

Zaštita vrste bonobo (Pan paniscus)

Sabljić, Lara

Undergraduate thesis / Završni rad

2022

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:840304>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2025-03-01**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Lara Sabljic

Zaštita vrste bonobo (*Pan paniscus*)

Završni rad

Zagreb, 2022.

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Lara Sabljić

Conservation of bonobo (*Pan paniscus*)

Bachelor thesis

Zagreb, 2022.

Ovaj završni rad je izrađen u sklopu studijskog programa Preddiplomskog studija Znanosti o okolišu na Zoologijskom zavodu Biološkog odsjeka Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu, pod mentorstvom izv. prof. dr. sc. Perice Mustafića

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek
rad

Završni

Zaštita vrste bonobo (*Pan paniscus*)

Lara Sabljic

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Hrvatska

Sažetak: Bonobo, lat. *Pan paniscus*, ugrožena je vrsta čovjekolikog majmuna, koja nastanjuje prostor lijeve obale rijeke Kongo, koja odvaja bonobe od njihove sestrinske vrste čimpanze. Populacije bonoba bilježe pad, a uzrok tomu jest prekomjeran lov i uništavanje njihovih staništa. U radu su detaljno opisani ovi uzročnici, a dan je i pregled poduzetih mjera zaštite te njihovih prednosti i mana. Također, u radu je opisan širok repertoar ponašanja bonoba, koji obuhvaća društvena ponašanja i strukturu društva bonoba, savladavanje korištenja alata, pokazivanje znakova empatije, tolerancije i kooperacije. U radu su isto tako razmotreni evolucijski odnosi čimpanza, ljudi i bonoba.

Ključne riječi: krivolov, gubitak staništa, socioseksualno ponašanje, empatija, uporaba oruđa (34 stranica, 8 slika, 0 tablica, 40 literaturnih navoda, jezik izvornika: hrvatski)
Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici

Mentor: izv. prof. dr. sc. Perica Mustafić

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Bachelor thesis

Conservation of bonobo (*Pan paniscus*)

Lara Sabljic

Rooseveltovo trg 6, 10000 Zagreb, Croatia

Summary: The bonobo, lat. *Pan paniscus*, is an endangered great ape that inhabits the left bank of the Congo River which separates them from their sister taxa, the chimpanzees. Bonobo populations are experiencing a decline due to bushmeat hunting and the destruction of their habitat. This paper closely examines the underlying causes of their rapid extinction. Also, an overview of the protection measures taken is given as well as their strengths and shortcomings. The paper describes a wide range of bonobo behaviors such as social behavior and the structure of bonobo society, mastering the use of tools and showing signs of empathy, tolerance, and cooperation. The paper also discusses the evolutionary relationships between chimpanzees, humans, and bonobos.

Keywords: bushmeat hunting, habitat loss, sociosexual behaviour, empathy, tool use
(34 pages, 8 figures, 0 tables, 40 references, original in: Croatian)
Thesis is deposited in Central Biological Library.

Mentor: Associate Prof. Perica Mustafic, Ph.D.

SADRŽAJ

1. UVOD	1
2. STANIŠTE I PREHRANA	2
3. GENETIKA.....	4
4. PONAŠANJE	7
4.1. Općenito	7
4.2. Socioseksualno ponašanje	8
4.3. Društvena struktura	10
4.4. Interakcije s drugim skupinama.....	12
4.5. Uloga pseudoestrusa u rješavanju kompeticije.....	13
4.6. Empatija i kooperacija	15
4.7. Samodomestifikacija.....	17
5. UPORABA ORUĐA.....	18
6. PRIJETNJE	21
6.1. Lov i krivolov.....	21
6.2. Gubitak staništa	23
6.3. Bolesti.....	25
7. ZAŠTITA.....	25
8. ZAKLJUČAK	29
9. LITERATURA.....	30
10. ŽIVOTOPIS	34

1. Uvod

Bonobo, lat. *Pan paniscus*, endemska je vrsta čovjekolikog majmuna Demokratske Republike Kongo. Kao zasebna vrsta prepoznat je tek 1929. godine. Do tada je smatran podvrstom čimpanze, a nazivali su ga patuljastom čimpanzom. Osim što je bonobo prvotno bio nedostupan ranim istraživačima zbog toga što živi u izoliranom području, još je jedan od razloga zbog čega nije ranije otkriven taj što je izgledom vrlo sličan čimpanzi. Mlade jedinke obiju vrsta se razlikuju po boji lica: juvenilne čimpanze imaju bijelo lice, a bonobi crno. Odrastanjem jedinkama čimpanza lice također poprimi crnu boju te je zato odrasle jedinke ovih vrsta teško razlikovati (slika 1). Osim u razlici u boji lica mladih jedinka, postoje još neke manje razlike u izgledu odrasle čimpanze i bonoba. Bonobo je mršaviji od čimpanze te je nešto manji tjelesnom veličinom. Udovi bonoba su duži od onih u čimpanze te im je prednja dlaka na glavi razdijeljena po sredini dok je u čimpanza to područje sklonu celavosti (Furuichi, 2019).

Njihovo stanište obuhvaća prostor od rijeke Lualaba na istoku do rijeka Kasai i Sankuru na jugu te rijeke Kongo na sjeveru. Bonobo nastanjuje različite tipove staništa uključujući tropske kišne šume, močvarne šume, mozaike šume i savane. Rijeka Kongo odvaja bonobe od njihovih sestrinskih vrsta: čimpanza, lat. *Pan troglodytes*, i gorila, lat. *Gorilla beringei*. Danas je bonobo ugrožena vrsta zbog gubitka staništa i izlova radi njihova mesa. Točan broj jedinki u divljini nije poznat, ali se procjenjuje da veličina populacije iznosi otprilike 10.000 do 50.000 jedinki. Bonobi imaju relativno dug životni vijek (u zatočeništvu mogu doživjeti 40-ak godina) te nisku reproduktivnu stopu zbog čega se vjeruje da će se sljedećih 45 do 55 godina broj jedinki smanjivati uslijed sve većeg pritiska lovaca (IUCN, 2012; WWF, 2022). Cilj je ovog rada dati uvid u značajke vrste bonobo, koje uključuju ponajprije njezin genetski odnos s čimpanzama i ljudima te različite jedinstvene oblike ponašanja ove vrste. Naposljetku će se opisati prijetnje koje su dovele bonobe do ugroženog statusa vrste i navesti će se mjere poduzete za očuvanje vrste.



Slika 1. Odrasla i mlada jedinka čimpanze (lijevo) te odrasla i mlada jedinka bonoba (desno) (Houle, 2014; New England Primate Conservancy, 2017)

2. Stanište i prehrana

Glavna staništa bonoba su vlažne šume južno od rijeke Kongo i južnija šumsko-savanska staništa. Također, ponekad koriste močvarne šume za traženje hrane. Prave ležajeve u mješovitoj šumi ili prašumi, a ponekad u tu svrhu koriste i močvarne šume (Inogwabini, i sur., 2008). Žive u „fizijsko-fuzijskim“ grupama do 100 članova, koje se za različite svrhe, poput hranjenja, dijele u manje grupe promjenjivih veličina i dobno-spolnog sastava. U prosjeku zajednice sadrže 30 do 80 članova. Adolescentne ženke se sele iz svojih natalnih grupa u nove, dok mušjaci ostaju u svojim natalnim zajednicama. Jedinke se zajedno kreću u manjim grupama u potrazi za hranom i tijekom putovanja. Bonobi su frugivori, što znači da glavninu njihove prehrane čini voće. Osim voća jedu i cvijeće, lišće, gomolje, vodeno bilje i sjemenke biljaka, zatim gljive, alge i beskralježnjake poput mrava, termita, gujavica i ličinki raznih vrsta (Sommer i sur., 2011; IUCN, 2012).

Istraživanje Serckx i sur. (2015) pokazalo je da se bonobi preferiraju hraniti u prašumama, no u slučaju nedostatka željenog voća šire svoju potragu za hranom u okolna fragmentirana staništa i rubove šuma. Iz uzorka izmeta populacije bonoba u fragmentiranim šumsko-savanskim staništima identificirana je 51 od 77 nađenih vrsta voća i 10 vrsta lišća. Od voća se najviše isticala vrsta *Musanga cecropioides* koja je zastupljena u 55% svih izmeta. Od lišća, koje je bilo zastupljeno mnogo rjeđe u izmetu (31%), česta je bila vrsta *Haumania liebrechtsiana*. Tri vrste voća su najčešće konzumirane zajedno: *Musanga*

cecropioides, *Aframomum sp.* i *Marantochloa leucantha*. Od toga su voćne vrste *M. cecropioides* i *M. leucantha* klasificirane kao „rezervna“ hrana, zajedno s vrstama *Uapaca sp.*, vrstama iz porodice *Marantaceae*, te iz roda *Landolphia*. Pojam rezervne hrane označava hranu čija je upotreba u negativnoj korelaciji s dostupnošću željene hrane. Ona također može biti lošije nutritivne vrijednosti i kvalitete od preferirane hrane, ali je zato količinski dostupnija i može činiti veći dio prehrane u fragmentiranim staništima (Irwin i sur., 2014).

Osim u bonoba, *Musanga sp.* koristi se kao rezerva hrana i u prehrani čimpanza te drugih primata središnje Afrike. Smatra se da je preferirana hrana bonoba voće vrste *Dialium sp.*, *Polyalthia suaveolens*, *Piptostigma fasciculatum*, *Cordia platythyrsa* i *Pancovia laurentii* jer se često konzumira usprkos relativno maloj dostupnosti. Čak i u fragmentiranim staništima bonobi su izrazito frugivorni - 95% volumena izmeta činilo je voće. Broj nađenih voćnih vrsta u izmetu u fragmentiranim staništima bio je vrlo sličan onome u populacija koje žive u gustim tropskim šumama. Iako je lokalnom stanovništvu, koje uzgaja razno bilje unutar šumskih polja, poznato da im bonobi uništavaju polja šećerne trske, ostaci ove biljne vrste nisu pronađeni u fekalijama. Ovakvo korištenje ljudskih staništa moglo bi ubuduće dovesti do lova na bonobe te povećati rizik prijenosa zoonoza (Serckx i sur., 2015).

Što se tiče prehrane bonoba u nefragmentiranim staništima, istraživanje Georgieva i sur. (2011) provedeno u rezervatu za bonobe u Kokoloporiju, otkrilo je da hranjenje zrelim voćem predstavlja više od polovice opaženih hranjenja, dok zeljasta vegetacija i mladi arborealni listovi čine manji dio prehrane. Također, sjemenke drveća sakupljene s tla istakle su se kao važan dio prehrane čineći, između 15,9 do 67,7 % mjesečnih opažanja. Zapaženo je i hranjenje holoparazitskim biljkama te kolonijalnim paucima. Nadalje, potvrđena su viđenja ishrane bonoba medom, tartufima, trulim drvetom, a jednom su prilikom bonobi pokušali uloviti leteću vjevericu (Anomaluridae). Ihobe (1992) je također u dvije prilike uočio hranjene bonoba mesom leteće vjeverice. U oba je slučaja više jedinki pokazalo interes za mesom, no samo se jedna jedinka hranila te je odbijala dijeliti s drugima. Prehrana bonoba mesom je ograničena na male sisavce poput letećih vjeverica i mladih dujker antilopa.

