

杂色山雀的反盗食贮食策略

李成安 韩梅 张雷 赵济川 殷江霞 万冬梅*

辽宁大学生命科学院, 辽宁省动物资源与疾病防治重点实验室 沈阳 110036

摘要: 盗食现象在贮食动物中非常普遍, 种内竞争者或种间竞争者的盗食是贮藏食物丢失的主要原因之一, 同时也是贮食动物贮食行为不断进化的重要选择压力, 开展反盗食贮食策略的研究有助于阐释贮食行为进化的原因和对贮食鸟类的保护。杂色山雀 (*Parus varius*) 秋季有明显的贮食行为, 贮食方式为分散贮食。通过人为投食的方法, 以投食点为中心, 根据贮食点距投食点距离远近设定了被盗高风险区、被盗中风险区和被盗低风险区, 研究杂色山雀个体在无潜在盗食者和有潜在盗食者的情况下, 在上述 3 个风险区贮食比例的变化, 探讨杂色山雀个体基于自身以及周围环境条件, 在权衡取食及贮藏过程中时间及能量的花费和收益后, 其反盗食贮食策略的选择。40 只杂色山雀个体贮食策略的统计结果表明, 不论潜在盗食者出现与否, 杂色山雀个体贮食的总体趋势大致相同, 即主要将食物贮藏在中风险区, 而高风险区和低风险区贮食比例较低; 比较种间和种内潜在盗食者出现的情况下与无潜在盗食者时, 杂色山雀个体在各贮食风险区的贮食策略: 种间及种内潜在盗食者的出现, 都会引起被盗高风险区贮食比例降低 (种间潜在盗食者: $F = 3.174, P < 0.05$; 种内潜在盗食者: $F = 90.475, P < 0.05$), 低风险区贮食比例上升 (种间潜在盗食者: $F = 220.440, P < 0.05$; 种内潜在盗食者: $F = 15.651, P < 0.05$); 但种间潜在盗食者出现时, 杂色山雀个体在被盗中风险区的贮食比例降低 ($F = 143.749, P < 0.05$), 而种内潜在盗食者出现时, 杂色山雀个体在被盗中风险区贮食比例不变 ($F = 0.776, P > 0.05$), 即杂色山雀个体对种间潜在盗食者的出现更加敏感, 防范盗食的投入更大。此外, 分别比较无潜在盗食者、有种间潜在盗食者和有种内潜在盗食者存在的条件下, 雌雄杂色山雀个体在各贮食风险区的反盗食贮食策略, 发现其结果也明显不同。无潜在盗食者和种内潜在盗食者出现时, 雄性杂色山雀为预防灾难性盗食发生而付出的努力较雌性个体高 (无潜在盗食者: 高风险区 $t = 4.962, df = 16.546, P < 0.05$; 中风险区 $t = -0.890, df = 29.255, P > 0.05$; 低风险区 $t = -2.166, df = 30, P < 0.05$ 。有种内潜在盗食者: 高风险区 $t = -0.152, df = 29, P > 0.05$; 中风险区 $t = 2.352, df = 19.568, P < 0.05$; 低风险区 $t = -2.287, df = 19.563, P < 0.05$); 种间潜在盗食者出现时, 雌雄杂色山雀反盗食贮食策略趋于一致 (高风险区 $t = 1.361, df = 29, P > 0.05$; 中风险区 $t = -0.194, df = 21.529, P > 0.05$; 低风险区 $t = -1.599, df = 29, P > 0.05$)。

关键词: 杂色山雀; 分散贮食; 被盗风险区; 反盗食

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2016) 02-198-09

Pilferage Avoidance of Varied Tit, *Parus varius* in the Presence of

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31071927);

* 通讯作者, E-mail: wdm9610@163.com;

第一作者介绍 李成安, 男, 硕士; 研究方向: 鸟类生态学; E-mail: 774847196@qq.com。

收稿日期: 2015-08-25, 修回日期: 2016-01-04 DOI: 10.13859/j.cjz.201602005

Intra- and Inter-specific Competitors

LI Cheng-An HAN Mei ZHANG Lei ZHAO Ji-Chuan YIN Jiang-Xia WAN Dong-Mei*

Key Laboratory of Animal Resource and Epidemic Disease Prevention, Department of Life Sciences, Liaoning University,

