

基于盗食的动物贮藏行为进化

陈晓宁 (陕西省动物研究所, 陕西西安 710032)

摘要 动物贮藏行为进化与盗食现象息息相关。具有贮藏策略的动物群体中普遍存在盗食现象。为了防止其他动物盗窃自己贮藏的食物, 贮藏者进化出多种方向的一系列适应机制。在准备贮藏食物前, 安全的贮藏点很重要, 避免食物被盗窃者偷走; 动物会选择合适的贮藏行为及贮藏点; 在贮藏食物后进化出不同的保护行为来尽可能的减少贮藏食物的丢失, 同时也进化出相应的找回食物的能力, 使得食物被找回的概率远大于盗食者。研究盗食现象对动物贮藏行为进化的作用, 有利于进一步理解动物贮藏策略, 从而认识动物如何适应复杂的环境。

关键词 盗食; 贮藏策略; 互惠盗食

中图分类号 Q 958.1 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2020)17-0011-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2020.17.004



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Evolution of Animal Food Hoarding Strategy Based on Pilferage

CHEN Xiao-ning (Shaanxi Institute of Zoology, Xi'an, Shaanxi 710032)

Abstract The evolution of animal food hoarding strategy was closely related to the pilferage phenomenon, which was commonly existed in the animal groups with hoarding behavior. In order to prevent the stored food being pilfered by others, food hoarders have evolved a series of coping mechanisms in many directions. To avoid pilferage, it was important to choose a safe place before hoarding; animals would choose appropriate storage behaviors and storage sites. After storage, animals would choose different protective behaviors to minimize the loss of stored food. The ability to retrieve food has also been developed. The study on the pilferage phenomenon would help us to understand the influence of pilferage on the evolution of food hoarding strategies, and understand how animals adapt to complex environment.

Key words Pilferage; Hoarding strategy; Reciprocal pilferage

动物为了应对交配行为和越冬必须储存足够的食物。因此, 储存食物的储量与安全性直接关系到动物的生存状态^[1]。在具有贮藏行为的动物中盗食现象十分普遍^[2]。例如, Clarke 等^[3]发现, 在喜好分散贮藏的年轻雌性东美花鼠 (*Tamias striatus*) 中, 其被盗食率高达 46%。短期贮藏者食物丢失或许影响不大, 但是长期贮藏者食物丢失会受到明显影响。高盗食现象可以用 Vander Wall 和 Jenkins 提出的“互惠盗食模型”来初步解释, 在模型定义中, 相同地理区域内的贮食动物会通过盗食其他动物的贮藏来弥补其被盗的损失^[4]。研究发现, 互惠盗食模式在动物中很普遍^[5]。为了保护自身贮藏的食物, 贮藏者进化了很多手段防止贮藏食物被盗窃, 同时也进化了一系列的机制保证自身找回食物的概率远大于盗食者^[6]。因此, 动物的贮藏行为与盗食关系很密切, 在进化中有非常重要的影响^[1-6]。动物会利用嗅觉、视觉、空间记忆以及随机搜索等方法进行盗食, 为了应对各种类型的盗食, 动物产生了一系列的贮藏行为的进化, 笔者将按照贮食者从贮藏前、贮藏过程中以及贮藏后的顺序概述动物为应对盗食而在贮藏行为中进化出的一系列行为。

1 贮藏前的准备行为

1.1 贮藏点的选择 贮藏点的安全性非常重要, 这是具有贮藏行为的动物主要关注的, 可以最大程度减少食物的损失, 通常会选择非常隐蔽或者很难接近的地理位置。母树下由于落果集中, 存在较多的捕食者以及盗食者。因此, 鼠类、

鸟类都会将母树下的种子转移到较远的地方^[1,7]。

鸟类通常会将种子转移到较远的地方, 即长距离扩散, 以避免母树附近的鼠类盗食种子^[8-9]。例如, 松鼠取食橡树种子的比率很高, 因此为了躲避松鼠, 蓝鸟将橡子转移贮藏于草甸中^[8]。在加州星鸦 (*Nucifraga columbiana*) 的案例中, 松子会被搬离到距食物源 5~15 km 的地点, 并放置在陡峭的崖壁等环境防止啮齿动物对食物的盗食^[9]。

