



相岭山系大熊猫的营养和能量对策

何礼¹, 魏辅文², 王祖望², 冯祚建², 周昂³, 唐平³, 胡锦涛³

(1. 四川大学生物系, 610064; 2. 中国科学院动物研究所, 北京 100080; 3. 四川师范学院生物系, 南充 637002)

摘要: 1994 年至 1996 年, 在冕宁县冶勒自然保护区设点, 对相岭山系大熊猫的营养和能量利用进行了研究。研究结果表明, 该山系的大熊猫不仅能消化食物中的粗蛋白和粗脂肪, 也能部分消化半纤维素。当以秆叶为食时, 其粗蛋白、粗脂肪和半纤维素消化率分别为 61.5%、50.3% 和 23.3%; 而当以竹笋为食时, 消化率分别为 71.9%、61.5% 和 29.6%; 对竹笋中营养物质的利用率高于秆叶。由于不同季节食物组成、干物质摄入量 and 消化率不同, 大熊猫每天从食物中摄取的能量各异, 春季所获能量最低, 为 17222.0 kJ; 夏秋季最高, 为 28329.4 kJ; 冬季介于其间, 为 20963.5 kJ; 约高于日能量支出 14651~14744 kJ。

关键词: 大熊猫; 营养; 能量; 相岭山系

Nutritive and energetic strategy of giant pandas in Xiangling Mountains

HE Li¹, WEI FU-Wen², WANG Zu-Wang², FENG Zou-Jian², ZHOU Ang³, TANG Ping³, HU Jin-Chu³ (1. Department of Biology, Sichuan University, 610064, China; 2. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China; 3. Institute of Rare animals & Plants, Sichuan Normal College, Nanchong 637002, China)

Abstract: Nutrition and energy use by giant pandas in Xiangling Mountains was studied in Yele Natural Reserve, Mianning County of Sichuan Province from 1994 to 1996. Results indicated that giant pandas digested not only crude protein and crude fat, but also partial hemicellulose. Digestibility for crude protein, crude fat and hemicellulose was 61.5%, 50.3% and 23.3% respectively while they ate leaves and stems. The digestibility were 71.9%, 61.5% and 29.6% respectively while they took bamboo shoots only. The digestibility for shoots was much higher than that for leaves and stems, because of a higher nutritional quality. Adult panda could obtain 17222.0 kJ daily in spring, 28329.4 kJ in summer-autumn and 20963.5 kJ in winter, which is just a little bit higher than the daily energy expenditure of 14651~16744 kJ.

Key words: giant panda; nutrition; energetics; Xiangling Mountains

文章编号: 1000-0933(2000)02-0177-07 中图分类号: Q143 文献标识码: A

动物与其所处的营养环境之间紧密相连。动物通过嗅觉、视觉和味觉等选择食物, 通过消化、代谢利用所摄食物中的营养和能量, 再通过与赖以生存的环境进行能量交换从而达到能量平衡^[1,2]。大熊猫为食肉动物, 特化以竹子为生, 而竹子是一种低营养和低能量的食物资源。因此, 进一步从营养和能量的消化利用角度探讨相岭山系大熊猫对竹子的适应, 揭示其长期适应这种食物的内在规律, 对大熊猫保护对策的制定有极其重要的作用。

1 研究地点概况

本研究在相岭山系冶勒自然保护区进行, 研究地点详情见文献^[3]。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目

曾得到四川省林业厅、冕宁县林业局、冶勒乡政府等的大力支持, 在此一并致谢。

收稿日期: 1997-12-18, 修订日期: 1998-10-20

作者简介: 何礼(1965~), 男, 副研究员。

2 研究方法

在春、夏、秋、冬不同季节和不同海拔定点采集大熊猫食物竹秆(老笋、幼竹和成竹)中段、竹叶和竹笋样,同时在野外收集不同季节大熊猫粪便并按竹叶、竹秆和竹笋分别制备粪便分析样品。大熊猫采食竹笋时,剥去箨壳不完全,因此竹笋食物样包含有箨壳。

