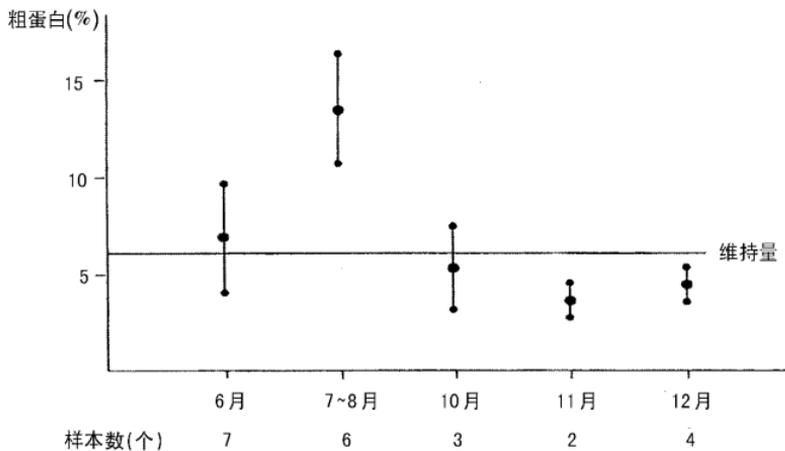


图 12.5 不同月份中针茅属植物的粗蛋白平均百分比。

### 矿物质含量

麦克诺顿 (1990) 在塞伦盖提草原发现, 选择性觅食者倾向于集中在一些能满足它们对矿物质需求的地方。肥沃的土壤与高质量的草料有密切的关系, 特别是那些含 Cu、Na、Zn、Ca、Mg 和 P 的土壤, 后三种矿物质对哺乳期的雌性动物和幼仔十分重要。在 15 个有代表性的地区, 我从地表 10cm 厚的土壤中收集了 15 份样品 (表 12.7)。所有的土质皆呈碱性, pH 值为 7.1 ~ 8.9, 主要由细砂、淤泥、粘土 (66%)、粗砂 (10%) 和碎石组成。即使在同一地区, 各种矿物质含量, 尤其是 Fe、Na 和 Mg 含量有很大差别, 这意味着草料质量的不规则分布。与其它地区相比, 阿鲁盆地内, Ca、Na、Mg、Al 和 Mn 的含量很低甚至缺失, 但 K 的含量很高。冰川流动可能带走一些土壤。总的说来, 荒漠草甸的土壤中含有较多的 Ca、Cu、Na、Mg、Fe、Al 和 Mn, 但 K 的含量少于阿鲁盆地。在羌塘中部, 甜水河和玛尔果茶卡之间的区域内, 样品显示的矿物质含量各有差别, 但缺少 Cu、Zn 和 K。

我于 6 月在荒漠草甸上收集了两个针茅和两个苔草样品, 比较它们与同一地区土壤中矿物质含量的差异。植物中 Ca 含量低于土壤, 而 P、Na、Mg、K、Fe、Al 和 Mn 则高出很多 (表 12.8)。麦克诺顿 (1988) 在塞伦盖提草原上, 对有蹄类动物聚集区内呈块状分布的草料进行了矿物质测量, 那些地区的矿物质水平全都高于受控制的地区。虽然许多植物叶片都已衰老, 但我们样品中的矿物质含量与塞伦盖提草原动物喜欢的地区相同或者更高。但是, 羌塘地区的草和土壤样品中 K 和 P 含量较低。Ca 和 P 是动物骨骼的主要组成成分, 它们两者间的不平衡将对动物的生育和生长产生不良影响 (Murray 1995)。在羌塘部分地区可能缺少 P, 植物种子中通常 P 含量较高, 好些有蹄类动物的夏季食物中包括植

物的种子。

表 12.7 在羌塘三个地区,土壤中的各种元素的平均含量

ppm(范围)

	阿鲁盆地 针茅草原 (n=5)	土则岗日 荒漠草原 (n=5)	羌塘中部 针茅草原 (n=5)
Ca	5.584(1.705~11.398)	23.479(19.094~30.023)	19.789(9.604~28.498)
P	8.4(4.7~15.3)	5.6(1.5~13.2)	8.8(5.6~11.8)
Cu	0.3(0.3~0.4)	1.0(0.9~1.1)	0.3(0.2~0.3)
Na	7.4(4.3~13.3)	161.5(58.8~530.3)	48.9(16.1~153.5)
Zn	0.4(0.3~0.5)	0.3(0.2~0.4)	0.1(0.03~0.4)
Mg	82.7(57.1~106.3)	511.2(269.5~777.0)	174.9(72.7~335.1)
K	101.0(54.0~125.0)	66.0(37.0~91.0)	57.0(36.0~88.0)
Fe	2.2(0.7~4.8)	7.1(4.5~10.1)	3.4(1.1~6.3)
Al	4.2(1.9~7.5)	28.4(24.1~31.2)	11.7(10.9~13.7)
Mn	18.0(11.0~32.1)	53.6(34.7~81.4)	27.0(22.2~32.4)
pH	7.7(7.4~8.0)	8.6(7.9~8.9)	7.9(7.1~8.3)

表 12.8 1992 年 6 月,从土则岗日的荒漠草原上收集的两个针茅和两个苔草属植物样本中的元素含量

ppm(范围)

	针茅		青藏苔草	
	样本 1	样本 2	样本 1	样本 2
Ca	14.500	12.700	5.980	7.830
P	304	344	137	2.720
Cu	5.3	11.6	2.2	7.7
Na	843	2.630	1.820	5.080
Zn	11.7	19.2	5.3	36.6
Mg	1.520	2.680	2.610	4.080
K	2.000	1.900	2.640	4.810
Fe	2.220	1.670	487	1.440
Al	1.680	1.200	426	920
Mn	117	74	118	137

## 食性

我们对那些动物刚觅食过的地区进行了检查,以确定哪些植物被采食过。但这种方法只能提供一些不完整的食性信息,有时这些信息并不可靠。有好几种食草动物,包括鼠兔和野兔,也会在同一地点觅食,咬掉所有的非禾本科草本植物,使我们无迹可寻。为了获得数据,我们为显微组织分析采集了不同季节的粪便样品。我们从每 10 堆新鲜粪便中取出一些粪或一个粪球,混在一起作为一个样品。每个样品制作一张玻片,偶尔也做三张。美国科罗拉多州成分分析实验室对每一张玻片中的 20 个显微区域进行了检查(福特·考林斯),用找到一种植物的区域数除以可认清植物种类的区域数,乘以 100,得到相对频次的百分数(Gill *et al.* 1983)。

作为食性定量分析方法,粪便分析中存在一定范围的偏差,这是由动物对各种植物的不同消化程度和食草动物自身的生理差异造成的(Plumpton 1995)。对禾本科植物的分析达到了可置信的水平,但对豆科植物的分析却缺乏代表性(Gill *et al.* 1983)。对于混合食性的动物而言,其食物中的成分分析最可能产生偏差,特别是禾本科和非禾本科草本植物的相对比率。但是,粪便分析在测定各种食物的大致比率和说明其季节变化时仍是有效的方法。

## 藏羚羊

藏羚羊全年内都以禾本科植物、非禾本科草本植物和灌木为食。但随着季节的变化,其食用的植物种类的比例也会发生改变(表 12.9,图 12.6 和图 12.7)。针茅属植物的分布范围广,而且在冬天是藏羚羊的重要食物之一(47%)。其它禾本科植物被食用的数量虽然不多,但也占有相当的比率。1994 年 6 月,一群雄性藏羚羊在一片新长出来的早熟禾草地上觅食,但我们在当地收集的粪便样品中却没有出现这种植物。藏羚羊在高山草甸和高山草原上采食蒿草属植物,在 1994 年 6 月的粪便样品中出现了这类植物中最高百分比含量——33%,当时藏羚羊在山腰上选择蒿草作为它们的食物。在藏羚羊的食物中,以青藏苔草为主(13%~23%),即使在那些针茅属植物较多以及有肉质非禾本科草本植物的地方也是如此。如果苔草较老时,藏羚羊会挖出其柔软的白色球茎食用。这种行为在藏羚羊采食针茅时也有发生。此外,藏羚羊食物中,至少有三分之一是禾本科植物,到冬季这种植物的被采食比例会达到三分之二。

非禾本科草本植物也是藏羚羊经常寻找的食物,尤其在夏天。在豆科植物中,它们偶尔会大量食用 *Oxytropis glacialis* 和疏花棘豆(*O. pauciflora*)。当疏花棘豆长出豆荚时,藏羚羊会在每一株植物上寻找豆荚,以至于使整个区域变得光秃秃的。这样的豆

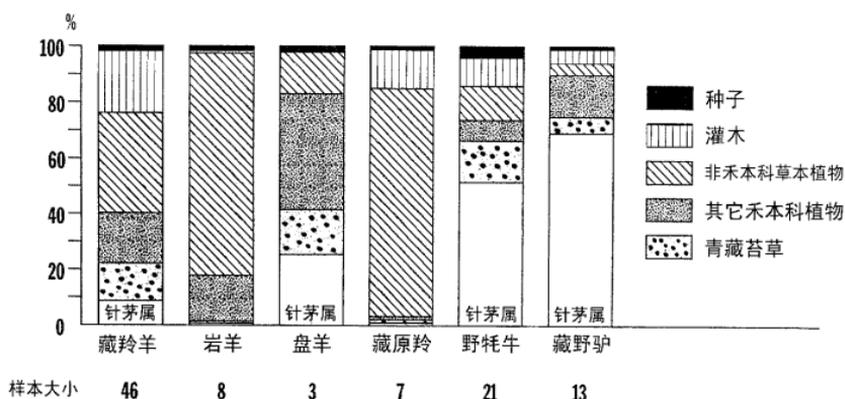


图 12.6 羌塘保护区中,根据粪便分析得出的夏季(6~9月)野生有蹄类动物的食性。

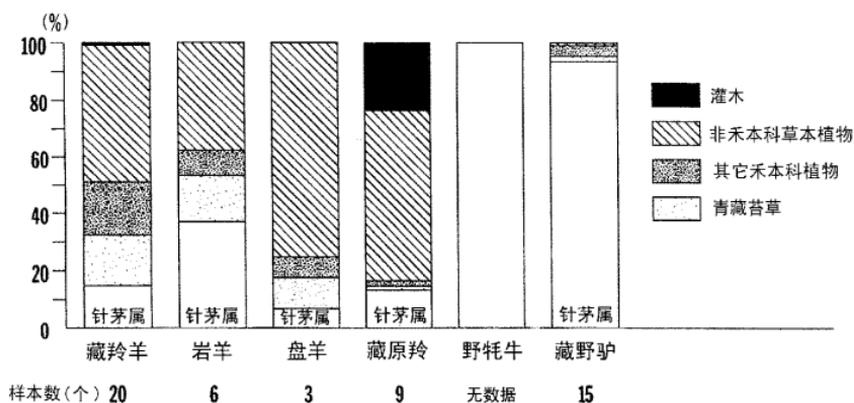


图 12.7 羌塘保护区中,根据粪便分析得出的冬季(10~12月)野生有蹄类动物的食性。

英有较高的粗蛋白含量(21%)。同样重要的非禾本科草本植物还包括火绒草(*Leontopodium*)和二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)。在粪便的分析中,不能区别出二裂委陵菜和委陵菜灌木。在一些地区,藏羚羊也许同时采食两者,其它非禾本科草本植物种类就只是偶尔被作为食物了。在土则岗日的一群藏羚羊以葶苈为主食,而在甜水地区的藏羚羊则采食各种非禾本科草本植物,包括云生毛茛(*Ranunculus longicaulis*)、黄鹌菜属的 *Youngia gracilipes*、狗哇花属(*Heteropappus* sp.)、翠雀属种(*Delphinium* sp.)、雪莲花属的两种植物(*Saussurea gnapholodes*, *S. hookeri*)。但在那一地区的粪便样品中却没有出现这些植物。

表 12.9 羌塘不同季节中 藏羚羊粪便中植物碎片相对密度的平均百分比

		土则岗日	东嘎错	甜水地区	阿鲁盆地	双湖 - 依布茶卡		
		6/1992	6/1994	7/91	7~8/1990 7~8/1992	9/1990	10/1993	12/1991
样本数(个)		9	5	6	17	9	11	9
禾本科植物								
<i>Stipa</i> sp.	针茅	17.6	21.4	3.7	4.3	10.9	47.3	46.4
<i>Poa</i> sp.	早熟禾	—	—	8.3	5.9	7.3	1.1	2.6
<i>Elymus sibiricus</i>	老芒麦	—	—	0.5	0.7	1.1	0.9	0.4
<i>Kobresia</i> sp.	蒿草	3.8	33.1	3.9	7.3	24.4	7.1	7.1
<i>Carex moorcroftii</i>	青藏苔草	14.7	16.5	22.8	13.5	0.5	10.9	13.0
其它禾本科植物		—	—	—	0.5	—	—	—
非禾本科草本植物								
<i>Leontopodium</i> sp.	火绒草	0.2	—	10.7	11.9	3.2	7.8	8.4
<i>Saussurea</i> sp.	风毛菊	—	—	0.7	0.1	0.4	—	—
<i>Thermopsis inflata</i>	轮生叶黄华	—	—	—	0.2	—	—	0.6
<i>Potentilla bifurca</i>	二裂叶 委陵菜	0.2	—	31.1	7.7	7.8	4.2	9.4
<i>Heracleum</i> sp.	独活	—	—	0.5	0.2	—	0.4	—
<i>Astragalus beydei</i> <i>Oxytropis</i> 和 <i>Astragalus</i>	短爪黄芪 棘豆和黄芪	—	—	4.2	2.7	1.4	0.4	0.3
<i>lus</i>	豆荚	—	—	—	1.5	16.9	5.8	9.5
种子		—	—	1.1	0.9	2.9	—	0.4
其它非禾本科		—	—	1.4	1.8	8.5	3.9	6.5
草本植物								
矮灌木								
<i>Ceratoides compacta</i>	垫状驼绒藜	63.5	6.2	4.4	11.1	13.7	0.2	1.2
<i>Ajanian fruticulosa</i>	灌木亚菊	—	1.2	—	—	—	—	—

在荒漠草原上,垫状驼绒藜(*Ceratoides compacta*)是藏羚羊的重要食物之一,占到63.5%,而在多格错仁的藏羚羊的食物中,亚菊属(*Ajanian*)占据明显优势(21%)。可是高山草原上的灌木只占那里的藏羚羊食物成分的14%以下。

5月至12月间,我们对7个瘤胃进行检查,里面全是禾本科植物,特别是针茅属植物。其中一个瘤胃中还含有豆荚和委陵菜灌木的叶子。

对从其它藏羚羊分布范围内收集的粪样分析来看,其所含成分与羌塘保护区中的样品相似。从新疆阿尔金山保护区西部的荒漠草原中采集的一个6月份样品中,有52.9% 针茅属、24.8% 匍匐紫羊茅(*Festuca rubra*)、3.6% 早熟禾、7.3% 豆类和11.3% 驼绒藜。在青海沱沱河的一个11月样品中,包含14.3% 针茅属、4.5% 蒿草属、31.4% 苔草、31.4% 火绒草、9.0% 豆类和9.3% 委陵菜。其它青海地区的样品也有相近的食物组成(Schaller, Ren, Qiu 1991; Harris, Miller 1995)。

## 盘羊

对盘羊的粪便样品分析显示出很大的成分变化(表12.10)。从雅口盆地采集的粪便中,6月份样品主要包括禾本科植物(88%),而在嘎错9月份样品中以蒿草属(62%)、委陵菜属和豆科植物居多。但是10月时,禾本科植物的量较少(24%),而非禾本科草本植物很多。在青海野牛沟地区,盘羊夏天以蒿草属(47%)、早熟禾(13%)、火绒草、豆类和其它非禾本科草本植物为食物(Harris, Miller 1995)。

表12.10 羌塘不同季节中,盘羊粪便中植物碎片相对密度的平均百分比

	雅口盆地 6/1994	嘎 错	
		9/1990	10/1993
样本数(个)	2	1	3
禾本科植物			
<i>Stipa</i> sp.                      针茅	36.8	4.0	7.1
<i>Poa</i> sp.                        早熟禾	—	8.2	4.5
<i>Kobresia</i> sp.                蒿草	26.2	62.4	1.4
<i>Carex moorcroftii</i> 青藏苔草	24.9	—	10.6
非禾本科草本植物			
<i>Leontopodium</i> sp.        火绒草	—	—	27.7
<i>Potentilla bifurca</i> *      二裂叶委陵草	7.0	12.7	22.3
<i>Oxytropis</i> 和 <i>Astragalus</i> 棘豆和黄芪	1.7	12.7	25.3
其它非禾本科草本植物	—	—	1.1
矮灌木			
<i>Ajania fruticulosa</i> 灌木亚菊	3.5	—	—

\* ■5月,有一些委陵菜灌木。

## 岩羊

岩羊与盘羊一样,在不同的季节食物各有差别(表 12.11),禾本科植物的含量变化从 7 月的 10.5% 到 10 月的 62%。火绒草、豆类和委陵菜属(可能包括非禾本科草本植物和灌木两类)也是岩羊的主要食物。在野牛沟,盘羊夏季大量采食禾本科植物(92%)。在尼泊尔,禾本科植物也是它们冬季的重要食物,其次补充一些灌木和非禾本科草本植物(Schaller 1977b)。

表 12.11 羌塘不同季节中,岩羊粪便中植物碎片相对密度的平均百分比

	江爱山 7/1991	阿鲁盆地 8/1990	诺尔玛错 9/1990	嘎错和江爱山 10/1993
样本数(个)	3	3	2	6
<b>禾本科植物</b>				
<i>Stipa</i> sp. 针茅	2.4	0.4	—	36.8
<i>Poa</i> sp. 早熟禾	3.0	13.0	11.8	2.8
<i>Elymus sibiricus</i> 老芒麦	1.0	1.7	—	2.0
<i>Festuca</i> sp. 羊茅	0.6	—	—	—
<i>Kobresia</i> sp. 蒿草	1.5	3.6	16.4	3.6
<i>Carex moorcroftii</i> 青藏苔草	2.0	—	—	16.6
<b>非禾本科草本植物</b>				
<i>Leontopodium</i> sp. 火绒草	2.8	34.9	4.4	11.2
<i>Thermopsis inflata</i> 轮生叶黄华	0.6	—	—	—
<i>Potentilla bifurca</i> * 二裂叶委陵菜	60.9	24.3	43.6	12.6
<i>Rhodiola</i> sp. 红景天	—	—	2.1	—
<i>Astragalus heydei</i> 短爪黄芪	12.3	0.8	—	2.2
<i>Oxytropis</i> 和 <i>Astragalus</i> 棘豆和黄芪	7.9	20.5	21.7	12.2
种子	0.6	0.8	—	—
其它非禾本科草本植物	0.6	—	—	—
<b>矮灌木</b>				
<i>Myricaria prostrata</i> 匍匐水柏枝	0.9	—	—	—
<i>Hippophae thibetana</i> 西藏沙棘	2.9	—	—	—

\* 5 月,有一些委陵菜灌木。

## 藏原羚

与其它有蹄类动物不同,藏原羚对禾本科植物的食用量很少,它的含量至多占 16%。

非禾本科草本植物才是主要食物,特别是疏花棘豆、轮叶棘豆(*Oxytropis chiliophylla*)和其它豆科,以及二裂委陵菜。在一些地区,鼠尾草同样是一种重要的食物(表 12.12)。在野牛沟,豆类(80%)、火绒草(*Leontopodium*)和其它非禾本科草本植物是藏原羚的主要采食对象,而禾本科植物仅占 10%(Harris, Miller 1995)。

表 12.12 羌塘不同季节中,藏原羚粪便中植物碎片相对密度的平均百分比

		多格错仁 6/1994	阿鲁盆地	双湖 - 依布茶卡		
			7~8/1990 7~8/1992	9/1990	10/1993	12/1991
样本数(个)		1	4	2	7	2
<b>禾本科植物</b>						
<i>Stipa</i> sp.	针茅	3.1	0.7	0.8	13.8	14.8
<i>Poa</i> sp.	早熟禾	—	0.2	—	—	—
<i>Kobresia</i> sp.	蒿草	—	0.4	0.8	0.6	1.6
<i>Carex moorcroftii</i>	青藏苔草	—	0.2	—	0.7	—
其它禾本科植物		—	—	—	0.2	—
<b>非禾本科草本植物</b>						
<i>Leontopodium</i> sp.	火绒草	—	—	—	5.7	—
<i>Saussurea</i> sp.	风毛菊	—	0.6	—	0.5	—
<i>Potentilla bifurca</i> *	二裂叶委陵菜	3.1	40.9	94.2	36.1	70.6
<i>Astragalus heydei</i>	短爪黄芪	3.1	12.2	0.8	1.9	6.0
<i>Oxytropis</i> 和 <i>Astragalus</i>	棘豆和黄芪	1.5	39.6	3.4	9.2	1.9
豆荚		—	1.6	—	—	—
其它非禾本科草本植物		—	0.9	—	1.7	3.5
<b>矮灌木</b>						
<i>Ajania fruticulosa</i>	灌木亚菊	89.1	1.8	—	27.8	—
<i>Ceratoides compacta</i>	垫状驼绒藜	—	0.9	—	2.5	1.6

\* ■5月,有一些委陵菜灌木。

## 野牦牛

野牦牛以禾本科植物为主要食物,尤其是针茅属,在每个地区至少占食物量的 30%(表 12.13)。在 6 月份样品中青藏苔草占主要成分(28%~32%)。在这个月内,土则岗日的野牦牛以老叶片为食物,而多格错仁附近的牦牛则已开始部分采食新生叶片了。我

们的样品中几乎没有蒿草,这可能是粪便收集中的偏差造成的。在大片的高山草甸上,常常有单独的或者两三头在一起的雄性牦牛觅食,它们熟练地采食短而硬的蒿草。家养牦牛会用舌头和牙垫夹着 2~3cm 高的针茅采下来食用( Cincotta *et al.* 1991)。赫定描述道:“(牦牛)的舌头上厚厚地长着一层角状倒钩,倒钩指向喉部。牦牛用这一‘武器’采下草类、苔藓类和蕨类。它们使用舌头采食的次数远远多于牙齿和角质上腭”(1898)。有一次在 11 月份,我观察到家养的牦牛采食那些仅 1cm 高的干枯蒿草,它不用咬或扯拉的方法,而是用舌头“舔下”了针茅。在夏天,非禾本科草本植物是牦牛的重要食物,在阿鲁盆地其含量达到 33%。我们曾在甜水河谷的河滩上看到一群牦牛在采食葶苈。只有从江爱山采来的样品中,灌木比较多,主要是驼绒藜属植物(56%)。在嘎错的 9 月份样品中有大量的种子(29%),据推测属于禾本科植物。

表 12.13 羌塘不同季节中,野牦牛粪便中植物碎片相对密度的平均百分比

%

		阿鲁盆地				
		土则岗日 6/1992	多格错仁 6/1994	7~8/1990 7~8/1992	江爱山 7/1991	嘎错 9/1990
样本数(个)		3	6	8	2	2
禾本科植物						
<i>Stipa</i> sp.	针茅	67.5	54.1	45.5	30.0	67.6
<i>Poa</i> sp.	早熟禾	—	3.1	3.6	—	1.8
<i>Elymus sibiricus</i>	老芒麦	1.3	—	2.5	—	—
<i>Pennisetum flaccidum</i>	白草	—	—	0.5	—	—
<i>Kobresia</i> sp.	蒿草	—	8.1	2.5	3.2	1.8
<i>Carex moorcroftii</i>	青藏苔草	27.5	32.2	0.8	10.9	—
非禾本科草本植物						
<i>Leontopodium</i> sp.	火绒草	—	0.6	11.1	—	—
<i>Heracleum</i> sp.	独活(白芷)	—	—	0.6	—	—
<i>Potentilla bifurca</i>	二裂叶委陵菜	—	0.4	14.6	—	—
<i>Astragalus heydei</i>	短爪黄芪	—	—	0.7	—	—
<i>Oxytropis</i> 和 <i>Astragalus</i>	棘豆和黄芪	—	—	3.2	—	—
豆荚		—	—	1.8	—	—
其它非禾本科草本		—	—	0.5	—	—
种子		—	—	1.2	—	28.8
矮灌木						
<i>Ceratoides compacta</i>	垫状驼绒藜	3.7	1.2	10.6	55.9	—
<i>Ajania fruticosa</i>	灌木亚菊	—	0.4	0.2	—	—

另外在新疆 6 月份的样品中包含 98.6% 禾本科植物,其中含 81.3% 青藏苔草、11.7% 针茅和少量匍匐紫羊茅 (*Festuca rubra*) 和 *Littledalea tibetica*, 驼绒藜属占 1.4%。在野牛沟 哈里斯和米歇 (1995) 发现牦牛在夏天要吃掉大量的禾本科植物( 85.6% ), 其中以蒿草为主。

## 藏野驴

在藏野驴的食谱中有三分之二以上是针茅和一些蒿草、苔草、披碱草和其它禾本科植物。藏野驴也会采食豆科和驼绒藜属植物, 但相对而言含量很低( 表 12.14 )。虽然如此,

表 12.14 羌塘不同季节中, 藏野驴粪便中植物碎片相对密度的平均百分比

		多格错仁 6/1994	阿鲁盆地 7~8/1990 7~8/1992	高山草原(不 属于阿鲁盆地) 7~8/1990 7~8/1991	双湖-依布茶卡 10/1990 10/1993	12/1991
样本数(个)		1	5	7	10	5
禾本科植物						
<i>Stipa</i> sp.	针茅	78.9	75.7	62.8	90.1	99.7
<i>Poa</i> sp.	早熟禾	—	4.5	2.9	1.7	—
<i>Elymus sibiricus</i>	老芒麦	—	5.0	2.3	3.9	—
<i>Kobresia</i> sp.	蒿草	—	4.4	12.0	2.0	0.3
<i>Carex moorcroftii</i>	青藏苔草	21.1	5.2	4.2	1.7	—
其它禾本科植物		—	—	0.1	—	—
非禾本科草本植物						
<i>Saussurea</i> sp.	风毛菊	—	—	0.4	—	—
<i>Thermopsis inflata</i>	轮生叶黄华	—	—	0.4	—	—
<i>Potentilla bifurca</i>	二裂叶委陵菜	—	—	0.4	0.3	—
<i>Astragalus heydei</i>	短爪黄芪	—	—	2.5	—	—
<i>Oxytropis</i> 和 <i>Astragalus</i>	棘豆和黄芪	—	0.5	3.7	0.3	—
lus						
豆类		—	0.4	0.4	—	—
种子		—	0.4	—	—	—
矮灌木						
<i>Hippophae thibetana</i>	西藏沙棘	—	—	0.4	—	—

---

<i>Ceratoides compacta</i>	垫状驼绒藜	—	3.9	7.4	—	—
----------------------------	-------	---	-----	-----	---	---

---

但驼绒藜属对一些生活在荒漠草原上的藏野驴可能较为重要。在青海,藏野驴的夏季样品中有 99% 的禾本科植物,并以针茅属植物为主( Harris, Miller 1995 ),冬季样品中禾本科植物的含量是 98%( Schaller, Ren, Qiu 1991 )。从新疆收集的一个 6 月样品中有 61.6% 针茅、24.9% 青藏苔草、6.8% 匍匐紫羊茅( *Festuca rubra* )和 6.8% 驼绒藜属植物。

## 白唇鹿

白唇鹿零星地分布在羌塘东部边界上,较为集中的地区是野牛沟,那里还生活着羌塘保护区其它 6 种有蹄类动物。白唇鹿喜欢生活在山丘高处,以蒿草属植物( 91% )为主要食物,另外也采食其它禾本科植物( Harris, Miller 1995 )。在更东部的青海地区,白唇鹿的食谱较为复杂。Zheng、Wu 和 Har( 1989 )通过对两个瘤胃的检查,列出了 24 种植物,其中有一些禾本科种类( 治草 *Koeleria*、针茅 *Stipa*、羊茅属 *Festuca*、披碱草 *Elymus*、蒿草 *Kobresia*、苔草 *Carex*、早熟禾 *Poa*、水葱 *Scirpus*、鹅冠草 *Roegneria* ),以及不同的非禾本科草本植物( 毛茛 *Ranunculus*、金莲花 *Trollius*、黄芪 *Astragalus*、蒲公英 *Taraxacum*、葱属 *Allium*、车前草属 *Plantago* )。根据对粪便的分析结果,塔卡特苏基等( 1988 )断定,在青海的格仁湖附近和四川省西部地区,白唇鹿以禾本科植物为主要食物( 46% ~ 85% ),但也有一些非禾本科草本植物和灌木。

## 家畜

在保护区内,当地居民放养了四种家畜,一共约 150 万头,其中有 60% 绵羊,30% 山羊,8% 牦牛和 2% 马( Miller, Schaller 1996 )。绵羊和山羊通常一起放养,所以即使它们的食性有些区别,我们仍将它们的粪便放在一起进行了分析。辛高达等( 1991 )对动物的放牧进行了观察,发现绵羊选择的禾本科植物量多于山羊( 62% 对 46% ),但采食灌木较少( 18.5% ~ 31.5% )。在我们的混合样品中,有三分之二包含禾本科植物,其中以针茅为主,另外还有火绒草、豆类以及其它一些非禾本科草本植物和灌木( 表 12.15, 图 12.8 )。在野牛沟,哈里斯和米歇尔( 1995 )发现绵羊和山羊也会大量采食禾本科植物( 87% )。

家养牦牛大部分是选择性觅食者( 90% ,表 12.16 )这和辛高达等( 1991 )的研究结果相同。马几乎完全以禾本科植物为食,针茅为主要种类( 图 12.8 )。

与野生种类相较而言,家养动物食用的非禾本科植物和灌木所占比例最大,这和体格中等的盘羊、岩羊和藏羚羊相似。家养牦牛的食物组成与野牦牛类似,而马与藏野驴相近。

## 夏冬季节食物比较

如图 12.6 和图 12.7 显示,好几种有蹄类动物在夏冬季消耗的非禾本科草本植物和

针茅属植物的数量存在明显差异。如果仅以非禾本科草本植物中的豆类为例, Mann-Whitney  $U$  检验显示, 藏羚羊 ( $P=0.027$ ) 和家养绵羊及山羊 ( $P=0.011$ ) 在夏季采食的豆类的百分比远高于冬季。盘羊 ( $P=0.05$ ) 和家养牦牛 ( $P=0.05$ ) 在冬季食用豆类的量则显著高于夏季。岩羊和藏原羚的食量没有显著差异。另外, 我们没有收集冬季野牦牛的

表 12.15 羌塘不同季节中, 家养绵羊和山羊粪便中植物碎片相对密度的平均百分比 %

		高山草原 (不属于阿鲁盆地)			双湖 - 依布茶卡		
		双湖南 部地区 6/1994	阿鲁盆地 7~8/1990 7~8/1992	7~8/1990 7~8/1991	9/1990	10/1993	12/1991
样本数(个)		2	7	8	3	10	3
<b>禾本科植物</b>							
<i>Stipa</i> sp.	针茅	42.1	38.7	40.6	20.2	87.2	87.6
<i>Poa</i> sp.	早熟禾	1.6	1.0	22	—	—	—
<i>Elymus sibiricus</i>	老芒麦	—	1.1	1.2	—	—	—
<i>Kobresia</i> sp.	蒿草	4.9	14	9.6	23.0	0.7	0.9
<i>Carex moorcroftii</i>	青藏苔草	12.9	3.4	2.8	—	5.2	1.0
其它禾本科植物		—	—	0.4	—	1.1	—
<b>非禾本科草本植物</b>							
<i>Leontopodium</i> sp.	火绒草	—	27.5	1.2	4.0	0.2	0.9
<i>Saussurea</i> sp.	风毛菊	—	—	—	1.4	—	—
<i>Potentilla bifurca</i> *	二裂叶委陵菜	35.3	17.9	22.5	36.9	2.5	7.2
<i>Astragalus heydei</i>	短爪黄芪	—	—	3.8	—	0.2	—
<i>Oxytropis</i> 和 <i>Astragalus</i>	棘豆和黄芪	3.2	3.7	0.4	1.3	0.3	—
豆荚		—	0.2	1.0	—	—	—
种子		—	—	0.5	—	—	—
其它非禾本科草本植物		—	0.2	1.4	7.7	1.2	1.9
<b>矮灌木</b>							
<i>Ceratoides compacta</i>	垫状驼绒藜	—	4.5	8.1	4.2	0.9	—
<i>Ajania fruticulosa</i>	灌木亚菊	—	—	—	1.3	0.3	—
<i>Hippophae tibetana</i>	西藏沙棘	—	—	3.2	—	0.2	—

\* ■5月,有一些委陵菜灌木。

食物。藏羚羊、岩羊、藏原羚、家养绵羊和山羊、家养牦牛和藏野驴，它们在夏季采食的针茅远远多于冬季 ( $P=0.003 \sim 0.001$ )。盘羊的样品太小，无法用于分析(图 12.9)，藏羚羊夏季消耗灌木的量多于冬季。

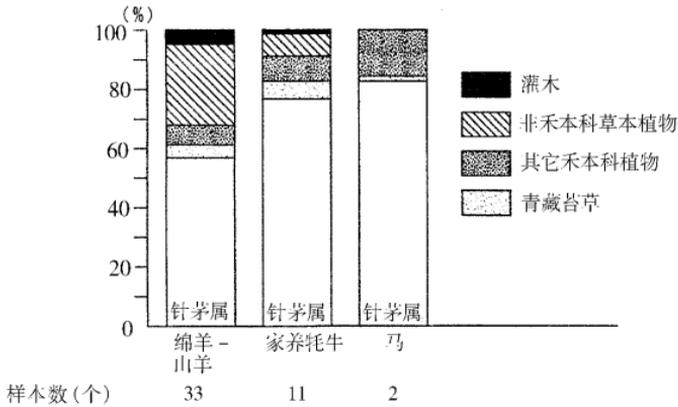


图 12.8 羌塘保护区中 根据粪便分析得出的家养有蹄类动物食性的平均百分比。

表 12.16 羌塘不同季节中 家养牦牛粪便中植物碎片相对密度的平均百分比

		高山草原		双湖 - 依布茶卡	
		阿鲁盆地 7/1992	(不属于阿鲁盆地) 7~9/1990~1993	10/1993	12/1991
样本数(个)		3	4	2	2
<b>禾本科植物</b>					
<i>Stipa</i> sp.	针茅	50.0	81.8	89.7	94.1
<i>Poa</i> sp.	早熟禾	3.9	5.6	—	—
<i>Elymus sibiricus</i>	老芒麦	4.7	—	—	—
<i>Kobresia</i> sp.	蒿草	3.2	10.3	1.7	1.0
<i>Carex moorcroftii</i>	青藏苔草	16.9	2.1	4.4	1.8
<b>非禾本科草本植物</b>					
<i>Leontopodium</i> sp.	火绒草	9.8	0.7	—	—
<i>Potentilla bifurca</i>	二裂叶委陵菜	11.5	0.7	—	—
<i>Oxytropis</i> 和 <i>Astragalus</i>	棘豆和黄芪	—	—	4.4	—
其它非禾本科草本植物		—	—	—	2.1
<b>矮灌木</b>					
<i>Ceratoides compacta</i>	垫状驼绒藜	—	0.6	—	1.0
<i>Hippophae tibetica</i>	西藏沙棘	—	0.7	—	—

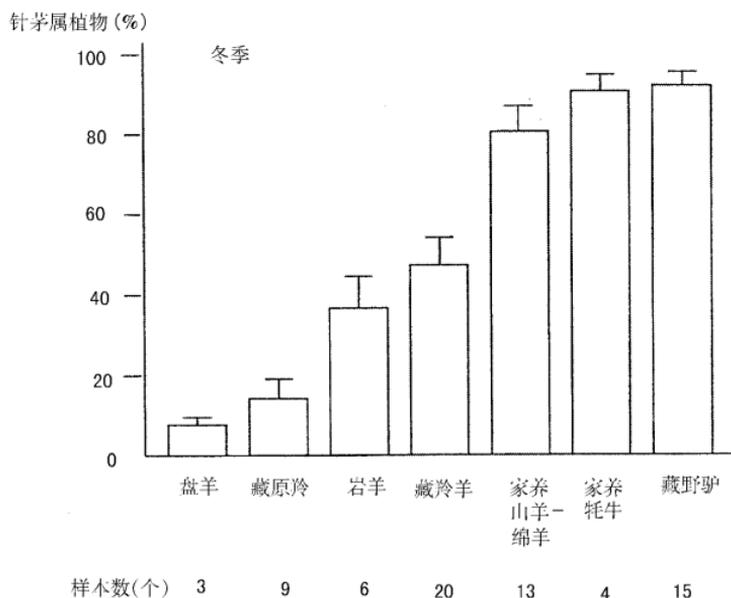
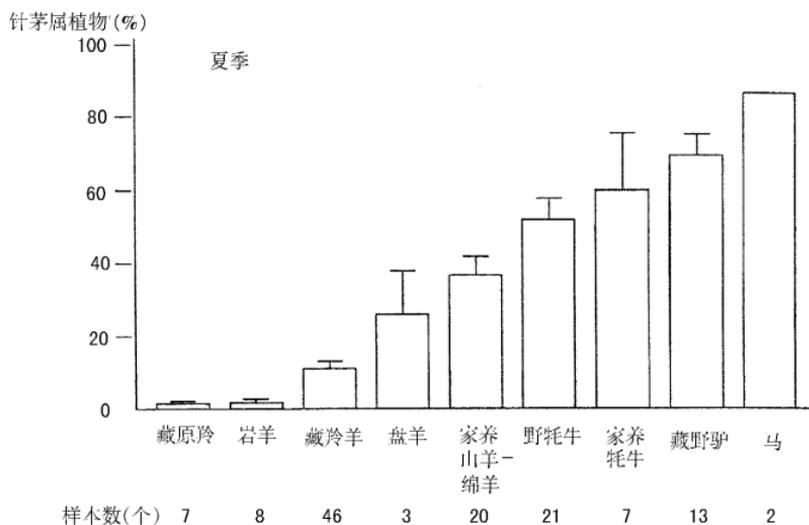


图 12.9 羌塘保护区中,有蹄类动物夏季和冬季的食物中,针茅属植物的平均百分比含量。柱形上方标出了标准偏差。(摘自 Miller, Schaller 1998)

## 种间比较

在羌塘地区  $\rho$  种有蹄类动物共同生活在相同的区域中,而白唇鹿则生活在东部边界。一直以来,这些动物都在避免发生严重的竞争,否则它们就不可能生活在同一范围内。它们如何分配有限的资源呢?这些动物能在空间上进行分离,包括季节性迁移,能选择不同地形、土壤类型及其它地形特征,有特定的食物类型、植物种类,采食特定的植物部位。大多数植物都有十分广泛的分布区域,而平原到高地的植物生长上限之间的海拔变化小,不会对动物造成障碍,它们可以很容易地在不同高度上作短距离的移动。

所有的有蹄类动物都会在丘陵地带活动,但它们的习惯性活动范围有所区别,而且间歇性觅食及其它活动的选择也各不相同。岩羊通常活动于几百米高的陡峭地区,那些地方便于它们躲避危险,但也同时限制了它们的分布 (Fox *et al.* 1988; Oli 1996)。我们往往在陡峭起伏的丘陵和山坡上看见盘羊,不过它们也会冒险跑到附近的平缓地区。岩羊和盘羊有时会出现相同的地区,特别在中午,这两种动物都经常在山脊上和布满碎石的山坡上休息。野牦牛,尤其是育幼群经常在山上或山地附近地区活动,但这是出于对生境的选择,还是为了躲避人类的捕杀,我们并不能确定。单独活动的雄性野牦牛和雄性牦牛群分布较广,有的在平原上,有的在山地。它们常活动于潮湿的山谷和溪谷里,采食小片新生植被,不过这些食物无法满足育幼群的需求。

与这三种动物相反,藏原羚、藏羚羊和藏野驴主要在平原活动。但是,它们也都能爬到山上,有时似乎是为了寻觅高质量的食物。在夏季雨水来临之前,当平原异常干旱时,山坡上的植被可以提供多种食物和养分。雌性藏原羚常常在 6 月间迁移到山上,并在那里繁育后代,如哈里斯和米勒 (1995) 所描述的那样。凹凸不平的地形不仅为动物提供了更好的食物,而且良好的植被覆盖也为幼仔提供了躲避捕食者的场所。雄性藏原羚常常待在平原或山脚下,但有些会在山顶活动,高于雌性个体活动范围。在夏季的大部分时间内,藏羚羊两性各自分开,大多数雌性藏羚羊要穿越所有不同地形区域,往返于繁殖地。而雄性藏羚羊在起伏的山岭间活动。随着季节的变化,它们会向更高地区移动,直至那些海拔 5000m 以上的贫瘠高地。大量雄性藏羚羊会聚集在某些特定的地区,比如阿鲁盆地。一群群的藏羚羊聚集在盐碱地上,小块 *Aufeis* 内,甚至是超出植物生长区的雪原地带,这好像是为了逃避蛇和寄生在鼻腔中的马蝇。藏羚羊中午集中在盐碱地上,下午晚些时候走到地势低的山坡上觅食。野牛沟的藏羚羊没有迁移行为,雄性藏羚羊夏季爬到较高的山岭上,而雌性个体则留在宽广的盆地中 (Harris, Miller 1995)。深秋时节,雄性和雌性藏羚羊都聚集在盆地和其它地势平缓的地区,交配就在这些地方进行。藏野驴的小群分散在各种地形区域内,但夏天它们会选择起伏的山丘地带。到 10 月份,大多数藏野驴

将集中在宽阔平坦的草地上等待冬天的来临。夏季,所有的有蹄类动物似乎都会避开泥泞的土地。由此看来,有一系列复杂的因素决定了一种有蹄类动物对特定地带的选择。

在平原和山岭上,不同植物(禾本科、非禾本科草本植物和灌木)的数量各异,这影响着有蹄类动物对它们的利用。针茅覆盖了高山草原上的许多平原地区。这种草和其它禾本科植物占据了那里植物组成的四分之三以上,为采食者提供了理想选择。在山岭地区的植被组成中,禾本科植物比率少于非禾本科草本植物和灌木(图 12.1 和图 12.2)。在羌塘地区的动物中,藏野驴对禾本科植物的依赖性最大,特别是从组成和生物量来说,占据优势的是针茅。青藏苔草较针茅略次,只有当它长出许多新叶时才较受欢迎。这种对食物的偏爱,使得藏野驴极少分布于荒漠草原和其它没有草的地方,即使有丰富的苔草也无法吸引它们。野牦牛对禾本科植物的依赖性也很强,但与藏野驴不同,它们乐意采食较老的苔草和各种非禾本科草本植物。作为大型动物,藏野驴和野牦牛可以从禾本科植物中获得丰富的食物供给,但巨大的食物需求量使它们要不断地寻找有丰富植被的地区。

中等大小的有蹄类动物一般都是混合型觅食者,它们可以从不同的植物中获取均衡的营养,其数量则根据地点和季节而定。岩羊、盘羊和藏羚羊采食禾本科、非禾本科草本植物和灌木。这三种动物属于羊亚科。这不由使人推测它们可以适应于多种生境,比如地势陡峭的地区、山岭和平原,这样能够尽可能地避免资源上的竞争。另一种混合型觅食者——白唇鹿的活动范围与上述三种动物只有边缘上的重叠。

小型的藏原羚虽然会吃一些禾本科植物,特别是在冬季非禾本科草本植物不多的时候,但它却属于选择性嫩食者。高质量的嫩草数量稀少且呈零星状分布。在荒漠草原和高山草原干旱地区,它显然是一个限制性资源,因为那些地方没有藏原羚的踪迹。正如赫定所说:“在这片不毛之地上,只有少量小块草地,其中生长着僵硬而且边缘锋利的黄色叶片,它们有 1~2 英寸高,这种被称为草的植物,坚硬得就像鲸骨,它们像针一样锋利,就连厚布料也能刺进去。然而这就是荒凉的土地上唯一的草料了”(1903)。

我们可以通过测量全排门牙的长度来了解有蹄类动物采食较小食物的能力,看它们能否在枯萎的禾本植物中或非禾本植物的一些部位上采食嫩叶。我测量了一组样品:雄性藏原羚 1.9~2.3cm;雌性岩羊 3.2~3.4cm;雌性藏羚羊 3.2~3.6cm;雄性藏羚羊, 4.0cm;雌性和雄性藏野驴 6.7~7.3cm;雌性野牦牛 7.7cm;雄性野牦牛 9.0~11.0cm。在样品中没有西藏盘羊的材料,但有一头雌性戈壁盘羊的全门牙宽度为 3.1cm,雄性的在 4.6~4.7cm 之间。藏野驴和牦牛的宽阔门牙使它们能咬下大片的禾本科植物。

藏野驴尤其要消耗大量的草料,因为它们消化食物的能力很差,如它们的粪便所示,其中有许多草茎和其它可以识别的植物部位。对反刍动物而言,粪便中植物颗粒大小与动物体重有关(E. Dierenfeld 个人通信)。比如,藏原羚的粪便中植物颗粒大小是 121 $\mu\text{m}$ ,藏羚羊 137 $\mu\text{m}$ ,野牦牛是 181 $\mu\text{m}$ ,藏野驴比牦牛小,但它们的粪便颗粒有 400 $\mu\text{m}$  的直径。

动物们是基于植物种类还是以植物类型进行食物选择,这很难加以确定。由于植物分布呈块状而且我们的植被样带很少,因此要在粪便中比较食物的可利用性和数量,只能得到一些不可靠的结果。而且,食物的选择要受植物养分含量的影响,而后者在一小段距离内都会有巨大的变化。有时,一个动物群会为一些不明原因选择某一特别的植物。在一个地方,藏野驴从地下挖出胀果棘豆(*Oxytropis stracheyana*)作为食物,阿鲁盆地的藏羚羊在一处采食较老的苔草,即使附近有茂盛的嫩草料也视而不见。

每种有蹄类动物对各种可找到的禾本科植物,都有一定的选择范围。藏野驴明确选择针茅,而藏原羚则不会食用针茅和几乎所有的禾本科植物。在非禾本科草本植物中,红景天(*Rhodiola*)、葶苈(*Draba*)、黄华(*Thermopsis*)、福寿草(*Adonis*)和莓草(*Sibbaldia*)等属的植物呈地域性分布,它们也出现在粪便中,这可能表明这些植物也被采食。黄鹌菜(*Youngia*)、毛茛(*Ranunculus*)和其它一些种类也有被采食的迹象,但粪便中没有找到它们。在灌木中,只有驼绒藜分布广泛,在那些土壤易流失的高海拔地区最为常见,而大多数有蹄类动物不会在那里活动。

在非禾本科草本植物中,有一些分布广泛的小型植物,因为觅食者可能经常找得到它们,所以也可作为觅食者挑选的食物。风毛菊(*Saussurea stoliczkae*)在针茅草地上属于常见种类,但在山上却较少,而其它风毛菊属(*Saussurea*)则出现在后一种地域里。一般来说,风毛菊属植物在可以被找到的样带中占植被的 0.2% ~ 1.7% (有一例是 3.1%)。在藏原羚、藏羚羊和藏野驴的粪便样品中,风毛菊属植物的密度为 0.1% ~ 0.7%,表明该属植物对这三种动物而言并非属于特意筛选的植物。在整个高山草原上,都可以找到成簇生长的弱小火绒草(*Leontopodium pusillum*)。大多数样带中,弱小火绒草占 0.7% ~ 8.3%,有一处达到 14.9%。在阿鲁盆地上,这种植物占植被组成的 3.4% ~ 7.0%,但是在岩羊粪便中的浓度达 34.9%,藏羚羊 11.9%,野牦牛 11.1%。夏季,岩羊似乎特意挑选这种植物作为食物。嘎错附近地区盘羊的粪便中,弱小火绒草占 0.2% ~ 11.2%,不过这与分布地区有关,并没有显著的选择性。

