

# 非人灵长类和解行为的研究方法与内容\*

李宏群<sup>①</sup> 张育辉<sup>①</sup> 李保国<sup>②\*\*</sup>

(<sup>①</sup>陕西师范大学生命科学学院 西安 710062; <sup>②</sup>西北大学生命科学学院 西安 710069)

**摘要:**对近年来有关非人灵长类和解行为的研究方法和内容进行了综述。和解行为在非人灵长类中普遍存在,并且有特定的行为模式,要证明它的存在需做匹配观察。分析表明,在潜在合作伙伴中,亲缘关系较近、统治风格缓和、等级距离接近的个体之间,以及一方携带婴儿的雌性个体与其它个体之间,其和解倾向较高,反之和解倾向较低。攻击强度与和解倾向无关,和解行为的发起者因种而异。

**关键词:**和解行为;灵长类;统治风格;等级距离

**中图分类号:**Q958 **文献标识码:**A **文章编号:**0250-3263(2004)03-109-06

## Overview of Reconciliation in Non-Human Primates

LI Hong-Qun<sup>①</sup> ZHANG Yu-Hui<sup>①</sup> LI Bao-Guo<sup>②</sup>

(<sup>①</sup> College of Life Science, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062;

<sup>②</sup> College of Life Science, Northwest University, Xi'an 710069, China)

**Abstract:** Research on reconciliation in non-human primates and methodologies were reviewed in this paper. This paper concludes that reconciliation in non-human primates is common and contains some specific behavioral patterns. Yet observations are needed to prove its availability. The tendency of conciliation is higher among individuals of potential partners with closer kin relationship, moderate aggression and more direct hierarchal links, and between baby-carrying females and other individuals. There is no linkage between intensity of aggression and reconciliatory tendency, and initiation of reconciliation differs in species.

**Key words:** Reconciliation; Primates; Dominance style; Rank distance

“Reconciliation”在动物行为学中有和解、和谐以及和好的意思,应该属于一种友谊行为。但从目前的研究来看,和解行为可从友谊行为中分出来单独研究,这可能是由于人们对各类物种的和解行为有特别的关注<sup>[1]</sup>。对和解行为的研究首先应从物种演化的动力来探讨,虽然达尔文的进化论是以生存斗争为核心的,但从目前对动物行为的众多研究来看,任何群居物种的生存和发展除了斗争外也有大量的通过妥协、和解的模式而达到共存<sup>[2-4]</sup>。因此,斗争并非是生物进化的惟一动力,妥协与和解也是维系和延续群体生存、发展不可缺少的行为。在灵长类社会生活中,和解行为的发生是非常普遍的,如在对黑猩猩(*Pan troglodytes*)<sup>[5]</sup>、恒河猴(*Macaca mulatta*)<sup>[6]</sup>、小种黑猩猩(*Pan paniscus*)<sup>[7]</sup>、红面短尾猴(*Macaca arcotoides*)<sup>[8]</sup>、绿狒狒(*Papio anubis*)<sup>[3,9]</sup>等的研究中发现,不同物种表现出不同的和

解倾向(Conciliatory tendency)、方式和行为模式。美国著名行为学家 de Waal<sup>[5]</sup>曾给出了大家公认和解行为的定义,即和解行为就是指对立双方在争斗后(*Post-conflict period*)不久常常以友好方式接近,并进行身体的友好接触。以后他又指出,和解行为是指对立双方在争斗后不久出现的友谊修复,它不仅包括友好的身体接触,也包括一些“含蓄”的和解信号<sup>[10,11]</sup>。因此,所有的和解行为并不是个体的攻击冲动随时间的延长而减

\* 国家自然科学基金(No. 39970116),美国圣地亚哥动物学会(2001~2003)资助;

\*\* 通讯作者, E-mail: Baoguo@nwu.edu.cn;

