

# 动物使用工具行为研究进展

文超 杜澄举 申黎明 贺英豪

潘梓健 梁仕萍 温秀军 王偲\*

华南农业大学林学与风景园林学院 广州 510642

**摘要:** 使用工具曾被认为是人类独有的能力, 然而, 在过去的 50 年中, 学界逐渐认识到工具的使用普遍存在于整个动物界。其中, 使用工具最多的类群是哺乳类、鸟类和昆虫。动物使用工具有一定目标性, 然而大多数动物仅考虑当前的目标, 而非长远目标。动物使用工具的行为受到环境因素和动物自身认知能力、生理特点与进化历史的影响, 并可能表现出一定的个体差异。有些动物使用工具的行为是与生俱来的, 然而大部分高等动物通过试错学习获得使用工具的能力。通过模仿学习, 一些使用工具的行为可以传播和演化, 从而在种群中广泛分布。工具的使用是动物认知领域的核心概念之一, 开展动物使用工具的研究, 能够加深对动物认知能力和行为进化的理解。

**关键词:** 动物; 使用工具; 认知

**中图分类号:** Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2022) 03-462-16

## Research Progress of Animal Tool Use Behavior

WEN Chao DU Cheng-Ju SHEN Li-Ming HE Yin-Hao PAN Zi-Jian

LIANG Shi-Pin WEN Xiu-Jun WANG Cai\*

College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

**Abstract:** Tool use was once considered as unique ability for humans. However, in the past 50 years, tool use has been widely observed throughout the animal kingdom, and therefore is more common than previously thought. Tool use in animals usually has certain purposes, and most animals use tools to achieve short-term goals instead of long-term goals. The tool-use behaviors may be influenced by environmental, cognitive, and physiological factors, and individual differences in tool use may be observed. For some animals, the tool use is an innate behavior. However, for most higher vertebrates, tool use usually involves the trial-and-error learning. Through social learning, some tool-use behaviors can spread and evolve, thus being widely distributed in the population. Tool use is one of the central concepts in animal cognition. Researches in tool use would enhance the understanding of cognitive abilities and behavioral evolution of animals.

**Key words:** Animal; Tool use; Cognition

**基金项目** 广州市珠江科技新星专项 (No. 201806010182) ;

\* 通讯作者, E-mail: wangcai@scau.edu.cn;

**第一作者介绍** 文超, 男, 博士研究生; 研究方向: 真社会性昆虫行为生态学; E-mail: wenchaoxr@stu.scau.edu.cn。

收稿日期: 2021-09-14, 修回日期: 2022-01-24 DOI: 10.13859/j.cjz.202203016

## 1 动物使用工具的定义及一些问题的讨论

从 19 世纪末开始,就有研究者观察到动物利用外物帮助取食、进攻或防御 (Williston 1892, Peckham et al. 1898, Duerden 1905)。但是在 20 世纪 60 年代前,大部分学者并没有将这些动物所使用的外物定义为工具,而是认为使用工具是人类独有的行为 (Gruber 1969)。Hall (1963) 最早以使用工具一词对动物所使用的外物进行了描述,尽管没有提出动物使用工具的明确定义,但他列举了从无脊椎动物到高等灵长类动物使用工具的例子,并明确提出动物和人类使用工具的行为具有相似性。之后, van Lawick-Goodall (1966) 首次提出了动物使用工具的定义,即为了达到某个目标而使用外部物体作为自身某个部分(如嘴或喙、手或爪)的延伸。近几十年来,许多研究者在此基础上进行了补充和调整,Alcock (1972) 提出,使用工具是通过操作无生命的物体,使得动物能更有效地改变某些物体的功能或位置。Beck (1980) 在 Alcock 定义的基础上增加了“信息流”的内容,动物独立使用物体,目的是更有效地改变另一物体或使用者本身的形式、位置或状况,或使用物体来介导个体间的信息流。St. Amant 等 (2008) 提出,动物对可自由操纵的外部对象(工具)施加控制,从而改变另一个对象的属性,或改变工具使用者与环境(包括环境中其他生物)间的信息流。关于动物使用工具的最新定义是由 Shumaker 等 (2011) 提出的,动物通过直接或间接操纵物体,使之有效改变另一物体、另一生物或动物自身的形式、位置或状态。

尽管研究人员在消除主观性、增加定义的准确性和一致性方面作出了很多努力,但动物使用工具的判定仍然存在一些有争议的情况。如 O'hara 等 (2021) 认为,至少两次以上的观察记录才能确认某种动物利用工具的行为确实存在于野外环境中。然而,由于受到野外观察

条件的限制,一些利用工具的行为仅有孤证。如 Kaisin 等 (2020) 在野外观察到金臂狮狒 (*Leontopithecus chrysopygus*) 利用树杈将躲在叶片中的昆虫驱赶出来。尽管这一行为仅被观察到一次,但 Kaisin 等 (2020) 仍认为金臂狮狒有使用工具的能力。

Alcock (1972) 的定义强调了工具的“无生命”属性,此后的定义均未特别强调工具必须是“无生命”的物体。这一差别也可能带来一些混淆,如一些螨虫和昆虫刺激植物形成虫瘿,并以虫瘿为“居所”取食和生活(贾春枫等 2004); 拳击蟹 (*Lybia leptochelis*) 的两只蟹钳各自抓住一朵海葵,作为“拳套”抵御捕食者 (Schnytzer et al. 2017)。这些行为基本符合一些已有的工具使用定义(如 St. Amant 等 2008 的定义),但前者涉及寄生,后者涉及共生,两者都是不同生物之间所形成的紧密共存的关系,不应将一方视作另一方的工具。然而,我们认为动物使用的工具也可以是一些“有生命”或曾经有生命的个体,如鸟类啄取蚂蚁擦拭羽毛,利用蚂蚁分泌的蚁酸清洁身体 (Osborn et al. 1998); 骨头屋黄蜂 (*Deuteragenia ossarium*) 将蚂蚁尸体堆放在最外层巢穴,并利用这些尸体散发的难闻气味驱赶天敌 (Michael et al. 2014)。

此外,一些动物行为(如建筑行为和“搭便车”行为)是否属于工具使用目前还存在一定争议:暗头地白蚁 (*Hypoterme obscuriceps*) 有选择地使用粘土建造泥被 (Harit et al. 2017); 鲫鱼 (*Echeneis naucrates*) 吸附在大型海洋动物体表快速移动 (Brunnschweiler et al. 2008)。一部分学者认为,建筑行为属于“结构性地修改了无生命环境物体”,应属于工具使用 (Pierce 1986),然而 Bentley-Condit 等 (2010) 不认为建造居住场所属于工具使用行为。同样,“搭便车”行为被部分研究者视为工具利用 (Pierce 1986),但被排除在 St. Amant 等 (2008) 列举的工具利用的例子之外。我们认为,筑巢行为通过利用某些筑巢材料改变了居所的外观和功

能,“搭便车”行为通过“外部对象”改变自身位置,这些行为符合 Shumaker 等(2011)提出的工具使用的定义,虽然它们常常作为独立的行为类型被研究和定义,但可以视为广义的工具使用。

复杂的物理和化学现象或规律也可以被视为一种抽象的工具供人类使用。如电和磁的发现及应用在近 200 年的时间里深刻地改造了人类社会文明的进程,然而人类并非唯一利用这些现象和规律的物种。如蝙蝠(*Chiroptera*)利用声波探测障碍物(Simmons et al. 1980);非洲象(*Loxodonta africana*)可利用低频声进行远距离交流(Larom et al. 1997);象鼻鱼(*Gnathonemus petersii*)可利用电流脉冲感知环境(Caputi et al. 1998);电鳗(*Electrophorus electricus*)可利用肌肉收缩制造和发射电流击杀猎物(Koehler et al. 2009)。此外,动物广泛地利用各种化合物作为信号物质调控复杂的生物学功能,如吸引配偶、招募同类、识别和搜寻食物及抵御天敌等。然而对于人类而言,利用物理和化学的规律及现象并非依靠人体本身的机能,如电的产生和利用必须通过各种机械及电路元件为媒介发生功能,而通过声波探测距离和障碍物需要借助各种探测设备。但对动物而言,对这些现象和规律的使用完全依赖自身的生物结构和机能,因此不应视为对“抽象工具”的使用。

在系统梳理此前研究和定义的基础上,我们提出了以下定义:工具使用指动物在环境中操纵某种物体,并对另一对象(包括物体、动物自身或其他生物体)的状态(如形式、位置或状况等)造成改变。然而,由于动物利用工具的行为具有较高的复杂性与多样性,简单的定义有时无法准确判定一些模棱两可或有争议的行为。因此,我们建议对每个动物使用工具的案例进行具体分析和学术讨论,从而判断该行为是否属于使用工具的范畴。在判定过程中,可注意以下一些问题:(1)理想条件下动物使用工具的行为应在某一个体或群体中重复观测

