

# 啮齿动物的分散贮食行为

路纪琪<sup>1,2,3</sup> 肖治术<sup>1</sup> 程瑾瑞<sup>1</sup> 张知彬<sup>1\*</sup>

(1 中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京, 100080)  
(2 河南师范大学生命科学学院, 新乡, 453002) (3 中国科学院研究生院, 北京, 100039)

**摘要:** 食物贮藏是许多动物重要的适应性行为, 分散贮藏的食物以植物种子为主。每个贮藏点贮藏数量不等的食物项目。啮齿动物分散贮藏食物之后, 可降低食物被其他个体获取的机率, 提高对食物资源的控制能力, 最终有利于自身的生存和繁殖成功。植物种子被贮藏之后, 可减少非贮食鼠类对种子的取食。同时, 合适的微生境和埋藏有利于种子萌发、幼苗建成和植物的更新; 使植物的分布区得以扩展。探讨啮齿动物的分散贮食行为, 能够更好地理解食物贮藏在啮齿动物生活史中的作用, 进一步认识鼠类和植物的相互关系以及不同啮齿动物在群落形成中的潜在作用。本文综述了啮齿动物分散贮食的研究进展, 并提出今后工作中的几点建议。

**关键词:** 啮齿动物; 分散贮藏; 贮藏点大小; 互惠关系

中图分类号: Q958.1 文献标识码: A 文章编号: 1000 - 1050 (2004) 03 - 0267 - 06

## Scatter- hoarding Behavior of Rodents

LU Jiqi<sup>1,2,3</sup> XIAO Zhishu<sup>1</sup> CHENG Jinrui<sup>1</sup> ZHANG Zhibin<sup>1\*</sup>

(1 State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100080)  
(2 College of Life Science, Henan Normal University, Xinxiang, 453002)  
(3 Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100039)

**Abstract:** Food hoarding for future use is suggested to be an important adaptive behavior for many animals. Caches are distributed in wide variety of ways, from highly clumped to highly dispersed. The extreme of this spectrum of cache dispersion have been termed larder hoarding and scatter hoarding. Scatter hoarding means that the caches made by rodents distributed in a widely spaced pattern, and that small quantities of food items, usually seeds of different plant species, were stored in each cache. Based on experimental and field studies, four hypotheses were proposed to explain why animal employ the strategy of scatter hoarding: non-adaptive hypothesis, lack of space hypothesis, pilfering-avoidance hypothesis and rapid sequestering hypothesis. Rodents benefit from scatter hoarding because of the decreased probability of seed consumed by other intra- and inter-specific individuals. The benefit will favor rodents' survival over the period of food scarcity in winter, and thus facilitate their reproductive success. On the other hand, plant species gain some advantages from scatter hoarding by rodents: 1) seeds predation by non-hoarding animals was decreased; 2) seeds have been transported to safe sites where are suitable to germination and 3) the regeneration of plants will be promoted and the distribution of plants will spread eventually. In the future, more attention should be paid on the food hoarding behavior of key species inhibited in different areas and on the factors influencing food hoarding behavior of rodents. Only those being done, can we understand better the interaction and mutualism and co-evolution between rodents and plant species.

**Key words:** Rodents; Scatter hoarding; Cache size; Mutualism

食物贮藏可简单地定义为动物为了将来的利用而对食物进行处理<sup>[1]</sup>。其本质含义在于: 动物对食物利用被推迟, 而且食物必须以某种方式加以处理以防其他动物取食。动物贮藏食物的方式可分为

基金项目: 科技部招标资助项目 (FS2000 - 009); 科技部 973 资助项目 (G2000046802); 中国科学院重要创新方向资助项目 (KSCX2 - SW - 103)

作者简介: 路纪琪 (1964 - ), 男, 在职博士生, 主要从事动物生态学研究。

收稿日期: 2003 - 05 - 26; 修回日期: 2003 - 12 - 08

\* 通讯作者, E-mail: zhangzb@ioz.ac.cn

集中贮藏和分散贮藏<sup>[1,2]</sup>。集中贮藏就是贮食者在一个或几个地点集中存放大量食物并多次来往于食物源和贮藏点之间；而分散贮藏则是贮食者在较大的空间里做成了许多小的贮藏点，贮藏了大量的食物，且贮藏者只在携食来贮藏时逗留一次<sup>[1]</sup>。有关啮齿动物的分散贮藏行为已有大量报道<sup>[3~13]</sup>。在鸟类和哺乳类中，分散贮藏是一种常见的食物贮藏方式<sup>[14~18]</sup>。探讨啮齿动物的分散贮食行为，能够更好地理解食物贮藏对啮齿动物生活史中的作用，进一步认识鼠类和植物的相互关系以及在群落形成中的潜在作用<sup>[19,20]</sup>。

