

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Josefina Falladová

Homosexualita u primátů
Homosexuality in primates

Bakalářská práce

Školitel: doc. Mgr. Jan Havlíček, Ph.D.

Praha, 2020

Charles University
Faculty of Science

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli, doc. Mgr. Janu Havlíčkovi, Ph.D., za cenné rady, trpělivost, ochotu a všechnen čas, který mi věnoval při konzultacích a vypracování bakalářské práce. Dík patří také mým nejbližším za jejich podporu.

Děkuji.

Čestné prohlášení

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

V Praze, 7. června 2020,

Josefína Falladová

Abstrakt

Homosexuální interakce byly pozorovány u více než 50 druhů primátů včetně člověka. Homosexuální chování je definováno jako kontakt genitálií, manipulace genitálií či kombinace obojího u jedinců stejného pohlaví. Cílem této práce je systematicky shrnout dosavadní poznatky o homosexuálním chování u primátů a kriticky rozebrat jeho možné funkce. Homosexuální chování se liší frekvencí, kontextem a formou, ve kterém se toto chování vyskytuje, jak mezidruhově, tak mezi samci a samicemi a během ontogeneze. Shrnuji studie zabývající se samotnou evidencí homosexuálního chování u různých druhů primátů, ale i jeho formou a kdy se takové chování vyskytuje. Dále v této práci představuji několik sociosexuálních funkcí vysvětlujících homosexuální chování, které jsou popisovány nejčastěji: 1) projev sociálního postavení ve skupině, 2) regulace napětí, 3) usmiřování, 4) formování aliancí a utužování vztahů ve skupině a 5) příprava na heterosexuální páření. Nezanedbatelnou součástí homosexuálních interakcí jsou sexuální/hedonické aspekty tohoto chování. Možné funkce homosexuálního chování neukazují jednoznačně na jediné vysvětlení, homosexuální chování by mohlo být multifunkční podobně jako u člověka.

Klíčová slova: homosexuální chování, homosexualita, sociosexuální chování, sexuální chování, naskakování, primáti.

Abstract

Homosexual interactions were documented in more than 50 primate species, including humans. Homosexual behaviour is defined as either genital contact, genital manipulation or combination of both between same-sex individuals. The aim of this thesis is to systematically summarize the past knowledge of homosexual behavior in primates and critically analyze its possible functions. Homosexual behaviour varies in frequency, context and form in which this behaviour occurs, both between species, between males and females and during ontogenesis. I summarise not only studies looking recording homosexual behaviour in different primate species, but also regarding its form and the circumstances under which such behaviour occurs. Furthermore, in this thesis I introduce several sociosexual functions explaining homosexual behaviour, which are described most frequently: 1) dominance assertion, 2) tension regulation, 3) reconciliation, 4) alliance formation and social-bonding and 5) training for heterosexual mating. Sexual/hedonic aspects of this behaviour also form significant part of homosexual interactions. Possible functions of homosexual behaviour do not clearly point to a single explanation, homosexual behaviour could be multifunctional similarly to humans.

Keywords: homosexual behaviour, homosexuality, sociosexual behaviour, sexual behaviour, mounting, primates.

Obsah

1	Úvod	1
2	Homosexuální chování.....	3
2.1	Projevy homosexuálního chování.....	4
2.2	Výskyt v kontextu sociální struktury skupiny	6
2.3	Homosexuálního chování během ontogeneze	8
2.4	Rozdíl v homosexuálním chování mezi samci a samicemi	10
3	Možné funkce homosexuálního chování	12
3.1	Sociosexuální funkce	12
3.1.1	Projev sociálního postavení ve skupině	13
3.1.2	Regulace napětí	14
3.1.3	Usmiřování	16
3.1.4	Formování aliancí a utužování vztahů ve skupině	18
3.1.5	Příprava na heterosexuální páření	21
3.2	Vedlejší produkt sexuálních motivací	22
4	Shrnutí	25
5	Závěr	27
6	Použitá literatura	28
	Příloha 1	35
	Příloha 2	36

1 Úvod

Téma homosexuality u zvířat mi přišlo fascinující už dlouho před samotným výběrem bakalářské práce. Z evoluční perspektivy se totiž jedná o záhadu, protože nevede k reprodukci. Poprvé jsem se chováním, které bych popsala jako homosexuální, setkala ve vlastním chovu pískomila mongolského (*Meriones unguiculatus*). Při výběru tématu bakalářské práce jsem věděla, že se budu chtít zabývat homosexualitou u zvířat, a během konzultace s doc. Mgr. Janem Havlíčkem, Ph.D. jsem se nechala inspirovat homosexualitou u primátů.

Kontakt genitálií a/nebo stimulace genitálií jedinců stejného pohlaví je fenomén rozšířený u celé řady savců, ptáků, ale i hmyzu. U primátů je rozšířený u více než 50 druhů včetně člověka. Homosexuální chování u primátů může být jak běžnou rutinní součástí života, jako například u makaků japonských nebo šimpanzů bonobo, tak velmi výjimečným typem chování, jako například u orangutanů či primátů nového světa.

Homosexualita u primátů, resp. homosexuální chování u primátů vyjma člověka, je studováno již více než 80 let a cílem této práce je tyto dosavadní poznatky systematicky shrnout a kriticky rozebrat možné funkce homosexuálního chování.

Práci jsem rozdělila do dvou částí. V první části definuji pojem homosexuální chování a zabývám se samotnou evidencí homosexuálního chování u primátů. Dále uvádím, jaké může mít různé formy a projevy, které se liší frekvencí a kontextem v závislosti na sociální struktuře, v rámci ontogeneze a mezi pohlavími. V druhé části uvádím možné funkce homosexuálního chování. I přes to, že bylo navrženo mnoho možných funkcí, zabývám se primárně několika hypotetickými sociosexuálními funkcemi, které jsou doposud nejlépe popsáné a dokumentované: 1) projev sociálního postavení ve skupině, 2) regulace napětí, 3) usmiřování, 4) formování aliancí a utužování vztahů ve skupině a 5) trénování na heterosexuální páření. V rámci možných funkcí následně popisuji i sexuální/hedonické aspekty homosexuálního chování, které jsou nezanedbatelnou součástí homosexuálních interakcí. Součástí práce jsou i dvě přílohy. První příloha je tabulka s druhy primátů, u kterých byly pozorovány homosexuální interakce, druhá příloha je slovník pojmů.

Přestože člověk patří mezi primáty, lidská homosexualita by kvůli své komplexitě přesahovala možnosti této bakalářské práce. U člověka totiž kromě projevů homosexuálního

chování také můžeme mluvit o homosexuální orientaci a identitě, které se u zvířat popisují problematicky. Zároveň je sexuální chování u člověka (včetně homosexuálního chování) regulováno celou řadou kulturních zvyklostí, které se významně liší mezi jednotlivými kulturami. Rozsah bakalářské práce by tak nedovolil obsáhnout komplexní a systematické srovnání homosexuálních interakcí u lidí a ostatních primátů.

2 Homosexuální chování

Nejčastěji používaná definice homosexuálního chování je kontakt genitálií, manipulace genitálií či kombinace obojího u jedinců stejného pohlaví (Vasey 1995). Tuto definici Vasey používá i ve svých dalších studiích, ale postupně dochází k její úpravě. Například ve studii o makacích japonských přidal do definice přímo naskakování, sexuální žádosti a/nebo tzv. „consortships“, čili exkluzivní sexuální partnerství (Vasey a Gauthier 2000). Sommer a Vasey (2000) následně upravili definici homosexuálního chování jako projevy námluv, naskakování a/nebo kontakt genitálií a stimulace mezi jedinci stejného pohlaví. Definice homosexuálního chování z roku 2006 pak odkazuje k námluvám, naskakování a/nebo kontaktu genitálií a stimulaci mezi jedinci stejného pohlaví, kdy jde pouze o diskrétní akty nebo interakce, a nejde tedy o celoživotní vzorec homosexuální aktivity či exkluzivity, ani neoznačuje žádnou konkrétní formu trvalého monogamního nebo jiného sexuálního vztahu (Sommer a Vasey 2006).

Naopak ve starší definici od Chevalier-Skolnikoffové (1974) nejsou jednotlivé formy naskakování vůbec zahrnuty. Podle ní termín „homosexuální chování“ zahrnuje interakce mezi jedinci stejného pohlaví, které obsahují dlouhou stimulaci genitálií aspoň jednoho ze zvířat, a to podle ní naskakování v rámci urovnávání dominance a submisivity neumožňuje, protože v rámci naskakování se velmi zřídka jedná o dlouhou stimulaci genitálií.

Samotný pojem homosexuální chování je podle Dixsona (2012) zavádějící a může indikovat předčasné závěry ohledně motivace účastníků se jedinců. Podle něj to indikuje podobnost s homosexualitou, kterou známe u lidí. Proto v rámci neutrality používá pojem „isosexuální chování“, který podle něj zahrnuje naskakování a nastavování jedinců stejného pohlaví, které je možné vysvětlit rituální či sociosexuální funkcí, ale nezahrnuje pouze sexuální funkci. Dixson (2012) často používá i pojem „stejnopohlavní sexuální chování“, který využívají i někteří další autoři (MacFarlane a Vasey 2016). Podobně Wallen a Parsons (1997) nepoužívají pojem homosexuální chování, protože to podle nich může popisovat buďto sexuální chování mezi jedinci stejného pohlaví, nebo to může implikovat specifickou sexuální orientaci a pojem stejnopohlavní sexuální chování nám umožňuje řešit sexuální orientaci nezávisle na daném chování.

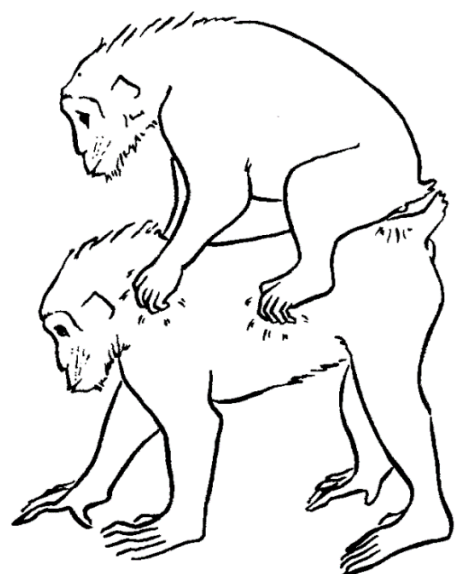
Homosexuální chování bylo doposud pozorováno již u více než 50 druhů primátů včetně člověka (Vasey 2017) – viz Příloha 1. Nejvíce homosexuálních interakcí můžeme pozorovat

u opic Starého světa, jako jsou konkrétně některé druhy makaků (např. samice *Macaca fuscata*, Vasey et al. 2014, nebo samci *Macaca mulatta*, Erwin a Maple 1976), paviánů (např. samci paviána babuin *Papio cynocephalu anubis*, Smuts a Watanabe 1990) nebo langurů (např. samci langura čínského *Rhinopithecus roxellana*, Fang et al. 2018, či samice hulmana posvátného *Presbytis entellus*, Srivastava et al. 1991), ale toto chování se objevuje i u některých lidoopů (např. šimpanz bonobo *Pan panicus* Hohmann a Fruth 2000) nebo i opic Nového světa (Dixson 2012). U opic Nového světa bylo pozorováno například mezi kosmany (samice i samci *Callithrix jacchus*, Rothe 1975) nebo u kotula veverovitého (samice *Saimiri sciureus*, Talmage-Riggs a Ansel 1973). Přestože se homosexuální chování objevuje napříč tolika druhy primátů, v mnoha ohledech se liší. Jedná se například o kontext, v němž se vyskytuje, stáří zapojených jedinců nebo frekvenci, s kterou toto chování pozorujeme. Tyto rozdíly se objevují jak mezi jednotlivými druhy, tak v rámci druhu mezi samci a samicemi. U většiny druhů se jedná o zřídka se vyskytující chování, ale například u makaků japonských (*Macaca fuscata*) nebo šimpanzů bonobo (*Pan panicus*) se jedná o základní součást jejich sexuálního a sociosexuálního repertoáru (Vasey 2017).

