

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
FAKULTA HUMANITNÍCH STUDIÍ

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

VERONIKA ČAPKOVÁ

ZMĚNA CHOVÁNÍ ŠIMPANZÍCH SAMIC
V PRŮBĚHU MENSTRUAČNÍHO CYKLU

VEDOUCÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE: MGR. MARINA VANČATOVÁ

PRAHA 2007

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala své rodině a Mirkovi Machovi za jejich neustálou podporu, trpělivost a lásku.

Své poděkování bych chtěla vyjádřit i Mgr. Marině Vančatové, Mgr. Janu Havlíčkovi, Ph.D. a Mgr. Stanislavu Lhotovi za odborné rady a jejich čas, připomínky a cenné informace.

Chtěla bych také poděkovat za možnost použití videozáznamů, které byly natočeny díky grantu číslo GA ČR 206/99/1697.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem práci vypracovala samostatně s použitím uvedené literatury a souhlasím s jejím eventuálním zveřejněním v tištěné nebo elektronické podobě.

V Praze dne 10.09.2007

OBSAH

1. ÚVOD	6
2. PROBLEMATIKA	9
2.1. Postavení šimpanze v zoologickém systému	9
3. LITERÁRNÍ REŠERŠE	10
3.1. Pohlavní cyklus	10
3.2. Sexuální zduření	10
3.3. Říje	13
3.4. Páření	14
3.5. Gravidita a porod	15
3.6. Paternita	15
3.7. Bonobové	16
3.8. Reprodukční chování	16
3.9. Sexuální chování šimpanzů	17
3.10. Sexuální strategie	20
3.10.1. Oportunistická strategie	20
3.10.2. Přivlastňovací strategie	21
3.10.3. Konsortní vztah	22
3.10.4. Výběr strategie	23
3.11. Individuální volba	27
3.11.1. Zkušenost samice	27
3.11.2. Pozice samce v hierarchii skupiny a jeho věk	27
3.11.3. Pozice samice v hierarchii skupiny a její věk	28
3.11.4. Přítomnost samce	28
3.11.5. Množství samců ve skupině	29
3.12. Kontrola a iniciace	30
3.12.1. Kontrola erekce	30
3.12.2. Prozkoumávání genitálií	30
3.12.3. Iniciace pohlavního styku	30
3.13. Funkce zvětšování sexuelního zduření	31

	3.14. Sexuální výměna	31
	3.15. Incest	32
	4. MATERIÁL A METODIKA	33
	4.1. Materiál	33
	4.1.1. Pozorovaná skupina	33
	4.1.2. Věkové rozdělení šimpanzů	34
	4.1.2. Technické podmínky	35
	4.2. Metodika	36
	4.2.1. Pozorované druhy chování	36
	4.2.2. Fáze reprodukčního cyklu	38
	4.2.3. Natáčení videa	38
	4.2.4. Systém pozorování	38
	4.2.5. Hypotézy	39
	4.2.6. Metodika hodnocení výsledků	39
	5. VÝSLEDKY	40
40		
	5.1. Chování šimpanzích samic v různých fázích reprodukčního statutu	40
	5.2. Chování šimpanzích samic v průběhu menstruačního cyklu	41
	5.3. Chování samců	41
	6. DISKUZE	42
42		
	7. ZÁVĚR	46
46		
	8. SEZNAM LITERATURY	47
	9. SEZNAM PŘÍLOH	51

1. ÚVOD

Šimpanzi patří do čeledi *Hominidae*, do skupiny zvané velcí lidoopi. K velkým lidoopům náleží tři rody nadčeledi *Hominoidea* – *Pongo* (orangutan), *Gorilla* (gorila) a *Pan* (šimpanz).

Šimpanzi žijí pouze v Africe. Jejich výskyt byl zaznamenán na západě od Guiney po Angolu přes Středoafričskou Republiku, Demokratickou republiku Kongo a Súdán až po Ugandu, Tanzánii a Rwandu na východě. Obývají deštné pralesy, galeriové pralesy a vlhké i suché lesostepi, savany a stepní formace i horské lesy až do nadmořské výšky 3000 metrů (Vančata, 2003).

Samci dosahují hmotnosti maximálně kolem 60 kilogramů, váha samic je většinou o třetinu nižší a pohybuje se kolem 40 kilogramů (Galloway, Morbeck a Zihlman, 1996). Mnoho tělních soustav se příliš neodlišuje od lidských. Některé výraznější odlišnosti ve struktuře svalů jsou způsobeny odlišným způsobem lokomoce paninů a hominidů. Velmi podobné jsou mužské pohlavní orgány, ačkoliv šimpanzi mají poměrně velký penis a značně velká varlata, která jsou dokonce relativně větší než lidská. Samicí pohlavní orgány jsou naopak dosti odlišné a to především v období sexuální receptivity. U šimpanzích samic dochází totiž v období receptivity k výraznému zvětšení a změnám barvy vnějších pohlavních orgánů a přilehlé anogenitální oblasti (Vančata, 2003).

Šimpanzi žijí v sociální struktuře zvané fission-fusion (Tutin, McGrew a Baldwin, 1983; Yamagiwa, 1999; Lehmann a Boesch, 2004). Je to velmi pružný typ struktury, ve které pravidelně dochází ke štěpení na elementární sociální jednotky s malým počtem jedinců a jejich následné opětovné spojování. Bisexuální společnost se skládá ze samce na nejvyšším postu, velkého počtu dalších samců a samic (samice jsou vůči samcům jednoznačně submisivní). Někdy žijí obě pohlaví část dne nebo i několik dnů odděleně na jednom teritoriu. Samice se pohybují spolu s mláďaty, samci ve větších skupinách. Jindy se vytvářejí harémové jednotky nebo rodiny, které se podle okolností spojují do větších skupin a pak se zase rozdělují (Vančata, 2003). Samci jsou společenější než samice, v čemž se odráží jejich frekventovanější vytváření koalic a aliancí (Yamagiwa, 1999). Společně s jinými jedinci tráví více než sedmdesát procent dne, zatímco samice (pokud nejsou v říji) tráví čas většinou se svými potomky a k samcům se přidávají jen příležitostně (Nishida, 1968; Allen, 1981; Otali a Gilchrist, 2006). V některých případech se u samic mohou projevovat i individualistické tendence (Vančata, 2003). Pokud jsou v říji, jsou v přítomnosti samců častěji a nechávají si od nich sociálně čistit srst (Sugiyama a Koman, 1979).

Pro tento druh struktury (tj. pro fission-fussion) je typická promiskuita (Goodall, 1986; Tutin, 1979; Stumpf a Boesch, 2005) a filopatričnost samců (i když ne všichni samci ve skupině zůstávají). Samice téměř vždy odcházejí od rodné skupiny (Vančata, 2003). Ve skupině platí princip dominance a podřízenosti, ale hraje zde velkou roli vytváření aliancí, koalic, rodinných klanů a dalších projevů složitého vyspělého chování (Vančata a Vančatová, 2002). Dominance samců ve skupině se uplatňuje různým způsobem (na základě již zmiňovaných koalic, aliancí a rodinných vztahů – Tutin, McGrew a Baldwin, 1983). Jedinec může zvýšit své postavení v hierarchii různým způsobem, od klasického silového způsobu až po jemné nuance v chování a prokázání mimořádných psychických a rozumových schopností. Toto postavení je potvrzováno celou komunitou a velkou váhu při tom má podpora, respekt a tolerance samic (Tutin, McGrew a Baldwin, 1983; Yamagiwa, 1999).

Jedním z důležitých aspektů socializace je intenzivní péče o mláďata až do poměrně vysokého věku po odstavu. Samice mají při učení mláďat hlavní roli – učí je jak získávat potravu, jak se přiměřeně chovat k jiným jedincům ve skupině a také jak a kdy používat nástroje a jak je vyrábět. Samice jsou schopné „adoptovat“ a vychovávat osiřelá mláďata (Vančata, 2003). Mezi matkou a mládětem je velmi silný vztah, který přetrvává i v době po odstavení (Horvat a Kraemer, 1982). Tetičkovské chování bezprostředně souvisí s uměním vychovávat potomka. Výzkumy ukázaly, že pokud si samice toto chování nepřisvojí, není většinou schopna vychovávat vlastní mládě – dochází u ní k deprivaci a agresivitě vůči mláděti, může mít potíže s porodem a odmítat jakoukoliv péči o mládě. Toto chování začíná u porodu, kterému ostatní samice přihlížejí. Bezprostředně po porodu se snaží být mláděti co nejbližší a pokud jim to matka dovolí, mládě si půjčují, hrají si s ním a pečují o něj. Tak se naučí zacházet s mláďaty (Vančata a Vančatová, 2002).

Sociální a sexuální chování je u šimpanzů v přímé vazbě. Je velmi pravděpodobné, že podstata sexuality má u primátů spíše sociální charakter a důležitou roli hrají pohlavní hormony, případně další nepohlavní hormony (Vančata a Vančatová, 2002). Některé prvky sexuálního chování se výrazně ritualizují a stávají se součástí chování sociálního, sociosexuálního a agonistického (Vančata, 2003).

Příznačné je i to, že nikdy není znám otec mláděte. Samice jsou velmi promiskuitní (Tutin, 1979; Tutin, McGrew a Baldwin, 1983; Nishida, 1983; Nishida, 1997; Matsumoto, 1999) a tak může samec vědět jen to, že není otcem mláděte – to když se setká se samicí a jejím mládětem, které ještě nikdy neviděl. Tato strategie je nejlepší obranou proti infanticidě, ke které by mohlo dojít. Samec totiž neví, jestli je nebo není otcem. Nebo opačně řečeno – může si „myslet“, že otcem je právě on (tudíž nebude chtít zabít „svého“ potomka). Díky tomu existuje také jen jediný typ rodičovského vztahu:

matka-syn a matka-dcera (Nishida, a Hiraiwa-Hasegawa, 1985; Vančata a Vančatová, 2002).

Lokomoční aparát šimpanze je vhodně přizpůsoben všem typům lokomoce. Nejdůležitějším typem lokomoce je kotníkochodectví, které používá důsledně na zemi a také ve stromech. Velký význam má i šplhání, závěsné chování a ručkování (Vančata, 2003).

Potravní chování zabírá asi 50 % dne. Šimpanzi jsou všežravci – do jejich jídelníčku spadají všechny základní typy potravy – rozličné typy plodů a semen, listy, výhonky atd., a také bezobratlí a obratlovci (Goodall, 1963; Tutin, 1999). Výběr vhodného typu potravy hraje u šimpanzů velmi důležitou roli. Vybírají si to nejlepší a to, co je snadno stravitelné. Vzhledem k vybíravosti se prodlužuje čas získávání a poté i zpracování potravy. Šimpanzi tak mohou přijímat menší množství kvalitní potravy, ale musí věnovat více času učení se jak potravu získat a kde a kdy ji najít. Toto vede ke snižování vnitroskupinové potravní konkurence a socializaci, ale zároveň ke zvyšování meziskupinové kompetice. K získávání potravy jsou příležitostně využívány také nástroje (nástroje ale nejsou používány při lovu), popřípadě poměrně složité postupy při přípravě potravy. Mnohé dlouhodobé studie chování a ekologie šimpanzů prokazují, že šimpanzi systematicky využívají také léčivky a rostliny s digestivním účinkem (Vančata, 2002; Zamagiwa, 1999). Šimpanzi jsou také obratnými lovci (Goodall, 1963; Mitani, 2006). Lovu se účastí pouze samci, kteří spolu vědomě spolupracují. Po úspěšném lovu svou kořist někdy sdílejí se samicemi (Tomasello a Call, 1997).

2. PROBLEMATIKA

2.1. Postavení šimpanze v zoologickém systému

řád: *Primates* – **Primáti**

podřád: *Prosimii* – Poloopice

nadčeleď: *Loroidea*

čeleď: *Lorisidae* – outloňovití

čeleď: *Galagonidae* – kombovití

nadčeleď: *Lemuroidea*

čeleď: *Cheirogaleidae* – makiovití

čeleď: *Megaladapidae* (*Lepilemuridae*)

podčeleď: *Lemurinae* – lemuři

podčeleď: *Hapalemurinae* – hapalemuři

čeleď: *Indridae* – indriovití

čeleď: *Daubentoniidae* – ksukolovití

podřád: *Tarsiiformes* – Nártouni

nadčeleď: *Tarsioida*

čeleď: *Tarsiidae* – nártounovití

podřád: *Anthropoidea* – vyšší primáti

infrařád: *Platyrrhina* – širokonosí primáti

nadčeleď: *Ceboidea*

čeleď: *Callithricidae* – kosmanovití

podčeleď: *Callimiconinae* – kalimikové

podčeleď: *Callithricinae* – kosmani

čeleď: *Cebidae* – malpovití

podčeleď: *Aotinae* – mirikiny

podčeleď: *Callicebinae* – titiové

podčeleď: *Cebinae* – malpy

čeleď: *Atelidae* – chápanovití

podčeleď: *Pitheciinae* – chvostani

podčeleď: *Atelinae* – chápani

infrařád: *Catarrhina* – úzkonosí primáti

nadčeleď: *Cercopithecoidea*

čeleď: *Cercopithecidae* – kočkodanovití

podčeleď: *Cercopithecinae* – kočkodani

tribus: *Papionini*

tribus: *Cercopithecini*

podčeleď: *Colobinae* – hulmani

tribus: *Colobina*

tribus: *Presbytina*

nadčeleď: *Hominoidea*

čeleď: *Holobatidae* – gibbonovití

čeleď: *Hominidae* – hominidé

podčeleď: *Ponginae* – orangutanovití

podčeleď: *Paninae* – šimpanzovití (rod gorila, šimpanz)

druh: šimpanz učenlivý – *Pan troglodytes* (Blumenbach, 1775)

poddruh: šimpanz čego – *Pan troglodytes troglodytes*

poddruh: šimpanz hornoguinejský – *Pan troglodytes verus*
poddruh: šimpanz východní – *Pan troglodytes schweinfurthii*
poddruh: šimpanz bonobo – *Pan paniscus* (Schwartz, 1929)
podčeled: *Homininae* – lidé

3. LITERÁRNÍ REŠERŠE

3.1. Pohlavní cyklus

Pohlavní cyklus samice trvá zhruba 35,5 dne (v rozmezí od 30 dnů do 41 dnů). Během cyklu dochází k postupnému zduření a změně barvy vnějších pohlavních orgánů a přilehlé anogenitální oblasti (Emery a Whitten, 2003). K ovulaci dochází kolem posledního dne maximálního sexuálního zduření (Tutin, 1979).

Sociální dospělost přichází minimálně dva až tři roky po dospělosti pohlavní (po desátém roce u samic a třináctém u samců). První menstruace se objevuje kolem třináctého a patnáctého roku (Tutin, 1979), přičemž samice zůstává zhruba následující dva roky sterilní (Coe, Connolly, Kraemer a Levine, 1979; Fouts, 1997). U samic žijících v zajetí dochází ke změnám v anogenitální oblasti o několik let dříve (mezi osmým a devátým rokem) než u samic žijících ve volné přírodě. Výskyt dřívějšího zduření má, zdá se, souvislost s rychlejším vývojem a větší velikostí dospělých jedinců žijících v zajetí. Prodleva s prvním početím je způsobena snahou o zabránění rodinnému křížení v populaci, protože samice před prvním zabřeznutím často migrují mezi komunitami (Coe, Connolly, Kraemer a Levine, 1979) a také snahou mladé samice opustit matku, aby se mohla začít stýkat s dospělými jedinci ve své vlastní skupině nebo ve skupinách sousedních, kam mladé samice obvykle migrují (Takasaki, 1985; Nishida a Hiraiwa-Hasegawa, 1985; Fouts, 1997).