### 1 啮齿动物的分散贮食行为

Morris 在描述笼养长尾刺豚鼠 (*Myoprocta acouchy*) 分散埋藏食物时，首次提出分散贮藏 (Scatter hoarding) 这一术语<sup>[21]</sup>。每个贮藏点中所包含的食物项目的数量为贮藏点大小 (Cache size)。分散贮食方式在一些贮藏坚果的啮齿动物中非常普遍，如在地表浅层贮藏单枚核桃 (*Juglans nigra*) 的黑松鼠 (*Sciurus niger*)<sup>[22]</sup>、北美灰松鼠 (*Sciurus carolinensis*)<sup>[23,24]</sup>、灰松鼠 (*Sciurus vulgaris*)<sup>[25~28]</sup>、日本松鼠 (*Sciurus lis*)<sup>[13,29]</sup> 等。有些鼠类在每个贮藏点只埋藏一个食物项目，而有些鼠类则在一个贮藏点中贮藏多个食物项目，如白足鼠 (*Peromyscus leucopus*) 的贮藏点有 25~30 枚北美乔松 (*Pinus strobes*) 种子<sup>[30]</sup>，黄松花鼠 (*Tamias amoenus*) 的贮藏点有 1~22 枚约弗松 (*Pinus jeffreyi*) 种子<sup>[4]</sup>，拉布拉多白足鼠 (*Peromyscus maniculatus*) 的贮藏点有 1 或 2 枚约弗松种子<sup>[19]</sup>，红松鼠 (*Tamiasciurus hudsonicus*) 的贮藏点有 1~11 枚红松种子<sup>[31]</sup>。许多啮齿动物还兼具集中贮藏和分散贮藏两种贮食方式，如东美花鼠 (*Tamias striatus*)<sup>[17]</sup>、拉布拉多白足鼠<sup>[19]</sup>、梅氏更格卢鼠 (*Dipodomys merriami*)<sup>[18]</sup>、日本大林姬鼠 (*Apodemus specicus*) 和日本姬鼠 (*A. argenteus*)<sup>[32]</sup> 等。尽管在集中贮食和分散贮食之间存在着明显差别，但对有些鼠类贮食却不能简单地将其归为集中贮食者或分散贮食者，而是用集中贮食者和分散贮食者这两个术语来描述行为。

### 2 啮齿动物进行分散贮食的原因

啮齿动物为什么要进行分散贮藏，或者说啮齿动物进行分散贮食的动机是什么？学者们曾提出过不同的假说，旨在对此进行解释。主要有非适应性假说、缺乏贮藏空间假说、避免盗窃假说和快速隔

离假说。

#### 2.1 非适应性假说 (Non-adaptive hypothesis)

在回答为什么黄松花鼠要分散贮藏食物这一问题时，Yahner<sup>[33]</sup>认为分散贮食没有适应性意义，可能只是作为一种退化的、固定的活动模式。Clarke 和 Kramer<sup>[17]</sup>的研究表明，黄松花鼠的分散贮食并不是在任何个体都会随机出现的一种贮食策略，有些个体贮藏的全部食物都表现为分散方式。在种群内处于某些社群序位的个体，尤其是青年个体和带着幼仔的雌性个体，比种群中其他个体表现出更大的分散贮食倾向。同时这些个体在贮食行为上表现出年龄和性别差异；如灰松鼠的分散贮食就存在性别间的差异<sup>[25]</sup>。这些结果与 Yahner 所主张的分散贮食只是一种退化的、非适应性的行为模式是相矛盾的。另外，当生境斑块受到侵扰或者贮藏者只能保护少部分食物时，黄松花鼠的分散贮食却随之增加，对此非适应性假说无法解释。因此，这一假说没有得到太多的重视和验证。