到,对于孤证需要进行谨慎的分析和判断;(2)工具本身是实在的物质,或以实在的物质为载体(如气流、水流),而非抽象的物理化学现象或规律(如电、光、无线电波及化学信号等);

(3)共生和寄生等不同生物之间所形成的紧密关系不应视作一方将另一方作为工具加以利用,因而不属于工具使用的范畴。

## 2 动物使用工具的分类

### 2.1 工具的类型

根据动物选择/利用工具的复杂程度及所需认知能力的高低,我们将工具使用分为六种不同的类型,即(1)随机使用工具:动物无差别的利用各种材料达到某个特定的目标,如红火蚁(*Solenopsis invicta*)在野外搬运颗粒覆盖粘性或涂抹了驱避剂的表面时,会使用植物碎屑、种子、土壤颗粒等各种可拖动的材料(Wen et al. 2021a, b);(2)根据物体的特性选择使用工具:在多种可用工具同时存在的情况下,许多动物会使用不同的工具,随后通过不断的尝试,最终找到合适的工具,如多种猩猩会依次尝试使用不同的工具获得食物,直到达到目标(Jackson 1942);(3)利用无定形的物质为工具:动物利用非固体物质(如气流、气泡和水流等)的特殊属性,如日本猕猴(*Macaca fuscata*)利用浮力分离去除稻谷里的沙砾(Kawai 1965),射水鱼(*Toxotes jaculatrix*)喷出水流捕捉水面上的猎物(Schuster et al. 2004),瓶鼻海豚(*Tursiops truncatus*)吐出气泡包围鱼群(Torres et al. 2009);(4)加工制造工具:当环境中的物体不适合作为工具时,动物对该物体的形状等物理属性进行塑造或修饰,以提高物体作为工具的适用性(Beck 1980),如戈芬氏凤头鹦鹉(*Cacatua goffiniana*)通过多次切割树枝制造工具以获取食物(Auersperg et al. 2012);(5)组装制造工具:对于人类而言,很多工具由大量的精细元件组装而成,但对于动物而言,组装工具往往涉及非常复杂的认知能力(如顿悟学习),因此这种例子比较稀少,仅在少量灵

长类动物与鸟类中被观察到，最著名的是黑猩猩 (*Pan troglodytes*) 在实验室情境下堆叠木箱以取得食物 (Köhler 1925)；(6) 利用工具作为载体和媒介，完成某种复杂和抽象的任务，这一类行为需要很高的认知能力，目前仅在人工饲养的个体及实验室情境下被观察到，如卷尾猴 (*Cebus capucinus*) 可以被训练使用代币交换食物 (Chen et al. 2005)。

## 2.2 动物使用工具的生物学功能

根据动物使用工具的目的，Bentley-Condit 等 (2010) 将使用工具分为了多个类别，其中大多数类型与觅食相关，包括食物获得：动物在觅食时使用工具直接获得食物，如黑猩猩使用细小的枝条插入白蚁窝中收集白蚁 (Lonsdorf et al. 2006)；食物准备：动物使用工具处理已经捕获、取得的食物，如哈氏锦鱼 (*Thalassoma hardwicke*) 无法摄取较大的食物时，会使用砧板将食物处理成较小的碎片 (Paško 2010)；食物运输：动物使用工具运输食物，如 Lorinczi 等 (2018) 观察到地栖盘腹蚁 (*Aphaenogaster subterranea*) 使用不同材料的颗粒吸收蜂蜜水并将其运回巢穴内食用。此外，Bentley-Condit 等 (2010) 还定义了一些与觅食行为无关的目的，包括外表维护：动物使用工具来影响自身或其他动物的外观或身体，如沙丘鹤 (*Grus canadensis*) 使用毛巾擦干自己的身体 (Bartlett et al. 1973)；配偶吸引：动物使用工具吸引异性从而提高交配的成功率，如蟋蟀 (*Oceanthus burmeisteri*) 用叶片来放大它们的声音以寻找配偶 (Prozesky-Schulze et al. 1975)；天敌防御：动物使用工具来躲避天敌的攻击和捕杀，如章鱼 (*Octopus vulgaris*) 在巢穴入口前用岩石、玻璃和其他物体筑墙以防御掠食者 (Mather 1994)。

除此之外，最近的研究表明使用工具还可实现一些其他的生物功能，包括清洁灭菌，如白眶锯雀鲷 (*Stegastes leucurus*) 产卵时使用沙子清洁岩石表面 (Keenleyside 1979)，蜜蜂 (*Apis mellifera*) 收集抗菌植物的树脂以杀灭巢穴中的

病原微生物 (Simone-Finstrom et al. 2012)；隔离隐藏，如台湾乳白蚁 (*Coptotermes formosanus*) 使用土壤颗粒将被真菌感染的个体或尸体掩埋起来，以减少病原真菌与健康个体的接触 (Wang et al. 2013)，巴西火蚁 (*Solenopsis saevissima*) 将无法立即搬走的食物用土掩盖起来，以免被其他动物发现 (Maciel et al. 2015)。

## 2.3 使用工具的动物类群

研究表明，制造和使用工具的行为广泛分布于多个动物类群 (表 1)。其中，使用工具最多的是哺乳类、鸟类和昆虫 (Bentley-Condit et al. 2010)。通过梳理近 20 年的研究，我们对各动物类群使用工具的情况和特点进行了归纳。

### 2.3.1 哺乳类

对灵长类动物的长期研究为动物能够使用工具提供了有力证据 (Whiten et al. 1999)，也为推演人类进化过程中的工具使用行为提供了可能 (Padberg et al. 2007)。Reader 等 (2002) 研究表明，灵长类动物使用工具的频率与大脑中新皮质和纹状体的大小呈正相关。大量研究表明，与人类亲缘关系较近的黑猩猩能够通过创造性的方式使用工具解决各种具体问题 (Motes-Rodrigo et al. 2021)，这可能是由于黑猩猩拥有动物界中除人类外最发达的大脑皮层，因此具有很强的运动能力和认知能力。一些研究进一步表明，使用工具的能力与灵长类动物大脑皮层是相互作用、相互影响的。Maravita 等 (2004) 认为，在灵长类动物中，使用工具能力伴随着特定的神经网络的变化，而这些神经网络的改变能够让动物产生新的行为。Hihara 等 (2006) 研究表明，日本猕猴经过使用工具的训练后，颞顶联合区和前额叶区域比未接受过训练的个体更加发达。Iriki (2006) 研究也表明，饲养的灵长类动物在受过工具使用训练后，有着更加“聪明”的表现，同样它们的大脑皮层也更加发达。一些水生哺乳动物也会使用工具，如瓶鼻海豚 (Torres et al. 2009)、座头鲸 (*Megaptera novaeangliae*) (Wiley et al. 2011)、虎鲸 (*Orcinus orca*) (Pitman et al. 2012) 和海獭 (*Enhydra lutris*) (Riedman et al.

