

综 述

灵长类相互理毛的影响 因素、功能及其利益分析

李银华¹,李保国¹

(1. 西北大学生命科学学院, 西安 710069)

摘要: 理毛行为是动物行为学研究的主要内容之一, 根据理毛的对象可分为自我理毛 (Autogrooming) 和相互理毛 (Allogrooming), 其中相互理毛是灵长类重要的社会行为。现在认为相互理毛可能与社会参量 (亲缘关系、性别、年龄、等级制度、繁殖状况等) 有联系, 并且有一定的社会功能。本文论述了理毛行为的分类、影响相互理毛的因素、相互理毛功能假说及其相互理毛的投入 - 收益分析, 以便人们对相互理毛的行为进行更深入的研究。

关键词: 灵长类; 相互理毛; 影响因素; 理毛功能; 投入 - 收益

中图分类号: Q959.848 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3193 (2004) 04-0334-09

相互理毛行为广泛存在于灵长类动物中, 是个体之间关系发展的重要组成部分^[1]。最初提出相互理毛的功能是从卫生角度分析的, 发现相互理毛的目的是清除身体表面皮肤和毛发中的盐粒和皮肤寄生物^[2], 现在认为相互理毛有一定的社会功能, 可以增强种群的凝聚力^[3]、加强个体间的社会联系^[4]、降低紧张^[5]和调节等级关系^[6]。目前对相互理毛功能的研究主要集中在相互理毛在群内成员中的分布、影响相互理毛的一些参数以及对理毛双方投入 - 收益 (cost-benefit) 分析上^[7]。本文在对秦岭金丝猴相互理毛的研究基础上, 综合前人的研究结果, 论述了相互理毛的功能和影响因素及其利益分析, 这对于今后深入进行灵长类理毛行为的研究有所裨益。

1 理毛行为的定义及分类

1.1 理毛行为的定义

Ve à *et al.*^[8] 认为理毛行为 (grooming behavior) 是指个体对其本身或对同种其他个体身体表面 (毛发、皮肤或羽毛) 各种形式的照看和关注, 包括对身体表面有条理的梳理, 有时也用嘴唇和舌头舔毛发和皮肤。在此基础上, P éez *et al.*^[9] 提出理毛行为是通过观察或接触对身体表面的一个或多个位点近距离探查, 同时分开毛发检出盐粒和皮肤寄生物, 这一定义被

收稿日期: 2003-09-23; 定稿日期: 2003-12-18

基金项目: 国家自然科学基金 (30370202)

作者简介: 李银华 (1974 -), 女, 西北大学生命科学院硕士研究生。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: baoguoli@nwu.edu.cn

多数学者广泛接受。

1.2 理毛的分类

根据理毛对象可分为:自我理毛 (autogrooming) 和相互理毛 (allogrooming)^[9]。自我理毛是个体通过梳理自己的毛发捡出小颗粒 (盐粒、皮上寄生物等) 放入嘴中咀嚼或用嘴咬食;相互理毛是一个个体分开和梳理另一个个体的毛发,并不时地从分开的毛发或皮肤上捡出小颗粒放入嘴中咀嚼或用嘴咬食^[10]。

根据理毛动作可分为:舔、滑动、肤浅理毛、深层理毛、抓、擦、拣^[10-11]。

舔:只用舌头在身体表面移动而达到梳理毛发的目的,而没有其他的动作发生。

滑动:用一只或两只手对毛发进行梳理,顺着毛向进行而不触到皮肤。

肤浅理毛:将毛发弄乱,而不是梳理毛发,手像铲子一样使被理的毛发直起,可以看到毛发下的皮肤,但主要从毛发中拣出小颗粒。如果说滑动是在毛发表面上的动作,那么肤浅理毛则是穿过毛发的动作,而且是逆着毛发生长方向,这个动作可以用一只手进行也可以用双手进行。

深层理毛:分离毛发并使毛发直立,后从皮肤上拣出小颗粒,是慢而仔细的动作。肤浅理毛和深层理毛只能发生在眼睛能够看到的地方,所以在自我理毛中上背、下背、颈、脸和头部无法进行这种理毛。