#### 2.2 缺乏贮藏空间假说 (Lack of space hypothesis)

Lockner<sup>[34]</sup>通过对一种花鼠 (*Eutamias ruficaudus*) 贮食行为的研究认为，动物之所以进行分散贮食是因为缺少进行集中贮食的空间。由于在其家域中没有能够存放大量食物的合适位点，部分花鼠不得不将食物分散贮藏。对刚刚进入青年期的黄松花鼠的无线电遥测追踪表明<sup>[17]</sup>，其中部分青年个体在离开母亲洞穴之后，没有很快找到属于自己的洞穴，它们晚上栖身于枯枝堆、小洞或空树洞里。对于这部分个体而言，进行分散贮食可能是由于缺少合适的位点集中存放食物。但是，许多已经获得了自有洞穴的青年个体，依然持续几周进行分散贮食。这并不是洞穴太小不足以贮存过多的食物，它们基本上都是利用成年个体的废弃洞，没有自己挖掘新洞。Hurly 和 Robertson<sup>[14]</sup>发现，合适的贮藏位点易获得性 (Availability) 影响红松鼠集中贮食的频次，但黄松花鼠即使拥有适于集中贮食的位点，仍然进行分散贮食。Vander Wall 等<sup>[19]</sup>通过围栏 (10 m × 10 m) 实验发现，虽然在围栏中提供了人工巢箱，拉布拉多白足鼠仍然表现出分散贮食行为，而以前报道认为这种鼠类只有集中贮食行为。很显然，Lockner 的假说并不能充分解释啮齿动物的分散贮食行为。

#### 2.3 避免盗窃假说 (Pilfering-avoidance hypothesis)

这一假说认为分散贮藏方式是无力保护集中贮藏食物的鼠类所采取的一种贮食策略<sup>[35]</sup>。它们把需要贮藏的食物分散贮藏于许多小的、不明显的贮藏点,这样虽然可能造成部分食物丢失,但却降低了灾难性的、丢失全部食物的可能性,使贮藏者在将来的食物短缺期间有一定的食物供应保障。另一方面,如果能够得到有效保护,在单个集中位点的被盗损失率会低于许多没有保护或保护较差的分散贮藏点的被盗损失率<sup>[17]</sup>。有相当多的证据表明,贮藏点的盗窃是确实而广泛存在的<sup>[1,17]</sup>。Stapanian 和 Smith<sup>[36]</sup>对黑松鼠的研究表明,当人工埋藏的核桃间距为 2.4 m 时,盗窃率为每天 8.5%~9.4%,间隔为 4.6 m 时,盗窃率为每天 4.8%~5.5%,间隔为 9.2 m 时,盗窃率为每天 0.4%~2.5%。而黄松花鼠和其他一些啮齿动物对人工埋藏的约弗松种子的盗窃率为每天 0.3%~8.8%<sup>[37]</sup>。所以,具有贮食行为的鼠类进行分散贮藏的目的就是为了尽量降低贮藏点的被盗率<sup>[4]</sup>。避免盗窃假说也可以用于解释种内个体贮食行为的差异。因为分散贮食是一种代价较大的选择,不仅在于放置和重新找回食物时要来回奔波,而且从分散的贮藏点取食时还要面临较大的捕食风险和比较严酷的气候条件。

#### 2.4 快速隔离假说 (Rapid-sequestering hypothesis)

分散贮藏方式可能是鼠类快速占据丰富却短暂的食物资源的一种竞争性策略<sup>[38]</sup>。对于斑块型的食物资源,分散贮藏比集中贮藏更为快捷,或者说,每搬运一次,分散贮藏需要时间较少。尽管分散贮藏需要离开食物源、挖洞、放置和掩盖食物,但仍然比把食物从食物源搬至集中贮藏点要快一些。分散贮藏穿越的距离比集中贮藏短,因而节约了时间<sup>[17]</sup>。根据快速隔离假说,Daly 等<sup>[39]</sup>对梅氏更格卢鼠的研究表明,随着洞穴与食物源之间距离的增大,分散贮藏的比例确实增加。但在另外的研究中并没有发现距离对分散贮食有显著的影响<sup>[17]</sup>。

