



UPPSALA
UNIVERSITET

Sexuell selektion hos schimpansen (*Pan troglodytes*)

Han-han-konkurrens, honors partnerval, sexuellt tvång och infanticid

Jani Rózsa

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2008
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Sammandrag

Sexuell selektion är det urval som sker under konkurrens om partners eller parningstillfällen. Olika former av konkurrens, såväl mellan och inom könen, och såväl före som efter parning, driver urvalet. Fyra av dem är han-han-konkurrens, honors val av partner, sexuell tvång och infanticid. Dessa mekanismer kan på ett eller annat sätt beskrivas som sexuell konflikt, där det ena könet har intressen och strategier som begränsar fitness hos det andra könet, något som leder till motstrategier i en evolutionär strid mellan könen. Hos schimpansen sker parning promiskuöst mellan alla individer i samhället vilket gör att parningsstrategierna ser radikalt annorlunda ut än om parning skulle ha skett exempelvis monogamt eller polygynt. Exempelvis kan partnerval vara svårare för honor att utöva, när större delen av parningen sker promiskuöst. Även schimpansens sociala struktur har implikationer för parningssystemet. Såväl hanar som honor etablerar en dominanshierarki emellan sig genom intrasexuell konkurrens, och påverkar på så sätt bland annat tillgången till partners. Det faktum att samhällen gränsar och överlappar varandra betyder att honor har möjlighet att emigrera och para sig utanför hemsamhället, något som påverkar det sexuella beteendet både hos hanar och honor vad gäller de fyra mekanismerna som nämnts.

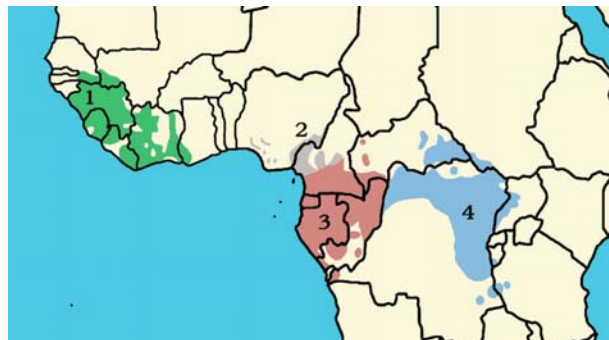
Inledning

Sexuell selektion drivs av konkurrens om partners eller parningstillfällen och de skillnader i reproduktionsframgång mellan individer som detta resulterar i (Darwin 1871). Eftersom resurser, såsom energi och tid (men också partners och parningstillfällen), är begränsade så finns alltid en avvägning mellan kostnader och fördelar med ett visst beteende, och skillnader individer emellan i förmågan att göra dessa avvägningar driver också urvalet. Både kostnader som fördelar kan vara direkta (det vill säga påverka endast utövaren) eller indirekta (det vill säga påverka släktingar till utövaren, och därmed vara en produkt av släktskapsselektion).

Schimpansen (*Pan troglodytes*) tillhör familjen Hominidae och det finns idag fyra underarter klassificerade (Figur 1), från *P. t. verus* i väst till *P. t. schweinfurthii* i öster. Dessa två underarter är också de två som de flesta studierna i denna artikel är baserad på.

Här sammanfattar jag de undersökningar som gjorts på, främst vilda, schimpanser vad

gäller sexuell selektion och dess mekanismer han-han-konkurrens, honors partnerval, sexuell tvång och infanticid. För att få en bättre förståelse för detta börjar jag dock med en kort sammanfattning av vad dessa mekanismer innebär och en genomgång av schimpansers sociala struktur och sexuella beteende i allmänhet. Att få full förståelse för schimpansens beteende är viktigt ur bevarandesynpunkt och det sexuella beteendet är en fundamental aspekt.



Figur 1. *Pan troglodytes* underarter och distribution. 1. *Pan troglodytes verus* 2. *P. t. vellerosus* 3. *P. t. troglodytes* 4. *P. t. schweinfurthii* (Bild: Luis Fernández García, baserat på Keele *et al.* (2006))

Sexuella selektionens mekanismer

Han-han-konkurrens och honors partnerval

En rad mekanismer och olika former av konkurrens mellan och inom könen ligger bakom sexuell selektion. De två mest studerade är han-han-konkurrens och honors partnerval (Andersson 1994). Han-han konkurrens handlar oftast om direkta interaktioner hanar emellan i konkurrens om partners och detta brukar därför vanligtvis kallas för intrasexuell selektion. Honors partnerval, en form av intersexuell selektion, behöver nödvändigtvis inte betyda att honor medvetet väljer sin partner. Det kan röra sig om att honor parar sig oftare med vissa hanar än andra eftersom de har selekterats för att ha en preferens för en viss egenskap som ärligt signalerar fitness hos hanarna. När det existerar skillnader i fekunditet och fertilitet hos hanarna är det en viktig egenskap för honan att kunna skilja attraktiva hanar med bra gener från oattraktiva (Dawkins 1977, Andersson 1994). Om de attraktiva hanarna är få är dock kostnaden med att vara kräsen hög (Andersson 1994), då det för honan tar både tid att leta efter, och energi att konkurrera om de få attraktiva hanarna. Under dessa förhållanden finns det helt enkelt fler honor än de få hanarna möjligtvis kan para sig med, och direkt hon-hon-konkurrens kan förekomma, något som är vanligt exempelvis hos arter som parar sig polygynt (Matsumoto-Oda *et al.* 2007).

Gränsen mellan dessa mekanismer kan vara oklar då bland annat han-han-konkurrens förekommer oavsett om hanarna strider fysiskt sinsemellan eller konkurrerar genom att endast visa upp sig för potentiella partners som därefter utövar sitt partnerval (Andersson 1994). En gemensam nämnare är dock att hanar har intressen och strategier som begränsar fitness hos honor och vice versa, vilket leder till en evolutionär strid mellan könen (Dawkins 1977) där strategier och motstrategier utvecklas hos respektive kön.

Sexuellt tvång

Ett annat exempel på en strategi som kan vara positiv för hanar men negativ för honor är sexuellt tvång. Honors partnerval kan begränsas, och hanars reproduktionsframgång förbättras, av hanars aggression riktad mot honor. En oattraktiv hane kan genom denna aggression tvinga honor till att kopulera, antingen direkt genom våld eller genom att under en tid trakassera eller skrämma honor (Clutton-Brock och Parker 1995). En attraktiv hane kan tvinga partners att endast kopulera med honom genom att vakta dem, något som innebär en kostnad för hanen i form av vaksamhet, aggression mot rivaliserande hanar och tid spenderad på vaktande. Fördelen är att chanserna att befrukta honan ökar markant (Watts 1998).