Samice jsou reprodukčně aktivní do svých 40-45 let, což je od jejich první menstruace zhruba 25-32 let. Zdá se, že po reprodukčně aktivních letech přichází menopauza, ale tato hypotéza prozatím nebyla potvrzena. Mezi porody je obvykle interval pěti let a deseti měsíců (od 4 let a 4 měsíců po 7 let a 6 měsíců). Za celý svůj život tak může mít průměrná samice sedm mláďat, z nichž se pět dožije dospělého věku (Tutin, 1979).

Samci nejsou oproti samicím ničím omezeni – sperma produkují bez jakékoliv prodlevy od puberty do své smrti (Tutin, 1979).

3.2. Sexuální zduření

Zásadní studii zkoumající sexuální zduření samic provedly Mellisa A. Emeryová a Patricia L. Whittenová (2003). Autorky zkoumaly výkaly osmi dospělých samic po

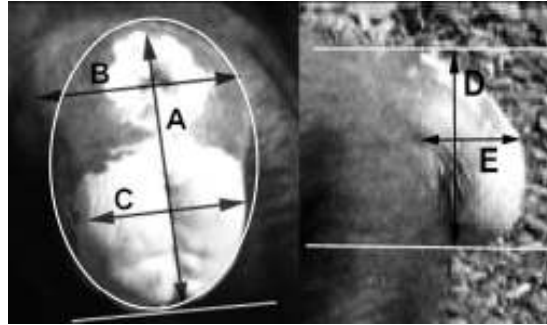
dobu šedesáti dnů v komunitě výzkumného centra v Lawrenceville (Yerkes Regional Primate Research Center Field Station in Lawrenceville). Žádná ze samic nebrala antikoncepční léky za účelem zabránění těhotenství. Šest subjektů pocházelo ze skupiny se samci, kteří podstoupili vasektomii, a zbylé dvě žily s nitroděložním antikoncepčním tělískem. Sběr výkalů probíhal po krmení do sterilních pytlíků, které byly označeny a do doby analýzy zmraženy na -80°C . Celkově bylo nasbíráno 297 vzorků, které reprezentovaly 14 kompletních i částečných cyklů. Při výzkumu byly pořizovány i fotografie. Autorky používaly metodu popsanou Jacobsenem (1991), při níž bylo sexuální zduření samice foceno vždy dvacetkrát – jak zepředu, tak ze strany. Pomocí fotografií bylo sexuální zduření rozděleno na 4 velikosti relativního zduření. Fotografie pomohly zejména při vymezení fází cyklu.

Sexuální zduření je estrogenový edém na zevním pohlavním ústrojí a anogenitální oblasti. Tkáň zduření obsahuje estrogenové a progesteronové receptory (Emery a Whitten, 2003). Vnější genitálie se na dobu zduření zvětší asi tak šestkrát (Fouts, 1997).

Míry výšek, labiální šíře a povrchu potvrdily odlišnosti mezi jednotlivými fázemi zduření. Maximální zduření je nejvíce nápadné v době středu ovulačního cyklu, tedy optimální doby pro oplodnění samice (Emery a Whitten, 2003).

Průměrná velikost zduření v průběhu cyklu:

- výše růžová 17,2 cm (od 11,9 cm do 23,6 cm),
- šíře análu 16,0 cm (od 12,1 cm do 18,1 cm),
- šíře labiální 14,0 cm (od 9,6 cm do 18,3 cm),
- výše plná 20,2 cm (od 15,4 cm do 25,6 cm),
- hloubka 9,0 cm (od 6,9 cm do 10,7 cm),
- povrch 297 cm^2 (od $196,8\text{ cm}^2$ do $444,4\text{ cm}^2$),
- objem $2777,6\text{ cm}^3$ (od $1353,6\text{ cm}^3$ do $4693,2\text{ cm}^3$).



Obrázek 1: *A = výše růžová; B= šíře análu; C = šíře labiální; D = výše plná; E = hloubka*

Převzato od Emery M., A.; Whitten P., L., (2003)

Rozdělení velikosti sexuálního zduření je u většiny primatologů (Emery a Whitten, 2003; Hasegawa a Hiraiwa-Hasegawa, 1983; Tutin, 1979; Nishida, 1997; Coe, Connolly, Kraemer a Levine, 1979, atd.) podobné – obvykle se dělí na čtyři stupně pevnosti a čtyři velikosti (Furuichi, 1987):

- Pevnost 1: kůže je normální, nejsou pozorovatelné žádné změny,
 - Pevnost 2: kůže anogenitální oblasti je značně zvrásněná a při chůzi se houpe,
 - Pevnost 3: kůže u anogenitální oblasti je oteklá, ale stále jsou vidět zvrásněné části,
 - Pevnost 4: kůže anogenitální oblasti je pevná, hladká a bez zvrásnění.
-
- Velikost 1: není pozorovatelný žádný rozdíl,
 - Velikost 2: délka kůže anogenitální oblasti je kratší než vzdálenost mezi očima a tlamou samice,
 - Velikost 3: délka spadá do vzdálenosti oko – tlama a oko – brada,
 - Velikost 4: Délka je větší než vzdálenost mezi bradou a okem samice.

Velikost zduření má vztah k průměrnému rannému folikuláru a rannému stupni estradiolu stejně jako k délce trvání aktivity progesteronu v rámci cyklu. Vysoký stupeň ranného estradiolu může radikálně ovlivnit výsledné sekvence vedoucí k maximalizovanému zduření a ovulaci. Estrogen, který se kvůli atraktivitě zvyšuje v průběhu folikulární fáze, se snižuje během fáze progesteronové jako výsledek inhibivního efektu progesteronu. Zda-li je estrogen či androgen hormonem, který je

zodpovědný za proceptivitu, není jisté vzhledem k tomu, že androgen může být přetvořen v estrogen ještě předtím, než je chování ovlivněno (Allen, 1981).

U šimpanzů stejně jako u lidí značí rozvleklá fáze ranného folikuláru pomalý rozvoj anebo nevyvinutou produkci estradiolu. Důležitý vliv tohoto efektu byl popsán na lidských ženách – stupně estradiolu u amerických žen napovídaly tomu, zda jejich cyklus bude anebo nebude schopen početí (Emery a Whitten, 2003).

Data ve studii Emeryové a Whittenové (2003) neprokázala, že by tu byla nějaká souvislost mezi estrogenem a velikostí zduření – všechny samice (i přes rozdílnou velikost sexuálního zduření) měly v období říje stejný podíl estrogenu. Velikost sexuálního zduření u šimpanzích samic pravděpodobně reflektuje dva velmi důležité aspekty úspěšného početí: pravděpodobnost ovulace a pravděpodobnost úspěšné implantace po opadnutí zduření. Část dne nemá vliv na procento obsaženého estradiolu. Sexuální zduření nenasvědčuje tomu, že by byla samice kvalitnější anebo že by byla vyšší její kvalita reprodukční.

Sexuální zduření se u samic začíná objevovat kolem jejich devíti a deseti let. Maxima dosáhne v jedenácti či dvanácti letech a zůstává až do menopauzy (Coe, Connolly, Kraemer a Levine, 1979; Hasegawa a Hiraiwa-Hasegawa, 1983). Načasování prvního sexuálního zduření a říje je pozitivně závislé na množství a hodnotě potravy, kterou má samice k dispozici. Energeticky a nutričně bohatší potrava, jako je například hmyz, splňuje tělesné požadavky samice v říji nejlépe. Naopak vysoká teplota ovlivňuje první vyskytnutí sexuálního zduření a říje negativně (Boesch, Anderson a Nordheim, 2006).

Díky objevování zduření v průběhu sterility adolescentů a během těhotenství dospělých samic bylo dokázáno, že zduření není bezpečný signál označující samičí plodnost. Nicméně data, která autorky Emeryová a Whittenová (2003) prezentovaly a která srovnaly s dalšími studii sledujícími vztah mezi aspekty ovulace a úspěšným početím, naznačují, že maximální míra zduření indikuje pravděpodobnost početí. Je to jen domněnka, protože (jak jsem uvedla při představování studie) autorky sledovaly samice, které otěhotnět nemohly. Fyziologické znaky ovulačních steroidů jsou při procesu ovulace nepopíratelné, každopádně pro úspěšné početí jsou zapotřebí další důležité komponenty, jako například kopulační chování (Emery a Whitten, 2003).

Velikost sexuálního zduření je pro samice jak pozitivní tak negativní faktor: pokud je sexuální zduření hodně nápadné, samci se o samici více zajímají (Coe, Connolly, Kraemer a Levine, 1979; Furuichi, 1987; Matsamoto-Oda a kolektiv, 1999; Watts, 2007). Na druhou stranu má velká velikost sexuálního zduření i nevýhody v souvislosti s metabolismem a mobilitou. Veliké zduření například potřebuje speciální

zacházení (přidržování za chůze či sezení ne přímo na něm). Sexuální zduření je též snadno napadnutelné parazity a jeho zranění může způsobit výtok a sociální izolaci (Emery a Whitten, 2003).

3.3. Říje

Během týdne, kdy se u samice vyskytuje sexuální zduření (tj., když je samice v říji) je samice přístupná k páření (nicméně jsou mezi jednotlivci i páry výjimky a přestože většina samic kopuluje hlavně uprostřed cyklu, najdou se i samice, které kopulují v průběhu celého cyklu i v době kojení – Nishida, 1979 a 1997; Hasegawa a Hiraiwa-Hasegawa, 1983; Watts, 2007 a další). Poslední den zduření dochází k ovulaci. Poté samice dva až tři dny krvácí a zduřenina ustupuje (Fouts, 1997; Vančata, 2003).

Pokud se samice sexuálně projeví, samci začnou aktivně odpovídat na cyklické fluktuační jejich pohlavních orgánů a přilehlé anogenitální oblasti (Coe, Connolly, Kraemer a Levine, 1979; Nunn, Schaik a Zinne, 1987). Hru tady hraje nejen fyziologická připravenost samice, ale i preference určitých samic samci (Allen, 1981).

Velikost perinea je jednou z nápoděv jak poznat, že je samice v reprodukčním období. Role jiných podnětů jsou evidentní ve chvílích, kdy samci samice intenzivně očíhávají (Nishida, 1997), a v tom, že největší zduření nevyvolává největší míru kopulací (Matsamoto-Oda a kolektiv, 2007). U šimpanzů může mít tedy velikost zduření funkci vizuálního stimulu (Coe, Connolly, Kraemer a Levine, 1979), který přiláká samce k samici (samice se samci prezentuje). Ve studii C. L. Coela a kolektivu (1979) se také prokázalo být pravděpodobnější, že se samec k samici přiblíží právě v době maximálního zduření jejich pohlavních orgánů a přilehlé anogenitální oblasti.

Říje samic je ovlivněna výběrem jejich potravy (Yamagiwa, 1999; Itoh a Nishida, 2007; Boesch, Anderson a Nordheim, 2006). Pokud je k dispozici kvalitnější potrava (energeticky a nutričně hodnotnější), jsou samice lépe připraveny na říji a ovulaci. Dále byla nalezena souvislost mezi říjí samic a mírou deštných dní a teplotou (Yamagiwa, 1999). Říje samic v jejich přirozeném prostředí se obvykle vyskytuje mimo období deštnů a v době, kdy teploty nedosahují maxima (Boesch, Anderson a Nordheim, 2006).

3.4. Páření

Kopulace trvá od 2 do 13 sekund, z čehož je průměr 7,1 s. Samec je schopen kopulovat i více než desetkrát denně (Nishida, 1997). Míra kopulací samic kolísala od 2,51 do 4,85 za den (z čehož je průměr 3,52 za den). David P. Watts (2007) při jednom svém pozorování naměřil maximum 65 kopulací za den (samice kopulovala se sedmnácti

různými dospělými i adolescentními samci během jedenácti hodin). V průběhu jednoho cyklu to pak bylo nejvíce 439 kopulací (přestože to při průměru 3,52 kopulací za den, 13,93 trvající říje a třináctihodinové aktivní periodě činí možných 542 kopulací v průběhu cyklu – Watts, 2007).

Jak dokázala studie C. L. Coela a kolektivu (1979) i Allenova (1981), velikost zduřených pohlavních orgánů a přilehlé anogenitální oblasti kolísá v průběhu menstruačního cyklu a reflektuje samičí sexuální atraktivitu a citlivost. Reprodukční vzory jsou orientovány napříč vzrůstávající sexuální aktivitou uprostřed cyklu, kdy je zduření pohlavních orgánů maximální (Coe, Connolly, Kraemer a Levine, 1979; Furuichi, 1987; Allen, 1981; Matsamoto-Oda a kolektiv, 1999; Watts, 2007). Největší míra kopulací je tedy koncentrována do období maximalizovaného sexuálního zduření – 0,52 za hodinu v době maximálního zduření ku 0,06 za hodinu v době mimo maximum sexuálního zduření (Tutin, 1979). Těhotné samice a samice s mláďaty do jednoho roku věku prokazují velmi malou frekvenci kopulací. Oproti tomu samice s mláďaty staršími tří let kopulují stejně často jako ostatní (tzn. netěhotné a nekojící) samice (Coe, Connolly, Kraemer a Levine, 1979; Furuichi, 1987; Watts, 2007).

Šimpanzi učenliví ve většině případů používají při páření dorzoventrální pozici (Vančata a Vančatová, 2002). Ve studii T. Nishidy z roku 1997 to bylo dokonce plných 100 % z celkově 229 pozorovaných kopulací. V téže práci také uvádí, že dospělí samci v 64 % kopulovali na zemi (což je 84 pozorování oproti 47, v nichž se samci pářili nad zemí). Oproti tomu bonobové kopulují nejčastěji ventroventrálně, ačkoliv to může být i pozice dorzoventrální i jiná (Furuichi, 1987; Vančata a Vančatová, 2002).

3.5. Gravidita a porod

K otěhotnění vede především kopulace v době, kdy je sexuální zduření největší (Tutin 1979; Coe, Connolly, Kraemer a Levine, 1979; Hasegawa a Hiraiwa Hasegawa 1983; Stumpf a Boesch 2005, 2006). Samice potřebuje k zabřeznutí průměrně 7,4 cyklů (Watts, 2007), přičemž většina zabřeznutí vzniká v konsorním vztahu (Stumpf a Boesch, 2006).

Reproduktivnější je podle výzkumu strategie restriktivní před oportunistickou (Tutin, 1979; Hasegawa a Hiraiwa Hasegawa, 1983; Stumpf a Boesch, 2005).

