

Nyolo oniversity nesearch information nepository		
Title	Mechanisms and socio-sexual functions of female sexual swelling, and male mating strategies in wild bonobos(Abstract_要旨)	
Author(s)	Ryu, Heungjin	
Citation	Kyoto University (京都大学)	
Issue Date	2017-05-23	
URL	https://doi.org/10.14989/doctor.k20556	
Right	学位規則第9条第2項により要約公開; 許諾条件により要約 は2018-05-23に公開	
Туре	Thesis or Dissertation	
Textversion	none	

京都大学	博士 (理学)	氏名	柳興鎮 (RYU, Heungjin)		
<b>沙</b> 大阪 ロ	Mechanisms and socio-sexual functions of female sexual swelling, and male mating				
論文題目	strategies in wild bonobos				
	(野生ボノボのメスの性皮腫脹のメカニズムと社会的・性的機能とオスの交尾戦略)				

My PhD research focused on the mechanism and socio-sexual functions of sexual swelling in wild female bonobos. Bonobo sexual swelling is prolonged compared that of the chimpanzee. Though bonobos sometimes have very long periods of maximal swelling that continue for over one month, the difference in the average length of maximal swelling phase between the two species was only 2.3 days. It is therefore questionable whether prolonged swelling periods have much of a concealing effect on ovulation. It is also likely that the lower predictability of ovulation from the onset of the maximal swelling phase might be due to inter-intra individual variations in the length of maximal swelling phase depending upon each individual's reproductive history as discussed in Chapter 2.

The physiology of maximal swelling in bonobos was not very different from chimpanzees and other Old World monkeys. Although the exact criterion of E1C concentration cannot be determined in Chapter 2, I confirmed that a rise in urinary E1C coincided with the onset of the maximal swelling phase. I also confirmed that a constant increase of PdG, probably from the corpus luteum, above the baseline after ovulation coincided with detumescence of the maximal swelling. Lactation and early loss of pregnancy probably influence the considerable variation in length of the maximal swelling phase within an individual and between individuals. As reported in Chapter 2, female bonobos resume maximal swelling cycles on an average of 240.5 days after parturition, although females normally do not get pregnant until after 3 years. This early resumption of sexual swelling seems to be a unique feature of female bonobo sexual swellings and might perform some regulative function in male-mating competition by allowing more mating opportunities to males.

Lower predictability of ovulation from the onset of maximal swelling might not be a big challenge for males, in that males may have simple rules for allocating their mating efforts towards certain females, as concluded in Chapter 3. They might decide to follow the female with an older infant, if the female has developed maximal swelling, and increase or maintain mating efforts on the next day if the maximal swelling is continued. It is also possible that males have the ability to discriminate ovulation more precisely using the subtle changes in color or size of swelling as well as other behavioral or olfactory cues. To test this possibility, we need to take more precise measurements of sexual swelling using digital photography.

The sexual swelling of female bonobos could also play an important role in female-female bonding, as addressed in Chapter 4. Females with maximal swelling increase attractiveness to both males and females and this might allow those females to get some benefit from group living. Though I do not propose the evolutionary mechanism in this study, it is possible that signals from sexual swellings influence other females' attitude to the females with maximal swelling. Given that the sexual swelling is a very important body part and the cost of signaling using that vulnerable body part is high, the sexual swelling can serve as an honest signal to evaluate another's motivation or the relationship between two individuals.

Lastly, although the early resumption of sexual swelling might have a regulative role in male mating competition to some extent, this study showed that male mating competition prevails in bonobos and male rank is an important factor in reproductive success, as found in chimpanzees. As shown in Chapter 3, male bonobos allocate their mating efforts based on variations in the sexual swelling of females. If male bonobos can precisely extrapolate ovulation probability, as males can in the other species that exhibit sexual swelling, it would be difficult to maintain the argument that milder male—male competition for reproduction in bonobos is explained by a poor predictability of ovulation. The high social status (or balanced power holding) of female bonobos can influence male mating competition, as the high social status of females might allow female choice to exert influence on males' reproductive success. If that is the case, then less restriction on copulation opportunities for lower ranking males may also be due to female choice. Therefore, in future research, it will be important to investigate how female bonobos can achieve high social status in their society, as well as the socio-regulative role of prolonged receptivity of female bonobos. This will allow us to evaluate whether the hyper-sexuality of bonobos results in peaceful bonobo society, or whether hyper-sexuality itself is a result of more balanced power holding between sexes.