Liaoning Province, Shenyang 110036, China

Abstract: The phenomenon of stealing food is very common in hoarding food animals. The hoarding food can be stolen by intraspecific or interspecific competitors, which are one of the main reasons for the loss of hoarding foods. Meanwhile, it is the main driving factor for the evolution of selection on the food storage behavior. Consequently, the study on the hoarding food strategy which avoid being stolen would be useful in uncovering the underlying mechanisms for the evolution of the hoarding food behavior, and protecting the hoarding food birds. The varied tit (*Parus varius*) has obvious behavior of hoarding food at autumn, and the storage mode is scattered. During October 2014, at Liaoning Province, Dalian, Fairy Cave National Nature Reserve (39°54'00" - 40°03'00"N, 122°53'24" - 123°03'30"E), in the experimental zone, we chose seven appropriate respectively separated greater than 1 000 m areas. After that, we artificially placed Korean pine seeds, guided and set up one feeding point in each area. Then, with mist net method, we trapped varied tits at the fixed feeding points, and released these bird after bird banding and taking the blood (Table 1). In this study, we artificially served the food in seven places and set the food source in the center. According to the distance from the cache site to the food source, the high pilferage risk area, medium pilferage risk area and low pilferage risk area was divided to study the change of hoarding food ratio of varied tits, according to the presence or absence of potential pilferers. We took into account the time and energy's costs and profits of feeding and storage process to examine the strategy of varied tits in avoiding being stolen food storage strategy. The results showed that the trend in hoarding food strategy of varied tits was roughly similar whether there was potential thieves prey or not. Foods were mainly stored in the medium pilferage risk area, with the high pilferage risk area and low pilferage risk area storage food ratio was relatively low. The presence of interspecific and intraspecific potential pilferers had different and obvious influence on the hoarding food strategy of varied tits. The presence of interspecific and intraspecific potential pilferers decreased the food storage ratio of high pilferage risk area (interspecific potential pilferers: $F = 3.174$, $P < 0.05$; intraspecific potential pilferers: $F = 90.475$, $P < 0.05$) and increased that of low pilferage risk area (interspecific potential pilferers: $F = 220.440$, $P < 0.05$; intraspecific potential pilferers: $F = 15.651$, $P < 0.05$). Furthermore, when there was interspecific potential pilferers, the food storage ratio of medium pilferage risk area would be lower ($F = 143.749$, $P < 0.05$), but if there was intraspecific potential pilferers, the food storage ratio of medium pilferage risk area would not change ($F = 0.776$, $P > 0.05$). This means that the varied tits recognized and prevented from stealing food of interspecific pilferers more than intraspecific potential pilferers. In addition, in the three different situations, the male and the female varied tits's hoarding food strategies were obviously different (Table 2). When there was no potential pilferers, and there was intraspecific potential pilferers, the male varied tits would took notice and prevented stealing food more than the females (There was no potential pilferers: high pilferage risk area $t = 4.962$, $df = 16.546$, $P < 0.05$; medium pilferage risk area $t = -0.890$, $df = 29.255$, $P > 0.05$; low pilferage risk area $t = -2.166$, $df = 30$, P

< 0.05. There was intraspecific potential pilferers: high pilferage risk area $t = -0.152$, $df = 29$, $P > 0.05$; medium pilferage risk area $t = 2.352$, $df = 19.568$, $P < 0.05$; low pilferage risk area $t = -2.287$, $df = 19.563$, $P < 0.05$). While there was interspecific potential pilferers, the results show that no significant difference was observed in the hoarding food strategy of the male and female varied tits (high pilferage risk area $t = 1.361$, $df = 29$, $P > 0.05$; medium pilferage risk area $t = -0.194$, $df = 21.529$, $P > 0.05$; low pilferage risk area $t = -1.599$, $df = 29$, $P > 0.05$).

Key words: Varied tit, *Parus varius*; Scattered hoarding; Pilferage risk area; Pilferage avoidance

为适应自然环境条件下食物资源在空间与时间上分布的不均衡性,许多动物都具有明显的贮食行为(Smith et al. 1984)。在高纬度地区,因季节性环境变化大,冬季环境严酷,因而具有贮食习性的动物比低纬度地区更加普遍,它们贮藏的食物对于其能否顺利越冬可能是至关重要的(Brodin 2007)。