二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)分布广泛但数量不多。委陵菜(可能是 *P. parvifolia*)却是一种常见的灌木,高 15 ~ 25cm。在粪便分析中,这两种植物没有被区别开来。在阿鲁盆地,灌木分布稀少(没有出现在任何样带中),而二裂委陵菜占植被组成的 0.3% ~ 4.3%。委陵菜碎片在藏羚羊粪便中的浓度是 7.7%,野牦牛 14.6%,岩羊 24.3%,藏原羚 40.9%。这种非禾本科草本植物在夏季是动物喜欢食用的植物。在阿鲁盆地外,植被组成中 0.6% ~ 7.6% 是二裂委陵菜,0.8% ~ 14.1% 是委陵菜灌木。委陵菜在好些粪便样品中占较高浓度,盘羊达 22.3%,藏羚羊 31.1%,岩羊 60.9%,藏原羚 94.2%。其中,藏原羚的粪便样品是取自委陵菜灌木稀疏的一个地区。我们不知道灌木对野生有蹄类动物的重要性,但是家畜在放养时普遍采食这种植物(Cincotta et al. 1991)。

在高山草原上,豆类植物是优势非禾本科草本植物之一,所有的有蹄类动物都将它作为自己的一种食物。粪便分析对于这类植物而言,只能区分出短爪黄芪(*Astragalus heydei*)。这种植物在阿鲁盆地上很稀少,只有0.3%~0.4%,但在藏羚羊的粪便中占到2.7%,在藏原羚中是12.2%,由此推测至少后一种动物对短爪黄芪有选择。豆类总数通常占植被的0.9%~5.8%,在有些山岭上达18%~20%。在阿鲁盆地,藏羚羊的粪便中有31.4%的豆类植物,藏原羚有51.8%,这是所有样品中最高的,表现出藏原羚对这类植物的高度选择性。在观察中,我们看到藏羚羊觅食时,会在植物群中寻找*Oxytropis glacialis*和疏花棘豆。

这些有蹄类动物是如何分开利用它们的资源呢?以特定的食草类群体为对象,不同的研究会产生各自不同的结论。在卢旺达的维龙佳(Virunga)火山区,非洲象、水牛、大猩猩、藏羚和黑脸小羚羊之间没有食性的重叠(Plumptre 1995)。在乌干达鲁文佐里国家公园(Ruwenzori National Park)里,生活着6种大型有蹄类动物,它们的食物范围至少在旱季是重叠的,那一季节草料十分稀少(Field 1972)。在印度喜马拉雅地区,格林(1986)发现4种有蹄类动物各自拥有特定的生境和食性,彼此间差别很大。麝和鬃羚属于非选择性觅食者,斑羚是选择性觅食者,水鹿是混合性觅食者。在塞伦盖提草原,生境的空间和时段性利用,以及采食特定的植物类型有助于减少竞争,但更重要的原因是动物采食不同植物的不同部位(Jarman, Sinclair 1979)。不过在上述地区,植被从小草到树木,有着明显的垂直性分层。

在羌塘地区,我们即使作覆盖面较广的比较也能显示出资源利用的差别。野生有蹄类动物采食的植物种类的重叠度,几乎达到了整个范围。5种禾本科植物为有蹄类动物提供了大部分的食物,除了藏原羚的食用量较少以外,其余有蹄类动物都有大量的采食。同样,对于那些可口的非禾本科草本植物和灌木,各种有蹄类动物都可能采食一定的数量。不同动物消耗的植物类型比例有所差别,而对于植物的种类却并非如此。我们未对植物部位的选择进行研究。由于山岭上和平原地带的植物类型和种类较为相近,所以动物们会对地势和营养成分,而不是生境,进行选择。

在高山草原上,食物十分丰富。在生长季节将近结束之时,针茅短小的茎在微风中飘动,显示了轻微的采食压力。此后,植物将养分贮存在地下组织中,此时的禾本科植物还可以承受频繁的采食。第二年夏季,这些老的茎叶仍然生长着,其中只有不到10%的叶子曾被食用(表12.5)。非禾本科草本植物也是较易获得的植物,尤其在山上。对于资源的利用差别,我假设有两个基本因素,即活动地域的空间差别和体型大小,这两者都与营养有关。不同体型大小的动物可以共同生活在同样的食物供应地区(Sinclair 1983),但是如果各种动物具有相同的体格,它们在空间上就会存在分离,比如岩羊、盘羊和藏羚羊。

在实际状态中,有没有资源竞争呢?这一问题的答案仍然难以捉摸,因为现在的野生

动物种群小于 100 年以前的种群规模。食物供给会成为严重的限制因素,这一点可由荒漠草原上所有物种数量稀少作为证明。正如伊斯特(1984)指出的非洲稀树草原地区的状况一样,食草动物生物量和降雨量成正相关关系。此外,在局部地区会有竞争的发生。牦牛对一些蒿草皮持续不断的大量啃食,会使这些草地对其它动物的吸引力下降。与此相反,牦牛和藏野驴对针茅和苔草的衰老叶片的采食,也许能促进新叶的生长,为藏羚羊等选择性觅食者提供食物。竞争最易发生的季节是冬季,此时高质量食物最为短缺。竞争可能导致产生一个由不同体型大小和利用不同区域的有蹄类动物构成的群落。我们探讨的是进化史的产物,即在很久以前的竞争排斥过程中,产生的一个有蹄类动物群落中不同物种的共存现象。

然而,已有 4 种家养有蹄类动物加入了这一生态系统。它们(与当地相应的野生物种)使用相同的植物,各种成分比率相似。如:家养牦牛和野牦牛,马和藏野驴,绵羊、山羊和野生非选择性觅食者。在羌塘地区,家畜的数量还未增加到引起食物短缺,并进一步导致竞争产生的程度。然而,一旦出现这种情况,由于人为因素的影响,自然进化过程可能无法淘汰那些适应能力差的物种。

## 水分需求

在干燥的环境中,有蹄类动物要面临饮水的困难状况,因为它们接近溪流、泉水和其它水资源的活动受到限制。羌塘地区的淡水会出现季节性短缺。大部分湖水和溪水都有盐味或含有盐分。在荒漠草原中穿越时,我们有时会在 100km 或更长的路程中找不到一点儿饮用水。在干枯的河床上,偶尔会有一个水坑里有些地下渗出的水,这能吸引藏野驴和野牦牛前来饮用。虽然岩羊和藏羚羊通常会涉水而过,不作停留,但有时岩羊会跑到山下的小河中饮水,而藏羚羊则找小溪流解渴。有蹄类动物不会进行长途跋涉寻找水喝。在我的印象中,它们会通过植物和雪获得大部分的水分,所以只是偶尔喝点水。在冬季,所有饮用水都会冰冻,有人曾观察到藏羚羊舔食冰块表面(Bonvalot 1892)。家养绵羊和山羊至少每两天饮水一次,这由牧民来决定。

有两种动物会为了其它目的利用水资源。有时,藏羚羊拥挤在膝深的池塘中,好像要躲避牛蝇的叮咬。野牦牛拥有厚厚的黑色皮毛,它们也因此需要不时地站在及腹深的水中降低体温(Grenot 1991)。

## 与蒙古有蹄类动物的比较

在蒙古东部戈壁地区的半荒漠带和草原上生活的动物,与羌塘地区的生态习性相当,

只有野牦牛从更新世之后就在那里地方消失了(Guthrie 1990)。北山羊相对于岩羊, 鹅喉羚相对藏原羚, 迁移性的蒙原羚相对藏羚羊, 戈壁盘羊相对西藏盘羊, 蒙古野驴相对藏野驴。这些相应的物种有相似体型, 活动于相近的地形区。那么, 它们是否也发展了相似的食性呢? 对于这些动物而言, 生境上的主要区别除了海拔不同之外, 就是半荒漠地区比羌塘有更多的灌木种类。1994年8月, 我收集了那一地区除北山羊之外其它动物的粪便。

和藏原羚一样, 鹅喉羚采食禾本科植物的量很少(表 12.17), 它们主要采食灌木的嫩枝叶(50%), 特别是蒿属(*Artemisia* sp.)、短叶假木贼(*Anabasis brevifolia*)、驼绒藜(*Ceratoides* sp.)和蒙古菝(*Caryopteris mongolica*); 非禾本科草本植物量为38%, 包括 *Agrophyllum arenarium*、碱地肤(*Kochia sieversiana*)、蒺藜(*Tribulus terrestris*)和豆类。鹅喉羚的适合生境是半荒漠地区, 在青藏高原上它们与藏原羚生活在同一区域内, 生境条件十分相似。

表 12.17 根据粪便中植物碎片相对密度的平均百分比, 对青藏地区有蹄类动物和它们在蒙古生态相似条件下的相对物种之间夏季食性的比较 %

	样本数(个)	禾本科草本植物	非禾本科草本植物	灌 木	种 子
藏原羚	7	1.7	83.1	14.3	0.9
鹅喉羚	9	11.8	38.0	50.2	—
藏羚羊	46	40.4	35.6	22.8	1.2
蒙古原羚	10	23.2	40.0	36.8	—
西藏盘羊	3	83.5	14.3	2.2	—
戈壁盘羊	8	16.2	21.2	62.5	—
藏野驴	13	89.9	4.1	5.6	0.4
蒙古野驴	7	78.6	7.7	13.7	—

注: ■蒙古的样本收集于1994年8月。

蒙原羚生活在与羌塘地区情况相似的草原上, 但与藏羚羊不同, 它们食用禾本科植物的量不多(23%), 即使这些草类是新生的也如此, 无芒隐子草(*Cleistogenes songarica*)和针茅(*Stipa* sp.)是蒙原羚食物中主要的种类。在非禾本科草本植物中, *Astragalus junatovii*是主要食物(39%)。另外, 鼠尾草类的亚菊和沙蒿(*Artemisia*)也相当重要(37%)。即便有许多植物种类, 藏原羚的食物还是十分有限。这同藏羚羊有多种食物种类的状况相反。我收集的5份蒙原羚粪便样品中, 含3%禾本科植物和95%鼠尾草属植物。此外, 蒙原羚对植物类型的选择与藏羚羊也有相当大的区别。这两种动物都会聚集成大群体进行活动, 这没有从它们选择食用的植物种类数量上显示出来。这种情况表明蒙原羚、鹅喉羚和

藏原羚的前门齿异常宽阔,能够不加选择地采食多种植物,但是藏羚羊的门齿大小适中,适合选择较小的植物。

鼠尾草是一种芳香性灌木,它是蒙原羚的主要食物之一,在有些地区也被藏原羚和藏羚羊食用。在哈萨克斯坦,塞加羚羊采摘大量鼠尾草作为食物,尤其在冬季( Bannikov *et al.* 1967 )这与美洲平原上的叉角羚一样( Einarsen 1948 )。

戈壁盘羊食草量较少( 16% ),主要种类是无芒隐子草( *Cleistogenes* )和针茅。在非禾本科草本植物中,它们主要采食 *Astragalus junatovi*( 13% )。灌木是戈壁盘羊的主要食物,包括 *Carypteris monogolica*( 43% ),鼠尾草( 17% ),短叶假木贼( *Anabasis brevifolia* ),驼绒藜属( *Ceratoides* sp. ), *Amygdalis mongolica*、锦鸡儿属的 *Caragana leucophloea* 和霸王( *Zygophyllum xanthoxylon* )。相较而言,西藏盘羊能找到的灌木很少,它们会采食大量的禾本科植物以及少许植物嫩叶。

蒙古野驴与藏野驴一样,是一种非选择性觅食动物。它的食物中包括三芒草属的 *Aristida neumanni*( 25% ),针茅属( *Stipa* sp. )( 20% ),无芒隐子草( *Cleistogenes* )( 16% )和小画眉草( *Eragrostis minor* )( 14% )等。在它的食谱中除了驼绒藜属( 11% ),非禾本科草本植物和灌木不多见。

总而言之,灌木为蒙古的有蹄类动物提供了重要的、种类多样而且可能营养较为丰富的食物资源,这恰恰是羌塘地区所缺乏的。从比较结果来看,蒙原羚和藏羚羊似乎采食不同的植物,并且在禾本科植物的食用量上也有差异。

# 第13章 青藏高原上牛科动物的系统发生学

## ——形态学和分子学水平的比较\*

*Pantholops* Hodgson 属……这一属的划分相当困难。

皮尔格林(1939)

我们能够经历的最美妙的事情,是那些被称为神秘的事情。它们是所有真正的艺术和科学的源泉。

阿尔伯特·爱因斯坦(1879~1955)

在羌塘地区,我们的研究主要是为了保护当地的生态系统,尤其是生活在那里的独一无二的大型哺乳动物群落。我们最初将重点放在动物的自然史上。现在,分子生物学已成为保护研究的必要部分,作为理解进化过程的基础,它已被运用到几个关键的研究问题中。

分子生物学的用途之一是测定小种群内部近亲交配的数量。近亲交配会减少遗传多样性,导致个体生存能力和种群适应力的下降(Soule, Wilcox 1980)。虽然种群遗传学并非此次研究中亟待解决的问题,但我们十分关注盘羊和野骆驼小种群的状况,而且类似的研究还未开展。

分子生物学有助于在种和亚种水平上划分系统发生。由于在形态学的划分中,有些标准的正确性尚存疑问,所以出现了各种不同的分类单位。青藏高原上的盘羊和藏野驴是否有一种以上的亚种?藏原羚和普氏原羚是否属于同种动物?如果要在低于物种的水平上,确定遗传变异在进化过程中哪一级水平上有显著作用,而不是区别种群间的细小变化,那么就有待分子学或形态学的研究方法予以解决(Amato 1994)。由于种和亚种之间并没有严格的区别,所以有时对于受威胁的生物体而言,无需在两者之间进行优先保护的

\* 本章合作者:乔治·阿马托。

选择。虽然如此,亚种的传统观念在保护中仍显得十分重要。如果分类出错,那么在保护一种非常特殊的生物过程中,大量的人力物力就会耗费在保护无足轻重的变异上。在亚种水平上,大多数表型变化都很细微,包括骨骼大小、毛色、角形或其它特征的微小差别。在环境选择压力下,这些差别是由多形细胞核基因编码。其它的特征或许是由特定环境中表型结果所导致。

我们在研究中应用的是 mt-rDNA,它是一个保守的基因组,受进化过程影响缓慢 (Ballard, Kreitman 1995)。我们用于分析的 DNA 序列无法在比种更细的层次上解决分类问题,只是对野生和家养骆驼的遗传差异进行了鉴别。其它进化较快的线粒体基因或核标记可能更适合于进行种群遗传学的研究。

使人们颇感兴趣的问题是:青藏高原上各种牛科动物在系统发生中所处的地位,它们的关系以及适应性辐射分布状况。藏羚羊的形态特征指向两个亚科,即羚羊亚科和羊亚科,有些特征表明它可能与塞加羚羊有最为密切的关系。谁是藏羚羊的祖先?原羚属 (*Procapra*) 的确是从羚羊属 (*Gazella*) 中分离出来的吗?比较特殊的蒙原羚也和藏原羚同属于原羚属吗?较之绵羊和山羊,岩羊与谁的关系更近呢?对于这些问题的解答,并不仅仅出于好奇,或者只是为了科学的完整性,而是在选择优先保护物种时,为了确定重要的组成部分。哪一种动物应该优先得到保护?

由于越来越多的物种正在趋向湮没,保护项目中优先物种的确定已逐渐成为必须考虑的一个问题。目前,在决定是否要对某一物种实施保护时,我们需要考虑从审美观念到经济价值等多种因素。当我们着手援救濒危生物时,保护遗传多样性是一个基本目标,因此,一个物种的遗传特征也应作为一个研究参数。有人也许会提出,对于一个类群中那些遗传上最具不同特征的物种,它们的进化历程仍然显得十分神秘,而且没有紧密相关的形态特点,牛科动物就处于这种状况。相对那些已发展或遗传上相似的物种来说,牛科等动物应在保护上给予优先考虑。如果这一思路被采纳,那么就必须先建立起能够反映正确关系的系统发生树和进化分支树 (Vane-Wright *et al.* 1991)。正如先前所说的那样,本次项目涉及了一些系统地位仍很模糊的物种。对于这些动物,我们将结合整个牛科动物进行讨论,并希望借此对它们的遗传独特性进行深入探索。

一个物种可以被划分成一个或多个种群,而它们之间有着繁殖上的内聚力,在核型、遗传、形态以及行为上仍有共同的可继承特征。直到近些年,系统分类仍然以解剖特征为主要基础,不过随着遗传分析的发展,尤其是聚合酶链反应技术 (PCR) 的发展,人们可以通过对特殊基因位点进行测序,从而为物种划分提供更多的依据。在牛科动物中,某些形态特征已经过多次发展,出现了趋同现象,遮蔽了它们之间的真正关联 (Gentry 1992)。虽然分子研究中也会由于种种原因而出现纰漏 (Novacek, Wyss, McKenna 1988),但是它和形态学研究相结合,的确使相应研究结果的置信度达到了更高的水平。

由于牛科动物在发展的早期阶段中似乎出现快速的扩散,发展形成了许多形态特征,其中只有角鞘覆盖着的骨质角芯在不同种类中有所关联( Gatesy *et al.* 1992 ),所以对它们的分类较为困难。以形态特征为依据,辛普森( 1945 )将这一科划分成几个亚科和族,然后又进行了修正,大部分的改动是在几年前由金特里( 1992 )和盖茨等( 1992 ,1997 )进行的。在族中,一些属仍是单型,显示了各物种间关系的不确定性。比如,金特里( 1992 )将藏羚羊归入一个模糊不清的族中。以下所列的亚科和族是暂时得到认可的:

Subfamily Bovinae	牛亚科
Tribe Boselaphini	鹿牛羚族
Tribe Tragelaphini	菽羚族
Tribe Bovini	牛族
Subfamily Cephalophinae	蹄羚亚科
Tribe Cephalophini	蹄羚族
Subfamily Hippotraginae	马羚亚科
Tribe Hippotragini	马羚族
Tribe Alcelaphini	狷羚族
Subfamily Reduncinae	苇羚亚科
Tribe Reduncini	苇羚族
Tribe Peleini	短角羚族
Subfamily Aepycerotinae	高角羚亚科
Tribe Aepycerotini	高角羚族
Subfamily Antilopinae	羚羊亚科
Tribe Neotragini	新小羚族
Tribe Antilopini	羚羊族
Subfamily Caprinae	羊亚科
Tribe Rupicaprini	羊羚族
Tribe Ovibovini	羊牛族
Tribe Caprini	羊族
Tribe Pantholopini	藏羚族

在这一章中,我主要讨论青藏高原上牛科和其它地区与之相关的牛科动物之间的形态学,以及 mt-rDNA 的差异,并据此推断出它们在系统发生上的关系(本书第 14 章将着重比较牛科动物行为学上的差异)。形态学数据来源于已发表的文献书籍。分子学数据则来自此次项目收集的样品分析(表 3.1)以及由乔治·阿马托、伊丽莎白·福尔拜和约翰·盖茨收集的资料(Gatesy *et al.* 1997)。

表 13.1 用于分子分析时,从中亚地区收集牛科动物样本的地点和数量

物 种	地 点	样本数(个)
野骆驼	蒙古大戈壁国家公园	2
家养骆驼	蒙古东部戈壁	4
野牦牛	西藏羌塘保护区	2
家养牦牛	西藏拉萨	4
藏原羚	西藏羌塘保护区	1
蒙古原羚	蒙古东部草原	1
鹅喉羚	蒙古东部戈壁	1
塞加羚羊	蒙古沙尔基戈壁(Sharghyn Gobi)	1
藏羚羊	西藏羌塘保护区	3
西藏盘羊	西藏羌塘保护区	2
戈壁盘羊	蒙古东部戈壁	1
家养山羊	阿尔泰山:蒙古(1)动物园(1);基因库(1)	3
北山羊	阿尔泰山:蒙古(1)动物园(1)	3
岩羊	西藏羌塘保护区	2

## 方法

我们用支序分类法(Cladistic method)鉴别物种的共有特征,对挑选出来的牛科分类进行了系统发生关系的重组(Nelson, Platnick 1981)。这种方法以两个假设为基础。假设一是各类群(group)由共有的获得性的特征相关联。这些特征可以通过外类群(outgroup)的对照分析来决定,即与那些有关系的,但在研究类群之外的分类特征之间进行比较。另一个假设是系统发生树应由最少阶梯分枝构成,这些分枝以上文提及的获得性特征进行分类。

在支序分类法中,有些因素导致了研究的复杂化。运用 DNA 序列作为特征,使得研究者要分析大量的数据,这是问题之一。为了比较个体间的特定碱基或是基因位点,首先要求那些特征是由相同的位点控制的,即具有同源性。但是在进化过程中,DNA 序列多

次的插入和缺失导致了系种之间的不同,而在对比序列时,这些插入和缺失就导致了对应序列中断裂的出现,所以在物种之间确定同源性十分困难。为了校正那些有相同可能性的多倍序列,人们已发展了一些有效的数学演绎法。

第二个问题是,使用支序分类法构建系统发生关系时,要权衡种的特征性,并且评估它们不同的重要性。研究人员可以从已有的分子学研究中查找一些被确定了 DNA 特征,从而为某些特性增加了重要性。另一种可能改善结果的途径是,使用不同的权重评估方法,观察其变化模式。在以前的工作中(Gatesy *et al.* 1997),我们比较了 14 种不同的分析结果,确定出有效的权重系统,用于分析牛科动物的 mt-DNA 序列。第三个问题出现在构建系枝图中,当研究者研究几个种系时,在确定最简单或最简洁的系支树之前,将有大量的可能的系支树有待检验。复杂的计算可以解决这一困难,而且通过探索性的工作,不仅能无遗漏地寻找出可能的树,而且能启发性地作出最好的评估。

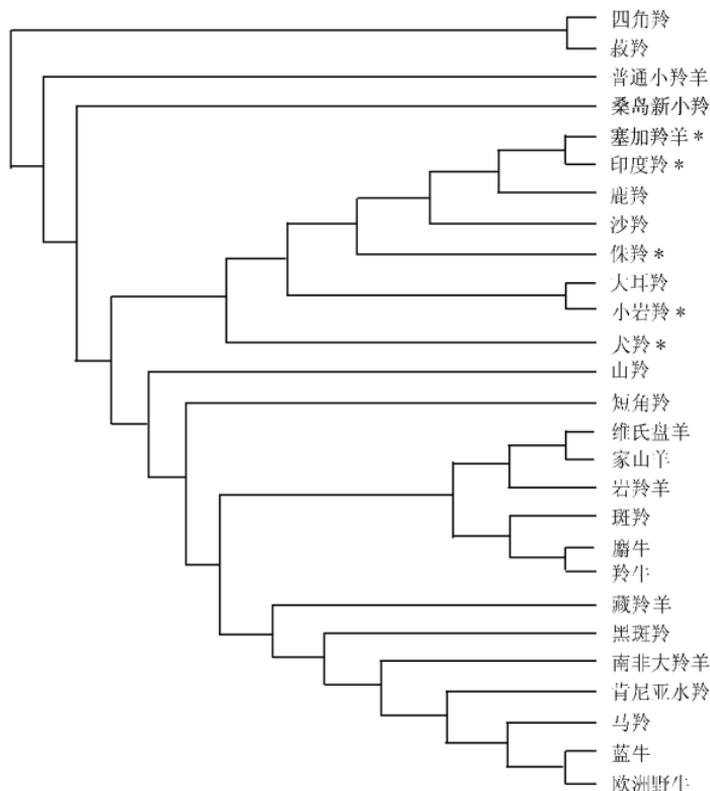


图 13.1 根据 27 种牛科动物的骨骼测量,列出了它们的进化分支树(摘自 Gentry 1992)。带星号的物种会出现在图 13.2 和 13.3。

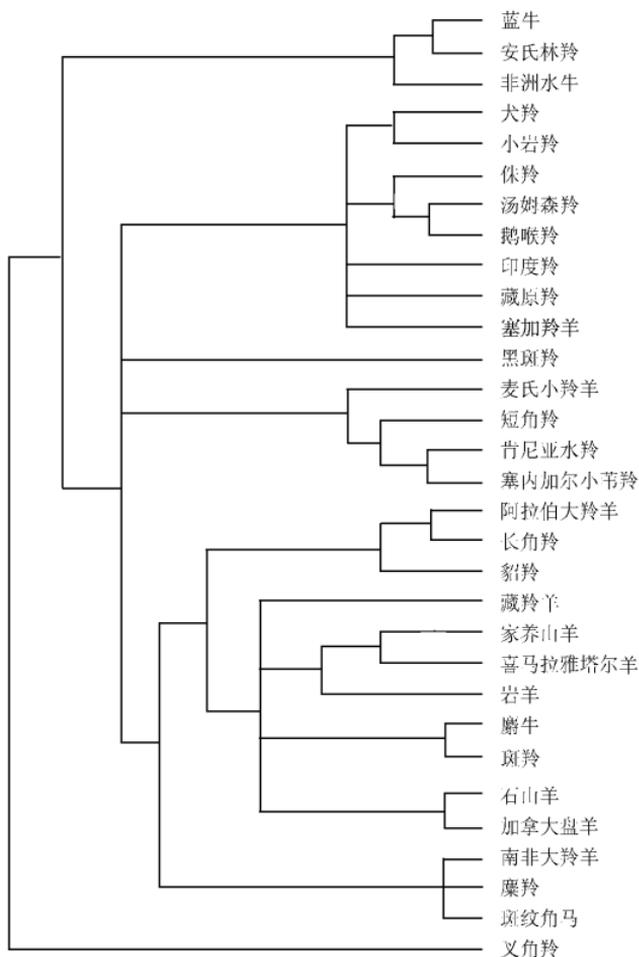


图 13.2 根据对 31 种牛科动物的 mt-rDNA 分析,列出了它们的进化分支树。(摘自 Gatesy *et al.* 1997, 他列出的进化分支树包括 57 类)

下面是我们构建进化分枝图时所采用的技术方法。我们从野外死亡的动物(表 13.1)、动物园和博物馆的动物标本上收集皮张以及肌肉样本,进行 DNA 分析,加之已公布的 DNA 基因组序列(基因库)。用苯酚/氯仿标准程序从血样中分离所有基因组 DNA (Caccone, Amato, Powell 1987),用螯合树脂提取皮张和其它器官中的基因组 DNA (Walsh, Metzger, Higuchi 1991)。采用脊椎动物通用引物,通过 PCR 技术将两种核糖核蛋白体亚单位(12S 和 16S 线粒体基因)扩增了 639 ~ 892 碱基对或核苷酸位点。对于不同地区家养山羊和北山羊的分析表明,它们的 mt-rDNA 顺列没有明显的不同,证明了这些

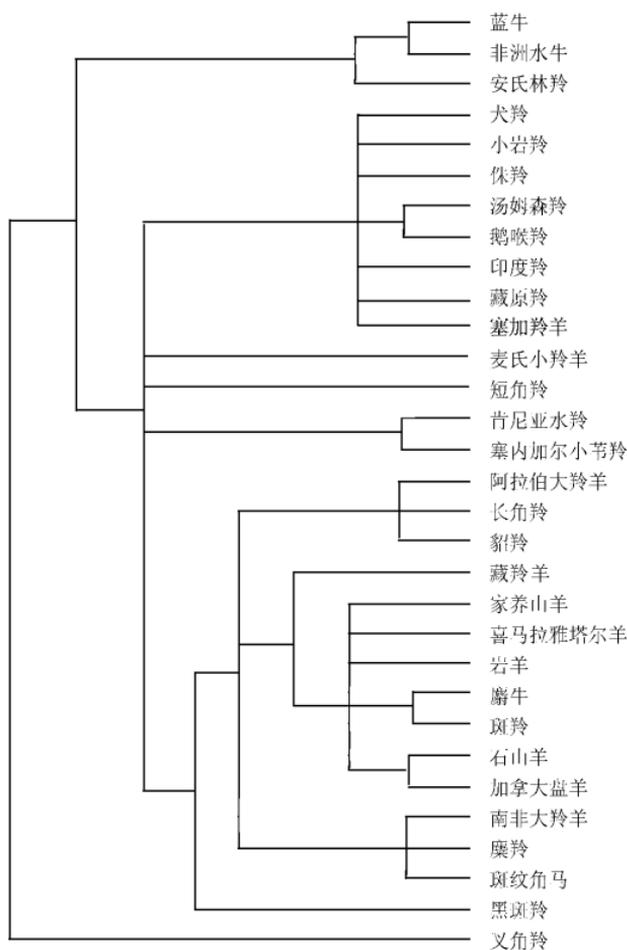


图 13.3 这个进化分支树是根据 Gentry (1992) 的骨骼特征和 mt-rDNA 的数据组合列出的。(摘自 Gatesy *et al.* 1997)

基因在系统发生研究中的有效性。PCR 产物在 ABI 自动序列仪中进行双向测序。为了客观地校正序列,我们将一些不能确定的核苷酸位点去除,并加权其它位点,采用多倍序列程序 MALIGN 2.1 (Wheeler, Gladstein 1994) 校正序列和探讨不同权重策略 (Gatesy *et al.* 1997)。最大简约系统树 (Maximum-parsimony cladogram) 的构建是以 PAUP 3.1.1 程序的搜索为基础 (Swofford 1993; Gatesy, De Salle, Wheeler 1993; Gatesy *et al.* 1997)。我们通过上述步骤对分子特征组进行反复测定、排列、权重以及组合,得出了图 13.2,并且以金特里 (1992) 的形态学数据 (图 13.1),得出了图 13.3。此外,我们还对一些羚羊亚科

(用麦氏小羚羊作为外类群)和羊亚科(用长角羚作为外类群)在中亚地区的种类另行分析,从而建立了一个严格的全体谱系,包含了这些种最可能存在的关系(图 13.4)。这些分析采用与盖茨等(1997)一样的校正参数和权重系统。

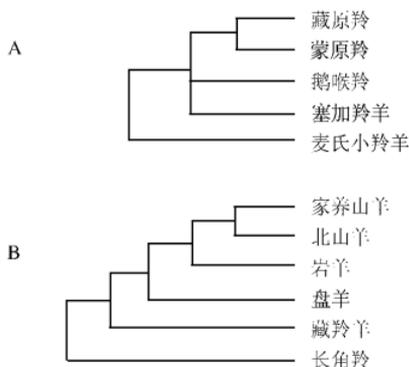


图 13.4 根据盖茨等(1997)进行的 mt-rDNA 分析和对(A)羚羊族及(B)羊族的几种动物的分别分析,绘制了严格一致树。

12S 和 16S 核糖线粒体基因在一个物种中往往表现为稳定状态,而在不同物种间存在变化,即使两个物种有亲密关系也是如此(Amato *et al.* 1995)。所以,在我们的研究中,它们可以反映进化世系中的遗传变化,从而较为理想地表明物种间遗传趋异的显著程度,但是在表明亚种水平的差异时就不甚敏锐了。这将在下文予以讨论。

### 野牦牛和双峰骆驼,野生种和家养种

对于家畜和它们的野生祖先,还未建立科学系统的命名。有时它们会有相同的亚种名或种名,有时,也会采用不同的名称,对家养动物可能只有它的土名。无论优先考虑哪些内容,家养的和野生的动物在外貌上往往存在差异(见第 7 章和第 9 章)。

在经检测的基因片段中,家养和野生牦牛有完全相同的线粒体单倍型。家养牦牛的样品采自拉萨,远离于野生种群,而且当地的牦牛与野生种应该在以往的数十年间没有任何接触。

在野生和家养骆驼样品中,在 16S 片段中存在 3 个碱基的变化(0.005%)。由于分析样品数过少,所以无法得到可确定的结论。但是,从遗传上而言,它们之间的差异已足够能将两者区分成两个亚种。

对于牦牛和骆驼的不同研究结果,也可能表明野生种和家养种在相互关联上的不同历史发展。

## 盘羊

盘羊分类一直存在争议(见第4章)。我们对西藏盘羊(*Ovis ammon hodgsoni*)和戈壁盘羊(*Ovis ammon darwini*)进行了实验分析,它们是两个在形态上差异最小的亚种,在检测的基因片段上有完全相同的单倍型。结果表明,这些动物种群在进化过程中没有足够的分化时间。

## 藏羚羊和塞加羚羊

在分类学上,藏羚羊和塞加羚羊被划分在一起。辛普森(1945)将它们归入羊亚科,塞加羚羊族。罗伊(1958)将两者划分到羚羊亚科,羚羊族(比较图13.5和图13.6)。然而,长期以来,研究人员都将这两个物种与绵羊和山羊,与羚羊或其它牛科组划分开来。斯滕代尔认为它们是羚羊类,但“有着与绵羊相近的头颅”(1884)。波科克(1910)将藏羚羊和塞加羚羊各自分为一个亚科。而班尼考夫等(1967)将塞加羚羊在亚科层次上进行划分。藏羚羊和塞加羚羊是否有关联?它们应如何划分?



图 13.5 一头雄性塞加羚羊。(蒙古亚种)

皮尔格林(1939)曾列举了藏羚羊和塞加羚羊相似的头骨特征,它们都有听泡骨、宽阔脸颊、大鼻孔以及位于后方的骨缝。这两个物种的雌性都没有角。它们在扩大的吻部都有气囊,但区别在于塞加羚羊的气囊是由一加大的鼻孔通道构成,而藏羚羊的则由两侧鼻孔内壁上的小突起组成。在一些物种中,有些独立发展了气囊结构,比如斯氏羚。对于藏羚羊,“其额骨上的窦与羊族相似,同时也与塞加羚羊和瞪羚相关”。而且藏羚羊和塞



图 13.6 在蒙古东部大草原 雄性蒙原羚正在茂盛的草甸上迁徙,它们的甲状腺特别明显。(1989 年 9 月)

加羚羊的上腭音及牙齿特征也有一些相似之处 (Gentry 1992)。

在形态上,塞加羚羊和藏羚羊都有一些特征分别与羚羊族和羊族相关。塞加羚羊复杂的前头骨缝合线和处于高位的桡骨上侧结节与羚羊族的动物十分相似,但与此同时,其后头骨的宽大前部结节以及其它一些特征与羊族类似 (Gentry 1992)。藏羚羊也有一些混合的特征,比如:许多四肢骨骼特点和羚羊族相似,而长长的骨髓和羊族一样,也同黑斑羚和貂羚相近。“藏羚羊角骨以及龙骨的衔接与羊族的相似程度大于蛮羊属,但在羚羊族中只有羚羊属和长颈羚属与藏羚羊相像。宽大的眼眶线与塞加羚羊和一些羊亚科动物近似 (Gentry 1992)。塞加羚羊和藏羚羊在皮腺上则存在明显差别 (表 14.2)。

上述这些矛盾特征的存在,使得在羚羊亚科和羊亚科之间划分明显界线的研究陷入了困境 (Simpson 1945)。皮尔格林的结论是藏羚羊和塞加羚羊“与羊亚科的关系要近于羚羊亚科 (1939)。金特里的支序图中 (图 13.1),显示出藏羚羊与马羚科和黑斑羚亲缘关系最近,但他 (1992) 又将塞加羚羊归入羚羊族,而将藏羚羊划入羊亚科。

mt-rDNA 的分析将塞加羚羊和藏羚羊清楚地区分开来 (图 13.2)。塞加羚羊与羚羊亚科相关,而藏羚羊与羊亚科可划在一起,这同金特里 (1992) 的形态学分析一致。塞加羚羊和藏羚羊的序列分化百分比是 10.03%。因此,这两个物种的相似特征或是源于原始时期,或是趋同性的结果。塞加羚羊的分类情况将在后文中与藏原羚等做进一步的讨论。

金特立(1992)的研究没有确定藏羚羊的分类地位,后来盖茨等(1997)将形态学和分子学特征联系起来,才明确了这种动物的分类。在进化支中藏羚羊是羊亚科的基本成员或姐妹类群。然而,它缺少羊亚科动物的一些形态学特点,在一些特征上,如四肢结构,却和羚羊亚科相似。与其它羊亚科的动物不同,藏羚羊的雌性个体不具角(表 14.2);成年雄性的体格大小和角长不随年龄的增长而增加。但是,这些存在差异的特征也许恰好反映了藏羚羊是这种亚科的基本成员。

在盖茨(1997)的分析中,藏羚羊和其它羊亚科的成员之间的距离相同。我们对这些动物分别进行分析,结果显示藏羚羊是羊族(表 13.4)的一个姐妹类群,如表 13.2 所示。

表 13.2 校正后的 12S 和 16S mt-rDNA 片段(463bp)序列差异百分比

		羚 羊 族				%
		塞加羚羊	藏原羚	蒙古原羚	鹅喉羚	
塞加羚羊	—		4.53	4.96	4.10	
藏原羚			—	4.75	4.96	
蒙古原羚				—	4.96	
鹅喉羚					—	

		羊 族				
		藏羚羊	西藏盘羊	岩羊	北山羊	家养山羊
藏羚羊	—		5.18	5.61	6.47	6.04
西藏盘羊			—	4.96	4.53	4.53
岩羊				—	4.31	4.31
北山羊					—	3.02
家养山羊						—

## 岩羊

我曾在一篇文章中写到：“岩羊同时具有与绵羊和山羊相似的特征,导致了令人迷惑不解的联系。岩羊没有下垂胡须,在膝部没有皮肤硬化,它们身上的气味轻微,雌性只有很小的几乎没有作用的角。这些都是绵羊所具有的典型特点。但另一方面,它们同山羊一样长着宽扁的尾巴,且腹侧面裸露,前肢有明显的斑纹,还长着假蹄。岩羊的角“像那些东山羊”(Schaller 1977b)。如莱德克(1898)所说,岩羊“角的形状和颜色与山羊一样”,后头骨基处骨骼也与山羊相似。他认为岩羊是处于绵羊和山羊之间的一个物种。

与之相反,波科克(1901)将岩羊看作变异的山羊。其它一些研究者将它与绵羊划得最为接近(Wang, Hoffmann 1987)。染色体和核型分析显示原始的山羊祖先产生了山羊属( $2n = 60$ )和岩羊( $2n = 54$ ),而后是其它羊族属(Bunch, Nadler, Simmons 1978; Bunch, Nadler 1980)。

分子分析的结果表明北山羊和家养山羊属姐妹类群,而塔尔羊也与两者关系很近(图 13.2 和图 13.4)。岩羊却正好在这一物种群组之外,它与山羊的关系要近于盘羊和其它盘羊属动物(图 13.4 和表 13.2)。

## 原羚

在中亚,生活着 5 种原羚,包括塞加羚羊在内。其中 3 种属于原羚属,①一种属羚羊属。原羚属动物的头骨可以与羚羊属的区别开,因为前者缺少眶前凹陷,有长长的鼻骨且顶端呈尖状(Groves 1967)。原羚属的动物(除了蒙古原羚)或是没有腺体,或者已经退化,这同鹅喉羚以及其它羚羊属动物相反,后两者长有眶前腺、足下腺、腹股沟腺和腕骨腺(表 14.2),有人认为原羚属动物在两只角后各有一角后腺(Pocock 1918)。

在原羚属中,普氏原羚被艾伦(1940)认为是藏原羚的亚种,但格罗夫斯(1967)则把它们看作一个种,因为它们长有独特的角形和头骨特征(普氏原羚的 mt-rDNA 还未进行分析)。

蒙原羚归为原羚属的划分较为含糊,有时它会被单独划作一个属,称作 *Prodocas* (Pocock 1910; Allen 1940)。它与另两种原羚属动物相似,有浅黄色皮毛,但没有脸部或侧面条纹,短小的尾端呈黑色,周围有白色臀斑(10~13cm)(图 6.2)。蒙原羚的角粗壮,形状独特,有 20~25cm 左右长(图 6.2)。它们没有眶下腺和腕骨腺,或腺体退化。但是与其它原羚属不同的是,蒙原羚被认为有腹沟腺以及其它原羚没有的阴茎端腺(Pocock 1918)。雄性的喉部有一突起,像是小的下垂皮肉。蒙原羚比其它原羚属动物大,而且有明显的性二型。在蒙古东部草原上,我们在 1993 年 11 月和 12 月间测量了 169 头蒙原羚的重量,102 头雄性个体的平均体重是  $41.1 \pm 5.4\text{kg}$  (最大为 52.6kg),67 头雌性个体平均重  $32.4 \pm 2.2\text{kg}$  (最重为 37.2kg)(S. Amaglanbaatar 个人通信)。

mt-rDNA 的分析支持了原羚和塞加羚羊是单系群的观点。鹅喉羚是非洲汤姆森瞪羚的姐妹类群(图 13.2)。同样,藏原羚与蒙原羚也是姐妹类群(图 13.4,表 13.2)。索玛等人发现蒙原羚和塞加羚羊有一个完全一致的染色体组,并指出这两种动物“在分类上有非常紧密的关系”(1979)。在我们的严格一致树(Strict-consensus tree)中,没有解

① 原羚属拉丁名 *Procapra*, 羚羊属拉丁名 *Gazella*。除此之外,其它各处出现的“原羚”,为对应英文“gazelle”的中文名——译者注。

决这三个亚洲羚羊属血统的系统发生关系(羚羊属,原羚羊属,塞加羚羊),所以仍保留了三分法。

## 讨论

通过支序分析,对系统发生关系进行逻辑性推断的方法,已得到纳尔森和普拉特尼克(1981)较为系统的发展,而且正如本章所示,在形态学数据的基础上加入分子水平的分析,有助于解决牛科动物系统发生学和分类学中一些含糊不清的问题。现在,还不知道分子钟假设在这一组中的应用可以达到哪一层次。我们已得出了中亚地区羚羊族和羊族中一些动物种类的DNA序列差异百分比,用以粗略地显示分支分化的相对时间。此外,这些有关差异的资料能为调整种以上层次的分类提供支持,减少分类的主观性(Avise, Aquadro 1982)。

通过不同的分析,我们得出以下结论:

我们的研究和盖茨等(1997)的研究,有力地支持了将藏羚羊归入羊亚科以及将塞加羚羊归入羚羊亚科的观点。塞加羚羊族应该删除。

藏羚羊也许是羊族其它种类的姐妹种,也许仍无法判定它与其它羊亚科动物的关系,这个问题可能要追溯到牛科动物在第三纪中新世的大扩散。当时正值羊类和羚羊类动物在进化路线上发生分化(Vrba 1987)。藏羚羊的祖先也许在青藏高原上得到了发展,已成了一种羊类动物,与典型的羚羊一样适应了平原而不是地势起伏区域的生活。当藏羚羊的亲缘关系已清楚的时候,还不能解答它应归入哪个族。如果将单型作为一种判断标准,那么羊族和羊羚族并不是自然发展的类群(Groves, Shields 1996; Gatesy *et al.* 1970)。羊牛族——麝牛与羊羚族的斑羚归为一类,而加拿大盘羊和石山羊的位置关系也有些反常(图 13.2)。所以,羊亚科以下的族命名并不能反映系统发生上的关系,可能需要重新进行关系构建。

藏羚羊应被另外划分成一个族吗?序列差异百分比在藏羚羊和其它羊类物种中并无显著差别(表 13.2)。但是,从形态上看,藏羚羊非常特别,而且 mt-rDNA 的支序分析显示它是羊亚科中最为基础的成员(图 13.4)。从这些特点推断藏羚羊应属于它自己构成的族——藏羚族。

形态学分析显示藏羚羊和其它牛科动物的关系上存在一个反常现象。皮尔格林(1939)和金特里(1992)强调,解剖学上的相似性使藏羚羊与羚羊亚科或羊亚科都有关联。但形态学(图 13.1)和 mt-rDNA(图 13.2)支序图,以及它们两者结合的结果(图 13.3)清楚地表明,羊亚科与马羚族及猢猻族有最为密切的关系,而不是与羚羊亚科。一份支序图能代表物种结构层次中各种事实的客观序列,而且如果将其它证明先放于一边,在

分析中使用的特征已提供了最好的资料,它们表明藏羚羊与原羚的关系要比它与角马或貂羚的更早。

岩羊的不同形态特征使它好像处入绵羊和山羊两者之间,但分子学分析表明岩羊与山羊关系最近。

在原羚中,塞加羚羊和羚羊族有密切关联,目前它也正归入这一族中。然而,新小羚羊族和羚羊族可能不代表自然类群(Gentry 1992; Gatesy *et al.* 1997),而且这一亚科的划分将有可能被修改。根据形态学和分子学标准分析,原羚属和羚羊属普遍存在差异。藏原羚和蒙原羚是否同属于原羚属,还是分入不同的属,这在我们的研究中仍未得以解决。mt-rDNA 的数据表明它们是姐妹种类,而部分序列的遗传分化距离在其它相关种类中也有发现。但是,藏原羚和蒙原羚的序列差异较大(4.75%),比如相对而言,鹅喉羚和汤姆森瞪羚的分化是 2.20%。蒙原羚在腺体和其它生理特征上也有特殊之处。这些证据使我们在将蒙原羚划入最恰当的族时举棋不定,所以目前最为省力的决定是把它归入原羚属中。

在这一章中,我们仅仅研究了一些中亚的牛科动物,其中的藏羚羊、塞加羚羊、岩羊和蒙原羚等之间的系统发生关系一直都未研究清楚。虽然我们的分析已澄清了一些问题,但对许多方面仍然迷惑不解,其中包括在属和族层次上的划分中存在本质上的主观判断。

# 第14章 青藏高原上牛科动物的系统发生学

## ——通过行为学的比较讨论牛科动物的系统关系

蜀道难，难于上青天。

唐代诗人 李白(公元 701 ~ 762)

通过对形态和分子学特征的分析,我们已建立了牛科动物的系统演化史的总体框架,可是对一些属和族的关系还不甚明了(见第13章)。一直以来,在对牛科动物的进化研究中都没有涉及行为模式的分析,其实由于这些行为变化很小,所以其结构和模式也可以被看作形态特征(Lorenz 1961)。梅耶和阿什劳克(1991)曾提到:“在分类特征的研究中,行为无疑是最重要的判断根据之一”。通过对行为的分析,比如对藏羚羊和蒙原羚的研究,我们也许能阐明亲缘关系密切的牛科动物的系统地位。此外,在比较同族关系的时候,我们必须对动物如何适应环境的功能要求进行探讨。对于牛科动物而言,虽然它们在体格大小上有所差别,但在总体形态特征上是相似的,而且其中许多种类已成功地适应了相当开阔的环境(Eisenberg 1981)。这将有助于进行行为比较结果和形态及 mt-rDNA 分析结果的对照。

在牛科动物的社群中,行为标准以一系列的视觉、嗅觉、触觉和听觉信号为基础,这些信号可以帮助我们对动物个体间的相互作用进行预测。许多牛科动物的总体行为已经有过描述,其中包括青藏高原的种类及它们的亲缘种类(Schaller 1977b;Walther 1979;Estes 1991)。这些动物的行为模式有很大的区别,至少有些种类有其独特的行为组成。我在下面的段落中,将先简要地介绍岩羊、藏羚羊、藏原羚、蒙原羚、塞加羚羊和牦牛的一些行为特征,从中我们可以看到这些动物在行为表现模式上的多样性和它们代表的社会关系。然后,我对不同牛科动物的行为进行比较,范围涉及所有的大类。最后,我将比较形态学和分子学的分析结果,讨论这些行为模式的现实意义。

