

SAMARBEJDETS NATUR HOS MENNESKET OG ANDRE ABER

Jill T. Byrmit¹

Mennesket (Homo sapiens) er en usædvanligt samarbejdende art. Verden over, fra vildtjægere i Arktis til it-specialister i Danmark, indgår mennesker i komplekse og fluktuerende konstellationer af formelle og uformelle fællesskaber, der har til formål at samarbejde om løsningen af opgaver, der er til gavn for andre end blot det enkelte individ. De samarbejdende fællesskaber hos mennesket involverer ofte individer, der ikke er i familie med hinanden, skønt der findes stor kulturel variation i, med hvem og under hvilken form individer i en gruppe forventes at samarbejde (Boyd & Richerson, 2009). Netop det faktum, at menneskeligt samarbejde i vid udstrækning finder sted mellem individer, der ikke er blodsbeslægtede, har udfordret de traditionelle evolutionære forklaringer på den fylogenetiske udvikling af prosocial adfærd.

Nøgleord: menneskeligt samarbejde, prosocial adfærd, komparativ psykologi

1. Introduktion

1.1. Inklusiv fitness og kin-altruisme

Biologen William Hamilton gjorde allerede i starten af 60'erne (Hamilton, 1964) opmærksom på, at de traditionelle individ-orienterede selektionsmekanismer (Darwin, 1859/1999) ikke lod til at kunne dække hele området af måder, hvorpå gener succesfuldt kunne blive videreført. Han præsenterede i stedet den epokegørende teori om inklusiv fitness, der redegør for, hvordan der evolutionært kan selekteres for hjælpeadfærd og uselvskhed i grupper af artsfæller, hvis det enkelte individs prosociale adfærd rettes mod genetisk beslægtede andre. Herigennem vil individets anlæg for prosocialitet kunne føre til større overlevelsese- og reproduktionssucces hos de familiemedlemmer, han eller hun hjælper. Da disse anlæg i en vis udstrækning må forventes også at forekomme hos de genetisk beslægtede individer, der hjælpes, vil anlæg for prosocialitet blive ført videre i løbet af artens udviklingshistorie, selv hvis hjælpeadfærden har ført til kortsigtede tab for det hjælpende individ.

1 Jill T. Byrmit, ph.d., adjunkt, Institut for Psykologi, Syddansk Universitet. E-mail: jbyrmit@health.sdu.dk

Hos andre aber end mennesket, såsom for eksempel bavianer (*Papio cynocephalus*) (Smith, Alberts & Altmann, 2003), marekatte (*Cercopithecus aethiops*) (Cheney & Seyfarth, 1990) og rhesusaber (*Macaca mulatta*) (Widig, Nurnberg, Krawczak, Streich & Bercovitch, 2002), er der fundet en del eksempler på, at blodsbeslægtede individer opfører sig prosocialt over for og ønsker at indgå i samarbejde med hinanden, selv når det kortsigtet måske bedre kunne betale sig at handle selvisk. Mange af abe-arternes samarbejdshandlinger er centreret omkring at yde social støtte til og indgå i koalitioner med familiemedlemmer under konflikter med andre flokmedlemmer (Preston & de Waal, 2002). Konflikter blandt familiegrupper af aber kan være voldsomme, og deltagelse i sådanne kan bringe det enkelte individ i fysisk udsatte situationer, der ville være undgået, hvis individet havde handlet selvisk og holdt sig ude af konflikten. Et mere ekstremt eksempel på kortsigtet uselvished omkring dyrebare ressourcer kan man imidlertid finde hos en anden dyreart end blandt aberne, nemlig hos vampyrflagermusene (*Desmodus rotundus*). Vampyrflagermus lever af blod og dør, hvis de ikke drikker blod to dage i træk, og hos vampyrflagermus ses en meget høj grad af prosocial adfærd, hvor individer jævnligt "donerer" blod til hinanden ved at gylpe blod op til artsfæller, der er ved at dø af blodmangel (Wilkinson, 1984; 1990). Da blodet er dyrebart for såvel det individ, der gylper op, som det, der modtager blod, er der meget på spil for begge, og den, som donerer blodet, risikerer selv at dø af blodmangel ved at give blodet væk. De vampyrflagermus, der deler med hinanden, er ofte genetisk beslægtede med hinanden, hvorfor man må formode, at de prosociale anlæg, der fører til, at det ene individ gavmildt donerer kostbart blod, vil blive videreført (fordi anlægget også findes hos dette individs familiemedlemmer), selv hvis handlingen betyder, at det donerende individ dør, men den, som modtog blod, overlever.

Men hvordan skal vi forklare samarbejde og prosociale handlinger hos individer, der ikke er genetisk beslægtede med hinanden, og især den høje forekomst af samarbejde blandt ubeslægtede, der hyppigt ses hos mennesket?

1.2. Reciprok altruisme

Ifølge teorien om *reciprok altruisme* (Trivers, 1971) vil samarbejde blandt ubeslægtede kunne opstå, hvis et individs prosociale handlinger fører til, at de individer, der har gavn af de prosociale handlinger, vil gøre gengæld i fremtiden, hvorfor det på langt sigt kan betale sig at handle kortsigtet uselvisk. En slags 'noget for noget'. Reciprok altruisme øger individets overlevelses- og reproduktionsmuligheder ved at åbne op for indgåelse af mangeartede typer samarbejdskonstellationer, der ikke forudsætter genetisk slægtskab. "Valutaen", der handles med ved reciprok altruisme, er ikke den indirekte transmission af fælles genanlæg som ved inklusiv fitness, men i stedet oprettelse af en slags sociale "konti" hos hinanden, hvor man i gode tider har rollen som den sociale debitor og i dårlige tider er den sociale kreditor.

Reciprok altruisme er fundet hos en del abe-arter såsom bavianer, marekatte, chimpanser (*Pan troglodytes*) og flere slags silkeaber (fx *Callithrix jacchus* og *Saguinus oedipus*), men også hos en række andre dyr som visse hvaler og fugle (se fx Brosnan & de Waal, 2002; se også Connor, 2010, for eksempler). Det er også fundet hos de tidligere nævnte vampyrflagermus, hvor der ud over at ske bloddonationer mellem beslægtede individer også handles med ubeslægtede på baggrund af, hvem der tidligere har givet én blod, når man manglede (Wilkinson, 1984).

