

动物怎样找回贮藏的食物?

蒋 志 刚

(中国科学院动物研究所 北京 100080)

摘要 进化中,贮食者只有比不贮食的动物更有可能找到那些贮藏食物时,贮食行为才能成为一种进化稳定策略。本文综述了关于动物找回贮藏食物的假说及其实验验证。寻找贮藏食物时,穴蜂利用贮存地点附近的标志物的空间排列来定位。鸟类的嗅觉不发达,它们主要靠记忆埋藏地点的视觉信息找回埋藏的食物。啮齿动物和犬科动物主要靠嗅觉找回贮藏的食物。记忆埋藏地点对于灰松鼠、更格卢鼠、美洲赤狐和红松鼠也很重要。

关键词 贮食行为 空间记忆 进化稳定策略

分散贮食是动物对付种间竞争的行为策略。但是,贮藏者必须能够找回埋藏的食物,否则,贮食时的能量消耗将得不到补偿,这些动物将在自然选择中被淘汰。行为学家们对具有贮食习性的动物是怎样找到贮藏食物的很感兴趣,但是由于研究难度大,相应的工作不多。现已完成的工作多以鸟类为对象。

1 问题与假说

动物是怎样找回其分散贮藏的食物呢? Vander Wall^[1] 研究星鸦 (*Nucifraga columbiana*) 贮食行为时曾提出了五条假说:他认为动物可能利用(1)埋藏的食物所散发的化学信息,如气味等;(2)埋藏地点的地表痕迹,这些痕迹包括:由于埋藏而留下的地表痕迹和动物带到埋藏地点的物体等;(3)试错法随机寻找。很明显,利用这种方法找到埋藏食物的可能性小,且动物消耗的能量大;(4)对埋藏食物地点的大致记忆,它们随机搜寻这些地点;(5)其对埋藏地点与周围参照物体的相对位置的视觉印象记忆。事实上,分散贮藏食物的动物可能利用以上五条假说中的多条机理来找到埋藏的食物。

2 鸟类

星鸦、啄木鸟 (*Melanerpes*)、冠蓝鸦 (*Cyanocitta cristata*) 和山雀 (*Parus palustris*) 等

在人工饲养条件下,仍在实验室里沙盘分散埋藏食物。因此,这些鸟类是研究动物如何找回埋藏食物的好材料^[2]。

杂食性与谷食性鸟类的嗅觉不发达,而这些鸟类却多分散埋藏食物。星鸦和冠蓝鸦经常经过其他鸟类埋藏食物的地点,却很少发现那里埋藏的食物。在沙盘试验中,山雀能找到自己埋下的种籽,但不容易发现实验人员埋下的种籽。这些现象都说明,鸟类不是靠嗅觉找回它们埋下的食物的。

鸟类在野外和实验室里找到埋藏食物的概率(找到埋藏食物/寻找次数)高达 50% 至 90%。这样高的概率很难用随机寻找假说来解释。沼泽山雀 (*Parus palustris*) 找到那些埋在树叉间的种籽的概率,位于随机寻找的概率和能够准确记忆埋藏地点的概率之间。再者,鸟类很难找到其他鸟类埋的食物。因此,随机寻找假说不能解释鸟类找回埋藏食物的机理。

如果鸟类随机搜索那些与埋藏地点相似的地方,将可能找到埋藏的食物。Cowie, Krebs 和 Sherry^[3] 用放射性同位素标记向日葵籽。让沼泽山雀埋藏这些葵籽。然后,试验人员在两个相距其埋藏葵籽地点 10cm 外和 100cm 外的相似地点埋下两颗向日葵籽。结果 7.7h 以

收稿日期:1995-09-25,修回日期:1996-03-29

后,沼泽山雀找到了自己埋的葵籽,而分别经过 13.5h(10cm 远),和 20.4h(100cm 远)才找到实验人员埋下的葵籽。实验说明,沼泽山雀不是利用相似的地貌来寻找埋藏食物的。

到目前为止,还没有发现鸟类标记埋藏地点的证据。Vander Wall^[4]在实验中,先让星鸦埋下的种籽,然后耙平埋藏地点,清除了地表任何潜在痕迹后,星鸦仍能找到那些埋下的种籽。在另一次实验中,Vander Wall 耙平了沙盘的一半,留下另一半作对照。他发现星鸦在平整了一半沙盘中找到埋藏的概率,与没有平整的另一半沙盘中的没有差异。但是用两只以前没有沙盘中埋藏种籽的星鸦来做实验,这两只鸟在没有平整过的一半沙盘中找到其他鸟埋下种籽的概率(8.0%—8.8%)略高于在平整过的另一半沙盘中的找到率(0.7%—2.0%)。说明地表的痕迹对星鸦寻找埋藏种籽的帮助不大。