表 1 近 20 年一些关于动物使用工具的研究

Table 1 Examples of animal tool use reported in the past 20 years

类群 Group	物种 Species	使用工具行为描述 Tool use behavior	生物学功能 Biological function	参考文献 Reference	
哺乳类 Mammals	黑猩猩 <i>Pan troglodytes</i>	使用棍棒获得食物 Use sticks to get the food	食物获得 Food obtaining	Jackson 1942	
		使用多个树枝组合获取白蚁 Combine several branches to obtain termites	食物获得 Food obtaining	Musgrave et al. 2020	
		使用树枝或树叶从树洞中挖取蜂蜜 Use branches or leaves to dig honey from tree holes	食物获得 Food obtaining	Bessa et al. 2021	
	黑纹卷尾猴 <i>Cebus libidinosus</i>	使用石头作为工具打开坚果 Use stones as tools to open nuts	食物准备 Food preparation	Spagnoletti et al. 2011	
		卷尾猴 <i>C. capucinus</i>	使用石头作为工具砸开棕榈果或蜗牛的壳 Use stones as tools to break the shell of palm fruit or snail	食物准备 Food preparation	Monteza-Moreno et al. 2020
	黑帽悬猴 <i>C. apella</i>	使用代币交换食物 Use tokens to exchange the food	食物获得 Food obtaining	Chen et al. 2005	
		印太瓶鼻海豚 <i>Tursiops aduncus</i>	使用海绵作为防止被刺伤的觅食工具 Use sponge as a foraging tool to prevent stabbing	食物获得 Food obtaining	Bizzozzero et al. 2019
	瓶鼻海豚 <i>T. truncatus</i>	使用水流煽动泥土, 使猎物进入嘴中 Use water currents to stir up mud and get preys	食物获得 Food obtaining	Torres et al. 2009	
		座头鲸 <i>Megaptera novaeangliae</i>	排出气泡以形成网状结构包围猎物 Release air bubbles to form a net-like structure to surround preys	食物获得 Food obtaining	Wiley et al. 2011
	虎鲸 <i>Orcinus orca</i>	使用波浪冲刷浮冰上的猎物 Use waves to scour preys from ice floes	食物获得 Food obtaining	Pitman et al. 2012	
		褐家鼠 <i>Rattus norvegicus</i>	使用拉钩获取食物 Use hooks to get the food	食物获得 Food obtaining	Nagano et al. 2017
	鸟类 Birds	秃鼻乌鸦 <i>Corvus frugilegus</i>	将金属丝弯曲成钩子获得试管中的食物 Bend the wire into a hook to get the food in the tube	食物获得 Food obtaining	Bird et al. 2009a
			将石块投入到水瓶中解决喝水问题 Put stones into the bottle to solve the problem of water drinking	食物获得 Food obtaining	Bird et al. 2009b
灰喜鹊 <i>Cyanopica cyanus</i>		通过拉绳获得食物 Pulling the string to get the food	食物获得 Food obtaining	Wang et al. 2020	
		选择不同的物体解决喝水问题 Choose different objects to solve the problem of water drinking	食物获得 Food obtaining	Zhang et al. 2021	
新喀鸦 <i>Corvus moneduloides</i>		使用不同长度树枝从容器中获取食物 Use branches of different lengths to get the food from the container	食物获得 Food obtaining	Knaebe et al. 2017	
		使用木片切割食物 Use wood chips to cut the food	食物准备 Food preparation	Hunt et al. 2002	
拟鸚树雀 <i>Cactospiza pallida</i>		使用树枝从小孔中获得昆虫 Use branches to get insects from small holes	食物获得 Food obtaining	Hunt et al. 2006	
		使用树枝将节肢动物从树洞中挑出 Use branches to pick out arthropods from tree holes	食物获得 Food obtaining	Tebbich et al. 2001	
啄羊鸚鵡 <i>Nestor notabilis</i>		使用石子清洁羽毛 Use stones to clean feathers	外表维护 Semblance maintenance	Bastos et al. 2021	
		使用树枝穿过金属丝网获得坚果 Use branches to get nuts through the wire mesh	食物获得 Food obtaining	Auersperg et al. 2012	
戈芬氏凤头鸚鵡 <i>Cacatua goffiniana</i>	弯曲铁丝钩取食物 Bent the wire to hook the food	食物获得 Food obtaining	Laumer et al. 2017		
	制作不同形状的树枝帮助进食 Make branches with different shapes to help feeding	食物准备 Food preparation	O'hara et al. 2021		

续表 1

类群 Group	物种 Species	使用工具行为描述 Tool use behavior	生物学功能 Biological function	参考文献 Reference
爬行类 Reptiles	湾鳄 <i>Crocodylus porosus</i>	使用树棍引诱鸟类 Use tree sticks to lure birds	食物获得 Food obtaining	Dinets et al. 2013
鱼类 Fish	射水鱼 <i>Toxotes jaculatrix</i>	使用水流将猎物从植被上拍打水中 Use water to slap preys	食物获得 Food obtaining	Schuster et al. 2004
	白眶锯雀鲷 <i>Stegastes leucurus</i>	产卵时使用沙子清洁岩石表面 Use sand to clean the rock surface during spawning	清洁灭菌 Cleaning and sterilization	Keenleyside et al. 1979
	大西洋牛鼻鲼 <i>Rhinoptera bonasus</i>	使用水流使沙子流动以挖掘猎物 Use water to move the sand and dig the prey	食物获得 Food obtaining	Sasko et al. 2006
	邵氏猪齿鱼 <i>Choerodon schoenleinii</i>	使用物体将双壳类动物的壳打开 Use objects to open the shell of bivalves	食物准备 Food preparation	Jones et al. 2011
	哈氏锦鱼 <i>Thalassoma hardwicke</i>	使用石头砧板将大颗粒食物处理成较小的碎片 Use stones to cut large particles of the food into smaller pieces	食物准备 Food preparation	Paško 2010
	豹鲂 <i>Potamotrygon castexi</i>	喷水以获得塑料管内的食物 Spray water to get the food from the plastic tube	食物获得 Food obtaining	Kuba et al. 2010
	昆虫 Insects	地栖盘腹蚁 <i>Aphaenogaster subterranea</i>	使用不同材料吸收蜂蜜水并将其运回巢穴内 Use different materials to absorb honey water and transport them back to the nest	食物运输 Food transportation
巴西火蚁 <i>Solenopsis saevissima</i>		使用土壤颗粒覆盖食物 Use soil particles to cover the food	隔离隐藏 Isolation and hiding	Maciel et al. 2015
黑火蚁 <i>S. richteri</i>		使用沙粒修建虹吸管从容器中吸出糖水 Use sand to build a siphon to suck out the sugar water from the container	食物获得 Food obtaining	Zhou et al. 2020
红火蚁 <i>S. invicta</i>		使用土壤颗粒打破水的张力以取食液体食物 Use soil particles to break the tension of water to feed liquid food	食物准备 Food preparation	Wang et al. 2018
	使用土壤颗粒掩埋食物 Use soil particles to bury the food	隔离隐藏 Isolation and hiding	Qin et al. 2019	
	使用土壤颗粒覆盖粘性或驱避表面以获得食物 Use soil particles to cover sticky or repellent surfaces to get the food	食物获得 Food obtaining	Wen et al. 2016, 2021a, 2021b	
使用土壤颗粒覆盖杀虫剂处理的表面以降低毒性 Use soil particles to cover the surfaces treated with insecticides to reduce contact toxicity	隔离隐藏 Isolation and hiding	Wen et al. 2022		
头足类 Cephalopods	椰子章鱼 <i>Amphioctopus marginatus</i>	使用椰子壳保护自己 Use coconut shell to protect themselves	天敌防御 Natural enemy defense	Finn et al. 2009

1990) 等。Mann 等 (2013) 比较了陆生和水生哺乳动物利用工具的行为, 认为水生哺乳动物 (除海豚和海獭外) 更加倾向于使用水流、气泡等无定形的工具。

**2.3.2 鸟类** 鸟类具有很强的工具使用能力, 一些鸟类被喻为“有羽毛的猿类” (Lambert et al. 2018)。Lefebvre 等 (2002) 对鸟类使用工具的分析表明, 使用工具已经在鸟类中独立出现了多次, 其中以鸦科 (Corvidae) 鸟类最为熟练 (王琳等 2020)。鸟类中最著名的使用

工具案例来自伊索寓言故事中记载的乌鸦利用石块喝水的行为, 现代研究证实多种鸦科鸟类具备这种能力, 如秃鼻乌鸦 (*Corvus frugilegus*) (Bird et al. 2009a) 和灰喜鹊 (*Cyanopica cyanus*) (Zhang et al. 2021) 等。野生的新喀鸦 (*Corvus moneduloides*) 能以非常复杂的方式制造和使用工具 (Hunt 1996, 2002, Hunt et al. 2002), 如将树枝制造成工具从树干缝隙中钩取昆虫 (Hunt et al. 2002)。最近, Steele 等 (2021) 利用 DNA 条形码技术识别出新喀鸦使用哪些

材料制造工具,这种方法可以广泛用于识别动物工具的来源。越来越多的证据表明,鸚科鸟类在野外制造工具是基于对目标有充分理解,如北美乌鸦(*C. caurinus*)将贝壳从特定高度(5 m)掉落,以确保花费最小的精力使贝壳破裂(Zach 1979)。同样,一些其他鸟类,如埃及秃鹫(*Neophron percnopterus*) (Thouless et al. 1989)和黑胸钩嘴鹛(*Hamirostra melanostera*) (Chisholm 2010)也会将岩石或土块带入空中,掉落到猎物的蛋上,以打开蛋壳取食。鸚鵡科(Psittacidae)的鸟类也具有较强的使用工具的能力(Lambert et al. 2018)。Laumer 等(2017)研究表明,戈芬氏凤头鸚鵡可以把金属丝弯曲成钩状,将位于水平放置的金属管中的食物取出。最新的研究发现,在15只戈芬氏凤头鸚鵡组成的种群中,有2只鸚鵡会在食用海芒果(*Cerbera manghas*)时,利用树枝制作三种形状不同的木片组合成工具来帮助进食,表明非灵长类动物也具有组装制造工具的潜力(O'hara et al. 2021)。

**2.3.3 爬行类** Dinets 等(2013)首次报道,湾鳄(*Crocodylus porosus*)会使用树枝引诱收集筑巢材料的鸟类。此项研究是首次报道爬行动物可使用工具捕食,对于研究爬行动物的行为和进化具有一定的意义。

**2.3.4 鱼类** 研究者很少观察到鱼类使用工具的行为。Brown(2002)列出了两个原因:(1)受到解剖学上的约束,因为鱼类没有四肢,使用工具的唯一方法是利用嘴或鳍;(2)水的密度比空气更大,水中的物体比空气中的物体更难控制,陆地上相同的作用方式在水中可能无法实现。鱼类中使用工具最著名的例子是射水鱼(*Toxotes jaculatrix*)通过舌头和嘴之间的狭窄通道形成水流击落水面上方的猎物(Luling 1996)。有趣的是射水鱼可根据猎物的大小和位置灵活调整水流大小(Schuster et al. 2004),并能够通过调整喷水角度以匹配空气和水面处的光线折射击中移动的猎物(Schuster et al. 2006)。

