

基于贮食行为的鸟类社会认知研究进展

尚凡梅 万冬梅 张雷*

辽宁大学生命科学院 辽宁省动物资源与疫病防治重点实验室 沈阳 110036

摘要: 贮食是动物应对环境变化和不可预测性而进化出的有效生存对策, 认知则是当前鸟类学研究的热点问题之一。目前鸟类贮食行为中的认知研究多集中在空间认知, 而社会认知研究相对滞后。对于贮食物种而言, 储藏食物被盗现象非常普遍, 为了避免被盗食, 贮食者不仅要有发达的空间认知能力去记忆贮食地点, 同时还需要极强的社会认知能力处理与盗食者的关系, 可见社会认知在鸟类的贮食行为中扮演着重要角色。本文将从鸟类贮食的社会关系认知以及社会地位认知两个方面, 对鸟类贮食行为中的社会认知研究进行综述, 以期为后续鸟类社会认知研究提供借鉴和参考。

关键词: 社会关系; 社会地位; 盗食; 重取

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2023) 06-977-09

The Research Progress of Avian Social Cognition Based on Food Caching Behavior

SHANG Fan-Mei WAN Dong-Mei ZHANG Lei*

Laboratory of Animal Resources and Epidemic Prevention, School of Life Sciences,

Liaoning University, Shenyang, 110036, China

Abstract: Food caching is an effective survival strategy that animals have evolved to cope with unpredictable environmental changes. Cognition is a major area in ornithological research, with much work being done on avian cognition, particularly regarding food caching behavior. Although spatial cognition has received considerable attention, there has been a dearth of research on social cognition in current studies. Species that heavily rely on stored food during periods of scarcity, not only require well-developed spatial cognition to memorize the location of their caches but also need strong social cognition ability to handle interactions with potential pilferage. This article provides a comprehensive review of social cognition about avian food caching behavior, which focuses on two aspects: social relations cognition and social status cognition. Our review will highlight the social cognitive abilities of birds.

Key words: Social relations; Social status; Pilferage; Cache recovery

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31872231);

* 通讯作者, E-mail: zhangl@lnu.edu.cn;

第一作者介绍 尚凡梅, 女, 硕士研究生; 研究方向: 鸟类学; E-mail: 1732956408@qq.com.

收稿日期: 2022-07-26, 修回日期: 2023-04-28 DOI: 10.13859/j.cjz.202322189

生活在温带气候区的动物经常面临季节性变化的环境,这会导致其所依赖的自然食物丰富度和可用性的急剧变化,例如,冬天频繁的降雪和积雪会大大增加觅食的难度。动物通常使用包括冬眠和定期迁徙在内的各种策略来应对环境的季节性,但一些物种已经进化出贮食策略(Pravosudov et al. 2013),并且不同类群之间的贮食行为存在一定差异,如花头鸫鹛(*Glaucidium passerinum*)采用集中贮藏(larder hoarding, Solheim 1984),而加州星鸦(*Nucifraga columbiana*)则偏好分散贮藏(scatter-hoarding, Vander Wall et al. 1981)。贮食是指野生动物在食物丰富时期将食物进行储藏并在食物匮乏时期重新利用的行为(Smith et al. 1984),是动物应对环境变化和不可预测性而进化出的有效生存对策(Vander Wall et al. 2003, Schnell et al. 2022)。贮食行为包括两层含义:贮藏(storing/ caching)和重取(cache recovery)。贮藏是指将食物保存起来以免同种或异种个体采食;重取是指重新取食所贮食物(Andersson et al. 1978)。通常食物的贮藏和重取存在一定的时间间隔,这个间隔有长有短,短则几小时,长可达数月(鲁长虎等 1997)。不同种群的贮食周期也不同,例如北极地松鼠(*Spermophilus parryii*)一般只在秋季进行食物储存,但储存量非常可观,可达到数百千克,而灰松鼠(*Sciurus carolinensis*)则每周或每月储存一些食物(Stapanian et al. 1984)。这是由于许多动物产生的季节性行为都会与其繁殖之间存在一定的权衡关系,从而导致了生存策略上的差异(Helm et al. 2006)。在自然界中,鸟类的贮食行为能够在一定程度上减少繁殖期的能量消耗,减小觅食压力,提高自身适合度,这作为一种强大的选择压力激励着鸟类贮食行为的进化(Branch 2018)。而社会经历可能在贮食行为的进化过程中承担着不可或缺的角色,它们从关于贮食的社会经历中不断地积累着社会经验,从而对某一个体或群体产生特定

