

# 青藏高原胡兀鹫与巢域中峭壁生境营巢鸟类的种间互动关系初探

苏化龙<sup>①</sup> 钱法文<sup>①</sup> 张国钢<sup>①</sup> 江红星<sup>①</sup> 刘冬平<sup>①</sup> 朵海瑞<sup>②</sup>  
张 勇<sup>③</sup> 果洛·周杰<sup>④</sup>

① 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林生态环境重点实验室 北京 100091; ② 北京林业大学自然保护区学院 北京 100083; ③ 甘肃尕斯库勒国家级自然保护区管理局 碌曲 747200; ④ 年保玉则生态环境保护协会 久治 624700

**摘要:** 胡兀鹫 (*Gypaetus barbatus*) 是峭壁生境营巢鸟类, 其领域是关系到繁殖与生存的必需资源。2010 ~ 2013 年, 在青藏高原 4 个省区中的 7 个胡兀鹫繁殖地进行了调查, 结合 1990 ~ 1993 年的调查资料, 用直接观察法记录了 12 个胡兀鹫繁殖巢域 (距巢址 500 m 范围内) 中的峭壁生境营巢繁殖鸟类, 并初步评估了这些鸟类与胡兀鹫的种间关系。结果表明, 巢域中观察到其体型可引起胡兀鹫警觉反应的鸟类计有 23 种, 营巢繁殖的有 11 种。繁殖鸟类中猛禽有高山兀鹫 (*Gyps himalayensis*)、猎隼 (*Felco cherrug*)、金雕 (*Aquila chrysaetos*)、大鸮 (*Buteo hemilasius*)、长耳鸮 (*Asio otus*) 5 种, 鸦科鸟类有红嘴山鸦 (*Pyrhcorax pyrhorax*)、黄嘴山鸦 (*P. graculus*) 和大嘴乌鸦 (*Corvus macrorhynchos*) 3 种。前述 23 种可引起胡兀鹫警觉反应的鸟类在胡兀鹫巢域中被记录到的活动行为频次为 1 298 次, 观察到 12 种鸟与胡兀鹫发生种间互动行为, 频次合计 65 次, 其中鸦科鸟类与胡兀鹫发生的种间互动行为频次最高 (34 次)。观察到胡兀鹫驱赶巢域内的捕猎金雕导致其放弃猎物的行为。对种间关系的初步评估结论为: (1) 毗邻高山兀鹫繁殖巢的胡兀鹫, 表现出同种繁殖对之间巢间距明显缩短的现象, 其巢间距由 35.84 km (25.10 ~ 47.30 km,  $n = 6$  个巢) 缩短至 7.39 km (6.22 ~ 8.58 km,  $n = 5$  个巢); (2) 在胡兀鹫巢域中营巢繁殖的猎隼, 其同种间巢间距缩短至 150 ~ 360 m ( $n = 4$  个巢); (3) 由于高山兀鹫在当地传统文化习俗中的重要地位, 胡兀鹫与其毗邻营巢, 可以在很大程度上降低人类直接干扰活动对其繁殖成功率的不利影响; (4) 在人为干扰活动或其他原因导致胡兀鹫亲鸟离巢的情况下, 鸦科鸟类和捕食性猛禽 (尤其是猎隼) 的存在, 在很大程度上增加了胡兀鹫卵和幼雏被天敌掠食的可能性; (5) 胡兀鹫育雏早期需要获取肉含量高的食物 (体型较小的死亡动物), 在胡兀鹫巢域或附近区域营巢的捕食性猛禽所遗落的猎物, 很可能具有一定程度的补充作用。

**关键词:** 胡兀鹫; 种间互动; 同种巢间距变化; 青藏高原

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2016) 06-949-20

## Preliminary Exploration to Interspecific Interaction between the Bearded Vultures *Gypaetus barbatus* and Other Birds of Nesting Cliffs

**基金项目** 国家自然科学基金项目 (No. 31071933), 林业科技支撑计划项目 (No. 2006BA003A1307);

**第一作者介绍** 苏化龙, 男, 研究员; 研究方向: 动物生态, 野生动物资源与保护; E-mail: suhualong@sina.cn.

收稿日期: 2015-09-25, 修回日期: 2016-06-18 DOI: 10.13859/j.cjz.201606003

## in the Home Range

SU Hua-Long<sup>①</sup> QIAN Fa-Wen<sup>①</sup> ZHANG Guo-Gang<sup>①</sup> JIANG Hong-Xing<sup>①</sup> LIU Dong-Ping<sup>①</sup>  
DUO Hai-Rui<sup>②</sup> ZHANG Yong<sup>③</sup> GOLOK Druk Kyab<sup>④</sup>

① Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, CAF Key Lab. of Forest Ecology and Environment, State Forestry Administration, Beijing 100091; ② College of Nature Conservation of Beijing Forestry University, Beijing 100083;

③ Gahai-Zecha National Nature Reserve Administration Bureau of Gansu Luqu 747200;

④ Nyanpo Yutse Environmental Protection Association, Jiuzhi 624700, China

**Abstract:** The Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) is a cliff-nesting Accipitrinae bird, its territoriality is associated with the resources necessary for breeding and survival. This paper presents data of 7 breeding sites of the Bearded Vulture in the Qinghai-Tibetan Plateau collected from 1991 to 1993 and from 2010 to 2013. In total, 393 h of observation over 90 days were carried out during the investigation. Cliff-nesting birds were recorded by direct observation in 12 home ranges (a radius of 500 m away from the nests) of the Bearded Vulture (Table 1). According to our observation, 23 species of birds could arouse vigilance of the Bearded Vulture, with 11 species being nesting in their home ranges, such as Himalayan Griffon (*Gyps himalayensis*) (> 107 nests), Saker Falcon (*Felco cherrug*) (8 nests), Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*) (3 nests), Upland Buzzard (*Buteo hemilasius*) (3 nests) and Long-eared Owl (*Asio otus*) (1 nest), 3 species of Corvidae (*Pyrhocorax pyrrhocorax*, *P. graculus* and *Corvus macrorhynchos*) (5 nests), Pigeons (*Columba leuconota* and *C. rupestris*) (> 96 nests) and Bar-headed Goose (*Anser indicus*) (1 nests). For the total recorded 1 298 viligances caused by the 23 species, 65 interspecific interactions were observed between 12 species of birds and the Bearded Vultures, and the highest interspecific interaction frequency was the birds of Corvidae and the Bearded Vultures (34 times, 53.31% of all 12 species of birds) (Table 2). We also observed once that the Golden Eagle gave up its prey owing to the driving behavior of a Bearded Vulture in its home range. The preliminary knowledge of interspecific relationship is as following: (1) The nests of Bearded Vulture adjacent to Himalayan Griffon's community nests, showed a relatively shorter inter-nest distance, which reduced from a range of 35.84 km (25.10 - 47.30 km,  $n = 6$ ) to 7.39 km (6.22 - 8.58 km,  $n = 5$ ); (2) The inter-nest distance of Saker Falcons nests in home ranges of Bearded Vulture could be only 150 - 360 m ( $n = 4$ ), much shorter than ones in eastern China (1.71 - 2.00 km) and western China (the nearest distance is 2.50 km, usually from 4 to 8 km or farther); (3) As the importance of Himalayan Griffon in the local traditional culture and customs, for the nests of Bearded Vultures adjacent to the Himalayan Griffon's community nests, the adverse effects of human disturbance on their breeding success were reduced to a great extent; (4) When the Bearded Vultures temporarily left their nests (either for foraging or by human disturbance), the existence of Corvidae and raptorial birds (especially the Saker Falcons), could increase the possibility of their eggs and chicks being preyed; (5) During the chick-rearing period (especially the first month of chick-rearing), the lost preies of small dead animals from the raptorial birds nesting in Bearded Vulture's home range or in the vicinity area might partly play an important supplementary role for feeding the young of Bearded Vulture.

**Key words:** Bearded Vulture, *Gypaetus barbatus barbatus*; Interspecific interaction; Variation of intraspecific inter-nest distances; Qinghai-Tibetan Plateau

胡兀鹫 (*Gypaetus barbatus*) 是一种在峭壁生境营巢的大型猛禽, 在欧洲已被列为濒危物种 (Tucker et al. 1994), 在南非也被视为濒危种 (Barnes 2000), 在中国则被列为国家 I 级重点保护野生动物。其在不同海拔均可繁殖, 在印度次大陆为 400 ~ 4 400 m (Del Hoyo et al. 1994); 在欧洲最大的繁殖地比利牛斯山在海拔 700 ~ 2 150 m 之间的山区地带营巢 (Heredia 1991), 而在克里特岛繁殖巢的海拔幅度为 280 ~ 1 450 m (Xirouchakis et al. 2002); 本文作者调查青藏高原胡兀鹫巢址分布海拔为 2 600 ~ 4 575 m 甚至更高, 网络报道 2001 年藏北纳木错湖扎西岛有胡兀鹫繁殖巢, 湖面海拔为 4 718 m (唐召明等 2001)。胡兀鹫在其领域内通常是 3 ~ 5 个巢每年轮换利用, 巢结构长期维持良好状态 (Margalida et al. 1999)。处于繁殖周期时未被利用的巢, 则可能被其他对巢位具有相近需求的物种侵占, 已被报道的有猛禽 [欧亚兀鹫 (*Gyps fulvus*)、白兀鹫 (埃及兀鹫 *Neophron percnopterus*) 和游隼 (*Falco peregrinus*)] 和渡鸦 (*Corvus corax*) (Fernández et al. 1991, Margalida et al. 1999)。胡兀鹫在产卵之前的 3 到 4 个月之间开始修建巢 (Margalida et al. 2000)。亲代投资理论预测, 当繁殖周期随着育幼强度增大时, 亲鸟对巢的防卫强度增加 (Winkler 1987, Redondo 1989)。鉴于物种亲代投资行为需要投入大量时间和能量, 因此逐渐增强的驱赶靠近其巢位鸟类的行为, 对该物种的繁殖成功率可能有所影响 (Margalida et al. 1999); 比利牛斯山一些胡兀鹫的繁殖失败已被归因于和欧亚兀鹫的相互作用, 并认为对于那些巢址位于高海拔并暴露于冬季严峻气候条件下的胡兀鹫领域, 这个问题将会最为明显 (Margalida et al. 1999)。胡兀鹫是已知猛禽中繁殖周期最长的一种 (Margalida et al. 2004)。年生活周期中, 胡兀鹫繁殖期延续时间超过所有报道过的同区域分布鸟类。通过在其巢址的观察工作证实, 胡兀鹫几乎全年均在进行与繁殖相关的行为活动。