Den reciprokke altruisme er betinget af flere forskellige forhold. Man må kunne holde socialt regnskab med, på hvilke konti man har sat ind og hævet. Med andre ord må man kunne erindre, hvem i flokken der tidligere er udvekslet tjenester med. Det er også væsentligt at have god hukommelse for, hvem der tidligere har forsøgt at unddrage sig at skulle betale tilbage (snyderne). Da mange typer samarbejde forudsætter, at individer bidrager med forskellige typer indsatser på forskellige tidspunkter i situationen, vil der på mange givne tidspunkter være kortvarige ubalancer i, hvor meget samarbejdspartnerne har sat ind på den sociale konto. Derfor må en god samarbejdspartner i hvert fald for en stund være villig til at sætte ind på den sociale konto uden øjeblikkeligt at forvente noget til gengæld og have tillid til, at de andre vil betale tilbage engang i en ikke nærmere defineret fremtid. Dertil må der forekomme høj motivation for – en drift og rettethed imod – at ville dele ud af sine ressourcer og hjælpe andre. Motivation for hjælpsomhed betyder imidlertid meget lidt for et succesfuldt, strategisk samarbejde, hvis individet ikke er i stand til at læse, hvad der skal samarbejdes om, og hvordan dette samarbejde skal ske.

I nærværende artikel præsenteres den menneskelige samarbejdsnatur ud fra et komparativt psykologisk perspektiv. Der vil blive redegjort for den menneskelige motivation for samarbejde og sammenlignet med motivationen hos andre aber end mennesket. Endvidere vil der blive foretaget en analyse af mennesket og andre abers kognitive evner til at aflæse nogle af samarbejdets komponenter, og der vil kort blive introduceret nyere fund, der er gjort med andre dyr end aberne.

2. Menneskets og andre abers motivation for generøsitet og hjælpsomhed

Omfattende grader af dele-adfærd og samarbejde hos mennesker finder sted overalt på jorden (Kaplan & Gurven, 2005). Det er ikke et menneskeligt særtræk at være generøs og dele. Mange dyrearter, såvel pattedyr som andre dyreordener, deler med artsfæller, skønt måden, der deles på, varierer mellem dyrearter (Brown & Mack, 1978; de Waal, 2000). Pattedyr deler føde med deres afkom, og det samme gør en lang række andre dyr såsom fugle. En hel del dyr deler endvidere føde med andre familiemedlemmer end deres

unger, hyppigt med deres mage, som det især ses hos fugle (von Bayern, de Kort, Clayton & Emery, 2007), hvor forældreparret skiftes til at ligge på æg. Udbredt deleadfærd ses også hos dyr som løver (*Panthera leo*) og ulve (*Canis lupus*), hvor enkelte flokmedlemmer hjembringer jagtudbytte til resten af flokken, med hvem de enten er blodsbeslægtede eller deler yngelpleje-omsorg (Schaller & Lowther, 1969). Hos mennesket deles der imidlertid ofte med gruppemedlemmer, med hvilke der hverken er genetisk slægtskab eller fælles ansvar for yngelpleje (Barrett, Dunbar & Lycett, 2002), skønt familiedlemmer tværkulturelt ofte har en særlig forrang frem for andre (Kaplan & Gurven, 2005).

Den menneskelige deleadfærd er blevet belyst på flere forskellige måder. Et oplagt sted at begynde er at se nærmere på menneskets motivation for at ville dele sin føde med andre.

2.1. Fødedeling og generøsitet

I vores evolutionære fortid har føden været knap, og intet har været mere centralt at skulle dele end mad. Dette er stadig gældende for milliarder af mennesker kloden over, der hver eneste dag skal bruge betydelige mængder energi på at erhverve sig føde. Det er også tilfældet for alle vilde dyr, hvorfor fødedeling er et godt komparativt analyseområde til at udsige noget om basal hjælpsomhed og generøsitet.

Fødedeling finder sted i alle typer af undersøgte kulturer på kloden (Betzig & Turke, 1986; Damas, 1972; Gould, 1967; Hart, 1978; Hill, 2002). I de post- og senmoderne kulturer har delingsadfærden antaget høje abstraktionsniveauer, når der doneres føde indirekte gennem storstilede pengeindsamlingskampagner. Her deles der med mennesker, som vi ikke kender og aldrig kommer til at kende, og som med overvældende stor sandsynlighed aldrig kommer til at betale tilbage på nogen form for social konto i vores liv.

Spørgsmålet er imidlertid, om mennesket opfører sig så generøst ud fra en dybereliggende, stærk motivation for at dele og hjælpe, eller om der er andre kræfter på spil. Alle kulturer kloden over har stærke normer og tabuer forbundet med en manglende vilje til at dele (fx Marlowe, 2004a; 2004b), og måske den gradvise udvikling af disse normer overhovedet er en forudsætning for, at mennesket kan indgå i samfundsmæssige fællesskaber (Boehm, 1999; 2000).

En måde, hvorpå dette er forsøgt nærmere belyst, er ved hjælp af såkaldte spil-eksperimenter inden for de økonomiske videnskaber (Camerer & Thaler, 1995). I et meget benyttet spil-eksperiment, Ultimatumspillet, skal to forsøgsdeltagere, en såkaldt *fordeler* og en *respondent*, deles om en sum penge, der doneres af forsøgslederen. Ofte er beløbet højt, for eksempel hvad der svarer til 1000 danske kroner, så det er en dyrebar ressource, der er på spil mellem deltagerne. Forsøgsdeltagerne kender ikke hinanden forud for forsøget og bliver under forsøget typisk placeret i hvert sit lokale. Fordeleleren får at vide, at han/hun kan dele pengene helt efter egen lyst, men re-

spønden skal svare ja til fordelingen, før forsøgsdeltagerne rent faktisk kan modtage pengene. Hvis respondenterne svarer nej, mister såvel respondent som fordelere pengene. Årtiers forskning har vist, at fordelere, skønt der eksisterer betragtelige forskelle i kulturene imellem (Henrich, Boyd, Bowles, Camerer & Fehr, 2001; Henrich et al., 2006), gennemsnitligt tilbyder omkring 40-45 % af den samlede sum til respondenterne i Ultimatumspillet. Med andre ord lader mennesket til at give meget mere væk, end vi er nødt til.

Resultater som disse kunne tolkes som et bevis på, at mennesket generelt er motiveret for retfærdig deling med andre, men hvad hvis fordelerne ikke er uselviske, men snarere strategisk selviske? Respondenter viser sig generelt at takke nej til tilbud, der går under 20-30 % af den samlede sum penge, så måske fordelerne er så gode til at sætte sig i respondenternes sted, at de på forhånd regner ud, at de må tilbyde en højere sum, end de egentlig har lyst til, for at sikre sig et "ja tak" fra respondenterne. I et andet spil, Diktatorspillet (Forsythe, Horowitz, Savin & Sefton, 1994), hvor respondenter ikke har indflydelse på spillens udfald, men må tage imod alt, hvad de tilbydes, er fordelerne langt mindre generøse og tilbyder 0 kroner i hen ved en tredjedel af alle forsøg! Interessant nok er det tilsyneladende vigtigere for fordelerne i Diktatorspillet at fremstå som gode og retfærdige mennesker end at handle godt og retfærdigt. Hvis de overvåges, mens de skal fordele beløbet, giver de langt højere beløb, end hvis de skal fordele uovervåget (Bateson, Nettle & Roberts, 2006; Semmann, Krambeck & Milinski, 2004).