的认知,逐渐形成了对情境对象的社会认知(Fiske et al. 2007)。

社会经历在鸟类贮食行为中具有重要作用,对所贮食物的安全性具有积极影响,经验的积累在一定程度上可防止重复错误的出现,不断促进生物进化从而形成相应的社会认知。例如,有了储藏食物变质的经历之后,渡鸦(*Corvus corax*)更偏爱将易腐烂或萌发的食物储藏在阴凉、干燥处(Grodzinski et al. 2010, Sutton et al. 2016, Müller et al. 2017)。大量研究发现,鸟类贮食行为中的社会经历主要包含同种或异种导致的盗食经历和被盗经历(Dally et al. 2006, Müller et al. 2017)。所贮食物存在被盗风险时,重新储藏是贮食者应对盗食的一种普遍行为(Raby et al. 2010)。研究发现,当松鸦(*Garrulus glandarius*)具有观察其他个体贮食并盗食成功的经历后,若自己的贮食位点被观察到,则会在观察者离开后重新储藏,而无相关经历的个体则不会表现出该行为(Vernouillet et al. 2020)。此外,增大储藏点间的距离也是减少被盗食的有效手段,如具有盗食经历的喜鹊(*Pica serica*),会增大贮食点间隔距离来降低食物被盗的风险(Clarkson et al. 1986);当潜在盗食者在场时,西丛鸦(*Aphelocoma californica*)会优先选择较远的贮食位点(Vander Wall et al. 2003),说明贮食者能够依据自己的社会经历衡量潜在盗食者带来的威胁,并决定储藏点的间隔距离(Hare 2001)。同样,具有丰富社会经历的贮食者还会采用一系列的策略来增加盗食的难度,如北美星鸦会将食物储藏于遮蔽物后面的区域(Clary et al. 2011),西丛鸦优先把食物藏在光线阴暗的地方(Emery et al. 2001),渡鸦甚至能控制潜在的视觉信息来增加盗食者记忆定位难度(Brodin et al. 2001)。这些策略不仅能有效降低被盗食的几率,还可减少重新储藏和飞至更远处储藏造成的额外能量消耗,长此以往,或许社会经历可促使种群间形成一种对情境对象

的社会认知。

社会认知已在多种啮齿类动物、鸟类（鸦科、山雀科、啄木鸟科、伯劳科、鸚鵡科等）、甚至行军蚁（*Eciton hamatum*）等低等节肢动物中被发现（de Kort et al. 2006, Sutton et al. 2016, Lima et al. 2021）。但是不同类群、甚至不同个体间的贮食行为具有一定的差异性，比如储藏位点、储藏食物类型和储藏周期等（经宇等 2003）。这种种间、种内复杂的贮食机制需要鸟类具有较强的认知能力以重新获取食物。尤其在食物短缺时期，贮食者会强烈依赖所贮食物保证食物的供给，因此进化出了发达的空间认知能力来确保储存食物的寻回率（Raby et al. 2010）。研究者对贮食者在空间记忆、情景记忆等方面的研究发现鸟类具有较强的认知能力，值得被深入研究（Vander Wall et al. 2003, Brodin 2010）。然而，储藏食物的寻回率不仅受到自身因素的影响，也受社会认知因素的影响。社会认知是个体对其他个体的行为动机、心理状态、意向等做出推测和判断的过程（Shettleworth 2010）。在众多的竞争者和潜在盗食者存在的情况下，这种认知可更好地帮助保护自己的劳动果实。一些研究发现储藏食物被盗现象在贮食动物间普遍存在，如灰噪鸦（*Perisoreus canadensis*）每天高达 36% 的储藏食物会被盗取（Waite 1988），沼泽山雀（*Poecile palustris*）所储食物被盗的比例高达 57%（Sherry et al. 1982）。可见，盗食者的出现大大降低储藏食物的寻回率（Dally et al. 2006）。面对盗食带来的巨大选择压力，贮食者在储藏食物和重取过程中，进化出一系列对策以应对盗食的发生，如欺骗性贮食和重新贮食等（李成安等 2016）。已有研究发现贮食者的不同对策与其社会认知密切相关（王琳等 2020）。集中贮藏和分散贮藏在社会认知上也具有一定区别，从进化上来讲是先有的集中储食（鲁长虎等 1997），而分散储食很可能是鸟类防止被盗食后进化出的一种策略。

