



评述

中国知名大学及研究院所专栏 中国科学院动物研究所专辑

中国摩梭母系社会“走婚”婚姻的进化生物学研究进展

季婷^①, 何巧巧^①, 吴佳佳^②, 王世畅^①, RUTH Mace^②, 陶毅^{①*}^① 中国科学院动物研究所, 中国科学院动物生态与保护生物学重点实验室, 理论生态学研究组, 北京 100101;^② University College London, Department of Anthropology, London WC1E 6BT, UK

* 联系人, E-mail: yitao@ioz.ac.cn

收稿日期: 2015-07-23; 接受日期: 2015-08-20

国家自然科学基金(批准号: 31270439)、中国科学院“百人计划”、英国科学院国际伙伴及交流计划(批准号: PM20180)、欧洲研究委员会(批准号: AdG249347)资助

摘要 摩梭人是生活在我国川滇交界的少数民族, 至今仍保持母系社会结构和独特的“走婚”制婚姻。研究摩梭母系社会“走婚”婚姻的进化生物学机制对理解人类亲缘制度和婚姻制度的演化有重要的理论意义。本文简要概述了近期有关摩梭母系社会中婚姻制度及女性生育竞争的进化生物学研究进展。依据汉密尔顿(Hamilton)的广义适合度原理, 摩梭女性共同育幼可能导致摩梭男性更趋向于向姐妹的子女投入, 而父权确定性则对男性的偏母系投入影响较小。研究还发现, 共同居住的摩梭姐妹之间存在生育竞争, 处于支配一方的姐姐将赢得生育竞争, 可以养育更多的子女, 但她们同时付出更多代价(劳动)以支持整个家庭。

关键词 亲属关系, 母系制, 共同育幼, 生育冲突, 合作

人类社会的组织形式复杂多样, 其中约 17% 是母系制社会^[1]。在传统父系制社会中, 男性将自己的财产或头衔传递给自己的儿子, 婚姻居住形式多为从夫居(Patrilocal residence), 即女性离开原生家庭到丈夫家与其亲属一起居住^[2]。而在母系社会中, 继承制度、婚后居住形式、家庭中的资源和权力分配、及后代的确认等各社会层面更强调母系亲属之间的相互联系^[3]。例如, 母系社会中财产偏女性继承, 男性将财产或头衔传递给姐妹的子女, 对房屋和土地的继承则通常由母亲传递给女儿。母系社会中婚姻的

联系比较脆弱, 离婚率较高, 父权不确定性被认为比父系社会中高^[4,5]。母系社会中的婚后居住形式常表现为男性扩散, 即男性到妻子家与其亲属一起居住, 在妻子家的农田里劳动, 被称为从妻居(Matrilocal residence)。在中国摩梭人和亚洲极少数几个母系社会中还存在一种罕见的婚后居住形式-望门居(Duolocal residence)(也称“走婚”), 即男女均不扩散, 夫妻双方婚后仍各自生活在自己的母系家庭中, 终生与自己的母亲和兄弟姐妹居住在一起。母系社会的进化机制一直是人类行为生态学和进化生物学的

引用格式: 季婷, 何巧巧, 吴佳佳, 等. 中国摩梭母系社会“走婚”婚姻的进化生物学研究进展. 中国科学: 生命科学, 2016, 46: 129–138

Ji T, He Q Q, Wu J J, et al. Progress in evolutionary studies on Duolocal marriages in Matrilineal Mosuo Society in China. Sci Sin Vitae, 2016, 46: 129–138, doi: 10.1360/N052015-00218

一个未解之谜。父亲的角色在母系社会中被淡化,舅舅在家庭中具有较高的地位,男性的权威在自己的母系亲属和妻儿之间被分裂开。选择与母系亲属共同居住使得女性可在养育子女方面获得帮助,但人们并不清楚为何男性也接受与母系亲属有更紧密的联系,人类学家 Richards 称之为母系之谜(Matrilineal Puzzle)^[3]。

早期的人类学者曾认为母系制是人类社会发展的原始时期,现存的母系社会都是原始母系社会的子遗。比较学研究发现,母系制的存在与生产力低下及由于战争,特别是外部战争导致的男性缺失有关,因此,母系制社会多见于原始农业社会(horticulture),而在农耕社会(plow agriculture)或牧业社会、动物养殖社会中则比较少见^[5]。诞生于 20 世纪 70 年代的人类行为生态学,以自然选择学说、亲缘选择(广义适合度)和利他行为等为理论基础,使用定量的分析方法,建立可检验的预测,为理解人类行为多样性的进化机制及在特定生态环境下最大化广义适合度提供了全新的视角^[6]。

基于自然选择学说,人类行为生态学者认为,母系制得以进化的主要原因应是在一定的生态环境条件下它对个体的繁殖成功更有利,或者说向母系亲属投入可增加男性的广义适合度。在关于男性投入的研究中影响最大的假说是父权不确定性假说。根据亲缘选择理论^[7,8],在个体间相互作用的过程中,当获益者的净收益(b)与利他个体的亲缘关系(r)的乘积大于利他行为所付出的代价(c)时,个体间的互利行为会发生,即 $r \times b > c$ 。当父权确定性(paternal certainty, p)为 1 时,男性与其全同胞姐妹的子女的亲缘关系仅是与自己子女的亲缘关系的 1/2。实际上男性很难完全确定自己的父权,因此父权不确定性假说认为当父权确定性很低时(根据不同理论假设,当 p 值在区间 0.268~0.5 之内时,男性与姐妹孩子的期望亲缘关系近似地等于与自己孩子的期望亲缘关系),男性向姐妹的孩子投入可能获得更高的广义适合度^[4,9,10]。然而,0.268~0.5 这一临界范围远低于任何已知人类社会中的父权确定性。例如,在 Himba 人中父权确定性为 0.83^[11]。因此,父权不确定性假说不能完全解释母系社会的存在。