2.1 Projevy homosexuálního chování

Homosexuální interakce se nejčastěji projevují naskakováním („mounting“) a nastavováním („presenting“), podobně jako u heterosexuálních interakcí. K homosexuálnímu chování dochází nejčastěji ve ventro-dorzální pozici, ačkoli se může různě obměňovat a alternovat. Ventro-ventrální pozice oproti tomu není tak častá a je pozorována hlavně u šimpanzů bonobo (Fruth a Hohmann 2006; Furuichi 1989) nebo goril (Grueter a Stoinski 2016; Fischer a Nadler 1978).

Při ventro-dorzální pozici často dochází k pohybu pánví naskakujícího jedince (Vasey 2017). Jakým způsobem jedinec naskakuje a jakým způsobem se druhý jedinec nastavuje, je různé. U ventro-dorzální pozice má většinou nastavující se jedinec držení těla tzv. „hindquarter presentation“, které je specifické u opic Starého světa a u lidoopů. Jedná se



Obrázek 1 – Homosexuální naskakovací pozice mezi samicemi makaka medvědího (*Macaca arctoides*). Podle Chevalier-Skolnikoff (1974)

o nastavování hýždí, kdy jedinec stojí na všech čtyřech končetinách. Může docházet k flexi končetin a/nebo k prohnutí páteře. Hausfater a Takacs (1987) ve své studii shrnuli pozorování dvou skupin paviánů babuin (*Papio cynocephalus*). Definovali šest různých kategorií nastavování na základě doprovodných prvků chování, držení těla, kontextu a reakce na danou situaci, a to jak pro interakce mezi jedinci stejného pohlaví (samci i samice), tak heterosexuálních interakcí – 1) sexuální, 2) submisivní, 3) kombinované sexuálně-submisivní, 4) afiliativní, 5) zkrácené (abbreviated), 6) „grooming“, neboli vzájemné čištění srsti. Zkrácené nastavování se objevuje v situacích, kdy jedinec, který se chtěl dostat ke zdroji jídla, vody nebo stinného místa, se dostal do situace, kde v blízkosti zdroje byl více dominantní jedinec, a i přes to, že dominantní jedinec zdroj nijak nevyužíval, se příchozí jedinec následně dostal do pozice nastavujícího se jedince. Pozice naskakujícího jedince se může lišit, ale nejvíce objevující se pozice je tzv. „double-foot clasp“, kdy jedinec chytne zadními končetinami zadní končetiny nastavujícího se jedince nad kotníky a přední končetiny má na zádech nastavujícího se jedince (Vasey et al. 1998; Dixson 2014). Samice a mláďata často naskakují ve formě tzv. „jockey style“ nebo „piggy back“ (Obrázek 1), kdy naskakující jedinec sedí na zádech nastavujícího se jedince a otírá se genitáliemi o jeho záda. U mláďat je to často dáno tím, že nedosáhnou zadními končetinami nad kotníky nastavujícího se jedince, jako to je u „double-foot clasp“, u samic je to dáno lepší stimulací genitálií (Dixson 2012).

Ventro-ventrální pozice, která je specifická právě u samic šimpanzů bonobo, se nazývá „GG rubbing“ a dochází tam ke stimulaci třením genitáliemi o genitálie. Stejné chování můžeme pozorovat i u samců, kteří o sebe třou ztopořené penisy, čímž opět dochází ke stimulaci, a to se nazývá „penis fencing“. To, ale není u samců šimpanzů bonobo tak časté jako právě u samic (Dixson 2012). Ventro-ventrální pozice byla zjištěna i u dalších lidoopů, například u samic goril horských (Grueter a Stoinski 2016) nebo u samic goril nížinných (Fischer a Nadler 1978).

Mezi další projevy homosexuálního chování řadíme i méně časté až ojedinělé projevy, které většinou probíhají pouze mezi dvěma konkrétními jedinci. Nejčastěji se jedná o následující typy chování: 1) manipulace genitálií manuálně končetinami nebo manipulace genitálií ocasem, jak vzájemně, tak iniciované pouze jedním ze zúčastněných jedinců, 2) kontakt genitálií orálně, či 3) anální intromise (Vasey 2017).

Manipulace genitálií manuálně končetinami například u samců makaků medvědíh (*Macaca arctoides*) probíhala zřídka, stejně jako kontakt genitálií orálně (Chevalier-Skolnikoff 1974; 1976). K manipulaci genitálií manuálně docházelo i u samců makaka

japonského (*Macaca fuscata*) a také velmi výjimečně, primárně tam docházelo k naskakování (Takenoshita 1998). Manipulace genitálií orálně byla pozorována v několika málo případech i u makaků tibetských (*Macaca thibetana*), kdy docházelo k sání penisu mezi dvěma samci, což mělo zřejmě funkci redukce napětí a uvítání (Majolo 2007). U starších mláďat šimpanzů bonobo docházelo k manipulaci penisu orálně v rámci hry a jednalo se o zřídka se vyskytující chování, ke kterému navíc docházelo exkluzivně v rámci specifických dvojic mláďat (de Waal 1995).

U některých druhů dochází k anální penetraci mezi samci, většinou při tom však nebyla pozorována ejakulace. Vzhledem ke špatné viditelnosti těchto jevů je velmi složité dokumentovat jak samotnou anální penetraci, tak ejakulaci. Anální penetraci často předchází manipulace anogenitální oblasti ocasem či končetinami (samci chápana středoamerického, Busia et al. 2018; samci makaka rhesus, Erwin a Maple 1976; samci langura čínského, Fang et al. 2018; samci makaka medvědího, Chevalier-Skolnikoff 1974;1976). Případ anální penetrace i s ejakulací byl pozorován u samců makaků medvědího (Solanki a Siama 2012).

Celkově je možné říci, že nejčastější formy homosexuálních interakcí jsou naskakování a nastavování buďto v dorso-ventrální pozici, typické pro makaky, paviány nebo langury, nebo ventro-ventrální pozici, která je typická pro bonobo a gorily. Mezi méně časté interakce patří manipulace genitálií končetinami či ocasem, manipulace genitálií orálně či anální intromise. Často dochází ke kombinacím různých typů interakcí.

2.2 Výskyt v kontextu sociální struktury skupiny

Frekvence výskytu homosexuálního chování se liší mezi jednotlivými druhy. Pro porozumění homosexuálních projevů u různých druhů primátů je důležitá i sociální struktura u daného druhu, resp. to, jak probíhá u primátů páření za normálních okolností, tedy heterosexuálně. Obecně je možné rozlišit pět typů pářících systémů: 1) monogamie: tvoří malé rodinné skupiny s dlouhodobými a exkluzivními sexuálními vztahy, 2) polygynie: je sestavena z jednoho dospělého samce a více samic, mohou tam být i další samci, ale nedospělí, tvoří dlouhodobé a exkluzivní sexuální vztahy, kdy samice se páří s jedním samcem a samec se páří s více samicemi ve skupině, 3) polyandrie: je sestavena z jedné samice a více samců, tvoří dlouhodobé a exkluzivní sexuální vztahy, 4) více samců – více samic s krátkodobými sexuálními vztahy bez exkluzivity a jedinci v tomto systému jsou promiskuitní, 5) rozptýlený systém s krátkodobými sexuálními vztahy bez exkluzivity, často jsou jedinci v tomto systému samotáři (Dixson 2012; 2015).

Nejvíce dokumentovaných homosexuálních interakcí se objevuje u různých druhů makaků a šimpanzů bonobo. Všechny tyto druhy mají obdobnou sociální strukturu. Jak makakové, tak šimpanzi bonobo jsou promiskuitní primáti, kteří tvoří skupiny s více samci a více samicemi a tvoří krátkodobé sexuální vztahy. U makaka japonského (*Macaca fuscata*) se homosexuální chování objevuje jak u samic (Vasey et al. 1998; Chevalier-Skolnikoff 1974; O'Neill et al. 2004; Vasey a Gauthier 2000; Vasey 2004; Vasey et al. 2014; Chapais a Mignault 1991; Vasey 1998), tak u samců (Leca et al. 2014). Dále u makaka rhesus (*Macaca mulatta*) jsou to samice i samci (Erwin a Maple 1976; Akers a Conaway 1979), stejně jako samci u makaka tibetského (*Macaca thibetana*) (Jiang et al. 2013). U šimpanzů bonobo (*Pan paniscus*) byly pozorovány homosexuální interakce u samic i samců (Hohmann a Fruth 2000; Fruth a Hohmann 2006; Furuichi 1989; Manson et al. 1997). U samic šimpanze učenlivého (*Pan troglodytes*), který žije také promiskuitně, jsou interakce jedinců stejného pohlaví doposud dokumentovány pouze v zajetí (Anestis 2004). Stejně jako u samic kotula veverovitého (*Saimiri sciureus*), který za normálních okolností žije v promiskuitním systému s více samci a více samicemi, byly pozorovány homosexuální interakce, ale pouze v umělých podmínkách (Talmage-Riggs a Ansel 1973). Ve volné přírodě byly pozorovány homosexuální interakce i u promiskuitní malpy kapucínské (*Cebus capucinus*) tvořící systém s více samci a více samicemi. Homosexuální interakce probíhaly jak mezi samci, tak mezi samicemi, a frekvence homosexuálních a heterosexuálních interakcí byly srovnatelné (Manson et al. 1997). U chápana středoamerického (*Ateles geoffroyi*), který je také promiskuitní druh primáta tvořící skupiny s více samicemi a více samci, byly pozorovány homosexuální interakce mezi samci, ale pouze v pár případech (Busia et al. 2018).

Homosexuální chování však bylo zjištěno i u druhů primátů, kteří se řadí do pářících systémů, kdy tvoří dlouhodobé sexuální vztahy. To jsou často polygynní druhy primátů, jako například pavián babuin (*Papio cynocephalus*), u kterých bylo pozorováno toto chování jak u samců, tak u samic (Hausfater a Takacs 1987; Smuts a Watanabe 1990), nebo u samců paviána pláštikového (*Papio hamadryas*) (Colmenares 1991). Ve volné přírodě byl dokumentován případ homosexuálních interakcí kahau nosatého (*Nasalis larvatus*) u samic i u samců (Yeager 1990). Mezi další polygynní primáty, u nichž bylo pozorováno homosexuální chování, patří gorila nížinná (*Gorilla gorilla*) a gorila horská (*Gorilla beringei*). U goril nížinných bylo homosexuální chování pozorováno pouze u samic (Fischer a Nadler 1978). Grueter a Stoinská (2016) popisují toto chování také u samic ve skupině goril horských, ale na rozdíl od goril nížinných bylo pozorováno i u samců, a to pouze

v bakalářských skupinách (Yamagiwa 1987; Robbins 1996). Homosexuální interakce mezi samci, stejně jako u goril horských, byly pozorovány v samčích skupinách i u langurů čínských (Fang et al. 2018; Huang et al. 2017).

Homosexuální interakce byly dokumentovány i u samců orangutana sumaterského (*Pongo pygmaeus abeli*), kterýžto druh žije semi-solitérně (Fox 2001), nebo u samců gibona lar (*Hylobates lar*), který tvoří malé rodinné monogamní skupiny (Edwards a Todd 1991).

Obecně lze říci, že polygynní a monogamní druhy projevují homosexuální aktivitu s menší frekvencí, často se jedná o případové situace na rozdíl od druhů, kteří žijí promiskuitně v sociální struktuře s více samci a více samicemi. Také na rozdíl od druhů žijících promiskuitně za normálních okolností při heterosexuálním páření tvoří dlouhodobé sexuální vztahy. Pro přesnější závěry by bylo potřeba provést kontrolu pro fylogenetickou příbuznost.

2.3 Homosexuálního chování během ontogeneze

Homosexuální chování bylo zdokumentováno mezi samci i samicemi napříč věkovými skupinami a docházelo k různým projevům homosexuálního chování. Homosexuální chování se napříč věkovými skupinami u různých druhů primátů liší, jak frekvencí, tak formou či kontextem, v němž se vyskytuje.