## 动物行为

在本项目中,我们只对藏羚羊的行为做了详细的研究。因此,我在零碎的观察数据中,加入了文献数据。在牛科动物中,特别是性两型的物种中,雄性个体与其它个体间的交流比雌性更多、更强烈(Schaller 1977b),所以我把重点放在对雄性动物个体的描述上。具种特征的行为模式主要出现在攻击行为和交配行为中。攻击行为或是表现为间接性的胁迫,或是直接性的威胁和进攻。在人类的观察中,动物的气味很难加以察觉和解释,但它们的视觉信号对我们而言是最为明显的,而声音信号只能偶尔作为其它信号的补充。

### 岩羊

岩羊是绵羊还是山羊?山羊(*Capra*)的体格健壮结实,适应于它们所在的地势陡峭的地区。相反,绵羊(*Ovis*)的体型有两类,绝大多数欧亚的绵羊物种身体柔软,适合在地势起伏的区域快速奔跑,北美的种类身体结实。与山羊不同的是,绵羊遇到危险时首先逃向悬崖峭壁。岩羊(*Pseudois*)的体格和山羊以及北美绵羊相似,只是在生境选择上更类似于后者。我(1977b)曾详细地讨论过岩羊行为的姻亲关系。

通常而言,不同羊族的行为都极为相似,但是山羊有些行为和绵羊有明显的区别。所有的羊族都通过角的冲撞建立它们在社群中的等级地位。山羊先用后肢站立,直起身体,然后再向前用角接触对手,这一技巧显示了山羊对陡峭地形的良好适应。绵羊可以在5m或更远的距离内冲撞对手,它们或是四肢着地,或是只用后肢着地。岩羊之间的冲突行为一般和山羊相像,但有时也会像绵羊,在远离悬崖的地方对攻击形式的选择较不严格。

在山羊中,大部分的攻击都包括公然的威胁和进攻,较弱的个体会逃避这种攻击。但是,绵羊则更多地以一系列动作测试对方的力量并进行示威。事实上,较弱的绵羊个体在受到威胁时,会用角和脸部摩擦占优势个体的同样部位,作出友好的姿势表示自己地位低。岩羊也有摩擦的动作,只是摩擦部位是对手的臀部(图14.1)。

在群体中占优势的羊族动物做出的温和动作包括:颈部压低并前伸,扭曲颈部以及踢腿。有时某个动作单独出现,有时则是几个动作连贯进行。一种典型的顺序是:一头雄性个体从后面接近另一个体,颈部压低并且向前伸(吻部向前伸),当它接近时,就在后者侧面靠近体侧旋转头部,这种模式是羊族特有的。然后,它会站在后者侧面靠近臀部,用一前肢踢一次或几次,动作十分温和,有时甚至没有接触到对方。这些动作多发生在交配时期,偶尔也会在雄性的争斗中出现。在遭遇入侵攻击时,绵羊经常使用踢的动作,但山羊却没有,这一点岩羊和山羊很像。发情的雄性山羊会用嘴含着阴茎并将尿液喷在自己身上,而绵羊没有这样的行为。岩羊也常常用嘴含阴茎,但没有喷尿液的动作(图14.1)。



图 14.1 一头雄性岩羊以顺从的姿势温和地摩擦另一头的臀部。它们左侧的一头雄性个体正用嘴含阴茎。

这张照片摄于尼泊尔。

根据这些选择出的行为模式,我们如何在分类中推断岩羊的亲缘关系呢?绵羊和岩羊都以摩擦作为表现友好的姿势,但摩擦部位不同,行为的进化呈趋同性。岩羊的冲撞与山羊十分相似。它们都会在发情时期用嘴含住阴茎,但前者不像山羊那样将尿液喷在身上,所以岩羊的行为好像处于较早且较为简单的阶段。这一证据意味着岩羊与山羊属的关系十分密切,不过同时保留了一些绵羊的特征。

## 藏羚羊

在第3章中,我已对藏羚羊的许多行为进行了介绍,所以在这一部分中将着重介绍雄性藏羚羊的优势行为和交配行为。

### 优势行为

藏羚羊在个体间出现的优势行为都显得十分微妙,当一头雄性藏羚羊突然遇到另一头同性个体时,它会临时地转向一边或者开始低头觅食。雄性藏羚羊常常以昂首挺胸的姿势,僵直地向前移动,以此显示它那引人注目的冬季毛色、与众不同的向前弯曲的长角以及它的强壮体格。当一头雄性藏羚羊摆出昂首的姿势时,轻巧而细长的角,黑色的脸颊和四肢以及与之形成强烈对比的白色下颌和脖子,使它看上去就像一个可怕的幽灵,至少

对于一位人类观察者而言会有这样的感觉。一般而言,一头雄性藏羚羊会持续好几分钟独自站立着,竖直脖子,前后肢分别向前向后伸展,就像在展示它的容貌一样。有时一头雄性藏羚羊侧身站在另一头面前展示它的侧面;有时两头雄性藏羚羊平行走动或者小跑2~3m。其中一头会超越另一头,并侧身站立阻止另一头的前行。当一头雄性个体阻止另一头雄性个体接近雌性个体时,普遍采用后一种行为。

雄性藏羚羊还有另外三种与众不同的炫耀方式。在藏羚羊昂首的同时,它会向上伸直脖子,抬起吻部,露出白色的喉部(图14.2,左)。炫耀动作包括吻部向上轻抬和向前伸。与此同时,它的行走步伐小而急促。另一个低头动作看起来和昂首动作截然相反。藏羚羊拱起脖子,头朝下,吻部几乎碰到地面上,就像在吃草(图14.3,右),它把尾部紧贴于臀部,耳朵向后,角尖向前,并且僵硬地向前行走。通常,雄性藏羚羊会从对手的身侧经过,但偶尔会笔直地走向对手或者平行于它。两头雄性藏羚羊也会同时采取这一组动作,直接指向对方,用以威胁对手,这与昂首动作不同。第三种显示优势的方式是压颈。雄性藏羚羊将颈部向下压,吻部下倾,角尖向前,就像已准备好要向前猛刺出去。同时,它的15cm长的尾巴水平或角度更大些地竖起,尾巴下面的长毛向下垂着,恰似一面三角旗帜(图14.2,右)。藏羚羊以这一姿势向另一头藏羚羊小跑或奔跑过去,无论对方是雄的或是

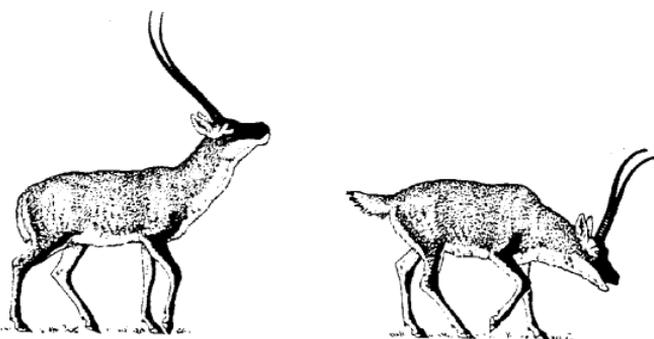


图 14.2 雄性藏羚羊的展示: 昂头(左)和压颈(右)。(Richard Keane 绘制)

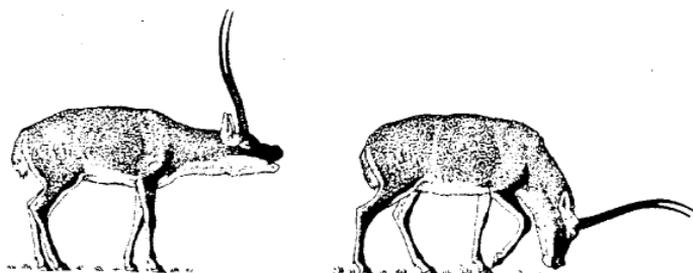


图 14.3 雄性藏羚羊的展示: 吼叫(左)和低头(右)。(Richard Keane 绘制)

雌的,或者在一个群体中穿过,但没有明确的对象。当雄性藏羚羊强劲有力地做这组动作时,就表现出明显的侵略性,有意要惊吓和改变其它个体的位置,别的藏羚羊常常躲闪或逃走。但当对方是雌性时,雄性藏羚羊就会以走代替奔跑,显示出几乎完全顺从的样子。

处于发情期的雄性藏羚羊经常发出吼叫或嘶哑的声音,就像蟾蜍发出的声音。或者它们会从“喉部发出低沉的吼叫……向所有的个体发出挑战”(Rawling 1905),鼻腔则无疑成了共鸣器。雄性在吼叫的时候,通常压低它的颈部,稍稍抬起吻部并张开嘴巴(图14.3左)。不过,它也会在上文提及的昂首或压颈的同时发出声音,刺耳的声音能够更加强这些动作的作用。吼叫的对象包括雄性和雌性(图14.4)。



图14.4 一头雄性藏羚羊面对另一头,向它发出吼叫,后者则将头部转向一侧。第三头雄性个体压低颈部,保持顺从的姿势。

在直接的攻击中,雄性藏羚羊快速低头,将它的角指向对手,或是刺向对手,或是向它疾奔过去,这些动作常用于阻止入侵者。一头雄性藏羚羊追逐对手的距离从几米到1km都是很常见的情况,特别在竞争雌性配偶的时候更是如此,但是,这样的追击很少发展为身体上的接触和攻击。事实上,追逐者有时给人的印象是,在它非常接近对手时,它会特别小心,避免超过对手或妨碍对手的逃跑。我们很少观察到藏羚羊间角对角的对抗,仅有的两次是在1991年12月内20小时的观察中发现的(图14.5)。有一次11月份在青海,我们看到两头雄性藏羚羊面对面站着,头部向前,抬起吻部相互吼叫着,然后低下头,两者

的角彼此交叉锁住。它们互相推挤、扭动、分开,然后又用角抵触对方。这样的行为反复了几次,直至其中一头藏羚羊转向一旁,并被另一头追逐了一小段距离才告结束。正如罗林(1905)和普泽瓦斯基(1876)报道的那样,由于藏羚羊的双角是相当危险的武器,所以它们通常会避免正面攻击,防止造成伤害或死亡。



图 14.5 两头藏羚羊发生轻微的争斗。

炫耀行为或威胁行为大多在两头雄性藏羚羊之间展开,但有时也有三头或三头以上的参与者。比如,一头雄性藏羚羊先向一个对手做出昂首的动作,然后转向一边,在经过另一头雄性个体时做出低头的动作。偶尔有些雄性藏羚羊间会发生混战,它们做着昂首、压颈、追逐以及其它显示等级的动作,并且会持续一分钟或更长。在 20 小时的观察过程中,我一共记录了 54 次两个个体间的优势交流。其中 28% 是昂首,28% 是压颈,18% 是低头,还有 4% 是角对角的对抗。

藏羚羊一般以转身或者离开来表示顺从,但它们也会采用压低颈部和头部的姿势示弱(图 14.4)。这种姿势与攻击性的压颈相似,但是尾巴下垂,几乎原地不动而且不会发出声音,给对方被征服的感觉。

### 交配行为

当我们于 1986 年 11 月 18 日到达羌塘东部时,当地动物的行为表明它们已进入了交配期。而 1991 年 12 月我们在羌塘保护区又一次观察到了动物的交配行为。在 12 月 12 日,当雄性藏羚羊在雌性面前表现得更加活跃和温和时,交配期就进入了高潮期。我们在 12 月 16 日和 22 日观察到了爬跨行为。经过一个月左右的预交配后,藏羚羊就进入了交

配期的主要阶段,而且一直持续到第二年的一月。此时,一百头或更多的藏羚羊会聚集到有充足食物的平原地带和平缓的山坡等地点(见表3.13)。在集群中,一头雄性藏羚羊和一头或一头以上的雌性形成特征性的小组合,不过我们也观察到了单独行动的雄性个体、雌性小群和有两头以上成年雄性个体在内的混合群(见表3.14)。

在羊亚科中,许多种类可以按角的长度或其它表型为标准划分等级,只要看一下对方就能估计出相对的年龄和力量,但4岁及4岁以上的成年雄性藏羚羊都有大致相同的体格和装饰物,所以缺少等级划分系统。然而,在有众多成年雄性的社群中,每一雄性个体都必须在几周内设法接近发情的雌性,同时面对许多强劲有力的“情敌”。牛科动物的雄性个体通常有三种交配组合体:①建立自己的领域,驱逐其它雄性个体,但欢迎雌性的光临;②一次只与一头发情雌性在一起;③建立自己的配偶群,但不局限在某个特定地点(Jarman 1983)。我们的观察显示藏羚羊采用第三种形式——配偶群。

单独的雄性个体通常有昂首和压颈的动作并伴着吼声,追逐和引诱单独的雌性和雌性群(图14.6)。雌性个体在一头雄性个体接近时,常常会避开,而雄性或者追逐它们100m甚至更远,或者突然停下,等待其它过路的异性。可是,如果雌性个体不逃避而是呆在它旁边,那么雄性个体就会在雌性觅食和休息时笔直地站在一旁。有时,一两头雌性个体会逃离雌性配偶群,那么雄性藏羚羊就追赶堵截它们并试图将其赶回原处。可能由于一头雄性很难控制大量的雌性,所以雌性配偶群一般都较小。1991年12月份的调查中,我们找到312群分别由一头雄性控制的配偶群,其中70%包括1~4头雌性,25%为5~8头雌性,其余有9头以上的雌性(图14.7)。一头雄性和几头雌性个体的联合大都十分短暂,特别在预交配期,雌性会突然离开,有时甚至雄性也会如此。在一个配偶群中不会有两头以上的成年雄性个体,雌性群的拥有者会将其它同性个体驱逐出去,除了亚成体可能被留下以外。以下有两个例子介绍了配偶群的解散:

一头雄性藏羚羊和6头雌性藏羚羊正在慢悠悠地觅食,突然其中3头雌性一起小步跑开,雄性藏羚羊刚追不久就马上停了下来,因为它发现在100m远的地方出现了另两头雄性个体。于是,它向那两头个体跑过去,三头雄性做着压颈的动作,相互追逐,吼叫,直到两个侵入者离开为止。但与此同时,另有一头雄性带走了两头雌性藏羚羊。所以当获胜的雄性回来时,只发现一头雌性个体,而这头雌性藏羚羊也试图离开。当它追上去时,那头雌性便加速跑开了。结果,那头雄性藏羚羊的配偶群不复存在,它只得向另一些藏羚羊跑去。

有一头雄性藏羚羊拥有8头雌性个体。其中一头雌性突然跑开,雄性藏羚羊追了一小段距离后回到配偶群中(一头单独的雄性出现在逃跑的雌性身边,并跟着雌性到其它个体中组成了新的配偶群)。15分钟后,又有一头雌性个体快速逃离,雄性藏羚羊一开始紧紧追逐在它身后,但不久就失去了这头雌性。过了一会儿,有两头雄性藏羚羊疾步走向配偶群。该群体的“男主人”跑上前去,但两个闯入者已调转方向在离群体100m远处徘徊。

徊。就在此时,另一头雄性像是预先安排好一样冲入配偶群中一边做压颈的动作一边吼叫。当雄性主人冲过来接受这一挑战时,它用角与闯入者进行了一次撞击,此刻,前面提及的两头雄性个体也来到配偶群中。示威和追逐动作驱散了雌性个体,一头雄性尾随三头雌性藏羚羊而去,另一头则带走了一头雌性。最后原配偶群中只剩下一头雌性个体,但不久它也离开了。原先拥有配偶群的雄性藏羚羊在原地徘徊了几分钟后也走了。



图 14.6 一头雄性藏羚羊在接近一群雌性时,摆出昂首的姿势(1991年12月)。

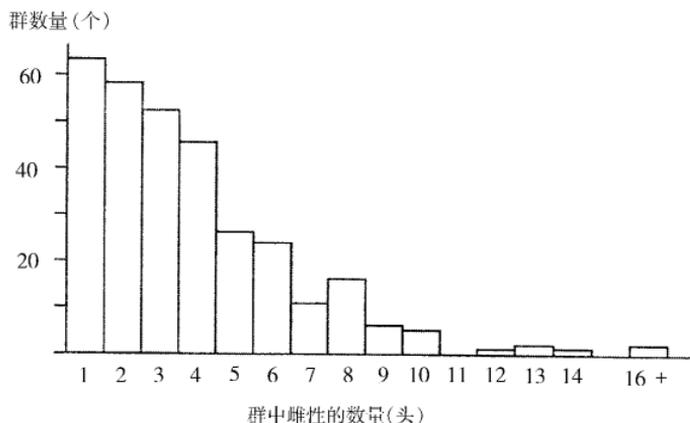


图 14.7 1991年12月的交配期中,一头雄性和配偶组成的群中雌性藏羚羊的数量,样本数是312个群,1191头藏羚羊。

在交配过程中,雌性藏羚羊的行为会有所变化,雄性也会展示新的行为模式。雌性藏羚羊常常接受雄性个体的接近。当雌性逃避时,它会暗示雄性个体追逐它,而不是真正的逃跑。雌性个体经常绕回来,在配偶群中与雄性藏羚羊相互追逐。如果雌性个体停下来,雄性会摆出压颈的姿势向雌性跑去,就像要雌性再次逃开一样,或者雄性个体会站在雌性个体身旁或身后。如果雌性藏羚羊走动,雄性个体就跟随雌性个体,同时做出昂首姿势,并且它会采用一种独特的步伐,前腿僵直地抬起,像走正步一样。当雄性个体接近雌性的臀部时,它会一次或几次抬起前肢,做踢腿动作,稍稍掠过雌性的大腿,同时上下摆动尾巴。我们曾观察过一次片断的和一次完整的交配过程:雄性藏羚羊以后肢直立并保持平衡,前肢下垂,轻轻接触雌性,以获得支持。当雌性缓缓走动时,雄性用两后肢行走,几次插入阴茎交配之后,才四肢着地行走,下文记述了一头雄性和 5 头雌性的交配情景:

雄性藏羚羊站在它的配偶群旁吼叫着。当雌性个体缓慢行走时,它以昂首的姿势跟着,吼叫,然后走到一头雌性旁,用颈部下方对着雌性的臀部。雄性个体用一条前腿在雌性两边做踢的动作,但雌性闪到一旁。雄性个体又转向另一头雌性,以正步步伐跟着它,吼叫着。雌性藏羚羊停下来,雄性个体便靠近雌性,踢并且竖起身子以后腿站立。但雌性个体向前走开。雄性藏羚羊又跟上,继续踢的动作并直立起来,但雌性个体再次向前走。当雄性藏羚羊再次尝试时,这头雌性羚羊逃开了。雄性个体在它身后昂首吼叫。回到它的配偶群中后,雄性藏羚羊昂首穿梭于雌性个体间,当雌性走开时,它就以压颈的姿势跟着。

所有牛科动物中,雄性个体都从后面接近雌性个体,并做出低头、伸直颈部的姿势。由于走动缓慢,而且降低身体,实际上有时就是蹲伏的姿势,所以雄性个体追逐雌性的可能性明显减少。藏羚羊很少摆出这样的姿势,即使有这样的动作,其持续时间也很短。我不能确定,雄性藏羚羊偶尔是否会做出幅度较小的压低身体,伸直脖子并压低颈部的动作。许多牛科动物的雄性个体还要嗅、触和舔雌性外阴,这些行为也许能刺激雌性个体排尿,在雌性排尿时或排尿后,雄性就嗅闻尿液,然而抬起头卷唇。这一动作显然是为了使上腭犁鼻器管道打开,雄性可由气味了解雌性发情程度(Estes 1972)。但是,我们没有看到雄性藏羚羊嗅触雌性,不过有几次看到雄性个体嗅雌性排出的尿液和粪便,再卷唇。在牛科动物中,雄性常在嗅闻尿液后做出压低身体伸直脖子的动作,可是这种联系在藏羚羊中十分罕见。

在我们 20 小时的观察中,记录了 204 次雄性和雌性藏羚羊间的接触,雄性个体会采用 1 种以上的动作。其中,追逐最多(32%),随后有压颈(26%)、昂首(22%)、正步走(14%)、一阵踢腿(3%)、卷唇(2%)和爬跨(1%)。通常,藏羚羊的交配给人以突然和短暂的感觉,炫耀展示和接触都很匆忙。

藏羚羊和岩羊不同,后者与羊亚科有密切关系,甚至连其亚科中的族和属都已经清楚。但藏羚羊的行为与任何一族的联系都难以确定,这一点会在下文讨论。

## 藏原羚和蒙原羚

原羚属的行为还未曾研究过,目前我也只是做了少量观察。成年雄性藏原羚会使用固定的粪场,后肢向后移动,降低腹部高度,然而排尿。随后,它向前移动后肢,蹲得很低,进行排便,所以排尿—便的过程是连续进行的。雄性藏原羚常常单独地呆在一些地方,很少活动,只有受到干扰,它们才很不情愿地离开。羚羊亚科动物的这种模式是领域行为的表现(Walther, Mungall, Grau 1983)。与羚羊属动物不同,藏原羚缺乏眶下腺,没有明显的标记植物的行为,但它们会用角接触成簇的草和低矮灌丛。当两头雄性藏原羚相遇时,它们彼此面对面站立,迅速低头,身体前倾,互相用角抵触、推挤、扭动头部,前腿伸直抵地,固定不动,有时在争斗过程中藏原羚的角并不彼此接触。受到惊扰的藏原羚会做出腾跃式①跳跃,它们白色大臀斑上的毛竖起来,闪动着,这种行为在幼年藏原羚中更易出现。新生幼仔活动极少,在出生后第1、2周或更多时间内,它们俯卧在地上,伸长脖子,颈下部贴着地面。除了眶下腺标记的特征,藏原羚的许多行为都与羚羊属的种类相似(Walther 1979; Walther, Mungall, Grau 1983)。

蒙原羚有迁移或在一定范围中移动的习性,而且组成的群常常有几千头之多(Lushchekina *et al.* 1986)。1993年7月,我们观察到一个至少有25 000头蒙原羚的群。虽然雄性蒙原羚通常与雌性分离活动,但混合群在一年各个季节中还是较为常见,这与藏原羚不一样。比如9月我们看到一个群,共280头蒙原羚,其中成年雄性42头,亚成体雄性13头,157头雌性和68头幼仔。在我的总样本中这一群体的雄雌比例为35:100,有时少于40:100( $n=5 \times 100$ );另一样本为50:100( $n=5 \times 133$ ) (Suchbat *et al.* 1989)。在移动群中的蒙原羚会发出忧愁的高音叫声,就像在高空飞行的鹅发出的声音。腾跃极为少见和短暂,只有2~4次低跳跃加上有时出现一次高跃。没有人观察到蒙原羚使用粪场或标记行为。雄性个体偶尔会在排尿时将后腿向后伸出,在排便时也会有下蹲动作,但我未见过这两个动作先后相联出现过,这与藏原羚或鹅喉羚不同。新生幼仔出生就可站立,虽然时常休息,但一直跟随着它们的母亲(A. Lushchekina 个人通讯)。

我在1989年12月22日观察了一次蒙原羚的交配过程。单独的或两只同行的雄性蒙原羚和一些雌性小群在平原上分散活动着。而混合群以一头雄性和一头或几头雌性最为典型。我们记录的29个混合群中,76%有一头雄性,其余有2至7头。当雄性追逐并接近雌性时,它会反复抬头或昂着头,以便其深褐色甲状腺体十分明显,同时它那粗短的尾巴会直直地竖起。雄性蒙原羚追逐雌性或疾步走向正在闲逛的个体,但不是等级高低的表示。蒙原羚的这些行为和藏羚羊相近。

① 腾跃式跳跃(spronk)动物受惊扰后突然跃起,前后肢同时腾空伸直,似僵直状。(译者注)

蒙原羚没有粪场,它们用响亮的声音进行交流,还有简洁的腾跃,而且胎儿发育完善,一出生就可行走,这些特征都同藏原羚有显著差别。蒙原羚似乎没有领域的划分,这与藏原羚相反。单从行为上考虑,有人就会推判这两个物种处于不同的属。

## 塞加羚羊

与藏羚羊和蒙原羚相同的是,塞加羚羊也有迁移行为。而且也有性二型特征,雄性平均重43kg,雌性31kg (Bannikov *et al.* 1967),这与原羚和藏原羚不同。在交配期,一头雄性塞加羚羊会组织一个有5~10头雌性个体的配偶群。为了维护这一群体,雄性个体要追赶离群的雌性,并攻击入侵雄性。雄性塞加羚羊与其配偶群的移动范围有3~10 km,但这是它们的专属领域(Heptner, Nasimovic, Bannikov 1966)。此间雄性的行为包括:抬起吻部,竖起尾巴,鼓起长吻般的鼻子,并发出吼叫和呼噜声(Pohle 1974)。塞加羚羊显然没有粪场。雌性塞加羚羊妊娠期为5个月左右,比蒙原羚少一个月(Miyashita, Nagasa 1981)。雌性一胎产一至两头晚成幼仔,出生后它们要卧地8~10天左右(Heptner *et al.* 1966),这一时间少于藏原羚和羚羊属的幼仔。我们还不知道塞加羚羊是否会腾跃,但它们偶尔会做出一个较高的“观察跳跃”,特别在斗争开始时(Sokolov 1974)。这使人想到蒙原羚的行为。塞加羚羊在奔跑时有其特别的姿势:头部和颈部压低,就像一只疾跑的啮齿动物。在大群体行进中,塞加羚羊会发出嘶哑的叫声(Heptner *et al.* 1966)。与蒙原羚一样,塞加羚羊也是一种非常独特的羚羊族动物,它的行为与藏羚羊十分相像。

## 野牦牛

牛科有两个主要的进化分支,其中鹿牛羚族、菽羚族和牛族分为一个进化支,其它族则属于另一个进化支(图13.2)。牦牛是前一进化支在青藏高原上唯一有分布的物种。

除了雄性亚洲水牛在一定生态条件下有领域外(Eisenberg, Lockhart 1972),其它牛族都是非领域性动物。在发情期,一头雄性牦牛有一头雌性配偶,雄性会常常站在雌性旁,有时接触雌性身体,有时紧紧跟随雌性。在伴随雌性的时候,雄性会去舔雌性脸颊或肛部,有时稍稍离开用角顶地,或对着任何接近它们的雄性个体摇摆双角。

我曾在其它文章中描述过家养牦牛的攻击行为(1977a),而野牦牛的行为与家养种十分类似。野牦牛最为独特的挑衅行为是展示它侧面的强壮形象,特别是背部突起和像斗篷一样的黑色长毛。在攻击时,牦牛会向着同一方向站立,或反向站立,并保持3~6 m距离,有时静止不动,有时则绕着另一头雄性个体身边慢慢走动。这样的显示行为会持续5分钟甚至更长时间。一种直接的攻击性威胁行为包括低头将角尖指向对手,并向对手刺去,有时刺向一侧,有时则钩住对方一只角。在争斗中,两头雄性牦牛相互顶住对方,扭动头部的情况只是偶尔发生。我曾观察到一次这样的攻击,持续了15分钟。两头相遇的

雄性个体会各自做出不同的动作：

一群牦牛,由一头体格强壮的雄性个体,一头中等大小的雄性个体,一头雄性亚成体以及6头雌性个体组成,它们正在山脊上觅食。渐渐地,它们走入了一头独身雄性牦牛的视野范围,那也是一头大型的同类,在离那一群体100m低的山坡上。群体中最大的那头雄性牦牛走到那只成单的雄性个体旁,停住,卧下,用一只角刨地,随后站起走动,发出嘶哑的吼叫,此时它的舌头从嘴巴一边伸出垂下。它两次在地上打滚,四肢朝天挥动。接着,它便朝着对手低下头,用角指着对方,左右摇摆头部,与此同时,它那流苏般的尾巴竖起挥动。它的对手在地上打了一次滚便一边叫一边退走了。站了上风的雄性牦牛走到对手留下的坑洼处,也在上面做了卧地滚动的动作。

牦牛与其它牛族动物有许多相同的攻击行为模式(表14.1)。频繁地在泥地上打滚,有时伴有排尿排便,这些行为将牦牛与其它牛属动物区别开来(Sinclair 1977),但却与野牛的行为相同,这就使得牦牛的分类位置处于牛属和野牛属之间(见第7章)。

表 14.1 一些牛科动物中的间接性威胁行为

	牦牛	家牛	白肢野牛	美洲野牛	非洲野牛
发出响亮的鼻音或吼叫声	+	+	+	+	-
用角蹭植物或者地面	+	+	+	+	+
用脸颊或颈部摩擦地面	+	+	+	+	+
刨地	(+)	+	(+)	+	
泥浴	-	-	-	-	+
尘土浴	+	-	(+)	+	-
泥浴或尘土浴时打滚	(+)	-	-	+	+
磨牙	+	-	-	-	-
侧身展示	+	+	+	+	+
低头	+	+	+	+	+
昂首*	-	-	-	-	-

数据来源:根据 Sinclair 1977 和 Schaller 1977a。

注:带括号表示这种行为特征很少出现。

\* ■在牛科中,昂首是亚洲水牛的常见行为。

## 藏野驴

马科和牛科关系并不很近,但它们有一些相同的行为模式,如藏野驴所显示的行为。我要对此作一些简明的描述,以便将牛科动物的资料置于更广阔的视野中进行研究。藏野驴和牛科动物面临着相似的环境条件的挑战。

雄性藏野驴在威吓对手时,会昂起头,高高抬起吻部,有时会做出接近腾跃的姿势,同时两耳向后,尾巴竖起。在威吓时,藏野驴还会发出刺耳的吼叫或喘息般的嘶叫。就雌性藏野驴而言,它们所展示的姿势是向上抬起颈部,头颈部拱起,下颌向颈部收起(Berger 1986)。印度野驴和蒙古野驴也有相似姿势展示(Fen, Boldshkh, Tourenq 1995; Neumann-Denzau 1991)。在展示之后紧接着的是追逐行为,当它们过于靠近时,在前面的藏野驴会向后挥动双腿。马科动物的雄性个体在争斗时,用后肢站立,前肢抬起互相踢打,颈部角力,并且彼此厮咬。在紧紧的纠缠中,它们有时会反向站立,最后四肢跪地,以防伤到后肢(Berger 1981)。在藏野驴中,没有观察到争斗行为,但它们也可能使用相似的动作。

当一只雄性藏野驴带领一群雌性个体时,它在它们周围跑动,阻止那些离群的雌性个体并将其赶回群中。典型的姿势是将头和颈部向下压,并把耳朵贴着头部。野马和蒙古野驴的行为较相像(Berger 1986; Feh, Boldshkh, Tureng 1994)。无论是否有领域,马科动物都会在固定粪场排便,这一行为主要发生在雄性个体中(Moehlman 1985)。藏野驴和蒙古野驴的粪场挖得很大,有时坑道达 2~3m 长,1m 宽。

## 行为学比较

我在所有的牛科动物中选择了 26 种可以代表所有族的动物,用来系统地确定以行为特征为基础的种间关系。同时,我还加入了叉角羚科的叉角羚,作为牛科的近亲,它曾被划分在这一科中。每个亚科一般只列举了 1 或 2 种动物,但对于羊亚科和羚羊亚科,却提及好几种动物,原因在于这两个亚科是本章讨论的重点对象。在表 14.3 和图 14.4 中列出了这 27 种动物,而在第 13 章的进化枝图上也列出了它们的名字(图 13.2 和图 13.3)。弗尔巴和我(即将出版)用行为数据建立了一个进化枝图,并与形态学、分子生物学和化石记录的分析结果进行了比较。

动物的身体结构可能对行为的表达产生影响,腺体的存在与分布便是非常好的例证。波科克(1910, 1918)利用具体腺体的存在与否作为划分动物属和族的根据。他指出只有羴羚族和鹿牛羚族的动物在假蹄里长有腺体。然而在进化过程中,腺体的发展极不稳定,比如羚羊族物种中,腺体的众多差别就可以证明这一点(表 14.2)。如果以腺体为划分根据,那么藏羚羊与任何族都无关系。有些物种身上残留着腺体生长的区域,但已没有实际功效。波科克(1910)曾提及山羊属动物、岩羊和塔尔羊蹄部的“退化蹄腺”。我的推测是,这样的腺体正在逐步消失,而在身体构造未经完全修正之前,腺体作用就已消失。有一些物种长着独特的腺体,如黑斑羚的石骨腺,侏羚和小苇羚耳下的腺体。叉角羚的三个腺体分别位于耳下、尾部上方和踝关节后侧。大多数动物腺体在个体行为中的作用以及如何分辨气味,依然不为人知。

表 14.2 展示行为中器官和腺体使用的比较

	功能性腺体								雌性有角	长的环状颈毛、鬃毛或者斗篷状体毛
	眶下腺	足腺*	腹股沟腺	角后腺	尾腺	阴茎端腺	腕骨腺	跗骨腺		
<b>牛科</b>										
<b>羊亚科</b>										
藏羚羊	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
斑羚	-	++	-	-	-	-	-	-	+	-
日本鬣羚	+	++	-	-	-	+	-	-	+	+
石山羊	-	+	-	+	-	-	-	-	+	+
羚牛	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
麝香牛	+	-	-	-	-	+	-	-	+	+
喜马拉雅塔尔羊	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+
北山羊	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-
盘羊	+	++	+	-	-	-	-	-	+	-
岩羊	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<b>羴羚亚科</b>										
麦氏小羚羊	+	++	-	-	-	-	-	-	±	-
<b>羚羊亚科</b>										
侏羚	+	++	+	-	-	-	+	-	-	-
蒙原羚	-	-	+	- ?	-	+	-	-	-	-
藏原羚	-	++ ?	-	-	-	-	-	-	-	-
鹅喉羚	+	++	+	-	-	-	+	-	±	-
印度羚	+	++	+	-	-	-	+	-	-	-
塞加羚羊	+ ?	++	+	-	-	-	+	-	-	-
<b>马羚亚科</b>										
肯尼亚水羚	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
貂羚	+	++	-	-	-	-	-	-	+	+
短角羚	-	++	-	-	-	+	-	-	-	-
角马羚	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+
麋羚	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-
<b>高角羚亚科</b>										
黑斑羚	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
<b>牛亚科</b>										
蓝牛	+	++	-	-	-	-	-	-	-	+
安氏林羚	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+
牦牛	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<b>叉角羚亚科</b>										
叉角羚	++	-	-	+	-	-	-	+	-	-

注 ① + 表示该腺存在, - 表示该腺不存在; ? 表示该腺可以不具功能(此表中并未列出所有腺体(见文))。

■ ② \* 在足腺一列中, + 表示足腺仅存在于前足; ++ 表示足腺在四足都有。

■ ③ 波科克(1918)在其文中指出藏原羚有角后腺,但我在几个标本中均未发现。

■④ 在“雌性有角”一列中,±表示在同一物种中,有些个体具角,有些不具角。

牛科动物有大量的行为模式,但在研究物种间的进化关系时,只有其中某些行为特征有助于探讨的深入。同分子生物学分析一样,行为间的比较必须通过权衡以减少偏差。一个行为模式能否成为系统的指示者,会受到多种因素的影响:

1. ■某些行为的分布非常广泛,而且由于较为原始简单,所以不具特殊的联系。昂头、低头以及侧面展示的动作在所有族中都可以找到。但是,有些物种会缺少某一特定的行为,这会有助于比较研究的进行。角马、羚牛和牦牛没有昂头的行为,而一些性单型的小型物种通常没有侧身展示的行为。在有些动物中,明显的颈部环毛、鬃毛或斗篷状长毛可以强调行为的展示,但在好些族中这样的装饰分布不具规律性,只是限定在相对较大的种类中(表 14.2)。在我的分类样品中,没有包括不具差异的行为。

2. ■在绝大多数物种中有少数行为模式可能较为古老,而今已经消失,即便有也只是偶尔的显示。在反向站立的打斗中,动物个体并排站立彼此攻击对方的身侧和臀部。而在以颈部为主的战斗中,一头动物将脖子架在另一头的脖子之上,用力向下压。这两种都是极少存在的行为模式,只有一些尖角动物常常有这样的行为(比如:蓝牛,石山羊,马科和骆驼科动物,后两者没有角)。对于那些小型动物而言,要进行头对头的格斗很不方便,所以会采用上述行为。岩羊(Wilson 1984)、鬣羊和幼年岩羚羊很偶然也会有颈部格斗,对于这些动物而言,这种格斗应属于退化的行为。

3. ■行为模式可能在一些时间段中得到了独立的发展,部分是由于环境压力导致的趋同现象。比如:直角大羚羊在灌丛中挖浅坑是为了避开烈日照射,藏羚羊挖坑是为了躲避寄生蝇的骚扰,而石山羊刨坑则是交配仪式中的一部分。

4. ■有些行为具种的特异性,使其在比较研究中的作用受到局限。岩羊的臀部摩擦就是一例。

5. ■一个物种行为会随种群密度不同、资源可利用度变化以及其它参数的改变而发生变化。有些叉角羚拥有领域,而另一些只有一个雌性配偶群(Kitchen, O'Gara 1982)。斑羚也会有这样的行为弹性(S. Lovar 个人通讯)。雄性鹅喉羚通常在粪场排粪,但有一个种群的雄性个体明显没有这种行为(Habibi, Thouless, Lindsay 1993)

6. ■在一个属或族内广泛存在的行为模型,可能在某一个体上无法找到。这样的缺失不能用于评估系统发生上的关系。比如:狷羚族中的大羚羊属动物和麝羚在交配时不会嗅查雌性的尿液,也没有卷唇动作,这与其它牛科动物不同(Estes 1991)。在交配中,印度羚不会蹬踢一只前腿,但这在其它羚羊族动物中却是普遍存在的动作。

如果要进行完善的分析,必须以那些分离的、清晰的行为模式为基础,此外这些行为应没有受到环境的强烈影响,并在族层次上稳定存在。然而实际上,没有哪些行为能完全符合这些标准。此外,牛科动物的进化历史也必须在分析范围内。牛科出现于第三纪中

新世,并且迅速地辐散开来。到500万~700万年以前,即第三纪中新世中期,大多数现代的牛族已经产生了,这可以由化石记录找到证据(Vrba 1987,1995;Gentry 1992)。遗憾的是,一些早期家系已消失,这使得对原始组的研究变得困难重重。考虑到这些限制因素,我选取了13种行为模式进行比较(表14.3)。

领域行为,或者解释为对一小块土地的守护,广泛地存在于牛科动物中。即使受到环境条件的影响,这种行为仍与亚科的划分相关。牛科动物和多数羊亚科(包括藏羚羊)都没有领域。而马羚科、蹄羚亚科动物和黑斑羚则与大部分羚羊亚科动物一样,有自己的领域行为,但塞加羚羊和蒙原羚是两个例外。

牛科动物的领域是利用嗅觉和视觉信号进行标记的,而且一般只有雄性有这样的行为,但在新小羚族中确实两性都有领域。领域的标记包括腺体的分泌以及动物个体本身的存在。有些动物有自己的固定粪场,但这并不总是领域行为的表现。蓝牛就有着明显的粪场而没有领域(Sheffield, Fall, Brown 1983)。喜马拉雅斑羚会在一些休息地点排粪,不过它们也是没有领域行为的动物(Lovari, Apollonio 1994)。猢狲族、黑斑羚、鬣羚(Lovari, Locati 1994)以及新小羚族动物有领域行为,也有固定的粪场,羚羊族动物也是如此,但不包括塞加羚羊和蒙原羚。与此相反的是,许多有领域行为的动物没有粪场,比如蹄羚亚科和马羚族动物。

岩羊、鬣羊、肯尼亚水羚、稀有的盘羊以及塞加羚羊在遇到对手挑战时,会把阴茎伸出来作为一种视觉信号,这种行为似乎在一些家族中得到了独立的发展。好几种羊族,包括塔尔羊、岩羊、鬣羊以及鹅喉羚(Blank 1992)会把阴茎放入嘴里。在使用阴茎信号的另一行为表现中,一些动物会把尿液涂在自己身上,以增强自身的气味。羊亚科中的岩羚羊、羚牛、塔尔羊和山羊属动物,苇羚族中的驴羚都有这种行为(Walther, Mungall, Grau 1983)。

排尿-排粪行为(动物在一个地点上一次排尿和排粪连续进行)是新小羚族中的典型行为,而且两种性别个体都有。在大部分羚羊族动物、黑斑羚和叉角羚中则只发现于雄性个体中。作为羚羊族中两种独特的种类——蒙原羚和塞加羚羊,前者会分别进行排尿和排便,其间没有观察到联系,而对于后者也没有这一行为的报道。雄性藏羚羊常常做出排尿的姿势,但通常没有尿液排出,它显然已成为一种展示性的动作。我们曾看到一头雄性藏羚羊先摆出排尿姿势,然后下蹲,开始排粪,但只有偶然的两次,而且这种行为间明显缺乏联系。

在大部分牛科动物中,都可以找到若干直接或间接的攻击模式,比如展示自身的生理外貌特点、冲顶、追逐以及彼此间角的纠缠。有一部分行为模式只属于某些属或族(表14.3),比如反向打鬥和颈部打鬥。在猢狲族、蓝牛以及貂羚和一些菽羚族动物中,两个个体打鬥时,前肢跪地,用角或颈部进行格斗(Walther 1979)。不过在貂羚中,这种打鬥

十分罕见。

在交配过程中,许多牛科动物的雄性个体会依次做向下伸展和前腿蹬踢的动作,或选择其中一个。在羊族中,这种行为也出现在争斗时,而且还加上了扭转身体的动作,即当一个雄性个体在头部向下伸展,双角接近对方时,它会转动头部,将角从对方面前移开。与此同时,雄性个体还发出弹舌和咕噜声。我们可以在大部分族中找到压颈伸头的动作。对于藏羚羊而言,这一行为已经退化,通常不能看作一种明显的模式;而在短角羚、印度羚、牛族动物和叉角羚中,就没有压颈伸头的动作。也许在进化过程中,这一行为正在或者已从上述动物的行为谱中消失了。踢腿是在族水平上的行为模式,它不存在于3个牛亚科下属族——狷羚族、黑斑羚族和叉角羚族动物的行为中。

牛科动物有两种基本的爬跨姿势。一种是雄性个体沿着雌性个体的背部伸展自己的头和颈部,把身体的重量压在雌性身上。另一种是雄性个体将胸部靠住雌性个体站立,头和颈部向上抬起并紧抱住雌性个体,或是抬起头颈部,但不接触雌性,而是用前肢不时地轻轻把住雌性以保持平衡。这两种爬跨姿势与族的亲缘关系有关。羊羚族、羊牛族、狷羚族(除了白腿大羚羊)和三种牛亚科下属族的爬跨姿势属于第一种类型;马羚族、苇羚族、蹄羚族、羊族动物、短角羚和黑斑羚爬跨时向上抬起头和颈部,身体倾向雌性并紧紧抱住对方,新小羚族和羚羊族动物直立起来且保持身体平衡,但几乎不接触雌性。其中前者常常弯起前肢而后者作出前肢摇摆的动作,叉角羚的姿势与羚羊族动物的姿势最为接近。而我们观察到的两头藏羚羊的爬跨姿势也与羚羊族最相近。

牛科动物的新生幼仔中,有的出生后几小时内就会挣扎着站起来并跟随母亲走动,有的则要被隐藏一些日子。在本文中,我将出生后7日内就跟随母兽的幼仔归为早熟儿或跟随仔。那些1至4周或更长时间内保持隐藏状态的幼仔则属于晚熟儿或隐藏仔。羊亚科下属族中的动物都是早熟幼仔,包括群居的藏羚羊和单独生活的鬣羚(Kishimoto 1989)、狷羚族、牛族和黑斑羚。羚羊族中的蒙原羚幼仔也是早熟幼仔。余下的牛科动物种类的幼仔都为晚熟幼仔,它们的隐藏行为主要是一种防捕食策略(Leuthold 1977)。

高腾跃动作(high-bounding spronking/stotting),是羚羊族、狷羚族(除角马)、短角羚、黑斑羚、侏羚和叉角羚中非常突出的一种行为。一些羊亚科,包括藏羚羊、维氏盘羊和岩羊在逃跑时会作出一系列较低的四肢同时离地的跃起动作,但无法确定这与腾跃是否为同源性行为。但是,蒙原羚也有低跃起的系列动作。考虑到腾跃在羚羊族中的普遍存在,蒙原羚的低跃可能属于一种行为修正。蒙原羚和塞加羚羊也会做出高跳跃的动作,这也许是腾跃的缩简形式。

## 讨论

在若干族中常会出现一些类似的行为模式,这些模式能用于弄清物种的系统位置吗?