目前关于鸟类认知与贮食方面的研究主要

集中于具有社会性的物种，如常态化集群的鸦科鸟类或季节性集群的山雀科鸟类，且大多数都偏向于探讨贮食物种的空间认知能力，关于社会认知能力的相关研究比较滞后（王琳等 2020）。因此，本文将从贮食行为中社会认知的两个层面，社会关系认知以及社会地位认知进行综述。

1 社会关系认知对鸟类贮食策略的影响

社会关系认知是指个体对自我与群体中其他个体之间关系的认知（杨帅等 2017）。鸟类集群生活极为普遍，研究发现在常年集群活动的灰喜鹊（*Cyanopica cyanus*）群体中，除多数为近亲个体外，也有无亲缘关系的个体存在（王琳 2019）；季节性的山雀集群中，还存在其他山雀混群的情况（曹长雷等 2018），例如，沼泽山雀的集群中混有欧亚大山雀（*Parus major*），说明鸟类集群中存在复杂的社会关系。此外，生态位进化也证明动物生存环境中存在复杂社会关系（Emery et al. 2014）。在同一地区内，生物的种类越丰富，物种间为了共同食物（营养）、生活空间或其他资源而出现的竞争越激烈，这可能导致某一特定物种占有的实际生态位越小。结果导致在进化过程中，两个生态上很接近的物种产生占有不同的空间（栖息地分化）、取食不同食物（食性上的特化）、在不同的活动时间（时间分化）或其他生态习性上的分化，以降低竞争的激烈程度，从而使两种之间可能形成平衡而共存（Laland et al. 1999, 李建媚等 2022）。社群中的每只个体都需要处理好与其他个体的社会关系，才能保证自身适合度的最大化。在过去的几十年间，研究者们广泛关注了鸟类对社会关系的认知（Vonk et al. 2017），并提供了鸟类在处理种间关系、种内关系、亲缘关系及配偶关系等方面的社会认知相关证据。

1.1 基于盗食的种间及种内关系认知对贮食的影响

根据盗食者的不同，盗食行为可分为种间

盗食和种内盗食。一般在种内盗食中，都是具有贮食行为的不同个体间进行相互盗食；而在种间盗食中，通常是物种 A 盗取物种 B 所储藏的食物。然而，由于物种 A 不储食或具有更高的社会地位而使得物种 B 不能或者只能很少盗取物种 A 的食物。因此，在种间盗食中，盗食者与被盗食者之间往往具有不对称的社会关系 (Vander Wall et al. 2009)。当种间盗食存在时，这种潜在的不对称性会影响贮食者通过储藏食物应对食物资源短缺的初衷。于是种内、种间关系认知作为社会关系认知的重要组成部分，会促使贮食者进化出不同的贮食对策以应对不同的潜在盗食者。如鸦科鸟类中的灰噪鸦会在主要盗食者暗冠蓝鸦 (*Cyanocitta stelleri*) 在场时立即停止储藏行为，但在面对同类 (种内关系) 时则会正常贮食 (Burnell et al. 1985)，这种行为在对渡鸦的相关研究中也得到了证实 (Boeckle et al. 2012)。李成安等 (2016) 发现，杂色山雀 (*Sittiparus varius*) 能够识别潜在盗食者为种间或种内个体，杂色山雀在种间盗食者普通鸦 (*Sitta europaea*) 存在时，进行假贮食或欺骗性贮食，而面对种内盗食者时却极少防范。同样，有研究发现高山山雀 (*Poecile gambeli*) 也能够区分潜在盗食者和非盗食者，贮食过程中对种间盗食者红胸鸦 (*S. canadensis*) 进行重点防范，对不产生种间盗食关系的灰蓝灯草鸦 (*Junco hyemalis*) 则选择性忽略 (Pravosudov 2008)。说明对于不同的潜在盗食者，贮食者具有足够的社会认知能力进行区分，重点防范威胁较大的种间潜在盗食者。

