

大熊猫放归地主食竹营养质量

李健威^{①②} 加姚泓^{②③} 高欣悦^{②③} 尹丛周^{②③} 周宏^{②③*}

① 四川栗子坪国家级自然保护区管理局 雅安 625400; ② 栗子坪大熊猫生态与保护四川省野外科学观测研究站
南充 637009; ③ 西华师范大学大熊猫学院 南充 637009

摘要: 食物是动物赖以生存和繁衍的能量基础, 其营养质量对动物个体和种群的发展至关重要。本研究以大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*) 小种群分布区及放归地——四川栗子坪国家级自然保护区为研究区域, 利用营养几何模型对区内大熊猫两种主食竹峨热竹 (*Arundinaria spanostachya*) 和石棉玉山竹 (*Yushania lineolata*) 的茎、叶及笋中的蛋白质、碳水化合物和脂肪的营养能量比进行比较分析。研究发现, 竹的三种营养器官可为大熊猫提供的营养能量比在两种竹子间无显著差异, 蛋白质能量比在笋和叶中显著高于茎, 可为大熊猫提供一半以上的能量。而竹茎, 尤其是多年生茎的碳水化合物能量比相对较高, 可作为大熊猫冬春季重要的能量来源。竹龄对叶中营养物质能量比的影响不显著。与大熊猫其他分布区的主食竹相比, 本研究区域两种主食竹为大熊猫提供的营养能量比相似, 可满足野生和放归个体的能量需求。本研究从食物营养能量平衡的角度对四川栗子坪国家级自然保护区内的竹子质量进行评估, 可为该区域大熊猫栖息地, 尤其是竹林的保护恢复与管理提供重要基础信息。

关键词: 大熊猫; 竹子; 营养几何学; 能量比

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2025) 04-552-09

Nutritional Quality of Dietary Bamboo in Giant Panda Release Site

LI Jian-Wei^{①②} JIA Yao-Hong^{②③} GAO Xin-Yue^{②③} YIN Cong-Zhou^{②③} ZHOU Hong^{②③*}

① Lizing Nature Reserve Administration Bureau of Sichuan Province, Ya'an 625400;

② Lizing Giant Panda's Ecology and Conservation Observation and Research Station of Sichuan Province, Nanchong 637009;

③ College of Giant Panda, China West Normal University, Nanchong 637009, China

Abstract: [Objectives] Food serves as the energy foundation for the survival and reproduction of animals, and its nutritional quality is of utmost significance for the development of animal individuals and populations. This study aims to evaluate the quality of bamboo, the staple food of Giant Pandas, in the Lizing National Nature Reserve, Sichuan Province. **[Methods]** The Lizing National Nature Reserve serves as both the distribution area and the release site for the small population of Giant Pandas *Ailuropoda melanoleuca*. The nutrient-to-energy ratios of protein, carbohydrate, and fat in the stems, leaves, and shoots of two bamboo species (*Arundinaria spanostachya* and *Yushania lineolata*) in this area were compared using the nutritional

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 32470538), 西华师范大学博士科研启动项目 (No. 22kE028);

* 通讯作者, E-mail: zhouhong1026@163.com;

第一作者简介 李健威, 男, 林业工程师; 研究方向: 动物生态学; E-mail: lijianwei1620@163.com.

收稿日期: 2024-12-02, 修回日期: 2025-03-11 DOI: 10.13859/j.cjz.202524273 CSTR: 32109.14.cjz.24273

geometric model. **[Results]** There was no significant difference in the nutrient-to-energy ratio of nutrient provided by each vegetative organ between the two bamboo species. The bamboo shoots and leaves had significantly higher protein-to-energy ratios than stems, supplying more than half of the energy for Giant Pandas (Fig. 3, Table 1). Bamboo stems, especially those of multiple years, had a higher carbohydrate-to-energy ratio and could be used as an important energy source for Giant Pandas in winter and spring. The age of bamboo had no significant impact on the nutrient-to-energy ratio in leaves (Figs. 4, 5). The nutrient-to-energy ratios provided by the two bamboo species for Giant Pandas in the study area were similar to those in other distribution areas and could meet the energy demands of both wild and released Giant Panda individuals. **[Conclusion]** This study evaluates the quality of bamboo in the Liziping National Nature Reserve from the perspective of energy balance. It provides crucial basic information for the protection, restoration, and management of the Giant Panda habitat, particularly the bamboo forest, in this region.

