

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Bc. Eliška Vydarená

Kompetice spermií u člověka Sperm competition in humans

Bakalářská práce

Vedoucí práce: doc. Mgr. Jan Havlíček, Ph.D.

Praha, 2022

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 30. 12. 2022

Podpis:

Poděkování

Těmito slovy bych ráda vyjádřila poděkování svému školiteli bakalářské práce panu doc. Mgr. Janu Havlíčkovi, Ph.D. za jeho ochotný a velmi trpělivý přístup při odborném vedení mé práce.

Dále bych ráda poděkovala všem svým, blízkým, přátelům i rodině, kteří mě motivovali k pokračování mého studia a dělali mi oporu i v době, kdy to bylo nejvíce potřeba.

Abstrakt

Kompetice spermií byla pozorována a již mnohokrát studována u řady živočišných druhů. V současné době se o ní uvažuje i u člověka. I přes velké množství studií jich většina byla zaměřena hlavně na hmyz a ptáky. Výzkumem kompetice spermií u člověka se zatím zabývala jen menší část studií. Z tohoto důvodu otázka, jestli došlo k jejímu rozvoji a stala se tak selekčním tlakem pro vytvoření různých adaptací i v evoluci člověka zůstává stále kontroverzním tématem. V této práci jsem se rozhodla shrnout dosavadní znalosti ohledně tématu kompetice spermií u člověka, frekvenci mimopárové kopulace a paternity a v jednotlivých kapitolách naznačit, jaké adaptace na kompetici spermií se u člověka v průběhu jeho vývoje mohly vytvořit.

Klíčová slova

Kompetice spermií, lidská sexualita, spermie, rozmnožovací strategie

Abstract

Sperm competition has been observed and studied many times in a lots of animal species. It is currently also being considered in humans. Despite the number of studies, most of them were mainly focused on insects and birds. So far, only a small number of studies have dealt with sperm competition research in humans. For this reason, the question if sperm competition appeared and had selection pressure for the creation of various adaptations even in human evolution remains a controversial topic. In this bachelor thesis, I summarize the current knowledge of sperm competition in humans, the frequency of extra-pair copulation and paternity, and in individual chapters to indicate what adaptations to sperm competition may have developed in humans during their development.

Key words

Sperm competition, human sexuality, sperm, reproductive strategies

Obsah

1	Úvod	7
2	Obecná charakteristika kompetice spermií.....	9
2.1	Benefity mimopárové kopulace	11
2.2	Předpoklady vzniku a rozvoje kompetice spermií.....	12
2.3	Předpoklady vzniku a rozvoje kompetice spermií u člověka.....	12
3	Párovací systémy u člověka	13
4	Frekvence mimopárové kopulace (EPC) u člověka.....	13
4.1	Frekvence mimopárové kopulace v průběhu života	14
4.2	Frekvence mimopárové kopulace v průběhu jednoho roku	16
5	Frekvence mimopárové paternity (EPP) u člověka.....	18
6	Možné adaptace na kompetici spermií u člověka	23
6.1	Možné adaptace na kompetici spermií u mužů	23
6.1.1	Velikost varlat	23
6.1.2	Morfologie penisu	26
6.1.3	Množství spermií v ejakulátu.....	30
6.1.4	Vliv rizika ženské nevěry na délku in-pair kopulace	30
6.2	Možné adaptace na kompetici spermií u žen.....	31
6.2.1	Kryptická ženská volba	31
7	Závěr	33
8	Seznam použité literatury	34
9	Internetové zdroje.....	39
10	Přílohy.....	40

1 Úvod

Kompetice spermií byla v minulosti již mnohokrát popsána a studována u řady živočišných druhů jako jsou hmyz (Ben-Ari E. T., 1999; Laugen et al., 2022; Parker, 1970; Simmons et al., 2020) a ptáci (Birkhead, 1998; Birkhead & Montgomerie, 2020). Výzkumem u člověka se zatím zabývala menší část studií a dosavadní většina jich byla zaměřená hlavně na hmyz (Insecta) a další druhy bezobratlých (Ben-Ari E. T., 1999; A. Dixson & Anderson, 2001).

Lidé vytvářejí dlouhodobé partnerské vztahy (Schacht & Kramer, 2019). I když je v současné Evropě z právního a morálního hlediska legální pouze párování jednoho muže a jedné ženy, docházelo během evolučního vývoje v určité míře, jak v přítomnosti, tak v minulosti, k promiskuitě (Broude & Greene, 1976; Schacht & Kramer, 2019; Simmons et al., 2004).

Tato nevěra mohla u člověka vést ke vzniku mimopárového otcovství což by představovalo riziko, že jeden z partnerů bude investovat své zdroje do cizího potomka (Shackelford & Hansen, 2014). V případě člověka jakožto druhu s velkou investicí rodičovské (Greeff & Erasmus, 2015; Kramer, 2011), ale dokonce i prarodičovské (Fergusson et al., 2008; Hank & Buber, 2009; Tanskanen & Danielsbacka, 2018) péče do svých potomků by partner nevědomou péčí o geneticky nepříbuzného jedince ztratil velké množství energie a prostředků, které mohl raději investovat do péče o vlastní potomstvo a tím si navyšovat svou fitness.

Pokud by se riziko mimopárové kopulace a paternity ukázalo jako dostatečně častý jev mohlo to u člověka vézt k rozvoji různých forem adaptací na kompetici spermií, které by významným způsobem dokázali snížit riziko nevědomé rodičovské péče o cizího potomka a tím významně zvýhodnit svého nositele (Barbaro et al., 2015).

Prvním, kdo uvažoval o existenci teorie kompetice spermií i u člověka byl Smith, (1984). Například Simmons et al., (2004) se domnívají, že už v současné době existují dostatečné záznamy o tom, že kompetice spermií mohla hrát důležitou roli v evoluční linii vedoucí k člověku. To však má i své odpůrce jako je Dixson, (2009b). Z těchto důvodů otázka, jestli došlo k jejímu rozvoji a stala se tak selekčním tlakem na vytvoření širokého spektra různých adaptací i v evoluci člověka zůstává stále kontroverzním tématem (Shackelford et al., 2005).

Pokud se podíváme na druhy, u kterých pravidelně dochází ke kompetici spermií je u nich možné očekávat široké spektrum různých anatomických, fyziologických a behaviorálních adaptací jak u samců, tak samic (Ben-Ari E. T., 1999). Mezi anatomické a fyziologické adaptace samců můžeme zahrnout morfologii penisu (Gallup et al., 2003; Smith, 1984), velikost varlat (Birkhead, 1998; Simmons et al., 2004), velikost zásoby spermií (Birkhead, 1998) a množství spermií v ejakulátu (Baker & Bellis, 1993b; Simmons et al., 2004). Behaviorální adaptace mohou u samců zahrnovat zvýšení frekvence kopulací (Pham et al., 2014), změnu délky kopulace s partnerkou (Barbaro et al., 2015) nebo různé formy hlídání si partnera (Buss & Shackelford, 1997; Parker, 1970). Naproti tomu samice obvykle nevykazují žádné zřejmé morfologické adaptace. Většinou se jedná o adaptace behaviorálního charakteru jako načasování si sexuálních aktivit s různými jedinci v období okolo ovulace nebo určení frekvence a délky kopulace (Birkhead, 1998).

Cílem této bakalářské práce je na základě rešerše odborné literatury shrnout a kriticky zhodnotit studie zabývající se kompeticí spermií u člověka. Hlavní pozornost v této práci je zaměřena na obecnou charakteristiku kompetice spermií, určení frekvence mimopárové kopulace a frekvence mimopárové paternity u člověka. V dalších částech pak naznačím, jaké možné anatomické adaptace se zejména u mužů mohli vytvořit.

Motivací k napsání bakalářské práce na toto téma mi bylo absolvování předmětu Lidská sexualita s doc. Mgr. Janem Havlíčkem, Ph.D během mého bakalářského studia oboru Biologie na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy. Ke konci mého studia jsem totiž došla k závěru, že je pro mě toto téma tím nejzajímavějším, a chtěla bych v tomto směru dále pokračovat.

2 Obecná charakteristika kompetice spermií

Teorie kompetice spermií byla poprvé formulována a publikována profesorem behaviorální ekologie a evoluční biologie Geoffreyem Alanem Parkerem z Univerzity v Liverpoolu v roce 1970 (www.wikipedia.org).

K myšlence sestavení teorie kompetice spermií ho přivedlo pozorování pářících rituálů výkalnice hnojní v blízkosti čerstvého trusu. Výkalnice hnojní (*Scatophaga stercoraria*) z řádu dvoukřídlých (Diptera) patří mezi značně polygamní druhy. Při pářících rituálech v blízkosti čerstvého trusu výkalnice vyhledávají a kopulují hned s několika jedinci. Parker, (1970) si při pozorování výkalnic jako první položil otázku, jestli je poměr oplozených vajíček jednotlivými samci stejný anebo se nějak liší a případně pokud se poměr liší, který samec oplodní největší počet vajíček. Vzhledem k tomu že v době, kdy svou studii vytvářel nebyl ještě známý genom výkalnice, nemohl k rozlišení pořadí jednotlivých samců použít genetické markery. Pro rozlišení samců použil metodu Ozáření za pomoci ionizujícího záření. Na začátku studie rozdělil samce do dvou skupin. První skupinu tvořili normální nijak nezměnění samci. Druhou skupinu tvořili samci, kteří byli ozáření gama zářením ^{60}Co dávkou 10 000 rad. Spermie ozářených samců sice mohli normálně vstupovat do vajíček samic, ale byly dostatečně poškozeny na to, aby nemohlo dojít k dalšímu vývoji oplozeného vajíčka. Ve svém výzkumu došel k závěru, že samci výkalnice hnojní, kteří se se samicemi páří jako poslední těsně před nakladením snůšky, oplodní až 81,4 % vajíček bez ohledu na to, kolikrát se samice pářila předtím. Své výsledky dále rozšířil výzkumem o poměrech oplozených vajíček jednotlivými samci při dvojitém páření při zkrácené době kopulace. Důvodem bylo, že se s touto situací v přírodních podmínkách často potkával. Docházelo k tomu v okamžiku, kdy jeden samec zahnal druhého, který se samicí právě kopuloval. Z poznatků svých pozorování sestavil teorii kompetice spermií a následně ji publikoval (Parker, 1970).

Kompetice spermií byla Parkerem, (1970) definována jako soupeření spermií od dvou a více samců o fertilizaci vajíčka. K takto definované kompetici spermií může docházet u druhů s vnitřním oplozením poté co se samice páří s dvěma a více samci po dobu přežívání spermií v reprodukčním traktu samice. Parkerova definice se spolu s jeho vědeckou publikací stala velmi často citovanou v odborné literatuře zabývající se zejména touto tematikou. Později byla definice kompetice spermií lehce pozměněna (Wigby & Chapman, 2004) na: Soupeření spermií od dvou a více samců o fertilizaci dostupných sad vajíček (Parker, 1998).

Tato změna rozšířila původní definici o skutečnost, že kompetice spermií je možná nejen u druhů s vnitřním oplozením, ale také u druhů s vnějším oplozením, kteří vypouštějí své gamety do okolního prostředí (zejména do vodního prostředí) (Wigby & Chapman, 2004).

Je však nutné dodat, že i když Parker formuloval teorii kompetice spermií jako první, už před ním se objevily záznamy o různém úspěchu spermií jednotlivých jedinců u vícenásobného páření u hmyzu (Ben-Ari E. T., 1999).

V minulosti byla kompetice spermií mnohokrát popsána u řady živočišných druhů a to zejména z taxonů hmyz (Ben-Ari E. T., 1999; Hunter & Birkhead, 2002; Laugen et al., 2022; Parker, 1970; Simmons et al., 2020) a ptáci (Birkhead, 1998; Birkhead & Montgomerie, 2020; Carballo et al., 2019). Prvním vědcem, který začal uvažovat o existenci teorie kompetice spermií i u člověka byl Smith, (1984) a to až 14 let po jejím definování Geoffreyem Alanem Parkerem na výkalnici hnojní.

