

# 贮食动物的盗食与反盗食行为策略

张洪茂

华中师范大学生命科学学院进化与生态学研究所 武汉 430079

**摘要:** 食物贮藏是许多动物应对食物短缺、保障其生存和繁衍的一种适应性行为。保护好贮藏食物以供食物短缺期利用, 是食物贮藏成功的标志和进化动力。同种或异种动物盗食是贮藏食物损失的重要原因。嗅觉、视觉与空间记忆、随机搜寻等是动物搜寻和盗取食物的重要手段; 避免盗食、阻止盗食和容忍盗食是动物反盗食的重要策略。动物通常采用多种行为策略进行盗食和反盗食, 分配食物资源, 形成相对稳定的种内、种间关系。盗食与反盗食互作及其对贮食行为进化的意义已成为行为生态学的研究热点和前沿之一, 针对鸟类和哺乳类动物的研究尤为丰富。本文总结了贮食动物常见的盗食和反盗食行为策略及其相互作用的研究进展, 主要内容涉及贮食动物利用嗅觉、视觉与空间记忆、随机搜寻等盗取其他个体食物的盗食策略, 以及通过隐藏、转移、保卫、容忍等方式减少被盗食, 保护贮藏食物的行为策略。针对现有研究状况, 从种间盗食与反盗食及其与物种共存的关系, 种间非对称盗食关系及其适应意义, 盗食与反盗食最适行为策略及其与贮食动物适合度的关系等方面对今后研究提出了建议。

**关键词:** 食物贮藏; 盗食; 反盗食; 相互盗食; 协同进化; 物种共存

**中图分类号:** Q958.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2019) 05-754-12

## Cache Pilferage and Protection Behavioral Strategies in Food-hoarding Animals

ZHANG Hong-Mao

*Institute of Evolution and Ecology, School of Life Sciences, Central China Normal University, Wuhan 430079, China*

**Abstract:** Food hoarding for future use is an important behavioral strategy adopted by animals to adapt to periodic food scarcity. The evolution of food hoarding behavior critically depends upon the actual consumption of hoarded foods, and enhancement of their fitness. Pilferage by inter- and intra-specific competitors is one of the key reasons of cache-loss for hoarders. In the evolutionary arms race between hoarders and pilferers, both of them should consider the trade-off between cache pilferage and protection. Food hoarding mammals and birds often exhibit avoidance, prevention, and/or tolerance to reduce cache pilferage by others (cache protection), whereas, they rely on olfactory cues, spatial memory and random

**基金项目** 国家自然科学基金项目 (No. 31772471, 31372212);

**第一作者简介** 张洪茂, 男, 博士; 研究方向: 动物生态学; E-mail: zhanghm@mail.ccnu.edu.cn。

收稿日期: 2019-05-20, 修回日期: 2019-07-19 DOI: 10.13859/j.cjz.201905017

searching to pilfer food from cache owners (cache pilferage). Food sharing through cache pilferage and protection among sympatric animals that share similar diets is beneficial for coexistence, and has recently attracted much attention in behavioral ecology. Previous studies show that food hoarders (e.g., mammals and birds) usually adopt one or several strategies of hiding caches, changing cache sites, fighting, evicting, or sharing caches to reduce cache pilferage (cache protection), and of olfactory cues, visual and spatial cues, or random searching to pilfer foods from others (cache pilferage). Interactions of cache pilferage and protection among sympatric animals are beneficial for their coexistence both at the population and community levels. Contributions of cache pilferage and protection to coexistence in sympatric animals, asymmetric pilferage between interspecific species and optimal model of cache pilferage and protection in food hoarding animals are needed more attention in the future.

**Key words:** Food-hoarding; Cache pilferage; Cache protection; Reciprocal pilferage; Coevolution; Species coexistence

食物贮藏 (food hoarding) 是指动物收集食物, 以一定的方式贮藏起来供食物短缺期利用的行为, 包括对食物的找寻、处理、搬运、贮藏和找回利用等 (蒋志刚 1996a, 鲁长虎等 1997)。食物贮藏是自然选择作用下, 动物 (如啮齿动物和鸟类) 应对食物资源周期性波动或短缺的一种适应行为, 动物利用贮藏食物渡过食物贫乏的季节 (如冬季) 和为来年春季繁殖提供足够能量, 能够提高其生存和繁衍适合度 (Vander Wall 1990)。动物贮藏食物的方式有集中贮藏 (larder-hoarding) 和分散贮藏 (scatter-hoarding) 两种形式。集中贮藏指动物将食物贮藏在少数位点 (如洞穴、石缝等), 每个位点含有较多的食物 (如数十至数百粒种子); 分散贮藏指动物将食物贮藏在多个位点 (如土壤、枯枝叶、草丛及石缝等), 每个位点仅含少量食物 (如 1 或 2 粒种子) (Vander Wall 1990, 路纪琪等 2004)。许多动物均具有集中或/和分散贮食行为, 贮食方式也会随条件的改变而改变 (路纪琪等 2005, Zhang et al. 2014a)。

保护贮藏食物对动物的生存和繁衍至关重要, 也是食物贮藏成功的标志和贮食行为进化的重要选择压力 (蒋志刚 1996a, Vander Wall et al. 2003)。自然环境的变迁、腐烂霉变、遗忘、其他动物盗食等多种原因均可能造成贮藏食物损失, 其中, 同种或异种动物盗食行为及其对

贮食行为进化的影响受到研究者的广泛关注 (蒋志刚 1996a, Vander Wall et al. 2003, Dally et al. 2006)。例如黄松花鼠 (*Tamias amoenus*) 贮藏在潮湿土壤中的约佛松 (*Pinus jeffreyi*) 种子 3 d 内盗食损失率高达 29.1% (Vander Wall 2000); 岩松鼠 (*Sciurotamias davidianus*) 分散贮藏的核桃 (*Juglans regia*)、胡桃楸 (*Juglans mandshurica*) 种子 90% 会在 3 ~ 5 d 内被自己或其他个体取食或搬离 (Zhang et al. 2017); 同种竞争者存在时, 岩松鼠会在 3 ~ 5 d 内将 90% 以上的分散贮藏种子 (核桃) 转移到巢域附近分散或集中贮藏 (Zhang et al. 2014b)。同种或异种个体盗食是贮食行为进化的选择压力, 也是进化动力, 与盗食者相比, 贮食动物会从食物贮藏中获取更多好处。其一、动物贮藏的食物通常会多于维持其生存所需要的食物, 盗食一般不至于使全部食物损失, 贮食动物仍可以利用未被盗食的食物渡过食物短缺期, 在生存和繁衍方面占优势 (Smulders 1998); 其二、贮食动物对贮藏位点及其周围环境较盗食者熟悉, 具有空间记忆优势, 找回贮藏食物时占优势, 获取更多利益, 具有更高的适合度 (Grodzinski et al. 2010); 其三、当食物资源不足或波动幅度很大时, 即使大部分贮藏食物会被盗食, 动物也只有努力贮藏食物才能维持食物短缺期的生存希望, 因此, 当贮藏的食物被