鼠类常会将母树下的种子迅速埋藏 (即快速隔离), 以避免其他捕食者发现, 随后它们会在安全时刻将种子搬移到离食物源更远的地方贮藏。由于鼠类扩散种子的距离通常较近, 因而对埋藏点的选择更加慎重, 往往对生态环境和微环境都有所选择。

对生态环境的选择可以有效地利用生态位差异避开异种的盗食, 同类间有些鼠类会选择同类较少贮藏的区域以减少竞争。通过研究土壤含水量与 3 种食谷鼠类的贮藏行为关系发现, 拉布拉多白足鼠 (*Peromyscus maniculatus*) 和黄松花鼠 (*Tamias amoenus*) 几乎能够找到所有分布在潮湿地方的贮藏点 (99.8%), 而大盆地小囊鼠 (*Perognathus parvus*) 则发现了更多在干燥环境中的贮藏点 (83.3%)^[10]。而在都江堰地区的潮湿环境发现较多的小泡巨鼠 (*Leopoldamys edwardsi*) 埋藏的种子食物^[11]。贮藏及找回种子都会使贮藏者面对一定的被捕食风险, 高风险区会增大贮藏者被捕食的风险, 但同时也会减少盗食者的光顾, 在对风险和收益进行权衡后, 有的种类如刺豚鼠 (*Dasyprocta punctata*) 会倾向于在高捕食风险区埋藏种子^[12], 而杂色山雀 (*Parus varius*) 将食物主要贮藏在中低风险区, 在高风险区和低风险区的贮食比例都很低^[13]。在围栏研究中发现, 花鼠 (*Tamias sibiricus*) 降低贮藏食物损失的方法是避开竞争者多的地区^[14]。

基金项目 国家自然科学基金项目 (31100283); 陕西省自然科学基金项目 (2014JM3066); 陕西省科学院科技计划项目 (2017K-11, 2018K-04); 陕西省重点研发计划项目 (2018NY-135)。

作者简介 陈晓宁 (1985-), 女, 陕西西安人, 助理研究员, 博士, 从事动物行为生理学和分子生态学研究。

收稿日期 2019-12-26

在大的生态环境下,还存在着对微环境的选择:如岩石群体的间隙、腐朽的树干、土壤、低矮的灌木丛、茂密的草丛、堆积很厚的枯枝落叶丛等,这些微环境减少了盗食者的视觉和嗅觉感受度,能明显的降低其他动物的盗食成功率,是贮藏种子的良好选择。例如,灌木丛边缘的植物枯枝落叶层下面有很多拉布拉多白足鼠贮藏的植物种子^[15]。在太行山地区的调查发现,岩松鼠(*Sciurotamias davidianus*)喜欢选择灌木丛下方作为贮藏种子的场所,但没有发现动物对埋藏基质的偏向性^[16]。都江堰地区的研究也表明,多数山杏被鼠类搬运到灌木丛下或灌木丛边缘进行贮藏,而研究中也只在灌木丛中发现了成活的山杏种子幼苗。这些例子充分证实了埋藏在灌木丛等隐蔽条件下的种子不容易被盗窃者所发现^[17]。

1.2 贮藏准备 很多啮齿动物和鸟类凭借视觉和空间记忆能力找回贮食,同时,这也是其他动物盗食的重要手段^[18]。一些啮齿动物和鸟类在白天能记住观察到的同种群其他个体食物贮藏点,例如加州星鸦、灰松鼠(*Sciurus carolinensis*)等^[19-20]。因此,这些种类的昼行动物需要在隐蔽的环境下贮藏食物,防止被其他动物看到。例如,灰松鼠发现其附近有竞争者出现时,会将食物贮藏的间距增大,并且只有当它背向其他松鼠个体时才会贮藏食物^[21]。需要注意的是,在竞争者关注的情况下,并不是所有的贮食行为都会减弱,某些关于同种物种的研究往往会观察到相反的结果,这些矛盾的结果表明这种防备行为的弹性很大,取决于食物的价值,以及对盗食者的风险评估,有时也有以更多的存贮量来弥补盗食损失的策略考虑^[22]。除了停止贮藏、增加贮藏量外,处于同种动物的观察下,动物也可能采取增大取食比例的策略以减少盗食损失^[23]。