其结果与形态学和分子学数据相关吗？

岩羊的各类行为模式使它被分入羊族,与山羊有最密切的关联,这与形态学分析结论是一致的。分子学研究表明岩羊是山羊家族中早期进化的分支,而山羊中其它分支向山羊属和塔尔羊属发展了(图 13.2)。三种独立分析的结论相一致。

从观察结果来看,藏原羚(原羚属)和其它原羚(羚羊属)的行为上没有差别,只是某些腺体的生长有些区别而已。然而,在身体构造上,这两个属有区别,并且分子学分析也显示它们各自代表了相当长的历史中两个独立的血统。从行为上不能确定原羚属和羚羊属的区别,但却可以以此对蒙原羚属于原羚属的划分提出质疑。与藏原羚不同,蒙原羚似乎没有领域行为,它不在粪场中排便,其幼仔是早熟型的。虽然有人会提出异议,认为蒙原羚的迁移习性会影响其行为模式,可是角马、跳羚和白耳水羚也是迁移性动物,但它们却有季节性的领域。蒙原羚的两性中存在性二型,而普氏原羚(Jiang *et al.* 1994)和藏原羚没有什么性二型特点。就腺体和其它一些结构特征而言,蒙原羚与原羚属没有关联。由此可见,是否将蒙原羚归入原羚属,而不是按照波克科(1919)建议的让其自成一属——*Prodocas*,仍存在争议。

塞加羚羊与蒙原羚相比,分类上的出入更大。在分类历程中,它曾被归为山羊属、印度羚属以及羚羊属。并且像13章提到的那样,高鼻羚羊还与藏羚羊一起分至羊亚科族中。在行为特征上,塞加羚羊与藏羚羊以及蒙原羚确有相似之处,它没有领域行为和固定的粪场。它的幼仔属晚成型的,在求偶时会围绕对方快速转圈,并以头对着雌性尾部(Pohle 1974),这两点以及另外一些行为同原羚相似。如果把行为用作判断的基础,那么塞加羚羊不可能被明确地归入某一亚科中。而它在形态上的特点则显示出与羚羊亚科和羊亚科的关联,主要是指前者。分子学的研究表明塞加羚羊是属于羚羊亚科的,特别是与羚羊族有关联的一个分类。

藏羚羊的行为与许多种类的动物各有相似之处,缺乏用于分类的特征。藏羚羊与好几种亚科可能都有关联,但同塞加羚羊一样,它与羊亚科和羚羊亚科的行为最相似。同大多数羊亚科动物一样,藏羚羊没有领域,不建立固定的粪场,而且它的幼仔也属于早熟型的。它的低头动作幅度极大,颈部拱起直至吻部几乎碰到了地面,这样夸张的动作也存在于北山羊和羚牛等其它羊亚科中。依次进行的排尿-排粪,腾跃和直立爬跨但不接触雌性是藏羚羊的三种行为模式,与羚羊族种类的动作很像。但是,前两种较为罕见而且已发生退化。在求偶过程中,雄性藏羚羊会以僵直的抬起前肢踏步的姿势跟着雌性个体,这使人想到格氏羚和其它羚羊属。黑斑羚和藏羚羊一样,有相联进行的排便-排粪行为,而前者是一种与藏羚羊在祖先上有关联的物种。此外,在交配时,藏羚羊和黑斑羚的雄性个体会追逐其它雄性,或者在群体中快速奔跑,同时一边吼叫一边将尾巴竖起,使白色长尾毛展成旗帜状,这是它们的特征性展示。总而言之,虽然藏羚羊的行为显示了它与羊亚科和

羚羊亚科有关,但并没有确实无误地表明藏羚羊与哪一个亚科相联。

羊亚科和羚羊亚科的进化过程仍使人迷惑不解,不过两者之间的血统是彼此平行的(Gentry 1992; Vrba, Schaller 待发表)。前文提到的形态学分析也没有得出明确的结果,只是推测在这两亚科间存在古老的联系,或者有明显的趋同发展。mt-rDNA 对藏羚羊的进化位置作出了决定性的判断,这一物种属于羊亚科,或者作为一亚科,或者是其它类群的姐妹类群。

然而如 13 章指出的那样,形态学和分子水平的分析表明,即使各种身体结构特点和一些行为模式显示藏羚羊和原羚有关,羊亚科和马羚族以及狷羚族有最为密切的关系,而非羚羊亚科,但是羚羊亚科和羊亚科间的相似也许并非偶然。这两个亚科有着共同的祖先,藏羚羊可能保留了第三纪中新世时亚科扩散时出现的一些行为和形态结构特征。其它特点则可能是趋同作用的结果,无论将来的研究结果如何,分子学分析对藏羚羊的系统关系做出了最好的解答,形态学次之,行为分析排在最后。这并不代表了每种分析的有效性,而是反映了它们的严密性和精确性。每一种分析都有其优点,三者之间可以相互补充。

研究结果进一步显示出藏羚羊在遗传上、形态上和行为上具有独特性,所以比起那些有着一定数量,关系紧密而特征相似的亲缘的物种来说,它的消失是更为严重的问题。由于地理位置的隔离,使青藏高原上的藏羚羊在那里得到发展,适应了羌塘地区严酷的环境条件。它只需求足够的空间活动,少量的食物以及特定的产仔地和越冬地。在 21 世纪中,拯救生物多样性将是人类面临的最重要的挑战,而特殊物种,必须成为保护工作的焦点对象,藏羚羊就是其中之一。

# 第15章 游牧民、家畜和野生动物

## ——西藏羌塘自然保护区的保护项目

一直以来,我们毫无节制地使用着土地,因为土地对于我们而言,如同附属的日用品一样,如果我们能将土地看作自己所从属的群落的一部分,那么我们会带着爱和尊敬去使用她。

奥尔多·里奥波德(1949)

至少从更新世前期开始,野生牦牛、藏羚羊和其它许多物种就已经生活在青藏高原上,而那时离人类的诞生还有很长一段时间。但是,在过去几千年中的某一时刻,一队队猎手的身影开始出现在羌塘地区,他们留下的手工石器可以为证。此后,在一千年中,或许更早些时候,第一批游牧民族来到这片寒冷的高地上,安营扎寨,放养家畜,野生动物就生活在他们身旁。19世纪后期,第一批西方人来到这里,留下了他们的行程记录。这些旅行者看到了大群野牦牛,大队迁移的藏羚羊和数量奇多的藏野驴。如此贫瘠的草原,竟然养活了数量可观的动物,这一切使旅行者们惊诧不已。进入20世纪之后,青藏高原上许多地方的野生动物几近消失。可是在羌塘地区,直至20世纪中期,仍维持着一定数量的野生动物。1959年的政治巨变以及随后的20年中,游牧民族向北迁居到以前无人居住的地方,道路一直修筑到了遥远偏僻的地区,大量的野生动物遭到了捕杀。

1985年和1988年,当我先后在青海和西藏的羌塘地区开始研究工作时,这些地方正处于过渡阶段的主要时期。原本数量众多的野生动物已急剧减少,只剩下了一小部分,而大部分草原地区已被发展中的畜牧业所占据。第一次,我渴望于研究各种不同的动物,写一部关于它们的历史。在本书的大多数章节中,都是这项工作的记述。只有那些对野牦牛、藏羚羊和其它动物的现状和前途感到忧虑的生物学家,才会渴望去研究它们。这些学者知道,如果不努力地保护那些动物,那么在不久的将来,他们会从青藏高原上消失。支持和提倡保护行动的实施,是我的工作之一。西藏自治区政府非常支持,并且接受了在羌塘地区开展保护项目的建议,羌塘自然保护区的建立便是其中一项行动。

保护工作涉及的主要是社会性和经济性的问题,而不是科学性的问题。在一个保护区中,当地居民的生活常包括打猎或放牧,当这类传统生活和生产方式受到保护区条令的

限制时,居民和保护区之间就会产生冲突。建立一个保护区不难,但要维持和管理这个区域,却十分复杂和困难。我们必须找到解决冲突的方案,而且这些方案要基于当地居民的利益、生活技能和传统,并获得他们的合作。现在,西藏地方政府面对着这样的挑战,管理着这一片原始的生态系统。他们不但要使野生动物能像过去一样在高地上畅游,而且试图使当地的牧民保持他们的生活方式。但至今还没有一份计划能够达到这一目标,这将需要长期的努力。

虽然,我的研究重点是野生动物,但是任何与羌塘有关的事宜都要考虑到当地的牧民,因为他们的放牧方式和对野生动物的态度将最终决定保护区的未来(图 15.1)。在这一章中,我将着重对保护区中的人类活动作简要的概述,并对一些保护问题加以评述。我要强调的是,对于保护区的命运和未来,不仅当地的牧民,还包括我们所有的人,都负有责任。为了生计,牧民们养羊,获取羊毛,这些高品质的羊毛在地毯和其它产品中有很高的价值。牧民们捕杀藏羚羊,是为了获得它们特别精细轻巧的毛,这些毛可制成昂贵的披肩。羌塘保护区的命运还取决于商人、制造商和商店老板们。此外,就是那些有能力购买地毯、披肩和其它产品的人们,由于相距遥远,他们从未想过自己对高原牧民和那里的生物所产生的影响。



图 15.1 1991 年阿鲁盆地中,一些牧民家庭和他们的家畜群。

## 史前

1991 年夏天,我在保护区好几处地方发现了石器制品,在随后的旅行中,我又在更多的地方找到了遗迹。在我们发现的古迹地点中,有些只残留了少量手工制品,有些地方则显然是古人的营地,地上零乱地散布着碎片和工具。在保护区西部我们找到了 25 处地点,从南部边界向北直至若拉岗日山(  $35^{\circ}15'N$  ) ( 图 15.2 )。在甜水河和雅口盆地的不同地点,以及江爱山脉北翼的一个温泉处,我们发现了丰富的古时遗迹。在所有地点中,有 21 处分布于泉水旁或淡水溪流旁,有 3 处位于原有的河滩上( 其中两处为干枯的河床 ), 另有 1 处位于宽阔的山口。我们没有进行挖掘工作,所有找到的石器原本就显露在地面上。我们收集了石器样品,有些由西藏历史文物管理局收藏,另一些交给美国亚利桑那州大学考古系的奥尔森进行分析( Brantingham, Olsen, Schaller 印刷中 )。

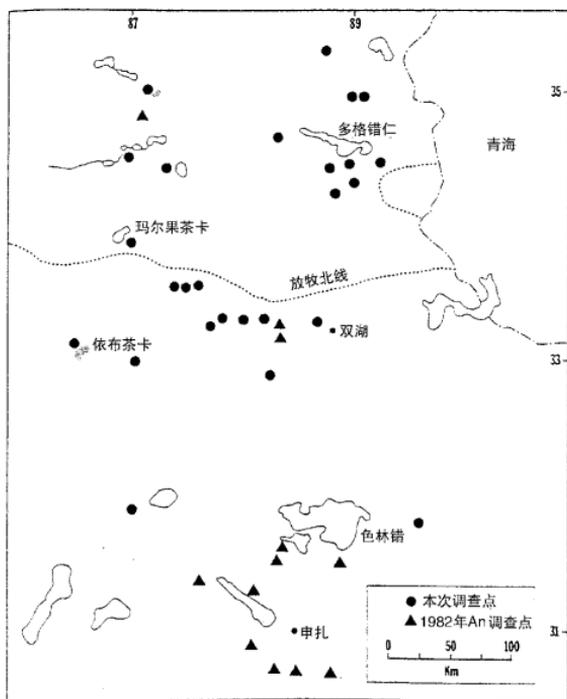


图 15.2 西藏羌塘东部的石器发现位置。根据本次项目中的发现和安(1982)的报告。

对于石器的分布,有三点令人感到有趣。第一,虽然我在阿鲁盆地和北部荒原地带也进行了调查,但只在保护区东半部找到这些有遗迹的地点。冰川和河流的延伸可能阻碍了人们向西部地区的移动,侵蚀则会掩盖有石器的地点。不过,在西部地区人们也找到了一些手工制品和岩石雕刻(Hou 1991)。第二,在东部以及较南部地区发现了丰富的手工制品,显示出这些区域曾有过长期和可能是固定的居民。在过去的两千年或更长时期中,游牧猎人是唯一的居民,但有些地方则是牧民的定居点。人们无法知道家畜是几时开始引入羌塘的。第三,许多地点位于现在没有居民的区域内,而且没有被占用的时间已在一百年以上,只有狩猎队和淘金者会偶尔路过。原因之一是因为那里没有良好的草场,而且远离居住区。正如我在第二章中记述的那样,在四千年前的全新世时期,羌塘地区的天气较现在的温暖而潮湿,高原上有些地方生长着树木,那一时期的猎手们较容易在当地生活。

布兰汀汉姆、奥尔森和夏勒(印刷中)总共分析了220件石器,它们的制造技术各式各样,包括薄片(36%)、薄片状工具(30%)、刀片(11%)、使用过的薄片(10%)、薄刀片石核(8%)、少量石核工具、薄刀片以及其它工具(图15.3)。有三种制造工艺类型出现在这些工具中,它们是普通石核、大刀片和细石器。在74件样品工具中,出现最多的是经过润饰的不规则薄片(26%),其次是边刮器和端刮器,每一种各占22%,另外还有少量经过润饰的刀片、双缘刮刀、小刀、三角形石刀和一个两面器。我们没有找到凿刀状打火石、雕刻刀或是凿子。

用于制造这些石器的原材料有好几种,包括黑硅石、玉髓、黑曜石、玄武岩、泥岩、硅岩和其它一些纹理精致的岩石。非标准型的石核和薄片主要以火成岩为材料,而细石器石核和微型刮削器等工具则以纹路细致的黑硅石和玉髓为主要材料。

在工具样品中,有数量相对较多的大型刀片和刀刃碎片,特别是那些来自于甜水河和雅口盆地的工具,其中大部分是由纹理精致的玻璃状火山岩石制成。许多刀刃的边缘被修饰成锯齿状,可当作多种工具使用。细石器的主要材料是经过不同程度缩小的石核。薄片石核中的“多余薄片”常常在润饰之后继续使用。

由于这些手工制品都收集于地表,所以很难对它们进行年代上的鉴定。但是,正像布兰汀汉姆、奥尔森和夏勒(印刷中)所指出的那样,暴露在空气中的手工制品,可以通过相对的受风化程度表明大致的年代长度。通常,非标准型的薄片的被侵蚀程度最大,刀片次之,薄刀片石核最少,由此可以显示出这些制造工艺的年代差异。

令人感兴趣的是,羌塘地区的手工制品和中国北部旧石器时代后期的石器十分相似。羌塘的刀片接近于那些来自宁夏水洞沟地区和山西石玉的刀片,而后者经放射性碳元素的分析表明,石器年龄在2万~3万年(Li 1993)。从柴达木盆地找到的建筑材料用同样的方法测定外壳,得出了相似的结果(见Brantingham, Olsen, Schaller印刷中)。这些数据也会应用在羌塘的一些材料上。在中国,细石器技术可能出现较晚,大约在更新世末

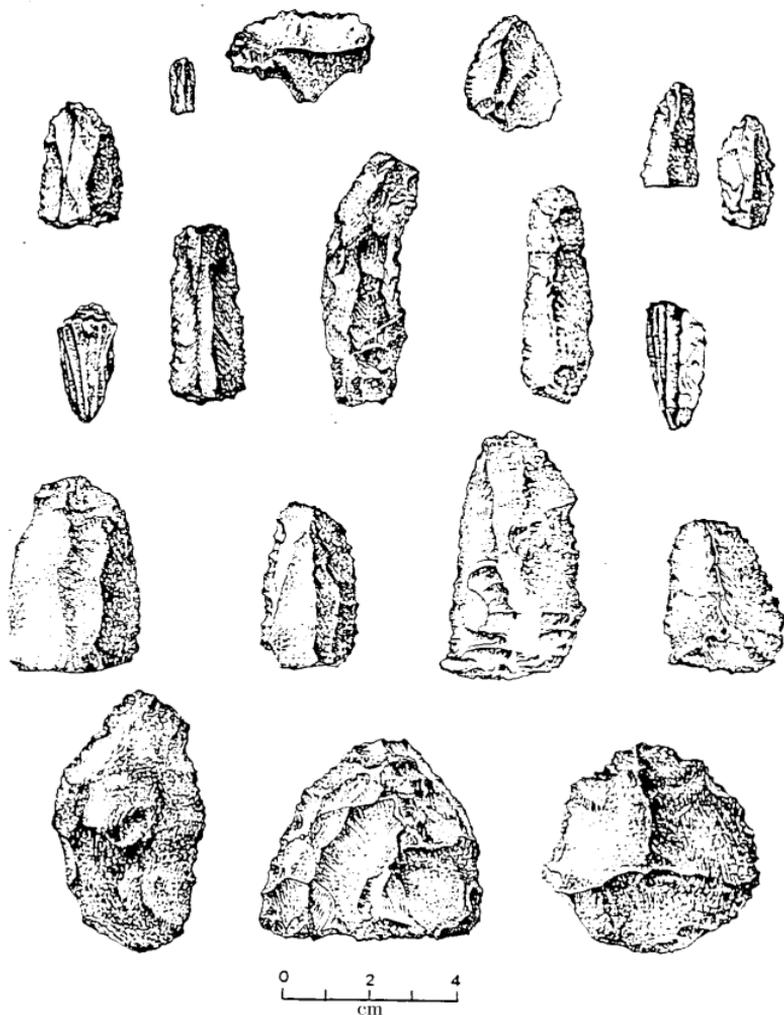


图 15.3 羌塘保护区中收集的石器样品。第二排中,最左和最右是楔状薄刀片石核。第一排和

第二排的中间三个是润饰过的棱镜形小刀片。第三排是润饰过的棱镜形大刀片。第四

期,即 1 万~2 万年以前。中左边的两个是薄片边刮器;右边的是薄片圆形刮削器。(Sharon Wirt 绘制)

以这些初步数据为基础,我们可以推测,从最后一次冰川活动高峰之前开始,游牧猎

人也许就已出现在羌塘的高海拔地区,并在那里活动和生活了至少 3 万年了。这一数据

与亚欧大陆其它地方收集到的更新世中期至晚期数据相一致,同时也证实了早期人类的

适应性。然而,人类占据羌塘的时间还需要得到地质学挖掘研究的验证。

## 近代史

虽然经常有人穿越羌塘,但直到近年该地区的严酷气候和高海拔仍使人们无法永久居留。曾有一条商道从日土开始,向北直达塔克拉玛干沙漠南侧的绿洲。蒙古将军次仁东部(固始汗)率领他的军队,从和田出发,向南越过昆仑山,斜穿过羌塘到达纳木错(腾格里淖尔)。当西藏发生达赖喇嘛继承者的争端时,他乘机从这里出发,侵入并占领了拉萨。18世纪晚些时候,清朝的乾隆皇帝在纳木错和于田(克里雅)之间,开辟了一条商路,但这条路十分艰难,所以至19世纪就被废弃了(Hedin 1922)。一条主要的商路从柴达木盆地起,沿着羌塘的东部边缘,翻过布尔汗布达山,穿越“无人区”,经过唐古拉山口到达那曲,罗克希尔(1894)就是这样描述的,赫克和加贝特([1850]1987)、普泽瓦夫斯基(Prejevalsky 1884)及其他一些人曾使用过这条道路,如今的青藏公路也有部分与之重叠。

很久以来,游牧民在牧草较好的有限地带内放牧牲畜。猎人也渗透进无人区,但他们的数量极少,而且活动是季节性的。赫定从新疆出发向南而行,途中未遇一人,直到普拉岗日附近的令戈错东北,他才遇到“3个捕杀野牦牛的猎人,他们周围放着两三个牦牛头和一些蹄子”(1903)。邦瓦洛特(1892)所走的路线和赫定相似,在离双湖不远的普若岗日南侧的山脚下,他第一次发现游牧民的踪迹。利特代尔(1896)离开新疆后的旅程中,第一次遇到人是在嘎尔错附近。罗克希尔(1894)在他穿越青海省西北进入西藏的旅程中,第一次见到人是在兹格塘错(Zige Tangco),距离现保护区91°E的边界很近。格利纳德([1903]1974)从新疆出发向南行走时,他的探险队在两个月之内没有遇到任何人,后来在依布茶卡附近的绒布,他才见到了游牧民。赫定(1909)从东北开始穿越羌塘的途中,在79天内没有见到任何藏族人,到达戈木错时才看到一个营地,这些游牧民从位于西南200多km的改则来到这里。赫定(1903)还在阿鲁盆地东南,楞冲错(Lemchung Co)以东的一个山谷中见到了游牧民。那时,阿鲁地区“因有土匪而名声很坏”,在此两年前有5名劫匪被西藏官员抓住砍了头(Rawling 1905)。鲍尔(1894)和赫定(1903)也叙述了他们对土匪的担心,而迪西(1907)在阿鲁盆地东南扎营时,就遭到了攻击,他们的行李和驮畜都被抢走。因此在一个世纪以前的羌塘地区,人们放牧的北部极限和今天大致相同——阿鲁盆地、戈木错、依布茶卡、嘎尔错、普若岗日——只是那时的游牧生活有季节性的迁移。

20世纪50~60年代,道路修进了羌塘,双湖等行政点建立起来,从此情况发生了变化。1976年,政府鼓励牧民从申扎附近人烟稠密地区向北迁移。几个公社在北方建立了一些定居点,大多数由于缺少淡水又被放弃,存留至今的有荣玛、查桑和嘎尔错(两个村

子)等乡(图 15.4)。1993 年,这 3 个行政乡有 271 户,计 1 633 人(表 15.1)。由于当地居民的高出生率(表 2.5),以及不断有外来人口迁入等原因,使得现在的人口比 25 年前有了很



图 15.4 在 25 年前一些牧民只作季节性居住的地区,现在已建起了好些村庄。图中的村庄位于阿木山,是嘎错两个村庄中的一个。照片上,最近处矗立着一个佛塔,

表 15.1 羌塘保护区双湖和尼玛县中岩乡的牧民和家畜数量(1993 年)

	家庭 (户)	人口 (人)	绵羊 (头)	山羊 (头)	牦牛 (头)	马 (头)	家畜总数 (头)	SEU* 总和 (头)
<b>双湖</b>								
西提(Xiti)	244	1 380	80 156	26 201	4 355	1 198	111 910	139 600
多玛(Doma)	209	1 212	56 916	18 391	4 026	1 111	80 444	106 887
萨桑(Tsasang)	109	706	37 163	17 191	1 834	358	56 546	66 173
嘎错(Garco)	79	439	28 067	8 524	2 197	93	38 881	49 416
巴林(Baling)	177	938	46 965	13 964	2 844	675	64 448	82 113
么玛(Mema)	191	955	38 681	11 920	3 455	434	54 490	73 568
叟洛(Tsolo)	340	2 194	91 860	48 171	5 834	1 376	147 242	180 675
<b>尼玛</b>								
欧居(Oju)	271	1 542	60 212	40 572	3 533	693	105 010	122 538
绒马(Rongma)	83	488	24 681	14 440	1 059	174	40 354	45 019
赫多(Hurdo)	295	1 498	58 150	38 565	4 253	580	101 548	122 113

总计

(两个县) 1 ■ 998 11 ■ 352 522 ■ 851 237 ■ 939 33 ■ 390 6 ■ 692 800 ■ 873 988 ■ 102

数据来源:县志,1993年(见 Miller, Schaller 1996)。

\* ■ SEU = 绵羊等量单位,1头绵羊 = 1.0,1头山羊 = 0.86,1头牦牛 = 6.0,1头马 = 9.0。

大的增加。有一户人家在1958年从西藏逃到新疆北部,■但1987年又回来了,■没有牲畜,■最后落户在仁木,■因为那里有牧场,■后来他们拥有了一小群家畜。在1976~1993年间,■嘎尔错的居民从36户增加到64户。政府还试图在传统牧区以北的边缘地带进行开拓。1978年,■几户牧民被移到雅口盆地,■距离其它最近的牧民居住处也有175km。由于孤独和缺少饮用水,■这些人第二年就离开了那里。这种类似的尝试在甜水河谷地也失败了。然而政府仍在继续讨论向北部无人区移民的计划,■尽管那里的家畜产量很低。

在20世纪50年代修筑青藏公路(拉萨—格尔木公路)之前,青海西南角和羌塘保护区相连的部分还没有人烟。50年代之后,由于道路畅通和政府帮助,许多家庭在这一带落户。在保护区以东的色务和吉日乡里,现有住户328户,共1738人,在公路边的居住人口更多。到了90年代,一些游牧民开始季节性地进入保护区,在普若岗日和多格错仁之间放牧,■而那一带过去无人居住。

表 15.2 使用羌塘保护区牧场的改则、日土和安多县中各乡的牧民和家畜数量(1993)

	家庭 (户)	人口 (人)	家畜总数 (头)	SEU* 总和 (头)
改则				
桑多(Sumdo)	127	709	45 ■ 600	— ■ ■
常东(Changdong)	122	622	32 ■ 300	— ■ ■
东各(Donge)	177	904	44 ■ 000	— ■ ■
鲁古(Luku)	128	631	37 ■ 300	— ■ ■
锭古(Dingu)	136	703	31 ■ 200	— ■ ■
鄂伯萨(Ebtsa)	155	777	38 ■ 000	— ■ ■
先遣(Shenchen)	131	640	31 ■ 900	— ■ ■
加戛(Jatso)	130	658	41 ■ 800	— ■ ■
总计	1 ■ 106	5 ■ 644	302 ■ 100	417 ■ 821
日土				
(不完整)				
东入(Dongru)	78			
桑西(Sumxi)	51	337	14 ■ 550	19 ■ 536
		219	9 ■ 490	13 ■ 706
安多				
(不完整)				

扎曲( Zhaqu )	167	872	47 ■ 219	68 ■ 501
羌马( Qiangma )	315	1 ■ 634	82 ■ 628	127 ■ 139
刚尼( Gangnyi )	252	1 ■ 039	68 ■ 917	119 ■ 967
马绒( Marong )	148	761	34 ■ 158	98 ■ 250

\* ■ SEU = 绵羊等量单位。见表 15. 1。

在过去 50 年里 尤其是过去的 25 年中 在羌塘没有或很少有人 的好牧场上 牧民们永久地定居下来 羌塘的边缘地带也将承受开发带来的压力。羌塘保护区占有 5 个县的部分土地 双湖是其中的一个县 它被当地政府定为负责地区开发的特别行政区。1993 年 有 4 ■ 100 多户 共 2.2 万人( 表 15. 1 和表 15. 2 ) 使用保护区的土地。有些牧民只是季节性进入保护区 比如先遣( Shenchen ) 乡的牧民在夏季进入阿鲁盆地放牧 但大多数保护区的居民都长期定居在县城里。文中列出的人口数字不包括政府官员和他们的家属、建筑工人、商人和其他非牧业人员。

长期以来 黄金的诱惑吸引了不少淘金者来到羌塘。罗林( 1905 ) 曾在阿鲁盆地以东见到一个废弃营地 在鲁玛江东错以南约 80km 处经过了一个正在使用的营地。20 世纪 90 年代初 淘金者侵入新疆阿尔金山保护区和羌塘在青海的东部区域 杀死了许多野生动物( Wang 1993 ; D. Miller 个人通讯 )。1994 年 6 月 我们在保护区的南部边界沿线 看到了许多来自青海省的淘金者正向尼玛赶去 因为有人在那里发现了金子。保护区的另一个主要威胁是石油的发现。1994 年 保护区内有两支勘探队 在色林错以东发现了储量具有商业价值的石油 在那里的保护区边界一带有好几个钻探点。石油开发所带来的道路、建筑、输油管 and 废弃物将会造成持久的危害。

## 狩猎

一般在西方人的印象中 藏人有尊重生命的优点 他们不杀别的生物 这种印象得到一些作者描述的强化 如迈高( 1957 ) 的描写：‘在和煦的阳光下 他们闲聊着 每个人都脱下他的‘苏巴’ 开始捕捉藏在角落里的虱子。佛教禁止他的信徒伤害任何生物的生命 无论它们是多么的低微。因此 捕捉虱子的行为显得非常人道 每只被抓到的虱子 都被轻轻地放在人们身边的地上。’

但是艾克瓦尔则表达了与之相反的观点( 1964 )：

西藏有许多地区被定为动物的避难所 包括一些高海拔的牧区。当地的佛教教规禁止打猎 或是由于佛教的禁忌 或是由于打猎被认为是偷取山神的保护物 其中一些山神就是“猎神”。然而 广大的地区仍充斥着偷猎。当地的游牧民都是热衷于打猎的人 他们随时随地都带着火器。由于放牧的需要 他们离那些高原食草动物经常出没的地方很近。他们猎杀猛兽以保护自己的羊群 他们也习惯了杀生 以获取肉食和皮张。在肉食短缺 或可能短缺的时候，

他们就捕杀野牦牛、藏羚羊、野羊和藏原羚，为获得皮张杀野驴、狼、狐狸和猞猁，捕杀麝以取麝香囊，为得到鹿茸而杀死公鹿，可以卖个高价——这些都是最自然不过的事情。

在藏南的农区，人们受藏传佛教的影响很大，有一部分人按照教规对待生物。然而，狩猎是羌塘游牧民的传统谋生方式，他们以动物产品进行易物交易，艾克瓦尔（1964）对此有过记载。牧民的生活实在太艰辛了，打猎使他们得以生存，这不能反映他们所拥有的宗教情感，这种情感无论在过去，还是现在，都很强烈。赫定（1909）描写了仅能维持温饱的一户人家：“两顶帐篷里住了9个人——两个成年男子，两名女人，三个女孩和两个男孩，年纪较大的男人叫普荣贡嘎，他有150头绵羊和4条狗，再没有别的家畜了……有一顶帐篷里堆放了9头藏羚羊的皮子和肉。这些人几乎全靠捕杀野兽为生。”

这种规模的家庭要维持生存，一年所需肉食为30~40只绵羊，他们还要用羊毛换取茶叶和青稞，青稞焙磨之后成为“糌粑”，是藏族人的主食。但是要挑出杀死这么多的家羊，会减少羊群的数量，至少使羊群无法恢复到原有数量。一旦遇到羊羔或成羊死亡率很高的季节，家里就毫无储备。所以，这家的唯一出路就是打猎。

猎人通常使用前膛枪。因为这种枪的有效射程在40m以内，所以猎人们要采用一些辅助方法增加捕杀的成功率。他们有时在野生动物的活动路线上挖一个浅而圆的坑，等动物走近再射杀。有时也用狗把岩羊赶到悬崖边上，狂吠地看住，使得猎人能轻松地赶来射杀（Goldstein, Beall, 1990）。除牦牛和野驴以外，捕捉所有动物的最简便的办法就是使用脚套。一个世纪以前，鲍尔（1894）和罗克希尔（1894）曾对这种方法作过描述。脚套是一个用泡软的藏羚羊角弯曲而成的环，直径为16~18cm。再用牦牛毛绳捆住环，上面固定大约12根用角或木头削成的刺，刺尖向下向内。脚套被藏在一米多深的洞里，用一根绳子联在用角或其它东西制成的桩子上。当动物踩进环里时，尖刺使之无法把脚拔出来。这种脚套通常都被放在动物走动的小道上，或于冬天放在藏羚羊交配场上（图15.5）。

在本书多处地方，我引用了早期旅行者的记录，对一些维持生计性的捕猎进行了描述。今天，人们在猎捕野生动物的时候，仍然使用着同样的方法，但是两者之间有着重要的区别。如今，有些牧民有现代步枪，他们或是购买，或是为防备狼偷食家畜而从政府那里借来，或是从那些想得到野生动物产品作为回报的官员那里非法租来。商人们开着卡车到村落或牧民家里去，使牧民更方便出售藏羚羊绒、野牦牛肉和其它产品。自20世纪60年代以来，狩猎的商业色彩越来越浓。为生存而猎杀和为掠夺而猎杀，这在伦理道德上是大不一样的。道路的畅通还给野生动物带来了过路性的临时猎人，如官员、卡车司机和军人。结果，野生动物的数量急剧下降，日益增加的人口又加快了这一进程。

尽管中国法律全力保护一些物种，如雪豹、藏野驴、藏羚羊和野牦牛，但这些法律以前对羌塘没有什么作用，当地一些官员根本不知道这些法律条令。1991年《西藏野生动物法》通过之后，情况开始好转。在很短时间之内，西藏林业局使得每个官员和家庭都知道

了这些法律,并开始执行法律条例。1991 年冬天,我到班戈县城时,人们告诉我,以前有一位当地官员和军队一起,每年有组织地捕杀至少 1 万头藏羚羊,而在 1991 年只杀了 200 头。后来,这位官员被逮捕了。非法狩猎的牧民和卡车司机也遭到逮捕。这一类事件对公众的影响巨大,但并不是所有的人都遵守法律:

1991 年 12 月 20 日,那曲的一位书记到达荣玛,他的丰田越野车后面有一头刚被杀死



图 15.5 一位牧民带着口套和 3 个脚套。把 1 个套子藏在小路上,当一头动物踏入其中后,锋利的叉子就会扣住它的腿。

的藏原羚。

1991 年 12 月 21 日,在荣玛以西的山坡上,我们看到了一个营地,里面有两个从改则来的猎人。他们 10 天前来到这里,杀死了 22 头藏羚羊(图 15.6)。他们打算把角和皮卖掉,把肉留下自己吃。

1992 年 6 月 4 日,一辆自阿鲁盆地出来的卡车来到多玛的一个小贸易站,在车后藏着一头刚被捕杀的熊和 3 头藏羚羊,后者是在路上被射杀的,车上的人准备用藏羚羊交换生活补给品。



图 15.6 在依布茶卡附近,一些偷猎者的帐篷中藏着一堆冻住的藏羚羊尸体和好些藏羚羊头部。

1994年5月31日,在普若岗日藏羚羊迁移路线旁的高坡上,我们发现了一个营地,里面住着从双湖地区来的三兄弟。当时他们已杀死了1头野牦牛和9头藏羚羊,其中3头已怀孕。三兄弟之一是个破产的商人,希望靠卖藏羚羊皮而重返商界(后来他们被罚了款,相当于1■750美元,以羊毛偿付,两支步枪被没收了)。

人们猎杀野生动物是为了获得肉、皮和药材原料。藏族人一般不吃食肉动物、旱獭或兔子,但大多数动物的皮张都可以用于交易。在有蹄类动物中,只有野驴在部分地区是安全的,但其它地方的人也吃驴肉。许多动物的器官有药用价值,当地人出售这些产品,或用于物物交换。例如,他们把药材卖给拉萨的西藏藏医学院,然后在学院里看病。野牦牛心脏里的血和别的药材配合使用有助于治愈心脏病,藏羚羊角所含成分可以杀死细菌,止住痢疾;野驴肉对消化和肾脏系统疾病有作用,雪豹骨可以改善精神不佳的状况。一些产品在国际市场上能卖高价。据说,熊胆能治溃疡和退烧,麝香可用于治疗各种疾病,从气喘、肺炎到伤寒。鹿有10多种器官可以治病,鹿茸、鹿鞭和鹿尾对多种疾病有疗效。由于野生动物产品市场很是有利可图,所以吸引了猎人们从中国其它地方,甚至印度和不丹等邻国赶到西藏。

狩猎不仅在过去,而且在将来也是羌塘保护区里亟待解决的保护难题,所以我用了专门的篇幅介绍狩猎状况。其中应加以特别关注的是藏羚羊绒的非法贸易,对此我已简短地提及了一些内容,但我们需要更为详细的讨论。

## 藏羚羊羊绒交易

商业上把藏羚羊绒叫作“沙图什”*Shahtoosh*(绒中之王),它是目前已知最纤细的动物

纤维  $10 \sim 12 \mu\text{m}$  )。几个世纪以来,商人把藏羚羊绒从西藏卖到克什米尔( C. Jest 个人通信),那里的织工将这些绒毛加工成头巾和围巾,在加工过程中,常加入山羊绒。这种围巾很暖和,而且非常轻,还可以把它从戒指环中拉过去,这是高质量的标志。在印度北部,母亲在女儿一出生时就开始存款,以便为她的嫁妆添置这样一条围巾( A. Kumar 个人通信)。近几十年中,藏羚羊绒的市场在西方国家中也发展起来。1988 年经过改则时,我看到来自藏东的商人在帐篷前从羚羊皮上拔毛,在附近一家商店里存放着皮张和麻袋装的绒毛(图 15.7)。后来我了解到,这些绒将通过几种途径走私到印度:从西藏边界城镇聂拉木和普兰走私到尼泊尔,然而再到印度,或经利普雷克山口( Lipulake ),这个山口位于尼泊尔、中国和印度的交界处( Talwar, Chundawat, 1995 );另一条路是从西藏向西到印度的拉达克。



图 15.7 牧民将藏羚羊皮毛卖给商人,后者在当地加工皮毛,然后走私到印度和意大利,在那里这些藏羚羊毛被织成围巾。

我不知道在 20 世纪 70 年代和 80 年代有多少藏羚羊被杀,但可以说肯定有数万头。一头藏羚羊大约可以提供 150g 绒毛。1992 年冬天,估计有 2 000kg 的羚羊绒到达印度。1993 年和 1994 年,印度共截获(又放掉)600kg 寄售的羚羊绒( Bagla, 1995 )。仅这些数字就代表了至少 1.7 万头藏羚羊被捕杀。西藏的商人用藏羚羊绒交换虎骨,而后者则用于制造传统药品,这是濒危物种的双向交易。西藏有关部门曾逮捕了一个运送 300 张羚羊皮的卡车司机。1991 年,5 户人家到阿鲁盆地定居,猎杀藏羚羊,由于利润很大,他们就合伙买了一辆卡车。1992 年,在我们见到这伙人的前一天,这辆卡车拉着 50 张羚羊皮去县城交换汽油和其它东西。那一年,当我们在阿鲁盆地外边的一顶帐篷前停下来时,牧民告知我们,他们可以提供任意数量的藏羚羊皮,每张皮的价格相当于 231.3 元。Wang( 1993 )写道,在

新疆一次“对过往车辆的例行检查中,在一个 17 辆卡车的车队里,查出 4 辆卡车共装有 674 张羚羊皮;在黄土沟,他们追捕到一伙人,查出 360 张皮;在乌兰,另一伙人有 300 张皮”。

1993 年,一位牧民所卖的藏羚羊绒的价格相当于 495.6 元/kg,而山羊绒为 78.5 元/kg,绵羊毛为 8.26 元/kg。藏羚羊绒运到印度的时候,价格升到 10 325 ~ 12 390 元/kg。在西方市场上,用藏羚羊绒织成的围巾依大小不同可卖到 16 250 ~ 70 210 元/条。

尽管这种国际贸易是非法的,在 1979 年以后就为 CITES 所禁止,但是藏羚羊绒在西方仍成为时尚的标志。一家报纸的文章称之为“新时代势利的最高象征”。那里的官员和购买者通常并不知道这绒是怎么得来的,商人也不想进行任何介绍。例如,1995 年纽约的一家商场(贝格道夫·戈德曼商厦 Bergdorf Goodman)在为这种“高贵而稀少的”纤维做广告时,介绍:

此绒来自西藏的北山羊。在喜马拉雅山严酷的冬天结束之后,北山羊在低矮的树或灌木丛中把绒毛蹭掉。西藏羌塘的牧民开始了艰苦的收集,他们在春天的 3 个月中爬到山上寻找和收集成簇的毛。

这篇引文的大多数描述都是错误的,但这一产品来自于贫穷、勤劳的当地百姓这一说法,使得藏羚羊绒成为生态上和政治上都有理由使用的奢侈品。

西藏林业局从 20 世纪 90 年代初期开始集中力量抑制藏羚羊绒的交易。例如,到 1993 年为止,仅在拉萨一地就没收了 1 127 张皮子;杀死一头羚羊的罚金上升到 974.7 元(野牦牛是 4 857 元,野驴是 487 元,盘羊是 289 元);在 1993 年的两个月共逮捕了 10 名偷猎藏羚羊的人。西藏和中央为保护人员提供了资金,并在双湖、尼玛和其它几个地方建起了检查站。反偷猎巡逻队在 1995 ~ 1996 年冬季两次深入到青海省可可西里偏远地区,他们在那里发现好几个有摩托车的国内偷猎队,这些人还装备了高级步枪。巡逻队共没收了 1 600 多张藏羚羊皮。针对国内的偷猎程度,中国国务院在 1996 年签署了指示,使藏羚羊能受到更好的保护。

在两个非政府组织(TRAFFIC—印度和印度野生动物保护协会)的压力下,印度政府开始加强执法力度,于 1995 年 12 月在德里没收了 172 条沙图士披肩。CITES 在意大利和法国的组织采取行动反对这类贸易。欧洲和北美的几家主要时装店把头巾和围巾从货架上移走。1997 年 2 月,伦敦的警方搜查到了 200 条沙图士披肩,估计总价达 50 万美元。这些行动有助于保护藏羚羊,但交易仍在进行,一些国家的富有者推动这种交易。在对藏羚羊的屠杀到达青海和新疆之前,我曾在其它文章中写道:“藏羚羊这一物种没有受到灭种的威胁,荒凉的栖息地保护了它。”(Schaller, Ren, Qiu 1991)如今情况已完全不同。现在当一种动物成为有价值的商品时,偏远的分布地区并不能保护它。藏羚羊这一物种目前的处境极为危险,前途未卜。

## 当地人对野生动物的态度

佛教的核心建立在对生命的同情和尊重上,信仰使西藏人反对猎杀野生动物,但吃家畜的猛兽除外。人们一度把一些地方当作野生动物的避难所(Ekval 1964),寺庙保护附近的野生动物(Harris 1991)。虽然 20 世纪 60~70 年代的混乱,曾一度淹没了传统,但现在这种传统又得以恢复。戈德斯坦和比勒在唐拉雍错(Tangra Yumco)以南的帕拉(Pala)对当地牧民的研究中,注意到牧民把打猎看作一种昔日的耻辱。他们引用了一位牧民的话:“我们是佛教徒,因此不应该杀生。现在,帕拉的大多数牧民都像我一样不打猎。文化大革命期间,我的财产被没收,我被赶出公社,只得靠打猎来维持家庭生活。但现在我不需要用猎物来保障生存,不会再夺走别的生灵的生命了。”

文化总在不断地变化。牧民的生活与 1959 年时已不一样了。外部市场力量的渗入、人口增长、现代化发展,以及从维持生计的生产到拥有众多家畜的生产重点转移,在这些因素的综合影响下,牧民的生活和文化不断发生着变化。保护区内游牧民对野生动物的态度是矛盾的。对影响到家畜的任何野生动物,他们的容忍都极为有限。尼玛附近的牧民要求射杀野驴,因为它们在牧民为羊保留的冬季牧场上吃草。一位牧民问我们:“为什么政府限定我的家畜数量,而这里却有几百头野驴?野驴毫无用处,却吃很多的草。”嘎错的牧民射杀公野牛,因为它们冲破围栏,在发情期赶走雌性家牦牛,而且还攻击人。一些牧民则表达了积极的情感:“保护野生动物很好,但我们想打羚羊,因为我们太穷了。”与那些被禁止猎杀野生动物的牧民不同,官员们有时以打猎取乐或赢利。阿鲁盆地的一位藏羚羊猎人告诉我:“如果当官的人能遵守法律,停止打猎,我们也会的。”一位牧民更是说:“我喜欢看到周围有野生动物。”

有许多人相信,每杀死一头动物,就会有 100 头从神秘的北方出现,那里有一片几乎没有人去过的土地。另外,有些人并没有把动物数量的下降和乱捕滥杀联系在一起,他们指责禁止打猎是错误的!

牧民对狼尤为反感,不加选择地杀它们。虽然狼以家畜为食,食量也较大,但数量相对而言不多。1993 年,荣玛乡因狼而损失了大约 0.7%~1.0%的家畜,其它乡的数字与此相近或更低一些。

喇嘛、官员、生物学家和其他有关人员有必要和牧民开展保护方面的对话,向他们提供精神力量和宣传科学事实。我传播保护信息的努力,只能限于阐述保护野生动物的必要,给牧民发一张小卡片放在家庭神龛上。卡片的一面是一幅画:11 世纪西藏哲学家和诗人米拉尔巴(Milarepa)坐在安静的动物中,其中有一只藏原羚,另外一位猎手跪在地上,剑、弓和筒箭等武器放在一边;另一面是用藏文书写的佛的语录:

所有的生物都会在惩罚前颤栗，  
所有的生命都是可贵的。  
将心比心，  
你们不应该杀生，或引起杀生。

## 家畜和野生动物

在一些地方，游牧民已经把野生动物当作他们家畜草料的竞争对手，而且这种磨擦肯定会增加。靠感情和先入之见不能解决潜在的冲突，必须以详细的信息和有想像力的解决方法为基础。在一个地区建立有效的家畜管理方式时，掌握该地区的全部家畜和野生有蹄类动物的数量，了解每一物种的食性，这些信息都相当重要。

## 家畜管理

牧业和农业发展于同一时期，很可能都出现在不到 1 万年前 (Goldstein, Beall 1990)。藏东的卡若遗址可能有 5 000 年的历史，考古发掘探明那里是一个农业居民点。遗址内的骨头是野生动物的，可能有家猪 (无名氏 1985)。柴达木盆地的一个遗址表明，那里 4 000 年以前就有了家绵羊 (Miller 1994)。中国公元前 1400 年前的文献提到了青藏高原东部的羌族，这一部落与藏族有关联 (Stein 1972)，他们的后代今天兼营农业和牧业。这种双重的生活方式是居住在海拔 4 300m 以下的藏族人的典型方式。高海拔地区的纯牧业有可能就是由此演化而来。

据记载 9 世纪时的青海省地区是“畜群的优良牧场” (Stein 1972)。牦牛的驯化使人们进入高原地区的想法成为可能，至少使牧民能够较为容易地到达那些地区。一个牧民家庭大约需要 6 头牦牛来搬运家什，这些动物还提供了许多重要的产品，牦牛几乎就是游牧文化的标志。在当地记录里，11 世纪，游牧民 (*brog-pa*) 和其他藏族人 (*Brod-pa*) 的身份已有明显区别 (Stein 1972)。因此，青藏高原上家畜和野生动物已共同进化了至少一千年。但在 20 世纪中，野生动物的数量明显下降，家畜数量上升。20 世纪 90 年代中叶，仅西藏就有 1 100 万头绵羊，800 万头山羊，400 万头牦牛。

游牧民的生活给人一种浪漫的假象，他们如同天际的风一样自由，寻找着丰美的牧场。实际上，在过去的几个世纪里，西藏的牧民并没有这样的自由 (Goldstein, Beall 1990)。牧民们要向当地的寺庙和贵族家庭效忠，在后两者严酷的控制下，牧民的迁移被局限在固定区域，每年用酥油和羊毛付年税。牧民们被束缚在无形的围栏之中，不得任意离开，不过一个家庭可以拥有自己的极少牲畜。牧主的势力延伸到羌塘深处，只有很少几户人家逃脱了这种奴役，但仍然难于生计，有些成了土匪。每户牧民都固定在几个牧场之上，每 3 年由牧场主根据家畜的数量重新进行分配 (一头牦牛相当于 6 只绵羊或 7 只山羊)，人们没有集体的

牧场。每个家庭有一个基地,每年都有一大半时间住在其中。牧民根据当地的条件迁移家畜,交换牧场,还经常在基地外步行数小时的地方建一个卫星营地。为了省下基地附近的草料,在每年 8 月和 12 月之间,牧民通常把家畜赶到较远的地方去(Goldstein, Beall 1990)。这种迁移一般为 15~50km,但在羌塘北部他们有时延伸到 100km 以外。

在 1959 年民主改革之后,农奴制度和 3 年一次的牧场再分配制度被废除,但游牧民的生活方式和以前差不多。20 世纪 60 年代末期,“文化大革命”的影响波及此地,家畜的私人所有制被废除,宗教习俗被禁止,富有的牧民被排斥并被斥责为“阶级敌人”。家畜的强制性出售和高税率很快就导致了大范围的贫穷(Goldstein, Beall 1989)。1981 年公社制被取消时,情况发生了急剧变化,宗教习俗得到恢复。每个人都得到了相同数目的家畜。税收被取消了(直到 1997 年恢复)。牧民的生活不久便有了好转。尽管起点都一样,但在 10 年之内又有了贫富分化(图 15.8)。贫穷的牧民大多是由于对家畜管理不当,或把家畜卖光了。穷者只好出卖劳力,为富者做一些体力工作,如建牲畜栏或屠宰牲畜。家庭财产是以拥有家畜数量来衡量的,这往往与野生动物保护有直接关系,那些只有少量家畜或没有家畜的牧民,最可能以捕杀野生动物来补充食物和收入。例如,在查桑的 109 户人家中,最穷的 17 户占了打猎者的大半。

有牲畜的家庭(%)

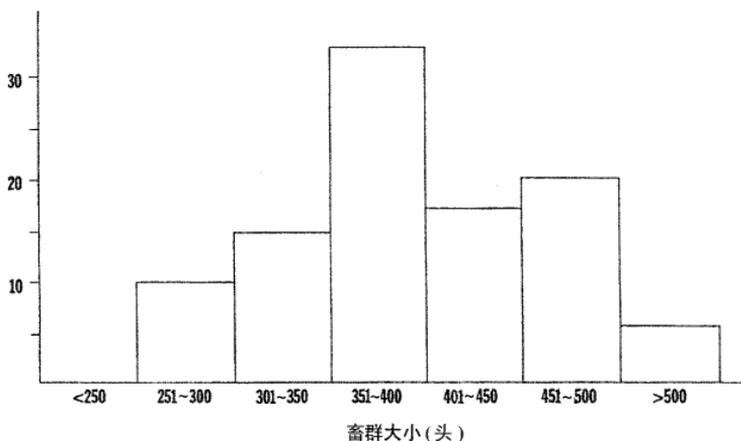


图 15.8 羌塘保护区中,尼玛和双湖县每户牧民的家畜总数。图中未标出没有家畜的人家。

公社撤消后设立“乡”为地方行政单位,并恢复以传统的个体家庭生产体系为经济基础。但嘎尔错是个例外,因为那里的牧民在 1981 年投票决定保留公社。集体公社里的家庭经济和那些乡里的个体相比,收入相同或更好。1993 年,嘎尔错平均每家有 492 头家

畜(625 ■ SEU),而双湖和尼玛县在保护区内的其它个体家庭平均只有402头(498 ■ SEU)。

每个乡都由两名藏族领导协调工作(书记和乡长),他们监督各种活动,热情程度不一。地方政府为每个家庭规定了人均家畜数的上限。这一数字因草场状态而变化,从40头到70头不等。如果数量超过定额,可以命令强行减少。而有些地方不根据草场的实际情况调整定额,使这一政策遭到许多非议。传统上,牧民要通过增加他们的家畜群,为大雪、疾病和其它不可避免的灾难之后的艰苦日子提供数量上的保障,所以他们认为目前对数量的限制没有多少保险余地。同时这种制度被误认为是政府造成当地居民继续贫穷的原因。而且如上所述,家畜很少的牧民更可能猎杀野生动物。

### 野生和家养有蹄类的生态学比较

6种野生的和4种家养的有蹄类动物共享保护区内的草原。这一多样性的群体包括从15kg重的藏原羚到600kg重的野牦牛。不论他们具体的要求是什么,都依存于同一个资源丰富的基地。在3个主要的植被区内(见图2.7),苔草—驼绒藜(*Carex-Ceratoides*)区,或称为荒漠草原,无论是野生的还是家养的有蹄类动物都极少;在针茅—苔草(*Stipa-Carex*)区里,好的牧场呈不连贯分布,因此仅有极少牧民生活在那里,也只在部分地方有一些数量中等的野生有蹄类;在最好的针茅属草场区内,野生和家养有蹄类动物最多。家畜和野生有蹄类动物之间可能存在着竞争,这种猜测已成为当地的一个问题。由于盘羊太少,而藏原羚太小,所以牧民对它们很不在意。野牦牛在针茅区内几乎绝迹了,它们所带来的问题只局限在某些地方。但是,牧民把野驴当作家畜的主要竞争者,其次是羚羊和岩羊,这种观点有根据吗?

