

非人灵长类冲突后行为的研究进展

余小玉¹，吕九全¹，李保国¹

(1. 西北大学生命科学学院, 西安 710069)

摘要：冲突后行为(post-conflict behavior)在非人灵长类中普遍存在。通过对旧大陆灵长类和类人猿的冲突后行为的观察,人们早期主要关注其和解行为,随着研究的不断深入,近些年来则对转向攻击行为、安慰行为和替代和解行为等其他冲突后行为也多有涉猎。目前主要应用匹配控制观察法来研究灵长类的冲突后行为,发现不同的物种往往有不同的冲突后行为模式,她们的统治风格、亲缘关系、等级地位远近及冲突起因等因素会对冲突后行为产生影响,进而发现不同的冲突后行为模式具有不同的功能,并且提出了社会认知、社会约束和关系价值假说。

关键词：非人灵长类；冲突后行为；影响因素；功能；相关假说

中图法分类号：Q959.848 **文献标识码：**A **文章编号：**1000-3193(2005)03-0249-09

灵长类动物的冲突后行为(post-conflict behavior)的研究是目前灵长类行为研究领域的一个热点课题,引起了众多灵长类学者的特别关注^[1]。对非人灵长类冲突后行为的系统研究最早可追溯到 de Waal 和 van Roosmalen 对一群笼养黑猩猩(*Pan troglodytes*)的观察^[2]。当时的冲突后行为只涉及到冲突后的和解与安慰行为。早期的冲突后行为研究主要集中在对和解行为的研究上,随着研究的深入,灵长类学家渐渐认识到和解行为并非是灵长类冲突后唯一表现的行为,它只是许多冲突后行为形式中的一种,只是这种行为的存在比较普遍罢了^[3]。近年来,冲突后行为研究的领域不断拓展,研究方向已从原先单纯的研究和解行为扩展到冲突后与第三方个体的接触等其他方面。通过对灵长类动物冲突后行为的观察,灵长类学家可以更好地对灵长类动物群内的社会关系变量予以量化。除此之外,它还可以帮助研究者更清楚地阐明冲突后行为模式与其他社会组织变量间的关系,并对灵长类的冲突管理及解决策略有更清楚地了解^[4-5]。

到目前为止,对冲突后行为还没有一个明确的定义。大多数灵长类学者认为冲突后行为是指动物在彼此之间发生冲突后的一定时间内所表现出的一些有别于其正常状态的行为。冲突后行为并非是某种单一的行为,而是冲突后的一系列特殊行为的统称。冲突后行为是一种功能概念,而并非是一种行为分类的概念。研究者可以直接观察到一种行为,如友好的身体接触,相互理毛或追打等,这些行为若从单一的行为表现的角度看,可分别隶属于友谊行为或攻击行为等,但如若这些行为与事先有冲突事件发生这一前提条件结合起来,则其就应归类于冲突后行为。

收稿日期：2005-02-28； 定稿日期：2005-04-07

基金项目：国家自然科学基金(30370202)项目资助

作者简介：余小玉(1975-),女,西北大学生命科学学院硕士研究生,主要从事动物生态与保护生物学研究。

通讯作者：李保国,E-mail: baoguo@nwu.edu.cn

1 冲突后行为的研究对象及内容

1.1 研究对象

迄今为止,关于灵长类冲突后行为的研究主要集中在旧大陆灵长类动物,特别是猴亚科灵长类及类人猿的研究方面^[3-4, 6]。近年来,也有研究者对某些新大陆灵长类的冲突后行为展开了一定的研究工作,如白唇狨(*Saguinus labiatus*)^[7]、松鼠猴(*Samiri sciureus*)^[8]、绢毛猴(*Callithrix jacchus jacchus*)^[9]及白喉卷尾猴(*Cebus capucinus*)^[10]等。

目前对于灵长类的冲突后行为观察主要在笼养条件下进行,而在野生状态下的观察资料则比较少,因而野生灵长类冲突后行为研究亟需加强,另外,进行野生与笼养物种的冲突后行为的比较研究也显得十分必要。

