

灵长类动物的食物分享行为

张 真, 苏彦捷

(北京大学心理学系, 北京 100871)

摘要: 食物分享是灵长类动物的一种重要社会交往行为, 主要发生在成体 - 幼体间和成体 - 成体之间。本文从这两个方面对灵长类动物食物分享的行为表现、特点以及功能进行总结, 着重比较了无亲缘关系的成年个体间食物分享的互惠解释和骚扰解释。通过对以上内容的综合分析, 进一步提出了食物分享行为的未来研究方向以及对人类合作行为演化的启示。

关键词: 食物分享; 灵长类动物; 互惠; 骚扰

中图分类号: Q915.87 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3193 (2007) 01-0085-10

1 引 言

灵长类动物中, 食物分享 (food sharing) 通常指两个或多个个体共同消费本可由单一个体独占的食物资源^[1]。它既可呈一种主动 (active) 状态, 即个体主动把自己的食物提供给其他个体 (offering); 也可以是一种被动 (passive) 方式, 即食物占有者允许其他个体从自己手中或嘴里拿走食物, 或是允许其他个体共享食物 (co-feeding), 以及允许其他个体在自己伸臂所及的范围内捡取食物^[2]。很多研究也常用食物传递 (food transfer) 代替食物分享作为对主动、被动两种分享状态的统称^[3]。食物分享在原猴^[4], 新大陆猴^[5-11], 旧大陆猴^[12-13] 和类人猿^[14] 等不同演化类别的物种中都有发现。灵长类动物中, 食物分享多发生在成年个体和婴幼个体间, 其中又以母 - 婴间的分享为主^[7, 15]; 成年个体之间的分享则相对少见。无论哪种情况下, 食物分享主要由乞食者发起, 呈被动分享的特点, 主动分享很少发生^[3, 16]。

食物分享中, 由于食物占有者让出部分食物降低了自身的适宜性收益 (fitness benefits), 分享也因此被看成是一种利他行为 (altruism) 而引起研究者的广泛兴趣。研究者一方面关注食物分享的功能及其内在认知机制, 另一方面, 也希望通过理解这种利他行为的本质而揭示人类利他、合作行为的演化渊源。鉴于成体 - 幼体之间和成体 - 成体之间的食物分享在功能以及内在认知复杂性上的不同, 我们将从这两个方面分别进行分析和探讨。

收稿日期: 2005-12-07; 定稿日期: 2006-02-09

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30170131 和 30370201)

作者简介: 张真 (1978-), 女, 北京大学心理学系博士研究生, 主要从事比较心理学研究。

通讯作者: 苏彦杰, E-mail: yjsu@pku.edu.cn

2 成体 - 幼体间的食物分享行为

2.1 成体 - 幼体间食物分享的行为表现及特点

灵长类动物中,成体 - 幼体间食物分享多发生在母子之间,在一些物种中,还发现群内其他成年个体和幼体间的这种行为。比如,King^[17]观察到在猴亚科(*Cercopithecines*)多数物种中,食物分享仅仅局限于母亲容忍其后代的偶尔偷取(scrounging),刚断乳的幼体或是直接从母亲嘴里、手里抢食物吃,或是捡取母亲掉在地上的食物残渣。而在黑猩猩(*Pan troglodytes*)中,不仅母亲和幼体间会经常分享肉食和植物性食物(包括母亲偶尔递食物给幼体)^[16];而且,群内其他成年个体和未成年个体间也有食物分享发生^[14]。与此类似,卷尾猴(*Cebus apella*)成年个体和未成年个体间也有分享行为发生^[11, 14, 18]。对合作育幼的猿科(*Callitrichidae*)物种而言,雌雄两性的亚成体和成体都会帮助照料幼猴,和幼猴分享食物^[7-8, 15, 17, 19]。

各物种成 - 幼体间的食物分享是幼体照顾的重要部分,它们表现出一些共同特点:

首先,成 - 幼体间的食物分享频率随幼体年龄的发展而变化:大致都经历了一个随断乳时间的临近,分享频率逐渐达到高峰,然后递减这样一个过程。例如,金臂狮面猴(*Leontopithecus chrysopygus*)幼猴5周大时开始从成体处得到食物,成体的主动给食在幼猴7周时达到峰值,幼猴20周后,成体不再主动给幼猴食物。成体的被动分享在幼猴9—14周时处于峰值,这也恰恰是幼猴断奶的时间(13周)和母亲停止抱婴的时间(10—11周),15周后,以幼猴独自觅食为主^[8]。对各物种而言,因为断乳时间不同,食物分享达到最大频率时幼体的年龄也不同:金臂狮面猴在9周^[8],棉冠猴(*Saguinus oedipus*)在12周^[15],黑白猴(*Saguinus bicolor*)在16周^[19]时分别出现成 - 幼间食物分享的峰值。对黑猩猩来说,幼体3—4岁断乳,在2岁之前,母婴间食物传递频繁发生^[20]。

