



Sveriges lantbruksuniversitet  
Swedish University of Agricultural Sciences

**Fakulteten för veterinärmedicin  
och husdjursvetenskap**  
Institutionen för husdjurens miljö och hälsa

# **Sexuellt beteende hos bonoboapor (*Pan paniscus*) och evolutionära fördelar med icke-reproduktiv sexualitet**

*Ellinor Henriksson*

*Uppsala  
2016*

*Veterinärprogrammet, examensarbete för kandidatexamen*

*Delnummer i serien: 2016:30*



# Sexuellt beteende hos bonoboapor (*Pan paniscus*) och evolutionära fördelar med icke-reproduktiv sexualitet

## Sexual behavior in bonobos (*Pan paniscus*) and evolutionary advantages of non-reproductive sexuality

*Ellinor Henriksson*

**Handledare:** Jens Jung, institutionen för husdjurens miljö och hälsa

**Examinator:** Eva Tydén, institutionen för biomedicin och veterinär folkhälsovetenskap

**Omfattning:** 15 hp

**Nivå och fördjupning:** Grundnivå, G2E

**Kurstitel:** Självständigt arbete i veterinärmedicin

**Kurskod:** EX0700

**Program:** Veterinärprogrammet

**Utgivningsort:** Uppsala

**Utgivningsår:** 2016

**Serienamn:** Veterinärprogrammet, examensarbete för kandidatexamen

**Delnummer i serie:** 2016:30

**Elektronisk publicering:** <http://stud.epsilon.slu.se>

**Nyckelord:** bonoboapa, *Pan paniscus*, sexuellt beteende, icke-reproduktiv sexualitet

**Key words:** bonobo, *Pan paniscus*, sexual behavior, non-reproductive sexuality

Sveriges lantbruksuniversitet  
Swedish University of Agricultural Sciences

Fakulteten för veterinärmedicin och husdjursvetenskap  
Institutionen för husdjurens miljö och hälsa



## INNEHÅLLSFÖRTECKNING

<b>Sammanfattning</b> .....	<b>1</b>
<b>Summary</b> .....	<b>2</b>
<b>Inledning</b> .....	<b>3</b>
<b>Material och metoder</b> .....	<b>3</b>
<b>Litteraturöversikt</b> .....	<b>3</b>
<b>Allmänt</b> .....	<b>3</b>
<i>Historia</i> .....	<b>3</b>
<i>Geografisk utbredning</i> .....	<b>4</b>
<i>Population</i> .....	<b>4</b>
<i>Habitat</i> .....	<b>4</b>
<b>Social struktur</b> .....	<b>4</b>
<b>Reproduktion</b> .....	<b>5</b>
<b>Sexuellt beteende</b> .....	<b>6</b>
<i>Uppvaktning</i> .....	<b>6</b>
<i>Kopulation</i> .....	<b>6</b>
<i>Genito-genital rubbing</i> .....	<b>7</b>
<i>Övrig genital kontakt</i> .....	<b>8</b>
<i>Syften</i> .....	<b>8</b>
<b>Diskussion</b> .....	<b>10</b>
<b>Faderskapsförvirring</b> .....	<b>10</b>
<b>Minskad risk för inavel</b> .....	<b>10</b>
<b>Jämlika förutsättningar</b> .....	<b>10</b>
<b>Övning ger färdighet</b> .....	<b>11</b>
<b>Stärkt immunförsvar</b> .....	<b>11</b>
<b>Slutsats</b> .....	<b>12</b>
<b>Referenslista</b> .....	<b>12</b>



## **SAMMANFATTNING**

Bonoboapan (*Pan paniscus*) erkändes år 1929 som en egen art och hade innan dess ofta misstagits för schimpans (*Pan tryglodytes*). Arterna påminner om varandra till utseendet, men skiljer sig åt i beteende. Detta är fascinerande med tanke på att de delar nästan identiska genom. En aspekt som skiljer de två arterna åt är det sexuella beteendet. Bonoboapor är hypersexuella och interagerar sexuellt i många fler sammanhang än schimpanser.

Det sexuella beteendet påverkar den sociala strukturen. Honor knyter an till varandra genom genito-genital rubbing, vilket är extra viktigt mellan nya yngre honor i en grupp och äldre honor. Genom att interagera sexuellt med äldre högt uppsatta honor befäster den nya honan sin plats i gruppen och ökar sin sociala status. En honas förmåga att knyta an till andra honor är även avgörande för hennes son, vars status beror på moderns status. Sammanhållningen är också stark mellan hanar och honor, förmodligen tack vare honornas kontinuerliga sexuella mottaglighet.

Självklart fyller sexualiteten en reproduktiv funktion. Brunstcykeln varar i 35 dagar och åtföljs av en lika lång period av perineal svullnad. Denna är som störst i 13 dagar och signalerar att honan är sexuellt mottaglig. Svullnaden är förlängd, det vill säga den sträcker sig utanför ägglossningen, och är därför inget säkert tecken på att hon är redo för befruktning. Honan blir könsmogen mellan 6 och 11 års ålder och får sin första avkomma i 15-årsåldern.

Repertoaren av sexuella beteenden är stor. Mellan honor förekommer som sagt genito-genital rubbing, det vill säga honorna gnider sina genitalier mot varandra. Hanar har också genital kontakt i form av ventro-dorsal bestigning, rump-rumpkontakt och ventro-ventral omfamning. Kopulation och bestigning är de vanligaste beteendena mellan hanar och honor. Manuell stimulans av varandras genitalier har också observerats. Om unga individer är delaktiga förekommer ett flertal andra beteenden.

Det sexuella beteendet har många icke-reproduktiva syften. Efter en konflikt mellan två individer kan de försonas eller få tröst av utomstående individer i form av genito-genital rubbing, annan genital kontakt eller kopulation. Detta sänker stressnivåerna, vilket yttrar sig genom att den utsatta individen kliar sig mindre. Sexuell kontakt kan även reducera sociala spänningar som kan uppstå vid till exempel födoinslag och trängsel. Ytterligare syften är anknytning till andra individer, förhandling om resurser och social lek.