U samců makaků tibetských bylo pozorováno snížení frekvence výskytu homosexuálních aktivit s věkem a byl také zjištěn rozdíl v typu homosexuálních aktivit. Mláďata a juvenilové pouze naskakovali a docházelo k tření genitálií, na rozdíl od dospívajících jedinců, kdy začalo docházet kromě naskakování a tření genitálií i k průniku penisu a ejakulaci (Jiang et al. 2013). Ve skupině samců langurů čínských naopak frekvence naskakování s věkem stoupala, resp. nejvíce naskakovali dospělí jedinci na nedospělé (subadultní) a juvenilny, kteří nikdy nenaskakovali zpátky na dospělé jedince, a nejméně naskakovali nedospělí jedinci. Juvenilové naskakovali proti dospělým jedincům méně a objevovalo se vzájemné naskakování (Fang et al. 2018). V jiné samčí skupině langurů čínských naopak nejvíce homosexuálních interakcí proběhlo mezi juvenilny a ve dvojicích, kde byli dospělí nebo dospívající, homosexuální aktivity klesaly (Huang et al. 2017). U goril horských v bakalářské skupině se homosexuálního naskakování nejvíce účastnili dospělí samci a vždy naskakovali na mladší samce. Nedospělí samci naskakovali nejvíce na juvenilny. Nejméně naskakovali juvenilové (Yamagiwa 2006). Zvýšení frekvence kontaktů genitálií s věkem pozoroval Hohmann a Fruthová (2006) u samic šimpanzů bonobo. Nejvyšší nárůst byl v dospívajícím věku. V dospělosti bylo interakcí méně

než u dospívajících samic, ale pořád mnohem více než u mlád'at a starších mlád'at. U samců se frekvence homosexuálních interakcí s věkem výrazně nelišila. U samic makaků japonských se homosexuální interakce skoro nevyskytují u mlád'at a juvenilů, ale jsou celkem časté u dospívajících a dospělých samic (Vasey 2017). U samic makaka medvědího probíhaly homosexuální interakce pouze u dospělých a dospívajících samic na rozdíl od samců, kdy homosexuální interakce probíhaly i u mlád'at (Chevalier-Skolnikoff 1976). U dalších druhů primátů se frekvence výskytu homosexuálního chování v závislosti na věku doposud nezkoumala.

V závislosti na věku zvířat se může lišit i kontext, ve kterém se homosexuální interakce vyskytují. U dospívajících samců se často setkáváme s velmi agresivním naskakováním na starší samce. U mlád'at samců se často objevuje při hře (langur čínský, Fang et al. 2018; Lu et al. 2007; šimpanz bonobo, de Waal 1990; kahau nosatý, Yeager 1990; hulman posvátný, Sommer et al. 2006; makak medvědí, Solanki a Siama 2012; gorila horská, Yamagiwa 2006; kosman bělovousý, Rothe 1975). Například u samců langurů čínských homosexuální interakce mezi juvenilny probíhaly v rámci hry nebo v jiných sblíživacích kontextech, jako je vzájemné čištění srsti. Hra měla většinou drsnější charakter, kdy se samci navzájem honili a poté navazovala sblíživací fáze. Homosexuální interakce iniciované dospělými jedinci probíhaly bezprostředně po nějakém střetu či jiné kontaktní agresivní situaci, nebo souvisely s urovnáváním dominantních vztahů mezi jedinci (Fang et al. 2018; Lu et al. 2007). U juvenilních samců šimpanzů bonobo probíhaly homosexuální interakce ve formě naskakování, ale také felace a „mouth-to-mouth kiss“ neboli polibek na ústa, hlavně v kontextu hry. Navzájem se honili a prali (rough-and-tumble play), poté tyto hry byly přerušeny sociosexuálními interakcemi a hra během několika minut pokračovala (de Waal 1990). U samců kahau nosatého (*Nasalis larvatus*) byla homosexuální interakce pozorována v rámci „play wrestling“ neboli hravého zápasení. Dospívající samec při tom naskakoval na juvenila s přirážením pánve, juvenil se vzdálil, dospívající samec pokračoval masturbací a poté inicioval pokračování „play wrestling“ s juvenilem (Yeager 1990). Dále byly homosexuální interakce v kontextu hry pozorovány i u samců hulmana posvátného (Sommer et al. 2006)

Liší se i forma, ve které homosexuální chování probíhá. Například mlád'ata často naskakují v pozici „jockey style“ a v dospělosti v „double-foot clasp“. Zřejmým důvodem je délka jejich končetin – mlád'ata nejsou schopná zadními končetinami dosáhnout až na kotníky

nastavujícího se jedince, jako to je v pozici „double-foot clasp“, a proto sedí nastavujícímu se jedinci na zádech a třou se genitáliemi o jeho záda (Dixson 2012).

Celkově se ukazuje, že u samic frekvence výskytu homosexuálních interakcí s věkem stoupá, naopak u samců ve smíšených skupinách frekvence klesá a nejaktivnější jsou juvenilové. U skupin, kde se vyskytují pouze samci, ale frekvence homosexuálních aktivit s věkem stoupá. U juvenilů homosexuální interakce probíhají primárně v kontextu hry. Během vývoje se mění i pozice, ve které jedinci naskakují, mladí samci často naskakují v pozici „jockey style“ a později v pozici „double-foot-clasp“.

2.4 Rozdíl v homosexuálním chování mezi samci a samicemi

Homosexuální chování se mezi samci a samicemi může lišit ve frekvenci, ale také třeba v kontextu, ve kterém homosexuální interakce probíhají. Samci a samice využívají homosexuální chování s různou frekvencí mezi druhy. Například u šimpanzů bonobo samice využívají homosexuální interakce mnohem více než samci, na rozdíl od malpy kapucínské, u níž homosexuální interakce využívají mnohem více samci než samice (Manson et al. 1997). U samic makaků medvědíh jsou homosexuální interakce v dospělosti a dospívání častější než u samců (Chevalier-Skolnikoff 1974; 1976). Podobně je tomu u makaků japonských, taktéž u samic je homosexuální chování běžnou součástí jejich života. Probíhá primárně mezi dospělými nebo dospívajícími samicemi a často je vysvětlováno sexuální funkcí – více v kapitole 3.2 (O'Neill et al. 2004). Mezi samci makaků japonských je dokumentovaných homosexuálních interakcí mnohem méně a často se jedná o oba nedospělé jedince, anebo o jednoho dospělého a jednoho nedospělého samce. Nedospělí samci – mládřata, juvenilové a dospívající – v rámci homosexuálních interakcí projevují znaky ovulujících samic – jasně červené obličejové nebo vokalizace typické jako „ovulační volání“. To je vysvětlováno tím, že se samci připravují na heterosexuální páření (Takenoshita 1998; Leca et al. 2014).

U samců na rozdíl od samic můžeme pozorovat homosexuální interakce u mládřat a juvenilů primárně v kontextu hry. Ve studii o hulmanech posvátných u samic nebylo homosexuální chování vůbec pozorováno v kontextu hry, a u samců ano (Sommer et al. 2006). Kontext hry u mládřat a juvenilů se popisuje častěji u samců i u jiných druhů primátů, konkrétně například šimpanz bonobo (de Waal 1990), kahau nosatý (Yeager 1990) nebo langur čínský (Fang et al. 2018; Lu et al. 2007) – více v kapitole 2.3.

Samice často naskakují v homosexuálních interakcích ve formě „jockey style“/„piggy back“, což popsala Chevalier-Skolnikoff (1974) u makaků medvědíh. Vasey v komparativní

studii naskakování u samic a samců popisoval „typicky samičí“ naskakování, při němž se objevovalo více komplexních pohybů pánví, zřejmě kvůli lepší stimulaci genitálií. Rozdíly v naskakování vysvětloval anatomickým rozdílem genitálií mezi samicemi a samci (Vasey et al. 2006). Dále jsou samice dokumentovány často ve ventro-ventrální pozici. To můžeme pozorovat například u samic goril i přes to, že při heterosexuálních aktivitách samci goril naskakují hlavně ventro-dorsálně (Fischer a Nadler 1978). Ventro-ventrální pozice, jak už jsem zmínila výše, je typická i pro samice šimpanzů bonobo, právě kvůli lepší stimulaci genitálií vzhledem k samičí anatomii (de Waal 1990). Samci většinou naskakují ve formě „double-foot clasp“, což je pozice typická pro heterosexuální páření (Chevalier-Skolnikoff 1974; Solanki a Siama 2012).

Ukazuje se, že samice a samci mají během ontogeneze rozdílnou frekvenci výskytu homosexuálního chování a kontext, ve kterém se objevuje. U samic se homosexuální chování projevuje primárně u dospívajících a dospělých samic, na rozdíl od samců, kteří jsou homosexuálně nejaktivnější jako mláďata a juvenilové. Proto je u samců nejvýraznější kontext hry a u samic časté využívání homosexuálních interakcí k sexuálnímu uspokojení nebo dalších možných funkcí. Také se frekvence výskytu homosexuálních interakcí u samic a samců liší mezidruhově. U šimpanzů bonobo a makaků jsou homosexuální interakce využívány pro komunikaci spíše samicemi, na rozdíl například u malpy kapucínské, u nichž homosexuální interakce pro komunikaci využívají spíše samci. Pro samce je typické naskakování ve formě „double-foot clasp“, typicky heterosexuální naskakování, a pro samice spíše „jockey style“ / „piggy back“ nebo ventro-ventrální pozice pro lepší stimulaci kvůli samičí anatomii.

3 Možné funkce homosexuálního chování

Homosexuální chování může mít celou řadu různých funkcí. Může být sociosexuální, sexuální a nebo se jedná o jejich kombinaci (Dixson 2014). V začátcích, kdy se vědci snažili vysvětlit homosexuální chování u primátů vyjma člověka, používali hlavně sociosexuální hypotézy, které podle nich homosexuální chování mohly vysvětlit. Později se začaly popisovat i sexuální/hedonické aspekty homosexuálního chování, jako například mezi samicemi makaka japonského (*Macaca fuscata*) (O'Neill et al. 2004).

3.1 Sociosexuální funkce

Homosexuální chování je vysvětlováno primárně jako sociosexuální chování. Jde o situaci, kdy určité vzorce chování, které jsou běžně asociovány se sexuálním chováním, jsou inkorporovány do sociální komunikace (Dixson 2012). Vychází to z mnohaletého pozorování explicitního homosexuálního chování u šimpanzů bonobo (*Pan Panicus*) s jasným sociálním kontextem (de Waal 1990; Furuichi 1989; Hohmann a Fruth 2000; Fruth a Hohmann 2006).

Možných sociosexuálních funkcí je více, ale nejčastěji se objevují základní hypotetické funkce: 1) dominantně submisivní hypotéza, 2) hypotéza regulace napětí, 3) hypotéza usmírování, 4) hypotéza formování aliancí a 5) příprava na heterosexuální páření. I v této práci se budu zabývat především těmito čtyřmi hypotézami, protože jsou v tuto chvíli nejvíce podložené. Testují se na různých druzích primátů, a nejčastěji u makaků japonských a šimpanzů bonobo. Potenciálních sociosexuálních funkcí je, jak už jsem zmínila výše, mnohem více, např. získání alopARENTÁLNÍ péče o potomky, bránit reprodukci jednotlivcům stejného pohlaví (tj. svým konkurentům), lákání partnera nebo ukazování, že je samice plodná. Tyto funkce nejsou popisovány tak často a nejsou dostatečně podložené, proto je nebudu detailněji představovat.