人为反复取走后（9次，模拟盗食），岩松鼠、社鼠（*Niviventer confucianus*）、大林姬鼠（*Apodemus peninsulae*）依旧会不断努力贮藏食物（Huang et al. 2011, Zhang et al. 2014a）。可见，在食物资源波动剧烈的环境条件下，食物贮藏行为更符合自然选择的进化方向。通常，贮食动物共同利用食物资源，种群内各个个体既是贮食者，又是盗食者，也可能通过相互盗食（reciprocal pilferage）维持贮藏食物总量的相对平衡（Vander Wall et al. 2003）。

食物资源短缺、分布分散而不易获得时，盗取其他个体的食物亦为获取食物的重要途径，对动物的生存同样重要（Vander Wall et al. 2009, Dittel et al. 2017）。例如花鼠（*T. sibiricus*）不仅能利用发达的嗅觉、空间记忆搜寻食物，区分自己贮藏和其他个体贮藏的食物，并在食物搜寻和处理时避开自己贮藏的食物，尽量取食和收集其他个体贮藏的食物，还可以利用同种个体提供的视觉和听觉信息，提高搜寻和盗取其他个体贮藏食物的效率（Yi et al. 2016a, b, Niu et al. 2019）。

在长期的进化过程中，贮食动物形成了一系列针对同种或异种动物的盗食和反盗食行为策略。盗食和反盗食互为选择压力，贮食者和盗食者间的军备竞赛（evolutionary arms race）推动盗食与反盗食行为的协同进化（Dally et al. 2006）。盗食与反盗食相互作用对贮食行为进化的意义、种内盗食与反盗食互作对贮食动物个体和种群适合度的影响、种间盗食及反盗食互作与同域分布物种共存的关系等已成为贮食行为研究的热点和前沿科学问题，针对鸟类和哺乳类的研究尤为丰富和深入（Vander Wall et al. 2003, Dally et al. 2006, Grodzinski et al. 2010, Dittel et al. 2017, Gu et al. 2017, Cao et al. 2018）。但是，由于自然条件下对贮食动物跟踪困难，贮食者和盗食者难以确认到个体水平，因此，种群、群落层面的盗食-反盗食关系、盗食-反盗食相互作用对动物适合度的影响，盗食-反盗食相互作用对贮食行为进化的意义等都尚

待深入探索。早期的研究主要集中在个体或种群水平，通常通过直接观察同种或异种个体间食物竞争行为、通过扣网实验排除某些物种或个体观察目标动物对食物的取食和搬运、通过控制性围栏实验结合视频监控观察少量个体间的贮食及盗食和反盗食行为、通过人为取走贮藏食物模拟动物盗食观察贮食动物的行为响应、通过标记贮藏食物（例如植物种子）跟踪贮藏食物的动态以反映贮食动物的行为响应等（Vander Wall 1990, Vander Wall et al. 2003, Dally et al. 2006, Xiao et al. 2006, Zhang et al. 2011a, b, 2014a, b, Dittel et al. 2017, Niu et al. 2019）。近期的研究开始利用微型全球卫星定位系统（GPS）、无线电技术、红外触发相机技术等野外或实验室内跟踪实验动物本身或实验动物贮藏的食物，记录个体或种群间的盗食、反盗食过程，将贮藏食物（例如植物种子）变化与个体行为联系起来，在个体、种群和群落水平构建更准确、更直观的盗食和反盗食互作网络，计算个体的最终食物拥有量，分析个体的食物拥有量与盗食和反盗食的关系，以及对个体和种群的生存和繁殖能力的影响，评估盗食与反盗食互作对个体和种群适合度的影响（Jansen et al. 2012, Hirsch et al. 2012, 王志勇 2018, Gu et al. 2017, 黄广传 2019）。

## 1 贮食动物的盗食行为

盗食行为（cache pilferage）指动物将同种或异种个体贮藏的食物找到取食或转移据为己有的行为，是动物搜集食物和弥补食物损失的重要方式（Vander Wall et al. 2003）。贮食动物（如啮齿动物和鸟类）会综合运用嗅觉（olfactory）、视觉与空间记忆（observational memory/episodic-like memory）、随机搜寻（random searching）等搜寻和盗取其他个体的食物（Vander Wall 1990, 蒋志刚 1996b, Dally et al. 2006）。

### 1.1 嗅觉

嗅觉对啮齿动物盗取食物具有重要作用，

例如黄松花鼠、拉布拉多白足鼠 (*Peromyscus maniculatus*)、岩松鼠、更格卢鼠 (*Dipodomys merriami*) 等主要靠嗅觉搜寻埋藏的种子 (蒋志刚 1996b, Vander Wall 2000, Dally et al. 2006, 张洪茂等 2007)。少数鸦科鸟类也可以利用嗅觉线索提高盗取食物的成功率 (Buitron et al. 1985, Harriman et al. 1986)。食物含水量、营养成分、埋藏点大小、密度、埋藏深度以及埋藏点基质等均影响嗅觉信号的强弱, 从而影响啮齿动物对食物的找寻 (Vander Wall 1990, 蒋志刚 1996b, Vander Well 1998, Dally et al. 2006, 张洪茂等 2006)。通常情况下, 食物含水量越高、蛋白质、脂肪、挥发性化合物等含量越高、食物贮藏密度越大、埋藏点食物量越多、埋藏点越浅、食物贮藏点基质或微环境湿度越大, 散发的嗅觉信号越强, 越容易被啮齿动物找到取食 (Vander Wall 1990, 2010, 张洪茂等 2007, Yi et al. 2016a)。例如岩松鼠找到用自封塑料袋封闭且埋藏于土壤的核桃种子的比例非常低 (张洪茂等 2007); 花鼠找到向日葵 (*Helianthus annuus*) 种子埋藏点的比例随埋藏深度和间距增加而减少, 随埋藏点大小 (埋藏点食物量的多少) 增大而增加 (张洪茂等 2006); 花鼠喜欢将蒙古栎 (*Quercus mongolica*) 种子贮藏在干燥的基质中, 更喜欢分散贮藏嗅觉信号弱的种子, 嗅球被破坏嗅觉能力减弱后, 会增加分散贮藏种子量 (Yi et al. 2016a)。这些结果说明, 嗅觉信号强弱影响动物的贮食方式和贮藏强度。但是嗅觉信号可能并非盗食者与贮食者军备竞赛的主要选择压力, 因为贮藏食物的嗅觉信息对贮食者和盗食者的影响强度是相似的, 同种动物不同个体嗅觉发达程度和利用嗅觉信息搜寻食物的能力也不会有明显的差异, 依靠嗅觉信息搜寻和盗取食物并不能体现贮食者相对于盗食者的差异和优势 (Vander Wall et al. 2006)。但异种动物间嗅觉差异将导致盗食能力差异, 往往会在种间形成非对称盗食关系 (asymmetric pilferage) (Wang et al. 2018)。例如, 黄松花鼠能利用嗅觉盗食斯特