Icke-reproduktiv sexualitet verkar utöver ovanstående syften även ha evolutionära fördelar så som faderskapsförvirring: Den förlängda perineala svullnaden innebär att det inte finns några visuella tecken som signalerar när honan har ägglossning och att honor och hanar kopulerar under hela brunstcykeln. Detta skapar förvirring om vem som är fadern och gör infanticid kontraproduktivt. Bonoboapan är ett lysande exempel på hur icke-reproduktiv sexualitet har utvecklats vid sidan om reproduktiv sexualitet och vilka viktiga funktioner det fyller, både i den dagliga tillvaron och evolutionärt.

## SUMMARY

The bonobo (*Pan paniscus*) was in 1929 announced as its own species and had earlier often been mistaken for the chimpanzee (*Pan troglodytes*). The two species resemble each other visually, but not so much in behavior. This is very remarkable since they share almost identical genomes. One aspect that differs is their sexual behavior. Bonobos are hypersexual and interact sexually in many more contexts and with a higher frequency than chimpanzees.

The sexual behavior affects the social structure. Females bond by performing genito-genital rubbing with each other, which is of special importance between younger newly immigrated females and older females. By interacting sexually with older highly ranked females the young female secures her place in the group and increases her social status. A female's ability to bond with other females is of critical importance even to her son, whose social rank depends on that of his mother. The affinity is also high between males and females, which is probably due to the females' continuous sexual receptiveness.

Sexual behavior obviously plays an important part in breeding. The estrus cycle is 35 days long and is accompanied by an equally long period of perineal swelling. The tumescence is maximal for 13 days and signals that the female is sexually receptive. The swelling is prolonged, which means it is present outside ovulation, and is therefore not a reliable sign that she is ready for fertilization. Females reach sexual maturity when they are between 6 and 11 years old and have their first offspring around the age of 15.

The repertoire of sexual behaviors is large. Similar to females, males have genital contact with each other. They mount each other, place their anal regions against each other and embrace with pelvic thrusts. Copulation and mounting are the two most common behaviors between males and females. Manual stimulation of genitals has also been observed. If young individuals participate other behaviors are displayed.

The sexual behavior serves many non-reproductive purposes. It can reduce tension after a conflict in terms of reconciliation between the two parties or consolation received by the victim from bystanders. This reduces the levels of stress, which can be concluded from the victim's low rate of scratching. Other purposes are to strengthen relationships as mentioned above, negotiate about food, desirable items or females and enrich social play.

Non-reproductive sexuality seems to have evolutionary advantages such as paternity confusion: The prolonged perineal swelling means that there are no visual signs of ovulation and that males and females copulate continuously. This causes confusion about who is the father to the offspring and makes infanticide counterproductive. The bonobo is a great example of how non-reproductive sexuality has developed alongside reproductive sexuality and how important it is, not only in everyday life but also in an evolutionary context.



## INLEDNING

Sexuellt beteende utgör en viktig komponent i samvaron mellan bonoboapor oavsett kön eller ålder (Hashimoto, 1997). Honor utövar till exempel genito-genital rubbing (Furuichi, 1989), det vill säga gnider sina genitalier mot varandra, vilket är det mest förekommande sexuella beteendet hos bonoboapor (Paoli, 2007; Clay & Waal, 2015). Detta innebär att honor bildar de starkaste allianserna och förklarar varför bonoboapor lever i matriarkat (Furuichi, 1989; White, 1989). Mer än hälften av de sexuella interaktionerna tjänar andra syften än reproduktion (Paoli *et al.*, 2006a; Genty *et al.*, 2015); sexuella beteenden kan till exempel användas för att förhandla sig till resurser (Kitamura, 1989), ge tröst efter slagsmål (Clay & Waal, 2015) eller hjälpa yngre honor att knyta an till äldre honor med hög status och därmed öka sin egen status (Furuichi, 1989).

Frågeställningarna som det här arbetet syftar till att besvara är hur det sexuella beteende yttrar sig, vilka funktioner det fyller och om det finns evolutionära fördelar med icke-reproduktiv sexualitet. För att besvara frågeställningarna görs jämförelser med schimpansen, bonoboapans närmsta släkting (Waal & Lanting, 1997). Att det finns evolutionära fördelar med reproduktiv sexualitet är självklart, men det måste även finnas en anledning att icke-reproduktiv sexualitet har utvecklats parallellt med denna. Icke-reproduktiv sexualitet är kanske starkast förknippat med oss människor; vi är inte bara kontinuerligt sexuellt mottagliga, vi till och med förhindrar att bli gravida med hjälp av preventivmedel. Bonoboapor är dock än mer sexuellt aktiva och därför intressanta för reflektion kring den icke-reproduktiva sexualitetens betydelse.

## MATERIAL OCH METODER

Lämplig litteratur för att besvara frågeställningarna har hittats genom sökningar i databaserna Web of Science, Wildlife & Ecology Studies Worldwide och Google Scholar. De sökord som använts är bland annat bonobo\*, "pan paniscus", "pygmy chimpanzee\*", "sexual behavio\*", "sexual goal\*", "social behavio\*", "social interaction\*" och reproducti\*. Delfrasen (bonobo\* OR "pan paniscus" OR "pygmy chimpanzee") har använts vid alla sökningar för att inte missa viktiga artiklar. Användbar information har även hittats på IUCN Red List:s hemsida, <http://www.iucnredlist.org/>, och i Svensk MeSH, <http://beta.mesh.kib.ki.se/>.

## LITTERATURÖVERSIKT

### Allmänt

#### *Historia*

Bonoboapan tillhör överfamiljen hominider och härstammar, liksom schimpansen, från samma anfader som människan som tros ha levt för 6 miljoner år sedan (Waal & Lanting, 1997). De två arterna är människans närmsta släktingar med genom som är över 98 procent identiska med människans genom. Bonoboapan erkändes som en egen art år 1929 och hade innan dess ofta misstagits för schimpans. Arten har dock ärvt unika sociala och sexuella drag som skiljer den från alla andra primater (Waal & Lanting, 1997).