例如: 从产卵开始到雏鸟出飞的繁殖期平均为 177 d。营巢行为开始在产卵前的 111 d, 并且雏鸟飞出巢成为幼鸟后, 仍然被亲鸟喂养超过 2 个月 (Margalida et al. 2003a)。了解胡兀鹫与其领域中其他鸟类种间关系的更多信息很可能对该濒危物种的保护具有重要的启示作用。在我国青藏高原与此相关的专门报道仅有 1 篇, 全文内容是 2002 年 8 月 4 日, 我国青藏高原青海省玉树海拔 4 066 m 靠近长江边的悬崖峭壁地带高山兀鹫 (*Gyps himalayensis*)、胡兀鹫和猎隼 (*Felco cherrug*) 巢址相距很近, 其中高山兀鹫巢和胡兀鹫巢之间距离约为 15 m (Katzner et al. 2004)。

2010 年 12 月至 2013 年底, 作者在青藏高原对胡兀鹫繁殖地进行了大范围专项调查 (项目主要目标为繁殖行为与濒危机制), 综合本文第一作者 1990 ~ 1993 年的调查资料, 合计观察到 14 个繁殖对的 29 次繁殖现象 (1990 年代在西藏芒康观察 2 个繁殖对的 5 次繁殖现象), 在其中的 11 个繁殖对的 12 个巢域中 (1990 年代在西藏芒康观察 2 个繁殖对的 2 个巢域), 对与胡兀鹫巢址生境具有相似需求的其他峭壁营巢鸟类, 及其与胡兀鹫的种间互动关系进行了观察。

## 1 研究区域

调查工作在青藏高原发现有胡兀鹫繁殖巢的区域进行, 涉及到 4 个省区的 7 个行政管辖地区, 涵盖区域为: 西藏的昌都、林芝地区; 四川的甘孜地区; 青海的海北、海西、果洛地区; 甘肃的甘南地区。自然概况见苏化龙等 (2015a) 关于胡兀鹫的研究报道。

观察区域基本限定在 11 个繁殖对的 12 个巢域 (半径 500 m 范围内) 中。依据中国动物地理区划 (张荣祖 1999), 属于青藏区青海藏南亚区的青藏东部省 (高地针叶森林, 草原动物群)、藏南高原谷地省 (灌丛草甸, 草原动物群) 和祁连湟南省 (高地针叶森林草原, 草甸动物群), 其中有些巢址毗邻 (< 200 km) 于东

洋界、中印亚界、西南山地亚区的三江横断省（热带亚热带山地森林动物群）（3 个繁殖对）和东北山地省（亚热带山地森林动物群）（2 个繁殖对），以及古北界、华北区、黄土高原亚区的甘南-六盘省（常绿、落叶林灌动物群）（1 个繁殖对）。

## 2 工作方法

对发现的繁殖巢尽可能选择具有良好视野的适宜地点进行详细观察，观察点距巢 200 ~ 500 m。胡兀鹫的领域防卫表现，据大多数研究报告少于 500 m 半径（Brown 1990, Margalida et al. 2003b, Bertran et al. 2004），据此，统计胡兀鹫繁殖巢 500 m 半径范围内出现的鸟类种类（主要是峭壁生境营巢鸟种，及某些体型较大易于引起胡兀鹫警觉反应的鸟种）和数量，及其与胡兀鹫的种间互动行为，同时统计峭壁生境营巢鸟种的巢址数。巢间距由观察者直接估测。对于超过 100 m 的巢间距，1990 年代初期（1990 ~ 1993 年）采用与罗盘仪校正观察点方位角测定巢间距，之后以 GPS 定位进行测距。

鸟类在胡兀鹫巢域中（距巢址 500 m 半径范围）的活动行为界定为：飞行（包括路过、盘旋）、停落（包括停落在自己的繁殖巢址）、起飞离开（包括飞离自己的繁殖巢址处）这 3 种行为。停落活动行为不计时间长短均被作为 1 个频次统计，例如长时间（超过 0.5 h 甚至 1 h）停落在巢址或巢边作为 1 个活动频次，直至飞离停落点；在观察者目视范围内出现的飞行行为直至飞离观察范围视为 1 个活动频次，再次出现被视为又一个活动频次。

种间互动行为被分为两大类，其一是其他鸟类主动对胡兀鹫发起的种间互动行为，包括（1）偷窃，在胡兀鹫巢边或进入到巢中偷窃巢材或食物；（2）追逐骚扰，包括追逐或尾随携带食物的胡兀鹫，在空中与胡兀鹫周旋，对飞临或停落在自己巢或幼鸟附近的胡兀鹫实行剧烈骚扰等；（3）伺机达到不良意图（如飞临或

停落胡兀鹫巢边企图偷窃巢材和食物，甚或劫掠雏鸟）；（4）占用胡兀鹫繁殖期时空闲的巢址，或是在胡兀鹫巢域中营巢。其二是胡兀鹫主动发起的回应或防卫其他鸟类的种间互动行为，包括（1）警觉反应（如亲鸟在巢中站立、或飞出巢外后立即又回到巢中）和周旋；（2）驱逐或威吓；（3）攻击。

观察方式分为 2 种，一是在巡查或观察巢的工作日中对一个繁殖巢观察 3 ~ 6 h（有 12 d 观察时间为 1 ~ 2 h）（表 1）；二是对其中的 4 个繁殖巢进行了 2 ~ 10 d 不等的全天昼间（日出前 30 min 至日落后 30 min）观察，包括表 1 中的甘孜 A 10 d，昌都 A 9 d，林芝 A 8 d，果洛 A 2 d。

在巢区主要的观察记录工作分别在 1990 年 3 月至 1993 年 2 月中旬，在 22 d 中累计 108 h；以及 2010 年 12 月初至 2013 年底，在 66 d 中累计 284 h，其中有 3 处 2013 年冬季营巢产卵的繁殖巢观察时间延续至 2014 年初，在 3 d 中累计 18 h；另外附带的观察是 2001 年在西藏进行野外调查时，对 1 个繁殖巢进行了 2 d 累计 3 h 的观察。全部观察时间为 90 d 累计 393 h。

另外，1992 ~ 1993 年在西藏昌都地区和四川甘孜地区的胡兀鹫巢域外区域，即距繁殖巢大约 5 ~ 10 km 处，对胡兀鹫的种间和种内互动行为进行了补充观察，累计进行了 19 次 79 h 的观察，其中 1 次是在游牧草场帐房外的厨余垃圾处（1 h），4 次是观察人员放置少量小块食物（骨头、羊头、羊蹄和废弃干肉等）模拟抛弃厨余垃圾的地点（14 h），其余 14 次是在家畜（合计 3 头牦牛、1 只绵羊和 1 只狗）尸体边（64 h）。

观察工作借助于双筒望远镜（春光 10 × 50 mm, STEINER 7 × 50 mm）、单筒望远镜（Zeiss 65T\*F 23 × 65 mm）、16 mm 阿莱（ARRIFLEX）摄影机（附带阿莱 400 mm 长焦距镜头）和附带长焦距镜头（Canon EF 100-400 mm f/4.5-5.6, Canon EF 500 mm f/4、Canon EF 600 mm f/4 和 Canon EF 800 mm f/5.6）的照相

机 (Canon 1 Ds Mark II、7D 和 5D Mark II) 进行。

考虑到人为干扰对胡兀鹫繁殖成功率的不利影响, 依当前濒危物种保护理念, 本文不标明繁殖地和巢址的地理位置坐标数据, 仅标明观察到的繁殖对所在的行政辖区地名。

### 3 调查结果

#### 3.1 巢域内营巢鸟种和营巢数, 以及繁殖对之间的巢间距

将不同地区胡兀鹫巢域 (距巢址 500 m 半径) 范围内观察到的峭壁营巢鸟类的巢址数量, 和胡兀鹫繁殖对利用的巢址简况, 列入表 1。

从表 1 可以看出, 在 11 个胡兀鹫繁殖对的 12 个繁殖利用巢域范围内, 观察到 5 种猛禽营巢, 按其营巢数排列分别是, 高山兀鹫巢超过 107 个, 猎隼巢 8 个, 金雕 (*Aquila chrysaetos*) 巢 3 个, 大鸮 (*Buteo hemilasius*) 巢 3 个, 长耳鸮 (*Asio otus*) 巢 1 个。6 种非猛禽类营巢鸟类分别是, 雪鸽 (*Columba leuconota*) 和岩鸽 (*C. rupestris*) 巢数量均超过 40 个, 红嘴山鸦 (*Pyrhacorax pyrrhacorax*) 巢 2 个, 黄嘴山鸦 (*P. graculus*) 巢 1 个, 大嘴乌鸦 (*Corvus macrorhynchos*) 巢 2 个, 斑头雁 (*Anser indicus*) 巢 1 个。

需要强调的是, 2011 年海北 B 繁殖对 (仅

表 1 观察的 11 个胡兀鹫繁殖对的巢址简况及其巢域中的峭壁营巢鸟种

Table 1 Brief information of the nest sites and bird species of nesting cliffs in home ranges (a radius of 500 m away from the nests) of 11 Bearded Vulture's pairs observed