Alt efter temperament kan man vælge at tolke Diktatorspillet som bevis på menneskets grådighed eller generøsitet: En tredjedel giver 0 kroner, men to tredjedele giver trods alt over 0 kroner, hvor de kunne have undladt at give noget som helst. Uanset om man hælder mest til tolkninger, der påpeger, at glasset er halvt tomt, eller tolkninger, der påpeger, at glasset er halvt fyldt, så siger resultater som disse i hvert fald noget om, at samarbejde har været så centralt i den menneskelige udviklingshistorie, at der er blevet udviklet stærke psykologiske mekanismer (såsom fx motivationen for at have et godt omdømme) til at understøtte os i at forsøge at gå den gavmilde frem for den grådige vej.

2.2. Delingsadfærd hos andre aber end mennesket

Igennem de sidste 20 år er der foretaget ret omfattende international forskning omkring delingsadfærd hos andre aber end mennesket, blandt andet menneskets allernærmeste slægtninge, menneskeaberne chimpanser og bonoboer (*Pan paniscus*), men også abe-arter, med hvilke mennesket har et fjernere fylogenetisk slægtskab, såsom den sydamerikanske capuchinerabe (*Cebus apella*) og diverse silkeaber. Forsøgene har givet os indsigt i flere forskellige ting omkring den menneskelige samarbejdsnatur i forhold til andre dyr. Først og fremmest er mennesket langt fra den eneste abe, der velvilligt deler med andre i de økonomiske spil-eksperimenter. Dernæst tager delingsadfærden hos mennesket former, der på nogle punkter er langt

mere sammenlignelige med fjernere beslægtede aber end med menneske-
aberne.

Fødedeling finder sted hos mange abe-arter i naturen. Hos chimpanser og bonoboer har man observeret fødedeling på alle forsøgsstationer, og fødedeling finder sted blandt såvel beslægtede som ubeslægtede flokmedlemmer (Jaeggi, Stevens & van Schaik, 2010; Mitani, 2009). Kontrollerede eksperimenter i fangenskab har bekræftet den høje grad af fødedeling. I et typisk fødedelingsforsøg præsenteres en flok chimpanser eller bonoboer for et fødeemne, der potentielt kan monopoliseres af et enkelt individ, men også kan deles blandt flere (fx Byrnit, Høgh-Olesen & Makransky, in press; de Waal, 1987; 1989). Fødedelingsforsøg har påvist, at deling finder sted i omkring 40-60 % af alle interaktioner. Endvidere foregår fødedelingen i en atmosfære af fred og mangel på aggression. Dette er bemærkelsesværdigt i forhold til en del andre abe-arter, såkaldte Gammel Verdens-aber såsom mandriller (*Papio sphinx*) og forskellige makak-arter (*Macaca fascicularis*, *Macaca sylvanus*), hvor højere rangerede individer truer eller presser sig til at blive fødebesiddere og sidenhen monopoliserer maden aggressivt (Høgh-Olesen, 2004). Dette er forståeligt, hvis man anlægger betragtningen, at der i løbet af abernes evolutionshistorie kan være sket en fortløbende selektion af egenskaber, der gør os i stand til at dele noget så centralt for overlevelse som føde med hinanden i fred og ro. Den fredelige deling hos vores nærmeste abe-slægtninge vil således kunne tolkes som en forløber for delingsadfærden hos mennesket.

Der er imidlertid blevet rejst tvivl om, hvorvidt chimpanser og bonoboer er så gode til at dele, fordi de er altruistisk motiverede for det, eller om det snarere skyldes, at tiggeriet fra flokmedlemmer er så intenst, at fødebesidderen har svært ved overhovedet at komme til at spise, før en vis grad af deling har fundet sted (Gilby, 2006). En måde, hvorpå dette er blevet undersøgt nærmere, er igennem udgaver af de økonomiske spil-lege, der kan benyttes af andre aber end mennesket (se Brosnan, 2009, for en oversigtsartikel). I disse udgaver har aberne mulighed for at vælge at undlade at dele, idet de sidder adskilt med tremmer fra en artsfælle. I sådanne forsøg ses det, at visse abe-arter, eksemplarisk demonstreret med capuchiner-aben, er meget delingsvillige, selv når de ikke er udsat for pres fra andre aber. De vil frivilligt lade mad ligge, så andre kan komme til det, vil aktivt donere mad til en medspiller og er meget opmærksomme på, at belønning sker med rimelighed (Leimgruber et al., 2014).

Det er bl.a. undersøgt, hvordan capuchiner-aber reagerer, hvis de behandles uretfærdigt (Brosnan & de Waal, 2003). De deltagende aber er placeret i bure ved siden af hinanden med frit udsyn til, hvad der sker hos nabo-aben. Aberne er forud for forsøget trænet i, at de, hvis de udfører et stykke arbejde (såsom at aflevere en sten i buret til forsøgslederen), bliver belønnet med en godbid, dog en relativt kedelig godbid som for eksempel et stykke agurk. Under forsøget udfører den ene abe som sædvanligt sin opgave, men bliver nu pludselig belønnet med en langt bedre godbid end agurken, for eksempel

en lækker drue. Stor er begejstringen, og næste abe sidder nu spændt klar til at udføre sin opgave, så også den kan modtage en drue – blot for at blive belønnet med et kedeligt stykke agurk. Forsøget viser, at capuchiner-aber reagerer, som ganske mange mennesker ville: med stor irritation og modvilje. Aberne nægter simpelthen at arbejde med den forsøgsleder, der behandler dem så uretfærdigt.