第一作者介绍 李宏群, 31岁, 男, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态和保护生物学。

收稿日期: 2003-07-20, 修回日期: 2004-02-20

弱,而是动物对社会关系的主动修复<sup>[2]</sup>。这说明动物社会除了竞争的一面,还有合作容忍的一面,也说明动物能意识到自己在自然界的地位,意识到环境对自身的约束。在动物种群中,攻击对群体显然是一种不稳定的因素,如果一个群体总是处于不断的冲突之中,群体成员将不可能长久地生活在一起。因此,群居生活的个体为了维系它在社群中的生存,为了维护群体的利益,必然采取某些方式解决这些矛盾冲突,人们把动物通常采用的这种行为模式称为和解。

## 1 和解行为的研究方法

和解行为是一种功能概念,它并非某一种单一的行为,而是指在争斗后具有修复好相互关系的一切行为的统称。在研究中,作者常常可以直接观察到一种行为,如理毛、爬跨和拥抱。但若要论证动物个体之间在争斗后是否出现和解行为,就需要在争斗后的一定时间内做系统观察,这种观察包括时间的因素、和解行为的发起者、和解行为的模式等等。同时,还要对争斗双方在争斗后发生的相互交往,做控制匹配(matched-control period)的观察比较,否则就不能证明争斗后发生的友谊行为究竟是为了达到相互和解而交往,还是本来就有这样的交往。因此,有两个因素需要确定,一个是在两个个体争斗以后,它们之间增加了友谊性的接触;另一个是这种接触有特定的行为模式。

**1.1 记录群内个体之间自发产生的争斗行为** 争斗行为以其强度区分为咬、打、追、怒叫和威胁等。只记录由于争斗使得这对个体分开相距 2 m 以上的事件,个体之间轻微的争斗行为排除在外。在记录争斗过程时,要把争斗双方的身份弄清,谁是发起者,谁是受害者,或者争斗是双向的。如果争斗发生在两个以上的个体中,还要确定谁是谁的支援者。然后,选定一个个体作为记录的目标动物。

**1.2 进行“争斗后(Post-conflict period)观察”记录** 在争斗过程刚结束时就开始记录,记录是用秒表进行的,争斗后观察记录一般定为 10 min,以 1 min 为一个时间段,分为 10 个时间段。研究发现大多数物种和解行为几乎发生在争斗后的前 2 min 内<sup>[12]</sup>,但有些物种记录时间需要延长。如白喉卷尾猴(*Cebus capucinus*)首次和解行为发生在争斗结束 30 min 以后<sup>[13,14]</sup>。记录内容为目标动物与其它个体之间的友谊性身体接触发生在第几分钟、这个个体是谁、这种身体接触是哪个个体发起的以及身体接触的动作模式是什么等等。但是,如果在争斗结束后的 10 min 内,又开始了新的争斗,应从这次争斗后开始观察重新记录。如果争斗包括多个个体,

仅仅记录争斗的最初双方<sup>[13]</sup>。

**1.3 做“控制匹配观察”记录** 一般在争斗后第二天的同一时间,再做 10 min 的观察,记录的内容和上面争斗后的记录相同。但是,如果匹配对在规定的 10 min 内没有发生友好性身体接触,或者因为天气变化、种群活动与争斗时的情况不同,那么这次控制匹配观察应延到后一天的同一时间,假如在一周内上述情况还不能满足,那么,争斗后的观察记录必须放弃<sup>[13]</sup>。

**1.4 统计分析** 在争斗后和控制匹配的观察记录完成以后,就完成了—次争斗行为事件的观察记录。然后对事件进行统计分析,记录中可能出现的 6 种情况:①这一对争斗者只在“争斗后观察”记录中出现友谊性的身体接触;②在“争斗后观察”记录中出现的友谊性身体接触早于“控制匹配观察”记录中的;③争斗双方只在“控制匹配观察”记录中出现友谊性的身体接触;④在“控制匹配观察”记录的友谊性接触早于“争斗后观察”记录中的。在前两种情况下的争斗双方,称为“相互吸引对”,后两种情况下的争斗双方,称为“相互排斥对”。⑤无论在“争斗后观察”记录中,还是在“控制匹配观察”记录中都没有发生争斗双方的友谊性身体接触;⑥在“争斗后观察”和“控制匹配观察”中同一时间段发生友谊性身体接触,这两种事件的争斗双方就称为“中性对”<sup>[16]</sup>。当然,如果早先发生争斗的相互作用,没有对以后的行为产生影响的话,双方的相互吸引对和排斥对的数量应该是相等的。