Na kompetici spermií lze z určitého pohledu nahlížet jako na specifický druh intrasexuální kompetice (neboli kompetici mezi dvěma samci), ke které dojde až po proběhlé kopulaci samice s několika samci. Z tohoto pohledu se tak stává nezbytnou součástí kompetice samců o oplození vajíčka (Carballo et al., 2019; Shackelford & Goetz, 2007) a hraje významnou roli v sexuálním výběru, který nekončí pouze kopulací, jak se tradičně uvádí, ale pokračuje dál v procesu fertilizace v reprodukčním traktu samice (Ben-Ari E. T., 1999).

V průběhu evoluce si organismy vytvořily na kompetici spermií velmi široké spektrum různých adaptací, které nabývají různých anatomických, fyziologických a behaviorálních forem a to jak na straně samců, tak samic (Ben-Ari E. T., 1999; Shackelford & Goetz, 2007). Mezi anatomické a fyziologické adaptace samců můžeme zahrnout morfologii penisu (Gallup et al., 2003), velikost varlat (Birkhead, 1998; Simmons et al., 2004), velikost zásoby spermií (Birkhead, 1998) a množství spermií v ejakulátu (Baker & Bellis, 1993b; Simmons et al., 2004). Behaviorální adaptace mohou u samců zahrnovat zvýšení frekvence kopulací (Pham et al., 2014), změnu délky kopulace s partnerkou (Barbaro et al., 2015) nebo různé formy hlídání si partnera (Buss & Shackelford, 1997; Parker, 1970). Naproti tomu samice obvykle nevykazují žádné zřejmé morfologické adaptace. Většinou se jedná o adaptace behaviorálního charakteru jako načasování si sexuálních aktivit s různými jedinci v období okolo ovulace nebo určení frekvence a délky kopulace (Birkhead, 1998).

Pro rozšíření znalostí k tématu chtěla uvést, že pojem kompetice spermií nemusí už jen z principu být nutně chápána jako soupeření spermií dvou různých samců ale i jako soupeření

spermií jednoho samce navzájem. Nicméně toto téma není předmětem této práce (Wigby & Chapman, 2004).

2.1 Benefity mimopárové kopulace

I přes množství výzkumů kompetice spermií se jedná o stále ne moc pochopený jev. U samců se vysvětlení zdá být jednoznačné. Ti se totiž ze sociobiologického hlediska musí rozhodnout jakou reprodukční strategii, popřípadě jejich kombinaci zvolí. Mohou buďto investovat do potomků své stálé partnerky anebo se pářit s co největším počtem samic s malou investicí do jejich potomku (Gaulin & Schlegel, 1980). Význam mimopárové kopulace u samců je proto jasný (Forstmeier et al., 2014). Mimopárovou kopulací si navyšují reprodukční úspěšnost (Gaulin & Schlegel, 1980). Naproti tomu evoluční benefity, které získávají samice z mimopárového oplodnění nejsou na první pohled zjevné (Birkhead, 1998; Forstmeier et al., 2014) protože si mimopárovou kopulací nenavyšují počet potomků (Forstmeier et al., 2014).

I když má mimopárová kopulace pro samice řadu možných nevýhod jako je riziko ztráty partnera, riziko nakažení sexuálně přenosnými nemocí (Workowski & Bolan, 2015) nebo zvýšení mortality embryí z důvodu polyspermie (Morrow et al., 2002) převládá názor, že samice, které aktivně vyhledávají mimopárové kopulace z tohoto chování musí získávat nějaké benefity (Forstmeier et al., 2014).

U samic žádné zřejmé benefity zatím neznáme. Z toho důvodu Birkhead, (1998) navrhl dva možné benefity proč se samice uchylují k takovému chování. Prvním jsou genetické benefity, které samice získává pro své potomky. V tomto případě jde o zajištění genetické variability, vyšší životnosti anebo větší atraktivity, jelikož k mimopárové párové kopulaci si samice často vybírá samce atraktivnějšího nebo sociálně lépe postaveného, než je její partner. Genetické benefity ale nejsou dostatečně doloženy (Forstmeier et al., 2014).

Druhou možností jsou podle Birkhead, (1998) takzvané přímé benefity, které získává samice přímo sama pro sebe. Jedná se hlavně o pojištění plodnosti.

2.2 Předpoklady vzniku a rozvoje kompetice spermií

Jak je už ze samotné definice kompetice spermií jasné nutným předpokladem k rozvoji adaptací na kompetici spermií vytvoření situace, ve které se spermie různých samců běžně potkávají. U druhů s vnitřním oplodněním je tomu v reprodukčním traktu samic (pozn. u druhů s vnějším oplodněním je to v blízkém okolí vajíček). K této situaci může docházet v okamžiku, kdy se samice během krátké doby (po dobu přežívání spermií) páří s více než jedním samcem. Může se tak stát u druhů polygynních nebo promiskuitních monogamních. I když Shackelford & Goetz, (2006) prohlásili, že kompetice spermií je nevyhnutelnou u samic, které se během krátké doby páří s několika samci, nemusí to být úplným pravidlem. Samice některých druhů mohou přechovávat spermie různých samců odděleně ve svém těle a tudíž nedochází k jejich setkání a vzájemné kompetici (Wigby & Chapman, 2004). Takový případ ovšem považují za okrajovou záležitost.

2.3 Předpoklady vzniku a rozvoje kompetice spermií u člověka

Pokud se na problematiku předpokladů vzniku a rozvoje kompetice spermií podíváme z pohledu člověka, zjistíme, že v případě druhu *Homo sapiens* se ženy napříč různými společnostmi zapojují do mimomanželských afér (Scelza, 2011; Schacht & Kramer, 2019). Pokud by se tento jev ukázal jako dostatečně častý a opakoval se během evolučního vývoje mohlo by dojít k vytvoření adaptací na kompetici spermií (Shackelford & Goetz, 2007). Zároveň lze říci že muži, kteří jsou v trvalém dlouhodobém vztahu se svou partnerkou jsou mimo jiné vystavení ještě většímu tlaku k vytvoření adaptací, jelikož jsou vystaveni riziku nevědomé rodičovské péče a investice do geneticky nepřibuzného potomka (Goetz et al., 2005; Shackelford & Goetz, 2006). V případě druhu *Homo sapiens* jsou navíc rodičovské investice značně vysoké (Greeff & Erasmus, 2015; Kramer, 2011) nehledě na to, že se na péči podílejí i prarodiče (Fergusson et al., 2008; Hank & Buber, 2009; Tanskanen & Danielsbacka, 2018).

Obecně lze říct, že studium významu kompetice spermií z evolučního pohledu člověka je komplikovanou disciplínou. Důvodem je, že nejsme schopni přesně určit, jak často k ní v současnosti natož v minulosti docházelo (Baker & Shackelford, 2020). Z těchto důvodů se v následujících odstavcích pokusím odpovědět na otázku: Jak často docházelo ke kompetici spermií v evoluční historii člověka (*Homo sapiens*) a tedy, jestli byl tento jev dostatečně častý, aby mohlo dojít k vývoji adaptací na kompetici spermií i u člověka?

3 Párovací systémy u člověka

Z právního hlediska je v současné Evropě legální pouze párování jednoho muže a jedné ženy. Například v legislativě České republiky je to zakotveno v Zákoně č. 40/2009 Sb. (trestní zákoník) v Hlavě IV – Trestné činy proti rodině a dětem, § 194 – Dvojí manželství (Sbírka zákonů ČR v aktuálním konsolidovaném znění [online]). Nicméně pokud se na tuto problematiku podíváme celosvětově ve zbytku světa tomu tak není. Napříč různými lidskými společnostmi se vyskytují kultury, ve kterých jsou tradiční i jiné párovací systémy než jen monogamie. Vyskytují se zde i polygamní společnosti, které umožňují párování jedince jednoho pohlaví s více než jedním partnerem opačného pohlaví (Archetti, 2013; Dash & Cressman, 1988; Rehman, 2007). Některé druhy polygamie jako je polyandrie můžou přirozeně zapříčinit kompetici spermií. Nicméně současné celosvětové procento výskytu polygamních vztahů je podle mnoha autorů pouze okrajovou záležitostí (Gher, 2007; Murdock, 1967; Schacht & Kramer, 2019). Mohu tedy říct, že procentuální zastoupení polyandrie je celosvětově zanedbatelné a pravděpodobně nepřispělo ke kompetici spermií u člověka.

4 Frekvence mimopárové kopulace (EPC) u člověka

Co se týče mimopárové kopulace (Extra-pair copulation – EPC) tam je situace odlišná. V různých společnostech se vyskytuje jiná míra benevolence k mimopárové kopulaci. Případně se toto chování považuje za společenské tabu. Je nutné si uvědomit, že samotný postoj jednotlivých společností k nevěře ještě nemusí nutně odrážet, jak často k takovému chování ve společnosti dochází (Broude & Greene, 1976).

Nezbývá mi než souhlasit s výrokem Smith, (1984) který prohlásil, že ženská nevěra sice nemusí zapříčinit kompetici spermií, ale byla pravděpodobně nejčtenější příčinou současného výskytu spermií dvou a více mužů v reprodukčním traktu ženy. A proto je významným faktorem pro studium kompetice spermií u člověka. Z toho důvodu jsem zařadila tuto kapitolu jako významnější část mé práce. Ještě předtím se ale podíváme na krátký souhrn názorů různých společností na nevěru.

O rozsáhlé porovnávání sexuálních zvyklostí různých společností se pokusili například Broude & Greene, (1976). Vyhodnocovali data získaná od Sample et al., (1969) ze Standardního mezikulturního vzorku 186 společností ze všech částí světa. Z výsledků vyplynulo, že pro 60,9 % společností je nepřijatelné, aby žena v manželském svazku měla mimomanželský

styk, zatím co u pouhých 3,6 % společností je mimomanželský styk žen zcela povolen. Zbylá část zaujala jistou benevolenci společnosti vůči mimomanželskému styku. V porovnání s tím byla frekvence mimomanželského styku u žen hodnocena jako neobvyklá u 26,8 % společností, u 16,1 % společností byla hodnocena jako občasná, u 44,6 % společností byla hodnocena jako běžná a u 12,5 % jako zcela obvyklá. Výskyt mužského mimomanželského styku se ukázal podobný jako u žen. U mužů byla frekvence mimomanželského styku hodnocena jako neobvyklá u 20,0 % kultur, u 10,9 % kultur byla hodnocena jako občasná, u 56,4 % kultur byla hodnocena jako běžná a u 12,7 % jako zcela obvyklá (Broude & Greene, 1976). Z výsledků této studie se tedy zdá, že se ženy i muži běžně zapojují do mimomanželského styku a to napříč různými společnostmi světa.

4.1 Frekvence mimopárové kopulace v průběhu života

Studiem frekvence mimopárové kopulace v průběhu života se zabývalo relativně velké množství studií. V této kapitole zmíním, dle mého názoru objektivní studie, popřípadě studie, ke kterým mám nějaký komentář, co se týče jejich provedení.

Jednou ze starších studií zabývající se určením frekvenci mimopárové kopulace, které zde uvedu je Wiederman, (1997). Výzkum v této studii proběhl na základě dat sociologických průzkumů General Social Survey (GSS), které se každoročně uskutečňují ve Spojených státech amerických již od roku 1972. GSS patří mezi nejrozšířenější zdroje dat o postojích a chování americké veřejnosti ([GSS General Social Survey | NORC](#)). Ve studii použil data 884 mužů a 1288 žen z roku 1994 ve kterých se po vyhodnocení ukázalo, že s mimopárovou kopulací má alespoň jednou za život zkušenosti 22,7 % mužů a 11,6 % žen. Podobně jako Wiederman, (1997) vytvořila i Zare, (2011) statistiku mimopárové kopulace ze sociologických průzkumů General Social Survey (GSS). K výzkumu, ale použila veškerá data získaná mezi lety 1972 – 2011. Zjistila, že údaje z jednotlivých každoročních průzkumu vykazují konstantě podobné výsledky. Podle ní mělo přibližně 10 % manželských párů (12 % mužů a 7 % žen) ve Spojených státech amerických zkušenosti s mimopárovou kopulací. Tyto studie jsou dle mého názoru postavené na objektivně získaných datech.