实验证明鸟类具有空间记忆能力。鸦属鸟类能够贮藏成千上万的种籽达一年之久。而山雀仅将种籽贮藏几小时或几天。尽管贮藏期长短不同,两种鸟均能够利用空间记忆找到埋藏的食物。

Vander Wall 在一个卵圆形的沙盘中放置了许多石块。以其中的一块石头为原点建立了直角坐标系。让星鸦在沙盘中埋藏向日葵籽。当星鸦埋完葵籽后,将星鸦移走,记下埋藏地点的坐标位置。然后,Vander Wall 将沙盘的一半沿 X 轴向右端延伸了 20cm,而延伸区内所有的石块相对沙盘边框的位置不变(见图 1A 和 B)。3d 后,将星鸦放回,让它们寻找埋藏的葵籽。结果,在沙盘的左边,星鸦准确地找回了埋藏的葵籽。而在沙盘的右边,星鸦却找不到原来埋下的葵籽。在右半沙盘 X 轴向上,星鸦的寻找地点错过了埋藏地点 $20.5 \pm 3.2\text{cm}$,而 Y 轴向仅偏差 $1.5 \pm 2.7\text{cm}$,Y 轴上的误差与对照的左半沙盘中的偏差($0.9 \pm 1.0\text{cm}$)没有显著差异。这个实验证明了星鸦记住了埋藏地点与沙盘边缘的相对位置。

为了证实视觉在鸟类寻找埋藏食物时的重要性,Sherry Krebs 和 Cowie 利用视觉信息不能由视交叉转移到另一大脑半球现象,设计了

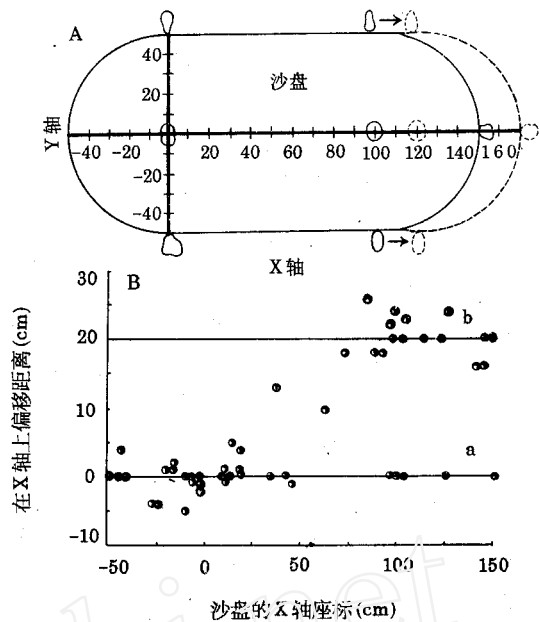


图 1 星鸦埋藏向日葵籽的沙盘实验

A 图示一只沙盘。实线标明沙盘、石块原来的位置,虚线则标明沙盘、石块移动后的位置。B 图示沙盘右半部分向右移动 20cm 后,星鸦寻找地点与埋藏地点的偏差。注意到在沙盘左半部分,偏差是随机分布的,而在沙盘的右半部,寻找地点在 X 轴上偏离埋藏地点 20cm 左右(仿 Vander Wall, 1990)。

一个有趣的实验。如果视觉记忆在找回埋藏的食物时是必需的,而从一侧的眼球获得的视觉信息又不能转移到另一侧大脑半球的话,那么比较那些用过与没有见过埋藏过程的眼睛来找回埋藏食物的成功概率,将揭示鸟类是如何记忆埋藏地点的。

实验的第一阶段,他们将一片不透明的塑料罩用睫毛粘接剂粘在一组沼泽山雀的一侧眼上。然后,让这些沼泽山雀在实验室中三只盛有苔藓的金属盆中埋藏向日葵籽。观察者记录下埋藏地点、埋藏数量以及沼泽山雀在盘内每一个方格中停留时间。当沼泽山雀埋完葵籽后,将它们从小室中移走。将沼泽山雀在沙盘中埋下的葵籽取出,从而消除了潜在的嗅觉和视觉痕迹。

实验的第二阶段,将原来实验中的沼泽山雀分成两小组,第一小组山雀在同一只眼重新粘上塑料眼罩,而第二小组在另一侧眼上粘上

塑料眼罩。将这些沼泽山雀放回小室,观察记录它们在原来埋有葵籽的金属盘中的搜寻时间。3h以后,那些被罩上同一只眼的沼泽山雀多在它们原来埋有葵籽的方格中搜寻,而那些罩上另一只眼睛的第二小组沼泽山雀则在盘中随机搜寻。这个实验证明了沼泽山雀依靠埋藏过程中的视觉信息找回埋藏的食物。