摩梭人(也称纳人)是居住在中国西南泸沽湖周边的少数民族。该地区海拔较高、周围被高山环抱,土地资源十分有限。在历史上生产活动以农业为主,

辅以打渔或狩猎。由于野生动物资源的日渐枯竭及旅游资源的开发,目前主要的经济活动为农业和旅游业。据历史记载,摩梭人是古羌人的后裔。现代人类遗传学研究则表明,摩梭人与普米族、藏族、纳西族亲缘关系较近^[12,13]。摩梭语言属于汉藏语系藏缅语族,但无文字^[14,15]。

摩梭人居住在母系制大家庭中,家庭成员通常包括一个祖母、祖母的所有子女及所有女儿的后代,孩子均跟随母姓并由母亲的母系家庭抚养、摩梭祖母是家长,管理家中大小事务。在摩梭大家庭中有数个育龄女性共同居住,她们可能是姐妹或表姐妹,她们共同照顾子女、分担家务劳动和田间劳动,并共享家庭中的所有资源。摩梭男性负责建造房屋、开展贸易(马帮)或参与宗教活动,仅在农忙季节帮忙进行田间劳动,大多数田间劳动,及其他的家务劳动几乎都由女性完成。总体而言,相比摩梭男性,摩梭女性承担了绝大部分的劳动^[16]。

摩梭婚姻没有固定的仪式,建立婚姻关系后,丈夫夜晚到妻子家访问,次日清晨离开,这种婚后居住形式被称为“走婚”或望门居(Duolocal residence)。第一个孩子出生满月后母亲家会举办庆祝活动,此时父亲或孩子的祖母会携带礼物来探望孩子,以示确认父子关系并公开走婚关系^[17]。当丈夫不再访问妻子时,表示走婚关系结束或离婚。在走婚关系中,夫妻之间的经济联系较弱,举例来说,丈夫多在自己家里吃饭,极少在妻子家食用饭菜,除非在农忙季节去妻子家劳动^[16]。摩梭民居为大规模院落,祖母作为家庭的核心居住在正室(称祖母屋)中,年幼的孩子或客人也居住在祖母屋,成年女性各自有卧室,方便她们的丈夫夜间访问。成年男性在家中没有独立的卧室,他们夜晚或去妻子家访问,或在家中与其他未婚男性共享卧室^[18]。

摩梭“走婚”婚姻的一个显著特征是摩梭男性对其配偶和子女在经济上没有明确的义务,而对其姐妹的子女则有很大的责任。另外,摩梭大家庭中共同居住的育龄女性在合作育幼的同时也存在生育竞争。尽管汉密尔顿(Hamilton)的亲缘选择理论表明,亲缘关系越近的个体越趋向于相互合作。但理论研究也表明,亲属之间的竞争行为会降低亲属间互利合作带来的收益,从而妨碍利他行为的产生。导致种群平均亲缘关系增加的因素(如个体扩散机会有限)也常会导致个体间竞争行为的加剧^[19,20]。

人类行为生态学为解释在特定的生态环境中人类多样的适应性行为提供了基本的理论框架^[6,21]. 研究人类行为的进化机制, 不仅可以帮助人类理解自身的进化历史, 在制定政策、资源管理等方面还具有许多重要的应用价值. 本文概述了近期关于摩梭母系制社会中关于男性投入和女性生育竞争的研究进展, 这些研究将有助于理解摩梭母系家庭的演化及维持机制.

1 摩梭母系大家庭中男性投入的进化生物学机制研究

1.1 研究方法

2007~2008 年, 在四川省盐源县泸沽湖镇调查了近 900 家户及成员的人口统计学信息. 泸沽湖镇面积约 283 平方千米, 总人口约 10000. 镇内大多数居民为摩梭人, 也有少量彝族、汉族、普米族和藏族. 人口统计学信息包括民族、姓名、生肖、出生年份、教育水平、婚姻状况、婚后居住形式、父母的姓名、配偶的姓名、子女的性别及姓名等; 家庭信息包括家庭地址、房屋 GPS 位点、土地面积、牲畜数量、是否有旅游收入等. 2011 和 2012 年, 农忙季节在 159 块土地上观察了劳动中的合作行为, 记录在每块土地上所有劳动者的姓名、年龄、民族等个人信息并描述劳动者与土地所有者之间的关系, 例如, 土地所有者是劳动者本人, 或者是劳动者的母亲亲属、父系亲属、邻居、朋友或配偶等. 根据家系信息计算摩梭人两两之间的亲缘关系, 并由此计算了每个人与自己家所有成员及配偶家所有成员的平均亲缘关系. 应用汉密尔顿(Hamilton)广义适合度理论研究了摩梭男性资源在姐妹家、妻子家和婚外配中的最优分配, 并通过摩梭男性和女性分别与自己家庭及配偶家庭的亲缘关系, 以及劳动的数据, 对理论预测进行了检验. 计算亲缘关系使用 Descent 软件, 理论分析使用 Maple 15, 其他统计分析和图像在 SPSS v.18 中完成.

1.2 摩梭男性投入的广义适合度模型

通过广义适合度分析, 研究摩梭男性在姐妹家、妻子家和婚外配之间的资源分配^[4,22]. 基本的理论模型假定: (i) 设整个社会的平均父权确定性为 p ; (ii) 男性能控制的总资源为 T , 其中投入给姐妹家的资源

为 x , 投入给妻子家的资源为 y , 投入给婚外配的资源为 $T-x-y$; (iii) 男性投入 x 对姐妹家的适合度贡献为 $\frac{\alpha x}{1+x}$ (其中 α 是一个常数), 投入 y 对妻子家的适合

度贡献为 $\frac{\alpha y}{1+y}$; (iv) 男性对婚外配的投入可增加的

适合度为 $\beta(T-x-y)$ (其中 β 也是一个常数); (v) 每个家庭平均有 n 个育龄女性共同居住, 其中 n_s 为共同居住的姐妹数量, n_c 是共同居住的表姐妹数量, $n=n_s+n_c$;