Ud over hos capuchiner-aber er meget positive fødedelingsresultater også fundet med en del Nye Verdens-aber såsom hvidøret silkeabe og paryksilkeaber (Burkart, Fehr, Efferson & van Schaik, 2007; Cronin, Schroeder & Snowdon, 2010), nogle små aber fra Sydamerika, der er fjernt beslægtede med mennesket. Resultaterne med chimpanser og bonoboer har overraskende vist sig at være mere blandede, når individer fra disse arter mere frit kan vælge, om der skal deles. Visse forsøg har vist høje grader af frivillig deling, andre det modsatte (Brosnan et al., 2011; Hamann, Warneken, Greenberg & Tomasello, 2011; Milinski, 2013; Proctor, Williamson, de Waal & Brosnan, 2013a; 2013b). Dette har ført til en af de førende teorier nu om dage, der foreslår, at aktiv delingsadfærd hos voksne aber (heriblandt hos mennesket) kun er blevet udviklet hos arter, hvor delt forældreskab er påkrævet (Jaeggi & van Schaik, 2011). Evnen til generøsitet og samarbejde tænkes således ikke sket i fylogenetisk progression frem mod mennesket, men er opstået evolutionært uafhængigt hos forskellige dyrearter, der deler det karakteristika, at de er fælles med en eller flere partnere om forældreomsorgen.

2.3. Forældreskab og gruppesamhörighed

Hos den overvejende majoritet af aber er det næsten udelukkende moderen, der udviser omsorg for ungen (Altmann, 1987), og da abeunger er meget lang tid om at nå selvstændighed, er dette en ganske krævende opgave. Menneskefædre fra alle kulturer er i en eller anden form aktive omkring omsorgen for unger, idet de enten deltager i selve den fysiske pleje af ungen (stor variation findes her mellem kulturer) eller sørger for mad, beskyttelse og andre fornødenheder for ungen (Gray & Anderson, 2010).

Hypotesen om delt forældreskab bekræftes af den høje grad af fødedeling, der ses hos silkeaberne. Silkeaberne har meget aktive fædre, der bærer ungerne omkring fra de er helt små og er lige så aktive i omsorgen som mødrene, hvis ikke mere. Naturlige observationer viser desuden, at silkeaberne udmærker sig ved at foretage sig typer af fødedeling, som er sædvane hos mennesket, men omtrent helt fraværende hos chimpanser og bonoboer: De deler aktivt føde med hinanden ved at et individ overrækker mad til et andet. Hypotesen om delt forældreskab er udfordret af den store grad af delingsadfærd hos capuchiner-aber, der ikke praktiserer delt forældreskab. Andre typer teorier (fx Schaller & Lowther, 1969; Tomasello, Carpenter, Call, Behne & Moll, 2005) har foreslået, at samarbejdsviljen og generøsiteten er relateret til at skulle deltage i jagt sammen (mennesket og chimpansen ville passe her) eller på anden vis hænger sammen med at besidde høje socio-kognitive

funktioner (foruden mennesket, chimpansen og bonoboen er også capuchiner-aben bredt kendt for dette).

Uanset hvad der måtte være den evolutionære baggrund for samarbejdets natur, har man for nylig fundet sammenhænge mellem samarbejde og fysiologiske mål for veltilpashed og trivsel. Chimpanser, der deltager i fødedeling, har for eksempel vist sig at have højere niveauer i blodet af oxytocin (et stof, der virker fremmende for at danne tætte bånd til artsfæller), end når de foretager sig andre sociale aktiviteter såsom at pelspleje hinanden (Wittig et al., 2014). Ligeledes er der fundet fysiologiske tegn på utilpashed og stress hos bonoboer, når de introduceres for en fødedelings-situation, der lægger op til konkurrence (Hohmann, Mundry & Deschner, 2008).

3. Menneskets og andre abers evne til at “tankelæse”

Motivation for at dele med og hjælpe hinanden gør ikke i sig selv samarbejde muligt. Hvis man skal samarbejde om et fælles projekt, uanset hvor simpelt det er, må man være i stand til at forstå noget om hinandens perspektiv på den fælles situation. En af måderne, man har undersøgt evnen til at tage andres perspektiv, er ved brug af paradigmer inden for *theory of mind* (ToM)-forskningen.

3.1. ToM og objekt-valgs-forsøget

ToM er evnen til at tillægge sig selv og andre levende væsener ønsker, tanker og intentioner; at vide, at jeg selv og andre har følelsesmæssige og mentale processer, der resulterer i handlinger og måder at anskue livet på (se Wellman, 1990, for oversigt). Interessant nok blev ToM først præsenteret i forbindelse med studier af chimpanser (Premack & Woodruff, 1978), ikke mennesker, og har siden udviklet sig til et vigtigt begreb inden for psykologien. Inden for den komparative psykologi har særligt ét paradigme vundet stort indpas, det såkaldte objekt-valgs-forsøg, og inden for de sidste 20 år er der blevet foretaget en omfattende række undersøgelser af mange forskellige dyrearters præstationer med brug af dette forsøg. Så forskelligartede dyr som for eksempel hunde (*Canis familiaris*), elefanter (*Elephas maximus*), flagermus, delfiner (*Tursiops truncatus*) og ravne (*Corvus corax*) er blevet undersøgt (se Miklósi & Soproni, 2006, for en oversigt), men for nærværende artikels formål er det primært resultaterne fra forsøg med aber, der er af relevans (se Byrmit, 2015 for oversigt), samt de forsøgsresultater, der er fundet med hunde, da denne sammenligning illustrerer centrale dynamikker, der er i spil, når samarbejdspartnere skal være i stand til at forstå hinandens intentioner.

Objekt-valgs-forsøget (Anderson, Sallaberry & Barbier, 1995) går i al sin enkelthed ud på, at man bag en skærm gemmer en godbid under en af to-tre uigennemsigtige kopper, hvorpå man fjerner skærmen og på forskellig vis signalerer til et andet individ, hvor godbiden er gemt. For menneskearten er

det meget let at benytte denne type af referentiel kommunikation til at opnå værdifuld viden. Hvis man for eksempel gemmer et stykke legetøj for et barn og kigger hen mod gemmestedet, vil blot 14 måneder gamle menneskebørn uden problemer finde legetøjet (Behne, Carpenter & Tomasello, 2005).

Referentielle signaler er en kommunikationsform, som forekommer mennesker så indlysende, at resultaterne fra objekt-valgs-forsøget med andre aber og helt andre dyrearter har vist sig meget overraskende. Kort opsummeret viser det sig, at aber, og heriblandt vores allernærmeste slægtninge, menneskeaberne, generelt set slet ikke klarer sig lige så succesfuldt i ToM-eksperimenter som visse andre dyr, der er fylogenetisk fjernere fra mennesket (se Byrnit, 2005; se også Miklósi & Soproni, 2006). Gemmer man for eksempel en godbid under en af de tre uigennemsigtige kopper, kigger indest på den og afventer en orangutangs (*Pongo pygmaeus*), chimpanses eller gorillas (*Gorilla gorilla*) reaktion, vil der være meget stor sandsynlighed for, at disse arter vælger helt tilfældigt blandt kopperne og dermed ikke bruger forsøgslederens blikretning til et informativt formål (Byrnit, 2004; 2005; 2009). Dette vil der blive set nærmere på i det følgende.