其次,食物本身的特点(数量,类型)会影响到成 - 幼间的食物分享,往往对稀少、新异、幼体难以加工的食物有更多的分享发生。对黑猩猩来说,母子间在这类食物上(如,坚果)有更高的分享频率和更久的分享持续时间^[21];Silk^[11]的研究还发现,这也同时受黑猩猩幼体年龄的影响:幼体年龄越小,得到易加工的食物要多于难以加工的食物,年龄稍大则是相反。在狮面猴(*Leontopithecus rosalia*)中,成体和幼体间分享的水果通常是幼体难以拿住或是需要技巧进行加工的种类^[7];并且,当新异食物呈现时,会有更多的分享发生^[17]。类似的情况也发生在卷尾猴^[10]和长臂猿(*Hylobates lar*)^[22]中。

2.2 成体 - 幼体间食物分享的功能

灵长类动物成 - 幼体间食物分享对促进幼体生存和成长起重要作用,对其机制的解释主要存在两种假说:协助觅食(foraging assistance hypothesis)和信息学习(food learning or diet breadth hypothesis)。

协助觅食假说认为,食物分享提供给觅食技巧尚未熟练的幼体自己无法获得和加工的、或是稀少但营养价值却很高的食物,以保证幼体生存、成长的需要^[7, 8, 23]。上述猿科物种中成 - 幼体间食物分享频率的发展变化就表明,在幼体尚未发展出独立觅食能力之前,其更多地依赖成体得到食物,以获得必需的营养。从所分享的食物类型看,狮面猴成体和幼体间所分享的大都是昆虫尸体或是需要技巧和力量才能获得的水果^[7];对野外猿科物种观察记录

也发现,幼体从成体处得到的主要是高脂高蛋白性食物^[17]。可见,灵长类动物幼体通过分享获得这些食物对保证其高的成活比率非常重要^[24]。

而信息学习假设则认为通过和年长的、经验丰富的个体分享食物,幼体可以学会有关食物的信息和各种觅食技巧,包括食物的范围以及如何加工和处理食物等^[17, 25]。这对婴幼儿个体来说非常重要,它们如果通过尝试错误学习发展出独立觅食能力,可能需要经历一个缓慢、冒险的过程^[6]。比如,对獾科物种来说,它们的觅食环境复杂,大部分食物是昆虫和小型脊椎动物。同时,獾科个体成熟期较短^[17]。像狮面獾的幼体 2—4 个月断乳, 17 个月就可以达到性成熟,这种快速的成熟需要个体尽快学会如何发现、识别和加工食物。在这种条件下,可能就存在对食物信息进行社会性学习的强烈依赖^[26—27]。Rapaport^[17]对笼养狮面獾的研究发现,相比成体和幼体均熟悉的食物,成体更多的把自己熟悉而幼体不熟悉的食物,以及自己和幼体都不熟悉的食物分享给幼体。可见,成体会改变自己的行为以促使幼体对食物信息的学习。与之类似,成体还会干涉幼体觅食。比如, Fletemeyer^[6]观察到一只成年雄性大狒狒 (*Papio ursinus*) 威胁幼体远离自己刚才尝过后扔掉的水果; Nishida *et al.*^[6]也报道说黑猩猩母亲会把幼体嘴里嚼着的不适当的东西拿走。对上述物种而言,在很大程度上是食物占有者的行为决定了幼体可以讨到什么样的食物;相反,在卷尾猴^[10—11]和绢毛猴 (*Callithrix jacchus*)^[6]中,则是幼体通过自己的努力来探索不易加工的食物。比如,绢毛猴幼体通过更多的乞食新异食物来扩展其食谱;但成体却并不偏好于把新奇、美味的食物让与幼体^[6]。

虽然帮助觅食假说和信息学习假说着眼点不同,但这两个假说并非截然对立,它们可以共同解释灵长类动物成-幼体间的食物分享行为。Rapaport 对比自己^[17]和其他研究者^[28]对狮面獾属 (*Leontopithecus*) 物种的研究,提出食物分享因接受者年龄的不同而有双重功能。在断乳前以及断乳期间发生的分享主要是提供给婴幼儿个体营养;当幼体能够独立获取大部分食物时,食物传递则起到传递信息的作用。目前,这种双重功能解释能更好的说明成体-幼体间的分享行为。