制备好的食物及粪便样品均在室内分析其粗蛋白、粗脂肪、半纤维素、纤维素、木质素和灰分的含量。食物及粪便的能值由重庆大学热力学工程系中心实验室采用国产 JR-7A 绝热式氧弹热量计测定,每个样品测定 2 次。营养物质测定方法:粗蛋白采用凯氏定氮法测定^[4],粗脂肪采用索氏提取法测定^[5],纤维素、半纤维素和木质素采用范氏(Van Soest)法测定^[6];灰分采用在马福炉中 600 C 温度下灼烧 4~6h 后称重。

3 研究结果

3.1 日食量和干物质摄入量估算

在野外很难直接测定大熊猫的日食量。采用野外追踪大熊猫的方法,沿途统计大熊猫排出新鲜粪便数量和采食竹子的数量,并收集粪便样品分析食物比例和粪便含水量,从而综合估算日食量^[7~10]。

追踪大熊猫的最佳时间是在有雪的日子,这样大熊猫留下的新鲜痕迹易于发现和沿途跟踪,在其它时间仅能进行短距离跟踪。冶勒自然保护区在春季(4~5月)仍偶降大雪,为跟踪提供了方便。作者分别在春季和冬季进行了 4 次和 6 次雪地跟踪,每次跟踪大熊猫约一天的活动痕迹。夏秋季进行了 9 次非雪地跟踪。跟踪结果如下:春季大熊猫每天排出粪便 135.7 ± 4.1 团($N=4$),每团湿重 175.62 ± 8.69 g,含水量 $71.32\% \pm 0.88\%$ ($N=12$);冬季排出粪便 112.2 ± 4.1 团($N=6$),每团湿重 164.25 ± 8.24 g,含水量 $72.46\% \pm 0.86\%$ ($N=18$);夏秋季排出粪便 36.9 ± 4.7 团($N=9$),粪便湿重 186.36 ± 10.61 g,含水量 $78.13\% \pm 1.10\%$ ($N=30$)。由于夏秋季跟踪的距离短,不能反映出大熊猫一天的活动情况,排出粪便的数量以卧龙夏秋季大熊猫平均排便率 120 团计算^[7,8]。

表 1 不同季节大熊猫干物质摄入量和日食量估算^[1]
Table 1 Estimated daily dry matter intake of giant pandas in different seasons⁽¹⁾

项目 Items	春季 Spring	夏秋季 Summer- Autumn	冬季 Winter
粪便团数/d droppings/d	136	120*	112
粪便湿重(g/团) Wet weight(g/dropping)	175.62	186.36	164.25
粪便含水量(%) Water content	71.32	78.13	72.46
粪便干重(g/团) Dry matter(g/dropping)	50.31	40.76	45.23
粪便总干重(g/d) Total dry matter	6842.16	4891.20	5065.76
干物质消化率(%)** Digestibility of dry matter	12.47	23.25	18.70
摄入干物质重/d(g/d) Dry matter intake	7816.93	6372.90	6230.95
秆叶含水量(%) Water content of stems & leaves	46.38	54.25	52.58
摄入湿重(kg/d) Wet bamboo intake	14.58	13.93	13.14

(1): * 胡锦涛等(1985),平均排便率为 120 团/d。According to Hu Jinchu *et al.* (1985), the average defecation per day is 120 droppings. ** 胡锦涛等(1985)Hu Jinchu *et al.* (1985)