## **Geografisk utbredning**

Bonoboapan lever på låglandet söder om Kongofloden i Kongos regnskogar (IUCN Red List, 2008). Området sträcker sig från Lualabafloden i öst till Kasai-/Sankurafloden i syd och orten Bolobo i väst (IUCN Red List, 2008). I en studie av Hickey *et al.* (2013) uppskattades den potentiella ytan för bonoboapor att röra sig på till ca 563 330 km<sup>2</sup>.

## **Population**

Det finns inga definitiva siffror över den totala populationsstorleken, men den uppskattas till ca 50 000 individer (Dupain & Elsacker, 2001). I dagsläget ses en nedåtgående trend (IUCN Red List, 2008). Genetiska analyser har visat att populationerna har stabila historiker då vattendrag avgränsar dem fysiskt från varandra och hindrar utbyte av gener (Eriksson *et al.*, 2004).

## **Habitat**

Icke-översvämmad urskog utgör bonoboapans huvudsakliga habitat, men variation har visat sig vara viktigt för att tillgodose artens olika behov (Terada *et al.*, 2015). Ung sekundärskog och brukad mark undviks i allmänhet på grund av rädsla för människor, men utgör troligtvis en viktig resurs i form av fallback foods, det vill säga föda som äts när inget bättre alternativ finns tillgängligt. Frukt föredras framför örter och finns i urskog och gammal sekundärskog, men örter utgör den huvudsakliga födan och finns tillgängligt i stora mängder året runt, även i ung sekundärskog och på brukad mark. Bonoboapor äter även växtdelar från träd, klätterväxter och buskage som endast återfinns i urskog och gammal sekundärskog. En annan anledning till att de vistas mycket i sådana habitat är att det finns stora trädkronor att bygga bon i för natten. De kan även övernatta i träskmarksområden där det finns föda i form av örter, svamp, trollsländslarver och dagmaskar. Träskmarken utnyttjas säsongvis beroende på fruktutgången i andra områden (Terada *et al.*, 2015).

## **Social struktur**

Bonoboapor lever i grupper som varierar i storlek beroende på födoförekomst, framförallt vad gäller frukt (Kuroda, 1979). I Wamba beräknades genomsnittet till 16,9 individer per grupp (Kuroda, 1979), medan motsvarande siffra i Lomakoskogen var 6,2 (White, 1988). Många av grupperna i Kurodas studie (1979) bestod av fler än 30 individer. Hans resultat pekar mot att sammanhållningen mellan hanar och honor är starkare än mellan honor. White (1988) menar dock att ordningen är omvänd, men att sammanhållningen mellan hanar och honor ökar med gruppstorlek. Oavsett resultat är författarna ense om att styrkan i sammanhållningen skiljer sig ytterst lite mellan kombinationerna hane-hona, hona-hona och hane-hane. Den starka sammanhållningen inom och mellan könen kan förklara varför grupperna är så stora jämfört med schimpansgrupper (Kuroda, 1979).

Honor knyter an till varandra genom genito-genital rubbing, kisande blickar, genom att dela med sig av mat och i viss mån genom grooming, det vill säga pälsvård (Furuichi, 1989). Sammanhållningen mellan honor är mycket starkare hos bonoboapor än hos schimpanser, vilket skulle kunna bero på att födotillgången är tillräckligt stor för att de ska slippa

konkurrera med varandra (White, 1989). Grooming förekommer i mycket högre frekvens mellan hanar och honor och mellan hanar än mellan honor (Furuichi, 1989). Den starka sammanhållningen mellan könen beror troligtvis på honornas kontinuerliga sexuella mottaglighet (Kuroda, 1980).

Gruppens komposition verkar variera med storlek: ju större grupp, desto större proportion hanliga individer även om gruppen generellt domineras av honor (White, 1988). Något som inte verkar korrelera med gruppens storlek är proportionen av honor med ungar eller honor i brunst (Kuroda, 1979). I Whites studie (1988) iaktogs inga grupper som enbart bestod av hanar, men däremot flera grupper som enbart bestod av honor. Den vanligaste kompositionen utgörs dock av individer av båda könen och i olika åldrar (Kuroda, 1979). I Kurodas studie (1979) var 80 procent av grupperna av blandad typ, det vill säga bestod av både hanar och honor.

Det förekommer frekventa fissioner och fusioner av grupperna, vilket innebär att individer lämnar grupper och ansluter sig till nya (Kuroda, 1979; White, 1988). I Whites studie (1988) tog det i genomsnitt 102 minuter innan en grupp ändrades på det här sättet. Både hanar och honor byter grupp i sällskap av andra, men endast hanar har observerats byta grupp på egen hand, vilket återspeglar den starka sammanhållningen mellan honor jämfört med hanar (White, 1988).

Bonoboapor är mycket toleranta, särskilt mellan könen och mellan honor, och uppvisar endast milt aggressivt beteende (Kuroda, 1980). Hierarkiordningen hos bonoboapor är tämligen icke-linjär och kan variera mellan grupper, men även inom en och samma grupp med varierande omständigheter (Paoli *et al.*, 2006b). Dominanta interaktioner är jämnt fördelade mellan könen och verkar inte heller styras av kroppsvikt eller ålder (Paoli *et al.*, 2006b). Honor, framförallt äldre, har centrala positioner i gruppen, vilket även deras söner har (Furuichi, 1989). Hanar som saknar mödrar håller sig däremot i gruppens periferi (Furuichi, 1989). Bandet mellan mor och son är starkt, även när sonen har nått vuxen ålder (Kano, 1982). Ju äldre modern blir, desto högre status får hon och desto högre status får sonen per automatik (Furuichi, 1989).

Grupperna är patrilineära, det vill säga honorna utvandrar medan hanarna stannar kvar hela sina liv (Kano, 1982). Vid 7-9 års ålder överger honan den grupp hon har fötts in i och ansluter sig till en ny grupp (Furuichi, 1989). Nyanlända honor är ivriga att skapa kontakt med de äldre honorna i gruppen, bland annat genom genito-genital rubbing och grooming, för att befästa sina sociala positioner. Denna ivrighet gentemot andra honor dämpas när honan får en avkomma, samtidigt som hon klättrar i rang. Efter att honan har fött sin unge gör hon sällan nya byten mellan grupper och de byten som sker är endast temporära (Furuichi, 1989).

