

野生大熊猫生态学研究进展与前瞻

魏辅文^{1*} 张泽钧² 胡锦涛²

(1 中国科学院动物研究所, 北京 100101)

(2 西华师范大学珍稀动植物研究所, 南充 637000)

摘要: 在现代食肉目动物中, 大熊猫无疑是最为引人注目的物种之一, 既在科学上具有重要的研究价值, 同时亦是世界自然保护的象征。自 20 世纪 80 年代初期我国政府与世界自然基金会合作开展野生大熊猫生态学研究以来, 迄今已积累了大量有关该物种及其栖息地的生态学知识, 近年来 3S 技术及分子生物学技术的推广应用将野生大熊猫生态学研究提升到了一个崭新的高度。本文在综合大量历史文献的基础上, 从栖息地生态学、觅食生态学、繁殖生态学、行为生态学、分子生态学、种群生态学和群落生态学等不同方面就野生大熊猫生态学的研究现状进行了梳理, 力图归纳已有研究发现, 阐明研究结果的科学价值及在保护生物学上的意义。同时, 结合研究与保护管理工作的需要, 对未来研究方向进行了前瞻。

关键词: 大熊猫; 生态学; 研究; 保护

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2011) 04-0412-10

Research advances and perspectives on the ecology of wild giant pandas

WEI Fuwen^{1*}, ZHANG Zejun², HU Jinchu²

(1 Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

(2 Institute of Rare Animals and Plants, China West Normal University, Nanchong 637000, China)

Abstract: Among the order Carnivora, the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*) is one of the most attractive animals, possessing high value for scientific research and being a symbol of worldwide nature conservation. In early 1980s, the Chinese government, cooperating with the WWF in initiated a research project on wild giant pandas in Wolong Nature Reserve. Since then, extensive research activities have been conducted in different mountain ranges inhabited by the animal. The application of new techniques such as 3S (GIS, RS, GPS) and molecular markers in the ecological study of the giant panda has greatly improved our understanding of its ecology. To date, a huge body of knowledge and information has been accumulated, potentially helpful for developing adaptive conservation strategies. In this paper, we summarize research findings and progress in understanding the ecology of wild giant pandas during the past 30 years on various aspects, including habitat ecology, feeding ecology, reproductive ecology, behavioral ecology, molecular ecology, population ecology and community ecology. Meanwhile, given the demands of research and management, future research directions are suggested.

Key words: Conservation; Ecology; Giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*); Research

1869 年, 法国神甫戴维 (Père Armand David) 在四川穆坪 (今宝兴县境内) 发现了大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*), 由此掀起了世界性的“大熊猫热”。1961 年, 世界自然基金会 (World Wide Fund for Nature, WWF) 成立, 大熊猫因其广泛认可度和影响力被选作为该组织会旗和会徽的标志, 并逐渐发展成为世界自然保护的象征。大熊猫吸引世人眼球的不仅在于其憨态可掬的脸庞和黑白相间

的体色, 漫长的进化历史、特化的食性以及对环境适应性的特点更吸引了科学家的关注。

对野生大熊猫生态习性的认识最早见于西方一些博物学家到我国西部山区的考察散记中, 如 Sheldon 于 1937 年在《Notes on the Giant Panda》中报道“大熊猫主要活动于有竹子分布的环境”(见张泽钧和胡锦涛, 2000)。新中国成立后, 我国科学工作者于 20 世纪 60 年代中期开始了野生大熊猫

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30830020)

作者简介: 魏辅文 (1964-), 研究员, 主要从事大熊猫等濒危动物生态学与保护生物学研究。

收稿日期: 2011-02-21; 修回日期: 2011-08-24

* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: weifw@ioz.ac.cn

生态学研究工作，并对王朗自然保护区内大熊猫的分布与数量进行了摸底调查（王朗自然保护区大熊猫调查组，1974）。70年代中期，我国政府组织了全国第一次大熊猫调查（1974~1977），初步摸清了该物种在我国的分布与资源状况。随后，胡锦涛等在卧龙自然保护区五一棚区域建立了大熊猫野外生态观察研究站，在与世界自然基金会合作研究的基础上出版了《卧龙的大熊猫》一书。80年代中期以后，有关野生大熊猫生态学研究工作逐渐在不同山系深入开展，先后建立了岷山唐家河白熊坪、凉山马边大风顶暴风坪、相岭冶勒石灰窑、秦岭佛坪三官庙、秦岭长青以及邛崃蜂桶寨汪家沟等观察站，并取得了一系列研究成果。国家林业局在1985~1988年、1999~2003年还分别组织开展了全国第二次及第三次大熊猫调查工作。

在大熊猫生态学研究中，特别值得指出的是新技术的推广应用推动了研究工作的进一步深入。一是3S技术的应用和推广有力地促进了野生大熊猫栖息地利用及评估工作的开展，提高了栖息地保护管理的水平。二是现代分子生物学和基因组学的应用对揭示大熊猫种群历史、探讨种群数量调查方法及生态学规律（如迁移扩散机制）等起到了重要推动作用，并将大熊猫生态学及保护生物学研究提升到了一个崭新的高度。

近30年来，有关野生大熊猫生态学研究涉及到数量、分布、生态、行为、适应、进化以及遗传等广阔领域，新的学术思想与研究成果大量涌现。这一方面充实和深化了对大熊猫生态习性的认识，但另一方面，不断积累的知识亦可使人们迷失于信息的海洋之中，从而丧失对未来研究脉络的准确把握。为此，本文梳理了这一时段内大熊猫生态学领域的主要研究进展，阐明其在科学与保护上的重要意义，并对未来的研究方向进行了前瞻。相关报道内容既可为科研工作者在未来开展研究活动时提供参考，同时亦可为主管部门所借鉴以采取必要措施促进野生大熊猫保护工作的完善。

1 主要进展

1.1 栖息地生态学

1.1.1 大熊猫对栖息地的选择与利用

野生大熊猫在对栖息地的利用上表现出了明显的选择性，平缓的坡度通常被认为是大熊猫利用栖息地的普遍特征（胡锦涛等，1985；魏辅文等，1996a；Wei *et al.*，1999，2000；Zhang *et al.*，2006，2009）。除此之外，大熊猫尚可能偏好倒木