Gravidita trvá průměrně 230 dní (Tutin, 1979; Takasaki, 1985; Vančata, 2003) a interval mezi porody je až 7 let (obvykle 5 až 6). Samice většinou odchází do ústraní, kde porodí (co má dělat, ví samice intuitivně). Porod trvá 1 až 2 hodiny. Samice při poslední fázi tlačení obvykle zaujme pozici na třech, přičemž si ruku nastaví pod sebe, aby do nastavené dlaně mládě zachytila. Po porodu dá mláděti umělé dýchání a olíže mu

tlamičku, aby z ní vysála hleny, odstraní mláděti pupeční šňůru, stiskne prst novorozence zuby (to má účinek asi jako naše poplácání po zadečku) a pozře placentu, která je velice výživná (Fouts, 1997). U matky jsou patrná zvětšená prsa, ze kterých dítě kojí (Vančata, 2003).

Po porodu se samicím vrací cyklická říje a přestože kojí, často kopulují s adolescentními samci stejně jako se samci na nižších a vyšších dominantních pozicích a alfa samcem (Takasaki, Hiraiwa-Hasegawa, Takahata, Byrne a Kano, 1986). Kojení funguje jako přirozená antikoncepce, takže pokud samice kojí, je nepravděpodobné, že by zabřezla. Pokud ale dojde k infanticidě, samice se brzy (po čtyřech až osmi měsících) po ztrátě mláděte stává opět schopnou otěhotnět (Tutin, 1979).

Se zvyšujícím se věkem mláděte se samice začíná více zapojovat do společenského života komunity (Otali a Gilchrist, 2006).

3.6. Paternita

U šimpanzů žijících ve volné přírodě je obtížné rozeznat otce mláděte, protože je obtížné zdokumentovat všechny kopulace, které se ve skupině odehrají. Nicméně ve studii Takenaky a kolektivu (1993) byla potvrzena souvislost mezi postavením samce a počtem mláďat – jedenáct pozitivních testů na otcovství u alfa samce, šest u beta samce a jeden u gama samce (z celkových osmnácti narozených mláďat). Tento fakt staví alfa samce skupiny a další dominantní samce do pozice nejproduktivnějších a zároveň i nejpreferovanějších sexuálních partnerů.

Ve studii Hasegawi a Hiraiwa-Hasegawi (1983) bylo z devatenácti kopulací (v době vrcholné říje samic) osm označeno za úspěšných, přičemž pět ze samic se pářily oportunisticky a zbývající tři byly pod majetnickým dohledem alfa samce. Alfa samec byl tedy otcem nejvíce mláďat – tří od „svých“ samic a dalších dvou díky oportunistickému páření.

3.7. Bonobové

Sexuální život bonobů je velmi pestrý a rozsáhlý. Václav Vančata a Marina Vančatová ve své studii z roku 2002 shrnují dosavadní poznatky: bonobové žijí ve stejných sociálních zřízeních jako jiné druhy šimpanzů. Značně se od členů své podčeledi liší jen v sexuálním chování (pokud nepočítáme jejich vyšší inteligenci a jejich nejbližší genetický vztah k lidem). Stejně tak jako u šimpanze učenlivého mohou v podstatě všechny formy chování přejít v chování agonistické a sociální, u bonoba přechází jakékoliv chování do různých forem chování sexuálního. Tak bonobo řeší například stresové situace sexem. Jejich sexuální chování má proto jasný sociální kontext a motiv.

Kromě řešení stresových situací bonobo kopulací vyjadřuje například dominanci, přátelství anebo usmíření. Není jednoznačně prokázáno, že by měli bonobové orgasmus.

Sexuální chování bonobů se dá rozdělit na reprodukční a nereprodukční (ke kopulacím mimo říji dochází mnohem více než u šimpanze učenlivého). Nereprodukční sexuální chování se rozlišuje na heterosexuální chování a na sexuální kontakty mezi jedinci stejného pohlaví – jak mezi samci tak samicemi.

Sexuální chování mezi stejným pohlavím se vyskytuje velmi často a především se tomu tak děje u samic. Sexuální kontakty u samic mají ve většině případů jasně sociosexuální kontext, takže je dosti problematické hovořit o homosexualitě. Kontakty jsou velmi časté a nejčastěji se jedná o vzájemné tření genitálií (tyto kontakty mají jasně socializační charakter a představují formu zdravení či v dané situaci nahrazují sociální čištění anebo klasické usmiřování po konfliktu). Oproti samicím jsou kontakty mezi samci dosti vzácné a mají často za úkol potvrdit dominanci jednoho z nich. Sexuální chování samců v některých případech imituje kopulaci a je buď dorzoventrální nebo ventroventrální. Výjimkou není ani kopulace mezi nedospělými jedinci.

Při vyhledávání partnera k páření nejsou samice bonobů tak aktivní jako samice šimpanze učenlivého. Je tomu nejspíše proto, že je počet samic ve skupině bonobů menší. Dalším důvodem je i mnohem méně submisivní postavení samic bonobů. V závislosti na menší aktivitě samic jsou aktivnější samci, kteří neodmítají ani páření s ještě nedospělými samicemi. K páření ale velmi často dochází v době mimo ovulaci samic, takže je možné, že sexuální kontakty s nedospělými samicemi mají pouze sociosexuální (tj. nereprodukční) charakter.

3.8. Reprodukční chování

Reprodukční chování je ovlivňováno třemi faktory – genetickým, hormonálním a psychologickým (Allen, 1981). Vztah dominantního postavení hormonů nebo psychologického vlivu je určen genotypem každého druhu.

Rozhodující činitel podmiňující kopulaci byl Beachem (1976) popsán jako atraktivita samic. Tato atraktivita je samičím stimulem, který vyvolává sexuální odpovědi samců. Je rozdělena do tří kategorií – faktory nonbehaviorální, behaviorální a nehormonální:

Nonbehaviorální stimuly, které lákají samce, zahrnují vizuální nápovědy jako například sexuální zduření a stimuly chemické, které pocházejí z vaginální sekrece (ta ovlivňuje olfaktorické a chuťové receptory samců, Beach, 1976).

Behaviorální stimuly slouží k přilákání samců včetně svádění, vítání anebo

prezentace. Tato chování jsou souhrnně nazývána proceptivitou (tj. chování skládající se ze všech samičích projevů, které mají samce nalákat a také mají být odpovědí na žádosti samců, Beach, 1976).

Nehormonální faktory ovlivňující atraktivitu jsou dobře patrné ve chvíli, kdy se jedinec vyjadřuje pro preferenci kopulace s určitým individuem (Beach, 1976).

3.9. Sexuální chování šimpanzů

Sexuální chování šimpanzů žijících v zajetí ovlivňuje mnoho fyziologických i psychologických faktorů. Na rozdíl od samců se samice sexuálním chováním neprojevují do té doby, dokud se jim po pubertě nezačnou zvětšovat a měnit barvu pohlavní orgány a přilehlá anogenitální oblast (Tutin, 1975; Coe, Connolly, Kraemer a Levine, 1979; Emery a Whitten, 2003).

Samice ke konci své puberty (v době, kdy se pro samce stávají atraktivní) obvykle odcházejí od rodné skupiny a připojují se k nové (Fouts, 1997). Preferují oportunistické páření a nejvíce se páří s mladými samci na spodku hierarchického žebříčku. Samice se postupem času (kdy stárnou a mají za sebou první porody) stávají partnerkami starších a výše postavených samců (Takasaki, 1985).

Samice šimpanzů učenlivých jsou během sexuálního chování aktivnější než např. samice bonobů. Samice šimpanze učenlivého iniciují kopulace ve 39 % ze všech kopulačních interakcí a také předvádí iniciační chování na delší vzdálenost než samice bonobů. Samci obou druhů nicméně iniciují kopulační interakce více než samice (Goodall, 1986; Nishida, 1997). Přestože jsou bonobové sexuálně velmi aktivní, šimpanzí samice se pářily průměrně vícekrát než samice bonobů (2,93 za hodinu u šimpanzů oproti 0,37 za hodinu u bonobů). Může to být dáno vysokou proceptivitou namířenou na páření a tím, že se samice poohlížejí po dalším sexuálním partnerovi ještě předtím, než ukončí sexuální interakci se samcem, se kterým se právě páří. Po kopulaci často nechávají svého sexuálního partnera na místě a jdou za jiným samcem, který už na kopulaci se samičí čeká. Tato samičí aktivita způsobuje menší intervaly mezi jednotlivými kopulacemi (Hashimoto a Furuichi, 2006). Fakt, že se samice šimpanzů učenlivých prokazují vyšší proceptivitou a větším počtem kopulací, naznačuje, že z kopulací mají na rozdíl od samic bonobů větší prospěch (Hashimoto a Furuichi, 2006).

U šimpanzích samic můžeme najít tři různé sexuální strategie, které se mezi sebou mohou různě mísit (Tutin, 1979; Hasegawa a Hasegawa, 1983; Stumpf a Boesch, 2005). První z nich je strategie oportunistická, při níž je vidět výrazná promiskuita obou pohlaví. Samice v průběhu zduření pohlavních orgánů vyhledává co nejvíce samců, aby tak

předešla infanticidě (Hasegawa a Hiraiwa-Hasegawa, 1983; Yamagiwa, 1999; Murray, Wroblewski a Pusey, 2007; Watts, 2007). Nakonec – v době před ovulací – si ale vybírá nejvýše postavené samce (Takasaki, 1985; Matsumoto, 1999; Stumpf a Boesch, 2006). V době říje jsou samice při vybírání velmi aktivní a pokud jsou ve vrcholné říji, může mezi nimi nastat konflikt kvůli získávání dominantního samce (Vančata, 2003). Druhá je strategie přivlastňovací, při níž samec dohlíží na to, aby se s danou samicí nikdo jiný kromě něj nepáril (toto musí být ošetřeno samčím vysokým postavením v hierarchii a i tak si samice často najde cestu k jinému (Tomasello a Call, 1997). Najdou se i případy, v nichž se vytvoří konsortní pár = třetí strategie. Konsortní pár se v období samičí receptivity tvoří obvykle s dovolením alfa samce (Vančata a Vančatová, 2002) a od skupiny se vzdaluje i na několik dní (Tutin, 1979; Vančata a Vančatová, 2002). Pro tuto sexuální strategii je specifická fáze dvoření, během níž si samice vybírá mezi samci (Vančata a Vančatová, 2002). V boji o samice pro konsortní vztah většinou vyhrávají dospělí samci před adolescenty (Matsumoto, 1999).

Sexuálního chování samice využívají i ke svému prospěchu (například k získání potravy) a ke zlepšení sociálního postavení (Vančata, 2003; Tomasello a Call, 1997). Avšak známky toho, že by samice svou zvýšenou atraktivitu nabytou zvětšujícím se sexuálním zduřením využívaly při post-konfliktním chování, zjištěny nebyly (Palagi, Palomba a Tarli, 2003). Samci samice v říji sociálně čistí mnohem častěji než v době, kdy v říji nejsou. Tyto čištěné samice jsou pak také častějšími sexuálními partnerkami samců, kteří sociální čištění prováděli (Hemelrijk, van Laere a van Hooff, 1991).

U samic dochází i k synchronizaci cyklu s jinými samicemi ve skupině. Během synchronizace se samicím menstruační cyklus nastaví do jednoho období. K ovulaci pak dochází u všech samic ve stejný čas, což ovlivňuje výběr sexuálních partnerů u obou pohlaví. Pokud k synchronizaci nedochází, není samice spokojená se sociálními benefity. Tím, že je v říji v jiné době než ostatní samice, se snižuje její kompetice o samce, kteří se o jedinou samicí v říji samozřejmě více zajímají (Matsumoto-Oda a kolektiv, 2007).

Současné výzkumy prokázaly, že sexuální chování není jednoznačně spojeno s ovulací – samice prokazují sexuální aktivitu i mimo vrchol ovulačního cyklu, a dokonce i mimo periodu sexuální receptivity (Furuichi, 1987; Watts, 2007).

Pokud samice samce odmítne a ten se s tím nechce smířit a je odhodlán použít násilí, je ostatními členy skupiny zastaven (Vančata, 2003). Ve většině případů ale samice v říji podlehne i brutálnějšímu naléhání samce a volání o pomoc použije jen ve chvíli, kdy se přibližuje alfa samec, který násilníka zastaví (Nishida, 1997). Násilné kopulace jsou známy, ale jsou výjimečné u šimpanzů jakéhokoliv postavení (ve studii Stumpfa a Boesche z roku 2006 se vyskytla pouze v jednom případě a byla navíc neúspěšná, protože

se samici podařilo uniknout ještě před samcovou ejakulací). Samci byli nicméně pozorováni při shánění samic do houfu, pronásledování, obtěžování samic a při agresivitě vůči nim. Vzepření se samci samozřejmě vyvolává nahánění a bití, což často končí zraněním samice. Každopádně samice raději volily riziko nákladů odmítnutí samce, což jasně naznačuje, že mají určitou volbu partnera pro páření. Nízký počet vyskytujících se donucených kopulací autoři vysvětlují společenskými pravidly ve skupině. Vysoká soudržnost šimpanzů komunity vede k velké družnosti. Navíc – samice mohou ovlivnit samcovo postavení ve skupině. Samci, kteří si kopulaci vynucují tak mohou ztratit podporu jak samců, tak samic (Stumpf a Boesch, 2006).

Výzkumy ukázaly i jiné formy nereprodukčního sexuálního chování, jakým je třeba tření šourku u samců (zřídka i šermování penisem), tření zduřenin u samic i projevy masturbace. Masturbace ovšem není zakončována ejakulací (Nishida, 1997; Vančata a Vančatová, 2002).

Samice po kopulaci často (57 %, Nishida 1997) zůstává u sexuálního partnera – odejde jen pár metrů od něj a posadí se. Někdy (17 %, Nishida, 1997) ihned odchází (často kvůli další kopulaci s jiným partnerem). Po páření dochází mezi samcem a samicí i k sociálnímu čištění, přičemž ve většině případů (ve dvanácti z patnácti, Nishida 1997) sociálně čistí samec samici.



Obrázek 2: *Samec bonoba předvádějícího erektovaný penis*
Převzato od Franse Lantinga

3.10. Sexuální strategie

Samčí a samičí reprodukční strategie se od sebe liší. Zatímco samci se snaží oplodnit co nejvíce samic, samice jsou limitovány menším či větším počtem vajíček, menším reprodukčním potenciálem a nepoměrně vyšším rodičovským vkladem do potomka (Tutin, 1979).

S ohledem na sexuální teorii by se měly šimpanzí samice (ostatně jako i všechny

ostatní) pářit s těmi nejlepšími samci, aby tak svým potomkům zabezpečily maximální možnost přežití a následné reprodukce. Přestože jsou šimpanzí samice vnímány jako velmi promiskuitní, jsou tu i silná podezření na to, že by si mohly potenciálního partnera vybírat.

Studie E.G. Tutinové z roku 1979 a studie R. M. Stumpfa a C. Boescha z roku 2005 shrnují dosavadní poznatky o chování a strategiích samic. Stumpf a Boesch navíc nově vznášejí otázku, zda-li promiskuita šimpanzích samic předem vylučuje jejich výběr.

Tutinová ve své studii pracovala s komunitou šimpanzů z Gombského národního Parku v Tanzanii. Tuto skupinu intenzivně studovala po dobu šestnácti měsíců (v rozmezí let 1972 až 1975), přičemž měla k dispozici ještě patnáctiletý výzkum na stejné komunitě od Jane Goodalové a členů the Gombe Stream Research Centre (šimpanzi jimi byli pozorováni od roku 1960). Komunita zahrnovala celkem 41 členů: 17 samců (9 dospělých jedinců, 1 adolescent, 3 juvenilové a 4 infanti) a 24 samic (12 dospělých jedinců, 2 adolescenti, 5 juvenilů a 5 infantů).