Následující studie, které uvádím sice zjišťovali frekvenci mimopárové kopulace, ale nebylo to jejich hlavním cílem. Mohu uvést studii Pulerwitz et al., (2001), která se zaměřovala na prevalenci HIV v Mexiku. Její součástí byl dotazník zjišťující sexuální zvyklosti respondentů. Studie se zúčastnilo celkem 3990 mužů z nichž 15 % mělo zkušenosti

s mimopartnerskou kopulací. Oproti jiným studiím zde vidím problém v tom, že se s vyšší pravděpodobností studie zúčastní osoby, které jsou nevěrní. Naproti tomu Simmons et al., (2004), kteří se zaměřovali na zjištění korelace mezi velikostí varlat a promiskuitou tento problém nebyli. Jejich studie se zúčastnilo 222 mužů a 194 žen hlavně z řad studentů University of Western Australia a jejího blízkého okolí. Respondentům byl předložen dotazník, který zjišťoval otázky ohledně jejich nevěry a základní údaje jako je věk, pohlaví, sexuální orientaci a etnický původ. K vyhodnocení se použita pouze data heterosexuálních jedinců. Ukázalo se, že 27,9 % mužů a 22,2 % žen mělo kopulaci v době kdy měli partnera. Během svého života měli muži mimopárový styk v průměru s 1,33 ženami a ženy v průměru s 0,48 muži. Současně nebyla zjištěná žádná korelace mezi etnickým původem a frekvencí nevěry. Výhodou této studie taktéž je, že rozlišovala etnický původ respondenta. Díky tomu se mohlo prověřit, jestli se mimopárová kopulace u nějaké etnické liší. Další typově podobnou studií, jejíž hlavním záměrem nebylo určení frekvence mimopárové kopulace, ale výzkum morfologie penisu jakožto adaptace na kompetici spermii byla studie Gallup et al., (2006). Její součástí byl dotazník s otázkami ohledně zkušenosti s mimopárovou kopulací. Porovnávala se data od 479 heterosexuálních žen a 117 heterosexuálních mužů z nichž mělo s mimopárovou kopulací zkušenosti 24,9 % žen a 15,4 % mužů.

Vzhledem, že na téma mimopárové kopulace vzniklo relativně velkému množství studií, je vhodné při jejím vyhodnocení použít i metaanalýzy, které porovnávají již vydané publikace. Jednou takovou je Blow & Hartnett, (2005) kteří pomocí rešerše dříve publikované odborné literatury došli k závěru, že běžně uváděné procento lidí se zkušeností s mimopárovou kopulací nepřevyšuje 25 %. Tato studie je výhodná v tom, že umožňuje poměrně rychlý přehled v dané problematice.

Ráda bych zde uvedla i jednu z nejnovějších studií, které poslední dobou vznikaly. Jedná se o studii Luo & Yu, (2022) vytvořenou v Číně. Tato studie vznikla na základě dat z čínského dotazníku Health and Family Life Survey (CHFLS) z roku 2020. Do studie se zapojilo celkem 4017 ženatých, respektive vdaných respondentů. Z dostupných dat se zjistilo, že 35 % mužů a 23 % žen mělo zkušenosti s mimomanželskou kopulací. Dotazník dále sledoval, jak dlouho trvala aféra respondenta. Až v 50 % případů se jednalo o krátkodobé záležitosti. V 39 % se jednalo o známost na jednu noc a v 11 % byla nevěra dlouhodobá.

Pro lepší orientaci ve výše popsaných studiích jsem připravila přehlednou tabulku studií a procent zkušeností v mimopárovou kopulací během celého života, ke kterým studie došli (viz. Tabulka č.1).

Z poslední jmenované studie je vidět, že mimopárová kopulace je spíše záležitostí krátkodobou a nikoliv dlouhodobou. Proto lze očekávat, že ikdyž má zkušenosti s mimopárovou kopulací podstatná populace jednalo by se spíš o krátkodobou aféru, kterou neprovozují podstatnou část svého života. Z toho důvodu jsem vypracovala literární rešerši (viz. Kapitola 4.2 Frekvence mimopárové kopulace v průběhu jednoho roku).

Frekvence mimopárové kopulace v průběhu života		
Název studie	Procento lidí s alespoň jednou zkušeností s mimopárovou kopulací	Poznámka
(Wiederman, 1997)	11.6 % žen a 22,7 % mužů	General Social Survey
(Pulerwitz et al., 2001)	15 % mužů	
(Simmons et al., 2004)	22,2 % žen a 27,9 % mužů	Univerzita v Austrálii
(Blow & Hartnett, 2005)	<25 %	Metastudie ve Spojených státech amerických
(Gallup et al., 2006)	24,9 % žen a 15,4 % mužů	
(Zare, 2011)	7 % žen a 12 % mužů	General Social Survey – data ze Spojených států amerických
(Luo & Yu, 2022)	23 % žen a 35 % mužů	Health and Family Life Survey (CHFLS)

Tabulka 1: Přehledná tabulka zjištěné frekvence mimopárové kopulace člověka u jednotlivých studií.

4.2 Frekvence mimopárové kopulace v průběhu jednoho roku

Pro studium kompetice spermií u člověka není jen důležité, jak velké procento lidí v populaci má zkušenosti s mimopárovou kopulací, ale i jak často k ní dochází. Někteří autoři jako Gallup et al., (2006) zastávající důležitost kompetice spermií u člověka totiž prohlásili, že díky tomu, že má velká část populace zkušenosti s mimopárovou kopulací (až 25 %) lze očekávat vytvoření adaptací na kompetici spermií. Je však nutné si uvědomit, že i když má přibližně 20 % populace zkušenosti s nevěrou, u studií zabývajících se mírou nevěry v kratším

časovém intervalu se ukazuje míra nevěry diametrálně nižší (Blow & Hartnett, 2005). Z tohoto pohledu představuje ženská nevěra pro muže daleko menší riziko, než se na první pohled mohlo zdát. Z tohoto důvodů jsem do této práce zařadila kapitolu zabývající se frekvencí mimopárové kopulace v průběhu posledního roku života. Studie se ale zabývají i určením frekvence mimopárové kopulace v průběhu jiných časových intervalů například 30 dní nebo 5 let. Upřednostnila jsem dobu jednoho roku, jelikož se domnívám, že na kratší časové době by data nebyla dostatečně objektivní a delší časová doba by byla až zbytečně dlouhá.

Jednou ze zajímavých studií zabývajících se výzkumem mimopárové kopulace v průběhu tří časových úseků vytvořili Leigh et al., (1993). Data sebrali formou dotazníkové studie od 2058 respondentů ve Spojených státech amerických. Dotazník obsahoval otázky zaměřující se na sexuální zkušenosti respondenta v rámci posledního měsíce, roku a pěti let. Zjistili že za posledních 30 dní bylo svému partnerovi nevěrných 1,8 % mužů a 0,6 % žen. V průběhu posledního roku bylo nevěrných 4,4 % mužů a 2,9 % žen a v průběhu posledních pěti let bylo nevěrných 8,5 % mužů a 4,3 % žen. Tato studie tedy názorně zohledňuje, jak často k mimopárové kopulaci dochází. Podobným způsobem postupoval i Wiederman, (1997), který pro svůj výzkum použil údaje o mimopárové kopulaci respondenta za poslední rok. Data získal z výsledků průzkumu General Social Survey (GSS) ve Spojených státech amerických z roku 1994. Měl k dispozici data 663 ženatých mužů a 760 vdaných žen, které už ve svém životě měli zkušenosti s mimopárovou kopulací. Zjistil, že pouze 2,7 % mužů a 1,1 % žen mělo mimopárovou kopulaci za posledních rok. Na této studii jde příkladně vidět, že i když zkoumaný vzorek respondentů během svého života zkušenosti s mimopárovou kopulací, často se jednalo o krátkodobé záležitosti, jelikož za poslední minimálně rok neměli mimopartnerskou kopulaci. Další studii ze Spojených států amerických vytvořili Treas & Giesen, (2000). Jejich data pocházela z dotazníku National Health and Social Life Survey (NHSLs). Do studie se zapojili pouze anglicky hovořící, minimálně rok zadaní obyvatelé USA. Celkový počet respondentů byl 2010 z nichž 4,7 % bylo sexuálně nevěrných svému partnerovi za poslední jeden rok.

Poslední studie, kterou zde představím vychází z dat dotazníku National Survey of Family Growth (NSFG) z Národního centra zdravotnických statistik z roku 1995 (<https://www.cdc.gov/nchs/index.htm>). Její autoři Whisman & Snyder, (2007) vyhodnocovali roční míru mimopárové kopulace u 4884 vdaných žen žijících ve Spojených státech amerických. Průměrná délka manželství zúčastněných žen byla 10,55 let. Zjistilo se, že během posledního roku bylo nevěrných 6,13 % žen.

Pro lepší orientaci v rámci kapitoly o určení frekvence mimopárové kopulace v průběhu posledního roku života u člověka jsem sestavila přehlednou tabulku jednotlivých studií s procenty, ke kterým došli (viz. Tabulka č.2)

Frekvence mimopárové kopulace v průběhu posledního roku		
Název studie	Procento výskytu mimopárové kopulace	Poznámka
(Smith et al., 1993)	4,4 % mužů a 2,9 % žen	
Wiederman, (1997)	2,7 % mužů a 11.6 % žen	
Treas & Giesen, (2000)	4,7 %	
(Whisman & Snyder, 2007)	6,13 % žen	

Tabulka 2: Přehledná tabulka zjištěné frekvence mimopárové kopulace u člověka za poslední rok u jednotlivých studií.

Jak jde na první pohled vidět hodnoty v tabulkách č.1 a č.2 se diametrálně liší. Důvodem je, že mimopárová kopulace bývá často krátkodobou záležitostí a nedochází k ní v průběhu celého života jedince. Při vyhodnocení na konci této kapitoly bych taktéž chtěla upozornit, že hodnoty mimopárové kopulace mohou být podle Fisher et al., (2012) i mého názoru v odborné literatuře komplexně podhodnoceny z důvodu neochoty respondentů k přiznání své nevěry.

5 Frekvence mimopárové paternity (EPP) u člověka

Jednou otázkou sice je, jak často dochází k nevěře, druhou ale stále zůstává, jak často tato nevěra opravdu zapříčiní fertilizaci ženy jiným mužem, než je její partner a tedy jak moc reálně velké riziko partnerčina nevěra pro jejího trvalého partnera může představovat. Je třeba mít na vědomí, že k samotné mimopárové paternitě (Extra-pair paternity – EPP) však může dojít i bez případné kompetice spermií a to když k mimopárové kopulaci dojde v době, kdy se v reprodukčním traktu ženy nemohou potkat spermie jejího partnera a jiného muže.

Určení otcovství se v posledních letech stalo samostatnou vědou (Anderson, 2006). Před rokem 1985 se k testování paternity používaly testy založené na krevních skupinách, které měly úspěšnost kolem 18 %. Později se začaly používat testy založené na HLA kompatibilitě, které měly o mnoho vyšší úspěšnost a to až 95 % (Anderson, 2006). Dnes se k určení otcovství používají testy založené na testování DNA polymorfismů, které mají úspěšnost 99,99 %. Tyto testy ovšem nedokážou přímo prokázat otcovství. Fungují na principu toho, že dokážou s extrémně vysokou pravděpodobností vyloučit muže, který není

otcem dítěte. Nevyločení muže se považuje jako dostatečný důkaz jeho otcovství (Pena & Chakraborty, R., 1994).

I když dnes existují testy s vysokou úspěšností správného určení paternity, určení objektivní výše frekvence světové mimopárové paternity je stále ne příliš jednoduchou záležitostí (Larmuseau et al., 2013; Wolf et al., 2012). V minulosti se tím zabývalo velké množství studií, ale jejich výsledky se diametrálně liší.