(vi) 男性与其姐妹的子女的期望亲缘关系为 $\frac{1+p^2}{8}$;

与妻子子女的期望亲缘关系为 $\frac{p}{2}$; 与女性表亲子女

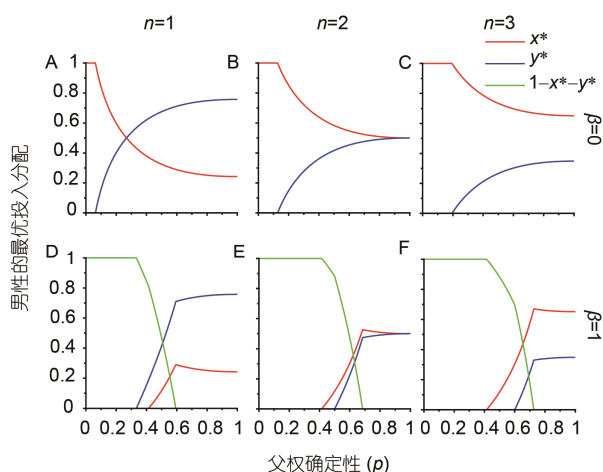
间的期望亲缘关系为 $\frac{1+p^2}{32}$. 男性的汉密尔顿

(Hamilton)广义适合度(F)可表示为

$$F = \left[\frac{1+p^2}{8} n_s + \frac{1+p^2}{32} n_c \right] \cdot \frac{\alpha x}{n(1+x)} + \left(\frac{p}{2} + 0 \right) \cdot \frac{\alpha y}{n(1+y)} + \frac{1-p}{2} \beta (T-x-y). \quad (1)$$

对于给定参数 n, n_s, n_c, p, α 和 β , 存在唯一解 (x^*, y^*) 使得男性的广义适合度 F 最大化. 因此, (x^*, y^*) 可以被视为使男性广义适合度最大化的最优资源分配策略. 图 1 显示, (x^*, y^*) 如何随家庭内共同居住的姐妹数量 n 和父权确定性 p 变化而变化. 为了简化, 令 $T=1$ (即 $x+y \leq 1$, 且 $0 \leq x, y \leq 1$), 并且 $n_c=0$.

理论分析的结果表明, (i) 当平均每家庭仅有一名育龄女性时, 男性应该将更多投入给妻子家, 这也可能导致男性更愿意与妻子居住. 此外, 在此情形下仅当 p 很小时 ($p < 0.268$), 男性才愿意增加对姐妹家的投入^[4]. (ii) 当平均每家庭育龄女性的数量大于 2 时, 即使父权确定性较大, 男性也更愿意向姐妹家投入. 由于妻子与她的姐妹共同居住并共享家中的资源, 因此男性对妻子家的任何投入都会被没有亲缘关系的个体(妻子的姐妹)所共享, 投入带来的适合度收益会随妻子姐妹数量的增加而快速减少. 当男性将大部分资源投入给姐妹家时, 妻子家可能无法容忍男性向其自己母系家庭的投入而拒绝接受男性入住, 从而形成所谓望门居婚姻(图 1B 和 C). 相比共同居住的女性数量, 父权确定性在合理范围时 ($p > 0.5$) 对男性投入的分配影响很小.

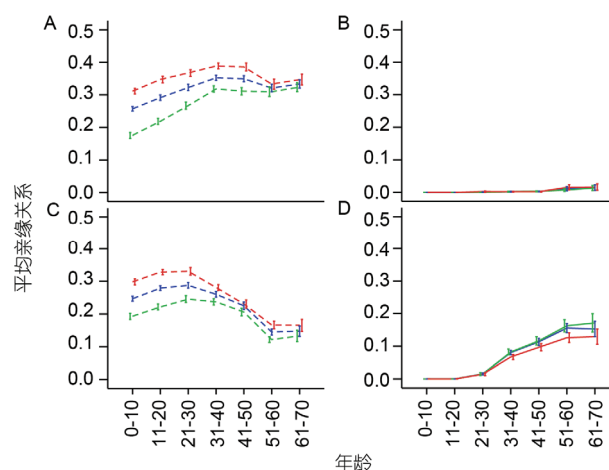
图1 男性投入与父权^[23]

A~C: 显示当家庭内仅有一个育龄女性(A), 有 2 个育龄女性(B)和有 3 个育龄女性(C)时, 父权确定性 p 对男性投入在姐妹家(红线)和妻子家(蓝线)的最优分配的影响, 此处假定 $\beta=0$; D~F: 显示当家庭内仅有一个育龄女性(D), 有 2 个育龄女性(E)和有 3 个育龄女性(F)时, 父权确定性 p 对男性投入在姐妹家(红线)、妻子家(蓝线)和婚外配(绿线)之间的最优分配的影响, 此处假定 $\beta=1$

理论模型也考虑了男性将资源投入婚外配行为的情况, 此部分投入不涉及在姐妹家或妻子家的投入。假设男性可能采取一些行为增强自己的吸引力, 例如, 参与社会活动(政治活动或战争)以获得威望, 且这些行为也需要一定的资源投入。研究表明, 当父权确定性 p 较低时, 男性倾向于将资源向婚外配投入, 对姐妹家和妻子家的投入都将快速降低, 甚至完全消失。因此, 这一结果不支持父权确定性假说, 较低的父权确定性并不会导致男性偏向母系亲属投入。理论分析的结果表明, 导致男性选择望门居婚姻原因很可能是女性亲属的共同居住, 而不是所谓的父权不确定性低。

1.3 摩梭母系大家庭中的平均亲缘关系

摩梭母系大家庭中个体的年龄、性别及与其他个体的平均亲缘关系见图 2。结果显示, 摩梭女性终生与自己家庭的平均亲缘关系都比较高。摩梭男性与自己家的平均亲缘关系随年龄增加而降低, 但与配偶家的平均亲缘关系则随年龄增加而增加。当男性进入老年后, 他与两个家庭的平均亲缘关系几乎相等。这是因为随着男性年龄增加, 其母系家庭成员逐渐被姐妹的孩子所代替, 而在配偶家与其有亲缘关系的个体数量逐渐增加(由其子女的出生所导致)。数