一些鱼类还会使用工具打开双壳类动物的壳,如 Jones 等(2011)报道邵氏猪齿鱼(*Choerodon schoenleinii*)使用强大的颚将双壳类动物带到一个砧座上,通过快速旋转身体交替打击,使壳破裂,类似的行为也在其他的隆头鱼科(Labridae)鱼类中被发现(Coyer 1995, Bernardi 2012)。

**2.3.5 昆虫类** 工具的使用在昆虫和其他节肢动物早有记载,并在真社会性昆虫中得到了较为系统的研究。如一些在沙漠生活的蚂蚁会使用小卵石堵塞其他蚂蚁巢穴的入口(Hölldobler et al. 1977)。黑火蚁(*Solenopsis richteri*)能够使用沙粒修建虹吸管,将糖水从容器中吸出后取食(Zhou et al. 2020)。Wang 等(2018)发现红火蚁在取食糖水时,将土壤投入液体边缘处以打破液体张力,从而避免在吸食液体的过程中被张力裹挟至液滴内部溺亡(图 1a)。盘腹蚁属(*Aphaenogaster*)的工蚁也会将各种碎片(叶片、树枝和土壤颗粒等)投入液体食物中,然后将浸泡过食物的碎片搬运回巢中(Fellers et al. 1976, Lorinczi et al. 2018)。尽管长期以来这些行为被认为是蚂蚁天生具有的,最新的研究表明学习在这一过程也发挥了一定作用。如 Lorinczi 等(2018)报道,地栖盘腹蚁能够通过学习和尝试,最终选择吸附能力较强的材料来吸附蜜露,从而更有效地搬运液体食物。目前,利用工具取食液体食物的行为仅在切叶蚁亚科的蚂蚁中观察到,这些蚂蚁无法在胃里储存大量的液体食物,因此使用工具可能是一种补偿机制,以弥补在处理液体食物时的生理局限。除此之外,红火蚁能够将土壤颗粒作为工具灵活地运用到更多场景中。如 Qin 等(2019)发现,红火蚁将无法立即搬运的食物用土壤颗粒埋藏起来,避免被竞争者发现(图 1b)。Wen 等(2016, 2021a, b)发现,红火蚁将土壤颗粒搬运到粘性或涂抹了驱避剂(如风油精等)的表面,从而能够在这些表面行走和觅食(图 1c)。因此, Wen 等(2016)建议,

在筛选红火蚁驱避剂时，需要特别注意这一现象。通过对 5 种红火蚁驱避剂进行了研究，Wen 等 (2021a) 发现只有丁香酚不会明显触发红火蚁利用颗粒覆盖的行为，因此可以在野外长时间驱避红火蚁。在最近的研究中，Wen 等 (2022)

发现鱼藤酮和氟虫腈会明显触发红火蚁的颗粒覆盖行为 (图 1d)。这一行为减少了红火蚁和农药的接触，从而显著降低了农药对红火蚁的毒性。这些研究表明，深入探索昆虫利用工具的行为可能对害虫防治具有重要的应用价值。

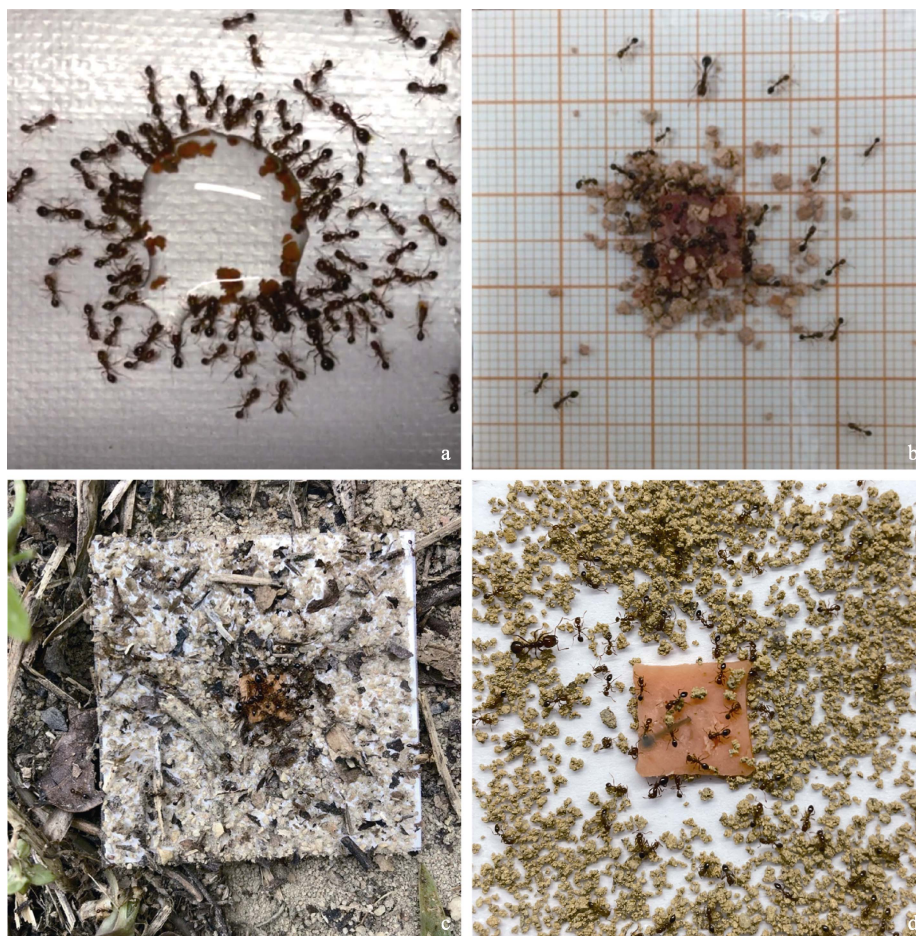


图 1 红火蚁 (*Solenopsis invicta*) 在不同的场景中使用工具 (土壤颗粒等)

Fig. 1 Red imported fire ants (*Solenopsis invicta*) use tools (e.g. soil particles) for different purposes

a. 红火蚁将土壤颗粒搬运到液体食物 (25% 的糖水) 中以打破水的张力减少溺亡 (Wang et al. 2018); b. 红火蚁将食物用土壤颗粒埋藏起来，可能起到避免食物被竞争者发现的作用 (Qin et al. 2019); c. 红火蚁搬运颗粒覆盖粘性或涂抹驱避剂的表面，从而能够在这些平面行走和觅食 (Wen et al. 2016, 2021a, b); d. 红火蚁使用颗粒将被杀虫剂 (鱼藤酮) 处理的平面掩盖起来，从而减少与杀虫剂的直接接触，降低杀虫剂毒性 (Wen et al. 2022)。

a. Fire ants throw soil particles into the edge of liquid food (25% sugar water) to break the tension of water and reduce the risk of drowning (Wang et al. 2018); b. Fire ants bury the food with soil particles, which may avoid the food being discovered by competitors (Qin et al. 2019); c. Fire ants transport particles to cover viscose or repellent surfaces, so they can walk and forage on these surfaces (Wen et al. 2016, 2021a, b); d. Fire ants cover the insecticide-treated (rotenone) surfaces with particles to reduce the direct contact between ants and insecticide, and therefore decrease the toxicity of the insecticides (Wen et al. 2022).