Příkladem mohu uvést následující studie. Boehnke & Cox, (1997) odhadují celosvětovou míru narození potomka mimomanželského původu mezi 1 – 20 %. Toto rozmezí má ale velmi široký interval. Dle Anderson, (2006) se běžně uvedená míra mimopárové paternity uvedená ve studiích pohybuje okolo 10 %. Sám ji ve své studii odhaduje v rozmezí mezi 1,7 % – 29,8 %. Pro západní civilizace, mezi které se řadí většina států Evropy, Severní Ameriky a některé státy Oceánie jako je Austrálie a Nový Zéland Greeff & Erasmus, (2015) odhadují míru mimopárové paternity na 1 % a Voráček et al., (2008) uvádí 2 – 3 %.

Určení objektivní výše hodnoty světové mimopárové paternity komplikují 2 zásadní faktory. Prvním je, že současné odhady mimopárové paternity neodrážejí její míru v minulosti. Hlavním důvodem, je možnost efektivní ochrany před početím při mimopárové kopulaci prostřednictvím relativně moderních a dnes už běžně dostupných druhů antikoncepčních prostředků jako jsou prezervativy anebo hormonální antikoncepce (Greeff & Erasmus, 2015; Larmuseau et al., 2016). Druhým faktorem, který komplikuje objektivní určení frekvence mimopárové paternity je získání dat, která jsou náhodná. S daleko vyšší frekvencí totiž na testy paternity chodí muži, kteří již mají jisté pochybnosti o svém otcovství. Tímto způsobem mohou být data zásadně ovlivněná ve prospěch vyšší pravděpodobnosti zjištění mimopárové paternity (Greeff & Erasmus, 2015). Příkladem může být populárně naučná literatura, ve které se často záměrně prezentují výsledky studií z laboratorních testů otců, kteří si nejsou jisti svým otcovstvím. U takto sebraných dat vychází vyšší frekvence mimopárové paternity a to až mezi 10–30 %. Naproti tomu u studií s náhodně sebranými daty se frekvence mimopárové paternity pohybuje kolem 1–2 % (Larmuseau et al., 2016).

Snížení mimopartnerské paternity oproti hodnotě v dlouhodobé historii za pomoci moderních antikoncepčních prostředků oponuje Harris, (2016). Dle něj totiž došlo mezi lety 1940 až 1960 k signifikantnímu nárůstu narození mimopartnerských potomků z důvodu zvýšení sexuální svobody ve společnosti. Moderní antikoncepční prostředky podle něj jen

snížili frekvenci mimopárové paternity na historicky obvyklou hodnotu před tímto rozvolněním.

V následujících odstavcích se pokusím shrnout některé ze studií zabývající se určením mimopárové paternity.

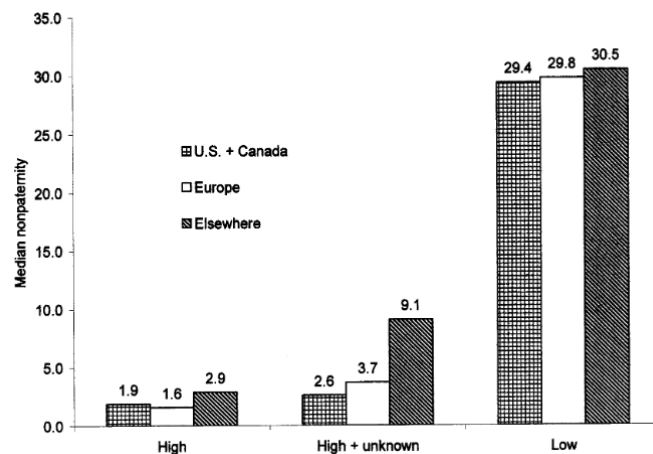
Jednou ze zajímavých studií, se kterou jsem se během vypracování literární rešerše setkala je studie Wolf et al., (2012). Tato studie vycházela ze vzorků lidského leukocytového antigenu (HLA) získaných z důvodu transplantace kostní dřeně v německé fakultní nemocnici období mezi lety 1993–2008. Data pocházela od 971 dětí a jejich rodičů. Zmíněné HLA antigeny související s funkcemi imunitního systému obsahují velké množství genů umístěných na šestém chromozomu. Ve studii se u otce a dítěte sledovaly a porovnávaly čtyři různé, vysoce polymorfní HLA geny. Ve zkoumaném souboru dat našli 9 genetických neshod mezi rodičem a dítětem z čehož usoudili, že frekvence mimopartnerské paternity v Německu se pohybuje kolem 0,94 %. Velkou výhodou této studie podle jejích autorů je, že neexistuje žádná prokázaná souvislost mezi paternitou a výskytem nemocí, které ke své léčbě vyžadují hledání vhodného dárce kostní dřeně. Díky tomu data zpracovávaná v této studii splňují požadavky reálně odpovídajícího náhodného vzorku populace.

Další studie, která splňuje podmínku náhodnosti dat je od autorů Greeff & Erasmus, (2015). Ti zkoumali paternitu u 1273 početí (pouze mužského pohlaví) u 23 rodin v průběhu 330 let. Tato studie proběhla v Jihoafrické republice v oblasti, kde většina obyvatel v té době byla evropského původu. Rodiny zapojené ve studii byly taktéž evropského původu. Podmínkou pro zařazení byla známá genealogie (rodokmen). Genetický výzkum byl proveden na základě 199 vzorků slin dosavadně žijících mužů z vybraných rodin. Zkoumala se podobnost na 17 krátkých tandemových repetičích na chromozomu Y. Z celkového počtu 1273 početí potomka mužského pohlaví se zjistilo 11 neshod mezi otcem a synem. U jedné rodiny byly zjištěny dvě mimopárové paternity. Zbývající rodiny měly buďto po jedné nebo žádnou mimopárovou paternitu. Po vyhodnocení výsledů dospěli k závěru, že míra mimopárové paternity se pohybuje kolem 1 %. Podobným způsobem založeným na základě genealogie v kombinaci DNA testy studovali mimopartnerskou paternitu i Larmuseau et al., (2013). Rodokmeny získali z projektů genetické genealogie vytvořených organizacemi Familiekunde Vlaanderen a KU Leuven. Tyto organizace sestavují rodinnou genealogii za pomoci archivů. Larmuseau et al., (2013) po zjištění genealogie následně kontaktovali osoby, u kterých se podařilo sestavit genealogie a požádali je o provedení bukálního výtěru pro extrakci DNA.

Takto se podařilo sesbírat celkem 1071 vzorků. Sledovalo se 38 lokusů nacházejících se na chromozomu Y. Při vyhodnocení dat došli k závěru, že hodnota mimopárové paternity se pohybuje kolem 0,91 %. Takto provedené studie se z mého pohledu zdají být objektiví co se týče sběru nahodilých dat odpovídající reálné populaci.

Vhledem k tomu, že studií zaměřených na zjištění mimopárové paternity je v odborné literatuře opravdu nespočet je vhodné se zaměřit i na metaanalýzy, které mohou být velmi přínosné, jelikož porovnávají dosavadně publikované výsledky a pomohou nám si vytvořit rychlý přehled o dané problematice. Jednou z takových je i studie Larmuseau et al., (2016). Unikátnost jejich práce vidím v tom, že se ve své metaanalýze podrobně zabývali metodikami jednotlivých prací. Snažili se co nejvíce minimalizovat zkreslení výsledků z důvodu nenáhodnosti dat a z používání antikoncepčních prostředků. Objektivní frekvence mimopárové paternity se podle nich v posledních stoletích pohybovala téměř konstantně kolem 1 %. Což je o dost méně, než se průměrně uvádí. Podobnou metastudií vytvořil Voráček et al., (2008). Ti porovnávali data 32 publikací z období mezi lety 1932–1999 s celkovým počtem 24000 vzorků pocházejících převážně z 9 Anglosaských zemí. Po vyhodnocení zjistil, že mimopárová partenita byla 3,1 % a medián mimopárové partenity byl 2,1 %.

Další přínosný výzkum, který měl na prvním místě stanovení objektivních výsledků vytvořil Anderson, (2006). Ve snaze o eliminaci problému se získáním náhodných dat rozdělil výsledky mimopárové paternity, které získal pomocí literární rešerše 67 studií do tří kategorií podle velikosti otcovské jistoty. První skupinou byli muži, kteří o svém otcovství nepochybovali. V této skupině se mimopárová paternita pohybovala v intervalu 0,4 – 11,8 % s mediánem 1,7 %. Druhou skupinou byli muži, kteří o svém otcovství pochybovali. V této skupině se mimopárová paternita pohybovala v intervalu 14,3 – 55,6 % s mediánem 29,8 %. Poslední skupinou byli muži, u kterých nebyla známa jejich důvěra otcovství. V této skupině se mimopárová paternita pohybovala v intervalu 2,0 – 32,0 % s mediánem 6,7 %. Výsledky byly navíc rozděleny (viz. Graf č.1) podle etnické příslušnosti respondentů do tří skupin: 1. Spojené státy americké + Kanada, 2. Evropa a 3. zbylé země světa. Hodnoty mimopárové paternity se dle geografické polohy výrazně neměnily. Muži s podobnou hodnotou důvěry v otcovství tedy celosvětově vykazovali stejnou výši mimopárové paternity.



Graf 1: Mediány mimopárové paternity podle jistoty otcovství a podle geografické příslušnosti. Převzato od: Anderson, (2006)

Z výsledků (Anderson, 2006) odhadl, že současná míra celosvětové mimopárové paternity se pohybuje v intervalu od 1,7 % do 29,8 %. Tato studie je dobrým příkladem toho jak nenáhodnost dat může ovlivnit výsledky, ke kterým studie dojde.

Pro lepší orientaci v rámci kapitoly o určení frekvence mimopárové paternity u člověka jsem sestavila přehlednou tabulku jednotlivých studií a procent ke kterým došli (viz. Tabulka č.3)

Frekvence mimopárové paternity		
Název studie	Procento výskytu mimopárové paternity	Poznámka
(Anderson, 2006)	1,7-29,8 %.	Rozpětí pro otce s vysokou a nízkou rodičovskou důvěrou.
(Anderson, 2006)	10 %	Metastudie – průměrná hodnota mimopartnerské paternity uváděná ve vědeckých studiích
Greeff & Erasmus, (2015)	1 %	Pro západní civilizace
Boehnke & Cox, (1997)	1-20 %	
Voráček et al., (2008)	3,1 %	Metastudie
(Larmuseau et al., 2016)	1 %	Metastudie
(Wolf et al., 2012)	0,94 %.	Německo – data od pacientů na transplantaci kostní dřeně
(Larmuseau et al., 2013)	0,91 %.	V Belgii

Tabulka 3: Přehledná tabulka zjištěné frekvence mimopárové paternity člověka u jednotlivých studií.

6 Možné adaptace na kompetici spermií u člověka

V průběhu evoluce si organismy na kompetici spermií vytvořily velmi široké spektrum různých adaptací, které nabývají různých anatomických, fyziologických a behaviorálních forem (Ben-Ari E. T., 1999; Shackelford & Goetz, 2007). Některé z těchto adaptací se mohli vytvořit i u člověka. Takovéto adaptace můžou u člověka zahrnout například morfologii penisu (Gallup et al., 2003), velikost varlat (Birkhead, 1998; Simmons et al., 2004), velikost zásoby spermií (Birkhead, 1998) a množství spermií v ejakulátu (Baker & Bellis, 1993b; Simmons et al., 2004), zvýšení frekvence kopulací (Pham et al., 2014), změnu délky kopulace s partnerkou (Barbaro et al., 2015), různé formy hlídání si partnera (Buss & Shackelford, 1997; Parker, 1970), u žen načasování si sexuálních aktivit s různými jedinci v období okolo ovulace a nebo určení frekvence a délky kopulace (Birkhead, 1998).

S ohledem na rozdělení popisovaných adaptací na kompetici spermií je následující kapitola pojednávající o konkrétních adaptacích rozdělena do dvou částí. První jsou adaptace vyskytující se u mužů a druhou jsou adaptace vyskytující se u žen.