勒蓝鸦 (*Cyanocitta stelleri*) 贮藏的糖松 (*P. lambertiana*) 种子, 但斯特勒蓝鸦却不能利用嗅觉盗食黄松花鼠贮藏的种子 (Thayer et al. 2005); 社鼠难以发现埋藏深度大于 2.0 cm 的山杏 (*Armeniaca sibirica*) 种子, 而大林姬鼠能发现埋藏更深的种子, 说明大林姬鼠利用嗅觉信息搜寻埋藏种子的能力更强 (Zhang et al. 2011a)。在实验围栏内, 社鼠依靠嗅觉或随机搜寻搜索种子, 可盗取大林姬鼠约 12.8% 分散贮藏的种子和 50.0% 置于地表的种子, 但大林姬鼠却不能盗取社鼠贮藏在巢箱中的种子, 二者形成非对称盗食关系 (Zhang et al. 2014a)。分散贮食的鼠类 (如红刺鼠 *Maxomys surifer*) 通常较集中贮食的鼠类 (如黄胸鼠 *Rattus flavipectus*) 有更强的盗食能力, 这有利于在群落水平解释分散贮食鼠类间如何通过互惠盗食关系得以共存, 也对理解分散和集中贮食鼠类间的非对称盗食关系与共存有积极意义 (Wang et al. 2018)。但是, 种间嗅觉差异与盗食能力的关系, 及其对盗食、反盗食行为的影响尚需深入研究。

## 1.2 视觉与空间记忆

视觉与空间记忆既是动物找回贮藏食物的重要手段, 也是从其他个体盗取食物的重要手段 (Vander Wall 1990)。一些啮齿动物和鸟类对自身或其他个体的食物贮藏点和环境具有惊人的记忆能力, 凭借空间记忆在找回或盗取食物时占优势 (Shettleworth 1995, Vander Wall et al. 2006, Dally et al. 2006)。关于鸟类利用空间记忆盗取食物的研究案例较多 (Grodzinski et al. 2012)。例如西丛鸦 (*Aphelocoma californica*)、渡鸦 (*Corvus corax*)、蓝头松鸦 (*Gymnorhinus cyanocephalus*)、加州星鸦 (*Nucifraga columbiana*)、墨西哥星鸦 (*A. ultramarina*) 等鸟类窥见其他个体贮藏食物时能记住贮藏点的位置, 并在贮食者离开时盗取这些食物 (Heinrich et al. 1998, Clayton et al. 2001, Dally et al. 2006)。一些鸟类贮藏食物时避开盗食者, 或当盗食者存在时减少贮藏量、将准备贮藏的

食物吃掉、不断更换贮食位点以弱化盗食者的空间记忆 (spatial memory) 和搜寻印象 (search image)、或制造虚假贮藏点 (deceptive cache) 以迷惑盗食者等行为也间接地反应了视觉信息与空间记忆对鸟类盗取食物十分重要 (Vander Wall et al. 2003, Dally et al. 2006)。Grodzinski 等 (2012) 认为鸦科和山雀科的鸟类能利用情景记忆 (episodic-like memory) 盗取食物, 即盗食者窥视贮食者的贮藏活动, 将贮藏者的贮食情景及环境信息编码记忆, 随后利用这些信息盗取食物。例如, 西丛鸦会花更多时间偷窥贮食个体, 记住贮食者的贮食位点, 在随后找寻过程中直接奔向贮食位点, 可以在较短的时间内找到食物 (Grodzinski et al. 2012)。关于灵长类动物利用情景记忆搜寻和盗取食物的研究较多, 但关于非灵长类哺乳动物的研究较少 (Byrne et al. 1988, Bednekoff et al. 1996)。一些鼠类 (如 *Rattus norvegicus*) 具有情景记忆能力, 能记住遇到食物的时间 (when)、地点 (where) 和类别 (what), 但利用情景记忆盗取其他个体食物的研究案例较少 (Babb et al. 2005, 2006, Roberts 2006)。Daly 等 (1992) 报道, 更格颅鼠 (*Dipodomys merriami*) 能利用空间记忆盗食其他个体的食物。张洪茂和张知彬 (2007) 发现岩松鼠在围栏条件下找到自己埋藏种子和人为埋藏种子的差异不明显, 没有体现出空间记忆的优势, 但这可能是因为围栏范围小、环境单一, 在搜寻时间较长的情况下, 实验鼠依靠随机搜寻也可以找到这些种子, 空间记忆的优势可能被随机搜寻所掩盖; 但在自然条件下, 岩松鼠埋藏的核桃和胡桃楸种子的消失速度显著小于人为埋藏种子的消失速度, 说明岩松鼠能区分自己埋藏的种子和非自己埋藏的种子, 搜寻时可能避开自己埋藏的种子, 优先转移非自己埋藏的种子, 以占有更多资源 (王威等 2013)。Yi 等 (2016b) 对花鼠的研究结果也表明, 围栏条件下花鼠能记住自己的食物位点, 并在搜索和管理中避开自己的食物, 盗取非自己的食物以获得更多资源。此

外, 花鼠还会在嗅觉和空间记忆间权衡, 对嗅觉信息较弱的食物贮藏点具有更强的记忆能力 (Li et al. 2018), 同时也可以通过观察同种个体的食物搜寻和贮藏活动, 提高食物搜寻和盗食能力 (Niu et al. 2019)。这些研究说明贮食鼠类和鸟类, 能够通过观察, 借助情景记忆, 提高搜寻和盗取食物的效率。

### 1.3 听觉

同种个体的声音信号在动物求偶、亲代抚育、觅食、躲避天敌、社群交流等活动中具有重要意义, 但在食物贮藏中的作用报道较少 (Davies et al. 2012)。同种个体的报警鸣叫能使花鼠增加警戒行为 (如抬头观察和保持警戒姿势)、减少巢外活动时间和食物搬运量 (Baack et al. 2000)。黑猩猩 (*Pan troglodytes*)、猕猴 (*Macaca mulatta*) 发现食物时, 也会减少发出的声音以减少被同伴发现的几率 (Melis et al. 2006, Santos et al. 2006)。一些研究认为贮食者在贮藏过程中所发出的声音同样能为盗食者提供可利用的线索, 所以动物贮藏食物时会尽量避免发出声音。同种个体存在时, 西丛鸦会优先选择贮藏时发出轻微声音的沙土基质, 而不是选择贮藏时发出较大噪音的沙砾基质贮藏食物, 以减少盗食者可利用的听觉线索 (Stulp et al. 2009)。实验围栏内, 花鼠能够利用同种个体搜寻和贮藏食物时发出的声音信息提高搜寻和盗取食物的效率, 也说明听觉信息可以被盗食者利用于盗取食物 (Niu et al. 2019)。虽然动物利用声音线索搜寻和盗取其他个体食物的研究案例很少, 但是听觉线索在贮食动物搜寻和盗取食物过程中确实发挥着一定的作用。听觉信息在动物贮食活动中的意义尚待深入研究。