或树桩密度较小、老笋密度较大的微生境（Wei *et al.*，2000）。在冶勒自然保护区，冉江红等（2003）发现放牧对竹类的生长和盖度会造成影响，并进而影响了大熊猫对栖息地的利用。在王朗自然保护区，大熊猫明显回避有森林采伐和牲畜放牧的生境（曾宗永等，2002）。此外，Qi等（2011）发现雌、雄大熊猫有不同的栖息地利用模式，Zhang等（2011）基于国家林业局第三次全国大熊猫调查数据，采用信息论方法从景观水平上探讨了大熊猫的栖息地选择，发现除竹子这一必然因素外，大熊猫更愿意选择生活在未经砍伐的或者未曾受到人类活动影响的原始林中，保护原始林对于保护大熊猫这一极具代表性的濒危物种将具有非常重要的意义。

1.1.2 野生大熊猫栖息地质量评价

野生大熊猫栖息地质量评价探讨的内容主要包括其栖息地质量及空间格局，目前几乎所有研究均表明大熊猫栖息地破碎化较为严重。导致破碎的原因主要包括人为活动（如农田开垦、公路建设等）及一些环境因素（如河流、高山等）的阻隔等（欧阳志云等，2001；刘雪华等，2006；Qi *et al.*，2009）。Liu（2001）认为卧龙自然保护区建立后的30多年，其栖息地破碎化较建立初期时更为严重。张爽等（2004）发现秦岭中段南坡各自然保护区（佛坪、长青和观音山）在景观格局上存在显著差异，并进而对大熊猫的空间分布格局造成了明显影响。刘雪华等（2006）分别对秦岭大熊猫栖息地质量、痕迹分布与景观格局间的关系进行了分析。Shen等（2008）就岷山大熊猫现有分布格局与保护现状进行了对比分析，发现目前该山系大约45%的核心栖息地位于保护区外，聚居区及道路等因素导致了30.4%~44.5%核心栖息地的丧失。Feng等（2009）通过马氏距离法对秦岭佛坪、观音山自然保护区大熊猫栖息地质量进行了评价，发现核心区域的分布与道路及村落的出现存在负相关关系。Xu等（2009）分析了“5·12”汶川大地震后岷山南部大熊猫栖息地面积的变化，发现地震破坏了该区域约23%的大熊猫栖息地，震后保护区内大熊猫栖息地破碎化程度较区外更高。

大熊猫栖息地质量评价的准确性与可靠性受制于多方面的因素：（1）生境选择的研究结果。动物的生境选择是一弹性行为，不同区域的大熊猫在生境选择上可能具有不同的特点（张泽钧和胡锦涛，2000）。因此，将某个或某些区域大熊猫生境

选择的特点推广到大熊猫分布的所有山系并进行栖息地质量评价是需要慎重考虑的；(2) Linderman 等 (2005) 和 Zhang 等 (2011) 指出，林下层 (竹林) 对大熊猫栖息地的数量及空间分布具有显著影响。然而，目前许多有关大熊猫栖息地质量评价的研究还未考虑林下层方面的因素；(3) 动物的扩散能力在确定栖息地破碎化程度上至关重要，缺乏动物扩散能力方面的考虑所得到的研究结果将是不完整的。此外，目前有关大熊猫栖息地质量评价的研究尚停留在对栖息地属性的定性或定量“描述”上，缺乏景观格局与生态过程相互关联等方面的深入研究。

1.1.3 人为因素对大熊猫及其栖息地的影响

Liu 等 (1999a, 1999b) 评价了人为因素对卧龙自然保护区内大熊猫栖息地的潜在影响，发现随着人口增长，大熊猫栖息地的数量和质量都将不断地下降，降低人口出生率及鼓励人口外迁能够减轻对大熊猫栖息地的负面影响。An 等 (2001, 2006) 发现人口年龄结构和耕地面积影响了薪柴的消耗量，提供廉价的电力及改善年龄结构能显著促进大熊猫栖息地的保护。Linderman 等 (2005) 的研究显示，未来 30 年内人为影响将导致该保护区内高达 16% 的大熊猫栖息地丧失，控制家庭活动范围有利于维持区内现有的栖息地水平。

1.2 觅食生态学

胡锦矗等 (1985) 在卧龙自然保护区就大熊猫觅食时对冷箭竹 (*Bashania faberi*) 和拐棍竹 (*Fargesia robusta*) 的选择进行了探讨。类似的工作后来分别在秦岭、凉山、小相岭等山系得到了进一步开展 (潘文石等, 1988; 魏辅文等, 1996a, 1996b, 1997; Wei *et al.*, 1999)。Wei 等 (1999) 总结了大熊猫在觅食对策方面发展出的一系列适应性行为特征，包括：(1) 选择环境中营养质量最为丰富的竹种为食物；(2) 摄食营养质量最为丰富的部分 (如竹叶和竹笋)；(3) 对竹龄具有明显选择，偏好粗壮新笋及幼竹。竹子是一类营养质量较低的食物 (纤维素含量高，可利用的细胞成分，如粗脂肪、粗蛋白的含量低)，大熊猫在摄食时所表现出来的选择性有助于物质和能量摄入的优化，以满足日常生活的需要 (胡锦矗等, 1985; Wei *et al.*, 1999)。

大熊猫对摄入竹子内干物质的消化利用率较低，并受季节及食物成分的影响，通常对竹笋的消化利用率最高 (胡锦矗等, 1985; 魏辅文等,

1997; 何礼等, 2000)。除粗蛋白和粗脂肪外，大熊猫尚能部分消化纤维素和半纤维素 (Dierenfeld *et al.*, 1982; 潘文石等, 1988, 2001; 何礼等, 2000)。大熊猫的日能量摄入受季节的影响，并略高于日能量支出，因此营养保险系数差 (胡锦矗等, 1985; 魏辅文等, 1997; 何礼等, 2000)。从能量利用及资源储藏量之间的对比来看，栖息环境中的大熊猫的食物资源似乎十分丰富 (胡锦矗等, 1985; 魏辅文等, 1997, 2000; 何礼等, 2000)。

在对觅食场所的选择上，大熊猫偏好坡度比较平缓的区域 (胡锦矗等, 1985; Reid and Hu, 1991; 魏辅文等, 1996a; Wei *et al.*, 2000; Zhang *et al.*, 2006, 2009)。在平缓的区域内觅食有利于大熊猫节省活动中的能量消耗 (胡锦矗等, 1985; Wei *et al.*, 2000a)，或者有助于其释放前肢以抓握竹枝 (Reid and Hu, 1991)。此外，平缓的区域往往分布有更多大熊猫所偏好的食物资源，因此大熊猫偏好平缓的区域亦可能与觅食有关 (Zhang *et al.*, 2006)。Zhang 等 (2009) 以老笋为指标，就大熊猫何时离开觅食斑块进行了探讨，发现当老笋密度降低到环境平均密度时，大熊猫将离开采食场而寻找、进入下一个觅食斑块。