万方数据

据研究,不同季节大熊猫干物质消化率不同^[7,8]。以秆叶为食时,春季、夏秋季和冬季干物质消化率分别为 12.47%、23.25% 和 18.70%^[7,8]。根据野外跟踪结果和干物质消化率可估算出大熊猫春季、夏秋季和冬季日食量分别为 14.58kg、13.93kg 和 13.14kg,每日干物质摄入量分别为 7.817kg、6.373kg 和 6.231kg(表 1)。春季大熊猫以竹笋为食时,其日食量约为同时期以秆叶为食日食量的 3 倍^[7~9]。因此,冶勒大熊猫采食峨热竹竹笋的日食量约为 43.74kg。由于竹笋含水量为 87.5%,每日摄入竹笋干物质质量约为 5.468kg。

3.2 食物营养物质的消化和利用

3.2.1 食物和粪便残余营养成分 大熊猫在不同季节采食竹子的不同营养器官。分别对竹叶、竹秆和竹笋的营养物质含量进行了分析,测定结果如表 2 所示。

由表 2 可见,峨热竹竹叶、竹秆和竹笋的营养物质含量有较大的差异。在这 3 种营养器官中,竹叶的营养质量最好,竹笋次之,竹秆最差。竹叶中粗蛋白、粗脂肪和半纤维素含量均高于竹笋和竹秆,纤维素则低于竹笋和竹秆。同样,不同季节竹叶和竹秆的营养物质含量也略有差异。夏秋季竹叶和竹秆的营养质量相对最好,春季次之,冬季最差。在夏

秋季, 无论竹叶或是竹秆的粗蛋白、粗脂肪和半纤维素含量均较春季和冬季高, 而纤维素和木质素含量又较春季和冬季高。

另外, 还对大熊猫在不同季节、采食不同食物后所排粪便的营养成分进行了分析, 结果见表 3。

表 2 大熊猫食物营养物质含量(干物质百分比)

Table 2 Nutrient composition of giant pandas' food(% of dry matters)

营养成分 Nutrient	叶 Leaves				竹秆 Stems				竹笋 Shoots
	春 Spring	夏 秋 Sum.-Fall	冬 Winter	年平均 Average	春 Spring	夏 秋 Sum.-Fall	冬 Winter	年平均 Average	
粗蛋白 Crude protein	14.75	16.79	15.58	15.68	3.09	3.89	2.96	3.23	13.86
粗脂肪 Crude fat	4.15	4.24	3.94	3.90	1.78	1.82	1.61	1.71	2.14
半纤维素 Hemicellulose	35.28	37.87	31.91	34.24	25.35	27.42	23.67	25.03	30.27
纤维素 Cellulose	26.41	24.45	29.43	27.43	47.61	46.34	48.58	47.78	34.54
木质素 Lignin	7.54	6.37	9.25	8.10	15.47	14.96	16.55	15.88	5.06
灰分 Ash	7.37	6.83	6.12	6.61	2.48	2.56	2.16	2.34	5.93

表 3 大熊猫粪便残余营养成分含量(干物质百分比)

Table 3 Nutrient composition of giant pandas' droppings(% of dry matters)

营养成分 Nutrient	叶 Leaves				竹秆 Stems				竹笋 Shoots
	春 Spring	夏 秋 Sum.-Fall	冬 Winter	年平均 Average	春 Spring	夏 秋 Sum.-Fall	冬 Winter	年平均 Average	
粗蛋白 Crude protein	9.03	7.85	8.21	8.33	1.12	1.54	1.32	1.33	6.48
粗脂肪 Crude fat	2.93	2.56	2.72	2.73	0.98	0.92	0.84	0.90	1.36
半纤维素 Hemicellulose	33.12	35.36	30.75	32.50	23.05	26.15	22.46	23.53	35.52
纤维素 Cellulose	31.02	32.78	33.21	32.56	50.70	49.83	51.17	50.72	40.63
木质素 Lignin	9.17	8.91	9.45	9.25	16.32	14.56	15.35	15.40	2.74
灰分 Ash	7.25	6.78	8.32	7.67	2.04	2.15	2.64	2.37	8.53