抓:用手快速有力的反复摩擦一个部位,主要是对手、脚和下背的自我理毛。

擦:用手指很仔细地长时间与身体某部分接触 (皮肤的表面或无毛部分如脸部),比抓的动作慢得多。

拣:用手从毛发中和皮肤上拣出小颗粒。

2 影响相互理毛的因素

在营社会性生活的灵长类行为中,相互理毛行为是出现频率最多、花费时间最长的行为^[1],许多研究表明:相互理毛行为的发生并不是随机的,而是有一定的目的性,受亲缘关系、性别、年龄、统治地位、繁殖状况等因素的影响^[7]。

2.1 亲缘关系

Cords^[12]对未成年青猴 (*Cercopithecus mitis*) 的相互理毛研究表明,成年雌性给自己未成年子女理毛的次数多于对群内非亲生未成年子女的理毛次数;处于相同社会等级地位的未成年个体,母亲拥有未成年子女越多,未成年子女接受母亲理毛的机会越少;而在多数情况下,年龄越小的子女得到母亲理毛的机会越多。统计表明:母亲给未成年子女理毛的时间占母亲所有理毛时间的 67%。相反,未成年子女给母亲的理毛时间占未成年个体理毛时间的 83%。Defler^[13]研究豚尾猴 (*Macaca nemestrina*) 群和帽猴 (*Macaca radiata*) 群在血缘关系和非血缘关系个体之间的理毛行为分布时,发现雌性豚尾猴的理毛行为发生在有血缘关系的个体之间显著多于雌性帽猴,而雌性帽猴有相当数量的理毛发生在非血缘关系的个体中。

2.2 性别

在黑猩猩 (*Pan troglodytes*) 中,雄性参与理毛的时间比雌性长,但多数时间是雄性接受理毛,而雌性付出理毛^[6]。Cords^[12]指出:在青猴中,未成年雌性的理毛伙伴比同龄的雄性多而且经常变换理毛伙伴,它们通过互相理毛来增进友谊^[14]。Franz^[15]发现在以雌性为中心的倭

黑猩猩 (*Pan paniscus*) 中,雌性的理毛伙伴比雄性多。Missakian^[16]和 Kurland^[17]发现在日本猴 (*Macaca fuscata*) 和猕猴 (*Macaca mulatta*) 群体中,女儿给母亲理毛的次数多于儿子给母亲理毛的次数。然而在倭黑猩猩中,未成年女儿和儿子给母亲理毛的次数大致相等^[15]。

2.3 年龄

Fische *et al.*^[18]发现在白掌长臂猿 (*Hylobates lar*) 和合趾长臂猿 (*Hylobates syndactylus*) 社群中,理毛发出者的年龄与理毛持续时间的长短存在正相关 (positive correlation),年轻的个体具有相对较短的理毛时间而年长的个体具有较长的理毛时间。Franz^[15]研究倭黑猩猩时也发现成年个体比亚成年个体用于相互理毛的时间长。Cords^[14]发现青猴未成年个体用于理毛的时间明显少于成年个体,它们通过利用理毛来维持当前利益关系、实践将来社会角色的转换和保持身体清洁;而年青个体可能没有完全融入社会理毛网中,它们之间的相互理毛时间要比成年个体间相对较短。

2.4 等级制度

Fairbanks^[19]对笼养黑猩猩的观察发现,地位低的个体通过为地位高的个体进行理毛,而达到暂时提高自己在群内的等级地位。Franz^[15]的研究表明高等级的雌性倭黑猩猩对理毛伙伴具有吸引力,并且得到理毛的回合最多;在黑猩猩中,等级高的雄性个体接受其他个体理毛的回合要比等级低的雄性个体多。在川金丝猴 (*Rhinopithecus roxellana*) 中高等级雌性的婴儿在“阿姨行为”中获得更多的理毛^[14],而在短尾猴 (*Macaca arctoides*) 中理毛的发出与社会身份存在正相关,高序位的个体积极参与理毛活动,是获得和维持其统治身份 (dominant status) 的一种重要策略^[20]。另外, Seyfarth^[21]发现非洲黑脸长尾猴 (*Cercopithecus aethiops*) 喜爱和等级相近的个体形成理毛关系。但也有人认为相互理毛与等级制度的因素无关, O'Brien^[22]认为在卷尾猴 (*Cebus apella*) 中,理毛是一种互相吸引的表达,并无地位的差别,高序位的雌性个体在给其他个体长时间理毛时,并不考虑理毛对象是什么等级或是否与其有亲缘关系。