Key words: Giant Panda; Bamboo; Nutritional geometry; Energy ratio

食物是动物赖以生存和繁衍的主要营养来源，是决定动物种群分布和发展的关键要素。在自然界中，动物会根据其对各类营养物质的需求来选择适合的食物。关于动物如何选择食物有较多的理论和假说，其中最优秀食理论是较早提出的理论之一，其主要认为动物通过选择最佳的食物组成，从而在一定时间内使自身的适合度达到最大化 (Emlen 1966, MacArthur et al. 1966)。在此基础上，逐渐发展出能量最大化理论 (Emlen 1966)、蛋白质最大化理论 (Pyke et al. 1977) 等，分别认为动物对食物的选择主要受能量或蛋白质等因素影响 (Mattson 1980, Hixon 1982)。然而，这些理论假说主要考虑单一营养物质或能量的作用，实际上动物的食物选择往往不是受单一营养物质决定。越来越多的研究表明，食物中各类营养物质的组成比例对动物有机体来说更为重要，直接影响动物个体以及种群的适合度，且对一些珍稀濒危物种来说尤为重要 (Rothman et al. 2011, Nie et al. 2019)。

大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*) 是我国特有的珍稀濒危物种，也是一个古老的物种，化石数据显示其距今已有 8 百万年的演化历史 (邱占祥等 1989)。大熊猫在历史上曾广泛分布于我国南方大部分地区，受自然环境变化和人类活动的影响，其栖息地和种群严重退缩，

目前仅分布于青藏高原东缘由南向北的六大山系 (国家林业和草原局 2021)。大熊猫在分类学上属于食肉目物种，仍保留有食肉动物的消化道特征，但其在漫长的演化过程中逐渐特化为以各种高纤维、低能量的竹子为生 (胡锦涛等 1985, 潘文石等 2001)。研究发现，大熊猫对不同竹子或同种竹子的不同营养器官，如竹叶、竹茎和竹笋的选择存在明显的时空差异 (胡锦涛等 1985, 胡锦涛 1990, 潘文石等 2001)。大熊猫通过在一定时期有目的地选择不同竹种或同一种竹子的不同部位，达到营养物质的均衡获取，从而满足其生活史各阶段的能量需求 (Nie et al. 2015, 2019)。因此，竹子中各类营养物质的组成状况对大熊猫这一濒危物种的生存与发展至关重要。

本研究以我国大熊猫野生小种群分布区以及圈养个体主要放归地四川省栗子坪国家级自然保护区为研究区域，测定区内大熊猫两种主食竹，即峨热竹 (*Arundinaria spanostachya*) 与石棉玉山竹 (*Yushania lineolata*) 不同器官蛋白质、脂肪和碳水化合物等常量营养物质组成，利用营养几何学分析方法 (Simpson 2005, Raubenheimer et al. 2009, Raubenheimer 2011) 从能量供给平衡的角度对大熊猫主食竹的质量进行系统评估，以期为该区域内大熊猫小种群保护以及复壮提供基础信息。四川栗子坪国家

级自然保护区是小相岭山系大熊猫种群的核心分布区和关键栖息地，也是该区域大熊猫种群遗传基因交流的关键走廊带和集中分布区。同时，栗子坪保护区正在承担国家大熊猫野化放归工程的重要任务。因此，开展栗子坪保护区大熊猫栖息地主食竹资源评估，对该区域大熊猫的科学保护与管理具有重要的现实意义。

1 研究方法

研究地点四川栗子坪国家级自然保护区位于四川省雅安市石棉县境内，地理位置为 102°10'33" ~ 102°29'07" E, 28°51'02" ~ 29°08'42" N，目前属于大熊猫国家公园栗子坪片区（图 1）。保护区海拔 1 330 ~ 4 550 m，面积 47 940 hm²，区内地形地貌主要为高山峡谷，年平均气温和降雨量分别是 11.7 ~ 14.4 °C 和 800 ~ 1 250 mm。保护区内植被呈现垂直分布，沿海拔梯度，分别由常绿阔叶林、常绿落叶阔叶林、针阔混交林、针叶林和高山灌丛组成。栗子坪保护区是全国大熊猫极小种群的分布区，第四次全国大熊猫调查结果显示，该保护

区内有 22 只野生大熊猫分布（四川省林业厅 2015）。为复壮大熊猫小种群，中国政府发起了圈养大熊猫放归计划（Captive Giant Panda Release Project, CGPRP），栗子坪保护区被确定为主要放归地点，目前已经有 1 只野外救护的大熊猫和 9 只圈养大熊猫被成功放归在该自然保护区（Hong et al. 2019）。栗子坪保护区内主要分布峨热竹、石棉玉山竹、丰实箭竹（*Fargesia ferax*）和空柄玉山竹（*Y. cava*）4 种竹。其中，峨热竹主要分布在海拔 2 800 m 以上，分布面积最广，石棉玉山竹分布于海拔 2 800 m 以下，而丰实箭竹和空柄玉山竹仅局域分布（Hong et al. 2016）。该区域的大熊猫主要以峨热竹和石棉玉山竹为食，其全年喜食峨热竹，也采食一定的石棉玉山竹，这两种竹的竹笋是大熊猫重要的食物资源（周宏等 2014，图 2）。