自然界中有贮食行为的鸟类主要集中于鹰科(Accipitridae)、隼科(Falconidae)、草鹞科(Tytonidae)、鸱鹟科(Strigidae)、啄木鸟科(Picidae)、鸦科(Corvidae)、山雀科(Paridae)、伯劳科(Laniidae)等,多是猛禽和杂食性鸟类(鲁长虎等 1997)。其贮食方式主要有两种:集中贮食,即在巢穴处或某些洞道等隐蔽处集中贮藏大量食物(Kaufman 1973, Solheim et al. 1984, 邹红菲等 2005);分散贮食,即在较大范围内或者整个家域中形成许多小的贮藏点(Cowie et al. 1981, Vander Wall et al. 1981, 鲁长虎等 1997)。采用不同的贮食行为方式和策略,是鸟类在长期的自然竞争中不断进化的结果(Male et al. 2007)。集中贮食的鸟类多为大型猛禽类,这种贮食方式有着明显的贮食保护行为;分散贮食的鸟类多为杂食性小鸟,选用这种贮食方式的鸟类体型大多很小,无力保护自己贮藏的食物,所以没有明显的贮食保护行为,但这种贮食方式可在众多的竞争者和潜在盗食者存在的情况下,更好地保护自己的劳动成果,可以很好地预防灾难性盗食情况的出现(Carrascal et al. 1993, Vander Wall et al. 2003, Male et al. 2007)。两种贮食方式具有各自的优势,鸟类往往会根据自身以及周围环境条件,

权衡取食及贮藏过程中时间及能量的花费和收益,在取食与贮食乃至贮食策略上形成一种平衡(鲁长虎等 1997)。此外,依据食物贮藏时间的长短,鸟类的贮食又可分为:短期贮食,即食物贮藏后若干天即寻回、取出食用;长期贮食,即食物贮藏几个月之后再寻回、取出食用。短期分散贮食鸟类贮藏食物的丢失率为2%/d ~ 10%/d,长期、分散贮食鸟类贮藏食物的丢失率为2%/d ~ 30%/d(Vander Wall et al. 2003)。已有研究表明,自然条件下,盗食现象普遍存在于贮食动物间,盗食者主要为同域分布的种内竞争者(即潜在种内盗食者)和种间竞争者(即潜在种间盗食者)(Dally et al. 2006a, b)。

杂色山雀(*Parus varius*)是雀形目山雀科鸟类,主要分布于东北亚高纬度地区,属于狭域分布的物种,目前已知分布于日本、朝鲜半岛和中国(赵正阶 2001)。已有研究表明,杂色山雀是一种典型的杂食性留鸟,春夏季主要取食昆虫,对森林病虫害防治有着突出贡献;秋冬季取食浆果、植物种子和少量昆虫(蔡玥等 2014)。作为一种高纬度北方留鸟,食物匮乏且又漫长寒冷的冬季对其生存构成了严重的威胁(Brodin 2007),为了成功越冬并在第二年春季成功繁殖,杂色山雀在秋季有着明显的贮食行为,贮食的主要对象是一些植物的种子。分布于日本伊豆诸岛的杂色山雀主要以当地的各种坚果作为贮食对象(Higuchi 1977);分布于中国辽宁地区的杂色山雀则会贮存红松(*Pinus koraiensis*)种子(奚长海等 2015),此行为可能对促进自然条件下红松种子的扩散和

红松林的自然更新具有积极意义(鲁长虎 2002)。已有研究表明,杂色山雀的贮食方式是就近分散贮食,在不区分个体的情况下,在同一个投食点取食的杂色山雀,其贮食位点分布于以取食点为中心,半径 100 m 的圆形范围内,贮食密度与距取食点的距离呈负相关;贮食微生境主要为树皮裂缝、灌木根部、草丛、石缝和苔藓下(奚长海等 2015)。普通鹀(*Sitta europaea*)喜欢在树干上搜寻食物,秋季也有贮食红松种子的行为(邹红菲等 2005)。在辽宁的东南部山区,普通鹀是杂色山雀同域分布物种,并与杂色山雀形成竞争关系,野外曾见到杂色山雀贮存在树皮裂缝中的食物被普通鹀盗食。

目前鸟类贮食的研究多注重于贮食方式(鲁长虎等 1997),食物资源的寻找、采集、搬运、贮藏微生境选择(鲁长虎 2002, 邹红菲等 2005, 奚长海等 2015)和贮食鸟类如何寻回贮藏的食物及与其相关的空间记忆能力(Clayton et al. 2007)等方面,却鲜有对贮食鸟类个体面对潜在盗食者时的贮食策略调整进行研究的。本文将杂色山雀个体为研究对象,通过比较分析其个体不同情况下贮食策略的变化,以期揭示分散贮食鸟类分别在无潜在盗食者、有种内潜在盗食者和有种间潜在盗食者出现的情况下,个体反盗食贮食策略的差异和雌雄个体分别在以上三种情况下反盗食贮食策略的差异。