6.1 Možné adaptace na kompetici spermií u mužů

6.1.1 Velikost varlat

Varlata, jsou párové pohlavní žlázy (gonády) muže. Jejich hlavní funkcí je tvorba (spermatogeneze), dozrávání (spermiogeneze) a skladování spermií. Mimo to jsou důležitou endokrinní žlázou vytvářející steroidní hormony (Čihák, 2013). U živočichů se prokázalo, že samci živočišných druhů, které se často setkávají s vysokým rizikem kompetice spermií investují do tvorby spermií daleko více prostředků než samci, kteří touto kompeticí ohroženi nejsou (Harcourt et al., 1995; Kenagy & Trombulak, 1986; Shackelford & Goetz, 2006). Zvětšením velikosti svých varlat jsou schopni dosáhnout větší produktivity spermií (Shackelford & Goetz, 2006, 2007) a tím si navýšit šanci na oplození samice. Z tohoto důvodu samci druhů, u kterých se samice běžně páří hned s několika jedinci, mají v poměru k velikosti svého těla větší varlata (Harcourt et al., 1995). Procentuální zastoupení velikost varlat vůči tělu je běžně používanou metodou pro zjištění pářicího systému druhu (Harcourt et al., 1981; Kenagy & Trombulak, 1986; Shackelford & Hansen, 2014). Proto lze u druhů promiskuitních očekávat procentuálně větší hmotnostní zastoupení varlat vůči celkové velikosti těla.

V případě výzkumu velikosti varlat jakožto možné adaptace na kompetici spermií u člověka nám situaci významně zjednodušuje skutečnost, že člověk je součástí řádu primátů, kteří jsou nejvhodnější skupinou pro fylogenetická porovnání. Můžeme za to vděčit dobře prozkoumané anatomie a dobré znalosti sociálního chování tohoto řádu (Kenagy & Trombulak, 1986).

Fylogenetickým porovnáním poměrů hmotnostního zastoupení varlat vůči hmotnosti těla se zabývali Harcourt et al., (1981). Učinili tak u 33 druhů primátů (*Primates*) včetně člověka (*Homo sapiens*). Data o průměrné hmotnosti varlat a těla jednotlivých druhů získali pomocí literární rešerše již existující literatury. Z dostupných dat následně vypočítali procentuální hmotnostní zastoupení varlat vůči tělu, které se u zkoumaných druhů primátů pohybovalo mezi 0,02 % (u gorily západní – *Gorilla gorilla*) až 0,80 % (u makaka jávského – *Macaca fascicularis*). Z výsledků sestavili graf proložený lineární regresí, pomocí které rozdělili jednotlivé druhy do příslušného párovacího systému (viz. Graf č.2). Člověka s procentuálním hmotnostním zastoupením varlat vůči tělu 0,06 % označili jako monogamní druh. Hranici, od které druh považovali za monogamní nebo polygynní stanovili přibližně na 0,10 % hmotnostním zastoupením varlat vůči tělu.

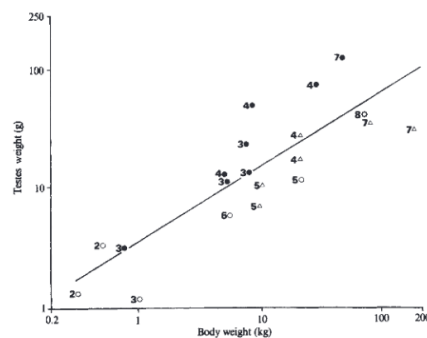


Fig. 1 Log combined testes weight (g) versus log body weight (kg) for different primate genera. ●, Multi-male breeding system; ○, monogamous; △, single-male; ○, *Homo*. Numbers represent the families shown in Table 1. (4) and (5) were combined for statistical analysis.

Graf 2: Rozlišení pářícího systému pomocí závislosti hmotnosti varlat na hmotnosti těla. Převzato od: Harcourt et al., (1981)

Podobným způsobem postupovali i Kenagy & Trombulak, (1986). Ti pomocí literární rešerše 567 zdrojů získali data o průměrné hmotnosti těla a varlat 133 živočišných druhů ze 13 řádů savců. Procentuální hmotnostní zastoupení varlat vůči tělu se u primátů pohybovalo v intervalu mezi 0,02 % (u gorily západní – *Gorilla gorilla*) až 0,75 % (u makaka jávského – *Macaca fascicularis*). Člověka s hodnotou hmotnostním zastoupení varlat vůči

tělu 0,08 % zařadili mezi monogamní a polygynní druhy. Přičemž hranici pro monogamní nebo polygynní druh u primátů stanovili přibližně na 0,15 %.

Zatím co předchozí studie se zabývali jen porovnáním velikosti varlat vůči tělu následující studie Smith, (1984) patří mezi rozsáhlejší fylogenetická porovnání člověka a jeho tří nejbližších příbuzných – šimpanze, orangutana a gorily. Jeho práce je součástí knihy Kompetice spermií u lidí (Shackelford & Pound, (2005) jakožto samostatná kapitola a je často citovanou v odborné literatuře. Data o průměrné hmotnosti varlat a těla získal pomocí rešerše literárních zdrojů. Procentuální hmotnostní zastoupení varlat vůči tělu mu vyšlo u šimpanze 0,300 %, u orangutana 0,063 % u gorily 0,031 % a u člověka 0,079 %. Z výsledků Smith, (1984) vytvořil přehledný diagram (viz. Příloha č.1), který bude v této práci dále zmíněn. Pro lepší představu k porovnání uvádím základní informace o pářících systémech jednotlivých zkoumaných druhů. Šimpanzi patří ke značně promiskuitním druhům (Tutin & McGrew, 1973), orangutani tvoří monogamní páry po dobu celé říje (Smith, 1984) a gorily tvoří obou pohlaví skupiny s jedním dominantním samcem, který má výhradní právo se pářit se všemi samicemi (Harcourt et al., 1981; Shackelford & Goetz, 2007)..

Pro lepší pochopení tématu je třeba vědět, že fylogenetickým porovnáním velikosti varlat nelze rozlišit, jestli je druh monogamní nebo polygynní, jelikož v obou zmíněných případech se samice páří s jedním samcem tudíž vzniká jen malé riziko kompetice spermií a samci nejsou nuceni zvětšovat svá varlata (Dixon, 2009b). Situaci ohledně fylogenetických porovnání může taktéž komplikovat získání objektivní dat o velikosti varlat. Některé druhy se totiž rozmnožují se pouze v určitém období – v době říje, kdy varlata samců mohou dosahovat značně větších rozměrů, než je během zbývajících částí roku obvyklé. V literatuře se často chybně neuvádí, v jakém období měření varlat proběhlo (Harcourt et al., 1995).

Závěrem by se dalo říct, že i když předchozí studie zařadili člověka do skupiny, kde žena kopuluje pouze s jedním partnerem vypadá to, že lidská varlata jsou o něco větší než varlata jiných striktně monogamních primátů. Toto mírné zvětšení varlat by mohlo naznačovat určitou míru mimopárové kopulace samic u jinak sociálně monogamních žen (Schacht & Kramer, 2019). Stejného názoru jsou i Simmons et al., (2004), kteří se na základě výsledků fylogenetických porovnávacích studií u primátů domnívají, že člověk nemusel být vystaven silné úrovni kompetici spermií, ale zároveň ani nebyl tímto selekčním tlakem zcela netknutý. Což by vysvětlovalo jeho relativně větší zastoupení varlat vůči tělu, než má například gorila západní, kde se samice v zásadě páří jen s jedním samcem (Harcourt

et al., 1981). S těmi názory bohužel nemohu souhlasit. Rozmezí, ve kterém se pohybovalo procentuální zastoupení varlat vůči objemu těla u primátů se pohybovalo v rozmezí přibližně 0,02 % až 0,80 %. Člověk se svým procentem pohybujícím se kolem 0,08 % má mnohem blíže k druhům monogamním či polygyniím. 0,08 % se ani z daleka neblíží průměrné hodnotě intervalu u primátů.

Druhou možnou variantou porovnáním velikosti varlat jakožto adaptace na kompetici spermií je z pohledu vnitrodruhového. Zde je předpoklad, že promiskuitnější muži budou mít větší relativní velikost varlat než muži, kteří promiskuitní nejsou. Takovým porovnáním se zabývala komplexní studie (Simmons et al., 2004). Této studii se zúčastnilo celkem 222 mužů a 194 žen. Jednalo se hlavně o respondenty z řad studentů University of Western Australia a jejího blízkého okolí. Na začátku studie byla zdokumentována váha a výška respondentů. Poté následoval dotazník, který nejprve zjišťoval základní údaje jako je věk, pohlaví, sexuální orientace a etnický původ, přičemž k vyhodnocení byla použita pouze data heterosexuálních jedinců. Následně byla respondentům položena série otázek zjišťujících jejich tendence k promiskuitě. Po vyplnění dotazníku byli muži požádáni, aby si pomocí posuvných měřitek změřili délku a šířku obou varlat. Rozměry byly následně přepočítány na objem. Výsledky ukázaly značné rozdíly ve velikosti varlat ve zkoumaném vzorku. Velikost levého varle se pohybovala v intervalu mezi 14,8-28,2 cm³ s průměrem 23,9 cm³. Velikost pravého varle se pohybovala v intervalu mezi 16,0-28,2 cm³ s průměrem 24,3 cm³. Při porovnání objemu v kontextu s dotazníkem zjistili, že průměrný objem obou varlat mužů, kteří uváděli zkušenost s mimopárovou kopulací byl 45,95 cm³ a průměrný objem varlat mužů, kteří neuváděli zkušenost s mimopárovou kopulací byl 49,37 cm³. Objem varlat těchto dvou skupin se signifikantně nelišil tudíž nebyla zjištěna žádná souvislost mezi počtem mimopartnerských partnerů velikostí varlat.

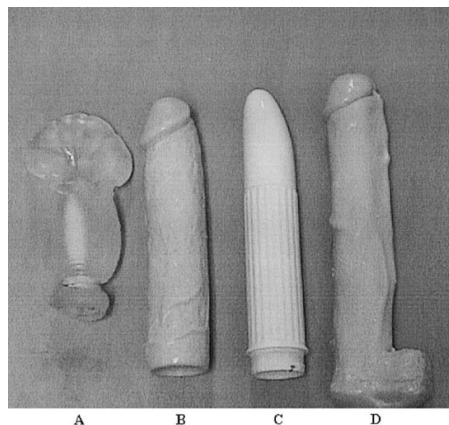
Poměr zastoupení velikosti varlat vůči tělu se ve vědě běžně používá pro zjištění pářicího systému (Harcourt et al., 1981; Kenagy & Trombulak, 1986; Shackelford & Hansen, 2014). Zdá se, že u člověka se zatím žádné prokazatelné studie dokazující vliv kompetice spermií na jeho vývoj neobjevily.

6.1.2 Morfologie penisu

Penis je samčí orgán patřící do urogenitální soustavy. V jeho struktuře se nachází společné zakončení vylučovací a pohlavní soustavy z čehož vyplývají i jeho hlavní funkce – mikce a umožnění pohlavního styku (Čihák, 2013). V rámci druhu dosahuje různých

tvarových a velikostních diferenciací, které mohli vzniknout jako adaptace na kompetici spermií. U živočichů takovéto morfologické adaptace na konkurenční boj mezi samci nejsou ničím neobvyklým (Gallup & Burch, 2004; Shackelford & Hansen, 2014). Jednou z morfologií, která mohla vzniknout následkem selekčního tlaku na kompetici spermií u člověka může být vytvoření koronálního hřebenu (*Corona glandis*). Koronární hřeben je rozšířenou částí žaludu (*glans penis*) muže nacházející se v jeho proximální části čili na straně přiléhající k tělu pyje (*Corpus penis*) (Čihák, 2013).