1.1 样品采集和处理

根据该区域内大熊猫的觅食特征，在其重点分布区内随机设置样方，对大熊猫主食竹峨热竹和石棉玉山竹进行采样，采样点见图 1。

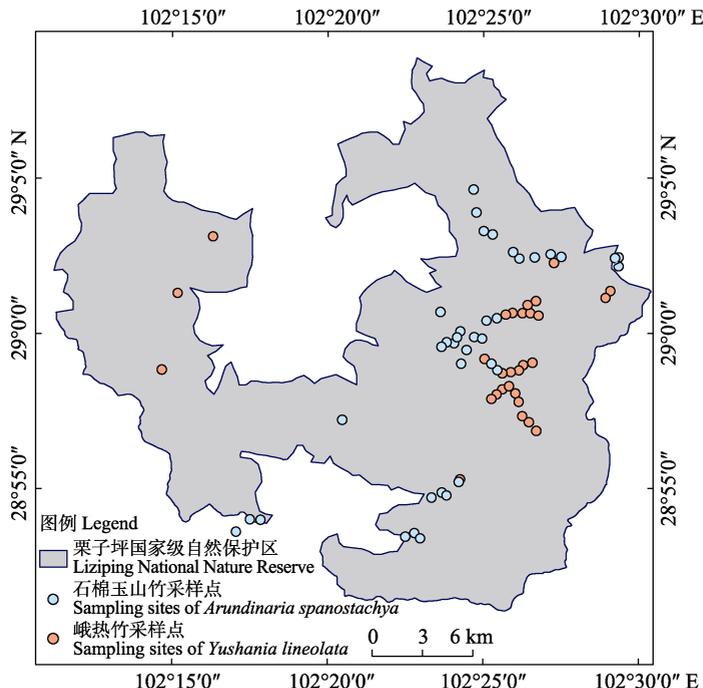


图 1 研究区域及竹子采样点分布

Fig. 1 Distribution of the study area and the bamboo sampling sites

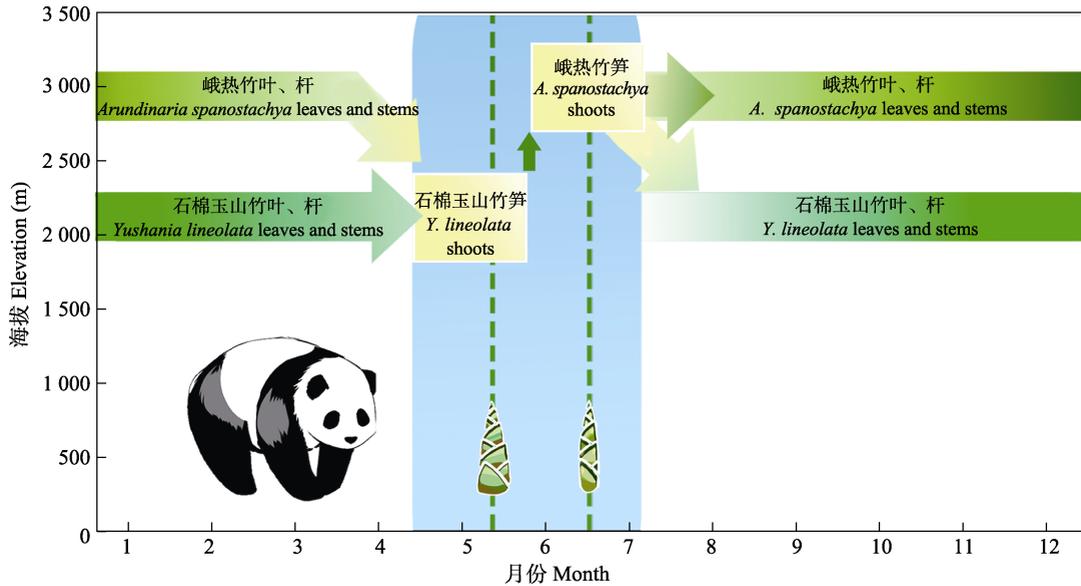


图2 栗子坪大熊猫的季节性食物选择 (依据周宏等 2014 结果绘制)

Fig. 2 Seasonal food selection of Giant Panda *Ailuropoda melanoleuca* in Liziping National Nature Reserve (Illustrated based on Zhou et al. 2014)

采集样品包括一年生、二年生和多年生三种不同年龄竹子的茎、叶和笋。样品采集后做好信息记录，并立即送回实验室烘干保存，最后利用小型杯式粉碎机（拜杰多功能粉碎机，1000A，永康市红太阳机电有限公司）进行研磨粉碎，按照采集的竹子样方分别粉碎后过40目筛后待测。

1.2 营养成分测定

1.2.1 粗蛋白含量测定

使用凯氏定氮法测定竹子粗蛋白含量。称取 1 g 左右（精确至 0.000 1 g）样品，记录样品质量后将待测样品放入消化管中。随后加入 6.2 g 催化剂（ K_2SO_4 : $CuSO_4 \cdot 5H_2O$ 为 9 : 1）和 12 ml 98% 的浓硫酸，将消化管置于通风橱中，使用电热消化炉（Tecator Digester 20，丹麦福斯）加热至 410 °C 消化 90 min，至溶液澄清。待瓶内温度降至室温后，将消化管放入全自动凯氏定氮仪（Foss Kjeltac 8420，丹麦福斯）中，按照程序测量氮百分含量值（ N ）并进行记录。每批次均设置空白对照，即只加 6.2 g 催化剂和 12 ml 98% 浓硫酸，不加任何样品。粗蛋白含量 (%) = $6.25N$ 。