3.2.2 营养物质消化率估算 不同季节大熊猫对竹叶和竹秆的利用比例不同, 春季采食竹叶和竹秆的比例为 8 : 92, 夏秋季为 74 : 26, 冬季为 22 : 78。根据不同季节日食量(表 1)、竹秆和竹叶的比例以及食物和粪便营养物质含量(表 2, 表 3), 可初略估算出大熊猫在不同季节对不同食物中营养物质的消化率(图 1)。

由图 1 可见, 大熊猫不仅能消化食物中的粗蛋白和粗脂肪, 也能部分消化半纤维素且不同季节消化率不同。当以叶秆为食时, 对叶秆中粗蛋白、粗脂肪和半纤维素的平均消化率分别为 61.5%、50.3% 和 23.3%; 而当以竹笋为食时, 消化率分别为 71.9%、61.5% 和 29.6%; 它们对竹笋中营养物质的利用率高于竹叶和竹秆, 这与食物的营养质量有关。

3.3 能量的消化和利用

3.3.1 食物能值 分别对大熊猫所食竹叶、竹秆和竹笋的能值进行了测定,结果见表 5。

表 5 不同季节大熊猫不同食物的能值

Table 5 Energy value of different food of giant pandas in different seasons(kJ/kg)

季节 Seasons	竹叶 Leaves		竹秆 Stems		竹笋 Shoots	
	N	能值 Energy	N	能值 Energy	N	能值 Energy
春季 Spring	4	18160.0 ±77.2	6	17624.8 ±214.8	4	162999.5 ±64.5
夏秋季 Summer- Autumn	6	19500.8 ±563.4	6	18033.2 ±251.3		
冬季 Winter	4	18826.5 ±338.7	6	17755.8 ±734.0		
平均 Average	14	18925.1 ±290.318	18	17804.6 ±145.7	4	16299.5 ±64.5

由表 5 可知,大熊猫不同食物之间的能值有较大的差异,竹叶的能值(18925.1kJ/kg)高于竹秆(17804.6kJ/kg)和竹笋(16299.5kJ/kg)。同样,不同季节竹叶和竹秆的能值也略有不同,夏秋季竹叶和竹秆的能值均高于春季和冬季。

3.3.2 能量摄入 根据大熊猫的日食量、食物比例、干物质消化率和食物能值等,可估算出不同季节每只大熊猫每天从食物中摄取多少能量(表 6)。

由于不同季节食物组成、干物质摄入量和消化率均有所不同,大熊猫每天从食物中摄取的能量各异,如春季所获能量最低,为 17222.0 kJ;夏秋季最高,为 28329.4 kJ;冬季介于其间,为 20963.5 kJ。可以说,春季和冬季是大熊猫摄入食物营养和能量较少的季节。但在春季,它们可通过采食易消化的竹笋得到补偿。若采食竹笋,每天从中可获得能量 35650.3 kJ。

表 6 不同季节每只大熊猫每日消化能摄入的估算(kJ/d·ind.)

Table 6 Estimation on daily digestible energy intake by each giant panda in different seasons

季节 Seasons	摄入 Intake (g)	叶:茎 Leaf: stem	食物能量 Food energy(kJ/kg)			摄入能 Energy Intake (kJ)	消化率 Digestibility (%)	消化能 Digestible energy (kJ)
			叶 Leaf	茎 Stem	笋 Shoot			
春 Spring	7817	8 : 92	18160.0	17624.8		138107.8	12.47	17222.0
夏秋季 Summer-Fall	5468				16299.5	89125.7	40	35650.3
冬 Winter	6373	74 : 26	19500.8	18033.2		121846.8	23.25	28329.4
	6231	22 : 78	18826.5	17755.8		112104.1	18.70	20963.5