Gallup et al., (2003) s cílem otestovat tuto hypotézu provedli řadu experimentů. Jedná se o jedinou studii, která se snažila experimentálně potvrdit, jestli určitá morfologie penisu zvýhodňuje jejího nositele při kompetici spermií. Za pomoci umělých genitálií (Obrázek č.1) Gallup et al., (2003) měřili množství vytěsněného semene v závislosti na velikosti a tvaru penisu a na hloubce jeho průniku. Porovnávali celkem 3 modely penisu. Prvním (B) byl latexový penis o délce 155 mm, průměru 33 mm a výšce koronálního hřebenu (*Corona glandis*) 5 mm. Druhý (D) byl latexový penis o stejné délce, průměru 27 mm s výškou koronálního hřebenu 3 mm. Třetí (C) byl penis o délce 155 mm, průměru 29 mm, bez koronálního hřebenu, který sloužil jako kontrola. Umělá vagina (A) se skládala z duté trubice z vysoce pružného elastického materiálu.



Obrázek 1: Použité modely genitálu: A – vagina, B – Latexový penis, C – kontrolní penis, D – latexový penis. Převzato od: Gallup et al., (2003)

Před každým experimentem bylo za pomoci injekční stříkačky do umělé vaginy vpraveno množství 2,6 ml umělého sperma. Umělé sperma bylo připraveno smícháním 7 ml vody se 7,16 g kukuřičného škrobu a následným promícháváním po dobu pěti minut při pokojové teplotě. Výsledná směs byla empiricky posouzena třemi zkušenými muži, tak aby odpovídala realné viskozitě a konzistenci sperma. V experimentu se měřilo množství vytlačeného spermatu jednotlivými modely při úplném zasunutí umělého penisu do vaginy. Model penisu

(B) byl následně použit ve čtyřech různých hloubkách průniku do modelu vagíny: 25 %, 50 %, 75 % a 100 %. Výsledky ukázaly, že modely (B) a (D) vytlačili přibližně 91 % spermatu zatím co model (C), který postrádal koronální hřeben vytlačil pouze 35,3 %. Při porovnání hloubky a množství vytlačeného spermatu u modelu (B) došli Gallup et al., (2003) k výsledkům, že v hloubce 100 % bylo vytlačeno 90 % spermatu, v hloubce 75 % bylo vytlačeno 38,95 % spermatu a ve zbylých hloubkách k vytlačení spermatu nedošlo. Došli k závěru, že modely s koronálním hřebenem, které jsou tvarem více podobné reálnému lidskému penisu vytlačí daleko více spermatu než model bez koronálního hřebenu. Hloubka se taktéž ukázala jako důležitý faktor. K vytlačení spermatu došlo, pokud byl model zasunut alespoň v hloubce 75 %.

Vzhledem k tomu, že se hloubka, která může souviset s určitým typem chování, ukázala jako důležitý faktor, rozhodli se Gallup et al., (2003) své výsledky následně ověřit v dotazníkové studii. Studie se zúčastnilo celkem 295 respondentech se sexuálními zkušenostmi z řad vysokoškolských studentů. Zkoumaly se změny v hloubce a rychlosti přirážení po obvinění či podezření partnerky z nevěry oproti normálnímu stavu. Až 80 % žen a 70 % mužů uvádělo, že pozorovali větší hloubku. Až 75 % žen a 45 % mužů pozorovalo vyšší rychlost přirážení oproti normálnímu styku. Z dotazníkové studie tedy vyplývá, že mnoho mužů, kteří obvinili svou partnerku z nevěry mění své sexuální chování.

Větší průměrná hloubka i hloubka nejhlubšího přírazu u mužů podezřelých z nevěry se nezávisle na tom potvrdila i ve studii Goetz et al., (2005). Této studii se zúčastnilo 305 heterosexuálních zadaných mužů především z Florida Atlantic University, University of Kassel, Bradley University, California State Polytechnic University a jejich blízkého okolí. Průměrný věk zúčastněných mužů byl 25,8 let. Průměrný věk jejich partnerek byl 24,6 let. Průměrná délka vztahu účastníků byla 52,6 měsíce. Výzkum proběhl formou dotazníku, ve kterém byly postupně pokládány otázky na vyhodnocení atraktivity partnera a na porovnání sexuálního chování se současným partnerem vůči chováním v minulosti. Dále byl účastník tázán, jak často za poslední měsíc vykonával činy k udržení svého partnera jako třeba obdarování dárkem nebo přečtení jeho osobní pošty.

Výsledky studie Gallup et al., (2003) se zdají být zajímavé. Ukazují, že při případném vytlačování sperma by záviselo na tvaru koronálního hřebenu (*Corona glandis*) a na hloubce průniku. Nicméně i když se zdá, že dotazníkové studie (Gallup et al., 2003; Goetz et al., 2005) hypotézu potvrzují bylo by i tak nadále vhodné danou hypotézu dále ověřit a více prohloubit. Problémem v této konkrétní studii vidím to, že některé modely použité ve studii byly jen

vzdáleně podobné reálné anatomii lidského těla. Vhodné by taktéž bylo vylepšit přípravu umělého sperma, která zde vycházela pouze z empirického vyhodnocení tří zkušených mužů. V neposlední řadě bych chtěla říct, že výsledky dotazníku u studie Gallup et al., (2003) ověřující závěry z modelů, mohli být snadno ovlivněny tím co si respondent myslí, že by bylo nejvhodnějším řešením dané situace nežli tím, co opravdu pozoroval.

Pokud by se hypotéza vytlačování ejakulátu za pomoci specifické morfologie penisu prokázala, nesmíme opomenout další problém a to, že by došlo nejen k vytěsnění ejakulátu jiných mužů ale i ejakulátu samotného partnera. Tomu by se ale dalo zabránit specifickými mechanismy po proběhlé ejakulaci muže jako je například zmenšení hloubky průniku, snížení frekvence přirážení, ztráta erekce do několika minut, hypersenzitivita penisu nutící muže vytáhnout pyj z pochvy dříve, než dojde k vytlačení ejakulátu a refrakterní období během kterého muž není schopen erekce a dalšího pohlavního styku (Gallup et al., 2006; Gallup & Burch, 2004).

(Gallup & Burch, 2004) dokonce přišli s „hypotézou vracejícího se prasátka“ (pozn.: volný překlad podle anglického originálu The Piggy Backing Hypothesis) podle níž může žena otěhotnět s mužem, se kterým nikdy neměla pohlavní styk. Mohlo by se tak stát poté co muž (B) měl pohlavní styk se ženou (A), která měla předtím v blízké době styk s dalším mužem (A). Během takového pohlavního styku může muž (B) zůstat ejakulát předchozího muže (A) v oblasti uzdičky (*frenulum praeputii*) a pod předkožkou (*praeputium*). Pokud by měl muž (B) v blízké době pohlavní styk s další ženou (B) mohl by umístit ejakulát cizího muže (A) do blízkosti děložního hrdla (*cervix uteri*) a oplodnit ženu (B). Předkožka by se tak mohla stát vektorem pro přenos sperma jiného muže. Důvod proč předkožka v průběhu evoluce nezmizela je podle (Gallup & Burch, 2004) ten, že riziko takového oplodnění je zanedbatelné oproti funkci, které předkožka zprostředkovává a to ochrana žaludu. Hypotéza vracejícího se prasátka ovšem nebyla nikdy experimentálně vyzkoušena.

Odpůrcem hypotézy o vytlačování ejakulátu předchozího muže, kterou Gallup et al., (2003) sestavili je Dixson, (2009b). Při fylogenetickém porovnání morfologie penisu s dalšími příbuznými primáty nenašel žádnou morfologickou souvislost s mezi tvarem rozmnožovacím systémem druhu.

Dalším fylogenetickým porovnáním ale tentokrát délky penisu se zabýval Smith, (1984). Ve své studii porovnával délku penisu v ochablém stavu u člověka a jeho tři nejbližších příbuzných – šimpanze, orangutana a gorily. Data o průměrné délce získal za

pomocí rešerše literárního zdroje od (Short, 1979). Průměrná délka penisu u šimpanze byla 8 cm, u orangutana 4 cm, u gorily 3 cm a u člověka 13 cm. Smith, (1984) dále z dat vytvořil diagram zohledňující délku penisu na velikost těla (viz. Příloha č. 1). Délka mužského penisu je oproti ostatním blízkým příbuzným člověka mimořádnou. Ikdyž existuje mnoho teorií důvody vývoje délky do těchto rozměrů podle Smith, (1984) nejsou dostatečně prozkoumány.

Nejen Gallupovu ale i Smithovu (a další studie) poměrně ostře kritizuje Dixson, (2009b), který prohlásil, že je přímo nevhodné používat přehnané popisy velikosti a tvaru lidského penisu pro podporu tvrzení, že sexuální výběr formoval evoluci lidských genitálií a psychologických mechanismů. Z důvodu nedostatku informací v době, kdy Smith svou studii publikoval podhodnotil délky penisu blízkých příbuzných člověka a to až o 100 %. Dalším problémem podle něj je že většina literatury neuvádí délku penisu ve vzpřímeném stavu, který se u primátů diametrálně liší od délky v ochablého stavu. Penis muže tedy ani není nijak výjimečně dlouhý v porovnání s jinými primáty a to zejména pokud je délka vztažena k jejich celkové velikosti těla. Tvar lidského penisu také není mezi primáty výjimečný.

Pokud mám shrnout morfologii penisu jakožto možné adaptace na kompetici spermií u člověka je to poněkud komplikované téma. Bylo publikováno mnoho článků ukazujících, jaké případné adaptace se u člověka mohly vytvořit. Bohužel, ale většina těchto studií je spíše teoretických a chybí jim řádně podložené důkazy.

6.1.3 Množství spermií v ejakulátu

Porovnáním množství spermií v ejakulátu jakožto adaptace na kompetici spermií se zabývala mimo jiné i komplexní studie (Simmons et al., 2004), kterou jsem již blíže představila (viz. Kapitola 6.1.1 Velikost varlat). Z celkového počtu 222 mužů zúčastněných v dotazníkové části jich bylo 50 vybráno za účelem poskytnutí vzorku spermatu pro stanovení počet spermií obsažených v ejakulátu. Vzorek byl odebrán masturbací do sterilní lahvičky po 48 hodinách sexuální abstinence, ne však delší než 7 dní. Z výsledků došli k závěru, že se počet spermií v ejakulátu zvyšoval se vzrůstajícím objemem varlat, s věkem a výškou. S hmotností se počet spermií snižoval. Došli tedy k závěru, že nebyla nalezena žádná souvislost počtu spermií v ejakulátu s frekvencí mimopárové kopulace jedinice.

6.1.4 Vliv rizika ženské nevěry na délku in-pair kopulace

Jednou z možných adaptací na kompetici spermií u člověka může být zkrácení délky kopulace mezi dlouhodobými partnery (in-pair kopulace).

Z výzkumů dotazníkové studie provedené na heterosexuálních párech v dlouhodobém vztahu vyšlo, že muži, kteří vnímají vyšší riziko nevěry (a tedy i vyšší riziko kompetice spermií) u své partnerky mají signifikantně kratší relativní délku in-pair kopulace. Důvodem je snaha muže zapojit se do případné kompetice spermií co nejdříve, pokud je vystaven riziku partnerčiny kopulace s jiným mužem. Tímto chování by si tak navýšil své šance o fertilizaci vajíčka. Pokud však do této studie byly zapojeny i ženy neprokázala se žádná souvislost mezi reálným rizikem jejich nevěry, který uváděly a relativní délkou in-pair kopulace (Barbaro et al., 2015).

I přesto, že odpovědi mužů podporují hypotézu zkrácení délky in-pair kopulace, odpovědi žen tomu nenasvědčují. Z tohoto důvodu se zdá, že muži reagují spíše v důsledku svých domnělých představ, že jsou ohroženi než na základě reálně existující hroby nevěry jejich partnerky. Tato hypotéza si proto vyžaduje další výzkumy k jejímu potvrzení či vyvrácení.