2 研究地概况与研究方法

2.1 研究地概况

本研究在辽宁仙人洞国家级自然保护区开展,该保护区位于大连市庄河北部(39°54'00"~40°03'00"N, 122°53'24"~123°03'30"E),海拔 200~680 m,总面积 3 574.7 hm²,其中核心区 780 hm²。该地区具有典型的海洋性季风气候,冬季较为寒冷,常有积雪覆盖,主要植被为赤松-栎林植物群落,建群树种为赤松(*Pinus densiflora*)、红松、蒙古栎(*Quercus mongolica*)和水杉(*Metasequoia glyptroboides*)。

2.2 实验方法

前期(2014年10月6日至2014年10月15日)在保护区选择经常看到杂色山雀活动的7个区域,各区域间隔约1 km以上,在各区域内随机设置4~5个投食点,各投食点间距离约50 m;各投食点每次投放红松种子20粒,吸引杂色山雀到投食点取食,并每天从9:00时开始,每隔1 h 巡视记录一遍各投食点红松种子的数量变化,至15:00时结束巡视。当发现某一投食点红松种子数量减少时,补足红松种子,并派人监视该点,确认红松种子是被杂色山雀取走贮藏后,将该区域其他投食点逐步向该投食点挪动直至与该投食点重合,引导该区域杂色山雀集中到此投食点取食,建立固定的杂色山雀取食点。这样,在7个区域内通过引导建立了7个固定投食点(每个区域1个)。在整个实验过程中,我们发现杂色山雀个体的活动区域相对固定,即出现在每个固定投食点的杂色山雀个体及个体数是基本不变的,在附近用雾网法捕捉到该投食点取食的所有杂色山雀个体,脚环和彩环环志并取血后放归。出现在各投食点并取食红松种子的鸟类只有杂色山雀和普通鹀2种,且两者互为竞争关系。在各固定取食点附近,共捕捉环志了50只杂色山雀,通过彩环颜色的不同组合可准确识别杂色山雀个体。普通鹀没有环志。

后期(2014年10月16日至2014年10月30日)在前期已确定的固定投食点投食200粒红松种子,且取完后补充。由于杂色山雀发现投食点有其他竞争者取食时的最远驱逐距离为5 m,故选择杂色山雀白天贮食活动频率较高的时间段(8:30~14:30时),分别观察记录以下3种情况下到投食点取食的每只杂色山雀的贮食情况:(1)距投食点5 m以内无竞争者时;(2)投食点5 m以内放置一个10 cm×10 cm装有杂色山雀的笼子(模拟种内潜在盗食者),且贮食区域内无其他竞争者出现时;(3)投食点5 m以内放置一个10 cm×10 cm装有普通鹀的笼子(模拟种间潜在盗食者),且贮食区域内无

其他竞争者出现时。红松种子被取走后,借助 8 × 42 倍双筒望远镜 (BAK4, 广州博冠光电科技股份有限公司) 跟踪观察确定食物的贮藏地点,用标签对贮食位点进行标记,实验结束后使用 GPS (62SC, 佳明) 进行定位,同时记录贮食点的生境类型。在跟踪观察过程中需要多人合作,其中一人隐藏在投食点附近观察,其他人分散于距投食点约 50 m 处,待杂色山雀啄取食物后,隐匿在投食点附近的观察者将其飞行方向告知相应位置的观察者,如此,在距离投食点 100 m 内的贮食位点几乎能够全部被观察到。

因分散贮食鸟类的贮食丢失率与贮食分散程度呈负相关,而与被发现的可能性呈正相关 (Lucinda et al. 2007),同时结合本实验前期预实验的实际情况,我们定义以投食点为圆心,半径 5 m 及以内的圆形区域为贮食被盗高风险区 (贮食位点易被取食点附近的竞争者发现),半径 5 m 到 15 m (包含 15 m) 的环形区域为贮食被盗中风险区,半径 15 m 到 100 m 的环形区域为贮食被盗低风险区 (贮食位点远离取食点,不易被取食点附近的竞争者发现)。

2.3 数据分析

观察对象为在实验区域出现的杂色山雀,统计对象为贮食次数不少于 30 次的观察对象,被观察贮食次数少于 30 次的观察对象不计入

统计分析,最后,共获得 40 个有效统计对象。对所取杂色山雀的血样做性别鉴定实验 (霍雅鹏等 2009),判定野外各观察对象的雌雄。用 ArcGIS 9.0 软件对被计入统计对象的杂色山雀个体在不同情况下贮食位点的空间分布进行分析,统计其在不同贮食风险区的贮食位点数量。使用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 比较无潜在盗食者、存在种内潜在盗食者、存在种间潜在盗食者这 3 种情况下,杂色山雀个体 (不分雌雄) 在同一类贮食风险区 (高、中、低) 贮食位点分布概率的差异;用独立样本 *T* 检验分析相同情况下,相同贮食风险区内,雌性和雄性杂色山雀个体贮食位点分布概率的差异。统计分析在 Spss17.0 软件中完成,采用双尾检验,显著性设为 $P < 0.05$ 。