Infanticid

Ovannämnda tre mekanismer sker innan parning, men det finns även mekanismer som verkar efter att parning skett, och en sådan är infanticid (Andersson 1994). En hona som har nyfödda ungar måste oftast ta hand om dem, och är därför inte sexuellt aktiv under denna period. Hanar kan därför döda ungar som inte är deras egna för att tvinga honan till att återigen bli sexuellt aktiv och därigenom få fler parningstillfällen. Detta utgår från att hanen kan skilja på andras och sina egna ungar och att beteendet är sexuellt selekterat. Det finns dock andra hypoteser som inte är kopplade till sexuell selektion kring varför infanticid sker. Hypotesen om social patologi antar att infanticid är ett icke-adaptivt beteende och helt enkelt är en onormal respons på trängsel och höga populationsdensiteter som får hanen att lösa problemet på enklast sätt och döda ungar för att minska trängseln (Alcock 2005). En adaptiv variant av denna hypotes är resurskonkurrens-hypotesen, som menar att infanticid är en produkt av konkurrens om resurser och utrymme när dessa är begränsade (Murray *et al.* 2007). En annan adaptiv hypotes rör kannibalism. Den utgår från att när hanar emigrerar till en ny grupp honor

så dödar och äter hanen ungarna där för att kompensera för energiåtgången för att emigrera och etablera sig i den nya gruppen (Alcock 2005). Detta är, som vi ska se, inte en rimlig förklaring för schimpanshanar, men den kannibalism som förekommer har med all sannolikhet fördelar såsom energiupptag.

Schimpansens sociala struktur

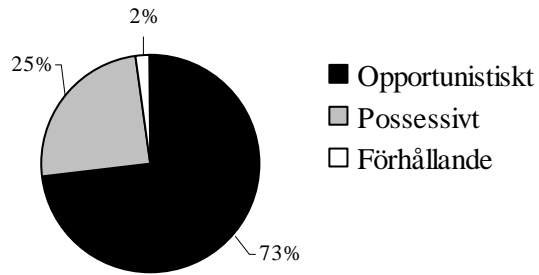
Schimpansen lever i flexibla samhällen där individerna ingår i större eller mindre grupper under längre eller kortare perioder. Vissa individer träffas regelbundet medan andra träffas mer sällan. Detta gör att schimpansens sociala struktur kan klassas som fusions-fissions-samhällen, där variationen inom samhället är stor när det gäller individernas spridning från dag till dag (Goodall 1986). Flera samhällen kan till viss del överlappa och existera på samma geografiska område, eller gränsa till varandra, och hanar patrullerar sina hemområden i grupper och attackerar såväl honor som hanar från grannsamhällen som tar sig inom områdets gränser (Watts och Mitani 2000).

En dominanshierarki existerar hos både hanar och honor, även om det skiljer sig mellan könen hur detta tar sig i uttryck. Bland hanarna bestäms deras plats i hierarkin av aggressivt beteende mellan dem, och kan ses som en form av intrasexuell konkurrens (Alcock 2005). När väl vinnare och förlorare har bestämts har också deras rang bestämts, vilket i sin tur bidrar till att både individen med hög rang och individen med låg rang i fortsättningen slipper odla tid och energi på kostsam aggression sinsemellan (Goodall 1986). Hierarkin kan antingen vara arrangerad i nivåer; *låg rang*, *medelrang*, *hög rang* med ett antal individer i varje nivå och högst upp en *alfa-hane*, eller så är den linjär, där en individ står över en annan i en hierarkisk steg (Goodall 1986). Hierarkin varierar dock med tiden och exempelvis lågrankade unga kan genom upprepade aggressivitet mot exempelvis äldre hanar som visar tecken på svaghet klättra i hierarkin genom att vinna dessa provokationer (Goodall 1986). Något som också har betydelse för en hanes rang är vilka och hur många en hane har som allierade (Watts 1998). Honor har inte en lika klar dominanshierarki som hanar, vilket beror på att vissa individer träffas mycket sällan och att det har liten betydelse för individens rang vilka denna har omkring sig (Goodall 1986). Trots det så går det att urskilja en grovhuggen hierarki där vissa honor är hög-rankade, ett antal honor som är låg-rankade och i vissa fall en alfa-hona. (Goodall 1986).

Generellt sett spenderar hanen många timmar ensam efter att han vuxit ifrån sin mor och stannar i hemsamhället under hela sitt liv. Honan är däremot betydligt mer social och besöker även närbelägna samhällen och kan till och med emigrera dit. Om hon gör det spenderar hon mycket tid hos hanarna i det nya samhället, eftersom de infödda honorna tenderar att vara våldsamma mot henne (Goodall 1986), något som kan bero på att hon för honorna där blir ytterligare en konkurrent om hanarna. Om hon däremot stannar lever hon tillsammans med alla i samhället, speciellt under sexuellt mottagliga perioder då hon är kärnan i gruppen och omges av såväl hanar som honor. Efter att ha fött sin första unge drar hon sig dock undan och har endast sin unge och mor som sällskap, något som avbryts under nya sexuellt mottagliga perioder då hon återigen är mycket social (Goodall 1986). Variation förekommer dock mellan olika samhällen och underarter när det gäller hur solitär eller grupplevande honan är, och kan bero på faktorer såsom densitet inom samhället och temporala och spatiala variationer i tillgången på föda (Newton-Fisher 2006).

Sexuellt beteende i allmänhet hos schimpansen

Hos vuxna schimpanser, som parar sig promiskuöst, det vill säga med alla individer av motsatt kön i samhället någon gång, förekommer vanligtvis tre olika parningssituationer. Först och främst sker parning *opportunistiskt*, utan direkta konkurrensinteraktioner. Därutöver kan hanar vara *possessiva*, genom att under en kortare tid vakta sin partner eller förhindra underordnade att para sig med honorna, eller så ingår både hane och hona ett längre *förhållande*, där de beger sig från gruppen under en tid och undviker andra schimpanser (Figur 2) (Tutin 1979).



Figur 2. Typ av parningssituation under 1173 observerade kopuleringar (baserat på Tutin 1979).

Tabell 1. Hanars parningssituationer och deras fördelar och kostnader (efter Tutin 1979).