1.2 研究内容

1.2.1 和解行为(reconciliation) 非人灵长类的冲突后行为研究最早就源于对和解行为的观察,到目前为止大多数冲突后行为观察仍然主要致力于该方向的研究。“和解”这个术语是由 de Waal 和 van Roosmalen^[2]首先提出来的,他们认为“和解行为”是指发生冲突双方在冲突平息后不久出现的友好交往,比如彼此互相接近并有友好的身体接触等。

1.2.2 转向攻击行为(redirection aggression) 指冲突后受攻击的一方转而攻击群内原先未参与此次攻击的成员的行为。

1.2.3 安慰行为(consolation) 狹义的安慰行为是指冲突平息后,群内其它未参与冲突的个体主动发起与冲突参与个体中的受攻击者的友好交往,其指向性明显,即由群内未参与冲突个体指向冲突参与个体,而且只是针对冲突中的受害者进行安慰。广义的安慰行为是指冲突参与个体在冲突后与其他非冲突参与个体的友好交往,并未特别指明是哪个个体首先发起友好接触。

1.2.4 替代和解行为(substitute reconciliation) 是指冲突参与者在冲突平息后增加其与对手的亲属间的友好交往^[11],它也是另外一种特殊形式的冲突后友好行为。

有些文献中也将后三种行为统一归属于与第三方接触的行为(third party affiliation)^[12],因为它们统一的特点是冲突参与者在冲突平息后并不直接接触,而是与第三方接触。

2 研究方法

目前研究灵长类冲突后行为的方法大多采用 de Waal 和 Yoshihara^[13]设计的匹配控制观察法(matched-control observation)。这种方法最初是设计用来研究非人灵长类的和解行为的。此后,Aureli 等^[14]在研究过程中对此方法进行了进一步的改进与完善,目前该方法已成为非人灵长类冲突后行为研究的标准方法。

2.1 记录研究对象群内个体间自发产生的冲突行为 由于冲突行为在某些种类的灵长类中并不经常出现,属于随机事件,故一旦目击到冲突事件,即应记录在案。冲突行为按由弱到强的强度可分为:威胁、猛冲、追赶、打、咬等。只记录由于冲突使得双方分开相距 2m 及 2m 以上的个案,排除个体间极轻微的冲突行为。记录内容主要包括: 受害者(受攻击者): 冲突初始发生时的被攻击者; 主要攻击者: 攻击时间最长且攻击行为最为猛烈者; 冲突

双方展现出的最强攻击强度及各自对攻击的反应；冲突的结果：攻击者胜，攻击者败或冲突双方战平；若冲突双方中的一方出现单方面撤退或屈服，则该次冲突有明显的输赢结果；若被攻击者在受攻击时予以猛烈还击，而且双方均无明显的屈服行为，则该次冲突结果记为平局。冲突事件的起因，即冲突双方是因何而起冲突。若冲突是多向的，即参与冲突者多于两个个体，则还需记录各自的支持者和其他对手。

2.2 “冲突后观察”记录 选定冲突中的一个主要个体作为焦点动物。在一次冲突平息后即刻开始冲突后观察(post-conflict observation)记录。冲突后观察的持续时间一般为5~10分钟，以1分钟为间隔将其细分为相应的几个阶段。在“冲突后观察”内，焦点动物所参与的所有攻击性或友谊性接触均需连续记录，记录内容包括行为发生的时间、行为的发起者以及具体的动作模式等。若一次冲突平息后，在“冲突后观察”开始后的30秒内又重新爆发，则“冲突后观察”需在新的冲突平息后重新开始。

2.3 “匹配控制观察”记录 在冲突后的第二天(若第二天没有机会，可依次顺延)的同一时间内，再做与冲突后观察持续时间相等的匹配控制观察记录，记录方法与内容与冲突后观察记录相同。如果在预定的匹配控制观察开始前的2分钟内，或者在匹配控制观察开始后的2分钟内，焦点动物参与了新的冲突，则该次匹配控制观察应取消，顺延至第二日。

完成以上两种记录后，即代表一次冲突后行为个案的记录完成。

2.4 数据的统计分析 收集到一定数量的冲突后行为个案数据后，即可开始数据的分析统计工作。

在分析统计时有可能出现三种结果：冲突双方只在冲突后观察期内出现某种冲突后行为，或者在冲突后观察期和匹配控制观察期内均出现此种行为，但前者的出现时间早于后者，这样的冲突双方被称为“相互吸引对”；冲突双方只在匹配控制观察期内某种冲突后行为，或者在冲突后观察期和匹配控制观察期内均出现此种行为，但后者的出现时间早于前者，这样的冲突双方被称为“相互排斥对”；冲突双方在冲突后观察期和匹配控制观察期内均未出现某种冲突后行为，这样的冲突双方被称为“中性对”。