繁殖巢域或繁殖巢编号*	繁殖巢所在地区及代码 Breeding nest belongs to Prefecture and its code	繁殖对占用巢址数, 和巢址间距离 No. of nests occupied by a pair and distance between nests (m)	相邻繁殖对距离 Distance among adjacent pairs (km)	巢址海拔 Altitude range (m)	营巢鸟种和巢址数, 与胡兀鹫巢间距 Bird species of nesting cliff and No. of the bird's nest, and distance from the Bearded Vulture's breeding nests	观察年份和小时数 Observation year and hours (h)	备注 Remark
1	甘孜 A Gangzi A	2; 2 025	甘孜 B 40.6, 甘孜 C 39.4	3 080	由于峭壁生境狭小且所处谷地森林茂密, 500 m 范围内没有其他峭壁营巢鸟类 Due to the narrow cliff habitat and the dense forest in the valley, no other cliff nesting birds in the range of 500 m	2010, 45 2011, 68	距离该繁殖对 2010 年繁殖巢 1 000 ~ 1 200 m 处有金雕繁殖巢 There were Golden Eagle breeding nest in range 1 000 to 1 200 m from the breeding pair during 2010
2	昌都 A Changdu A	2; 50	昌都 B 26.8, 昌都 D 51.1	4 050 ~ 4 200	金雕巢 1 个, 300 m 1 Golden Eagle nest, distance 300 m 猎隼巢 1 个, 60 m 1 Saker Falcon nest, distance 60 m 岩鸽巢 > 20 个, 20 ~ 500 > 20 Hill Pigeon nests, distance 20 - 500 m 红嘴山鸦巢 2 个, 200 m, 400 m 2 Red-billed Chough nests, 200 m and 400 m	1990, 6 1992, 77 1993, 19	1993 年仍在繁殖, 2010 年观察时巢址已被金雕占用 Information not clear between 1994 - 2009, the Golden Eagle had occupied the nest site at 2010

续表 1

繁殖巢域或繁殖巢编号* Number	繁殖巢所在地区及代码 Breeding nest belongs to Prefecture and its code	繁殖对占用巢址数, 和巢址间距离 No. of nests occupied by a pair and distance between nests (m)	相邻繁殖对距离 Distance among adjacent pairs (km)	巢址海拔 Altitude range (m)	营巢鸟种和巢址数, 与胡兀鹫巢间距 Bird species of nesting cliff and No. of the bird's nest, and distance from the Bearded Vulture's breeding nests	观察年份和小时数 Observation year and hours (h)	备注 Remark
3	昌都 B Changdu B	2; 500	昌都 A 26.8, 昌都 D 25.1	3 750	雪鸽巢 > 20 个, 20 ~ 500 m > 20 Snow Pigeon nests, 20 - 500 m	1992, 6	1993 年繁殖 (巢下无公路), 2010 年观察时已废弃多年 (巢下方建起公路桥) The nest site was using before 1993, information not clear between 1994 - 2009 (during this period, a vehicular bridge has been built under the nest), the nest had been given up for many years at 2010
4	昌都 D Changdu D	3; 400、300、200	昌都 B 25.1, 昌都 A 50.1	3 990	猎隼巢 1 个, 300 ~ 350 m 1 Saker Falcon nest, distance 300 - 350 m 雪鸽巢 > 20 个, 3 ~ 200 m > 20 Snow Pigeon nests, distance 3 - 200 m	2011, 6	1992 年仅知大概地点, 2010 ~ 2013 年仍在繁殖 The approximate place was known at 1992, the pair was still breeding there at 2013
5	林芝 A Linzi A	3; 20、30、5	不详 Not clear	4 545 ~ 4 575	大鸨巢 1 个, 50 m 1 Upland Buzzard nest, distance 50 m 金雕巢 1 个, 100 ~ 150 m 1 Golden Eagle nest, distance 100 - 150 m 猎隼巢 2 个, 60 m, 400 m 2 Saker Falcon nest, distance 60 m and 400 m 黄嘴山鸦巢 1 个, 300 m 1 Yellow-billed Chough nest, distance 300 m	2001, 3 2010, 6 2011, 75 2012, 18	2001 年发现, 2010 ~ 2012 年仍在繁殖 Found at 2001, the pair was still there from 2010 to 2012
6	海西 A Haixi A	4; 50、180 ~ 330	不详 Not clear	3 680	猎隼巢 2 个, 130 m, 280 m 2 Saker Falcon nests, distance 130 m and 280 m	2011, 1 2012, 2	2 个猎隼巢均系占用胡兀鹫轮换利用过的巢。毗邻 800 m 处有 20 多个高山兀鹫群落 2 Saker Falcon nests all been used alternately by the Bearded Vulture in the years before. There are more than 20 Himalayan Griffon nests in the 800 m away

续表 1

繁殖巢域或繁殖巢编号*	繁殖巢所在地区及代码 Breeding nest belongs to Prefecture and its code	繁殖对占用巢址数, 和巢址间距离 No. of nests occupied by a pair and distance between nests (m)	相邻繁殖对距离 Distance among adjacent pairs (km)	巢址海拔 Altitude range (m)	营巢鸟种和巢址数, 与胡兀鹫巢间距 Bird species of nesting cliff and No. of the bird's nest, and distance from the Bearded Vulture's breeding nests	观察年份和小时数 Observation year and hours (h)	备注 Remark
7	海北 A Haibei A	3; 50、150、200	海北 B 6.22, 海北 C 13.1	3 400	大鸛巢 1 个, 50 m 1 Upland Buzzard nest, distance 50 m 斑头雁巢 1 个, 200 m Bar-headed Goose nest, distance 200 m	2011, 4	大鸛巢和斑头雁巢均系胡兀鹫轮换利用过的巢, 2012 年这 2 种鸟均不在胡兀鹫巢域营巢 The nests of Buzzard and Goose were all rotation utilization nests of the Bearded Vulture, the 2 birds were not nesting here during 2012
8	海北 B Haibei B	不详** not clear	海北 A 6.22, 海北 C 11.6	3 497	高山兀鹫巢 > 50 个, 10 ~ 500 m > 50 Himalayan Griffon nests, 10 - 500 m	2011, 3	位于高山兀鹫集群营巢生境 Found in the colony of the Himalayan Griffon at 2011
9	果洛 A (2012 年育雏) Guoluo A (2012 brood)	4; 5 670、500、260、760	果洛 B 7.37, 果洛 C 8.58	3 923 ~ 4 000	高山兀鹫巢 5 个, 350 ~ 400 m 5 Himalayan Griffon nests, 350 - 400 m 猎隼巢 1 个, 500 m 1 Saker Falcon nest, distance 500 m	2012, 24	2009 年该繁殖对的 1 个巢址在高山兀鹫群巢生境, 2010 年 1 个巢址被猎隼利用 One nest in the Himalayan Griffon and another was used by the Saker Falcon at 2012
	果洛 A (2014 年育雏) Guoluo A (2014 brood)	4; 5 740、300、260、560	果洛 B 7.38, 果洛 C 8.74	3 954	金雕巢 1 个, 300 m 1 Golden Eagle nest, distance 300 m 高山兀鹫巢 2 个, 200 m 2 Himalayan Griffon nests, 200 m	2014, 6	距果洛 A (2012) 260 m 260 m away Guoluo A (2012)
10	果洛 C Guoluo C	3; 50 ~ 100	果洛 A 8.58, 果洛 B 4.29	3 994	大鸛巢 1 个, 50 m 1 Upland Buzzard nest, distance 50 m 猎隼巢 1 个, 300 m 1 Upland Buzzard nest, distance 300 m 长耳鸮巢 1 个, 20 m 1 Long-eared Owl nests, 20 m	2013, 8 2014, 6	

续表 1

繁殖巢域或繁殖巢编号*	繁殖巢所在地区及代码 Breeding nest belongs to Prefecture and its code	繁殖对占用巢址数, 和巢址间距离 No. of nests occupied by a pair and distance between nests (m)	相邻繁殖对距离 Distance among adjacent pairs (km)	巢址海拔 Altitude range (m)	营巢鸟种和巢址数, 与胡兀鹫巢间距 Bird species of nesting cliff and No. of the bird's nest, and distance from the Bearded Vulture's breeding nests	观察年份和小时数 Observation year and hours (h)	备注 Remark
11	甘南 A Gannan A	3; 15 ~ 50	不详 Not clear	3 500	高山兀鹫巢 > 50 个, 30 ~ 500 m > 50 Himalayan Griffon nests, 30 - 500 m 岩鸽巢 > 20 个, 30 ~ 500 m > 20 Hill Pigeon nests, 30 - 500 m 大嘴乌鸦巢 2 个, 50 ~ 500 m 2 Large-billed Crow nest, 50 - 500 m	2013, 6 2014, 4	

\* 甘孜 B、甘孜 C、昌都 C、海北 C 和果洛 B 这 5 个繁殖巢, 由于没有进行长时间定点观察, 仅可确定这些繁殖巢大多没有与高山兀鹫繁殖巢毗邻 (仅有果洛 C 繁殖对与 4 个高山兀鹫毗邻营巢), 对其巢域中的其他种峭壁生境营巢鸟类状况了解甚少, 故而未将其列入表中。有关这些巢的其他信息, 可参阅作者已发表报道 (苏化龙等 2015a, b)。

As for the Ganzi B, Ganzi C, Haibei C and Guoluo B nests, because the five nests did not have a longer time of fixed-point observation, know little about the situation of other birds of nesting cliffs in the home ranges (only know that most of them were not adjacent to the Himalayan griffon nest, but Guoluo B adjacent to 4 griffon nests), so these nests are not included in the table. Other information about these nests, the author of this paper has been published (苏化龙等 2015a, b).

\*\* 该繁殖巢仅在 2011 年 12 月 28 日观察过 1 次。The breeding nest was only observed 1 times in December 28, 2011.