### 数量和生物量

我在表15.1中列出双湖和尼玛县中各乡放养或季节性放养在保护区中的家畜数量。我们还获得了改则县8个乡放养于保护区的家畜总数,但其中3个乡缺少绵羊、山羊、牦牛和马的数量。同时我们也没有日土县和安多县一些乡的数据,其中日土县在保护区的西端,安多县在东部边界(表15.2)。20世纪90年代初期,保护区内全部家畜的数量在136万头以上,可能达140万头,其中64%为绵羊,29%为山羊,6%为牦牛,还有1%的马,至少部分季节达到了这样的数量。保护区内家畜的生态密度为4.6~4.7头/km<sup>2</sup>(33.4万km<sup>2</sup>,除去11.6%的湖泊、冰川和裸露山峰)。家牦牛在高山草甸上生活得最好,但保护区内的高山草甸很稀少,只存在于安多县的东端,那里牦牛在家畜种群中所占的比例要高于别的地方,而山羊则较少(图15.9)。

仅靠自然数量很难判断动物对草场的实际影响。1头牦牛不能等同于1头绵羊。根

据食物的消耗量,各种动物可以换算成绵羊等量单位(SEU),1头绵羊等量为1.0,1头山羊等于0.86,1头牦牛等于6.0,1匹马等于9.0(表15.1和表15.2)。保护区内的SEU总计是185万,或6.3头/km<sup>2</sup>。

生物量为比较一个地区内每个物种的分布提供了另一种方法,其计算过程是将每一物种的估计重量和数量相乘。虽然最理想的计算是统计每一物种各年龄和性别组的重量。但我因为缺少这方面的家畜资料,所以就用爱泼斯坦(1969)、博内麦尔(1976)和辛高达等(1991)所提供的母畜最小重量近似值的平均数来进行估算。这一平均数过高估计了幼畜的重量,而过低估计了成年公畜的重量,但我假定这两组数字可以互相补偿。那么,保护区内全部生物量的最小值是5968万kg或202kg/km<sup>2</sup>,其中绵羊43.8%、山羊16.6%、牦牛35.1%、马4.5%。根据所有3种标准,绵羊是保护区的优势家畜(表15.3)。

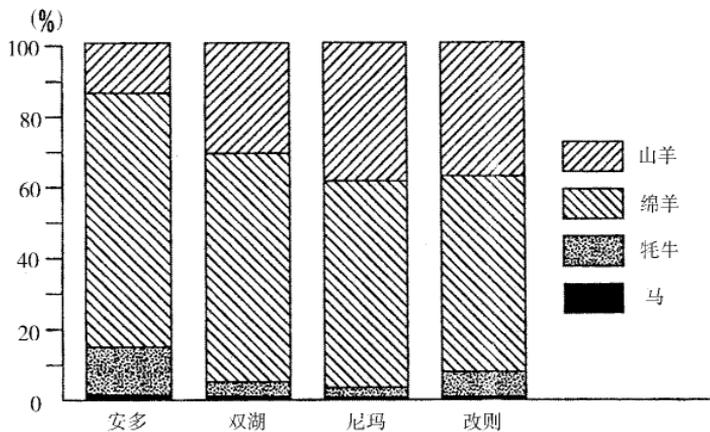


图 15.9 羌塘保护区中几个县里的各类家畜百分比。

表 15.3 羌塘保护区中野生和家养有蹄类动物的估计数量和生物量

	估计总数(头)	头/km <sup>2</sup>	生物量(kg/km <sup>2</sup> )	SEU/km <sup>2</sup>
<b>野生动物</b>				
盘羊	400 ~ 500	痕迹	0.09 ~ 0.12	痕迹
岩羊	10 ~ 000	0.03	1.36	0.05
藏羚羊	40 ~ 000	0.14	3.58	0.16
藏原羚	18 ~ 517 ~ 22 ~ 428	0.06 ~ 0.08	0.83 ~ 1.00	0.03 ~ 0.04
牦牛	7 ~ 000 ~ 7 ~ 500	0.02 ~ 0.03	8.83 ~ 9.46	0.17 ~ 0.18
藏野驴	21 ~ 743 ~ 28 ~ 006	0.07 ~ 0.09	18.15 ~ 23.38	0.74 ~ 0.95
总计	97 ~ 660 ~ 108 ~ 434	0.32 ~ 0.37	32.84 ~ 38.90	1.15 ~ 1.38

## 家养动物

绵羊	871 ■ 690	2.95	88.57	2.95
山羊	395 ■ 686	1.34	33.50	1.15
牦牛	■ 80 ■ 580	0.27	70.95	1.64
马	■ 11 ■ 979	0.04	9.13	0.37
总计	1 ■ 359 ■ 935	4.60	202.15	6.11

注：■①■见表 15.4 和 15.5 计算中使用的种群组成和重量。

②■头/km<sup>2</sup> 是根据生态密度计算的 33.4 万 km<sup>2</sup> 的保护区减去 11.6% (38 ■ 744km<sup>2</sup>) 的湖泊、冰川和裸露山峰，计算面积有 295 ■ 256km<sup>2</sup>。

③■SEU = 绵羊等量单位。见表 15.1。

在书中的前些章节中，我试图根据样带、取样计数和大面积估算的办法统计每一种野生有蹄类动物的数量。我很不愿提供这些具体的数字，因为即使这些数字只是数量大小的排列，也会有人把它们当作事实加以引用。另外，种群在考察之后的几年中一直处于变动状态。然而从另一个角度来看，在制定保护方案时需要数据，即便是暂时的数据也是有用的。根据我的统计，保护区内有大约 10.3 万头野生有蹄类动物，或 0.35 头/km<sup>2</sup>，其中藏羚羊数量最多(37%)，其次是野驴(24%)，藏原羚(20%)，然后是岩羊、野牦牛和盘羊(表 15.3)。每一物种的 SEU 为：藏原羚 0.5，藏羚羊 1.2，岩羊 1.4，盘羊 2.5，野牦牛 7.0；藏野驴 10.0。SEU 的总和为 37.3 万或 1.3km<sup>2</sup>。根据这一测算，藏野驴是最重要的动物(67%)，其次是野牦牛(14%)和藏羚羊(13%)。若以两性的重量和年龄段为基础计算野生动物的生物量(表 15.3 和表 15.4)，那么总生物量是 970 万 ~ 1150 万 kg，或 32.8 ~ 38.9kg/km<sup>2</sup> 可用栖息地。藏野驴的生物量最高(58%)，牦牛其次(25%)，而数量最多的藏羚羊排在第三(10%)。

表 15.4 计算生物量时，使用的野生有蹄类动物的大致种群组成

%

	雄性	雌性	1 龄*	幼仔
盘羊	30	50	—	20
岩羊	33.5	44.5	—	22
藏羚羊	23	47	12	18
藏原羚	33.5	44.5	—	22
野牦牛	37	53		10
藏野驴	42	42	5	11

注：■ \* 在有些例子中 1 龄和成体动物合并在一起，原因是前者在年末的时候已与成体几乎一样大。

■ 1 龄和幼仔的数值合并在一起。

如果把保护区作为一个整体进行比较，■ 对评估家畜和野生动物对草原的影响的作用很有限，■ 因为在保护区一半的范围内没有或很少有家畜。大部分野生动物和家畜集中在尼玛和双湖的针茅地区，■ 面积约 91 ■ 520km<sup>2</sup>，■ 是保护区内适宜的栖息地。野生有蹄类约为 0.3 ~ 0.4 头/km<sup>2</sup>，■ 有蹄类家畜 8.7 头/km<sup>2</sup>。野生动物的生物量大约为 40kg/km<sup>2</sup>，■ 家畜为 345kg/km<sup>2</sup>（表 15.5）。野生有蹄类占全部有蹄类动物数量的 4.2%，■ 生物量的 10.4%。即使野生动物的数量被低估了 100%，■ 它们仍占全部数量的很小一部分。

表 15.5 冬季，羌塘保护区中双湖和尼玛县针茅带内，野生和家养有蹄类动物的估计数量和生物量

	计算中使用的 动物体重( kg )	估计总数( 头 )	头/ km <sup>2</sup>	生物量 ( kg/ km <sup>2</sup> )	SEU* / km <sup>2</sup>
<b>野生动物</b>					
盘羊	♂ 105, ♀ 68, 幼仔 20	250 ~ 300	痕迹	0.19 ~ 0.23	痕迹
岩羊	♂ 60, ♀ 40, 幼仔 10	4 ■ 000 ~ 5 ■ 000	0.04 ~ 0.05	1.75 ~ 2.18	0.06 ~ 0.08
藏羚羊	♂ 38, ♀ 26, 1 龄 23, 幼仔 15	7 ■ 000 ~ 8 ■ 000	0.08 ~ 0.09	2.02 ~ 2.30	0.09 ~ 0.10
藏原羚	♂ 和 ♀ 15, 幼仔 7	9 ■ 152 ~ 11 ■ 895	0.10 ~ 0.13	1.32 ~ 1.72	0.05 ~ 0.07
牦牛	♂ 500, ♀ 325, 1 龄和幼仔 150	1 ■ 500	0.02	6.11	0.11
藏野驴	♂ 和 ♀ 275, 1 龄 200, 幼仔 50	9 ■ 152 ~ 11 ■ 895	0.10 ~ 0.13	24.65 ~ 32.05	1.0 ~ 1.3
总计		31 ■ 104 ~ 38 ■ 596	0.34 ~ 0.42	36.04 ~ 44.59	1.32 ~ 1.67
<b>家畜</b>					
绵羊	30		5.71	171.30	5.71
山羊	25		2.60	65.00	2.23
牦牛	260		0.36	93.60	2.19
马	225		0.07	15.75	0.66
总计			8.74	345.65	10.79

注：这片针茅带的面积大约有 91 ■ 520 km<sup>2</sup>（不包括 11.6% 的湖泊、冰川和裸露山峰）。计算中使用的种群组成见表 15.4，数量估计见相关动物的各章。

然而，在某些有限地区可能会季节性聚集大量的野生动物，如阿鲁盆地，我和 Gu

(1994) 提供了盆地内 1 ■ 150 km<sup>2</sup> 栖息地的动物数量和生物量 ; 表 15.6 中的生物量在以前发表的数据上略做调整。1990 年 8 月 , 我们在一次调查中共观察到 5 种野生有蹄类动物 ( 不包括盘羊 ) , 共 1 ■ 791 头 , 估计实有 2 ■ 100 头动物。盆地内家畜的数量是野生有蹄类的两倍 , 但就生物量比较则相反 , 野生有蹄类为 331 kg/km<sup>2</sup> , 家畜为 169 kg/km<sup>2</sup>。野牦牛占野生动物生物量的 73%、野驴占 17%、藏羚羊 7%。在针茅地区 , 如前所述 , 野驴所占生物量最大 , 为 70% , 牦牛第二 , 为 15% ( 表 15.5 )。哈里斯和米勒 (1995) 报告 , 1991 年夏天 , 青海野牛沟季节性聚集了大量野生动物。他们估计在 1 ■ 051 km<sup>2</sup> 内有 7 ■ 089 头野生有蹄类动物。我计算的生物量有 550 kg/km<sup>2</sup> , 超过阿鲁盆地的 40% , 比家畜的 111 kg/km<sup>2</sup> 高得多 ( 表 15.7 )。总生物量中野牦牛占 52%、野驴 30%、藏羚羊 7% , 其余为岩羊、藏原羚和盘羊 , 和阿鲁盆地的生物量分布是一样的。这一总生物量的排名可能也反应了一个多世纪以前的

表 15.6 1990 年 8 月阿鲁盆地 ( 1 ■ 150 km<sup>2</sup> ) 内有蹄类动物的生态密度和生物量

	数量调查 ( 头 )	估计总数 ( 头 )	头 / km <sup>2</sup>	生物量 ( kg / km <sup>2</sup> ) *
<b>野生动物</b>				
盘羊	0	痕迹	痕迹	痕迹
岩羊	121	20	0.17	6.72
藏羚羊	652	700	0.61	21.80
藏原羚	125	200	0.17	2.25
牦牛	681	750	0.65	243.00
藏野驴	212	250	0.22	57.37
总计	1 ■ 791	2 ■ 100	1.82	331.14
<b>家畜</b>				
绵羊	■ —	2 ■ 750	2.39	71.70
山羊	■ —	1 ■ 250	1.09	27.17
牦牛	■ —	300	0.26	67.83
马	■ —	10	痕迹	1.96
总计		4 ■ 310	3.74	168.66

注 : ■ 数据来源 Schaller 和 Gu 1994。

\* 成年动物的体重见表 15.5。在样本中大部分的藏羚羊是雄性 , 而大部分的岩羊是雌性和幼仔。

表 15.7 1991 年夏天 , 青海 ( 1 ■ 051 km<sup>2</sup> ) 野牛沟地区 , 有蹄类动物的粗密度和生物量

	估计总数 ( 头 )	头 / km <sup>2</sup>	生物量 ( kg / km <sup>2</sup> ) *
<b>野生动物</b>			
盘羊	245	0.23	11.89
岩羊	1 ■ 200	1.14	34.25

藏羚	2 ■ 076	1.98	39.50
藏原羚	1 ■ 511	1.44	15.81
牦牛	1 ■ 223	1.16	283.93
藏野驴	843	0.80	165.23
总计	7 ■ 098	6.75	550.61
家畜			
绵羊	2 ■ 400	2.28	68.51
山羊	600	0.57	14.27
家牛、马、骆驼	< 100	< 0.10	28.00
总计	3 ■ 100	2.95	110.78

注 ■ 数据来源 基于 Harris, Miller 1995 的计数。

\* 野生物种的体重是根据成年雌性重量的 3/4 计算的,而不是基于种群组成。

■ 不包括少量白唇鹿。

■ 家养牦牛只有在冬季被放养于该地区。成年骆驼平均体重是 460kg( Epstein 1969 )。据估计在每 100 头大型动物中有 1/3 是家牛、马和骆驼。

实际情况,顺序的变化可能表明了人们对野牦牛等某一物种的过度猎杀。阿鲁盆地和野牛沟可以为了解羌塘过去的生态状况提供一条线索。

总而言之,保护区内优良草场上,家畜总数量( 25: 1 )和生物量( 9: 1 )都大大超过了野生有蹄类。野生动物和家畜的竞争是微不足道的,最多是区域性的。在游牧民和家畜密度低的地方野生动物的密度最高,这并不只是巧合。

## 食性

羌塘的食物资源有限,这一事实可以从荒漠上动物的稀少或消失推断出来。10 种野生动物和家畜(不包括少量的白唇鹿、牛和青海东部边缘的家养双峰骆驼),共同享用一块简单的栖息地,那里植物种类很少,只有夏季的几个月中植物才有很高的营养值。在这种环境中,动物必须是“机会主义者”,实际上每一种野生有蹄类动物都在几种不同类型的植被中觅食,虽然食物组成大量重叠,但觅食方法的某些不同减少了竞争(见 12 章)。动物们会选择不同的地势,比如岩羊在悬崖附近,藏羚羊在起伏的山坡和平原上。食物的选择主要在植物的类型上(单子叶或双子叶),其次才是植物种类。体型小巧的藏原羚主要采食非禾本科草本植物,体型中等的有蹄类动物采食范围很广,豆科植物和非禾本科草本植物都吃,大型的牦牛和藏野驴主要采食几种豆科植物。冬天,除藏原羚以外所有的动物主要都吃草类和莎草科植物。

家畜加入这一适应性很强的哺乳动物群体,并有着与之相应的野生种类,食性相同:如家牦牛与野牦牛相同;马与野驴相同;绵羊、山羊与岩羊、盘羊和藏羚羊相同。虽然家畜和野生有蹄类动物在相同的栖息地上采食相同的植物,但是许多因素已减少了它们之间的竞争。目前,野生动物的密度已经很低,而家畜的数量还没有高到足以使草

原退化的程度。冬天,有时家畜和野生动物聚集在同一地区,使已经衰败的豆科植物承受着大量的啃食。而在其它季节,野生动物会分散开来,大多数藏羚羊甚至迁移到无人区。

然而,当 200 头野驴聚集到为家畜过冬而保留的草场上时,游牧民不得不为这些有限草料感到痛惜担忧。在保护区外的一些地方,村民们要求政府减少岩羊的数量,因为据说岩羊把人们为家畜在春天吃草而准备的山区草场消耗殆尽。这些实际问题有待研究解决。

值得一提的是,野生动物一般比和它们关系密切的家畜要大,尽管它们都吃同样的草(Clutton - Brock, 1992)。野牦牛在体格上超过家牦牛,盘羊比家绵羊大得多,岩羊(一种看上去和绵羊有亲缘关系的山羊)比家山羊高而且重。盘羊不是家绵羊的祖先,岩羊也不是家山羊的祖先,但它们都有亲缘关系(见第 13 章)。中国政府已经认识到野生动物拥有提高家畜肉类产量的基因潜力,并开展了研究推广家牦牛和野牦牛之间,盘羊和绵羊之间的杂交计划。家牦牛在羌塘北部生存状态很差,这也是那里牧民人数少的一个原因,而野牦牛则在贫瘠的草场上生存得极好。因为杂交品种可能比纯人工饲养繁殖的家畜生产更多的奶和肉,更能适应环境,所以对这些相应的野生物种的保护应成为政府关心的基础工作(McNeely 1990)。羌塘保护区是这一野生基因资源的重要储备点。

### 繁殖的季节性

羌塘的所有有蹄类动物都是季节性繁殖,发情期和产仔期都短而固定,这表明了它们生存环境的严酷,但每年都可以做出相对的预测(图 15.10)。在野生有蹄类动物中,小型至中型的动物在仲冬交配,而在这一时段中,发情交所消耗的脂肪将无法得到迅速的补充。牦牛和野驴在夏季交配,这样它们的后代就可以出生在短暂的植物生长季节中。藏羚羊和牦牛在初夏产仔,此后雌性个体较易恢复,耗费于贫乏冬季的大量体能,而藏原羚、岩羊和藏野驴在有营养的草料出现一个月之后才产仔。

家牦牛和野牦牛、马和藏野驴的繁殖季节很接近。但绵羊和山羊在冬季产仔,前者从 2 月份开始,这时气候非常严酷,如果牧民不把刚出生的小羊擦干包好,因体温过低而导致的死亡率很高。绵羊和山羊的妊娠期晚,在哺乳高峰期,母畜正处于几个月食物量仅可维持生存的状态下,而且这几个月中母兽得不到有营养的食物。由此可见,和野生动物相比,绵羊和山羊似乎对羌塘地区的适应性很差。

交配期和繁殖期对有蹄类动物至关重要。在这方面,家畜和野生动物的竞争不明显,但对交配期的藏羚羊除外。因为藏羚羊在仲冬发情时聚集在固定的地方,而家畜在这些地方的大量啃食,会消耗掉全部的食物供给,同时牧民每天的作业也会干扰藏羚羊的活动,使它们的交配中断。

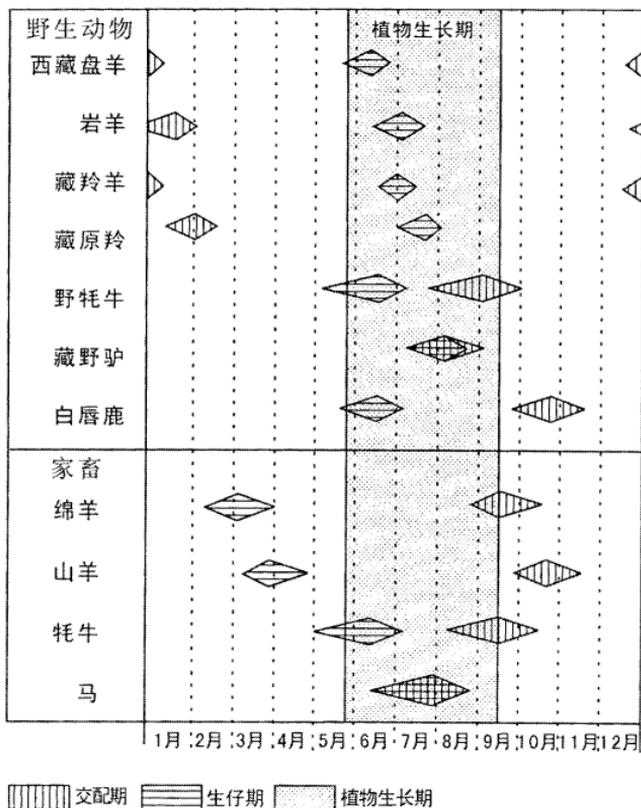


图 15.10 羌塘地区野生和家养有蹄类动物的交配期和产仔期。每个四边形最宽的部分大致表示活动的最高峰。

## 保护区的管理

1993年7月19日羌塘保护区正式建立,西藏自治区政府在行政命令中宣布:“在保护区建立之后,必须采取各种有效的措施,保护所有需要保护的珍稀动物,合理利用其生态、社会和经济各种有效资源,使保护区达到国家标准……”

政府把保护区视为复合型使用地区,无论是游牧民的需要和意愿,还是家畜及野生动物的需要,在每项保护措施里都必须加以考虑。这种政策对这个大面积的保护区,以及居住在其中的众多牧民和大量家畜来说是正确的。由于高出生率和移民,保护区居民的数量肯定会大量增加。因为大部分牧民的孩子都是文盲,将来大多数会继续放牧生活(西藏是中国出生率和文盲率最高的地区)。大量的猎杀使野生动物难以为继,在过去的数

十年里数量下降了 90%。保障残余种群的生存,促进数量的增加,是保护区的一个基本任务。那么,如何能协调牧民和野生动物的需要呢?

## 政策和研究要求

由于游牧民进入保护区只是近期的事,所以草原的整体状况尚处于良好状态。这就给人们提供了一个机会,在一个生态系统遭到破坏之前对它实施管理,这在当今世界是极难得的。现在对草场的压力仍然较低,保护难题很少,当然狩猎除外,不过西藏林业局在 20 世纪 90 年代中期之后就对狩猎开始了某种程度的抑制。现在保护区需要制定管理计划,使野生动物和牧民及其家畜能够在今后共同生存于这片草原上,而不会导致其退化。管理计划应该灵活而且具有新意,能有效地针对当地的问题,并且要不断加以调整,使之能反映变化着的观念、方法和环境。今天有用的保护方案在 10 年或 20 年之后未必有效。同时,计划需要坚定的目标和远见,在野生动物的长期生存受到威胁时顶住妥协的压力。任何土地利用的复合型方式,最终都会和受限因子发生冲突——对人口数量和家畜数量的增加,对矿产、石油和其它物资的开发,甚至对野生动物数量的限制等等。对于家畜和人口的具体限制,我的建议会显得十分唐突,所以我只能指出:两者的持续快速增长会使保护区的管理越来越困难,保护区的生存要求限制条件的存在。

因为野生动物种群、游牧民及其家畜都不处于平衡状态——它们从来都不可能长期保持平衡,所以我强调保护的灵活性。牲畜的选择、轮牧以及其它方式的家畜管理已有几百年的发展历史,而且曾经行之有效,能很好地适用于羌塘地区的环境( Goldstein, Beall 1990; Miller, Bedunah 1993 ),但在近年来已有所改变,当地的条件也在继续变化着。游牧民食物中年卡路里含量的一半来自青稞( Goldstein, Beall 1989 )。为得到青稞和其它生活必需品,游牧民曾经跋涉 3~4 个星期到南部地区用畜产品交换这些东西(图 15.11)。现在政府用卡车把青稞拉到乡里以补贴价出售,商人则带来消费品。贫穷的家庭可以从政府给的福利待遇中分配到免费的青稞。在 20 世纪 90 年代初,当山羊绒在国际市场上的价格上升时,游牧民开始调整他们的畜群,多养山羊,少养绵羊。但是,人们更喜欢吃绵羊肉,持久的变化可能会产生难以预测的影响。近年来,许多乡围起一个或多个牧场,用于冬季放牧或收割干草。政府补贴一个围栏 80% 的开支。安多县的一些地方就是由一片一片的围栏圈地组成,每家都在保护自己畜群的牧场。1990 年还住在帐篷里的一些家庭,到 1994 年已盖起了石头房子(图 15.12)。房主要买房梁,政府可以无偿提供。一些家庭甚至买了卡车——有些是用销售藏羚羊绒的利润——用来从事贸易、搬迁营地、去拉萨朝圣。

自 1981 年以来,游牧民的生活水平有了很大提高。但戈尔斯坦和比勒(1989)写道:“客观地衡量当地的状况,大多数游牧民仍然很贫穷。”他们在 1981 年的研究显示游牧民



图 15.11 牧民用家养的牦牛运输生活用品,或者在向新的牧场迁移时搬运帐篷(1986年9月)。



图 15.12 近些年来,许多牧民造起泥砖小屋作为他们永久的基地(1994年6月)。

人均家畜 42.4 头,到 1988 年 57 户人家中只有 12% 的家庭人均家畜超过 70 头。在尼玛和双湖,1993 年的数字是人均 70.5 头(表 15.1),这表明保护区内的游牧民相对较富。尽管游牧民保留他们的基本生活方式和文化价值观念,内部变化和外界力量已在过去数 10 年中改变了他们的生存方式。未来的变化是什么?尤其是他们将如何影响野生动物?政府政策和经济的变化是否会导致家畜过多?

我很快便联想到与此类似的情形,那是一个多世纪以前的美国西部,大片广阔的草场被声称为私人摇篮,并被围起来。在许多游牧文化中,如肯尼亚的土卡那(Coppock, Ellis, Swift 1986),每个家庭开发大片的公有土地,每年他们的营地都要作十几次或更多次数的迁移。与此相反,藏族牧民通常没有公共土地:每户牧民都有划归自己使用的牧场,这一传统过去和现在都存在。每天在风雪中放牧羊群是一个寒冷而单调的工作。牧民想把他们所有的牧场都围起来吗?围栏可能会阻断野生动物的迁移,把它们阻拦在重要的冬季牧场之外。大量的圈地与保护区的目的明显不符。

拉萨的一位西藏官员告诉我:“牧民不知道如何合理使用草场。”据他们认为,牧民在羊毛和肉类生产中的效率不高,他们的放牧方法被视作不合时宜。科学管理就是官方政策。正如戈尔斯坦和比勒等(1990)已表明的,这种观点有时会对当地牧业生产系统造成不必要的、实际上有害的干扰。世界各地牧民的畜牧活动是一个高度复杂的生物、社会和经济系统,能很好地适应于当地环境(Coppock, Ellis, Swift 1986; Western, Finch 1986; Miller, Bedunah 1993)——条件是人口和牲畜密度保持相对较低的水平。但当密度过高而打破平衡后,其结果是草场退化,水土流失。西藏官员对传统放牧习惯所造成的后果的看法,可能部分地来源于看到人口密度高的草场遭到严重破坏,比如青海的部分地方(Cincotta, Zhang, Zhou 1992),安多县以及藏南的大片土地。藏南的土地在过去几个世纪中就严重退化,其原因是人们为收集燃料而把灌木连根拔起,从而导致植被和土地的破坏。所以保护工作必须根据当地状况,评估牧业管理的特点。对于不同的地形和植被条件,保护区应采用具有针对性的不同政策和方法。对辽阔的高山草原适用的管理办法,可能会对陡坡上的高山草甸产生灾难性的破坏。目前的市场因素刺激畜群的扩大,仅靠传统的方式不能为草原的管理提供适合的方案。但正如牧业学会的研究结论(Ellis, Swift 1988; Goldstein, Beall 1990)所说,发展政策必须建立在现存的传统方式之上,不应把传统简单地抛弃。

埃利斯和斯威夫特(1988)确定了放牧系统中两个持久的形式。在非平衡系统中,主要指炎热的沙漠,草原的产生率更倚重于天气,而不是家畜数量。干旱是常见的现象,植物的生长取决于来去无常的暴雨。难以预测的天气使人们很难衡量家畜的影响和监测资源。在平衡的系统中,每年植物的产量都是可以预测的,草场的载畜量相对稳定。虽然严重的暴风雪可能造成与干旱相似的影响,但羌塘地区仍属于平衡的系统类型。我们能够密切监测草场状况。但这种监测要求广泛的知识,有些是目前还无法提供的知识。地形和土壤的化学组成和物理构造影响食草动物对栖息地的使用,但人们对这一课题的了解甚少。羌塘地区需要有一张详细的植被图,研究人员应该调查家畜和野生动物所吃的草料植物的营养状态及其适口性,以及这些植物对动物觅食的反应。所有食草动物的食性,包括鼠兔这样的小动物,都需要更多的数据。野生动物数量和种群趋势都是基底数据。

对游牧民及其家畜的周期性考察,应该包括了解畜群的规模和组成,放牧方式的变化,并且掌握畜产品营销经济学的相关知识。在不断变化的经济中的家畜管理显然是个复杂的问题,野生动物更增加了研究的复杂程度。

政府要关心如何为市场需要提高羊毛和肉类的产量,但同时更需要考虑游牧民的物质和精神文化生活的提高。由于牧民家庭一般还处在温饱的水平上,他们优先考虑的是为自己的消费而生产更多的奶和肉,生产更多的羊毛用来交换其它物品。任何忽略这一事实的发展计划都将难以实行。从草到奶的能量转换率是 14%,肉类是 3%(Western, Finch 1986)。强调肉类生产的政策会对游牧民和草场产生长期的影响。我们也需要更好地理解草场生态系统的社会价值。正在商讨制定中的对羌塘的开发计划包括:设置更多的围栏、引进外部草种,以及对草原使用化肥。这些措施的潜在影响还应该做进一步的调查论证。

正如以上讨论所表明的那样,任何牧业发展和野生动物保护规划都应该有游牧民参与设计和实施。然而,这些规划必须由政府部门组织和监督,制定必要的惩戒方法。坦桑尼亚赛伦盖提国家公园从 20 世纪 50 年代起使用的方法可以作为参考(Sinclair, Arcese 1995)。

羌塘的生物多样性保护、环境保护、经济发展、传统文化和福利救济等复杂的问题应该是国际发展部门援助和关心的焦点所在,但目前还没有哪一家参与其中(Miller, Schaller 1996)。在北京,一个这种类型的机构曾告诉我:“那里(羌塘,译者注)没有严重的问题,所以我们无需进行投资。”我无法理解这种逻辑——等待,直至一个地区被破坏后才实施行动。

羌塘地区与众不同的野生动物吸引着我。我很快就意识到当地野生动物的未来依赖于牧民。怀着忧虑之情,我要指出,牧民生活方式的改变将对野生动物造成不断增强的影响。这几个段落的讨论已经反映出这种担忧。我的研究只能提供一些不连贯的结果,但这些数据建立了一个研究基础,而且更重要的是这些研究结果指出了问题所在,针对性地提出了有待思考和实施行动的问题。保护区是一个复合型使用地区,也就是说,野生动物实际上能和牧民及其家畜一样要求同样的土地使用权。在考虑行动时,应该始终记住这一基本前提。

## 收获野生动物

目前,除了狼之外,在保护区禁止猎取其它任何动物。据艾伦和爱德华(1995)所说,这样的保护主义政策“没有承认发展中国家或地区使用野生动物的现实”。但恰恰是这一现实,才使目前的保护成为极其必要的措施。羌塘地区的狩猎者遵从的是经济规则而非生物规则。羌塘是世界上拥有最大的野生动物种群的地区之一,但是乱捕滥猎已严重

削减了种群数量。如果不加扼制, 猎人会进一步耗尽动物资源, 可能还会灭绝几个物种, 而种群的恢复需要时间。不过, 目前已取得这样的共识——要想持久地管理好野生动物资源, 就需要当地人能采取积极态度, 并能从保护工作中获得利益( West Brechin 1991 )。

保护区内的大部分游牧民都是近年迁进去的, 他们对土地没有深厚的主人翁精神, 所以需要鼓励、刺激这些人保护野生动物和草场。有人会争辩说, 因为住在保护区内, 这些牧民已经得到了某些特权, 例如拥有良好的牧场, 所以他们应承担责任和接受约束。然而, 野生有蹄类动物越来越被视为家畜的竞争者, 同时继续被当作潜在的食物和经济来源。我们要面临的挑战是, 想出一种办法让老百姓直接得到好处, 或从野生动物的存在中得到间接好处, 并为保护区管理集资。一些政府机构通常以宣称缺少资金作为自然资源管理松懈的借口。除非羌塘保护区能最大限度地为自已筹得资金, 否则任何管理规划都不可能长久地持续下去。

由于旅游业可能有助于地方经济的发展并促进保护工作的开展, 所以它有时被视为改善原始落后地区的一剂灵丹妙药。事实上, 如果管理得当, 旅游业的确可以为当地居民带来好处。但是羌塘保护区太偏僻, 海拔过高, 同时缺乏多种特色, 所以很难吸引中等数量以上的旅游者。就像哈里斯( 1993 )针对青海野牛沟的特点指出的, 只有少数几个特定的旅游团体每年到那里去看野牦牛和藏羚羊。虽然这样的旅游项目可以使人们了解蕴藏在羌塘地区的自然宝藏, 但是在发展当地经济的过程中, 能发挥的作用却很小。

适度猎取某种动物, 能使保护区和所有居住其中的游牧民得到好处, 可是此类活动必须在野生有蹄类动物种群恢复之后, 才能开展。保护区应该给予居民保护野生动物的责任, 同时将他们的利益与野生动物的数量直接挂钩( Harris 1993 )。这种责任应包括: 禁止所有基于个人短期利益的狩猎, 包括即兴性、谋生性和商业性狩猎, 以及驱逐进入保护区打猎的外来人员。为了防止保护区居住人口继续增长, 应该禁止新的移民。

### 娱乐性狩猎

外国人在青藏高原上的娱乐性狩猎从 20 世纪 80 年代起开始于青海、甘肃( 见第 4、5 章 )和新疆。西藏也在考虑这类狩猎的可行性。地方政府发现, 娱乐性狩猎是有吸引力的盈利方法。其原因在于: 外国人的进入是短暂的, 后勤供应简单, 而利润很大。通常在娱乐性狩猎中得到好处的是猎人和政府, 而不是动物和当地居民。青海的独栏国际狩猎保护区采用了一个更容易为人们接受的办法, 并逐步获得了成功。该保护区位于野牛沟以东的布尔汗布达山里。1985 年至 1990 年间, 51 位外籍猎人在该区猎杀了 59 头野生有蹄类动物, 其中 82% 是岩羊, 其它则为藏原羚和白唇鹿, 毛收入为 33 万美元。这笔钱的 55% 被政府部门收走, 45% 用于保护区管理, 包括当地保护人员的工资和对游牧民的基础教育( Liu 1993 )。

Cai、Liu 和奥加拉(1989),以及哈里斯(1993)对野牛沟的保护提出了类似的办法。猎人们的主要兴趣在野牦牛、西藏盘羊和藏羚羊。这三种动物在中国都被指定为濒危动物,其中野牦牛和藏羚羊被列为一级保护动物,省级管理局不能颁发狩猎许可证,但国家级政府有这样的权力。自 20 世纪 70 年代以来,上述三种动物都被列入 CITES 附录 I,大多数国家禁止这些动物作为狩猎物种进口。在美国《濒危物种法》(Endangered Species Act)禁止猎人携带这些狩猎物入境。虽然有明文规定,但北美的两位猎手,唐纳德·考克斯和詹姆士·孔克林在生物学家理查德·米切尔的陪同下,得到新疆行政部门许可,在 1987 年射杀了两头藏羚羊(Schapiro 1992)。一个西班牙人在 1992 年也捕杀了一头藏羚羊。在保护工作开展较好的地方,每年因娱乐性狩猎杀死 2% 的动物不影响动物种群的生存,从野牦牛、盘羊和藏羚羊中可以得到的利润是巨大的(Harris 1993)。那么,野牛沟应该成为这样一个狩猎保护区吗?

野牛沟保护区面积只有 4000km<sup>2</sup>,是青海最好,也最容易接近野生动物的地区。把它建成一个狩猎保护区,而不是自然保护区,就意味着濒危动物只有货币价值。但实际上,国家荣誉、伦理、美学和宗教情感也是一个民族价值系统的组成部分。一些地区拥有独一无二的特点,就理应考虑自身情况,加以独立地维护,其中的野生动物的生存不应依赖市场力量。政府从独栏狩猎保护区和其它地方获得的一小部分收入能够投入到野牛沟的管理中,而不用把它改作狩猎保护区。狩猎和旅游在这样小的地方是不兼容的,因为动物在被追杀之后变得很紧张,人们就无法靠近观赏和拍照(Hutchins, Geist 1987)。野牛沟存在着各种各样的问题,使自然保护区的管理很困难,其中主要问题是藏族和蒙古族牧民不断地进入,他们和西藏的牧民不同,在那里缺少指定的牧场(Harris, 1993)。

我在此讨论野牛沟,是因为哈里斯(1993)已经探讨过在那里实施娱乐性狩猎的得失,而我不同意他的观点。羌塘保护区的动物应该被列为娱乐性狩猎的目标吗?因为它的范围广阔,就可以划出一个小区域作为狩猎区吗?在保护区之外可以很容易找到岩羊和藏原羚,盘羊在西藏已十分稀少,不应该允许狩猎,而藏野驴不该被人们作为狩猎战利品。野牦牛和藏羚羊都为国际协定所保护。在禁止游牧民以打猎为生之后,很快又允许富有的外国人来打猎取乐,这样做不利于培养当地居民对保护工作的积极态度,即便能获得一些物质利益也是如此。所以在羌塘地区目前还不应该批准娱乐性狩猎。

### 可持续的野生有蹄类狩猎

为个人利益而掠夺野生动物资源,这不是保护区所能承受的。要维持大规模的野生动物种群,最终的办法是有控制的狩猎,使所有牧民都得到好处,而不仅仅是现在那些偷猎的少数人。藏野驴和岩羊等几种野生有蹄类动物的肉,在某一天又会成为游牧民的生活所需品。然而,藏羚羊的经济价值潜力最大,国内外奢侈品市场需要它的绒毛。极具讽

刺意义的是,在我多年致力于保护藏羚羊并抑制绒毛市场之后,现在却暗示某一天狩猎活动将重新恢复,我相信藏羚羊昂贵的绒可能使它免于灭绝。藏羚羊和家畜管理相结合会使草原的利用永续化,游牧民会关心并保护良好的藏羚羊栖息地。毕竟,藏羚羊比绵羊的价值高得多。

如塞加羚羊和南美小羊驼所证明的那样,即使一个物种的数量下降到极低之后,仍能够恢复起来并成为重要的野生动物资源。在哈萨克斯坦的草原和俄国的卡里木克雅(Kalymkia)地区发现了迁移性的塞加羚羊。19世纪末和20世纪初,人们为得到角、肉和皮不加分辨地杀死塞加羚羊,使之只剩下几个很小的分散种群。仅俄国某一处海关,就曾有395万对塞加羚羊角出口到中国,用于制造中药的记录。苏联从1921年起禁止打猎,塞加羚羊的种群很快得以增长,并扩展了它们的栖息地。到50年代末,其数量已将近300万头(Teer 1991)。1951年,商业狩猎又重新开展,但这一次国家控制的合作社负责进行持续性管理,保护、监督狩猎塞加羚羊,由专业队伍在秋天羚羊发情期前有选择地猎杀(Milner-Gulland 1994)。有些年的收获量达到50万头(Reed 1995)。但是,有效的管理随着苏联的解体而结束。

美洲小羊驼是一种小型的骆驼,它曾有过和目前藏羚羊差不多的处境。它生活在安第斯山脉海拔4000~5000m之间的草原上,数量曾经达到100万头之多。由于人们对羊驼肉和毛的需求,该物种遭到无情的猎杀,小羊驼的数量在20世纪60年代中期下跌到只有1万头左右(Rabinovich, Hernandez, Cajal 1985)。小羊驼的绒毛平均直径为12 $\mu$ m(Otte, Hofmann 1981),纤细度仅次于藏羚羊,在国际市场上有很大的需求量。现在警卫时常巡逻,小羊驼得到很好的保护。1981年估计种群已上升到8.4万头。当地政府如今找到了一种刺激经济的办法,补偿当地百姓的经济收入,从而允许小羊驼和家畜共享公社所有的牧场。1987年,CITES把几个小羊驼种群从附录I转移到附录II,允许秘鲁制造的小羊驼绒布出口。在每年一次的圈捕中,人们圈起许多小羊驼,像剪羊毛一样剪下他们的绒,然而再放掉。当地人参与其事,从管理和收获过程中得到一部分好处。1994年CITES决定允许出口有限的羊驼原绒。但是此后,偷猎现象立刻增多,人们无法确定海外市场上绒毛的来源。西藏可能最终会希望建立它自己的藏羚羊绒纺织业。

塞加羚羊和小羊驼各代表了一个主要的成功保护例子,在藏羚羊的保护工作中可以加以仿效。西藏林业局已在讨论人工繁殖藏羚羊的可能性。但是,必须注意到要建立和维持一个可发展的繁殖项目需要数年的努力和巨大的资金投入,而最终这一尝试可能会失败,除非所有有关人工饲养管理的难题都可以得到解决。人们曾花费几十年的努力饲养麝牛,以获取它们的毛,但一直无法获得成功。在实施项目的过程中,各种事先无法预料的花费会不断出现,比如围栏的建立、补充喂料,以及在收获中出现的各种问题。此外,人工饲养的麝牛群体质下降,繁殖能力衰减(White, Tiplady, Groves 1989; Groves 1995)。

这样的繁殖计划对于保护野外藏羚羊种群也没有任何作用。如果像对待小羊驼一样剪下藏羚羊绒,这也是另一个选择。可是,企图大量抓住灵敏快捷而又脆弱的藏羚羊是件困难的事,围赶的过程会造成大量的伤亡,而且被剪下绒毛的羚羊将无法抵御寒冷而死亡。塞加羚羊和小羊驼在很多方面与藏羚羊不同。例如,塞加羚羊繁殖率高,性成熟期早,还经常生双胞胎,因此可以承受较高的猎取比率。而小羊驼更容易管理,因为它们好静,大部分都结成小型地区性活动的群体。但是,塞加羚羊和小羊驼的管理规划思路能够作为藏羚羊保护工作的参考,在复杂的管理问题上提供经验教训。如果能够制定适宜的管理规划,就有可能成功地获取藏羚羊的肉、角和皮毛。

在获得大量的藏羚羊信息之前,不应该考虑捕获藏羚羊。每一迁移种群的规模是多大?哪一个年龄组和那一个性别的藏羚羊可成为猎取对象?猎取一个种群的百分之几才是安全的?幼年羚羊的自然死亡率很高,每年的变化也大,这要求以每年的监测为基础,才能决定猎取量。科学家已为很多种动物开发了种群模式和计算机模拟模式,包括塞加羚羊和小羊驼。这类模式有助于评估数据,辨别主要的种群动态;以猎杀的动物数量、年龄、性别为基础,预测种群对各种狩猎方案的反应(Rabinovich, Hernandez, Cajal 1985; Franklin, Fritz 1991; Milner - Gulland 1994; Van Rooyen 1994)。我们也需要对藏羚羊做类似的工作。什么是狩猎的最有效办法?受过训练的野外生物学家对这项工作至关重要。塞加羚羊和小羊驼在 20 年内得到很好的恢复,藏羚羊也有类似的潜力。应该从现在开始为这一目标制定计划。

## 总结

我眼中的未来是一幅曾经有过的画面——人类、家畜和野生动物共同生活在羌塘广阔的草原上,保持着生态上的和谐。那些草原和群山的美丽会一直延续下去,如果没有野生动物的存在,它们就会显得空虚,而藏民们也会失去他们自然和文化遗产中的一部分。

正如戈德斯坦和比勒所描述的:帕拉的牧民们喜欢他们的生活方式,也希望能在以后的岁月中保持这种方式。如果他们觉得合适,会融合新的生活内容,不然就忽略掉。他们要求并不多,只是想追随前人的生活而已,依靠神的指示和他们自身的能力,或是兴盛,或是衰败。虽然对于现在以及可预见的将来,都存在着有待解决的问题,但是牧民的游牧生活仍在羌塘地区呈现着一幅生动的画面——我们因它而更加富足。(1990)我们也应努力地为藏羚羊、藏野驴、野牦牛、狼和其它生活在这片广袤高地上的生灵创造相同的环境。

## 羌塘保护区保护项目实施建议

管理羌塘保护区的首要目的是保存一个未受侵害的生态系统,保证当地所有的动植物种群可以生存下去。为达到这一目的,有必要为游牧民提供经济上的利益,允许他们放牧家畜,最终给予他们权利,在保证生存前提下,开展可持续性的收获藏羚羊的项目,可能还有其它野生有蹄类动物的狩猎项目。在制定管理计划之前,需要一个临时的保护行动计划,以保护当地资源。因为以下 11 点建议都涉及政策准则,所以能以极小的代价较快地予以实施。

1. ■建立羌塘保护区管理委员会,制定政策,开发和监督计划,寻求资助。这样的委员会应包括科学家、西藏林业局、畜牧局、社会科学院和其他相关组织的官员、管理人员以及游牧民的代表。

2. ■游牧民已经离开了保护区的北部(约  $33^{\circ}30'N$  以北)原先的无人区,因为那里的草料质量太差。这一边缘地区对家畜生产的作用不大,不应该再往那里安排移民。应该禁止人类进入保护区的这一部分,有特别批准的短期旅游除外,从而给野生动物一个安全的、不受干扰的避难所。藏羚羊的繁殖地在那里,而野牦牛的生存也依赖这一大片无人区。

3. ■阿鲁盆地曾经拥有,而且现在也可能有保护区内最好的野生动物的季节性聚集群,因此它拥有潜在的科研和旅游价值。但是从 1991 年开始,游牧民和猎人的进入已使这一地区的生态状况出现退化。应该把这一盆地定为特别区,禁止放牧家畜,或仅限于几家住户拥有数量有限的家畜。应该永久禁止狩猎。也许还有必要在一些重要地方建立类似的特别区,如主要的藏羚羊交配场所。