种内盗食者通常既是贮食者也是盗食者，其盗取食物和被盗食物量往往相差不大，可以通过相互盗食来弥补损失 (Vander Wall et al. 2003)。因此，面对种内盗食者，贮食者一般会采取容忍或合作的方式 (Persson et al. 2006)。容忍盗食假说 (pilferage tolerance hypothesis) 认为，在不影响生存和繁殖的前提下，贮食者一般会容忍盗食者的存在和部分储藏食物的丢

失 (Dally et al. 2005)。在相互盗食弥补损失的前提下，如果采取防盗食对策，会消耗有限的能量而无法将收益最大化。此外，合作行为在贮食鸟类中也非常普遍，如许多橡树啄木鸟 (*Melanerpes formicivorus*) 会共用一个贮食点来分享储藏的食物 (Dally et al. 2005)，仓鸦 (*Tyto alba*) 也会相互分享自己储藏的食物 (Aliabadian et al. 2016)，同样的行为也在灰喜鹊、寒鸦 (*Corvus monedula*) 等鸟类中得到了证实 (Schwab et al. 2012, Horn et al. 2016)。可见，鸟类在贮食过程中面对不同的社会认知关系会有不同的表现，同时在一定程度上也影响着自身的贮食机制。

此外，研究者发现了鸟类疑似存在自我认知能力，如镜面实验中的北美星鸦 (*N. columbiana*) 和丛鸦 (*A. coerulescens*) 在同种观察者存在时，会表现出欺骗性贮食或停止贮食的行为，而当在镜子中观察到自己时，则会更频繁地进行贮食 (Clary et al. 2016)，但这是否属于鸟类的自我认知尚需进一步验证。

1.2 基于盗食的种内关系-亲缘关系认知对贮食的影响

亲缘关系是一种特殊的种内关系，指的是生物类群在系统发生上所显示的某种血缘关系 (Napper et al. 2013)。亲缘选择理论认为动物个体间的亲缘关系越近，彼此之间的合作倾向和利他行为就会越强烈 (Hamilton 1964)。因此当盗食者为亲缘关系近的个体时，贮食者的直接适合度虽然降低，但却可通过亲缘选择使其广义适合度得到提高。在该理论模式下，当贮食者与潜在盗食者的亲缘关系不同时，其表现出的贮食对策可能会完全不同，即亲缘关系越近，反盗食行为越弱，甚至不存在，反之则相反。因此，亲缘关系作为社会关系认知的另一项重要内容，同样可能会影响鸟类的贮食行为。该理论目前仅在橡树啄木鸟和美洲河狸 (*Castor canadensis*) 的研究中得到证实 (Novakowski 1967, Brown 1987)。另外，

Hamilton (1964) 认为, 动物可通过其他个体的表型来识别与自己携带相同等位基因的近亲个体, 并表现出利他倾向。群居鸦科鸟类的贮食行为极可能存在亲缘选择现象, 但尚未得到证实 (Vander Wall et al. 2003)。松鸦会将所储藏食物分享给子代, 但该现象会随子代的逐渐成熟而减少, 可见这种分享行为只是暂时性的, 可促使子代尽快独立 (Hardling et al. 1995, Derbyshire et al. 2019)。由于亲代抚育是鸟类繁殖过程中的普遍现象, 且在幼鸟出飞后仍会存在一段时间, 因此松鸦暂时将储藏的食物分享给子代的行为, 很可能是亲代抚育的一种延续, 但幼鸟独立生活后是否还存在上述行为, 目前尚无任何证据。

1.3 基于盗食的种内关系-配偶关系认知对贮食的影响

配偶关系不同于亲缘关系, 是一种更为复杂的种内关系。配偶关系同样会影响鸟类的贮食对策, 但相关研究较少, 主要集中在鸦科鸟类。例如, 面对其他非配偶关系的潜在盗食者时, 西丛鸦会表现出强烈的攻击行为, 却允许配偶取食 (Dally et al. 2006)。由于情饲行为 (courtship feeding) 在单配制鸟类中极为普遍, Dally 等 (2005) 发现, 当观察者与贮食者为配偶关系时, 西丛鸦的贮食频率会显著增加。此外, 雄性松鸦繁殖期会根据配偶的食物偏好灵活地对分享的食物进行调整 (Ostojic et al. 2013), 但未发现该行为可延续至非繁殖期的证据 (Heyes 2014), 因此向配偶分享贮藏食物的行为是否广泛存在仍需进一步探讨。