## 2 和解行为的研究内容

**2.1 和解行为的方式** 在美国威斯康辛的国立区域灵长类研究中心所属的动物园内,de Waal 等<sup>[6,8]</sup>分别对恒河猴和红面短尾猴两个物种进行和解行为比较,发现当一个恒河猴想要靠近它争斗过的对手时,它们之间的相互作用常常是不明显的,双方避免眼睛的对视,也较少进行比平时更突出的身体接触,称这种和解为“含蓄”和解方式,这种和解形式在沼泽猕猴(*Macaca maurus*)<sup>[15]</sup>、食蟹猴(*M. fascicularis*)<sup>[16]</sup>和日本猴(*M. fuscata*)<sup>[17]</sup>等都有所报道。与此相反,红面短尾猴在向曾争斗过的对手和解时,表现出明显的特殊行为模式,这种方式称为“鲜明”和解方式。如在红面短尾猴为抱臀<sup>[8]</sup>,白喉卷尾猴为抱臀与爬跨并发出叫声和跳舞<sup>[13,18]</sup>,黑猩猩为接吻<sup>[5]</sup>,小种黑猩猩常见为性行为<sup>[7]</sup>,豚尾猴(*M. nemestrina*)<sup>[19]</sup>为站起并拥抱。这种鲜明的和解模式在灵长类争斗后经常出现。

**2.2 和解的行为模式** 由于物种的差异,和解行为模式也常不相同。川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)<sup>[20]</sup>有

7 种和解模式,即张嘴、拥抱、理毛、蜷缩、抱腰、握手和挨坐等,前 4 种在争斗后 1 min 内出现的机会最多。白喉卷尾猴的和解行为常为抱臀、爬跨、抱背和抱胸,并发出大声吼叫以吸引其它个体前来参与和解过程<sup>[8,13]</sup>。黑猩猩的和解模式有双方眼睛对视、伸长手臂并张开手、在接近对方时发出柔和的声音或接吻等<sup>[21]</sup>。小种黑猩猩虽与黑猩猩同属于类人猿,但其和解模式与黑猩猩的前三种相同,另一种常采用性行为来进行和解,即生殖器与生殖器磨擦、玩弄生殖器和口淫等<sup>[7]</sup>。红面短尾猴表现出的和解模式为抱臀、拥抱、挨坐、呈臀、理毛、探臀、喋牙等<sup>[8]</sup>。黄山短尾猴 (*Macaca thibetana*)<sup>[2]</sup> 虽与红面短尾猴同为猕猴属,但它的和解模式与红面短尾猴有所差异,表现为拥抱、同性爬跨、触摸、呈臀、理毛等<sup>[51]</sup>。

**2.3 和解倾向** 和解倾向 (conciliatory tendency) 是一种测量和解行为发生的指标,常采用 PC-MC 方法<sup>[6]</sup>,就是把争斗后观察记录 (PC) 和控制匹配观察记录 (MC) 的结合分析,此法适合于种内或种间的比较<sup>[4]</sup>。具体做法是,首先选择争斗后的一个动物为目标动物,然后在 PC 对和 MC 对中将第一次发生的友谊性接触时间作比较。在每一个 PC-MC 对中设  $a$  为相互吸引对的数量,  $d$  为相互排斥对的数量,  $t$  为对这个目标动物 PC-MC 对总的取样数量,即含有中性对的数量<sup>[22]</sup>。对这个目标动物的和解倾向就为:  $\text{Conciliatory Tendency} = (a - d)/t$ 。此方法的优点是不必考虑目标动物是攻击行为的发起者,还是接受者。