Zaměřila se na pozorování devíti receptivních samic, které v průběhu studie prokazovaly sexuální zduření. Bylo natočeno 1137 kopulačních sekvencí, přičemž Tutinová definovala jako kopulaci takovou interakci mezi samcem a samicí, která zahrnovala alespoň jedno vniknutí. Jako dvě různé kopulace byly popsány interakce, během nichž byla alespoň desetiminutová přestávka, kdy spolu samec se samicí nebyli ve styku.

Vzorec páření byl popsán jako flexibilní a Tutinová ho rozdělila na tři již zmiňované typy: oportunistický, přivlastňovací a konsortní.

3.10.1. Oportunistická strategie

Oportunistické páření je nekompetitivní a samice se může pářit se všemi samci ze skupiny. Během 1137 pozorovaných kopulací se jich plných 73 % vyskytlo právě při oportunistickém páření. Na samce tak připadá od 0,03 po 1,14 kopulace za hodinu. Během hodiny se přitom nejvíce pářili juvenilové a adolescenti, poté dospělí jedinci a nejméně dva stárnoucí samci (Tutin, 1979).

Promiskuitní strategie je výhodnější pro mladší jedince a také ty nově příchozí (Takasaki, 1985). Samice, které do skupiny přicházejí, nemají o samcích ve skupině dostatek informací – o jejich postavení, příbuzenských vztazích či síle. Proto se páří s tolika samci, s kolika to je možné (jsou v porovnání s rezidenčními samicemi promiskuitnější – tyto samice jsou za sexuální partnerky vybírány ve více než 50 % případů). Preferují spíše středně a nízko postavené samce (Nishida, 1979). Tento výběr je

ovlivněn i tím, že starší samci a samci na vyšších postech hierarchického žebříčku upřednostňují rezidentní samice (Takasaki, 1985). Alfa samci se například s nově přichozími samicemi páří minimálně (Nishida a Hiraiwa-Hasegawa, 1985), přestože by je mohli monopolizovat (Hasegawa a Hiraiwa-Hasegawa, 1983).

Hypotézu, že samice „používají“ oportunistickou strategii k tomu, aby předešly infanticidě, podporuje mnoho autorů (Tutin, 1979; Nishida, 1979; Hasegawa a Hiraiwa-Hasegawa, 1983; Coe, Connolly, Kraemer a Levis, 1979; Watts, 2007). Je to ideální strategie pro samici, která chce zabránit budoucí infanticidě tím, že se páří s co nejvíce samci, aby nikdo nevěděl, komu náleží otcovství. S infanticidou je spojena většina hypotéz sexuálního výběru. V komunitě (Kesekeleova komunita v Gombe) pozorované pro studii Murraye, Wroblewského a Puseye z roku 2007 (studie probíhala od roku 1964 do roku 2005), v níž se narodilo celkem 112 mláďat, došlo k infanticidě pouze v pěti případech. Je možné, že má infanticida eliminovat budoucí nepřátele útočnickových potomků. To může být aplikováno i na intrasexuální samčí kompetici kvůli páření. Obojí je podloženo tím, že z uvedených případů infanticidy byli oběťmi ve všech případech samci a následně byli snědeni (Yamagiwa, 1999).

3.10.2. Přivlastňovací strategie

Jako přivlastňovací (majetnickou) popsala Tutinová takovou strategii, v níž si samec na krátký čas s receptivní samicí vytvoří vztah a nedovolí jiným samcům (pokud jsou v hierarchii na nižší příčce), aby s ní kopulovali. Samec byl popsán jako přivlastňovací si samici tehdy, pokud se prokázal neodbytnou, speciální pozorností zaměřenou na samici a tato pozornost (v délce minimálně jedné hodiny) byla za hranicí klasického konsortního vztahu. Pozornost je vyjadřována samcovými aktivními pokusy udržovat se samicí co nejbližší kontakt – následovat ji, vést ji nebo opakovaně zírat a čekat na ni.

Ve většině případů bylo přivlastňovací chování mířeno přímo na samici v říji, která věděla, že je toto chování určeno pro ni, a potom také na samici mimo říji, která právě emigrovala z jiné komunity (Tutin, 1979).

Dalším z vypořádaného chování přivlastňovací strategie bylo nedovolování kopulace mezi samcem a „zadanou“ samicí ze strany přivlastňovacího si samce. To bylo prováděno jak aktivně, kdy samec agresivně zaútočil na kopulujícího samce, tak pasivně, kdy samec od pouhého přiblížení k samici zastráhal ostatní samce tím, že se u ní zdržoval (přičemž k 78 % incidentům došlo v době, kdy byla samice ve fázi maximálního zduření). K přerušení kopulace došlo v 70 případech a v 69 z nich u samců, kteří byli v hierarchii na nižším postu než majetnický samec. V šesti ze sedmi neúspěšných přerušení kopulací se samec pokoušel přerušit kopulaci výše postaveného samce (Tutin, 1979).

Efektivita přivlastňovacího si chování jako reprodukční strategie u alfa samce byla ve studii Tutinové (1979) prokázána v průběhu dvou měsíců, během nichž se u samic vyskytlo sexuální zduření. Čtyři samice měly dohromady sedm cyklů a během pěti z nich se alfa samec prokázal majetnickým chováním nasměřovaným na samici s maximálním zduřením. Obě výjimky, během nichž se alfa samec tímto chováním neprojevil, se vyskytly v době, kdy byly dvě samice v říji simultánně, takže si v obou případech přivlastňoval jen starší z daných samic a druhou samici ponechal rivalům.

3.10.3. Konsortní vztah

Poslední ze vzorců – konsortní vztah – vzniká ve chvíli, kdy samec odvádí samici od skupiny (obvykle s vědomím alfa samce – Vančata, 2003), čímž dosáhne exkluzivity při páření. První fáze vytvoření konsortního páru jako specifického sexuálního chování je fáze dvoření. Samotná kopulace se může uskutečnit až po uplynutí několika dnů od vytvoření konsortního páru (Vančata a Vančatová, 2002).

Konsortní chování je charakteristické mnoha vzory chování, které se ukazují v průběhu přivlastňovacích incidentů a jsou namířeny pouze na samice se zduřením. Samec, který ve většině případů konsortní vztah iniciuje, požaduje blízký kontakt se samicí, ale na rozdíl od chování přivlastňovacího rozšiřuje své chování o snahu odvést samici od skupiny. Sami (někdy v doprovodu infantů samice) odcházejí od skupiny i na několik dnů a oba odmítají jakýkoliv jiný doprovod (krom zmiňovaných mláďat) (Tutin, 1979).

Během studie Tutinové se vyskytlo 15 konsortních párů, jejichž životnost trvala průměrně 9,7 dne (v rozpětí od 3 hodin do 28 dnů) a z nichž ve dvanácti případech byla samice alespoň část doby s maximálním zduřením. Ze všech devíti samců ve skupině to bylo jen pět z nich, kdo vytvořili konsortní pár.

Samice s maximálním zduřením jsou ve většině případů obklopeny více samci, což vyvolává u jednotlivých samců problém při iniciaci dvoření. U všech pozorovaných iniciací bylo vyzorováno použití oportunistické strategie: když ostatní samci od samice odešli, daný samec samici rychle odvedl a začal ji sociálně čistit anebo krmit. Konsortní pár vznikl ve chvíli, kdy samice začala spolupracovat a potichu následovala samce. Pokud se v průběhu dvoření samice vrátila zpět ke skupině anebo začala s vokalizací, která přilákala ostatní samce zpátky, konsortní pár se rozpadl.

Po vytvoření konsortního páru (tj. když se pár dostal za souhlasu samice dál od skupiny), se dvojice stěhuje minimálně. Konsortní vztah je charakterizován vysokou frekvencí sociálního čištění (v průměru 14,8 % bdělé doby narozdíl od

normálních 5,3 % sociálního čištění maximálně zduřených samic – Tutin, 1979). Samice ostatně samce sociálně čistí více právě v konsortním páru než ve společenské skupině (Hasegawa a Hiraiwa-Hasegawa, 1983).

Konsortní pár ale vždy nezaručuje páření. Ve studii T. Nishidy z roku 1997, kdy bylo pozorováno 72 konsortních párů, pouze ve 24 z nich došlo ke kopulaci. U samců ve věku od dvanácti do patnácti let, kteří iniciovali konsortní vztah, bylo napozorováno 20 případů z celkových 24 (což je 83 %), kdy byl vztah zakončen pářením, a 28 z 33 (což je 85 %), kdy pářením zakončen nebyl. Mezi oběma případy tudíž nebyl žádný statistický rozdíl.

Data prokázala, že si šimpanzi v tomto vzorci páření vybírají. Například při 27 ze 30 příležitostí si samec vybral starší samici a žádná ze samic (a jen dva z osmnácti samců) neprokázala, že by si při hledání partnera nevybírala. Pozorování malého zlomku životní historie jedinců prokázalo, že preference – jak pozitivní, tak negativní – mezi pohlavími existuje (Hasegawa a Hiraiwa-Hasegawa, 1983; Nishida, 1997; Stumpf a Boesch, 2005).

3.10.4. Výběr strategie

Během dvou let pozorování dvou skupin šimpanzů v Taiském národním parku nasbírali Stumpf a Boesch (2005) přes 2600 hodin dat. Každodenní fokální pozorování se týkalo čtrnácti různě postavených a věkově rozlišených samic v cyklu, které nebyly těhotné. Cílem jejich pozorování bylo nasbírat vzorky od dat každé samice během všech fází sexuálního zduření, které trvalo v průměru 10-12 dnů.

Výsledky studie prokázaly, že samice (navzdory samčímu dominantnímu systému) během sexuálních interakcí se samci zaujímaly jak proceptivní, tak rezistentní chování. Vybíravější byly více ve vrcholné říji, když se blížila ovulace, a ve fázi, kdy pro ně bylo těžší otěhotnět, si vybírali méně. Vysoká proceptivita v období mimo vrcholnou říji dává samicím možnost zvýšit počet sexuálních partnerů. V tuto dobu volí oportunistickou strategii pro minimální risk otěhotnění. Dalších přímých výhod, jako je potencionální podpora, sociální čištění a dále třeba větší přístup k vybrané potravě, je dosaženo také. Samice používají tuto strategii v ranné fázi cyklu, aby se o ně začali samci zajímat a také proto, aby podnítily kompetici mezi samci. Vítěz takových kompetic je pro samice, které zatím dosáhly říje, tím nejlepším partnerem (Stumpf a Boesch, 2005).

Kombinace strategií v době říje i mimo ni nasvědčuje tomu, že samice šimpanzů mohou rozdílné strategie používat za účelem promiskuity a selektivity, čímž se mohou pokoušet ovlivnit to, kdo ze samců bude otcem jejich mláďete. Zároveň to napovídá

tomu, že samice mohou v průběhu cyklu pomocí ovulačních signálů ovlivňovat samcovo chování za účelem zmást či upnout se na paternitu (Stumpf a Boesch, 2005).

Nejvýhodnější pozici pro páření ve skupině má alfa samec. Díky svému postavení dokáže monopolizovat ty nejlepší samice (Tutin, 1979; Hasegawa a Hiraiwa-Hasegawa, 1983; Takasaki, 1985; Yamagiwa, 1999 a další). U ostatních samců záleží na postavení, ale důležitý je i jejich věk, pozornost vůči samicím a předchozí interakce se samicemi.

K dalším zjištěním týkajících se strategie a vzorů páření dospěla dvojice Hasegawa a Hiraiwa-Hasegawa (1983), kteří zkoumali podíl oportunistického a restriktivního páření (pod restriktivní strategii spadá přivlastňovací a konsortní strategie) podle velikosti a rozložení skupiny, věku a postavení samce v hierarchii, věku a říji samice a její životní historii. Studie probíhala v Tanzánii (Mahala Mountains) a během 28 měsíců bylo napozorováno 660 kopulací. Pozorování prováděli na dvou skupinách, z nichž první byla složena z 12 dospělých samců, 40 dospělých samic a 54 nedospělých jedinců obou pohlaví. Druhá skupina byla složena ze dvou dospělých samců, tří dospělých samic a tří nedospělých jedinců.

Dospěli k tomu, že páření je promiskuitnější ve skupině, která je větší a k „dispozici“ je více receptivních samic (poměr promiskuitního páření k celkovému počtu kopulací byl u menší skupiny 73 %, což je méně než ve větší skupině, kde to bylo 93 %). Pokud je ve skupině méně receptivních samic, samci na vysokých hierarchických postech (a především alfa samec) se snaží atraktivní samice monopolizovat. Ostatní samci se pak k samicím mohou přibližovat jen s velkými obtížemi. Pokud se na to ale podíváme z druhé strany, mohou se ve skupině s více receptivními samicemi mladší samci a samci na spodních příčkách hierarchie pářit s těmi samicemi, které nejsou pod dozorem samců na vyšších postech (alfa samec stejně jako samci na vyšších hierarchických postech mohou v tento daný okamžik monopolizovat pouze jednu samici).



Obrázek 3: Šimpanzi bonobo při ventroventrální kopulaci
Převzato od Steve Blooma

Samčí reprodukční strategie (Tutin, 1979)

<u>Konsortní vztah:</u>	Výhody:	Vysoká pravděpodobnost reprodukčních úspěchů
	Náklady:	1) Riziko vnitroskupinových setkávání 2) Riziko vnitroskupinové agrese při návratu – tento risk je variabilní a závisí na stabilitě společenského statutu a délce trvání absence 3) Možnost omezení rozmanitosti, kvality a kvantity potravy 4) Energie, která je zapotřebí k sociálnímu čištění a jiné pozornosti vůči samici
<u>Přivlastňování:</u>	Výhody:	Pravděpodobnost reprodukčního úspěchu je pro alfa samce vysoká, pro ostatní variabilní
	Náklady:	1) Energie potřebná pro ostražitost a pro přerušování pokusů o kopulaci jinými samci

	Náklady:	1) Riziko vnitroskupinového agonismu, vyššího, pokud je doprovázena potomky 2) Možnost omezení rozmanitosti, kvality a kvantity potravy
<u>Přivlastňování:</u>	Výhody:	1) Pokud je alfa samec přivlastňován a preferován samicí, výhody jsou stejné jako u konsortního vztahu 2) Ochrana před nechtěnými nápadníky
	Náklady:	1) Malý výběr těch, kteří se chovají majetnický a navíc pouze alfa samec může dosáhnout monopolizace 2) Jisté riziko útoku přivlastňujícího si samce, pokud se jiný samec pokusí se samicí pářit
<u>Nekompetitivní:</u>	Výhody:	Vystavení se všem samcům v komunitě informuje samici o tom, kdo z nich je dosažitelný pro budoucnost
	Náklady:	1) Žádný výběr ani kontrola nad tím, kdo je odpovědný za oplodnění 2) Omezená efektivita při krmení, pokud je doprovázena větším množstvím samců

3.11. Individuální volba

Ranné studie šimpanzů nedokládají jakékoliv preference partnerů (Nishida, 1968). První přelom přichází se studií „*Chimpanzees of Gombe National Park: 13 years of research*“ van Lawick Goodalové z roku 1975, která Nishidovo tvrzení z roku 1968 vyvrátila svým pozorováním, z něhož zjistila, že samci šimpanzů vytvářejí a udržují konsortní vztahy se samicemi, které jsou v říji, a i s těmi, které v říji nejsou. Dále Tutinová (1975) pouze u jednoho ze čtrnácti samců skupiny neprokázala preferenci partnerky. Nishida (1979) o pár let později svá data přehodnotil a doložil persistentní konsortní vztahy zahrnující samice mimo říji.