胡锦矗等 (1985)、潘文石等 (1988, 2001) 和孙宜然等 (2010) 还分别对不同山系大熊猫主食竹内营养成分及微量元素含量进行了分析。与此同时，许多植物学工作者亦就大熊猫主食竹的生态学特性展开了研究。秦自生等 (1992, 1994a, 1994b)，秦自生和 Taylor (1992) 系统探讨了冷箭竹、拐棍竹等竹种的生物学特性、生物量、种群结构以及自然更新；王金锡等 (1991) 探讨了缺苞箭竹 (*Fargesia denudata*) 的生长发育及自然更新规律；田星群 (1991) 报道了秦岭山地巴山木竹 (*Bashania fargesii*) 和秦岭箭竹 (*Fargesia qinlingensis*) 开花后的自然更新。

1.3 繁殖生态学

野生大熊猫性比约为 1:1 (魏辅文和胡锦矗, 1994; 潘文石等, 2001)。四川野生雌性大熊猫约 6.5 岁初发情，7.5 岁交配产仔，20 岁繁殖基本结束；雄性约 7.5 岁初发情，8.5 岁能获交配权，20 岁繁殖基本结束 (魏辅文和胡锦矗, 1994)。四川野生大熊猫年繁殖率约 62.5%，其中单胞胎约 58.3%，双胞胎约 4.2% (魏辅文和胡锦矗, 1994)。秦岭大熊猫的繁殖生态学特性似乎和四川略有不同。在长青自然保护区，雌性和雄性大熊猫

性成熟年龄都是 4.5 岁，幼仔出生率为 0.654 仔/年，周岁存活率为 59.5%，平均胎间隔为 2.17 年（潘文石等，2001）。

四川野生大熊猫多在每年 4 月上、中旬发情交配（魏辅文和胡锦矗，1994），而秦岭野生大熊猫发情交配的时间多集中于每年 3 月中、下旬（潘文石等，2001）。野生大熊猫幼仔出生时间集中在每年 8 月中、下旬及 9 月上旬。大熊猫新生幼仔重量仅约为母体重量的 1/933，发育程度极差；幼仔出生后母体将在洞穴内度过 1~2 周的禁食期（胡锦矗等，1985；潘文石等，2001；Zhu *et al.*, 2001）。四川大熊猫多以树洞为产仔洞穴，而秦岭大熊猫多在石洞内产仔，适宜的产仔洞穴对幼仔顺利存活至关重要（Zhang *et al.*, 2007）。总体而言，四川与秦岭大熊猫在诸多生态习性上的不同一方面既可能反映了适应局部栖息环境的结果，在另一方面，栖息地隔离所导致的遗传交流的中断亦可能加剧了不同种群之间的分化。

1.4 行为生态学

野外观察大熊猫行为极为不易，导致目前有关野生大熊猫行为研究的报道极少，仅有几例。王雄清（1987）对卧龙自然保护区内野生大熊猫的追逐交配行为进行了观察；潘文石等（2001）长期跟踪观察了长青自然保护区内野生大熊猫发情交配及产仔育幼等过程；雍严格等（2004）报道了佛坪自然保护区三官庙区域野生大熊猫的求偶交配现象。然而，上述相关报道均为描述性的，涉及野生大熊猫行为发育、表达、功能及适应意义的研究迄今空白。

有关野生大熊猫巢域及其空间利用的研究主要通过佩戴无线电颈圈进行。在四川邛崃卧龙自然保护区，胡锦矗等（1985）发现大熊猫巢域面积约 3.9~6.2 km²。在陕西秦岭长青自然保护区，雄性大熊猫巢域面积约为 7.6~28.9 km²，雌性的略小，约为 3.3~20.2 km²（潘文石等，2001）。然而，大熊猫巢域面积的大小似乎受定位精度的明显影响。山区地形崎岖，植被茂密，无线电信号反射现象较为严重。此外，通过判断信号强弱以确定目标个体方位的准确性似乎亦受监测者主观意识所影响，尤其在目标动物与监测者之间距离较远的情况下，方向判断上微小的偏差均可导致较大的定位误差。

大熊猫个体之间巢域重叠现象非常普遍。雄性大熊猫更多地体现了分散利用巢域的模式，而雌性

大熊猫似乎有集中利用的核域，并限制其他同性个体的进入（胡锦矗等，1985）。

野生大熊猫日均移动距离 400~500 m（胡锦矗等，1985；潘文石等，2001）。然而，秦岭大熊猫表现出了明显的季节性迁移模式：每年 6 月初逐渐上迁进入夏居地（秦岭箭竹林）中，而在 9 月中旬之后则逐渐下迁返回冬居地（巴山木竹林）中（雍严格等，1994；潘文石等，2001）。四川大熊猫似乎没有如此明显的季节性迁移规律。以卧龙自然保护区为例，该地大熊猫一年中约 70% 的时间均生活在海拔较高的冷箭竹林中觅食，仅在春季拐棍竹萌发新笋时下移采食新笋，而后随着新笋萌发的海拔逐渐增高，大熊猫攀食新笋重新返回冷箭竹林中（胡锦矗等，1985；胡锦矗，2001）。

四川与秦岭大熊猫在活动节律上表现出了明显不同的模式。四川大熊猫（如在卧龙自然保护区）分别具有晨、昏活动高峰（胡锦矗等，1985），而秦岭大熊猫（如在长青自然保护区）在日活动节律上为单峰型，活动高峰出现在下午 13:00~17:00（潘文石等，2001）。四川大熊猫表现出昼夜兼行的特点，而秦岭大熊猫的白昼活动率显著高于夜间。四川大熊猫日活动率约 60%，远高于秦岭大熊猫的 49%（胡锦矗等，1985；潘文石等，2001）。大熊猫的活动节律似乎受食性（食谱组成的季节变化）、繁殖状态（发情交配、产仔育幼等）等因素的影响，活动期与休息期的交替间隔有利于大量摄食并保持消化道的充盈状态，从而尽可能多地从竹子中获取物质和能量（胡锦矗等，1985）。

1.5 分子生态学

早期有关大熊猫遗传学的研究主要致力于其系统发育的确定，如 O'Brien 等（1985）、Zhang 和 Ryder（1993）等。所有这些研究表明大熊猫应归入熊科或应单列为大熊猫科。