行为学家还采用另外一种评估和解行为的方法,即 time-rule 法<sup>[16,23]</sup>。具体做法是,在 PC 对和 MC 对中首先记录第一次发生友谊性接触的时间,然后对 PC 对和 MC 对做第一次友谊性接触比较。在同一个 PC-MC 对中,如果在 PC 对前几分钟中第一次友好接触频率比在 MC 对中的高,那么就说明和解行为存在。由于此方法是一种比较保守的方法,为了避免由于极端行为造成的误差,人们常将 time-rule 法与前一种 PC-MC 方法结合使用<sup>[12]</sup>。

### 3 和解行为的研究进展

现存的灵长类几乎都是群居生活,群居生活有许多优点,如易发现食物,易警戒防御天敌,易获得与异性交配的机会,有利于哺育和保护幼仔以及进行其它的社会性协作活动等<sup>[24,25]</sup>。相反的,群居生活也有一些弊端,如个体的行为和活动受到其它个体的限制,不能独享食物等。这样常常引起激烈地冲突,有时导致个体的受伤甚至死亡,从而破坏了群体的稳定性<sup>[21]</sup>。可

是,在长期的生物演化过程中,许多动物仍然选择群居生活,说明在这些群居生活的种类中,肯定有某些机制能抵消这些负面的影响,Castles 等<sup>[3]</sup> 提出,动物可通过和解、转嫁攻击和安慰这三种机制来减少由于激烈地冲突而引起的紧张关系,和解行为是其中最重要的机制。大量研究证明,和解行为有利于修复相互紧张关系<sup>[26,27]</sup>,降低攻击后敌对双方的焦虑<sup>[28,29]</sup>,减少再次被攻击的频率<sup>[28,30,31]</sup> 和降低心率等<sup>[32]</sup>。

**3.1 和解行为在灵长类的普遍性** 近年来,按照 de Waal 等<sup>[5]</sup> 对笼养黑猩猩攻击后和解行为的研究方法,对灵长动物的研究已经取得了丰硕的成果。研究对象主要集中在旧大陆猴类和短尾猿<sup>[33]</sup>,对新大陆猴也有涉猎,如松鼠猴 (*Saimiri sciureus*)<sup>[34]</sup>、绢毛猴 (*Callithrix jacchus*)<sup>[35]</sup> 等。而且对和解的研究内容也有了进一步扩展,如增加了近距 (proximity) 和跟随等<sup>[13]</sup>。研究还发现,不同种类出现和解行为的频率有明显地差异,即使在同一属或同一种的不同个体之间,和解行为的频率也不一样。例如红面短尾猴为 56.1%<sup>[8]</sup>,熊猴 (*Macaca assamensis*) 为 12%<sup>[4]</sup>,狮尾猴 (*M. silenus*) 为 63%<sup>[36]</sup>,恒河猴为 21.1%<sup>[6]</sup>,绿狒狒为 15.6%<sup>[3]</sup>,黑猩猩为 40%,其中雄性之间为 47%,而雌性之间为 18%<sup>[1]</sup>。也有例外的报道,如环尾狐猴 (*Lemur catta*) 中不存在和解行为<sup>[37]</sup>。

**3.2 和解倾向与亲缘关系、统治风格和相对等级的关系** 和解倾向首先由 Veenema<sup>[22]</sup> 提出,指的是争斗后目标动物有发生和解行为的趋势。其后,Arnold 等<sup>[33]</sup> 将友谊性接触多,而攻击性交往少称高和解倾向,相反的则称低和解倾向。一般认为,潜在的合作伙伴之间为高和解倾向,如雄性黑猩猩<sup>[5]</sup>、山地大猩猩 (*Gorilla gorilla*)<sup>[38]</sup>。雄性黑猩猩为了本身的利益,他们倾向于合作、交易、联盟,因此在争斗后更多地进行和解。而在山地大猩猩,雌雄之间争斗后更多地表现出性行为,性行为不仅与繁殖有关,还有友谊及和解的功能,因此在群体内好像遵循着一种“多做爱,少打架”的原则。在长尾猴类,亲缘关系 (kinship) 较近的个体之间在攻击后的和解行为频率高于非亲缘个体<sup>[16,39-42]</sup>。类似的现象在黑猩猩<sup>[5,43]</sup>、小种黑猩猩<sup>[7]</sup> 和绿狒狒<sup>[3]</sup> 等猴类和狒狒类也有报道。但在暗色叶猴 (*Trachypithecus obscurus*)<sup>[33]</sup> 情况却相反,在亲属之间发生争斗后的友谊性接触的频率与非亲属之间无明显差异。