3. Genetika

Bonobo i čimpanza predstavljaju ljudima dva najbliža primata - s njima dijelimo preko 98% DNA, a oni međusobno dijele više od 99% genetskog materijala. Ove dvije vrste su se odvojile prije otprilike 1.7 milijuna godina (Kovalaskas i sur., 2020). Čimpanze obitavaju diljem ekvatorijalne Afrike, dok je stanište bonoba ograničeno na područje južno od rijeke Kongo (Prüfer i sur., 2012). Formiranje rijeke Kongo uzrokovalo je barijeru između ovih dviju vrsta. Prije 1.8 milijuna godina te ponovno prije 1 milijun godina, Afriku je zateklo sušno razdoblje, tijekom kojeg su jedinke zajedničkog pretka čimpanze i bonoba prešle plitko korito rijeke Kongo. Kako je suša jenjavala i korito rijeke postajalo dublje i šire, jedinke koje su prešle rijeku su ostale izolirane od ostatka populacije te se bonobo razvio kao zasebna vrsta (Furuichi, 2019). Razlike u ekološkim čimbenicima, kao što je dostupnost resursa na staništima i kompeticija za hranu, vjerojatno su utjecali na razvoj različitih tipova ponašanja u bonoba i čimpanzi (Kovalaskas i sur., 2020). Iako nije utvrđeno da se dostupnost hrane razlikuje na staništima ovih vrsta, slabija kompeticija za hranom je vjerojatno posljedica toga što bonobi ne dijele staništa s drugim čovjekolikim majmunima dok ih čimpanze dijele s gorilama (Hare i sur., 2012). Ove su razlike vidljive na genetskoj razini kao i prilikom promatranja različitih obrazaca ponašanja ovih dviju vrsta. Nađeni su dokazi o selekciji u genskim regijama bonoba za pospješivanje probave škroba, kao i za selekciju u neuroendokrinim putevima vezanim s društvenim ponašanjem (putevi za otpuštanje hormona oksitocina, serotonina i gonadotropina). Osim toga, nađeni su dokazi za selekciju u genskim regijama za kontrolu metabolizma hormona štitnjače odgovornih za razvoj organizma, kao i za selekciju u regijama vezanim za formiranje lubanje. Vjeruje se da je selekcija ovih dviju regija imala ulogu u procesu samodomestifikacije bonoba o kojem će kasnije više biti riječ (Kovalaskas i sur., 2020).

Istraživanja genetskog odnosa bonoba i čimpanza su pokazala kako su bonobi izrazito monofiletski u gotovo svim genomskim regijama, odnosno srodniji jedni drugima nego bilo kojoj čimpanzi, dok čimpanze zadržavaju polimorfizme svojih predaka. Drugim riječima neke su podvrste čimpanze srodnije s bonobima nego s drugim čimpanzama te čimpanze općenito imaju veću genomsku varijaciju. Velik dio genoma bonoba sugerira da njihovo porijeklo dolazi od jednog zajedničkog pretka koji datira nakon odvajanja od čimpanza (Fischer i sur., 2011). Ovo je u skladu s teorijom da je bonobo nastao iz jedne manje populacije nakon prelaska rijeke Kongo. Za novonastale varijacije u genomu bonoba je

zaslužan genetički drift koji je doveo do fiksiranja mutacija i rijetkih alela u genom njihovog pretka. Na taj se način mogla razviti specifična reproduktivna fiziologija ženki i njihovo jedinstveno društveno ponašanje (Furuichi, 2019). Analize mitohondrijskih genoma bonoba otkrile su da je zajednički predak današnjih bonoba živio prije otprilike 540,000 godina (Zsurka i sur., 2010). Što se tiče evolucijskog odnosa s našom vrstom, ljudi su se od pretka bonoba i čimpanzi tj. *Pan* pretka, odvojili prije otprilike 5 do 7 milijuna godina, a čimpanze i bonobi su se međusobno odvojili prije približno 1.5 do 2 milijuna godina.

Dakle, odvajanje bonoba i čimpanze kao zasebnih vrsta se dogodila relativno blizu vremena odvajanja njihovog zajedničkog pretka s ljudima, tako da, iako su bonobo i čimpanza sestrinske vrste, odnosno srodnije su jedna drugoj nego ikojoj drugoj vrsti, ne ukazuju sve genomske regije DNA bonoba na veću srodnost s čimpanzama nego s ljudima. ISL (eng. *incomplete lineage sorting*) se događa kada se dva ili više alela nekog gena zajedničkog pretka podijeli u dvije linije s time da se filogenetsko stablo određenog alela razlikuje od evolucijskog stabla vrsta tj. vrijeme divergencije između gena se ne podudara s vremenom divergencije vrsta. Razlika između divergencije vrsta i određenog gena ovisi o efektivnoj veličini populacije i generacijskom vremenu pretka. U slučajevima kada se jedna specijacija dogodi ubrzo nakon druge, ISL postaje fiksiran za neke segmente genoma u triju vrsta (Mailund i sur., 2014; Rogers i Gibbs, 2014). Donedavno se smatralo kako je više od 3% ljudskog genoma genetski bliže s genomom bonoba i čimpanze nego što su njihovi međusobno (Prüfer i sur., 2012). No, sada je potvrđeno da je ustvari 5,1% ljudskog genoma genetski srodnije onome u bonoba i čimpanze (Mao i sur., 2021). Transpozoni, odnosno pokretni genetički elementi, su DNA sekvence koje se mogu premještati unutar genoma. Od 991 integriranih transpozona koje dijele ljudi, čimpanze i bonobi, ali ne i orangutani, nađeno je 27 transpozona koje je zajedničko čovjeku i bonobu, a koje ne nalazimo u genomu čimpanza. Isto tako 30 transpozona koja su prisutna u genomu čovjeka i čimpanze ne nalazimo u bonoba. Ovo upućuje na to da je cca. 6% genoma zahvaćeno ISL-om između triju vrsta (Prüfer i sur., 2012).

Bonobo s čovjekom dijeli i druge sličnosti, kao na primjer morfološku sličnost s jednim od hominida, rodu *Australopithecusu*. Zajednička im je zaobljenost glave, proporcije i duljina udova te sličan položaj kralježnice u stajaćem položaju koji im omogućuje bolje dvonožno kretanje. Kao i čimpanze, i bonobi se kreću četveronožno i dvonožno, no u potonjem su mnogo vještiji od čimpanza. Ovakvo držanje im vjerojatno i omogućuje da stupaju u spolni odnos licem okrenuti jedno prema drugom. Također, bonobi često koriste

spolni odnos i za svrhe nevezane za samu reprodukciju (Furuichi, 2019). S vrstom hominida *Ardipithecus ramidus* dijeli sličnosti poput smanjenog spolnog dimorfizma i pedomorfne morfologije. Nadalje, društvena struktura u čijem su centru ženke koje biraju partnere i pokazuju izraženu majčinsku skrb nad mladuncima smatraju se posljedicama samodomestifikacije koja se dogodila u obje vrste. Ove prilagodbe vidljive u bonoba se mogu pokazati od velike važnosti pri rasvjetljavanju razvoja društvenih struktura u evoluciji ranih hominida (Clark i Henneberg, 2015).

Osim odnosa s drugim vrstama, važno je razmotriti genetske varijacije unutar same vrste. Zbog sve veće pojave gubitka i fragmentacije staništa bitno je pri planiranju zaštite vrsta dati prioritet populacijama s većom genetskom raznolikošću. Analize mitohondrijske DNA bonoba su provedene na staništima u DR Kongu radi procjene genetske raznolikosti divljih populacija. U zapadni klaster populacija su svrstana područja Lac Tumba i Malebo, Lomako, Wamba, Iyondji i Salonga predstavljaju središnji klaster te područje Tshuapa–Lomami–Lualaba istočni. Nađeno je 54 haplotipova mtDNA od kojih je 45 bilo lokalno specifično, a ostalih 9 bilo je zajedničko među dvije ili tri populacije. Najslabiju genetsku raznolikost haplotipova pokazala je populacija iz Wambe, kao i populacije područja Maleba i Tshuapa–Lomami–Lualaba. Ove su populacije ujedno i najizoliranije te im zbog toga prijete rizik od izumiranja. Populacije središnjeg klastera, izuzev s područja Wambe, su pokazale najveću raznolikost mtDNA, dok je istočni klaster pokazao jedinstvene haplotipove. Stoga su upravo ove dvije populacije najbitnije za daljnje očuvanje vrste (Kawamoto i sur., 2013; IUCN, 2012).

4. Ponašanje

4.1. Općenito

Čimpanze i bonobi su slični po tome što su obje vrste vrlo društvene, žive u grupama s više mužjaka i ženki, ali čimpanze imaju strogu hijerarhiju te su puno agresivnije jer se mužjaci međusobno natječu za svoj položaj u zajednici i za ženke. Vrlo su nasilni prema susjednim zajednicama. S druge strane mužjaci bonoba se ne natječu za položaj u grupi, a za rješavanje sukoba ili napetosti u zajednici koriste se socioseksualnim ponašanjem. Nadalje bonobi se čak i u odrasloj dobi igraju s drugim jedinkama u grupi. Zajednice bonoba su vrlo tolerantne prema drugim grupama, još nije zabilježena fatalna interakcija susjednih zajednica. Štoviše s članovima drugih zajednica se igraju, dijele hranu te kopuliraju. Čimpanze i bonobi su po svojim obrascima ponašanja oboje sličniji ljudima nego jedno drugome.

Velik dio vremena bonobi provode na trijebljenje koje uglavnom započinje time da se dvije jedinke približe jedna drugoj te jedna jedinka okrene svoja leđa ili glavu prema drugoj. Odrasle jedinke znaju ponekad dijeliti ležajeve, što je jedinstveno ponašanje u usporedbi s ostalim afričkim čovjekolikim majmunima (Kuroda, 1980). Društvene interakcije bonoba su specifične te uključuju razne tipove igara: seksualne igre, hrvanje, grizenje, tapšanje, ljubljenje, jurnjavu i igre otimanja predmeta. Nije neobično vidjeti odrasle jedinke se kako zajedno igraju. Mužjaci i ženke također često to čine prije i/ili poslije kopulacije. Osim toga odrasli se igraju i s mladuncima s time da se ženke češće igraju s njima nego odrasli mužjaci. Općenito igra u mladunaca služi kao sredstvo učenja pa im dalje u odrasloj dobi više nije potrebna. Ipak, postoje izuzetci. Kao i ljudi, i bonobi se nastavljaju igrati i nakon adolescencije (Kuroda, 1980; Furuichi, 2019). Također, zbog toga što su društva bonoba izrazito tolerantna odrasli bonobi su se sposobni međusobno igrati grublje nego čimpanze bez stvaranja konflikata (Hare i sur., 2012).