1.2.2 粗脂肪含量测定

使用索式抽提法测定竹子粗脂肪含量。称取 1 g 左右（精确至 0.000 1 g）待测样品，记录质量 m 。用脱脂滤纸包裹后编号，并放入对应编号的玻璃皿中，敞口在 60 °C 烘箱中干燥 72 h，记录样品质量 m_1 。用全自动索氏抽提仪（Foss Soxtec 8000，丹麦福斯）提取粗脂肪，将滤纸包放入浸提杯中，用石油醚溶剂浸泡样品抽提。浸提完毕后取出滤纸包放回对应编号的玻璃皿，放至 105 °C 烘箱干燥 3 h，记录样品质量 m_2 。每批次均设置空白对照，即玻璃皿中只放入脱脂滤纸，并记录 m_1 和 m_2 。粗脂肪含量 (%) = $100\% (m_1 - m_2) / m$ 。

1.2.3 可溶性糖含量测定

使用可见分光光度法测定竹子可溶性糖含量。称取 0.1 g 左右（精确至 0.000 1 g）待测样品至 2 ml 离心管中，加入 1 ml 蒸馏水后用组织研磨仪（TissueLyser LT，丹麦凯杰）研磨成匀浆，缠上封口膜后沸水浴 10 min。冷却后 8 000 g 常温离心 10 min，取上清液于 10 ml 离心管中，用蒸馏水定容至 10 ml。随后根据 Solarbio 植物可溶性糖含量检

测试试剂盒（北京索莱宝科技有限公司）说明书加样，混匀后缠上封口膜 95 °C 水浴 10 min。冷却至室温后，每个样品管中吸取 200 μl 转移至 96 孔板中的一孔，用酶标仪（synergy H1，美国伯腾仪器有限公司）于 620 nm 处测定吸光值，计算可溶性糖含量。

首先建立可溶性糖含量标准曲线，即根据标准管的浓度 (x , g/L) 和吸光度 ΔA 标准 (y , ΔA 标准)，建立标准曲线。根据标准曲线，将样本的 ΔA (y , ΔA) 带入公式计算样本浓度 (x , g/L)。按样本质量计算可溶性糖含量：可溶性糖含量 (mg/g) = (xV_1) / (WV_1/V_2)，式中， V_1 为加入样本体积 (ml)， V_2 为样本总体积 (ml)， W 为样本质量 (g)。

1.2.4 营养能量比几何模型构建和数据分析 蛋白质和碳水化合物以 16.74 kJ/g 的转换因子转化为百分比代谢能，脂肪以 37.66 kJ/g 的转换因子转化为百分比代谢能。使用直角混合三角形模型 (right-angled mixture triangles) 分别分析大熊猫两种主食竹三种营养器官的常量营养物质 (蛋白质、脂肪和碳水化合物) 能量比组成，即一种营养物质含有的能量占三种营养物质能量总和的比例 (Raubenheimer 2011)。由于数据非完全呈正态分布，使用 Mann-Whitney U 检验比较不同竹种以及同种竹子的茎、叶和笋中营养能量比的差异。数据统计分析和模型构建均在 R 4.2.2 软件中完成。

2 结果

2.1 峨热竹和石棉玉山竹茎、叶和笋中营养能量比

两种竹三部位营养能量比的比较分析显示，峨热竹和石棉玉山竹之间竹茎的蛋白质能量比 ($W = 2\ 706$, $P = 0.804$)、碳水化合物能量比 ($W = 3\ 142$, $P = 0.160$) 和脂肪能量比 ($W = 2\ 589$, $P = 0.488$) 均无显著差异。同样，两种竹之间竹笋的蛋白质能量比 ($W = 19$, $P = 0.085$)、碳水化合物能量比 ($W = 24$, $P = 0.211$) 和脂肪能量比 ($W = 57$, $P = 0.104$) 也均无显

著差异 (图 3, 表 1)。峨热竹叶中蛋白质能量比显著高于石棉玉山竹 ($W = 3\ 367$, $P = 0.002$)，两种竹之间的碳水化合物能量比差异不显著 ($W = 2\ 396$, $P = 0.436$)，峨热竹叶的脂肪能量比显著低于石棉玉山竹 ($W = 1\ 804$, $P = 0.002$) (图 3, 表 1)。