**2.3.6 软甲类** 许多软甲类物种会穿戴物体, 例如植物残骸、贝壳、岩石、藻类及水生动物等物体, 这些物体会帮助其免受天敌或其他物种的侵害。如一些寄居蟹会使用人造壳来保护自己免受侵害 (Andrea et al. 2005)。

**2.3.7 头足类** 目前对软体动物中使用工具的描述很少, 大多数研究集中在头足类动物 (Mann et al. 2013)。头足纲动物使用工具多涉及天敌防御和食物准备。章鱼会使用物体打开软体动物的壳, 使它们能够吃掉里面的软体猎物 (Thorpe 1964)。生活在印度尼西亚附近海岸的椰子章鱼 (*Amphioctopus marginatus*) 使用椰子壳保护自己 (Finn et al. 2009)。同样, 太平洋僧头乌贼 (*Rossia pacifica*) 能够利用沙子掩埋自己, 以防止被天敌发现 (Anderson et al. 2004)。这些研究表明, 头足类在操纵物体方面具有高度的灵活性和多样性。

### 3 动物使用工具研究的几个前沿问题

#### 3.1 动物使用工具的目标和对工具作用方式的理解

从动物认知的角度来看, 动物使用工具应具有一定的目标性。然而有时很难判断动物使用工具的行为是否具有目标性, 尤其在野外研究中。动物行为的目标导向往往不是一个简单的“全或无”的问题, 如新喀鸦能够依次使用 3 种不同长度的工具, 只有使用足够长的工具时才能获得食物奖励, 但它们有时会使用较短的工具, 导致最终没有获得食物奖励 (Wimpenny et al. 2009)。Knaebe 等 (2017) 研究也表明, 新喀鸦会制作不同长度的工具应对不同的需求, 尽管它们有时不能很好地将工具的长度控制好, 但这也足以表明它们在制作工具时是有一定目标的。拉绳行为是鸟类工具使用中最广泛的行为研究之一, 目前正在超过 160 种鸟类中进行了测试, 成功拉出绳子获得食物的鸟类被认为具备对“手段目的”的理解能力 (Jacobs et al. 2015, Wang et al. 2019, 王琳等 2020)。

一些动物能够使用工具解决复杂的问题,

这些动物可能理解工具的作用方式。如 Bernstein-Kurtycz 等 (2020) 报道, 一些人工饲养的黑猩猩能够按正确顺序使用具有不同物理属性的工具获取食物, 首先使用坚硬的工具穿透人工白蚁巢的巢壁, 再使用柔软的工具伸入洞中钩取食物, 而单独使用一种工具, 或采用错误的顺序, 都无法成功获得食物。这表明黑猩猩很可能了解坚硬的工具能够穿透蚁巢, 而柔软的工具更容易伸入不规则的通道, 同时黑猩猩也很可能认识到成功完成任务需要一定的逻辑顺序。此外, 制造工具的动物也可能在一定程度上了解工具的原理。如 Auersperg 等 (2012) 报道, 戈芬氏凤头鹦鹉通过多次切割树枝制造工具以获取食物, 类似的行为在新喀鸦中也有发现 (Hunt et al. 2002, Weir et al. 2002)。当然, 大部分动物, 尤其是无脊椎动物, 可能无法理解工具的作用方式。即使对于人类而言, 尽管工具使用者知道使用复杂工具 (电脑、手机等) 后产生的结果, 但可能无法理解其作用原理。

#### 3.2 影响工具使用的因素

**3.2.1 环境和地理因素** 动物是否使用工具可能取决于其生活的环境 (Tebbich et al. 2002)。使用工具在缺乏食物的生境中尤其重要, 能够增强动物的适应能力, 使动物能够在原本不适合的栖息地定居 (Alcock 1972, Parker et al. 1977)。在食物丰富且容易获得的湿润地区, 拟鸚树雀 (*Cactospiza pallida*) 很少使用工具捕获猎物, 而在食物有限且难以获取的干旱地区, 一半以上的猎物是通过使用工具获得的 (Tebbich et al. 2002)。Musgrave 等 (2020) 研究表明, 生活在刚果共和国和坦桑尼亚共和国的黑猩猩, 其取食行为有着明显的差异, 相比较下, 前者更倾向于使用不同长度粗细枝条组合成的“高级工具”来帮助采集白蚁, 同时也有着更高的采集效率。Bessa 等 (2021) 的研究也表明, 在西非等蜂蜜比较常见的区域, 黑猩猩较少使用工具获取蜂蜜; 然而在几内亚的黑猩猩常利用工具从树洞中挖取蜂蜜, 且工具

的种类、材质和复杂程度在不同的群体有较大差异。

**3.2.2 生理和进化因素** 动物的使用工具行为与大脑的发育程度具有相关性。Reader 等 (2002) 研究表表明, 灵长类动物使用工具的程度与大脑发育程度呈正相关, 这种相关性也在鸟类中发现 (Lefebvre et al. 2002)。Rizzolatti 等 (2004) 对灵长类动物运动的神经机制研究进行了综述, 结果表明, 灵长类动物的语言、学习和运动能力都受到它们大脑皮质层 5 区的控制。Padberg 等 (2007) 研究表明, 黑帽悬猴 (*Cebus apella*) 作为少数具有精确抓握能力的新世界猴, 它们的大脑皮质区 5 区相比其他新世界猴更加发达。Hopkins 等 (2015) 发现, 年龄和性别等生理因素也能够影响黑猩猩使用工具 (用小棍从洞中挑取食物) 的能力和方式, 如抓握工具所需的控制能力随着黑猩猩年龄的增加而降低, 雄性黑猩猩比雌性更多使用左手操纵工具。此外, 动物的使用工具行为可能也与其进化历程有关。Módra 等 (2021) 发现, 两种亲缘关系相近的盘腹蚁都具有利用颗粒取食液体食物的行为, 但主要取食蜜露的物种比取食种子的物种表现出更多更快的工具使用行为。

**3.2.3 个体差异** 使用工具行为在同一物种的不同个体中可能存在一定的差异, 如 Qin 等 (2019) 通过观察视频, 发现一些红火蚁会反复搬运土壤颗粒掩埋食物, 表明这一行为在红火蚁群体中可能存在一定程度的社会分工。Maa'k 等 (2020) 的研究也表明, 仅有一小部分地栖盘腹蚁工蚁会使用工具运输液体食物, 有趣的是, 当移除进行液体运输工作的工蚁后, 一些新的工蚁会接手这一工作。此外, 个体的认知、生理和遗传差异会导致一部分个体比另一部分个体更擅长工具的使用, 或更有创造性的发展出新颖的工具使用方法。如大部分地熊蜂 (*Bombus terrestris*) 需要训练或通过社会学习才能学会拉绳获得食物, 然而一小部分地熊蜂无需逐步训练或社会学习即可解决拉绳任务

(Alem et al. 2016)。Bastos 等 (2021) 观察到一只缺失上颚的啄羊鹦鹉 (*Nestor notabilis*) 会选择大小合适的鹅卵石放置于下颚处, 然后滚动鹅卵石以夹出藏匿在羽毛中的寄生虫。通过对圈养黑猩猩进行了遗传标记, Hopkins 等 (2015) 发现遗传因素在黑猩猩使用工具的个体差异中起到了重要作用。

### 3.3 工具使用行为的产生、传播与演化

工具使用行为在动物种群的发展可分为 3 个阶段: (1) 工具使用行为在种群中产生, 即一些个体获得使用某种工具的能力; (2) 该行为在种群传播; (3) 随着时间的流逝, 工具使用行为在种群中不断演化 (Alcock 1972)。

**3.3.1 工具使用行为的产生与获得** 对于一些动物来说, 尤其是无脊椎动物, 使用工具的行为可能是与生俱来的。Bandini 等 (2020) 对这种天生的使用工具的行为进行了综述, 并认为当前学界对其认识非常有限。在一些幼龄的高等脊椎动物中, 也能观察到可能是自发产生的类似于工具使用的玩耍行为, 如挥舞棍棒或砸石头, 尽管这些行为可能没有具体的目标和对象 (Visalberghi et al. 1998)。对于大部分高等脊椎动物来说, 掌握使用工具的能力需要大量的试错学习 (Tebbich et al. 2001)。使用工具的结果可能成功或失败, 一些动物会不断地尝试直到找到正确的方法。如埃及秃鹫选择不同大小的石头扔向鸵鸟蛋时, 通过试错学习, 使行为和结果相关联 (Thouless et al. 1989)。一些动物甚至具备一定的推理能力来解决之前未解决的问题 (Hunt et al. 2006)。当动物使用工具未达到目标时, 会基于先前的行为和结果展开联想, 如一种工具第一次测试的长度不够, 会制造更长的工具。

**3.3.2 工具使用行为的传播和演化** 使用工具行为可以由单个“创新者”引入到种群, 并在种群中传播 (Alem et al. 2016, Whiten et al. 2016)。Auersperg 等 (2014) 研究表明, 12 只戈芬氏凤头鹦鹉在观看另一只鹦鹉进行工具制作和使用的演示后, 有 3 只雄性成功获得了相同的能