通过非损伤性取样方法获取遗传物质以开展大熊猫种群遗传及分子生态学的研究在近 20 多年来备受关注。Ding 等（1998）从大熊猫粪便及气味标记物中提取出了高质量的 DNA。Zhang 等（2006）对大熊猫粪便 DNA 提取方法进行了改进。方盛国等（1996，1997a，1997b）和 Wan 等（2003）自主研制了大熊猫 DNA 指纹探针技术，对圈养大熊猫父权鉴定、野生大熊猫种群数量及遗传多样性现状、不同山系野生大熊猫种群间的遗传分化等展开了研究，并认为秦岭大熊猫为一独立亚

种。

与其他分子标记相比,微卫星 DNA 具有多态性高、易于检测等优点。张亚平等 (1997) 率先进行了大熊猫微卫星的筛选, Lü (2001) 和张志和等 (2003) 分别应用筛选的微卫星进行了野生大熊猫种群遗传模式及圈养大熊猫父权鉴定等方面的研究工作。通过传统生态学与分子生物学手段的结合, Zhan 等 (2006, 2007, 2009) 的调查表明, 王朗自然保护区内大熊猫种群数量超过该地第三次全国大熊猫调查结果的一倍以上, 野生大熊猫表现出了与其他大多数兽类截然不同的偏雌扩散模式。Zhang 等 (2007) 的研究结果表明, 野生大熊猫种群目前仍保持着较高的遗传多样性, 秦岭与四川大熊猫种群之间已表现出了明显的遗传分化, 在就地保护上应单独作为一个管理单元对待。Zhu 等 (2010a, 2010b, 2011) 发现在大相岭和小相岭山系, 景观特征部分影响了种群之间的基因交流, 小相岭孤立小种群在近 250 年来经历了急剧的衰减, 如果保持目前的隔离状态, 在环境、遗传以及统计学等因素的作用下将走向消亡, 并建议实施放归等拯救工作。Hu 等 (2010a, 2010b) 发现, 凉山大熊猫种群因栖息地丧失和破碎化在近 1000 年来经历了一个严重的种群下降过程; 基于空间遗传格局的分析显示, 在山系的尺度上大熊猫的扩散也呈偏雌模式。

1.6 种群生态学

尽管在调查方法上备受争议, 然而全国 3 次大熊猫调查仍提供了一个估计野生大熊猫种群数量的切实可行的基本方法。从全国第一次大熊猫调查到第二次之间的短短十多年时间内, 野生大熊猫种群数量下降了一半以上, 并从凤县、江油、汉源等县境内消失。全国第三次大熊猫调查结果显示野生大熊猫种群数量约为 1 600 只 (严旬, 2005), 并被分割为 20 ~ 30 个大、小不等的小种群 (胡锦矗, 2001)。如果 Zhan 等 (2006) 利用精确的分子生物学调查方法取得的研究结果在其他分布区域得到进一步验证的话, 那么全国野生大熊猫种群数量可能远高于原来的估计值, 估计在 2 000 ~ 3 000 只。

从目前已知的研究结果来看, 野生大熊猫种群具有正的内禀增长率, 显示种群数量具有增长的潜力 (魏辅文等, 1989; 潘文石等, 2001)。夏武平和胡锦矗 (1989) 通过 Leslie 矩阵预测了卧龙自然保护区五一棚区域大熊猫该种群的发展趋势。Wei 等 (1997) 率先利用漩涡模型分析了卧龙自然保

护区内五一棚区域大熊猫种群未来 100 年的发展动态, 发现近交衰退、竹子开花等对该种群发展有显著影响。李欣海等 (1997) 通过漩涡模型模拟发现佛坪自然保护区内大熊猫种群数量在未来 100 年内大体稳定, 略有下降的趋势, 并对环境波动、灾害和栖息地变化等较为敏感。在不考虑近亲繁殖、灾害等因素的情况下, 张泽钧等 (2002b) 通过漩涡模型模拟发现唐家河自然保护区内大熊猫种群在未来 100 年内总体上保持稳定, 提高环境容纳量及补充外来个体等措施能在不同程度上有利于该种群的长期存活。

1.7 群落生态学

与大熊猫一样, 小熊猫也是食肉目动物中在食性上特化为以竹为生的一种特殊兽类, 具有很高的科学研究价值。在四川西部, 小熊猫与大熊猫大体同域分布于岷山、邛崃山、大相岭、小相岭及凉山山系 (胡锦矗等, 1985; Wei *et al.*, 1999)。在食性相近及空间分布范围上彼此重叠的情况下, 大、小熊猫何以能共存至今? Wei 等 (1999, 2000)、张泽钧等 (2002a)、Zhang 等 (2004, 2006) 和 Qi 等 (2009) 分别从食性、觅食对策、空间利用等方面进行了全面探讨, 主要研究结论如下:

(1) 尽管大、小熊猫均以竹子为生, 但在食性上并不完全相同。竹子成分占大熊猫年食谱组成的 99% 以上, 除此之外, 大熊猫也偶尔摄食其他动物的尸体 (胡锦矗等, 1985)。在小熊猫年食谱组成中, 竹子成分所占比例达 90% 以上, 秋季小熊猫亦喜食花楸等植物的浆果 (Wei *et al.*, 1999; 杨建东等, 2007; Zhang *et al.*, 2009)。

(2) 大熊猫几乎利用竹子地上器官的每一部分, 包括竹叶、竹茎、竹枝以及新笋等; 而小熊猫仅利用竹叶和新笋 (胡锦矗等, 1985; Wei *et al.*, 1999; 杨建东等, 2007; Zhang *et al.*, 2009)。在对新笋的利用上, 大熊猫偏好高而粗的新笋, 而小熊猫偏好的新笋较矮 (胡锦矗等, 1985; Wei *et al.*, 1999)。

(3) 大、小熊猫表现出了明显不同的微生境利用模式。大熊猫偏好坡度比较平缓的微生境, 而小熊猫频繁活动于坡度较陡的区域, 在这些地方往往有倒木或树桩出现 (Wei *et al.*, 2000; 张泽钧等, 2002a; Zhang *et al.*, 2004, 2006; Qi *et al.*, 2009)。Zhang 等 (2006) 进一步指出, 两种熊猫在微生境利用上的分割与对环境资源的竞争无关, 体型大小及不同的生理、生态需求导致了两者空间