图2 摩梭“走婚”家庭中个体的年龄、性别及与其他个体的平均亲缘关系^[23]

红线表示与家庭中所有女性的平均亲缘关系, 绿线表示与家庭中所所有男性的平均亲缘关系, 蓝线表示与家庭中所有人的平均亲缘关系。A: 女性与自己家庭的平均亲缘关系; B: 女性与配偶家的平均亲缘关系; C: 男性与自己家的平均亲缘关系; D: 男性与配偶家的平均亲缘关系。750 男性和 751 女性, 误差条为 $\bar{x} \pm SE$

据表明, 男性与姐妹共同居住是选择了与自己平均亲缘关系更高的家庭居住。研究中也观察到一些男性在年老后会离开姐妹家, 搬到妻子家与妻子和子女共同居住的现象。

2 摩梭母系大家庭中女性的生育竞争

2.1 研究方法

人口统计学数据收集方法同 1.1 小节。统计每个摩梭男性和女性的繁殖成功(存活子女数量及首次生育年龄), 并使用泊松回归、线性回归和模型选择方法研究摩梭人的繁殖成功与年龄、教育水平、共同居住的亲属数目(分别为年老女性数、年老男性数、兄弟数和姐妹数)、平均土地面积、牲畜数量、是否有旅游收入等因素的关系。模型选择过程首先建立一系列备选模型, 通过计算赤池信息量准则(Akaike information criterion, AIC)值对模型拟合度进行排序并计算权重, 从最优模型开始, 保留累积权重达到 95% 的模型, 这些模型可以解释 95% 的数据变异。变量的参数通过加权的模型平均值获得, 分析在 R 中进行, 使用 AICcmodavg 包。其他统计分析和图像在 SPSS v.18 中完成。

基于汉密尔顿(Hamilton)广义适合度理论建立

tug-of-war 模型, 研究摩梭家庭中姐妹之间、表姐妹之间的生育竞争及可能导致的结果. 理论模型分析在 Maple 15 中完成.

2.2 摩梭女性竞争的广义适合性模型

摩梭母系家庭中的生育竞争的广义适合度模型由 Reeve 等人^[24]的“tug-of-war”模型发展而来. 由于摩梭男性不在自己居住的家庭中生育, 并且他的子女在妻子家中生活, 因此仅关注摩梭女性之间的生育竞争. 首先, 考虑两个姐妹之间的生育竞争. 假定: (i) 家庭内总资源(或家庭资源可负担的繁殖成功)为 1; (ii) 姐妹为获得生育机会, 需付出一定的竞争投入, 这些竞争投入将消耗一部分家庭总资源. 假设 x 和 y 分别是姐姐和妹妹为竞争生育机会所消耗的资源, 则竞争行为($x+y$)会使家庭中的总繁殖成功降为 $(1-x-y)$. 姐姐可获得的繁殖成功比例为 $x/(x+y)$, 妹妹能获得的繁殖成功比例为 $by/(x+by)$, b 是一个正常数, 代表妹妹相对于姐姐的竞争能力. 很显然, 如果姐姐处于完全支配地位(即 $b=0$), 她将赢得竞争, 完全垄断生育机会. 将姐姐和妹妹分别记为 S_1 和 S_2 , 则 S_1 和 S_2 的广义适合性分别为:

$$\begin{aligned}\phi_{S_1} &= (1-x-y) \frac{x}{x+by} + \left(\frac{1}{4} + \frac{p^2}{4} \right) (1-x-y) \frac{by}{x+by} \\ \phi_{S_2} &= (1-x-y) \frac{by}{x+by} + \left(\frac{1}{4} + \frac{p^2}{4} \right) (1-x-y) \frac{x}{x+by}\end{aligned}\quad (2)$$

其中, p (父权确定性)代表女性所生育子女的生物学父亲是她丈夫的概率, $\left(\frac{1}{4} + \frac{p^2}{4} \right)$ 是姐妹之间的期望亲缘关系, 该项乘以 $(1-x-y) \frac{by}{x+by}$ 代表妹妹的繁殖成功对姐姐的广义适合度增加的贡献, $\left(\frac{1}{4} + \frac{p^2}{4} \right) (1-x-y) \frac{x}{x+by}$ 代表妹妹从姐姐的繁殖成功中获得的广义适合度. 对所有可能的 b 和 p , x 和 y 的稳定解, x^* 和 y^* , 是以下方程的解:

$$\begin{aligned}\frac{\partial \phi_{S_1}}{\partial x} &= \frac{1}{(x+by)^2} \left[- \left(x + \left(\frac{1+p^2}{4} \right) by \right) (x+by) \right. \\ &\quad \left. + \left(\frac{3-p^2}{4} \right) by(1-x-y) \right] = 0\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\frac{\partial \phi_{S_2}}{\partial y} &= \frac{1}{(x+by)^2} \left[- \left(by + \left(\frac{1+p^2}{4} \right) x \right) (x+by) \right. \\ &\quad \left. + \left(\frac{3-p^2}{4} \right) bx(1-x-y) \right] = 0\end{aligned}\quad (3)$$

对于任何给定的 y , x^* 使得姐姐的广义适合度最大. 类似地, 对于任何给定的 x , y^* 使得妹妹的广义适合度最大. 图 3A 表示了方程式(3)对于所有可能的 b 和 p 的数值解, 红色代表 x^* , 绿色表明代表 y^* . 这些数值解表明, 对于所有的 $b(0 < b < 1)$ 和 $p(0 < p < 1)$, 我们有 $x^* < y^*$. 当 $b=1$ 时, $x^* = y^*$. 图 3B 表示 $\phi_{S_1}(x^*, y^*)$ 和 $\phi_{S_2}(x^*, y^*)$ 对所有的 (x^*, y^*) , 红色代表 $\phi_{S_1}(x^*, y^*)$, 绿色代表 $\phi_{S_2}(x^*, y^*)$, 当 $b < 1$ 时, 对于所有的 (x^*, y^*) , $\phi_{S_1}(x^*, y^*)$ 总是大于 $\phi_{S_2}(x^*, y^*)$.