3.1.1 Projev sociálního postavení ve skupině

Projev sociálního postavení ve skupině neboli dominantně-submisivní hypotéza byla formulována jako první a další sociosexuální hypotézy jsou od ní odvozené. Tato hypotéza předpokládá, že hlavní funkcí homosexuálního chování je urovnávání dominantně submisivních vztahů mezi jedinci, které probíhá ne jenom v rámci sociosexuálního chování jedinců stejného pohlaví, ale i mezi jedinci opačného pohlaví. Představa o vyjadřování dominance a submisivity vychází z pozorování heterosexuálních pohlavních styků, kdy samec, který je u většiny druhů primátů dominantní, je nahoře. Podobně se předpokládá, že na základě homosexuálního chování si jedinci nastavují dominantně submisivní vztahy. Ve starší literatuře se popisuje, že heterosexuální a homosexuální aktivity samců a samic jsou identické, kdy v obou případech jedno zvíře zaujme dominantní maskulinní roli naskakujícího a druhý zaujme submisivní femininní roli nastavujícího se jedince (Zuckerman 1932). S tím Dixson (2012) nesouhlasí, protože v mnoha studiích je popsáno, že dominantní jedinec se nastavuje a submisivní jedinec naskakuje, jako příklady uvádí opice Nového světa, jako jsou některé druhy kosmanů či tamarinů, kdy nastavující se jedinec bývá ten dominantní a předvádí při tom své genitálie jedincům nižšího postavení (Dixson 2012).

V některých studiích bylo pozorováno striktní dodržování praxe, kdy dominantnější jedinci naskakovali pouze na submisivnější, jako například u samic kotula veverovitého (Talmage-Riggs a Anshel 1973) nebo u samic makaka medvědího (Chevalier-Skolnikoff 1976). Mnoho dalších studií ukazuje, že i když dominantní jedinci častěji naskakují na submisivnější, není vyloučené, že by submisivní jedinci někdy nenaskakovali na dominantní jedince (samice i samci kosmana bělovousého, Rothe 1975; samci gorily horské, Yamagiwa 1987; Robbins 1996; samci paviána babuin, Smuts a Watanabe 1990; samice hulmana posvátného, Srivastava et al. 1991; samice i samci hulmana posvátného, Sommer et al. 2006; samice makak japonského, Vasey et al. 1998; samci langura čínského, Huang et al. 2017; Fang et al. 2018). V celé řadě jiných studií však nebyl zjištěn systematický vztah mezi postavením ve skupině a tím, jestli jedinci naskakují, nebo se nastavují (samci i samice makaka japonského, Hanby a Brown 1974; samice makaka japonského, Chapais a Mignault 1991; Vasey 1996; samice makaka rhesus, Akers a Conaway 1979; samice šimpanze bonobo, Furuichi 1989; samice gorily horské, Grueter a Stoinski 2016; samci orangutana sumaterského, Fox 2001), což byl důvod, proč se celá řada vědců uchýlila k testování dalších možných funkcí mimo dominantně-submisivní hypotézu.

Je pozorováno, že i přes to, že ve velké většině naskakují dominantnější jedinci na submisivnější, může se objevit situace, kdy naskakuje submisivnější jedinec, ale nestává se, že by se nejdominantnější jedinec ze skupiny nastavoval. To bylo pozorováno například u samců makaků medvědí, kdy nejdominantnější samec pouze naskakoval (Solanki a Siama 2012), nebo i u samců goril horských (Yamagiwa 1987).

Velký nedostatek této hypotézy spočívá v tom, že se omezuje jen na některé homosexuální projevy. Tato hypotéza se dá totiž aplikovat pouze na naskakování a nastavování, kde je jeden z páru nahoře a druhý je dole. Nezahrnuje však ostatní druhy homosexuálních projevů, jako jsou manipulace genitálií rukama či ocasem nebo manipulace genitálií orálně, orálně-anální manipulace, vzájemná masturbace a další, které nejsou tak časté. Tyto formy homosexuálních interakcí se bohužel nedají popsat jako „naskakování“ nebo „nastavování“ (Sommer a Vasey 2006).

Celkově se dá říci, že u některých druhů se tato hypotéza potvrdila, ale u většiny druhů tato hypotéza nevysvětluje homosexuální interakce jednoznačně, nebo není dostatek případů homosexuálních interakcí. Například ve studii, kde Foxová (2001) pozorovala pouze dvě situace, kdy v obou případech naskakoval dominantnější samec. Není to dostatek případů na popsání systematického vzorce chování, ale ani se tato hypotéza nedá úplně zamítnout. Tato hypotéza se popisuje na základě naskakování nebo nastavování, kdy ve straších studiích přiřazovali naskakování dominantní maskulinní roli a nastavování submisivní femininní roli. V některých studiích můžeme pozorovat, že submisivnější jedinci se většinou nastavují, ale někdy mohou i naskakovat, na rozdíl od nejdominantnějších jedinců ve skupině, kteří se nikdy nenastavují. Tato hypotéza nevysvětluje samotné homosexuální chování, nicméně ji nemůžeme úplně zamítnout, protože dominantní/submisivní postavení ve skupině je samo o sobě významnou součástí formování aliancí, kdy slabší jedinci nebo jedinci na okraji skupiny navazují vztahy s jedinci s vyšším hierarchickým postavením, více v kapitole 3.1.4.

3.1.2 Regulace napětí

Hypotéza regulace napětí poukazuje na úzké propojení mezi homosexuálním chováním, tolerancí mezi jedinci a sníženou agresivitou během situací se zvýšeným napětím, nadšením či vzrušením (Vasey 1995). Později byla přeformulována jako preventivní řešení konfliktních situací, kdy mít sex s druhým jedincem působí proti stresujícím způsobům interakcí, nebo alespoň jejich utlumení (Sommer a Vasey 2006). Tato hypotéza byla poprvé použita pro vysvětlení homosexuálního chování u šimpanze bonobo a byla popsána ve specifickém

kontextu napětí a nadšení při rozdělování potravy ve skupině (Kuroda 1980; Furuichi 1989; de Waal 1990). Na základě toho je i nadále testována primárně v kontextu kompetice o potravu.

Podle Kurody (1980) potrava vyvolává celou řadu emocí (agrese, úzkost, nadšení) a homosexuální interakce, které tomu předchází, fungují jako mechanismus regulující toto napětí. To bylo pozorováno u samců makaka medvědího, kdy během krmení homosexuální interakce fungovaly jako uklidnění úzkosti a pomohlo to k jednoduššímu rozdělování jídla ve skupině (Solanki a Siama 2012). U samců makaka tibetského se homosexuální interakce objevovaly během krmení, ne k uklidnění napětí, ale také spíše k uklidnění nadšení (Jiang et al. 2013).

Hohman a Fruthová (2000; 2006) ve svých studiích na šimpanzích bonobo předpokládali, že pokud se jedná o regulaci napětí, mělo by docházet k většímu množství homosexuálních interakcí, když je možné zdroj potravy monopolizovat. V obou studiích tento předpoklad potvrdili, homosexuálních interakcí bylo více, když bylo možné zdroj potravy monopolizovat.

Kuroda (1980) popsal, že k tření genitálií (tzv. „GG rubbing“) mezi samicemi šimpanze bonobo docházelo mezi vlastníkem jídla a jedincem, který měl o jídlo zájem. Hohmann a Fruthová (2000) na základě toho předpokládali, že pokud se jedná o regulaci napětí, bude více homosexuálních interakcí mezi vlastníkem potravy a přihlížejícím jedincem než mezi dvěma přihlížejícími jedinci. Tato predikce byla potvrzena a jedinci se k sobě oproti homosexuálním interakcím v jiných kontextech chovali velmi afiliativně. Něco podobného popsal i Yamagiwa (1987) u bakalářské skupiny goril horských, kdy docházelo k homosexuálním interakcím s očním kontaktem během žebrání o potravu (tzv. „food-begging“). Tato forma homosexuální interakce je velmi afiliativní a docházelo s její pomocí k uklidnění situace a získání potravy. Afiliativní chování s funkcí regulace napětí mezi samci goril horských popsala později i Robbinsová (1996). V těchto studiích docházelo k žebrání o jídlo, a to oproti jiným kontextům v afiliativní formě.

Hypotéza regulace napětí byla testována i u jiných druhů primátů, ale nebyla z různých důvodů potvrzena. Například homosexuální interakce u malpy kapucínské vedly spíše k dlouhodobému uklidnění sociálního napětí a k lepší a mírnější formaci aliancí než ke krátkodobé regulaci napětí, jako se to popisuje u šimpanzů bonobo nebo u makaků (Manson et al. 1997). U šimpanze učenlivého byl pozorován pouze jeden případ ze čtyřiceti tření genitálií („GG rubbing“), který přímo předcházel krmení s tím, že většina těchto homosexuálních

interakcí probíhala, když samice odpočívaly, a tedy by to neodpovídalo regulaci napětí obecně (Anestis 2004).

Při spekulacích o funkci homosexuálního chování u jiných druhů primátů, například u chápana střeadoamerického, byl pozorován případ homosexuální interakce, který nastal po agresivním konfliktu. Tato situace sice neodpovídala definici regulace napětí, ale spíše usmiřování (více v kapitole 3.1.3), nicméně autoři to v této skupině chápanů popsali jako možnou funkci regulace napětí s nutností zkoumat tento druh více. Chápan střeadoamerický tvoří skupiny s charakteristickým „fission-fusion“, kdy se celá skupina během dne přeskupuje do menších skupinek. A právě při fázi fúze došlo k agresivní interakci, když se dvojice snažila přidat k jiné menší skupině. Velmi krátce po agresivní interakci nastala homosexuální interakce mezi samci, kteří přihlíželi agresivní situaci (Busia et al. 2018).

Celkově se dá říci, že hypotéza regulace napětí jako preventivní řešení konfliktních situací, byla doposud podpořena pouze u šimpanze bonobo (Manson et al. 1997; Hohmann a Fruth 2000; Fruth a Hohmann 2006; Hohmann et al. 2009). U šimpanze bonobo byla sice popsána velmi detailně, ale pouze v kontextu kompetice o potravu. Na základě těchto poznatků je tato hypotéza testována i na dalších druzích primátů a byla podpořena u samců různých druhů makaků (Jiang et al. 2013; Solanki a Siama 2012). U šimpanze bonobo a gorily horské bylo popsáno žebrání o potravu, kdy se jedinec žebrající o potravu zapojoval do homosexuálních interakcí s vlastníkem potravy. Vzhledem k tomu, že homosexuální interakce byly velmi afiliativní, musíme zvážit, jestli se nemůže jednat o směnu potravy za sex. Tato hypotéza se doposud testuje pouze v kontextu kompetice o potravu a s regulací napětí se nespojují jiné konfliktní situace. Regulace napětí v jiném kontextu než kompetice o potravu byla zmíněna pouze ve studii o chápanech střeadoamerických, bohužel je to případová studie a ani nebyla koncipována na testování této hypotézy. Je možné, že konflikty, které se dají předem regulovat tímto mechanismem, jsou i jiné než jenom o potravu, ale na to by se měly zaměřit budoucí studie.

3.1.3 Usmiřování

Hypotéza usmiřování souvisí s hypotézou regulace napětí a často se interpretují společně, protože se jedná o jedno z hlavních vysvětlení sociosexuálního chování především u šimpanze bonobo (Hohmann a Fruth 2000; Manson et al. 1997; Palagi et al. 2004; Fruth a Hohmann 2006; de Waal 1990). Při usmiřování jde o obnovení sociálních vazeb a vztahů, když mechanismy prevence agrese selžou (Sommer a Vasey 2006). Tato hypotéza byla rozsáhleji

testována také u makaka japonského (Vasey 2006; 2004; Majolo et al. 2005), ale homosexuální interakce vyskytující se po konfliktu byly pozorovány i u dalších primátů jako jsou samci i samice makaka medvědího (Call et al. 2002; Solanki a Siama 2012), samice gorily horské (Grueter a Stoinski 2016) nebo samice malpy kapucínské (Manson et al. 1997).

Agrese a konflikt vzniká z různých důvodů, může to být agrese v rámci hry nebo agrese při vzájemném čištění srsti (Palagi et al. 2004; Majolo et al. 2005), ale nejčastěji se jedná o kompetici o potravu, tedy konflikt, který nastává krátce po krmení (de Waal 1990; Palagi et al. 2004).