2 贮藏中的行为进化

2.1 贮藏行为的变化 动物贮藏食物的2种基本方式是集中式和分散式。集中式贮藏是指在洞道或巢穴附近贮藏大量食物,分散式贮藏是指在相对较大的范围内保存捕获的食物^[1,24]。每一种贮藏方式都紧密的联系着几种保护行为。隐秘的贮藏行为具有避免食物被盗的优势。相反,其他盗食动物凭借视觉和嗅觉很容易发现过度集中的食物^[1]。相对的,一旦贮藏者无法保护贮藏点,会导致致命的结果。因此,许多喜好集中贮藏的动物往往也会表现出一定的分散贮藏行为,例如美洲花鼠、红松鼠(*Tamiasciurus hudsonicus*)等^[25-26]。贮藏方式的改变受动物种类、性别、盗食者以及环境等的影响,虽然分散贮藏增大了贮藏和找回的工作量,却降低了盗食者发现贮藏点的概率,相对于集中式贮藏,也可大幅度减少被盗食的损失^[27-28]。还有研究表明,有的种类贮藏者遭遇比较严重的盗食时,会减少食物的贮藏并转换为以取食行为为主^[29]。

2.2 贮藏点的设置 研究发现,很多动物贮藏食物时的地理属性有一定的范围。例如,在单个贮藏点的种子数量往往是一定的,埋藏深度常处于特定范围,贮藏点密度常与食物价值相关。

2.2.1 贮藏点大小。嗅觉是一些动物找寻食物的主要途

径,因而贮藏点种子数量的多少也会影响寻找埋藏点的效率^[30]。很多野外试验发现,每个贮藏点种子的数量很少,一般仅为1粒,最多3粒。在围栏中对花鼠的研究表明,种子的被盗食率随种子数量增多而显著增加,且单个贮藏点种子数量为4粒的情况下,鼠类找到该贮藏点的概率显著大于数量为1、2、3粒的情况^[31]。调查发现,几乎没有贮藏点的种子贮藏量达到或超过4粒,调节单点贮藏量大小也是对能量的付出与回报以及盗食风险间权衡的结果。

2.2.2 贮藏点深度。与贮藏点大小类似,贮藏点的深度也会影响种子气味的散发,较浅的埋藏意味着较小的能量付出,但很容易散发气味导致盗食风险。较深的埋藏虽然盗食风险较小,但能量付出增加,同时,由于气味减弱,也增加了自身找回种子的难度。因此一个合适的埋藏深度对于动物而言,意味着既可以减少盗食,同时又能在消耗较少能量的情况下成功找回种子^[32]。例如,有研究者利用围栏观察人工埋藏种子深度与花鼠发现种子概率的关系,埋藏深度分别为1、2、4和6cm时,花鼠发现种子的概率逐次下降,最高94.4%,依次降低为80.6%、16.7%和15.3%^[31]。

2.2.3 贮藏点密度。在贮藏时,动物对于贮藏点的设置往往不是杂乱无章的。研究证明,被贮藏食物的密度对盗食行为影响很大,虽然较小的间隔会使贮藏者减少能量投入,但会增加被盗食的损失,较大的间隔意味着耗能的增加和盗食率的下降,动物通过权衡能量投入和盗食风险,从而形成贮藏点的最优空间分布^[1]。

Clarkson等^[33]提出了一个比较普遍的模型来预测最优贮藏间隔。在这个模型中,最优贮藏空间是最小化搬运时间和最大程度减少密度依赖的贮藏点丢失之间的一种折衷。由于最优贮藏模型很难进行验证,因而现有的试验更多的表明贮藏点的密度与种子的价值呈负相关,一些研究甚至表明贮食密度会随食物可利用程度而发生逐步的变化^[34-35]。

3 贮藏后的保护行为

3.1 攻击性的贮藏防御 动物能够从它们的领域中驱除潜在的竞争者,从而降低被盗食的可能性^[4]。攻击性防御的强度取决于所贮藏食物的吸引力,而吸引力又受食物营养价值含量的影响。因此,无论是集中贮藏还是分散贮藏,食物的吸引力都将影响盗食者的数量和盗食强度^[1]。