利用上的不同，并进而有利于彼此之间的同域共存。

2 研究前瞻

2.1 大熊猫—竹子的协同进化机制

植物与植食性动物在长期协同进化的过程中，植物会形成一系列防卫机制以抵御或减弱植食性动物的摄食，植食性动物亦会发展出许多生理、生态、行为等方面的策略以从食物中获取足够的物质和能量，并避免或减弱植物防卫机制所可能导致的伤害 (Dearing *et al.*, 2005)。前人多从大熊猫的视觉探讨了如何实现摄食过程能量收益的最大化，然而对竹子可能存在的反摄食机制的认识却基本处于空白。当前全球气候变化已对濒危动物造成了巨大压力 (Chen *et al.*, 2011)，在此背景下，研究大熊猫—主食竹子协同进化机制及其适应性管理策略对保存这一物种具有重要的意义。

2.2 大熊猫扩散原因及进化意义

扩散通常是指有机体离开出生地向外单方向运动进入繁殖地或融入其它社群的过程 (Nathan, 2001)。就个体而言，扩散带来的好处主要是繁殖方面的，如交配机会的获得，然而却可能付出生存方面的代价—扩散个体较居留个体有更高的死亡率 (Waser, 1996)。胡锦矗等 (1985) 报道了雄性亚成体的扩散现象，潘文石等 (2001) 报道了 2 例雌性亚成体的扩散现象。而 Zhan 等 (2007) 采用分子生物学方法，揭示了精细尺度 (保护区) 上野生大熊猫种群内部存在的偏雌扩散现象，并提出了繁殖资源竞争假说。Hu 等 (2010b) 进一步在山系尺度发现了大熊猫偏雌扩散模式。然而，有关野生大熊猫扩散的原因及进化意义尚需要进一步探讨。

2.3 繁殖生态学：影响种群动态限制因子的揭示

魏辅文和胡锦矗 (1994) 报道了卧龙自然保护区大熊猫的繁殖状况。潘文石等 (2001) 和 Zhu 等 (2001) 获取了长青自然保护区内野生大熊猫种群的一些基础繁殖参数。大熊猫一般一胎一仔或二仔，偶或三仔。初生幼仔发育程度极低，出生后将在洞穴环境中度过 3~4 月不等的洞穴生活期 (潘文石等, 2001)。因此，适宜产仔洞穴的获得对保障幼仔存活极为重要 (Zhang *et al.*, 2007)。此外，母体大熊猫在育幼期间存在频繁更换育幼洞穴的现象。更换育幼洞穴对幼仔的存活可能是一极大挑战，然而对其生态及进化机制却知之甚少。

2.4 野生大熊猫行为的发育、表达及其多样性

动物行为是基因与环境相互作用的结果，行为表达可能因环境条件的不同而表现出相当“弹性”。作为一种山地林栖动物，迄今仅有的野生大熊猫行为观察仅集中在交配和育幼方面 (胡锦矗等, 1985; 王雄清, 1987; 潘文石等, 2001; 雍严格等, 2004)，有关野生大熊猫行为发育、表达等方面的知识极其缺乏。尤须指出的是，圈养环境下大熊猫刻板行为的普遍存在 (Shepherdson *et al.*, 1998; Swaisgood *et al.*, 2001, 2003; Liu *et al.*, 2003)，从另一个方面说明了改善圈养大熊猫的饲养繁殖对这些知识的迫切需要。

2.5 婚配制度与配偶选择

就濒危野生动物而言，有关婚配制度及配偶选择的研究对促进孤立小种群的保护至关重要 (Blumstein, 1998; Wedekind, 2002)。婚配制度对有效种群大小有全面影响，并进而影响到种群遗传多样性的维持 (Parker and Waite, 1997)。野生大熊猫一年中大多数时间都过着独栖的生活 (繁殖期和母-幼关系期除外)。然而，普遍的巢域重叠及多样化的通讯方式却使相邻个体之间频繁地发生社会联系成为可能。此外，大熊猫为季节性单发情动物，每年 3~4 月为其发情交配期，然而雌体发情高峰期仅持续 1~3 d (Kleiman, 1983; 胡锦矗等, 1985)。从目前基于野外直接观察的报道来看，野生大熊猫婚配制度似乎存在多种可能的模式，然而决定婚配模式和配偶选择的机制需要进一步深入探讨。

2.6 大熊猫栖息地生态学：从景观到遗传

景观是具有时空异质性的一块区域 (至少在关注的某一因素上)，景观生态学则主要关注于环境的时空异质性与生态过程之间的相互作用 (Turner, 2005)。通过景观生态学与种群遗传学交叉产生的一门新兴学科——景观遗传学，在融合当代空间分析技术与分子生物学研究手段的基础上，为揭示景观时空异质性对某些重要生态过程 (如扩散等) 的影响及其遗传后果提供了崭新的认识及广阔的研究前景 (Pickett and Cadenasso, 1995)。目前，有关大熊猫栖息地生态学的研究主要集中于生境选择、栖息地质量评价及影响因素分析等方面。近来，Zhu 等 (2010a, 2010b, 2011) 和 Hu 等 (2010b) 率先开展了大熊猫景观遗传学的研究工作，但仅涉及到相岭和凉山山系相对较小的大熊猫种群。为适应适宜性管理 (Adaptive management) 的需要，提高野生大熊猫保护工作的针对性

与有效性,亟需在景观格局-生态过程-遗传后果等方面展开全面、深入的研究。

毋庸费言,大熊猫是一种在科学研究与保护生物学上均备受关注的物种。自1980年中国政府与世界自然基金会(WWF)合作研究该物种以来,有关野生大熊猫生态学知识的积累急剧增长,大熊猫保护日渐深入到社会生活中的各个角落,并逐渐得到了社会的广泛认同。在离开大熊猫研究领域10来年后, Schaller (1994) 在“*The Last Panda*”中对该物种的未来充满了悲观和失望,然而最新的研究进展却表明大熊猫仍保持着一定的种群规模和较高的进化潜力 (Zhan *et al.*, 2006; Zhang *et al.*, 2007)。此外,知识的积累为制订更为科学有效的管理措施奠定了良好的基础。然而,科学研究在为人类打开一扇又一扇知识之门的同时,更多的迷惘和困惑仍不断折磨着充满好奇的人们的心智。可能正如 Swaisgood 等 (2010) 在总结近几年来大熊猫生态学研究进展时所言,“我们了解得越多,越感觉未知的越多”,在保护上的未来出路在于将不断涌现的科学知识应用于野生大熊猫管理对策的制订之中。