2.5 繁殖状况

相互理毛出现在交配前的活动中是最常见的行为模式^[23]。雄性通过给雌性理毛便于接近性成熟的雌性达到获得交配的机会,雌性通过给占统治地位的雄性理毛而得到交配机会^[24-25]。交配活动结束后,其相互理毛以表达爱意^[14]。任宝平等^[26]在探讨川金丝猴交配后理毛与交配成功的关系时表明,在川金丝猴中射精和雌性主动理毛之间存在一定的正相关,但交配射精后雌性主动给或不给雄性理毛存在明显的个体差异。Pusey^[27]研究黑猩猩时发现当雌性个体进入发情期,其个体发出和接受的理毛次数比平时要明显增多。Franz^[15]在研究倭黑猩猩时也指出,有子女的雌性个体之间的相互理毛明显多于没有子女的雌性个体。

3 相互理毛功能的假说

关于灵长类相互理毛的功能假说报道很多,广泛的说有三种基本的功能假说,即卫生假说、缓和假说和联盟假说。

3.1 卫生功能假说 (Hygienic functional hypothesis)

卫生功能假说认为相互理毛的功能主要是清洁毛发、除去皮肤寄生物和防止感染^[28-36]。Ghiglier^[33]和 Boccia^[37]认为自我理毛在身体各部位进行存在难易程度。因此, P éez

et al.^[19]将身体各部划分为无法进行自我理毛的部位,如头、脸、颈、上背和下背;难于进行自我理毛的部位,如尾根、胸部、体侧、肛门生殖区、上臂和腹部;易于进行自我理毛的部位,如尾梢、大腿、小腿、脚、手和前臂。独居的灵长类无法进行自我理毛的部位体外寄生虫感染率最高^[38]。许多研究表明相互理毛主要集中在无法进行自我理毛和难于进行自我理毛的部位^[30,33-35,39]。Pérez *et al.*^[19]在研究白颌白眉猴(*Cercocebus torquatus lunulatus*)时进一步证明了相互理毛主要集中在自我理毛很难达到或达不到的部位,同时发现在毛发比较厚密的部位和身体受伤的部位容易进行相互理毛。Tanaka *et al.*^[40]发现日本猴之间相互理毛主要是拣拾虱及虱卵。Borries^[34]认为长尾叶猴(*Presbytis entellus*)的自我理毛集中在易于进行的部位,相互理毛主要集中在不易进行自我理毛的地方,并在卫生假说基础上提出了补偿假说,认为相互理毛是对无法进行自我理毛的一种补偿。Reichard *et al.*^[35]从白掌长臂猿的观察中也得到相似结果。Boccia *et al.*^[41]发现一些平和种(如帽猴)的相互理毛行为遵守卫生功能假说。李保国等^[10]通过对野外川金丝猴的理毛行为分析,应用符号检验对其相互理毛是否具有卫生功能进行了验证,结果表明在无法进行和难于进行自我理毛的部位其单位面积(1%)获得相互理毛的时间除脸部(0.85%)、胸部(0.27%)、体侧(0.51%)、和上臂(0.62%)外都符合补偿假说,而在易于理毛的部位全都符合补偿假说,这说明川金丝猴的相互理毛功能主要是卫生功能。

3.2 缓和功能假说(Distensive functional hypothesis)