力，这表明使用工具的能力可以在鸟类社会中传播。在一些动物中，使用工具的行为能够通过观察和模仿在种群中快速传播，如地熊蜂通

过人为训练后，能够利用绳子作为工具获得食物（图 2），并且这种行为可以通过社会学习和非社会学习长期保留在地熊蜂种群中，并通过

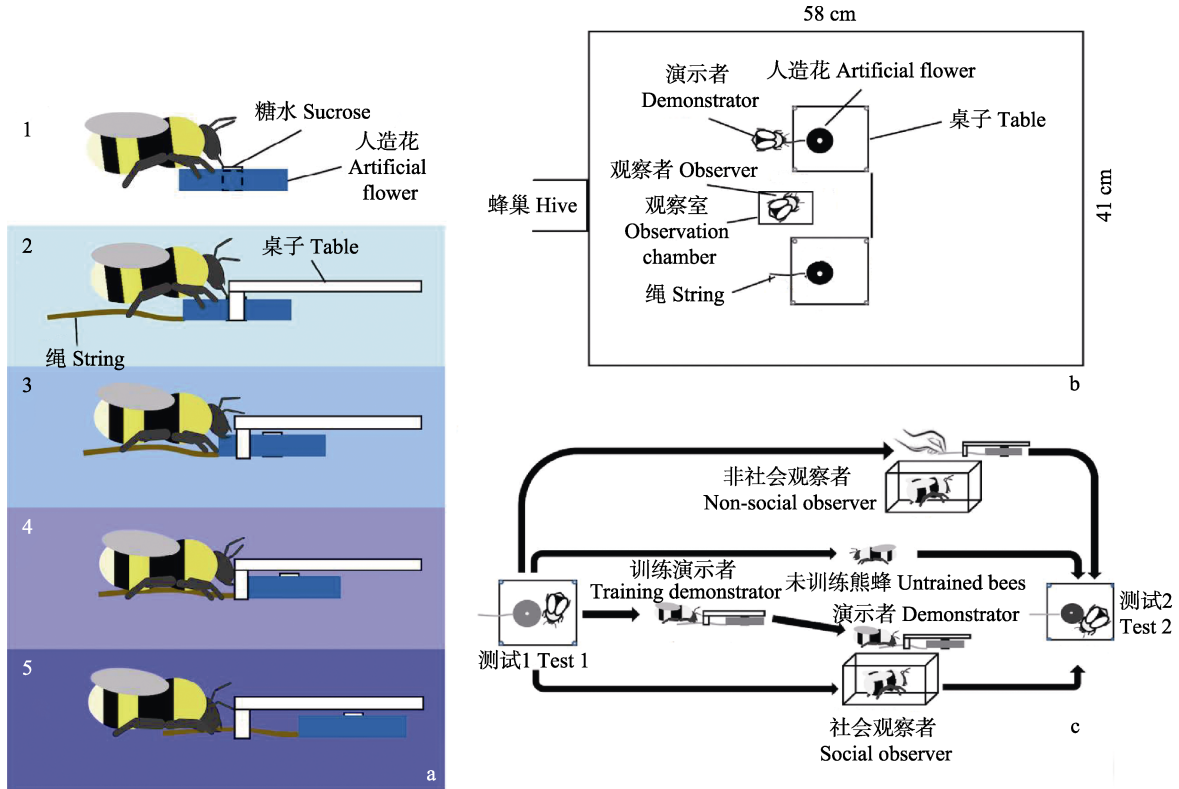


图 2 训练地熊蜂拉线获得奖励及测试拉线行为在种群的传播（图片改编自 Alem 等 2016）

Fig. 2 Training bumblebees to pull a string to obtain rewards and the testing process of transmission of string pulling behavior in population (Figures are modified from Alem et al. 2016)

a. 训练地熊蜂 (*Bombus terrestris*) 拉绳获得食物奖励。连续步骤：1. 在蓝色人造花上进行训练，蓝色人造花中含有蔗糖；2. 将 50% 的人造花放入透明的桌子下；3. 将 75% 的人造花放入透明的桌子下；4. 将 100% 的人造花放入透明的桌子下，将人造花放置在透明桌子的边缘；5. 将人造花放置在桌子下方距离边缘 2 cm 处。b. 测试地熊蜂拉绳行为的装置。c. 测试过程。训练过的地熊蜂从蓝色人造花中觅食后，对其进行第一次测试（测试 1）。然后，对演示的地熊蜂进行训练，并在透明玻璃笼内放置观察地熊蜂，演示者向其演示拉绳行为之后测试观察者的拉绳行为（测试 2）。人为拉动绳子作为非社会观察者的演示对象，供其学习。结果表明，通过社会学习（观察演示者拉线）的地熊蜂拉动绳子获得蔗糖的数量显著高于未学习或非社会学习的地熊蜂。

a. Training bumblebees (*Bombus terrestris*) to pull a string to obtain food rewards. Successive steps: Step 1, training on blue artificial flowers, which contain sucrose; Step 2: Put 50% of artificial flowers under the transparent table; Step 3, put 75% of artificial flowers under the transparent table; Step 4: Put 100% of artificial flowers under the transparent table, the artificial flower is placed on the edge of the transparent table. Step 5, the artificial flower is placed under the table 2 cm away from the edge. b. Area for testing bumblebee pulling string behavior. c. The testing procedures: After training bumblebees foraging from blue artificial flowers, bees were tested for the first time (Test 1). Then, the demonstrator was trained, and the observer was placed in a transparent glass cage, and the demonstrator demonstrates the string pulling behavior to him and then observes the behavior (Test 2). Artificially pulling the string is treated as for non-social observers allows bumblebee to learn. The results show that the number of bumblebees that obtain sucrose by pulling the string through social learning observers (observe demonstrator pulling string) is significantly higher than bumblebees that are not learning or non-socially learning.

几代学习者传递 (Alem et al. 2016)。有充分的证据表明, 当学到的行为对动物有利时, 该行为会倾向于在种群中保留下来, 并可能进一步发生演化 (Lorenz 1970, Hopkins et al. 2015, Alem et al. 2016)。如部分印太瓶鼻海豚 (*Tursiops aduncus*) 在觅食时, 从海底挖起海生海绵, 并将其戴在吻突上以防被动物或石头刺伤。这一行为是通过社会学习获得的, 且仅由母亲教授给后代 (Bizzozzero et al. 2019)。对宽吻海豚属 (*Tursiops* sp.) 海豚的线粒体 DNA 分析结果也表明, 使用海绵是通过单一母系在后代中垂直传播的 (Krützen et al. 2005)。Krützen 等 (2014) 的研究表明, 使用海绵和不使用海绵的印太瓶鼻海豚在食物结构上存在显著差异, 表明工具 (海绵) 使用行为使得一部分海豚能够捕获新的猎物, 并减少了与其他不使用工具海豚的竞争, 因此可能获得了一定的生存优势。

#### 4 结论和展望

人类使用工具的行为具有极高的复杂性和多样性, 并且能够高效率地传播, 如通过模仿、教学和语言沟通。近 50 年来的大量研究表明, 许多动物也会使用甚至制造工具。从进化的角度看, 有利的工具使用行为可能通过几代动物学习者传递并在群体中长期保留, 表明动物也具有文化传播的特征。了解动物使用工具有助于推演人类使用工具的起源与进化过程, 对揭示人类复杂的文化形式具有重要参考价值。

目前国内对动物使用工具行为的研究较少, 研究对象多集中在鸦科鸟类与一些社会性昆虫。国内对动物使用工具行为的研究主要存在以下一些问题和困难: (1) 研究多是对动物利用工具行为的描述, 对行为的产生和传播过程以及认知机制等缺乏深入的探索; (2) 动物使用工具行为的研究缺乏充足和稳定的经费支持, 难以开展长期和系统的研究; (3) 一些对象很难进行野外观察和实验室研究。建议我国学者更加关注这一研究领域, 从更多的角度, 如行为生态学、进化生物学和分子生物学等,

研究动物使用工具的行为及其机制。

#### 参 考 文 献

- Alcock J. 1972. The evolution of the use of tools by feeding animals. *Evolution*, 26(3): 464–473.
- Alem S, Perry C J, Zhu X, et al. 2016. Associative mechanisms allow for social learning and cultural transmission of string pulling in an insect. *PLoS Biology*, 14(10): e1002564.
- Anderson R C, Mather J A, Steele C W. 2004. Burying and associated behaviors of *Rossia pacifica* (Cephalopoda: Sepiolidae). *Vie et Milieu-Life and Environment*, 54(1): 13–19.
- Andrea de L M, Fernando L M. 2005. Shell use by the *Pagurus brevidactylus* (Anomura, Paguridae): a comparison between laboratory and field conditions. *Current Zoology*, 51(5): 813–820.
- Auersperg A M I, Szabo B, Bayern A M P V, et al. 2012. Spontaneous innovation in tool manufacture and use in a Goffin's cockatoo. *Current Biology*, 22(21): R903–R904.
- Auersperg A M I, Von Bayern A M I, Weber S, et al. 2014. Social transmission of tool use and tool manufacture in Goffin cockatoos (*Cacatua goffini*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281: 20140972.
- Bandini E, Tennie C. 2020. Exploring the role of individual learning in animal tool-use. *PeerJ*, 8: e9877.
- Bartlett D, Bartlett J. 1973. The incredible flight of the snow goose. *Animals*, 15: 4–6.
- Bastos A P, Horvath M K, Webb J L, et al. 2021. Self-care tooling innovation in a disabled kea (*Nestor notabilis*). *Scientific Reports*, 11(1): 18035.
- Beck B B. 1980. *Animal Tool Behavior: The Use and Manufacture of Tools by Animals*. Washington District of Columbia: The Johns Hopkins University Press.
- Bentley-Condit V S, Smith E O. 2010. Animal tool use: current definitions and an updated comprehensive catalog. *Behaviour*, 147(2): 185–221.
- Bernardi G. 2012. The use of tools by wrasses (Labridae). *Coral Reefs*, 31(1): 39–39.
- Bernstein-Kurtycz L M, Hopper L M, Ross S R, et al. 2020. Zoo-housed chimpanzees can spontaneously use tool sets but persevere on