Moljenje za hranu i dijeljenje hrane vrlo je česta pojava u društvenom životu bonoba. Moljenje se u odraslih iskazuje pružanjem otvorene šake prema jedinkama s hranom, dodirivanju njihovih usta, ruku ili trbuha, izravnim diranjem i/ili uzimanjem hrane iz njihovih usta ili ruku. Moljenje se izvodi polako te ju vrši podređena jedinka prema dominantnoj. Dominantna jedinka uzvraća na ove geste dijeljenjem ili odbijanjem. Dijeljenje se izvodi tako da dominantna jedinka pusti hranu iz usta, daje dio svoje hrane ili dopušta podređenoj jedinki da uzme koliko god hrane želi. Odbijanje može iskazati ignorirajući molbu, okrećući se u

suprotnom smjeru od podređene jedinke, držanjem hrane u ruci ili napuštanjem mjesta hranjenja. Dominantna jedinka može zatražiti i uzeti hranu od podređene bez moljenja tako da joj samo ispruži ruku. Ove interakcije često prati i genito-genitalno trljanje prije ili poslije dijeljenja hrane (Kuroda, 1980).

4.2. Socioseksualno ponašanje

Genito-genitalno trljanje (GG trljanje) je socioseksualno ponašanje specifično za ženke bonoba. Dok jedna ženka četveronoške stoji na tlu druga ženka se odozdo drži za nju obavijajući je rukama i nogama. Dvije su ženke licem okrenute jedna prema drugoj i njišu bokovima tako da im se genitalije međusobno dodiruju. GG trljanje traje 10-20 sekundi, tako da se u 1 sekundi dogodi 1-2 ciklusa pokreta zdjelice. Uglavnom ovo izvode ženke u estrusu, bez posebno upućenog znaka, no ponekad jedna ženka inicira na način da pokazuje svoje genitalije drugoj, kao kada se udvara mužjaku. Mužjaci isto tako sudjeluju u pseudokopulaciji (slika 2). Dva mužjaka stoje četveronoške okrenuti jedan od drugoga i ritmički trljaju testise o stražnjicu drugoga. Druga takva ponašanja uključuju „mačevanje penisa“ u kojem dva mužjaka viseći s grane međusobno trljaju svoje penise jedan o drugi. Ostala seksualna ponašanja zabilježena u bonoba su oralni seks, zatim masaža tuđih genitalija i ljubljenje jezikom (Kuroda, 1980; de Waal, 1995; Furuichi, 2019). Mužjaci i ženke stupaju u spolne odnose i u razdobljima ženskog ciklusa kada nije moguće začecće. U prosijeku parenje traje oko 13 sekundi. Kopulacija licem u lice koja se prije smatrala isključivo ljuskom osobinom čini jednu trećinu parenja zabilježenih u divljini kod bonoba. Genitalije ženki prilagođene su za ovakav položaj tako što su vulva i klitoris frontalno orijentirani. No, treba napomenuti da, iako je seksualna aktivnost prirodan i nezaobilazan dio njihovog društvenog života, bonobi se tek povremeno pare. Ipak, seksualna ponašanja su učestalija u bonoba nego među drugim primatima, a i ona ne služe samo u reproduktivne svrhe (de Waal, 1995). Ova su ponašanja posebno česta kada je cijela zajednica uzbuđena. Svrha pseudokopulacije je ta da ublažava uzbuđenje ili napetost u zajednici i povećava međusobnu toleranciju i intimnost. Također je često pri moljenju za hranu (Kuroda, 1980).



Slika 2. Socioseksualno ponašanje u ženka bonoba (lijevo) i mužjaka (desno) (Furuichi, 2019)

Agresivno ili antagonističko ponašanje se u bonoba često javlja u većim grupama, no razina agresije je umjerena te pokazuju veliki stupanj tolerantnosti kako prema drugim jedinkama svoje grupe tako i prema onima iz susjednih zajednica. Tolerancija je posebno izražena između različitih spolova i među ženkama. Agresiju pokazuju skakanjem, međusobnim natjeravanjem ili udaranjem. Rijetko dolazi do fizičkih ozljeda ili smrtnog ishoda (Kuroda, 1980). Sukobi mogu nastati oko položaja mužjaka u grupi. Na ovakve svađe bonobi odgovaraju socioseksualnim ponašanjem. Bonobi će pokušati smiriti situaciju prije nego dođe do samog okršaja. Na prvi znak agresije prilaze jedinkama, koje bi mogle započeti sukob te ih pozdravljaju GG trljanjem ili trljanjem skrotuma. Stiliziranim pozdravom može se pokazati tko je dominantna jedinka i time spriječiti daljnju eskalaciju sukoba. Ako dođe do fizičkog napada, ishod borbe ukazati će na to tko je pobjednik i time će biti prekinut sukob. Još jedna opcija je ta da obje stranke objave neutralnost. Ova opcija je korisna u slučajevima kada je hijerarhijski položaj jedinki upitan (Furuichi, 2019). Dakle bonobi koriste spolne odnose kako bi izbjegli sukobe i prevladali agresiju. U njihovom je slučaju seksualno ponašanje neraskidivo povezano s društvenim. Zbog toga postoje tolike partnerske kombinacije pri spolnim odnosima bonoba kako bi se održao što mirniji suživot jedinki (de Waal, 1995).

4.3. Društvena struktura

Bonobi žive u muško-filopatijskim zajednicama, što znači da mužjaci nastavljaju živjeti u zajednici u kojoj su se i rodili, dok ženke odlaze iz svoje natalne zajednice tijekom adolescencije u potrazi za drugom zajednicom. U novoj skupini traže podršku drugih starijih visokorangiranih ženki pozdravljajući ih GG trljanjem, moljenjem za hranu i trijebljenjem. Čak i kada ima dovoljno hrane drugdje ili nova ženka nije gladna prići će visokorangiranoj ženki i moliti je za hranu. Ovo ukazuje na to da ovim činom ustvari pokušavaju uspostaviti društvenu vezu sa starijim ženkama. Ako im dominantne ženke uzvrate gestu, polako ih počinju prihvaćati u grupu i time njihov položaj u novoj zajednici postaje stabilniji. U suprotnom nove ženke mogu maltretirati druge ženke ili mužjaci u novoj zajednici. U sukobima s mužjacima nove ženke često primaju poraz. No, ako imaju podršku drugih ženki, nekoliko njih će im priskočiti u pomoć. Zajedno će se okomiti na mužjaka, natjeravati i/ili napadati ga. Zato, kako bi se zaštitile od uznemiravanja, nove ženke slijede uokolo starije. U dobi od 13-14 godina prvi put rađaju potomstvo i time postaju trajno ukorijenjene u novoj zajednici. Bitno je i da nove ženke rode muško potomstvo. Budući da će kćeri napustiti zajednicu, podrazumijeva se da ženke bez muškog potomstva ostaju same. Kada ostare i proizvedu određeno potomstvo postigle su visok rang među ženkama te mogu prihvaćati i braniti nove mlađe ženke, koje doseljavaju u njihovu skupinu. Ako pri tome imaju i adolescentnog sina, mogu ga podržavati da postigne viši rang u grupi (Furuichi, 2011; de Waal, 1995; Furuichi, 2019).

Za bonobe je specifično da ženke, koje su migratorni spol, stvaraju bliskije odnose od mužjaka. Mužjaci poznaju sve ostale muške jedinice u grupi od rođenja, a ipak nisu toliko bliski jedan s drugim. Oni imaju puno privrženiji odnos s majkama nego s drugim mužjacima. Čak i u odrasloj dobi se oslanjaju na majčinsku podršku i zaštitu prilikom sukoba s drugim mužjacima. Oni također nasljeđuju svoj položaj u hijerarhiji od majki (de Waal, 1995; Furuichi, 2019). Ženke su u bonoba one koje imaju kontrolu nad društvenim odnosima grupe. Majke zato mogu postati agresivne kada je u pitanju status njihovih sinova unatoč tome što se rijetko međusobno svađaju. Sinovi postižu svoj status u grupi tijekom kasne adolescencije ili rane odrasle dobi, što je relativno rano u usporedbi s čimpanzama. Razlog tome je taj da kada su im majke na vrhuncu društvene ljestvice i sami mogu postati visokopozicionirani. Kada pak ostanu bez majke, njihov rang se snižava. Čest je slučaj da stariji odrasli mužjaci zato zauzimaju najniže pozicije u hijerarhiji bonoba. Isto tako, ako se

mužjak rodi dok mu je već majka stara najvjerojatnije neće doseći visoku poziciju. Mužjaci srednjeg ili nižih statusa su imali viši reprodukcijski uspjeh onda su kada dobivali podršku majki. No, samo ako su majke relativno mlade, mogu dati podršku adolescentnim sinovima. Majke se natječu i podržavaju sinove kako bi indirektno sebi osigurale veći broj potomaka odnosno unuka.

Boreći se za viši društveni status sinova njima osiguravaju bolje šanse parenja s drugim ženkama. Budući da same mogu rađati ograničen broj mladunaca, na taj način pospješuju i vlastiti reproduktivni uspjeh, prenoseći više svojih gena na sljedeće generacije. Majke pokušavaju spriječiti parenja drugih mužjaka ili pak napadaju mužjake, koji se upliću u pokušaje parenja njihovih sinova. Najviše rangirani mužjaci imaju i najveći reproduktivni uspjeh, čak veći nego dominantni mužjaci čimpanzi, koji se međusobno bore za ženke. Njihovo potomstvo može činiti više od polovice mladunaca u skupini (Furuichi, 2011; Furuichi, 2019). Među mužjacima nema jake kompeticije za ženkama, štoviše one su te koje biraju partnere za parenje. Stoga ovakav reproduktivan uspjeh naglašava utjecaj majki na uspjeh razmnožavanja sinova. Kao što je već rečeno, starije dominantne ženke brane novodoseljene ženke od agresivnih jedinki te ih mlade ženke počinju pratiti kako bi izbjegle daljnje sukobe s drugim članovima grupe. Podupirući ih, starije ženke postaju okružene mladim ženkama. Kako se sinovi često drže uz majke, mnoge ženke se stoga okupljaju i oko njega. Time visokorangirani mužjaci dobivaju velik broj potencijalnih partnerica, bez da se za njih natječu s drugim mužjacima (Furuichi, 2019).