那么,成年个体因出让食物而导致自身适宜性收益的减损又该如何解释呢? 亲代-子代间的分享可以被看成是一种亲本投资 (parental investment) 方式,子代成功的生存保证了亲代基因的顺利传递,亲代通过亲缘选择 (kin selection) 间接获益^[5]。同时,对于群内其他成年个体而言,通过帮助和自己无亲缘关系的幼体,则很可能起到保持、增大整个群体的作用,从而有可能增强社群抵御捕食者的能力,最终带来自身适宜性的增加。不过,这种逻辑上的推论仍需要进一步的实证支持。

3 成年个体之间的食物分享行为

3.1 成体之间食物分享的行为表现及特点

虽然不像成体-幼体间的食物分享那么常见,但在一些灵长类动物物种中确实存在成年个体间的分享行为。在野外,成年雄性黑猩猩通常是猎物的占有者,它们会和其他成年雄性个体以及雌性分享猎物^[14],有时也会分享植物性食物^[29];但成年雌性个体间则很少分享^[14, 30]。而倭黑猩猩 (*Pan paniscus*) 在成年雄性之间、成年雌性之间以及成年雌雄之间对植物性食物的分享都十分普遍^[14]。卷尾猴属 (*Cebus*) 动物成年个体之间不仅会分享食物^[3, 14],

还会用工具交换食物^[31]。另外,狮面狨^[32]、金头狮面狨(*Leontopithecus chrysomelas*)^[32]、黑掌蜘蛛猴(*Ateles geoffroyi*)^[9]以及日本猕猴^[12]的成年个体之间也都有食物分享发生。

与成-幼间的食物分享不同,成体间的分享行为不仅受生态性因素影响,而且受社会性因素影响^[25]。

第一,食物自身的属性以及生活环境等生态性因素会影响成体间食物分享。研究发现,对黑猩猩成体来说,当植物的体积大、可分割、营养丰富并且少见时,分享更容易发生^[29];比如,当黑猩猩进食破裂的西瓜时,会发出更多的叫声以吸引同伴^[33]。在卷尾猴的研究中也得到了类似的结果^[18]。另外,食物的美味程度也会影响成体间的分享行为。实验中,成年卷尾猴之间对苹果的分享多于对黄瓜的分享。De Waal认为这可能是因为苹果更好吃,所以苹果更可能成为社会性工具,因此有更多的分享^[3]。

灵长类动物的生活环境是影响其分享行为的另一个重要因素。对长臂猿^[22]、卷尾猴^[14]以及狮面狨^[7]的研究都发现,笼养条件下的食物分享多于野外。Orgeldinger^[22]认为这是因为在笼养条件下,丰富的食物和充裕的时间使分享发展成为一种游戏的方式;Nettelbeck^[22]还提出笼养条件下高的空间密度使个体更可能独占食物资源,这样导致了更多的分享行为。而在野外,食物相对匮乏,食物的直接营养价值超出其社会交往价值,因此,分享较少发生^[14]。

第二,个体间亲缘关系的远近、有无结盟以及个体的社会等级关系等社会性因素也会对灵长类动物成体间食物分享产生影响。对日本猕猴的研究发现,当等级不同的两个成年雌性个体,可以同时接近少量美味食物时,高等级个体容忍低等级个体共享食物的水平随两者间亲缘关系的密切而上升,在母子间具有最高的容忍^[12]。在卷尾猴中,高等级雌性个体倾向于给那些平时就经常与之和平相处,和自己等级相近的个体分享食物^[3]。类似地,对黑掌蜘蛛猴的研究也发现,通过长期相互理毛行为建立起来的友谊关系是它们共享食物行为发生的前提^[9]。

另外,从群体水平上看,Bulton-Jones^[25]指出,对那些聚集成稳定群体中的成员来说,个体间的相互容忍比打斗有更高的适应价值,个体间也会有更高的合作性。这种高的容忍性是食物分享发生的重要前提。

3.2 成年个体之间食物分享的功能

成年个体之间的食物分享包含了更多的社会交往成分,其功能也更为复杂。尽管食物分享看起来是利他行为的表现,但事实上,个体在让与食物后往往会得到适应性收益^[5]。对亲属间的分享而言,让与者通过亲缘选择获得间接收益;对非亲属而言,解释更为复杂,让与者可能通过增加进食效率(increased foraging efficiency)^[34],食物换取交配(meat-for-sex)^[5, 35],显示/提高地位(show-off/status enhancement)^[5]而获得直接收益。目前解释非亲属间食物分享最为流行也是最具争论的两类假设是互惠(交易)假设和骚扰假设。