Castles 等<sup>[3]</sup> 在绿狒狒中发现,相对等级 (个体之间等级的相对远近 rank distance) 与和解倾向有关。相对等级较远的和解倾向较低,而等级接近的个体之间又表现较高的和解倾向。Arnold 等<sup>[33]</sup> 在暗色叶猴也有相

似的报道。一些学者还认为,统治风格 (dominance styles) 比较宽容平和的种类比统治风格严格的种类有较高的和解倾向<sup>[21,43]</sup>。如红面短尾猴有比较宽容的统治风格,它们有较少的攻击,较多的理毛和易靠近优位者现象,因而有较高的和解倾向<sup>[34]</sup>。类似的现象在黑猩猩<sup>[1]</sup>、小种黑猩猩<sup>[7]</sup>和一些猕猴类<sup>[8,44-47]</sup>也有报道。在统治风格严格的类群中,劣位者接受优位的地位统治并很少与其争夺食物,这样劣位者见到优位者就主动屈服而较少进行友谊性接触,因而和解倾向较低。如恒河猴<sup>[6]</sup>和熊猴<sup>[4]</sup>有严格的统治风格,其和解倾向较低。反过来,和解倾向也能反映统治风格,即和解倾向较低者反映其统治风格严格,和解倾向较高者反映其统治风格比较宽容<sup>[19]</sup>。如熊猴群和野生绿狒狒群的和解倾向分别为 11.2% 和 15.6%,表明此二群有严格的统治风格<sup>[3,4]</sup>。

**3.3 和解行为的发生与年龄、性别的关系** 在黑猩猩群中,雄性之间发生争斗后,其中有 47% 发生和解,而在雌性之间的争斗后,只有 18% 发生和解<sup>[1]</sup>。在熊猴中,成年雄性之间的和解倾向值为 14.9%,雌性之间为 10.2%,雌雄之间为 5.1%<sup>[4]</sup>。在暗色叶猴,成年组之间的和解倾向值为 57.6%,成年与幼年之间为 31.5%,幼年与幼年之间为 52.5%<sup>[33]</sup>。野生绿狒狒的和解倾向值差异也表现在不同年龄组之间,成年组之间和解倾向值最高,幼年组之间次之<sup>[3]</sup>。这种结果可解释为成年个体有较丰富的生活经历,从自身的长远利益出发,善于合作和联盟。而幼年个体生活经历较少,往往以感情为基础,以自己的好恶为出发点,只图一时的发泄和痛快,不注意是否要为将来的生存而去和解。

**3.4 和解行为与攻击强度和发起者的关系** Arnold 等<sup>[33]</sup>对暗色叶猴攻击强度和和解行为的发起者做了进一步的研究,结果表明,攻击强度对和解发生的频率没有影响,攻击行为的发起者和接受者发起和解行为的频率也相同。这与在绿狒狒和熊猴中研究结果是一致的<sup>[3,4]</sup>。黑猩猩在争斗后,无论等级的高低,都有可能成为和解行为的发起者,其概率是相等的。只是在激烈的争斗后,高等级的个体很少首先和解<sup>[5]</sup>。但在小种黑猩猩中,发起和解的个体大多数是在争斗双方中等级地位较高的那个<sup>[7]</sup>。在恒河猴中,低等级的个体很少到高等级的那里去和解<sup>[6]</sup>。在熊猴和白喉卷尾猴中,攻击的发起者发起的和解行为也比攻击接受者的高<sup>[4,13]</sup>。而在食蟹猴和红脸短尾猴却常是攻击行为的接受者发起和解行为<sup>[48,8]</sup>。在笼养 A 和 B 两个暗色叶猴群中,和解行为的发起者不同。在 A 群中,首次友谊性接触多由攻击行为的发起者承担,而 B 群中正好与