大熊猫以难以消化的竹子为生,这就决定它必须将能量消耗降到最低限度。除采食外,它们大量的时间用于休息。除用于繁殖和生长发育的能量外,一只成年大熊猫维持最基本的生活规律,每天将消耗能量 13529.2 kJ,若加上生长发育和繁殖以及超出最基本生活规律等活动,每天至少要消耗能量 14651~16744 kJ^[7~8]。相岭山系的大熊猫每天从食物中获取的能量 17222.0~28329.4 kJ,仅略高于其每日能量需求,这与其它山系的研究结果一致^[7~11]。

4 讨论

4.1 大熊猫对营养和能量的利用

4.1.1 干物质的消化 食肉动物摄食不同的食物,其干物质的消化率不同。当摄食净肉、鱼和无脊椎动物的卵时,其消化率分别为 95.1%、90.5%和 90.5%。摄食整只鸟和哺乳动物时,其消化率较低,平均为 76.2%,因为其含有不可消化的毛发或者羽毛等^[2]。摄食昆虫成体时的消化率低于摄食卵时的消化率,平均为 76.7%^[12]。草食动物对植物性食物干物质的消化率与其消化道结构和食物的营养成分有关,消化率可从 89.5%降到 10%^[2]。大熊猫和小熊猫为食肉动物,又以竹子为食,其消化道结构简单,因而对竹子干物质的消化率^{劣劣数据}干物质消化率平均为 17%^[7,8],不仅低于食肉动物,而且低于大多数食草动物且与鹅接近(23%~34%)^[7,8,13,14]。

4.1.2 蛋白质的消化 蛋白质在维持动物生命和生长中起作重要的作用。不同动物对食物中蛋白质的消化率没有极显著差别。野生动物对蛋白质的消化率平均为 92.4%^[2]。除角质化的毛发和羽毛等外,动物肠道中的蛋白消化酶或共生的微生物能极为有效的消化食物中的蛋白质^[14]。相岭山系大熊猫的蛋白质消化率低于其他野生动物,这可能与其特殊食性和消化道结构等有关。由于不同季节天然食物中蛋白质含量不同,野生大熊猫的蛋白质消化率各异,夏秋季高于春季和冬季。饲养大熊猫蛋白质的消化率也与食物中蛋白质的含量有关,如成年大熊猫对粗饲料中的蛋白质的消化率仅为 51.64%^[15],幼仔对人工饲乳的消化率可达 95.9%^[16]。

4.1.3 能量的消化 大熊猫能量代谢的特点表现在其能量消化率较低,远低于其他食肉动物和食草动物。如肉食性食肉动物能量消化率可达 80% 以上,草食性反刍动物可达 70% 以上^[2]。大熊猫较低的能量消化率可能与以下原因有关。其一,大熊猫的消化道为典型的食肉动物消化道。食肉动物的消化道与其体长相比相对较短^[17],而食草动物相对较长^[1,2]。大熊猫的体长与消化道之比为 1:5.2 与食肉动物相似而与食草动物相差甚远^[17~19]。其二,其胃肠道结构十分简单。胃为简单的囊状结构,结肠相对较短,无盲肠。因此,这样的消化道结构就限制了食物在消化道内的长期停留。虽然在大熊猫肠道内发现一些正常菌群,但与其它动物肠道的正常菌群有较大的差异,对食物的辅助消化能力较弱^[22],因此也难以消化其植物性食物中的主要成分纤维素和木质素。

4.2 大熊猫对食物的适应性

食肉动物和食草动物为了适应对能量的需求,在进化过程中逐渐形成了在形态、生理和行为等方面的适应。食肉动物具有简短的胃肠道和蛋白消化酶,有利于消化高蛋白食物;而食草动物面临的是营养质量差、纤维素和木质素含量高的食物,因此许多食草动物具有复杂的胃肠道或发达的盲肠及其共生的微生物共同消化这种食物^[1,2,23,24]。而大熊猫既属食肉动物,但又以植物性食物竹子为生。研究结果表明,由于受到消化道容量和消化时间的限制,它们对竹子的营养物质和能量消化利用率低。为了生存繁衍,在长期的进化过程中,它们在形态、行为、营养物质的消化和能量代谢等诸多方面表现出一系列的适应对策。