相互理毛也被看作是一种仪式化的平息行为,它执行着阻止潜在攻击或消除理毛接受者相互理毛中的抵触情绪及降低个体间的紧张程度和减少受到的攻击^[5]。在野生川金丝猴群中,当成员之间发生攻击或威胁行为后,被攻击或被威胁者常常给攻击或威胁者快速理毛,理毛模式是理毛者急促的跑到被理毛者的身边在对方身上快速的理几下,然后就跑开^[14]。Veà *et al.*^[18]通过对群内地位低的成年雌性白颌白眉猴的研究提出,相互理毛的目的是为了降低自己受攻击的可能性。Boccia^[42]从生理学的角度验证了相互理毛的缓和假说,通过在雌性豚尾猴体内植入探测装置,来监测不同社会环境下心率水平变化情况,结果显示接受理毛的个体心率水平比争斗过程中的心率水平明显降低,这表明相互理毛使个体的紧张程度降低。Schino *et al.*^[43]从行为学角度验证了相互理毛的缓和假说,食蟹猴(*Macaca fascicularis*)在紧张躁动时走动次数增加,通过对食蟹猴来回走动情况的记录,发现食蟹猴在相互理毛时和相互理毛后躁动不安地来回走动次数减少,因此得出相互理毛可以降低个体间的紧张气氛。相互理毛往往发生在冲突之后,被攻击者通过相互理毛来修复争斗双方之间的关系和避免再次遭到攻击^[36]。在敌对环境中,被攻击者通过给实际或潜在的攻击者理毛来缓和敌对气氛或平息争斗^[41,44,4],譬如被威胁或被攻击者为潜在或真正的攻击者理毛,或者为不参与攻击的第三者理毛,被威胁或被攻击者可以减少面对即将到来的攻击产生的紧张感^[43,45]。为非攻击者(其地位高于攻击者)理毛可以作为一种阻止攻击继续的行为模式^[4]。Silk *et al.*^[46-47]认为在帽猴群中,当一个地位低的个体正在为一个地位高的个体理毛时,被群内其他个体攻击的可能性会大大降低。总之,相互理毛在同一物种中,可以作为平息冲突或避免潜在攻击的手段,具有缓和的功能^[48-49]。冲突后,相互理毛也可以作为一种重建关系的机制发挥作用,相互理毛可以使原本紧张的关系缓和下来,争斗双方由攻击状态转变为和解状态^[2,49-52]。

3.3 联盟功能假说(Affiliative functional hypothesis)

灵长类动物间正常的相互理毛行为,是一种较为缓慢而平和的行为,表示友好的一种手段。仪式化的相互理毛行为,常常局限在身体的某些部位,动作精炼且具有象征性,已失去了原有的功能,仅为表达一种和解与友好、愿意结成联盟的信息^[14]。大量的研究表明在灵长类动物中,相互理毛是一种社会性非常强的行为,它能作为个体间友谊程度的一个重要指标^[14],同时也向接受者和种内其他成员发出一种在理毛者之间或群内希望建立联盟关系的信息^[36]。O'Brien^[22]在研究成年雌性黑带卷尾猴(*Cebus olivaceus*)中提出,理毛的频率与接近个体、结成联盟的频率相一致,在友谊性的理毛中,接受理毛和发出理毛的比率是相当的,雌性的友谊性理毛对象在较大的群体中比较小群体中多,所以理毛的总时间长,但每次理毛持续的时间是相似的。Troiso *et al.*^[53]发现相互理毛在食蟹猴中不受其他因素的影响,而是互相喜爱的一种表达方式。Hill *et al.*^[54]指出在野生的日本猴中等级关系并不影响个体间的理毛,而增加种群间的竞争可以引起群内个体之间合作加强,表现为相互理毛增多,它们通过相互理毛来结成联盟。然而相互理毛的联盟功能假说,也有研究者持不同观点,Silk^[47]在研究笼养帽猴中发现,接受理毛和建立联盟没有必然的联系,并且雌性很少支持经常给她理毛的雌性。

4 相互理毛的投入 - 收益(cost-benefit)分析

如果相互理毛在灵长类中是一个无所不在的行为,对相互理毛的双方来说,它一定和某种利益选择有关,因此理毛双方各自的投入和收益应该存在差异。通常认为发出理毛的一方(actor)投入多收益少,而接受理毛的一方(recipient)收益多投入少^[36]。