### 1.4 随机搜寻

随机搜寻也被一些啮齿动物 (如东方灰松鼠 *Sciurus carolinensis*、黄松花鼠) 和鸟类 (如加州星鸦) 用来发现其他动物的贮藏食物 (Kamil et al. 1985, McQuade et al. 1986, Vander Wall 1991, 蒋志刚 1996b), 但是, 动物利用

随机搜寻盗取其他个体贮藏食物的研究案例并不多见。一般认为, 利用随机搜寻找食物的效率并不高, 对贮食者的影响也不大 (Kamil et al. 1985, McQuade et al. 1986, Devenport et al. 2000, Dally et al. 2006)。在 9.0 m × 9.0 m 实验围栏内, 岩松鼠通过随机搜寻, 能找到约 31.0% 用自封塑料袋密封且埋藏于土壤浅层的核桃种子 (张洪茂等 2007)。一些研究认为, 鸟类通常搜寻那些与自己选择的贮藏点相似的地方, 能找到更多的食物, 说明鸟类可能在搜寻印象基础上, 再利用随机搜寻的方式搜寻食物 (蒋志刚 1996b)。由于贮食动物对空间记忆或嗅觉的依赖性更强, 其随机搜寻能力往往被忽略, 因此, 随机搜寻对食物贮藏行为进化的意义尚待深入研究。

## 2 贮食动物的反盗食行为

反盗食行为一般指动物为保护贮藏食物, 降低贮藏食物被同种或异种动物盗食损失所采取的行为策略。对应的英文术语有 cache protection、pilferage avoidance、pilferage prevention、anti-pilferage 等。Dally 等 (2006) 在其综述论文中将 cache protection 与 pilferage 对应, 其涵盖的意义更加广泛。动物的反盗食行为策略很多, 大致可归纳为避免盗食 (pilferage avoidance)、阻止盗食 (pilferage prevention) 和容忍盗食 (pilferage tolerance) 3 种类型 (Vander Wall et al. 2003, Dally et al. 2006), 各类型均包含多种行为策略, 互不排斥。动物常利用多种反盗食策略, 并会随条件的不同而改变, 具有一定的可塑性 (蒋志刚 1996a, Dally et al. 2006, Wang et al. 2018)。

### 2.1 避免盗食

避免盗食是指动物将食物贮藏在盗食者不易发现或获得的地方, 或贮藏食物时避开盗食者, 或在被盗食者发现时将贮藏食物及时处理, 以阻断、限制或减弱潜在盗食者的视觉、嗅觉或空间记忆信息, 降低贮藏食物被发现的概率 (Grodzinski et al. 2010)。动物可能采取多种互

不排斥的行为策略, 以避免盗食损失 (Dally et al. 2006)。1) 选择隐蔽的贮食地点: 即将食物贮藏在不易被盗食者发现的地方。动物选择什么样的贮食位点, 受捕食风险、环境条件、种内种间竞争等多种因素影响, 但隐蔽的贮藏位点, 通常可以降低贮藏食物的损失率 (Sun et al. 2013, Steele et al. 2015)。隐蔽贮藏因其保护贮藏食物代价低而被很多动物优先选择, 例如拉布拉多白足鼠、黄松花鼠、长尾刺豚鼠 (*Myoprocta acouchy*) 等将植物种子埋藏在灌丛下方、边缘、枯木下方等较隐蔽的地方 (Dally et al. 2004, 2005a); 在围栏条件下, 岩松鼠将核桃、胡桃楸等种子贮藏在墙根处, 并于 3 ~ 5 d 内转移到巢穴或巢箱所在的区域贮藏 (Lu et al. 2007, Zhang et al. 2014b); 在自然环境中, 岩松鼠将核桃种子朝特定方向搬运, 将种子贮藏在林下、灌丛下方土壤浅层、草丛或枯枝叶中, 偶尔也将种子置于树上 (Zhang et al. 2014b); 在野外条件下, 山杏种子通常被岩松鼠、大林姬鼠等搬运到隐蔽条件好的灌丛下方贮藏或取食, 同时此类贮藏位点常有较高的种子存留率, 说明隐蔽的贮藏位点可减少食物损失 (Zhang et al. 2013, Sun et al. 2013)。2) 增加食物搬运距离, 降低食物贮藏密度。许多动物将食物搬运到远离食物源的地方贮藏, 贮藏点间保持一定的距离, 而且食物的营养价值越高, 贮藏距离越远, 贮藏点间距离越大, 贮藏食物密度制约性损失也越小 (Jansen et al. 2001, Zhang et al. 2008, 2017)。3) 贮藏食物时避开盗食者、减少贮藏量或取食贮藏食物 (Dally et al. 2006)。通常, 林冠外因隐蔽条件差而具有较高的被捕食风险, 林下因聚集了大量同种个体而具有较高的被盗食分享, 东方灰松鼠贮食时会在被盗食与被捕食风险间权衡, 当种内竞争激烈时, 它们会将橡子贮藏在林冠范围之外的开阔地, 以避免林下高被盗食风险区 (Steele et al. 2015); 当竞争者存在时, 普通鸺 (*Sitta europaea*) 通常不贮藏食物, 或将准备贮藏的食物迅速吃掉 (Carrascal et al. 1993); 当同种个体存在时,