3 哺乳动物

与鸟类相比较,哺乳动物嗅觉灵敏。啮齿动物和犬科动物主要靠嗅觉找回贮藏的食物。拉布拉多白足鼠(*Peromyscus* spp.)能够发现埋在泥炭中深达5m的针叶树种籽。在野外实验中,松鼠(*Sciurus* spp.)、更格卢鼠(*Dipodomys* spp.)、小囊鼠(*Perognathus* spp.)、刺豚鼠(*Dasyprocta punctata*)均能找到人工埋下的坚果、植物籽实和其他食物。许多检验动物最佳埋藏密度的实验中,尽管实验是为了研究贮食行为的其他方面而设计,但也揭示了啮齿类动物能够找到人工埋下的植物种子。土壤湿度高时,化学物质挥发快。埋得很深的食物、气味不易散发,这些因素都影响靠嗅觉能找到埋藏食物的动物找寻埋藏的食物能力。啮齿动物找到埋藏种籽的能力,随着种子埋藏深度的增加而降低。

有些哺乳动物可能用腺体分泌物和尿液来标记食物或食物埋藏地点,但是尚待深入研究。起初认为犬科动物在埋藏食物地点洒尿以留下标记,以便日后找到这些食物。但是后来却发现狼(*Canis lupus*)和美洲赤狐(*Vulpes vulva*)是在找回埋藏的食物之后,而不是找到之前在埋藏地点洒尿。Avenoso发现鼯鼠(*Petaurus* spp.)用唇部皮脂腺分泌油状分泌物标记贮藏的坚果。后来实验又发现鼯鼠在贮藏中喜欢选择那些没有被其他鼯鼠标记过的坚果。其中的原因有待进一步探讨^[6]。

记忆埋藏地点对于一些哺乳动物来说很重要。灰松鼠(*Sciurus vulgaris*)、更格卢鼠科(Heteromyidae)动物、美洲赤狐和红松鼠(*Tamiasciurus hudsonicus*)可能都靠空间记忆找回贮藏的食物。在野外实验中,灰松鼠能很快

找到自己埋下榲果,却很难发现试验人员埋下的榲果。在森林中,可以观察到红松鼠会直接爬上藏有干蘑菇的松树。干蘑菇挂在树冠中,地面上红松鼠既看不见又闻不到蘑菇的气味,唯一的解释是红松鼠记住了贮存蘑菇的地点。

Macdonald研究了赤狐记忆埋藏地点能力^[6]。他用缰绳牵着一只美洲赤狐,沿一条他预先扔下死小家鼠(*Mus* spp.)的小径行走。赤狐发现小家鼠后,要么吃掉,要么将其掩埋。两日后,Macdonald让没进食的同一条赤狐搜索同一条路径。结果赤狐直接找到了它自己埋下的50只死家鼠中的48只。在后续试验中,Macdonald在距赤狐埋下的家鼠3米以内的地点埋下了死家鼠。在找回实验中,赤狐直接走向它自己的埋有食物的地点,找到了自己埋下的食物。但赤狐仅找到了20只试验人员埋下的家鼠中的两只。赤狐找到人工埋藏的家鼠与找到自己埋藏的家鼠时的行为完全不一样。在寻找人工埋置的食物过程中,它有时几乎已经踏上了埋藏地点,然后,它停下来,细心地嗅闻,再用前肢扒开泥土,找到埋置的食物。绝大多数情形下,赤狐找不到人工埋藏的家鼠。Macdonald又在后来的实验中发现赤狐很难发现其他赤狐埋下的食物。这些实验结果表明赤狐能记住自己埋藏食物的精确地点。

4 结 语

鸟类利用贮藏地点的信息来确定食物贮存地点。尽管,有些哺乳动物依靠空间信息寻找埋藏的食物地点,但大多数哺乳类靠嗅觉找回食物。于是,哺乳类与鸟类不一样。前者利用食物本身的化学信息,后者则利用与食物无关的环境信息。鸟类、哺乳类有时也随机搜寻可能的食物贮藏地点。这种机会主义行为有时可能会给搜寻者带来丰富的报酬,但在食物缺乏期,这种行为很难提供长期稳定的食物来源。

动物找回贮存食物的机制对于说明贮食行为的进化有着重要的意义。靠贮存地点的空间记忆来找回贮存的食物,是一种个体特异的行为。只有贮藏者知道贮存地点的精确信息,才能