4.1 发出理毛一方的投入 - 收益分析

发出理毛一方的投入 一是注意力的投入,在相互理毛时,发出理毛的一方必须注意力集中,这时它对周围同种其他个体的警惕和对子代的照看程度都降低,同时增加了被天敌捕食的危险^[55];二是时间的投入,理毛者花费大量时间给其他个体理毛,其休息的时间就减少,这样获得食物和信息的机会也就减少^[11];三是能量的投入,积极的相互理毛使理毛发出者机体代谢率增加而消耗一定的能量^[56];四是存在被攻击的危险,当理毛发生时其发出者可能会成为攻击的目标,因为理毛接受者有可能拒绝其他个体的理毛,尤其当接受者的地位高于发出者的地位时,这种拒绝就演变成一种攻击^[57],同时没有参与理毛的其他个体与之争夺高序位的理毛伙伴而攻击发出理毛者^[58]。

发出理毛一方的收益 一是获得营养,与自我理毛一样,相互理毛捡食皮肤寄生物、盐和一些小颗粒,这可以提供给理毛者蛋白质、矿物质、维生素等营养物质^[40];二是有机会接近和获得接受理毛一方的资源。相互理毛结束后,接受理毛的一方最有可能让发出理毛的一方接近与共享它的资源(如食物和水)^[50];三是减缓个体间的紧张气氛,在敌对和非敌对环境中,相互理毛可以减缓个体的竞争压力和降低被攻击者遭受攻击后产生的紧张情绪^[45];四是结成联盟与获得支持帮助,相互理毛在参与双方建立了联盟,当发出理毛的一方遭遇困难时,接受理毛的一方可以提供给他支持和帮助^[59]。

4.2 接受理毛一方的投入 - 收益分析

接受理毛一方的投入 一是接收信息和接近资源的机会减少,当个体接受理毛时,它不能随意走动和变换姿势,享用食物和水等资源的机会就减少了^[11];二是被捕食的危险,在相互理毛过程中,接受理毛的一方感到愉悦而身心放松,就有可能对捕食者的警惕程度降低而容易被捕食^[36];三是受到理毛者的攻击,当接受理毛一方是地位低的个体时,受到理毛者攻击的可能性增加,因此地位低的个体倾向于背部(不易损伤的部位)理毛^[60]。

接受理毛一方的收益 一是除去了身体的寄生物和脏物,保持了身体的清洁,同时理毛者的触摸和拍打使接受者感到愉快和舒服^[61];二是重新认定和保持等级地位,如果发出理毛的一方在群内有一定的地位,接受理毛的一方就会显示出与理毛者有相似的地位从而维护自己的地位;如果受到高地位个体的理毛,接受者可暂时的提高它在群中的地位^[59];三是避免被攻击,在敌对状态下,把身体的后部提供给真正的或潜在的攻击者,使得相互理毛成为一种屈从姿势,可以有效地阻止真正的或潜在的攻击^[62]。

综上所述,相互理毛行为在灵长类动物中广泛存在不仅是卫生功能的需要,更是个体之间、种群之间体现社会关系的一种重要形式。相互理毛与个体的性别、年龄、社会等级、亲缘关系及繁殖状况有密切的关系,并且不同的物种相互理毛的功能相似或相异。在灵长类相互理毛的三种功能假说中,卫生功能假说比较容易验证,已经被许多学者所认可,而缓和功能假说和联盟功能假说比较难于验证,这将需要我们今后对此进行更深入的研究。同时,相互理毛的双方投入 - 收益分析有利于了解个体之间关系和灵长类复杂的社会关系,这对进一步研究物种的保护与调控起到重要作用。

参考文献:

- [1] Dunbar RMI. Primate Social Systems[M]. London: Croom Helm, 1988.
- [2] Lindburd DG. Grooming behavior as a regulator of social interaction in rhesus monkeys[A]. In: Carpenter CR ed. Behavioral Regulator of Behavior in Primates [M]. Lewisburg: Bucknell University Press, 1973, 124—128.
- [3] Borries C. Weaving a tight social net: allogrooming in free ranging female langurs (*Presbytis entellus*) [J]. Int J Primatol, 1994, 15(3): 421—443.
- [4] Sade DS. Some aspects of parent-offspring relations in a group of rhesus monkeys with a discussion of grooming[J]. Am J Phys Anthropol, 1965, 23: 1—18.
- [5] Terry RL. Primate grooming as a tension reduction mechanism[J]. J Psych, 1970, 76: 129—136.
- [6] Godall J. The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior[M]. Cambridge, Massachusetts: Belknap Press of Harvard University Press, 1986.
- [7] Maestriperi D. Vigilance costs of allogrooming in macaque mothers[J]. Amer Nat, 1993, 141(5): 744—753.
- [8] Ve àJJ, P éez PA, Baldellou M et al. Cost-benefit analysis of allogrooming behaviour in *Cercocebus torquatus lunulatus* [J]. Behav, 1999, 136: 243—256.
- [9] P éez PA, Ve àJJ. Functional implications of allogrooming in *Cercocebus torquatus* [J]. Int J Primatol, 2000, 21(2): 255—267.
- [10] 李保国, 张鹏, 渡边邦夫, 等. 川金丝猴的互相理毛行为是否具有卫生功能[J]. 动物学报, 2002, 48(6): 707—715.
- [11] P éez PA, Ve àJJ. Allogrooming behavior in *Cercocebus torquatus*: The case for the hygienic functional hypothesis [J]. Primates, 2000, 41(2): 199—207.
- [12] Cords M. Grooming partners of immature blue monkeys (*Cercopithecus mitis*) in the kakamega forest, Kenya [J]. Int J Primatol, 2000, 21(2): 239—253.