2 社会地位认知对鸟类贮食策略的影响

社会地位除在群体生活的狼、灵长类等兽类中广泛存在外 (Brosnan et al. 2003, 2010), 也出现在鸟类中 (Paz-y-Miño et al. 2004, Heinen et al. 2022)。目前有关鸟类社会地位的研究主要集中在营集群生活的鸦科及鸚鵡科鸟类。例如, 研究发现蓝头鸦 (*Gymnorhinus*

cynocephalus) 不仅能记住社群中每只个体的社会地位, 甚至还能通过观察其他社群个体与本社群个体的互动, 间接推导出自己与该个体的相对地位 (Paz-y-Miño et al. 2004)。类似现象在羽冠乌鸦 (*Corvus cornix*, Lazareva et al. 2004)、寒鸦 (Mikolasch et al. 2013) 和蓝头鸦 (Wei et al. 2014) 中也得到证实。研究发现, 当高社会地位个体在场时, 西丛鸦会立即停止正在进行的贮食活动, 而面对低社会地位个体则不受影响 (Dally et al. 2006)。可见鸟类中同样存在着社会地位的差异, 且能够直接决定鸟类在取食过程中的先后顺序 (Bugnyar et al. 2002)。如在多只非洲灰鸚鵡 (*Psittacus erithacus*) 共同取食时, 高社会地位个体明显具有优先性 (Taylor et al. 2010)。

贮食会消耗大量能量, 高社会地位者若不贮食, 而凭借社会地位盗抢其他个体的贮食, 便能在节省贮食能量消耗的同时保证食物的供给。在贮食过程中, 是社会地位高的个体优先贮食, 还是由社会地位低的个体先进行贮食而社会地位高的个体再对其进行盗食呢? 研究发现, 社会地位高的灰蓝灯草鸚鵡会优先占据优质的区域进行取食和贮食, 而社会地位低的个体只能利用食物质量更低或捕食风险更高的区域 (Theimer 1987)。此外, 在公共贮食区域, 社会地位高的个体同样具有优先性。如社会地位高的褐头山雀 (*Poecile montanus*) 会占用树冠层进行贮食, 而社会地位低的个体只能利用同一棵树的中下层 (Brodin 1994), 而且在贮食过程中, 社会地位高的个体并不会介意社会地位低的个体存在, 因为社会地位低的个体一般不会接近这些贮食点 (Bugnyar et al. 2006)。但社会地位高的个体会在更高社会地位个体出现后, 表现出放弃贮食、欺骗性贮食及重新贮食等行为 (Smith 1979, Dally et al. 2006)。研究还发现, 蓝头鸦会与同伴分享自己的贮食, 且社会地位高的个体可以比社会地位低的个体分享更多的食物 (Duque et al. 2016), 说明社会

地位高的个体在贮食中占有优势, 该优势会保证其比社会地位低的个体具有更多的贮食量。可见贮食是社会地位高的个体食物短缺时获取食物的主要方式, 而非依靠盗食社会地位低的个体所储藏的食物。这可能是因为尽管社会地位高的个体在盗食过程中具有优势 (Bugnyar et al. 2006), 但经过长时间的进化, 社会地位低的个体已进化出防盗食的贮食策略, 如贮食位点隐蔽性较好、位点分散等 (Vander Wall et al. 2003), 这就增加了社会地位高的个体对社会地位低的个体所储食物的盗食难度, 导致盗食需花费较大能量, 故盗食并非社会地位高的个体的最优选择。