参考文献:

- An L., Liu J G., Ouyang Z Y., Lindeman M., Zhou S Q., Zhang H M. 2001. Simulating demographic and socioeconomic processes on household level and implications for giant panda habitats. *Ecological Modelling*, **140**: 31 - 49.
- An L., He G M., Liang, Z., Liu J G. 2006. Impacts of demographic and socioeconomic factors on spatio-temporal dynamics of panda habitat. *Biodiversity and Conservation*, **15**: 2343 - 2363.
- Blumstein D T. 1998. Female preferences and effective population size. *Animal Conservation*, **1**: 173 - 178.
- Chen I-Ching, Hill J K., Ohlemüller R., Roy D B., Thomas C D. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, **333**: 1024 - 1026
- Dierenfeld E S., Hintz H F., Robertson J B., Van Soest P J., Oftedal O T. 1982. Utilization of bamboo by the giant panda. *J Nutr*, **112**: 636 - 641.
- Dearing M D., Foley W J., McLean S. 2005. The influence of plant secondary metabolites on the nutritional ecology of herbivorous terrestrial vertebrates. *Annu Rev Evol Syst*, **36**: 169 - 189.
- Ding B., Zhang Y P., Ryder O A. 1998. Extraction, PCR amplification, and sequencing of Mitochondrial DNA from scent mark and feces in the giant panda. *Zoo Biology*, **17**: 499 - 504.
- Fang S G., Feng W H., Zhang A J., Li S C., Yu J Q., He G X., Fei L S. 1997a. Parentage determination of giant pandas through DNA fingerprint. *Acta Theriologica Sinica*, **17** (2): 92 - 99. (in Chinese)
- Fang S G., Feng W H., Zhang A J., Li S C., Yu J Q., Huang X M., He G X., Fei L S. 1997b. Comparison of genetic diversity of giant pandas between the Liangshan and Xiaoxiangling Mountains through DNA fingerprint. *Acta Theriologica Sinica*, **17** (4): 248 - 252. (in Chinese)
- Fang S G., Feng W H., Zhang A J., Yu J Q., Li X B., Huang X M., Fei L S., Chen H W., Zhang Z H., Zhang J., Yong Y G. 1996. Population number of giant pandas through DNA fingerprint in Sanguanmiao, Foping Nature Reserve. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, **2** (3): 289 - 293. (in Chinese)
- Feng T T., Van Manen F T., Zhao N X., Li M., Wei F W. 2009. Habitat assessment for giant pandas in the Qinling Mountain region of China. *Journal of Wildlife Management*, **73** (6): 852 - 858.
- He L., Wei F W., Wang Z W., Feng Z J., Zhou A., Tang P., Hu J C. 2000. Nutrition and energy strategies of giant pandas in Xiangling Mountains. *Acta Ecologica Sinica*, **20** (2): 177 - 183. (in Chinese)
- Hu J C. 2001. Research on the giant panda. Shanghai: Shanghai Science, Technology and Education Press. (in Chinese)
- Hu J C., Schaller G B., Pan W S., Zhu J. 1985. The giant panda of Wolong. Chengdu: Sichuan Science and Technology Press. (in Chinese)
- Hu Y B., Qi D W., Wang H J., Wei F W. 2010a. Genetic evidence of recent population contraction in the southernmost population of giant pandas. *Genetica*, **138**: 1297 - 1306.
- Hu Y B., Zhan X J., Qi D W., Wei F W. 2010b. Spatial genetic structure and dispersal of giant pandas on a mountain-range scale. *Conservation Genetics*, **11**: 2145 - 2155.
- Kleiman D G. 1983. Ethology and reproduction of captive giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **62**: 1 - 46.
- Li X H., Li D M., Yong Y G., Zhang J. 1997. A preliminary study on viability of giant panda population in Foping Nature Reserve. *Acta Zoologica Sinica*, **43** (3): 285 - 293. (in Chinese)
- Linderman M., An L., Bearer S., He G M., Ouyang Z Y., Liu J G. 2005. Modelling the spatio-temporal dynamics and interactions of households, landscapes, and giant panda habitat. *Ecological Modelling*, **183**: 47 - 65.
- Liu D Z., Wang Z P., Tian H., Yu C Q., Zhang G Q., Wei R P., Zhang H M. 2003. Behaviors of giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*) in captive conditions: gender differences and enclosure effects. *Zoo Biology*, **22** (1): 77 - 82.
- Liu J G. 2001. Integrating ecology with human demography, behavior, and socioeconomics: needs and approaches. *Ecological Modelling*, **140**: 1 - 8.
- Liu J G., Linderman M., Ouyang Z Y., An L., Yang J., Zhang H M. 2001. Ecological degradation in protected areas: the case of Wolong Nature Reserve for giant pandas. *Science*, **292**: 98 - 101.
- Liu J G., Ouyang Z Y., Taylor W M., Groop R., Tan Y C., Zhang H M. 1999a. A framework for evaluating the effects of human factors on wildlife habitat: the case of giant pandas. *Conservation Biology*, **13**: 1360 - 1370.