Autoři studií si různým způsobem definují maximální časový úsek, v němž musí nastat homosexuální interakce mezi dvojicí, aby to bylo interpretováno jako usmiřování. Většinou se jedná o 10 až 15 minut od agresivní/konfliktní situace (Hohmann a Fruth 2000; Vasey 2004). Ale v komparativní studii šimpanze bonobo a malpy kapucínské si autoři stanovili hranici 5 minut po konfliktu a homosexuální interakce v tomto limitu pozorovali jak u šimpanzů, tak u malp. U samic šimpanzů se homosexuální interakce po konfliktu objevily ve 14 případech z 88. U samců malpy kapucínské se homosexuální interakce objevily v 6 ze 7 případů, u samic se objevily pouze jednou a jiné konfliktní situace nenastaly (Manson et al. 1997). Stejnou hranici 5 min si stanovili i autoři studie zabývající se usmiřováním u samců makaka japonského, ale nejvíce interakcí bylo hned v 1. minutě po konfliktu, naskakování proběhlo v 21.9% ze všech interakcí, které nastaly po konfliktu a nejčastěji se usmiřovali společným čištěním srsti v 61% (Majolo et al. 2005). V případové studii u goril horských došlo k homosexuální interakci téměř okamžitě 1 min po konfliktu, nicméně autoři uvedli, že mohli menší agresivní interakce přehlédnout, a tudíž homosexuálních interakcí v rámci usmiřování mohlo být více (Grueter a Stoinski 2016).

Tento typ usmiřování by měl častěji probíhat u jedinců, kteří jsou k sobě mimo konflikt vzájemně afiliativnější (více vzájemného čištění srsti a péče), což se potvrdilo u samců makaka japonského (Majolo et al. 2005) a samic šimpanzů bonobo (Hohmann a Fruth 2000).

Hohmann a Fruthová (2000; 2006) ve studii na samicích šimpanze bonobo popisují, že záleží na poměru homosexuálních interakcí před konfliktem a po konfliktu, jedná-li se o usmiřování, tak by homosexuálních interakcí mělo být mnohem více právě po konfliktu než před konfliktem, k čemuž v jejich studii u šimpanzů bonobo docházelo. Tuto predikci testoval i Vasey (2004; 2006) na samicích makaka japonského, ale frekvence homosexuálních interakcí před a po konfliktu se signifikantně nelišila. U jiných primátů se tato hypotéza doposud netestovala.

K usmiřování po konfliktu nemusí docházet pouze mezi jedinci, kteří se agresivní situace účastnili, ale může dojít i k účasti třetí strany. U šimpanzů bonobo a malpy kapucínské byl jeden ze zúčastněných jedinců v homosexuální interakci krátce před tím zapojen do vokální či kontaktní agresivní situace s dalším jedincem – třetí strana byl v této studii jedinec, který se účastnil agrese, ale neúčastnil se homosexuální interakce (Manson et al. 1997). Více afiliativní chování po konfliktu s účastí třetí strany bylo zkoumáno u makaků medvědích. Autoři studie testovali, jestli se třetí strana chová afiliativně k agresorovi či oběti a jaký měli všichni tři vzájemný vztah vůči sobě ve smyslu příbuznosti (příbuzný agresora, příbuzný oběti, nepříbuzný). Sociosexuální chování bylo iniciováno třetí stranou vůči agresorovi v případě, že to byl jeho příbuzný, či úplně nepříbuzný. Agresoři směřovali sociosexuální chování primárně na třetí stranu, která byla nepříbuzná. Na rozdíl od obětí, kdy bylo sociosexuální chování iniciováno třetí stranou ve všech případech nepříbuznými jedinci oběti a oběti směřovali sociosexuální chování na všechny partnery mimo příbuzné agresora (Call et al. 2002).

Celkově můžeme popsat usmiřování jako homosexuální interakce za účelem obnovení sociálních vazeb a vztahů. Doposud byla hypotéza více podpořena pouze u šimpanze bonobo a makaka japonského, u dalších druhů byly studie pouze případové (malpa kapucínská, gorila horská). Mezi autory se liší předpoklady, podle kterých tyto homosexuální interakce mají funkci usmiřování, ale často vychází ze studií o šimpanzích bonobo. Konfliktní situace mohou vznikat v různých kontextech (hra, vzájemné čištění srsti, potrava). Většinou k homosexuální interakci dochází do 5 min po konfliktu. Homosexuální interakce probíhají častěji u jedinců, kteří jsou si blízcí i mimo konfliktní situace. K usmiřování nedochází pouze mezi dvěma jedinci, kteří se účastnili agrese, ale může se účastnit i třetí strana, která se zapojuje do homosexuálních interakcí buďto s agresorem, anebo obětí konfliktu. Jedná-li se o usmiřování, tak by homosexuálních interakcí mělo být mnohem více po konfliktu než před konfliktem, jako to je u šimpanze bonobo. Tato predikce se u makaků japonských, i přestože v jiných predikcích byla hypotéza usmiřování potvrzena, nepotvrdila, ale homosexuální interakce po konfliktu nastávaly, proto si myslím, že by homosexuální interakce před a po konfliktu mohly být na sobě nezávislé situace, které potřebují vysvětlení každá sama o sobě.

3.1.4 Formování aliancí a utužování vztahů ve skupině

V této podkapitole jsem sloučila dvě hypotézy, které podle mě spolu úzce souvisí. Jedná se o hypotézu utužování vztahů ve skupině a hypotézu formování aliancí. Předpoklad, že se ve

skupině navazují vztahy za účelem výhodných aliancí, souvisí s pečováním a utužováním vztahů ve skupině, a tudíž nějakou formou sociálních vazeb („social-bonding“) a vzájemné ochrany v konfliktních/agresivních situacích. Furuichi (1989) navrhl, že nově příchozí jedinci do skupiny využívají kontakt genitálií k formování blízkých vztahů s jedinci, co už ve skupině jsou.

Hypotéza formování aliancí předpokládá, že je pro jedince výhodné se s někým spojit proti někomu dalšímu. Předpokládá se, že submisivní a slabší jedinci budou vyhledávat homosexuální kontakt s dominantními a silnějšími jedinci za účelem vytvoření výhodné aliance (Sommer a Vasey 2006). Tuto hypotézu potvrdil Vasey (1996; 2006) u samic makaků japonských, kdy homosexuální chování bylo popisováno jako affiliativní chování a samice, které spolu tvořily dočasné sexuální vztahy (tzv. „consortships“) s homosexuálními interakcemi, vzájemně zasahovaly v agresivních situacích a pomáhaly si více než ty samice, které v daném sexuálním vztahu nebyly. Nepříbuzné samice makaků japonských si navzájem pomáhaly, ale pouze v rámci homosexuálních vztahů během pářící sezóny, na rozdíl od běžných heterosexuálních vztahů, kdy jsou si jedinci blízcí a pomáhají si i mimo pářící sezónu, když nejsou v daném vztahu (Chapais a Mignault 1991). Formování aliancí bylo pozorováno i u samic makaka rhesus, kdy homosexuální interakce byly příležitostí navázat afiliativní vztah, který byl do té doby ambivalentní. Afiliativní vztahy navazovaly s nově příchozími samicemi, či samicemi, které patřily do jiné vlastní skupiny. V této studii došlo k velkým ztrátám (úmrtí), které měly výrazný efekt na sociální síť v rámci aliancí, kdy některé samice, které tvořily alianci s dominantnější samicí, která zemřela, klesly v hierarchii a byly nuceny navazovat nové vztahy rychle (Kapsalis a Johnson 2006).

U samic šimpanzů bonobo dochází často k tření genitálií („GG rubbing“), když přijde do skupiny nová samice. Nová samice se snaží o homosexuální interakci s dominantní samicí ve skupině, aby s ní navázala bližší vztah. Také se to děje v případě, že je nějaká samice ve skupině izolovaná, zpravidla to bývá mladá samice, která se snaží o homosexuální interakci s nějakou starší samicí, která má ve skupině vyšší hierarchické postavení (Furuichi 1989). Ve studii na samicích šimpanze učenlivého bylo popsáno, že využívání tření genitálií („GG rubbing“) k formování aliancí by mohlo fungovat stejně jako u šimpanzů bonobo, nicméně tato studie byla případová ve skupině, kde byly 4 samice a 4 samci (Anestis 2004).

Hypotéza formování aliancí byla podpořena i u samců paviánů babuin. Samci, kteří naskakovali a vzájemně manipulovaly se svými genitáliemi, tvořili soudržnější a úspěšnější aliance proti ostatním samcům. Homosexuální interakce často předcházela výzvě rivala;

zřejmě za účelem utvrzení aliančního pouta (Smuts a Watanabe 1990). Stejná situace byla pozorována u paviána plástíkového, kde samci, kteří se účastnili homosexuálních interakcí, tvořili koalice proti rivalům (Colmenares 1991). I u malp kapucínských bylo pozorováno, že naskakující a nastavující jedinci společně tvořili koalici za účelem zastrašování třetího jedince (Manson et al. 1997). U jiných druhů tato hypotéza nebyla testována nebo nebyla potvrzena (gorila horská, Grueter a Stoinski 2016; hulman posvátný, Sommer et al. 2006).

Hypotéza „social-bonding“ neboli utužování vztahů ve skupině předpokládá, že homosexuální chování ukazuje míru vzájemné náklonnosti a tvorby dlouhodobých vztahů ve skupině. Z této hypotézy tedy vyplývá, že homosexuální chování probíhá v pozitivním vzájemném vztahu jedinců (Sommer a Vasey 2006). „Social-bonding“ se často popisuje ve smyslu utužování příbuzenských vztahů. Příbuzné samice makaka japonského se při projevu náklonnosti, uspořádávání a utužování dlouhodobých vztahů chovají velmi afiliativně, projevují pečující chování, jako je například vzájemné čištění srsti (Gunst et al. 2015). Autoři při testování této hypotézy předpokládali, že homosexuální chování bude mít obdobnou funkci utužování vztahů, jako je to u vzájemného čištění srsti. Tuto hypotézu však celá řada studií nepodpořila, například u samic goril horských se ani jedné homosexuální interakce neúčastnily blízké příbuzné (Grueter a Stoinski 2016), nebo u šimpanzů bonobo, kdy se více účastnily homosexuálních interakcí nepříbuzné samice, pouze ve 4 případech z 34 se jednalo o samice příbuzné (Hohmann a Fruth 2000). U samic makaků japonských byl dokonce přímo popsán systematický vzorec chování, kdy se samice vyhýbají homosexuálním interakcím, když jsou příbuzné. Samice byly v této studii homosexuálně i heterosexuálně velmi aktivní. Homosexuální aktivity probíhaly mezi všemi nepříbuznými samicemi a všechny samice se systematicky vyhýbaly jakýmkoli homosexuálním aktivitám s matkami, dcerami nebo sestrami (Chapais a Mignault 1991).

Celkově můžeme říci, že hypotéza formování aliancí byla podpořena u šimpanze bonobo, makaků, paviánů a objevila se i u malpy kapucínské nebo šimpanze učenlivého. Zúčastnění jedinci navazují výhodné vztahy za účelem vzájemné pomoci v agresivních situacích, lepšího postavení ve skupině nebo aby byli vůbec do skupiny přijati jako její členové. Paviáni tvořili koalice proti třetímu jedinci či rivalovi. Malpy tyto koalice tvořily také, ale těchto situací oproti paviánům bylo pozorováno mnohonásobně méně. U jiných druhů tato hypotéza nebyla podpořena, nebo nebyla vůbec testována. Hypotéza utužování vztahů ve skupině byla testována u více druhů, ale nepotvrdilo se, že by homosexuální chování mělo podobnost s pečováním a utužováním vztahů ve skupině, jako je to například u vzájemného čištění srsti.

Tato hypotéza se totiž testuje s předpokladem, že bude homosexuálních interakcí více u příbuzných samic, obdobně jako to je u vzájemného čištění srsti, které se objevuje více u příbuzných samic než nepříbuzných, ale naopak příbuzné samice makaků japonských, u kterých se velmi projevuje péče a utužování vzájemných vztahů, se přímo vyhýbají homosexuálním interakcím. V budoucnu by se měly studie zaměřit na budování a utužování sociálních vztahů v rámci formování aliancí a proč se dominantnější jedinci, kteří ve skupině mají hierarchické postavení, zapojují do homosexuálních interakcí s nově příchozími jedinci nebo s jedinci s mnohem nižším hierarchickým postavením.