互惠,也叫互惠利他(reciprocal altruism),该理论认为,个体之所以会做出有利于其他个体的行为,是因为受益者会在其后做出回报^[5]。社会交往中,个体会记住自己得到的好处,它们会和那些之前给过自己食物的个体分享食物。互惠过程以心理记录的保持(mental record-keeping)为基础,反映了一种得到和给予的好处间的联结关系(contingency),也叫做“计算式互惠”(calculated reciprocity)^[3, 36]。

灵长类动物在食物分享中的确表现出互惠分享(reciprocal sharing)的行为模式,不过这

种模式往往可能是其他机制的副产品。例如,如果两个体相互吸引或是厌恶,并且这样一种正性或负性的关系影响到食物分享行为,那么就会表现出互惠分享的行为模式,但这时互惠利他并不是分享的原因^[3]。因为这种基于关系对称的互惠(symmetry-based reciprocity)并不一定包含有“计算式互惠”中对成本和收益的精确计算。此外,互惠分享也可能是双方态度呼应的结果。研究发现,如果食物占有者 A 在头一个试次中花更多的时间接近个体 B,并且容忍个体 B 捡取自己的食物,那么在下一试次中,B 也倾向于和 A 分享食物^[36]。可见,第一阶段中发生的事件确定了第二阶段的基调:如果 A 友好,那么 B 也会友好。但这样一种“态度式互惠”(attitudinal reciprocity)同样也不要求付出和得到之间的严格联结,而这点却是计算式互惠所必须的。态度式互惠的复杂程度介于基于关系对称的互惠和计算式互惠之间。它对认知的需求不如计算式互惠强,因为它并不假设对给予和得到的食物量进行心理记录的保持,也不存在对回报的预期。但是,它又比基于关系对称的互惠复杂,因为它需要对先前事件的记忆,而这又会影响到当下的行为。目前,还没有研究能确证灵长类动物中存在“计算式互惠”。

交易假设和互惠假设有很大的类似性,只不过在互惠假设中,个体付出和得到的收益都是食物;而交易假设中的互惠交换(reciprocal exchange)却发生在不同类型的适宜性“货币”(fitness currencies)间^[5,37]。例如,个体可能会用食物换取理毛、换取等级冲突中的支持等适宜性收益。目前,只有少量研究表明在一些物种中,交易会引发食物分享行为。De Waal 和 Berger^[38]证明了笼养卷尾猴中的交易,如果个体 A 通过个体 B 的帮助得到了食物,那么个体 A 更倾向于和个体 B 分享所得的食物。对笼养黑掌蜘蛛猴的研究表明,两个体间理毛行为的频率与其共享食物的频率呈正相关,表明理毛影响到进食时的容忍程度^[9]。黑猩猩中的交易则更为明显。对笼养黑猩猩来说,如果之前 A 给 B 理过毛,那么相对于之前没有理毛的情境,之后 B 对 A 分享食物的倾向更高^[2]。类似地,野外观察发现,黑猩猩用对肉的分用来维持联盟关系^[39],Nishida *et al.*^[5]认为高等级黑猩猩个体会用肉交换低等级个体的理毛和等级支持。De Waal^[2]还在黑猩猩里面发现了交易扩展到负性行为中去,也就是说有报复的存在。De Waal 提出“复仇”和“惩罚”是该物种中互惠交换的一部分。

和互惠(交易)假设不同的另一类假说是骚扰假设。该假设认为分享之所以发生可能是因为乞讨者的骚扰行为(向占有者伸手,发声,拍地,抢夺食物,或是攻击占有者)减少了食物占有者的适宜性。食物占有者通过分享食物以避免被攻击、避免自身体力的消耗以及机会成本的丧失(如,减少的进食频率)^[40-41]。当一个体骚扰自私的食物占有者时,会使这个自私个体变得慷慨,这时,双方都会得到即时收益,从而实现操作性互利(manipulative mutualism)^[5]。骚扰模型清楚的揭示了利他行为的自私性,即是“利他者”为了避免自身被骚扰而做出的^[40]。

根据骚扰假设,要想使食物分享发生,那么骚扰带给食物占有者的成本一定要大于分享带来的损失^[41];因此,更强烈的骚扰应该引发更多的分享。许多观察研究都发现骚扰越强烈,分享就越多;乞食者越多,分享也会越多^[5]。除此之外,实验表明,在黑猩猩和松鼠猴(*Saimiri boliviensis*)中,食物占有者分给骚扰者食物的次数是分给那些不骚扰的个体的四倍之多^[40]。