## (論文審査の結果の要旨)

申請者の Ryu Heungjin は、野生ボノボのメスの性皮腫脹のメカニズムと性的・社会的機能についての研究を行った。ボノボでは、メスの性皮最大腫脹期の長さがチンパンジーよりも長く、また出産後、まだ妊娠できない時期にメスが性皮腫脹を示して発情を再開することが知られており、これがオス間の性的競合を抑制する働きをもつと言われてきたが、これについての量的な分析は限られていた。申請者はコンゴ民主共和国のルオー学術保護区の野生ボノボを対象として個体追跡法に基づく詳細な行動観察を行うとともに、メスから採取した尿中の estrogen と progesterone の濃度を測定してメスの生理的状態を調べ、これらをあわせて分析した。

申請者はまず、ホルモン分析にもとづいてメスの性皮腫脹と性ホルモンの動態との関係を調べた(第2章)。その結果、性皮最大腫脹期の長さには個体や時期により大きな変異があるが、排卵はおおむねその最後の方で起こっていることが分かった。これはチンパンジーや一部のボノボでの研究報告と一致した傾向だった。また、性皮最大腫脹期の長さはボノボでやや長いものの、チンパンジーと比べて大きな違いはないことも確認された。一方、ボノボではメスが平均して出産後8ヶ月程度で性皮腫脹を再開していることが確認された。ボノボでもチンパンジーと同様に出産後3年くらいの授乳期間中はほとんど妊娠できないが、その時期に発情を再開するのはチンパンジーと大きく異なる点であった。ただし、出産後早い時期には性皮腫脹時のestrogenの分泌は低く、また、性皮最大腫脹期の長さも不安定であり、妊娠可能な時期になってからのホルモン分泌や性皮腫脹とは異なることがわかった。

申請者は次に、排卵の時期と発情メスに対するオスの行動との関係を分析した(第3章)。その結果、オスは出産後の年数が長いメスが示す性皮腫脹の、排卵日に近いところでの交尾に対してより積極的な行動を示しており、また、順位の高いオスほどそういった時期のメスとの交尾頻度が高かった。これはボノボのオスが妊娠可能な時期の発情をある程度見破っており、そういった時期のメスとの交尾に対するオス間の競合が起こっていることを示している。一方、出産後の日が浅く、妊娠の可能性が低いメスとは高順位のオスも低順位のオスも頻繁に交尾しており、そういったメスの発情がオス間の性的競合をある程度抑制している可能性も示唆された。

申請者はまた、メスの性皮腫脹が他のメスとの交渉におよぼす影響を分析した(第 4 章)。その結果、高いレベルの性皮腫脹を示しているメスほど、メス間の性器こすり行動への誘いをより頻繁に受け、性器こすり行動の頻度も高くなっていた。また、性皮最大腫脹時には 1 メートル以内に近接するメスの数も多くなり、メスとの毛づくろいの頻度も高くなっていた。さらに、普段は毛づくろいを受けるよりも行うことの方が多い若いメスが、性皮最大腫脹時には毛づくろいを受ける頻度と行う頻度がほぼ同じになっていた。これらの結果は、性皮腫脹がオスに対する性的アピールだけでなく、他のメスを引きつけて親和的交渉を促進する働きももっていることを示している。

以上のように申請者は、ボノボのメスの性皮腫脹期の延長という重要な問題に量的データにもとづく精緻な分析を加え、オス間の性的競合に対する影響やメス間の親和的関係に対する効果など新しい知見を得ることに成功しており、本論文は非常に高い学術的価値をもつ。論文としての完成度も高く、第 4 章は Behaviour 誌に発表され、第 2 章と第 3 章も近く投稿を予定している。よって、本論文は博士(理学)の学位論文として価値あるものと認める。また、2017 年 1 月 27 日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行い、そこで試問委員から出された意見にもとづく修正を 2017 年 2 月 24 日に確認し、合格と認めた。

要旨公表可能日:2017年 5月 23日以降