- previously-successful tool-use methods. *Animal Behavior and Cognition*, 7(3): 288-309.
- Bessa J, Hockings K, Biro D. 2021. First evidence of chimpanzee extractive tool use in Cantanhez, Guinea-Bissau: Cross-community variation in honey dipping. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9: 625303.
- Bird C D, Emery N J. 2009a. Insightful problem solving and creative tool modification by captive nontool-using rooks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(25): 10370–10375.
- Bird C D, Emery N J. 2009b. Rooks use stones to raise the water level to reach a floating worm. *Current Biology*, 19(16): 1410–1414.
- Bizzozzero M, Allen S J, Gerber L, et al. 2019. Tool use and social homophily among male bottlenose dolphins. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1904): 20190898.
- Brown C. 2002. Tool use in fishes. *Fish and Fisheries*, 13(1): 105–115.
- Brunnschweiler J M, Sazima I. 2008. A new and unexpected host for the sharksucker (*Echeneis naucrates*) with a brief review of the echeneid–host interactions. *Marine Biodiversity Records*, 1: e41.
- Caputi A A, Budelli R, Grant K, et al. 1998. The electric image in weakly electric fish: physical images of resistive objects in *Gnathonemus petersii*. *Journal of Experimental Biology*, 201(Pt 14): 2115–2128.
- Chen M K, Lakshminarayanan V, Santos L. 2005. The evolution of our preferences: evidence from capuchin-monkey trading behavior. *Journal of Political Economy*, 114(3): 517–537.
- Chisholm A H. 2010. The use by birds of “tools” or “instruments”. *Ibis*, 96(3): 380–383.
- Coyer J A. 1995. Use of a rock as an anvil for breaking scallops by the yellowhead wrasse, *Halichoeres garnoti* (Labridae). *Bulletin of Marine Science*, 57(2): 548–549.
- Dinets V, Brueggen J C, Brueggen J D. 2013. Crocodilians use tools for hunting. *Ethology Ecology and Evolution*, 27(1): 74–78.
- Duerden J E. 1905. On the habits and reactions of crabs bearing actinians in their claws. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 2: 494–511.
- Fellers J H, Fellers G M. 1976. Tool use in a social insect and its implications for competitive interactions. *Science*, 192(4234): 70–72.
- Finn J K, Tregenza T, Norman M D. 2009. Defensive tool use in a coconut-carrying octopus. *Current Biology*, 19(23): 1069–1070.
- Gruber A. 1969. A functional definition of primate tool-making. *Man*, 4(4): 573–579.
- Hall K R L. 1963. Tool-using performances as indicators of behavioral adaptability. *Current Anthropology*, 4(5): 479–194.
- Harit A, Shanbhag R, Chaudhary E, et al. 2017. Properties and functional impact of termite sheetings. *Biology and Fertility of Soils*, 53(7): 743–749.
- Hihara S, Notoya T, Tanaka M, et al. 2006. Extension of corticocortical afferents into the anterior bank of the intraparietal sulcus by tool-use training in adult monkeys. *Neuropsychologia*, 44(13): 2636–2646.
- Hölldobler B, Wilson E O. 1977. Weaver ants. *Scientific American*, 237(6): 146–154.
- Hopkins W D, Reamer L, Mareno M C, et al. 2015. Genetic basis in motor skill and hand preference for tool use in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1800): 20141223.
- Hunt G R. 1996. Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian Crows. *Nature*, 379(6562): 249–251.
- Hunt G R. 2002. Human-like, population-level specialization in the manufacture of pandanus tools by New Caledonian Crows *Corvus moneduloides*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1441): 403–413.
- Hunt G R, Gray R D. 2002. Species-wide manufacture of stick-type tools by New Caledonian Crows. *Emu-Australia Ornithology*, 102(4): 349–353.
- Hunt G R, Rutledge R B, Gray R D. 2006. The right tool for the job: what strategies do wild New Caledonian Crows use? *Animal Cognition*, 9(4): 307–316.
- Iriki A. 2006. The neural origins and implications of imitation, mirror neurons and tool use. *Current Opinion in Neurobiology*, 16(6): 660–667.
- Jackson T A. 1942. Use of the stick as a tool by young chimpanzees. *Journal of Comparative Psychology*, 34(2): 223-235.
- Jacobs I F, Osvath M. 2015. The string-pulling paradigm in comparative psychology. *Journal of Comparative Psychology*, 129(2): 89–120.

- Jones A, Brown C, Gardener S. 2011. Tool use in the spotted tuskfish *Choerodon schoenleinii*? Coral Reefs, 30(3): 865–865.
- Kaisin O, Amaral R G, Bufalo F S, et al. 2020. Spontaneous tool use by a wild black lion tamarin (*Leontopithecus chrysopygus*). International Journal of Primatology, 41(2): 559–561.
- Kawai M. 1965. Newly acquired pre-cultural behavior of a natural troop of Japanese monkeys on Koshima Island. Primates, 6(1): 1–30.
- Keenleyside M H A. 1979. Diversity and Adaptation in Fish Behaviour. Berlin, Germany: Springer.
- Knaebe B, Taylor A H, Elliffe D M, et al. 2017. New Caledonian crows show behavioural flexibility when manufacturing their tools. Behaviour, 154(1): 65–91.
- Koehler P J, Finger S, Piccolino M. 2009. The “Eels” of South America: mid-18th-century Dutch contributions to the theory of animal electricity. Journal of History of Biology, 42(4): 715–763.
- Köhler W. 1925. The Mentality of Apes. London: K. Paul, Trench, Trubner & Co.
- Krützen M, Kreicker S, Macleod C D, et al. 2014. Cultural transmission of tool use by Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.) provides access to a novel foraging niche. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 281(1784): 20140374.
- Krützen M, Mann J, Heithaus M R, et al. 2005. Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 102(25): 8939–8943.
- Kuba M, Byrne R, Burghardt G. 2010. A new method for studying problem solving and tool use in stingrays (*Potamotrygon castexi*). Animal Cognition, 13(3): 507–513.
- Lambert M L, Jacobs L, Osvath M, et al. 2018. Birds of a feather? Parrot and corvid cognition compared. Behaviour, 156: 505–594.
- Larom D, Garstang M, Lindeque M, et al. 1997. Meteorology and elephant infrasound at Etosha National Park, Namibia. The Journal of the Acoustical Society of America, 101(3): 1710–1717.
- Laumer I B, Bugnyar T, Reber S A, et al. 2017. Can hook-bending be let off the hook? Bending/unbending of pliant tools by cockatoos. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 284(1862): 20171026.
- Lefebvre L, Nicolakakis N, Boire D. 2002. Tools and brains in birds. Behaviour, 139(7): 939–973.
- Lonsdorf E V. 2006. What is the role of mothers in the acquisition of termite-fishing behaviors in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*)? Animal Cognition, 9(1): 36–46.
- Lorenz K. 1970. Innate bases of behavior // Pribham K H. On the Biology of Learning. New York: Harcourt, Brace, and World, 13–94.
- Lorinczi G, Módra G, Juhász O, et al. 2018. Which tools to use? Choice optimization in the tool-using ant, *Aphaenogaster subterranea*. Behavioral Ecology, 29(6): 1444–1452.
- Luling K H. 1966. The archer fish. Scientific American, 209(1): 100–109.
- Maa'k M I, Roelandt G, D'Ettorre P. 2020. A small number of workers with specific personality traits perform tool use in ants. eLife, 9: e61298.
- Maciel T T, Castro M M D, Barbosa B C, et al. 2015. Foraging behavior of fire ant *Solenopsis saevissima* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae) in *Felis catus* Linnaeus (Carnivora: Felidae) carcass. Sociobiology, 62(4): 610–612.
- Mann J, Patterson E M. 2013. Tool use by aquatic animals. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 368(1630): 20120424.
- Maravita A, Iriki A. 2004. Tools for the body (schema). Trends in Cognitive Sciences, 8(2): 80–86.
- Mather J A. 1994. ‘Home’ choice and modification by juvenile *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda): specialized intelligence and tool use? Journal of Zoology, 233(3): 359–368.
- Michael S, Michael O, Zhu C D, et al. 2014. A unique nest-protection strategy in a new species of spider wasp. PLoS One, 9(7): e101592.
- Módra G, Elek M, Lőrincz A, et al. 2021. Comparison of foraging tool use in two species of myrmicine ants (Hymenoptera: Formicidae). Insectes Sociaux, in press, doi: 10.1007/s00040-021-00838-0.
- Monteza-Moreno C M, Dogandžić T, Mclean K A et al. 2020. White-faced capuchin, *Cebus capucinus* imitator, hammerstone and anvil tool use in riparian habitats on Coiba Island, Panama. International Journal of Primatology, 41(8): 429–433.