3.2. Referentiel kommunikation på tværs af arter

Inden for det første år af livet begynder menneskebørn at følge andres blikretning og udvikler evnen til at følge en pegegestus (Corkum & Moore, 1995; Morissette, Richard & Décarie, 1995). Helt små børn vil desuden foretage dobbelt-kig, når personen, hvis blik de følger, kigger på noget, der forekommer barnet helt ligegyldigt eller meningsløst (Butterworth & Cochran, 1980), og disse dobbelt-kig er blevet set som klare tegn på, at barnet allerede tidligt i livet er i stand til at tillægge andre intentioner (Bretherton & Beeghly, 1982).

I eksperimenter er det fundet, at dyr som for eksempel skildpadder (*Geochelone carbonaria*), geder (*Capra hircus*) og ravne følger artsfællers eller menneskers blikretning (Kaminski, Riedel, Call & Tomasello, 2005; Schloegl, Kotrschal & Bugnyar, 2007; Wilkinson, Mandl, Bugnyar & Huber, 2010). Der er imidlertid argumenteret for (Emery, 2000), at dette ikke i sig selv indikerer en forståelse for, at der ligger intentioner eller tanker bag handlingen at kigge på noget. Blikretningsaflæsning kan ske effektivt på refleksniveau uden involvering af højere kognitive processer. Mere overbevisende for demonstration af ToM er det, at andre eksperimenter har påvist, hvordan en række abe-arter, heriblandt menneskeaberne orangutanger, chimpanser og bonoboer, vil foretage den samme slags dobbelt-kig som små børn, hvis de ikke finder noget af betydning for enden af forsøgslederens blik (Bräuer, Call & Tomasello, 2005; Call, Hare & Tomasello, 1998).

Disse forsøgsresultater taget i betragtning skulle man forvente, at i hvert fald de nævnte abe-arter ville være i stand til at bruge andre individers blikretning og øvrige opmærksomhedsindikatorer såsom kropsretning eller en pegegestus som kommunikation, der kan høstes værdifuld information

fra. Det viser sig imidlertid, at en lang række abe-arter, heriblandt menneskeaberne, har meget vanskeligt ved at benytte informationen i objekt-valgsforsøget (se Byrmit, 2005, for oversigt). Ihærdig træning kan sommetider lære nogle aber at vælge den kop, hvorunder godbitten ligger, men det er ikke usædvanligt, at det kræver over 1000 træningsforsøg (fx Anderson et al., 1995). Over årene er der konstrueret mange variationer af forsøget, der for eksempel har skullet tage højde for, at andre dyrearter ikke er skabt til at forstå mennesker, men artsfæller, eller at en dyreart kan være skabt til at skulle konkurrere, ikke samarbejde med andre individer. Det er uden for nærværende artikels formål at gå i dybden med forsøgsmæssige variationers indflydelse på forsøgsresultaterne (se Miklósi & Soproni, 2006), men resultaterne fra variationerne af objekt-valgs-forsøget har vist sig lige så blandede og forvirrende som dem, der kendes fra standardudgaver af forsøget (men se Mulcahy & Hedge, 2012, for anden tolkning).

3.3. Hundes forståelse af referentiel kommunikation

Det er bemærkelsesværdigt, at en række dyrearter, som tidligere nævnt, klarer sig mærkbart bedre i forsøget end menneskeaberne. Hunde viser sig især at være gode til at forstå referentiel kommunikation (Bräuer, Kaminski, Riedel, Call & Tomasello, 2006; Hare & Tomasello, 1999; Hare, Brown, Williamson & Tomasello, 2002; Kirchofer, Zimmerman, Kaminski & Tomasello, 2012). Ja, faktisk er hunde alle andre dyrearter stærkt overlegne inden for dette felt, og de lader til at gå til opgaven med omtrent lige så få gnidninger som småbørn. Nu kunne man jo med rette indvende, at hunde er en hel del mere vant til menneskers måde at kommunikere på end de fleste aber. For eksempel er det jo heldigvis strengt forbudt at holde aber i privat fangenskab i mange lande, så måske hunden bare er langt bedre stillet i form af uformel træning i den form for kommunikation igennem dagligdags interaktioner med mennesket, end for eksempel en gennemsnits-chimpanse er. Interessant nok viser det sig, at selv meget unge hundehvalpe, der er vokset op i kenneler og ikke har gået op og ned ad mennesker, men snarere andre hunde, stadig er ganske drevne udi opgaven (Hare et al., 2002). Det skal retfærdigvis pointeres, at menneskeaber, der er så gamle, at de har deltaget i typer af forsøg, der sjældent ville blive dyreetisk godkendt i dag, men som involverede, at de voksede op i menneskehjem, generelt klarer sig bedre på objekt-valgs-forsøget end aber, der har haft andre typer eksponering til mennesker (Lyn, Russel & Hopkins, 2010). Men de klarer sig stadig overordnet set slet ikke så konsekvent succesfuldt som en gennemsnits-hund gør det.

Det har ført til diskussioner (Hare et al., 2002; Hare et al., 2005) inden for forskningsfeltet omkring, hvad det præcist er, der har fremmet evnen til at kunne forstå hinandens signaler og dermed samarbejde, også før det menneskelige sprog kom til i evolutionshistorien. En lang række forsøg med mange forskellige dyrearter har givet fingerpeg om, at noget af det, der skal til, for at man kan kommunikere succesfuldt med hinanden om et fælles mål,

er fraværet af frygt og nervøsitet mellem dem, der skal samarbejde (Hare & Tomasello, 2005). Forsøg med ræve (*Vulpes vulpes*) af en særlig slægt, der igennem generationer er blevet avlet på egenskaben ikke at være frygtsomme over for mennesker, har vist, at disse er ganske gode til at forstå menneskelig referentiel kommunikation, selv når der er tale om ræveunger, der ikke er vokset op hos mennesker og aldrig er blevet trænet i for eksempel brug af menneskelig blik- og pegegestus (Hare et al., 2005).