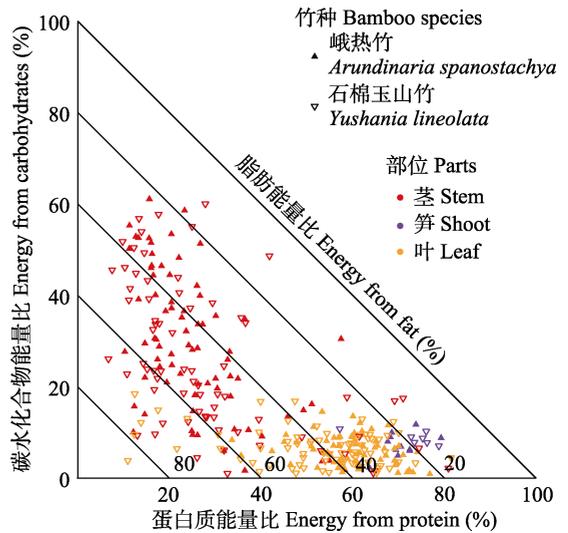


图 3 峨热竹和石棉玉山竹茎、叶和笋的营养能量比

Fig. 3 Nutrient-to-energy ratios in stems, leaves, and shoots of *Arundinaria spanostachya* and *Yushania lineolata*

峨热竹不同部位间营养能量比的比较分析结果显示，茎和笋 ($W = 0$, $P < 0.001$)、茎和叶 ($W = 124$, $P < 0.001$)、笋和叶 ($W = 692$, $P < 0.001$) 间的蛋白质能量比均存在显著差异，表现为笋高于叶，叶高于茎；茎和笋 ($W = 765$, $P < 0.001$)、茎和叶 ($W = 5\ 001$, $P < 0.001$) 间的碳水化合物能量存在显著差异，茎显著高于笋和叶，而笋和叶 ($W = 484$, $P = 0.208$) 之间无显著差异；茎和笋 ($W = 809$, $P < 0.001$)、茎和叶 ($W = 4\ 232$, $P < 0.001$)、笋和叶 ($W = 66$, $P < 0.001$) 间的脂肪能量均存在显著差异，表现为茎高于叶，叶高于笋 (图 3, 表 1)。

不同年龄峨热竹的茎间营养能量比的比较分析显示，一年茎蛋白质能量比显著高于二年

表 1 不同年龄峨热竹和石棉玉山竹不同部位的蛋白质、碳水化合物和脂肪能量百分比

Table 1 Protein-, carbohydrate-, and fat-to-energy ratios in different parts of *Arundinaria spanostachya* and *Yushania lineolata* at different ages (%)

部位及年龄 Part and age	峨热竹 <i>Bashania spanostachya</i>			石棉玉山竹 <i>Yushania lineolata</i>		
	蛋白质 Protein	碳水化合物 Carbohydrate	脂肪 Fat	蛋白质 Protein	碳水化合物 Carbohydrate	脂肪 Fat
茎 Stems						
一年 One year old	33.86 ± 12.39	16.14 ± 12.32	50.01 ± 10.64	34.26 ± 15.24	13.38 ± 8.59	52.36 ± 12.51
二年 Two years old	25.02 ± 11.42	26.68 ± 11.86	48.30 ± 12.85	28.37 ± 17.31	26.79 ± 16.87	44.84 ± 17.49
多年 Multiple years old	20.10 ± 6.47	41.00 ± 11.53	38.90 ± 11.60	25.35 ± 17.85	31.51 ± 15.05	43.14 ± 15.06
平均值 Average	25.99 ± 11.73	28.60 ± 15.71	45.42 ± 12.75	28.62 ± 17.40	25.34 ± 16.13	46.04 ± 15.83
叶 Leaves						
一年 One year old	62.75 ± 8.12	4.06 ± 2.48	33.19 ± 7.14	53.01 ± 16.77	6.09 ± 3.97	40.90 ± 14.93
二年 Two years old	58.54 ± 8.24	6.38 ± 2.89	35.08 ± 8.90	51.79 ± 16.95	7.51 ± 3.64	40.70 ± 15.68
多年 Multiple years old	59.03 ± 8.17	6.79 ± 3.31	34.18 ± 7.80	50.78 ± 12.10	6.39 ± 4.15	42.83 ± 12.67
平均值 Average	59.63 ± 8.35	6.06 ± 3.17	34.31 ± 8.14	51.72 ± 15.31	6.75 ± 3.96	41.54 ± 14.48
笋平均值 Shoot average	70.51 ± 3.84	7.82 ± 2.47	22.20 ± 5.45	72.80 ± 6.64	8.79 ± 1.26	18.41 ± 5.82

($W = 443$, $P = 0.004$) 和多年生茎 ($W = 562$, $P < 0.001$), 而二年和多年生茎 ($W = 424$, $P = 0.192$) 间差异不显著; 一年和二年生茎 ($W = 161$, $P = 0.005$)、一年和多年生茎 ($W = 54$, $P < 0.001$)、二年和多年生茎 ($W = 132$, $P < 0.001$) 间的碳水化合物能量比均存在显著差异, 表现为多年生大于二年生茎, 二年生大于一年生茎; 一年和多年生茎 ($W = 517$, $P < 0.001$)、二年和多年生茎 ($W = 517$, $P = 0.003$)