如果冲突双方早先发生的冲突并未对双方冲突后的行为产生影响的话，按照虚无假设(null hypothesis)，则冲突双方的相互吸引对和相互排斥对的数量应该相等，反之则意味着确有冲突后行为的存在。

3 研究进展

3.1 冲突后行为在非人灵长类中普遍存在

灵长类学家在对19种灵长类动物的冲突后行为的观察研究中发现，除了环尾狐猴(*Lemur catta*)外，通过与匹配控制观察期相比，其他灵长类动物均证实在冲突后行为观察期内冲突双方的友好交往次数有不同程度的增加^[3, 15]。

转向攻击行为在猕猴属的灵长类动物中很普遍^[16~17]。Cheney和Seyfarth^[18]在对黑脸长尾猴(*Cercopithecus aethiops*)的行为研究中也观察到冲突后转向攻击行为的存在。Watts^[19]在其研究中发现等级地位较低的雄性和未成年的山地大猩猩(*Gorilla gorilla beringei*)也出现这种行为。

Judge^[20]在研究豚尾猴的行为时发现，在冲突平息后，冲突中的攻击者增加了与自己的

亲属的友好交往,即存在替代和解行为。在 York 和 Rowell^[21]对笼养的赤猴(*Erythrocebus patas*)的研究及 Cheney 和 Seyfarth^[18]对放养的黑脸长尾猴的研究中都发现,在冲突后冲突参与个体更经常地与对手的母系亲属相互交往。另外,在 de Waal 和 Yoshihara^[13]对恒河猴(*Macaca mulatta*)的研究中也记录到了攻击者在咬打对手后,增加了与第三方相互理毛的次数,他们将此种现象称为转向友爱(redirected affection),即替代和解行为一种表现形式。

灵长类学家对多种灵长类是否存在冲突后的安慰行为进行了研究。该研究的侧重点仍在旧大陆灵长类上。灵长类学者先后对倭黑猩猩(*Pan paniscus*)^[22],食蟹猴(*Macaca fascicularis*)^[11, 23]、非洲黑脸长尾猴^[18]、赤猴^[21]、恒河猴^[13]、红面短尾猴^[24]、日本猴(*Macaca fuscata*)^[16]、豚尾猴^[20]、叟猴^[17]、绿狒狒(*Papio anubis*)^[25]等进行了安慰行为方面研究。除此之外,Kappeler^[26]对环尾狐猴(*Lemur catta*)和褐美狐猴(*Eulemur fulvus*)也进行了该项研究。但截至目前的研究表明,只有在黑猩猩的冲突后行为中存在明显的安慰行为。de Waal 和 Roosmalen^[2]以及 de Waal 和 Aureli^[27]在对两个不同黑猩猩种群的研究中均发现,参与冲突的黑猩猩在冲突后增加了其与第三方未参与冲突个体的联系交往,而且这种接触往往是由第三方个体首先发起的。

3.2 冲突后行为的模式

鉴于目前对非人灵长类冲突后行为的研究多集中在和解行为方面,故而有关冲突后行为模式的研究结果多为和解行为的行为模式。不同的物种,其和解行为的模式也往往有所不同。多数非人灵长类动物的和解行为模式有以下几种共有模式:挨坐(contact sit)、拥抱(embrace)、理毛(groom)。但即使是共有模式,在不同物种的冲突后行为中出现的先后次序和频率也不相同。大多数非人灵长类在和解时并不采用特殊的行为模式^[21],但有一些灵长类则采用特殊的行为模式来进行和解,这些行为模式在冲突后行为中经常可以观察到,但在其他正常情况下则很少见到^[24]。多数的非人灵长类都有自己特有的一些和解行为模式。黑猩猩的典型的和解行为模式是互相亲吻^[2];红面短尾猴则有抱臀(hold-bottom)这一特殊的和解礼节^[24];川金丝猴的和解行为模式中有一种类似于红面短尾猴的行为,不过不是抱臀,而是抱腰(hold-lumbar)^[28]。