3.1.5 Příprava na heterosexuální páření

Vysvětlení homosexuálního chování jako příprava na heterosexuální páření vychází z pozorování homosexuálních interakcí během ontogeneze. Homosexuální interakce představují možnost učení pro nedospělé jedince, často v rámci hry, a usnadňují sociální a motorický vývoj pro budoucí heterosexuální páření (Sommer a Vasey 2006). Hypotézu, že homosexuální interakce v rámci hry podporují sociální a motorický vývoj budoucího heterosexuálního páření popsala už Chevalier-Skolnikoffová (1976).

Toto vysvětlení se doposud aplikovalo pouze na samce, protože jsou u nich homosexuální interakce důležité během vývoje u mláďat více než u samic. Homosexuální chování v rámci hry bylo popsáno u různých druhů primátů (langur čínský, Fang et al. 2018; Lu et al. 2007; šimpanz bonobo, de Waal 1990; kahau nosatý, Yeager 1990; hulman posvátný, Sommer et al. 2006; makak medvědí, Solanki a Siana 2012; gorila horská, Yamagiwa 2006; kosman bělovousý, Rothe 1975) více v kapitole 2.3. Homosexuální interakce v rámci hry, které mohou fungovat jako příprava na heterosexuální páření, byly popsány mezi mláďaty u makaka medvědího (Solanki a Siana 2012), hulmana posvátného (Sommer et al. 2006) nebo goril horských (Yamagiwa 2006). Chevalier-Skolnikoffová (1976) ve své studii na makacích medvědích ale také popisuje, že homosexuální interakce neprobíhaly pouze mezi mláďaty. Probíhaly i mezi subadultními jedinci a mláďaty, u nichž homosexuální interakce probíhaly v přátelském kontextu a mláďata naskakovala na subadultní jedince. Interakce mezi mláďaty a subadultními jedinci popisuje i Yamagiwa (2006) u goril horských.

Celkově se dá říci, že by jednou z funkcí homosexuálního chování mohla být určité příprava na heterosexuální páření. Homosexuální interakce se objevují u nedospělých jedinců u celé řady primátů a je to důležitá součást jejich vývoje. Nicméně zřejmě se nebude jednat

o jediné možné vysvětlení, protože do homosexuálních interakcí se zapojují i dospělí jedinci, kteří již zkušenosti s heterosexuálními sexuálními aktivitami mají.

3.2 Vedlejší produkt sexuálních motivací

Další možným vysvětlením homosexuálního chování u primátů může být čistě sexuální/hedonické, bez získání nějakých sociálních cílů, jako je to v sociosexuálních funkcích popsáno výše. Pod sexuální motivací se myslí situace, kdy se jedinci zapojují do homosexuálních interakcí za účelem uspokojení. Hedonické aspekty homosexuálních interakcí u primátů vyjma člověka popisuje Dixson (2012; 2014) jako možné vysvětlení, které nemůžeme vyloučit, ať už mluvíme o sexuálních interakcích mezi jedinci stejného pohlaví, nebo opačného.

Celá řada autorů vysvětluje homosexuální interakce v dané práci pomocí sexuálního vyladění. Toto vysvětlení se často používá v případě, že se autorům nepodařilo podpořit žádnou ze sociosexuálních hypotéz (Grueter a Stoinski 2016; Sommer et al. 2006). U samic goril horských byl jeden z důvodů, proč se autoři přiklonili k sexuálnímu vyladění, že k homosexuálním interakcím docházelo v ústraní. Docházelo také k homosexuálním interakcím ve ventro-ventrální pozici, což samicím umožnilo lepší stimulaci genitálií a uspokojení. Jedno z možných vysvětlení byla sexuální frustrace, kdy se samice snažily o sexuální interakce s hlavním samcem, („silverback“) ale neúspěšně a uchýlily se k sexuálnímu uspokojení se samicemi. U samic goril horských afiliativní projevy nejsou běžné u nepříbuzných samic, ale v této studii pozorovali vzájemné čištění srsti a jiné projevy péče u nepříbuzných samic, které se zapojovaly do homosexuálních aktivit (Grueter a Stoinski 2016). U hulmanů posvátných autoři studie testovali několik sociosexuálních hypotéz, ale nepodařilo se jim plně podpořit ani jednu z nich. Homosexuální interakce měly mimo sociosexuálních projevů i projevy sexuální. Podle autorů je homosexuální chování u hulmanů posvátných multifunkční jako u lidí (Sommer et al. 2006).

Jeden z hlavních důvodů, proč nemůžeme hedonické aspekty homosexuálních interakcí vyloučit, jsou projevy sexuálního vzrušení a orgasmu při homosexuálních interakcích. U samců pozorujeme dobře viditelnou erekci, případně s ejakulací (Solanki a Siama 2012; Leca et al. 2014). U samic se dá orgasmus pozorovat hůře, například to bylo dobře popsáno u samic makaků medvědí, u kterých se objevují podobné orgasmické stavy, které se dají pozorovat při heterosexuálním páření (Chevalier-Skolnikoff 1974).

U samic homosexuální chování probíhá ve specifických pozicích, díky kterým dochází k lepší stimulaci vulvy a klitorisu. To může být buďto ventro-ventrální pozice u gorily horské (Grueter a Stoinski 2016) či nížinné (Fischer a Nadler 1978) nebo šimpanze bonobo (Hohmann a Fruth 2000), nebo také naskakování v pozici „jockey style“ / „piggy back“ u makaků medvědíh (Chevalier-Skolnikoff 1974) či makaků japonských (Vasey a Duckworth 2006).

U některých druhů primátů můžeme pozorovat homosexuální chování, tak jak probíhá u daného druhu obvykle při heterosexuálním páření. To bylo popsáno například u samců langura čínského, kdy se samci v daném páru opakovaně zapojovali do homosexuálních interakcí, které trvaly dlouho, a autoři také pozorovali hluboké přirážení pánve, které je u langura typické pro heterosexuální páření (Fang et al. 2018). U samců makaka medvědího se samci také zapojovali do homosexuálních interakcí opakovaně a docházelo při tom k ejakulaci. Kromě toho jeden samec, který na sebe systematicky bral roli nastavujícího se jedince, se během pářící sezóny nepáril s žádnou samicí a během pářící sezóny se zapojoval pouze do homosexuálních interakcí (Solanki a Siama 2012). U samic makaka rhesus byla nastavující se samice z pravidla v ovulační fázi, jako to bývá při heterosexuálním páření (Akers a Conaway 1979).

Systematicky popsané a pozorované homosexuální chování za účelem sexuálního uspokojení je dokumentováno především u samic makaka japonského (Vasey et al. 2014; O'Neill et al. 2004; Vasey a Duckworth 2006). Sexuální motivace byla vysvětlována hlavně tím, že chování probíhá v období páření a někde v ustraní a v soukromí. V období páření probíhalo homosexuální chování nezávisle na dostatku či nedostatku samčích partnerů, takže si samice vybíraly přednostně samice i s velkou nabídkou samců. Také tvořily homosexuální vztahy („consorships“) podobné těm, které tvoří v heterosexuálním páření, a veškeré homosexuální interakce u samic byly pozorovány právě v rámci těchto exkluzivních sexuálních partnerství. Obdobně i u samců makaka japonského byly homosexuální interakce interpretovány jako sexuální chování. Objevovala se při nich celá řada podobností s homosexuálním chováním u samic nebo s heterosexuálním chováním. Veškeré homosexuální aktivity například probíhaly právě formou sexuálních vztahů („consortships“) a docházelo i k ejakulaci, tedy k orgasmickým stavům (Leca et al. 2014).

Ukazuje se, že hedonické aspekty homosexuálního chování nemůžeme u žádného druhu primátů úplně vyloučit. Homosexuální interakce jsou často provázené orgasmickými stavy jak u samic, tak u samců, u kterých se to dá lépe pozorovat ejakulací. U samic můžeme pozorovat

specifické pozice kvůli lepší stimulaci, a tedy většímu uspokojení při homosexuálních interakcích. K homosexuálním interakcím také dochází v podobě, v jaké dochází typicky k heterosexuálnímu páření. U makaků japonských se ukazuje, že by sexuální motivace homosexuálních interakcí mohla být dokonce primární. Pro ucelenější a systematictější závěry bude potřeba více studií, které budou testovat přímo hedonické aspekty homosexuálních interakcí.

4 Shrnutí

Homosexuální chování u primátů bylo sice pozorováno u více než 50 druhů primátů vyjma člověka, ale velká část pozorovaného chování byla doposud ojedinělá a případová. Mnohé studie se zabývaly výskytem a popisem homosexuálního chování, a už ne jeho funkcí. Šimpanz bonobo nebo makak japonský jsou druhy, které jsou ohledně homosexuálního chování dlouhodobě a systematicky pozorované oproti jiným druhům, jako jsou například chápani. Bonobo a makak japonský jsou druhy, u kterých je sexuální, resp. homosexuální aktivita tak explicitní a součástí běžného repertoáru jejich sociálního života, že byla dokumentována opakovaně, jak ve volné přírodě, tak v zajetí. U mnoha druhů byly homosexuální interakce pozorovány pouze u skupin v zajetí. Například u šimpanzů učenlivých bylo homosexuální chování pozorované doposud pouze v zajetí. Pozorování v zajetí může být ovlivněno (např. omezený prostor, menší počet jedinců ve skupině, než by byl v přirozeném prostředí, pouze skupina samic i přesto, že v přirozených podmínkách by taková situace nenastala a další) a často se pak pozorované jevy interpretují jako vedlejší produkt zajetí, tedy nepřirozené chování. Homosexuální interakce ve volné přírodě byly pozorovány u skoro 30 druhů.

Nejčastější formy homosexuálních interakcí jsou naskakování a nastavování buď v dorso-ventrální pozici, která je typická pro heterosexuální páření, nebo ventro-ventrální pozici. Mezi méně časté interakce patří manipulace genitálií končetinami či ocasem, manipulace genitálií orálně či anální intromise. Často dochází ke kombinacím různých typů interakcí. Pro samce je typické naskakování ve formě „double-foot clasp“, typicky heterosexuální naskakování, a pro samice spíše „jockey style“ / „piggy back“ nebo ventro-ventrální pozice pro snažší stimulaci samičích genitálií.

U promiskuitních primátů s komplexní sociální strukturou se homosexuální chování vyskytuje velmi běžně, na rozdíl od polygynních a monogamních primátů, u kterých se sice homosexuální interakce vyskytují, ale oproti promiskuitním primátům velmi zřídka, a často je popisují pouze případové studie.

Samice a samci mají během ontogeneze rozdílnou frekvenci výskytu homosexuálního chování a kontext, ve kterém se objevuje. U samic se homosexuální chování projevuje primárně u dospívajících a dospělých samic, na rozdíl od samců, kteří jsou homosexuálně

nejaktivnější jako mláďata a juvenilové. Pro samce jsou homosexuální interakce významnou součástí jejich vývoje. Mláďata a dospívající jedinci využívají kontext hry, který je u samců velmi výrazný, jako příležitost učení sociálních a motorických schopností, které následně využívají v heterosexuálním páření. Ukazuje se, že u samců s věkem frekvence homosexuálních interakcí klesá a u samic s věkem stoupá.

Možné funkce homosexuálního chování neukazují jednoznačně na jediné vysvětlení. Dlouho se homosexuální chování interpretovalo pouze jako funkční nástroj k docílení nějakých sociálních cílů – tedy jako sociosexuální chování, ale v posledních letech se často interpretuje homosexuální chování jako čistě sexuální – sloužící pouze pro „potěšení“ a uspokojení účastníků se jedinců. Ukazuje se, že se jedná o kombinaci různého sociosexuálního a sexuálního chování a liší se to mezidruhově a mezi samci a samicemi. Hedonické aspekty homosexuálního chování nemůžeme u žádného druhu primátů úplně vyloučit, protože homosexuální interakce jsou často provázené orgasmickými stavy jak u samic, tak u samců i v sociosexuálním kontextu.