3.11.1. Zkušenost samice

Individuální volba samice je podřízena mnoha faktorům. Jedním z nich je i zkušenost se samcem z minulého období. Pokud se samec v předchozím období prokázal agresivně, samice ho odmítá bez ohledu na to, na jakém stupni hierarchického žebříčku je (Nishida, 1979; Vančata, 2003). Samice samce odmítá i v případě, kdy hrozí ještě větší navýšení agrese po odmítnutí. Navíc – samice takového samce odmítá jak v době mimo říji (tzn. v době oportunistické strategie), tak v době říje (Stumpf a Boesch, 2006).

3.11.2. Pozice samce v hierarchii skupiny a jeho věk

Jedním z faktorů ovlivňující jednotlivou volbu samic je místo v hierarchii skupiny. Samice v průběhu zvětšování sexuálního zduření kopulují často a vybírají si samce napříč hierarchickým spektrem, ale v době vrcholné říje si obvykle vybírají vysoko postavené samce (Nishida, 1997; Stumpf a Boesch, 2006; Watts, 2007). Data R. M. Stumpfa a C. Boescha z roku 2006 tuto domněnku (kterou také potvrzuje například studie Takahaty a kolektivu, 1996) přímo nepotvrdila, ačkoliv podle dat byl alfa samec jedné skupiny nejpreferovanější sexuální partner samic během jejich maximálního zduření. Samice v dané studii upřednostňovala spíše samce, kteří se postupně k vyšším příčkám (a v mnoha případech až úplně nahoru) dostali. To znamená, že se podílely na jejich postupu vzhůru. Toto zjištění ale nebylo podloženo adekvátními daty, takže je to pouze podnět pro další bádání. Mimo jiné je podle dat jisté, že mají vysoko postavení samci velké reprodukční úspěchy. Navíc – skupinová struktura, jaká je ta z Taiského parku, s malým podílem samců a samic a s vysokou samičí soudržností, dává samicím více příležitostí pro vyjádření preferencí pro páření než v komunitě, kde je větší počet samců a samice jsou ve větší izolaci (tak jako například u skupin šimpanzů na východě).

Potvrzení dominantní pozice alfa samce v poměru počtu kopulací přináší i studie T. Nishidy z roku 1979: ve skupině šimpanzů z Mahalských hor se z celkového počtu

383 kopulací (napozorovaných v letech 1966 až 1972) alfa samec podílel na 177 z nich, což je plných 46 %. Možnost udržení si takové pozice vychází z průměrného malého množství receptivních samic ve skupině (v průběhu studie průměrně osm samic v říji). Další z autorů, kteří se kloní k této hypotéze, je například Tustinová (1979), Takasaki (1985), Nishida (1997) a Yamagiwa (1999) (korelaci mezi postavením či věkem a pářením Tustinová (1979) nezjistila, ale připouští, že alfa samec skupiny má jisté výhody – přinejmenším možnost monopolizovat samice). Pozice samce pozitivně ovlivňuje i šanci na vytvoření konsortního páru (Matsamoto-Oda a kolektiv, 1999).

Starší samci, kteří nikdy nebyli na vrcholu hierarchického postu, jsou méně preferováni také proto, že nemají ty kvality, které jsou důležité pro dosažení dominance. Také mohou na samice přenést infekci, která se u starých jedinců vyskytuje, a nakonec ani nejsou vhodnými otci, protože se vzhledem k jejich věku pravděpodobně nemůže počítat s jejich budoucí podporou mláďat (Nishida, 1997). Nishida (1997) také našel vyšší poměr odmítání stárnoucích (to se ovšem netýká alfa samců) a vyslovil hypotézu, že by to mohlo být kvůli jejich méně kvalitním spermii.

Dospívající samci jsou samicemi akceptovány většinou jenom tehdy, pokud je jejich matka na vyšší příčce společenského žebříčku než samice, se kterou chce mladý samec kopulovat (Sugiyama a Koman, 1979). Iniciale konsortních vztahů ze strany mladých samců ale samice většinou odmítají. Pokud se dvoří samici dospělý jedinec a adolescent, ve většině případů dá samice přednost právě dospělému samci (Matsamoto-Oda a kolektiv, 1999).

3.11.3. Pozice samice v hierarchii skupiny a její věk

Dalšími faktory ovlivňujícími výběr sexuálního partnera je postavení a věk samice. V době, kdy níže postavené samice nebyly v říji, byly tyto samice vůči níže postaveným samcům proceptivnější, a samice na vyšších hierarchických postech v říji byly proceptivnější pro výše postavené samce. Toto může být ovlivňováno samičí proceptivitou samců stejného stáří, kteří jsou na stejném hierarchickém postu jako samice (Hasegawa a Hiraiwa-Hasegawa, 1983).

Samice, které daly život alespoň jednomu potomkovi, se páří více s dospělými samci, zatímco ty bezdětné si vybírají samce mladší, nedospělé. Mladší samice při páření dávají více přednost mladším, nedospělým samcům, zatímco samice starší si spíše vybírají samce starší a dospělé. Zároveň starší samice kopulují raději se samci na vyšších příčkách hierarchického žebříčku než s těmi na nižších pozicích (Watts, 2007). Restriktivní páření bylo pozorováno většinou u starších samic ve fázi maximální velikosti jejich sexuálního zduření (Takasaki, 1985).

3.11.4. Přítomnost samce

Samice prokazatelně preferují samce, kteří s nimi v rámci skupiny tráví nejvíce času. Tito samci samice sociálně čistí a sdílí s nimi potravu. (Tomasello a Call, 1997; Vančata, 2003). Šimpanzi žijící v divočině jsou s infanty v kontaktu minimálně, ale pokud se samice rozhodne pro konsortní vztah se samcem, získá tím její mládě určité výhody – samec, který sdílí svou potravu se samicí, dá občas něco i jejím potomkům. Samci, kteří jsou v kontaktu se samicemi, mohou samicím a jejich potomkům poskytovat ochranu před jedinci zvenčí a komunikovat s nimi o případných potravních zdrojích (Hemelrijk, van Laere a van Hooff, 1992).

Pokud dojde k sociální interakci mezi samcem a samicí, je to ve většině případů samec, kdo sociálně čistí samici. Není zřejmé, jak je čas sociálního čištění závislý na společenském postavení samce – alfa samec se v celkovém ohledu věnuje sociálnímu čištění samic hodně (zhruba 6,4 % celkového času, kdy samec bdí), u ostatních hierarchických pozic záleží na vztazích samců se samicemi (Kawanaka, 1989).

Přítomnost samce se jeví jako negativní v době, kdy má samice mládě. V této době v blízkosti samce tráví minimum času, aby zabránila případnému ublížení mláděti agresivním samcem (Otalí a Gilchrist, 2006). Toto stranění se samcům je největší v době, kdy se samice stará o mládě – syna (Boesch, 1997). Pravděpodobnost, že se samice přiblíží k samci, vzrůstá společně se vzrůstajícím věkem mláděte (Otalí a Gilchrist, 2006).

3.11.5. Množství samců ve skupině

Počet samců ve skupině je také důležitým aspektem ovlivňujícím vzory páření. Pokud je ve skupině mnoho dospělých samců, musí alfa samec více hlídat „své“ samice a také o ně bojovat s ostatními samci. Samci na nižších hierarchických postech, kteří se těchto bojů neúčastní (jsou to obvykle boje mezi dvěma až třemi nejvýše postavenými samci ve skupině – Tutin, 1979) mají v danou chvíli možnost se pářit. Alfa samec má v tomto úhlu pohledu mnohem horší a těžší pozici ve skupině, kde je více samic v říji, než ve skupině, kde je receptivních samic méně (Hasegawa a Hiraiwa-Hasegawa, 1983).

Celkově vzato frekvence kopulací vzrůstá v závislosti na počtu samců ve skupině (Watts, 2007).

Samci šimpanzů o samice bojují, což je podloženo větší mírou agresivity mezi samci v době, kdy jsou samice v říji (Nishida, 1983; Yamagiwa, 1999).

3.12. Kontrola a iniciace

3.12.1. Kontrola erekce

Samice v říji příležitostně přicházejí k sedícímu samci, zastaví se kousek od něj a dívají se mu mezi nohy na penis, aby zkontrolovaly, zdali má anebo nemá erekci. Pokud samec erekci nemá, brzy od něj samice odejde, pokud ale samec erekci má, zaujmou samice prezentační postoj a někdy si dokonce sednou do jeho klína. Když na toto gesto samec nereaguje, samice začne projevovat svou nelibost například dupáním (Nishida, 1997).

Mladí samci jsou v porovnání s dospělými samci kontrolováni častěji. Staří samci nejsou naopak kontrolováni vůbec (Nishida, 1997).

3.12.2. Prozkoumávání genitálií

Chování, které Nishida (1997) nazývá prozkoumávání genitálií, zdokumentovali i Matsamuto-Oda a kolektiv (2007). V období jednoho roku pozorovali toto chování u skupiny sestávající z 22 samců a 20 samic. Prozkoumávání genitálií adolescentními a dospělými samci popsali jako očíhávání samičí pochvy a anogenitální oblasti, dotýkání se jí prsty a jejich následnému očíhávání (v celkovém ohledu samci používali prozkoumávání nejvíce právě v sexuálním kontextu). Chemické rozbory nepotvrdily jakoukoliv rozdílnost mezi žádným a středním sexuálním zduřením, takže je pravděpodobné, že se samci zajímají především o menstruační krev, která z pochvy v době bez zduření vytéká (Nishida, 1997). Tato hypotéza nicméně potřebuje další rozbory.

Samci takto kontrolují samice v cyklu osmkrát častěji než samice kojící a dvakrát více než těhotné samice. Co se týče samic mimo říji, byly kontrolovány 1,5krát častěji než samice v říji. Prozkoumávání genitálií samic v cyklu prudce narostlo v době kolem sedmi až deseti dnů před maximálním zduřením a poté, jak přicházela ovulace, postupně klesalo (Nishida, 1997).

S prozkoumáváním genitálií je evidentně spojeno i následné sociální čištění samic. Samec, který samici prozkoumával, ji následně začal sociálně čistit v deseti ze čtyřiceti případů a pouze v jednom z těchto čtyřiceti případů následovalo sociální čištění samce samicí (Nishida, 1997).

3.12.3. Iniciace pohlavního styku

Zatímco samice většinou iniciují kopulaci prezentací, samci mají rozsáhlejší rejstřík gest: ukazují erektovaný penis, tleskají dlaněmi, napřáhnou k samici paži, (Allen, 1981), uštípnou list anebo uchopí větev (Nishida, 1975).

Do iniciace pohlavního styku ze strany samice patří i kontrola erekce, kterou jsem popsala v kapitole 3.12.1.

3.13. Funkce zvětšování sexuálního zduření

Hypotézu, že zvětšování sexuálního zduření zvyšuje samičí atraktivitu a tím pádem i zájem samců, podporuje většina předních primatologů (Hasegawa a Hiraiwa-Hasegawa, 1983; Tutin, 1997; Stumpf a Boesch, 2006 a další). V době maximálního zduření jsou kopulace častější než v době jiné velikosti zduření, přestože v této době samice opouštějí od oportunistické strategie a vybírají si samce na nejvyšších postech.

Studie Charlese L. Nunna a kolektivu z roku 2001 se zabývala otázkou, jestli funkce zvětšování sexuálního zduření samic vyvolává u samic intrasexuální kompetici o možnost páření. Vycházeli z hypotéz, které před nimi vyřkli jiní primatologové: že zvětšení sexuálního zduření samic vyvolává soupeřivost mezi samci, takže se samice může upnout k vítězi, který zaručuje ten nejlepší genotyp (Clutton-Brock a Harvey, 1976). Na druhou stranu tu byla hypotéza Hrduho a Whittena z roku 1987, ve které autoři vyslovili myšlenku, že zvětšené sexuální zduření přiláká větší počet samců a tak se zvýší počet možných sexuálních partnerů.

Data je přivedla k závěru, že maximalizované sexuální zduření se zvýšenou kompeticí nesouvisí (ovšem v závěru studie se odvolávají na jiné koncepty a reanalýzu dat). Proti tomu hovoří studie jiných primatologů (Vančata a Vančatová, 2003; Hashimoto a Furuichi, 2006 a další): kvůli možnosti pářit se v době největší možnosti oplodnění se samci na co nejvyšším hierarchickém postu, vznikají mezi samicemi boje o možnost páření právě s tím nejlepším.

3.14. Sexuální výměna

Pokud jsou samice v říji, jsou samci sociálně čištěny častěji než v době mimo říji. Z pohledu samce je znatelná souvislost mezi frekvencí sociálního čištění a kopulacemi se samicemi v říji. Data potvrdila, že byly samice více sociálně čištěny právě těmi samci, se kterými se více pářily. Tento vztah je pravděpodobně způsoben říjí, protože většina sociálního čištění se odehrála v době, kdy byly samice právě v říji. Je pravděpodobné, že samičí sociální čištění samic má přímý vliv na potlačování agresivity samců a snahu samic uprchnout z jejich dosahu. Sociální čištění je tedy pro samce jistou výhodou, ale

nebylo by vhodné použít slova jako „výměna“ či „obchod“ (Hemelrijk, van Laere a van Hooff, 1992).

Nebyl nalezen žádný rozdíl v tendenci samce sdílet potravu se samicemi v říji a mimo říji (Nishida, 1970; Boesch a Boesch, 1989). To se pravděpodobně děje proto, že alfa samec si samice monopolizuje a podobné sdílení potravy či jinou podporu samic ze strany ostatních samců nepřipouští. Je ale možné, že by data ukázala jiné výsledky, kdyby byly striktně pozorovány dyády (Hemelrijk, van Laere a van Hooff, 1992). Proti tomu hovoří hypotézy například M. Tomasella a J. Calla (1997) či V. Vančaty (2003) v nichž autoři zastávají názor, že samci se samicemi v říji potravu sdílí. Navíc je ochraňují a dělí se s nimi o informace ohledně potravních zdrojů.

Autoři studie *Sexual exchange relationships in captive chimpanzees?* – Ch. K. Hemelrijková a kolektiv (1992), se vyslovili pro jasnou nevýhodu samic v říji – dostávaly se do konfliktů častěji právě v této době a k tomu měly od samců méně podpory (autoři předpokládají, že je to kvůli následnému vyhocení série konfliktů s ostatními samci). Nebylo prokázáno, že by v této době (kdy se vyskytuje více konfliktů) byly kopulace vynucovány. Samci vyššího postavení se nepáрили častěji a nebyl nalezen žádný vztah mezi frekvencí kopulování samců a samičím postavením, věkem, a ani se samicí nesdíleli více potravy.