### 3 啮齿动物分散贮藏点的分布

贮藏者分散贮藏食物之后,贮藏点在空间中是如何分布的?这一问题不仅涉及贮食者完成贮食活动时的代价,而且关系到贮藏点的存活率。

#### 3.1 分散贮藏点与食物源的距离

进行分散贮食的啮齿动物所完成的贮藏点与食物源之间的距离,随贮藏者和食物项目的不同而有所不同。在圭亚那的热带雨林中,小长尾刺豚鼠

(*Myoprocta exilis*) 贮藏一种棕榈树 (*Astrocaryum paramacca*) 种子的距离为 5~14.5 m<sup>[15]</sup>;在巴拿马的热带雨林中,兔形刺豚鼠 (*Dasyprocta leporine*) 贮藏一种豆科植物 (*Vouacapoua americana*) 种子的距离为 5~22.4 m<sup>[40]</sup>;黄松花鼠贮藏一种蔷薇科植物羚羊角草 (*Pushia tridentate*) 种子的距离在 25 m 之内<sup>[41]</sup>,而贮藏约弗松种子的距离为 5~25 m<sup>[4]</sup>;几种啮齿动物贮藏单叶松 (*Pinus monopylla*) 种子距离可达 39 m<sup>[42]</sup>;日本松鼠贮藏核桃的距离为 0~168 m<sup>[13]</sup>。作者在北京市东灵山地区的灌丛生境中,发现啮齿动物分散贮藏人工释放山杏种子的距离为 0.7~26 m。

#### 3.2 分散贮藏点的微生境

受栖息环境、食物源的位置和食物丰富度、捕食风险等多种因素的影响,啮齿动物将食物搬运至不同的微生境进行分散贮藏。一般来说,啮齿动物倾向于选择相对安全的位点贮藏食物。一些啮齿动物把单叶松种子贮存于灌丛下方、开阔地和灌丛边缘的比例分别为 36%、39% 和 25%<sup>[5]</sup>;拉布拉多白足鼠也喜好在灌丛边缘进行贮食,而避开开阔地带<sup>[17]</sup>;黄松花鼠将大量约弗松种子贮藏于灌丛下方<sup>[42]</sup>;小长尾刺豚鼠没有在土壤中埋藏食物,而将食物贮藏于枯枝之下<sup>[14]</sup>;Li 和 Zhang 等<sup>[43,44]</sup>在北京市东灵山地区发现鼠类倾向于把人工释放的山杏 (*Prunus armeniaca*) 和辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 种子搬运到灌丛下方和灌丛边缘进行贮藏,裸地中没有发现埋藏的种子。Jacobs and Liman<sup>[45]</sup>发现,在围栏中,灰松鼠非常强烈地选择围栏的后部和墙壁附近进行分散贮食。这些结果并不是简单地说明贮藏者对边缘的偏好,可能是在自然条件下,鼠类把食物搬至远离食物源的地方进行贮藏<sup>[45]</sup>。

#### 3.3 贮藏点大小和埋藏的深度

啮齿动物在每个贮藏点中所贮藏的食物项目的数量称为贮藏点大小 (Cache size)。一般埋藏食物项目较大,则每个点贮藏的数量就少,反之,被埋藏的食物项目较小,则每个点贮藏的量就较多。如黑松鼠和灰松鼠的每个贮藏点中只有 1 枚核桃<sup>[22,25,36]</sup>;巴拿明更格卢鼠 (*Dipodomys panamintinus*) 和巴拿明花鼠 (*Tamias panamintinus*) 的贮藏点有 1~12 枚单叶松种子<sup>[5]</sup>;红松鼠的每个贮藏点有 1~11 枚红松种子<sup>[33]</sup>或平均为 1.6 个松果<sup>[14]</sup>;白足鼠的贮藏点有 25~30 枚北美乔松种子<sup>[30]</sup>,黄

松花鼠的贮藏点有1~22枚约弗松种子<sup>[4]</sup>，拉布拉多白足鼠的贮藏点有1或2枚约弗松种子<sup>[19]</sup>。在分散的贮藏点中，食物埋藏的深度都比较浅<sup>[1]</sup>。黄松花鼠埋藏约弗松种子的深度为5~25 mm<sup>[4]</sup>，埋藏羚羊角草种子的深度为7~22 mm<sup>[46]</sup>；一些啮齿动物埋藏单叶松种子的深度为0~80 mm<sup>[5]</sup>；埋藏山杏和辽东栎种子的深度为1~20 mm<sup>[43,44]</sup>。研究表明，当一个贮藏点中所埋藏的约弗松种子较多时，其埋藏的深度则较大<sup>[47]</sup>。