- Liu J G, Ouyang Z Y, Tan Y C, Yang J, Zhang H M. 1999b. Changes in human population structure: implications for biodiversity conservation. *Population and Environment*, **21** (1): 45 - 58.
- Liu X H, Skidmore A K, Bronsveld M C. 2006. Habitat assessment for giant pandas based on aggregated expert system and neutral network. *Chinese Journal of Applied Ecologica*, **17** (3): 438 - 443. (in Chinese)
- Lü Z, Johnson W E, Menotti-Raymond M, Yuhki N, Martenson J S, Mainka S, Huang S Q, Zhang Z H, Li G H, Pan W S, Mao X R, O'Brien S J. 2001. Patterns of genetic diversity in remaining giant panda populations. *Conservation Biology*, **15**: 1596 - 1607.
- Nathan R. 2001. The challenges of studying dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*, **16** (9): 481 - 483.
- O'Brien S J, Nash W G, Wildt D E. 1985. A molecular solution to the riddle of the giant panda's phylogeny. *Nature*, **317**: 140 - 144.
- Ouyang Z Y, Liu J G, Xiao H, Tan Y C, Zhang H M. 2001. Habitat assessment of giant pandas in Wolong Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, **21** (11): 1869 - 1874. (in Chinese)
- Pan W S, Gao Z S, Lü Z. 1988. The natural refuge of Qinling giant pandas. Beijing: Peking University Press. (in Chinese)
- Pan W S, Lü Z, Wang D J, Zhu X J, Wang H, Long Y, Fu D L. 2001. The last chance to survive. Beijing: Peking University Press. (in Chinese)
- Parker P G, Waite T A. 1997. Mating systems, effective population size, and conservation of natural populations. In: Clemmons R, Buchholtz J R eds. Behavioral approaches to conservation in the wild. Cambridge: Cambridge University Press, 243 - 261.
- Pickett S T A, Cadenasso M L. 1995. Landscape ecology: spatial heterogeneity in ecological systems. *Science*, **269**: 331 - 334.
- Qi D W, Hu Y B, Gu X D, Li M, Wei F W. 2009. Ecological niche modelling of the sympatric giant and red pandas on a mountain-range scale. *Biodiversity Conservation*, **18**: 2127 - 2141.
- Qi D W, Zhang S N, Zhang Z J, Hu Y B, Yang X Y, Wang H J, Wei F W. 2011. Different habitat preferences of male and female giant pandas. *Journal of Zoology*, London, 1 - 10.
- Qin Z S, Taylor A H. 1992b. Population dynamics and biomass of giant pandas' staple-food bamboos. *Journal of Sichuan Teachers' College (Natural Science)*, **13** (4): 268 - 274. (in Chinese)
- Qin Z S, Taylor A H, Liu J. 1992a. Research on spatial distribution of *Bashania faberi*. *Journal of Sichuan Teachers' College (Natural Science)*, **13** (2): 77 - 82. (in Chinese)
- Qin Z S, Taylor A H, Liu J. 1994b. Population structure and dynamics of giant pandas' staple-food bamboos. *Proceedings of Bamboo Research*, **13** (3): 4 - 15. (in Chinese)
- Qin Z S, Zhang Y, Yao X D. 1994a. Population dynamics of *Bashania faberi* shoots. *Journal of Sichuan Teachers' College (Natural Science)*, **15** (4): 310 - 313. (in Chinese)
- Ran J H, Liu S Y, Wang H J, Sun Z Y, Zeng Z Y, Liu S C. 2003. Effects of grazing on habitats of giant pandas in Yele Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica*, **23** (4): 288 - 294. (in Chinese)
- Reid D, Hu J C. 1991. Giant panda selection between *Bashania faberi* bamboo habitats in Wolong Reserve, China. *Journal of Applied Ecology*, **28**: 28 - 43.
- Shen G Z, Feng C Y, Xie Z Q, Ouyang Z Y, Li J Q, Pascal M. 2008. Proposed conservation landscape for giant pandas in the Minshan Mountains, China. *Conservation Biology*, **22** (5): 1144 - 1153.
- Shepherdson D J, Mellen J D, Hutchins M. 1998. Second nature: environmental enrichment for captive animals. Washington D. C.: Smithsonian Institution Press.
- Sun Y R, Zhang Z J, Li L H, Liu X Y, Wei F W, Ma Y S, Wei W, Liao F, He S W. 2010. Trace elements and nutrients of *Bashania fargesii* in the Qinling Mountains. *Acta Theriologica Sinica*, **30** (2): 223 - 228. (in Chinese)
- Swaisgood R R, Ellis S, Forthman D L, Shepherdson D J. 2003. Commentary: improving well-being for captive giant pandas: theoretical and practical issues. *Zoo Biology*, **23**: 347 - 354.
- Swaisgood R R, Wei F W, Wildt D E, Kouba A J, Zhang Z J. 2010. Giant panda conservation science: how far we have come. *Biology Letters*, **6**: 143 - 145.
- Swaisgood R R, White A M, Zhou X P, Zhang H M, Zhang G Q, Wei R P, Hare V J, Tepper E M, Lindburg D G. 2001. A quantitative assessment of the efficacy of an environmental enrichment programme for giant pandas. *Animal Behaviour*, **61**: 447 - 457.
- Team for investigation of giant pandas in Wanglang Nature Reserve. 1974. A survey of population size of giant pandas in Wanglang Nature Reserve, Sichuan. *Acta Zoologica Sinica*, **2**: 162 - 173. (in Chinese)
- Tian X Q. 1991. Natural regeneration of bamboos in the Qinling Mountains after flowering. *Proceedings of Bamboo Research*, **10** (2): 23 - 32. (in Chinese)
- Turner M G. 2005. Landscape ecology: what is the state of the science? *Annu Rev Ecol Syst*, **36**: 319 - 344.
- Wan Q H, Fang S G, Wu H, Fujihara T. 2003. Genetic differentiation and subspecies development of the giant panda as revealed by DNA fingerprinting. *Electrophoresis*, **24**: 1353 - 1359.
- Wang J X, Ma Z G, Liu C X, Gan L M. 1991. Growth and development of *Fargesia denudata*. *Proceedings of Bamboo Research*, **10** (3): 38 - 48. (in Chinese)
- Wang X Q. 1987. Preliminary observations of mating by giant pandas. *Wildlife*, **5**: 27 - 38. (in Chinese)
- Waser P M. 1996. Patterns and consequences of dispersal in gregarious carnivores. In: Gittleman J L ed. Carnivore Behavior, Ecology and Evolution (volume 2). London: Comstock Publishing Associates. 267 - 295.
- Wedekind C. 2002. Sexual selection and life-history decisions: implications for supportive breeding and the management of captive populations. *Conservation Biology*, **16**: 1204 - 1211.
- Wei F W, Hu J C. 1994. Reproduction of giant pandas in Wolong Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica*, **14** (4): 243 - 248. (in Chinese)
- Wei F W, Zhou C Q, Hu J C, Yang G, Wang W. 1996a. Selection and utilization of bamboo resource by giant pandas in Mabian Dafengding Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica*, **16** (3): 171 -