3 总结与展望

贮食作为动物应对恶劣和不可预测环境的重要适应性对策, 不仅需要贮食动物发达的空间认知来保证所贮食物的顺利重取, 还需要强有力的社会认知来预防潜在盗食者。鸟类在社会地位及社会关系等方面的社会认知能力可有效降低食物被盗风险。从目前的研究可知, 现有的研究仍存在较多的问题与不足。比如, 关于鸟类社会认知的研究主要停留在宏观方面, 且实验较为单一, 没有多方面验证鸟类社会认知的实验探究, 缺乏整体的研究体系形成系统的研究内容。比如, 目前亲缘关系作为社会关系的重要组成部分, 在鸟类贮食行为中仍存在较大研究空缺; 而社会经历相关的研究仍主要集中于鸦科鸟类, 在其他鸟类中的研究尚不充分。其次, 关于社会经历是如何从经验的累积逐渐进化为一种情境的社会认知, 以及能否采用基因组学的方法探究社会认知的进化机制等内容的研究目前仍然十分欠缺; 此外, 目前关于鸟类贮食与社会认知的相关研究多以鸦科、鸚形目、雀形目等野生鸟类为主, 由于缺乏合适的模式物种和动物伦理方面的研究限制, 使通过损伤性取样才得以进行的一些组织或分子相关研究无法进行。可见, 研究物种是限制鸟

类认知在基因组学或转录组学方面研究的一个重要因素。同时, 未来若能在研究中结合鸟类习性及生境特点, 设计出更加合理的研究范式或采用新的研究角度, 将有助于科学而全面地了解鸟类社会认知在贮食中的作用。由于种间、种内相互作用与宏观进化 (深层时间尺度上的进化变化) 联系起来是生物学的一个关键指标, 关于鸟类社会认知的进一步研究有助于我们理解生物的进化机制。从基因组学的角度入手研究社会认知有助于从微观进化的角度了解宏观进化, 为生物进化提供更加深入的观点, 加深对物种相互作用在塑造宏观进化轨迹中作用的理解。

参 考 文 献

- Aliabadian M, Alaei-Kakhki N, Mirshamsi O, et al. 2016. Phylogeny, biogeography, and diversification of barn owls (Aves: Strigiformes). *Biological Journal of the Linnean Society*, 119(4): 904–918.
- Andersson M, Krebs J. 1978. On the evolution of hoarding behavior. *Animal Behavior*, 26(3): 707–711.
- Boeckle M, Bugnyar T. 2012. Long-term memory for affiliates in ravens. *Current Biology*, 22(9): 801–806.
- Branch C L. 2018. Elevation related variation in climatic harshness is associated with premating mechanisms in food-caching Mountain Chickadees (*Poecile gambeli*). USA: University of Nevada, Reno, 1–108.
- Brodin A. 1994. The role of naturally stored food supplies in the winter diet of the Boreal Willow Tit *Parus montanus*. *Ornis Svecica*, 4(1): 31–40.
- Brodin A. 2010. The history of scatter hoarding studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1542): 869–881.
- Brodin A, Lundborg K, Clark C W. 2001. The effect of dominance on food hoarding: A game theoretical model. *American Naturalist*, 157(1): 66–75.
- Brosnan S F, de Waal F B M. 2003. Monkeys reject unequal pay. *Nature*, 425(6955): 297–299.