- Motes-Rodrigo A, Tennie C. 2021. Captive great apes tend to innovate simple tool behaviors quickly. *American Journal of Primatology*, in press, e23311.
- Musgrave S, Lonsdorf E, Morgan D, et al. 2020. Teaching varies with task complexity in wild chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(2): 969–976.
- Nagano A, Aoyama K. 2017. Tool-use by rats (*Rattus norvegicus*): tool-choice based on tool features. *Animal Cognition*, 20(2): 199–213.
- O'hara M, Mioduszewska B, Mundry R, et al. 2021. Wild Goffin's cockatoos flexibly manufacture and use tool sets. *Current Biology*, 31(20): 4512–4520.
- Osborn, Sophie A H. 1998. Anting by an American dipper (*Cinclus mexicanus*). *Wilson Bulletin*, 110(3): 423–423.
- Padberg J, Franca J G, Cooke D F, et al. 2007. Parallel evolution of cortical areas involved in skilled hand use. *Journal of Neuroscience*, 27(38): 10106–10115.
- Parker S T, Gibson K R, 1977. Object manipulation, tool use and sensorimotor intelligence as feeding adaptations in *Cebus* monkeys and great apes. *Journal of Human Evolution*, 6(7), 623–641.
- Paško L. 2010. Tool-like behavior in the sixbar wrasse, *Thalassoma hardwicke* (Bennett, 1830). *Zoo Biology*, 29(6): 767–773.
- Peckham G W, Peckham E G. 1898. On the instincts and habits of solitary wasps. *Wisconsin Geological and Nature History Survey*, 2: 1–245.
- Pierce J D. 1986. A review of tool use in insects. *Florida Entomologist*, 69(1): 95–104.
- Pitman R, Durban J. 2012. Cooperative hunting behavior, prey selectivity and prey handling by pack ice killer whales (*Orcinus orca*), type B, in Antarctic Peninsula waters. *Marine Mammal Science*, 28(1): 16–36.
- Prozesky-Schulze L, Prozesky O P M, Anderson F, et al. 1975. Use of a self-made sound baffle by a tree cricket. *Nature*, 255(5504): 142–143.
- Qin W Q, Chen X, Hooper-Bùi L M, et al. 2019. Food-burying behavior in red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *PeerJ*, 7: e6349.
- Reader S M, Laland K N, 2002. Social intelligence, innovation and enhanced brain size in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(7): 4436–4441.
- Riedman M, Estes J. 1990. The sea otter (*Enhydra lutris*): Behavior, ecology, and natural history. *US Fish Wildlife Service Biological Report*, 90: 1–127.
- Rizzolatti G, Craighero L. 2004. The mirror-neuron system. *Annual Review of Neuroscience*, 27(1): 169–192.
- Sasko D E, Dean M N, Motta P J, et al. 2006. Prey capture behavior and kinematics of the Atlantic cownose ray, *Rhinoptera bonasus*. *Zoology*, 109(3): 171–181.
- Schnytzer Y, Gimán Y, Karplus I, et al. 2017. Boxer crabs induce asexual reproduction of their associated sea anemones by splitting and intraspecific theft. *PeerJ*, 5: e2954.
- Schuster S, Rossel S, Schmidtman A, et al. 2004. Archer fish learn to compensate for complex optical distortions to determine the absolute size of their aerial prey. *Current Biology*, 14(17): 1565–1568.
- Schuster S, Wöhl S, Griebisch M, et al. 2006. Animal cognition: How archer fish learn to down rapidly moving targets. *Current Biology*, 16(4): 378–383.
- Shumaker R W, Walkup K R, Beck B B. 2011. *Animal Tool Behavior: The Use and Manufacture of Tools by Animals*. Washington District of Columbia: The Johns Hopkins University Press.
- Simmons J A, Stein R A. 1980. Acoustic imaging in bat sonar: Echolocation signals and the evolution of echolocation. *Journal of Comparative Physiology*, 135(1): 61–84.
- Simone-Finstrom M D, Spivak M, Marion-Poll F. 2012. Increased resin collection after parasite challenge: A case of self-medication in honey bees? *PLoS One*, 7(3): e34601.
- Spagnoletti N, Visalberghi, Ottoni E, et al. 2011. Stone tool use by adult wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*). Frequency, efficiency and tool selectivity. *Journal of Human Evolution*, 61(1): 97–107.
- St. Amant R, Horton T E. 2008. Revisiting the definition of animal tool use. *Animal Behaviour*, 75(4): 1199–1208.
- Steele M P, Neaves L E, Klump B C, et al. 2021. DNA barcoding identifies cryptic animal tool materials. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(29): e2020699118.
- Tebbich S, Taborsky M, Fessl B, et al. 2001. Do woodpecker finches

- acquire tool-use by social learning? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1482): 2189–2193.
- Tebbich S, Taborsky M, Fessl B, et al. 2002. The ecology of tool-use in the woodpecker finch (*Cactospiza pallida*). *Ecology Letters*, 5(5): 656–664.
- Thorpe W H. 1964. *Learning and Instinct in Animals*. 2nd ed. Cambridge MA: Harvard University Press.
- Thouless C R, Fanshawe J H, Bertram B C R. 1989. Egyptian vultures *Neophron percnopterus* and ostrich *Struthio camelus* eggs: the origins of stone-throwing behavior. *Ibis*, 131(1): 9–15.
- Torres L G, Read A J. 2009. Where to catch a fish? The influence of foraging tactics on the ecology of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Florida Bay, Florida. *Marine Mammal Science*, 25(4): 797–815.
- van Lawick-Goodall J, van Lawick-Goodall H. 1966. Use of tools by the Egyptian vulture, *Neophron percnopterus*. *Nature*, 212(5069): 1468–1469.
- Visalberghi E, Guidi C. 1998. Play behaviour in young tufted capuchin monkeys. *Folia Primatologica*, 69(6): 419–422.
- Wang C, Chen X, Linda M H B, et al. 2018. How do groups of red imported fire ants (Hymenoptera Formicidae) feed on a droplet of sugar water. *Insect Science*, 25(3): 499–507.
- Wang C, Henderson G, Gautam B K. 2013. Lufenuron suppresses the resistance of Formosan subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) to entomopathogenic bacteria. *Journal of Economic Entomology*, 106(4): 1812–1818.
- Wang L, Luo Y, X Wang, et al. 2019. Azure-winged magpies solve string-pulling tasks by partial understanding of the physical cognition. *Current Zoology*, 65(4): 385–392.
- Weir A, Chappell J, Kacelnik A. 2002. Shaping of hooks in New Caledonian Crows. *Science*, 297(5583): 981
- Wen C, Chen J, He Y H, et al. 2021a. Electrophysiological and behavioral responses of red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae) to an essential balm and its components. *Pest Management Science*, 77(4): 1971–1980.
- Wen C, Chen J, Qin W, et al. 2021b. Red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae) covered inaccessible surfaces with particles to facilitate food search and transportation. *Insect Science*, 28(6): 1816–1828.
- Wen C, Shen L, Chen J, et al. 2022. Red imported fire ants cover the insecticide-treated surfaces with particles to reduce contact toxicity. *Journal of Pest Science*, *Accept*. doi: 10.1007/s10340-021-01474-0.
- Wen Y, Ma T, Chen X, et al. 2016. Essential balm: A strong repellent against foraging and defending red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Economic Entomology*, 109(4): 1827–1833.
- Whiten A, Caldwell C A, Mesoudi A. 2016. Cultural diffusion in humans and other animals. *Current Opinion in Psychology*, 8: 15–21.
- Whiten A, Goodall J, McGrew W C, et al. 1999. Cultures in chimpanzees. *Nature*, 399(6737): 682–685.
- Wiley D, Ware C, Bocconcelli A. 2011. Underwater components of humpback whale bubble-net feeding behaviour. *Behaviour*, 148(5): 575–602.
- Williston S W. 1892. Notes on the habits of *Ammophila*. *Entomological News*, 3: 85–86.
- Wimpenny J H, Weir A A S, Clayton L, et al. 2009. Cognitive processes associated with sequential tool use in New Caledonian Crows. *PLoS One*, 4(8): e6471.
- Zach R. 1979. Shell dropping: decision-making and optimal foraging in northwestern crows. *Behaviour*, 68(1): 106–117.
- Zhang Y, Yu C, Chen L, et al. 2021. Performance of azure-winged magpies in Aesop's fable paradigm. *Scientific Reports*, 11(1): 804.
- Zhou A, Du Y, Chen J. 2020. Ants adjust their tool use strategy in response to foraging risk. *Functional Ecology*, 34(5): 2524–2535.
- 贾春枫, 刘志琦. 2004. 奇特的虫瘿. *昆虫知识*, 41(6): 603–606.
- 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.