攻击性防御广泛存在于具有贮藏策略的动物之间。对于集中贮藏者而言,攻击性防御似乎更加必要。关于贮藏点间隔影响盗食率的研究发现,当贮藏点之间的距离减小时,贮藏丢失就会增加,这种变化在集中贮藏中尤为显著^[36]。这些数据暗示如果一个集中贮藏点不能被有效保护,则盗食的出现将会对贮藏者产生灾难性影响。因此像红松鼠、梅氏更格卢鼠(*Dipodomys merriami*)、东美花鼠、啄木鸟(*Melanerpes. spp*)等许多物种都具有攻击性防御行为来抵御种内或种间的盗食。许多长期贮藏者,例如很多种类的啄木鸟都会在冬天防卫它们的领域来保护所贮藏的食物。集中贮藏的动物进行攻击性防御时表现为驱赶进入领域的潜在盗食者^[19]。

这并不意味着分散贮藏者就不会采取这种策略,事实

上,很多分散贮藏者也会积极地驱赶潜在的盗食者,分散贮藏者的攻击性防御表现为驱赶靠近贮藏点的潜在盗食者^[37]。其他大部分分散贮藏者则很少表现出对贮藏点的防御行为,例如一些分散贮藏食物的松鼠属(*Sciurus spp.*)种类,几乎从不保护隐蔽的分散贮藏点^[1]。

3.2 互惠盗食 很贮藏者并不会有效防御和攻击偷盗者,因此盗食现象在动物界很普遍^[27,38-39]。贮藏者在进化过程中出现了容忍以及互相盗食的现象,即丢失食物后,甚至没有丢失时也会盗窃其他物种的贮藏物。换句话说,盗食是互惠的^[4]。互惠盗食的现象在很多啮齿类动物群体中很常见。

一些研究者认为,互惠盗食理论无法解释自私欺骗者,这些欺骗者不贮藏食物,仅盗取其他贮藏者的食物。但研究结果表明,贮藏者的策略更加成功。假定存在一个仅盗食而不分散贮藏的欺骗者,它对食物贮藏者种群造成的危害有限,而在食物短缺时期,欺骗者没有对贮藏点的精确空间记忆,盗食效率远低于贮藏者找回食物的效率。因而长远来看,食物贮藏者将具有比欺骗者更大的存活优势,更容易应对严酷和多变的环境^[4]。许多分散贮藏的鸟类和哺乳动物都能够容忍盗窃,也从侧面证明了贮藏者的策略比欺骗者更为成功^[6]。

同一个种群内生态位和行为方式十分接近,因此同种个体之间都是盗食者^[40]。但是种间的盗食现象也不容忽视,对一些种类而言,种间的盗食仍然是互惠的,但在贮藏方式、竞争能力、盗食与反盗食能力方面,个体间都存在差异,因而在另外一些物种间存在非对称盗食行为。例如半自然围栏研究发现,社鼠(*Niviventer confucianus*)可以盗食朝鲜姬鼠(*Apodemus peninsulae*)贮藏的种子,但是朝鲜姬鼠盗食社鼠贮藏的种子成功率很低^[38]。当劣势物种处于非对称盗食状态时,往往会采取补偿措施,通过短暂的增加贮食强度来补偿这种损失^[41]。总体来看,由于研究盗食行为的试验条件和参数设置较难控制,尤其是研究非对称盗食行为机制的还很少,同种盗食和异种盗食无疑都会对动物贮藏行为的进化产生影响,但关于哪种盗食导致的进化驱动占主导因素尚有一定争议,仍需进一步的研究验证^[42]。

3.3 多次贮藏 关于分散贮藏的假说中得到较多认可的是快速隔离假说(rapid sequestering hypothesis)和避免盗食假说(pilfering avoidance hypothesis)。前者理论认为鼠类处于短暂的食物源丰富时,会迅速在食物源附近进行分散式贮藏。这种行为的目的虽然是降低竞争者对食物源的利用,但又可能增加食物被盗窃的概率^[43-44]。利用避免盗食理论更适合解释驱动动物进行分散贮藏的动力^[1]。在对种子进行多次贮藏时,有可能正是逐步调整为最优空间分布。例如,当松子成熟落下后,加州星鸦会迅速的先将松子埋藏在母树下方,待到秋天之后它们会挖掘出一些埋藏的松子,将其搬运到啮齿动物较少的森林外面的高山地带进行贮藏^[1]。西班牙中部山脉地区关于小林姬鼠(*Apodemus sylvaticus*)的研究表明,其存在明显的多次贮藏行为,其中2次贮藏的比例高达13.5%,3次贮藏的比例为2.9%,4次贮藏的比例为1%,5