Shromážděná data vyvracejí potvrzené hypotézy mnoha primatologů (Tutin, 1979; Furuichi, 1987; Nishida, 1997; Yamagiwa, 1999 a dalších). Navíc tato data nemusejí být signifikantní, protože autoři analyzovali všechny kopulace během sexuálního zduření samic, z čehož jsou ale jen 4 dny maximálního zduření. Proto také nebyl nalezen žádný vztah mezi počtem kopulací a hierarchickým postem samců (což je podpořeno například studií Hasegawi a Hiraiwi-Hasegawi, 1983; Nishidy, 1997, Yamagiwi, 1999 a dalších). Autoři (Hemelrijk, Laere a van Hooff, 1992) uvádějí, že to může být způsobeno obtížností monopolizovat samice v říji vysoko postavenými samci.

Pokud jde o další výhody samic v říji, mají možnost ke zlepšení svého společenského postavení (Vančata, 2003).

3.15. Incest

Sexuální styk mezi bratrem a sestrou je tabu (Vančata a Vančatová, 2002). V přírodě se opravdu jen nesmírně vzácně páří starší bratr se svou sestrou. Samec si většinou své sestry nevšímá – i přesto, že je nesmírně atraktivní pro ostatní samce ve skupině. Pokud samce jeho sestra přece jenom vzruší, samice se mu snaží vyhnout nebo se mu brání (Fouts, 1997).

E. G. Tutinová (1979) během mnohaletého pozorování skupiny zachytila jen jednu kopulaci mezi matkou a synem. Infanti s matkami běžně kopulují, ale tyto kopulace se vyskytují jen v utěšujícím kontextu (Sugiyama a Koman, 1979).

4. MATERIÁL A METODIKA

4.1. Materiál

4.1.1. Pozorovaná skupina (Kantorová, 2001)

Pozorovaná skupina v ZOO Chester v letech 1999, 2002 a 2003.

Pohlaví	Ontogenetická fáze	Jméno	Datum narození	Místo narození
1,0	4	Boris	1. 1. 1966	z přírody
1,0	4	Wilson	22. 2. 1968	narozen v Chesteru
1,0	4	Nicky	21. 1. 1969	narozen v Chesteru
1,0	4	Friday	6. 2. 1976	narozen v Chesteru
1,0	4	Dylan	9. 4. 1987	narozen v Chesteru
0,1	4	Meg	1. 1. 1947	z přírody
0,1	4	Kate	23. 12. 1970	narozena v Chesteru
0,1	4	Cleo	1. 1. 1971	z přírody
0,1	4	Heidi	30. 6. 1972	narozena v Chesteru
0,1	4	Rosie	29. 1. 1973	narozena v Chesteru
0,1	4	Halfpenny	20. 5. 1975	nar. V Colwyn Bay
0,1	4	Farthing	19. 9. 1975	nar. V Colwyn Bay
0,1	4	Mandy	19. 9. 1977	narozena v Chesteru
0,1	4	Florin	21. 6. 1980	nar. V Colwyn Bay
0,1	4	Kan Kan	14. 11. 1983	narozena v Chesteru
0,1	4	Sarah	16. 10. 1986	narozena v Chesteru
0,1	4	Wanda	24. 9. 1987	narozena v Chesteru
0,1	4	Sally	4. 6. 1988	narozena v Chesteru
0,1	4	Kaylie	24. 9. 1990	narozena v Chesteru
0,1	4	Layla	2. 11. 1990	narozena v Chesteru
0,1	4	Alice	6. 11. 1991	narozena v Chesteru
0,0,1	3b	Whitney	60. 5. 1993	narozena v Chesteru
0,0,1	3b	Zee Zee	15. 2. 1994	narozena v Chesteru
0,0,1	3b	Lizzie	22. 3. 1994	narozena v Chesteru
0,0,1	3a	Holly	12. 12. 1995	narozena v Chesteru
0,0,1	3a	Kiki	10. 2. 1996	narozena v Chesteru
0,0,1	3a	Chrissie	11. 3. 1996	narozena v Chesteru
0,0,1	2	Patti	24. 7. 1997	narozena v Chesteru

Tabulka 1: Složení sledované skupiny: 1,0 – Samec; 0,1 – Samice; 0,0,1 – Mládě

4.1.2. Věkové rozdělení šimpanzů

Vymezení ontogenetických fází (Marván, 2000)

1 – bazální fáze – mládě (infant) (0-1 rok)

Tato fáze je charakteristická vysokou závislostí mláděte na matce a zvýšeným zájmem o jedince ze strany všech členů skupiny. Přibližně do šesti měsíců věku je mládě nepřetržitě u matky a až potom si začíná hrát s ostatními mláďaty. Vysoce je zastoupeno rodičovské a herní chování.

2 – adaptační fáze – výrostek (juvenil) (1-2 roky)

Během této fáze dochází ke změnám ve stravovacích návycích i v chování. Prudce ubývá rodičovského chování a naopak přibývá chování potravního, sociálního a agonistického. Intenzivně se rozvíjí proces učení a jedinec aktivněji prozkoumává a využívá prostředí.

3 – specializační fáze – nedospělý jedinec (adolescent) (2-7 let: do pohlavní zralosti)

Ve specializační fázi se nápadně zvětšuje tělesná velikost a hmotnost zvířat. Nadále se snižuje míra rodičovského chování. Velkou frekvenci mají herní aktivity. V herním chování se objevuje větší míra agresivity. Dochází k nárůstu sociálního a agonistického chování. Sociální a herní aktivity pozvolna získávají sexuální podtext.

Vzhledem k tomu, že k nejmarkantnějším změnám dochází zhruba mezi čtvrtým a pátým rokem, bylo žádoucí rozdělit adolescentní samice ze ZOO Chester do **specializační fáze a** (3-4 roky) a do **specializační fáze b** (5-6 let).

4 – stabilizační fáze – dospělý jedinec (adult) (8 let a více)

Stabilizační fáze se týká dospělých jedinců. Charakteristický je rozvoj sexuálního dimorfismu, ač nikterak výrazného. U samic se objevuje první sexuální zduření a menstruační cyklus postupně nabývá na pravidelnosti. Herní aktivity u dospělých téměř mizí. Vzrůstá úroveň lokomočního, sociálního, sexuálního i agonistického chování.

Byly stanoveny následující kategorie jedinců (Kantorová, 2001):

- Samci – samci ontogenetické fáze 4,
- Samice – samice ontogenetické fáze 4,
- Mláďata – jedinci ontogenetické fáze 2, 3a, 3b

2 – mláďata ontogenetické fáze 2

3a – mládřata ontogenetické fáze 3

3b – mládřata ontogenetické fáze 3

4.1.3. Technické podmínky

Skupina šimpanzů učenlivých (*Pan troglodytes*), která byla snímána na video, je z chesterské ZOO ve Velké Británii. Mají k dispozici venkovní výběh, vnitřní ubikaci a sedm ložnic. Venkovní výběh je ostrov o ploše cca 2000 m². Ostrov pokrývá tráva a jsou tam stromy, jedna kovová konstrukce, kameny a uměle zvýšené oblasti. V jedné z nich je vytvořen tunel. Od návštěvníků je ostrov oddělen vodním příkopem s elektrickým ohradníkem a zábradlím.

Vnitřní prostor je kruhového půdorysu o ploše cca 150 m² a výšce asi 12 m. Skoro celý prostor je zaplněn kovovou konstrukcí o výšce zhruba 11 m, na kterou jsou v různých výškách připevněny dřevěné plošiny. Celý prostor doplňují sítě, pověšené pneumatiky, provazy a termiště (Kantorová, 2001).

4.2. Metodika

4.2.1. Pozorované druhy chování (Vančata, 2003)

Lokomoční chování

Do lokomočního chování je zařazena aktivita spojená s přemísťováním (např. s odchodem z jednoho místa na druhé) a odpočinkem, včetně pozorování a explorační (skaningu) prostředí. Lokomoční chování nemá socializační význam.

Potravní chování

Do potravního chování spadají všechny formy chování během aktivního vyhledávání potravy a činnosti související s manipulací a příjmem potravy. Patří sem tedy všechny behaviorální aktivity, které souvisí s vyhledáváním, sběrem, předzpracováním a zpracováním potravy, a to včetně nástrojového chování. Potravní chování samo o sobě nemá bezprostředně socializační význam, ale úzce souvisí s řadou faktorů sociální struktury. Je ve většině případů „obklopeno“ sociálním a agonistickým, někdy i sexuálním, chováním. To platí zvláště v případě nedostatku potravních zdrojů, v případě roztroušených potravních zdrojů a také v případě lukrativních potravních zdrojů, jako je například maso nebo výrazně preferované typy ovoce.

Sociální chování

Chování vztahující se k udržování pozitivních nebo neutrálních sociálních vztahů ve skupině se souhrnně označuje jako chování sociální. Konkrétně se jedná o sociální kontakty, skupinové chování jedinců včetně sociálního čištění a prezentace anogenitální krajiny jedincům stejného nebo opačného pohlaví při formování a potvrzování hierarchie ve skupině. Patří sem tedy všechny dostředivé nesespecifické typy chování jako je například sociální čištění, vyjadřování přátelství, zdravení, objímání, usmiřování, utěšování, komfortní chování, tetičkovské chování, agregační chování, sociální kopulace a podle všeho i některé nereprodukční heterosexuální a homosexuální chování. Součástí sociálního chování je i takzvané protekční anebo obranné chování zahrnující i chování tetičkovské.

Sociální čištění (grooming) je ritualizovaná forma komfortního chování (čištění těla a srsti), která má jasně sociální význam a také sociální kontext. Jedná se o polarizované chování dvou, výjimečně i většího počtu, jedinců, z nichž jeden čistí srst druhého jedince, případně ho víská nebo s jeho srstí jinak manipuluje. Sociální čištění se odehrává vždy se zjevným souhlasem zúčastněných jedinců. Tento typ chování se uplatňuje jak mezi jedinci stejného pohlaví, tak i mezi samci a samicemi, mezi rodiči a dětmi i mezi staršími a mladšími jedinci. Výše postavený nebo významnější jedinec buď

přijímá nabídku od podřízeného a viská jej, nebo, mnohem častěji, si od níže postaveného jedince nechává čistit srst a viskat. Dominantní jedinec tak uplatňuje a potvrzuje svoje postavení, podřízený jedinec pak potvrzuje nebo zvyšuje svoje postavení ve skupině nebo získává jiné výhody. Specifický význam má sociální čištění mezi samcem s říjnou samicí, mezi dospělým jedincem a mládětem a mezi iniciátorem a obětí konfliktu ve skupině. Sociální čištění má velký význam pro fungování sociální struktury.

Sexuální chování

Sexuální chování je veškeré chování bezprostředně související s kopulací dospělých jedinců. Závažným problémem je zařazení heterosexuálního chování, kdy je samice evidentně mimo říji, některých forem sexuálního chování mezi příslušníky stejného pohlaví, a také autosexuálních aktivit s prokazatelným orgasmem. Je třeba poznamenat, že u většiny druhů primátů nebyl orgasmus nikdy prokázán. Proto se u samců bere jako kritérium dovršeného sexuálního chování ejakulace, u samic podobné kritérium nemáme.

Rodičovské chování

Všechny typy chování objevující se ve vztahu matka-mládě a otec-mládě, včetně péče o mládě a poskytování mateřského mléka, jsou označovány jako chování rodičovské. Vztah otec-mládě lze takto kvalifikovat pouze v případě, je-li biologický otec evidentně znám a samice s ním udržuje sociální relace. V opačném případě se jedná ze strany samce o tzv. tetičkovské chování, tedy chování sociální.

Agonistické chování

Do tohoto chování patří všechny formy chování, jejichž účelem je prosadit resolutním způsobem zejména zájmy jedince, vymezit nebo obhájit osobní teritorium daného jedince, udržet trvání vztahu k jinému jedinci nebo naopak jiného jedince nebo skupinu odradit od kontaktu s daným jedincem, vyjádřit nadřízenost jedince k jinému jedinci nebo skupině jedinců, hájit nebo získat pro sebe či skupinu potravní zdroje, hájit či monopolizovat samici, hájit svoje nebo jiná mláďata ve skupině, hájit teritorium skupiny nebo říjné samice ve skupině, bránit se napadení, útočit na predátora nebo na jinou skupinu primátů a dalších potencionálních konkurentů, kteří ohrožují životy, zájmy nebo teritorium dané skupiny.

Do tohoto chování nepatří zdaleka jen agresivní či brutální formy chování, ale velmi široká škála chování jako jsou hrozby, předvádění, odpuzovací rituály, teritoriální chování, honičky a wrestling, agrese a záměrná zranění, kanibalismus, a také zabíjení

mláďat, infanticida. Agonistické chování je v mnoha případech úzce propojeno s chováním sociálním či sociosexuálním a v mnoha případech je přísně kontextuální. Znamená to tedy, že i typicky sociální formy chování mohou v daném kontextu mít agonistický význam – například to může být výzva nebo konfrontace.

Herní chování

Herní chování zahrnuje nejrůznější manipulační aktivity, skupinové hry, honičky, předvádění se a soutěžení ve skupině, ale i hru samotářskou. Mnohdy herní chování imituje některé formy sociálního chování a ještě častěji pak různé formy neagresivního agonistického chování, včetně karikovaných agonistických rituálů.

4.2.2. Fáze reprodukčního cyklu

Samice jsem rozdělila na tři skupiny: 1. se zduřením, 2. bez zduření, 3. po menopauze.

Za samice se zduřením byly považovány všechny samice, na kterých jsem upozorovala alespoň částečné sexuální zduření (jak počátek, střed s maximem, tak konec). Samice bez viditelného zduření jsem označila jako samice bez zduření.

Jediná samice po menopauze, která byla ve skupině, byla od ostatních samic lehce rozpoznatelná (s určením mi pomohla Mgr. Vančatová na základě její zkušenosti se skupinou).

4.2.3. Natáčení videa (Kantorová, 2001)

V ZOO Chester probíhalo pozorování v roce 1999, 2002 a 2003. Natáčeli: Richard Marvan (1999), Jana Kantorová (1999), Hana Rejlková (2002-2003).

Natáčení v ZOO Chester probíhalo od 10. do 17. hodiny, což je doba, kdy byli šimpanzi viditelní venku ve výběhu nebo ve vnitřní ubikaci (mimo tuto dobu byli zavřeni ve svých ložnicích). Autoři natočeného materiálu zabírali vytipovaného jedince po dobu minimálně patnácti minut (tzv. fokální pozorování – Altmann, 1974). V případě, že byl kontakt s jedincem přerušen, byl přerušen i záznam a pokud přerušeni přesáhlo více jak 15 minut, byl záznam zrušen. V rámci natáčení jednoho jedince byli často pozorováni i jiní, a zahájení pozorování těchto jedinců bylo zaznamenáno, aby se po pozorování prvního jedince mohlo plynule přejít na druhého a dodržel se určený čas minimálně patnácti minut pozorování. K videozáznamu byly připojeny i zvukové komentáře autorů popisující jak pozorované jedince (jméno, věk a příbuzenské vztahy), tak jejich chování.

4.2.4. Systém pozorování

Pozorování videozáznamů vycházelo z metody fokální pozorování („focal sample method“ – Altman, 1974). Střídavě jsem pozorovala natočené jedince po dobu patnácti minut. Pokud bylo pozorování delší, ukončila jsem pozorování po patnácti minutách. Pokud pozorování dosáhlo třiceti minut, považovala jsem ho za dvě patnáctiminutová pozorování.