- [13] Defler TR. Allogrooming in two species of macaques (*Macaca nemestrina* and *Macaca radiata*) [J]. *Primates*, 1978, 19: 153—167.
- [14] 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, 67—170.
- [15] Franz C. Allogrooming behavior and grooming site preferences in captive bonobos (*Pan paniscus*): Association with female dominance[J]. *Int J Primatol*, 1999, 20(4): 525—543.
- [16] Missakian EA. Mother-offspring grooming relations in rhesus monkeys[J]. *Arch Sex Behav*, 1974, 3: 135—141.
- [17] Kurland JA. Kin selection in the Japanese monkey. In: contributions to Primatology[M], Basel: S. Karger, 1977, P. 12.
- [18] Fische JO, Geissmann T. Group harmony in gibbons: Comparison between white-handed gibbon (*Hylobates lar*) and Siamang (*Hylobates syndactylus*) [J]. *Primates*, 1990, 31(4): 481—494.
- [19] Fairbanks LA. Relationships among adult females in captive vervet monkeys: Testing a model of rank-related attractiveness[J]. *Anim Behav*, 1980, 28: 853—859.
- [20] De Waal FBM, Luttrell LM. Mechanisms of social reciprocity in three primate species: symmetrical relation characteristics or cognition[J]. *Ethology and Sociobiology*, 1988, 8: 101—118.
- [21] Seyfarth RM. The distribution of grooming and related behaviors among adult females vervet monkeys[J]. *Anim Behav*, 1980, 28: 798—813.
- [22] O'Brien TG. Allogrooming behavior among female wedge-capped capuchin monkeys[J]. *Anim Behav*, 1993, 46: 499—510.
- [23] Yerkes RS. Genetic aspects of grooming: a socially important primate behavior pattern[J]. *J Soc Psych*, 1933, 3: 3—25.
- [24] Michael RP, Herbert J. Menstrual cycle influences grooming behavior and sexual activity in the rhesus monkey[J]. *Science*, 1963, 140: 500—501.
- [25] Gosen C. On the function of allogrooming in old world monkeys. In: Chiarelli AB, Corvuccini RS eds. *Behavior and Sociobiology* [M]. Berlin: Springer Verlag, 1987, 110—120.
- [26] 任宝平, 夏述忠, 李庆芬, 等. 圈养雄性金丝猴交配模式[J]. *动物学报*, 2002, 48(5): 577—584.
- [27] Pusey AM. Behavioral changes at adolescence in chimpanzees [J]. *Behav*, 1990, 115(3—4): 203—246.
- [28] Doyle GA. Behavior of prosimians. In: Serier AM, Stollonitz F eds. *Behavior of Nonhuman Primates: Modern Research Trends* [M]. New York: Academic Press, 1974, 155—353.
- [29] Dixon AF, Seruton DM, Herbert J. Behavior of the talapoin monkey (*Miopithecus talapoin*) studies in the laboratory[J]. *J. Zool*, 1975, 176: 177—210.
- [30] Hutchins M, Barash DP. Grooming in primates: implications for its utilitarian function[J]. *Primates*, 1976, 17: 145—150.
- [31] Barton RA. A comparative study of grooming interactions in primates [J]. *Primates*, 1983, 24: 26—36.
- [32] Barton RA. Grooming site preferences in primates and their functional implications [J]. *Int J Primatol*, 1985, 6(5): 519—532.
- [33] Chiglieri MP. The *Chimpanzees* of Kibale Forest: In: A field study of ecology and social structure [M]. Columbia: Columbia University Press, 1984.
- [34] Borries C. Grooming site preferences in female langurs (*Presbytis entellus*) [J]. *Int J Primatol*, 1992, 13: 19—32.
- [35] Reichard U, Sommer V. Grooming site preferences in white-handed gibbons (*Hylobates lar*) [J]. *Primates*, 1994, 35: 369—374.
- [36] Pérez PA, Veà JJ. Cost-benefit analysis of allogrooming behavior in primates[J]. *Primates*, 1998, 50: 15—37.
- [37] Boccia ML. A function analysis of social grooming patterns through direct comparison with self-grooming in rhesus monkeys[J]. *Int J Primatol*, 1983, 6(5): 399—418.
- [38] Curtin R. Socioecology of common langur (*Presbytis entellus*) in Nepal, Himalaya [D]. Berkeley: University of California Berkeley, 1975.
- [39] Buettner-Janusch J, Andrew RK. Use of incisors by primates in grooming[J]. *Am J Phys Anthropol*, 1962, 20: 127.
- [40] Tanaka I, Takefushi H. Elimination of external parasites (lice) is the primary function of grooming in free-ranging Japanese macaques[J]. *Anthropol Sci*, 1993, 101(2): 187—193.
- [41] Boccia ML. The physiology of grooming: a test of the tension reduction hypothesis[J]. *Amer J Primatol*, 1987, 12: 330.
- [42] Boccia ML, Reite M, Laudenslager M. On the physiology of grooming in a pigtail macaque: brief communication[J]. *Physiol Behav*, 1989, 45: 667—670.