Opportunistiskt	Fördelar: Kostnader:	Reproduktionsframgång (låg chans) Inga
Possessivt	Fördelar: Kostnader:	Reproduktionsframgång (hög chans för dominant hanar) 1) Energiåtgång i vaksamhet och för att mota bort andra hanar 2) Försämrat födointag 3) Minskad social tolerans från andra hanar
Förhållande	Fördelar: Kostnader:	Reproduktionsframgång (hög chans) 1) Risk för sammandrabbning med medlemmar från grannsamhällen 2) Risk för sammandrabbningar med medlemmar från hemsamhället vid återkomst 3) Energiåtgång för vaksamhet

Tabell 2. Honors parningssituationer och deras fördelar och kostnader (efter Tutin 1979)

Opportunistiskt	Fördelar: Kostnader:	Ger information om hanarnas kvalitet, grund för partnerval 1) Partnerval begränsat 2) Försämrat födointag vid stora grupper av hanar
Possessivt	Fördelar: Kostnader:	1) Om hanen är attraktiv är fördelen stor 2) Skydd mot oattraktiva hanar 1) Partnerval ej möjligt 2) Risk för aggression från possessiva hanen om andra hanar försöker kopulera
Förhållande	Fördelar: Kostnader:	Partnerval Risk för sammandrabbning med medlemmar från grannsamhällen

Under honans menstruationscykel uppkommer en svullnad av vävnaden runt skrevet som når maximal storlek när honan är som mest fertil, det vill säga kring ägglossning (Goodall 1986). Den maximala storleken varierar mellan menstruationscykler och indikerar åt hanarna hur fertil honan är under en given cykel, som därigenom varierar sina reproduktiva ansträngningar (Goodall 1986, Deschner *et al.* 2004).

Sexuell selektion hos schimpansen

Han-han-konkurrens och honors partnerval

Hanarnas intrasexuella konkurrens

Hanars plats i dominanshierarkin bestäms som sagt genom aggressiva interaktioner hanarna emellan och när väl hierarkin är bestämd sker det begränsat med konkurrens mellan individerna (Tutin 1979, Goodall 1986, Alcock 2005). Kampen om en bra plats i hierarkin är kostsam, men när en hane väl har stigit i rang uppvägs kostnaden av kampen genom att reproduktionstillfällena blir fler (Alcock 2005), och det har också visats att dominant hanar har en klar reproduktiv fördel även hos schimpanserna (Constable *et al.* 2001, Klinkova *et al.* 2005, Boesch *et al.* 2006). Eftersom hanens plats i hierarkin till viss del även kan bestämmas genom hur många eller vilka han har som allierade (Watts 1998), kan konkurrens om allierade ses som en form av indirekt han-han-konkurrens om partners. Trots att ett samhälle med dominanshierarki begränsar den intrasexuella konkurrensen så förekommer det ändå alltid viss konkurrens mellan hanar. Aggressivitet och utmaningar förekommer som sagt från hanar med låg rang som försöker vinna de dominant hanarnas plats i hierarkin (Goodall 1986). Detta ökar under de perioder när honorna har ägglossning och maximal sexuell svullnad och är som mest fertila (Gagneux *et al.* 1999, Deschner *et al.* 2004), när fördelen med att ha hög rang är som störst och risken med ett kostsamt nederlag är som mest värd att ta.

Honornas intrasexuella konkurrens

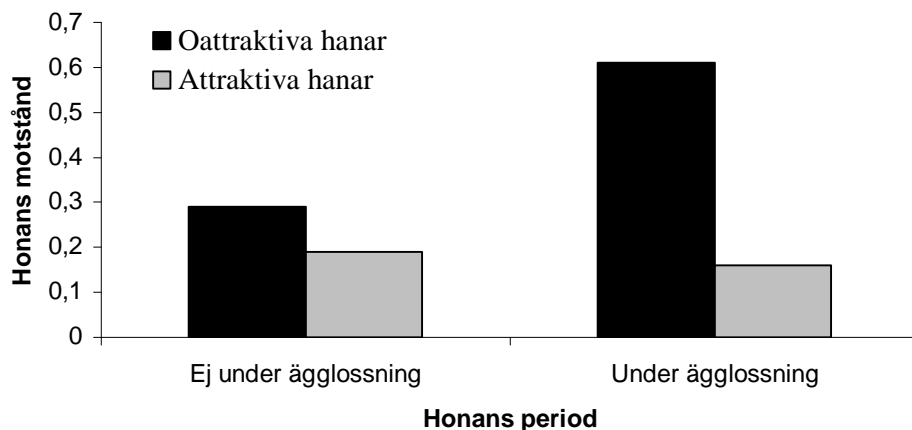
Även hos honorna har platsen i dominanshierarkin stor betydelse för individernas relativa reproduktionsframgång, vilket leder till konkurrens mellan honor om positioner högt upp i hierarkin. Pusey *et al.* visade (1997) att honor med hög rang i Gombe lever längre, får ungar som har lägre mortalitet under sina första sju år och som når könsmognad tidigare. Vidare visade de att lågrankade honors ungar riskerar att utsättas för infanticid av högrankade honor, vilket är en anledning till den högre mortaliteten hos dessa ungar. En faktor som påverkar när ungar når könsmognad är viktökning och näringstillstånd, och är sämre hos ungar till lågrankade honor, eftersom dessa honor i den fragmenterade vegetationen i Gombe har tillgång till områden av sämre kvalitet (Pusey *et al.* 1997). Dessa förhållanden resulterar i att dominant honor har betydligt högre reproduktionsframgång än underordnade. En annan faktor som kan påverka en honas reproduktionsframgång är om hon har burit avkomma eller inte (Muller *et al.* 2006, Watts 2007), vilket kan bero på att erfarenhet betraktas som betydelsefullt av hanarna eller att det är viktigt vid fostrandet av ungen.

Det finns observationer där honor som lämnar sitt hemsamhälle i vissa fall parar sig med hanarna i det samhälle de emigrerar till, vilket kan vara ett sätt att undvika inavel vid låga populationsdensiteter, men också en konsekvens av hög konkurrens honor emellan och ett sätt att utöka sitt partnerval när antalet attraktiva hanar i hemsamhället är få (Gagneux *et al.* 1999).