社鼠、大林姬鼠会增加取食量 (Zhang et al. 2011a)。但是, 吃掉贮藏食物以防止食物损失可能仅仅是一种补充策略, 不太可能取代食物贮藏这一策略, 因为动物的食量有限, 仅靠体内能量储备通常难以渡过漫长的食物短缺期 (尤其是体型较小的鼠类和鸟类) (Dally et al. 2006)。4) 增加贮藏量, 以补偿贮藏食物的被盗食损失。盗食者存在时, 松鸦 (*Garrulus glandarius*)、白足鼠 (*P. leucopus*)、岩松鼠、社鼠、大林姬鼠等均有增加贮食的行为策略。无论是同种或异种竞争者存在, 还是贮藏食物经历多次完全损失, 岩松鼠、社鼠、大林姬鼠都会不断增加对食物的贮藏以补偿被盗食损失 (Huang et al. 2011, Zhang et al. 2011a, Luo et al. 2014)。5) 增加贮藏次数: 即动物可能选择新的位点, 将食物重新贮藏, 使盗食者的空间记忆线索和搜索印象失效, 从而减少贮藏食物的被盗食损失。例如西丛鸦、松鸦、黄松花鼠等常多次搬运和贮藏食物 (Emery et al. 2001, 肖治术等 2004, Dally et al. 2005a, b); 在实验围栏内, 同种个体存在时, 岩松鼠 5 d 内会将贮藏的核桃种子反复搬运和贮藏 2 ~ 4 次, 并逐渐将种子向巢箱所在的区域转移 (Zhang et al. 2014b); 在野外释放的山杏、山桃 (*Amygdalus davidiana*) 种子, 15 ~ 30 d 内会被鼠类反复搬运和贮藏 3 ~ 5 次, 最多可达 7 次 (Zhang et al. 2016)。6) 转变贮藏方式: 即将分散贮藏食物转移到特定位点 (如巢穴) 集中贮藏以便于保护和管理, 或将集中贮藏的食物分散贮藏于多个位点, 以避免一次性大量损失。例如, 当潜在的同种竞争者存在时, 大林姬鼠会增加分散贮藏量, 减少集中贮藏量 (Zhang et al. 2011a); 当异种竞争者 (社鼠) 存在时, 大林姬鼠则会将分散贮藏的山杏种子转入巢穴中集中贮藏 (Luo et al. 2014)。7) 制造虚假贮藏点以迷惑盗食者: 即在某一位点做完一系列贮食动作, 但不放入食物。例如, 当竞争者存在时, 东方灰松鼠贮藏食物时常会背对竞争者, 做挖坑、放入食物 (仅有动作)、盖

土、按压、盖上枯叶等贮藏动作, 但“埋藏点”没有食物 (Steele et al. 2008); 当同种竞争者存在时, 岩松鼠、花鼠也有类似制造虚假贮藏点的行为: 即完成挖掘、掩埋等埋藏动作, 但不埋入种子 (张洪茂 2007)。

## 2.2 阻止盗食

阻止盗食是指当食物被盗食者发现后, 贮藏者通过威吓、驱赶、打斗等方式驱赶靠近食物贮藏区域或贮藏位点的盗食者, 保护贮藏食物的行为策略 (Dally et al. 2006)。单独活动、集中贮食、领域行为较强的动物 (如花鼠、褐头山雀 *Poecile montanus*) 阻止盗食的行为较强烈 (Vander Wall et al. 2003, Dally et al. 2005b)。但一些分散贮食动物 (如煤山雀 *Periparus ater*、东方灰松鼠、喜鹊 *Pica pica*) 等有时也会将食物堆积在一起, 驱赶靠近食物贮藏点的竞争者 (Clarkson et al. 1986, Brotons 2000, Spritzer et al. 2003)。种间盗食在同域分布、食物组成及觅食生态位相似的动物间较常见, 例如刚毛囊鼠 (*Chaetodipus* spp.) 会盗食更格卢鼠贮藏的种子, 社鼠会盗食大林姬鼠分散贮藏的种子, 但是因为食物组成、活动节律、微生境选择、贮食行为等生态位的分化, 很少在它们之间直接观察到相互阻止盗食行为 (Leaver et al. 2001, Zhang et al. 2011a, 黄广传等 2019)。Penner 等 (2011) 报道, 个体较小的新墨西哥州小花鼠 (*T. minimus*) 快速盗取东方花鼠 (*T. striatus*) 贮藏的食物时会保护和避开自己贮藏的食物, 个体较大的东方花鼠会驱赶新墨西哥州小花鼠。实验围栏内集中贮食的北美鹿鼠 (*Peromyscus maniculatus*) 具有较强的食物保护行为, 会驱赶黄松花鼠、长耳花鼠 (*T. quadrimaculatus*)、加利福尼亚金背黄鼠 (*Callospermophilus lateralis*) 等同域分布鼠类靠近其食物贮藏位点, 但分散贮食的黄松花鼠、长耳花鼠和加利福尼亚金背黄鼠间相互驱赶现象不明显 (Dittel et al. 2017)。

## 2.3 容忍盗食

容忍盗食是指动物在一定程度上容忍部分

贮藏食物被盗取,或忽略竞争者的存在,允许“食物分享”,多见于集群生活(如一些山雀科和鸦科鸟类)、家族式生活或领域互相重叠(如黄松花鼠,松鼠 *S. vulgaris*,田鼠 *Apodemus* spp.等)的贮食动物(Vander Wall et al. 2003, Dally et al. 2006)。例如社鼠、大林姬鼠会与未成年个体分享贮藏的山杏种子,可以容忍同种其他个体盗取一定量的食物(Zhang et al. 2011b, 2014a)。在自然界,动物贮藏的食物量可能远多于自身消耗量,因而可以容忍部分食物损失而不危及其生存(Vander Wall 1990)。容忍盗食行为可以用相互盗食假说(reciprocal pilferage hypothesis,也译为互惠盗食假说)和亲缘选择假说(kin selection hypothesis)来解释(Vander Wall et al. 2003, Dally et al. 2006)。

相互盗食假说认为,对于集群生活或单独生活但领域互相重叠的贮食动物,各个体既是盗食者,也是贮食者,可以一定程度上容忍同种个体盗食,并通过盗取其他个体的食物来补偿被盗食损失,从而维持贮藏食物总量的相对平衡(Vander Wall et al. 2003)。该理论最先主要用于解释盗食率非常高的条件下,动物为什么还会分散贮藏食物,强调领域相互重叠的贮食动物各个体盗取食物的同时也会贮藏食物,盗食所得能够补偿盗食损失,个体间通过相互盗食保持食物总量的相对稳定(Vander Wall et al. 2003)。但是盗食所得是否能够补偿盗食损失,尚无经典的研究案例,尤其缺乏野外实验证据(Vander Wall et al. 2009, Zhang et al. 2014a, Dittel et al. 2017)。Dittel 等(2017)发现围栏条件下北美地区分散贮食的黄松花鼠、长耳花鼠、加利福尼亚金背黄鼠可以通过相互盗食形成相对稳定的盗食和反盗食关系,维持贮藏食物的相对稳定。相互盗食理论受到不少研究者质疑。其一,无论是同种还是异种动物个体间都不可能以完全相同的方式贮藏和盗取食物,通常形成非对称盗食关系,相互盗食理论无法解释这种非对称盗食关系(Dally et al. 2006, Vander Wall et al. 2009, Zhang et al.