4. ■围栏对野生动物是个威胁。偶尔地围起几公顷不是问题,但长长的围栏,如嘎尔错的围栏,和保护区的目标不相符合。有必要制定有关围栏的政策。

5. ■人口的增加使保护区内资源永续利用的管理越来越困难。为限制人口增长速度,不应批准牧民家畜迁进保护区定居。

6. ■非法的商业狩猎是野生动物数量下降的主要原因。应该继续执行野生动物保护法,加强巡逻,把重点放在抓获非法商人和其他中间商。只有在野生动物种群恢复之后,才能考虑在严格的控制下适度猎取动物。目前,捕杀所有的狼,这样的做法不符合保护精神,可以消灭那些习惯于捕食家畜的狼,其它狼则应放过。

7. ■应该寻找办法,帮助游牧民提高他们从产品中得到的收入,部分地赔偿限制家畜数量所造成的损失。比如,建立一个运作系统,使牧民能以较高的价格直接向市场出售他们的羊毛和其它产品,并开设家庭工厂,为国际市场提供编织品。

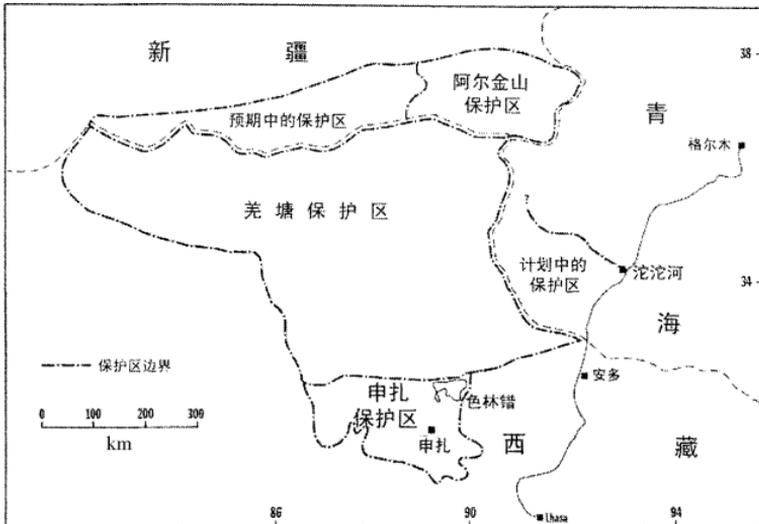
8. ■为保护区内的居民制定保护教育计划,传送好的资源管理所带来的精神和经济收益。组织喇嘛、野生动物学家、社会人类学家和其他人主办的社区讨论,以及分发宣传资料,都是有价值的活动。

9. ■挖掘活动,如淘金和采油,会越来越多地侵犯保护区。必须针对土地开发建立严格的法令,限制修路、建房,强制清理施工残余物和垃圾,再加上其它方法,从而使保护区的美景得以维护。

10. ■开展野生有蹄类动物和大型食肉动物的生态学和行为学的长期研究,首先应重点开展对各种物种的普查,跟踪动物的行踪以及监测种群,记录种群数量、繁殖力和死亡率。同时还需要实施直接调查,了解家畜和野生有蹄类动物,特别是家畜和藏野驴之间,在食性上存在的潜在竞争。

11. ■因为羌塘保护区有着“突出的世界价值”,所以应该被指定为联合国教科文组织的世界遗产和生物圈保护区,使之得到应有的承认,成为世界上最重要的受保护区之一。

以上11点中的一部分也同样适用于和羌塘相邻的其它保护区和拟议中的保护区



图中标出了在青藏高原西北部现有的和提议建立的保护区,保护总面积大约有 50 万  $\text{km}^2$ 。这样的保护区域能够使野生动物和牧民及他们的家畜继续自己的传统生活。

( 见  
下图)。阿尔金山( 4.5 万  $\text{km}^2$  )和申扎( 4 万  $\text{km}^2$  )保护区已经建立起来。新疆在考虑把阿尔金山保护区向西扩展( 5 万  $\text{km}^2$  )。在羌塘保护区的东部边缘——青海的西南角可能再增加大约 6 万  $\text{km}^2$  的保护区域<sup>①</sup>。这样,该地区就有约 50 万  $\text{km}^2$  左右的面积被用于野生动物保护,这是中国一项极不寻常的举措。

---

<sup>①</sup> 截至 1995 年的数据。——译者注

## 结 束 语

我无法确定何时将最终结束我在羌塘地区的调查。这本书中最新的数据收集于1994年。不过,在1997年6~7月,我又一次来到了这片高原上,在一片我以前未曾到过的地方进行野生动物的调查。在旅程中,与我结伴而行的有西藏林业局的刘务林和张宏,北京大学的吕植。我穿越了一个叫做可可西里的地方,它位于青海西南部,与羌塘保护区毗邻。这个地区十分荒凉,地势很高,海拔在4 700~5 000m之间。它拥有许多湖泊,包括乌兰乌拉湖、西金乌兰湖和可可西里湖(见图1.4和图3.2)。可可西里大部分地区的地表裸露,或者只是稀疏地覆盖了一些蔓生植物和粗糙的莎草,如此贫瘠的土地无法满足牧民的需求,但是在南部大约北纬35°处却有一片质量很好的草原。对可可西里部分地区的管辖权可能会在20世纪末由青海省转交给西藏自治区,并且合并到羌塘保护区内。我将在这一部分中介绍一下我们此次的旅程概况。

这次调查的主要目的有两个。其一是为了确定当地野生动物的现状。我们得到的报告中提到,从牧民、淘金者,以及装备枪支并以机动车为交通工具的偷猎者进入这一区域后,当地的野生动物已遭到大批捕杀,尤其是皮毛价值极高的藏羚羊。这些人中最远的来自于青海省的西宁地区、格尔木、那曲和西藏的昌都。在过去的两年中,可能有500kg的藏羚羊皮毛,在中国被非法出售给一个意大利商人,而且这些皮毛主要来源于青海。第二个目的是要追踪雌性藏羚羊的迁移,寻找它们位于可可西里荒凉的南部地区的繁殖地。我们推测西藏东部羌塘地区的藏羚羊种群会迁移到可可西里繁育后代,而青海的种群也会集中到那里去(见第3章)。

在羌塘,很少能遇到好天气。6月,当我们在这里进行调查时,暴风雨常常侵袭这块土地,融化的冰雪又使它成为一片沼泽。我们的车辆最终陷入泥泞之中动弹不得,我们只能步行一个星期,到达沱沱河的居民区,向当地居民求助。然而更令人担心的是当地野生动物的安全。在长达1 000km路途的调查中,我们只发现了9头狼,8头西藏棕熊,239头藏原羚以及296头藏野驴,其中有177头藏野驴集中于一个地方。在我们看到的120头野牦牛中,70%是单独的雄性或者雄性小群体。同羌塘的阿鲁盆地等部分地区作比较,这个区域中的野牦牛有较高的繁殖率。一个由36~38头雌性野牦牛组成的群体中至少有5头幼仔。另外有一个群体的踪迹显示,在61头个体中有15头是幼仔。7月4日,我们还看到一头带着一只幼仔的雌性野牦牛。由于没有适合岩羊的生境,我们在这个地区

只发现了5头岩羊。此外,我们未曾遇到过西藏盘羊。在一个地方,一位有好多旧头骨的牧民告诉我们:“这里曾有过许多藏盘羊。它们都被捕杀了。”

我们共记录了3■400头藏羚羊,其中有些可能记数了不止一次,这是因为我们曾试图跟踪一个迁移种群。在所有的个体中,有10.6%是1龄和成年雄性个体,其中大部分在大范围的地区中单独生活或结成小群。在6月中旬,西藏边境西金乌兰湖西南侧,雄性藏羚羊特别常见。这些动物可能是羌塘种群的一部分,其根据是我们曾在1994年观察到羌塘种群的东向迁移。从许多足迹和粪便来判断,那一种群中的雌性藏羚羊在向北和西北前往勒斜武担错和昆仑山时,似乎也会穿越这个地区。

在6月12日~24日,我们跟踪了青海种群的部分迁移路线,这个种群在南部沱沱河山谷的上游地区过冬,正如我们1993年10月发现的情况一样。1龄和成年雌性藏羚羊沿着一条狭窄的道路,从乌兰乌拉湖盆地,路经西金乌兰湖的东侧,翻越一些较低的山脊,穿过宽阔的山谷,向东北到达可可西里湖的东部边缘。有少数藏羚羊会滞留在那里,它们可能会在那里产仔,或者等到积雪融化以后才向东前进。不过,大多数的雌性藏羚羊在进入这个地区后,会前往卓乃错盆地的南部。许多雌性已经怀孕很久,我们曾发现一头被狼捕杀的雌性藏羚羊,它腹中的胎儿已完全成形(在6月30日,我们看到了一头单独的雌性藏羚羊带着一只两天大的幼仔)。这些迁移雌性会集合成大型群,有些群的数量达100至200头,有一个群达到500头左右,另外好些群在行进过程中彼此距离很近。在一个有780头藏羚羊的样本中,每100头成年雌性就有11.8头1龄个体。我们跟踪了大约125km,至多是它们总行程的一半,由于恶劣的天气我们没能到达它们的出生地。除了上述提到的两个种群以外,其它种群肯定也存活了下来,但它们的数量很少,而迁移活动可能是地域性的。我们观察到的3■000头雌性藏羚羊代表了存活在青海地区的藏羚羊种群中相当大的一部分。除非这些残留的藏羚羊能够得到有力的保护,不然年度性的迁移活动将会停止,它们生活史中一部分的内容将成为一个永久的秘密。

在7月9~12日,我们从可可西里出发,步行超过75km,到达南部的沱沱河居民区。途中,我们横穿了一片高山草原,这是一个高质量的牧区,生长着茂盛的草类和莎草,以紫花针茅(*Stipa purpurea*)为主,还有许多种非禾本科草本植物,特别是一些豆科植物,比如开紫色花朵的棘豆。牧民在这里的居住时间至今只有40年。由于居住点比较分散,所以这个草原仍保持良好的状况。但是放牧权的争吵发展为武装冲突,最近的争斗发生在1996年。在这次旅行中,让我们感到沮丧的是,我们对野生动物未来的探索只是一种徒劳。野牦牛已经走了,它们那丰足的肉始终是人们的需求之一,盘羊最多只剩下极少量的剩余种群。我们一共找到9头藏原羚,11头雄性藏羚羊以及一头藏野驴。对于那些只关心短期利益的外行人,我不能期望他们会理解土地和在其中生长的野生动物。然而,当地的藏人也已加入了这样的屠杀行列中。据沱沱河的一位居民说,当地一些人因为捕杀藏

羚羊而“变得富有”。牧民捕杀野生动物的历史可以追溯到几个世纪以前,但是这样的古老传统没有必要被现代文化继承下来,特别是有些人的目的是为了追求无止境的利益。人们是否有必要杀死如此多的动物,杀死几千  $\text{km}^2$  内的每一个生物?人们是否已疏远了自己的宗教和曾提供食物的动物们,以至于如此冷淡地对待动物的未来?

走在空旷的草原上,我感到,对于这片独一无二的高海拔生态系统,我们的了解甚少。如果我们不去探索它的神秘,不走近它,就不可能知道,深深扎根于土壤中的苔属植物、开着白色小花的点地梅蔓枝、雪雀、鼠兔、西藏棕熊以及长着宽嘴的野牦牛,它们是如何在这片貌似贫瘠的土地上共同创造了如此多样的生命。那么,谈论怎样管理和改良这片草原只能令人感到茫然。如果仅仅临时性地降低草地质量和消除食草动物,就好像我们知道哪一种动植物对保持自然群落是至关重要的,那是不可能拯救生物多样性,包括自然进程中的互相作用。虽然从外貌上看,一丛丛的针茅十分简单朴实,它们的生命周期很短,但它们的世代可能已经在此延续了许多年月,甚至是几个世纪,它们的生物量几乎都隐藏在地下的根中。禾本科植物与食草动物一起进化,而后者则为各种食肉动物提供食物资源。所有的这些动植物或许能教会我们,如何管理这片草原,连那些家畜也能成为这个系统中可持续发展的一部分。羌塘的整个区域,很幸运地保持了完整无缺的状态,保存了完整的生物功能,它的组成部分依旧处于稳定的动态变化中,这在今天的世界上是极其特殊的。

在几千年的历史中,人类已经成为羌塘的一个组成部分,祖先将数量众多的野生动物和富饶的牧场留给了我们。在这些自然财富中,有一部分已被挥霍殆尽,就像我们在青海的调查中所看到的那样。当我注视这片草原的时候,我看到的是那些已经消失的景象。但是我知道,即使我的悲观主义折射了一种对未来的顽固期望,从实际角度来讲,在广阔的羌塘地区,有许多部分是能够得到挽救的。现在,国家和西藏自治区政府正在实施这样的努力。为了将羌塘永续传递,我们必须永远保持道德上的警觉,怀着热情去理解生态,专心地致力于维持牧民及他们的家畜和野生动物之间的协调。如果没有这样的努力,那么这片草原将最终成为一片荒漠,只有呼啸的风声不时地打断死一般的寂静。

## 附录一

## 本书中出现的野生哺乳动物的中英文名称和拉丁学名

中文常用名	英文常用名	拉丁学名
灵长目	Order Primata	
大猩猩 219	Mountain gorilla	<i>Gorilla gorilla beringei</i>
兔型目	Order Lagomorpha	
高原兔 159 - 161	Tibetan woolly hare	<i>Lepus oiostolus</i>
黑唇鼠兔 159 ,161 ,162	Black-lipped pika	<i>Ochotona curzoniae</i>
啮齿目	Order Rodentia	
喜马拉雅旱獭 159	Himalayan marmot	<i>Marmota himalayana</i>
黑尾草原犬鼠 164	Prairie dog	<i>Cynomys ludovicianus</i>
食肉目	Order Carnivora	
狼 6 ,50 ,56 ,59 ,60 ,78 ,81 ,91 ,113 ,121 ,137 ,140 , 153 ,158 ,159 ,166 - 171 ,174 ,184 - 189 ,266 ,267 , 272 ,286 ,290 ,291 ,294 ,295	Wolf	<i>Canis lupus</i>
豺 158	Dhole	<i>Cuon alpinus</i>
赤狐 140 ,165 ,166	Red fox	<i>Vulpes vulpes</i>
藏狐 158 ,165 - 167	Sand fox	<i>Vulpes ferrilata</i>
棕熊 6 ,7 ,56 ,159 ,170 - 174 ,294 ,296	Brown bear	<i>Ursus arctos</i>
黑熊 2 ,27 ,158	Asiatic black bear	<i>Ursus thibetanus</i>
大熊猫 2	Giant panda	<i>Ailuropoda melanoleuca</i>
小熊猫 2	Red panda	<i>Ailurus fulgens</i>
艾鼬 164 ,165	Steppe polecat	<i>Mustela eversmanni</i>
黑足鼬 164	Black-footed ferret	<i>Mustela nigripes</i>
兔狲 158 ,165	Manul ( Pallas's cat )	<i>Felis manul</i>
猞猁 6 ,56 ,158 ,174 ,175 ,266	Lynx	<i>Felis ( Lynx ) lynx</i>

## 298 青藏高原上的生灵

雪豹 2, 3, 6 - 10, 56, 81, 91, 140, 158, 175 - 188, 267, 269	Snow leopard	<i>Uncia ( Panthera ) uncia</i>
虎 2, 30, 163, 270	Tiger	<i>Panthera tigris</i>
长鼻目	Order Proboscidea	
非洲象 219	African elephant	<i>Loxodonta africana</i>
奇蹄目	Order Perissodactyla	
西藏野驴 10, 42, 55	Kiang ( Tibetan wild ass )	<i>Equus kiang</i>
蒙古野驴 7, 8, 144, 145, 151, 152, 155 - 157, 182, 221, 222, 249	Asiatic wild ass	<i>Equus hemionus</i>
普通斑马 151, 153	Plains zebra	<i>Equus burchelli</i>
偶蹄目	Order Artiodactyla	
<b>猪科</b>	Family Suidae	
野猪 182	Wild pig	<i>Sus scrofa</i>
<b>骆驼科</b>	Family Camelidae	
单峰驼 133, 134	Dromedary ( one-humped camel )	<i>Camelus dromedarius</i>
双峰驼 7, 10, 182, 183	Bactrian ( two-humped camel )	<i>Camelus ( bactrianus ) ferus</i>
羊驼 288 - 290	Vicuna	<i>Vicugna vicugna</i>
<b>麝科</b>	Family Moschidae	
麝 8, 126, 166, 169, 183, 185, 219, 266	Musk deer	<i>Moschus</i> spp.
<b>鹿科</b>	Family Cervidae	
毛冠鹿 126	Tufted deer	<i>Elaphodus cephalophus</i>
麂 126	Muntjac ( barking deer )	<i>Muntiacus</i> spp.
豚鹿 2	Axis deer	<i>Cervus ( Axis ) axis</i>
水鹿 126, 219	Sambar	<i>Cervus unicolor</i>
马鹿 8, 82, 126, 130, 132, 164	Red deer and elk	<i>Cervus elaphus</i>
沼鹿 126, 132	Swamp deer ( barasingha )	<i>Cervus duvauceli</i>
白唇鹿 6, 11, 126 - 132, 169, 185, 186, 212, 215, 217, 279, 280, 287	White-lipped deer	<i>Cervus albirostris</i>
麋鹿 127, 131	Pere David's deer	<i>Elaphurus davidianus</i>

驯鹿 6, 50, 52, 54, 55, 58, 127, 132

狍 126

### 叉角羚科

叉角羚 6, 59, 164, 222, 228, 229, 249—252, 255

### 牛科

美洲野牛 6, 68, 110, 121, 248

欧洲野牛 227

牦牛 1—3, 6, 7, 10, 11, 13—18, 32, 33, 42, 54, 55, 59, 60, 76, 95, 99, 109—125, 144, 149, 153, 164, 167—170, 174, 182, 183, 185, 187, 189, 191, 200, 209—214, 216—218, 220, 221, 226, 230, 237, 247, 248, 250, 251, 258, 263, 264, 266—269, 271—273, 275—282, 287, 288, 290, 291, 294—296

白肢野牛 2, 248

非洲水牛 123, 228, 229

菽羚 219, 225, 227, 247, 249, 252

安氏林羚 228, 229, 250

非洲林羚 190

蓝牛 227—229, 250—252

四角羚 227

黑脸小羚羊 219

麦氏小羚羊 228, 229, 230, 250

普通小羚羊 227

黑斑羚 190, 227—229, 232, 249, 250, 252, 255, 256

犬羚 227—229

桑岛新小羚 227

小岩羚 227—229

侏羚 227—229, 249, 250, 255

山羚 227

大耳羚 227

长颈羚 232

跳羚 49, 256

沙羚 227

印度羚 2, 227—229, 250, 251, 255, 256

汤姆森羚 190, 228, 229, 234, 236

鹿羚 227

Caribou *Rangifer arcticus*

Roe deer *Capreolus capreolus*

Family Antilocapridae

Pronghorn *Antilocapra americana*

Family Bovidae

American bison *Bison bison*

European bison *Bison bonasus*

Yak *Bos grunniens*

Gaur *Bos gaurus*

African buffalo *Syncerus caffer*

Bushbuck *Tragelaphus scriptus*

Nyala *Tragelaphus angasi*

Eland *Taurotragus oryx*

Nilgai *Boselaphus tragocamelus*

Four-horned antelope *Tetracerus quadricornis*

Black-fronted duiker *Cephalophus nigrifrons*

Maxwell's duiker *Cephalophus maxwelli*

Common duiker *Cephalophus grimmia*

Impala *Aepyceros melampus*

Kirk's Dik-dik *Madoqua kirki*

Suni *Neotragus moschatus*

Steenbok *Ramphicerus campestris*

Oribi *Ourebia ourebi*

Klipspringer *Oreotragus oreotragus*

Beira *Dorcatragus megalotis*

Gerenuk *Litocranius walleri*

Springbok *Antidorcas marsupialis*

Dibatag *Ammodorcas clarkei*

Blackbuck antelope *Antilope cervicapra*

Thomson's gazelle *Gazella thomsoni*

Dorcas Gazelle *Gazella dorcas*

### 300青藏高原上的生灵

格氏羚	190 256	Grant's gazelle	<i>Gazella granti</i>
鹅喉羚	6 - 8 ,95 ,96 ,101 ,102 ,107 ,108 ,140 ,182 , 221 226 228 - 230 233 234 236 246 250 - 252	Goitered gazelle	<i>Gzaella subgutturosa</i>
斯氏羚	231	Speke's gazelle	<i>Gazella spekei</i>
藏原羚	3 ,6 ,11 ,12 ,15 ,42 ,59 ,76 ,78 ,95 - 108 , 149 ,167 ,169 ,170 ,191 ,200 ,208 ,209 ,213 ,214 , 216 - 219 ,221 - 224 ,226 ,228 - 230 ,232 - 234 , 236 237 245 - 247 250 256 266 268 272 275 - 280 282 287 288 294 295	Tibetan gazelle	<i>Procapra picticaudata</i>
普氏原羚	8 95 96 ,102 223 234 256	Przewalski's gazelle	<i>Procapra przewalskii</i>
蒙原羚	7 ,8 ,49 ,52 ,95 - 97 ,221 ,222 ,224 ,230 , 231 234 236 237 245 - 247 250 252 255 256	Mongolian gazelle	<i>Procapra ( Prodocras ) gutturosa</i>
塞加羚羊	37 ,49 ,95 ,97 ,222 ,224 ,226 - 237 ,247 , 250 252 255 256 288 - 290	Saiga	<i>Saiga tatarica</i>
短角羚	225 227 - 229 250 255	Rhebok	<i>Pelea capreolus</i>
肯尼亚水羚	48 52 60 227 - 229 250 252	Kob	<i>Kobus kob</i>
驴羚	252	Lechwe	<i>Kobus leche</i>
塞内加尔小苇羚	228 229	Bohor reedbuck	<i>Redunca redunca</i>
阿拉伯大羚羊	228 229	Arabian oryx	<i>Oryx leucoryx</i>
长角羚	228 - 230	Gemsbok	<i>Oryx gazella</i>
貂羚	228 229 232 235 250 252	Sable	<i>Hippotragus niger</i>
马羚	3 ,48 ,52 ,60 ,225 ,227 ,232 ,235 ,250 ,252 , 255 257	Roan	<i>Hippotragus equinus</i>
白腿大羚羊	255	Blesbok	<i>Damaliscus dorcas</i>
南非大羚羊	227 - 229	Topi	<i>Damaliscus lunatus</i>
麋羚	228 229 250 251	Jackson's hartebeest	<i>Alcelaphus buselaphus</i>
角马	251 255 256	Common wildebeest	<i>Connochaetes taurinus</i>
斑纹角马	228 229	Black wildebeest	<i>Connochaetes gnou</i>
石山羊	228 229 235 250 251	Mountain goat	<i>Oreamnos americanus</i>
岩羚羊	227	Chamois	<i>Rupicapra rupicapra</i>
斑羚	8 27 ,182 219 227 - 229 235 250 - 252	Goral	<i>Naemorhedus goral</i>
日本鬣羚	250	Japanese serow	<i>Nemorhaedus ( Capricor- nis ) crispus</i>
鬣羚	219 252	Serow	<i>Nemorhaedus ( Capricor- nis ) sumatraensis</i>
羚牛	2 27 ,182 227 250 - 252 256	Takin	<i>Budorcas taxicolor</i>

麝牛 5 227 - 229 235 289	Musk ox	<i>Ovibos moschatus</i>
喜马拉雅塔尔羊 182 228 229 250	Himalayan tahr	<i>Hemitragus jemlahicus</i>
野山羊 2 9 90 ,170 ,182	Wild goat	<i>Capra aegagrus</i>
北山羊 6 57 81 82 84 88 89 221 226 228 230 , 233 234 250 256 271	Asiatic ibex	<i>Capra ibex</i>
东山羊 233	Dagestan tur	<i>Capra cylindricornis</i>
岩羊 6 9 - 11 55 74 76 78 81 - 85 87 - 94 ,104 , 117 ,127 ,166 ,168 - 170 ,174 ,179 ,182 - 186 ,188 , 208 ,212 - 214 ,216 - 221 ,224 ,226 ,228 - 230 , 233 234 236 - 239 245 249 - 252 255 256 267 , 275 - 280 282 287 288 294 295	Blue sheep( Bharal )	<i>Pseudois nayaur</i>
维氏盘羊 57 72 227 255	Urial and mouflon	<i>Ovis orientalis</i>
盘羊 6 - 10 42 55 60 69 - 81 86 91 ,140 ,169 , 174 ,182 ,185 ,207 ,208 212 - 214 216 - 219 221 - 223 226 230 231 233 234 250 252 271 275 - 280 287 288 295	Argali	<i>Ovis ammon</i>
加拿大盘羊 228 229 235	Bighorn sheep	<i>Ovis canadensis</i>
鬃羊 251 252	Aoudad	<i>Ammotragus lervia</i>
藏羚羊 1 - 3 10 12 16 18 33 36 - 68 76 95 99 , 105 ,117 ,152 ,153 ,166 - 170 ,174 ,175 ,182 ,184 , 185 ,199 ,204 - 207 212 - 214 216 - 222 224 - 233 235 - 237 239 - 247 249 - 252 255 - 259 , 266 - 272 276 - 280 282 283 287 - 291 294 - 296	Tibetan antelope	<i>Pantholops hodgsoni</i>

## 附录二

在羌塘保护区观察到的鸟类和爬行动物的  
中英文名称和拉丁学名

西藏有 500 种以上的特有鸟类 (Vaurie 1972 ; Zheng *et al.* 1983 ) ,但是没有什么鸟类生活在羌塘北部。我在羌塘保护区中偶尔记录了一些鸟类 ,共有 37 种。如果加上那些稀少的迁移物种以及在保护区边界上较低海拔地区的鸟类 ,那么这个鸟类目录可能要翻一倍。比如 ,阿丘夫和佩托特兹 (1988 )在阿鲁盆地记录了 58 种鸟类。我只有在保护区西南部的多玛和扎普地区找到了常见的普通秋沙鸭 ( *Mergus merganser* ) ,凤头 ( *Podiceps cristatus* ) ,红头潜鸭 ( *Aythya ferina* ) 和黑颈鹤 ( *Grus nigricollis* ) ,只有四种命名的鸟类。在保护区中数量最多的是角百灵 ,棕颈雪雀和棕背雪雀。冬季 ,随着候鸟的离开 ,有时我在一个月的调查中只能看到 12 种左右的鸟类。我在冬季留鸟名前加上了星号 ( \* ) 。

保护区中没有两栖动物 ,当有一种爬行动物 ,这是一种在海拔 5 ■ 200m 处可以找到的小型蜥蜴。

## 鸟类

中文常用名	英文常用名	拉丁学名
斑头雁	Bar-headed goose	<i>Anser indicus</i>
赤麻鸭	Ruddy shelduck	<i>Tadorna ferruginea</i>
凤头潜鸭	Tufted duck	<i>Aythya fuligula</i>
绿翅鸭	Common teal	<i>Anas crecca</i>
胡秃鹫	* Lammergeyer	<i>Gypaetus barbatus</i>
高山秃鹫	* Himalayan griffon	<i>Gyps himalayensis</i>
大鸮	* Upland hawk	<i>Buteo hemilasius</i>
红隼	* Eurasian kestrel	<i>Falco tinnunculus</i>
猎隼	* Saker falcon	<i>Falco cherrug</i>
藏雪鸡	* Tibetan snowcock	<i>Tetraogallus tibetanus</i>

金眶伯	Little ringed plover	<i>Charadrius dubius</i>
蒙古沙伯	Mongolian plover	<i>Charadrius mongolus</i>
红脚鹬	Common redshank	<i>Tringa totanus</i>
青脚鹬	Common greenshank	<i>Tringa nebularia</i>
矶鹬	Common sandpiper	<i>Tringa hypoleucos</i>
棕头鸥	Brown-headed gull	<i>Larus brunnicephalus</i>
普通燕鸥	Common tern	<i>Sterna hirundo</i>
西藏毛脚沙鸡	* Tibetan sandgrouse	<i>Syrhaptus tibetanus</i>
岩鸽	* Blue hill pigeon	<i>Columba rupestris</i>
戴胜	Hoopoe	<i>Upupa epops</i>
西嘴沙百灵	Hume's short-toed lark	<i>Calandrella acutirostris</i>
凤头百灵	Crested lark	<i>Galerida cristata</i>
角百灵	* Horned lark	<i>Eremophila alpestris</i>
白	White wagtail	<i>Motacilla alba</i>
褐岩鹇	Brown accentor	<i>Prunella fulvescens</i>
褐背拟地鸦	* Hume's ground jay	<i>Pseudopodoces humilis</i>
红嘴山鸦	* Red-billed chough	<i>Pyrhcorax pyrhorax</i>
渡鸭	* Raven	<i>Corvus corax</i>
红尾水鸲	Plumbeous redstart	<i>Rhyacornis fuliginosus</i>
红腹红尾鸲	White-winged redstart	<i>Phoenicurus erythrogaster</i>
黑喉红尾鸲	Hodgson's redstart	<i>Phoenicurus hodgsoni</i>
漠	Desert wheatear	<i>Oenanthe deserti</i>
高山岭鹀	* Brandt's mountain finch	<i>Leucosticte brandti</i>
褐翅雪雀	* Tibet snow finch	<i>Montifringilla adamsi</i>
棕颈雪雀	* Rufous-necked snow finch	<i>Montifringilla ruficollis</i>
棕背雪雀	* Blanford's snow finch	<i>Montifringilla blanfordi</i>
普通朱雀	Common rosefinch	<i>Carpodacus erythrinus</i>

## 爬行动物

西藏沙蜥	<i>Phrynocephalus theobaldi</i>
------	---------------------------------

## 参考文献

- Achuff P. , and R. Petocz. 1988. *Preliminary resource inventory of the Arjün Mountains Nature Reserve , Xinjiang , People's Republic of China*. Gland , Switzerland : World Wide Fund for Nature.
- Ackerman B. , F. Lindzey , and T. Hemker. 1984. Cougar food habits in southern Utah. *F. Wildl. Manage.* 48 :147—155.
- Alexander , B. 1987. A beast for all seasons. *Int. Wildl.* 17( 3 ) :44—51.
- Allen , C. 1982. *A Mountain in Tibet*. London : André Deutsch.
- Allen , C. , and S. Edwards. 1995. The sustainable - use debate : Observations from IUCN. *Oryx*. 19 :92—98.
- Allen , G. 1939. Zoological results of the second Dolan expedition to western China and eastern Tibet. 1934—1936. Part III , Mammals. *Proc. Academy Nat Sciences Philadelphia* 90 :261—294.
- . 1940. *Natural history of central Asia*. Vol. 2 , *The mammals of China and Mongolia*. New York : American Museum of Natural History.
- Amato , G. 1994. A Systematic approach for identifying evolutionarily significant units for conservation : The dilemma of subspecies. Ph. D. diss. , Yale University.
- Amato , G. , D. Wharton , Z. Zainuddin , and J. Powell. 1995. Assessment of conservation units for the Sumatran rhinoceros ( *Dicerorhinus sumatrensis* ). *Zoo Biology* 14 :395—402.
- An , Z. 1982. Palaeoliths and microliths from Shenja and Shuanghu , northern Tibet. *Current Anthropology* 23 :493—499.
- Andrews , R. 1932. *Natural history of central Asia*. Vol. 1 , *The new conquest of central Asia*. New York : American Museum of Natural History.
- . 1933. The Mongolian wild ass. *Nat Hist* 33 :3—16.
- Annenkov , B. 1990. The snow leopard ( *Uncia uncia* ) in the Dzungarsky Ala Tau. *Int. Pedigree Book of Snow Leopards* 6 :21—24.
- Atkins , D. 1994. Initial report on captive wild camel breeding program and census surveys of wild camel populations of Trans Altai ' A ' Reserve. Mongolia/ UNDP - GEF Biodiversity Project. Typescript.
- . 1995. Project report on the second winter season enclosure of captive wild camels for breeding and winter census survey of wild camel population , Great Gobi National Park ' A ' Zone. Mongolia/ UNDP - GEF Biodiversity Project. Typescript.
- Avise , J. , and C. Aquadro. 1982. A comparative summary of genetic distances in the vertebrates. *Evolutionary Biology* 15 :151—185.
- Bagla , P. 1995. ' Sustainable ' tigers ? *BBC wildlife* 15( 5 ) :55.
- Bailey , F. 1911. Notes on game animals near Gyantse and in the Chumbi Valley. *F. Bombay Nat. Hist. Soc.* 20 :1029—1032.
- . 1914. Exploration on the Tsangpo or upper Brahmaputra. *Geogr. F.* 44 :341—354.

- , 1945. *Cbina - Tibet - Assam*. London : Jonathan Cape.
- Ballard J. , and M. Kreitman. 1995. Is mitochondrial DNA a strictly neutral marker ? *Trends in Ecology and Evolution* 12 485—488.
- Bannikov A. 1957. Distribution géographique et biologic du cheval sauvage et du chameau de Mongolie ( *Equus przewalskii* et *Camelus bactrianus* ). *Mammalia* 21 :152—160.
- , 1976. Wild camels of the Gobi. *Wildlife* 18 398—403.
- Bannikov A. , L. Zhirnov , L. Lebedeva , and A. Fandeev. 1967. *Biology of the saiga*. Jerusalem : Israel Program for Scientific Translations.
- Bart J. 1935. Das Tierleben Tibets und des Himalaya - Gebirges. *Wissenschaftliche Veröffentlichungen des Museums für L nderkunde zu Leipzig* 3 :115—177.
- Belovsky , G. , and O. Schmitz. 1994. Plant defenses and optimal foraging by mammalian herbivores. *F. Mammal* 75 816—832.
- Berger J. 1981. The role of risks in mammalian combat : Zebra and onager fights. *Z. Tierpsychologie* 56 297—304.
- , 1986. *Wild horses of the Great Basin*. Chicago : University of Chicago Press.
- , 1990. Persistence of different - sized populations : An empirical assessment of rapid extinctions in bighorn sheep. *Cons. Biol* 4 91—98.
- Berry S. 1990. *A stranger in Tibet* London : Collins.
- Blanford , W. 1888—1891. *The fauna of British India : Mammalia*. London : Taylor and Francis.
- Blank , D. 1992. Peculiarities of social and reproductive behavior of *Gazella subgutturosa* in Iliisky Valley. *Antelope Specialist Group Gnusletter* 11( 3 ) :10—11.
- Bonnemaire , J. 1976. Le yak domestique et son hybridation. In *Le yak* , pp. 46—76. Ethnozootechnie , no. 15. Paris : Société d'Ethnozootechnie.
- Bonvalot G. 1892. *Across Tibet*. New York : Cassell.
- Boutton T. , L. Tieszen , and S. Imbamba. 1988. Biomass dynamics of grassland vegetation in Kenya. *Afr. F. Ecol* 26 89—101.
- Bower H. 1894. *Diary of a journey across Tibet*. New York : Macmillan.
- Braden K. 1982. The geographic distribution of snow leopards in the USSR : Maps of areas of snow leopard habitation in the USSR. *Int. Pedigree Book of Snow Leopard* 3 25—39.
- Brantingham P. J. Olsen , and G. Schaller. In press. Paleolithic sites and late Pleistocene climates in north-west Tibet , China. *F. Field Archaeology*.
- Bristow M. 1996. Not dead yet. *BBC wildlife* 14( 5 ) 68—74.
- Bunch T. , R. Mitchell , and A. Maciulis. 1990. G - banded chromosomes of the Gansu argali ( *Ovis ammon jubata* ) and their implications in the evolution of the *Ovis* karyotype. *F. Heredity* 81 227—230.
- Bunch T. , and C. Nadler. 1980. Giemsa - band patterns of the tahr and chromosomal evolution of the tribe Caprini. *F. Heredity* 71 :110—116.
- Bunch T. , C. Nadler , and L. Simmons. 1978. G - band patterns , hemoglobin , and transferrin types of the bharal. *F. Heredity* 69 316—320.
- Bunnell F. , and M. Gillingham. 1985. Foraging behavior : Dynamics of dining out. In *Bioenergetics of wild herbivores* , ed. R. Hudson and R. White , pp. 53—79. Boca Raton , Fla. : CRC Press.

- Burdsall R. , and A. Emmons. 1935. *Men against the clouds*. New York : Harper.
- Burrard G. 1925. *Big game hunting in the Himalayas and Tibet*. London : H. Jenkins.
- Butler J. , P. Achuff , and L. Johnston. 1986. *Arjin Mountains Nature Reserve , Xinjiang , People's Republic of China*. IUCN/WWF Report. Gland , Switzerland : IUCN/WWF.
- Caccone A. , G. Amato , and J. Powell. 1987. Intraspecific DNA divergence in *Drosophila* : A study on parthenogenetic *D. mercatorum*. *Mol. Biol. Evol.* 4 :343—350.
- Cai , G. 1982. Notes on birds and mammals in the region of sources of the Yangtze River. *Acta Biologica Plantae Sinica* 1 :135—149. ( In Chinese. )
- . 1988. Notes on white - lipped deer ( *Cervus albirostris* ) in China. *Acta Theriologica Sinica* 8 :7—12. ( In Chinese. )
- Cai , G. , Y. Liu , and B. O'Gara. 1989. Observations of large mammals in the Qaidam Basin and its peripheral mountainous areas in the People's Republic of China. *Can. F. Zool.* 68 :2021—2024.
- Cai , L. , and G. Wiener. 1995. *The yak*. Bangkok , Thailand : Food and Agriculture Organization of the UN.
- Caughley G. 1970. *Cervus elaphus* in southern Tibet. *F. Mammal* 51 :611—614.
- The central Asian expedition of Captain Roborovsky and Lieut. Kozloff. 1896. *Geogr. F.* 8 :161—173.
- Chang C. , N. Chen , M. Coward , et al. 1986. Preliminary conclusions of the Royal Society and Academia Sinica 1985 geotraverse of Tibet. *Nature* 323 :501—507.
- Chang D. 1981. The vegetation zonation of the Tibetan Plateau. *Mountain Research and Development* 1 :29—48.
- Chang D. , and H. Gauch. 1986. Multivariate analysis of plant communities and environmental factors in Ngari , Tibet. *Ecology* 67 :1568—1575
- Chen , L. , E. Reiter , and Z. Feng. 1985. The atmospheric heat source over the Tibetan Plateau : May - August 1979. *Monthly Weather Review* 113 :1771—1790.
- Chen , W. 1981. Natural environment of the Pliocene basin in Gyirong , Xizang. In *Geological and ecological studies of Qinghai - Xizang Plateau* , ed. D. Liu , vol. 1 , pp. 343—352. Beijing : Science Press.
- Cheng H. , Z. Ni , S. Sun , X. Yu , and D. Chen. 1981. Regional differentiation of agriculture on the Qinghai - Xizang Plateau. In *Geological and ecological studies of Qinghai - Xizang Plateau* , ed. D. Liu , vol. 2 , pp. 2021—2026. Beijing : Science Press.
- Cheng J. 1984. The geographical distribution of wild Bactrian camel in Gansu. *Acta Theriologica Sinica* 4 :186. ( In Chinese. )
- Chestin J. 1996. Variability in skulls of central Asian brown bears. *F. Wildlife Research* ( Poland ) 1 :70—74.
- Child G. , and J. Le Riche. 1969. Recent springbok treks ( mass movements ) in south - western Botswana. *Mammalia* 33 :499—504.
- Chundawat R. , and G. Rawat. 1994. Food habits of snow leopard in Ladakh , India. In *Proceedings of the Seventh International Snow Leopard Symposium* , ed. J. Fox and J. Du , pp. 127—132. Seattle : International Snow Leopard Trust.
- Cincotta , R. , P. Van Soest , J. Robertson , C. Beall , and M. Goldstein. 1991. Foraging ecology of livestock on the Tibetan Changtang : A comparison of three adjacent grazing areas. *Arctic and Alpine Research* 23 :149—161.
- Cincotta , R. , Y. Zhang , and X. Zhou. 1992. Transhumant alpine pastoralism in northeastern Qinghai Prov-

- ince : An evaluation of livestock population response during China's agrarian reform. *Nomadic Peoples* 30 : 3—25.
- Clark L. 1954. *The marching wind*. New York : Funk and Wagnall.
- Clarke G. 1987. China's reforms of Tibet , and their effects on pastoralism. *Institute of Development Studies* ( University of Sussex , England ) , pp. 63—131.
- Clutton - Brock J. 1992. The process of domestication. *Mammal Review* 22 : 79—85.
- The conservation atlas of China*. 1990. Beijing : Science Press.
- Coppock D. , J. Ellis , and D. Swift. 1986. Livestock feeding ecology and resource utilization in a nomadic pastoral ecosystem. *F. Applied Ecology* 23 : 573—583.
- Corbet G. 1980. *The mammals of the Palaearctic region : A taxonomic review*. Ithaca : Cornell University Press.
- Crandall L. 1964. *The management of wild mammals in captivity*. Chicago : University of Chicago Press.
- Dang , U. 1967. The snow leopard and its prey. *The Cheetal* ( India ) 10 : 72—84.
- Dash , Y. , A. Szaniawski , G. Child , and P. Hunkeler. 1977. Observations on some large mammals of the Transaltai , Djungarian , and Shargin Gobi , Mongolia. *Terre et He* 31 : 587—596.
- Deasy , H. 1901. *In Tibet and Chinese Turkestan*. New York : Longmans Green.
- Demidoff E. 1900. *After wild sheep in the Altai and Mongolia*. London : Rowland Ward.
- Derbyshire , E. , V. Shi , J. Li , B. Zheng , S. Li , and J. Wang. 1991. Quaternary glaciation of Tibet : The geological evidence. *Quaternary Science Reviews* 10 : 485—510.
- Dolan B. 1939. Zoological results of the second Dolan expedition to western China and eastern Tibet , 1934—1936. *Proc. Academy Nat. Sciences Philadelphia* 90 : 159—184.
- Dolan J. 1988. A deer of many lands - A guide to the subspecies of the red deer *Cervus elaphus* L. *Zoonooz* ( San Diego Zoo ) 62 ( 10 ) : 4—34.
- Dolan J. , and L. Killmar. 1988. The shou , *Cervus elaphus wallichi* Cuvier , 1825 : A rare and little known cervid , with remarks on three additional Asiatic elaphines. *Zool. Garten* 58 : 84—96.
- Dollman J. , and J. Burlace , eds. 1922. *Rowland Ward's records of big game*. London : Rowland Ward.
- Donner F. 1985. Overland from China. *Foreign Service F.* , Apr. : 38—40.
- East , R. 1984. Rainfall , soil nutrient status , and biomass of large African savanna mammals. *Afr. F. Ecol.* 22 : 245—270.
- Economic birds and mammals in Qinghai*. 1983. Qinghai : People's Publishing House. ( In Chinese. )
- Einarsen A. 1948. *The pronghorn antelope and its management*. Washington , D. C. : Wildlife Management Institute.
- Eisenberg , J. 1981. *The mammalian radiations*. Chicago : University of Chicago Press.
- Eisenberg J. , and M. Lockhart. 1972. An ecological reconnaissance of Wilpattu National Park , Ceylon. *Smithsonian Contributions to Zoology* 101 : 1—118.
- Ekvall R. 1964. *Fields on the hoof*. New York : Holt , Rinehart , and Winston.
- Ellis J. , and D. Swift. 1988. Stability of African pastoral ecosystems : Alternate paradigms and implications for development. *F. Range Management* 41 : 450—459.
- Emmons L. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rain - forest. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20 : 271—283.
- Engelmann C. 1938. Über die Gross - uger Szetschwans , Sikongs and Osttibets. *Z. S ugetierkunde* 13 : 1—

76.

- Epstein H. 1969. *Domestic animals of China*. Farnham Royal : Commonwealth Agricultural Bureaux.
- Estes R. 1972. The role of the vomeronasal organ in mammalian reproduction. *Mammalia* 36 :315—341.
- . 1976. The significance of breeding synchrony in the wildebeest. *East Afr Wildl. F.* 14 :135—152.
- . 1991. *The behavior guide to African mammals*. Berkeley and Los Angeles : University of California Press.
- Expedition for rare animal species in Sichuan*. 1977. Chengdu : Sichuan Forest Bureau. ( In Chinese. )
- Fan Y. 1981. Chemical characteristics of Xizang lakes. In *Geological and ecological studies of Qinghai - Xizang Plateau*, ed. D. Liu, vol. 2, pp. 1705—1711. Beijing : Science Press.
- Fang J., and K. Yoda. 1991. Climate and vegetation in China. V, Effect of climatic factors on the upper limit of distribution of evergreen broadleaf forest. *Ecol. Res.* 6 :113—125.
- Feh C., T. Boldsukh, and C. Tourenq. 1994. Are family groups in equids a response to cooperative hunting by predators? The case of Mongolian kulans (*Equus hemionus luteus* Matschie). *Rev. Ecol.* 49 :11—20.
- Feng Z. 1991a. On the status and conservation of wildlife resources in the Karakorum - Kunlun mountain region, China. *Chinese. F. Arid Land Res.* 4 :65—74.
- . 1991b. Wild animal resources in the Hoh Xil region. *Chinese. F. Arid Land Res.* 4 :247—253.
- Feng Z., G. Cai, and C. Zheng. 1986. *The mammals of Xizang*. Beijing : Science Press. ( In Chinese. )
- Field C. 1972. The food habits of wild ungulates in Uganda by analyses of stomach contents. *E. Afr. Wildlife F.* 10 :17—42.
- Flerov K. 1952. *Fauna of USSR*. Vol. 1, no. 2, *Musk deer and deer*. Washington : Israel Program for Scientific Translations and National Science Foundation.
- Floyd T., L. Mech, and P. Jordan. 1978. Relating wolf scat content to prey consumed. *F. Wildl. Manage.* 42 :528—532.
- Fox J. 1994. Snow leopard conservation in the wild - A comprehensive perspective on a low density and highly fragmented population. In *Proceedings of the Seventh International Snow Leopard Symposium*, ed. J. Fox and J. Du, pp. 3—15. Seattle International Snow Leopard Trust.
- Fox J., C. Nurbu, and R. Chundawat. 1991 a. The mountain ungulates of Ladakh, India. *Biol. Cons.* 58 :167—190.
- . 1991b. Tibetan argali (*Ovis ammon hodgsoni*) establish a new population. *Mammalia* 55 :448—452.
- Fox J., S. Sinha, R. Chundawat, and P. Das. 1988. A field survey of snow leopard presence and habitat use in northwestern India. In *Proceedings of the Fifth international Snow Leopard Symposium*, ed. H. Freeman, pp. 99—111. Seattle and Dehra Dun : International Snow Leopard Trust and Wildlife Institute of India.
- . 1991. Status of the snow leopard *Panthera uncia* in northwest India. *Biol. Cons.* 55 :283—298.
- Franklin W., and M. Fritz. 1991. Sustained harvesting of the Patagonia Guanaco : Is it possible or too late? In *Neotropical wildlife use and conservation*, ed. J. Robinson and K. Redford, pp. 317—334. Chicago : University of Chicago Press.
- Frenzel B. 1968. The Pleistocene vegetation of northern Eurasia. *Science* 161 :637—649.
- Fryxell J. 1987. Food limitation and demography of a migratory antelope, the white - eared kob. *Oecologia* ( Berlin ) 72 :83—91.
- . 1995. Aggregation and migration by grazing ungulates in relation to resources and predators. In *Serengeti II*, ed. A. Sinclair and P. Arcese, pp. 257—273. Chicago : University of Chicago Press.