Det giver i denne sammenhæng god mening, at netop hunden er en mester i at klare denne type opgave. Hunden er den eneste dyreart, hvor domesticeringen er sket på baggrund af, at dyret ikke er frygtsomt over for mennesket. De ulve i vores evolutionære fortid, der holdt sig relativt tillidsfuldt og fredssommeligt i nærheden af mennesket, er forfædre til alle nutidens hunde. Sidenhen er domesticeringen af hunde blevet mere specifik i forhold til andre sociale evner, der har været fremmede for samarbejde med mennesker. Forsøg med henholdsvis hunde og ulve viser, at hunde er ulve overlegne i at læse menneskelig referentiel kommunikation, selv når ulvene er vokset op med mennesker omkring sig (Miklósi et al., 2003). Der har interessant nok ikke vist sig at være forskel inden for hunderacer i, hvor gode de er til at bruge menneskelig kommunikation: Uanset hvad den respektive hunderace er avlet til – om det er en lille “pyntehund” eller en stor muskuløs vagthund – er hunde som regel fra allerførste forsøg meget succesfulde på objekt-valgs-opgaven (Dorey, Udell & Wynne, 2009).

En af de ting, der er blevet fremavlet hos hunden, og som umiddelbart kan forekomme som en evolutionær svaghed, men som kunne vise sig at være netop det, der skal til for at kunne indgå i forpligtende samarbejde, er afgivelse af selvstændighed. Forskere, der har villet undersøge nærmere, hvordan hunde bruger menneskelig kommunikation, har sammenlignet adfærden hos hunde og katte (*Felis catus*), når de i et hjem står over for en opgave, som det er svært for dem at løse (Miklósi, Pongrácz, Lakatos, Topál & Csányi, 2005). Hunde viser sig meget hurtigt at give op og kigge appellerende op på mennesker i nærheden. Katte arbejder derimod ihærdigt derudaf og venter i længere tid, før de mener, at det ville være rart med menneskelig opgaveassistance. En af de førende hypoteser om, hvorfor for eksempel chimpanseer generelt ikke klarer sig succesfuldt på objekt-valgs-opgaven, er, at de netop ikke er motiverede for at søge hjælp til løsning af en opgave, men selv forsøger at klare situationen, og det samme er foreslået som forklaring på, hvorfor hunde løser opgaven bedre end ulve (Miklósi et al., 2003).

4. Konklusion

Opsummerende kunne noget altså tyde på, at der implicit i evnen til menneskeligt samarbejde ligger en motivation for at indgå i opgaveløsende relationer, som ikke er en selvfølgelighed for alle flokdyr. Der findes hos men-

nesket en form for villighed til at afgive selvstændighed, så vi i stedet for stædigt at holde fast i, at en opgave må kunne løses af os selv (hvilket en del opgaver jo rent faktisk ville kunne, hvis vi fortsatte med opgaveløsningen længe nok), uden de store kvaler vender os mod andre, ligesom en hund, men ikke en ulv, kat eller chimpanse, hurtigt vender sig mod et menneske. Det er imidlertid ikke nok at være villig til at afgive selvstændighed. Vi skal også være basalt tillidsfulde omkring artsfæller, så nervøsitet og frygtsomhed ikke spærrer for evnen til at kunne iagttage de referentielle signaler, der skal styre os mod det fælles samarbejdsobjekt. Igen kan dette sammenlignes med adfærden hos den tamme hund, der har tillid til, at de mennesker, som udgør dens flok, er til at stole på, hvorfor man kan regne med, at de vil være med til at løse en fælles opgave.

Tak

Stor tak til professor Henrik Høgh-Olesen for inspirerende samtaler om emnerne i denne artikel.

REFERENCER

- Altmann, J. (1987). Life span aspects of reproduction and parental care in anthropoid primates. In J. B. Lancaster, J. Altmann, A. Rossi & L. R. Sherrod (Eds.), *Parenting across the life span: Biosocial dimensions* (pp. 15-29). New York: Aldine de Gruyter.
- Anderson, J. R., Sallaberry, P., & Barbier, H. (1995). Use of experimenter-given cues during object-choice tasks by capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 49(1), 201-208.
- Barrett, L., Dunbar, R., & Lycett, J. (2002). *Human evolutionary psychology*. N. J.: Princeton University Press.
- Bateson, M., Nettle, D., & Roberts, G. (2006). Cues of being watched enhance cooperation in a real-world setting. *Biology Letters*, 2(3), 412-414.
- von Bayern, A. M. P., de Kort, S. R., Clayton, N. S., & Emery, N. J. (2007). The role of food- and object-sharing in the development of social bonds in juvenile jackdaws (*Corvus monedula*). *Behaviour*, 144(6), 711-733.
- Behne, T., Carpenter, M., & Tomasello, M. (2005). One-year-olds comprehend the communicative intentions behind gestures in a hiding game. *Developmental Science*, 8(6), 492-499.
- Betzig, L. L., & Turke, P. W. (1986). Food sharing on Ifaluk. *Current Anthropology*, 27(4), 397-400.
- Boehm, C. (1999). *Hierarchy in the forest: The evolution of egalitarian behavior*. Cambridge: Harvard University Press.
- Boehm, C. (2000). Conflict and the evolution of social control. *Journal of Consciousness Studies*, 7(1-2), 79-101.
- Boyd, R., & Richerson, P. J. (2009). Culture and the evolution of human cooperation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1533), 3281-3288.
- Bräuer, J., Call, J., & Tomasello, M. (2005). All great ape species follow gaze to distant locations and around barriers. *Journal of Comparative Psychology*, 119(2), 145-154.