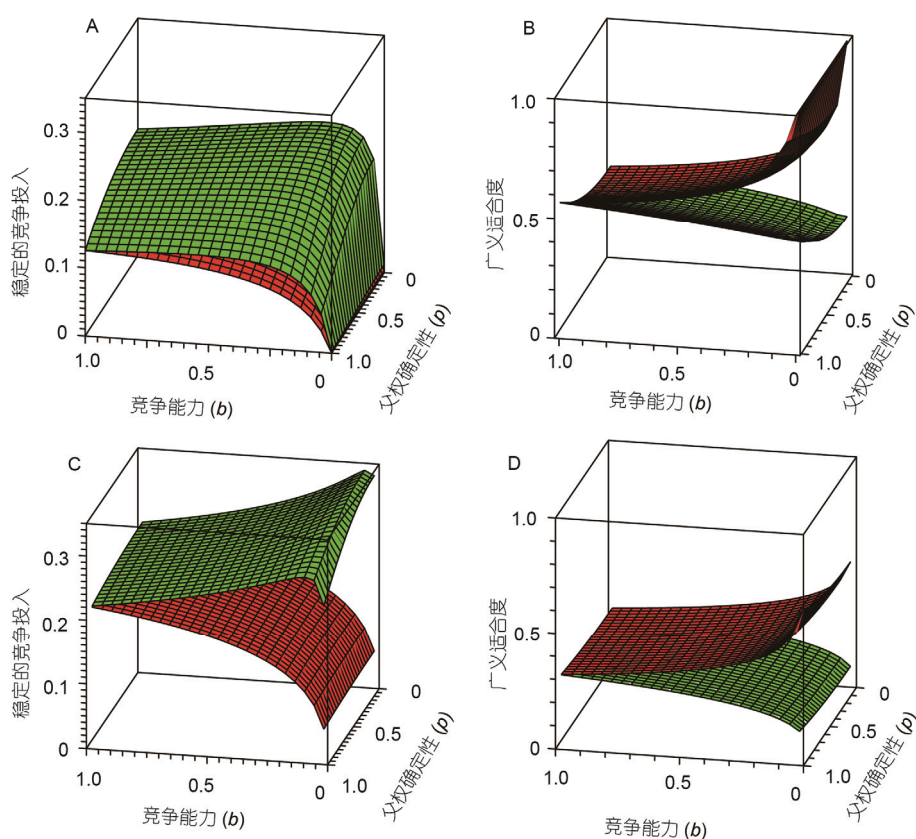
类似地, 对于摩梭家庭中表姐妹之间的生育竞争(表姐妹指她们的母亲是姐妹), 表姐和表妹分别记为 C_1 和 C_2 . C_1 的竞争投入是 x , C_2 的竞争投入是 y , b 是 C_2 相对 C_1 的竞争能力. C_1 和 C_2 的广义适合度可以表示为:

$$\begin{aligned}\phi_{C_1} &= (1-x-y) \frac{x}{x+by} + \left(\frac{1}{16} + \frac{p^2}{16} \right) (1-x-y) \frac{by}{x+by} \\ \phi_{C_2} &= (1-x-y) \frac{by}{x+by} + \left(\frac{1}{16} + \frac{p^2}{16} \right) (1-x-y) \frac{x}{x+by}\end{aligned}\quad (4)$$

对于所有可能的 b 和 p , x 和 y 的稳定解, x^* 和 y^* , 是以下方程的解

$$\begin{aligned}\frac{\partial \phi_{C_1}}{\partial x} &= \frac{1}{(x+by)^2} \left[- \left(x + \left(\frac{1+p^2}{16} \right) by \right) (x+by) \right. \\ &\quad \left. + \left(\frac{15-p^2}{16} \right) by(1-x-y) \right] = 0 \\ \frac{\partial \phi_{C_2}}{\partial y} &= \frac{1}{(x+by)^2} \left[- \left(by + \left(\frac{1+p^2}{16} \right) x \right) (x+by) \right. \\ &\quad \left. + \left(\frac{15-p^2}{16} \right) bx(1-x-y) \right] = 0\end{aligned}\quad (5)$$

图 3C 表示以上方程对于所有 b 和 p 的数值解, 红色代表 x^* , 绿色代表 y^* . 这些数值解表明, 对于所有的 $0 < b < 1$ 和 $0 < p < 1$, x^* 总是小于 y^* . 当 $b=1$ 时, $x^* = y^*$.

图3 摩梭女性的生育竞争^[25]

A: 对于所有可能的 b 和 p , 使姐妹广义适合度同时最大化的最优竞争投入分配. 红色代表 x^* (姐姐的最优竞争投入), 绿色代表 y^* (妹妹的最优竞争投入); B: 对于所有的 (x^*, y^*) , 姐姐和妹妹的广义适合度 $\phi_1(x^*, y^*)$ 和 $\phi_2(x^*, y^*)$, 红色代表 $\phi_1(x^*, y^*)$, 绿色代表 $\phi_2(x^*, y^*)$; C: 对于所有可能的 b 和 p , 使表姐妹广义适合度同时最大化的最优竞争投入分配. 红色代表 x^* (表姐的最优竞争投入), 绿色代表 y^* (表妹的最优竞争投入); D: 对于所有的 (x^*, y^*) , 表姐和表妹的广义适合度 $\phi_{c1}(x^*, y^*)$ 和 $\phi_{c2}(x^*, y^*)$, 红色代表 $\phi_{c1}(x^*, y^*)$, 绿色代表 $\phi_{c2}(x^*, y^*)$

对于所有的 (x^*, y^*) , 图 3D 表示 $\phi_{c1}(x^*, y^*)$ 和 $\phi_{c2}(x^*, y^*)$, 红色代表 $\phi_{c1}(x^*, y^*)$, 绿色代表 $\phi_{c2}(x^*, y^*)$, 当 $b < 1$ 时, $\phi_{c1}(x^*, y^*)$ 总是大于 $\phi_{c2}(x^*, y^*)$.