## **Reproduktion**

Brunstcykeln hos bonobohonor är i genomsnitt 35 dagar lång och åtföljs av en lika lång period av perineal svullnad (Paoli *et al.*, 2006a). Svullnaden är som störst i 13 dagar (Paoli *et al.*, 2006a) och karaktäriseras av att de inre blygläpparnas mediala ytor trycks mot varandra så att vaginalöppningen formas till en springa, så kallad labial ocklusion (Dahl *et al.*, 1991).

Honan visar genom sin svullnad att hon är sexuellt mottaglig (Dahl, 1986). Vid maximal svullnad ökar frekvensen av både hetero- och homosexuella interaktioner (Paoli *et al.*, 2006a). Svullnaden avklingar långsamt: efter det första tecknet på minskad svullnad tar det ca 12 dagar innan svullnaden har försvunnit helt (Dahl, 1986).

Honan blir könsmogen och får sin första mens mellan 6 och 11 års ålder (Vervaecke *et al.*, 1999). Vid 15 års ålder räknas hon som vuxen och får runt denna tid sin första avkomma (Hashimoto, 1997). De flesta ungar föds mellan mars och maj, vilket är en period med mildt regn som kommer efter en period av torka mellan december och februari (Furuichi *et al.*, 1998). Frukttillgången är som störst under regnperioderna; genom att föda när det är som längst kvar till nästa torrperiod optimeras ungarnas överlevnadschanser (Furuichi *et al.*, 1998).

Douglas (2014) följde en dräktig bonobohona innan, under och efter förlossning. Honan födde under sen morgon i närheten av andra mödrar. Placentan åts upp direkt av den nyblivna modern och två av de andra honorna. Den efterföljande veckan fick moder och unge mycket uppmärksamhet från övriga gruppmedlemmar, framförallt från unga individer och vuxna honor, i form av kysande blickar och grooming. Närvaron av andra individer under och efter förlossning spelar troligtvis en viktig roll för moderns och ungens välmående (Douglas, 2014).

Dödligheten bland bonoboungar är häpnadsväckande låg; av alla ungar som observerades i en studie av Furuichi *et al.* (1998) överlevde 95,5 procent till ett års ålder och 72,7 procent till 6 års ålder. Den låga dödligheten beror förmodligen på goda överlevnadschanser under de första två levnadsåren. I samma studie uppskattades även generationsintervallet: Honorna födde ungar vart fjärde till femte år, ett relativt kort intervall som innebar att vissa honor fick ta hand om två behövande ungar på samma gång. Det korta intervallet kan förklaras av att honorna kom tillbaka i brunst ett år efter förlossning, vilket är relativt snabbt (Furuichi *et al.*, 1998).

## **Sexuellt beteende**

### ***Uppvaktning***

De flesta sexuella interaktioner mellan vuxna individer inleds med uppvaktningsbeteenden - upprätt stående, utsträckta händer, svankande rygg och erektion av penis - eller presentation av genitalier (Hashimoto, 1997). När ungar är inblandade förekommer nästan aldrig uppvaktande eller presenterande beteende, utan det uppstår i sen barndom eller tidig ungdom och tilltar med åldern. Hanar uppvisar både uppvaktningsbeteenden och presenterar sig medan honorna endast presenterar sig (Hashimoto, 1997).

### ***Kopulation***

Kopulation består av bestigning, penetrering och ejakulation eller åtminstone försök till ejakulation genom stötande rörelser mellan en hane och en hona (Kitamura, 1989; Hashimoto, 1997). Beteendet förekommer mellan unga hanar och vuxna honor och ökar i frekvens med hanens ålder (Kitamura, 1989; Hashimoto, 1997). I puberteten minskar dock de kopulativa

beteendena tillfälligt på grund av aggression från vuxna hanar (Hashimoto, 1997). Typiskt för kopulation mellan unga hanar och vuxna honor är att de för föregås av genito-genital rubbing mellan honan och en annan vuxen hona eller kopulation mellan honan och en vuxen hane (Kitamura, 1989; Hashimoto, 1997).

Kopulation sker i högst frekvens när en grupp anländer till en omtyckt födoplats eller när hanarna är socialt uppspelade efter ett möte med en annan grupp (Kitamura, 1989). Denna uppspelhet yttrar sig bland annat i erektion av penis. Om både hanar och honor är uppspelade behövs inga inviter för att de ska kopulera, utan det räcker med ögonkontakt och fysiskt närmande. Uppspelade honor har även sex med varandra i form av genito-genital rubbing (Kitamura, 1989).

Den vanligaste ställningen för kopulation är ventro-dorsal, även om andra ställningar förekommer så som ventro-ventral kopulation, vilket är möjligt tack vare honans relativt ventralt belägna vagina (Kitamura, 1989). Ventro-ventral kopulation utförs oftast med honan liggandes på rygg och lyftandes på rumpan så att genitalierna blottas. Dock har även situationer observerats i vilka honan sitter eller står upp. Honan kan även byta ställning från ventro-dorsal till ventro-ventral kopulation utan att bryta kroppskontakten med hanen eller att penis lämnar vaginan. I några få fall har även ventro-lateral kopulation dokumenterats. Frekvensen av alternativa ställningar är högst när yngre individer är delaktiga. Vid ventro-dorsal kopulation kan manuell stimulans av genitalier förekomma: honan kan röra vid hanens pung med fötter och händer eller smeka sina egna genitalier. Viktigt att belysa är att många av de inviter som vuxna honor gör leder till ventro-dorsal bestigning utan vare sig penetrering eller stötande rörelser, det vill säga genital kontakt, inte kopulation (Kitamura, 1989).