次贮藏的比例为0.1%^[45]。多次贮藏是动物减少被盗食的有效方法和手段,增加了动物对自己食物的掌控,但同时也加大了能量的消耗。

4 展望

动物为了生存,在应对盗食行为的过程中,进化出了很多不同的机制。随动物种类、所处环境、个体差异等的不同,往往会在埋藏种子行为中产生上述行为的一部分。例如通常情况下,鼠类会在母树下将种子先迅速埋藏在掉落点附近,随后多次搬运并将其搬运到较远的地方埋藏,埋藏时可能会用苔藓、草类等对其进行遮蔽,有些种类还会通过主动防御、互惠盗食等行为保证自己的食物储备。这些保护机制有时在时间上的先后顺序并不明显,例如多次贮藏的同时就会调整种子埋藏的空间格局等。总体而言,这些行为都是动物长期应对盗食的进化结果,并仍会继续不断地进行进化。

参考文献

- [1] VANDER WALL S B. Food hoarding in animals[M]. Chicago: University of Chicago Press, 1990.
- [2] BBRODIN A. The disappearance of caches that have been stored by naturally foraging Willow Tits[J]. *Animal behaviour*, 1994, 47(3): 730-732.
- [3] CLARKE M F, KRAMER D L. The placement, recovery, and loss of scatter hoards by eastern chipmunks, *Tamias striatus* [J]. *Behavioral ecology*, 1994, 5(4): 353-361.
- [4] VANDER WALL S B, JENKINS S H. Reciprocal pilferage and the evolution of food-hoarding behavior [J]. *Behavioral and ecology*, 2003, 14(5): 656-667.
- [5] GÁLVEZ D, KRANSTAUBER B, KAYS R W, et al. Scatter hoarding by the Central American agouti: A test of optimal cache spacing theory [J]. *Animal behaviour*, 2009, 78(6): 1327-1333.
- [6] STEELE M A, BUGDAL M, YUAN A, et al. Cache placement, pilfering, and a recovery advantage in a seed-dispersing rodent: Could predation of scatter hoarders contribute to seedling establishment? [J]. *Acta oecologica*, 2011, 37(6): 554-560.
- [7] ZHANG H M, ZHANG Z B. Endocarp thickness affects seed removal speed by small rodents in a warm-temperate broad-leaved deciduous forest, China [J]. *Acta oecologica*, 2008, 34(3): 285-293.
- [8] JOHNSON W C, ADKISSON C S. Dispersal of beech nuts by blue jays in fragmented landscapes [J]. *The American midland naturalist*, 1985, 113(2): 319-324.
- [9] VANDER WALL S B. An experimental analysis of cache recovery in Clark's nutcracker [J]. *Animal behaviour*, 1982, 30(1): 84-94.
- [10] VANDER WALL S B. Influence of substrate water on the ability of rodents to find buried seeds [J]. *Journal of mammalogy*, 1995, 76(3): 851-856.
- [11] 常罡, 肖治木, 张知彬. 种子大小对小泡巨鼠贮藏行为的影响 [J]. *兽类学报*, 2008, 28(1): 37-41.
- [12] STEELE M A, ROMPRÉ G, STRATFORD J A, et al. Scatterhoarding rodents favor higher predation risks for cache sites: The potential for predators to influence the seed dispersal process [J]. *Integr Zool*, 2015, 10(3): 257-266.
- [13] 李成安, 韩梅, 张雷, 等. 杂色山雀的反盗食贮食策略 [J]. *动物学杂志*, 2016, 51(2): 198-206.
- [14] 申圳, 董钟, 曹令立, 等. 同种或异种干扰对花鼠分散贮藏点选择的影响 [J]. *生态学报*, 2012, 32(23): 7264-7269.
- [15] VANDER WALL S B, THAYER T C, HODGE J S, et al. Scatter-hoarding behavior of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) [J]. *Western North American naturalist*, 2001, 61: 109-113.
- [16] 王威, 胡锦涛. 岩松鼠贮藏种子的空间记忆研究 [J]. *四川动物*, 2013, 32(5): 658-663.
- [17] LU J Q, ZHANG Z B. Effects of habitat and season on removal and hoarding of seeds of wild apricot (*Prunus armeniaca*) by small rodents [J]. *Acta oecologica*, 2004, 26(3): 247-254.
- [18] VANDER WALL S B, BRIGGS J S, JENKINS S H, et al. Do food-hoarding animals have a cache recovery advantage? Determining recovery of stored food [J]. *Animal behaviour*, 2006, 72(1): 189-197.