Kao što se može primijetiti, ženke su u središtu zajednica bonoba. Prilikom proučavanja interakcija mužjaka i ženki Furuichi (2011) u svojoj je studiji uočio kako su u 27 zabilježenih slučajeva mužjaci dominantni nad ženkama, a u 25 ženke nad mužjacima, stoga je društvo bonoba prilično egalitariističko. Slučajevi u kojima su se mužjaci iskazali kao dominantniji uključuje ponašanja u kojemu mužjak trči i za sobom vuče grane. Ovo se događa kada je jedinka uzbuđena (Kuroda, 1980). Mužjak trči okolo prema ženkama, a pritom ga ženke pokušavaju izbjeći. Ovo ponašanje rijetko kao ishod ima fizičke napade nad ženkama (eventualno mužjak može slučajno udariti ženku vukući za sobom granu). U pravilu mužjaci nisu nasilni prema ženkama, već se katkad ponašaju zastrašujuće ili ih uznemiravaju. Ženke su se pokazale dominantnima prilikom hranjenja. Mužjaci koji prvi dođu do mjesta hranjenja prepuštaju mjesto ženkama kada se pojave i čekaju svoj red na rubnim dijelovima mjesta hranjena. Tek nakon što se ženke nahrane, ponovno mogu nastaviti jesti. Ukoliko mužjak pokazuje znakove nezadovoljstva, ženke ostaju smirene i ignoriraju ga. Ako pak

pokuša uzeti hranu ženama dok jedu, sve ženke ga počinju natjeravati. Ženke stvaraju međusobne saveze, čime su uspješnije u dominaciji nad mužjacima. Prije jela se često međusobno pozdravljaju GG trljanjem, kojim povećavaju bliskost. Mužjaci s druge strane nikada ne stvaraju takve saveze protiv ženki. Moguće je da mužjaci, koji prvi dolaze na mjesta hranjenja, to rade kao bi se opskrbili s dovoljno hrane prije nego dođu ženke. U suprotnom će im ostati nedovoljni ostaci (Furuichi, 2011; de Waal, 1995; Furuichi, 2019). Prilikom jela često je moljenje za hranom druge jedinke. Ženke mogu tražiti hranu od mužjaka, čak i postati nasilne, a mužjaci će se u pravilu odreći obroka. Primijećeno je i to da visokorangirani mužjaci za vrijeme hranjenja ustupaju mjesta ženama srednjeg ili nižeg statusa. Mužjaci pak ne uzimaju hranu ženama. U jednom zabilježenom slučaju, kada je ženka ulovila vjevericu druge su joj se ženke približile pokušavajući dobiti dio komada mesa. Za to vrijeme su mužjaci ostali podalje od nje te je samo jedan mužjak pokušao moliti za hranu. Ženka je nastavila jesti ne obraćajući pažnju na njega pa je mužjak odustao i udaljio se od nje (Furuichi, 2011; Furuichi, 2019).

4.4. Interakcije s drugim skupinama

Prilikom kretanja grupe u potrazi za hranom ženke su te koje odlučuje o vremenu, načinu i smjeru kretanja grupe. Nakon što završe s jelom na jednom stablu, ženke se spuštaju na niže grane, trijebe se neko vrijeme, odmaraju i promatraju jedne druge. Mužjaci, koji su se spustili na tlo, trče i vuku grane za sobom pokazujući smjer u kojem žele ići u potragu za novim mjestom hranjenja. Tek kada se dominantne ženke dogovore oko smjera kretanja, spuštaju se s drveta i vode grupu u novom pravcu. Ako mužjaci sami krenu svojim putem, obično se do večeri pridruže ostatku grupe. Kada traže hranu u većim grupama, bonobi se dijele na više manjih skupina. Skupine se kreću tako da jedna prethodi drugoj i članovi često međusobno razmjenjuju vokalizacije kako bi utvrdili svoj položaj. Kada nađe novo mjesto hranjenja, vodeća skupina čeka dolazak drugih skupina i tek kada utvrde da su svi stigli, počinju se zajedno penjati na plodnu voćku. Uvečer se skupine sjedinjuju u jednu, a sljedeće jutro ponovno formiraju manje podgrupe (Furuichi, 2011; de Waal, 1995; Furuichi, 2019).

Susreti dviju susjednih zajednica neizbježni su prilikom traganja za hranom. Ove situacije znaju biti stresne, a i zabilježeni su slučajevi ozbiljnijih sukoba (de Waal, 1995). Kada čuju glasanje druge skupine, bonobi bježe na drveće i traže je pogledom. Nekada potihoo pokušavaju izbjeći drugu skupinu udaljavajući se od smjera njihovih zvukova, ali većinu puta odgovaraju drugoj grupi vlastitim glasanjem. U trenutku kontakta dviju grupa započinje

galama, mužjaci se međusobno pokušavaju zastrašiti gazeći po grmlju i natjeravajući jedni druge. Ipak, zastrašivanje rijetko kad prerasta u borbu ili ubojstvo (Furuichi, 2019). Nakon nekog vremena ženke bonoba stupaju u kontakt s drugim ženkama iz susjednih skupina i pozdravljaju se GG trljanjem. U susjednoj grupi mogu i naći svoje majke i sestre ili druge poznate jedinke. Tome slijedi međusobno trijebljenje ženki i drugo miroljubivo ponašanje. Jedinke se različitih skupina zatim hrane na istom stablu, no mužjaci se drže podalje jedni od drugih. Nije rijedak slučaj da se ženke pare s mužjacima susjednih skupina. Štoviše, ponekad kopuliraju s njima i to u većoj mjeri nego s mužjacima iz vlastitih grupa. Mužjaci ne mogu spriječiti ove interakcije, budući da ostaju u dometu vlastitih skupina dok se ženke slobodno kreću među dvije grupe. Ali zato mogu kopulirati s ženkama susjedne skupine kada im one priđu bez straha od uplitanja drugih mužjaka. Ovakvi se susreti mogu ponavljati par dana i mužjacima predstavljaju velik stres. Glasanjem to pokušavaju dati do znanja ženkama u nadi da će prekinuti daljnje druženje. Međutim, ženkama ove interakcije predstavljaju šansu da se zbliže sa susjednim ženkama, neke od kojih su možda poznavale i prije imigracije u nove zajednice (Furuichi, 2011; Furuichi, 2019).

4.5. Uloga pseudoestrusa u rješavanju kompeticije

Usprkos visokoj razini seksualnih aktivnosti bonoba, njihova stopa reprodukcije je približna onoj od čimpanza. Ženke rađaju prvog mladunca kada navrš 13-14 godina i zatim rađaju jedno mladunče u razmacima od 5-6 godina. Dojenje traje otprilike 3-4 godine, no za manje od godine dana od poroda već počinju pokazivati znakove ulaska u estrus. Isto tako mogu pokazati znakove estrusa za vrijeme gestacije i tijekom dojenja. Estrus označava skup fizioloških promjena vezanih za razdoblje parenja. Ženka u razdoblju estrusa pokazuje oticanje spolne kože tj. područja međice te joj je povećan spolni nagon (slika 3). Oticanje genitalija privlači mužjake te oni mogu inicirati kopulaciju sa ženkama na način da im pokazuju svoje penise u erekciji i zatim čekaju da im ženke priđu (de Waal, 1995; Williams, 2004; Furuichi, 2019). Ipak, začeće nije moguće za vrijeme gestacije i dojenja tako da ovi znakovi estrusa ustvari predstavljaju fenomen pseudoestrusa, koji je specifičan za bonobe. Funkcija mu je ta da ženke dobiju naklonost mužjaka, smanje mušku agresiju i kompeticiju u zajednici te ostvare dominantniji položaj nad mužjacima kontrolirajući njihovo ponašanje (Furuichi, 2011; de Waal, 1995; Furuichi, 2019). Kako veći broj ženki pokazuje znakove estrusa u istome trenutku, dominantnom je mužjaku teško sve ženke, koje se tjeraju, zadržati za sebe. Stoga više mužjaka imaju priliku pariti se sa ženkama. Iako su poznati slučajevi u

kojima dolazi do sukoba mužjaka za ženke, oni nikada nisu toliko intenzivni kao u čimpanza i predstavljaju rijetkost u zajednicama bonoba. Uglavnom mužjaci ne troše previše energije na borbu s drugim mužjacima, nego tu energiju radije usmjeruju na vlastite pokušaje parenja (slika 4).



Slika 3. Ženka u estrusu pokazuje oticanje genitalija (Douglas, 2016)

Ženke također pseudoestrusom sebi osiguravaju veći izbor partnera. Mogu se pariti s mužjacima svojeg izbora, znajući da su šanse da ih u tome prekinu dominantni mužjaci vrlo male. Čak i ako najviše rangirani mužjak pozove ženku na parenje, ona ga može odbiti. U društvima bonoba položaj mužjaka u hijerarhiji nije dostatan da bi se osigurala kopulacija, već je bitno i sviđaju li se ženkama. Stopa zabilježenih odbijanja partnera u jednoj godini iznosi oko 30% te nije primijećena razlika između položaja mužjaka. Vjerojatno je razlog zbog kojeg su mužjaci rijetko agresivni prema ženkama upravo taj kako si ne bi narušili izgled za kopulaciju sa ženkama. Dakle, u društvu bonoba favorizirani su manje agresivni mužjaci. Osim što pseudoestrus smanjuje seksualnu kompeticiju, on ujedno i potiče društvenost među ženkama. Produljeno razdoblje estrusa, pravog i pseudoestrusa, vrijeme je kada se ženke uključuju u mješovite skupine radi hranjenja i ulaze u spolne odnose s mužjacima. Mužjaci su osobito pažljivi u interakcijama sa ženkama u estrusu, ali i druge su ženke tada susretljivije prema njima. Dokazano je da su ženke jedna drugoj također

privlačnije u estrusu. Kada mlade ženke pokazuju znakove oticanja genitalija, dobivaju veću naklonost drugih ženki, izraženu većom učestalošću trijebljenja (Furuichi, 2011; Hare i sur., 2012; Furuichi, 2019).



Slika 4. Bonobi se često pare okrenuti jedni prema drugima, odnosno licem u lice (Bixby, 2012)

4.6. Empatija i kooperacija

Provedena su istraživanja na bonobima u utočištu Lola ya Bonobo u DR Kongu te i u Apenheul parku primata u Nizozemskoj kako bi se proučila ponašanja pružanja utjehe nakon agresivnih sukoba i pomirenja s agresorom. Ovaj tip ponašanja rijedak je u životinjskome carstvu, a pokazuju ga vrste s naprednim društvenim i kognitivnim vještinama. Neke od takvih zabilježenih vrsta su slonovi, ptice porodice vrana, određene vrste iz porodica pasa i čovjekoliki majmuni, gorila, čimpanza i bonobo. Pružanje utjehe pokazuje da vrsta ima određenu razinu svijesti o drugima i sposobnost empatije. Usporedimo li ih s čimpanzama, bonobi imaju veći udio sive tvari u regijama mozga za socijalnu kogniciju i empatičku osjetljivost. Promatrači, koji nisu uključeni u sukob, prilaze žrtvama i daju im podršku na način da ih tješe i smiruju. Utjeha se u ovome slučaju definira kao pomoć, koju jedinke spontano pružaju žrtvama bez da ih one za to same traže. U slučaju bonoba to najčešće čine

socioseksualnim ponašanjem, ali i grljenjem te dijeljenjem hrane (Clay i sur., 2013; Palagi i Norscia, 2013).