- [43] Schino G, Scucchi S, Maestripieri D, Turillazzi PG. Allogrooming as a tension reduction mechanism: A behavioral approach[J]. *Am J Primatol*, 1988, 16 (1): 43—50.
- [44] Furuya Y. Grooming behavior in wild Japanese monkeys[J]. *Primates*, 1957, 1: 47—68.
- [45] Schino G, Maestripieri D, Scucchi S, Turillazzi PG: Social tension in familiar and unfamiliar pairs of long-tailed macaques [J]. *Behav*, 1990, 113(3—4): 164—272.
- [46] Silk JB, Samuels A, Rodman P. The influence of kinship, rank and sex on affiliation and aggression between adult female and immature bonnet macaques (*Macaca radiata*) [J]. *Behav*, 1981, 78: 111—137.
- [47] Silk JB. Altruism among female *Macaca radiata*: explanations and analysis of patterns of grooming and coalition formation [J]. *Behav*, 1982, 79: 162—168.
- [48] Sade DS. An ethogram for rhesus monkeys: Antithetical contrasts in posture and movement [J]. *Am J Phys Anthropol*, 1973, 38: 537—542.
- [49] Gust DA, Gordon TP. Conflict resolution in sooty mangabeys[J]. *Anim. Behav*, 1993, 46: 685—694.
- [50] de Waal FB. Peace making among primates[M]. Cambridge: Harvard University Press:1989.
- [51] Ren RM, Yan KM, Su YY. The reconciliation behavior of golden monkeys *Rhinopithecus roxellana* [J]. *Primates*, 1991, 32 (3): 321—327.
- [52] Aureli F, van Schaik CP. Post-conflict behavior in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): The social events [J]. *Ethology*, 1991, 89(20): 89—100.
- [53] Troiso A, Schino G, Aureli F. Allogrooming and interindividual proximity in two species of macaques (*Macaca fascicularis* and *Macaca nemestrina*) [J]. *Behav*, 1989, 86: 196—207.
- [54] Hill DA, van Hooff J. Affinitive relationships between males in group of nonhuman primates: a summary [J]. *Behav*, 1994, 130: 143—149.
- [55] Cohelo AM. Time and energy budgets [A]. In: Mitchell G, Erwin J. (eds) *Comparative Primate Biology* [C]. New York, 1986.
- [56] Cohelo AM, Bramblett CA. Behavior of the genus *Papio*: ethogram, taxonomy, methods and comparative measures [A]. In: Seth P K, Seth S (eds). *Perspectives in Primate Biology*, [C]. New Delhi: Today and Tomorrow's Printers and Publishers, 1989, 3: 117—140.
- [57] Seyfarth RM. A model of social grooming among adult female monkeys [J]. *J Theor Biol*, 1977, 65: 671—698.
- [58] Aureli F, Condolisi C, Cozzolino R, Scucchi S. Agonistic tactics in competition for grooming and feeding among Japanese macaques [J]. *Folia Primatol*, 1992, 58(3): 150—154.
- [59] Seyfarth RM. Grooming and competition in primates [A]. In: Hinde R A (ed.). *Primate Social Relationships* [C]. Oxford: Blackwell, 1983, 182—190.
- [60] Boccia ML, Rockwood B, Novar MA. The influence of behavioral context and social characteristics on the physical aspects of social grooming in rhesus monkeys [J]. *Int J Primatol*, 1982, 3 (1): 91—108.
- [61] Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Struhsaker TT. Sex and friendship in baboons [M]. New York: Aldine Publishing Company, 1985.
- [62] Mackenna J. Biosocial functions of grooming behavior among common Indian langur monkeys (*Presbytis entellus*) [J]. *Am J Phys Anthropol*, 1978, 48: 503—510.

INFLUENCING FACTORS, FUNCTIONS AND BENEFIT ANALYSIS OF ALLOGROOMING IN PRIMATES

LI Yin-hua¹, LI Bao-guo¹

(1. Department of Biology, College of life Science, North University, Xi'an 710069)

Abstract: Grooming behavior is one of the main contents in animal behavior research. According to its objects, the grooming consists of autogrooming and allogrooming. Nowadays, it is believed that it is important social behavior in primates, and related to social parameters (such as sex, age, kinship and reproduction). Meanwhile, it is found that allogrooming serves a number of social functions. In order to study allogrooming behavior deeply, this review expands the classification of grooming, the influencing factors, the functional hypothesis and the cost-benefit analysis of allogrooming behavior.

Key words: Primates; Allogrooming; Influencing factors; Functions; Cost-benefit

消息与动态

《〈人类学学报〉文献索引 1982 - 2001》

《〈Acta Anthropologica Sinica〉Bibliography Index 1982 - 2001》发行

此索引是《人类学学报》自 1982 年创刊以来 20 年间的文献索引,涉及论文约 1000 篇,其中灵长类 64 篇,古人类 167 篇,今人类 464 篇,旧石器考古学 179 篇,年代测定 40 篇,地层、哺乳动物、古气候 56 篇,其他 6 篇,共 222 页,精装,定价 100 元。读者如需购买,请汇款(每本 100 元,外加挂号邮寄费 6 元,共 106 元)至北京 643 信箱《人类学学报》编辑部(邮编 100044)邵颖收。款到即可把书寄出。汇款时请写清楚收件人姓名、地址、邮编、电话或 E-mail。

(编辑部)

1) Correspondence: Li Bao-guo, E-mail: baoguoli@nwu.edu.cn.