#### 4 分散贮食的生态学意义

##### 4.1 对贮藏者的作用

对于进行分散贮食的啮齿动物来说，通过食物贮藏活动使自身得到了利益<sup>[1]</sup>。首先，食物项目被分散并贮藏之后，降低了被其他个体（同种或异种）获取的机率<sup>[36,48]</sup>，使得贮藏者可以利用这些贮藏的食物度过食物短缺期，对于生活在温带地区的啮齿动物来说，可能更多地依赖于贮藏的食物；其次，某些鼠类贮藏食物不仅是因为将来度过可能的食物短缺，而且还在于可以缩短在繁殖季节的觅食时间，以便更多地投资于求偶和抚幼<sup>[48]</sup>；第三，贮藏食物有助于鼠类的繁殖成功，特别是可以作为后代的能量来源<sup>[25,48]</sup>；第四，食物贮藏也是啮齿动物对付某些特别严酷的自然条件（如沙漠环境）的有效方法之一<sup>[42]</sup>。

##### 4.2 对植物的作用

啮齿动物不仅从贮藏食物得到好处，同时又是植物的互惠者。首先，通过贮藏者的贮食活动，降低了不贮食而又要取食种子的鼠类获得种子的机会；其次，啮齿动物把种子搬运到并浅埋于合适的微生境中，使部分贮藏的种子有建成幼苗的潜在可能性，从而促进植物的种群更新，同时又在一定程度上扩大了植物的分布范围<sup>[9,49]</sup>。在植物种子扩散和建成幼苗的区域，贮藏者的贮食活动能够解释一个林分内植物的重建，以及植物在一个新的适宜区域的拓殖或定居（Colonization）过程<sup>[1]</sup>。北美灰松鼠通过其食物贮藏活动对一种栎树（*Quercus* spp.）种子的扩散有助于解释现今北美东部这种栎树的分布格局<sup>[1]</sup>。有时候，源自于啮齿动物分散贮食种子的幼苗建成是植物更新的一种主要方式，例如，在羚羊角草的一个种群中，建成的幼苗有超过90%的来自黄松花鼠分散贮藏的种子<sup>[38]</sup>。

##### 5 对今后研究的建议

分散贮食是鼠类复杂的行为过程，同时也是部分植物扩散的一个过程。为了深刻理解啮齿动物与植物之间的互惠作用，提出以下几点建议以供考虑。

5.1 在不同地区，分布着不同的啮齿动物种类，它们有选择和贮藏食物的行为，并与当地植物之间发生着密切的联系。因此，首先应对当地主要啮齿动物贮藏食物行为的基本特征进行研究，这是进一步研究的基础。

5.2 啮齿动物贮藏食物受季节、食物产量<sup>[16]</sup>、环境因子<sup>[6]</sup>、贮藏者的年龄、社群等级<sup>[17]</sup>、性别<sup>[17,25]</sup>、食物质量<sup>[8,10,12,50]</sup>等多种因素的影响。只有对分散贮食行为及其影响因素有了较深入的了解，才便于探讨相关的互惠和协同进化等问题。

5.3 在自然条件下，对有限食物资源的竞争或盗食是客观存在的，贮藏者可能也是盗食者，而盗食的目的则是为了自己的贮食<sup>[1]</sup>。因此，对贮藏者和盗食者而言，出于自身利益的考虑，必然会出现多次贮藏行为。多次贮藏既是鼠类对食物资源的管理，又是植物种子扩散过程的继续，值得研究者予以关注。

#### 参考文献：

- [1] Vander Wall S B. Food hoarding in animals [M]. Chicago: University of Chicago Press, 1990.
- [2] Smith C C, Reichman O J. The evolution of food caching by birds and mammals [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1984, **15**: 329 - 351.
- [3] Reichman O J. Caching behavior by eastern woodrat, *Neotoma floridana*, in relation to food perishability [J]. *Animal Behaviour*, 1988, **36**: 1 525 - 1 532.
- [4] Vander Wall S B. Sequential patterns of scatter hoarding by yellow pine chipmunks (*Tamias amoenus*) [J]. *American Midland Naturalist*, 1995, **133**: 312 - 321.
- [5] Vander Wall S B. Dispersal of singleleaf piñon pine (*Pinus monophylla*) by seed-caching rodents [J]. *Journal of Mammalogy*, 1997, **78**: 181 - 191.
- [6] Vander Wall S B. The influence of environmental conditions on cache recovery and cache pilferage by yellow pine chipmunks (*Tamias amoenus*) and deer mice (*Peromyscus maniculatus*) [J]. *Behavioral Ecology*, 2000, **11**: 544 - 549.
- [7] Vander Wall S B. Secondary dispersal of Jeffrey pine seeds by rodent scatter hoarders: the roles of pilfering, reaching and a variable environment [A]. In: Levey D, Silva W R, Galetti M eds. Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation [C].