观察过 1 次繁殖现象) 有可能是胡兀鹫占用了高山兀鹫群巢中的巢址, 果洛 A 繁殖对 4 次繁殖现象证实 2009 年也产生过这种行为, 甘南 A 繁殖对所拥有的 3 个巢址均毗邻高山兀鹫群巢, 如果不考虑这 2 个胡兀鹫繁殖对的选择巢址状况, 高山兀鹫在胡兀鹫巢域中的营巢数应该是 7 个。另外, 2011 年被斑头雁和大鸕占用 2 个巢址的海北 A 胡兀鹫繁殖对所拥有的 3 个巢址峭壁所处地势不十分险峻, 人员可徒手进入巢或接近巢址, 并且位于青海湖重要补给水源布哈河的一条支流边。

表 1 中数据表明, 没有与高山兀鹫毗邻营巢的胡兀鹫繁殖对合计有 9 个, 与高山兀鹫毗邻营巢的胡兀鹫繁殖对合计有 3 个。其中昌都 C 与昌都 A 之间不清楚是否还有其他繁殖对营

巢, 因而其巢间距不予考虑。表 1 中的数据可分为 2 类, 一类是没有与高山兀鹫毗邻营巢的胡兀鹫繁殖对之间的巢间距 (昌都 A、B、D 和甘孜 A、B、C 繁殖对), 另一类是其中有 1 或 2 个繁殖对与高山兀鹫毗邻营巢的繁殖对巢间距 (海北 A、B、C 和果洛 A、B、C 繁殖对)。

以昌都和甘孜的巢址状况计, 繁殖对之间距离平均为 35.84 km (25.10 ~ 47.3 km), 依此换算的领域平均面积为 1 284.51 (630.01 ~ 2 237.29 km<sup>2</sup>), 远高于比利牛斯山的近期数据 (328.5 km<sup>2</sup>) (Margalida et al. 2000)。

以海北和果洛的巢址状况计, 繁殖对之间距离平均为 6.59 km (4.29 ~ 8.58 km), 依此换算的领域平均面积为 43.43 km<sup>2</sup>。其中海北 3 个繁殖对之间距离平均为 10.27 km (6.22 ~



13.10 km), 领域平均面积低至 105.47 km<sup>2</sup> (38.69 ~ 171.61 km<sup>2</sup>), B 繁殖对巢址位于至少 50 对高山兀鹫集群营巢生境中, C 繁殖对很可能是初进入繁殖年龄尚未占据稳固领域, 或者是轮换利用巢址时选择了靠近 A 繁殖对核心领域的巢址。果洛的 3 个繁殖对情况类似于海北的 A 与 B, 2012 年果洛 A 与果洛 B 之间距离为 7.37 km, 2014 年 A 与 C 之间距离为 8.58 km (倘若仅依此换算领域面积只有 54.32 ~ 73.62 km<sup>2</sup>); 2009 年果洛 A 繁殖对利用的巢址在 30 多对高山兀鹫营巢生境中, 果洛 B 繁殖对利用的巢址与至少 4 个高山兀鹫繁殖巢毗邻。

### 3.2 巢域中出现的鸟种与胡兀鹫的种间互动行为

在胡兀鹫表现出明显领域防卫行为的巢域范围内, 合计观察到其体型可引起胡兀鹫警觉反应的鸟类 23 种, 其中, 包括观察到巢域范围内繁殖的峭壁营巢鸟类 11 种, 还有巢域周缘或外围区域繁殖的峭壁营巢(或树木营巢)鸟类, 以及短暂停留或迁徙路过的鸟类(表 2)。

表 2 列出的 23 种鸟类在胡兀鹫巢区出现频次合计为 1 298 次·只, 其中与胡兀鹫出现种间互动行为的鸟类有 12 种, 发生互动行为合计 65 次。

对于巢域中出现的与胡兀鹫产生互动行为的鸟种(去除夜行性活动的长耳鸮, 以及孵卵期几乎不太活动而雏鸟出壳后即行离开的斑头雁), 将其产生的互动行为频次与其在巢域中出现频次之比进行排序, 大鸮 6/21 (28.57%)、猎隼 12/67 (17.91%)、金雕 3/38 (8.11%)、7 种鸢科鸟类 34/586 (5.80%)、高山兀鹫 2/54 (3.70%)、岩鸽和雪鸽 6/495 (1.21%)。

1993 年在昌都 B 繁殖对巢域(巢址下有水量较大且河滩面积较宽的河流)中观察到的黑鹳(*Ciconia nigra*)、普通秋沙鸭(*Mergus merganser*)和鸮(*Pandion haliaetus*), 均属傍水栖居的迁徙路过或越冬鸟类, 与胡兀鹫难以产生种间互动行为。

### 3.3 胡兀鹫在巢域外的种间和种内互动行为

1992 ~ 1993 年, 在胡兀鹫巢域外主要是人为设置的觅食点进行的 19 次(d) 79 h 的观察中, 胡兀鹫出现 71 次·只, 其他鸟类(16 种, 其中 5 种在巢域内未观察到)出现 1 152 次·只, 出现的鸟种频次排序: 小嘴乌鸦(342 次·只)、大嘴乌鸦(326 次·只)、高山兀鹫(168 次·只)、寒鸦(128 次·只)、红嘴山鸦(112 次·只)、胡兀鹫(71 次·只)、金雕(18 次·只)、猎隼(14 次·只)、渡鸦(12 次·只)、草原雕(*Aquila nipalensis*)(11 次·只)、喜鹊(4 次·只)、大鸮(4 次·只)、毛脚鸮(*Buteo lagopus*)(4 次·只)、秃鹫(*Aegypius monachus*)(3 次·只)、玉带海雕(*Haliaeetus leucoryphus*)(3 次·只)、灰脸鵟鹰(*Butastur indicus*)(2 次·只)、鹊鹞(*Circus melanoleucos*)(1 次·只)。这些鸟类与胡兀鹫之间发生的种间互动行为合计 21 次, 与胡兀鹫之间的种间互动行为频次与出现频次比率(次·只 21/1 152)与巢域中(65/1 298)相比较, 巢域相当于巢域外的 2.75 倍。需要强调的是, 高山兀鹫与胡兀鹫出现频次之比(168 : 71), 并不符合实际情况, 因为在人为设置的觅食点附近(大约 10 km 处), 存在有更适宜于高山兀鹫的长期稳定觅食场所(天葬台)。

种间互动行为频次排序为: 大嘴乌鸦(12 次)、小嘴乌鸦(8 次)、金雕(1 次)。互动行为均为成体或亚成体胡兀鹫抓起带肉骨块或骨头起飞时紧密尾追或贴近伴飞, 乌鸦(*Corvus spp.*)最少 3 ~ 5 只, 多数是 7 ~ 8 只, 尾随距离长。上述行为过程中, 只观察到 1 次乌鸦成功迫使胡兀鹫放弃带肉骨块; 1 次金雕迫使胡兀鹫丢下食物, 但又被胡兀鹫降落后复为己有。

在人为设置的觅食点观察到胡兀鹫种内互动行为 3 次(图 1): (1) 2 只成体胡兀鹫空中相对迎面飞行以爪对撞并发出清脆声响; (2) 2 只成体胡兀鹫以爪撞击后, 互握爪趾呈螺旋形下降(图 1c), 接近地面时松开飞离(图 1d); (3) 1 只成体胡兀鹫迫使 1 只亚成体胡兀鹫起飞后放弃抓起的带肉骨块劫为己有。

表 2 观察期间在 11 个胡兀鹫繁殖对巢域中出现的鸟种及种间互动行为

Table 2 Bird species appeared in the home ranges (radius 500 m range) of 11 Bearded Vulture pairs and the interspecific interactive behavior between them during the observation period

编号	鸟种 Bird species	在巢区出现 频次 Occurrence frequency in the home ranges	与胡兀鹫互动 行为频次 Frequency of interaction with Bearded Vultur	互动行为方式 Behavioral pattern of interaction	在胡兀鹫巢区 营巢数 The number of nesting in the home ranges
1	黑鹳 Black Stork <i>Ciconia nigra</i>	2			
2	斑头雁 Bar-headed Goose <i>Anser indicus</i>	1	1	占用胡兀鹫当年未利用巢址 1 次 Occupied the Bearded Vulture's vacant nest site 1 time	1
3	普通秋沙鸭 Common Merganser <i>Mergus merganser</i>	9			
4	鸢 Black Kite <i>Milvus migrans</i>	10			
5	棕尾鵟 Long-legged Buzzard <i>Buteo rufinus</i>	2			
6	大鵟 Upland Buzzard <i>B. hemilasius</i>	21	6	占用胡兀鹫当年未利用巢址 1 次 Occupied the Bearded Vulture's vacant nest site 1 time 被胡兀鹫驱赶 3 次 Was driven by the Bearded Vulture 3 times 导致巢中胡兀鹫警觉姿态 2 次 Lead to alert posture of the Bearded Vultures in nest 2 times	3
7	金雕 Golden Eagle <i>Aquila chrysaetos</i>	37	3	被胡兀鹫驱逐放弃猎物 1 次 To give up the game due to be expelled by the Bearded Vulture 1 time 导致巢中胡兀鹫警觉姿态 1 次 Lead to alert posture of the Bearded Vulture in nest 1 time 占用胡兀鹫巢址 1 次 Occupied the Bearded Vulture's vacant nest site 1 time	3
8	乌雕 Greater Spotted Eagle <i>A. clanga</i>	1			
9	林雕 Black Eagle* <i>Ictinaetus malayensis</i>	4			
10	高山兀鹫 Himalayan Griffon <i>Gyps himalayensis</i>	54	2	被胡兀鹫占用群落中的巢 2 次 Nests in the community were occupied by the Bearded Vultures 2 times	> 111
11	鹊鹞 Pied Harrier <i>Circus melanoleucos</i>	1			
12	鸢 Osprey <i>Pandion haliaetus</i>	7			