- [19] DALLY J M, CLAYTON N S, EMERY N J. The behaviour and evolution of cache protection and pilferage[J]. *Animal behaviour*, 2006, 72(1): 13-23.
- [20] HOPEWELL L J, LEAVER L A, LEA S E G, et al. Grey squirrels (*Sciurus carolinensis*) show a feature-negative effect specific to social learning[J]. *Animal cognition*, 2010, 13(2): 219-227.
- [21] LEAVER L A, HOPEWELL L, CALDWELL C, et al. Audience effects on food caching in grey squirrels (*Sciurus carolinensis*): Evidence for pilferage avoidance strategies[J]. *Animal cognition*, 2007, 10(1): 23-27.
- [22] DALLY J M, CLAYTON N S, EMERY N J. The behaviour and evolution of cache protection and pilferage[J]. *Animal behaviour*, 2005, 72(1): 13-23.
- [23] CLARY D, KELLY D M. Cache protection strategies of a non-social food-caching corvid, Clark's nutcracker (*Nucifraga columbiana*) [J]. *Animal cognition*, 2011, 14(5): 735-744.
- [24] SMITH C C, REICHMAN O J. The evolution of food caching by birds and mammals[J]. *Annual review of ecology and systematics*, 1984, 15(1): 329-351.
- [25] CLARKE M F, KRAMER D L. Scatter-hoarding by a larder-hoarding rodent: Intraspecific variation in the hoarding behaviour of the eastern chipmunk, *Tamias striatus* [J]. *Animal behaviour*, 1994, 48(2): 299-308.
- [26] HURLY T A, LOURIE S A. Scatterhoarding and larderhoarding by red squirrels: Size, dispersion, and allocation of hoards [J]. *Journal of mammalogy*, 1997, 78(2): 529-537.
- [27] HUANG Z Y, WANG Y, ZHANG H M, et al. Behavioural responses of sympatric rodents to complete pilferage [J]. *Animal behaviour*, 2011, 81(4): 831-836.
- [28] 焦广强, 于飞, 牛可坤, 等. 种内及种间干扰对围栏内花鼠分散贮藏行为的影响[J]. *兽类学报*, 2011, 31(1): 62-68.
- [29] MCNAMARA J M, HOUSTON A I, KREBS J R. Why hoard? The economics of food storing in tits, *Parus* spp. [J]. *Behavioral ecology*, 1990, 1(1): 12-23.
- [30] 张洪茂, 张知彬. 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[J]. *生物多样性*, 2007, 15(4): 329-336.
- [31] 刘长渠, 王振宇, 易现峰, 等. 贮藏点深度、大小及基质含水量对花鼠寻找红松种子的影响[J]. *兽类学报*, 2016, 36(1): 72-76.
- [32] RUSCH U D. Scatter-hoarding in *Acomys subspinosus*: The roles of seed traits, seasonality and cache retrieval [D]. Stellenbosch: Stellenbosch University, 2011.
- [33] CLARKSON K, EDEN S F, SUTHERLAND W J, et al. Density dependence and magpie food hoarding [J]. *The journal of animal ecology*, 1986, 55: 111-121.
- [34] HOPEWELL L J, LEAVER L A, LEA S E G. Effects of competition and food availability on travel time in scatter-hoarding gray squirrels (*Sciurus carolinensis*) [J]. *Behavioral ecology*, 2008, 19(6): 1143-1149.
- [35] GÁLVEZ D, KRANSTAUBER B, KAYS R W, et al. Scatter hoarding by the Central American agouti: A test of optimal cache spacing theory [J]. *Animal behaviour*, 2009, 78(6): 1327-1333.
- [36] DALY M, JACOBS L F, WILSON M I, et al. Scatter hoarding by kangaroo rats (*Dipodomys merriami*) and pilferage from their caches [J]. *Behavioral ecology*, 1992, 3(2): 102-111.
- [37] DALLY J M, EMERY N J, CLAYTON N S. The social suppression of caching in western scrub-jays (*Aphelocoma californica*) [J]. *Behaviour*, 2005, 142(7): 961-977.
- [38] ZHANG H M, GAO H Y, YANG Z, et al. Effects of interspecific competition on food hoarding and pilferage in two sympatric rodents [J]. *Behaviour*, 2014, 151(11): 1579-1596.
- [39] STEELE M A, CONTRERAS T A, HADJ-CHIKH L Z, et al. Do scatter hoarders trade off increased predation risks for lower rates of cache pilferage? [J]. *Behavioral ecology*, 2014, 25(1): 206-215.
- [40] JENKINS S H, PETERS R A. Spatial patterns of food storage by Merriam's kangaroo rats [J]. *Behavioral ecology*, 1992, 3(1): 60-65.
- [41] LUO Y, YANG Z, STEELE M A, et al. Hoarding without reward: Rodent responses to repeated episodes of complete cache loss [J]. *Behavioural processes*, 2014, 106: 36-43.
- [42] SUSELBECK L, ADAMCZYK V M A P, BONGERS F, et al. Scatter hoarding and cache pilferage by superior competitors: An experiment with wild boar, *Sus scrofa* [J]. *Animal behaviour*, 2014, 96: 107-115.
- [43] 梁振玲, 马建章, 戎可. 动物分散贮藏行为对植物种群更新的影响 [J]. *生态学报*, 2016, 36(4): 1162-1169.
- [44] 路纪琪, 张知彬. 啮齿动物分散贮藏的影响因素 [J]. *生态学杂志*, 2005, 24(3): 283-286.
- [45] PEREA R, MIGUEL A S, GIL L. Acorn dispersal by rodents: The importance of re-dispersal and distance to shelter [J]. *Basic and applied ecology*, 2011, 12(5): 432-439.