2011a)。其二,保护自己贮藏的食物比盗取其他个体的食物更符合进化选择,因为当食物资源丰富时,贮食动物无需冒险盗取其他动物的食物,当食物资源贫乏时,保护自己贮藏的食物比盗取其他个体的食物成本更低,回报也更高(Clarkson et al. 1986, Dally et al. 2006, Gu et al. 2017)。其三,可能出现只盗食不贮食的欺骗者(Andersson et al. 1978),但是,Vander Wall 等(2003)认为欺骗者基因不会在群体中扩散而影响贮食行为的进化,因为根据进化稳定对策(evolutionary stable strategy)理论,如果欺骗者基因扩散,欺骗者大量出现,贮食者减少,结果会因为供群体生存的贮食总量不足而危及欺骗者本身和整个群体生存;此外,由于不贮藏食物,与贮食者相比,欺骗者不具备贮藏食物的相关信息(如空间位置、食物质量和数量等),因而在搜寻贮藏食物时处于劣势,当食物资源贫乏时,欺骗者会因为食物不足而最先被淘汰。

亲缘选择假说认为,家族式生活的动物个体之间具有亲缘关系,容忍亲缘个体盗食可以增加贮食者的间接适合度(indirect fitness)。一些关于鸟类的研究结果支持亲缘选择假说,但有关哺乳动物的研究案例较少(Vander Wall et al. 2003)。实验围栏内,大林姬鼠、社鼠会分别与其幼体或亚成体分享贮藏的食物和共享巢穴,这些行为表现符合亲缘选择假说的预测,但仍然需要深入研究(Zhang et al. 2011b)。

### 3 问题与展望

学者们从行为表现、生态功能、影响因素、适应性进化等方面对动物的盗食与反盗食行为进行了广泛的研究,并取得了重要的研究成果。但是,这一领域仍有较多的问题值得进一步探讨。

#### 3.1 群落水平的盗食、反盗食互动与物种共存

现有关于盗食与反盗食的研究主要集中在个体和种群水平,主要涉及贮食动物针对同种个体的盗食和反盗食策略,关于种间盗食与反



盗食的研究相对较少 (Leaver et al. 2001, Thayer et al. 2005, Leaver et al. 2007, Vander Wall et al. 2009, Tong et al. 2012, Luo et al. 2014, Dittel et al. 2017, Gu et al. 2017)。同域分布贮食动物 (如啮齿动物) 间通常分享共同的食物和空间资源, 它们的盗食和反盗食行为策略在群落水平上有什么趋同和分化, 如何通过盗食和反盗食互动分配资源而得以共存等问题尚需深入研究。对该问题的探讨可以深入了解种间盗食对贮食行为进化的意义、种间基于食物贮藏的相互关系和共存机制等。最近一项研究表明, 同域分布具有不同的种子贮藏习性 (从集中贮藏到分散贮藏) 的鼠类, 盗食行为与其集中贮藏强度呈负相关, 与其分散贮藏强度呈正相关, 说明分散贮食鼠类具有更强的盗食能力, 在群落层面上分散贮藏鼠类间可能形成较强的相互盗食关系, 可能是同域分布鼠类食物分配和共存的重要机制 (Wang et al. 2018)。

### 3.2 种群或群落水平的非对称盗食关系

相互盗食理论强调盗食对被盗食的补偿, 其前提是贮食动物间的对等性, 即以相近的方式贮藏和盗取食物 (Vander Wall et al. 2003), 然而, 个体或物种间贮藏食物的方式、盗食和反盗食能力差异往往较大, 通常形成非对称盗食关系, 即被盗食损失不一定能够通过盗食所得而得到补偿 (Vander Wall et al. 2009, Penner et al. 2011)。例如刺囊鼠 (*Chaetodipus* spp.) 能够盗食更格颇鼠贮藏的食物, 但更格颇鼠却不能盗食刺囊鼠的食物 (Leaver et al. 2001); 集中贮食为主的北美红松鼠 (*Tamiasciurus hudsonicus*), 领域行为较强, 保护贮食区域, 驱逐竞争者和盗食者, 而分散贮食为主的北美灰松鼠, 领域行为较弱, 不驱赶竞争者和盗食者, 二者形成非对称盗食关系 (Goheen et al. 2003)。非对称盗食关系中, 弱势一方如何补偿盗食损失, 进而如何影响贮食行为的进化等均值得深入探讨。对该问题的研究能进一步完善和发展相互盗食理论、了解竞争能力不对称

动物间的共存机制 (Wang et al. 2018, 王志勇 2018, 黄广传 2019)。

### 3.3 贮食动物的最适盗食、反盗食行为模型

目前, 关于动物盗食、反盗食行为的研究多探讨单因素的影响, 鸟类中主要关注空间记忆与认知, 哺乳动物 (如啮齿动物) 中更多研究嗅觉信息。关于动物如何综合利用各种信息形成最优的盗食、反盗食策略, 这些策略在不同条件下 (例如不同的资源量等级和捕食风险) 如何变化等尚待深入研究。最近一项研究发现, 鼠类贮藏植物种子时, 高盗食风险与高集中贮藏强度、短期低分散贮藏强度相关, 中等盗食风险强度年份分散贮藏强度更强, 说明盗食风险强度影响鼠类的贮藏行为, 进而影响种子扩散和更新, 这可能是鼠类贮藏行为和植物种子特征的重要选择压力 (Cao et al. 2018)。根据最适觅食理论原理 (optimal foraging theory), 动物觅食遵从获取最大净收益的经济学原则, 以使个体适合度 (individual fitness) 最大化 (Davies et al. 2012)。动物的盗食、反盗食策略同样遵从最适觅食理论原理, 如何从经济学的角度分析动物的盗食、反盗食策略, 构建最适行为模型, 值得深入探讨。

## 参 考 文 献

- Andersson M, Krebs J. 1978. On the evolution of hoarding behaviour. *Animal Behaviour*, 26(3): 707–711.
- Baack J K, Switzer P V. 2000. Alarm calls affect foraging behavior in Eastern chipmunks (*Tamias striatus*, Rodentia: Sciuridae). *Ethology*, 106(12): 1057–1066.
- Babb S J, Crystal J D. 2005. Discrimination of what, when, and where: Implications for episodic-like memory in rats. *Learning & Motivation*, 36(2): 177–189.
- Babb S J, Crystal J D. 2006. Episodic-like memory in the rat. *Current Biology*, 16(13): 1317–1321.
- Bednekoff P, Balda R. 1996. Social caching and observational spatial memory in pinyon jays. *Behaviour*, 133(11): 807–826.
- Brotons L. 2000. Individual food-hoarding decisions in a nonterritorial coal tit population: the role of social context. *Animal Behaviour*,

