

**Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Kristýna Molnárová

**Morfologické a behaviorální změny v průběhu menstruačního cyklu
u samic úzkonosých primátů**

Morphological and behavioural changes during menstrual cycle in catarrhine primates

Bakalářská práce

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

Konzultantka práce: Mgr. Kateřina Fiurašková

Praha, 2022

**Charles University
Faculty of Science**

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 3. 8. 2022

podpis

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat svému školiteli doc. Mgr. Janu Havlíčkovi, Ph.D. za jeho ochotu, trpělivost a vždy vstřícný přístup, za cenné rady, připomínky a čas, který mi věnoval. Dále bych ráda poděkovala Mgr. Kateřině Fiuraškové za její vždy milý přístup, čas a veškeré konzultace a rady, které mi při psaní práce velmi pomohly. V neposlední řadě chci poděkovat své rodině a přátelům za jejich neutuchající podporu.

Děkuji.

Abstrakt

Samice úzkonosých primátů (*Catarrhini*) vykazují menstruační cyklus, v jehož průběhu lze u některých druhů pozorovat změny ve zbarvení kůže a/nebo v tzv. sexuálních otocích nacházející se zejména v anogenitální oblasti a v okolí sedacích hrbolů, ale též na hrudi, břiše či obličejí. Tyto morfologické změny lze porovnávat s měnicími se hladinami hormonů a také s tím, jak na ně samci reagují, což se odráží v míře vizuální atraktivity. Atraktivní pro samce může být i pach samic, s jehož změnami v průběhu cyklu by samci na základě čichové inspekce mohli vyhodnocovat reprodukční stav samic. Samci mohou vyhodnocovat samičí připravenost k páření také díky behaviorálním změnám, mezi něž patří různé proceptivní projevy jako jsou různá gesta, mimika, zvuky a mimo jiné i prezentace morfologických změn. Cílem práce je shrnout a kriticky zhodnotit dostupnou literaturu zabývající se morfologickými a behaviorálními změnami v průběhu menstruačního cyklu u samic úzkonosých primátů. Možnou funkci těchto cyklických změn se snaží vysvětlit několik navrhovaných hypotéz související např. se samičí kompeticí, vyšší otcovskou péčí a snížením rizika infanticidy. Dále hypotézy zabývající se čestným signálem samičí fertility a kvality a hypotéza graduovaného signálu pravděpodobné ovulace. Na základě současné evidence je největší podpora hypotézy graduovaného signálu.

Klíčová slova: menstruační cyklus, úzkonosí primáti, sexuální otoky, atraktivita, proceptivita, receptivita, inzerovaná fertilita, čestný signál, graduovaný signál

Abstract

Females of Old World monkeys and apes (*Catarrhini*) exhibit a menstrual cycle, during which changes in skin colouration and/or sexual swellings can be observed in some species, located mainly in the anogenital region and around the ischial callosities, but also on the chest, abdomen or face. These morphological changes can be compared with changing hormone levels and also the way males respond to them, which is reflected in the degree of visual attractiveness. The odour of females may also be attractive to males, and with changes in the odour over the cycle, males could assess the reproductive status of females based on olfactory inspection. Males may also assess female readiness to mate through behavioural changes, which include various proceptive displays such as different gestures, facial expressions, vocalizations and the presentation of morphological changes, among others. The aim of this thesis is to summarize and critically review the available literature dealing with morphological and behavioural changes during the menstrual cycle in females of Old World monkeys and apes. Several hypotheses have been proposed to explain the possible function of these cyclical changes, such as those related to male competition, increased paternal care and reduced risk of infanticide. Furthermore, hypotheses dealing with the honest signal of female fertility and quality and the hypothesis of a graded signal of probable ovulation. Based on the current evidence, there is the greatest support for the graded signal hypothesis.

Keywords: menstrual cycle, catarrhine primates, sexual swellings, attractiveness, proceptivity, receptivity, advertised fertility, honest signal, graded signal

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Menstruační cyklus.....	2
2.1. Fáze menstruačního cyklu.....	3
2.2. Estrus u úzkonosých primátů a fáze estrálního cyklu.....	4
3. Morfologické změny v průběhu menstruačního cyklu.....	5
3.1. Výskyt a forma morfologických změn.....	6
3.2. Fyziologické mechanismy vzniku morfologických změn.....	9
3.3. Morfologické změny v průběhu ontogeneze.....	12
3.4. Atraktivita.....	15
3.4.1. Vizuelní atraktivita.....	16
3.4.2. Čichová atraktivita.....	17
4. Behaviorální změny v průběhu menstruačního cyklu.....	19
5. Hypotézy související se změnami v průběhu menstruačního cyklu.....	21
5.1. Hypotéza nejlepšího samce.....	21
5.2. Hypotéza mnoha samců a otcovské péče.....	23
5.3. Hypotéza čestného signálu samičí fertility.....	25
5.4. Hypotéza graduovaného signálu.....	26
6. Závěr.....	29
Seznam použité literatury.....	32
Příloha.....	40