3 结果

3.1 研究对象情况

在 7 个固定取食点附近共环志取血 50 只杂色山雀,其中,雌性 16 只,雄性 34 只。符合贮食情况统计标准的统计对象共 40 只 (表 1)。

3.2 杂色山雀个体贮食特点

在个体识别的基础上,我们发现在同一投食点取食的杂色山雀个体,短时间内 (观察时间 $t < 30$ min),在无潜在盗食者出现时,其贮食位点分布方式为以投食点为顶点,集中于 30

表 1 实验观察对象及统计对象

Table 1 Experimental observation and statistical object

固定取食点 Fixed feeding point	观察对象 (只) The observe objects (ind)	统计对象 (只) The statistical objects (ind)	总贮食次数 (次) The total number of store food	观察时长 (h) The observation time
1	6	5	552	18
2	7	5	523	18
3	6	5	430	18
4	6	4	496	18
5	8	7	693	18
6	9	7	667	18
7	8	7	687	18
总计 Total	50	40	4 048	126

~ 50 度角, 半径约 (15 ± 5) m 的扇形区内, 随机分散分布; 当出现潜在盗食者时, 扇形半径加长到约 (25 ± 5) m, 同时会在贮食区域相反方向约 70 ~ 80 m 处, 随机贮食 4 ~ 5 粒。且无论有无潜在盗食者出现, 每只个体的贮食区域都相对独立、互不重叠。

3.3 潜在盗食者与杂色山雀贮食的关系

无潜在盗食者出现时, 杂色山雀在高风险区、中风险区和低风险区的贮食比例分别为 15.67% ± 0.97%、67.2% ± 1.44% 和 17.32% ± 1.26% ($n = 40$); 种间潜在盗食者出现时, 杂色山雀在高风险区、中风险区和低风险区的贮食比例分别为 13.46% ± 0.76%、48.11% ± 0.65% 和 38.53% ± 0.64% ($n = 40$); 种内潜在盗食者出现时, 杂色山雀在高风险区、中风险区和低风险区的贮食比例分别为 5.7% ± 0.35%、69.04% ± 1.53%、25.37% ± 1.60% ($n = 40$)。

以上数据表明不论潜在盗食者出现与否, 杂色山雀贮食的总体趋势大致相同, 即主要将食物贮藏在中风险区, 高风险区和低风险区贮食比例偏低。与无潜在盗食者出现情况相比, 种间潜在盗食者出现时, 杂色山雀在高风险区域贮食比例显著降低 ($F = 3.174, P < 0.05$), 中风险区域贮食比例也显著降低 ($F = 143.749, P < 0.05$), 低风险区域贮食比例显著上升 ($F = 220.440, P < 0.05$)。与无潜在盗食者出现情况下相比, 种内潜在盗食者出现时, 杂色山雀在高风险区域贮食比例显著降低 ($F = 90.475, P < 0.05$), 中风险区域贮食比例无显著性差异 ($F =$

0.776, $P > 0.05$), 低风险区域贮食比例显著上升 ($F = 15.651, P < 0.05$)。

3.4 不同性别杂色山雀贮食策略的差异

无潜在盗食者出现的情况下, 雌性杂色山雀在高风险区域贮食比例明显较雄性杂色山雀高 ($t = 4.962, df = 16.546, P < 0.05$); 在中风险区域贮食比例与雄性无显著性差异 ($t = -0.890, df = 29.255, P > 0.05$); 在低风险区域贮食比例明显较雄性低 ($t = -2.166, df = 30, P < 0.05$) (表 2)。即此条件下, 雄性杂色山雀预防盗食的投入较雌性高。

种间潜在盗食者出现时, 雌性杂色山雀在高风险区 ($t = 1.361, df = 29, P > 0.05$)、中风险区 ($t = -0.194, df = 21.529, P > 0.05$)、低风险区 ($t = -1.599, df = 29, P > 0.05$) 贮食比例与雄性杂色山雀均无显著性差异。即此条件下, 雌雄杂色山雀防盗食应对策略一致。