- Bräuer, J., Kaminski, J., Riedel, J., Call, J., & Tomasello, M. (2006). Making inferences about the location of hidden food: Social dog, causal ape. *Journal of Comparative Psychology, 120*(1), 38-47.
- Bretherton, I., & Beeghly, M. (1982). Talking about internal states: The acquisition of an explicit theory of mind. *Developmental Psychology, 18*(6), 906-921.
- Brosnan, S. F. (2009). Responses to inequity in nonhuman primates. In P. W. Glimcher, E. Fehr, C. Camerer & R. A. Poldrack (Eds.), *Neuroeconomics: Decision making and the brain* (pp. 285-302). London: Academic Press.
- Brosnan, S. F., Parrish, A., Beran, M. J., Flemming, T., Heimbauer, L., Talbot, C. F., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., & Wilson, B. J. (2011). Responses to the assurance game in monkeys, apes, and humans using equivalent procedures. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 108*(8), 3442-3447.
- Brosnan, S. F., & de Waal, F. B. M. (2002). A proximate perspective on reciprocal altruism. *Human Nature, 13*(1), 129-152.
- Brosnan, S. F., & de Waal, F. B. M. (2003). Monkeys reject unequal pay. *Nature, 425*(6955), 297-299.
- Brown, K., & Mack, D. S. (1978). Food sharing among captive *Leontopithecus rosalia*. *Folia Primatologica, 29*(4), 268-290.
- Burkart, J. M., Fehr, E., Efferson, C., & van Schaik, C. P. (2007). Other-regarding preferences in a non-human primate: Common marmosets provision food altruistically. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 104*(50), 19762-19766.
- Butterworth, G., & Cochran, E. (1980). Towards a mechanism of joint visual attention in human infancy. *International Journal of Behavioral Development, 3*(3), 253-272.
- Byrmit, J. T. (2004). Nonenculturated orangutans' (*Pongo pygmaeus*) use of experimenter-given manual and facial cues in an object-choice task. *Journal of Comparative Psychology, 118*(3), 309-315.
- Byrmit, J. T. (2005). Primate theory of mind: A comparative psychological analysis. *Primate theory of mind: A comparative psychological analysis, 3*, 1-250. Aarhus: Psykologisk Institut, Aarhus Universitet.
- Byrmit, J. T. (2009). Gorillas' (*Gorilla gorilla*) use of experimenter-given manual and facial cues in an object-choice task. *Animal Cognition, 12*(2), 401-404.
- Byrmit, J. T. (2015). Primates' socio-cognitive abilities: What kind of comparisons makes sense? Integrative Psychological and behavioral science. Doi: 10.1007/S12124-015-9312-8.
- Byrmit J.T., Høgh-Olesen, H., & Makransky, G. (2015, in Press). Share your sweets: Chimpanzees (*Pan troglodytes*) and Bonobos (*Pan paniscus*) Willingness to share highly attractive, monopolizable food items. *Journal of comparative psychology*.
- Call, J., Hare, B. A., & Tomasello, M. (1998). Chimpanzee gaze following in an object-choice task. *Animal Cognition, 1*(2), 89-99.
- Camerer, C., & Thaler, R. H. (1995). Anomalies: Ultimatums, dictators and manners. *Journal of Economic Perspectives, 9*(2), 209-219.
- Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (1990). The representation of social relations by monkeys. *Cognition, 37*(1-2), 167-196.
- Connor, R. C. (2010). Cooperation beyond the dyad: On simple models and a complex society. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 365*(1553), 2687-2697.
- Corkum, V., & Moore, C. (1995). Development of joint visual attention in infants. In C. Moore & P. Dunham (Eds.), *Joint attention: Its origin and role in development* (pp. 61-84). New Jersey: Erlbaum.
- Cronin, K. A., Schroeder, K. K. E., & Snowdon, C. T. (2010). Prosocial behavior emerges independent of reciprocity in cottontop tamarins. *Proceedings of the Royal Society B, 277*(1701), 3845-3851.

- Damas, D. (1972). Central Eskimo systems of food-sharing. *Ethnology*, 11(3), 220-240.
- Darwin, C. (1859/1999). *Arternes oprindelse*. København: Jørgen Paludan.
- Dorey, N. R., Udell, M. A. R., & Wynne, C. D. L. (2009). Breed differences in dogs' sensitivity to human points: A meta-analysis. *Behavioural Processes*, 81(3), 409-415.
- Emery, N. J. (2000). The eyes have it: The neuroethology, function, and evolution of social gaze. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 24(6), 581-604.
- Forsythe, R., Horowitz, J. L., Savin, N. E., & Sefton, M. (1994). Fairness in simple bargaining experiments. *Games and Economic Behavior*, 6(3), 347-369.
- Gilby, I. C. (2006). Meat sharing among the Gombe chimpanzees: Harassment and reciprocal exchange. *Animal Behaviour*, 71(4), 953-963.
- Gould, R. A. (1967). Notes on hunting, butchering, and sharing of game among the Ngatatjara and their neighbors in the West Australian desert. *Kroeber Anthropological Society Papers*, 36, 41-66.
- Gray, P. B., & Anderson, K. G. (2010). *Fatherhood: Evolution and human paternal behavior*. Cambridge: Harvard University Press.
- Hamann, K., Warneken, F., Greenberg, J. R., & Tomasello, M. (2011). Collaboration encourages equal sharing in children but not in chimpanzees. *Nature*, 476(7360), 328-331.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 1-16.
- Hare, B., Brown, M., Williamson, C., & Tomasello, M. (2002). The domestication of social cognition in dogs. *Science*, 298(5598), 1634-1636.
- Hare, B., Plyusnina, I., Ignacio, N., Schepina, O., Stepika, A., Wrangham, R., & Trut, L. (2005). Social cognitive evolution in captive foxes is a correlated by-product of experimental domestication. *Current Biology*, 15(3), 226-230.
- Hare, B., & Tomasello, M. (1999). Domestic dogs (*Canis familiaris*) use human and conspecific social cues to locate hidden food. *Journal of Comparative Psychology*, 113(2), 173-177.
- Hare, B., & Tomasello, M. (2005). Human-like social skills in dogs? *Trends in cognitive sciences*, 9(9), 439-444.
- Hart, J. A. (1978). From subsistence to market: A case study of the Mbuti net hunters. *Human Ecology*, 6(3), 325-353.
- Henrich, J., Boyd, R., Bowles, S., Camerer, C., & Fehr, E. (2001). In search of homo economicus: Behavioral experiments in 15 small-scale societies. *American Economic Review*, 91(2), 73-78.
- Henrich, J., McElreath, R., Barr, A., Ensminger, J., Barrett, C., Bolyanatz, A., Cardenas, J. C., Gurven, M., Gwako, E., Henrich, N., Lesorogol, C., Marlowe, F., Tracer, D., & Ziker, J. (2006). Costly punishment across human societies. *Science*, 312(5781), 1767-1770.
- Hill, K. (2002). Altruistic cooperation during foraging by the Ache, and the evolved human predisposition to cooperate. *Human Nature*, 13(1), 105-128.
- Hohmann, G., Mundry, R., & Deschner, T. (2008). The relationship between socio-sexual behavior and salivary cortisol in bonobos: Tests of the tension regulation hypothesis. *American Journal of Primatology*, 70, 1-10.
- Høgh-Olesen, H. (2004). Offerets grundform – Deling og socialitet hos mennesket og de øvrige primater. *Bulletin fra Forum for Antropologisk Psykologi*, 14, 6-36.
- Jaeggi, A. V., & van Schaik, C. P. (2011). The evolution of food sharing in primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(11), 2125-2140.
- Jaeggi, A. V., Stevens, J. M. G., & van Schaik, C. P. (2010). Tolerant food sharing and reciprocity is precluded by despotism among bonobos but not chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology*, 143(1), 41-51.