- Fryxell, J. J., Greever, and A. Sinclair. 1988. Why are migratory ungulates so abundant? *Am. Nat.* 131 : 781—798.
- Fryxell, S., and A. Sinclair. 1988. Seasonal migration by white-eared kob in relation to resources. *Afr. F. Ecol.* 26 : 17—31.
- Gai, P. 1985. Microlithic industries in China. In *Palaeoanthropology and Palaeolithic archaeology in the People's Republic of China*, ed. R. Wu and S. Olsen, pp. 225—241. New York : Academic Press.
- Ganhar, S. 1979. *The wildlife of Ladakh*. Srinagar : Haramukh.
- Gao, X., and S. Gu. 1989. The distribution and status of the Equidae in China. *Acta Theriologica Sinica* 9 : 269—274. ( In Chinese. )
- Gao, X., K. Xu, S. Yao, and Z. Jia. 1996. The population structure of goitered gazelle in Xinjiang. *Acta Theriologica Sinica* 16 : 14—18. ( In Chinese. )
- Gao, Y. 1987. *Fauna Sinica, Mammalia*. Vol. 8, Carnivora. Beijing : Science Press. ( In Chinese. )
- Gasse, F., J. Fontes, E. Campo, and K. Wei. 1996. Holocene environmental changes in Bangong Co ( western Tibet ). Part 4, Discussion and conclusions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 120 : 79—92.
- Gatesy, J., G. Amato, E. Vrba, G. Schaller, and R. DeSalle. 1997. A cladistic analysis of mitochondrial DNA from the Bovidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 7 : 303—319.
- Gatesy, J., R. DeSalle, and W. Wheeler. 1993. Alignment-ambiguous nucleotide sites and the exclusion of systematic data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 2 : 152—157.
- Gatesy, J., D. Yelon, R. DeSalle, and F. Vrba. 1992. Phylogeny of the Bovidae ( Artiodactyla, Mammalia ), based on mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Mol. Biol. Evol.* 9 : 433—446.
- Gauthier-Pilters, H., and A. Dagg. 1981. *The camel*. Chicago : University of Chicago Press.
- Gee, F. 1967. Occurrence of the Nayan or great Tibetan sheep, *Ovis ammon hodgsoni* in Bhutan. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 64 : 553.
- Geist, V. 1971. *Mountain sheep*. Chicago : University of Chicago Press.
- . 1991. On the taxonomy of giant sheep ( *Ovis ammon* Linnaeus, 1766 ). *Can. J. Zool.* 69 : 706—723.
- . 1992. Endangered species and the law. *Nature* 357 : 274—276.
- Gentry, A. 1968. The extinct bovid genus *Qurlignoria* Bohm. *F. Mammal.* 49 : 769.
- . 1992. The subfamilies and tribes of the family Bovidae. *Mammal Review* 22 : 1—32.
- Georgiadis, N., and S. McNaughton. 1988. Interactions between grazers and a cyanogenic grass, *Cynodon plectostachyus*. *Oikos* 51 : 343—350.
- Gill, R., L. Carpenter, R. Bartmann, D. Baker, and G. Schooveld. 1983. Fecal analysis to estimate mule deer diets. *J. Wildl. Manage.* 47 : 902—915.
- Goldstein, M., and C. Beall. 1989. The impact of China's reform policy on the nomads of western Tibet. *Asian Survey* 29 : 619—641.
- . 1990. *Nomads of western Tibet*. Berkeley and Los Angeles : University of California Press.
- Grasslands and grassland sciences in northern China*. 1992. Washington, D. C. : National Academy Press.
- Green, M. 1986. The distribution, status, and conservation of Himalayan musk deer *Moschus chrysogaster*. *Biol. Cons.* 35 : 347—375.
- Grenard, F. [ 1903 ] 1974. *Tibet : The country and its inhabitants*. Reprint, Delhi : Cosmo Publications.

- Grenot, C. 1991. Wildlife management : Ecophysiological characteristics of large Saharan mammals and their effects on the ecosystem. In *Mammals in the Palaearctic desert Status and trends in the Sahara – Gobian region*, ed. J. McNeely and V. Neronov, pp. 103—135. Moscow : Russian Academy of Sciences.
- Groves, C. 1967. On the gazelles of the genus *Procapra* Hodgson, 1846. *Z. S ugetierkunde* 32 :144—149.
- . 1969. On the smaller gazelles of the genus *Gazella* de Blainville, 1816. *Z. S ugetierkunde* 34 :38—60.
- . 1974. *Horses, asses, and zebras in the wild*. Hollywood, Fla. : Curtis Books.
- . 1978. The taxonomic status of the dwarf blue sheep ( Artiodactyla ; Bovidae ). *S ugetierkundliche Mitteilungen* 26 :177—183.
- . 1981. Systematic relationships in the Bovini ( Artiodactyla ; Bovidae ). *Z. Zoologische Systematik und Evolutionforschung* 19 :264—278.
- . 1985. An introduction to the gazelles. *Chinkara* 1 :4—16.
- Groves, C., and P. Grubb. 1987. Relationships of living deer. In *Biology and management of the Cervidae*, ed. C. Wemmer, pp. 21—59. Washington : Smithsonian Institution Press.
- Groves, C., and V. Maz 'k. 1967. On some taxonomic problems of Asiatic wild asses ; with the description of a new subspecies ( Perissodactyla ; Equidae ). *Z. S ugetierkunde* 32 :321—384.
- Groves, P. 1995. *Muskox husbandry*. Biological Papers of the University of Alaska, Special Report no. 9. Fairbanks : University of Alaska.
- Groves, P., and G. Shields. 1996. Phylogenetics of the Caprinae based on cytochrome b sequence. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 5 :467—476.
- Gu, J. 1990. The ungulates in the Arjin and east Kunlun Mountains. *Chinese F. Arid Land Res.* 3 :97—104. ( In Chinese. )
- Gu, J., C. Fu, and Z. Gu. 1984. Large hoofed animals of Arjin Shan and eastern Kunlun. Academia Sinica, Xinjiang. Typescript.
- Gu, J., and X. Gao. 1985. The wild two – humped camel in the Lop – Nor region. In *Contemporary mammalogy in China and Japan*, ed. T. Kawamichi, pp. 117—120. Osaka : Mammal Society of Japan.
- Gu, J., X. Gao, and J. Zhou. 1991. Status and distribution of wild two – humped camel in Xinjiang. In *Studies on the animals in Xinjiang*, pp. 1—9. Beijing : Scientific Publishing House. ( In Chinese. )
- Guthrie, R. 1990. *Frozen fauna of the mammoth steppe*. Chicago : University of Chicago Press.
- Gyllenstein, U., and H. Erlich. 1988. Generation of single – stranded DNA by the polymerase chain reaction and its application to direct sequencing of the HLA-DQA locus. *Proc. Nat Acad. Sci.* 85 :7652—7656.
- Habibi, K., C. Thouless, and N. Lindsay. 1993. Comparative behaviour of sand and mountain gazelles. *J. Zool Lond.* 229 :41—53.
- Hare, J. 1995. Status and distribution of wild Bactrian camels, *Camelus bactrianus ferus*, in the Xinjiang Uygur Autonomous Region and Gansu Province in the People's Republic of China. UN Environment Programme. Typescript.
- . 1996. Footprints on the wind. *BBC Wildlife* 14( 3 ) :24—30.
- . 1997. The wild Bactrian camel *Camelus bactrianus ferus* in China : The need for urgent action. *Oryx* 31 :45—48.
- Harris, R. 1991. Conservation prospects for musk deer and other wildlife in southern Qinghai, China. *Mountain Research and Development* 11 :353—358.

- . 1993. Wildlife conservation in Yeniugou, Qinghai Province, China. Ph. D. diss., University of Montana, Missoula.
- Harris R., and G. Cai. 1993. Autumn home range of musk deer in Baizha Forest, Tibetan Plateau. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 90 :430—436.
- Harris R., and D. Miller. 1995. Overlap in summer habitats and diets of Tibetan Plateau ungulates. *Mammalia* 59 :197—212.
- Harrison J., P. Copeland, W. Kidd, and Y. An. 1992. Raising Tibet. *Science* 255 :1663—1670.
- Hayes, M. 1987. Veterinary notes for horse owners. London: Stanley Paul.
- Hedin, S. 1898. *Through Asia*. Vol. 1. London: Methuen.
- . 1903. *Central Asia and Tibet*. 2 vols. London: Hurst and Blackett.
- . 1909. *Trans-himalaya*. 2 vols. New York: Macmillan.
- . [1922] 1991. *Southern Tibet* Vols. 3 and 4. Reprint, Delhi: B. R. Publ. Corp.
- Helle T. 1980. Abundance of warble fly (*Oedemenga tarandi*) larvae in semi-domestic reindeer (*Rangifer tarandus*) in Finland. *Kevo Subarctic Res. Station* 16 :1—6.
- Helle T., and H. Tarvainen. 1984. Effects of insect harassment on weight gain and survival in reindeer calves. *Rangifer* 4(1) :24—27.
- Hou, S. 1991. *An outline of Tibetan archeology*. Lhasa: People's Publishing House of Tibet. (In Chinese.)
- Heptner V., A. Nasimovic, and A. Bannikov. 1966. *Die Säugetiere der Sowjetunion*. Vol. 1. Jena: Gustav Fischer Verlag.
- Houston D. 1988. Digestive efficiency and hunting behavior in cats, dogs, and vultures. *J. Zool., London*, 216 :603—605.
- Høvermann, J., and W. Wang, eds. 1987. *Reports on the northeastern part of the Qinghai - Xizang (Tibet) Plateau*. Beijing: Science Press.
- Huang C., and Y. Liang. 1981. Based upon palynological study to discuss the natural environment of the central and southern Qinghai - Xizang Plateau of Holocene. In *Geological and ecological studies of Qinghai - Xizang Plateau*, ed. D. Liu, vol. 1, pp. 213—224. Beijing: Science Press.
- Huang R. 1987. Vegetation in the northeastern part of the Qinghai - Xizang Plateau. In *Reports on the northeastern part of the Qinghai - Xizang (Tibet) Plateau*, ed. J. Høvermann and W. Wang, pp. 438—489. Beijing: Science Press.
- Huang X., Z. Wang J. Wu, and L. Liu. 1986. The breeding biological characteristics of *Marmota himalayana* in Reshuitan and Wulannaotan, Haiyan County, Qinghai Province. *Acta Theriologica Sinica* 6 :307—311. (In Chinese.)
- Huc E., and J. Gabet. [1850] 1987. *Travels in Tartary, Thibet, and China, 1844—1846*. Reprint, New York: Dover.
- Hudson R., and R. White, eds. 1985. *Bioenergetics of wild herbivores*. Boca Raton, Fla.: CRC Press.
- Huntly N., and O. Reichman. 1994. Effect of subterranean mammalian herbivores on vegetation. *J. Mammal* 75 :852—859.
- Hutchins M., and V. Geist. 1987. Behavioural considerations in the management of mountain-dwelling ungulates. *Mountain Research and Development* 7 :135—144.
- Jackson R. 1979a. Aboriginal hunting in West Nepal with reference to musk deer (*Moschus moschiferus*) and

- snow leopard (*Panthera uncia*). *Biol. Cons.* 16 :63—72.
- , 1979b. Snow leopards in Nepal. *Oryx* 15 :191—195.
- , 1991. Snow leopards and other wildlife in the Qomolangma Nature Preserve in Tibet. *Snow Line* (International Snow Leopard Trust) 9(1) :9—12.
- , 1996. Home range, movements, and habitat use of snow leopard (*Uncia uncia*) in Nepal. Ph. D. thesis, University of London.
- Jackson R., and G. Ahlborn. 1984. A preliminary habitat suitability model for the snow leopard, *Panthera uncia*, in West Nepal. *Int. Pedigree Book of Snow Leopards* 4 :43—52.
- , 1988. Observations on the ecology of snow leopard in West Nepal. In *Proceedings of the Fifth International Snow Leopard Symposium*, ed. H. Freeman, pp. 65—87. Seattle: International Snow Leopard Trust.
- , 1989. Snow leopards (*Panthera uncia*) in Nepal — Home range and movements. *National Geographic Res.* 5 :161—175.
- Jackson R., Z. Wang, X. Lu, and Y. Chen. 1994. Snow leopards in the Qomolangma Nature Preserve of the Tibet Autonomous Region. In *Proceedings of the Seventh International Snow Leopard Symposium*, ed. J. Fox and S. Du, pp. 85—95. Seattle: International Snow Leopard Trust.
- Jaczkowski Z. 1986. Einige Angaben über den Weisslippenhirsch (*Cervus albirostris* Przewalski 1883). *Z. Jagdwissenschaft* 32 :73—83.
- Jarman P. 1983. Mating system and sexual dimorphism in large, terrestrial, mammalian herbivores. *Bid. Review* 58 :485—520.
- Jarman P., and A. Sinclair. 1979. Feeding strategy and the pattern of resource partitioning in ungulates. In *Serengeti; dynamics of an ecosystem*, ed. A. Sinclair and M. Norton-Griffiths, pp. 130—163. Chicago: University of Chicago Press.
- Jiang Z., Z. Feng, Z. Wang, L. Chen, P. Chai, and Y. Li. 1994. Saving the Przewalski's gazelle. *Species* 23 :59—60.
- Jiang Z., and W. Xia. 1983. Utilization of the food resources by Plateau pika. *Acta Theriologica Sinica* 5 :251—262. (In Chinese.)
- , 1987. The niches of yaks, Tibetan sheep, and Plateau pikas in the alpine meadow ecosystem. *Acta Biologica Plateau Sinica* 6 :115—146. (In Chinese.)
- Johnson K., G. Schaller, and J. Hu. 1988. Comparative behavior of red and giant pandas in the Wolong Reserve, China. *J. Mammal* 69 :552—564.
- Jones M. 1993. Longevity of ungulates in captivity. *Int. Zoo Yearbook* 32 :159—169.
- Kaiser M., and A. Gebauer. 1993. Bemerkungen zur Biologie und zur Haltung des Schwarzlippen-Pfeifhasen, *Ochotona curzoniae* (Hodgson, 1858). *Milu* (Berlin) 7 :474—504.
- Kaji K. 1985. An expedition to the source of the Yellow River in China. *Honyurui Kagaku* 51 :1—9. (In Japanese.)
- Kaji K., N. Ohtaishi, S. Miura, T. Koizumi, K. Tokida, and S. Wu. 1993. Distribution and status of white-lipped deer and associated ungulate fauna in the Tibetan Plateau. In *Deer of China*, ed. N. Ohtaishi and H. Sheng, pp. 147—158. Amsterdam: Elsevier.
- Kaji K., N. Ohtaishi, S. Miura, and S. Wu. 1989. Distribution and status of whitelipped deer (*Cervus albirostris*) in the Qinghai — Xizang (Tibet) Plateau, China. *Mammal Review* 19 :35—44.

- Karou A. *A Neolithic site in Tibet*. 1985. Beijing : Cultural Relics Publishing House. ( In Chinese. )
- Kelsall J. 1968. *Migratory barren – ground caribou of Canada*. Canadian Wildlife Service Monograph no. 3. Ottawa : Canadian Wildlife Service.
- . 1969. Structural adaptations of moose and deer to snow. *J. Mammal* 50 302—310.
- Kinloch A. 1892. *Large game shooting in Thibet , the Himalayas , Northern and Central India*. Bombay : Thacker , Spink.
- Kishimoto R. 1989. Early mother and kid behavior of a typical " follower , " Japanese serow *Capricornis crispus*. *Mammalia* 53 165—174.
- Kitchen D. , and O'Gara B. 1982. Pronghorn. In *Wild mammals of North America* , ed. J. Chapman and G. Feldhamer , pp. 960—971. Baltimore : Johns Hopkins University Press.
- Klingel H. , and U. Kingel. 1966. Tooth development and age determination in the plains zebra ( *Equus quagga boebei Matschie* ). *Zool Garten* 33 34—54.
- Koerth B. , L. Krysi , B. Sowell , and F. Bryant. 1984. Estimating seasonal diet quality of pronghorn antelope from fecal analysis. *J. Range Manage.* 37 560—563.
- Køhler – Rollefson J. 1991. *Camelus dromedarius*. *Mammalian Species* 375 1—8.
- Koizumi , T. , N. Ohtaishi , K. Kaji , Y. Yu , and K. Tokida. 1993. Conservation of white – lipped deer in China. In *Deer in China* , ed. N. Ohtaishi and H. Sheng , pp. 309—318. Amsterdam : Elsevier.
- Koshkarev , F. 1989. *Snow leopard in Kirgizia : Population , ecology , and Conservation*. Frunze : Academy of Sciences of Kirgizia. ( In Russian. )
- Kozloff [ Kozlov ] , P. 1908. Through eastern Tibet and Kam. *Geogr J.* 31 402—415 522—534 , 649—661.
- Kozlov P. 1899. Report. In *Proceedings of the Imperial Russian Geographic Society expedition to central Asia , 1893—1895 led by V. I. Rohorovskiy* , p. 143. St. Petersburg : Imperial Russian Geographic Society. ( In Russian. )
- Kuhle M. 1987a. The problem of Pleistocene inland glaciation of the northeastern Qinghai – Xizang Plateau. In *Reports on the northeastern part of the Qinghai – Xizang and Tibet Plateau* , ed. J. Høvermann and W. Wang , pp. 250—315. Beijing : Science Press.
- . 1987b. Die Wiege der Fisreit. *Geo.* , Feb. 80—94.
- Kuroki K. 1987. Animals at the headwaters area of the Yangtze River – The ecology of the chiru. In *The distant headwaters of the Yangtze River – The results of the research team to the Qinghai – Xizang Plateau* , ed. M. Matsumoto and M. Matsuhara , pp. 84—107. Tokyo : Nihon Hoso Shuppan Kyokai. ( In Japanese. )
- Kurtén B. 1968. *Pleistocene mammals of Europe*. London : Weidenfeld and Nicolson.
- Lachungpa , U. 1994. Tibetan wild ass or kiang not extinct in Sikkim. *Sikkim Science Society News Letter* 3 ( 3 ) 7—9.
- Landor H. 1899. *In the forbidden land*. 2 vols. New York : Harper.
- Larrick J. , and K. Burck. 1986. Tibet's all – purpose beast of burden. *Natural History* 95( 1 ) 56—65.
- Larsen J. 1987. Bounty of the barrenlands. *Garden* 11( 6 ) 16—22.
- Lawson , B. , and R. Johnson. 1982. Mountain sheep. In *Wild mammals of North America* , ed. J. Chapman and G. Feldhamer , pp. 1036—1055. Baltimore : Johns Hopkins University Press.
- Leche W. 1904. *Scientific results of a journey in central Asia , 1899—1902*. Vol. 6 , part 1 , *Zoologie*. Stockholm : Lithographic Institute of the General Staff of the Swedish Army.

- Leopold A. 1949. *A sand county almanac*. Oxford : Oxford University Press.
- Leuthold W. 1977. *African ungulates*. Berlin : Springer Verlag.
- Lhalungpa J. 1983. *Tibet, the esacred realm*. New York : Aperture.
- trans. 1985. *The lift of Milarepa*. Boston : Shambala.
- Li B. 1985. The zonation of vegetation in the Mount Namjagharwa region. *Mountain Research* 3 : 291—298. ( In Chinese. )
- Li, B., J. Zhang, J. Wang, and W. Chen. 1985. The alpine cushion vegetation of Xizang. *Acta Botanica Sinica* 27 : 311—317. ( In Chinese. )
- Li, M. 1981. Soil formation and distribution on Qiangtang Plateau. In *Geological and ecological studies of Qinghai-Xizang Plateau*, ed. D. Liu, vol. 2, pp. 1877—1896. Beijing : Science Press.
- Li, Y. 1993. A discussion of the Upper Paleolithic industries of China. *Acta Anthropologica Sinica* 12 : 214—223. ( In Chinese. )
- Liao, Y. 1985. The geographical distribution of ounces in Qinghai Province. *Acta Theriologica Sinica* 5 : 183—188. ( In Chinese. )
- Liao, Y., and B. Tan. 1988. A preliminary study on the geographical distribution of snow leopards in China. In *Proceedings of the Fifth International Snow Leopard Symposium*, ed. H. Freeman, pp. 51—63. Seattle : International Snow Leopard Trust.
- Littledale S. 1894. Field - notes on the wild camel of Lob - Nor. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 446—448.
- , 1896. A journey across Tibet, from north to south and west to Ladak. *Geog. J.* 7 : 453—483.
- Liu, W., and B. Yin, eds. 1993. *Precious and rare wildlife and its protection in Tibet*. Beijing : China Forestry Publishing House. ( In Chinese. )
- Lin, Y. 1993. *International hunting and the involvement of local people, Dulan, Qinghai, People's Republic of China*. M. S. thesis, University of Montana.
- Liu Z., and X. Wu. 1981. Climatic classification of Qinghai - Xizang Plateau. In *Geological and ecological studies of Qinghai - Xizang Plateau*, ed. D. Liu, vol. 2, pp. 1575—1580. Beijing : Science Press.
- Lorenz K. 1961. Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens. *Z. Tierpsychol* 18 : 139—187.
- Lovari S., and M. Apollonio. 1994. On the rutting behaviour of the Himalayan goral *Nemorhaedus goral* ( Hardwicke, 1825 ). *J. Ethol* 12 : 25—34.
- Lovari S., and M. Locati. 1994. Site features of territorial dung - marking in mainland serow. *Mammalia* 58 : 153—156.
- Lu, X. R., Jackson, and Z. Wang. 1994. Herd characteristics and habitat use of a blue sheep population in the Qomolangma Nature Reserve. In *Proceedings of the Seventh International Snow Leopard Symposium*, ed. J. Fox and J. Du, pp. 97—103. Seattle : International Snow Leopard Trust.
- Lu Z., K. Li, and H. Ju. 1993. Distribution, ecological types, and utilization of wild yak in China. *Chinese J. Zoology* 28( 4 ) : 41—45. ( In Chinese. )
- Luo, N., and J. Gu. 1991. The blue sheep resource in the western Arjin Mountains, with reference to game utilization. In *Studies on the animals in Xinjiang*, pp. 16—20. Beijing : Scientific Publishing House. ( In Chinese. )
- Lushchekina A., V. Neronov, G. Ogureeva, and A. Sokolova. 1986. Distribution, ecology, protection, and

- rational utilization of the Mongolian gazelle (*Procapra gutturosa* Pallas 1777) in the Mongolian People's Republic. *Bull. Moscow Biol Studies of the Investigation of Nature* 91(5) 73—82. (In Russian.)
- Lydekker R. 1898. *Wild oxen, sheep, and goats fall lands*. London: Rowland Ward.
- Ma, L. 1991. *Glimpses of northern Tibet*. Beijing: Chinese Literature Press.
- Macintyre, J. 1891. *Hindu-Koh*. Edinburgh: Blackwood and Sons.
- Mallon J. 1984. The snow leopard, *Panthera uncia*, in Mongolia. *Int. Pedigree Book of Snow Leopards* 4 3—9
- . 1991. Status and conservation of large mammals in Ladakh. *Biol Cons.* 56 101—109.
- Martinka J. 1967. Mortality of northern Montana pronghorns in a severe winter. *J. Wildl. Manage.* 31 159—164.
- Mayr, E., and P. Ashlock. 1991. *Principles of systematic zoology*. New York: McGraw-Hill.
- McNaughton, S. 1979. Grassland—herbivore dynamics. In *Serengeti, dynamics of an ecosystem*, ed. A. Sinclair and M. Norton-Griffiths, pp. 46—81. Chicago: University of Chicago Press.
- . 1983. Serengeti grassland ecology: The role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecological Monographs* 53 291—320.
- . 1985. Ecology of a grazing ecosystem: The Serengeti. *Ecological Monographs* 55 259—294.
- . 1988. Mineral nutrition and spatial concentrations of African ungulates. *Nature* 334(6180) 343—345.
- . 1990. Mineral nutrition and seasonal movement of African migratory ungulates. *Nature* 345(6276) 613—615.
- McNeely, J. 1990. How wild relatives of livestock contribute to a balanced environment. *IUCN/SSC Asian wild Cattle Specialist Group Newsletter* 3 10—15.
- Meagher M., and M. Meyer. 1994. On the origin of brucellosis in bison of Yellowstone National Park: A review. *Cons. Biol* 8 645—653.
- Mech, L. 1970. *The wolf Garden City, N. Y.*: Natural History Press.
- Migot A. 1957. *Tibetan marches*. Harmondsworth: Penguin Books.
- Miller D. 1990. Grasslands of the Tibetan Plateau. *Rangelands* 12 159—163.
- . 1992. Wild yaks of Kunlun. *Himal (Nepal)* 5(3) 35—36.
- . 1994. The wool that makes the carpets. *Nepalese-Tibetan Carpet*, Jan. 48—56.
- Miller D., and D. Bedunah. 1993. High-elevation rangeland in the Himalaya and Tibetan Plateau: Issues, perspectives, and strategies for livestock development and resource conservation. *Proceedings of the Seventeenth International Grassland Congress*, pp. 1785—1790. Palmerston North: New Zealand Grassland Association.
- Miller, D., R. Harris, and G. Cai. 1994. Wild yaks and their conservation on the Tibetan Plateau. In *Proceedings of the 1st International Congress on Yak*, ed. R. Zhang, J. Han, and J. Wu, pp. 27—34. Lanzhou: Gansu Agricultural University.
- Miller, D., and R. Jackson. 1994. Livestock and snow leopards: Making room for competing users on the Tibetan Plateau. In *Proceedings of the Seventh International Snow Leopard Symposium*, ed. J. Fox and J. Du, pp. 315—328. Seattle: International Snow Leopard Trust.
- Miller D., and G. Schaller. 1996. Rangelands of the Chang Tang Wildlife Reserve in Tibet. *Rangelands* 18: 91—96.
- . 1998. Rangelands dynamics in the Chang Tang Wildlife Reserve, Tibet. In *Karakoram-Hindukush-Hima-*

- laya* : *Dynamics of change* , ed. I. Stellrecht. Köln : Rüdiger Köppe.
- Milner - Gulland E. 1994. A population model for the management of the saiga antelope. *J. Applied Ecology* 31 : 25—39.
- Miura S. , K. Kaji , N. Ohtaishi , T. Koizumi , K. Tokida , and J. Wu. 1993. Social organization and mating behavior of white - lipped deer in the Qinghai - Xizang Plateau , China. In *Deer of China* , ed. N. Ohtaishi and H. Sheng , pp. 220—234. Amsterdam : Elsevier.
- Miura , S. , N. Ohtaishi , K. Kaji J. Wu , and S. Zheng. 1989. The threatened white - lipped deer *Cervus albirostris* , Gyaring Lake , Qinghai Province , China , and its conservation. *Biol. Cons.* 47 : 237—244.
- Miyamoto M. , S. Tanhauser , and P. Laipis. 1989. Systematic relationships in the artiodactyl tribe Bovini ( family Bovidae ) , as determined from mitochondrial DNA sequences. *Syst. Zool.* 38 : 342—349.
- Miyashita M. , and K. Nagase. 1981. Breeding the Mongolian gazelle *Procapra gutturosa* at Osaka Zoo. *Int. Zoo. Yearbook* 21 : 158—162.
- Moehلمان P. 1985. The odd - toed ungulates : Order Perissodactyla. in *Social odors , in mammals* , ed. R. Brown and D. Macdonald , pp. 531—549. Oxford : Clarendon Press.
- Moen , A. 1973. *Wildlife ecology*. San Francisco : W. H. Freeman.
- Molnar P. 1989. The geologic evolution of the Tibetan Plateau. *Am. Scient.* 77 : 350—360.
- Mukasa - Mugerwa E. 1981. *The camel : A bibliographical review*. Addis Ababa : International Livestock Centre for Africa.
- Murray M. 1995. Specific nutrient requirements and migration of wildebeest. In *Serengeti II* ; ed. A. Sinclair and P. Arcese , pp. 231—256. Chicago : University of Chicago Press.
- Nasonov N. 1923. Geographic distribution of wild sheep of the Old World. *Russian Academy of Sciences* ( St. Petersburg ) , pp. 94—110. ( In Russian. )
- Nelson G. , and N. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography : Cladistics and vicariance*. New York : Columbia University Press.
- Neumann - Denzau G. 1991. In pursuit of a mirage. *BBC Wildlife* 9( 8 ) 546—553.
- Ni , Z. 1980. *An enumeration of the vascular plants of Xizang*. Lhasa : Scientific and Technical Communications of the Tibet Autonomous Region. ( In Chinese. )
- No ancient ice sheet on Tibetan Plateau. 1990. *China's Tibet* 4( 4 ) : 48.
- Novacek M. , A. Wyss , and M. McKenna. 1988. The major groups of eutherian mammals. In *The phylogeny and classification of the tetrapods* , ed. M. Benton , vol. 2 , pp. 31—71. Oxford : Clarendon Press.
- Novoa , C. 1970. Reproduction in Camelidae. *J. Reprod. Fert.* 22 : 3—20.
- Ohtaishi N. , and Y. Gao. 1990. A review of the distribution of all species of deer ( Tragulidae , Moschidae , and Cervidae ) in China. *Mammal Review* 20 : 125—144.
- Oli , M. 1994a. Ghost in the snow. *BBC wildlife* 12( 8 ) 30—35.
- . 1994b. Snow leopards and a local human population in a protected area : A case study from the Nepalese Himalaya. In *Proceedings of the Seventh International Snow Leopard Symposium* , ed. J. Fox and J. Du , pp. 51—64. Seattle : International Snow Leopard Trust.
- . 1994c. Snow leopards and blue sheep in Nepal : Densities and predator : prey ratio. *J. Mammal* 75 : 998—1004.
- . 1996. Seasonal patterns in habitat use of blue sheep *Pseudois nayaur* ( Artiodactyla , Bovidae ) in Nepal.

- Mammalia* 60 :187—193.
- Oli , M. and M. F. Rogers. 1996. Seasonal pattern in group size and population composition of blue sheep in Manang , Nepal. *J. Wildl. Manage.* 60 :797—801.
- Oli , M. , I. Faylor , and M. Rogers. 1993. Diet of snow leopard ( *Panthera uncia* ) in the Annapurna Conservation Area , Nepal. *J. Zool , London* , 231 :365—370.
- . 1994. Snow leopard *Panthera uncia* predation of livestock : An assessment of local perceptions in the Annapurna Conservation Area , Nepal. *Biol Cons.* 68 :63—68.
- Olschak , B. , A. Gansser , and F. Bühner. 1987. *Himalaya*. New York : Facts on File.
- Olsen , S. , 1988. Records of early Asian camel domestication from dated artwork. *Camel Newsletter* 3 :6—9.
- . 1990. Fossil ancestry of the yak , its cultural significance and domestication in Tibet. *Proc. Academy Nat. Sciences Philadelphia* 142 :73—100.
- Otte , K. , and R. Hofmann. 1981. The debate about the vicuna population in Pampa Galeras Reserve. In *Problems in management of locally abundant wild mammal* , ed. P. Jewell and S. Holt , pp. 259—275 - New York : Academic Press.
- Owen - Smith , N. , and S. Cooper. 1989. Nutritional ecology of a browsing ruminant , the kudu ( *Tragelaphus strepsiceros* ) , through the seasonal cycle. *J. Zool , London* , 219 :29—43.
- Phelps , E. [ 1900 ] 1983. Yak shooting in Tibet. In *A century of natural history* , ed. J. Daniel , pp. 152—159. Reprint , Bombay : Bombay Natural History Society.
- Piao , R. 1994. An assessment of *Asinus kiang* population density with the Fourier series. In *A collection of Tibet forestry papers* , ~ ed. W. Zhen and W. Liu , pp. 186—188. Lhasa : People's Publishing House. ( In Chinese. )
- Piao , R. , and W. Liu. 1994. Research on the status of the Tibetan gazelle population. In *A collection of Tibet forestry papers* , ed. W. Zhen and W. Liu , pp. 189—194. Lhasa : People's Publishing House of Tibet. ( In Chinese. )
- Pielou , F. 1991. *After the ice age*. Chicago : University of Chicago Press.
- Pilgrim , G. 1939. *Memoirs of the Geological Survey : Palaeontologia Indica* , n. s. , vol. 26 , memoir no. 1. Delhi : Geological Survey of India.
- Plumptre , A. 1995. The chemical composition of montane plants and its influence on the diet of the large mammalian herbivores in the Parc National des Volcans , Rwanda. *J. Zool , London* , 235 :323—337.
- Pocock , R. 1910. On the specialized cutaneous glands of ruminants. *Proc. Zool Soc. London* , pp. 840—986.
- . 1918. On some external characters of ruminant artiodactyla , part II. *Annals and Magazine of Natural History* 9 ( 2 ) :125—144.
- Pohle , C. 1974. Haltung und Zucht der Saiga - Antilope ( *Saiga tatarica* ) im Tierpark Berlin. *Zool Garten* 44 : 387—409.
- . 1991. Zur neueren Geschichte der Kiang - Haltung in Tiergarten ausserhalb Chinas. *Zool Garten* 61 :263—266.
- Pousargues , F. de. 1898. ■tude sur les ruminants de l'Asie centrale. *Memoires de la Societe Zoologique de France* 11 :126—224.
- Prejevalsky [ Przewalski ] , N. 1876. *Mongolia , the Tangut country , and the solitudes of northern Tibet*. 2 vols. London : Sampson , Low , Marston , Searle , and Rivington.

- , 1879. *From Kulja across the Tian Shan to Lob - Nor*. London : Sampson , Low , Marston , Searle , and Rivington.
- Prschewalski [ Przewalski ] , N. 1884. *Reisen in Tibet am oberen Laufdes Gelben Flusses in den Jahren 1879 bis 1880*. Jena : Hermann Costernoble.
- Pu R. 1993. Numbers and distribution of blue sheep in the west part of Tibet. In *A collection of Tibet forestry papers* , ed. W. Zhen and W. Liu , pp. 201—205. Lhasa : People's Publishing House of Tibet. ( In Chinese. )
- Rabinovich , J. , M. Hernandez , and J. Cajal. 1985. A simulation model for the management of vicuña populations. *Ecological Modelling* 30 : 275—295.
- Rangelands of Tibet* 1992. Beijing : Science Publishing Co. ( In Chinese. )
- Rasool , G. 1989. Wildlife in the wilderness. *Natura CWWF Pakistan Newsletter* , Mar. 3—6.
- Rawling , C. 1905. *The great plateau*. London : Edward Arnold.
- Raymo , M. , and W. Ruddiman. 1992. Tectonic forcing of late Cenozoic climate. *Nature* 359 : 117—129.
- Reed , H. 1995. Saiga antelope threatened by massive trade. *TRAFFIC USA* 14( 2 ) : 1—2.
- Rees , D. 1995. Observation of mixed bharal/ibex groups. *Caprinae News* ( Species Survival Commission ) 819 : 12.
- Reiter , E. 1981. The Tibet connection. *Nat Hist* 90( 9 ) : 65—71.
- Reiter E. , and D. Gao. 1982. Heating of the Tibet Plateau and movements of the South Asian High during spring. *Monthly Weather Review* 110 : 1694—1711.
- Research on flora and fauna in the Ali Prefecture*. 1979. Beijing : Scientific Publishing House. ( In Chinese. )
- Rice C. 1995. On the origin of sexual displays in caprids. *Z. S ugetierkunde* 60 : 53—62.
- Roborovsky , V. , and P. Kozloff. 1896. The central Asian expedition of Captain Roborovsky and Lieut. Kozloff. *Geogr. J.* 8 : 161—173.
- Rockhill , W. 1891. *The land of the lamas*. New York : Century.
- , 1894. *Diary of a journey through Mongolia and Tibet in 1891 and 1892*. Washington , D. C. : Smithsonian Institution.
- , 1895. Big game of Mongolia and Tibet. In *Hunting in many lands* , ed. T. Roosevelt and G. Grinnell , pp. 255—277. New York : Forest and Stream Publishing.
- Ronaldshay , Earl of. 1902. *Sport and politics under an eastern sky*. Edinburgh : Blackwood and Sons.
- Roosevelt T. , and K. Roosevelt. 1926. *East of the sun and west of the moon*. New York : Charles Scribner's
- Ruddiman , W. , and J. Kutzbach. 1991. Plateau uplift and climatic change. *Sci. Am.* 264 : 66—75.
- Ryder D. , and L. Chemnick. 1990. Chromosomal and molecular evolution in Asiatic wild asses. *Genetica* 83 : 67—72.
- Sch fer E. 1936. Über das osttibetische Argalischaf ( *Ovis ammon* subsp ? ). *Zool Garten* 8 : 253—258.
- , 1937a. Über das Zwergblauschaf ( *Pseudios spec. nov.* ) and das Grossblauschaf ( *Pseudois nahoor* Hdgs ) in Tibet. *Zool Garten* 9 : 263—278.
- , 1937b. *Unbekanntes Tibet*. Berlin : Paul Parey.
- , 1937c. Der wilde Yak , *Bos ( Poupagus ) grunniens mutus* Prez. *Zool Garten* 9 : 27—34.
- , 1937d. Zur Kenntnis des Kiang ( *Equus kiang* Moorcroft ). *Zool Garten* 9 : 122—139.
- Schaller , G. 1967. *The deer and the tiger*. Chicago : University of Chicago Press.

- , 1976. Mountain mammals in Pakistan. *Oryx* 13 351—356.
- , 1977a. Aggressive behaviour of domestic yak. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 73 385—389.
- , 1977b. *Mountain monarchs*: wild sheep and goats of the Himalaya. Chicago: University of Chicago Press.
- , 1980. *Stones of Silence*. New York: Viking Press.
- , 1995. Tracking the Gobi's last wild bears and camels. *Int. wildlife* 25(1):18—23.
- , 1997. *Tibet's Hidden wilderness*. New York: Abrams.
- Schaller G., and B. Gu. 1994. Comparative ecology of ungulates in the Aru Basin of northwest Tibet. *National Geographic Research and Exploration* 10 266—293.
- Schaller G., and A. Hamer. 1978. Rutting behavior of Pere David's deer, *Elaphurus davidianus*. *Zool Garten* 48:1—15.
- Schaller G., J. Hu, W. Pan, and J. Zhu. 1985. *The giant pandas of Wolong*. Chicago: University of Chicago Press.
- Schaller G., H. Li, Talipu, H. Lu, J. Ren, M. Qiu, and H. Wang. 1987. Status of large mammals in the Taxkorgan Reserve, Xinjiang, China. *Biol Conserv.* 42 53—71.
- Schaller G., H. Li, Talipu, J. Ren, and M. Qiu. 1988. The snow leopard in Xinjiang, China. *Oryx* 22: 197—204.
- Schaller G., and W. Liu. 1996. Distribution, status, and conservation of wild yak *Bos grunniens*. *Biol Cons.* 76:1—8.
- Schaller, G., W. Liu, and X. Wang. 1996. Status of Tibet red deer. *Oryx* 30 269—274.
- Schaller, G., and J. Ren. 1988. Effects of a snow storm on Tibetan antelope. *J. Mammal* 69 631—634.
- Schaller G., J. Ren, and M. Qiu. 1988. Status of snow leopard in Qinghai and Gansu Provinces, China. *Biol Conserv.* 45 179—194.
- , 1991. Observations on the Tibetan antelope (*Pantholops hodgsoni*). *Applied Animal Behaviour Sci.* 29: 361—378.
- Schaller G., Q. Teng, K. Johnson, X. Wang, H. Shen, and J. Hu. 1989. The feeding ecology of giant pandas and Asiatic black bears in the Tangjiahe Reserve, China. In *Carnivore behavior, ecology, and evolution*, ed. J. Gittleman, pp. 212—241. Ithaca: Cornell University Press.
- Schaller G., Q. Teng, W. Pan, Z. Qin, X. Wang, J. Hu, and H. Shen. 1986. Feeding behavior of Sichuan takin (*Budorcas taxicolor*). *Mammalia* 50 311—322.
- Schaller G., J. Tserendeleg, and G. Amarsanaa. 1994. Observations on snow leopards in Mongolia. In *Proceedings of the Seventh International Snow Leopard Symposium*, ed. J. Fox and J. Du, pp. 33—46. Seattle: International Snow Leopard Trust.
- Schaller G., R. Tulgat, and B. Navantsatsvalt. 1993. Observations on the Gobi brown bear in Mongolia. In *Bears of Russia and adjacent countries - State of populations*, vol. 2, pp. 110—125. Moscow: Ministry of Environmental Protection.
- Schapiro, M. 1992. Moonlighting. *Outside*, Nov. 23—24.
- Schemnitz, A., ed. 1980. *Wildlife management techniques manual* Washington, D. C.: Wildlife Society.
- Schweinfurth J. 1957. Die horizontale und vertikale Verbreitung der Vegetation im Himalaya. Bonn: F. Dümmers Verlag.
- Shah, N. 1994. *Status Survey of southern kiang (Equus kiang polyodon) in Sikkim*. Baroda, Gujarat: Faculty

- of Science , Maharaja Sayajirao University.
- Shaw , R. [ 1871 ] 1984. *Visits to High Tartary , Yarkand , and Kashgar* Reprint , Oxford : Oxford University Press.
- Sheffield , W. , B. Fall , and B. Brown. 1983. *The nilgai antelope in Texas*. College Station : Texas Agricultural Experiment Station.
- Shen , R. , F. Reiter , and J. Bresch. 1986. Numerical simulation of the development of vortices over the Qinghai - Xizang ( Tibet ) Plateau. *Meteorol Atmos. Phys* 35 : 70—95.
- Sheng , H. 1986. Recent information on studies of international endangered mammals. *Chinese Wildlife* 5 : 1—4. ( In Chinese. )
- ed. 1992. *The deer in China*. Shanghai : East China Normal University Press. ( In Chinese. )
- Sheng , H. , and H. Lu. 1982. Distribution , habits , and resource status of the tufted deer ( *Elaphodus cephalopus* ). *Acta Zoologica Sinica* 28 : 307—311. ( In Chinese. )
- Sheng , H. , and N. Ohtaishi. 1993. The status of deer in China. In *Deer of China* , ed. N. Ohtaishi and H. Sheng , pp. 1—10. Amsterdam : Elsevier.
- Simpson , G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer Mus. Nat. Hist.* 85 : 1—350.
- Sinclair , A. 1975. The resource limitation of trophic levels in tropical grassland ecosystems. *J. Anim. Ecol* 44 : 497—520.
- . 1977. *The African buffalo*. Chicago : University of Chicago Press.
- . 1979. The eruption of the ruminants. In *Serengeti , dynamics of an ecosystem* , ed. A. Sinclair and M. Norton - Griffiths , pp. 82—103. Chicago : University of Chicago Press.
- . 1983. The adaptations of African ungulates and their effects on community function. In *Tropical savannas* , ed. F. Bourlière , pp. 401—426. Amsterdam : Elsevier.
- Sinclair , A. , and P. Arcese , eds. 1995. *Serengeti II*. Chicago : University of Chicago Press.
- Smith , A. 1988. Patterns of pika ( genus *Ochotona* ) life history variation. In *Evolution of life histories of mammals* , ed. M. Boyce , pp. 233—256. New Haven : Yale University Press.
- Smith , A. , L. I. Smith , X. Wang , X. Yin , and S. Liang. 1986. Social behavior of the steppe - dwelling black - lipped pika. *National Geographic Research* 2 : 57—74.
- Sokolov , V. 1974. Saiga tatarica. *Mammalian Species* 38 : 1—4.
- Soma , H. , T. Kiyokawa , K. Matayoshi , I. Tarumoto , M. Miyashita , and K. Nagase. 1979. The chromosomes of the Mongolian gazelle ( *Procapra gutturosa* ) , a rare species of antelopes. *Proc. of the Japan Academy* 55 : 6—9.
- Sopin , A. 1982. Intraspecific relationships in *Ovis ammon* ( Artiodactyla , Bovidae ). *Zoologicheskii Zhurnal* 61 : 1882—1892. ( In Russian. )
- Soulé , M. , and B. Wilcox , eds. 1980. *Conservation biology*. Sunderland , Mass : Sinauer.
- Statusreview , critical evaluation , and recommendations on proposed threatened status for argali ( Ovis ammon )*. 1991. Evergreen , Colo. : Domestic Technology International.
- Stein , R. 1972. *Tibetan civilization*. Stanford : Stanford University Press.
- Sterndale , R. 1884. *Natural history of the mammalia of India and Ceylon*. Calcutta : Thacker , Spink.
- Stockley , C. 1928. *Big game shooting in the Indian Empire*. London : Constable.

- Suchbat Ц., Ganzorig, N. Dawaa, and Z. Borgil. 1989. Ergebnisse der Bestandserfassung der Kropfantilope (*Procapia gutturosa* Pallas 1777) auf dem Territorium des Suche – Bator – und Ost – Aimaks der MVR im Juli, August 1981. *Erforschung Biologischer Ressourcen der Mongolischen Volksrepublik* ( Halle – Wittenberg ) 3 : 61—65.
- Suo, T. 1964. *Economic animals of China*. Beijing : Scientific Publishing House. ( In Chinese. )
- Sutcliffe, A. 1985. *On the track of ice age mammals*. Cambridge : Harvard University Press.
- Swofford, D. 1993. *PAUP : Phylogenetic analysis using parsimony, Version 3.1.1*. Champaign : Illinois Natural History Survey.
- Takatsuki S., N. Ohtaishi, K. Kaji, Y. Han, and J. Wu. 1988. A note on fecal and rumen contents of white-lipped deer on eastern Qinghai – Tibet Plateau. *J. Mammal Soc. Japan* 13 : 133—137.
- Talwar R., and Chundawat, R. 1995. A report of the survey of Tibetan antelope, *Pantholops hodgsoni*, in the Ladakh region of Jammu and Kashmir. Typescript.
- Teer J. 1991. Conservation status of the saiga antelope in Kalymkia and Kazakhstan. *Species* 17 : 35—38.
- Teichman, E. 1922. *Travels of a consular officer in eastern Tibet*, Cambridge : At the University Press.
- Thompson L., E. Mosley – Thompson, M. Davis, J. Boizan, J. Dai, T. Yao N. Gundestrup, X. Wu, L. Klein, and Z. Xie. 1989. Holocene – Late Pleistocene climatic ice core records from Qinghai – Tibetan Plateau. *Science* 246 : 74—77.
- Tibet Environment and development issues* 1992. 1992. Dharamsala, India : Department of Information and International Relations.
- Tong, B. 1981. Some features of permafrost on the Qinghai – Xizang Plateau and the factors influencing them. In *Geological and ecological studies of Qinghai – Xizang Plateau*, ed. D. Liu, pp. 1781—1795. Beijing : Science Press.
- Tsalkin, V. 1951. Mountain sheep of Europe and Asia. *Moscow Nat. Hist Soc.* 27 : 255—265. ( In Russian. )
- Tulgat R. 1995. Fluctuations in wild camel (*Camelus ferus* Prz.) numbers and reproductivity of the herds. In *Natural conditions and biological resources in Great Gobi National Park*, ed. J. Badamichand, pp. 87—90. Ulaanbaatar : Ministry of Nature and Environment. ( In Mongolian. )
- Tulgat R., and G. Schaller. 1992. Status and distribution of wild Bactrian camels *Camelus bactrianus ferus*. *Biol Cons.* 62 : 11—19.
- Valdez R. 1983. *Wild sheep and wild sheep hunters of the Old World*. Mesilla, N. M. : Wild Sheep and Goat International.
- van Rooyen, A. 1994. Harvesting strategies for impala using computer simulation. *S. Afr. J. Wildl. Res.* 4 : 82—88.
- Van Soest, P. 1982. *Nutritional ecology of the ruminant*. Corvallis, Oreg. : O and B Books.
- Vane – Wright R., C. Humphries, and P. Williams. 1991. What to protect ? – systematics and the agony of choice. *Biol Cons.* 55 : 235—254.
- Vaurie, C. 1972. *Tibet and its birth*. London : Witherby.
- von Roy, E. 1958. Emige Bemerkungen zur Systematik der Paarhufer. *S ugetierkundliche Mitteilungen* 6 : 150—153.
- Urba, E. 1987. Ecology in relation to Speciation rates : Some case histories of Miocene – Recent mammal clades. *Evol Ecol* 1 : 283—300.