- 60(3): 395–402.
- Buitron D, Nuechterlein G L. 1985. Experiments on olfactory detection of food caches by black-billed magpies. *Condor*, 87(1): 92–95.
- Byrne R W, Whiten A. 1988. *Machiavellian Intelligence: Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes and Humans*. Oxford: Clarendon Press.
- Cao L, Wang B, Yan C, et al. 2018. Risk of cache pilferage determines hoarding behavior of rodents and seed fate. *Behavioral Ecology*, 29(4): 984–991.
- Carrascal L M, Moreno E. 1993. Food caching versus immediate consumption in the Nuthatch: the effect of social context. *Ardea-Wageningen*, 81(2): 135–141.
- Clarkson K, Eden S F, Sutherland W J, et al. 1986. Density dependence and magpie food hoarding. *Journal of Animal Ecology*, 55(1): 111–121.
- Clayton N S, Griffiths D P, Emery N J, et al. 2001. Elements of episodic-like memory in animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 356(1413): 1–9.
- Dally J M, Clayton N S, Emery N J. 2006. The behaviour and evolution of cache protection and pilferage. *Animal Behaviour*, 72(1): 13–23.
- Dally J M, Emery N J, Clayton N S. 2004. Cache protection strategies by western scrub-jays (*Aphelocoma californica*): hiding food in the shade. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 271(S6): S387–S390.
- Dally J M, Emery N J, Clayton N S. 2005a. Cache protection strategies by western scrub-jays, *Aphelocoma californica*: implications for social cognition. *Animal Behaviour*, 70(6): 1251–1263.
- Dally J M, Emery N J, Clayton N S. 2005b. The social suppression of caching in western scrub-jays (*Aphelocoma californica*). *Behaviour*, 142(7): 961–977.
- Daly M, Jacobs L F, Wilson M I, et al. 1992. Scatter hoarding by kangaroo rats (*Dipodomys merriami*) and pilferage from their caches. *Behavioral Ecology*, 3(2): 102–111.
- Davies N B, Krebs J R, West S A. 2012. *An Introduction to Behavioural Ecology*. 4th ed. Chichester, West Sussex, UK: Wiley-Blackwell, A John Wiley & Sons, Ltd., Publication.
- Devenport J A, Luna L D, Devenport L D. 2000. Placement, retrieval, and memory of caches by thirteen-lined ground squirrels. *Ethology*, 106(2): 171–183.
- Dittel J W, Perea R, Vander Wall S B. 2017. Reciprocal pilfering in a seed-caching rodent community: implications for species coexistence. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71(10): 147–155.
- Emery N J, Clayton N S. 2001. Effects of experience and social context on prospective caching strategies by scrub jays. *Nature*, 414(6862): 443–446.
- Goheen J R, Swihart R K. 2003. Food-hoarding behavior of gray squirrels and North American red squirrels in the central hardwoods region: implications for forest regeneration. *Canadian Journal Zoology*, 81(9): 1636–1639.
- Grodzinski U, Clayton N S. 2010. Problems faced by food-caching corvids and the evolution of cognitive solutions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365(1542): 977–987.
- Grodzinski U, Clayton N S. 2012. Peep to pilfer: what scrub-jays like to watch when observing others. *Animal Behaviour*, 83(5): 1253–1260.
- Gu H, Zhao Q, Zhang Z. 2017. Does scatter-hoarding of seeds benefit cache owners or pilferers? *Integrative Zoology*, 12(6): 477–488.
- Harriman A E, Berger R H. 1986. Olfactory acuity in the common raven (*Corvus corax*). *Physiology and Behavior*, 36(2): 257–262.
- Heinrich B, Pepper J. 1998. Influence of competitors on caching behaviour in the common raven, *Corvus corax*. *Animal Behaviour*, 56(5): 1083–1090.
- Hirsch B T, Kays R, Jansen P A. 2012. A telemetric thread tag for tracking seed dispersal by scatter-hoarding rodents. *Plant Ecology*, 213(6): 933–943.
- Huang Z, Wang Y, Zhang H, et al. 2011. Behavioural responses of sympatric rodents to complete pilferage. *Animal Behaviour*, 81(4): 831–836.
- Jansen P A, Forget P M. 2001. Scatter-hoarding rodents and tree regeneration // Bongers F, Charles-Dominique P, Forget P M, et al. *Dynamics and Plant-animal Interaction in a Neotropical Rainforest*. Nouragues, Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publisher, 275–288.
- Jansen P A, Hirsch B T, Emsens W J, et al. 2012. Thieving rodents as

- substitute dispersers of megafaunal seeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(31): 12610–12615.
- Kamil A C, Balda R P. 1985. Cache recovery and spatial memory in Clark's nutcrackers (*Nucifraga columbiana*). *Journal of Experimental Psychology Animal Behavior Processes*, 11(1): 95–111.
- Leaver L A, Daly M. 2001. Food caching and differential cache pilferage: a field study of coexistence of sympatric kangaroo rats and pocket mice. *Oecologia*, 128(4): 577–584.
- Leaver L A, Hopewell L, Caldwell C, et al. 2007. Audience effects on food caching in grey squirrels (*Sciurus carolinensis*): evidence for pilferage avoidance strategies. *Animal Cognition*, 10(1): 23–27.
- Li Y, Zhang D, Zhang H, et al. 2018. Scatter-hoarding animal places more memory on caches with weak odor. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(3): 53.
- Luo Y, Yang Z, Steele M A, et al. 2014. Hoarding without reward: rodent responses to repeated episodes of complete cache loss. *Behavioural Processes*, 106(4): 36–43.
- McQuade D B, William E H, Eichenbaum H B. 1986. Cues used for localizing food by the gray squirrel (*Sciurus carolinensis*). *Ethology*, 72(1): 22–30.
- Melis A P, Call J, Tomasello M. 2006. Chimpanzees (*Pan troglodytes*) conceal visual and auditory information from others. *Journal of Comparative Psychology*, 2(2): 154–162.
- Niu H, Chu W, Yi X, et al. 2019. Visual and auditory cues facilitate cache pilferage of Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus*) under indoor conditions. *Integrative Zoology*, 14(4): 354–365.
- Penner J L, Devenport L D. 2011. A comparative study of caching and pilfering behavior in two sympatric species, least chipmunks (*Tamias minimus*) and Eastern chipmunks (*Tamias striatus*). *Journal of Comparative Psychology*, 125(4): 375–384.
- Roberts W A. 2006. Animal memory: episodic-like memory in rats. *Current Biology*, 16(15): R601–R603.
- Santos L R, Nissen A G, Ferrugia J A. 2006. Rhesus monkeys, *Macaca mulatta*, know what others can and cannot hear. *Animal Behaviour*, 71(5): 1175–1181.
- Shettleworth S J. 1995. Memory in food-storing birds: from the field to the Skinner box // Alleva E, Fasolo A, Lipp H P, et al. *Behavioral Brain Research in Naturalistic and Semi-naturalistic Settings: Proceedings of NATO Advanced Study Institute Series Maratea, Italy. The Hague, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers*, 158–179.
- Smulders T V. 1998. A game theoretical model of the evolution of food hoarding: applications to the Paridae. *American Naturalist*, 151(4): 356–366.
- Spritzer M D, Brazeau D. 2003. Direct vs. indirect benefits of caching by gray squirrels (*Sciurus carolinensis*). *Ethology*, 109(7): 559–575.
- Steele M A, Halkin S L, Smallwood P D, et al. 2008. Cache protection strategies of a scatter-hoarding rodent: do tree squirrels engage in behavioural deception? *Animal Behaviour*, 75(2): 705–714.
- Steele M A, Rompré G, Stratford J A, et al. 2015. Scatter hoarding rodents favor higher predation risks for cache sites: The potential for predators to influence the seed dispersal process. *Integrative Zoology*, 10(3): 257–266.
- Stulp G, Emery N J, Verhulst S, et al. 2009. Western scrub-jays conceal auditory information when competitors can hear but cannot see. *Biology Letters*, 5(5): 583–585.
- Sun S, Zhang H. 2013. Caches sites preferred by small rodents facilitate cache survival in a subtropical primary forest, central China. *Wildlife Research*, 40(4): 294–302.
- Thayer T C, Vander Wall S B. 2005. Interactions between Steller's jays and yellow pine chipmunks over scatter-hoarded sugar pine seeds. *Journal of Animal Ecology*, 74(2): 365–374.
- Tong L, Zhang Y, Wang Z, et al. 2012. Influence of intra- and inter-specific competitions on food hoarding behaviour of buff-breasted rat (*Rattus flavipectus*). *Ethology Ecology & Evolution*, 24(1): 62–73.
- Vander Wall S B. 1990. *Food Hoarding in Animals*. Chicago: University of Chicago Press.
- Vander Wall S B. 1991. Mechanisms of cache recovery by yellow pine chipmunks. *Animal Behaviour*, 41(5): 851–863.
- Vander Wall S B. 1998. Foraging success of granivorous rodents: effects of variation in seed and soil water on olfaction. *Ecology*, 79(1): 233–241.
- Vander Wall S B. 2000. The influence of environmental conditions on cache recovery and cache pilferage by yellow pine chipmunks