- Kaminski, J., Riedel, J., Call, J., & Tomasello, M. (2005). Domestic goats, *Capra hircus*, follow gaze direction and use social cues in an object choice task. *Animal Behaviour*, *69*(1), 11-18.
- Kaplan, H., & Gurven, M. (2005). The natural history of human food sharing and cooperation: A review and a new multi-individual approach to the negotiation of norms. In H. Gintis, S. Bowles, R. Boyd & E. Fehr (Eds.), *Moral sentiments and material interests: The foundations of cooperation in economic life* (pp. 75–113). Cambridge, MA: MIT Press.
- Kirchhofer, K. C., Zimmermann, F., Kaminski, J., & Tomasello, M. (2012). Dogs (*Canis familiaris*), but not chimpanzees (*Pan troglodytes*), understand imperative pointing. *PLoS ONE*, *7*(2), e30913.
- Leimgruber, K. L., Ward, A. F., Widness, J., Norton, M. I., Olson, K. R., Gray, K., & Santos, L. R. (2014). Give what you get: Capuchin monkeys (*Cebus apella*) and 4-year-old children pay forward positive and negative outcomes to conspecifics. *PLoS ONE*, *9*(1). doi: 10.1371/journal.pone.0096959
- Lyn, H., Russell, J. L., & Hopkins, W. D. (2010). The impact of environment on the comprehension of declarative communication in apes. *Psychological Science*, *21*(3), 360-365.
- Marlowe, F. W. (2004a). Dictators and ultimatums in an egalitarian society of hunter-gatherers, the Hadza of Tanzania. In J. Henrich, R. Boyd, S. Bowles, H. Gintis, C. Camerer & E. Fehr (Eds.), *Foundations of human sociality: Economic experiments and ethnographic evidence from fifteen small-scale societies* (pp. 168-193). Oxford: Oxford University Press.
- Marlowe, F. W. (2004b). What explains Hadza food sharing? *Research in Economic Anthropology*, *23*, 69-88.
- Miklósi, Á., Kubinyi, E., Topál, J., Gácsi, M., Virányi, Z., & Csányi, V. (2003). A simple reason for a big difference: Wolves do not look back at humans, but dogs do. *Current Biology*, *13*(9), 763-766.
- Miklósi, Á., Pongrácz, P., Lakatos, G., Topál, J., & Csányi, V. (2005). A comparative study of the use of visual communicative signals in interactions between dogs (*Canis familiaris*) and humans and cats (*Felis catus*) and humans. *Journal of Comparative Psychology*, *119*(2), 179-186.
- Miklósi, Á., & Soproni, K. (2006). A comparative analysis of animals' understanding of the human pointing gesture. *Animal Cognition*, *9*(2), 81-93.
- Milinski, M. (2013). Chimps play fair in the ultimatum game. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(6), 1978-1979.
- Mitani, J. C. (2009). Cooperation and competition in chimpanzees: Current understanding and future challenges. *Evolutionary Anthropology*, *18*(5), 215-227.
- Morissette, P., Ricard, M., & Décarie, T. G. (1995). Joint visual attention and pointing in infancy: A longitudinal study of comprehension. *British Journal of Developmental Psychology*, *13*(2), 163-175.
- Mulcahy, N. J., & Hedge, N. J. (2012). Are great apes tested with an object-object-choice task? *Animal Behaviour*, *83*(2), 313-321.
- Premack, D., & Woodruff, G. (1978). Does the chimpanzee have a theory of mind? *Behavioral and Brain Sciences*, *1*(4), 515-526.
- Preston, S. D., & de Waal, F. B. M. (2002). The communication of emotions and the possibility of empathy in animals. In S. G. Post, L. G. Underwood, J. P. Schloss & W. B. Hurlbut (Eds.), *Altruism and altruistic love* (pp. 284-308). New York: Oxford University Press.

- Proctor, D., Williamson, R. A., de Waal, F. B. M., & Brosnan, S. F. (2013a). Chimpanzees play the ultimatum game. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(6), 2070-2075.
- Proctor, D., Williamson, R. A., de Waal, F. B. M., & Brosnan, S. F. (2013b). Reply to Jensen et al.: Equitable offers are not rational maximizing. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(20), E1838.
- Schaller, G. B., & Lowther, G. R. (1969). The relevance of carnivore behavior to the study of early hominids. *Southwestern Journal of Anthropology*, *25*(4), 307-341.
- Schloegl, C., Kotrschal, K., & Bugnyar, T. (2007). Gaze following in common ravens, *Corvus corax*: Ontogeny and habituation. *Animal Behaviour*, *74*(4), 769-778.
- Semmann, D., Krambeck, H. J., & Milinski, M. (2004). Strategic investment in reputation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *56*(3), 248-252.
- Smith, K., Alberts, S. C., & Altmann, J. (2003). Wild female baboons bias their social behavior towards paternal half-sisters. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *270*(1514), 503-510.
- Tomasello, M., Carpenter, M., Call, J., Behne, T., & Moll, H. (2005). Understanding and sharing intentions: The origins of cultural cognition. *Behavioral and Brain Sciences*, *28*(5), 675-691.
- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology*, *46*(1), 35-57.
- de Waal, F. B. M. (1987). Tension regulation and nonreproductive functions of sex in captive bonobos (*Pan paniscus*). *National Geographic Research*, *3*(3), 318-335.
- de Waal, F. B. M. (1989). Food sharing and reciprocal obligations among chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, *18*(5), 433-459.
- de Waal, F. B. M. (2000). Attitudinal reciprocity in food sharing among brown capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, *60*(2), 253-261.
- Wellman, H. M. (1990). *The child's theory of mind*. London: MIT Press.
- Widdig, A., Nurnberg, P., Krawczak, M., Streich, W. J., & Bercovitch, F. (2002). Affiliation and aggression among adult female rhesus macaques: A genetic analysis of paternal cohorts. *Behaviour*, *139*(2), 371-392.
- Wilkinson, A., Mandl, I., Bugnyar, T., & Huber, L. (2010). Gaze-following in the red-footed tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Animal Cognition*, *13*(5), 765-769.
- Wilkinson, G. S. (1984). Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*, *308*(5955), 181-184.
- Wilkinson, G. S. (1990). Food sharing in vampire bats. *Scientific American*, *262*(2), 76-82.
- Williams, K. D., & Sommer, K. L. (1997). Social ostracism by coworkers: Does rejection lead to loafing or compensation? *Personality and Social Psychology Bulletin*, *23*(7), 693-706.
- Wittig, R. M., Crockford, C., Deschner, T., Langergraber, K. E., Ziegler, T. E., & Zuberbühler, K. (2014). Food sharing is linked to urinary oxytocin levels and bonding in related and unrelated wild chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *281*(1778). doi: 10.1098/rspb.2013.3096