间的脂肪能量比差异显著, 表现为一年和二年生均显著高于多年生茎, 而一年和二年生茎 ($W = 313$, $P = 0.804$) 间差异不显著 (图 4a, 表 1)。

不同年龄峨热竹的叶间营养能量比的差异分析结果显示, 一年和二年生叶 ($W = 263$, $P = 0.116$)、一年和多年生叶 ($W = 282$, $P = 0.114$)、二年和多年生叶 ($W = 381$, $P = 0.871$) 间蛋白质能量比均无显著差异; 一年和二年生叶 ($W = 117$, $P = 0.024$)、一年和多年生叶

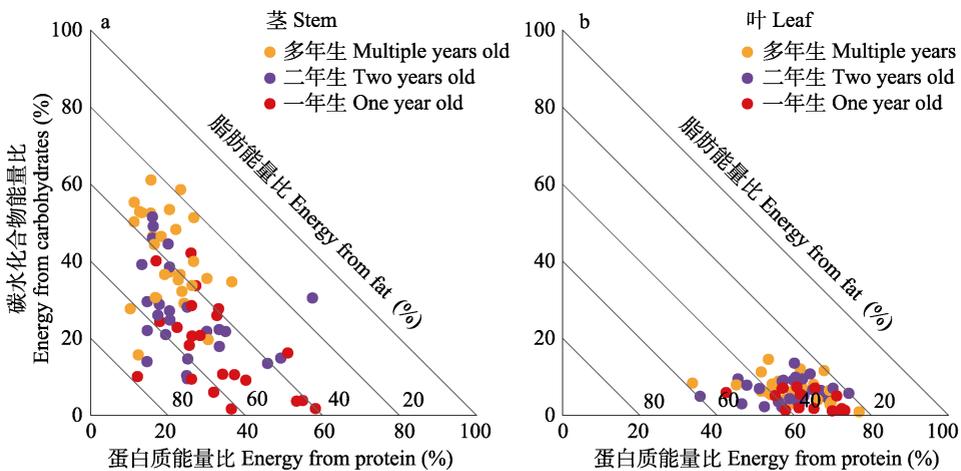


图 4 不同年龄峨热竹的茎 (a) 和叶 (b) 营养能量比

Fig. 4 Nutrient-to-energy ratios in stems (a) and leaves (b) of *Arundinaria spanostachya* at different ages

($W = 108, P = 0.006$)间碳水化合物能量比存在显著差异,一年生显著低于二年和多年生叶,而二年和多年生叶($W = 368, P = 0.708$)之间差异不显著;一年和二年生($W = 176, P = 0.499$)、一年和多年生叶($W = 195, P = 0.590$)、二年和多年生叶($W = 407, P = 0.807$)间脂肪能量比差异均不显著(图 4b, 表 1)。

石棉玉山竹不同部位间营养能量比的比较分析结果显示,茎和笋($W = 17, P < 0.001$)、茎和叶($W = 946, P < 0.001$)、笋和叶($W = 469, P < 0.001$)间的蛋白质能量比均存在显著差异,笋高于叶,叶高于茎;茎和笋($W = 423, P = 0.003$)、茎和叶($W = 4\ 607, P < 0.001$)间的碳水化合物能量比存在显著差异,茎显著高于叶和笋,而笋和叶($W = 368, P = 0.057$)间无显著差异;茎和笋($W = 466, P < 0.001$)、茎和叶($W = 3\ 206, P = 0.022$)、笋和叶($W = 24, P < 0.001$)间的脂肪能量比均有显著差异,表现为茎高于叶,叶高于笋(图 3, 表 1)。

不同年龄石棉玉山竹的茎间营养能量比的比较分析显示,一年生茎的蛋白质能量比显著高于多年生茎($W = 366, P = 0.021$),而一年和二年生茎($W = 299, P = 0.070$)、二年和多年生茎($W = 434, P = 0.220$)间无显著差异;一年和二年生茎($W = 116, P = 0.007$)、一年

和多年生茎($W = 75, P < 0.001$)的碳水化合物能量比存在显著差异,二年和多年生均显著高于一年生茎,而二年和多年生茎($W = 310, P = 0.370$)间差异不显著;一年生茎脂肪能量比高于多年生茎($W = 352, P = 0.047$),而一年和二年生茎($W = 287, P = 0.131$)、二年和多年生茎($W = 397, P = 0.558$)间无显著差异(图 5a, 表 1)。

不同年龄石棉玉山竹的叶间营养能量比的比较分析显示,一年和二年生叶($W = 249, P = 0.956$)、一年和多年生叶($W = 283, P = 0.364$)、二年和多年生叶($W = 426, P = 0.427$)间蛋白质能量比差异均不显著;一年和二年生叶($W = 184, P = 0.130$)、一年和多年生叶($W = 231, P = 0.792$)、二年和多年生叶($W = 442, P = 0.288$)间的碳水化合物能量比均无显著差异;同样,一年和二年生叶($W = 265, P = 0.781$)、一年和多年生叶($W = 218, P = 0.574$)、二年和多年生叶($W = 326, P = 0.389$)间的脂肪能量比差异均不显著(图 5b, 表 1)。