Rezultati Clay i sur. (2013) utvrdili su da su većinu žrtava sukoba činili adolescentni mušjaci i mlade ženke, a počinitelji su najčešće bile odrasle ženke i nešto rjeđe odrasli mušjaci. Intenzitet agresije je uglavnom bio umjeren do srednje visok. Blizina promatrača od žrtve se pokazala kao bitan faktor vjerojatnosti pružanja utjehe. Nakon primljene podrške razine stresa i anksioznosti žrtve su se značajno smanjile, što je bilo vidljivo u smanjenju učestalosti samostalnog trijebljenja žrtve. Spontano inicirana podrška imala je veći utjecaj na smirivanje žrtava nego pomoć koja im je pružena kada su je jedinke same zatražile. (Clay i sur., 2013; Palagi i Norscia, 2013). Nakon što su promatrači uskočili u pomoć, prestali su daljnji izljevi agresije. Ovime je dokazana hipoteza o zaštiti žrtve (eng. *Victim-Protection Hypothesis*). Ona predviđa da pozitivne interakcije promatrača i žrtve sprječavaju vjerojatnost daljnjih napada. Također, bonobi su češće tješili jedinke s kojima su bliski - članove obitelji ili partnere, zatim prijatelje i tek katkad poznanike. Ovo je u skladu s hipotezom utjehe (eng. *Consolation Hypothesis*), koja predviđa da je odnos promatrača i žrtve, bez obzira na odnos promatrača i agresora, taj koji je presudan prilikom pružanja utjehe (Palagi i Norscia, 2013). Isto tako odnos žrtve i agresora ima utjecaj na pojavu pomirenja. Bliskije jedinke će se vjerojatnije pomiriti nego one sa slabim odnosima. Mladunci su češće tješili žrtve nego odrasli, s time da su mlade jedinke, koje su odgajale majke, pokazivale veću uključenost u pružanju pomoći nego siročad. Nadalje, kada su mlade jedinke bile žrtve, siročad se rjeđe pokušavala pomiriti s počiniteljima. Siročad je i češće bila meta preusmjerene agresije zbog svog niskog položaja u zajednici. Ovo pokazuje kako je odgoj bitan za emocionalni razvitak i naglašava važnost majki koje pružaju zaštitu i sudjeluju u podizanju statusa mladunaca (Clay i sur., 2013).

U studiji Harea i sur. (2007) uspoređivane su razine tolerancije i kooperacije između bonoba i čimpanzi. Postavljena su tri testa, u kojima se mjerilo zajedničko hranjenje parova čimpanza i bonoba. Obje vrste pokazale su se uspješnima u rješavanju testova pribavljanja hrane, no bonobi su bili daleko tolerantniji i spremni na suradnju nego čimpanze. Bonobi su češće dijelili zadobivenu hranu, dok je u parovima čimpanza jedna od njih monopolizirala ovu nagradu kada je to bilo moguće. Čak i kada su čimpanze bile uparene s novim partnerima unutar svoje dobno-spolne skupine, kako bi se povećala tolerancija među jedinkama, bonobi su ih nadmašili u ovim zadacima. U drugim su istraživanjima bonobi pokazali kako pružaju pomoć ostalim jedinkama zajednice da dođu do hrane čak i kada od toga nemaju direktne

koristi. Isto tako, voljni su dijeliti hranu s nepoznatim jedinkama. Pokazuju znakove prosocijalnosti i empatije slične onima kod ljudi (Palagi i Norscia, 2013; Hare i sur., 2012; Tan i sur., 2015). Osim toga sličniji su s ljudima nego s čimpanzama po drugim, već opisanim ponašanjima poput spolnih odnosa u nereproduktivne svrhe, potpore i bliskih odnosa s majkama u odrasloj dobi, sklapanja ženskih saveza i pokazivanja interesa za igru u odrasloj dobi. Ove sličnosti se mogu objasniti ili zajedničkim porijeklom osobina ili nezavisnom konvergentnom evolucijom. U svakom slučaju, kognitivna evolucija koja se dogodila u bonoba može nam dati uvid u vlastitu kognitivnu evoluciju (Hare i Yamamoto, 2015). Hipoteza o emocionalnoj reaktivnosti (eng. *Emotional-Reactivity Hypothesis*) pretpostavlja da kooperativni i prosocijalni obrasci društvenog ponašanja evoluiraju putem selekcije protiv agresije. Rezultati studije Harea i sur. (2007) podupiru ovu hipotezu za slučaj bonoba. Ona se može primijeniti i za slučaj ljudi, što bi značilo da kooperativno društveno ponašanje nije samo rezultat naše inteligencije već i povećane društvene tolerancije.

4.7. Samodomestikacija

Razliku u kognitivnim sposobnostima bonoba i čimpanza objašnjava hipoteza o samodomestikaciji. Općenito postoje četiri kategorije osobina, koje se pojavljuju pri procesu domestikacije. Prvu kategoriju čine fiziološke promjene vezane za agresiju, kao na primjer smanjena reaktivnost hipotalamo-hipofizarno-adrenalne osi. Osim toga nastaju i promjene poput češćih reproduktivnih ciklusa. Zatim slijede promjene ponašanja, koje karakterizira smanjena agresija i povećana tolerancija, izraženije prosocijalno ponašanje, kao što je igra, trijebljenje te spolna aktivnost nevezana za reprodukciju. Sljedeće su promjene izgleda, poput smanjenja kapaciteta lubanje, veličine zubi, spolnog dimorfizma i depigmentacija dijelova tijela. U posljednju kategoriju spadaju kognitivne promjene (Hare i sur., 2012). Bonobi pokazuju zakašnjeli psihološki razvoj u odnosu na njihovu sestrinsku vrstu. U odrasloj dobi zadržavaju neotenijske osobine. Ovo se odnosi na ponašanja dijeljenja hrane, igranja i opće tolerantnosti prema drugim jedinkama. Mladunci bonoba i čimpanzi su jednako tolerantni, a daljnjim fizičkim i emocionalnim razvojem čimpanze postaju sve netolerantnije. Osim u ponašanju, bonobi zadržavaju i pedomorfna svojstva u odrasloj dobi (Hare i sur., 2012; Kuroda, 1980). Kao posljedica depigmentacije odrasli bonobi zadržavaju ružičastu boju usana i bijeli čuperak repa. Pokazuju smanjen spolni dimorfizam mozгова i lubanje od čimpanza, čiji razvitak lubanje prati isti obrazac razvitka lubanje gorila. Razvitak lubanje usko je povezan s razvitkom mozga, a time i s ponašanjem. Može se zaključiti kako

lubanje gorila i čimpanza prate ontogenijski obrazac njihovih zajedničkih predaka, dok se različitost ontogenije lubanje, i s time u vezi ponašanje bonoba, objašnjava prirodnom selekcijom protiv agresivnosti (Hare i sur., 2012).

5. Uporaba oruđa

Pretežito su dokazi o korištenju oruđa primijećeni u zatočeništvu. Bonobi se služe granama ili lišćem kao alatom za različite svrhe. Na primjer, listove i mahovine koriste za skladištenje tekućina, otjerivanje insekata oko sebe, brisanje urina, vode, blata i sl. sa sebe, za masturbaciju ili kao zaklon od kiše (slika 5). Granama se služe za češanje, kopanje, kako bi ispitali nepoznate stvari ili stvari kojih se plaše. Također koriste grane kako bi se domogli stvari izvan svog dohvata. Ponekad upotrebljavaju grane u igrama. Jedinka trči uokolo s granom dok joj je druge jedinke pokušavaju preoteti. Vučenje grana je najčešći oblik korištenja alata. Svrha mu je pokazivanje smjera kretanja grupe i njime se najčešće služe odrasli mužjaci. Bonobi u divljini su opaženi kako udaraju granama dujker antilope, a isto tako je zabilježen slučaj u zatočeništvu, koji je uključivao ženku bonoba, koja je na taj način usmrtila pauna. Ponekad ciljano bacaju grane i drugu vegetaciju na ljudske promatrače, ali i na druge jedinke svoje vrste. U zatočeništvu su bonobi upotrebljavali grane kao poluge kako bi razbili svoje ograde. Također, primijećeno je kako su neke jedinke uspješno otvorile plod palme uljarice koristeći čekiće u utočištu Lola ya Bonobo. Ovo ih ponašanje nisu aktivno učili ljudi, no vjerojatno su ga naučili promatranjem ljudi. Na isti način naučeno je ponašanje rezanja materijala pomoću kamenih odbojaka (Shumaker i sur., 2011; Hohmann i Fruth, 2003).



Slika 5. Mužjak bonoba glavu prekriva listovima kako bi se zaklonio od kiše (Furuichi, 2019)

Kada se usporede sposobnosti upotrebe alata bonoba i čimpanza, gotovo nema razlike u sposobnostima manipulacijom oruđa bonoba u zatočeništvu i čimpanza. No, divlji bonobi se rjeđe služe pomagalicama. Studija Grubera i sur. (2010) pokazala je da se uporaba alata bonoba u zatočeništvu i čimpanza podudarala u većini konteksta. Uporaba alata uključuje sljedeće kategorije: igra, kopanje, uspostavljanje ravnoteže i podupiranje, slaganje, čišćenje, korištenje tekućina, pokrivanje, istraživanje nepoznatih stvari, antagonizam, dobavljanje hrane, trijebljenje, bježanje, korištenje mamaca. Jedino kategorija korištenja mamca nije pronađena u repertoaru bonoba. Igra, pribavljanje hrane i ponašanja vezana za osobnu njegu pokazali su se kao najčešći konteksti korištenja oruđa bonoba. U kontekstu trijebljenja samo su divlji bonobi koristili alate kako bi čistili zube. Također, posebna je kategorija primijećena kod bonoba, a to je kategorija seksualne stimulacije. Ona nije uočena kod čimpanza, ali je zabilježena u orangutana. Slične rezultate pokazuje istraživanje Furuichija i sur. (2015). Dok se čimpanze pretežito služe oruđem za hranjenje, bonobi se njima služe za društvene svrhe, no u kontekstima igre su češće koristili alate za samostalne igre, a ne društvene.

U studiji Grubera i sur. (2010) primijećeno je da su ženke bonoba sklonije korištenju oruđa nego mužjaci te imaju širi spektar alata i tehnika. Ovaj fenomen je također uočen kod čimpanzi, no ne i orangutana, koji su jedini drugi vješti majmuni u korištenju alata. Isto tako, karakterističan je za druge sisavce poput dupina. Pokušaji objašnjenja ovog fenomena svode

se na to da su vještine naučene od majki, a kako i ženke dupina i čimpanza ostaju bliske s majkama tijekom adolescencije, time su i češće izložena ponašanjima manipulacije oruđem. No, ova teorija ne može objasniti žensku uporabu pomagala kod bonoba jer su sinovi ti koji u zajednicama u divljini imaju najbliskiji odnos s majkama. Također, u slučajevima bonoba u zatočeništvu, većina njih dolazi u utočišta kao siročad pa su muški i ženski mladunci jednako izloženi primjerima interakcije s alatom. Vjerojatnije je da su mlade ženke bonoba prijemčivije i strpljivije u načinima korištenja oruđa od mužjaka.