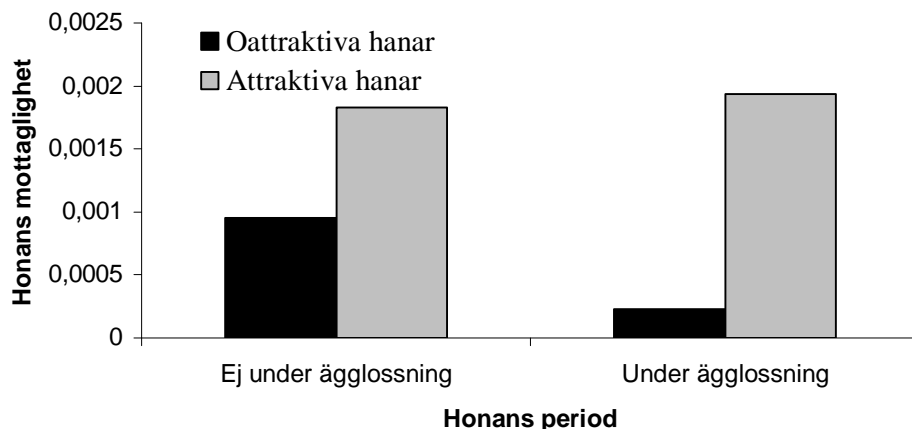
Honors partnerval

Eftersom honorna till större delen parar sig promiskuöst med alla hanar i samhället är partnerval något som vid en första anblick kan verka svårt för dem att utöva (Stumpf och Boesch 2005). De viktigaste fördelarna med att para sig promiskuöst inkluderar att minimera infanticid genom att förvillia faderskapet bland hanarna (Van Schaik *et al.* 2000), och säkerställa befruktning (Small 1990). En kostnad med strategin är som sagt att val av partner blir en svårare bedrift (Tutin 1979). Då den ena reproduktiva strategin möjligtvis kan utesluta den andra så är problemet som honorna ställts inför under evolutionen att dra nytta av fördelarna från båda strategierna. Fördelarna med val av partner torde vara stora hos

schimpanshonor då de har en låg potentiell reproduktionstakt, har få ungar under en livstid och investerar mycket i ungarnas överlevnad (Stumpf och Boesch 2005), vilket innebär att det är av stor vikt att hitta en bra hane med bra gener de få gånger när det verkligen gäller. Lösningen på problemet är tämligen trivial. Honorna är mer eller mindre kräsna när det gäller partners beroende på om de är sexuellt mottagliga eller inte. Under de perioder då honorna är som mest fertila, och har som mest att vinna på att vara kräsna, det vill säga under ägglossning och maximal sexuell svullnad, gör de motstånd mot de oattraktiva hanarna medan de under ofertila faser, när de har som mest att vinna på att vara opportunistiska, är mer promiskuösa och även parar sig med dem (Figur 3 och 4) (Matsumoto-Oda 1999, Stumpf och Boesch 2005). Kostnaderna med promiskuitet undviks på det här sättet och partnerval kan utövas under de perioder då detta är viktigt.



Figur 3. Medelvärdet av genomsnittlig motståndstakt (mätt som specifik takt mot en hane i förhållande till specifik takt mot alla hanar) hos honor mot oattraktiva hanar (svarta staplar, n = 8) och attraktiva hanar (grå staplar, n = 9) under honornas ofertila och fertila perioder. Skillnaden i honans motstånd mellan perioderna är endast signifikant för oattraktiva hanar. (Baserat på Stumpf och Boesch 2005.)



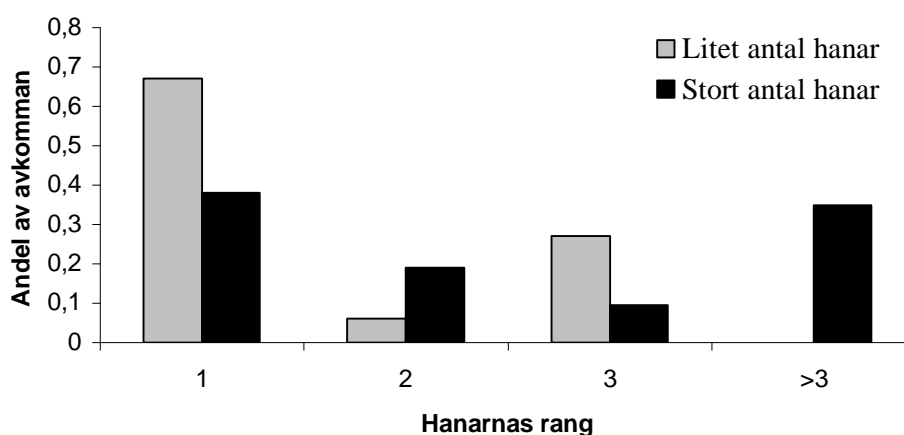
Figur 4. Medelvärdet av genomsnittlig mottaglighetstakt hos honor (mätt som specifik takt mot en hane i förhållande till specifik takt mot alla hanar) mot oattraktiva hanar (svarta staplar, n = 8) och attraktiva hanar (grå staplar, n = 9) under honornas ofertila och fertila perioder. Skillnaden i honans mottaglighet mellan perioderna är endast signifikant för oattraktiva hanar. (Baserat på Stumpf och Boesch 2005.)

Vilka hanar är attraktiva?

Dominanta hanar har en klar reproduktiv fördel gentemot andra hanar och har även visats stå för upp till hälften av faderskapen bland avkomman i ett och samma samhälle (Constable *et al.* 2001, Klinkova *et al.* 2005, Boesch *et al.* 2006). Den stora förskjutningen mot dominanta hanar kan bero på 1) de dominanta hanarnas överlägsna förmåga att vakta sina partners och därigenom förhindra hanar med lägre rang att uppvakta och para sig med honor (Goodall 1986, Constable *et al.* 2001, Deschner *et al.* 2004, Klinkova *et al.* 2005), eller 2) att honorna har en preferens för dominanta hanar (Matsumoto-Oda 1999).

Det finns dock inget linjärt samband mellan rang och reproduktiv framgång och även vissa specifika hanar med låg rang kan ha bra chanser hos fertila honor (Klinkova *et al.* 2005, Stumpf och Boesch 2005) antingen genom att ingå i ett förhållande (Constable *et al.* 2001) eller att para sig opportunistiskt när antalet hanar i gruppen är stort (Boesch *et al.* 2006). Stumpf och Boesch (2005) föreslår att honor kan förtä vilka underordnade hanar som är på väg upp i hierarkin och således ingår i ett förhållande med dessa. Detta kan som sagt även vara en direkt konsekvens av att de dominanta hanarna har svårt att kontrollera de underordnade om de är tillräckligt många (Boesch *et al.* 2006), men det faktum att honorna även ingår i förhållanden med lågrankade hanar tyder på att honorna faktiskt kan utöva effektivt partnerval eftersom ett förhållande kräver att båda parter självmant ingår i det.