- CAB International, Wallingford, 2002. 193 - 208.
- [8] Post D, Reichman O J. Effects of food perishability, distance and competitors on caching behavior by eastern woodrats [J]. *Journal of Mammalogy*, 1991, **72**: 513 - 517.
- [9] Jenkins S H, Rothstein A, Green W C H. Food hoarding by Merriam's kangaroo rats: a test of alternative hypotheses [J]. *Ecology*, 1995, **76**: 2 470 - 2 481.
- [10] 蒋志刚. 红松鼠的食物贮藏行为 [A]. 见: 张洁主编, 中国兽类生物学研究 [C]. 北京: 中国林业出版社, 1995. 185 - 190.
- [11] Longland W S, Clements C. Use of fluorescent pigments in studies of seed caching by rodents [J]. *Journal of Mammalogy*, 1995, **76**: 1 260 - 1 266.
- [12] Steele M A, Hadj - Chikh L Z, Hazeltine J. Caching and feeding decisions by *Sciurus carolinensis*: responses to weevil-infested acorns [J]. *Journal of Mammalogy*, 1996, **77**: 305 - 314.
- [13] Tamura N, Hashimoto Y, Hayashi F. Optimal distances for squirrels to transport and hoard walnut [J]. *Animal Behaviour*, 1999, **58**: 635 - 642.
- [14] Hurley T A, Robertson R J. Scatterhoarding by territorial red squirrels: a test of the optimal density model [J]. *Canadian Journal of Zoology*, 1987, **65**: 1 247 - 1 252.
- [15] Forget P - M. Scatterhoarding of *Astrocaryum paramaca* by Proechimys in French Guiana: comparison with *Myoprocta exilis* [J]. *Tropical Ecology*, 1991, **32** (2): 155 - 167.
- [16] Forget P - M. Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama [J]. *Oecologia*, 1993, **94**: 255 - 261.
- [17] Clarke M F, Kramer D L. Scatterhoarding 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.
- [18] Preston S D, Jacobs L F. Conspecific pilferage but not presence affects Merriam's kangaroo rat cache strategy [J]. *Behavioral Ecology*, 2001, **12**: 517 - 523.
- [19] Vander Wall S B, Thayer T C, Hodge J S, Beck M J, Roth J R. Scatter - hoarding behavior of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) [J]. *Western North American Naturalist*, 2001, **61**: 109 - 113.
- [20] Forget P - M, Vander Wall S B. Scatter-hoarding rodents and marsupials: convergent evolution on diverging continents [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2001, **16** (2): 65 - 67.
- [21] Morris D. The behaviour of the green acouch (*Myoprocta pratti*) with special reference to scatter-hoarding [J]. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1962, **139**: 701 - 732.
- [22] Stapanian M A, Smith C C. Density-dependent survival of scatterhoarded nuts: an experimental approach [J]. *Ecology*, 1984, **65**: 1 387 - 1 396.
- [23] Kraus B. A test of the optimal-density model for seed scatterhoarding [J]. *Ecology*, 1983, **64**: 608 - 610.
- [24] Thompson D C, Thompson P S. Food habits and caching behavior of urban grey squirrels [J]. *Canadian Journal of Zoology*, 1980, **58**: 701 - 710.
- [25] Lee T - H. Feeding and hoarding behaviour of the Eurasian red squirrel *Sciurus vulgaris* during autumn in Hokkaido, Japan [J]. *Acta Theriologica*, 2002, **47** (4): 459 - 470.
- [26] Hayashida M. The influence of social interactions on the pattern of scatterhoarding in red squirrels [J]. *Research Report of the Faculty of Agriculture, Hokkaido University*, 1988, **45**: 267 - 278.
- [27] Rice - Oxley S B. Caching behaviour of red squirrels *Sciurus vulgaris* under conditions of high food availability [J]. *Mammal Review*, 1993, **23**: 93 - 100.
- [28] Wauters L A, Cascale P. Long-term scatter hoarding by Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*) [J]. *Journal of Zoology*, 1996, **238**: 195 - 207.
- [29] Tamura N, Shibasaki E. Fate of walnut seeds, *Juglans airanthifolia*, hoarded by Japanese squirrels, *Sciurus lis* [J]. *Journal of Forest Research*, 1996, **1**: 219 - 222.
- [30] Abbott H G, Quink T F. Ecology of eastern white pine seed caches made by small forest mammals [J]. *Ecology*, 1970, **51**: 271 - 278.
- [31] Miyaki M. Seed dispersal of the Korean pine by red squirrels [J]. *Ecological Research*, 1987, **2**: 147 - 157.
- [32] Imaizumi Y. Seed storing behavior of *Apodemus speciosus* and *Apodemus argentatus* [J]. *Zoological Magazine, Tokyo*, 1979, **88**: 43 - 49.
- [33] Yahner R H. The adaptive significance of scatterhoarding in the eastern chipmunk [J]. *Ohio Journal of Science*, 1975, **75**: 176 - 177.
- [34] Lockner F R. Experimental study of food hoarding in the red-tailed chipmunk (*Eutamias ruficaudus*) [J]. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 1972, **31**: 410 - 418.
- [35] MacDonald D W. Food caching by red foxes and other carnivores [J]. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 1976, **42**: 170 - 185.
- [36] Stapanian M A, Smith C C. A model for scatterhoarding: coevolution of fox squirrels and black walnuts [J]. *Ecology*, 1978, **59**: 884 - 896.
- [37] Vander Wall S B. Foraging success of granivorous rodents: effects of variation in seed and soil water on olfaction [J]. *Ecology*, 1998, **79**: 233 - 241.
- [38] Hart E B. Food preference of the cliff chipmunk, *Eutamias dorsalis*, in northern Utah [J]. *Great Basin Naturalist*, 1971, **31**: 182 - 188.
- [39] Daly M, Jacobs L F, Behrends P R. Scatter-hoarding by kangaroo rats (*Dipodomys merriami*) and pilferage from their caches [J]. *Behavioral Ecology*, 1992, **3**: 102 - 111.
- [40] Forget P - M. Seed-dispersal of *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) by caviomorph rodents in French Guiana [J]. *Journal of Tropical Ecology*, 1990, **6**: 459 - 468.
- [41] Chambers J C, Vander Wall S B, Schupp E W. Seed and seedling ecology of Piñon and Juniper species in the Pygmy woodlands of western North America [J]. *The Botanical Review*, 1999, **65** (1): 1 - 38.