### ***Genito-genital rubbing***

Bonobohonor uppvisar ett unikt beteende när de omfamnar varandra ventro-ventralt och gnider sina genitalier mot varandra, vilket har gett upphov till termen genito-genital rubbing (Kitamura, 1989). Beteendet förekommer endast mellan vuxna honor och framförallt mellan nyligen könsmogna invandrade honor och äldre honor (Hashimoto, 1997). Det kan utövas både i träd och på marken, men skiljer sig något i utförande i de två olika miljöerna: i träd håller honorna i sig i grenar och bär på så sätt upp sina egna kroppsvikter, medan de på marken tar hjälp av varandra genom att den ena honan står på alla fyra och den andra honan håller sig fast undertill (Kitamura, 1989).

Akten initieras av att den ena honan lägger sig på rygg och blottar sina genitalier, precis som vid ventro-ventral kopulation, varpå den andra honan böjer sig ned och lägger benen runt hennes midja (Kitamura, 1989). Rörelserna sker i sidled, till skillnad från kopulation som sker fram och tillbaka. Sidledsrörelserna måste vara motsatta och utföras i ett synkroniserat tempo för att genitalierna ska gnidas mot varandra. Vikten av anpassade höftrörelser har observerats i fält: en hona med maximal svullnad lyckades inte justera sina höftrörelser till den andra honans belåtenhet och övergavs omedelbart. Honan som har benen fria har större möjlighet att påverka sina egna rörelser och på så sätt få större njutning. Detta är honorna medvetna om och

de gör aktiva val när de blottar sig och på så sätt hamnar underst. Yngre honor tenderar att hamna överst vid genito-genital rubbing med en äldre hona (Kitamura, 1989).

### **Övrig genital kontakt**

Genital kontakt mellan ungar förekommer vid social lek och oftare mellan hanar än i andra konstellationer, vilket kan bero på att hanar leker mer än honor (Hashimoto, 1997). Ju äldre individerna blir, desto mer övergår ställningarna från ventro-ventrala till ventro-dorsala. Mellan vuxna hanar och ungar förekommer ett sexuellt beteende som är unikt för bonoboapor och som ingår i social lek: hanen sätter ungen ventro-ventralt i knät så att deras genitaler kommer i kontakt med varandra och gungar dem fram och tillbaka. Även vuxna honor uppvisar ett liknande beteende, men i syfte att minska stress, till exempel vid födointag (Hashimoto, 1997). Vuxna hanar kan omfamna ungar ventro-dorsalt och stöta mot dem med bäckenet (Kitamura, 1989). Rollerna, det vill säga vem som bestiger vem, kan vara omvända om ungen är av hanligt kön och något äldre. Genital kontakt mellan en vuxen hane och en unge kan initieras av båda parterna och sker ofta i samband med att de delar mat. Liksom unga hanar visar unga honor intresse för sexuell kontakt med en vuxen individ av motsatt kön vid kopulation mellan vuxna individer: den unga honan blottar sina genitalier varpå hanen bestiger henne ventro-dorsalt (Kitamura, 1989).

Tre varianter av genital kontakt förekommer mellan vuxna hanar: ventro-dorsal bestigning, rump-rumpkontakt och ventro-ventral omfamning (Kitamura, 1989). Ventro-dorsal bestigning är vanligast och liknar kopulation, men utan penetrering och ibland även stötande rörelser. Identiteten verkar ha betydelse för vem som bestiger vem, men rollerna är ombytliga och varierar mellan olika tillfällen; det finns således ingen strikt regel som säger att dominant individer bestiger underordnade individer. Rump-rumpkontakt initieras av att den ena hanen böjer sig framåt och blottar sina genitalier, men istället för att bestiga honom vänder sig den andra hanen om och positionerar sig så att de anala regionerna kommer i kontakt med varandra. Detta åtföljs antingen av stötande rörelser eller stillastående. Vid ventro-ventral omfamning, den minst vanliga varianten, uppnås stimulans genom stötande rörelser. Genital kontakt mellan vuxna hanar föregås ofta av aggressiv jakt, men även av vänliga inviter så som att stå upprätt och sträcka upp armarna (Kitamura, 1989).

### **Syften**

Det finns många syften med sexuell interaktion mellan bonoboapor. Dessa kan förutom reproduktion vara reduktion av sociala spänningar, förhandling, försoning, tröst, reduktion av stress, social anknytning och social lek (Furuichi, 1989; Enomoto, 1990; Paoli *et al.*, 2007; Clay & Waal, 2015; Genty *et al.*, 2015). Faktum är att mindre än 50 procent av alla sexuella interaktioner är reproduktiva (Paoli *et al.*, 2006a); merparten utövas i andra syften (Genty *et al.*, 2015).

Det sexuella syftet kommuniceras genom komplexa signaler, vilket är ett sätt att meddela intentioner på och initiera sexuell aktivitet (Genty *et al.*, 2015). Honor lyckas oftare initiera sex för att minska sociala spänningar än i andra syften, jämfört med hanar som är omvänt framgångsrika. Sociala spänningar uppstår till exempel vid konkurrens om föda, ett åtråvärt

föremål eller en sexuellt attraktiv hona. Genom att minska sociala spänningar kan en individ få tillgång till dessa resurser. Att honor är bättre på att minska sociala spänningar leder alltså till slutsatsen att de även är bättre på att förhandla (Genty *et al.*, 2015). Detta exemplifieras i Kitamuras studie (1989) där honor erbjöd sig sexuellt till hanar som kopulerade med dem och gav dem föda.

Paoli *et al.* (2007) undersökte hur två laddade situationer - födointag och kortvarig trängsel - påverkar bonoboapans sexuella repertoar. Båda situationerna hanterades genom selektiva sexuella beteenden i form av genito-genital rubbing och bestigning. Genito-genital rubbing förekom i mycket högre grad än bestigning vid födointag, vilket överensstämmer med resultatet att honor är bättre än hanar på att initiera spänningsreducerande sex och förhandla till sig resurser (Genty *et al.*, 2015). Den sexuella kontakten mellan honorna skapar dessutom ett starkt band mellan dem som hanarna inte kan mäta sig med och ger dem ytterligare förtur att äta (Paoli *et al.*, 2007).