此相反<sup>[33]</sup>。由此可见,和解倾向与攻击强度无关,和解行为的发起者有种的特异性以及组成有关。

**3.5 争斗内容对和解行为的影响** 争斗内容对和解行为的发生具有一定的影响。Castles 等<sup>[3]</sup>曾经做过这样的实验,把绿狒狒争斗的内容分为 3 类,即取食的争斗、抢夺婴儿的争斗和不明原因的争斗。最后统计显示,在取食争斗后的和解行为频率最低,而抢夺婴儿争斗后的和解行为频率最高。这种现象在食蟹猴<sup>[48]</sup>和沼泽猕猴<sup>[15]</sup>也被观察到。而且在狐猴、猿等多种灵长类都有记载<sup>[49,51]</sup>。这可能是取食行为占据了它的大部分活动时间,使其无暇顾及社会关系的修复或者推迟和解行为的发生。例如,青少年恒河猴常发生和解行为,但是由于争斗后的取食,在取样的 30 min 内都没有记录到友谊性的接触行为<sup>[50]</sup>。成年雌性,尤其携带婴儿的成年雌性更倾向于争斗后的友谊性接触,原因可能为携带婴儿成年雌性的顺位在群中比较高,从而可以避免其它猴子的攻击。

综上所述,低和解倾向主要存在种内竞争激烈、统治风格严格、亲缘关系不紧密的种群中;而高和解倾向主要存在于易形成联盟、统治风格比较宽容、亲缘关系严格的种群中;而雄性个体之间的和解倾向一般高于雌性个体之间;等级相距较近的个体一般高于等级相距较远的;抢夺婴儿后的和解高于取食争斗后的和解。且攻击强度可能与和解倾向无关;谁是和解行为的发起者还需要因种而具体分析,一般多为攻击的发起者。

## 参 考 文 献

- [1] 任仁眉, 严康慧, 彦彦捷等. 金丝猴的社会. 北京: 北京大学出版社, 2000.
- [2] 李进华. 野生短尾猴的社会. 合肥: 安徽大学出版社, 1999.
- [3] Castles D L, Whiten A. Post-conflict behavior of wild olive baboon: Reconciliation redirection and consolation. *Ethology*, 1998, **104**: 126 ~ 147.
- [4] Cooper M A, Bernstein I S. Counter aggression and reconciliation in assamese macaques (*Macaca assamensis*). *Am J Primatol*, 2002, **56**: 215 ~ 230.
- [5] de Waal F S M, Roosmalen A. Reconciliation and consolation among chimpanzee. *Behav Ecol Sociobiol*, 1979, **5**: 55 ~ 66.
- [6] de Waal F S M, Yoshihara D. Reconciliation and redirected affection in rhesus monkeys. *Behaviour*, 1983, **85**: 224 ~ 241.
- [7] de Waal F S M. Tension regulation and non-reproductive function of sex among captive bonobos (*Pan paniscus*). *National Geographic Research*, 1987, **3**: 318 ~ 335.