3 讨论

食物为动物生存提供能量,食物中的蛋白质、脂肪和碳水化合物是能量的主要物质来源。营养几何模型主要关注各种营养物质的组成比

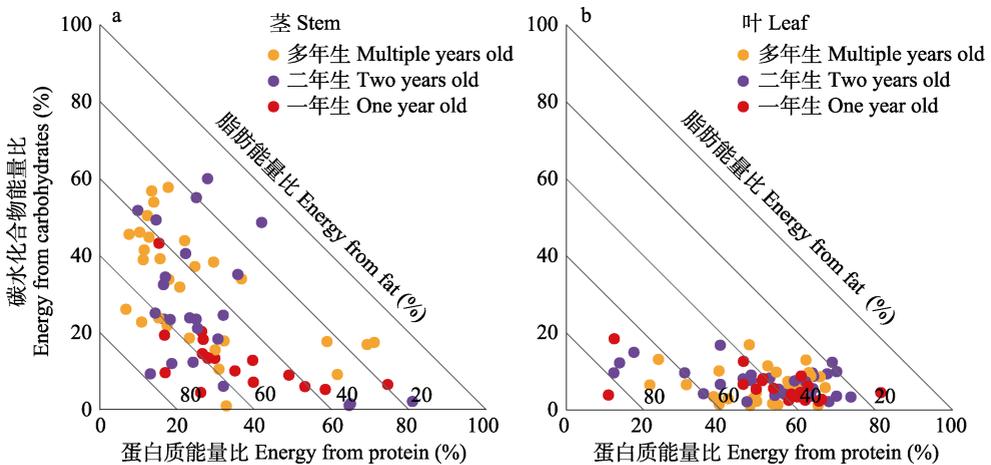


图 5 不同年龄石棉玉山竹的茎 (a) 和叶 (b) 营养能量比

Fig. 5 Nutrient-to-energy ratios in stems (a) and leaves (b) of *Yushania lineolata* at different ages

例，尤其是这些营养物质为动物提供的能量占比，通过构建营养能量比的几何模型，可以直观地反映食物质量，分析其对动物觅食策略的影响（Mayntz et al. 2009, Raubenheimer et al. 2009, Machovsky-Capuska et al. 2016）。由于消化系统结构和功能的差异，不同动物获取能量的方式也有差异，例如，食草动物在肠道菌群的协助下消化植物纤维素来获取能量，而典型食肉动物的能量主要来自于肉类蛋白和脂肪。

研究表明，尽管大熊猫主要以各种竹子为食，但其能量来源仍与食肉动物相似，即主要通过利用食物中的蛋白质来获取能量（Nie et al. 2019）。本研究利用营养几何模型比较了两种竹子不同器官的营养能量比发现，作为同域分布的竹种，其不同器官的营养物质能量比基本无显著差异，但峨热竹竹叶的蛋白质能量比显著高于石棉玉山竹，这与该区域大熊猫主要以该竹为食相符。前期研究发现，峨热竹是小相岭山系大熊猫的首选食物，大熊猫全年取食竹叶的时间也最长（魏辅文等 2000），这可能与其竹叶中存在较高比例的蛋白质相关。

大熊猫季节性的食物转换主要受食物中的蛋白质含量所驱动，竹笋中富含蛋白质，也是大熊猫最喜爱的食物类型，对大熊猫个体及幼仔发育至关重要（胡锦涛等 1985, 潘文石等 2001）。峨热竹和石棉玉山竹笋中蛋白质能量比显著高于叶和茎，而叶中又显著高于茎，叶和笋中蛋白质提供的能量均超过了 50%，这与前期关于秦岭大熊猫主食竹能量比的研究结果类似（Nie et al. 2019）。同时，也很好解释了之前关于小相岭山系大熊猫营养对策的研究，即除了新鲜竹笋外，大熊猫喜欢当年萌发的新鲜竹叶，竹茎则在冬季较多被选择（魏辅文等 2000）。峨热竹和石棉玉山竹笋茎中的碳水化合物和脂肪能量比均显著高于叶和笋，即茎可为大熊猫提供更多的能量。多项研究表明，大熊猫多在冬春季采食竹茎，即使在竹叶全年均可获得的秦岭地区，其在冬春季也会采食一定的竹茎，推测可能与该时间段的繁殖交配活动对