V budoucnosti by se bylo potřeba zaměřit na studie u primátů, kde máme pouze evidenci homosexuálního chování, a zaměřit se na testování možných funkcí. Ukazuje se, že by vysvětlení homosexuálního chování mohlo být komplexnější. Homosexuální chování by mohlo být multifunkční podobně jako u člověka.

5 Závěr

- Nejčastější formy homosexuálních interakcí jsou naskakování a nastavování v dorso-ventrální nebo ventro-ventrální pozici, mezi méně časté interakce patří manipulace genitálií končetinami či ocasem, manipulace genitálií orálně či anální intromise.
- Nejvíce homosexuálních interakcí pozorujeme u promiskuitních primátů v sociálním uskupení s více samci a více samicemi.
- Frekvence homosexuálních aktivit u samců s věkem klesá a u samic stoupá.
- Dominantně-submisivní hypotéza není sama o sobě vysvětlením homosexuálních interakcí, ale hierarchické postavení ve skupině a dominance je důležitá v dalších funkcích, jako je formování aliancí.
- Funkce regulace napětí jako preventivní řešení agresivních situací v kontextu kompetice o potravu byla podpořena pouze u šimpanzů bonobo a makaků tibetských a medvědích.
- Homosexuální interakce u různých druhů primátů (šimpanz bonobo, malpa kapucínská, makak japonský a medvědí) fungují jako usmiřování, když mechanismy prevence agrese selžou. Těchto homosexuálních interakcí se někdy účastní i třetí strana.
- Homosexuální interakce u mnoha druhů primátů (šimpanz bonobo, makak japonský a rhesus, pavián babuin a pláštík a malpa kapucínská) pomáhají k formování aliancí za účelem lepšího postavení ve skupině nebo vzájemné ochrany v agresivních situacích.
- Pro samce jsou homosexuální interakce významnou součástí jejich ontogenetického vývoje. Mláďata a dospívající jedinci využívají kontext hry jako příležitost učení sociálních a motorických schopností, které následně mohou využít v heterosexuálním páření.
- Hedonické/sexuální aspekty homosexuálních interakcí jsou nezanedbatelnou součástí. Sexuální uspokojení se dá pozorovat napříč různými druhy u samic i samců.
- Homosexuální interakce nemají jedno vysvětlení, ale jedná se o kombinaci různých funkcí v různých kontextech.

6 Použitá literatura

AKERS, Jean S. a Clinton H. CONAWAY, 1979. Female homosexual behavior in *Macaca mulatta*. *Archives of Sexual Behavior* [online]. **8**(1), 63–80. ISSN 00040002. Dostupné z: doi:10.1007/BF01541214

ANESTIS, Stephanie Firos, 2004. Female Genito-genital Rubbing in a Group of Captive Chimpanzees. *International Journal of Primatology*. **25**(2), 477–488.

BUSIA, Laura, Anthony R. DENICE, Filippo AURELI a Colleen M. SCHAFFNER, 2018. Homosexual behavior between male spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Archives of Sexual Behavior* [online]. B.m.: Springer US, **47**(4), 857–861. ISSN 00040002. Dostupné z: doi:10.1007/s10508-018-1177-8

CALL, Josep, Filippo AURELI a Frans B. M. DE WAAL, 2002. Postconflict third-party affiliation in stumptailed macaques. *Animal Behaviour* [online]. **63**(2), 209–216. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1006/anbe.2001.1908

CHAPAIS, Bernard a Christiane MIGNAULT, 1991. Homosexual incest avoidance among females in captive Japanese macaques. *American Journal of Primatology* [online]. **23**(3), 171–183. ISSN 10982345. Dostupné z: doi:10.1002/ajp.1350230304

CHEVALIER-SKOLNIKOFF, Suzanne, 1974. Male-Female, Female-Female, and Male-Male sexual behavior in the stumptail monkey, with special attention to the female orgasm. *Archives of Sexual Behavior* [online]. **3**(2), 95–116. ISSN 00040002. Dostupné z: doi:10.1007/BF01540994

CHEVALIER-SKOLNIKOFF, Suzanne, 1976. Group of Stumptail Monkeys (*Macaca arctoides*): Forms, Contexts, and Possible Social Functions. *Archives of Sexual behavior* [online]. **5**(6), 511–527. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1007/BF01541216

COLMENARES, Fernando, 1991. Greeting, aggression, and coalitions between male baboons: Demographic correlates. *Primates* [online]. **32**(4), 453–463. ISSN 16107365. Dostupné z: doi:10.1007/BF02381936

DE WAAL, Frans B. M., 1990. Sociosexual Behavior Used for Tension Regulation in All Age and Sex Combinations Among Bonobos. V: *Pedophilia* [online]. s. 378–393. ISBN 978-1-4613-9684-0. Dostupné z: doi:10.1007/978-1-4613-9682-6_15

DE WAAL, Frans B. M., 1995. Sex as an Alternative to Aggression in Bonobo. In: *Sexual Nature/Sexual Culture*.

DIXSON, Alan F., 2012. *Primate Sexuality: Comparative Studies of the Prosimians, Monkeys, Apes, and Humans* [online]. ISBN 9780191810022. Dostupné z: doi:10.1093/acprof:osobl/9780199544646.001.0001

DIXSON, Alan F., 2014. Homosexual behaviour in primates. V: *Animal Homosexuality: A Biosocial Perspective* [online]. B.m.: Cambridge University Press, s. 381–400. Dostupné z: doi:10.1017/cbo9780511762192.010

DIXSON, Alan F., 2015. Primate sexuality. V: *The International Encyclopedia of Human Sexuality* [online]. Dostupné z: doi:10.1002/9781118896877.wbiehs375

EDWARDS, Anna-Marie A.R. a John D. TODD, 1991. Homosexual behaviour in wild white-handed gibbons (*Hylobates lar*). *Primates* [online]. **32**, 231–236. ISSN 00328332. Dostupné z: doi:10.1007/BF02381180

ERWIN, J. a Terry MAPLE, 1976. Ambisexual behavior with male-male anal penetration in male rhesus monkeys. *Archives of Sexual Behavior* [online]. **5**, 9–14. ISSN 00040002. Dostupné z: doi:10.1007/BF01542236

FANG, Gu, Alan F. DIXSON, Xiao Guang QI a Bao-Guo LI, 2018. Male-male mounting behaviour in free-ranging golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). *Folia Primatologica* [online]. **89**, 150–156. ISSN 14219980. Dostupné z: doi:10.1159/000487004

FISCHER, Robert B. a Ronald D. NADLER, 1978. Affiliative, playful, and homosexual interactions of adult female lowland gorillas. *Primates* [online]. **19**, 657–664. ISSN 00328332. Dostupné z: doi:10.1007/BF02373633

FOX, Elizabeth A., 2001. Homosexual behavior in wild Sumatran orangutans (*Pongo pygmaeus abelii*). *American Journal of Primatology* [online]. **55**(3), 177–181. ISSN 02752565. Dostupné z: doi:10.1002/ajp.1051

FRUTH, Barbara a Gottfried HOHMANN, 2006. Social grease for females? Same sex genital contacts in wild bonobos. In: *Homosexual Behaviour in Animals: An Evolutionary Perspective*. s. 294–315.

FURUICHI, Takeshi, 1989. Social interactions and the life history of female Pan paniscus in Wamba, Zaire. *International Journal of Primatology* [online]. **10**(3), 173–197. ISSN 01640291. Dostupné z: doi:10.1007/BF02735199

GRUETER, Cyril C. a Tara S. STOINSKI, 2016. Homosexual behavior in female mountain gorillas: Reflection of dominance, affiliation, reconciliation or arousal? *PLoS ONE* [online]. **11**(5), 1–13. ISSN 19326203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0154185

GUNST, Noëlle, Jean-Baptiste LECA a Paul L. VASEY, 2015. Influence of sexual competition and social context on homosexual behavior in adolescent female Japanese macaques. *American Journal of Primatology* [online]. **77**(5), 502–515. ISSN 10982345. Dostupné z: doi:10.1002/ajp.22369

HANBY, Jeannette P. a Conrad E. BROWN, 1974. The Development of Sociosexual Behaviours in Japanese Macaques *Macaca fuscata*. *Behaviour* [online]. **49**(1–2), 152–195. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1163/156853974X00444

HAUSFATER, Glenn a David TAKACS, 1987. Structure and function of hindquarter Presentations in Yellow baboons (*Papio cynocephalus*). *Ethology* [online]. **74**(4), 297–319. ISSN 14390310. Dostupné z: doi:10.1111/j.1439-0310.1987.tb00941.x

HENZI, S. Peter a Louise BARRETT, 1999. The value of grooming to female primates. *Primates* [online]. **40**(1), 47–59. ISSN 00328332. Dostupné z: doi:10.1007/bf02557701

HOHMANN, Gottfried a Barbara FRUTH, 2000. Use and function of genital contacts among female bonobos. *Animal Behaviour* [online]. **60**(1), 107–120. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1006/anbe.2000.1451

HOHMANN, Gottfried, Roger MUNDRY a Tobias DESCHNER, 2009. The relationship between socio-sexual behavior and salivary cortisol in bonobos: Tests of the tension regulation hypothesis. *American Journal of Primatology* [online]. **71**(3), 223–232. ISSN 02752565. Dostupné z: doi:10.1002/ajp.20640

- HUANG, Pengzhen, Xin HE, Endi ZHANG a Min CHEN, 2017. Do same-sex mounts function as dominance assertion in male golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*)? *American Journal of Primatology* [online]. **79**(5). ISSN 10982345. Dostupné z: doi:10.1002/ajp.22636
- JIANG, Ting, Jin-hua LI, Lori K. SHEERAN, Yong ZHU, Binghua SUN, Dong-po XIA a Xi WANG, 2013. Homosexual mounting in wild male Tibetan Macaques (*Macaca thibetana*) at Huangshan, China. *Life Science Journal*. **10**(1), 4192–4197. ISSN 1097-8135.
- KAPSALIS, Ellen a L. Rodney JOHNSON, 2006. Getting to know you: female-female consortships in free-ranging rhesus monkeys. V: *Homosexual Behaviour in Animals: An Evolutionary Perspective*. s. 220–237.
- KURODA, Suehisa, 1980. Social behavior of the pygmy chimpanzees. *Primates* [online]. **21**, 181–197. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1007/BF02374032
- LECA, Jean-Baptiste, Noëlle GUNST a Paul L. VASEY, 2014. Male homosexual behavior in a free-ranging all-male group of Japanese macaques at Minoo, Japan. *Archives of Sexual Behavior* [online]. **43**(5), 853–861. ISSN 00040002. Dostupné z: doi:10.1007/s10508-014-0310-6
- LU, Jiuquan, Dapeng ZHAO a Bao-Guo LI, 2007. Homosexual mounting within one all-male juvenile unit in wild Sichuan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). *Acta Theriologica Sinica*. **27**(1), 14–17. ISSN 10001050.
- MACFARLANE, Geoff R. a Paul L. VASEY, 2016. Promiscuous primates engage in same-sex genital interactions. *Behavioural Processes* [online]. B.m.: Elsevier B.V., **126**, 21–26. ISSN 18728308. Dostupné z: doi:10.1016/j.beproc.2016.02.016
- MAJOLO, Bonaventura, 2007. *Wily Monkeys: Social Intelligence of Tibetan Macaques*. Hideshi Ogawa (translated by Akie Yanagi). [online]. ISSN 1540-7063. Dostupné z: doi:10.1093/icb/icm100
- MAJOLO, Bonaventura, Raffaella VENTURA a Nicola KOYAMA, 2005. Postconflict behavior among male Japanese macaques. *International Journal of Primatology* [online]. **26**(2), 321–336. ISSN 01640291. Dostupné z: doi:10.1007/s10764-005-2927-8