Efter konflikter ökar frekvensen av sexuella beteenden, men även andra beteenden så som omfamning, beröring och kisande blickar (Clay & Waal, 2015). Vid försoning mellan två parter förekommer nästan uteslutande sexuella beteenden, medan tröst även kan ges i form av ovan nämnda icke-sexuella beteenden. Tröst ges till individer som varit inblandade i en konflikt av utomstående individer. De sexuella beteendena utgörs i fallande ordning av genito-genital rubbing, andra icke-reproduktiva sexuella beteenden och kopulation. Vuxna individer är mer benägna att försonas och trösta andra sexuellt än unga individer, vilket talar för att förmågan att lösa konflikter utvecklas med åldern. Tröst i form av sexuella beteenden leder till minskad stress hos mottagaren, vilket yttrar sig genom att han eller hon kliar sig mindre. Även försoning verkar ha en stressreducerande effekt (Clay & Waal, 2015).

Genito-genital rubbing sammanför honor både socialt och fysiskt (Furuichi, 1989): Nyligen köns mogna invandrade honor initierar och utövar genito-genital rubbing med äldre högt uppsatta honor i gruppen för att befästa sina sociala positioner, men riktar även aktiviteten mot andra nykomlingar för att knyta nya vänskapsband. Efter en session förblir avståndet mellan honorna detsamma eller minskar (Furuichi, 1989).

Social lek består av brottning, nafsande, klappar, kyssar och ryckande av föremål fram och tillbaka, men har även sexuella inslag (Kuroda, 1980). Kopulation mellan en vuxen hona och hane föregås eller efterföljs ofta av att de kysser och smeker varandra (Enomoto, 1990). Leken ackompanjeras av stön och leder till upphetsning och erektion av penis. Kopulationsliknande interaktioner är vanligt mellan hanar och honor i alla åldrar, men framförallt mellan vuxna honor och unga hanar. Eftersom de inte tjänar ett reproduktivt syfte kategoriseras de som lekbeteenden. Hanar umgås med ungar på flera sätt, varav många har en sexuell prägel. Ett beteende är att hanen sätter ungen ventro-ventralt i knät och gungar dem fram och tillbaka, ett annat är att han bestiger ungen ventro-dorsalt och ett tredje är att han rör vid ungens genitalier med munnen. Leken mellan moder och unge består också av sexuella beteenden i form av att ungen griper tag om och masserar moderns förhud (Enomoto, 1990).

## **DISKUSSION**

### **Faderskapsförvirring**

Den förlängda perineala svullnaden, det vill säga svullnad som varar längre än själva ägglossningen, medför att bonobohonor är sexuellt mottagliga under hela brunstcykeln (Paoli *et al.*, 2006a). Detta innebär att ägglossningen är dold - det finns inga säkra visuella tecken på att honan är redo för befruktning - och hanen kan inte veta om parningen varit framgångsrik (Paoli *et al.*, 2006a). Dessutom är bonoboapor promiskuösa, det vill säga har sexuella relationer med ett obegränsat antal individer, vilket ytterligare bidrar till osäkerheten. Dessa två faktorer, dold ägglossning och promiskuitet, leder till faderskapsförvirring och förhindrar infanticid (Wrangham, 1993). Istället för att döda varandras avkommor investerar hanarna i dem i form av omvårdnad (Enomoto, 1990; Wrangham, 1993). En köns mogen hane skulle teoretiskt sett kunna vara fader till vilken avkomma som helst och det vore dumt att inte ge den de bästa förutsättningarna i livet - ju livskraftigare avkomma, desto större chans att hanens gener förs vidare. Den totala omvårdnaden som varje enskild avkomma får blir på så sätt större än om endast fadern investerade i den. Faderskapsförvirring borde vara positivt för arten - fler avkommor överlever de tidiga åren och utvecklas till vuxna individer -, men ur ett egoistiskt perspektiv negativt för hanen vars gener inte premieras. Promiskuitet skulle utöver faderskapsförvirring kunna innebära att honans chanser till funktionsduglig sperma ökar: om hon bara parar sig med en hane riskerar hon att han är infertil och blir inte befruktad.

### **Minskad risk för inavel**

Bonoboapor har lätt för att umgås med individer ur andra grupper tack vare sin hypersexualitet (Furuichi, 1989). Ett möte mellan två grupper kan lätt skapa sociala spänningar, men hanteras effektivt genom sexuell interaktion (Genty *et al.*, 2015). När schimpanser stöter på andra grupper av schimpanser leder det istället till fysiskt våld (Boesch *et al.*, 2008). Det fredsamma sättet som bonoboapor hanterar sociala möten på underlättar för individer att ansluta sig till nya grupper (Furuichi, 1989). I regel är det honor som utvandrar, vilket de gör strax efter att de nått köns mognad (Furuichi, 1989). Genom att byta grupp innan de blir dräktiga försäkras de sig om att inte para sig med en nära släkting och risken för inavel minskar. Det sexuella beteendet skulle genom att underlätta gruppbyten kunna ha en indirekt positiv effekt på den genetiska variationen. Att det är honorna som byter grupp och inte hanarna borde även innebära att risken för infanticid minskar ytterligare: mödrar behöver inte oroa sig för nyanlända hanar som vet att avkommorna inte är deras och därför vill döda dem. Infanticid har aldrig observerats hos bonoboapor (Hohmann & Fruth, 2002), men är relativt vanligt hos schimpanser, både inom och utanför gruppen (Watts & Mitani, 2000). Hos schimpanser migrerar även hanarna (Sugiyama, 1984), vilket skulle kunna vara en bidragande faktor till att infanticid är så vanligt. Skillnaden i förekomsten av infanticid mellan arterna reflekteras i antalet döda ungar, vilket är mycket lägre hos bonoboapor än hos schimpanser (Furuichi *et al.*, 1998).