- , 1995. The fossil record of African antelopes ( Mammalia , Bovidae ) in relation to human evolution and paleoclimate. In *Paleoclimate and evolution with emphasis on human origins* , ed. E. Vrba , G. Denton , T. Partridge , and L. Burckle , pp. 385—424. New Haven : Yale University Press.
- Vrba , F. , and G. Schaller. Forthcoming. Phylogeny of Bovidae ( Mammalia ) based on behavior , glands , and skull morphology. In *Ruminant Artiodactyla : Past , present , and future*. New Haven : Yale University Press.
- Waddell , L. 1905. *Lhasa and its mysteries*. New York : Dutton.
- Wadia , D. 1966. *Geology of India*. London : Macmillan.
- Wallace , H. 1913. *The big game of central and western China*. London : John Murray.
- Walsh N. , S. Fancy , T. McCabe , and L. Pank. 1992. Habitat use by the Porcupine caribou herd during predicted insect harassment. *J. Wildl Manage.* 56 :465—473.
- Walsh P. , D. Metzger , and R. Higuchi. 1991. Chelex 100 as a medium for simple extraction of DNA for PCR - based typing from forensic material. *BioTechniques* 10 :506—513.
- Walter H. , and F. Box. 1983a. The deserts of central Asia. In *Temperate deserts and semi - deserts* , ed. N. West , pp. 193—236. Amsterdam : Elsevier.
- 1983b. The Pamir - An ecologically well - studied high - mountain desert biome. In *Temperate deserts and semi - deserts* , ed. N. West , pp. 237—269. New York : Elsevier.
- Walther F. 1979. Das Verhalten der Hornträger ( Bovidae ). *Handbuch der Zoologie* 8( 10 ) :1—184.
- Walther , F. , F. Mungall , and G. Grau. 1983. *Gazelles and their relatives*. Park Ridge , N. : Noyes.
- Wang , F. , B. Li , and Q. Zhang. 1991. The Pliocene and Quaternary environment on the Qinghai - Xizang Plateau. In *Geological and ecological studies of Qinghai - Xizang Plateau* , ed. D. Liu , pp. 231—235. Beijing : Science Press.
- Wang , H. , and H. Sheng. 1988. Studies on population densities , conservation , and exploitation of forest musk deer (*Moschus berezovskii* ) in the northwest of the Sichuan Basin. *Acta Theriologica Sinica* 8 :241—249. ( In Chinese. )
- Wang , J. 1981. On the fundamental characteristic of the steppe vegetation in Xizang Plateau. In *Geological and ecological studies of Qinghai - Xizang Plateau* , ed. D. Liu , pp. 1929—1936. Beijing : Science Press.
- Wang , P. 1984. Progress in late Cenozoic palaeoclimatology of China : A brief review. In *The evolution of the East Asian environment* , ed. R. Whyte , vol. 1 , pp. 165—187. Hong Kong : University of Hong Kong.
- Wang , X. , and R. Hoffmann. 1987. *Pseudois nayaur* and *Pseudois schaeferi*. *Mammalian Species* 278 :1—6.
- Wang , X. , J. Li , and K. Song. 1988. The identification report about the Qilian Mountain sheep's subspecies , Gansu Province. Unpublished report from Ministry of Forestry , Beijing , to U. S. Department of the Interior.
- Wang , X. , and A. Smith. 1988. On the natural winter mortality of the Plateau pika ( *Ochotona curzoniae* ). *Acta Theriologica Sinica* 8 :152—156. ( In Chinese. )
- Wang , X. M. , and G. Schaller. 1996. Status of large mammals in western Inner Mongolia , China. *J. East China Normal University , Natural Science* , Special Issue , Dec. 93—104.
- Wang , Z. , and S. Wang. 1986. Distribution and recent status of the Felidae in China. In *Cats of the world* , ed. S. Miller and D. Everett , pp. 201—209. Washington , D. C. : National Wildlife Federation.
- Ward , A. 1923. Game animals of Kashmir and adjacent hill provinces. *J. Bombay Nat. Hist Soc.* 28 :335—344.
- , 1924. The mammals and birds of Kashmir and the adjacent hill provinces. *J. Bombay Nat. Hist Soc.* 29 :

- 879—887.
- Weaver J. 1993. Refining the equation for interpreting prey occurrence in gray wolf scats. *J. Wildl. Manage.* 57 534—538.
- Wegge P. 1979. Aspects of the population ecology of blue sheep in Nepal. *J. Asian Ecology* 1 10—20.
- . 1989. Wild caprids and their predators in Khunjerab National Park, northern Pakistan. p. 41. In *World Conference on Mountain Ungulates*, Abstracts. Camerino, Italy: Universit No. degli Studi di Camerino.
- Wei W., Zhou N., Fan J., and D. Biggins. 1996. Activity rhythm and home range of alpine weasel. *Acta Theriologica Sinica* 16 35—42.
- Wellby M. 1898. *Through unknown Tibet*. Philadelphia: J. B. Lippincott.
- Wemmer C., and J. Murtaugh. 1980. Olfactory aspects of rutting behavior in the Bactrian camel (*Camelus bactrianus ferus*). In *Chemical signals*, ed. D. Müller-Schwarze, pp. 107—124. New York: Plenum.
- West P., and S. Brechin, eds. 1991. *Resident peoples and national parks: Social dilemmas and strategies in international conservation*. Tucson: University of Arizona Press.
- Western D. 1975. Water availability and its influence on the structure and dynamics of a savannah large mammal community. *E. Afr. Wildl. J.* 13 265—286.
- Western D., and V. Finch. 1986. Cattle and pastoralism: Survival and production in arid lands. *Human Ecology* 14 77—94.
- Wheeler W., and D. Gladstein. 1994. *MALIGN, Version 2.1*. New York: American Museum of Natural History.
- Whicker A., and J. Detling. 1988. Ecological consequences of prairie dog disturbances. *Bioscience* 38 778—785.
- White R., B. Tiplady, and P. Groves. 1989. Qiviut production from muskoxen. In *wildlife production systems*, ed. R. Hudson, K. Drew, and L. Baskin, pp. 387—400. Cambridge: Cambridge University Press.
- Wild yaks slaughtered in Amdo. 1992. *Tibetan Environment and Development News* (Washington, D. C.) 6 1.
- Wilson E. [1913] 1986. *A naturalist in western China*. Reprint, London: Cadogan Books.
- Wilson P. 1981. Ecology and habitat utilisation of blue sheep *Pseudois nayaur* in Nepal. *Biol. Cons.* 21 55—74.
- . 1984. Aspects of reproductive behaviour of bharal (*Pseudois nayaut*) in Nepal. *Z. S. ugetierkunde* 49: 36—42.
- . 1985. The status of *Pseudois nayaur* and *Ovis* populations in Nepal. In *Wild sheep*, ed. M. Hoefs, pp. 172—178. Whitehorse, Yukon: Northern Wild Sheep and Goat Council.
- Wong, H. 1993. Distress message from a nature reserve. Typescript.
- Wu Y., C. Yuan, J. Hu, J. Peng, and P. Tao. 1990. A biological study of dwarf blue sheep. *Acta Theriologica Sinica* 10 185—188. (In Chinese.)
- Wu X., and Z. Lin. 1981. A preliminary analysis of climatic change during the historical time of Qinghai—Xizang Plateau. In *Geological and ecological studies of Qinghai—Xizang Plateau*, ed. D. Liu, vol. 2, pp. 1581—1587. Beijing: Science Press.
- Xu R. 1981. Vegetational changes in the past and the uplift of Qinghai—Xizang Plateau. In *Geological and ecological studies of Qinghai—Xizang Plateau*, ed. D. Liu, vol. 1, pp. 139—143. Beijing: Science Press.
- Xu S. 1981. The evolution of the palaeogeographic environments in the Tanggula Mountains in the Pliocene—

- Quaternary. In *Geological and ecological studies of Qinghai - Xizang Plateau*, ed. D. Liu, vol. 1, pp. 247—253. Beijing : Science Press.
- Le yak*. 1976. *Ethnozootechnie*, no. 15. Paris : Société d'Ethnozootechnie.
- Yang, Q. 1994. Further study on the geographical distribution and conservation of snow leopard in Qinghai, China. In *Proceedings of the Seventh International Snow Leopard Symposium*, ed. J. Fox and J. Du, pp. 73—77. Seattle : International Snow Leopard Trust.
- Yang, Y., B. Li, Z. Yong, et al. 1983. *Geomorphology of Xizang (Tibet)*. Beijing : Science Press. ( In Chinese. )
- Young J. 1935. Hunting notes. In *Men against the clouds*, ed. N. Burdsall and A. Emmons, pp. 239—258. New York : Harper and Brothers.
- Yu, Y., S. Miura, J. Pen, and N. Ohtaishi. 1993. Parturition and neonatal behavior of white-lipped deer. In *Deer of China*, ed. N. Ohtaishi and H. Sheng, pp. 235—241. Amsterdam : Elsevier.
- Zeuner, F. 1963. *A history of domesticated animals*. London : Hutchinson.
- Zhang, C. 1984. Account of a survey of wildlife of the Qinghai - Xizang Plateau. *Chinese wildl* 1 : 43—46. ( In Chinese. )
- Zhang J., S. Wang, W. Chen, and B. Li. 1981. On the vegetation zoning in the Qinghai - Xizang Plateau. In *Geological and ecological studies of Qinghai - Xizang plateau*, ed. D. Liu, vol. 2, pp. 1919—1928. Beijing : Science Press.
- Zhang R. 1989. *China : The yak*. Gansu : Science and Technology Publishers. ( In Chinese. )
- Zhang R., J. Han, and J. Wu, eds. 1994. *Proceedings of the 1st International Congress on Yak*. Lanzhou : Gansu Agricultural University.
- Zhen, J., and S. Zhu. 1990. Some ecological information on argali (*Ovis ammo hodgsoni*) in the Burhanbuda Mountain of Qinghai Province. *Acta Theriologica Sinica* 10 : 304—307. ( In Chinese. )
- Zhen, W., and W. Liu, eds. 1994. *A collection of forestry papers in Tibet*. Lhasa : People's Publishing House of Tibet. ( In Chinese. )
- Zheng B., and J. Li. 1981. Quaternary glaciation of the Qinghai - Xizang Plateau. In *Geological and ecological studies of Qinghai - Xizang Plateau*, ed. D. Liu, pp. 1631—1640. Beijing : Science Press.
- Zheng S., and N. Pi. 1979. Research on the ecology of musk deer. *Acta Zoologica Sinica* 25 : 176—186. ( In Chinese. )
- Zheng S., J. Wu, and Y. Han. 1989. Preliminary investigation on the food habits and reproduction of the white-lipped deer. *Acta Theriologica Sinica* 9 : 123—129. ( In Chinese. )
- Zheng S., Y. Yu, Y. Han, and J. Wu. 1989. Studies of the ungulate community at Yanchiwan Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica* 9 : 130—136. ( In Chinese. )
- Zheng Z., D. Li, Z. Wang, et al. 1983. *The avifauna Xizang*. Beijing : Science Press. ( In Chinese. )
- Zhimov L., and V. Ilyinsky. 1986. *The Great Gobi National Park - Refuge for rare animals of the central Asian deserts*. Moscow : Centre for International Projects.

# 中英文人名对照

- 阿丘夫 Achuff, P.  
 阿克曼 Ackerman, B.  
 艾伦 Allen, C.  
 阿莫桑纳 Amarsanaa, G.  
 阿马托 Amato, G.  
 阿什劳克 Ashlock, P.  
 阿特金斯 Atkins, D.  
 贝利 Bailey, F.  
 班尼考夫 Bannikov, A.  
 比勒 Beall, C.  
 博尔德苏克 Boldsukh, T.  
 博内麦尔 Bonnemaire, J.  
 邦瓦洛特 Bonvalot, G.  
 布顿 Boutton, T.  
 鲍尔 Bower, H.  
 布兰汀汉姆 Brantingham, P.  
 邦奇 Bunch, T.  
 伯德萨尔 Burdsall, R.  
 伯拉德 Burrard, G.  
 巴特勒 Butler, J.  
 切斯汀 Chestin, I.  
 丘恩达瓦特 Chundawat, R.  
 辛高达 Cincotta, R.  
 克拉克 Clark, L.  
 科赫特 Corhet, G.  
 迪西 Deasy, H.  
 德米道夫 Demidoff, E.  
 德普萨尔涅斯 de Pousargues, F.  
 多兰 Dolan, B.  
 伊斯特 East, R.  
 爱德华 Edwards, S.  
 艾克瓦尔 Ekvall, R.  
 埃利斯 Ellis, J.  
 埃蒙 Emmons, A.  
 恩格尔曼 Engelmann, C.  
 爱泼斯坦 Epstein, H.  
 弗洛伊德 Floyd, T.  
 福克斯 Fox, J.  
 加贝特 Gabet, J.  
 盖茨 Gatesy, J.  
 盖斯特 Geist, V.  
 金特里 Gentry, A.  
 戈德斯坦 Goldstein, M.  
 格罗夫斯 Groves, C.  
 黑尔 Hare, J.  
 哈里森 Harrison, T.  
 赫姆克 Hemker, T.  
 霍奇森 Hodgson, B.  
 霍夫曼 Hoffmann, R.  
 赫克 Huc, E. - R.  
 伊尔因斯基 Ilyinsky, V.  
 英巴姆巴 Imbamba, S.  
 杰克逊 Jackson, R.  
 约翰斯顿 Johnston, I.  
 乔丹 Jordan, P.  
 加持 Kaji, K.  
 金洛克 Kinloch, A.  
 科什卡尔夫 Koshkarev, F.  
 科兹洛夫 Kozlov, P.  
 库勒 Kuhle, M.  
 莱彻 Leche, W.  
 林德则 Lindzey, F.  
 利特代尔 Littledale, S.  
 马龙 Mallon, U.  
 梅耶 Mayr, F.  
 马扎克 Mazúk, V.

麦克诺顿 Mcnaughton , S.

梅克 Mech , L.

迈高 Migot , A.

米勒 Miller , U.

米切尔 Mitchell , R.

三浦填吾 Miura , S.

莫尔纳 Molnar , P.

纳萨诺夫 Nasanov , N.

纳尔森 Nelson , G.

纳布 Nurbu , C.

奥加拉 OGara , B.

奥里 Oli , M.

佩托特兹 Petocz , R.

费尔普斯 Phelps , E.

皮尔格林 Pilgrim , G.

普拉特尼克 Platnick , N.

波科克 Pocock , R.

普泽瓦尔斯基 Przewalski , N.

雷瓦特 Rawat , G.

罗林 Rawling , C.

里斯 Rees , U.

罗伯罗夫斯基 Roborovsky , V.

洛克希尔 Rockhill , W.

罗杰斯 Rogers , M. F.

沙夫 Schäfer , F.

夏勒 Schaller , G.

沙 Shah , N.

肖 Shaw , R.

辛普森 Simpson , G.

索玛 Soma , H.

索平 Sopin , A.

斯滕代尔 Sterndale , R.

斯托克勒 Stockley , C.

斯威夫特 Swift , D.

塔卡特苏基 Takatsuki , S.

泰勒 Taylor , I.

汤普森 Thompson , L.

索罗尔德 Thorold , W.

蒂斯森 Tieszen , L.

图伦克 Tourenq , C.

特塞伦德勒格 Tserendeleg , J.

图尔加特 Tulgat , R.

弗尔巴 Vrba , E.

华理士 Wallace , H.

沃德 Ward , A.

韦弗 Weaver , J.

韦格 Wegge , P.

韦尔比 Wellby , M.

威尔逊 Wilson , P.

则诺夫 Zhirmov , L.

## 地名索引

- 阿尔金山(新疆) 5,10,11,19,20,23,29,30,40  
-42,51,61,70,71,75,77,82,84,85,88,89,98,  
101,114,115,119,124,134,137,138,148,178-  
181,207,266,292
- 阿尔泰山脉 7,176,187,188
- 阿富汗 9,69,109,175
- 阿卡滕能山(新疆) 10,16
- 阿克塞钦(新疆) 5,13,25,39,41,51,74,115,  
148
- 阿拉斯加(美国) 2,5,19
- 阿里(西藏) 12,37,69
- 阿鲁错(西藏羌塘) 13,14,27,76,153
- 阿鲁盆地(西藏羌塘) 13,14,27,33,42,44-46,  
48,50-52,54,61,62,67,87,88,91,92,99,100,  
103,104,112,117-125,150,152,159,166-  
168,170,173,184,185,187,193,198-200,202,  
203,206,208-211,213,214,216,218,219,259,  
261,263,266,268,270,272,278-280,291,294
- 阿尼玛卿山(青海省) 5,10,11,28,30,74,84,  
87,88,90,92,93,97,128,131,147,166,169,  
172,179,183,187
- 阿其克库勒湖(新疆) 75
- 阿牙克库木湖(新疆) 23
- 阿牙克库木盆地(新疆) 41
- 安多(西藏) 19,32,99,164,265,283,285
- 安南坝保护区(蒙古) 138
- 巴丹吉林沙漠 8
- 巴基斯坦 2,9,70,84,89,147,170,175,183
- 巴里坤(新疆) 9
- 巴龙峡谷(青海省) 88
- 巴汝泊错(西藏) 44,46
- 巴汝泊错(西藏羌塘) 44,46
- 巴什库尔干(新疆) 137,138
- 巴塘(四川) 82,84,97,130
- 班戈(西藏羌塘) 25,26,267
- 班公错(西藏) 13,23,24,89,112
- 不丹 21,74,84,98,148,179,269
- 布尔汗布达山(青海省) 5,11,19,27,40,71,74  
-77,88,92,97,113,114,128,179,263,287
- 布喀错盆地(青海省) 41
- 藏色岗日(西藏) 46,118
- 察隅(西藏) 179
- 柴达木(新疆) 11,23,133
- 昌都(西藏) 174
- 长臣姆诺(印度) 112
- 楚玛乐布(西藏) 129
- 措勤(西藏) 13,148,165
- 大戈壁国家公园(蒙古) 7,71,101,134,136-  
139,141-143,155,156,171,226
- 大青山(内蒙古) 8,85,180
- 当惹雍错(西藏) 13,22,29
- 党河南山(甘肃省) 11
- 德厚尔帕坦(尼泊尔) 87,90-92,94
- 德里(印度) 271
- 东大山(内蒙古) 85,180
- 东嘎错(青海省) 97,99,128,169,206
- 冬给错(青海省) 10,71,92,147,165
- 洞错(西藏羌塘) 41,46
- 都兰(青海省) 75,88,94,179
- 敦煌(甘肃省) 8,9,11
- 多格错仁(西藏羌塘) 47,48,50,117,118,120,  
149,165,197,206,209-211,265
- 多格错仁强错(西藏羌塘) 47,48,117
- 多格则错(西藏羌塘) 41
- 俄罗斯 10,16,69,109,112,137,176,180
- 鄂尔多斯(内蒙古) 102
- 鄂陵错(青海省) 39
- 嘎错(西藏羌塘) 42,48,51,76,88,92,99,103,

## 328 青藏高原上的生灵

- 148 ,154 ,168 ,175 ,207 ,208 ,210 ,218 ,263 ,264 ,  
272
- 嘎尔错(西藏羌塘) 263 265 274 291
- 改则(西藏) 13 ,25 ,26 ,41 ,116 ,148 ,149 ,153 ,  
263 265 268 269 275
- 冈底斯山 12 84
- 冈仁波齐峰(西藏) 12
- 戈壁(蒙古) 71 88 ,107 ,108 ,134 ,136 ,138 ,155 ,  
177 ,180 ,187 220 222 226
- 戈木错(西藏羌塘) 46 ,118 ,180 263
- 格尔木(青海省) 11 294
- 格陵兰国家公园 7
- 格仁湖(青海省) 31 97 ,132 212
- 公格尔山(新疆) 9
- 贡嘎山(四川) 84
- 郭扎错(西藏羌塘) 13 ,16 ,43 ,44
- 果洛峡谷(西藏羌塘) 40 47
- 哈密(新疆) 9
- 哈萨克斯坦 49 69 ,107 ,136 ,181 222 288
- 和田(新疆) 9 ,10 ,137 263
- 河西走廊 8 ,11 72
- 贺兰山(内蒙古) 8 85 92 ,180
- 贺仁达班山(新疆) 9
- 黑石北湖(西藏羌塘) 16 44 ,118 ,197
- 红其拉甫达坂(新疆) 9
- 浑杂峡谷(巴基斯坦) 9
- 吉尔吉斯斯坦 9 ,178 ,181
- 江爱山(西藏) 46 - 48 ,84 ,87 ,159 ,180 ,182 ,  
208 210
- 江尼茶卡(西藏) 46 - 48
- 江孜(西藏) 76
- 喀拉斯山(西藏羌塘) 41
- 喀喇昆仑高速公路(新疆) 9
- 喀喇昆仑山 2 9 ,10 ,13 ,19 38 39 ,74 81 84 89 ,  
115 ,159 ,170 ,171
- 喀什(新疆) 9 ,13 ,133 ,148
- 康定(四川) 84 ,130
- 可可西里(青海省) 47 271 294 295
- 克里雅山口(西藏—青海交界处) 41
- 克什米尔 269
- 肯尼亚 48 ,199 283
- 孔孔茶卡 42
- 孔孜(西藏) 148
- 口口苏(新疆) 178
- 昆仑山脉 2 ,13 23 ,115 ,147
- 昆泽拉巴(巴基斯坦) 84 89
- 拉达克(印度) 2 ,6 ,38 ,39 ,71 ,74 ,77 ,78 ,84 -  
87 89 97 ,147 ,151 ,181 ,183 270
- 拉萨(西藏) 2 ,5 ,12 ,16 ,19 ,24 - 26 ,31 ,90 ,98 ,  
126 ,128 ,129 ,148 ,179 ,226 ,230 ,263 ,265 ,269 ,  
271 283 284
- 拉雄错(西藏羌塘) 76
- 狼山(内蒙古) 8
- 勒斜武担错(青海省) 48 295
- 理塘(四川) 97 ,130
- 列城(印度) 74
- 令戈错(西藏羌塘) 47 263
- 龙马错(西藏羌塘) 22
- 隆子镇(西藏) 76
- 鲁玛江冬错(西藏羌塘) 13 44 45 99 ,180
- 罗布泊(新疆) 10 ,133 ,134 ,137 - 139
- 骆驼湖(西藏羌塘) 13 33 45
- 麻青(青海省) 32
- 马囊(尼泊尔) 93 ,182 ,187
- 马鬃山(内蒙古) 89 ,180
- 玛多(青海省) 32 ,163
- 玛尔果茶卡(西藏羌塘) 118 ,195 200 202
- 玛旁雍错(西藏) 12 23
- 玛沁(青海省) 164
- 玛依岗日(西藏羌塘) 46
- 美马错(西藏羌塘) 13 ,14 ,161 ,165 ,167 ,182
- 蒙古 2 ,5 ,7 ,8 ,16 ,31 ,36 ,49 ,69 ,71 ,79 ,85 ,101 ,  
107 - 109 ,134 ,136 ,138 ,143 - 145 ,155 ,159 ,  
171 ,176 ,177 ,180 - 183 ,187 ,188 ,220 - 222 ,  
226 231
- 缅甸 19
- 民丰(新疆) 10
- 墨脱(西藏) 179
- 慕士山(西藏羌塘) 47
- 慕士塔格冰峰(新疆) 9

- 内蒙古 7, 8, 71, 72, 79, 81, 85, 89, 90, 102, 134, 136, 145, 177, 180
- 那曲(西藏) 13, 16, 25, 26, 263, 267, 294
- 纳拉错(西藏) 24
- 纳木错(西藏) 16, 23, 31, 115, 148, 263
- 纳提岗(西藏羌塘) 168, 169, 184, 185
- 南阿其克湖(新疆) 61
- 南迦巴瓦山(西藏) 19
- 囊谦(青海省) 129
- 尼泊尔 2, 17, 39, 74, 77, 84, 85, 87, 89 - 91, 93, 94, 112, 147, 170, 171, 176, 181, 182, 186, 187, 208, 238, 270
- 尼玛(西藏) 149, 264, 266, 271, 272, 274, 277, 283
- 聂拉木(西藏) 270
- 诺尔玛错(西藏) 87, 88, 91, 92, 208
- 帕米尔 2, 9, 171
- 普兰(西藏) 270
- 普若岗日(西藏羌塘) 14, 47, 48, 50, 76, 117, 173, 263, 265, 268
- 祁连山 5, 11, 19, 25, 28 - 30, 70, 75, 77, 82, 92, 93, 97, 114, 127, 128, 131, 147, 150, 179, 180
- 祁漫塔格山(新疆) 10, 89
- 羌塘保护区 2, 7, 12 - 14, 16 - 18, 23, 33, 39, 41, 42, 61, 68, 71, 76, 77, 88, 100, 104, 112, 113, 116, 119, 121, 125, 145, 148 - 150, 159, 169, 173, 174, 179, 182, 185, 192, 198, 201, 204, 207, 212, 214, 215, 242, 259, 261, 264 - 266, 269, 274, 276, 278, 281, 282, 286 - 288, 291 - 294
- 且末(新疆) 10, 70, 137
- 且末河(新疆) 137
- 青藏公路(拉萨—格尔木) 12, 27, 39, 40, 51, 57, 75, 98, 113, 128, 147, 263, 265
- 青海湖(青海省) 10, 102, 113, 114, 147
- 日喀则(西藏) 25, 26, 188, 201
- 日土(西藏) 13, 29, 76, 263, 265
- 绒马(西藏) 167, 187, 264
- 荣玛(西藏羌塘) 263, 267, 268, 272
- 若拉岗日(西藏羌塘) 47, 48, 117, 173, 260
- 若羌(新疆) 10
- 萨桑(西藏羌塘) 51, 175, 264
- 萨特莱杰河(印度) 22, 89
- 塞伦盖提草原 190, 199, 201, 202, 219
- 色林错(西藏) 13, 16, 23, 41, 92, 99, 102, 115, 116, 148, 179, 180, 266
- 莎车(新疆) 9
- 申扎(西藏) 12, 263, 292
- 狮泉河(西藏) 13, 26, 148
- 石渠(四川) 71, 131
- 疏勒南山(青海省) 11, 75, 87, 88, 90, 115, 127, 128, 130, 131, 160, 166, 169, 174, 177, 179, 183, 186
- 苏联 181, 288, 289
- 双湖(西藏羌塘) 27, 41, 42, 47, 48, 76, 99, 100, 116 - 118, 150, 153, 165, 197, 206, 209, 211, 213, 214, 263, 264, 266, 268, 271, 274, 275, 277, 278, 283
- 斯匹梯(印度) 74, 89
- 塔池恩路(四川) 130
- 塔吉克斯坦 9, 69
- 塔克拉玛干沙漠(新疆) 7, 8, 19, 101, 134, 137, 263
- 塔里木河(新疆) 137
- 塔什库干保护区(新疆) 5, 9, 74, 76, 78, 82, 84, 85, 87, 89, 90, 92, 178, 182, 187
- 坦桑尼亚 3, 190, 286
- 唐古拉山(西藏) 19, 22, 24, 70, 84, 98, 179
- 天山 2, 5, 8 - 10, 19, 69, 70, 82, 88, 89, 137, 159, 170, 171, 176, 178, 181
- 甜水河(西藏羌塘) 118, 180, 182, 202, 260, 261
- 土库曼斯坦 144
- 土则岗日(西藏羌塘) 13, 27, 33, 42 - 45, 61, 62, 67, 99, 118, 159, 162, 168, 169, 173, 175, 184, 185, 197, 203, 205, 206, 209, 210
- 吐鲁番盆地(新疆) 9
- 托来南山(甘肃省) 11
- 托木尔峰保护区(新疆) 9, 178, 182
- 沱沱河(西藏羌塘) 12, 24, 40, 47, 57 - 60, 63, 64, 98, 114, 129, 148, 166, 207, 294, 295
- 卧龙保护区(四川) 180

### 330青藏高原上的生灵

- 乌干达 219
- 乌兰山( 内蒙古) 85 ,180
- 乌兰乌拉湖( 青海省) 40 ,114 ,294 ,295
- 五道梁( 西藏) 12 ,19 ,40 ,59 ,60 ,64 ,97 ,147
- 西金乌兰湖( 青海省) 114 ,294 ,295
- 稀树草原 5 ,48 ,189 ,199 ,220
- 锡金 71 ,74 ,77 ,97 ,145 ,147 ,148
- 喜马拉雅山脉 2 ,12 ,20 - 22 ,24 ,27 ,77 ,84 ,90 ,  
98 ,145 ,148 ,171 ,176 ,177 ,179
- 牙木卓克错( 西藏) 76
- 雅布赖山( 西藏羌塘) 8 ,180
- 雅克哈托( 新疆) 9
- 雅口盆地( 西藏羌塘) 69 ,76 ,99 ,118 ,149 ,161 ,  
207 ,260 ,261 ,265
- 雅鲁藏布江( 西藏) 12 ,19 ,27 - 29 ,31 ,75 ,76 ,  
115 ,129 ,148
- 雅鲁藏布江大峡谷( 西藏) 12 ,20 ,21 ,24
- 雅鲁盆地( 西藏) 99 ,117 ,120
- 雅木卓错( 西藏) 148
- 盐池湾保护区( 甘肃省) 75 ,88 ,97 ,101 ,115 ,  
124 ,126 ,128 ,147
- 野马南山( 甘肃省) 70
- 野牛沟( 青海省) 40 ,51 ,75 ,79 ,97 ,114 ,119 -  
122 ,128 ,147 ,207 - 209 ,211 ,212 ,216 ,278 -  
280 ,287 ,288
- 叶城( 新疆) 9 ,13
- 叶尔羌( 新疆) 9 ,89 ,147
- 伊朗 72 ,133 ,144
- 依布茶卡( 西藏羌塘) 42 ,46 - 48 ,51 ,99 ,100 ,  
117 ,118 ,149 ,150 ,165 ,172 ,175 ,206 ,209 ,211 ,  
213 ,214 ,263 ,268
- 印度 2 ,19 - 21 ,27 ,36 ,38 ,39 ,68 ,74 ,77 ,78 ,84 -  
87 ,89 ,97 ,98 ,100 ,112 ,117 ,144 ,147 ,151 ,176 ,  
179 ,181 ,219 ,269 - 271
- 印度河 12 ,22 ,29 ,31 ,74 ,75
- 玉盘湖 48
- 玉树( 青海省) 11 ,27 ,28 ,32 ,71 ,87 ,92 ,97 ,113 ,  
130 ,183 ,185 ,188
- 玉素琶里克山( 新疆) 10 ,40 ,75 ,76 ,95 ,115 ,148
- 月牙湖( 西藏) 43 ,44 ,61
- 杂多( 青海省) 11 ,32 ,75 ,82 ,87 ,90 - 94 ,97 ,  
129 ,131 ,166 ,172 ,179 ,183 ,185 ,187 ,188
- 扎陵湖( 青海省) 129
- 哲古错( 西藏) 98 ,105 ,148
- 真达( 四川) 130
- 治多( 青海省) 11 ,32 ,75 ,129 ,131 ,159 ,163 ,164
- 珠穆朗玛保护区( 西藏) 76 ,179

# 主题索引<sup>①</sup>

- CITES :■藏羚羊的保护 36 ;小羊驼 288 - 290 ;沙图什贸易 271 ;西藏盘羊 70 ,79 ;牦牛 124 - 125
- DNA 序列 :■见 13 章
- mt-rDNA :■岩羊 233 - 234 ;进化支的构建 226 - 230 ;塞加羚羊和藏羚羊的区别 232 - 233 ;家养和野生骆驼和牦牛的区别 230 ;牦牛 110
- PCR :■224 ,228 - 229
- SEU :■275 - 277
- 阿鲁盆地 :■生物量 198 - 199 ;藏羚羊 44 - 46 ;雄性藏羚羊群 61 ;特定区域状况 291 ;牦牛的活动 117
- 白唇鹿 :■描述 127 ;食性 212 ;法律保护 130 ;种群和群动态 130 - 132 ;范围和生境 126 ;现状和分布 128 - 130
- 保护 :■双峰驼 141 ;岩羊种群 93 - 94 ;研究目的 223 ;基于分类学研究的保护法律 70 ;优先性 224 ;西藏自治区项目 258 - 259 ;塞加羚羊和小羊驼 288 - 290 ;西藏盘羊 79 - 80 ;牦牛 124 - 125
- 北山羊 :■蒙古草原 220 - 222 ;与岩羊的并存 85 ,88 - 89 ;天山地区 8 - 10
- 鹅喉羚 :■与藏原羚的比较 107 - 108 ;生境和食性 221
- 佛教影响 :■266 - 267 ,271 - 272
- 粪便分析 :■食肉动物的 158 - 183 ;确定食性 204 - 207
- 高山草甸 :■棕熊的生境 172 ;藏野驴的生境 146 - 147 ;鼠兔的生境 161 ,163 ;藏原羚的生境 97 - 100 ;植被和植物覆盖情况 31 - 35 ,189 ;白唇鹿生境 128 - 130 ;牦牛生境 112
- 高山草原 :■藏羚羊生境 38 - 68 ;食物可利用率 217 ;藏野驴的生境 136 ;鼠兔的生境 163 ;藏原羚的生境 104 ,97 - 100 ;植被和植物群落 31 - 35 ,191 - 197 ,295 ;牦牛生境 113
- 共存 :■北山羊和岩羊 88 - 89 ;藏原羚和其他羚羊物种 101 - 102
- 黑唇鼠兔 :■161 - 165 ;食物 163 ;猎食者 165
- 荒漠草原 :■鼠兔生境 161 ;藏野驴生境 147 ;植被 31 - 35 ;野兔生境 160 ;牦牛的活动 118
- 疾病 :■对藏羚羊的影响 54 - 56 ;对旱獭的影响 160
- 寄生虫 :■54 - 56 ,156
- 家畜 :■羌塘牧民 263 - 266 ;食性 212 ;牧民的管理 272 - 275 ;猎食 186 - 188 ;雪豹的猎食 182 - 183 ;改良放牧的建议 188 ;羌塘地区种类 275 - 277
- 进化树 :■mt - rDNA 分析 图 13.2 图 13.3 构建 226 - 230
- 进化支分析 :■见 13 章
- 控制项目 :■纲要 291 - 292 ;旱獭 160 ;鼠兔 165 ,187 - 188
- 昆虫 :■49 - 50 ,54 - 56 ,156
- 狼 :■猎食 184 - 186 ;与棕熊的联系 170 - 171 ;羌塘保护区 286 ;生境 ,分布和食物 167 - 171 ;捕杀 272 ;

① 在本索引中列出与所选主题词相关论述的页码,主题词以拼音排序。

对骆驼的捕食 140

猎食 ■以双峰驼为食 140 ;以岩羊为食 81 91 ;以藏羚羊为食 50 56 - 57 ;猎食者的食物 158 ;猎食的影响 183 - 187 ;以鼠兔为食 164 - 165 ;以西藏盘羊为食 78 ;以牦牛为食 121 ;另见食肉动物 狩猎

猎物 ■食肉动物的猎物 159 - 165 ;兔形目和啮齿目 159 ;雪豹 184 - 188 ;狼 183 - 186

鹿 ■麝 8 126 ;马鹿 8 ;青藏高原上的鹿科动物 126

骆驼 ■家养和野生种的差异 230 ;家养和野生种的杂交 142 - 143

牦牛 ■野牦牛的描述 111 - 112 ;家养牦牛 109 - 110 ;野生种的优势和交配行为 247 - 248 ;野生种的食性 209 - 211 ;野生种的法律保护 267 ;家养种和野生种的线粒体单型 230 ;种群和群动态 119 - 124 ;现状和分布 112 - 119 ;分类 110

蒙古野驴 ■分布和食性 221 - 222 ;数量 141 ;另见藏野驴

藏野驴 ■分布和食性 220 - 222 ;分布和数量 151 144 ;另见藏野驴

蒙原羚 ■行为 256 ;优势行为和交配行为 246 ;生境和食性 221 - 222 ;迁移 49

觅食 ■非洲稀树草原上的动物 189 - 190 ;高山草原上的食物可利用性 189 - 200 49 ;粗蛋白 200 - 202 ;有此类动物间的区别 216 - 220 ;羌塘地区的有蹄类动物 189 - 190 ;食草动物的利用 190 - 191

觅食类型 ■见食性 ;觅食 ;植被索引

牧民 ■对野生动物的态度 271 - 272 ;政治改变的影响 273 - 274 ;政府政策 282 - 286 ;猎人 266 - 269 ;在羌塘保护中的角色 291 - 293 ;在羌塘保护区 263 - 266 ;另见狩猎 游牧民

牛科动物 ■系统发生学分析 226 - 230 26 ;种牛科动物的比较 249 - 257 ;青藏高原上牛科动物的比较 , 见第 14 章 ;领域行为的比较 252 ;图 14.3 ;交配行为 255 ;青藏高原上牛科动物的形态学和分子学比较 , 见第 13 章 ;新生幼仔行为 255 ;亚科和族 225

牛科动物的展示器官 ■表 14.2

牛蝇 ■54 - 55

盘羊( *Ovis ammon* ) ■*darwini* 71 - 72 ;描述 73 - 74 ;食性 207 ;戈壁盘羊 220 - 222 ;西藏和戈壁亚种的单型标本 231 ;*karelini* 71 - 72 ;*jozlovi* 71 - 72 ;山西亚种 71 - 72 ;西藏亚种的现状和分布 74 - 77 ;分类 70 - 72 ;天山地区的状况 8 - 10

盘羊( *Ovis hodgsoni* ) ■70 - 71 ;亚种 70 - 71

迁移 ■羌塘保护区的藏羚羊 42 - 51 66 - 67 ;蒙原羚 49

羌塘保护区 ■6 - 7 10 ;之外的藏羚羊 38 - 40 ;建立 258 - 259 ;古代手工石器 260 - 262 ;居民和旅人 263 - 266 ;藏野驴的种群 148 - 157 ;动物保护法律的缺乏 267 ;湖泊 23 ;管理 282 - 290 ;调查地图和路线 12 - 16 ;雌性藏羚羊的迁移 43 - 48 ;雄性藏羚羊的迁移 48 - 50 ;保护计划 291 - 293 ;雪豹的活动 179 - 180 ;藏原羚的活动 98 - 101 ;藏野驴的活动 149 - 150 ;植被和野生动物 1 - 2 3 - 6 12 ;牦牛种群 115 - 119 ;

羌塘保护区的矿业 ■266

群动态 ■岩羊 89 - 93 ;藏原羚 102 - 106 ;藏野驴 151 - 155 ;白唇鹿 130 - 132 ;牦牛 119 - 124 ;藏羚羊 51 - 68 ;西藏盘羊 77 - 79 ;野骆驼 138 - 141

塞加羚羊 ■行为 247 ;与藏原羚的遗传关系 231 - 233 ;生境和种群 288

沙图什 ■269 - 271 289 294

猞猁 ■分布 174 - 175 ;食物选择 175

生物量 ■在高山草原上 198 - 199 ;东非稀树草原上 199 ;羌塘的有蹄类动物 275 - 180 ;各乡状况 264 - 265 275 - 281

石油业 ■266

食草动物 ■与微生物的共生关系 190 - 191 ; 消化系统类型 190 - 191

食肉动物 ■见 11 章相关段落

食物 ■藏羚羊 49 ; 鼠兔 163 - 164 ; 食肉动物的需求 183 - 186 ; 岩羊 90 - 91 ; 藏棕熊 174 ; 野兔 161

食性 ■有蹄类动物之间的比较 216 - 220 ; 食草动物的比较 190 - 191 ; 204 ; 雪豹 182 - 183 ; 羌塘地区野生和家养有蹄类 280 - 281 ; 狼 168 - 170 ; 另见粪便分析

狩猎 ■岩羊 188 ; 94 ; 羌塘地区的打猎 286 ; 288 - 289 ; 羌塘地区的居民狩猎 266 - 269 ; 藏羚羊 36 ; 51 ; 57 ; 猞猁 174 ; 187 ; 旱獭 160 ; 藏野驴 147 ; 153 ; 战利品 79 - 80 ; 287 - 288 ; 白唇鹿 130 ; 野牦牛 190 ; 133 ; 115 - 116 ; 124

双峰驼 ■人工饲养 142 - 143 ; 中国国内 137 - 138 ; 描述 134 ; 家养种 133 - 134 ; 种群和群动态 138 - 141 ; 现状和分布 136 - 138 ; 野生种 133 - 134

水分需求 ■220

死亡率 ■鼠兔 165 ; 双峰驼 140 ; 岩羊 91 ; 藏羚羊死亡原因探讨 52 - 60 ; 藏野驴 151 - 153 ; 牦牛 121 - 122

腾跃 ■255 - 256

土壤成分 ■202 - 203

西藏旱獭 ■159 - 160

西藏盘羊 ■描述 73 - 74 ; 历史纪录 71 ; 74 - 77 ; 种群和群动态 77 - 79 ; 现状和分布 74 - 77 ; 青藏高原 72

西藏野生动物保护行动 ■267

腺体 ■双峰驼 134 ; 139 ; 物种划分 249 ; 藏羚羊 38 ; 牛科动物的比较 表 14.1 ; 蒙原羚 256 ; 藏原羚 256

乡 ■政策 282 - 286 ; 羌塘保护区的游牧民和家畜 263 - 266 ; 家庭规律 274 - 275

行为 ■牛科动物的规律 见第 14 章 ; 藏羚羊 55 - 56 ; 26 ; 种牛科动物的比较 249 - 255 ; 野牦牛的优势和交配行为 247 - 248 ; 雌性和雄性岩羊 90 - 91 ; 有蹄类动物的模式 158 ; 相关腺体 249 - 250 ;

性比 ■双峰驼群 139 ; 岩羊 89 - 93 ; 藏羚羊 52 - 53 ; 58 - 68 ; 西藏盘羊 77 - 79 ; 藏野驴 151 - 157 ; 白唇鹿 130 - 132 ; 牦牛 119 - 123 ; 藏原羚 102 - 107

雪豹 ■分布和现状 175 - 182 ; 食性 182 - 183 ; 在粪便中的残留物 182 - 183 ; 法律保护 267

岩羊 ■与绵羊和山羊的行为比较 238 - 239 ; 256 ; 体型大小 82 ; 描述 83 - 84 ; 食性 206 ; 雄性的角长 82 ; 84 ; 种群和群大小 89 - 93 ; 现状 84 - 88 ; 分布和生境 89 ; 亚种 82 ; 与北山羊并存 88 - 89 ; 牙列 82

遗传多样性 ■224

遗传分析 ■224

游牧民 ■羌塘保护区 263 - 266 ; 羌塘保护区各乡的家畜 263 - 265 ; 273 - 275 ; 家畜管理 273 - 274 ; 保护区内家畜的利用 263 - 265 ; 西藏和羌塘的游牧民 115 ; 124 - 125 ; 另见狩猎 ; 牧民

有蹄类动物 ■植被的可利用性 199 - 200 ; 行为模式 158 ; 繁殖季节 281 - 282 ; 羌塘草原 3 - 6 ; 羌塘和蒙古地区动物的食性比较 220 - 222 ; 冬夏季的食性比较 212 - 216 ; 物种间的食性比较 216 - 220 ; 资源竞争 188 ; 216 - 220 ; 消化系统 190 - 191 ; 觅食和食性的差异 216 - 220 ; 家养动物的食性 212 ; 220 ; 食物选择 190 ; 216 - 217 ; 平原 216 ; 5 - 6 ; 稀树平原 202 ; 雪豹的猎食 182 - 183 ; 羌塘保护区的种类 277 ; 野生动物的可持续性狩猎 288 - 290 ; 青藏高原 表 1.2 ; 水的利用 220 ; 羌塘保护区的家养和野生种 275

原羚 ■鹅喉羚 95 ; 107 - 108 ; 蒙原羚 95 ; 原羚属和羚羊属 234 ; 普氏原羚 120 ; 95 ; 塞加羚羊 95 ; 斯氏羚 231 ; 汤姆森瞪羚 190 ; 234 ; 藏原羚 95

杂交 ■政府项目 280 ; 家养和野生骆驼 138 ; 142 - 143

- 藏羚羊** ■ 行为 1, 36, 55 - 56 ; 交配行为 242 - 245 ; 描述 37 - 38 ; 雄性的优势行为 256 - 257 ; 死亡原因 53 - 61 ; 食性 204 - 207 ; 与塞加羚羊的遗传关联 图 13.3 231 - 233 ; 法律保护 36, 267 - 268 ; 营养不良 58 - 60 ; 迁移模式 42 - 51, 295 ; 形态学和分子学研究 3 - 6, 37 - 38, 256 - 257 ; 种群和群动态 51 - 68 ; 大雪的影响 57 - 60 ; 贸易 36, 269 - 271, 289 ; 濒危性 271 ; 现状和分布 38 - 42 ; 另见沙图什
- 藏野驴** ■ 与蒙古野驴的比较 155 - 157 ; 描述 146 ; 优势和交配行为 248 - 249 ; 食性 211 - 212 ; 法律保护 267 ; 种群和群动态 151 - 155 ; 现状和分布 146 - 149 ; 亚种 145 ; 分类 145
- 藏原羚** ■ 行为 246 - 247, 256 ; 与鹅喉羚的比较 107 - 108 ; 描述 96 - 97 ; 食性 208 - 209 ; 生境 103, 97 - 100 ; 种群和群动态 102 - 107 ; 与其他羚羊的共存 101 - 102 ; 分类 95
- 藏棕熊** ■ 与狼的关系 170 - 171 ; 描述 171 - 172 ; 种群 172 - 173 ; 习性和食物 174
- 植被** ■ 24 - 35 ; 有蹄类动物的利用 199 - 200 ; 生物量 189 - 199 ; 成分 191 - 197 ; 阿鲁盆地的组成 表 12.1 ; 高山草原的组成 191 - 197 ; 鼠兔的影响 164 ; 营养 189 ; 物候学 197 ; 蛋白质和矿物质 200 - 203, 191 ; 高山草原的季节组成 197 ; 雪豹的食物 183 ; 青藏高原 24 - 35 ; 另见觅食
- 植物** ■ 对食草动物重要的成分 190 - 191 ; 鼠兔食物 162 - 164 ; 禾本科, 非禾本科草本植物和灌木的生产 189 ; 有蹄类动物的选择 190 - 197, 204, 217 - 220 ; 另见觅食 植被
- 资源竞争** ■ 有蹄类动物觅食策略的差异 188 ; 有蹄类动物的觅食类型 190