3.3 影响冲突后行为的因素

冲突后行为在不同的物种间和物种内往往有不同的表现,发现有许多因素会影响动物的冲突后行为的表现方式。

3.3.1 统治风格(dominance style) 物种的统治方式及优势等级明显与否对其冲突后行为有非常大的影响。研究表明在统治方式比较宽松,个体间优势等级不十分严格,彼此间容忍程度较高的种群内,和解行为发生的频率要高于等级结构森严与统治方式专制的种群^[15]。灵长类行为研究者在对一个灵长类物种进行冲突后行为研究前,常根据此物种的统治风格及是否表现出明显的优势等级来推断该物种的和解倾向的高低与否。如疣猴亚科(Colobines)的灵长类与猴亚科(Cercopithecines)的灵长类相比较,前者群内个体间较为平等,关系较为融洽,群内等级关系不十分严格^[29],因而研究者们据此推测疣猴亚科的灵长类的和解倾向会高于猴亚科的灵长类。正是因为和解倾向的高低与上述因素之间的联系,灵长类学者往往反过来用观察到的和解行为出现频率的高低来评估种群的统治风格及其优势等级是否显著。

3.3.2 亲缘关系(kinship) 发生冲突个体间是否存在亲属关系也对冲突后行为有所影响。

在有些灵长类物种中,个体间关系质量的好坏受双方是否存在亲属关系这一因素的影响,在这样的物种中,有亲属关系的个体冲突后的和解倾向往往较高^[14, 20, 30-31],研究者对这种现象往往用亲属选择理论来加以解释。

3.3.3 冲突双方原有关系质量 发生冲突个体间原有的关系质量的好坏、个体间是否有紧密联系等因素也会对其冲突后行为产生影响^[32-33]。个体间的联系水平可用来预测和解行为发生的频率高低,联系紧密的个体间的和解率要高于关系较疏远个体的和解率。在许多灵长类的冲突后行为中都观察到,若发生冲突的个体间原有关系较好,双方有较多的紧密联系,则其和解倾向较高,反之则相反。

3.3.4 性别与年龄 不同年龄和性别的冲突后行为的表现方式也有所不同。成年暗色叶猴(*Trachypithecus obscurus*)个体之间的和解倾向为57.6%,成年个体与幼年个体之间的和解倾向为31.5%,幼年个体与幼年之间为52.5%^[34]。在灵长类动物中,雄性个体冲突后的和解倾向要比雌性个体的高,这可能是因为雄性灵长类动物间为了本身的利益,更倾向于合作、交易、联盟,而雌性间的联盟合作关系则较弱。例如在黑猩猩种群中,雄性的社会性更强,它们常常合作攻击邻近的群体,也就是说雄性个体间的关系价值较高,而雌性的社会性较弱,个体间关系价值较低,按照关系价值假说可推论出雄性个体间冲突后和解倾向较高,而雌性的冲突后和解倾向较低。

3.3.5 等级地位的远近(rank distance) 一般而言,相对优势等级地位较近的个体间因存在较多的合作联盟关系,故而冲突后的和解倾向较高。有关研究表明,在绿狒狒中,随着冲突双方相对优势等级地位间距离的增加,冲突后的和解倾向有下降的趋势。从个体水平的角度来看,相对优势等级地位相差在21位以内的个体间的冲突后和解倾向为14.9%,显著高于等级地位相差超过30位的个体间的和解倾向,后者仅为5.1%^[25]。此种现象往往可用关系价值假说来解释,即相对优势等级地位相近的冲突个体间的相互关系具有较高的价值,双方都不愿因一次冲突而影响到未来的合作联盟,故而倾向于和解。

3.3.6 冲突起因(context) 发生冲突前,冲突双方正在进行的事件的不同也会对冲突后行为产生影响。Castles和Whiten^[25]在对绿狒狒的冲突后行为研究中,将冲突双方在冲突发生前正在进行的事件分为三种类型:“取食”:冲突发生前,冲突双方中的任何一方或双方正在搜寻食物或取食;“婴儿”:冲突发生前,冲突双方中的任何一方或双方携带有婴儿;“无特殊事件”:冲突发生前,并无明显特殊事件正在进行。研究表明:在绿狒狒中,冲突发生前无特殊事件时,冲突后的平均和解倾向为16.9%;当冲突中的一方携带有婴儿时,冲突后的和解倾向为20.2%;在寻食或取食过程中发生冲突,则冲突后的和解倾向仅为1.0%。若冲突发生在雌性个体间而冲突中的至少一方携带有婴儿,则冲突后的和解倾向高达41.6%。