4.2.1 形态适应 其头骨的颧弓扩展较宽,利于附着强有力的咀嚼肌;牙齿特化,臼齿宽扁并有许多细小的齿尖,适应咀嚼和碾磨竹子;前掌具有由一块桡侧籽骨延长特化而成的伪拇指,能与其它指对握,适应抓握竹子^[7,8,18,21]。其消化道的形态和结构也发生了一些适应,如胃相对较为发达,角切迹处明显狭窄,扩大的前部有利于容纳大量的食物^[19];其肠道上的单细胞和多细胞粘液腺、小肠绒毛和肠道肌层以及五羟色胺 IR 细胞的分布型等也与食物相适应^[25,26]。

4.2.2 行为适应 在觅食对策方面具有优化的觅食对策,选择营养好的食物资源和营养质量高的营养器官如鲜嫩的竹叶、可口的粗壮竹笋、基径较粗且较嫩的老笋和幼竹竹秆等^[26];在生境选择方面,选择优化的生境小区活动、觅食^[28];在活动节律方面,其休息时间相对较长,每天有 40% 的时间用于休息且每次休息时间多数为 2~4h,少数长达 6h^[7,8]。这些行为均可尽量减少能量消耗以适应低能量的竹子。

4.2.3 消化对策 消化对策理论认为,动物要获得最大的适合度,必须从食物中获取最大的净能或营养收益^[29,30]。最优消化时间与食物的质量密切相关,对低质量食物的消化时间较高质量食物的长。因此,

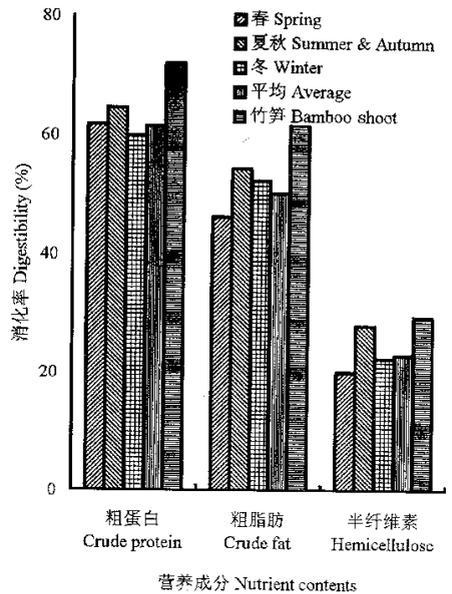


图1 大熊猫不同季节对叶秆和竹笋中营养物质的消化率

Fig. 1 Nutrient digestibility of giant pandas for different foods in different seasons

采食低质量食物的动物必须拥有大的消化道。倘若受到消化道容量的限制,则必须通过采食营养质量好的食物种类来最大限度地提高消化率^[29]。虽然本理论是基于食草动物提出的,可能也适应于大熊猫这种特殊食肉动物。大熊猫采食低质量的食物竹子,同时其消化道容量又受到限制,因此在觅食过程中尽量选择营养质量优的营养器官^[27]。

同样,食草动物对植物性食物的利用效率与肠道内共生的微生物群落和食物在消化道内停留的时间有关。如果消化率低而食物快速地通过消化道,动物就有机会从食物中获取更多的营养和能量,以维持每天的能量需求;若消化道较小,但又选择较高质量的食物,快速消化可增加对营养的利用,同时食物快速地通过消化道又可获取更多的食物从而获取更多的营养和能量^[31]。大熊猫由于受到消化道的限制,除选择较好的食物资源外,食物在消化道内的停留时间非常短,大约 5~13h^[7,8],远低于其它食草动物。如食物在鹿和马消化道内滞留的时间超过 24h^[32,33],而在马鹿中可超过 51h^[34]。食物快速地通过大熊猫消化道和不断地采食并使消化道经常保持充满状态,这有利于从食物中最大限度地获取所需的营养和能量。