理论分析的结果表明, 只要姐姐的竞争能力较强 ($b < 1$), 使姐姐和妹妹的广义适合性同时最高的最优策略是妹妹将会消耗更多家庭资源用于竞争行为, 但姐姐仍然会获得更高的广义适合度. 图 3 显示, 表姐妹之间的竞争比姐妹间的竞争更为激烈, 因为表姐和表妹将更多资源用于竞争行为, 使得家庭中整体的繁殖成功降低. 父权确定性 p 的降低将导致竞争投入轻微地增加, 但对竞争结果影响最大的是相对竞争能力 (b).

2.3 摩梭女性首次生育年龄及存活子女数

在历史上摩梭社会的生育率一直处于比较低的水平^[26]. 从 20 世纪 80 年代起, 计划生育政策规定每对摩梭夫妻可以生育 3 个孩子. 由于目前摩梭社会儿童死亡率很低, 摩梭儿童的存活率近似等于生育力. 使用回归分析研究了决定摩梭女性子女数和首次生育年龄的因素. 调查数据显示, 平均每个摩梭妇女生育的子女数为 2.66 个 ($SD=1.41, n=1411$). 控制年龄因素后, 家庭财富与较高的繁殖成功有关, 但对女性繁殖成功影响最大的因素是共同居住的亲属数目 (表 1~4). 所有共同居住的亲属对女性的存活子女数和首次生育年龄都有一定负面影响, 其中最大的影响来自姐妹和表姐妹. 姐妹数量的增加会导致平均存活子女数减少, 同时, 表姐妹数量的增加会导致平均首

表 1 影响摩梭女性首次生育年龄的最优模型($n=434$)^{[25]a)}

模型	K	AIC	ΔAIC	ω_i	LL
控制变量+女性亲属+男性亲属+财富+年龄段×女性亲属+年龄段×男性亲属	19	2422.84	0.00	0.89	-1192.42
控制变量+女性亲属+财富	10	2427.83	4.99	0.07	-1203.92

a) 控制变量=年龄段+教育年限; 女性亲属=姐妹数量+表姐妹数量+年长女性数量; 男性亲属=兄弟数量+表兄弟数量+年长男性数量; 财富=牲畜数量+平均土地面积+旅游收入

表 2 影响摩梭女性首次生育年龄回归模型的参数估计($n=434$)^{[25]a)}

变量名	模型平均参数	无条件标准误	95%置信区间	
年龄段	0.7092	0.1897	0.3374	1.081
表姐妹数量	1.8392	0.754	0.3615	3.317
年长女性数量	0.7793	0.3804	0.0337	1.5248
牲畜数量	-0.0468	0.0208	-0.0877	-0.006
旅游收入	-0.7933	0.3971	-1.5715	-0.0151
年龄段×表姐妹数量	2.4644	0.9489	0.6046	4.3241
年龄段×年长女性数量	-1.3584	0.4877	-2.3144	-0.4025

a) 仅显示具有显著影响的变量

表 3 影响摩梭女性存活子女数的最优模型($n=824$)^{[25]a)}

模型	K	AIC	ΔAIC	ω_i	LL
控制变量+女性亲属+男性亲属+财富+年龄×女性亲属+年龄×男性亲属	19	2351.41	0.00	1	-1156.70

a) 控制变量=年龄+年龄×年龄+教育年限; 女性亲属=姐妹数量+表姐妹数量+年长女性数量; 男性亲属=兄弟数量+表兄弟数量+年长男性数量; 财富=牲畜数量+平均土地面积+旅游收入

表 4 影响摩梭女性存活子女数的回归模型参数估计($n=824$)^{[25]a)}

变量名	模型平均参数	无条件标准误	95%置信区间	
年龄	0.0922	0.0105	0.0716	0.1128
年龄×年龄	-8×10^{-4}	1×10^{-4}	-0.001	-5×10^{-4}
教育年限	-0.0742	0.0146	-0.1029	-0.0455
姐妹数量	-0.0482	0.0225	-0.0923	-0.0042
表兄弟数量	-0.1583	0.0745	-0.3043	-0.0123
牲畜数量	0.0064	0.0027	0.0011	0.0118
年龄×姐妹数量	-0.0048	0.0019	-0.0084	-0.0011
年龄×兄弟数量	-0.0056	0.0016	-0.0088	-0.0024

a) 仅显示具有显著影响的变量

次生育年龄推迟。年龄与姐妹数和表姐妹数的交互项表明, 在老年摩梭人中这种姐妹和表姐妹间的负面影响更大。因此, 共同居住的育龄女性之间的生育竞争导致生育率降低。除此以外, 共同居住的年长女性和男性表亲会对女性的生育有负面影响。家庭内牲畜数量越多, 女性平均生育的孩子数越多; 家庭内旅游收入越多, 女性平均首次生育年龄提前。兄弟姐妹间的生育竞争见图 4A 和 4B, 兄弟(或姐妹)的出生次序对相对子女数的影响见 4C。结果表明, 姐妹间存在生育竞争: 有越多姐妹共同居住, 则生育的平均

子女数就越少; 出生次序越靠后, 能生育的子女数越少。兄弟之间及姐妹和兄弟之间无生育竞争。

3 结论

理论研究表明, 女性共同育幼可能导致摩梭男性向姐妹孩子投入更多, 父权确定性则对男性的偏母系投入影响较小。摩梭人的望门居婚姻使得男性和女性都生活在与自己平均亲缘关系更高的家庭中。有越多姐妹共同居住, 亲缘选择(或广义适合度)更偏