3.4 冲突后行为的功能

不同的冲突后行为具备不同的功能。目前已知的和解行为具有的功能主要有:减少受攻击者未来再次受到攻击者或第三方个体攻击的次数^[25, 34-35];减轻冲突对手在冲突后的压力^[36];减缓心率^[37];恢复个体间对于食物等资源的容忍度^[23, 35]。在转向攻击行为方面,Aureli和van Schaik^[14]认为,受攻击者在遭到攻击后,通过转而攻击群内的其它个体,能够将注意力转移到其它个体身上,从而减少其自身心理上的损失。Aureli等^[23]据此还进一步推论出,如果首次冲突中的被攻击者选择特定对象,比如说攻击者的亲属、支持者或其最钟爱

的配偶等进行转向攻击,则会迫使攻击者耗费额外的精力去保护与其关系较为密切的第三方,从而使受攻击者在冲突中降低自身受伤害的程度。Scuccchi^[38]等在对一群笼养的日本猴的转向攻击行为进行研究后认为,转向攻击行为可以将攻击者和群内其它个体的注意力转移到新的受攻击个体身上。替代和解行为也许反映了冲突参与者在冲突平息后通过与第三方的友好往来努力减缓冲突所造成的紧张感,或者说它们试图通过与其对手的友好关系网中的成员的接触,来间接达到恢复冲突双方正常关系的目的。

3.5 与冲突后行为相关的假说

3.5.1 社会认知假说(social-cognition hypothesis) 该假说是由 de Waal 和 Aureli 于 1996 年提出的。最早是用来解释为什么在黑猩猩种群中,冲突后有安慰行为的存在,而在猕猴属灵长类种群的冲突后行为中却没有观察到这种行为。该假说认为,不同种的非人灵长类的情感认知能力是不同的,在此方面存在一个阈限,情感认知能力高于此阈限的动物能感受到冲突参与个体在冲突后的沮丧、不快,并愿意对其表示同情、给予安慰^[27]。黑猩猩的情感认知能力在这个阈限之上,具备较为复杂的情感认知,有移情作用(empathy, 心理学名词:认同和理解别人的处境、感情和动机),故而有冲突后的安慰行为^[31]。而与黑猩猩相比,猕猴属灵长类的情感认知能力则较差,低于阈限值,所以不表现出安慰行为。

3.5.2 社会约束假说(social-constraints hypothesis) 该假说与社会认知假说是解释同一问题的,但观点不同。该假说认为,社会约束较强的种群的和解倾向要低于社会约束较弱的种群。之所以黑猩猩种群中有冲突后安慰行为的存在而猕猴属灵长类种群中无此行为,是因为从成本效益分析(cost-benefit analysis)的角度来看,在黑猩猩社会中实施安慰行为更为有利或者说风险更小^[31]。黑猩猩的社会组织与猕猴属灵长类不同,黑猩猩的社会等级制度不是十分严格,而且种群中个体间的社会容忍度较高;而猕猴属灵长类的社会等级森严,个体间的社会容忍度也较低^[27]。另外,二者社会联盟方式也不同,猕猴属灵长类个体间的联盟是向下的,即高等级个体主动与低等级个体联盟,而低等级因畏惧高等级个体不敢主动发起联盟^[39]。在黑猩猩种群内,向下的联盟与向上的联盟出现的机率相等,即高等级个体主动发起的联盟与低等级个体主动发起的联盟频率相同^[39],据此灵长类学家推论,黑猩猩种群内的对低等级个体的社会约束要小于猕猴属灵长类种群,所以在黑猩猩中有冲突后的安慰行为而猕猴属灵长类中则没有。