4.2.4 能量代谢适应 动物的代谢率不仅与动物的体重密切相关,而且与动物的生态或行为因素,如食性、活动水平、气候和巢域等密切相关^[35]。采食高质量食物的动物一般具有较高的代谢率,而采食低质量食物的动物代谢率一般较低^[2,36~39]。作为以低营养食物竹子为食的大熊猫,其代谢水平相对较低。另外,大熊猫体型增大可能是在能量代谢方面的适应。因为体型较大的动物其体表面积相对较小,代谢率和每单位体重所需要的能量相对较低^[2,23,40]。大熊猫较低的代谢水平可以尽量减少能量的需求和支出,以适应低蛋白高纤维的食物。

参考文献

- [1] Robbins C T. Wildlife feeding and nutrition. Academic Press, New York, 1983.
- [2] Robbins C T. Wildlife feeding and nutrition. Academic Press, New York (2nd edition), 1993.
- [3] 魏辅文,冯祚建,王祖望,等. 相岭山系大、小熊猫主食竹类峨热竹的生长发育与环境因子间的相互关系. 生态学报, 1999, **19**(5): 710~714.
- [4] 北京师范大学生物系生化教研室. 基础生物化学实验. 北京:人民教育出版社, 1982. 91~97.
- [5] 无锡轻工业学院,天津轻工业学院. 食品分析. 天津:轻工业出版社, 1985. 120~121.
- [6] 杨 胜主编. 饲料分析及饲料质量检测技术. 北京:北京农业大学出版社, 1983. 58~63.
- [7] 胡锦矗,夏 勒,潘文石,等. 卧龙的大熊猫. 成都:四川科技出版社, 1985.
- [8] Schaller G B, Hu J, Pan W, *et al* The giant panda of Wolong. University of Chicago Press, Chicago, 1985.
- [9] 潘文石,高郑生,吕 植,等. 秦岭大熊猫的自然庇护所. 北京:北京大学出版社, 1988.
- [10] 魏辅文,胡锦矗,王 维,等. 马边大风顶自然保护区大熊猫能量摄入和食物资源能量估算. 兽类学报, 1997, **17**(1): 8~12.
- [11] Schaller G, Deng Q, Johnson K, *et al*. The feeding ecology of giant pandas and Asiatic black bears in Tangjiahe Reserve, China. In: J. L. Gittleman ed., *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution*. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York, 1988. 212~241.
- [12] Barclay R M R, Dolan M-A, Dyck A. The digestive efficiency of insectivorous bats. *Can. J. Zool.*, 1991, **69**: 1853~1956.
- [13] Drent R, Ebbing B, Weijand B. Balancing the energy budgets of arctic breeding geese throughout the annual cycle: a progress report. *Verh. Orn. Ges. Bayern.*, 1978, **23**: 239~264.
- [14] Summers R and Grieve A. Diet, feeding behavior and food intake of the upland goose (*Chloephaga picta*) and ruddy-headed goose (*C. rubidiceps*) in the Falkland island. *J. Applied Ecology*, 1982, **19**: 783~804.
- [15] 邹兴淮,王爱明,邹 琦,等. 大熊猫消化代谢试验. 见:张安居,何光昕主编,成都国际大熊猫保护学术研讨会论文集. 成都:四川科技出版社, 1994. 284~289.
- [16] 张贵权,汤纯香,陈 猛,等. 人工哺育大熊猫初生幼兽“绿地”消化率的测定. 见:张安居,何光昕主编,成都国际大熊猫保护学术研讨会论文集. 成都:四川科技出版社, 1994. 290~291.
- [17] Ewer R F. The carnivores. Cornell Univ. Press, Ithaca, 1973.