(上接第10页)

- [6] 赖家业, 杨振德, 文祥凤. 两种立地条件下蒜头果叶绿素含量比较研究 [J]. *广西植物*, 1999, 19(3): 272-276.
- [7] 张磊. 蒜头果中金属元素与多糖的研究 [D]. 南宁: 广西大学, 2013.
- [8] 薛冰, 邵志凌. 云南蒜头果油的特征指标及脂肪酸组成研究分析 [J]. *粮食储藏*, 2015, 44(1): 44-45, 48.
- [9] 罗爱勤, 陈亮, 王小妹, 等. 超临界 CO₂ 流体萃取蒜头果油工艺研究 [J]. *中药材*, 2015, 38(6): 1295-1298.
- [10] 张茜, 谭瑜, 李雁群, 等. GC-MS 测定蒜头果油中的脂肪酸含量 [J]. *安徽农业科学*, 2016, 44(5): 15-17.
- [11] 郝旭亚, 李伟光, 刘雄民, 等. 气相色谱外标法测定神经酸 [J]. *应用化工*, 2011, 40(3): 545-546, 549.
- [12] 罗爱勤, 王小妹, 刘春芳, 等. 蒜头果油中神经酸的含量测定 [J]. *中国当代医药*, 2014, 21(14): 14-16.
- [13] 王一帆. 蒜头果内生真菌发酵产神经酸油脂的研究 [D]. 南宁: 广西大学, 2019.
- [14] 赖芳, 刘雄民, 李伟光, 等. 气相色谱外标法测定环十五内酯 [J]. *食品科学*, 2009, 30(10): 159-161.
- [15] 黄林华, 刘雄民, 李伟光, 等. 蒜头果油中长链脂肪酸选择性合成大环内酯 [J]. *应用化工*, 2011, 40(1): 58-61.
- [16] 周琴芬, 李杰, 谈满良, 等. 响应面实验优化蒜头果油中神经酸甘油酯皂化工艺 [J]. *中国油脂*, 2016, 37(8): 45-48.
- [17] 沈芳. 两种体系中的 15-羧基十五烷酸甲酯酶催化合成环十五内酯及动力学研究 [D]. 南宁: 广西大学, 2011.
- [18] YUAN Y, DAI X C, WANG D B, et al. Purification, characterization and cytotoxicity of malanin, a novel plant toxin from the seeds of *Malania oleifera* [J]. *Toxicon*, 2009, 54(2): 121-127.
- [19] 袁燕, 张薇, 戴建辉, 等. 荧光光谱法研究蒜头果蛋白与金属离子的相互作用 [J]. *光谱学与光谱分析*, 2014, 34(12): 3297-3300.
- [20] 袁燕, 张薇, 戴建辉, 等. 荧光法测定蒜头果蛋白中 Trp 的含量 [J]. *昆明: 云南民族大学学报(自然科学版)*, 2014, 23(4): 256-258.