### **Jämlika förutsättningar**

Sexuell förmåga är av betydelse för en individs möjlighet att öka sin sociala status (Furuichi, 1989). Honor som har migrerat till en ny grupp skapar nya kontakter med gruppens



medlemmar genom att interagera sexuellt med dessa. De lägger stor vikt vid att lära känna och knyta starka band med de äldre högt uppsatta honorna, vilket gör att de befäster sina sociala positioner och klättrar i rang (Furuichi, 1989). Honorna interagerar genom genitogenital rubbing: oftast är det den äldre honan som blottar sig för den yngre honan, vilket gör att den äldre honan hamnar underst och får större möjlighet att positionera sig i ett tillfredsställande läge (Kitamura, 1989). Söner är indirekt beroende av moderns förmåga att interagera sexuellt med andra honor eftersom de automatiskt klättrar i rang när modern gör det (Furuichi, 1989). En annan situation när det är viktigt med sexuell förmåga är vid konkurrens om föda, ett åtråvärt föremål eller en attraktiv hona (Genty *et al.*, 2015): genom att erbjuda sig sexuellt kan en individ vinna till sig en resurs från en annan individ (Genty *et al.*, 2015). Schimpanser betar sig tvärtom aggressivt i ovanstående två situationer, det vill säga i strävan efter hög social status eller vid konkurrens om föda, föremål eller honor (Muller, 2002). Av naturliga skäl gynnas hanarna som är fysiskt större och starkare än honorna vid aggressiva utmaningar från andra individer. Hos bonoboapor spelar istället den sociosexuella förmågan roll, vilket lyfter fram honorna och ger könen mer jämlika förutsättningar.

### **Övning ger färdighet**

Sexuella inslag är vanliga vid social lek mellan individer i alla åldrar (Enomoto, 1990). Unga hanar bestiger äldre honor och gör kopulationsförsök som med åldern blir allt mer lyckade (Kitamura, 1989; Hashimoto, 1997). Honorna uppmuntrar dessa försök eftersom de ökar deras sexuella attraktivitet och chanser att få para sig med så många vuxna hanar som möjligt (Wrangham, 1993). Det är framförallt hanar som interagerar sexuellt vid social lek (Hashimoto, 1997), men även unga honor visar intresse för kopulation och låter sig bestigas av vuxna hanar (Kitamura, 1989). Social lek skulle ur denna aspekt kunna vara ett sätt för unga individer att öva in korrekta parningsbeteenden som i framtiden leder till reproduktion.

### **Stärkt immunförsvar**

Bonoboapor är sexuellt aktiva under hela brunstcykeln (Dahl, 1986; Paoli *et al.*, 2006a), även om honorna ökar i attraktivitet runt ägglossning när de är maximalt svullna (Paoli *et al.*, 2006a). De utsätts alltså ständigt för risk att bli smittade med sexuellt överförbara sjukdomar så som herpesvirus och SIV (simian immunodeficiency virus), vilka har konstaterats hos primater (Lockhart *et al.*, 1996). Intressant nog har studier visat att det råder ett positivt samband mellan promiskuitet och starka immunologiska försvarsmekanismer (Nunn, 2002; Wlasiuk *et al.*, 2009). I Nunns studie (2002) representerades promiskuiteten av parametrarna testikelmassa och brunstlängd. Båda parametrarna korrelerade med totalantalet vita blodkroppar. Av dessa var det huvudsakligen antalet neutrofiler som ökade med promiskuitet, men för brunstlängd sågs även en ökning av antalet eosinofiler. Wlasiuk *et al.* (2009) fann i sin studie ett samband mellan promiskuitet och utveckling av TLR5 (toll-like receptor 5), en pattern recognition receptor som binder bakteriellt flagellin (Svensk MeSH, Karolinska Institutet), även om resultatet inte kunde säkerställas statistiskt. Det skulle alltså kunna vara så att sexuell aktivitet ger ett starkt immunförsvar och att bonoboapor är friskare än andra primater.

## Slutsats

Sexuellt beteende fyller helt klart många funktioner hos bonoboapor. Först och främst används det i direkta syften, till exempel för att vinna resurser eller trösta andra, men verkar även innebära evolutionära fördelar så som minskad risk för infanticid och inavel, jämlika förutsättningar att inta höga sociala positioner och vinna resurser, framgångsrika parningsförsök och ett starkt immunförsvar. Det råder fortfarande oklarheter kring hur vanligt infanticid är hos bonoboapor eftersom de inte har studerats lika länge och mycket som andra primater. Vad gäller social lek är det frågan om hur mycket övning som behövs för att en individ ska lära sig att kopulera. Studier som jämför inlärningsprocessen mellan primater med olika grad av sexuell aktivitet skulle vara av intresse för att spekulera vidare kring detta. Det skulle även behövas mer forskning om sjukdomar i allmänhet och sexuellt överförbara sjukdomar i synnerhet hos bonoboapor för att kunna dra slutsatser om huruvida de påverkas av ett i vissa avseenden starkare immunförsvar jämfört med mindre sexuellt aktiva primater.

## REFERENSLISTA

- Boesch, C., Crockford, C., Herbinger, I., Wittig, R., Moebius, Y. & Normand, E. (2008). Intergroup conflicts among chimpanzees in Tai National Park: lethal violence and the female perspective. *American Journal of Primatology*, 70: 519–532.
- Clay, Z. & Waal, F.B.M. de (2015). Sex and strife: post-conflict sexual contacts in bonobos. *Behaviour*, 152: 313–334.
- Dahl, J.F. (1986). Cyclic perineal swelling during the intermenstrual intervals of captive female pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*). *Journal of Human Evolution*, 15: 369–385.
- Dahl, J.F., Nadler, R.D. & Collins, D.C. (1991). Monitoring the ovarian cycles of *Pan troglodytes* and *P. paniscus*: a comparative approach. *American Journal of Primatology*, 24: 195–209.
- Douglas, P.H. (2014). Female sociality during the daytime birth of a wild bonobo at Luikotale, Democratic Republic of the Congo. *Primates*, 55: 533–542.
- Dupain, J. & Elsacker, L.V. (2001). The status of the bonobo (*Pan paniscus*) in the Democratic Republic of Congo. I: Galdikas, B.M.F., Briggs, N.E., Sheeran, L.K., Shapiro, G.L. & Goodall, J. (red.), *All Apes Great and Small*. New York: Kluwer Academic Publishers, 57-74.
- Enomoto, T. (1990). Social play and sexual behavior of the bonobo (*Pan paniscus*) with special reference to flexibility. *Primates*, 31: 469–480.
- Eriksson, J., Hohmann, G., Boesch, C., Vigilant, L. (2004). Rivers influence the population genetic structure of bonobos (*Pan paniscus*). *Molecular Ecology*, 13: 3425–3435.
- Furuichi, T. (1989). Social interactions and the life history of female *Pan paniscus* in Wamba, Zaire. *International Journal of Primatology*, 10: 173–197.
- Furuichi, T., Idani, G., Ihobe, H., Kuroda, S., Kitamura, K., Mori, A., Enomoto, T., Okayasu, N., Hashimoto, C., Kano, T. (1998). Population dynamics of wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba. *International Journal of Primatology*, 19: 1029–1043.
- Genty, E., Neumann, C., Zuberbühler, K. (2015). Complex patterns of signalling to convey different social goals of sex in bonobos, *Pan paniscus*. *Scientific Reports*: doi:10.1038/srep16135.