3.5.3 关系价值假说(valuable relationship hypothesis) 该假说是由 de Waal 和 Yoshihara 于 1983 年在研究恒河猴的和解行为和转向友爱行为时共同提出的。该假说认为,若发生冲突的个体间在冲突前的关系有较高的生物值(biological value),即双方可以从这种关系中获得较高的适合度利益(fitness benefit),则它们冲突后的和解倾向也较高^[13, 23]。例如在许多灵长类动物中,亲属间的冲突后和解倾向往往高于非亲属间的和解倾向,就是因为亲属间的相互关系质量的好坏会直接影响双方从该种关系中获得的利益。关系价值假说还可用来解释为何雄性灵长类个体间的冲突后和解倾向往往高于雌性个体间的冲突后和解倾向,这是因为相比较而言,雄性灵长类个体间的相互关系具有较高的生物值,冲突双方均不愿轻易破坏彼此间的友好关系。

上述假说都有支持其观点的实例,但仍需更多的研究来加以证实。

需要注意的是,即使是同一物种的冲突后行为的研究,因研究对象的生存状态及种群规模大小等因素的不同,也会得出不同甚至截然相反的结果。例如,同是对黑猩猩的冲突后行

为的研究,Arnold 和 Whiten^[40]的研究发现,雌性黑猩猩在冲突后彼此间从不和解,这符合关系价值假说,因为雌性黑猩猩的社会性不如雄性黑猩猩,而 Baker 和 Smuts^[41]及 Preuschoft^[42]等的研究却发现,在笼养状态下,雌性黑猩猩的和解倾向与雄性黑猩猩的近乎相同甚至更高。Kutsukake 和 Castles^[43]在研究中发现彼此间并无很亲密的关系的雌性黑猩猩间在冲突后反而经常和解,这些都与关系价值假说相悖。再如,虽然 Eaton^[44]在放养状态下的成年和亚成年雄性绿狒狒(*Papio anubis*)中未观察到转向攻击行为,但 Smuts^[45]研究发现,所有等级层次的狒狒均有此种行为。究竟是什么原因造成了这些研究结果的差别还需更多的比较研究才能确定。

综上所述,冲突后行为在大多数非人灵长类中已得到证实。不同物种内及物种间的冲突后行为有不同的表现。一般而言,统治风格宽松、社会等级不十分严格的种群有较高的和解倾向,即冲突参与个体更倾向于在冲突后通过双方的直接友好性接触来和解。而在统治风格严厉、社会等级森严的种群中,个体间在冲突后更多选择与第三方接触的方式来达到缓解冲突的不利影响或间接和解的目的。有多种因素都会对灵长类动物的冲突后行为产生影响,故而在对进行非人灵长类的冲突后行为研究时,不能囿于已有结论,先入为主,一定要具体问题具体分析。

参考文献:

- [1] 任仁眉,严康慧,苏彦捷,等.金丝猴的社会[M].北京:北京大学出版社,2000.
- [2] de Waal FBM, van Roosmalen A. Reconciliation and consolation among chimpanzees [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1979, 5: 55—66.
- [3] Kappeler PM, van Schaik CP. Methodological and evolutionary aspects of reconciliation among primates [J]. *Ethology*, 1992, 92: 51—69.
- [4] Aureli F, de Waal FBM. Natural Conflict Resolution [M]. Chicago: University of Chicago Press, 2000.
- [5] de Waal FBM. Primates: a natural heritage of conflict resolution [J]. *Science*, 2000, 289: 586—590.
- [6] de Waal FBM. Reconciliation among primates: a review of empirical evidence and unresolved issues [A]. In Mason WA, and Mendoza SP eds. Primate Social Conflict [M]. Albany, State University of New York Press, New York, 1993, 111—144.
- [7] Schaffner CM, Caine NG. The peacefulness of cooperatively breeding primates [A]. In Aureli F, and de Waal FBM. eds. Natural Conflict Resolution [M]. Berkeley: University of California Press, 2000.
- [8] Pereira ME, Schill JL, Charles EP. Reconciliation in captive Guyanese squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) [J]. *Am J Primatol*, 2000, 50: 159—167.
- [9] Westlund K, Ljungberg T, Borefelt U, et al. Post-conflict affiliation in common marmosets (*Callithrix jacchus jacchus*) [J]. *Am J Primatol*, 2000, 52: 31—46.
- [10] Leca JB, Fornasieri I, Petit Odile. Aggression and reconciliation in *Cebus capucinus* [J]. *Int J Primatol*, 2000, 23: 979—997.
- [11] Aureli F, van Schaik CP. Post-conflict behavior in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): II. Coping with uncertainty [J]. *Ethology*, 1991, 89:101—114.
- [12] Arnold K, Barton RA. Post-conflict behavior of spectacled leaf monkeys (*Trachypithecus obscurus*). II. Contact with third parties [J]. *Int J Primatol*, 2001, 22: 267—286.
- [13] de Waal FBM, Yoshihara D. Reconciliation and redirected affection in rhesus monkeys [J]. *Behaviour*, 1983, 85: 224—241.
- [14] Aureli F, van Schaik CP, van Hooff JARAM. Functional aspects of reconciliation among captive long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) [J]. *Am J Primatol*, 1989, 19: 39—51.
- [15] de Waal FBM. Dominance 'style' and primate social organization [A]. In Standen V, and Foley R eds. Comparative Socioecology: The Behavioural Ecology of Humans and Other Mammals [M]. Oxford: Blackwell Scientific, 1989, 243—263.
- [16] Aureli F, Veenema HC, van Panthaleon, et al. Reconciliation, consolation, and redirection in Japanese macaques (*Macaca*