- [21] 袁燕, 王红斌, BARROW C J, 等. SDS-PAGE 电泳法测定蒜头果蛋白的相对分子质量 [J]. *云南民族大学学报(自然科学版)*, 2015, 24(2): 123-125.
- [22] 张薇. 蒜头果蛋白诱导 HepG-2 细胞凋亡的研究 [D]. 昆明: 云南民族大学, 2015.
- [23] 袁燕, 梅双喜. 蒜头果蛋白的红外光谱及圆二色谱分析 [J]. *安徽农业科学*, 2016, 44(33): 116-117.
- [24] 唐婷范, 刘雄民, 郭占京, 等. 蒜头果木质素提取及成分分析 [J]. *精细化工*, 2013(5): 591-594.
- [25] 唐婷范, 田玉红. 蒜头果壳木质素提取及成分研究 [J]. *食品科技*, 2016, 41(3): 234-236, 242.
- [26] 李云琴, 陈中华, 原晓龙, 等. 蒜头果中 3-酮酯酰-CoA 合酶基因克隆与表达分析 [J]. *中国油脂*, 2019, 44(3): 128-133.
- [27] 余慧嵘. 不同基肥对蒜头果幼苗生长的影响 [J]. *安徽林业科技*, 2013, 39(4): 33-35.
- [28] 蒋桂雄, 朱积余. 广西珍贵树种高效栽培技术(连载) [J]. *广西林业*, 2014(9): 44-45.
- [29] 魏解冰. 蒜头果 *MEX* 基因的克隆及植物转化 [D]. 长沙: 湖南农业大学, 2014.
- [30] 卯吉华, 贾代顺, 陈福, 等. 中国特有珍稀植物蒜头果嫁接繁殖技术 [J]. *林业科技通讯*, 2016(2): 35-37.
- [31] 卯吉华, 贾代顺, 景跃波, 等. 野生蒜头果从枝菌根真菌和深色有隔内生真菌调查研究 [J]. *中国林副特产*, 2016(5): 1-4.
- [32] 钟军弟, 叶铃, 吕仕洪, 等. 珍稀濒危植物蒜头果天然林优势种群的生态位研究 [J]. *福建林业科技*, 2009, 36(4): 121-126.
- [33] 谢伟东, 陈建华, 赖家业, 等. 珍稀濒危植物蒜头果种群生命表分析 [J]. *中南林业科技大学学报*, 2009, 29(2): 73-76.
- [34] 吕仕洪, 韦春强, 黄甫昭, 等. 珍稀树种蒜头果种实性状及其在石漠化山区的适应性 [J]. *生态学杂志*, 2016, 35(1): 57-62.
- [35] 吕仕洪, 黄甫昭, 陆树华, 等. 桂西南石漠化山区灌草丛对青冈和蒜头果直播造林的影响 [J]. *植物科学学报*, 2016, 34(1): 38-46.
- [36] 姜正, 刘清, 师建芳, 等. 我国主要油料作物加工现状 [J]. *粮油加工: 电子版*, 2015(2): 28-34, 38.