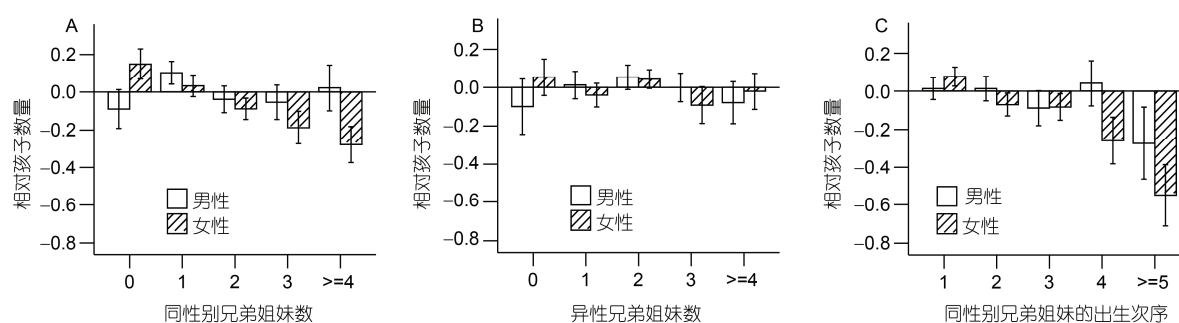


图4 兄弟姐妹对摩梭男性和女性相对子女数量的影响^[25]

A: x轴表示摩梭男性兄弟数、摩梭女性的姐妹数; B: x轴表示摩梭女性的兄弟数、摩梭男性的姐妹数; C: x轴表示摩梭男性在兄弟中的出生次序、摩梭女性在姐妹中的出生次序。y轴表示控制年龄因素后的泊松回归结果残差(斜线代表女性, 空白代表男性)

好男性向姐妹投入(如帮助姐妹劳动、抚育子女等)。根据农忙季节的调查数据, 摩梭女性大多数时间在自己家的土地上劳动, 摩梭男性大多数在姐妹家或配偶家的土地上劳动, 但在姐妹家土地上劳动的比例略高^[23]。广义适合度理论可以很好地解释为何摩梭男性选择与姐妹居住并对姐妹的子女承担抚养责任。

现有研究并未涉及摩梭女性为何选择共同育幼。与其他合作繁殖的物种类似, 有限的扩散机会可能是导致合作繁殖的主要因素。与夫妻单独居住的摩梭人相比, “走婚”的摩梭人首次生育年龄显著推迟, 表明他们承受一定的生育限制。另外, 摩梭人庞大的房屋和有限的土地资源可能是限制扩散的因素。已有研究表明, 随着摩梭社会旅游经济的发展, 可单独支配的收入增加会导致“走婚”婚姻被夫妻共同居住的新居制(Neolocal residence)婚姻所代替^[27]。

当家庭成员都需要同样的资源繁殖时, 共同育幼的物种可能存在繁殖冲突。在共同育幼的哺乳动物中经常可观察到姐妹间的繁殖偏倚, 人类社会中也例外。尽管在人类社会, 女性共同育幼的现象比较少见, 但在母系社会中, 女性亲属常比邻而居, 或者像摩梭人一样直接住在同一个家庭中。对居住在马拉维的母系制 Chewa 人的研究表明, 共同居住的母亲亲属对生育力有负面影响^[28]。对摩梭人的研究也表明共同居住的摩梭女性之间存在生育竞争。只要存在姐姐对妹妹的竞争优势, 或一定的支配能力, 姐姐就可能赢得生育竞争, 可以养育更多的孩子, 但她们同时付出更多的劳动代价以支持整个家庭。当家庭中至少有2个姐妹时, 姐姐被观察到更多地在地中劳动($p=0.0328$)^[25]。而妹妹则较少在地里劳动。

这一现象可能代表了“tug-of-war”中的一种竞争行为, 由于繁殖偏倚的存在, 妹妹与家庭的平均亲缘关系较低, 因此她对家庭的投入也较小。

在摩梭社会的传统文化中, 婚姻通常由老年人安排。在早期, 年长个体对年轻个体的支配可能是来源于身体优势, 更容易在争斗中获胜, 但随后支配等级变成一种文化规范, 以避免竞争冲突的发生。出生次序经常可以预测婚姻的次序和繁殖成功, 年长的个体可通过控制家庭资源去控制年轻亲属的婚姻^[29], 特别是当家庭资源不足以支撑所有个体都进行繁殖时。在这种情况下, 当所有子女都成年后, 年轻的个体可能结婚及拥有孩子的概率比较低。因此, 当家庭不能供养太多孩子时, 姐姐们已经步入婚姻, 年轻的妹妹则面临激烈的家庭资源竞争。对于姐姐而言, 完全垄断生育资源并不是最好的策略, 因为她们可以从妹妹的生育中获得广义适合度。繁殖偏倚之间的平衡取决于个体间冲突的收益和代价, 并很大程度上取决于相对的竞争能力(b)。理论模型显示, 较低的父权确定性将导致女性竞争投入轻微增加, 相比竞争能力 b , 父权确定性对女性的最优行为仅有较小的影响。

摩梭大家庭强调家庭和谐的观念, 一般家庭关系都非常平和。关于摩梭母系家庭中生育竞争的研究显示了合作与冲突是如何紧密地联系在一起。姐妹间和表姐妹间存在竞争, 与其他共同居住的亲属间也存在微弱的竞争。但是, 使得广义适合度最大化的稳定策略依然是帮助家庭进行劳动, 而不是消耗更多资源用于竞争。这个结果很好地描述了摩梭母系家庭中女性之间的生育竞争, 并可能预测家庭中的劳动模式。