续表 2

编号	鸟种 Bird species	在巢区出现 频次 Occurrence frequency in the home ranges	与胡兀鹫互动 行为频次 Frequency of interaction with Bearded Vultur	互动行为方式 Behavioral pattern of interaction	在胡兀鹫巢区 营巢数 The number of nesting in the home ranges
13	猎隼 Saker Falcon** <i>Falco cherrug</i>	67	12	长时间伴飞胡兀鹫盘旋 1 次 Long time flying with the Bearded Vulture circling 1 time 占用胡兀鹫当年未利用巢址 3 次 Occupied the Bearded Vulture's vacant nests sites 3 times 对胡兀鹫实施剧烈骚扰 2 次 Implemented violent harassment to the Bearded Vultures 2 times 被胡兀鹫追逐 6 次 Was chased by the Bearded Vultures 6 times	8
14	雪鸽 Snow Pigeon <i>Columba leuconota</i>	65	6	进入巢中窃取巢材 6 次 Stole nest materials of the Bearded Vulture 6 times	> 51
15	岩鸽 Hill Pigeon <i>C. rupestris</i>	430			> 45
16	长耳鸮 Long-eared Owl <i>Asio otus</i>	1	1	在胡兀鹫巢域中营巢 Built a nest in the home range of the Bearded Vulture	1
17	喜鹊 Black-billed Magpie <i>Pica pica</i>	76	2	被胡兀鹫驱逐 2 次 Was driven by the Bearded Vulture 2 times	
18	红嘴山鸦 Red-billed Chough <i>Pyrhocorax pyrrhocorax</i>	173	2	被胡兀鹫驱逐 1 次 Was driven by the Bearded Vulture 1 time 进入巢中偷窃 1 次 Stealing into the nest of the Bearded Vulture 1 time	2
19	黄嘴山鸦 Yellow-billed Chough <i>P. graculus</i>	48			1
20	寒鸦 Jackdaw <i>Corvus monedula</i>	248	19	胡兀鹫归巢时互相追逐和盘旋 12 次 Chase each other and hover when Bearded Vultures homing 12 times 进入巢中偷窃 3 次 Stealing into the nest of the Bearded Vulture 3 times 被胡兀鹫驱逐 4 次 Was driven by the Bearded Vulture 4 times	
21	大嘴乌鸦 Large-billed Crow <i>C. macrorhynchos</i>	34	8	进入胡兀鹫巢中偷窃骨块或巢材 5 次 Stole nest materials or bone blocks of the Bearded Vulture 5 times 被胡兀鹫追逐和伴飞盘旋 3 次 Was chased and flying with the Bearded Vultures 3 times	2

续表 2

编号	鸟种 Bird species	在巢区出现 频次 Occurrence frequency in the home ranges	与胡兀鹫互动 行为频次 Frequency of interaction with Bearded Vultur	互动行为方式 Behavioral pattern of interaction	在胡兀鹫巢区 营巢数 The number of nesting in the home ranges
22	小嘴乌鸦 Carrion Crow <i>C. corone</i>	3	3	停落在胡兀鹫巢下端 2 次 Was landing the lower end of the Bearded Vulture's nest 2 times 与胡兀鹫发生冲突 1 次 Conflict with the Bearded Vulture 1 time	
23	渡鸦 Common Raven <i>C. corax</i>	4			

\* 2010 年 12 月 7 日在海拔 3 000 m 左右的四川雅江（甘孜 A 繁殖对巢址生境）记录，生境植被建群种为川滇高山栎（*Quercus aquifolioides*）组成的硬叶常绿阔叶栎林。\*\* 观察到的猎隼羽色特征有 2 种，本文将其全部视为猎隼（*Falco cherrug*）对待；青海地区出现的主要是阿尔泰隼（*F. altaicus*），西藏地区出现的几乎全为类似于矛隼（*F. rusticolus*）体色的淡色型猎隼，本文第一作者将其视为一个未被确认的矛隼亚种（苏化龙等 2001），也有学者将其归类为青藏猎隼（*F. c. tibetanus*）（马鸣等 2005）。

\* The species was met at an altitude of about 3 000 m in Yajiang, Sichuan, in December 7, 2010 (Nest site habitat of Gangzi A breeding pair), the habitat vegetation edificato is hard leaf evergreen broad leaved oak forest of *Quercus aquifolioides*. \*\* There are 2 kinds of feather color of the Falcons observed, in this paper, which is considered to be the Saker falcon (*Falco cherrug*) to treat. In Qinghai area is mainly the Altai falcon (*Falco altaicus*). In Tibet, there are almost all Saker falcon of light type similar to the color of the gyrfalcon (*F. rusticolus*), the first author of this paper regards it as a gyrfalcon subspecies that is not recognized (苏化龙等 2001), some scholars have classified it as the Tibet falcon (*F. c. tibetanus*) (马鸣等 2005).

## 4 讨论与分析

### 4.1 毗邻营巢导致的巢间距变化

有关胡兀鹫（*G. b. barbatus* 亚种）的领域，早期报道欧洲比利牛斯山 1 个繁殖对的领域面积为 160 km<sup>2</sup>（Suet óns et al. 1973）；后来报道西班牙比利牛斯山相邻繁殖对巢之间的平均距离为 10.4 km（Margalida et al. 2000）和 12.7 km（Margalida et al. 2003b），其中部的一个 8 450 km<sup>2</sup> 的研究区域容纳有 26 个胡兀鹫领域（Margalida et al. 2003a），意味着平均每对领域面积为 325 km<sup>2</sup>。Margalida 等（2008）认为比利牛斯山胡兀鹫种群趋于饱和，而且由于繁殖对之间的距离缩短导致领域质量下降。同样已被证明的是，由于繁殖密度增加导致比利牛斯山胡兀鹫种群的繁殖力已明显下降（Carrete et al. 2006a），一个明显的种群拥挤征兆，是

不寻常的婚配系统（1 雌配多雄的多配制）出现（Carrete et al. 2006b），1988 年局部种群中多配制的比例达 11.5%（Heredia et al. 1990），2000 年 92 个领域中的多配制达 15%（Margalida et al. 2002）。如今，西班牙比利牛斯山胡兀鹫达到的密度，是该物种在其欧洲繁殖区域中的最高记录。法国比利牛斯山的对等指数是 333 km<sup>2</sup>/领域（Margalida et al. 2008），科西嘉岛是 240 km<sup>2</sup>/领域（Terrasse 2004），克里特岛是 2 065 km<sup>2</sup>/领域（Xirouchakis et al. 2002）。西班牙比利牛斯山记录的种群密度是属于伴随着补饲场所网络的一个恢复种群，因而可能不是自然密度的一个真实反映。1990 年代，在西班牙比利牛斯山建立了将近 30 个饲喂站，那里每年为胡兀鹫提供超过 50 000 kg 的骨头。因而可能是可利用性资源的增加，导致了领域行为的降低，并且促使领域压缩（Margalida et al.



图 1 胡兀鹫类似于多种大型捕食性猛禽的炫耀行为

Fig. 1 The displays of the Bearded Vulture similar to many large predatory birds of prey species

a、b. 胡兀鹫短暂“倒飞”；c、d. 胡兀鹫对持鸟爪螺旋下降。2011年11月28日，果洛·周杰拍摄于青海省久治县白玉乡。

a & b. One Bearded vulture soaring below the other turns on its back in a short time; c & d. The Bearded vulture presents claws to the upper birds and spiral down. Photographed by GOLOK Druk Kyab on November 28, 2011, in the Jiuzhi County Baiyu Township of Qinghai Province.

2008)。

在高加索地区(格鲁吉亚)进行的卫星跟踪表明,标记的1只具有领域的雌性繁殖胡兀鹫,核心领域覆盖面积为206 km<sup>2</sup>(海拔1 806 ~ 3 736 m),其巢与相邻最近的繁殖对巢址距离为17.65 km (Gavashelishvili et al. 2007)。

胡兀鹫(*G. b. meridionalis* 亚种)在南非分布区的繁殖密度,据最近的研究报道(Krüger et al. 2013),占用的繁殖领域在过去的50年里,至少减少了32%,最高减少了51%。当前分布区核心的繁殖密度(4.6个领域/1 000 km<sup>2</sup>),超过分布区边缘(2个领域/1 000 km<sup>2</sup>)的2倍。

核心繁殖领域之间的距离[ $(6.7 \pm 0.4)$  km,  $n = 84$ , 幅度 1.3 ~ 16.4 km]比边缘的[ $(16.4 \pm 2.7)$  km,  $n = 25$ , 幅度 1.7 ~ 55.5 km]明显靠近( $F_{1,109} = 0.08$ ,  $P < 0.0001$ ), 表明胡兀鹫在南非位于繁殖区边缘的领域比核心区的领域更可能被放弃。该文作者认为, 此现象符合鸟类种群下降模式之一, 即衰减种群可能放弃边缘生境或周边地区, 向该物种的分布区核心收缩(Mayfield 1972, 1973a, b, Rodríguez 2002), 或者它们可能表现出在分布区边缘的密度缩减(Wilcove et al. 1984)。

繁殖对之间罕见极短距离的事例为: 1996年和1997年, 在西班牙比利牛斯山的1个新建繁殖对繁殖失败后移动到距原巢址8 km且距另一个繁殖对繁殖巢3 km处建立巢域, 并连续5年进行繁殖(Margalida et al. 2003b)。这可能是由于繁殖密度的局部增加, 就意味着一种领域质量的降低, 反而能够影响繁殖成功率(Margalida et al. 2003a)。

据我们在青藏高原对甘孜和昌都选取的6个代表性繁殖对的巢址状况观察统计, 繁殖对之间距离平均为35.84 km (25.1 ~ 47.3 km), 由于缺乏对超过1万 $\text{km}^2$ 大范围面积准确繁殖对数目的调查数据, 仅能以繁殖对之间的繁殖巢间距的平方来换算其领域面积, 领域面积平均为1284.51 $\text{km}^2$  (630.01 ~ 2237.29 $\text{km}^2$ )。另外, 在海北和果洛分别观察到繁殖对巢间距为6.22 km、7.37 km和8.58 km, 这种在青藏高原出现罕见的繁殖对之间极短距离( $n = 5$ ), 我们认为胡兀鹫繁殖巢址位于或毗邻高山兀鹫群落巢可能是重要因素之一。青藏高原胡兀鹫种群数量处于明显缩减状态, 记录的遇见率, 由1990年代的2.42只/d下降至近期(2010 ~ 2012年)的0.93只/d, 下降率为61.57% (苏化龙等2015b)。在尼泊尔上木斯塘(Upper Mustang)地区(平均海拔2500 m以上)对胡兀鹫种群的定期监测表明, 该物种在研究期间(2002 ~ 2008年)每天记录的个体数量和每千米记录的个体数量, 分别下降了73%和80% (Acharya et