1. Úvod

Menstruační cyklus ve zhruba měsíčních intervalech je charakteristický pro samice úzkonosých primátů (Dixon, 2012). U ostatních placentálních savců hovoříme o estrálním cyklu z několika důvodů. Neopakuje se každý měsíc a jeho trvání se často vztahuje vzhledem k roku, kdy může probíhat jednou za rok (monoestrické), dvakrát ročně (diestrické) nebo několikrát do roka (polyestrické druhy) (Reece, 2011). Dále, při poklesu progesteronu nedochází k menstruačnímu krvácení (Emera et al., 2012). Ovšem jedním z nejzásadnějších důvodů je samotný vrchol estrálního cyklu – estrus, při němž dochází k ovulaci a většinou pouze v tomto období je samice ochotna se pářit (Heape, 1900). Oproti tomu u většiny samic úzkonosých primátů nejsou páření a sexuální aktivity vztaženy pouze na období, při němž dochází k ovulaci a samice je schopna se se samcem pářit kdykoli v průběhu cyklu (Hrdy & Whitten, 1987). Z těchto důvodů budu u samic úzkonosých primátů používat termín menstruační cyklus. V jeho průběhu se periodicky mění hladiny hormonů a střídají se 4 fáze zahrnující ovulaci, při níž se z vaječníku uvolní vajíčko, které může být oplozeno, a menstruaci, k níž dochází, pokud k oplození nedojde. Fáze lze rozlišovat z pohledu ovariálních změn (folikulární fáze, ovulace, luteální fáze a menstruace) či děložních změn (proliferací, sekreční, ischemická a menstruační fáze) (Kittnar a kol., 2011).

Cyklická fluktuace hormonů menstruačního cyklu se může u některých druhů úzkonosých více či méně odrážet v morfologických změnách, přičemž výraznost těchto změn se v mnoha případech zvyšuje s rostoucí pravděpodobností ovulace. Mezi morfologické změny patří tzv. sexuální otoky nacházející se především v anogenitální oblasti a v okolí sedacích hrbolů. Otoky jsou často výrazně (většinou rudě) zbarvené, ovšem u některých druhů otok chybí a lze u nich pozorovat pouze změny zbarvení, které se u některých druhů vyskytuje i na obličeji, hrudi či bříše (Dixon, 1983). Lze zkoumat, jak morfologické změny souvisí nejen s hormonálními změnami, ale též se změnami v míře jejich vizuální a čichové atraktivitu, což se může odrážet v reakcích samců vůči nim. Samčí reakce lze pozorovat i vůči behaviorálním změnám samic, přičemž projevy (proceptivního) chování se mohou u různých druhů lišit včetně jejich četnosti v rámci menstruačního cyklu (Beach, 1976; Hrdy & Whitten, 1987).

Hlavním cílem práce je kritická rešerše odborné literatury popisující menstruační cyklus u samic úzkonosých primátů, morfologické a behaviorální změny v jeho průběhu a hypotézy, které by tyto změny mohly vysvětlovat. Práce je rozdělena do 4 částí. Úvodní část práce se zabývá především fázemi v průběhu menstruačního cyklu a zahrnuje popis působení hormonů nejen v rámci změn ve vaječnících, ale též v rámci děložních změn. Dále se tato část zabývá pojetím termínu estru u samic úzkonosých primátů, fázemi estrálního cyklu a porovnáním s cyklem menstruačním. Druhá, nejobsáhlejší část, která spolu s dalšími dvěma částmi tvoří jádro práce, se zabývá morfologickými změnami v průběhu menstruačního cyklu. U jakých linií úzkonosých primátů změny pravděpodobně vznikly? U jakých druhů se vyskytují v současné době a jaké formy morfologických změn tyto druhy vykazují? Nutno zmínit, že ve výskytu morfologických změn je značná variabilita nejen mezi jednotlivými druhy, ale též

v rámci jednoho druhu, a dokonce i v rámci jednoho jedince, kdy se změny mohou lišit v průběhu ontogeneze. V práci tedy budu druhy řadit systematicky s ohledem na výskyt morfologických změn u jednotlivých rodů, kdy např. v rámci rodu pavián (*Papio*), dželada (*Theropithecus*), mandril, dril (*Mandrillus*) a mangabej (*Cercocebus*, *Lophocebus*) se změny vyskytují u všech druhů a jejich formu lze poměrně dobře zobecnit, naopak rod makak (*Macaca*) vykazuje vůbec největší variabilitu a to i v rámci ontogeneze jedince (Dixson, 2012). Nicméně rozsah práce neumožňuje podrobně se zabývat formou změn u všech druhů, proto budou některé druhy pouze zmíněny a nebude jim věnována taková pozornost.