参考文献

- 1 Murdock G P, White D R. Standard cross-cultural sample. *Ethnology*, 1969, 8: 329–369
- 2 Marlowe F. Paternal investment and the human mating system. *Behav Processes*, 2000, 51: 45–61
- 3 Richards A I. Some Types of Family Structure amongst the Central Bantu. In *African Systems of Kinship and Marriage* (Eds Radcliffe-Brown A, Forde C D.). London: Oxford University Press, 1950. 207–251
- 4 Greene P J. Promiscuity, paternity, and culture. *Amer Ethnol*, 1978, 5: 151–159
- 5 Aberle D F. Matrilineal descent in cross-cultural perspective. In: Schneider D, Gough K, eds. *Matrilineal Kinship*. Berkeley: University of California Press, 1961. 655–727
- 6 Sear R, Lawson D, Dickins T. Synthesis in the human evolutionary behavioural sciences. *J Evol Psychol*, 2007, 5: 3–28
- 7 Hamilton W. The genetical evolution of social behaviour. I. *J Theor Biol*, 1964, 7: 1–16
- 8 Hamilton W D. The genetical evolution of social behaviour. II. *J Theor Biol*, 1964, 7: 17–52
- 9 Alexander R D. The evolution of social behavior. *Annu Rev Ecol Syst*, 1974, 325–383
- 10 Rogers A R. Genetic relatedness to sisters' children has been underestimated. *P Roy Soc Lond B*, 2013, 280: 20121937
- 11 Scelza B A. Female choice and extra-pair paternity in a traditional human population. *Biol Lett*, 2011, rsbl20110478
- 12 Wen B, Shi H, Ren L, et al. The origin of Mosuo people as revealed by mtDNA and Y chromosome variation. *Sci China Ser C: Life Sci*, 2004, 47: 1–10
- 13 Lu Y, Wang C, Qin Z, et al. Mitochondrial origin of the matrilocal Mosuo people in China. *Mitochondrial DNA*, 2012, 23: 13–19
- 14 Walsh E R. The Na. In: Ember C R, Ember M, eds. *Encyclopedia of Sex and Gender: Men and Women in the World's Cultures*. New York: Kluwer and Plenum, 2004. 697–706
- 15 Lewis M P, Simons G F, Fennig C D. *Ethnologue: Languages of the world*. 18 ed. Vol. 9. 2009: SIL international Dallas, TX
- 16 严汝娴, 刘尧汉. 宁蒗县永宁区八株乡纳西族领主经济和母系制调查. 见: 永宁纳西族社会及母系制调查(三). 《中国少数民族社会历史调查资料丛刊》修订编辑委员会云南省编辑组. 北京: 民族出版社, 2009. 122–239
- 17 王承权, 詹承绪, 永宁区忠实乡纳西族封建领主制、阿注婚姻和母系家庭调查, 见: 永宁纳西族社会及母系制调查(二), 《中国少数民族社会历史调查资料丛刊》修订编辑委员会云南省编辑组. 北京: 民族出版社, 2009. 1–185
- 18 Cai H. A society without fathers or husbands: the Na of China. New York: Zone Books, 2001
- 19 West S A, Murray M G, Machado C A, et al., Testing Hamilton's rule with competition between relatives. *Nature*, 2001, 409: 510–513
- 20 West S A, Pen I, Griffin A S, Cooperation and competition between relatives. *Science*, 2002, 296: 72–75
- 21 Nettle D, Gibson M A, Lawson D W, et al. Human behavioral ecology: current research and future prospects. *Behav Ecol*, 2013, 24: 1031–1040
- 22 Cant M A, Johnstone R A. Reproductive conflict and the separation of reproductive generations in humans. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 5332–5336
- 23 Wu J J, He Q Q, Deng L L, et al. Communal breeding promotes a matrilineal social system where husband and wife live apart. *P Roy Soc Lond B*, 2013, 280: 20130010
- 24 Reeve H K, Emlen S T, Keller L. Reproductive sharing in animal societies: reproductive incentives or incomplete control by dominant breeders? *Behav Ecol*, 1998, 9: 267–278
- 25 Ji T, Wu J J, He Q Q, et al. Reproductive competition between females in the matrilineal Mosuo of southwestern China. *Philos T Roy Soc B*, 2013, 368: 20130081
- 26 Shih C K, Jenike M R. A cultural-historical perspective on the depressed fertility among the matrilineal Moso in Southwest China. *Hum Ecol*, 2002, 30: 21–47
- 27 Mattison S M. Economic impacts of tourism and erosion of the visiting system among the Mosuo of Lugu lake. *Asia Pac J Anthropol*, 2010, 11: 159–176
- 28 Sear R. Kin and child survival in rural Malawi. *Hum Nat*, 2008, 19: 277–293
- 29 Mace R. Biased parental investment and reproductive success in Gabbra pastoralists. *Behav Ecol Sociobiol*, 1996, 38: 75–81

Progress in Evolutionary Studies on Duolocal Marriages in Matrilineal Mosuo Society in China

JI Ting¹, HE QiaoQiao¹, WU JiaJia², WANG ShiChang¹, RUTH Mace² & TAO Yi¹

1 Theoretical Ecology Research Group, Key Laboratory of Animal Ecology and Conservation Biology, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

2 University College London, Department of Anthropology, London WC1E 6BT, UK

The Matrilineal Mosuo who lives in the border between Sichuan and Yunnan Province, follows an unusual Duolocal residence. The study of Mosuo people is of particular interest to reveal the evolution of human kinship and marriage system. The present paper provides a summary of recent studies on men's resource allocation and female reproductive competition in Mosuo people. The results show that communal breeding may be the cause of matrilineal bias in male's investment, while paternity uncertainty shows a small effect. The results also show that co-resident female kin are in reproductive competition; the more dominant (older) sister will win the competition and have a higher reproductive success rate, but they also put in more communal effort than younger sisters.

kinship, matriliney, communal breeding, reproductive conflict, cooperation

doi: 10.1360/N052015-00218