6.2 Možné adaptace na kompetici spermií u žen

6.2.1 Kryptická ženská volba

Dle cílů mé práce bych kryptickou ženskou volbu chtěla zmínit jen okrajově. Během diskuse tématu kompetice spermií se často opomíjí důležitost ženské reprodukční soustavy. Reprodukční soustava ženy je přitom místem vytvářejícím pomyslnou arénu, ve které ke kompetici dochází (Dixson, 2009b). Tento prostor nemusí být nutně pasivním prostředím. Anatomické a fyziologické vlastnosti nacházející se v pochvě, děložním čípku, děloze, uterotubálním spojení a vejcovodu utvářejí potenciální překážky, které mohou ovlivnit výsledek konkurence spermií (Dixson & Anderson, 2001). Například již zmiňovaná morfologie penisu mohla být ovlivněna anatomíí ženské reprodukční soustavy a nejen kompeticí spermií jak jsme dosud uvažovali (Dixson, 2009b). Obecně lze říct, že kryptická ženská volba je druh intersexuální kompetice o oplození vajíčka odehrávající se v průběhu a po proběhlé kopulaci (Firman et al., 2017). Oproti kompetici spermií je savců mnohem méně prozkoumaným fenoménem (Dixson, 2009b).

Jedno z kontroverzních témat kryptické ženské volby je funkce ženského orgasmu. Podle některých autorů hraje ženský orgasmus roli v kompetici spermií tím, že usnadňuje transport spermií směrem k děloze (Baker & Bellis, 1993a). V současné době však existuje jen málo věrohodných důkazů o tom, že orgasmus u žen ovlivňuje transport spermií

v reprodukčním traktu nebo, že ovlivňuje oplodnění. Je pravděpodobné, že se jedná o nefunkční homologický znak u žen (Dixson, 2009b).

7 Závěr

Tato bakalářská práce shrnuje současné znalosti ohledně kompetice spermií u člověka na základě rešerše odborné literatury. Kompetice spermií je velmi zajímavým jevem u člověka. Proto aby na ní mohlo vzniknout široké spektrum adaptací jako jsme tomu zvyklí u jiných živočišných druhů je potřeba, aby se v průběhu evolučního vývoje člověka dostatečně často objevovala a vytvořila selekční tlak na jejich vytvoření.

Z výzkumů se ukázalo, že velká část populace má alespoň jednou za život zkušenost s mimopárovou kopulací (Broude & Greene, 1976; Gallup et al., 2006; Simmons et al., 2004; Zare, 2011). Dalším důležitým faktorem je určení výše mimopárové paternity. Pokud se tyto studie řádně podíváme zjistíme, že se potýkají s několika problémy. Studie starší roku 1985 používali testy založené na krevních skupinách s velmi nízkou spolehlivostí (Anderson, 2006). Novější studie, používají spolehlivé testy, ale potýkají se s problémem nenáhodně sebraných dat a s tím, že současná hodnota paternity nemusí nutně odpovídat její hodnotě v minulosti (Greeff & Erasmus, 2015). Z náhodně získaných dat se ukazuje, že ke vzniku mimopárové paternity v současné době a pravděpodobně i v evoluční historii člověka dochází jen výjimečně (Greeff & Erasmus, 2015; Larmuseau et al., 2016; Wolf et al., 2012).

Například Simmons et al., (2004) se domnívají, že člověk nemusel být vystaven silné úrovni kompetici spermií, ale zároveň ani nebyl tímto selekčním tlakem zcela netknutý. Usuzují tak z výsledků fylogenetických porovnávacích studií u primátů (například o velikosti varlat, produkci spermií a semenné tekutiny), kde se člověk zařadil na pomezí druhů sociálně monogamními jako jsou gorily a mezi druhy výrazně promiskuitní jako jsou šimpanzi.

Po důkladném prozkoumání tohoto tématu jsem došla ke stejnému názoru jako zmínění Simmons et al., (2004). Utvoření Vašeho pohledu na věc po přečtení této práce nechávám na Vás.

8 Seznam použité literatury

- Anderson, K. G. (2006). How well does paternity confidence match actual paternity? Evidence from worldwide nonpaternity rates. *Current Anthropology*, 47(3), 513–520. <https://doi.org/10.1086/504167>
- Archetti, M. (2013). Evolution of polygamous marriage by maximization of inclusive fitness. *Journal of Theoretical Biology*, 319, 134–143. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2012.11.017>
- Baker, R. R., & Bellis, M. A. (1993a). Human sperm competition: Ejaculate manipulation by females and a function for the female orgasm. *Animal Behaviour*, 46, 887–909.
- Baker, R. R., & Bellis, M. A. (1993b). Human sperm competition: ejaculate adjustment by males and the function of masturbation. *Animal Behaviour*, 46(5), 861–885. <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1271>
- Baker, R. R., & Shackelford, T. K. (2020). The development, evaluation, and illustration of a timeline procedure for testing the role of sperm competition in the evolution of sexual traits using paternity data. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 74(9). <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02889-y>
- Barbaro, N., Pham, M. N., & Shackelford, T. K. (2015). Sperm competition risk and sexual coercion predict copulatory duration in Humans. *Evolutionary Psychology*, 13(4), 1–8. <https://doi.org/10.1177/1474704915618411>
- Ben-Ari E. T. (1999). Paternity Battles: How males compete for fatherhood via sperm competition. *BioScience*, 49(12), 951–956. <https://doi.org/10.1525/bisi.1999.49.12.951>
- Birkhead, T. R. (1998). Sperm competition in birds. *Reviews of Reproduction*, 3(2), 123–129. <https://doi.org/10.1530/ror.0.0030123>
- Birkhead, T. R., & Montgomerie, R. (2020). Three decades of sperm competition in birds. In *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 375, Issue 1813, pp. 1–7). Royal Society Publishing. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0208>
- Blow, A. J., & Hartnett, K. (2005). Infidelity in committed relationships II: A substantive review. *Journal of Marital and Family*, 31(2), 217–233. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1752-0606.2005.tb01556.x>
- Boehnke, M., & Cox, N. J. (1997). Accurate inference of relationships in sib-pair linkage studies. *The American Journal of Human Genetics*, 61(2), 423–429. <https://doi.org/10.1086/514862>
- Broude, G. J., & Greene, S. J. (1976). Cross-Cultural Codes on Twenty Sexual Attitudes and Practices. *Ethnology*, 15(4), 409–429. <https://doi.org/10.2307/3773308>
- Buss, D. M., & Shackelford, T. K. (1997). From vigilance to violence: Mate retention tactics in married couples. *Journal of Personality and Social Psychology*, 72(2), 346–361. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.72.2.346>
- Carballo, L., Battistotti, A., Teltscher, K., Lierz, M., Bublat, A., Valcu, M., & Kempenaers, B. (2019). Sperm morphology and evidence for sperm competition among parrots. *Journal of Evolutionary Biology*, 32(8), 856–867. <https://doi.org/10.1111/jeb.13487>

- Čihák, R. (2013). *Anatomie 2* (3rd ed.). GRADA. https://www.grada.cz/anatomie-2-7551/?gclid=EAlaIqobChMI9_fSj8um_AIVh813Ch3sDwNMEAAYAiAAEgJb_fD_BwE
- Dash, A. T., & Cressman, R. (1988). Polygamy in Human and Animal Species. *Mathematical Biosciences*, 88(1), 49–66. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0025-5564\(88\)90048-X](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0025-5564(88)90048-X)
- Dixson, A., & Anderson, M. (2001). Sexual Selection and the Comparative Anatomy of Reproduction in Monkeys, Apes, and Human Beings. *Annual Review of Sex Research*, 12(1), 121–144. <https://doi.org/10.1080/10532528.2001.10559796>
- Dixson, A. F. (2009a). *Sexual Selection and the Origins of Human Mating Systems*. Oxford University Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s10508-011-9857-7>
- Dixson, A. F. (2009b). *Sexual Selection and the Origins of Human Mating Systems*. Oxford University Press. <https://global.oup.com/academic/product/sexual-selection-and-the-origins-of-human-mating-systems-9780199559435?cc=us&lang=en&>
- Fergusson, E., Maughan, B., & Golding, J. (2008). Which children receive grandparental care and what effect does it have? *Journal of Child Psychology and Psychiatry and Allied Disciplines*, 49(2), 161–169. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7610.2007.01840.x>
- Firman, R. C., Gasparini, C., Manier, M. K., & Pizzari, T. (2017). Postmating Female Control: 20 Years of Cryptic Female Choice. *Trends in Ecology and Evolution*, 32(5), 368–382. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.02.010>
- Fisher, A. D., Bandini, E., Rastrelli, G., Corona, G., Monami, M., Mannucci, E., & Maggi, M. (2012). Sexual and Cardiovascular Correlates of Male Unfaithfulness. *Journal of Sexual Medicine*, 9(6), 1508–1518. <https://doi.org/10.1111/j.1743-6109.2012.02722.x>
- Forstmeier, W., Nakagawa, S., Griffith, S. C., & Kempenaers, B. (2014). Female extra-pair mating: Adaptation or genetic constraint? In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 29, Issue 8, pp. 456–464). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.05.005>
- Gallup, G. G., Burch, R. , L., & Mitchell, T. , J. B. (2006). Semen Displacement as a Sperm Competition Strategy Multiple Mating, Self-Semen Displacement, and Timing of In-Pair Copulations. *Human Nature*, 17(3), 253–264. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s12110-006-1008-9>
- Gallup, G. G., & Burch, R. L. (2004). Semen Displacement as a Sperm Competition Strategy in Humans. *Evolutionary Psychology*, 2(1), 12–23. <https://doi.org/https://doi.org/10.1177/1474704904002001>
- Gallup, G. G., Burch, R. L., Zappieri, M. L., Parvez, R. A., Stockwell, M. L., & Davis, J. A. (2003). The human penis as a semen displacement device. *Evolution and Human Behavior*, 24(4), 277–289. [https://doi.org/10.1016/S1090-5138\(03\)00016-3](https://doi.org/10.1016/S1090-5138(03)00016-3)
- Gaulin, S. J. C., & Schlegel, A. (1980). Paternal Confidence and Paternal Investment: A Cross Cultural Test of a Sociobiological Hypothesis. *Ethology and Sociobiology*, 1(4), 301–309. [https://doi.org/10.1016/0162-3095\(80\)90015-1](https://doi.org/10.1016/0162-3095(80)90015-1)
- Gher, J. M. (2007). Polygamy and Same-Sex Marriage - Allies or Adversaries Within the Same-Sex Marriage Movement. *William & Mary Journal of Women and the Law Article*, 14(3), 559–603. <https://scholarship.law.wm.edu/wmjowl/vol14/iss3/4>