分析比较上述两类假设,不难发现,通过互惠和交易,让与者得到的是延时收益;通过对骚扰的回避,让与者得到即时收益。正是这种付出和收益间时间差的不同,导致这两类理论

对个体认知能力的要求不同,因此也具有不同的适用性。对互惠和交易理论而言,个体需要等待一段时间才能够补偿付出的成本,这种未来的收益会因为时间的延迟而大打折扣,从而对当下的合作行为产生影响^[42]。此外,互惠和交易的发生还需要个体间的识别和多次交往,以及个体保持所欠债务和已得好处的复杂的认知能力。对交易来说,个体还需要进一步评价和比较不同种类的适宜性货币并在其间进行转换。由于互惠和交易假设对于认知能力的要求,使得其在演化中会遇到很多障碍,因此,只有人类和某些灵长类物种可能表现出互惠和交易行为^[43-45]。而在骚扰假设中,食物占有者通过分享避免了保卫食物带来的成本,从而获得即时收益,个体通过对厌恶刺激的简单工具性学习就可以很快学会避免骚扰。即使是两个陌生个体,由于骚扰的作用,分享也会发生。因此,骚扰假设更为普遍和节约,能够广泛用于解释灵长类动物的食物分享行为^[5]。

当然,对食物分享来说,上述多种解释是可以同时并用的,每种解释中的元素都可能在灵长类动物的分享行为中起作用。比如说黑猩猩中的食物分享可能是亲缘选择、互惠和交易共同作用的结果。在另一方面,简单的机制可能促使食物分享行为发生,进而允许更加复杂机制的演化。不过在方法学上,当我们要用更为复杂的互惠、交易机制来解释食物分享时,必须排除或者说在统计上控制简单的解释。

4 灵长类动物食物分享行为的研究意义和展望

全面理解灵长类动物的食物分享行为,不仅可以帮助我们认识其认知能力的复杂性,而且可以从演化的角度,帮助我们了解人类利他、合作行为的起源。

4.1 食物分享行为在一定程度上可以作为理解灵长类动物社会认知能力的一个窗口。

对成-幼体间的食物分享来说,一个重要功能就是使幼体获得关于食物的各种信息,从而增加幼体觅食的适应性。如果说成体的食物让与有一定的选择性,是更多的允许幼体得到新异的,自己没有能力加工的食物^[17, 21],这就暗示着成年个体的食物分享可能是一种主动的知识传递,成体需要在一定程度上理解幼体的需要和知识状态。这种过程是否是“教”值得做进一步探讨,因为“教”被一些研究者认为是人类文化的基础^[46]。在今后的研究中,或是通过更精细的野外观察,或是在笼养条件下引入不同的食物条件,看成年个体能否,以及在什么条件下会给予子代提供主动的指导,这对进一步揭示成-幼体间食物分享的意义以及成体的认知能力都有重要的价值。

对没有亲缘关系的成体之间的食物分享来说,则包含了更为复杂的认知机制。虽然互惠和交易模型缺乏普遍适用性,但是,在一些和食物分享有关的社会交往中,个体仍然表现出相当的认知能力,比如说对与之分享过食物的个体进行身份的识别和保持是互惠分享发生的前提;而在不同适宜性“货币”间进行转换的能力则促成了交易的发生。一些实验室研究进一步揭示了互惠利他行为所包含的更为丰富的认知能力。比如,Hauser等人^[45]在实验中设置利他分享的情境,考察棉冠猴是否拥有互惠利他所必备的心理机制。结果表明,棉冠猴能够区分其他个体的利他行为和自私行为,并且对做出利他行为(给自己食物)的个体更多的回报以利他行为(更多的给出食物)。Hauser的研究在一定程度上代表着今后的研究方向,通过精巧的实验设计以及进一步对所分享食物(或是其他适宜性货币)的量化,有助于我们明确灵长类动物互惠和交易的内在心理机制,从而更好的理解人类利他、合作行为的起源

和演化。

总之,在一定程度上,我们可以把食物分享看成是反映灵长类动物社会认知能力的一个窗口。在有直接生存意义的情境中,分析其功能,揭示其内在心理机制,可以更好地说明灵长类动物在自然状态下所拥有的认知能力的复杂性。