- Hashimoto, C. (1997). Context and development of sexual behavior of wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba, Zaire. *International Journal of Primatology*, 18: 1–21.
- Hickey, J.R., Nackoney, J., Nibbelink, N.P., Blake, S., Bonyenge, A., Coxe, S., Dupain, J., Emetshu, M., Furuichi, T., Grossmann, F., Guislain, P., Hart, J., Hashimoto, C., Ikembelo, B., Ilambu, O., Inogwabini, B.-I., Liengola, I., Lokasola, A.L., Lushimba, A., Maisels, F., Masselink, J., Mbenzo, V., Mulavwa, N.M., Naky, P., Ndunda, N.M., Nkumu, P., Omasombo, V., Reinartz, G.E., Rose, R., Sakamaki, T., Strindberg, S., Takemoto, H., Vosper, A., Köhl, H.S. (2013). Human proximity and habitat fragmentation are key drivers of the rangewide bonobo distribution. *Biodiversity and Conservation*, 22: 3085–3104.
- Hohmann, G., Fruth, B. (2002). Dynamics in social organization of bonobos (*Pan paniscus*). I: Boesch, C., Hohmann, G. & Marchant, L.F. (red.), *Behavioural Diversity in Chimpanzees and Bonobos*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 138-155.
- IUCN Red List (2008-06-30). *Pan paniscus*. <http://www.iucnredlist.org/details/15932/0> [2016-02-08]
- Kano, T. (1982). The social group of pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*) of Wamba. *Primates*, 23: 171–188.
- Kitamura, K. (1989). Genito-genital contacts in the pygmy chimpanzee (*Pan paniscus*). *African study monographs*, 10: 49–67.
- Kuroda, S. (1979). Grouping of the pygmy chimpanzees. *Primates*, 20: 161–183.
- Kuroda, S. (1980). Social behavior of the pygmy chimpanzees. *Primates*, 21: 181–197.
- Lockhart, A.B., Thrall, P.H., Antonovics, J. (1996). Sexually transmitted diseases in animals: ecological and evolutionary implications. *Biological Reviews*, 71: 415–471.
- Muller, M.N. (2002). Agonistic relations among Kanyawara chimpanzees. I: Boesch, C., Hohmann, G. & Marchant, L.F. (red.), *Behavioural Diversity in Chimpanzees and Bonobos*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 112-123.
- Nunn, C.L. (2002). A comparative study of leukocyte counts and disease risk in primates. *Evolution*, 56: 177–190.
- Paoli, T., Palagi, E., Tacconi, G., Borgognini Tarli, S. (2006a). Perineal swelling, intermenstrual cycle, and female sexual behavior in bonobos (*Pan paniscus*). *American Journal of Primatology*, 68: 333–347.
- Paoli, T., Palagi, E., Borgognini Tarli, S.M. (2006b). Reevaluation of dominance hierarchy in bonobos (*Pan paniscus*). *American Journal of Physical Anthropology*, 130: 116–122.
- Paoli, T., Tacconi, G., Borgognini Tarli, S.M., Palagi, E. (2007). Influence of feeding and short-term crowding on the sexual repertoire of captive bonobos (*Pan paniscus*). *Annales Zoologici Fennici*, 44: 81–88.
- Sugiyama, Y. (1984). Population dynamics of wild chimpanzees at Bossou, Guinea, between 1976 and 1983. *Primates*, 25: 391–400.
- Svensk MeSH, Karolinska Institutet. *Toll-liknande receptor 5*. <http://beta.mesh.kib.ki.se/term/D051198/toll-like-receptor-5> [2016-03-24]
- Terada, S., Nackoney, J., Sakamaki, T., Mulavwa, M.N., Yumoto, T., Furuichi, T. (2015). Habitat use of bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba: selection of vegetation types for ranging, feeding, and night-sleeping. *American Journal of Primatology*, 77: 701–713.

- Vervaecke, H., Elsacker, L.V., Möhle, U., Heistermann, M., Verheyen, R.F. (1999). Inter-menstrual intervals in captive bonobos (*Pan paniscus*). *Primates*, 40: 283–289.
- Waal, F.B.M. de & Lanting, F. (1997). The last ape. I: Waal, F.B.M. de & Lanting, F. (red.), *Bonobo: The Forgotten Ape*. Berkeley, Kalifornien, USA: University of California Press, 1-22.
- Watts, D.P., Mitani, J.C. (2000). Infanticide and cannibalism by male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *Primates*, 41: 357–365.
- White, F.J. (1988). Party composition and dynamics in *Pan paniscus*. *International Journal of Primatology*, 9: 179–193.
- White, F.J. (1989). Social organization of pygmy chimpanzees. I: Heltne, P.G. & Marquardt, L.A. (red.), *Understanding Chimpanzees*. Cambridge, Massachusetts, USA: Harvard University Press, 194-207.
- Wlasiuk, G., Khan, S., Switzer, W.M., Nachman, M.W. (2009). A history of recurrent positive selection at the toll-like receptor 5 in primates. *Molecular Biology and Evolution*, 26: 937–49.
- Wrangham, R.W. (1993). The evolution of sexuality in chimpanzees and bonobos. *Human Nature*, 4: 47–79.