al. 2010)。虽然青藏高原大范围区域中胡兀鹫的繁殖密度较低, 有可能在很大程度上降低了相邻繁殖对存在的种内领域竞争压力, 但仅此因素就可导致相邻繁殖对巢间距显著缩短的可能性尚未予以确证。青藏高原胡兀鹫的分布格局不同于其他地域, 西班牙比利牛斯山胡兀鹫分布的总体面积大约为21000 $\text{km}^2$ 并呈矩形(将近360 km长, 90 km宽)(Heredia 2005), 而在近期(2000 ~ 2012年)调查的南非胡兀鹫繁殖种群是被限于估算面积28125 $\text{km}^2$ 的区域中(Krüger et al. 2013), 二者种群均呈现出被周边广大区域所隔绝的岛屿状分布格局, 而青藏高原的胡兀鹫目前仍以其较低的分布密度表现出绵延几十万乃至上百万平方千米的连续分布状态。比利牛斯山和南非, 也存在胡兀鹫与兀鹫属物种同域重叠分布的现象(如欧亚兀鹫、南非兀鹫*G. coprotheres*)。在比利牛斯山的研究区域中(8450 $\text{km}^2$  26个胡兀鹫领域)观察到有40%的胡兀鹫巢被其他物种占用, 主要是欧亚兀鹫(在占用巢中比率达81%)(Margalida et al. 1999), 还观察到在6个胡兀鹫领域中有93个欧亚兀鹫繁殖对与胡兀鹫在同一峭壁(所有巢址距离胡兀鹫巢均小于1 km), 而且与欧亚兀鹫在同一峭壁营巢的胡兀鹫表现出攻击性明显降低的现象(Margalida et al. 2005)。本文作者认为, 在比利牛斯山和南非的一些罕见的胡兀鹫繁殖对之间极短距离的现象, 南非繁殖对之间的极短距离似乎更为常见, 固然存在生境范围缩减、繁殖密度增加和食物源供给等因素, 但与其他种兀鹫毗邻营巢的因素同样应该予以考虑。与胡兀鹫同域分布并对巢址生境具有同样需求的兀鹫属物种, 虽然与胡兀鹫在繁殖空间上存在种间竞争关系, 但兀鹫属物种的群落营巢行为特征(容许同种间巢址相距很近)又可以容忍胡兀鹫毗邻营巢, 从而在很大程度上降低了与其毗邻营巢的胡兀鹫和外围区域胡兀鹫之间的同种间领域防卫强度。

胡兀鹫与猎隼也出现类似于胡兀鹫与高山兀鹫毗邻营巢而导致同种间相邻繁殖对巢间距

显著缩短的现象。从表 1 数据可以看出，在 6 个有猎隼营巢的胡兀鹫巢域中，其中的 2 个巢域中（林芝 A 和海西 A 繁殖对）均有 2 个猎隼繁殖巢，林芝 A 繁殖对巢域中的猎隼巢间距大约 360 m，海西 A 繁殖对巢域中的猎隼巢间距大约为 150 m。而文献报道的猎隼巢间距在中国东部（山西）为 1.71 ~ 2.00 km（苏化龙等 1999）；中国西部地区（新疆、青海和西藏）最近为 2.5 km，通常 4 ~ 8 km 或更远（马鸣等 2007）。明确显示出猎隼由于毗邻胡兀鹫巢址营巢，显著降低了同种间的领域防卫程度。

#### 4.2 胡兀鹫对不同鸟种的防卫强度

从表 2 数据，与胡兀鹫出现种间互动行为的鸟类有 12 种，发生互动行为合计 65 次。

在胡兀鹫巢域中主动发起种间互动行为而未导致胡兀鹫产生警觉、驱逐或攻击反应的鸟类，仅有雪鸽和斑头雁这 2 种植食性鸟类。

在胡兀鹫巢域中出现频次较高的鸟类（鸦科鸟类 586 次，岩鸽和雪鸽 495 次），仅有鸦科鸟类与胡兀鹫发生种间互动行为的绝对次数较高（合计出现 34 次）。虽然雪鸽和岩鸽在胡兀鹫巢域中营巢数量很多，但几乎不会与胡兀鹫产生种间互动行为。仅有 1 次观察到 1 只（或 1 对）雪鸽连续 6 次进入胡兀鹫巢中边缘位置窃取巢材（羊毛或牛毛）而未引起胡兀鹫的警觉反应（胡兀鹫雏鸟大约 20 日龄，亲鸟长时间在巢中守护），可能是该雪鸽巢仅距胡兀鹫巢边 3 m。

导致胡兀鹫对其他鸟类进行攻击、追逐、驱逐或威吓等主动行为的比率（胡兀鹫主动行为频次/双方互动行为频次）排序依次为：鸦科鸟类 67.65%（23/34）、金雕 66.67%（2/3）、猎隼 58.33%（7/12）、大鸨 50%（3/6），均达到或超过 50%。物种丰度和出现频次较高的鸦科鸟类，与胡兀鹫的种间互动行为合计 34 次，占全部 12 种鸟类与胡兀鹫产生种间互动行为频次（65 次）的 52.31%。

在西班牙比利牛斯山的研究表明，种间互动行为最激烈的相互竞争发生在胡兀鹫针对欧

亚兀鹫（在巢址竞争中数量最多且最重要的物种）和渡鸦（最有可能的潜在卵雏捕食者和一种间接寄生物种）（Margalida et al. 2005）。对卵和雏鸟而言渡鸦是一种杰出的掠食者（Gaston et al. 2011），在胡兀鹫雏鸟仅有几日龄的期间，当胡兀鹫飞行靠近自己的巢时渡鸦首先发起侵袭，无论其是否携带食物；在 10 个胡兀鹫巢域中记录到的 158 个种间攻击冲突事例中，其中 75 个（47.5%）是由胡兀鹫发起的，83 个（52.5%）是由渡鸦发起的（Bertran et al. 2004）。

我们观察到胡兀鹫巢域中渡鸦数量很少（仅在巢域中出现 4 次，且营巢地点距胡兀鹫巢址大于 1 km），而是多种其他鸦科鸟类占主要成分，然而其与胡兀鹫的种间互动行为特征类似于比利牛斯山的渡鸦。未观察到高山兀鹫与胡兀鹫的种间冲突互动行为，仅观察到的 2 次互动行为还是胡兀鹫占据了高山兀鹫的巢址。可能存在调查力度不足的因素，在海北和果洛对胡兀鹫和高山兀鹫毗邻营巢繁殖地的观察仅有 33 h，而且调查海北时处于冬季高山兀鹫的非繁殖期阶段，但我们认为以下因素应该予以考虑：（1）与高山兀鹫毗邻营巢的胡兀鹫，其巢很易被高山兀鹫占用，因为胡兀鹫每年轮换利用其领域中的多个巢址，而高山兀鹫连年沿用同一个巢址。然而从另一角度来看，考虑到胡兀鹫营巢期（秋季至初冬）与高山兀鹫营巢期（本文作者观察的是 2 ~ 3 月份）在时间上差异很大，年繁殖周期中胡兀鹫对繁殖巢的关注和利用时间（至少达 11 个月）远超于高山兀鹫（6 ~ 7 个月），胡兀鹫具有强烈的领域行为时，高山兀鹫尚未进入繁殖期。另外，高山兀鹫的集群营巢行为特征，致使胡兀鹫可以与其毗邻营巢；（2）近年来高山兀鹫种群处于明显衰减状态，由于非甾体类抗炎药双氯芬酸导致印度次大陆几种兀鹫（白背兀鹫 *G. bengalensis*、印度兀鹫 *G. indicus* 和细嘴兀鹫 *G. tenuirostris*）几乎灭绝（Pain et al. 2003）的波及影响，2002 ~ 2005 年尼泊尔上木斯塘地区（调查面积

2 567 km<sup>2</sup>) 高山兀鹫繁殖巢数量下降了 84% (Acharya et al. 2009); 本文作者 2012 年在高山兀鹫育雏阶段观察的 100 多个巢址, 至少有 20% ~ 30% 的巢处于废弃状态。虽然目前尚无确切调查统计数据表明双氯芬酸在国内青藏高原畜牧业上广泛使用, 但仅其很小部分的使用量 (有蹄类动物服用比例 1:130 至 1:760) 即可导致印度次大陆出现兀鹫类几乎灭绝的严重后果 (Green et al. 2004)。有关国内青藏高原高山兀鹫的专项研究报道中提及“在 1 处天葬现场, 我们被当地人告知, 大约有 100 只兀鹫在进食 1 具人尸体后死亡” (Lu et al. 2009), 本文作者在调查期间也多次听闻过类似的高山兀鹫中毒事件, 据说最多 1 次有超过 200 只高山兀鹫死亡。显然, 目前在很多区域可供高山兀鹫繁殖的峭壁巢位生境, 已不是能够导致种间竞争行为的稀缺资源。高山兀鹫的繁殖对数量趋于下降, 能够致使胡兀鹫有更多机会占据其巢, 尤其是在繁殖群落中的巢。

#### 4.3 不利影响和潜在威胁因素分析

已有的研究报道表明, 当某些因素导致胡兀鹫离开巢时 (如人类干扰, 搜寻和制备食物), 另一种使卵和幼雏暴露于掠食者的风险间或可能发生 (Bertran et al. 2004)。人类活动影响胡兀鹫的行为 (首先减少了对巢的守护行为), 如果人类活动减少胡兀鹫对巢的守护, 就会潜在地影响胡兀鹫的繁殖成功率 (Arroyo et al. 2006)。胡兀鹫孵卵期时的繁殖失败, 很可能与人为干扰而导致的离巢有关。对于正在孵化的卵和新出壳的雏鸟而言, 面临捕食动物和寒冷天气具有很高的生存风险 (Margalida et al. 2003a)。

我们在青藏高原的调查表明, 胡兀鹫巢域中鸦科鸟类的种间互动行为频次与出现频次比率 (5.80%), 虽然远低于大鸨 (28.57%)、猎隼 (17.91%) 和金雕 (8.11%), 但由于其物种丰度和出现频次较高, 7 种鸦科鸟类占全部鸟类与胡兀鹫产生种间互动行为频次的 52.31% (34/65), 而且胡兀鹫对其防范程度最