Pozorovanou aktivitu jedinců jsem zaznamenávala do předem připravených šablon. Šablona měla kolonku pro každý typ sledovaného chování a v případě výskytu (nebyl brán ohled na čas) tohoto chování to bylo na příslušné místo zaznamenáno. Jedinci byl připsán další záznam až ve chvíli, kdy své chování změnil – to jsem pak zaznamenala do jiné kolonky. Příklad vedení záznamů je uveden v příloze 7.

Kromě šablony jsem u každého pozorování využívala poznámky. Zapisovala jsem důležité nuance v interakci jedinců a příčiny změn v chování. Pozorování jsem zaměřila na interakce samic se samci – obzvláště na to, kdo koho sociálně čistí, jak dlouho sociální čištění trvá, kdo je iniciátor sociálního čištění a na sexuální chování (např. prezentaci a kopulaci).

Bylo provedeno celkem 110 pozorování na deseti samicích, z nichž byly tři bez sexuálního zduření, šest se sexuálním zduřením a jedna v menopauze. Celkem jsem zaznamenala 583 jednotlivých projevů (sociální chování, potravní chování, lokomoční chování, ostatní chování – sexuální, herní, rodičovské a agonistické)

4.2.5. Hypotézy

- Chování šimpanzích samic se v různých fázích reprodukčního statutu mění.
- Chování šimpanzích samic se v průběhu menstruačního cyklu mění.
- Samci se samicím, které mají sexuální zduření, věnují více než samicím bez zduření a iniciují sociální čištění aktivněji, než by tak činili v době, kdy samice není v říji.

4.2.6. Metodika hodnocení výsledků

Vycházela jsem z hypotézy, že se chování samic v průběhu menstruačního cyklu (a reprodukčního statutu) mění a samci je v říji více sociálně čistí. To jsem chtěla otestovat za základě získaných pozorování.

Díky nasbíraným datům jsem mohla statisticky zkoumat pouze první ze zamýšlených hypotéz, která zní: Chování šimpanzích samic se v různých fázích

reprodukčního statutu mění. U ostatních hypotéz jsem došla k určitým tendencím, které šimpanzi prokazují. Přesnější závěry ale potřebují další zkoumání.

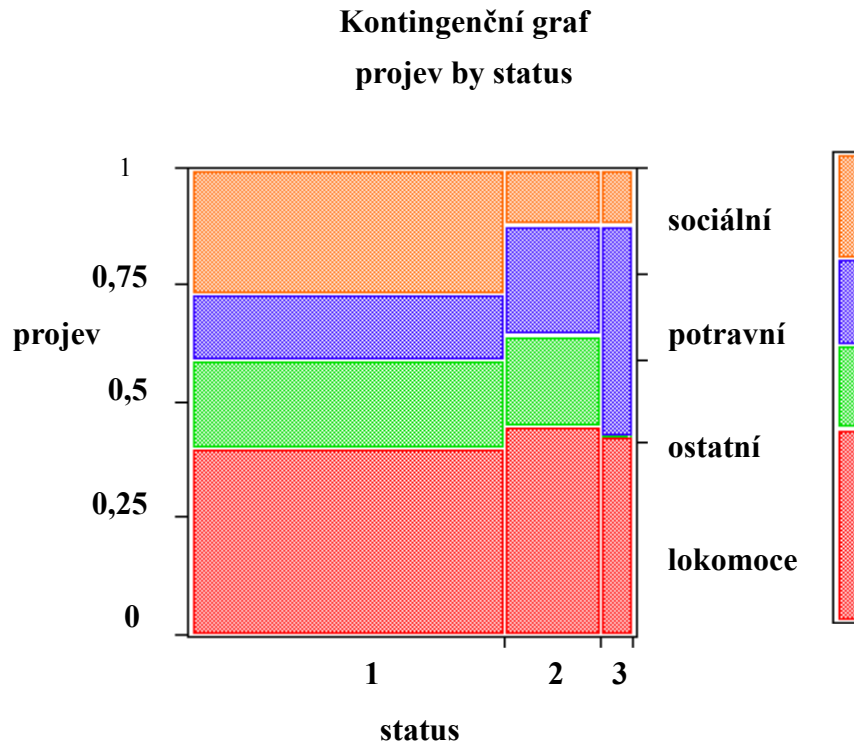
Data k hypotéze „Chování šimpanzích samic se v různých fázích reprodukčního statutu mění“ byla zpracována v programu OpenOffice.org Calc, JMP a vyhodnocována χ^2 testem. Prvním krokem bylo udělat test jednotlivých efektů. Druhým krokem bylo zpracování kontingenčního grafu.

5. VÝSLEDKY

5.1. Chování šimpanzích samic v různých fázích reprodukčního statutu

Test jednotlivých efektů při výsledku ($\chi^2_6 = 26,96$, $P < 0,001$) průkazně prokázal, že

statut reprodukčního cyklu samic ovlivňuje jejich chování.



Kontingenční graf: *Status* – 1 = samice se zduřením, 2 = samice bez zduření, 3 = samice v menopauze

Projevy – sociální chování, potravní chování, ostatní (sexuální chování, hrací chování, agonistické chování, rodičovské chování), lokomoční chování

Samice se zduřením (tj. samice v říji) v porovnání se samicemi mimo období říje i se samicí v menopauze se sociálně projevují mnohem více. V porovnání se samicemi obou odlišných statutů je menší podíl na potravním chování a v porovnání se samicemi mimo říji se stejným poměrem projevuje chováním, které jsem označila jako ostatní (sexuální, hrací, agonistické a rodičovské). Rozdíl v lokomoci je minimální (naznačuje větší podíl tohoto chování u samic mimo období říje).

U samice v menopauze vybočovalo obzvláště potravní chování, které se u samice objevilo zhruba v polovině ze všech projevů. Vůbec se u ní neobjevovalo tzv. ostatní chování (sexuální, hrací, agonistické a rodičovské).

5.2. Chování šimpanzích samic v průběhu menstruačního cyklu

Samice v říji projevovaly zřetelně větší zájem o samce. Ke kopulacím docházelo většinou ve fázi maximálního sexuálního zduření. Chování samic směřuje k výběru pohlavních partnerů.

Samice mimo říji udržovaly sociální kontakt spíše s ostatními samicemi a mláďaty. Naopak samice v říji vyhledávaly přítomnost samců, sociálně je čistily a zároveň jimi byly sociálně čištěny. Tento jev koresponduje s následující hypotézou.

Tyto závěry je potřeba podložit dalším pozorováním.

5.3. Chování samců

Tato hypotéza není podložena statistickými daty, ale byly jasně patrné tendence, během nichž se samci věnovali samicím se sexuálním zduřením více než samicím bez zduření. K sociálnímu čištění ze strany samce docházelo pouze v době, kdy byla samice v říji. Zároveň samice se sexuálním zduřením trávily se samci více času, takže byla oboustranná interakce v této době mnohem větší než v době mimo říji.

Tyto závěry je potřeba podložit dalším pozorováním.

6. DISKUZE

Vycházela jsem z hypotézy, že se chování samic v průběhu menstruačního cyklu (a reprodukčního statutu) mění a že pokud jsou samice v říji, samci je více sociálně čistí. To jsem chtěla doložit pozorováním. Své výsledky ale mohu statisticky doložit jen u jedné hypotézy, u ostatních je zapotřebí dalšího zkoumání. Každopádně se v chování prokázaly určité tendence, které hypotézy podporují.

Největší překážkou byl malý vzorek dat, který neumožňoval provést více než jediný statistický test (chí kvadrát test a z něho plynoucí kontingenční graf). Při dalším zkoumání chování šimpanzích samic by bylo dobré zaměřit se především na tyto aspekty:

- provést dostatečný počet pozorování, abych s nimi mohla statisticky pracovat
- pozorovat samice v průběhu několika cyklů, abych mohla doložit změnu v jejich chování a ne pouze globální rozdíly mezi samicemi v říji a mimo říji (každá samice je unikátní a sumarizovat se dá pouze po pozorování většího vzorku jedinců)
- zajímat se o další aspekty ovlivňující říji samic (potrava, klima)
- zdokumentovat fáze menstruačního cyklu (především začátek a konec ovulace)
- zdokumentovat a porovnávat fáze sexuálního zduření
- porovnat více skupin šimpanzů (nejlépe jednu s více jedinci a druhou s méně jedinci)

Cílem mé práce bylo zjistit, zda se sexuální chování samic v průběhu menstruačního a reprodukčního cyklu mění a jak se změna chování odráží v interakcích se samci. Většina primatologů se shodla v tom, že se chování samic opravdu mění. Ovlivňuje ho stáří samice, fáze menstruačního a reprodukčního cyklu i její postavení v hierarchii skupiny (Coe, Connolly, Kraemer a Levine, 1979; Furuichi, 1987; Allen, 1981; Nishida, 1997; Matsamoto-Oda a kolektiv, 1999; Stumpf a Boesch, 2006; Watts, 2007).

Moje pozorování tuto shodu potvrzuje, přestože z něj nemůžu doložit, jak se chování mění. Výzkumy ale prokázaly, že v závislosti na zvětšování sexuálního zduření samic se samice stávají vybíravější co se týče partnerů a také kopulují častěji než v jiných fázích menstruačního cyklu. Maximum přichází v bodě maximálního zduření, kdy je samice pro samce nejatraktivnější a má největší šanci zabřeznout – v tuto dobu si vybírá ty nejlepší samce ve skupině, čímž se snaží ovlivnit výběr otce pro svého ještě

nezplozeného potomka. Výběr je samozřejmě ovlivněn i volbou samce, který se ne vždy chce s danou samicí pářit (Tutin, 1979, Nishida, 1997, Stumpf a Boesch, 2006).

V době sexuálního zduření se samice více zajímá o samce a taktéž samci jsou v interakci se samicemi více (Coe, Connolly, Kraemer a Levine, 1979; Furuichi, 1987; Allen, 1981; Matsamuto-Oda a kolektiv, 1999; Watts, 2007). Například k sociálnímu čištění iniciovanému ze strany samce dochází převážně v tuto dobu (Hemelrijk, van Laere a van Hooff, 1992; Nishida, 1997). Toto chování mohu potvrdit svým vlastním pozorováním. Samice se sexuálním zduřením byly často sociálně čištěny samcem, naopak samice bez zduření samci nikdy sociálně čištěny nebyly. Stejně tak ani samice bez zduření nikdy samce sociálně nečistily a naopak samice se sexuálním zduřením byly v této interakci se samcem často. Můj dojem je podporován i sociálním chováním šimpanzů – samice se v době mimo říji zdržovaly spíše o samotě anebo s jinými samicemi a mláďaty. K interakcím mezi pohlavími docházelo tedy především v době samičí říje.

Sexuální strategie

Sexuální strategie se dají rozdělit na dvě skupiny – oportunistickou a restriktivní.

Oportunistická strategie je taková strategie, během níž se samice páří během celého menstruačního cyklu se všemi samci a kopulace se objevují napříč věkovým i pozičním polem. Je to strategie velkých skupin s mnoha receptivními samicemi, v níž mají šanci pro kopulaci nejen vyspělí a dominantní samci, ale i mladší a nedospělí. V rámci této strategie se páří i mladé, bezdětné a nově přichozí samice.

Restriktivní strategie se objevuje obzvláště u malých skupin s malým počtem receptivních samic. Samice monopolizuje především alfa samec, ale možnost k páření dostávají i další samci na vysokých příčkách hierarchického systému a spojenci alfa samce. Mladší a nově přichozí samice jsou většinou odmítány – reprodukci mají zajištěny spíše starší samice (které odchovaly alespoň jednoho potomka) a samice rezidentní. Ke kopulacím tu dochází převážně v době ovulace (Hasegawa a Hiraiwa-Hasegawa, 1983, Nishida, 1997; Stumpf a Boesch, 2006).

Samci, kteří jsou samicemi preferováni, nabývají v porovnání s jinými samci většího úspěchu při páření (Tutin, 1979; Nishida, 1997; Stumpf a Boesch, 2005). To naznačuje, že volba samic je efektivní a je důležitým komponentem sexuálního výběru. Postavení samce i samice, jejich věk, velikost skupiny a ovulační fáze – to vše evidentně ovlivňuje proceptivní úspěch. Samice díky své volbě a střídání strategií v průběhu menstruačního cyklu dokáže ovlivnit otcovství svého mláděte, což je mimořádně důležité obzvláště proto, že jsou vůči samcům podřízené. Samičí promiskuita naznačovala

nedostatek selektivity, ale po bližším zkoumání vyšlo najevo, že samice sledují komplexní strategii vedoucí k oplodnění vybraným samcem. A tato strategie je zdá se úspěšná (Stumpf a Boesch, 2005).

Alfa samec je jediný ze samců, který je schopen monopolizovat samice pomocí přivlastňovacího chování. Díky tomu je schopen získat výhody konsortního vztahu, aniž by do tohoto vztahu cokoliv vkládal (Tutin, 1979; Hasegawa a Hiraiwi-Hasegawa, 1983; Takasaki, 1985; Yamagiwa, 1999 a další). Pokud někdo jiný než alfa samec vstoupil do tohoto majetnického vztahu, ne vždy se pokusil přerušit páření „své“ samice s jiným samcem a to ani v případě, že to byl samec na nižší příčce hierarchického žebříčku, než byli oni sami (na rozdíl od alfa samce, který si monopolizované samice dokáže ve většině případů ohlídat) (Hasegawa a Hiraiwi-Hasegawa, 1983). To naznačuje, že majetnické chování alfa samce může sloužit jinak než majetnické chování jiných samců. Zatímco pro alfa samce je přivlastňování samo o sobě reprodukční strategií, pro ostatní samce je to pouze cesta k formování konsortního vztahu – pomocí udržování blízkého kontaktu se samicí ve skupině je samec schopen využít každé příležitosti k navázání konsortního vztahu.

Přestože má každý samec i samice určitý potenciál pro praktikování jisté sexuální strategie, na tom, jaká strategie bude použita, závisí momentální věk, fyzická kondice, postavení v hierarchii a sociální faktory ve skupině (jako je například stabilita dominantního postu, přítomnost alfa samce anebo existence speciálního vztahu mezi samcem a samicí vzniklého při předchozích interakcích).

V ZOO Chester se pářili převážně dominantní samci se staršími samicemi, což potvrzuje dosavadní zkoumání vyplývající z literární rešerše.

Individuální volba

Behaviorální mechanismy dovolují samicím jistý stupeň genetického výběru a fakt, že neúměrně vyšší počet zplodění se vyskytuje během konsortního vztahu, napovídá tomu, že tyto mechanismy pracují úspěšně (Stumpf a Boesch, 2006). Množství aspektů samičích reprodukčních fyziologických funkcí předpokládají vytvoření zkušenosti se všemi samci z komunity, se kterými by chtěla zabřeznout: dlouhé období sterility v průběhu adolescence, následné první cykly, které jsou obvykle bez ovulace, a potom říje o zhruba devět dní dříve než ovulace (Fouts, 1997).