Ostalo je još pitanje razlike u učestalosti korištenja alata populacija bonoba u zatočeništvu s onima u divljini te s čimpanzama. Već je dokazano da su bonobi jednako kognitivno sposobni u manipulaciji oruđem kao i čimpanze. Ipak, dok je ovo ponašanje često u divljim populacijama čimpanza, rijetkost je za divlje bonobe. Jedno objašnjenje je to da bonobima nisu potrebne takve vještine zbog različitih prirodnih uvjeta. Njihovi primarni izvori hrane ne zahtijevaju pomoć alata. U prilog ove teorije ide činjenica da iz tog razloga neke populacije podvrste čimpanze *Pan troglodytes schweinfurthii* pokazuju manji raspon upotrebe pomagala (Gruber i sur., 2010; Hohmann i Fruth, 2003). No, Furuichi i sur. (2015) su u usporedbama dostupnosti hrane populacija bonoba u Wambi i čimpanza u Goualougu došli do zaključka da nema značajne razlike u rasprostranjenosti voća na staništima ovih vrsta. Stoga, trenutne ekološke prilike ne objašnjavaju razlike u vještinama vrsta. Možda odgovor leži u prijašnjim uvjetima staništa. Tijekom kasnog pleistocena staništa su predaka čimpanzi bila podvrgnuta ekstenzivnim sušnim periodom, dok su staništa predaka bonoba imala stabilnije uvjete. Uporaba alata mogla je proizaći iz povećane kompeticije s drugim vrstama za nedovoljnim izvorima hrane kao alternativno sredstvo pronalaženja resursa. Međutim, ako su čimpanze stekle ove sposobnosti kao odgovor na specifične uvjete u evolucijskoj prošlosti i zato danas u divljini i zatočeništvu pokazuju široki raspon tehnika korištenja pomagala, to još uvijek ne razjašnjava zašto bonobi u zatočeništvu imaju jednake sposobnosti korištenja alata. Postoji mogućnost da su navike uporabe oruđa bonoba i čimpanzama posljedica različitih predispozicija u ponašanju. Neki tipovi korištenja alata zahtijevaju veći utrošak energije, stoga se čimpanze njima služe samo u uvjetima kada imaju vremena. S druge strane, u svom prirodnom okruženju bonobi provode slobodno vrijeme igrajući se. Zato se vjerojatno ponašanja uporabe alata bonoba ispoljavaju samo u eksperimentalnim uvjetima (Furuichi i sur., 2015).

6. Prijetnje

6.1. Lov i krivolov

Jedna od najvećih prijetnji populacijama divljih bonoba predstavlja izlov radi njihova mesa. Čak i u zaštićenim područjima ovaj je problem široko rasprostranjen. Nekontrolirani ilegalni lov razvio se kao odgovor na ekonomsko pogoršanje u DR Kongu, koje je izazvalo pad poljoprivrednih aktivnosti. Lov i ribolov su zatim postali jedini način prihoda za ljude u regiji. Zbog velike potražnje za mesom, razvila su se organizirana tržišta u većim gradovima za taj izvor hrane (slika 6). Vrlo vjerojatno ova djelatnost neće biti zamijenjena drugim mogućnostima stvaranja prihoda u bliskoj budućnosti. Ubrzan rast ljudskih populacija uvelike pridonosi sve većoj potražnji za novim izvorima mesa te se vjeruje kako će se usporedno s povećanjem stanovništva u regiji dalje nastaviti smanjivati riblji fond i druge divlje populacije. Kada prelove jednu populaciju divljih životinja, lovci se sele u udaljene netaknute dijelove šuma (Idani i sur., 2008; Inogwabini, i sur., 2008). Postoje tabui protiv konzumiranja mesa bonoba u određenim lokalnim zajednicama. Međutim, kako se dio lokalnog stanovništva preselio za vrijeme rata, novonaseljeno stanovništvo, koje je došlo na ove prostore nema takve navike, stoga će tabui vjerojatno u potpunosti nestati. U području Tshuapa–Lomami–Lualaba je prije zabrane lova ubijeno 270 bonoba godišnje te se prodavalo na više od 8 tržnica u gradu Kindu. Istraživanja pokazuju kako velik broj urbanih kućanstava konzumira meso divljih životinja (Idani i sur., 2008; IUCN, 2012). Osim trgovine mesom divlje se životinje, uključujući bonobe, love kako bi se prodavale kao ljubimci. Ovi su slučajevi teže rješivi jer se zbivaju na međunarodnim tržištima. Tako su zaplijenjeni bonobi u Mbandaki, Bikoru, Kinshasi te čak i u Parizu. Lovni pritisak se povećao nakon rata u DR Kongu zbog lakšeg pristupa oružju i municiji. Najčešće lovci koriste zamke, puške i otrovne strijele. Korištenje zamki neselektivan je način lova te ako se životinje uspiju izvući iz njih mogu ostati osakaćene ili umrijeti od infekcija (Inogwabini, i sur., 2008; IUCN, 2012).



Slika 6. Sušeno meso bonoba (Bonobo Conservation Initiative, 2022)

U NP Salonga ljudi i bonobi žive relativno blizu jedni drugima, a ponekad i koezistiraju kao u područjima Wambe, Yase i Lilunga. Unutar granica parka postoje ljudska naselja – selo Kitawala i osam sela etničke grupe Iyaelima. U parku su zabranjene aktivnosti poput lova, ali ipak postoje prijetnje od krivolova. Lovci hvataju male sisavce poput glodavaca i nekih zvijeri, te ptice i gmazove, no isto tako su zabilježeni slučajevi lova na slonove. Postoje dvije uočene kategorije lovaca na ovome području. Lokalni lovci, koji love lukom i strijelom ili uz pomoć pasa, a love kako bi preživjeli i komercijalni lovci koji se

koriste vatrenim oružjem. Žive izvan područja parka i prodaju dalje meso u velikim gradovima. Intenzivne stope lova drugih životinja svejedno predstavljaju prijetnju bonobima ako lovci koriste neselektivne metode hvatanja plijena. Komercijalni lovci ih mogu i oportunistički loviti prilikom susreta. Smanjenje populacija drugih sisavaca također može dovesti do ciljanog lova na bonobe kao alternativnog izvora hrane. Bonobima treba dugo vremena kako bi obnovili svoje populacije zbog dugog razmaka između dva poroda te malog broja potomaka. Također, kao posljedica lova na ženke, mladunci o kojima se brinula ubrzo umiru bez njene skrbi.

Gotovo četvrtina parka izložena je lovnoj aktivnosti. Napori ICCN-a da zaštite područje pokazali su se neučinkovitim jer ne patroliraju sveobuhvatno područje parka. Ne pomaže ni to da mještani pokazuju nezadovoljstvo prema osoblju parka i sprječavaju njihovo patroliranje. Potrebne su sljedeće mjere kako bi se dalje zaštitili bonobi. Najveći pothvati kontrole lova trebaju biti koncentrirani u područjima koja su važna za bonobe, a bitno je i očuvanje mjesta s većom genetskom varijabilnošću vrste. Sljedeće, najveći dio krivolova provode manje skupine komercijalnih lovaca. Njih je lako identificirati te će kažnjavanje ovih lovaca uvelike ublažiti lovni pritisak na bonobe. Lovce, koji imaju manji utjecaj na smanjivanje populacija bonoba, uključiti u programe edukacije ili ponuditi alternativne izvore prihoda, jedno od kojih može biti i posao čuvara parka. Zadnja mjera je ta da se postigne sporazum između lokalne zajednice i osoblja parka, koji će rezultirati boljim očuvanjem parka (Hart i sur., 2008; IUCN, 2012).

6.2. Gubitak staništa

Aktivnosti sječe šuma ugrožavaju postojanje bonoba, ali i drugih divljih životinja. Krčenje šuma u svrhu poljoprivrede postaje sve učestalije zbog povećanja ljudske populacije (slika 7). Mnogi su dijelovi tropskih šuma prodani drvnim tvrtkama. Staništa bonoba su unutar područja pod koncesijom za sječu, neka od kojih su i rezervati. Ceste za prijevoz drva također uzrokuju fragmentaciju staništa divljih vrsta (Idani i sur., 2008; Inogwabini, i sur., 2008). Postoje tri vrste sječe, koje se odvijaju na staništima bonoba: obrtnička, zakonita industrijska i nezakonita industrijska. Obrtnička obuhvaća sječu drveća za potrebe kućanstava kao ogrjevno drvo ili kao drvo u građevinske svrhe. Lokalno ruralno stanovništvo koristi ga u vlastite svrhe te ovaj tip sječe ne predstavlja veliku opasnost za populacije bonoba. Međutim u nekim slučajevima je tradicionalno pravo na sječu lokalnog stanovništva zloupotrebavano te je korišteno u industrijske svrhe. Zakonita sječa šuma sa sobom nosi i ljudska naselja oko

mreža cesta i rijeka, koje služe za transport drva. Otvara i nova radna mjesta u blizini šuma te uzrokuje imigraciju na ova područja. Novo stanovništvo zatim stvara poljoprivredne njive, za koje je potrebno krčiti šume te pokazuje potražnju za mesom što dovodi do lova na divljač. Ovo i dovodi do zadnjeg tipa sječe šuma, a to je nezakonita industrijska sječa kada nema nikakve kontrole nad ljudskim aktivnostima te se prekomjerno uništavaju šume (IUCN, 2012). Blizina od ljudskih naselja i prometnih trasa utječe na distribuciju bonoba. U pravilu bonobi izbjegavaju ova područja za pravljenje gnijezda zbog povećanja lovnih aktivnosti (Hickey i sur., 2013; Hickey, 2012). Savane također predstavljaju jedno od staništa koje se iskorištava u poljoprivredne svrhe, točnije za uzgoj stoke. Od kasnih 1950-ih savane se pale nekoliko puta godišnje kako bi kravama uvijek bile dostupne mladice trava. Ovo paljenje je rezultiralo fragmentiranim savansko-šumskim staništima (Inogwabini, i sur., 2008).



Slika 7. Sječa šuma negativno utječe na divlje populacije bonoba kao i drugih vrsta (Bonobo Conservation Initiative, 2022)

6.3. Bolesti

Sve učestaliji kontakti divljih zajednica bonoba s ljudima zbog lova i fragmentacije staništa mogu uzrokovati prijenos bolesti između vrsta. Različiti paraziti, respiratorni, kožni i gastrointestinalni patogeni mogu imati ozbiljne ili čak smrtne posljedice na populacije bonoba. Kao što je već opisano susjedne zajednice bonoba vrlo su druželjubive jedne s drugima te unutar zajednica imaju visoke stope fizičkih kontakata, tako da se bolesti mogu brzo širiti među jedinkama. U Gabonu i DR Kongu je virus ebole desetkovao populacije čimpanza i gorila, a neka su područja pretrpjela gubitak od više od 90% jedinka ovih čovjekolikih majmuna. Za same populacije gorila u Gabonu procjenjuje se da je otprilike jedna trećina jedinki umrla od zaraze virusom ebole (IUCN, 2012).