- [ 8 ] de Waal F S M, Ren R M. Comparison of the reconciliation behavior of stump-tailed and rhesus macaques. *Ethology*, 1988, **78**: 129 ~ 142.
- [ 9 ] Castles D L, Whiten A. Post-conflict behavior of wild olive baboons: Stress and self-directed behavior. *Ethology*, 1998, **104**: 148 ~ 160.
- [ 10 ] de Waal F B M. Conflict resolution in monkeys and apes. In: Benirschke K ed, *Primates: the Road to Self Sustaining Populations*. New York: Springer-Verlag, 1986, 341 ~ 350.
- [ 11 ] de Waal F S M. Integration of dominance of social bonding in primates. *Quarterly Review of Biology*, 1986, **61**: 459 ~ 479.
- [ 12 ] Kappeler P M, van Schaik C P. Methodological and evolutionary aspects of reconciliation among primates. *Ethology*, 1992, **92**: 51 ~ 69.
- [ 13 ] Leca J B, Fornasieri I, Petit O. Aggression and reconciliation in *Cebus capucinus*. *Int J Primatol*, 2002, **23**: 979 ~ 998.
- [ 14 ] Verbeek P, de Waal F B M. Post-conflict behavior of captive brown capuchins in the presence and absence of attractive food. *Int J Primatol*, 1997, **18**: 703 ~ 725.
- [ 15 ] Matsumura S. Post-conflict affiliative contacts between former opponents among wild moor macaques (*Macaca maurus*). *Am J Primatol*, 1996, **38**: 211 ~ 219.
- [ 16 ] Aureli F, van Schaik C P, van Hooff J A R A M. Functional aspects of reconciliation among captive long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Am J Primatol*, 1989, **19**: 39 ~ 51.
- [ 17 ] Aureli F, Veenema H C, van Panthaleon C J, et al. Reconciliation, consolation, and redirection in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Behaviour*, 1993, **124**: 1 ~ 21.
- [ 18 ] Perry S. Inter-group encounters in wild white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *Int J Primatol*, 1996, **17**: 309 ~ 330.
- [ 19 ] Castles D L, Aureli A, de Waal F B M. Variation of conciliatory tendency and relationship quality across groups of pig-tailed macaques. *Anim Behav*, 1996, **52**: 389 ~ 403.
- [ 20 ] Ren R M, Yan K H, Su Y J, et al. The reconciliation behavior of golden monkey (*Rhinopithecus roxellana*). *Primates*, 1991, **36** (1): 135 ~ 143.
- [ 21 ] de Waal F B M. Dominance 'style' and primate social organization. In: Standen V, Foley R eds. *Comparative Socioecology: The Behavioral Ecology of Humans and Other Mammals*, Oxford: Blackwell Scientific, 1989, 243 ~ 261.
- [ 22 ] Veenema H C, Das M, Aureli F. Methodological improvements for the study of reconciliation. *Behav Process*, 1994, **31**: 29 ~ 37.
- [ 23 ] Aureli F, van Schaik C P. Post-conflict behavior in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): I. The social events. *Ethology*, 1991, **89**: 89 ~ 100.
- [ 24 ] Wrangham R W. Mutualism, kinship and social evolution. In: Kings College Sociobiology Group ed. *Current Problems in Sociobiology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1982, 269 ~ 290.
- [ 25 ] 彭建军, 蒋志刚, 胡锦涛. 食肉目动物的社会性及其进化起源的推测. *兽类学报*, 2001, **36** (3): 67 ~ 72
- [ 26 ] de Waal F B M. The brutal elimination of a rival among captive male chimpanzee *Ethol and Sociobiol*, 1986, **7**: 237 ~ 251.
- [ 27 ] Aureli F, van Schaik C P. Post-conflict behavior in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): coping with uncertainty. *Ethology*, 1991, **89**: 101 ~ 114.
- [ 28 ] Cords M. Post-conflict reunions and reconciliation in long-tailed macaques. *Anim Behav*, 1992, **44**: 57 ~ 61.
- [ 29 ] Das M, Penke Z, van Hooff J A R A M. Post-conflict affiliation and stress-related behavior of long-tailed macaque aggressors. *Int J Primatol*, 1998, **19**: 53 ~ 71.
- [ 30 ] de Waal F B M. Reconciliation among primates: a review of empirical evidence and unresolved issues. In: Masson W A, Mendoza S P eds. *Primate Social Conflict*. Albany, New York: State University of New York Press, 1993, 111 ~ 144.
- [ 31 ] Call J, Aureli F, de Waal F B M. Reconciliation patterns among stump-tailed macaques: a multivariate approach. *Anim Behav*, 1999, **58**: 165 ~ 172.
- [ 32 ] Smucny D A, Price C S, Byrne E A. Heart rate correlates of reconciliation in captive adult female rhesus macaques (*Macaca mulatta*). Abstracts XVIth Congr Int Primatol Soc Wisconsin, Madison, 1996, 556.
- [ 33 ] Arnold K, Barton R A. Post-conflict behavior of spectacled leaf monkeys (*Trachypithecus obscurus*). I. Reconciliation. *Int J Primatol*, 2001, **2**: 243 ~ 266.
- [ 34 ] Pereira M E, Schill J L, Charles E P. Reconciliation in captive Guyanese squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Am J Primatol*, 2000, **50**: 159 ~ 167.
- [ 35 ] Westlund K, Ljungberg T, Borefelt U, et al. Post-conflict affiliation in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Am J Primatol*, 2000, **52**: 31 ~ 46.
- [ 36 ] Abegg C, Thierry B, Kaumanns W. Reconciliation in three groups of lion-tailed macaques. *Int J Primatol*, 1996, **17**: 803 ~ 816.
- [ 37 ] Kappeler P M. Reconciliation and post-conflict behavior in ring-tailed lemur (*Lemur catta*) and red-fronted lemurs (*Eulemur fascicularis*). *Anim Behav*, 1993, **45**: 901 ~ 915.
- [ 38 ] Watts D P. Post-conflict social events in wild mountain gorillas (*Gorilla gorilla*). I. social interactions between opponents. *Ethology*, 1995, **100**: 139 ~ 157.
- [ 39 ] York A D, Rowell T E. Reconciliation following aggression in