能量的需求有关（潘文石等 2001）。

对不同竹龄的峨热竹和石棉玉山竹茎和叶营养能量比的比较分析显示，一年龄竹茎的蛋白质能量比均较高，而碳水化合物则在多年生茎中表现为更高。由于笋中的蛋白质含量最高，而一年生茎是从老笋生长而来，仍含有较高的蛋白质；碳水化合物则为光合作用的直接产物，多年生竹子长期光合作用积累使得其碳水化合物含量较高。本研究没有发现脂肪在不同年龄竹茎之间有显著差异，可能与脂类的合成过程相关。同样，不同竹龄的叶中蛋白质、碳水化合物和脂肪的营养能量比均没有显著差异，这与之前的研究结果存在一定差异。针对秦岭大熊猫主食竹的研究发现，一年生竹子的叶中蛋白质含量略高于二年和多年生竹叶，推测可能与竹种差异有一定的关系（潘文石等 2001, Nie et al. 2015）。

本研究利用营养几何学分析方法对大熊猫国家公园栗子坪片区这一大熊猫小种群分布区和圈养个体放归地的主食竹进行分析，研究发现大熊猫两种主食竹的常量营养物质可为大熊猫提供的营养能量比与大熊猫其他种群分布区（如秦岭）非常相似。从营养能量平衡的角度来看，本研究区域的竹子质量完全适宜于野生种群和放归个体的能量所需。未来需要进一步加强栖息地，尤其是竹林的保护、恢复与管理工作，如通过竹子栽培以促进竹林恢复以及控制人为采笋对大熊猫觅食带来的负面影响等，从而更好地保护该区域濒危的大熊猫小种群。

参 考 文 献

- Emlen J M. 1966. The role of time and energy in food preference. *The American Naturalist*, 100(916): 611–617.
- Hixon M A. 1982. Energy maximizers and time minimizers: theory and reality. *The American Naturalist*, 119(4): 596–599.
- Hong M S, Wei W, Yang Z S, et al. 2016. Effects of timber harvesting on *Arundinaria spanostachya* bamboo and feeding-site selection by Giant Pandas in Liziping Nature Reserve, China. *Forest Ecology and Management*, 373: 74–80.

- Hong M S, Wei W, Zhou H, et al. 2019. Creative conservation in China: releasing captive Giant Pandas into the wild. *Environmental Science and Pollution Research*, 26(30): 31548–31549.
- MacArthur R H, Pianka E R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100(916): 603–609.
- Machovsky-Capuska G E, Senior A M, Simpson S J, et al. 2016. The multidimensional nutritional niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(5): 355–365.
- Mattson W J Jr. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 119–161.
- Mayntz D, Nielsen V H, Sørensen A, et al. 2009. Balancing of protein and lipid intake by a mammalian carnivore, the mink, *Mustela vison*. *Animal Behaviour*, 77(2): 349–355.
- Nie Y G, Wei F W, Zhou W L, et al. 2019. Giant Pandas are macronutritional carnivores. *Current Biology*, 29(10): 1677–1682.e2.
- Nie Y G, Zhang Z J, Raubenheimer D, et al. 2015. Obligate herbivory in an ancestrally carnivorous lineage: the Giant Panda and bamboo from the perspective of nutritional geometry. *Functional Ecology*, 29(1): 26–34.
- Pyke G H, Pulliam H R, Charnov E L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology*, 52(2): 137–154.
- Raubenheimer D. 2011. Toward a quantitative nutritional ecology: the right-angled mixture triangle. *Ecological Monographs*, 81(3): 407–427.
- Raubenheimer D, Simpson S J, Mayntz D. 2009. Nutrition, ecology and nutritional ecology: toward an integrated framework. *Functional Ecology*, 23(1): 4–16.
- Rothman J M, Raubenheimer D, Chapman C A. 2011. Nutritional geometry: gorillas prioritize non-protein energy while consuming surplus protein. *Biology Letters*, 7(6): 847–849.
- Simpson S J, Raubenheimer D. 2005. Obesity: the protein leverage hypothesis. *Obesity Reviews*, 6, 133–142.
- 国家林业和草原局. 2021. 全国第四次大熊猫调查报告. 北京: 科学出版社.
- 胡锦涛. 1990. 大熊猫生物学研究与进展. 成都: 四川科学技术出版社.
- 胡锦涛, 夏勒, 潘文石, 等. 1985. 卧龙的大熊猫. 成都: 四川科学技术出版社.
- 潘文石, 吕植, 朱小健, 等. 2001. 继续生存的机会. 北京: 北京大学出版社.
- 邱占祥, 祁国琴. 1989. 云南禄丰晚中新世的大熊猫祖先化石. *古脊椎动物学报*, 27(3): 153–169, 237.
- 四川省林业厅. 2015. 四川的大熊猫: 四川省第四次大熊猫调查报告. 成都: 四川科学技术出版社.
- 魏辅文, 王祖望, 冯祚建. 2000. 冶勒自然保护区大熊猫和小熊猫种群能流分析. *动物学报*, 46(3): 287–294.
- 周宏, 袁施彬, 杨志松, 等. 2014. 四川栗子坪自然保护区夏季大熊猫食性与主食竹生物量的关系. *兽类学报*, 34(1): 93–99.