种内潜在盗食者出现时, 雌性杂色山雀在高风险区域贮食比例与雄性杂色山雀无显著性差异 ($t = -0.152, df = 29, P > 0.05$); 在中风险区域贮食比例比雄性高 ($t = 2.352, df = 19.568, P < 0.05$); 在低风险区域贮食比例比雄性低 ($t = -2.287, df = 19.563, P < 0.05$)。即此条件下, 雄性杂色山雀反应更强烈, 为预防灾难性盗食的发生投入较雌性高。

4 讨论

盗食是指贮食动物贮藏的食物被其他动物个体搬走或取食的一种行为, 盗食现象在贮食

表 2 雌雄杂色山雀在各风险区的贮食比例 (平均值 ± 标准差)

Table 2 The Store food proportion of male and female varied tit in the three risk area (Mean ± SD)

	性别及样本量 Sex and sample size	高风险区 (%) High risk area	中风险区 (%) Middle risk area	低风险区 (%) Low risk area
无潜在盗食者 There is't potential pilferers	雌 Female ($n = 15$)	19.64 ± 1.44	65.83 ± 2.14	14.58 ± 1.53
	雄 Male ($n = 25$)	12.16 ± 0.43	68.41 ± 1.95	19.75 ± 1.79
出现种间潜在盗食者 There is interspecific potential pilferers	雌 Female ($n = 15$)	14.59 ± 1.11	47.98 ± 0.48	37.42 ± 0.83
	雄 Male ($n = 25$)	12.53 ± 1.02	48.22 ± 1.13	39.43 ± 0.91
出现种内潜在盗食者 There is intraspecific potential pilferers	雌 Female ($n = 15$)	5.68 ± 0.50	72.51 ± 0.68	21.81 ± 0.72
	雄 Male ($n = 25$)	5.78 ± 2.06	66.54 ± 10.37	27.93 ± 10.93

动物中非常普遍，动物贮藏食物是为了在食物短缺时利用，所以贮藏食物的损失对贮食动物的生存来说非常不利，尤其是灾难性盗食的发生更是致命的 (Dally et al. 2006b)。

同种或异种动物的盗食是贮藏食物丢失的主要原因之一，同时也是贮食行为不断进化的主要选择压力 (Vander Wall et al. 2003, Dally et al. 2006a, b, Leaver et al. 2007)，所以种间及种内潜在偷盗者的出现与否，对杂色山雀的贮食策略有着明显的影响。有研究表明，贮食动物为了应对盗食的发生，会增加贮食量和进行二次搬运，如松鸦 (*Garrulus glandarius*) (Emery et al. 2001)、西丛鸦 (*Aphelocoma californica*) (Dally et al. 2005)。杂色山雀个体在贮食时，为了迷惑潜在的盗食者，会在贮食区域相反的方向欺骗性地贮食 4~5 粒食物，作错误引导，而且在有盗食风险的情况下，会改变各贮食被盗风险区的贮食比例，这些行为应该是杂色山雀种群在长期的贮食竞争过程中进化出应对干扰竞争者的贮食策略。

种间及种内潜在偷盗者的出现与否，对杂色山雀的贮食策略有着明显的影响，但其应对策略却又明显不同。种间及种内潜在偷盗者的出现，都会引起被盗高风险区贮食比例降低，低风险区贮食比例上升；但种间潜在盗食者出现时，杂色山雀在被盗中风险区的贮食比例降低，而种内潜在盗食者出现时，杂色山雀在被盗中风险区贮食比例不变，即两种潜在盗食者的出现对杂色山雀在中风险区贮食比例的影响不同，也就是说杂色山雀对种间干扰者的出现更加敏感，防范潜在种间盗食者盗食的投入更大。

容忍盗食假说认为，贮食动物在不影响其生存和繁殖的前提下，能够忍受盗食者的存在和部分贮藏食物的丢失，这在家族式生活、集群生活 (如山雀科和鸦科的一些鸟类) 或者领域互相重叠的贮食动物 (如松鼠 *Sciurus vulgaris* 和田鼠 *Apodemus spp*) 中比较常见 (Dally et al. 2005)。所以种内竞争者出现时，

杂色山雀在贮食被盗中风险区贮食比例不变，可能是因为它可以容忍自己的这部分贮食被种内盗食者偷取。同时，基于互惠盗食理论，同区域分布的贮食鸟类，理论上互为偷盗者；贮食动物的贮食能力和盗食能力同样重要，通常种群内的每个成员既是贮食者，又是盗食者，它们可以通过互惠盗食来维持种群内贮藏食物总量的相对稳定，这样就可以保证大部分个体能够成功渡过食物短缺期 (Andersson et al. 1978)，即损失的部分，可以通过盗食其他种内贮食者的贮食来得到补偿 (Vander Wall et al. 2003)。