Då redan dominanta hanar i detta avseende har en kostnad i att ha ett stort antal hanar med lägre rang kring sig (Figur 5) torde det, om det är ett adaptivt beteende, även finnas fördelar med att stanna i dessa grupper. Boesch *et al.* (2006) resonerar att honor som immigrerar från andra samhällen endast attraheras av större grupper av hanar, eftersom ett bättre val av partner kan genomföras där. Duffy *et al.* (2007) menar att underordnade hanar i gruppen kan manipuleras av alfahanen så att det för honom resulterar i utökad tid vid makten. Genom att "betala" underordnade, som stödjer honom med support av olika slag, med kopuleringar renderar det rivalitet mot alfahanen som en mycket kostsam aktion om det skulle misslyckas. Rivalen skulle då förlora de enda kopuleringar han hade fått om han hade fortsatt vara allierad och även förlora sin plats i gruppen.



Figur 5. Hanarnas reproduktionsframgång som funktion av deras rang (där 1 är alfahanen) med olika antal hanar i gruppen. Litet antal definieras som två till tre hanar (grå staplar). Stort antal definieras som fem eller fler hanar (svarta staplar). (Baserat på Boesch *et al.* 2006.)

Klinkova *et al.* (2005) hävdar att honors partnerval spelar en mindre roll när det gäller de dominanta hanarnas reproduktiva framgångar, men medger att då deras studie utförts på schimpanser i fångenskap så hämmar det möjligheten för honorna att effektivt välja partner eftersom de har begränsat med utrymme. Gagneux *et al.* (1999) menar att honornas enda möjlighet till effektivt partnerval är att även bege sig till andra samhällen för ett större urval av hanar, då ett fåtal hög-rankade hanar dominerar i så stor utsträckning.

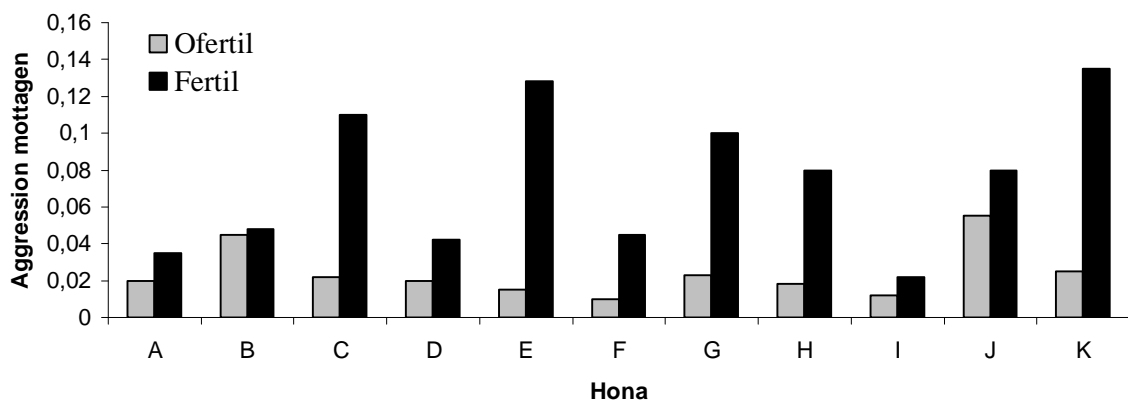
En mängd andra attribut hos hanarna påverkar också honornas val. Stumpf och Boesch (2005) visar att äldre hanar som aldrig varit alfahane har lägre chans att para sig under ägglossning än yngre hanar. Detta menar de är en konsekvens av att honorna försöker undvika att para sig med sina fäder och att det dessutom inte skulle finnas några långsiktiga fördelar för avkomman, i form av en beskyddande far, när hanen är gammal.

Sexuellt tvång

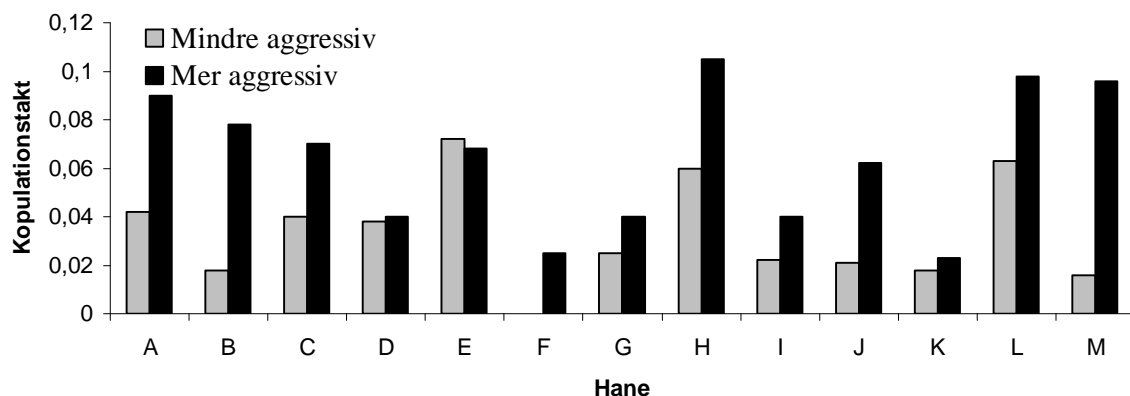
Tvångskopuleringar är ett sällsynt fenomen hos schimpanser, möjligtvis för att honorna har inflytande över hanarnas rang, vilket tillsammans med de starka sociala banden i gruppen skulle påverka hanens ställning i gruppen mycket negativt genom sådana aktioner (Stumpf och Boesch 2006). Däremot är trakasserier och vaktande av partner något vanligare (Goodall 1986, Stumpf och Boesch 2006, Watts 1998).

Hanarnas strategier

Hanar visar ökad aggressivitet mot honor som genomgår menstruation och är fertila (Figur 6) och detta lönar sig då de får fler kopuleringar med de honor de är mer aggressiva mot (Figur 7) under de perioder då honorna är sexuellt mottagliga (Clutton-Brock och Parker 1995, Muller *et al.* 2007).



Figur 6. Aggression från hanar per observationstimme riktad mot ett antal honor (n = 11) under deras ofertila (grå staplar, median = 0,019; s.e. = 0,004 ggr/h) såväl som fertila (svarta staplar, median = 0,074; s.e. = 0,011 ggr/h) perioder. Skillnaden är signifikant. Underart *P. t. schweinfurthii*. (Omritat efter Muller *et al.* 2007.)



Figur 7. Medianen av kopulationstakten per observationstimme hos ett antal hanar ($n = 13$) sorterat efter de honor som hanen kopulerat med och varit mindre aggressiv mot (grå staplar, median = 0,03; s.e. = 0,006 kopuleringar/h) och dem hanen varit mer aggressiv mot (svarta staplar, median = 0,064; s.e. = 0,008 kopuleringar/h). Skillnaden är signifikant. Underart *P. t. schweinfurthii*. (Omritat efter Muller *et al.* 2007.)