- fuscata) [J]. *Behaviour*, 1993, 124: 1—21.
- [17] Aureli F, Das M, Verleir D, *et al*. Post-conflict social interactions among Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) [J]. *Int J Primatol*, 1994, 15: 471—485.
- [18] Cheney DL, Seyfarth RM. Redirected aggression and reconciliation among vervet monkeys, *Cercopithecus aethiops* [J]. *Behaviour*, 1989, 110: 258—275.
- [19] Watts DP. Post-conflict social events in wild mountain gorillas (Mammalia, Hominoidea). I. social interactions between opponents [J]. *Ethology*, 1995, 100: 139—157.
- [20] Judge PG. Dyadic and triadic reconciliation in pigtail macaques (*Macaca nemestrina*) [J]. *Am J Primatol*, 1991, 23: 225—237.
- [21] York AD, Rowell TE. Reconciliation following aggression in patas monkeys, *Erythocebus patas* [J]. *Anim Behav*, 1988, 36: 502—509.
- [22] de Waal FBM. Tension regulation and non-reproductive functions of sex in captive bonobos (*Pan paniscus*) [J]. *Natl Geogr Res*, 1987, 3: 318—335.
- [23] Aureli F, Cords M, van Schaik CP. Conflict resolution following aggression in gregarious animals: a predictive framework. [J]. *Anim Behav*, 2002, 64: 325—343.
- [24] de Waal FBM, Ren RM. Comparison of the reconciliation behavior of stumptail and rhesus macaques [J]. *Ethology*, 1988, 78: 129—142.
- [25] Castles DL, Whiten A. Post-conflict behavior of wild olive baboons: I. reconciliation, redirection and consolation [J]. *Ethology*, 1998, 104: 126—147.
- [26] Kappeler PM. Reconciliation and post-conflict behavior in ringtailed lemurs, *Lemur catta*, and redfronted lemurs, *Eulemur fulvus rufus* [J]. *Anim Behav*, 1993, 45: 901—915.
- [27] de Waal FBM, Aureli F. Consolation, reconciliation, and a possible cognitive difference between macaques and chimpanzees [A]. In Russon AE, Bard KA, Parker ST eds. *Reaching Into Thought: The Minds of the Great Apes*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996, 80—110.
- [28] Ren RM, Qi H, Liang B, *et al*. The reconciliation behavior of golden monkeys (*Rhinopithecus roxellanae roxellanae*) in small breeding groups [J]. *Primates*, 1991, 32: 321—327.
- [29] Struhsacker TT, Leland. Colobines: infanticide by adult males [A]. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, *et al* eds. *Primate societies* [M]. Chicago: University of Chicago Press, 1987, 83—97.
- [30] Aureli F, Das M, Veenema HC. Differential kinship effect on reconciliation in three species of macaques (*Macaca fascicularis*, *M. fuscata*, and *M. sylvanus*) [J]. *J Comp Psychol*, 1997, 111: 91—99.
- [31] Call J, Tomasello M. The effect of humans on the cognitive development of apes [A]. In Russon AE, Bard KA, Parker ST eds. *Reaching Into Thought: The Minds of the Great Apes* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1996, 371—403.
- [32] Castles DL, Aureli F, de Waal FBM. Variation in conciliatory tendency and relationship quality across groups of pigtail macaques [J]. *Anim Behav*, 1996, 52: 389—403.
- [33] Cords M, Aureli F. Pattern of reconciliation among juvenile long-tailed macaques [A]. In: Pereira ME, Fairbanks LA eds. *Juvenile Primates: Life History, Development, and Behavior* [M]. Oxford: Oxford University Press, 1993, 271—284.
- [34] Arnold K, Barton RA. Post-conflict behavior of spectacled langurs (*Trachypithecus obscurus*). I. Reconciliation [J]. *Int J Primatol*, 2001, 22: 243—266.
- [35] Aureli F, van Schaik CP. Post-conflict behavior in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): I. The social events [J]. *Ethology*, 1991, 89: 89—100.
- [36] Cords M. Post-conflict reunions and reconciliation in long-tailed macaques [J]. *Anim Behav*, 1992, 44: 57—61.
- [37] Kutsukake N, Castles DL. Reconciliation and variation in post-conflict stress in Japanese macaques (*Macaca fuscata fuscata*): testing the integrated hypothesis [J]. *Anim Cog*, 2001, 4: 259—268.
- [38] Smucny DA, Price CS, Byrne EA. Heart rate correlates of reconciliation in captive adult female rhesus macaques (*Macaca mulatta*) [A]. *Abstracts XVIth Congr Int Primatol Soc Wisconsin*, Madison, 1996, 556.
- [39] Scuccia S, Cordischi C, Aureli F, *et al*. The use of redirection in a captive group of Japanese monkeys [J]. *Primates*, 1988, 29: 229—236.