不对称盗食理论认为，同域分布贮食动物间的盗食通常是不对称的，即一种动物能盗食另一种动物，但是反过来却很难发生，例如黄松花鼠 (*Tamias amoenus*) 可以盗取地松鼠 (*Spermophilus lateralis*) 贮藏的食物，但反过来地松鼠却无法盗取黄松花鼠埋藏的种子 (Vander Wall et al. 2009)。杂色山雀应对种内和种间干扰者时贮食策略的不同，可能与不对称性盗食有关，这种不对称盗食也许对杂色山雀极为不利，所以杂色山雀对种间竞争者普通鸦的出现更加敏感，防范盗食投入更大。在野外实验中，我们确实观察到杂色山雀贮存在树皮裂缝中的红松种子被普通鸦盗食，至于杂色山雀是否会盗食普通鸦贮藏的食物，尚未观察到，有待于以后进一步研究。

快速隔离假说认为，自然条件下出现丰富食物时，从个体层面来讲，各贮食个体间存在着相互的竞争压力，所以需要快速取走食物贮藏起来 (Hart et al. 1971, Jenkins et al. 1992, Lonsdale 1993)。本研究显示，当杂色山雀发现投食点放置大量红松种子时，会在短时间内迅速将这些红松种子叼走贮存，在不同的投食点，视杂色山雀个体数量多少，200 粒种子短则 10 min，长则 30 min 就会被全部取走，在整个过程中，没有发现杂色山雀将红松种子叼到树上吃掉，说明在强大的竞争压力下，贮食已经变成此时的第一要务。此外，竞争者的存在意味

着食物有被窃取的风险, 所以基于避免偷盗假说, 为了保护已获得的食物, 当出现种内、种间竞争者时, 为了防止自己所贮的食物被发现 (Smith et al. 1984), 理论上贮食个体此时的贮食位置越远越分散, 产生灾难性盗食的可能性越低 (Clarke et al. 1994, Chang et al. 2010, Yi et al. 2012)。但此时涉及到另外一个问题就是能量收益, 贮食距离加长, 分散程度加大, 意味着贮食个体在此过程中能量投入加大。动物贮藏食物是一个极其复杂的过程, 在贮藏过程中贮食动物不仅要投入大量的能量和时间, 同时还增加了被捕食风险, 所以贮食动物应该比其他盗食者有更多的机会找回自己贮藏的食物, 作为贮食过程中能量消耗的补偿。因此, 我们认为不同情况下, 杂色山雀在各贮食被盗风险区贮食比例的不同及变化, 是其根据自身以及周围环境的条件, 权衡取食及贮藏过程中时间及能量的花费和收益, 在取食与贮食乃至贮食策略上形成的一种平衡。

有研究表明, 贮食行为在同种贮食动物中存在性别差异 (Wauters et al. 1995), 如长爪沙鼠 (*Meriones unguiculatus*) (Nyby et al. 1973)、红松鼠 (*Sciurus vulgaris*) (Lee 2002) 和金黄地鼠 (*Mesocricetus auratus*) (Wong et al. 1985) 中雌性贮藏食物比雄性多, 而食蝗鼠 (*Onychomy torridus*) (McCarty et al. 1975) 中雄性比雌性贮藏食物多。本实验中投食点附近捕捉的 50 只杂色山雀中雄性居多数, 约是雌性的两倍之多, 所以作者认为杂色山雀种群在秋季贮食过程中, 雄性杂色山雀更擅长于寻找和发现食物, 间接证明在杂色山雀种群中, 雄性贮食比雌性多, 而且雄性为预防灾难性盗食的发生投入亦较雌性高。至于雌雄为何会出现这种差异, 这种差异会给雄性在未来的繁殖中带来什么好处? 还有待于进一步研究。