Oftast verkar dock hanars aggressivitet inte leda till ökad reproduktiv framgång (Stumpf och Boesch 2006) och trots att hanarna både är större och starkare än honorna och lätt kan dominera över dem (Gagneux *et al.* 1999) är sexuellt tvång genom trakasserier en relativt ovanlig företeelse hos schimpanser. Hanar har därför troligtvis större kostnader än fördelar att hämta genom en sådan strategi. Kostnader kan innefatta tid- och energiåtgång under aggressivitet och under kopulering. Kopulering behöver nödvändigtvis inte betyda parningsframgång, eftersom honan kan begränsa tiden för kopuleringen och avbryta innan hanen ejakulerar, eller uppehålla hanen från att kopulera under de fåtal timmar som hon är som mest fertil (Stumpf och Boesch 2006). Precis som med tvångskopuleringar kan det också ha att göra med sociala regler, där våld och trakasserier inom gruppen kan leda till att utövaren förlorar sin ställning hos såväl hanar som honor (Gagneux *et al.* 1999).

Vaktande av partner utövas främst av alfa-hanen eller av andra hanar med hög rang, under de perioder då honorna är som mest fertila (Watts 1998). Hur väl hanen lyckas vakta sin partner beror främst på hur väl han lyckas mota bort konkurrerande hanar, hur villig honan är att endast para sig med honom och antalet konkurrerande hanar. När antalet hanar i gruppen är stort (överstiger 12-14) blir det svårt att vakta en partner ensam, eftersom det krävs för stora ansträngningar när det gäller vaksamhet och aggression mot konkurrerande hanar, och att para sig opportunistiskt blir även det mindre lönsamt då fler konkurrerande hanar innebär att chansen att en viss hane befruktar en viss hona blir mindre (Watts 1998). Koalitionsbildning för att vakta en partner kan då vara den bästa lösningen, och sker i sådana fall mellan två till tre högrankade hanar, där de samarbetar för att behålla honan, delar kopuleringar emellan sig, och därigenom minskar sin per capita-kostnad för att vakta partnern jämfört med om de hade gjort detsamma själva (Watts 1998). Samarbetet kan möjligtvis vara en produkt av släktskapsselektion, men släktskapet mellan koalitionsbildarna har inte undersökts. Watts (1998) bedömer trots det släktskapsselektion som en osannolik förklaring till beteendet då bröder sällan är allierade. Därför menar han att det troligtvis handlar om ett mutualistiskt förhållande med de direkta och individuella fördelarna att minska kostnaderna för vaktande av partner under höga populationsdensiteter.

Honornas strategier

För honorna finns det en rad kostnader associerade med att göra motstånd mot våldsamma hanar, där ökade stresshormonnivåer och direkta skador som resulterar från våldet är två

som kunnat påvisas (Stumpf och Boesch 2006, Muller *et al.* 2007). Den största fördelen är att oattraktiva hanar kan undvikas, vilket som sagt är viktigt på grund av honornas låga potentiella reproduktionstakt. Newton-Fisher (2006) visar att honor, under rätt förhållanden, har möjligheten att samarbeta för att reducera deras exponering för aggression. För att detta ska vara möjligt krävs att honorna lever i samhällen där de är mer grupplevande, något som beror på densitet och tillgång på föda (Goodall 1986, Newton-Fisher 2006). Samarbetet ser ut allt att döma ut att vara ett mutualistiskt förhållande som ger individuella direkta fördelar i form av att hanarna blir mindre benägna att vara aggressiva då antalet honor i grupperna bidrar till ökade risker för hanen vid en attack (Newton-Fisher 2006). Samma individuella fördelar kan förekomma då honor vid hög ålder lever med många av sina döttrar kring sig (Goodall 1986), och eftersom de då även är släkt är det lättare att förvänta sig ett samarbete mellan dem, eftersom det då troligtvis även är en produkt av släktskapsselektion och ger, utöver de individuella fördelarna, indirekta fördelar till besläktade individer.

Infanticid

Infanticid förekommer hos schimpanser under tre olika omständigheter. Det kan ske inom samhällen av hanar (intragrupp-infanticid), mellan samhällen av hanar (intergrupp-infanticid) och inom samhällen av honor. Man har kunnat fastställa ett trettiotal fall av infanticid i sju olika samhällen under cirka 30 år, vilket antyder att det är en relativt ovanlig förekomst hos schimpanser (se Tabell 3 för intragrupp-infanticid). Det kan trots det utgöra ett viktigt sexuell selektionstryck, eftersom honornas långsamma potentiella reproduktionstakt gör infanticid till en värdefull strategi för hanarna då det förkortar tiden avsevärt mellan sexuellt mottagliga perioder för honorna (Watts *et al.* 2002, Murray *et al.* 2007).

Tabell 3. Kända fall av intragrupp-infanticid (efter Murray *et al.* 2007).

Population	Datum	Attackerarens kön	Ungens kön	Ungens ålder	Mammans status	Kannibalism
Gombe Kasakela	8/1975	Ho (V)	Ho	3 v.	Central	Ja
	1/1976	okänt	Ha	nyfödd	Central	Nej
	10/1976	Ho (U)	Ha	3 v.	Central	Ja
	11/1976	Ho (U)	Ho	3 v.	Central	Ja
	7/2004	Ha (V)	Ha	3,5 år	Central	Nej
Gombe Mitumba	2/1995	Ho (V)	okänt	nyfödd	Central	Ja
Kibale Kanyawara	12/1996	Ha (V)	Ha	2 år	Perifer	Ja
Mahale M-gruppen	1/1977	Ha (V)	Ha	2,5 mån.	Central	Ja
	6/1979	Ha (V)	Ha	1,5 mån.	Perifer	Ja
	7/1983	Ha (V)	Ha	nyfödd	Perifer	Ja
	12/1983	Ha (V)	Ha	3 mån.	Perifer	Ja
	7/1985	Ha (V)	Ha	10 mån.	Central	Nej
	10/1989	Ha (V)	Ha	6 mån.	Central	Ja
	7/1990	Ha (V)	Ha	5 mån.	Central	Ja

Ha (V)= Hane, vuxen; Ho (V)=Hona, vuxen; Ho (U)=Hona, ung; Ho=Hona; Ha=Hane; v.=veckor; mån=månader; Central=hona som lever mitt i samhället; Perifer=hona som lever närmare samhällets gränser

Trots de stora skillnaderna i ålder mellan hane och unge så kan intragrupp-infanticid utförd av en hane handla om en form av intrasexuell han-han-konkurrens om partners eftersom eliminerandet av en unge av hanligt kön är eliminerandet av en konkurrent om partners (trots att ungen inte är köns mogen förrän flera år efteråt). Något som talar för detta är att i de fall av intragrupp-infanticid som utförts av hanar har alla skett mot ungar av hanligt kön medan det bland honliga utövare inte verkar finnas något samband mellan kön hos utövaren och kön hos offret (Tabell 3) (Murray *et al.* 2007).