175. (in Chinese)
- Wei F W, Zhou A, Hu J C, Wang W, Yang G. 1996b. Habitat selection by giant pandas in Mabian Dafengding Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica*, **16** (4): 241–245. (in Chinese)
- Wei F W, Feng Z J, Hu J C. 1997. Population viability analysis computer model of giant panda population in Wuyipeng, Wolong Natural Reserve, China. *Int Conf Bear Res and Manage*, **9** (2): 19–23.
- Wei F W, Feng Z J, Wang Z W, Li M. 1999. Feeding strategy and resource partitioning between giant and red pandas. *Mammalia*, **63** (4): 417–430.
- Wei F W, Hu J C, Wang W, Yang G. 1997. Energy intake and resource estimation of giant pandas in Mabian Dafengding Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica*, **17** (1): 8–12. (in Chinese)
- Wei F W, Hu J C, Xu G Z, Jiang M D, Deng Q T, Zhong Z M. 1989. Life table of wild giant pandas. *Acta Theriologica Sinica*, **9** (3): 81–86. (in Chinese)
- Wei F W, Feng Z J, Wang Z W, Hu J C. 2000. Habitat use and separation between the giant panda and the red panda. *Journal of Mammalogy*, **81** (2): 448–455.
- Wei F W, Wang Z W, Feng Z J. 2000. Energy analysis of giant and red pandas in Yele Nature Reserve. *Acta Zoologica Sinica*, **46** (3): 287–294. (in Chinese)
- Xia W P, Hu J C. 1989. On the trend of population dynamics in giant panda based on age structure. *Acta Theriologica Sinica*, **9** (2): 87–93. (in Chinese)
- Xu W H, Wang X Z, Ouyang Z Y, Zhang J D, Li Z Q, Xiao Y, Zheng H. 2009. Conservation of giant panda habitat in South Minshan, China, after the May 2008 earthquake. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **7** (7): 353–358.
- Yan X. 2005. Status, challenges and perspectives of wild giant pandas. *Acta Theriologica Sinica*, **25** (4): 402–406. (in Chinese)
- Yang J D, Zhang Z J, Hu J C, Li M, Wei F W. 2007. Food habits and nutrition strategy of red pandas in Fengtongzhai Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica*, **27** (3): 249–256. (in Chinese)
- Yong Y G, Wang K W, Wang T J. 1994. Movement of giant pandas in Foping Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica*, **14** (1): 9–14. (in Chinese)
- Yong Y G, Wei F W, Ye X P, Zhang Z J, Li Y. 2004. Mating behaviours of wild giant pandas in Foping Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica*, **24** (4): 346–349. (in Chinese)
- Zeng Z Y, Yue B S, Ran J H, Liu S Y, Chen Y P, Jiang S W. 2002. Habitat selection by giant pandas in Wanglang Nature Reserve. *Journal of Sichuan University (Natural Science)*, **39** (6): 1140–1144. (in Chinese)
- Zhan X J, Li M, Zhang Z J, Goossens B, Chen Y P, Wang H J, Bruford M W, Wei F W. 2006. Molecular censusing doubles giant panda population estimate in a key nature reserve. *Current Biology*, **16**: 451–452.
- Zhan X J, Zhang Z J, Wu H, Goossens B, Li M, Jiang S W, Bruford M W, Wei F W. 2007. Molecular analysis of dispersal in giant pandas. *Molecular Ecology*, **16**: 3792–3800.
- Zhan X J, Tao Y, Li M, Zhang Z J, Goossens B, Chen Y P, Wang H J, Bruford M, Wei F W. 2009. Accurate population size estimates are vital parameters for conserving the giant panda. *Ursus*, **20** (1): 56–62.
- Zhang B W, Li M, Ma L C, Wei F W. 2006. A widely applicable protocol for DNA isolation from fecal samples. *Biochemical Genetics*, **44**: 503–512.
- Zhang B W, Li M, Zhang Z J, Goossens B, Zhu L F, Zhang S N, Hu J C, Bruford M W, Wei F W. 2007. Genetic viability and population history of the giant panda, putting an end to the “evolutionary dead end”? *Mol Biol Evol*, **24** (8): 1801–1810.
- Zhang S, Liu X H, Jin Q, Li J H, Jin X L, Wei F W. 2004. Relationship between landscape and habitats of giant pandas in the middle Qinling Mountains. *Acta Ecologica Sinica*, **24** (9): 1950–1957. (in Chinese)
- Zhang Y P, Ryder O A. 1993. Mitochondrial DNA sequence evolution in the Arctoidea. *PNAS*, **90**: 9557–9560.
- Zhang Y P, Wang W, Su B, Ryder O A, Fan Z Y, Zhang H M, He T M. 1997. Selection and application of microsatellite loci of giant pandas. *Zoological Research*, **16** (4): 301–306. (in Chinese)
- Zhang Z H, Shen F J, Sun S, David V A, Zhang A J, O’Brien S J. 2003. Parentage determination for giant pandas through microsatellite genotyping. *Heredity*, **25** (5): 504–510. (in Chinese)
- Zhang Z J, Hu J C. 2000. Studies on habitat selection by giant pandas. *Journal of Sichuan Teachers’ College*, **21** (1): 18–21. (in Chinese)
- Zhang Z J, Hu J C, Wu H, Hou W R. 2002a. Population viability of giant pandas in Tangjiahe Nature Reserve. *Acta Ecologica*, **22** (7): 990–998. (in Chinese)
- Zhang Z J, Hu J C, Wu H. 2002b. Comparison of selected habitats between giant and red pandas in the Qionglai Mountains. *Acta Theriologica Sinica*, **22** (3): 161–168. (in Chinese)
- Zhang Z J, Wei F W, Li M, Zhang B W, Liu X H, Hu J C. 2004. Microhabitat separation during winter among sympatric giant pandas, red pandas, and tufted deer: the effects of diet, body size, and energy metabolism. *Canadian Journal of Zoology*, **82**: 1451–1458.
- Zhang Z J, Wei F W, Li M, Hu J C. 2006. Winter microhabitat separation between giant and red pandas in *Bashania faberi* bamboo forest in Fengtongzhai Nature Reserve. *Journal of Wildlife Management*, **70** (1): 231–235.
- Zhang Z J, Swaisgood R R, Wu H, Li M, Yong Y G, Hu J C, Wei F W. 2007. Factors predicting den use by maternal giant pandas. *Journal of Wildlife Management*, **71** (8): 2694–2698.
- Zhang Z J, Zhan X J, Yan L, Li M, Hu J C, Wei F W. 2009. What determines selection and abandonment of a foraging patch by wild giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*) in winter? *Environ Sci Pollut Res*, **16**: 79–84.
- Zhang Z J, Swaisgood R R, Zhang S N, Nordstrom L A, Wang H J, Gu X D, Hu J C, Wei F W. 2011. Old-growth forest is what giant pandas really need. *Biology Letters*, **7**: 403–406.
- Zhu X J, Lindburg D G, Pan W S, Forney K A, Wang D J. 2001. The reproductive strategy of giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*): in-