4.2 食物分享与人类合作行为的产生

黑猩猩和卷尾猴成年个体中相对高频率的食物分享行为,尤其是主动给予食物的行为在灵长类动物中并不常见。为什么在演化上距离较远的两个物种却在食物分享行为上表现出相似性呢?答案可能存在于两个物种所共有的合作打猎行为中。Boesch^[30, 47]对 Tã 国家公园(位于非洲的象牙海岸)中黑猩猩合作猎捕红疣猴的行为进行了系统研究,发现参加打猎的雄性黑猩猩,不管它们的社会等级如何,都比那些没有参与打猎的雄性个体更可能从猎物占有者那里得到食物。卷尾猴也是一种擅长觅食高能量动物性食物的物种。Perry 和 Rose^[10]报道了野生卷尾猴会合作捕获浣熊(*Nasua narica*)幼仔。由于浣熊母亲会奋力保卫自己的孩子,卷尾猴间的合作将提高捕猎的成功率。

虽然并不清楚卷尾猴和黑猩猩的合作打猎在本质上的相似性,但有可能对于卷尾猴和黑猩猩的食物分享来说,存在着一个趋同的演化基础:即分享的倾向可能演化自合作打猎的过程。那么,灵长类动物中的合作打猎、食物分享和人类社会中的合作行为又有什么关系呢?

首先,Boesch^[47]指出,灵长类动物的食物分享和合作打猎都发生在社会关系容忍性(tolerance)高的社会群体中,这种高容忍性的社会关系也是合作行为存在的前提。其次,Trivers 提出食物分享中所表现出来的容忍一部分逐渐演化成为互惠利他的一种形式^[41],并且这种互惠利他的行为模式,是没有亲缘关系的个体间维持稳定合作体系的前提^[45]。最后,在合作打猎和食物分享过程中可能发展出公平(fairness),平等(equity)和惩罚(punishment)等合作行为要素^[48]。

可见,人类的合作行为可能是合作打猎和食物分享经过漫长演化的结果。灵长类动物食物分享中的互惠利他和交易,都是建立在食物让与者获得延迟收益的基础上,可以看成是一种与其他个体的合作,这可能就是人类合作行为的直接起源。而灵长类动物在避免骚扰中体现出来的自私性则对合作体系的经济、心理和演化研究有着重要的启示^[40]。另一方面,人类合作行为的普遍性和复杂性又是其他灵长类动物无法比拟的,这意味着人类的合作行为可能有其独特的演化过程。Bowles^[49]提出,早期人类社会中在基因上有差异的群体间的竞争可以解释群内成员利他行为的演化。在这个过程中,通过文化传递沿袭下来的非亲属个体间的食物分享行为、一夫一妻制等社会规则造成了群内成员拥有均等的繁殖机会,缩小了群内成员间适宜性的差异。这种均分机制起到了类似于对税收进行重新分配的效果,弥补了做出利他行为的个体的损失,进一步促进了利他行为的演化^[50]。可见,人类的合作行为既有古老的心理机制,同时也是基因-文化协同演化的结果。在今后的研究中,我们通过进一步探讨灵长类动物的食物分享行为,能够提供对这种机制起源和本质的理解;通过比较人类与灵长类动物合作行为的差异,揭示人类合作行为发生的内在认知机制,可以加深对这种基因-文化协同演化过程的理解。

参考文献:

- [1] Tomasello M, and Call J. Social knowledge and interaction[A]. In: Tomasello M, Call, J. Primate Cognition[M]. Oxford: Oxford University Press, 1997, 191-230.
- [2] de Waal FBM. The chimpanzee's service economy: Food for grooming[J]. Evolution and Human Behavior, 1997, 18(6): 375-386.
- [3] de Waal FBM. Food transfers through mesh in brown capuchins[J]. Journal of Comparative Psychology, 1997, 111(4): 370-378.
- [4] Gurksy S. Allocare in a nocturnal primate: Data on the spectral tarsier, *Tarsius spectrum*[J]. Folia Primatologica, 2000, 71(1-2): 39-54.
- [5] Stevens JR, Cilby IC. A conceptual framework for nonkin food sharing: Timing and currency of benefits[J]. Animal Behaviour, 2004, 67(4): 603-614.
- [6] Brown GR, Almond REA, Bates NJ. Adult-infant food transfer in common marmosets: An experimental study[J]. American Journal of Primatology, 2005, 65(4): 301-312.
- [7] Ruiz-Miranda CR, Keiman DG, Dietz JM, et al. Food transfers in wild and reintroduced golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*[J]. American Journal of Primatology, 1999, 48(4): 305-320.
- [8] Feistner ATC, Price EC. Food Sharing in black lion tamarins (*Leontopithecus chrysopygus*) [J]. American Journal of Primatology, 2000, 52(1): 47-54.
- [9] Pastor-Nieto R. Grooming, kinship, and co-feeding in captive spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) [J]. Zoo Biology, 2001, 20(4): 293-303.
- [10] Perry S, Rose L. Begging and transfer of coati meat by white-faced capuchin monkeys, *Cebus capuchinus*[J]. Primates, 1994, 35(4): 409-415.
- [11] Fragaszy DM, Feuerstein JM, Mitra D. Transfers of food from adults to infants in tufted capuchins (*Cebus apella*) [J]. Journal of Comparative Psychology, 1997, 111(2): 194-200.
- [12] Belisle P, Chapais B. Tolerated co-feeding in relation to degree of kinship in Japanese macaques[J]. Behaviour, 2001, 138(4): 487-509.
- [13] Dittus WJF. Toque macaque (*Macaca sinica*) food calls: Semantic communication concerning food distribution in the environment [J]. Animal Behaviour, 1984, 32(2): 470-477.
- [14] Rose LM. Vertebrate predation and food-sharing in *Cebus* and *Pan*[J]. International Journal of Primatology, 1997, 18(5): 727-765.
- [15] Feistner ATC, Price EC. Cross-generic food sharing in tamarins[J]. International Journal of Primatology, 1999, 20(2): 231-236.
- [16] Ueno A, Matsuzawa T. Food transfer between chimpanzee mothers and their infants[J]. Primates, 2004, 45(4): 231-239.
- [17] Rapaport LG. Provisioning of young in golden lion tamarins (*Callitrichidae Leontopithecus rosalia*): A test of the information hypothesis[J]. Ethology, 1999, 105(7): 619-638.
- [18] Westergaard CC, Haynie MK, Lundquist AL, et al. Carrying, sharing, and hand preference in tufted capuchins (*Cebus apella*) [J]. International Journal of Primatology, 1999, 20(1): 153-162.
- [19] Price EC, Feistner ATC. Food sharing in pied bare-faced tamarins (*Saguinus bicolor bicolor*): Development and individual difference[J]. International Journal of Primatology, 2001, 22(2): 231-241.
- [20] Assersohn C, Whiten A. Food sharing between mother and infant chimpanzees in the wild: Beggars can be choosers[J]. Folia Primatologica, 1999, 70(4): 226-227.
- [21] Nishida T, Turner L. Food transfer between mother and infant chimpanzees of the Mahale Mountains National Park, Tanzania[J]. International Journal of Primatology, 1996, 17(6): 947-968.
- [22] Nettelbeck AR. Observations on food sharing in the wild lar gibbons (*Hylobates lar*) [J]. Folia Primatologica, 1998, 69(6): 386-391.
- [23] Fragaszy DM, Bard K. Comparison of development and life history in *Pan* and *Cebus*[J]. International Journal of Primatology,