- MANSON, Joseph H., Susan PERRY a Amy R. PARISH, 1997. Nonconceptive sexual behavior in bonobos and capuchins. *International Journal of Primatology* [online]. **18**(5), 767–786. ISSN 01640291. Dostupné z: doi:10.1023/A:1026395829818
- O'NEILL, Ann C., Linda M. FEDIGAN a Toni E. ZIEGLER, 2004. Ovarian cycle phase and same-sex mating behavior in Japanese macaque females. *American Journal of Primatology* [online]. **63**(1), 25–31. ISSN 02752565. Dostupné z: doi:10.1002/ajp.20034
- PALAGI, Elisabetta, Tommaso PAOLI a Silvana Borgognini TARLI, 2004. Reconciliation and Consolation in Captive Bonobos (*Pan paniscus*). *American Journal of Primatology* [online]. **62**(1), 15–30. ISSN 02752565. Dostupné z: doi:10.1002/ajp.20000
- ROBBINS, Martha M., 1996. Male-male Interactions in Heterosexual and All-male Wild Mountain Gorilla Groups. *Ethology* [online]. **102**(7), 942–965. ISSN 0179-1613. Dostupné z: doi:10.1111/j.1439-0310.1996.tb01172.x
- ROTHER, Hartmut, 1975. Some Aspects of Sexuality and Reproduction in Groups of Captive Marmosets (*Callithrix jacchus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* [online]. **37**(3), 255–273. ISSN 0044-3573. Dostupné z: doi:10.1111/j.1439-0310.1975.tb00880.x
- SMUTS, Barbara B a John M WATANABE, 1990. Social relationships and ritualized greetings in adult male baboons. *International Journal of Primatology* [online]. **11**, 147–172. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1007/BF02192786
- SOLANKI, G. S. a Zothan SIAMA, 2012. Male homosexual behavior among different age groups in captive stump-tailed macaque (*Macaca arctoides*): socio-sexual or sexually motivated? *International Multidisciplinary Research Journal*. **2**(2), 22–27.
- SOMMER, Volker, Peter SCHAUER a Diana KYRIAZIS, 2006. A wild mixture of motivations: same-sex mounting in Indian langur monkeys. V: *Homosexual Behaviour in Animals: An Evolutionary Perspective*. s. 238–272.
- SOMMER, Volker a Paul L. VASEY, 2006. *Homosexual behaviour in animals: An evolutionary perspective*. ISBN 0521864461.
- SRIVASTAVA, Arun, Carola BORRIES a Volker SOMMER, 1991. Homosexual mounting in free-ranging female Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Archives of Sexual Behavior* [online]. **20**(5), 487–512. ISSN 00040002. Dostupné z: doi:10.1007/BF01542410

TAKENOSHITA, Yuji, 1998. Male Homosexual Behaviour Accompanied by Ejaculation in a Free-Ranging Troop of Japanese Macaques (*Macaca fuscata*). *Folia Primatologica* [online]. **69**(6), 364–367. ISSN 00155713. Dostupné z: doi:10.1159/000021653

TALMAGE-RIGGS, G a S ANSCHEL, 1973. Homosexual Behavior and Dominance Hierarchy in a Group of Captive Female Squirrel Monkeys (*Saimiri sciureus*). *Folia Primatologica* [online]. **19**(1), 61–72. Dostupné z: doi:10.1159/000155519

VASEY, Paul L., 1995. Homosexual behavior in primates: A review of evidence and theory. *International Journal of Primatology* [online]. **16**(3), 173–204. ISSN 01640291. Dostupné z: doi:10.1007/BF02735477

VASEY, Paul L., 1996. Interventions and alliance formation between female Japanese macaques, *Macaca fuscata*, during homosexual consortships. *Animal Behaviour* [online]. **52**(3), 539–551. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1006/anbe.1996.0196

VASEY, Paul L., 1998. Female choice and inter-sexual competition for female sexual partners in Japanese macaques. *Behaviour* [online]. **135**(5), 579–597. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/4535546>

VASEY, Paul L., 2004. Pre- and Postconflict Interactions Between Female Japanese Macaques During Homosexual Consortships Paul. *International Journal of Comparative Psychology* [online]. **17**, 351–359. ISSN 2168-3344. Dostupné z: <https://escholarship.org/uc/item/1jk0q5s7> Journal

VASEY, Paul L., 2006. The pursuit of pleasure: an evolutionary history of female homosexual behaviour in Japanese macaques. V: *Homosexual Behaviour in Animals: An Evolutionary Perspective*. s. 191–219.

VASEY, Paul L., 2017. Homosexual Behavior. V: *The International Encyclopedia of Primatology* [online]. ISBN 9781119179313. Dostupné z: doi:10.1002/9781119179313.wbprim0180

VASEY, Paul L., Bernard CHAPPAIS a Carole GAUTHIER, 1998. Mounting Interactions between Female Japanese Macaques: Testing the Influence of Dominance and Aggression. *Ethology* [online]. **104**(5), 387–398. ISSN 0179-1613. Dostupné z: doi:10.1111/j.1439-0310.1998.tb00077.x

VASEY, Paul L. a Nadine DUCKWORTH, 2006. Sexual reward via vulvar, perineal, and anal stimulation: A proximate mechanism for female homosexual mounting in Japanese macaques. *Archives of Sexual Behavior* [online]. **35**(5), 523–532. ISSN 00040002. Dostupné z: doi:10.1007/s10508-006-9111-x

VASEY, Paul L., Afra FOROUD, Nadine DUCKWORTH a Stefani D. KOVACOVSKY, 2006. Male-female and female-female mounting in Japanese macaques: A comparative study of posture and movement. *Archives of Sexual Behavior* [online]. **35**(2), 116–128. ISSN 00040002. Dostupné z: doi:10.1007/s10508-005-9007-1

VASEY, Paul L. a Carole GAUTHIER, 2000. Skewed sex ratios and female homosexual activity in Japanese Macaques: An experimental analysis. *Primates* [online]. **41**(1), 17–25. ISSN 00328332. Dostupné z: doi:10.1007/BF02557458

VASEY, Paul L., Jean-Baptiste LECA, Noëlle GUNST a Doug P. VANDERLAAN, 2014. Female homosexual behavior and inter-sexual mate competition in Japanese macaques: Possible implications for sexual selection theory. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* [online]. B.m.: Elsevier Ltd, **46**(4), 573–578. ISSN 18737528. Dostupné z: doi:10.1016/j.neubiorev.2014.09.002

WALLEN, Kim, 2001. Sex and context: Hormones and primate sexual motivation. *Hormones and Behavior* [online]. **40**(2), 339–357. ISSN 0018506X. Dostupné z: doi:10.1006/hbeh.2001.1696

YAMAGIWA, Juichi, 1987. Intra- and inter-group interactions of an all-male group of virunga mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*). *Primates* [online]. **28**(1), 1–30. ISSN 00328332. Dostupné z: doi:10.1007/BF02382180

YAMAGIWA, Juichi, 2006. Playful encounters: the development of homosexual behaviour in male mountain gorillas. V: *Homosexual Behaviour in Animals: An Evolutionary Perspective*. s. 273–293.

YEAGER, Carey P., 1990. Notes on the sexual behavior of the proboscis monkey (*Nasalis larvatus*). *American Journal of Primatology* [online]. **21**(3), 223–227. ISSN 10982345. Dostupné z: doi:10.1002/ajp.1350210306

ZUCKERMAN, Solly, 1932. *The Social Life Of Monkeys And Apes*. ISBN 0415-20980-3.

Příloha 1

Interakce genitálií jedinců stejného pohlaví u primátů vyjma člověka

<i>Species</i>	<i>Males</i>	<i>Females</i>	<i>Captive/free-ranging</i>
<i>Galago senegalensis moholi</i>	x	✓	C
<i>Varecia variegata variegata</i>	✓	✓	F
<i>Varecia variegata rubra</i>	x	✓	F
<i>Eulemur fulvus</i>	✓	✓	C
<i>Lemur macaco</i>	✓	x	C
<i>Propithecus verreauxi verreauxi</i>	✓	x	F
<i>Leontopithecus rosalia</i>	✓	x	C
<i>Sanguinus oedipus</i>	✓	✓	C
<i>Saguinus geoffroyi</i>	✓	✓	C
<i>Saguinus midas</i>	x	✓	C
<i>Saguinus fuscicollis</i>	✓	✓	C
<i>Callithrix jacchus</i>	✓	x	C
<i>Cebus apella</i>	x	✓	C
<i>Cebus capucinus</i>	✓	✓	F
<i>Cebus olivaceus</i>	✓	✓	F
<i>Saimiri sciureus</i>	✓	✓	C
<i>Miopithecus talapoin</i>	✓	✓	C/F
<i>Cercocebus atys</i>	✓	✓	C
<i>Cercocebus albigena johnstonii</i>	x	✓	F
<i>Cercopithecus aethiops</i>	✓	✓	C/F
<i>Cercopithecus mona</i>	✓	x	F
<i>Erythrocebus patas</i>	✓	✓	C/F
<i>Macaca sylvanus</i>	✓	✓	C
<i>Macaca arctoides</i>	✓	✓	C
<i>Macaca fascicularis</i>	✓	x	C
<i>Macaca fuscata</i>	✓	✓	C/F
<i>Macaca mulatta</i>	✓	✓	C/F
<i>Macaca thibetana</i>	✓	x	F
<i>Macaca nemestrina</i>	✓	✓	C/F
<i>Macaca nigra</i>	✓	✓	C
<i>Macaca radiata</i>	✓	✓	F
<i>Macaca silenus</i>	✓	✓	C
<i>Macaca maurus</i>	✓	✓	F
<i>Macaca tonkeana</i>	✓	✓	C
<i>Papio cynocephalus</i>	✓	✓	F
<i>Papio anubis</i>	✓	✓	C/F
<i>Papio ursinus</i>	✓	✓	F
<i>Papio papio</i>	✓	x	C
<i>Papio hamadryas</i>	✓	✓	C/F
<i>Mandrillus sphinx</i>	✓	✓	C
<i>Theropithecus gelada</i>	✓	✓	C/F
<i>Nasalis larvatus</i>	✓	✓	F
<i>Presbytis entellus</i>	✓	✓	F
<i>Presbytis johnii</i>	✓	x	F
<i>Rhinopithecus roxellana roxellana</i>	x	✓	C
<i>Hylobates lar</i>	✓	x	F
<i>Symphalangus syndactylus</i>	✓	x	C
<i>Pongo pygmaeus</i>	✓	✓	C/F
<i>Gorilla gorilla</i>	✓	✓	C/F
<i>Pan paniscus</i>	✓	✓	C/F
<i>Pan troglodytes</i>	✓	✓	C

Tabulka 1 – Interakce genitálií jedinců stejného pohlaví u primátů vyjma člověka (Same-sex genital interactions in nonhuman primates). Podle: Vasey (2017)

Příloha 2

Slovník pojmů

Homosexuální chování je kontakt genitálií, manipulace genitálií či kombinace obojího u jedinců stejného pohlaví (Vasey 1995).

Sociosexuální chování je situace, kdy vzorce chování, které jsou běžně asociovány se sexuálním chováním, jsou inkorporovány do sociální komunikace (Dixson 2012).

Sexuální chování je chování spjaté s kontextem reprodukce a plodností (Wallen 2001), rozumíme tím námluvy, páření, exkluzivní sexuální vztahy a další.

Opice Nového světa jsou ploskonosé opice (*Ceboidea*), kam patří malpovití (*Cebidae*) a kosmanovití (*Callitrichidae*) (Dixson 2012).

Opice Starého světa jsou úzkonosé opice (*Cercopithecidae*) (Dixson 2012).

Lidoopi (*Hominoidea*) je nadčeleď úzkonosých primátů, kam patří gibbonovití (*Hylobatidae*), orangutanovití (*Pongidae*) a člověk (*Hominidae*) (Dixson 2012).

Naskakující jedinec (mounter) je jedinec v sexuální interakci, který je nahoře (Vasey 2017).

Nastavující se jedinec (mountee) je jedinec v sexuální interakci, který je dole (Vasey 2017).

Exkluzivní sexuální partnerství (consortship) je typ partnerství, který vzniká u některých druhů primátů mezi jedinci stejného pohlaví po dobu jejich sexuálních interakcí (Vasey 2017).

Vzájemné čištění srsti (grooming) je sociální chování, které funguje jako prostředek k posílení sociálních vazeb a k vyjádření vzájemné podpory a péče (Henzi a Barrett 1999).