7. Zaštita

U svrhu očuvanja populacija bonoba stvoreni su različiti rezervati i zaštićena područja te projekti očuvanja bioraznolikosti. Jedan od takvih rezervata je rezervat Kokolopori, koji je 2009. godine osnovala vlada DR Konga. Rezervat vodi lokalno stanovništvo i inicijativa za očuvanje bonoba (BCI). Stanovništvo ima tabu od lova i hranjenja njihovim mesom. 2016. godine je institut Max Plank u suradnji s BCI-jem osnovao istraživački kamp Lonoa na dijelu ovog područja. Ovo područje obuhvaća dvije zajednice bonoba unutar primarnih i sekundarnih šuma: zajednicu Ekalakala i Nkokoalongo. Dobno-spolni sastav zajednice Ekalakala je sljedeći: 3 odrasla i mlada mužjaka, 5 ženki, koje su dale potomstvo i 1 bez potomstva te 5 neodraslih jedinki. U zajednici Nkokoalongo živi 15 odraslih i adolescentnih mužjaka, 15 ženki s potomstvom i 1 bez potomstva te 15 neodraslih jedinki. Rezervat osim zaštite bonoba pruža i zaštitu drugih divljih vrsta poput različitih vrsta dujker antilopa i majmuna roda *Cercopithecus* (Surbecki sur., 2017).

Sljedeće zaštićeno područje je nedavno priznat nacionalni park Lomami. Broj bonoba na području procjenjuje se na 9500 jedinki. Ovo područje pokazuje veliku bioraznolikost vrsta i staništa, kao što su tropske kišne šume, rijeke i poplavljena područja te šumsko-savanska staništa. Nacionalni park dom je i slonovima, okapijima i endemskim vrstama primata. Ipak postoje prijetnje od lovokradica na slonovaču i meso (IUCN, 2012).

Nadalje, rezervat Luo, koji je osnovan 1990. godine prekriva područje od 481 km², obuhvaćajući šume Wamba i Ilongo, koje su odvojene rijekom Ilongo. Bonobi se za različite

svrhe koriste trima tipova staništa na ovome području: močvarnim, primarnim šumama te sekundarnim šumama. Primarne i močvarne šume najplodnije su voćkama, stoga su im osobito bitne za hranjenje. U rezervatu su zabranjene aktivnosti lova, osim u okviru tradicionalnog lova, te uništavanje staništa krčenjem šuma. Ova ograničenja uzrokovala su negodovanje lokalnih stanovnika i ignoriranje propisa. Da bi ovakvi programi zaštite bili uspješni potrebna je podrška lokalnih zajednica. Krivolov i krčenje šuma će se nastaviti dokle god se ne poboljša kvaliteta života mještana. Zato je bitno da se ljudima osiguraju stabilni izvori prihoda i bolje obrazovanje za djecu (Idani i sur., 2008).

Salonga je proglašena nacionalnim parkom 1970. godine te predstavlja najveći afrički nacionalni park tropskih kišnih šuma. Prilikom osnivanja NP Salonge zaštićena područja su još pratila sjevernoamerički model nenaseljenih nacionalnih parkova, koji nalaže da se uklone sve ljudske djelatnosti i naselja iz područja parka. Tako je i u Salongi istjerano sve lokalno stanovništvo osim naroda Iyaelima, koji su se pozvali na tradicionalno pravo na teritorij njihovih predaka. Narod Iyaelima ima tabu protiv jedenja mesa bonoba. No, kao što je već navedeno u poglavlju Lov i krivolov, lov na meso za komercijalne svrhe predstavlja najveću prijetnju zajednicama bonoba na ovome području. Preporuča se da se u dogovoru s IUCN-om narod Iyaelima uključi u upravljanje parkom i zaštitu bonoba. Time bi se smanjile tenzije između osoblja parka i mještana, a i obje bi stranke mogle od toga imati koristi. Lokalno stanovništvo sudjeluje u očuvanju parka i svih njegovih vrsta, a zauzvrat može slobodno nastaviti svoj tradicionalni stil života i korištenje zemlje. Isto tako postoji mogućnost „kulturnog turizma“, u kojem stanovnici mogu biti aktivno uključeni (Thompson i sur., 2008).

U području Maleba, WWF je pokrenuo program zaštite preostalih populacija bonoba uslijed perioda intenzivnog krčenja šuma. Provode se edukacije stanovništva o važnosti očuvanja divljih životinja i korištenja održivih resursa prilikom daljnjeg širenja naselja. To se odnosi na poboljšavanje održivosti poljoprivrednih tehnika, korištenje uzgoja riba kao zamjene za meso divljači te nalaženje alternativnih izvora prihoda koji ne pridonose uništavanju šumskih staništa. Jedna od tih alternativnih opcija je potencijalni ekoturizam, koji bi mogao podržati inicijative zaštite bonoba i drugih divljih životinja (Inogwabini, i sur., 2008).

Kao odgovor na neuspješne pokušaje sprječavanja krivolova javila se potreba za osnivanjem utočišta za ugrožene afričke majmune. Jedno takvo utočište je Lola ya Bonobo.

Smješteno je u blizini glavnoga grada DR Kongo, Kinshase. Utočište je započelo s radom 1996. godine, a prostire se na 30 hektara tropske prašume. Ono je jedino postojeće utočište za bonobe. Bonobi, koji su spašeni od krivolova ili trgovine ljubimcima, kao i mladunci koji su izgubili majke, dobivaju u utočištu potrebnu njegu (slika 8). Neki od njih su pri dolasku pothranjeni ili puni parazita zbog neadekvatnih životnih uvjeta u zatočeništvu, dok su drugi traumatizirani. O siročadi se prvo brinu zamjenske ljudske majke, zatim se uključuju u vršnjačke grupe u šumskim prostorima sličnim onima u divljini i tek onda mogu u potpunosti biti integrirani u veće mješovite zajednice. U njima uče različite oblike društvenog ponašanja tipične za vrstu te kako pronalaziti hranu i izbjegavati opasnosti. Neki od bonoba su dalje pušteni u divljinu kada su za to spremni. Prije toga slijede zdravstvene provjere kako bi se spriječile zaraze među populacijama. U tim slučajevima pretjerana društvenost bonoba predstavljala bi problem, no ona ima i svoje prednosti. Smanjila bi stopu smrtnosti od agresije među divljim i puštenim zajednicama, što je česta pojava u programima puštanja čimpanzi (André i sur., 2008; Bowie i sur., 2020).

Utočište nudi i obrazovni program za posjetitelje. Edukacija novih generacija izrazito je bitna pa su za djecu, koja inače ne bi dobila priliku posjetiti utočište, organizirane učeničke ekskurzije (slika 8). Djeca u obilasku pod vodstvom djelatnika utočišta uče o problemima zaštite vrste, prijateljstva od krivolova te načinu života bonoba (André i sur., 2008). U studiji Bowieja i sur. (2020), posjetitelji utočišta su anketirani o stavovima prema bonobima kako bi se procijenila točnost hipoteze „obrazovanja o očuvanju“ (eng. *conservation education hypothesis*) koja pretpostavlja da će ljudi biti skloniji zaštititi ako su prethodno bili educirani o ugroženim vrstama. Dječje grupe pokazale su da su im se povećali stavovi u korist zaštite nakon obilaska. Što se tiče odraslih, oni nisu bili toliko otvoreni za promjene u svojim stavovima prema bonobima nakon posjeta utočištu.



Slika 8. Učeničke ekskurzije u utočištu Lola ya Bonobo (Friends of Bonobo, 2022)

Daljnje napore u zaštiti vrste potrebno je usmjeriti u suradnju s vladom i lokalnim stanovnicima u izvedbi programa zaštite i edukacije te stvaranja održivog plana gospodarskog razvoja i upravljanja zemljištem na regionalnoj i nacionalnoj razini. Nadalje, potrebno je uvesti strože mjere i kazne za aktivnosti ilegalnog lova i sječe šuma. Trgovanje municijom i oružjem treba bolje motriti i ustrajati u naporima da se ono eliminira, pogotovo u blizini zaštićenih područja. Isto to vrijedi i za trgovanje mesom i egzotičnim ljubimcima. Studije praćenja prijetnji bonoba mogu se pokazati od velike koristi za procjene veličina populacija i rano reagiranje na potencijalne opasnosti. Podizanje svijesti o ovim problemima može pridobiti veću podršku za daljnje projekte. Zatim, potrebno je lobirati za programe zaštite državnim ili lokalnim upravama i pronaći održive izvore financiranja za projekte. Mnogi od takvih programa zaštite imaju veliku gospodarsku vrijednost kao turističke atrakcije (IUCN, 2012; André i sur., 2008).

8. Zaključak

Bonobi su, zajedno s čimpanzama, ljudima najsirođnije vrste. Proučavanje razlika i sličnosti triju vrsta može nam dati uvid u vlastitu evoluciju. Hrane se voćem i sjemenkama te time pomažu u rasprostiranju sjemenki raznih biljaka na svojim staništima. Žive u većim zajednicama koje se rastavljaju na manje grupe u svrhe hranjenja i putovanja tijekom dana, a ponovno se sjedinjuju u jednu uvečer. Zajednice su uglavnom prijateljski raspoložene prema susjednim grupama bonoba. Rijetko dolazi do konflikata, najčešće se sa članovima susjednih zajednica igraju, kopuliraju ili dijele hranu s njima. U društvu bonoba ženke su te koje vode grupe, imaju prednost pri hranjenju i biranju partnera. Posebno su značajne majke i starije ženke u hijerarhiji bonoba. One zauzimaju najviši rang i o njima ovisi položaj njihovih sinova te novopridošlih ženki. Sukobe bonobi rješavaju smanjivanjem tenzija pomoću socioseksualnih tipova ponašanja. Kompeticija među mužjacima je slaba, vjerojatno zato što je evolucija bonoba išla u smjeru smanjivanja agresije i preferiranja manje nasilnih mužjaka. Društva bonoba izrazito su tolerantna, a uočeni su i znakovi altruizma i empatije u njihovim ponašanjima. Bonobi najčešće provode svoje slobodno vrijeme igrajući se ili čisteći jedni druge. U zatočeništvu su uočeni kako se koriste alatima u različite svrhe, makar tu vještinu rijetko pokazuju u divljini. Staništa bonoba brzo nestaju zbog sve učestalijih aktivnosti krčenja šuma. Prijetnju predstavlja i izlov radi njihova mesa te opasnost od zaraze bolestima kao posljedica sve češćih kontakata s ljudskom vrstom. Osnovana su zaštićena područja različitih kategorija, no dosadašnji projekti zaštite tek su djelomično uspjeli u naporima očuvanja vrste. Potreban je pragmatičniji pristup rješavanju ovog problema. Ako nije moguće očuvati sve populacije, bitno je dati prednost populacijama s većom genetskom raznolikošću, kao i onima s jedinstvenim genima. Isto tako, podizanje svijesti o problemu, kao i edukacija te uključivanje stanovnika u programe zaštite bili bi od velike koristi.