- 1997, 18(5):683-701.
- [24] Mitani JC, Watts D. The evolution of non-maternal caretaking among anthropoid primates: Do helpers help? [J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1997, 40(4):213-220.
- [25] Russon AE. Exploiting the expertise of others[A]. In: Whiten AW, Byrne RW eds. Machiavellian intelligence II: extensions and evaluations[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1997, 190-197.
- [26] Galef BG. Function of social learning about food: A causal analysis of effects of diet novelty on preference transmission[J]. Animal Behaviour, 1993, 46(2):257-265.
- [27] Visalberghi E, Frigaszy D. The behavior of capuchin monkeys, *Cebus apella*, with novel food: The role of social context[J]. Animal Behaviour, 1995, 49(4):1089-1095.
- [28] Price EC, Feistner ATC. Food sharing in lion tamarins: Tests of three hypotheses[J]. American Journal of Primatology, 1993, 31(3):211-221.
- [29] Slocombe KE, Newton-fisher NE. Fruit sharing between wild adult chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*): A socially significant event? [J]. American Journal of Primatology, 2005, 65(4):385-391.
- [30] Boesch C. Cooperative hunting in wild chimpanzees[J]. Animal Behaviour, 1994, 48(3):653-657.
- [31] Westergaard GC, Suomi SJ. Transfer of tools and food between groups of tufted capuchins (*Cebus apella*) [J]. American Journal of Primatology, 1997, 43(1):33-41.
- [32] Rapaport LG. Food transfer among adult lion tamarins: Mutualism, reciprocity or one-sided relationships? [J]. International Journal of Primatology, 2001, 22(4):611-629.
- [33] Hauser MD, Teixidor P, Fields L, et al. Food-elicited calls in chimpanzees: Effects of food quantity and divisibility[J]. Animal Behaviour, 1993, 45(4):817-819.
- [34] Hauser MD. Costs of deception: Cheaters are punished in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, U. S. A., 1992, 89(24):12137-12139.
- [35] Stanford CB, Wallis J, Mpongo E, et al. Hunting decisions in wild chimpanzees[J]. Behaviour, 1994, 131(1):1-18.
- [36] de Waal FBM. Attitudinal reciprocity in food sharing among brown capuchin monkeys[J]. Animal Behaviour, 2000, 60(2):253-261.
- [37] Noë R, Hammerstein P. Biological markets[J]. Trends in Ecology and Evolution, 1995, 10(8):336-339.
- [38] de Waal FBM, Berger ML. Payment for labour in monkeys[J]. Nature, 2000, 404(6778):563.
- [39] Mitani JC, Watts DP. Why do chimpanzees hunt and share meat? [J]. Animal Behaviour, 2001, 61(5):915-924.
- [40] Stevens JR. The selfish nature of generosity: Harassment and food sharing in primates[J]. Proceeding of Royal Society London, B, 2004, 271(1538):451-456.
- [41] Stevens JR, Stephens DW. Food sharing: A model of manipulation by harassment[J]. Behavioral Ecology, 2002, 13(3):393-400.
- [42] Harris AC, Madden GJ. Delay discounting and performance on the prisoner's dilemma game[J]. Psychological Record, 2002, 52(4):429-440.
- [43] Winterhalder B. Social foraging and the behavioral ecology of intragroup resource transfers[J]. Evolutionary Anthropology, 1996, 5(2):46-57.
- [44] Bliege Bird RL, Bird DW. Delayed reciprocity and tolerated theft: The behavioral ecology of food-sharing strategies[J]. Current Anthropology, 1996, 38(1):49-78.
- [45] Hauser MD, Chen MK, Chen F, et al. Give unto others: Genetically unrelated cotton-top tamarin monkeys preferentially give food to those who altruistically give food back[J]. Proceeding of Royal Society London, B, 2003, 270(1531):2363-2370.
- [46] Stanford CB. The hunting ecology of wild chimpanzees: Implications for the evolutionary ecology of Pliocene hominids[J]. American Anthropologist, 1996, 98(1):96-113.
- [47] Boesch C. Complex cooperation among Tā chimpanzees[A]. In: de Waal FBM, Tyack FL eds. Animal Social Complexity[M]. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2003, 93-111.
- [48] Gintis H. Strong reciprocity and human sociality[J]. Journal of Theoretical Biology, 2000, 206(2):169-179.
- [49] Bowles S. Group competition, reproductive leveling, and the evolution of human altruism[J]. Science, 2006, 314(5805):1569-

1572.

[50] Boyd R. The puzzle of human sociality[J]. Science, 2006, 314(5805):1555-1556.

Food Sharing in Non-human Primates

ZHANG Zhen, SU Yan-jie

(Department of Psychology, Peking University, Beijing 100871)

Abstract: Food sharing, defined as allowing others to eat part or all of one's own monopolizable food items, is one of the important social interactions in non-human primates. It happens mostly between adults and immatures but rarely among adults, with a common pattern of passive food sharing. Researches on food sharing in non-human primates were reviewed along this two age categories focusing on their characteristics and functional explanations. Food sharing between adults and immatures typically happens between mothers and their offspring, and ecological factors including age of the immatures and the quality and quantity of food, influence the frequency of food sharing. As an important part of infant care, the functional significance of food sharing was usually explained with foraging assistance hypothesis and food learning hypothesis. The mechanism of food sharing is more complex among adults than between adults and immatures, for that it is influenced not only by ecological factors but also by social factors, such as affiliative relationship and social dominance between individuals, as well as social tolerance in the group. As two of the popular explanations for non-kin food sharing among adults, reciprocity explanation and harassment explanation were compared. Reciprocity explanation focuses on the alternation of donor and recipient roles in repeated food interactions and states that an individual may benefit another by relinquishing part of its own food if the recipient returns the favor later. On the other hand, according to harassment model, the owner may allow the beggar to consume a fraction of the food, since the beggar's harassment is costly. It is suggested that reciprocity requires complex cognitive skills, while harassment has very few constraints and thus should be a better model. In the end, it was proposed that food sharing could be taken as an ideal context in further studies on the social cognition of non-human primates, and researches on food sharing could provide insights into the understanding of the evolution of human cooperation.

Key words: Food sharing; Non-human primates; Reciprocity; Harassment