- (*Tamias amoenus*) and deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Behavioral Ecology*, 11(5): 544–549.
- Vander Wall S B, Briggs J S, Jenkins S H, et al. 2006. Do food-hoarding animals have a cache recovery advantage? Determining recovery of stored food. *Animal Behaviour*, 72(1): 189–197.
- Vander Wall S B, Enders M S, Waitman B A. 2009. Asymmetrical cache pilfering between yellow pine chipmunks and golden-mantled ground squirrels. *Animal Behaviour*, 78(2): 555–561.
- Vander Wall S B, Jenkins S H. 2003. Reciprocal pilferage and the evolution of food-hoarding behavior. *Behavioral Ecology*, 14(5): 656–667.
- Wang Z, Wang B, Yi X, et al. 2018. Scatter-hoarding rodents are better pilferers than larder-hoarders. *Animal Behaviour*, 141(4): 151–159.
- Xiao Z, Jansen P, Zhang Z. 2006. Using seed-tagging methods for assessing post-dispersal seed fate in rodent-dispersed trees. *Forest Ecology and Management*, 223(1-3): 18–23.
- Yi X, Steele M A, Stratford J A, et al. 2016a. The use of spatial memory for cache management by scatter-hoarding rodent. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(9): 1527–1534.
- Yi X, Wang Z, Zhang H, et al. 2016b. Weak olfaction increases seed scatter-hoarding by Siberian chipmunks: implication in shaping plant-animal interactions. *Oikos*, 125(12): 1712–1718.
- Zhang H, Chen Y, Zhang Z. 2008. Differences of dispersal fitness of large and small acorns of Liaodong oak (*Quercus liaotungensis*) before and after seed caching by small rodents in a warm temperate forest, China. *Forest Ecology and Management*, 255(3): 1243–1250.
- Zhang H, Chu W, Zhang Z, et al. 2017. Cultivated walnut trees showed earlier but not final advantage over its wild relatives in competing for seed dispersers. *Integrative Zoology*, 12(1): 12–25.
- Zhang H, Gao H, Yang Z, et al. 2014a. Effects of interspecific competition on food hoarding and pilferage in two sympatric rodents. *Behaviour*, 151(11): 1579–1596.
- Zhang H, Luo Y, Steele M A, et al. 2013. Rodent-favored cache sites do not favor seedling establishment of shade-intolerant wild apricot (*Prunus armeniaca* Linn.) in northern China. *Plant Ecology*, 214(4): 531–543.
- Zhang H, Steele M A, Zhang Z, et al. 2014b. Rapid sequestration and recaching by a scatter-hoarding rodent (*Sciurotamias davidianus*). *Journal of Mammalogy*, 95(3): 480–490.
- Zhang H, Wang Y, Zhang Z. 2011a. Responses of seed-hoarding behaviour to conspecific audiences in scatter- and/or larder-hoarding rodents. *Behaviour*, 148(7): 825–842.
- Zhang H, Wang Y. 2011b. Differences in hoarding behavior between captive and wild sympatric rodent species. *Current Zoology*, 57(6): 725–730.
- Zhang H, Yan C, Chang G, et al. 2016. Seed trait-mediated selection by rodents affects mutualistic interactions and seedling recruitment of co-occurring tree species. *Oecologia*, 180(2): 475–484.
- 黄广传. 2019. 社鼠、大林姬鼠贮食行为和微生境选择分化: 对二者共存的意义. 武汉: 华中师范大学硕士学位论文.
- 黄广传, 司俊杰, 蒙新, 等. 2019. 不同生境和季节社鼠与大林姬鼠的微生境选择比较. *兽类学报*, 29(3): 242–251.
- 蒋志刚. 1996a. 动物保护食物贮藏的行为策略. *动物学杂志*, 31(5): 52–55.
- 蒋志刚. 1996b. 动物怎样找回贮藏的食物? *动物学杂志*, 31(6): 47–50.
- 鲁长虎, 吴建平. 1997. 鸟类的贮食行为及研究. *动物学杂志*, 32(5): 48–51.
- 路纪琪, 肖治术, 程瑾瑞, 等. 2004. 啮齿动物的分散贮食行为. *兽类学报*, 24(3): 267–272.
- 路纪琪, 张知彬. 2005. 啮齿动物分散贮食的影响因素. *生态学杂志*, 24(3): 283–286.
- 王威, 胡锦涛. 2013. 岩松鼠贮藏种子的空间记忆研究. *四川动物*, 32(5): 658–663.
- 王志勇. 2018. 岩松鼠盗食与反盗食行为研究. 武汉: 华中师范大学硕士学位论文.
- 肖治术, 张知彬, 路纪琪, 等. 2004. 啮齿动物对植物种子的多次贮藏. *动物学杂志*, 39(2): 94–99.
- 张洪茂. 2007. 北京东灵山地区啮齿动物与森林种子间相互关系研究. 北京: 中国科学院研究生院博士学位论文.
- 张洪茂, 张知彬. 2006. 埋藏点深度、间距及大小对花鼠发现向日葵种子的影响. *兽类学报*, 26(4): 398–402.
- 张洪茂, 张知彬. 2007. 围栏条件下影响岩松鼠寻找分散贮藏核桃种子的关键因素. *生物多样性*, 15(4): 329–336.