- [18] Davis D D. The giant panda; A morphological study of evolutionary mechanism. *Fieldiana Zoological Mem.* 1964, 1 ~ 339.
- [19] 北京动物园, 北京大学, 北京农业大学, 北京第二医学院, 北京自然博物馆, 陕西动物研究所. 大熊猫解剖. 北京: 科学出版社, 1986.
- [20] Bleijenberg M C K, Nijboer J. Feeding herbivorous carnivores. In: Glaston, A. R. ed. *Red Panda Biology*. The Hague: SPB Academic Publishing bv. 1988. 41 ~ 50.
- [21] Wood-Jones F. The forearm and manus of the giant panda with an account of the mechanism of its grasp. *Proc. Zool. Soc. London*, 1939, **1209**: 113 ~ 129.
- [22] 张志和, 何光昕, 王行亮, 等. 大熊猫肠道正常菌群的研究. 兽类学报, 1995, **15**(3): 170 ~ 185.
- [23] Hudson R J, White R G. Bioenergetics of wild herbivores. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, 1985.
- [24] Hofmann R R. The ruminant stomach. East African Literature Bureau, Nairobi, 1973.
- [25] 王平, 曹焯, 陈茂生, 等. 大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*) 的组织学研究 I: 消化道的显微结构. 北京大学学报, 1983, (5): 67 ~ 78.
- [26] 杨贵波, 陈茂生, 邓泽沛, 等. 大熊猫胃肠道内分泌细胞分布型的研究. 兽类学报, 1995, **15**(1): 4 ~ 10.
- [27] 魏辅文, 周才权, 胡锦矗, 等. 马边大风顶自然保护区大熊猫对竹类资源的选择利用. 兽类学报, 1996, **16**(3): 171 ~ 175.
- [28] 魏辅文, 周昂, 胡锦矗, 等. 马边大风顶自然保护区大熊猫对生境的选择. 兽类学报, 1996, **16**(4): 241 ~ 245.
- [29] Hume I D. Optimal digestive strategies in mammalian herbivores. *Physiolo. Zool.*, 1989, **62**: 1145 ~ 1163.
- [30] Sibly R M. Strategies of digestion and defecation. In: C. R. Townsend & P. Callow eds. *Physiological ecology: an evolutionary approach to resources use*. Sinauer, Sunderland, Mass., 1981. 109 ~ 139.
- [31] Hoven W Van, Boomker E A. Digestion. In: R. J. Hudson & R. G. White eds. *The Bioenergetics of Wild Herbivores*. CRS Press, Inc., Boca Raton, Florida. 1984. 103 ~ 120.
- [32] Short H. Nutrition and metabolism. In: O. Wallmo eds. *Mule deer and black deer of North America*. Univ. Nebraska Press, Lincoln, 1981. 99 ~ 127.
- [33] Van Soest P. Nutritional ecology of ruminant. O and B Books. Corvallis, Oregon. 1982.
- [34] Jiang Z, Hudson R J. Digestive responses of Wapiti *Cervus elephus canadensis* to seasonal forages. *Acta Theriologica*, 1996, **41**: 415 ~ 423.
- [35] McNab B K. A statistical analysis of mammalian rates of metabolism. *Functional Ecology*, 1992, **6**: 672 ~ 679.
- [36] McNab, B K. The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecol. Monographs* 1986a, **56**: 1 ~ 19.
- [37] McNab B K. Food habits, energetics, and the reproduction of marsupials. *J. Zool.*, 1986b, **208**: 595 ~ 614.
- [38] McNab B K. Food habits and the basal rate of metabolism in birds. *Oecologia*, 1988, **77**: 343 ~ 349.
- [39] McNab, B K. Rate of metabolism, body size, and food habits in Order Carnivora. In: *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution*. Gittleman, J. L. eds. Connell University Press, Ithaca, New York., 1988. 335 ~ 354.
- [40] Moen A. Wildlife ecology: an analytical approach. W. H. Freeman, San Francisco, 1973.