参 考 文 献

- Andersson M, Krebs J R. 1978. On the evolution of hoarding behavior. *Animal Behavior*, 26(1): 707–711.
- Brodin A. 2007. Theoretical models of adaptive energy management in small wintering birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1486): 1857–1871.
- Carrascal L M, Moreno E. 1993. Food caching versus immediate consumption in the nuthatch: the effect of social context. *Ardea*, 81(2): 135–135.
- Chang G, Xiao Z, Zhang Z. 2010. Effects of burrow condition and seed handling time on hoarding strategies of Edward's long-tailed rat (*Leopoldamys edwardsi*). *Behavioural Processes*, 85(2): 163–166.
- Clarke M F, Kramer D L. 1994. Scatter-hoarding by a larder-hoarding rodent: intraspecific variation in the hoarding behavior of the eastern chipmunk, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour*, 48(2): 299–308.
- Clayton N S, Dally J M, Emery N J. 2007. Social cognition by food-caching corvids—The western scrub-jay as a natural psychologist. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 362(1480): 507–522.
- Cowie R J, Krebs J R, Sherry D F. 1981. Food storing in marsh tits. *Animal Behaviour*, 29(4): 1252–1259.
- Dally J M, Clayton N S, Emery N J. 2006a. The behaviour and evolution of cache protection and pilferage. *Animal Behaviour*, 72(1), 13–23.
- 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. 2006b. Food-caching western scrub-jays keep track of who was watching when. *Science*, 312(5780): 1662–1665.
- 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.
- Hart E B. 1971. Food preference of the cliff chipmunk, *Eutamias dorsalis*, in northern Utah. *Great Basin Naturalist*, 31(3): 182–188.
- Higuchi H. 1977. Stored nuts *castanopsis cuspidata* as a food resource of nestling varied tits *Parus varius*. *Japanese Journal of Ornithology*, 26(1): 9–12.
- Jenkins S H, Peters R A. 1992. Spatial patterns of food storage by

- Merriam's Kangaroo rats. *Behavioral Ecology*, 3(1): 60–65.
- Kaufman D W. 1973. Captive Barn Owls stockpile prey. *Bird-Banding*, 44(3): 225–225.
- Leaver L A, Hopewell L, Caldwell C, et al. 2007. Audiences effects on food caching in grey squirrels (*Sciurus carolinensis*): evidence for pilferage avoidance strategies. *Animal Cognition*, 10(1): 23–27.
- Lee T H. 2002. Feeding and hoarding behavior of the Eurasian red squirrel *Sciurus vulgaris* during autumn in Hokkaido, Japan. *Acta Theriologica*, 47(4): 459–470.
- Lonsdale W M. 1993. Losses from seed bank of *mimosa pigra*: soil micro-organisms vs temperature fluctuations. *Journal of Applied Ecology*, 30(40): 654–660.
- Male L H, Smulders T V. 2007. Hyperdispersed cache distributions reduce pilferage: a field study. *Animal Behaviour*, 73(4), 717–726.
- Mccarty R, Southwick C H. 1975. Food hoarding by the southern grasshopper mouse (*Onychomys torridus*) in laboratory enclosures. *Journal of Mammalogy*, 56(1): 708–712.
- Nyby J, Wallace P, Owen K, et al. 1973. An influence of hormones on hoarding behavior in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Hormones and Behavior*, 4(4): 283–288.
- Smith C C, Reichman O J. 1984. The evolution of food caching by bird and mammals. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, (15): 329–351.
- Solheim R. 1984. Caching behavior, prey choice and surplus killing by pygmy owls *Glaucidium passerinum* during winter, a functional response of a generalist predator. *Annales Zoologici Fennici*, 21(16): 301–308.
- Vander Wall S B, Balda R P. 1981. Ecology and evolution of food-storage behavior in conifer-seed-caching corvids. *Zeitschrift fur 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.
- Wauters L A, Suhonen J, Dhondt A A. 1995. Fitness consequences of hoarding behavior in the Euroasian red squirrel. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences*, 262(1365): 277–281.
- Wong R, Jones C H. 1985. A comparative analysis of feeding and hoarding in hamsters and gerbils. *Behavioural Processes*, 11(3): 301–308.
- Yi X F, Steele M A, Zhang Z B. 2012. Acorn pericarp removal as a cache management strategy of the Siberian chipmunk, *Tamias sibiricus*. *Ethology*, 118(1): 87–94.
- 蔡玥, 李东来, 李其久, 等. 2014. 杂色山雀繁殖期与非繁殖期食物组成及利用. *动物学杂志*, 49(6): 811–819.
- 霍雅鹏, 曹军, 张宇婷, 等. 2009. 杂色山雀性别分子鉴定方法的研究. *辽宁林业科技*, 1(1): 3–13.
- 鲁长虎. 2002. 星鸦的贮食行为及其对红松种子的传播作用. *动物学报*, 48(3): 317–321.
- 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.
- 奚长海, 李东来, 张雷, 等. 2015. 食物和季节因素对杂色山雀贮食行为影响的研究. *生态学报*, 35(15): 5026–5031.
- 赵正阶. 2001. 中国鸟类志: 下卷 雀形目. 长春: 吉林科学技术出版社, 709–710.
- 邹红菲, 郑昕, 马建章, 等. 2005. 凉水自然保护区普通鹈贮食红松种子行为观察与分析. *东北林业大学学报*, 33(1): 68–70.