Om infanticid är ett adaptivt beteende och inte bara en negativ konsekvens av trängsel så måste hanar vara kapabla till att avgöra om en unge är sin eller inte (Murray, *et al.* 2007). Detta kan vara svårt för schimpanshanar eftersom de som sagt lever i samhällen med flera andra hanar och där större delen av parningen sker promiskuöst och opportunistiskt (Tutin 1979, Goodall 1986, Murray *et al.* 2007). Nishida och Kawanaka (1985) föreslår att hanar har möjligheten att minnas honors parningshistorik och rörelser inom samhället och på så sätt ha förmågan att avgöra vilka hanar som kan vara far till vilka ungar. Om honorna är perifera, det vill säga lever större delen av sina liv i samhällets utkanter och även emigrerar till andra samhällen kan det finnas en ökad risk för att dessa honor utsätts för intragrupp-infanticid av hanar (Murray 2007), då hanarna löper mindre risk att döda en av sina egna ungar eftersom de troligtvis tillhör hanar från ett angränsande samhälle. Ett annat sätt för hanarna att avgöra faderskap kan vara att bedöma hur lång tid honorna är frånvarande från gruppen, eftersom honorna då kan para sig med hanar från andra samhällen (Gagneux *et al.* 1999). Gagneux *et al.* (1999) bedömer dock att detta troligtvis inte är en sannolik förklaring då honor som parar sig med hanar inom samhället även de under en tid efter befruktning oftast är frånvarande och därmed inte är borta längre tid än emigrerande honor.

Sexuell selektion kan inte helt uteslutande förklara alla fall av infanticid, i synnerhet inte de där honor begått infanticid eller där hanar har dödat ungar i andra samhällen (Murray *et al.* 2007). Resurskonkurrens-hypotesen och hypotesen om energiutvinning genom kannibalism kan möjligtvis förklara de fall där honor attackerar ungar inom samhället, eftersom vissa högrankade honor har observerats döda och äta ungar i Gombe, där som sagt tillgången på föda är fragmenterad och begränsad (Goodall 1986, Pusey *et al.* 1997, Murray *et al.* 2007).

Infanticid av ungar från angränsande samhällen har observerats under de patrulleringar hanar gör runt gränserna av samhället. Hanarna får troligtvis inte några direkta reproduktiva fördelar genom detta beteende, eftersom honorna som förlorar sina ungar oftast inte ansluter sig till hanens samhälle, utan flyr efter attacken (Watts och Mitani 2000). Men hanars aggressivitet mot honor från andra samhällen kan trots detta vara en konsekvens av sexuell selektion. Watts och Mitani (2000) resonerar att i de områden där två samhällen överlappar eller angränsar till varandra kan det finnas konkurrens om föda bland honorna och genom att hanarna är aggressiva och infanticida mot honor från andra samhällen i just dessa områden så reducerar det konkurrensen om föda för honorna i hanens eget samhälle. Om honorna är bättre närda och detta ger ökad överlevnad för deras ungar så får hanarna indirekta reproduktiva fördelar genom intergrupp-infanticid (Watts och Mitani 2000). Det bör dock nämnas att det är långt från klarlagt vad som ligger bakom hanars intergrupp-infanticid och då det är förhållandevis få observationer som gjorts av fenomenet innebär det att det är svårt att dra slutsatser kring de evolutionära förklaringarna (Murray *et al.*, 2007). Ytterligare en undersökning som gjorts med avseende på detta är dock Watts *et al.* (2002), som undersökte ett par andra fall där alla skedde i ett och samma, nordliga, område av samhället och under en period då området var rikt på den viktiga födofrukten från *Uvariopsis congensis*. Många av individerna i samhället spenderade sin tid där, vilket representerade en förändring i habitat användning, något Watts *et al.* (2002) menar kan förklaras av en annan hypotes för infanticid, nämligen habitatutvidgningshypotesen.

Diskussion

Den enskilt största faktorn som påverkar det sexuella urvalet hos schimpanser får anses vara den dominanshierarki som existerar bland framför allt hanar men också bland honor. Han-han-konkurrensen begränsas delvis till då hierarkin upprättas (Tutin 1979, Goodall 1986) och honors partnerval baseras i mångt och mycket på hanarnas rang (Stumpf och Boesch 2005). Även vilken taktik som hanarna använder vid sexuellt tvång beror på rang. Det är de högrankade hanarna som vanligtvis har möjlighet att vara possessiva och vakta sina partners (Watts 1998) medan det troligtvis är främst lågrankade hanar som trakasserar honor eller ger sig på dominant vaktande hanar. Honoras rang har mindre betydelse för olika sexuella selektionstryck hos schimpansen, eftersom hanarna inte bär någon större kostnad för att även para sig med lågrankade honor, och då hanarna inte bidrar med omvårdnad om ungen. Trots detta har honoras rang implikationer för deras reproduktionsframgång. I första hand gör de existerande ekologiska skillnaderna att konkurrens om föda uppstår och först därefter påverkar detta ungarnas överlevnad och det i sin tur möjligtvis även de (begränsade) val en hane gör av partner (Pusey *et al.* 1997).

Det finns mycket som tyder på att det förekommer vissa skillnader mellan de olika underarterna när det gäller reproduktion och sexuell selektion, och kan bero på beteendemässiga, demografiska och ekologiska faktorer (Gagneux *et al.* 1999, Stumpf och Boesch 2005, Stumpf och Boesch 2006). I samhällen i öster är hanarna i allmänhet betydligt fler än honorna och honorna är inte lika grupplevande som i väster. Detta begränsar honoras möjlighet till partnerval (Stumpf och Boesch 2005), troligtvis på grund av större förekomst av sexuellt tvång då hanarna är fler och större kostnader i form av tid och energi av att välja en lämplig partner när både honorna och hanarna är mer utspridda. Detta är ett exempel på att det är viktigt att se till demografiska förhållanden innan man drar slutsatser om eventuella biologiska skillnader (Watts 2007).