高 (双方互动行为中胡兀鹫的主动行为比率达 67.65%), 说明鸦科鸟类对胡兀鹫造成的扰动最大, 胡兀鹫为其而产生种间互动行为付出的能量代价最高。胡兀鹫孵卵中后期和育雏期的第一个月是与鸦科鸟类发生种间冲突行为的最高时期, 雏鸟出壳后胡兀鹫开始频繁携带食物进巢, 而鸦科鸟类对于用爪和喙携带猎物的多种猛禽均表现出很强的袭扰倾向。值得注意的是青藏高原多数胡兀鹫巢域中还有猎隼营巢, 有些猎隼甚至还占用胡兀鹫当年未能利用的巢址, 与鸦科鸟类相比, 猎隼是捕猎技能娴熟的掠食者, 胡兀鹫对猎隼在巢域中的活动行为更为警觉, 猎隼占全部鸟类与胡兀鹫产生种间互动行为频次的 18.46% (12/65), 胡兀鹫对猎隼发起的主动行为比率达 58.33% (7/12)。猎隼虽然对携带食物进巢的胡兀鹫不太关注, 但对于飞临其巢或刚离巢幼鸟附近的胡兀鹫均发起高声鸣叫的警告或攻击行为。在人为干扰活动或其他原因导致胡兀鹫亲鸟离巢的情况下, 由于猎隼的存在因素, 在很大程度上增加了胡兀鹫幼雏被天敌掠食或受伤致死的可能性。

#### 4.4 可能具有的正面影响

高山兀鹫不仅是青藏高原自然生态系统功能群落中的关键物种, 而且与当地人类历史悠久的传统文化习俗密切相关, 藏民族长期以来将这类大型猛禽奉若日常生活中不可或缺的重要组成部分, 在当地居民心目中被赋予尊贵的身份, 并被敬奉为神圣的信仰寄托物种, 当地居民尽量避免并且也决不允许外来人员惊扰高山兀鹫, 因而人为直接干扰活动对其繁殖成功率的影响程度及其低微。

然而, 外形酷似捕食性猛禽的胡兀鹫在当地人心目中被视为普通猛禽。另外, 传统医学认为胡兀鹫 (包括其羽毛和排泄物) 具有药理作用。在尼泊尔上木斯塘研究区域所有的当地人相信胡兀鹫的肠子能够对腹泻进行有效的治疗, 而且被认为任何人从窝里取得雏鸟会带来更多好运 (Acharya et al. 2009)。我们在研究区域中遇到的所有当地人, 均听说过胡兀鹫



的胃是治疗疑难胃病良药的传闻。而且在藏族地区许多当地人至今相信甚至坚信一个传说：胡兀鹫每年产的最后 1 枚卵，尤其是产了 3 枚卵中的 1 枚卵，可以孵化出珍贵的“狗鸟”，导致当地居民对探查胡兀鹫繁殖巢的兴趣很大。这意味着在青藏高原对胡兀鹫由此类信念导致的人类活动干扰现象和资源利用行为长期存在，并且今后可能仍会发生。我们于 2010~2012 年期间在青藏高原观察到的胡兀鹫 4 次繁殖失败现象 ( $n=22$  次繁殖尝试)，其中的 3 次 (2 次是采挖虫草季节，1 次是冬季孵卵期) 是当地人探查繁殖巢惊飞即将离巢雏鸟导致其摔伤和惊扰孵卵亲鸟所致。胡兀鹫在高山兀鹫群落巢区营巢，或者毗邻高山兀鹫繁殖巢营巢，在很大程度上可以降低甚或避免这类人为直接干扰活动对其繁殖成功率的不利影响。

虽然胡兀鹫是典型的食腐猛禽，但不像其他种兀鹫用反刍方式喂养雏鸟，而是将食物用爪和喙携运到巢中喂养雏鸟 (Brown et al. 1990, Margalida et al. 2000)。在雏鸟出壳后的第一周，主要来源于小型哺乳类的新鲜肉食可以在保证繁殖成功率方面发挥重要作用。育雏期的第一个月由于雏鸟摄食残骨的能力有限，残肉是个重要的食物资源，其重要性随着雏鸟的日益生长而降低 (Margalida et al. 2009)。先后报道的西班牙胡兀鹫育雏食物包括鼠类 (Ferguson-Lees 1960)、斑尾林鸽 (*Columba palumbus*)、山鹑 (*Perdix perdix*) 和红脚石鸡 (*Alectoris rufa*) (Suetés et al. 1973)、穴兔 (*Oryctolagus cuniculus*)、家兔 (*Oryctolagus c. var. dom.*)、里海兔 (*Lepus europaeus*)、鸟类和微小哺乳动物 (包括欧鼯 *Talpa europaea*、林姬鼠 *Apodemus sylvaticus* 及其他)；南非胡兀鹫育雏食物包括蹄兔 (*Procapra capensis*)、野兔、鸟类和小型哺乳动物 (Brown et al. 1990)。我们在青藏高原确认的 41 次食物残块 (残羽) 所属物种里，小型哺乳动物和鸟类所占比率为：高原兔 (*Lepus oiostolus*) 2 次 (4.88%)、黑唇鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 4 次 (9.76%)、

喜马拉雅旱獭 5 次 (12.20%)、鸚科鸟类 1 次 (2.44%)、岩鸽或雪鸽 2 次 (4.88%)，访问资料记录胡兀鹫巢中有雀形目鸟类。胡兀鹫巢中的这类食物似乎是来自于捕猎行为，而且食物中鸟类的不时出现表明该物种似乎具有捕猎行为的能力。而南非调查的学者认为，胡兀鹫获取的所有食物均通过食腐方式，有关攻击活体动物甚至是人的报道应不予考虑，胡兀鹫携运到巢中用于喂养幼雏的小型鸟兽，是其他猛禽捕杀后的剩余物，或是捡拾到的因降雪、火灾等因素的死亡动物。而且用活体小鼠的模拟试验，以及观察小型家畜在面临胡兀鹫时的行为，意味着胡兀鹫不攻击活体动物 (Brown et al. 1990)。但我国有学者报道 (张孚允等 1980)，胡兀鹫可捕杀旱獭 (*Marmota himalayana*)；本文第一作者在玉树州治多县曾见到过 2 次胡兀鹫在旱獭洞边长时间守候的现象，而且胡兀鹫巢中旱獭遗骸也经常发现；访问资料中也反映有胡兀鹫抓住旱獭在空中飞行的现象。另据文献记载 (Brown et al. 1968)：在西藏，胡兀鹫比高山兀鹫更为常见，在这些地方可以看见多达 25 只个体组成的群，意图搜索春季摊开肥料堆后散布在田野中的蛴螬。这意味着胡兀鹫有可能捕食行动迟缓的小型活体动物，可能也包括不时见到的胡兀鹫携运到巢中哺喂雏鸟的鼠兔 (图 2)。综合近几十年来的研究报道和野外观察资料分析，本文作者认为，即使胡兀鹫能够“捕杀”猎物，也应该是罕见的偶然行为。

胡兀鹫育雏期早期需要获取肉含量高的食物，在胡兀鹫巢域或及其附近区域营巢的捕食性猛禽，很可能具有一定程度的重要补充作用。有学者认为南非胡兀鹫获取的蹄兔是被黑雕 (*Aquila verreauxii*) 所捕杀 (Brown et al. 1990)。我们在胡兀鹫巢域中观察到的 3 次胡兀鹫与金雕的种间互动行为中，有 1 次是金雕被胡兀鹫驱逐而放弃猎物 (甘孜 A 繁殖对巢域)，还在巢域外观察到 1 次胡兀鹫劫掠同种个体携带食物的现象，这均表明胡兀鹫具备劫掠或“拾取”其他猛禽所获猎物的行为和能力，而且胡



图 2 胡兀鹫携运鼠兔到巢中哺喂约 40 日龄雏鸟  
**Fig. 2 The Bearded vulture carried a Pika to feed the young when nestlings hatched about 40 days**

2014 年 4 月 1 日, 果洛·周杰拍摄于青海省久治县白玉乡。

Photographed by GOLOK Druk Kyab on April 1, 2014, in the Jiuzhi County Baiyu Township of Qinghai Province.

兀鹫具备与海雕属(*Haliaeetus*)和雕属(*Aquila*)这 2 类劫掠行为很强的捕食性猛禽同样的“婚飞”或炫耀的飞行技能, 如猛冲到巢边的滚扭飞行, 2 只鸟飞行时双爪对持螺旋下降和短暂倒飞等(图 1)。虽然胡兀鹫巢域中的鸦科鸟类对胡兀鹫造成的扰动最大, 但这种扰动对其他猛禽也同样存在, 鸦科鸟类对所有携运猎物(尤其是粗笨猎物)归巢的捕食性猛禽, 均表现出强烈的尾随袭扰倾向, 这在很大程度上增加了胡兀鹫获取掉落猎物的可能性。青藏高原胡兀鹫巢域中猎隼可能是最常见的营巢猛禽, 12 个胡兀鹫巢域中观察到 8 个猎隼巢。猎隼窝卵数较高, 中国东部为 4~5 枚(苏化龙等 1999), 西部为 3~5 枚(马鸣等 2007), 意味着猎隼必须频繁向巢中携运猎物方能满足雏鸟需求, 也面临着遭到其他鸟类袭扰而放弃猎物的可能性。猎隼捕杀能力很强, 从雀形目小型鸟类到鸡形目鸟类等均可作为捕猎目标, 依繁殖地动物群落差异, 猎隼带给雏鸟的猎物既能够以鸟

类为主, 也能够以鼠类为主, 猎物中较大型的鸟类甚至有石鸡(*Alectoris chukar*)、环颈雉(*Phasianus colchicus*)、波斑鸨(*Chlamydotis macqueeni*)等(苏化龙等 1999, 吴逸群等 2006), 猎隼携运猎物的体型越大, 在袭扰状态下丢弃猎物的可能性就越高。显然, 食腐猛禽胡兀鹫, 除了因自然因素可以获取到提供给雏鸟的体型较小的死亡动物外, 劫掠或“捡拾”其他捕食性猛禽的猎物, 很可能也是重要来源之一。这在某种程度上体现了种间互利作用。

**致谢** 1990~1993 年数据资料是本文第一作者为中央电视台动物世界栏目进行野外工作所获。本项目工作调查期间在相关区域内, 各级林业主管部门和自然保护区管理巡护人员, 林场、牧场和种畜场的工作人员, 还有许多热衷于生物多样性保护的志愿者、僧侣和当地居民, 以及多所科研单位和高等院校的专家学者, 给予大力支持和帮助。还有 2 位隐名审稿人对本文提出宝贵的修改意见。谨此一并致谢!