- [40] de Waal FBM. Conflict as Negotiation [A]. In McGrew WC, Marchant LF, Nishida T eds. Great Ape Societies [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1996, 159—172.
- [41] Arnold K, Whiten A. Post-conflict behavior of wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in Budongo Forest, Uganda [J]. Behavior, 2001, 138: 649—690.
- [42] Baker KC, Smuts BB. Social relationships of female chimpanzees: diversity between captive social groups [A]. In: Wrangham WW, McGrew WC, de Waal FBM, *et al.* eds. Chimpanzee's Cultures [M]. Cambridge: Harvard University Press, 1994, 227—242.
- [43] Preuschoft S, Wang X, Aureli F, *et al.* Reconciliation on in captive chimpanzees: a reevaluation with control methods [J]. Int J Primatol, 2002, 23: 29—50.
- [44] Kutsukake N, Castles DL. Reconciliation and post-conflict third-party affiliation among wild chimpanzees in the Mahale Mountains, Tanzania [J]. Primates, 2004, 45: 157—165.
- [45] Eaton GG. Aggression in adult male primates: a comparison of confined Japanese macaques and free ranging olive baboons [J]. Int J Primatol, 1984, 5: 145—160.
- [46] Smuts B. Sex and Friendship in Baboons [M]. New York: Aldine, Hawthorne, 1985.

Overview of the Post-conflict Behavior in Non-human Primates

YU Xiao-yu¹, LÜ Jiu-quan¹, LI Bao-guo¹

(1. College of Life Science, Northwest University, Xi'an 710069)

Abstract: Post-conflict behavior has been reported in most of non-human primates. Through studies of Old World monkeys and great apes, primatologists have focused on reconciliation behavior as an early stage of post-conflict behavior, but other post-conflict behaviors such as redirected aggression consolatory behaviors and substitute reconciliation have also been noted in recent years. Nowadays, the PC-MC method is adopted in most post-conflict behavior work and many studies indicated that different species have different post-conflict behavioral patterns. Dominance style, kin relationship, rank distance and other factors can influence post-conflict behaviors. Primatologists have also found that different post-conflict behaviors have different functions and have put forward various hypotheses, such as social-cognition hypothesis, social-constraints hypothesis and valuable relationship hypothesis to account for some certain post-conflict behavior.

Key words: Non-human primates; Post-conflict behavior; Influencing factors; Functions; Related hypotheses