- patas monkey (*Erythrocebus patas*). *Anim Behav*, 1988, **36**: 502 ~ 509.
- [40] Cheney D L, Seyfarth R M. Redirected aggression and reconciliation among vervet monkey (*Cercopithecus aethiops*). *Behavior*, 1989, **110**: 258 ~ 275.
- [41] Judge P G. Dyadic and triadic reconciliation in pig-tail macaques (*Macaca nemestrina*). *Am J Primatol*, 1991, **23**: 225 ~ 237.
- [42] Aureli F, Das M, Veenema H C. Differential kinship effect on reconciliation in three species of macaques (*Macaca fascicularis*, *M. fuscata*, and *M. sylvanus*). *J Comp Psychol*, 1997, **111**: 91 ~ 99.
- [43] de Waal F B M, Aureli F. Consolation, reconciliation, and a possible cognitive difference between macaques and chimpanzees. In: Russ A E, Bard K A, Parker S T eds. *Reaching into Thought: The Minds of the Great Apes*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996, 80 ~ 110.
- [44] Thierry B. Patterns of agonistic interactions in three species of macaque (*Macaca mulatta*, *M. fascicularis*, *M. tonkeana*). *Agg Behav*, 1985, **11**: 223 ~ 233.
- [45] Thierry B. A comparative study of aggression and response to aggression in three species of macaque. In: Else J G, Lee P C eds. *Primate Ontogeny, Cognition and Social Behavior*. Cambridge: Cambridge University Press, 1986, 307 ~ 313.
- [46] Demaria C, Thierry B. Lack of effects of environmental changes on agonistic behavior patterns in a captive group of stump-tailed macaques (*Macaca arctoides*). *Agg Behav*, 1992, **15**: 353 ~ 360.
- [47] Petit O, Abegg C, Thierry B. A comparative study of aggression and conciliation in three cercopithecine monkeys (*Macaca fuscata*, *M. nigra*, *P. papio*). *Behavior*, 1997, **134**: 415 ~ 432.
- [48] Aureli F. Post-conflict behavior among wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behav Ecol Sociobiol*, 1992, **31**, 329 ~ 337.
- [49] Oates J E. Food distribution and foraging behavior. In: Smuts B B, Cheney D L, Seyfarth R W, et al. ed. *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press, 1987, 197 ~ 209.
- [50] de Waal F S M. Coping with social tension-sex differences in the effect of food provision to small rhesus monkey group. *Anim Behav*, 1984, **59**, 1 375 ~ 1 389.
- [51] 李进华,尹华宝,周立志等.短尾猴的社会行为与社会关系. *动物学杂志*, 2004, **39**(1): 40 ~ 44.