Samci mají na sexuální partnerky v podstatě stejné nároky jako samice – společenské postavení v komunitě, věk, rezidentnost, i to, jestli už mají potomka. Největším lákadlem je ale pro samce velikost sexuálního zduření – maximum kopulací se odehrává právě v době, kdy sexuální zduření samic dosahuje vrcholu (Coe, Connolly,

Kraemer a Levine, 1979; Furuichi, 1987; Allen, 1981; Matsamoto-Oda a kolektiv, 1999; Watts, 2007). Samci z chesterské ZOO preferovali samice s maximálním zduřením, třebaže byl počet kopulací v době mého pozorování minimální.

Menopauza

Reprodukční cyklus samic není dosud detailně prozkoumán. Dobře zdokumentována jsou období mládí, puberty a dospělosti, během nichž se u samic začíná objevovat a následně se plně rozvine sexuální zduření, které signalizuje samičí plodnost, receptivitu a ohlašuje ovulaci a menstruaci. To vše se odehrává u samic od 13 do 45 let.

Menopauza, která je spojena se stářím samic, nebyla u primátů dosud prokázána. Je to nejspíše proto, že se samice v přírodě menopauzy nedožívají (navíc je u jedinců narozených v přírodě poměrně těžké určit věk), tudíž nemohla být tato reprodukční fáze patřičně zdokumentována. V zajetí mají ale jiné podmínky pro život, které jim umožňují dožít se vyššího věku (pocit bezpečí v rámci komunity, pravidelná a hodnotná strava, lékařský dohled). Například Meg, pozorovaná samice z chesterské ZOO, se narodila 1. 1. 1947 a dnes je jí 60 let. Za několik let, během kterých ji pozorujeme, u ní nebylo zpozorováno sexuální zduření a menstruace. Z toho vyvozujeme hypotézu, že se samice mohou dožít menopauzy (nereprodukčního období ve stáří). Je ale zapotřebí dalšího zkoumání.

7. ZÁVĚR

Ve své práci jsem chtěla prokázat tyto hypotézy:

- Chování šimpanzích samic se v průběhu menstruačního cyklu mění.
- Chování šimpanzích samic se v různých fázích reprodukčního statutu mění.
- Samci se samicím, které mají sexuální zduření, věnují více než samicím bez zduření a iniciují sociální čištění aktivněji, než by tak činili v době, kdy samice není v říji.

Tato práce měla shrnout a zdokumentovat změny v chování šimpanzích samic v průběhu menstruačního a reprodukčního cyklu. Pomocí svého statistického testu a zkoumání jsem mohla ověřit jen poslední ze zmiňovaných hypotéz: „Chování šimpanzích samic se v různých fázích reprodukčního statutu mění.“ Bylo prokázáno, že se samice před menopauzou chovají jinak než po menopauze. Při analýze dat byl využit chí kvadrát test a z něj plynoucí kontingenční graf.

Pro ověřování dalších hypotéz jsem neměla dostatek dat, ale podle prostudované literatury a mého pozorování je patrné, že samice mají tendenci své chování v průběhu cyklu měnit. Dále bylo s pomocí literární rešerše prokázáno, že se samci samicím, které jsou v říji, věnují více a také je více sociálně čistí.

8. SEZNAM LITERATURY

- Allen, M.**, (1981): Individual Copulatory Preference and the „Strange Female Effect“ in a Captive Group-living Male Chimpanzee (*Pan troglodytes*). *In: Primates*, 22(2): 221-236
- Altmann, J.**, (1974): Observational study of behavior: sampling methods. *In: Behaviour*, 49: 227–267.
- Beach, F. A.**, (1976): Sexual attractivity, proceptivity and receptivity in female mammals. *In: Hormonal Behavior*, 7: 105-138.
- Boesch, Ch.**, (1997): Evidence for dominant wild female chimpanzees investing more in sons. *In: Animal Behavior*, 54: 811-815.
- Boesch, Ch., Anderson, D. P., Nordheim, E. V.**, (2006): Environmental factors influencing the seasonality of estrus in chimpanzees. *In: Primates*, 47: 43-50.
- Clutton-Brock, T. H., Harvey, P. H.**, (1976): Evolutionary rules and primate societies. *In: Growing points in ethology*. Eds. Bateson, P. P. G., Hinde, R. A., Cambridge University Press; 195-237.
- Coe, Ch. L., Connolly, A. C., Kraemer, H. C., Levine, S.**, (1979): Reproductive Development and Behavior of Captive Female Chimpanzees. *In: Primates*, 20(4): 571-582.
- Emery, M. A., Whitten, P. L.**, (2003): Size of sexual swellings reflects ovarian function in chimpanzees (*Pan troglodytes*) *In: Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54: 340-351.
- Fouts, R., Mills, S. T.**, (1997): *Nejbližší příbuzní*. Mladá fronta, Praha.
- Furuichi, T.**, (1987): Sexual Swelling, Receptivity, and Grouping of Wild Pygmy Chimpanzee Females at Wamba, Zaire. *In: Primates*, 28(3): 309-318.
- Galloway, A., Morbeck, M. E., Zihlman, A. L.**, (1996): Sex differences in the Vertebral Column of Gombe Chimpanzees. *In: Primates*, 37(4): 443-455.
- Goodall, J.**, (1963): Feeding behavior of wild chimpanzees: a preliminary report. *In: Symp. Zool. Soc. London*, 10: 39-48.
- Goodall, J.**, (1968): The behavior of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *In: Animal Behaviour Monographs*, 1: 161-311.
- Goodall, J.**, (1975): Chimpanzees of Gombe National Park: 13 years of research. *In: I. Eibesfeldt (Ed). Hominisation und Verhalten*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. pp. 74-136.
- Goodall, J.**, (1986): *The chimpanzees of Gombe*. Harvard University Press / Belknap, Cambridge, Mass.

- Hasegawa T., Hiraiwa-Hasegawa M.,** (1983): Opportunistic and Restrictive mating among Wild Chimpanzees in the Mahale Mountains, Tanzania. *In: J. Ethol*, 1: 75–85.
- Hashimoto, Ch., Fuichi, T.,** (2006): Comparison of behavioral sequence of copulation between chimpanzees and bonobos. *In: Primates*, 47: 51-55.
- Hemelrijk, Ch., Laere, G., J. van, Hooff, J. A.R.A.M. van,** (1992): Sexual exchange relationships in captive chimpanzees? *In: Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30: 269-275.
- Horvat J. R., Kraemer, H. C.,** (1982): Behavioral Changes During Weaning in Captive Chimpanzees. *In: Primates*, 23(4): 488-499.
- Hrdy, S. B., Whitten, P. L.,** (1987): Patterning of Sexual Activity. *In: Primate Societies*, eds. B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, and T. T. Struhsaker. University of Chicago Press.
- Itoh, N., Nishida, T.,** (2007): Chimpanzee grouping patterns and food availability in Mahale Mountains national Park, Tanzania. *In: Primates*, 48: 87-96.
- Jacobsen, J.,** (1991): *Photoscale-2*. Arcata, Californie.
- Kantorová, J.,** (2001): *Chování šimpanzů (Pan troglodytes) v zajetí se zvláštním zaměřením na jejich lokomoci*. Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta, MU, Brno.
- Kawanaka, K.,** (1989): Age differences in Social Interaction of Young Males in a Chimpanzee Unit-group at the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *In: Primates*, 30(3): 285-305.
- Marván R.,** (2000): *Srovnání vzorců lokomoce a chování u šimpanzů žijících v zajetí*, pp. 46-49. Diplomová práce, Pedf UK, Praha.
- Matsumoto-Oda, A.,** (1999): Female choice in the opportunistic mating of wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) at Mahale. *In: Behavioral Ecology and Sociobiology*, 46: 258–266.
- Matsumoto-Oda, A., Kamai, M., Hayaki, H., Hosaka, K., Hunt, K. D., Kasuya, E., Kawanaka, K., Mitani, J. C., Takasaki, H., Takahata, Y.,** (2007): Estrous cycle asynchrony in wild female chimpanzees, *Pan troglodytes schweinfurthii*. *In: Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61: 661-668.
- Matsumoto-Oda, A., Katsukake, N., Hosaka, K., Matsukake, T.,** (2007): Sniffing behaviors in Mahale chimpanzees. *In: Primates*, 48: 81-85
- Mitani, J. C.,** (2006): Demographic influences on the behavior of chimpanzees.

In: Primates, 47: 6-13.

- Murray, C. M., Wroblewski, E., Pusey, A. E.** (2007): New case of Intragroup Infanticide in the Chimpanzees of Gombe National Park. In: *Int. Journal of Primatology*, 28(1).
- Nishida, T.**, (1968): The social group of wild chimpanzees in the Mahali Mountains. *In: Primates*, 9: 167-224.
- Nishida, T.**, (1970): Social behavior and relationship among Wild Chimpanzees of the Mahali Mountains. *In: Primates*, 11:47-87.
- Nishida, T.**, (1979): The social structure of chimpanzees of the Mahali Mountains. *In: The Great Apes. Perspectives on human evolution*, vol. 5.
- Nishida, T.**, (1997): Sexual behavior of adult male chimpanzees of the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *In: Primates*, 38: 379–398.
- Nishida, T., Hiraiwa-Hasegawa, M.**, (1985): Responses to a Stranger Mother-Son Pair in the Wild Chimpanzee: A Case Report. *In: Primates*, 26(1): 1-13.
- Nunn, Ch. L., Schaik, C. P. van, Zinner, D.**, (2001): Do exaggerated sexual swellings function in female mating competition in primates? A comparative test of the reliable indicator hypothesis. *In: Behavioral Ecology*, 12(5): 656-654.
- Otali, E., Gilchrist, J. S.**, (2006): Why chimpanzee (*Pan troglodytes schweinfurthii*) mothers are less gregarious than nonmothers and males: the infant safety hypothesis. *In: Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59: 561-570.
- Palahi E., Palomba, R., Tarli, S. B.**, (2003): Does sexual swelling affect post-conflict behaviour in chimpanzee females? *In: Folia Primatol*, 75: 385–414
- Stumpf, R. M., Boesch, C.**, (2005): Does promiscuous mating preclude female choice? Female sexual strategies in chimpanzees of the Tai Forest, Côte d'Ivoire. *In: Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57: 511–524.
- Stumpf, R. M., Boesch, C.**, (2006): The efficacy of female choice in chimpanzees of the Tai Forest, Côte d'Ivoire. *In: Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60: 749–765.
- Sugiyama Y., Koman, J.**, (1979): Social structure and dynamics of Wild Chimpanzees at Bossou, Guinea. *In: Primates*, 20(3): 323-339.
- Takahata, Y., Ihobe, H., Idani, G.**, (1996): Comparing copulations of chimpanzees and bonobos: do females exhibit proceptivity or receptivity? *In: McGrew, Marchant, Nishida: Great ape societies*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 146–155.
- Takasaki, H.**, (1985): Female life history and mating patterns among the M group

- chimpanzees (*Pan troglodytes*) in Mahale National Park, Tanzania. *In: Primates*, 26: 121–129.
- Takenaka, O., Kawamoto, S., Usono, T., Arakawa, M., Takasaki, H., Takenaka, A.,** (1993): Chimpanzee Microsatellite PCR Primers Applied to Paternity Testing in a Captive Colony. *In: Primates*, 34(3): 357-363.
- Tomasello, M., Call, J.,** (1997): *Primate cognition*. Oxford University Press.
- Tutin, C. E. G.,** (1975): Sexual behavior and mating patterns in a community of wild chimpanzees. Ph.D. dissertation, University of Edinburgh.
- Tutin, C. E. G.,** (1979): Mating Patterns and Reproductive Strategies in a Community of Wild Chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *In: Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6: 29–38.
- Tutin, C. E. G.,** (1999): Fragmented Living: Behavioural Ecology of Primates in a Forest Fragment in the Lopé Reserve, Gabon. *In: Primates*, 40(1): 249-265.
- Tutin, C. E. G., McGrew, W. C., Baldwin, P. J.,** (1983): Social Organization of Savanna-dwelling Chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, at Mt. Assirik, Senegal. *In: Primates*, 24(2): 154-173.
- Vančata, V.,** (2003): *Primatologie*. PedF UK, Praha.
- Vančata, V., Vančatová, M.,** (2002): *Sexualita primátů*. Nadace Universitas Masarykiana, Masarykova Universita v Brně, Edice Scientia: Panoráma biologické a sociokulturní antropologie. Nakladatelství a vydavatelství Nauma v Brně, Brno.
- Watts, D. P.,** (2007): Effects of male group size, parity, and cycle stage on female chimpanzee copulation rates at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *In: Primates*, 48: 222-231.
- Yamagiwa, J.,** (1999): Socioecological Factors Influencing Population Structure of Gorillas and Chimpanzees. *In: Primates*, 40(1): 87-104.

9. SEZNAM PŘÍLOH

Příloha 1: Samec šimpanze učenlivého v typickém sexuálním postoji s penisem v erekci

Příloha 2: Samec a samice šimpanze učenlivého při kopulaci v dorzoventrální pozici

Příloha 3: Pokus adolescentního samce šimpanze učenlivého o kopulaci s adolescentní samicí

Příloha 4: Portrét dospělé samice šimpanze bonobo (*Pan paniscus*) se svým mládětem

Příloha 5: Šimpanz učenlivý (*Pan troglodytes*)

Příloha 6: Samice šimpanze bonoba s viditelným sexuálním zduřením

Příloha 7: Příklad vedení záznamu

PŘÍLOHY



Příloha 1: Samec šimpanze učenlivého v typickém sexuálním postoji s penisem v erekci

Převzato z Harvard University Press



Příloha 2: Samec a samice šimpanze učenlivého při kopulaci v dorzoventrální pozici

Převzato z Harvard University Press



Příloha 3: *Pokus adolescentního samce šimpanze učenlivého o kopulaci s adolescentní samicí*

Převzato od Jane Goodall



Příloha 4: *Portrét dospělé samice šimpanze bonobo (*Pan paniscus*) se svým mládětem*

Převzato z www.primates.com



Příloha 5: Šimpanz učennivý (*Pan troglodytes*)
Převzato z Institutu Maxe Plancka



Příloha 6: Samice šimpanze bonoba s viditelným
sexuálním zduřením

Převzato z www.britannica.com

♂♀	Lokomoce	Potravní	Sociální	Hrací	Rodičov.	Agonistic	Sexuální	Poznámky
Zee Zee 3b			I					Spolu s Wan., po 4m. Odchází, pak sama
Florin 4z							II	S Dyl, G D-F (d), odchází, S s Ali F-A (k), prezentace D, přesun, prezentace
Rosie 4z	I		II				I	Wil ji následuje - prezentace a G W-R (k), odchází a je sama
Layla 4b		II	I	II		I		K termitišti (skupina 3 samic) krmí se, hra s pat, krmí se, hra, rozháání peroucí se mladý
Florin 4z		I						G F-Wil (k) odchází lehá si, Wil ji následuje, G F-Wil (k) Pozoruje G, odchází, lehá si, bere si slámu, jí
Meg o	II		II					Ve skupině 2 samic, jí, přechází pod strom k Flor, leží, jí
Kaylie 4b	I							Autogrooming, pozoruje okolí
Sally 4z	II		II	II			I	Hraje si s Hol, přechod k Boris G S-B (k), prezentace B-S

Příloha 7: *Příklad vedení záznamu*