- Goetz, A. T., Shackelford, T. K., Weekes-Shackelford, V. A., Euler, H. A., Hoier, S., Schmitt, D. P., & LaMunyon, C. W. (2005). Mate retention, semen displacement, and human sperm competition: A preliminary investigation of tactics to prevent and correct female infidelity. *Personality and Individual Differences*, 38(4), 749–763. <https://doi.org/10.1016/j.paid.2004.05.028>
- Greeff, J. M., & Erasmus, J. C. (2015). Three hundred years of low non-paternity in a human population. *Heredity*, 115(5), 396–404. <https://doi.org/10.1038/hdy.2015.36>
- Hank, K., & Buber, I. (2009). Grandparents Caring for their Grandchildren: Findings From the 2004 Survey of Health, Ageing, and Retirement in Europe. *Journal of Family Issues*, 30(1), 53–73. <https://doi.org/10.1177/0192513X08322627>
- Harcourt, A. H., Purvis, A., & Liles, L. (1995). Sperm Competition: Mating System, Not Breeding Season, Affects Testes Size of Primates. *Functional Ecology*, 9(3), 468–476. <https://doi.org/10.2307/2390011>
- Harcourt, A. H., Stewart, Kelly, J., & Fossey, D. (1981). Gorilla reproduction in the wild. In C. E. Graham (Ed.), *Reproductive Biology of the Great Apes Comparative and Biomedical Perspectives* (pp. 265–279). Academic Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-295020-9.50016-9>
- Harcourt, H. A., Harvey, P. H., Larson, S. G., & Short, R. v. (1981). Testis weight, body weight and breeding system in primates. *Nature*, 293, 55–57. <https://doi.org/https://doi.org/10.1038/293055a0>
- Harris, D. J. (2016). Does Contraceptive Use Lead to Increased Affairs? A Response to Larmuseau et al. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 31, Issue 9, p. 663). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.06.011>
- Hunter, F. M., & Birkhead, T. R. (2002). Sperm Viability and Sperm Competition in Insects. *Current Biology*, 12(2), 121–123. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(01\)00647-9](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(01)00647-9)
- Kenagy, G. J., & Trombulak, S. C. (1986). Size and Function of Mammalian Testes in Relation to Body Size. *Journal of Mammalogy*, 67(1), 1–22. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/1380997>
- Kramer, K. L. (2011). The evolution of human parental care and recruitment of juvenile help. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 26, Issue 10, pp. 533–540). <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.06.002>
- Larmuseau, M. H. D., Matthijs, K., & Wenseleers, T. (2016). Cuckolded Fathers Rare in Human Populations. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 31, Issue 5, pp. 327–329). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.03.004>
- Larmuseau, M. H. D., Vanoverbeke, J., van Geystelen, A., Defraene, G., Vanderheyden, N., Matthys, K., Wenseleers, T., & Decorte, R. (2013). Low historical rates of cuckoldry in a Western European human population traced by Y-chromosome and genealogical data. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1772), 1–9. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2400>
- Laugen, A. T., Hosken, D. J., Reinhold, K., Schwarzenbach, G. A., Hoeck, P. E. A., Bussièrè, L. F., Blanckenhorn, W. U., & Lüpold, S. (2022). Sperm competition in yellow dung flies: No consistent effect of sperm size. *Journal of Evolutionary Biology*, 35(10), 1309–1318. <https://doi.org/10.1111/jeb.14073>

- Leigh, B. C., Temple, M. T., & Trockl, K. F. (1993). The Sexual Behavior of US Adults: Results from a National Survey. *American Journal of Public Health, 83*(10), 1400–1408.
- Luo, W., & Yu, J. (2022). Sexual infidelity among the married in China. *Chinese Journal of Sociology, 8*(3), 374–397. <https://doi.org/10.1177/2057150X221108574>
- Morrow, E. H., Arnqvist, G., & Pitcher, T. E. (2002). The evolution of infertility: does hatching rate in birds coevolve with female polyandry? *Journal of Evolutionary Biology, 15*(5), 702–709. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00445.x>
- Murdock, G. P. (1967). Ethnographic Atlas: A Summary. *Ethnology, 6*(2), 109–236. <https://doi.org/10.2307/3772751>
- Parker, G. A. (1970). Sperm competition and its evolutionary effect on copula duration in the fly *Scatophaga stercoraria*. *Journal of Insect Physiology, 16*(7), 1301–1328. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(70\)90131-9](https://doi.org/10.1016/0022-1910(70)90131-9)
- Parker, G. A. (1998). Sperm Competition and the Evolution of Ejaculates: Towards a Theory Base. In *Sperm competition and sexual selection* (pp. 3–54). Academic Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-012100543-6/50026-X>
- Pena, S. D. J., & Chakraborty, R. (1994). Paternity testing in the DNA era. *Trends in Genetics, 10*(6), 204–209. [https://doi.org/10.1016/0168-9525\(94\)90257-7](https://doi.org/10.1016/0168-9525(94)90257-7)
- Pham, M. N., Shackelford, T. K., Holden, C. J., Zeigler-Hill, V., Hummel, A., & Memering, S. L. (2014). Partner attractiveness moderates the relationship between number of sexual rivals and in-pair copulation frequency in humans (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology, 128*(3), 328–331. <https://doi.org/10.1037/a0036602>
- Pulerwitz, J., Izazola-Licea, J.-A., & Gortmaker, S. L. (2001). Extrarelational Sex Among Mexican Men and Their Partners' Risk of HIV and Other Sexually Transmitted Diseases. *Research Articles / Peer Reviewed | Pulerwitz et al. Public Health, 91*(10), 1650–1652. www.thebody.com/iapac/mexico/mexico.html.
- Rehman, J. (2007). The sharia, islamic family laws and international human rights law: Examining the theory and practice of polygamy and talaq. *International Journal of Law, Policy and the Family, 21*(1), 108–127. <https://doi.org/10.1093/lawfam/ebi023>
- Sample, S. C.-C., Murdock, G. P., & White, D. R. (1969). Standard cross-cultural sample. *Source: Ethnology, 8*(4), 329–369. <https://doi.org/10.2307/3772907>
- Scelza, B. A. (2011). Female choice and extrapair paternity in a traditional human population. *Biology Letters, 7*(6), 889–891. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0478>
- Schacht, R., & Kramer, K. L. (2019). Are We Monogamous? A Review of the Evolution of Pair-Bonding in Humans and Its Contemporary Variation Cross-Culturally. In *Frontiers in Ecology and Evolution* (Vol. 7). Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00230>
- Shackelford, T. K., & Goetz, A. T. (2006). Comparative evolutionary psychology of sperm competition. *Journal of Comparative Psychology, 120*(2), 139–146. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.120.2.139>

- Shackelford, T. K., & Goetz, A. T. (2007). Adaptation to Sperm Competition in Humans. *Current Directions in Psychological Science*, 16(1), 47–50. <https://doi.org/10.1111/j.1467-8721.2007.00473.x>
- Shackelford, T. K., & Hansen, R. D. (2014). Sperm Competition and the Evolution of Human Sexuality. In T. K. Shackelford & V. A. Weekes-Shackelford (Eds.), *Evolution of Sexuality* (pp. 257–275). Springer International Publishing AG. <http://www.springer.com/series/10583>
- Shackelford, T. K., & Pound, N. (2005). *Sperm Competition in Humans - Classic and Contemporary Readings* (T. K. Shackelford & N. Pound, Eds.). Springer New York, NY. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-0-387-28039-4>
- Shackelford, T. K., Pound, N., & Goetz, A. T. (2005). Psychological and physiological adaptations to sperm competition in humans. In *Review of General Psychology* (Vol. 9, Issue 3, pp. 228–248). American Psychological Association. <https://doi.org/10.1037/1089-2680.9.3.228>
- Short, R. v. (1979). Sexual Selection and Its Component Parts, Somatic and Genital Selection, as Illustrated by Man and the Great Apes. *Advances in the Study of Behavior*, 9, 131–158. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60035-2](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60035-2)
- Simmons, L. W., Firman, R. C., Rhodes, G., & Peters, M. (2004). Human sperm competition: Testis size, sperm production and rates of extrapair copulations. *Animal Behaviour*, 68(2), 297–302. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.11.013>
- Simmons, L. W., Parker, G. A., & Hosken, D. J. (2020). Evolutionary insight from a humble fly: Sperm competition and the yellow dungfly: Sperm competition and the yellow dungfly. In *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 375, Issue 1813). Royal Society Publishing. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0062>
- Smith, R. L. (1984). Human sperm competition. In *Sperm Competition in Humans* (Springer, Boston, MA, pp. 67–118). https://doi.org/10.1007/978-0-387-28039-4_4
- Tanskanen, A. O., & Danielsbacka, M. (2018). *Intergenerational Family Relations: An Evolutionary Social Science Approach*. www.routledge.com/series/SE0511
- Treas, J., & Giesen, D. (2000). Sexual Infidelity Among Married and Cohabiting Americans. *Journal of Marriage and Family*, 62(1), 48–60. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1741-3737.2000.00048.x>
- Tutin, C. E. G., & McGrew, W. C. (1973). Sexual Behaviour of Group-living Adolescent Chimpanzees. *AMERICAN JOURNAL OF PHYSICAL ANTHROPOLOGY*, 38(2), 195–256.
- Voráček, M., Haubner, T., & Fische, L. M. (2008). Recent Decline in Nonpaternity Rates: A Cross-Temporal Meta-Analysis. *Psychological Reports*, 103(3), 799–811. <https://doi.org/10.2466/pr0.103.3.799-8>
- Whisman, M. A., & Snyder, D. K. (2007). Sexual Infidelity in a National Survey of American Women: Differences in Prevalence and Correlates as a Function of Method of Assessment. *Journal of Family Psychology*, 21(2), 147–154. <https://doi.org/10.1037/0893-3200.21.2.147>
- Wiederman, M. W. (1997). Extramarital sex: Prevalence and correlates in a national survey. *Journal of Sex Research*, 34(2), 167–174. <https://doi.org/10.1080/00224499709551881>

- Wigby, S., & Chapman, T. (2004). Sperm competition. *Current Biology*, 14(3).
[https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(04\)00028-4](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(04)00028-4)
- Wolf, M., Musch, J., Enczmann, J., & Fischer, J. (2012). Estimating the Prevalence of Nonpaternity in Germany. *Human Nature*, 23(2), 208–217. <https://doi.org/10.1007/s12110-012-9143-y>
- Workowski, K. A., & Bolan, G. A. (2015). *Sexually Transmitted Diseases Treatment Guidelines*. 64, 1–137. www.cdc.gov/std/treatment/resources.htm
- Zare, B. (2011). Review of studies on infidelity. *3rd International Conference on Advanced Management Science*, 19(2). <http://www.ipedr.com/vol19/34-ICAMS2011-A10054.pdf>

9 Internetové zdroje

Geoff Parker – Wikipedia. [online]. Dostupné z:

https://en.wikipedia.org/wiki/Geoff_ParkerTaxonomic tree of plants and animals with photos |

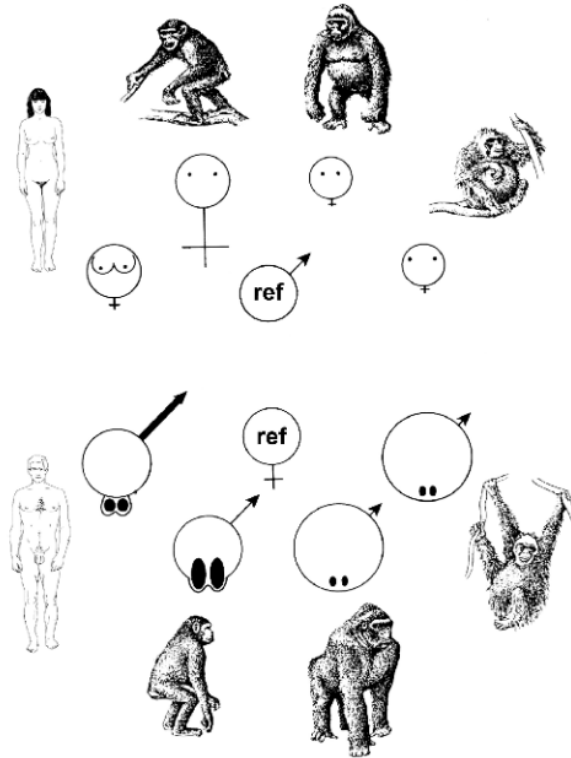
BioLib.cz. Taxonomic tree of plants and animals with photos | BioLib.cz [online]. Copyright © 1999 [cit. 28.11.2022]. Dostupné z: <https://www.biolib.cz/40/2009> Sb. Trestní zákoník. Zákony pro lidi –

Sbírka zákonů ČR v aktuálním konsolidovaném znění [online]. Copyright © AION CS, s.r.o. 2010 [cit. 28.11.2022]. Dostupné z: <https://www.zakonyprolidi.cz/cs/2009-40?text=dvojí+manželství>

GSS General Social Survey | NORC. GSS General Social Survey | NORC [online]. Copyright © Copyright 2021 NORC at the University of Chicago [cit. 20.12.2022]. Dostupné z: <https://gss.norc.org/>

CDC - NCHS - National Center for Health Statistics. Centers for Disease Control and Prevention [online]. Dostupné z: <https://www.cdc.gov/nchs/index.htm>

10 Přílohy



Příloha 1.: Diagram zobrazující velikost varlat a délku penisu v poměru k rozměru těla u člověka, šimpanze, gorily a orangutana. Převzato od: Smith, (1984)