- Brosnan S F, Talbot C, Ahlgren M, et al. 2010. Mechanisms underlying responses to inequitable outcomes in Chimpanzees, *Pan troglodytes*. *Animal Behaviour*, 79(6): 1229–1237.
- Brown C R. 1987. Avian sociobiology: population ecology of the cooperatively breeding Acorn Woodpecker. *Science*, 238(4833): 1590–1591.
- Bugnyar T, Heinrich B. 2006. Pilfering Ravens, *Corvus corax*, adjust their behaviour to social context and identity of competitors. *Animal Cognition*, 9(4): 369–376.
- Bugnyar T, Kotrschal K. 2002. Observational learning and the raiding of food caches in ravens, *Corvus corax*: is it 'tactical' deception? *Animal Behaviour*, 64(2): 185–195.
- Burnell K L, Tomback D F. 1985. Steller's Jays Steal Gray Jay caches: field and laboratory observations. *Auk*, 102(2): 417–419.
- 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.
- Clary D, Kelly D M. 2011. Cache protection strategies of a non-social food-caching corvid, Clark's Nutcracker (*Nucifraga columbiana*). *Animal Cognition*, 14(5): 735–744.
- Clary D, Kelly D M. 2016. Graded mirror self-recognition by Clark's Nutcrackers. *Scientific Reports*, 6(1): 36459.
- Dally J M, Emery N J, Clayton N S. 2005. 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. 2006. Food-caching Western Scrub-jays keep track of who was watching when. *Science*, 312(5780): 1662–1665.
- de Kort S R, Clayton N S. 2006. An evolutionary perspective on caching by corvids. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1585): 417–423.
- Derbyshire R, Norris D R, Hobson K A, et al. 2019. Isotopic spiking and food dye experiments provide evidence that nestling Canada Jays (*Perisoreus canadensis*) receive cached food from their parents. *Canadian Journal of Zoology*, 97(4): 368–375.
- Duque J F, Stevens J R. 2016. Voluntary food sharing in pinyon jays: the role of reciprocity and dominance. *Animal Behaviour*, 122: 135–144.
- 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.
- Emery N C, Ackerly D D. 2014. Ecological release exposes genetically based niche variation. *Ecology Letters*, 17(9): 1149–1157.
- Fiske S T, Taylor S E. 2007. *Social Cognition, from Brains to Culture*. 2nd ed. New York: Mcgraw-hill Higher Education, 1–394.
- 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: Biological Sciences*, 365(1542): 977–987.
- Hamilton W D. 1964. The genetical evolution of social behavior. II. *Journal Theoretical Biology*, 7(1): 17–52.
- Hardling R, Kallander H, Nilsson J A. 1995. Experimental evidence for low intra-pair cache pilfering rates in European nuthatches. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 260(1358): 127–130.
- Hare B. 2001. Can competitive paradigms increase the validity of experiments on primate social cognition? *Animal Cognition*, 4(3/4): 269–280.
- Heinen V K, Benedict L M, Sonnenberg B R. 2022. Experimental manipulation of food distribution alters social networks and information transmission across environments in a food caching bird. *Animal Behavior*, 193: 1–12.
- Helm B, Piersma T, Jeugd H V D. 2006. Sociable schedules: interplay between avian seasonal and social behaviour. *Animal Behaviour*, 72(2): 245–262.
- Heyes C. 2014. Animal mindreading: what's the problem? *Psychonomic Bulletin and Review*, 22(2): 313–327.
- Horn L, Scheer C, Bugnyar T, et al. 2016. Proactive prosociality in a cooperatively breeding corvid, the azure-winged magpie (*Cyanopica cyana*). *Biology Letters*, 12(10): 20160649.
- Laland K N, Odling-Smee F J, Feldman M W. 1999. Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(18): 10242–10247.