## 参 考 文 献

- Acharya R, Cuthbert R, Baral H S, et al. 2009. Rapid population declines of Himalayan Griffon *Gyps himalayensis* in Upper Mustang, Nepal. *Bird Conservation International*, 19(1): 99-107.
- Acharya R, Cuthbert R, Baral H S, et al. 2010. Rapid decline of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* in Upper Mustang, Nepal. *Forktail*, 26: 117-120.
- Arroyo B, Razin M. 2006. Effect of human activities on Bearded vulture behaviour and breeding success in the French Pyrenees. *Biological Conservation*, 128(2): 276-284.
- Barnes K. 2000. The Eskom Red Data Book of Birds of South Africa, Lesotho and Swaziland. Johannesburg: BirdLife South Africa.
- Bertran J, Margalida A. 2004. Interactive behaviour between Bearded Vultures *Gypaetus barbatus* and Common Ravens *Corvus corax* in the nesting sites: Predation risk and kleptoparasitism. *Ardeola*, 51(2): 269-274.
- Brown C J. 1990. Breeding biology of the Bearded vulture in southern Africa, Parts I - III. *Ostrich*, 61(1/2): 24-49.

- Brown C J, Plug I. 1990. Food choice and diet of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* in southern Africa. *South African Journal of Zoology*, 25(3): 169–177.
- Brown L H, Amadon D. 1968. Eagles, Hawks and Falcons of the World. Hong Kong: Leslie Brown and Country Life Books, 309–313.
- Carrete M, Donazar J A, Margalida A. 2006a. Density-dependent productivity depression in Pyrenean Bearded Vultures: implications for conservation. *Ecological Application*, 16(5): 1674–1682.
- Carrete M, Donazar J A, Margalida A. 2006b. Linking ecology, behaviour and conservation: does habitat saturation change mating system in Bearded Vultures? *Biology Letters*, 2(4): 624–627.
- Del Hoyo, Elliott A J, Sargatal J. 1994. Handbook of the Birds of the World. Vol. 2. New World Vultures to Guinea-fowl. Barcelona: Lynx Edicions, 84, 125.
- Ferguson-Lees I J. 1960. Studies of less familiar birds: 102, Lammergeier. *British Birds*, 53: 214–217.
- Fernández C, Donazar J A. 1991. Griffon Vultures *Gyps fulvus* occupying eyries of other cliff-nesting raptors. *Bird Study*, 38(1): 42–44.
- Gaston A J, Elliot R D. 2011. Predation by Ravens *Corvus corax* on Brunnich's Guillemot *Uria lomvia* eggs and chicks and its possible impact on breeding site selection. *Ibis*, 138(4): 742–748.
- Gavashelishvili A, McGrady M J. 2007. Radio-satellite telemetry of a territorial Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* in the Caucasus. *Vulture News*, 56: 4–13.
- Green R E, Newton I, Shultz S, et al. 2004. Diclofenac poisoning as a cause of vulture population declines across the Indian subcontinent. *Journal of Applied Ecology*, 41(5): 793–800.
- Heredia R. 1991. Biología de la reproducción // Donazar J A, Layna J F, Heredia B, et al. El quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en los Pirineos: características ecológicas y biología de la conservación. ICONA: Colección Técnica, Madrid, 27, 38.
- Heredia R. 2005. Soaring to Extinction: The Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) Population in the Spanish Pyrenees in 2005. In, Foundation for the Conservation Bearded Vulture (Europe), Miscellaneous (Annual Report 2005), 94–97.
- Heredia R, Donazar J. 1990. High frequency of polyandrous trios in an endangered population of lammergeiers *Gypaetus barbatus* in northern Spain. *Biological Conservation*, 53(3): 163–171.
- Katzner T E, Lai C H, Gardiner J D, et al. 2004. Adjacent nesting by Lammergeier (*Gypaetus barbatus*) and Himalayan Griffon Vulture (*Gyps himalayensis*) on the Tibetan Plateau, China. *Forktail*, 20: 94–96.
- Krüger S C, Allan D G, Jenkins A R, et al. 2013. Trends in territory occupancy, distribution and density of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus meridionalis* in southern Africa. *Bird Conservation International*, 24(2): 162–177.
- Lu X, Ke D H, Zeng X H, et al. 2009. Status, ecology, and conservation of the Himalayan griffon *Gyps himalayensis* (Aves, Accipitridae) in the Tibetan Plateau. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 38(3): 166–173.
- Margalida A, Bertran J. 2000. Nest-building behaviour of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*. *Ardea*, 88(2): 259–264.
- Margalida A, Bertran J. 2002. First replacement clutch by a polyandrous trio of Bearded Vultures (*Gypaetuba Barbatus*) in the Spanish Pyrenees. *Journal of Raptor Research*, 36(2): 154–155.
- Margalida A, Bertran J. 2005. Territorial defence and agonistic behaviour breeding Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* toward conspecifics and heterospecifics. *Ethology Ecology and Evolution*, 17(1): 51–63.
- Margalida A, Bertran J, Boudet J, et al. 2004. Hatching asynchrony, sibling aggression and cannibalism in the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*. *Ibis*, 146(3): 386–393.
- Margalida A, Bertran J, Heredia R. 2009. Diet and food preferences of the endangered Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*: a basis for their conservation. *Ibis*, 151(2): 235–243.
- Margalida A, Canut J, Garcia D. 2003b. Territory change and nest-site switching in the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*). *Journal of Raptor Research*, 37(4): 333–337.
- Margalida A, Donazar J A, Bustamante J, et al. 2008. Application of a predictive model to detect long-term changes in nest-site selection in the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*: conservation in relation to territory shrinkage. *Ibis*, 150(2):

- 242–249.
- Margalida A, Garc ía D. 1999. Nest use, interspecific relationships and competition for nest in the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* in the Pyrenees: influence on breeding success. *Bird Study*, 46(2): 224–229.
- Margalida A, Garc ía D, Bertran J, et al. 2003a. Breeding biology and success of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* in the eastern Pyrenees. *Ibis*, 145(2): 244–252.
- Mayfield H F. 1972. Third decennial census of Kirtland's Warbler. *Auk*, 89(2): 263–268.
- Mayfield H F. 1973a. Census of Kirtland's Warbler in 1972. *Auk*, 90(3): 684–685.
- Mayfield H F. 1973b. Kirtland's Warbler census, 1973. *American Birds*, 27: 950–952.
- Pain D J, Cunningham A A, Donald P F, et al. 2003. Causes and Effects of Temporospatial Declines of *Gyps* Vultures in Asia. *Conservation Biology*, 17(3): 661–671.
- Redondo T. 1989. Avian nest defence: theoretical models and evidence. *Behaviour*, 111(1): 161–195.
- Rodr íguez J P. 2002. Range contraction in declining North American bird populations. *Ecological Application*, 12(12): 238–248.
- Suet éns W, van Groenendael P. 1973. Bijdrage tot de ecologie en de ethologie van de lammergeier *Gypaetus barbatus* (Hablizl). *Gerfaut*, 62: 203–214.
- Terrasse J F. 2004. *El Quebrantahuesos*. Barcelona: Ediciones Omega.
- Tucker G M, Heath F A. 1994. *Birds in Europe: Their Conservation Status*. Cambridge: Birdlife International Cambridge.
- Wilcove D S, Terborgh J W. 1984. Patterns of population decline in birds. *American Birds*, 38: 10–13.
- Winkler D W. 1987. A general model for parental care. *The American Naturalist*, 130(4): 526–543.
- Xirouchakis S, Nikolakakis M. 2002. Conservation implications of the temporal and spatial distribution of Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* in Crete. *Bird Conservation International*, 12(3): 269–280.
- 马鸣, 梅宇, 吴逸群, 等. 2007. 中国西部地区猎隼 (*Felco cherrug*) 繁殖生物学与保护. *干旱区地理*, 30(5): 654–659.
- 马鸣, Potapov E, 殷守敬, 等. 2005. 新疆、青海、西藏猎隼 (*Falco cherrug*) 生存状况与繁殖生态 // 中国动物学会鸟类学分会. 中国鸟类学研究——第八届中国动物学会鸟类学分会全国代表大会暨第六届海峡两岸鸟类学研讨会论文集, 307–313.
- 苏化龙, 李八斤, 姚勇, 等. 2015a. 青藏高原胡兀鹫繁殖生物学及濒危状况研究. *林业科学*, 51(9): 78–89.
- 苏化龙, 刘焕金, 林英华. 1999. 猎隼繁殖生态初步研究 // 中国动物学会. 中国动物科学研究: 中国动物学会 65 周年年会论文集. 北京: 中国林业出版社, 531–537.
- 苏化龙, 陆军. 2001. 猎隼、阿尔泰隼和矛隼的研究与保护. *动物学杂志*, 36(6): 62–67.
- 苏化龙, 马强, 王英, 等. 2015b. 人类活动对青藏高原胡兀鹫繁殖成功率和种群现状的影响. *动物学杂志*, 50(5): 1–16.
- 唐召明, 格桑达瓦. 2001. 藏北科考发现珍稀胡兀鹫. *人民日报海外版*, 第十一版 绿色生活 2001 年 07 月 07 日 [N/OL]. [2015-07-20]. <http://www.china.com.cn/zhuanti2005/>.
- 吴逸群, 马鸣, 徐峰. 2006. 新疆准噶尔盆地猎隼 (*Felco cherrug*) 繁殖期食性及其对鼠类的防控. *新疆农业大学学报*, 29(2): 13–16.
- 张孚允, 杨若莉. 1980. 甘肃南部的胡兀鹫. *动物学报*, 26(1): 86–90.
- 张荣祖. 1999. *中国动物地理*. 北京: 科学出版社.