- [42] Vander Wall S B. Cache site selection by chipmunks (*Tamias* spp.) and its influence on the effectiveness of seed dispersal in Jeffrey pine (*Pine jeffreyi*) [J]. *Oecologia*, 1993, **96**: 246 - 252.
- [43] Li H J, Zhang Z B. Effects of rodents on acorn dispersal and survival of the Liaodong oak (*Quercus liaotungensis* Koidz) [J]. *Forest Ecology and Management*, 2003, **176**: 387 - 396.
- [44] Zhang Z B, Wang F S. Effects of rodents on seed dispersal and survival of wild apricot (*Prunus ameniaca*) [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21** (5): 839 - 845.
- [45] Jacobs L F, Liman E R. Grey squirrels remember the locations of buried nuts [J]. *Animal Behaviour*, 1991, **41**: 103 - 110.
- [46] Vander Wall S B. Seed fate pathways of antelope bitterbrush: dispersal by seed-caching yellow pine chipmunks [J]. *Ecology*, 1994, **75**: 1 911 - 1 926.
- [47] Vander Wall S B. The role of animal in dispersing a 'wind-dispersed' pine [J]. *Ecology*, 1992, **73**: 614 - 621.
- [48] Clarkson K, Eden S F, Sutherland W J. Density-dependence and magpie food hoarding [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1986, **55**: 111 - 121.
- [49] Price M V Jenkins. Rodents as seed consumers and dispersers [A]. In: Murry D R ed. Seed dispersal [C]. Sydney, Australia: Academic Press, 1986. 191 - 235.
- [50] Vander Wall S B. The effects of seed value on the caching behavior of yellow pine chipmunks [J]. *Oikos*, 1995, **74**: 533 - 537.