Däremot så pekar resultat från såväl öster som väster på att det inte finns några större geografiska skillnader i hur hanarnas dominanshierarki och hur antalet hanar i gruppen påverkar deras reproduktionsframgång (Boesch *et al.* 2006). För alla underarter gäller att hanar med hög rang har betydligt högre chans till reproduktion än hanar med låg rang, men att deras chanser avtar med antalet hanar i gruppen, vilket även stämmer väl överens med hur det ser ut hos många andra primater (Klinkova *et al.* 2005).

Vissa av slutsatserna som dragits kring sexuell selektion hos schimpansen har trots allt i varierande grad varit spekulativa och alternativa hypoteser har i många fall inte kunnat uteslutas. Detta har bland annat kunnat bero på för låg förekomst av ett fenomen (Murray *et al.* 2007) eller på ett för litet statistiskt urval för att tillräckligt mycket data inte insamlats (Watts 2007, Constable *et al.* 2001). Dessa spekulativa slutsatser lägger dock en stabil grund för fortsatta studier, där mer slutgiltiga slutsatser kan dras.

Referenser

- Alcock, J. 2005 *Animal behavior: An evolutionary approach*. 8:e uppl. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts
- Andersson, M. 1994 *Sexual selection*. 1:a uppl. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Boesch, C., Kohou, G., Nene, H., Vigilant, L. 2006 Male competition and paternity in wild chimpanzees of the Tai forest. *A. J. Phys. Anthropol.* **130**, 103-115.
- Clutton-Brock, T.H. & Parker, G.A. 1995 Sexual coercion in animal societies. *Anim. Behav.* **49**, 1345-1365.
- Constable, J.L., Ashley, M.V., Goodall, J. & Pusey, A. 2001 Noninvasive paternity assignment in Gombe chimpanzees. *Mol. Ecol.* **10**, 1279-1300.
- Darwin, C. 1871 *Människans härkomst och könsurvalet*. 1:a uppl. Natur och kultur, Stockholm
- Dawkins, R. 1976 *The selfish gene*. 3:e uppl. Oxford University Press Inc., New York
- Deschner, T., Heistermann, M., Hodges, K., Boesch, C. 2004 Female sexual swelling size, timing of ovulation, and male behavior in wild West African chimpanzees. *Horm. Behav.* **46**, 204-215.
- Duffy, K.G., Wrangham, R.W. & Silk, J.B. 2007 Male chimpanzees exchange political support for mating opportunities. *Curr. Biol.* **17**, R586-587.
- Gagneux, P., Boesch, C. & Woodruff, D.S. 1999 Female reproductive strategies, paternity and community structure in wild West African chimpanzees. *Anim. Behav.* **57**, 19-32.
- García, L.F. 2006 Pan troglodytes subspecies and distribution. WWW-dokument 2008-05-02: http://en.wikipedia.org/wiki/Image:Pan_troglodytes_area.png. Hämtad 2008-05-02.
- Goodall, J. 1986 *The chimpanzees of Gombe*. 1:a uppl. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts
- Keele, B.F., Van Heuverswyn, F., Li, Y., Bailes, E., Takehisa, J., Santiago, M.L., Bibollet-Ruche, F., Chen, Y., Wain, L.V., Liegeois, F., Loul, S., Ngole, E.M., Bienvenue, Y., Delaporte, E., Brookfield, J.F.Y., Sharp, P.M., Shaw, G.M., Peeters, M. & Hahn, B.H. 2006 Chimpanzee reservoirs of pandemic and nonpandemic HIV-1. *Science* **313**, 523-526.
- Klinkova, K., Keith Hodges, J., Fuhrmann, K., de Jong, T. & Heistermann, M. 2005 Male dominance rank, female mate choice and male mating and reproductive success in captive chimpanzees. *Int. J. Primatol.* **26**, 357-384.
- Matsumoto-Oda, A. 1999 Female choice in the opportunistic mating of wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) at Mahale. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **46**, 258-266.

- Matsumoto-Oda, A., Hamai, M., Hayaki, H., Hosaka, K., Hunt, K.D., Kasuya, E., Kawanaka, K., Mitani, J.C., Takasaki, H. & Takahata, Y. 2007 Estrus cycle asynchrony in wild chimpanzees, *Pan troglodytes schweinfurthii*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **61**, 661-668.
- Muller, M.N., Thompson, M.E. & Wrangham, R.W. 2006 Male chimpanzees prefer mating with old females. *Curr. Biol.* **16**, 2234-2238.
- Muller, M.N., Kahlenberg, S.M., Emery Thompson, M. & Wrangham, R.W. 2007 Male coercion and the cost of promiscuous mating for female chimpanzees. *Proc. R. Soc. B.* **274**, 1009-1014.
- Murray, C.M., Wroblewski, E. & Pusey, A.E. 2007 New case of intragroup infanticide in the chimpanzees of Gombe National Park. *Int. J. Primatol.* **28**, 23-37.
- Newton-Fisher, N. 2006 Female coalitions against male aggression in wild chimpanzees of the Budongo Forest. *Int. J. Primatol.* **27**, 1589-1599.
- Nishida, T. & Kawanaka, K. 1985 Within-group cannibalism by adult male chimpanzees. *Primates* **26**, 274-284.
- Pusey, A., Williams, J., Goodall, J. 1997 The influence of dominance rank on the reproductive success of female chimpanzees. *Science* **277**, 828-831.
- Small, M.F. 1990 Promiscuity in barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Am. J. Primatol.* **20**, 267-282.
- Stumpf, R.M. & Boesch, C. 2005 Does promiscuous mating preclude female choice? Female sexual strategies in chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) of the Taï National Park, Côte d'Ivoire. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **57**, 511-524.
- Stumpf, R.M. & Boesch, C. 2006 The efficacy of female choice in chimpanzees of the Taï Forest, Côte d'Ivoire. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **60**, 749-765.
- Tutin, C.E.G. 1979 Mating patterns and reproductive strategies in a community of wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **6**, 29-38.
- Van Schaik, C.P., Hodges, J.K. & Nunn, C.L. 2000 *Infanticide by males and its implications*. 1:a uppl. Cambridge University Press, Cambridge.
- Watts, D.P. 1998 Coalitionary mate guarding by male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **44**, 43-55.
- Watts, D.P. & Mitani, J.C. 2000 Infanticide and cannibalism by male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *Primates* **41**, 357-365.
- Watts, D.P., Mitani, J.C. & Sherrow, H.M. 2002 New cases of inter-community infanticide by male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *Primates* **43**, 263-270.
- Watts, D.P. 2007 Effects of male group size, parity, and cycle stage on female chimpanzee copulation rates at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *Primates* **48**, 222-231.