9. Literatura

André C., Kamate C., Mbonzo P., Morel D., Hare B. (2008), *The Conservation Value of Lola ya Bonobo Sanctuary*, U: Furuichi T., Thompson J. (ur.), *The Bonobos: Behavior, Ecology, and Conservation*, Springer New York, NY, str. 303–322

Bowie A., Krupenye C., Mbonzo P., Minesi F., Hare B. (2020), *Implicit Measures Help Demonstrate the Value of Conservation Education in the Democratic Republic of the Congo*, *Front. Psychol.*, 11

Clark G., Henneberg M. (2015), *The life history of “Ardipithecus ramidus”: a heterochronic model of sexual and social maturation*. *Anthropological Review*, 78(2), str. 109–132

Clay Z., de Waal F. (2013), *Bonobos Respond to Distress in Others: Consolation across the Age Spectrum*, *PLoS ONE*, 8(1)

Fischer A., Prüfer K., Good J. M., Halbwax M., Wiebe V., André C., Atencia R., Mugisha L., Ptak S. E., Pääbo S. (2011), *Bonobos fall within the genomic variation of chimpanzees*, *PLoS One*, 6(6)

Furuichi T. (2011), *Female contributions to the peaceful nature of bonobo society*, *Evolutionary anthropology: issues, news, and reviews*, 20(4), str. 131–142

Furuichi T. (2019), *Bonobo and Chimpanzee*, *Primate Monographs*, Springer Singapore, Singapore

Furuichi T., Sanz C., Koops K., Sakamaki T., Ryu H., Tokuyama N., Morgan D. (2015), *Why do wild bonobos not use tools like chimpanzees do?*, *Behaviour*, 152(3–4), str. 425–460

Georgiev A. V., Thompson M.E., Lokasola A. L., Wrangham R. W. (2011), *Seed predation by bonobos (*Pan paniscus*) at Kokolopori, Democratic Republic of the Congo*, *Primates*, 52(4), str. 309–314

Gruber T., Clay Z., Zuberbühler K. (2010), *A comparison of bonobo and chimpanzee tool use: evidence for a female bias in the Pan lineage*, *Animal Behaviour*, 80(6), str. 1023–1033

Hare B., Melis A. P., Woods V., Hastings S., Wrangham R., (2007), *Tolerance Allows Bonobos to Outperform Chimpanzees on a Cooperative Task*, *Current Biology*, 17(7), str. 619–623

Hare B., Wobber V., Wrangham R. (2012), *The self-domestication hypothesis: evolution of bonobo psychology is due to selection against aggression*. *Animal behaviour*, 83(3), str. 573–585

Hare B., Yamamoto S. (2015), *Moving bonobos off the scientifically endangered list*, Behaviour, 152 (3–4), str. 247–258

Hart J., Grossmann F., Vosper A., Ilanga J. (2008), *Human Hunting and its Impact on Bonobos in the Salonga National Park, Democratic Republic of Congo*, U: Furuichi T., Thompson J. (ur.), *The Bonobos: Behavior, Ecology, and Conservation*, Springer New York, NY, str. 245–271

Hickey J. R. (2012), *Modeling bonobo (*Pan paniscus*) occurrence in relation to bushmeat hunting, slash-and-burn agriculture, and timber harvest: harmonizing bonobo conservation with sustainable development*, A Dissertation Submitted to the Graduate Faculty of The University of Georgia in Partial Fulfillment of the Requirements for the Degree, University of Georgia, Athens, Georgia

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., Kühl H. S. (2013), *Human proximity and habitat fragmentation are key drivers of the rangewide bonobo distribution*, Biodiversity and Conservation, 22(13–14), str. 3085–3104

Hohmann G., Fruth B. (2003), *Culture in Bonobos? Between-Species and Within-Species Variation in Behavior*, Current Anthropology, 44(4), str. 563–571

Idani G., Mwanza N., Ihobe H., Hashimoto C., Tashiro Y., Furuichi T. (2008). *Changes in the Status of Bonobos, their Habitat, and the Situation of Humans at Wamba in the Luo Scientific Reserve, Democratic Republic of Congo*, U: Furuichi T., Thompson J. (ur.), *The Bonobos: Behavior, Ecology, and Conservation*, Springer New York, NY, str. 291–302

Ihobe H. (1992), *Observations on the meat-eating behavior of wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba, Republic of Zaire*, Primates, 33(2), str. 247–250

Inogwabini B. I., Bewa M., Longwang, M., Abokome M., Vuvu M. (2008). *The Bonobos of the Lake Tumba – Lake Maindombe Hinterland: Threats and Opportunities for Population Conservation*, U: Furuichi T., Thompson J. (ur.), *The Bonobos: Behavior, Ecology, and Conservation*, Springer New York, NY, str. 273–290

Irwin M. T., Raharison J. L., Raubenheimer D., Chapman C. A., Rothman J. M. (2014), *Nutritional Correlates of the “Lean Season”: Effects of Seasonality and Frugivory on the Nutritional Ecology of Diademmed Sifakas*, American Journal of Physical Anthropology, 153(1), str. 78–91

IUCN & ICCN (2012), *Bonobo (Pan paniscus): Conservation Strategy 2012–2022*, IUCN/SSC Primate Specialist Group & Institut Congolais pour la Conservation de la Nature, Gland, Switzerland

Kawamoto Y., Takemoto H., Higuchi S., Sakamaki T., Hart J., Hart T. B., Tokuyama N., Reinartz G. E., Guislain P., Dupain J., Cobden A. K., Mulavwa M. N., Yangozene K., Darroze S., Devos C., Furuichi T. (2013), *Genetic Structure of Wild Bonobo Populations: Diversity of Mitochondrial DNA and Geographical Distribution*, PLoS ONE, 8(3)

Kovalaskas S., Rilling J. K., Lindo J. (2020), *Comparative analyses of the Pan lineage reveal selection on gene pathways associated with diet and sociality in bonobos*, Genes, Brain, and Behavior, 20(3)

Kuroda S. (1980), *Social behavior of the pygmy chimpanzees*, Primates, 21(2), str. 181–197

Mailund T., Munch K., Schierup M. H. (2014), *Lineage Sorting in Apes*, Annual Review of Genetics, 48(1), str. 519–535

Mao Y., Catacchio C. R., Hillier L. W., Porubsky D., Li R., Sulovari A., Fernandes J. D., Montinaro F., Gordon D. S., Storer J. M., Haukness M., Fiddes I. T., Murali S. C., Dishuck P. C., Hsieh P., Harvey W. T., Audano P. A., Mercuri L., Piccolo I., Antonacci F., Munson K. M., Lewis A. P., Baker C., Underwood J. G., Hoekzema K., Huang T. H., Sorensen M., Walker J. A., Hoffman J., Thibaud-Nissen F., Salama S. R., Pang A. W. C., Lee J., Hastie A. R., Paten B., Batzer M. A., Diekhans M., Ventura M., Eichler E. E. (2021), *A high-quality bonobo genome refines the analysis of hominid evolution*, Nature, 594(7861), str. 77–81

Palagi E., Norscia I. (2013), *Bonobos Protect and Console Friends and Kin*, PLoS One, 8(11)

Prüfer K., Munch K., Hellmann I., Akagi K., Miller J. R., Walenz B., Koren S., Sutton G., Kodira C., Winer R., Knight J. R., Mullikin J. C., Meader S. J., Ponting C. P., Lunter G., Higashino S., Hobolth A., Duthel J., Karakoç E., Alkan C., Sajjadian S., Catacchio C. R., Ventura M., Marques-Bonet T., Eichler E. E., André C., Atencia R., Mugisha L., Junhold J., Patterson N., Siebauer M., Good J. M., Fischer A., Ptak S. E., Lachmann M., Symer D. E., Mailund T., Schierup M. H., Andrés A. M., Kelso J., Pääbo S. (2012), *The bonobo genome compared with the chimpanzee and human genomes*, Nature, 486(7404), str. 527–531

Rogers J., Gibbs R. A. (2014), *Comparative primate genomics: emerging patterns of genome content and dynamics*, Nat Rev Genet, 15(5), str. 347–359

Serckx A., Kühl H. S., Beudels-Jamar R. C., Poncin P., Bastin J.-F., Huynen M.-C. (2015), *Feeding ecology of bonobos living in forest-savannah mosaics: Diet seasonal variation and importance of fallback foods*, American Journal of Primatology, 77(9), str. 948–962

Shumaker R. W., Walkup K. R., Beck B. B. (2011), *Animal tool behavior: The use and manufacture of tools by animals (Rev. and updated ed.)*, Johns Hopkins University Press, Baltimore

Sommer V., Bauer J., Fowler A., Ortmann S. (2011) *Patriarchal Chimpanzees, Matriarchal Bonobos: Potential Ecological Causes of a Pan Dichotomy*, U:Sommer V., Ross C. (ur.), *Primates of Gashaka, Socioecology and Conservation in Nigeria's Biodiversity Hotspot*, Springer New York, NY, str. 418–450

Surbeck M., Coxe S., Lotana Lokasola A. (2017), *Lonoa: The establishment of a permanent field site for behavioural research on bonobos in the Kokolopori Bonobo Reserve*, Pan Africa News, 24(2), 13–15

Tan J., Kwetuenda S., Hare B. (2015), *Preference or paradigm? Bonobos show no evidence of other-regard in the standard prosocial choice task*, Behaviour, 152 (3–4), str. 521–544

Thompson J. M., Nestor L. M., Kabanda R. B. (2008), *Traditional Land-use Practices for Bonobo Conservation*, U: Furuichi T., Thompson J. (ur.), *The Bonobos: Behavior, Ecology, and Conservation*, Springer New York, NY, str. 227–244

de Waal F. (1995), *Bonobo Sex and Society*, Scientific American, 272(3), str. 82–88

Zsurka G., Kudina T., Peeva V., Hallmann K., Elger C. E., Khrapko K., Kunz W. S. (2010), *Distinct patterns of mitochondrial genome diversity in bonobos (Pan paniscus) and humans*, BMC Evol Biol, 10(270)

Internetski izvori

Williams A. (2004), *Pan paniscus*, Animal Diversity Web, https://animaldiversity.org/accounts/Pan_paniscus/ pristupljeno 18.8.2022.

WWF (2022), <https://www.worldwildlife.org/species/bonobo> pristupljeno 10.8.2022.

Izvori slika

Bixby R. (2012), <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=23875596> pristupljeno 16.9.2022.

Bonobo Conservation Initiative (2022), <https://www.bonobo.org/bonobos/threats> pristupljeno 16.9.2022.

Douglas P. H. (2016), <https://blogs.biomedcentral.com/bmcseriesblog/2016/06/30/female-bonobo-sexualswellings-mixed-messages/> pristupljeno 16.9.2022.

Friends of Bonobo (2022), <https://www.bonobos.org/our-strategy> pristupljeno 16.9.2022.

Houle A. (2014), BMC Ecology image competition 2014: the winning images, BMC Ecology 2014, Harvard University, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=37284681> pristupljeno 16.9.2022.

New England Primate Conservancy (2017), <https://neprimateconservancy.org/bonobo/> pristupljeno 16.9.2022.

10. Životopis

Rođena sam 13. studenoga 1999. godine u Zagrebu. Nakon završene osnovne škole Kustošija pohađala sam Prvu gimnaziju. Zatim sam upisala preddiplomski studij Znanosti o okolišu na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu u Zagrebu.