- Lazareva O F, Smirnova A A, Bagozkaja M S, et al. 2004. Transitive responding in hooded crows requires linearly ordered stimuli. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 82(1): 1–19.
- Lima H, Tesse S, Lima R, et al. 2021. Temporary prey storage along swarm columns of army ants: an adaptive strategy for successful raiding? *Biology Letters*, 18(2): 20210440.
- Mikolasch S, Kotschal K, Schloegl C. 2013. Transitive inference in jackdaws (*Corvus monedula*). *Behavioural Processes*, 92: 113–117.
- Müller J J A, Massen J J M, Bugnyar T, et al. 2017. Ravens remember the nature of a single reciprocal interaction sequence over 2 days and even after a month. *Animal Behaviour*, 128: 69–78.
- Napper C J, Sharp S P, McGowan A, et al. 2013. Dominance, not kinship, determines individual position within the communal roosts of a cooperatively breeding bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(12): 2029–2039.
- Novakowski N S. 1967. The winter bioenergetics of a beaver population in northern latitudes. *Canadian Journal of Zoology*, 45(6): 1107–1118.
- Ostojić L, Shaw R C, Cheke L G, et al. 2013. Evidence suggesting that desire-state attribution may govern food sharing in Eurasian jays. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(10): 4123–4128.
- Paz-Y-Miño G C, Bond A B, Kamil A C, et al. 2004. Pinyon jays use transitive inference to predict social dominance. *Nature*, 430(7001): 778–781.
- Persson J, Landa A, Andersen R, et al. 2006. Reproductive characteristics of female wolverines (*Gulo gulo*) in Scandinavia. *Journal of Mammalogy*, 87(1): 75–79.
- Pravosudov V V. 2008. Mountain chickadees discriminate between potential cache pilferers and non-pilferers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1630): 55–61.
- Pravosudov V V, Roth T C. 2013. Cognitive ecology of food hoarding: The evolution of spatial memory and the hippocampus. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44(9): 173–193.
- Raby C R, Clayton N S. 2010. The cognition of caching and recovery in food-storing birds. *Advances in the Study of Behavior*, 41(10): 1–34.
- Schnell A K, Boeckle M, Clayton N S. 2022. Waiting for a better possibility: delay of gratification in corvids and its relationship to other cognitive capacities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 377(1866): 20210348.
- Schwab C, Swoboda R, Kotschal K, et al. 2012. Recipients affect prosocial and altruistic choices in jackdaws, *Corvus monedula*. *PLoS One*, 7(4): e34922.
- Sherry D, Avery M, Stevens A. 1982. The spacing of stored food by Marsh Tits. *Ethology*, 58(2): 153–162.
- Shettleworth S J. 2010. *Cognition, Evolution, and Behavior*. 2nd ed. New York: Oxford University Press, 1–490.
- Smith J M. 1979. Game theory and the evolution of behaviour. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 205(1161): 475–488.
- Smith C C, Reichman O J. 1984. The evolution of food caching by birds and mammals. *Annual Review*, 15(1): 329–351.
- Solheim R. 1984. Caching behavior, prey choice and surplus killing by pygmy owls during winter a functional response of a generalist predator. *Annales Zoologici Fennici*, 21(3): 301–308.
- Stapanian M A, Smith C C. 1984. Density-dependent survival of scatter-hoarded nuts: an experimental approach. *Ecology*, 65(5): 1387–1396.
- Sutton A O, Strickland D, Norris D R. 2016. Food storage in a changing world: implications of climate change for food-caching species. *Climate Change Responses*, 3(1): 12.
- Taylor A H, Elliffe D, Hunt G R, et al. 2010. Complex cognition and behavioural innovation in New Caledonian crows. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1694): 2637–2643.
- Theimer T C. 1987. The effect of seed dispersion on the foraging success of dominant and subordinate Dark-eyed Juncos, *Junco hyemalis*. *Animal Behaviour*, 35(6): 1883–1890.
- Vander Wall S B, Balda R P. 1981. Ecology and Evolution of Food-storage Behavior in Conifer-seed-caching Corvids. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 56(3): 217–242.
- 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.
- Vernouillet A, Kelly D M. 2020. Individual exploratory responses are not repeatable across time or context for four species of food-storing corvid. *Scientific Reports*, 10(1): 394.
- Vonk J, Shackelford T. 2017. *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. Germany: Springer International Publishing, 1–74.
- Waite T A. 1988. A field test of density-dependent survival of simulated gray jay caches. *Condor*, 90(1): 247–249.
- Wei C A, Kamil A C, Bond A B. 2014. Direct and relational representation during transitive list linking in Pinyon Jays (*Gymnorhinus cyanocephalus*). *Journal of Comparative Psychology*, 128(1): 1–10.
- 曹长雷, 邓秋香, 王海涛, 等. 2018. 次生阔叶林冬季鸟类混合群生态位的相互关系. *野生动物学报*, 39(1): 80–85.
- 李成安, 韩梅, 张雷, 等. 2016. 杂色山雀的反盗食贮食策略. *动物学杂志*, 51(2): 198–206.
- 李建媚, 韩晓卓. 2022. 生态位构建对具有资源竞争物种的进化分布动态的影响. *生态科学*, 41(6): 167–175.
- 鲁长虎, 吴建平. 1997. 鸟类的贮食行为及概念. *动物学杂志*, 32(5): 48–51.
- 经宇, 孙悦华, 昀方. 2003. 黑头噪鸦的繁殖及生活史特征. *动物学杂志*, 38(3): 91–92.
- 王琳. 2019. 灰喜鹊认知能力初探. 南京: 南京大学硕士学位论文, 1–68.
- 王琳, 罗云超, 李忠秋. 2020. 鸦科鸟类认知研究回顾. *动物学杂志*, 55(6): 806–831.
- 杨帅, 黄希庭. 2017. 社会关系的认知机制: 自我与他人表征的视角. *心理研究*, 10(1): 3–9.