Významnou částí jsou také fyziologické mechanismy vzniku morfologických změn. Mohou morfologické změny poskytovat nepřímou evidenci změn hormonálních? Jak velkou roli hrají hormony ve změnách velikosti otoku a/nebo výraznosti zbarvení? A jakými způsoby lze zkoumat vliv hormonů na vznik morfologických změn? V návaznosti na hormonální mechanismy následuje část zabývající se morfologickými změnami v průběhu ontogeneze, která se věnuje zejména vzniku otoku u dospívajících samic, dále porovnáním s formou otoku v dospělosti a jak se u některých samic změny projevují i v průběhu březosti. Práce se dále zabývá vizuální a čichovou atraktivitou a její korelací s morfologickými změnami. Třetí část se zabývá behaviorálními změnami v průběhu menstruačního cyklu, zejména chováním, kterým samice zahajují či udržují sexuální aktivity. V poslední části jsou uvedeny navrhované hypotézy snažící se vysvětlit, proč se výrazné morfologické změny vyvinuly pouze u samic úzkonosých primátů a jaké by mohly být jejich možné funkce. Závěr práce se soustředí na relevanci jednotlivých hypotéz a také na celkové shrnutí jednotlivých témat, kterými se tato bakalářská práce zabývá. Práce také obsahuje přílohu, kterou je tabulka s několika druhy úzkonosých primátů, u nichž uvedené studie zkoumaly morfologické a behaviorální změny.

2. Menstruační cyklus

Pro menstruační cyklus je charakteristická menstruace, při níž se odlučuje povrchová vrstva děložní sliznice (*endometrium*) a dochází k menstruačnímu krvácení v případě, že nedojde k oplození vajíčka ve fázi ovulace (Hatcher & Namnoum, 2004; Emera et al., 2012). Vyskytuje se u úzkonosých primátů (oddělení *Catarrhini*) v rozsahu 25–35 dní, s délkou menstruačního krvácení 1–8 dní (Hrdy & Whitten, 1987). Již z rozsahu intervalů je zřejmá variabilita nejen mezi druhy, ale též mezi jedinci navzájem, a dokonce i v rámci jednoho jedince (Dixson, 2012).

Kromě úzkonosých primátů byla menstruace zaznamenána u dalších druhů placentálních savců, kterými jsou 4 druhy netopýrů (*Molossus ater*, *Glossophaga soricina*, *Carollia perspicillata*, *Desmodus rotundus*) a bércoun jihoafrický (*Elephantulus myurus*) (Emera et al., 2012). Nedávno však Bellofiore a kol. (2017) objevili, že i bodlinatka egyptská (*Acomys cahirinus*) vykazuje menstruaci a stává se tak zatím jediným známým hlodavcem, který menstruuje.

U ostatních savců hovoříme o tzv. estrálním cyklu, kdy při poklesu steroidních hormonů – zejména progesteronu, nedochází k menstruačnímu krvácení. U některých druhů (např. samic psů) dochází ke krvácení v proestu a někdy je mylně zaměňováno za menstruaci. Nicméně takové krvácení není děložní, ale vaginální, a dochází k němu v proestu, kdy ještě nedošlo k ovulaci, ke které dochází zpravidla až v následující fázi estru (Emera et al., 2012).

V průběhu menstruačního cyklu se střídají 4 fáze, během nichž se periodicky mění hladiny hormonů. Změnami prochází především vaječníky, děložní sliznice a pochva (Rokyta a kol., 2015).

2.1. Fáze menstruačního cyklu

Menstruační cyklus se skládá z folikulární fáze, ovulace, luteální fáze a menstruace. V první folikulární fázi menstruačního cyklu zraje ve vaječniku několik folikulů, což jsou útvary tvořené vrstvou folikulárních buněk obklopující vaječnou buňku (oocyt). Růst těchto folikulů je zpočátku samovolný, následně však folikuly exprimují FSH receptory, čímž na ně začne působit folikuloestimulační hormon (FSH), což je gonadotropin uvolňovaný hypofýzou. Právě pod vlivem gonadotropinů začnou folikulární buňky tvořit estrogény, především estradiol (mezi další estrogény patří estron a estriol). Čím více folikuly rostou, tím více produkují estradiol, který však zpětnovazebně negativně působí na FSH, což má za následek, že folikuly postupně přestávají růst a zanikají. Na konci zůstane pouze jeden dominantní (Graafův) folikul s největším počtem FSH receptorů, který pokračuje v produkci estradiolu, ovšem v mnohem větším množství. Když toto množství přesáhne určitou kritickou hladinu, negativní zpětná vazba se přesmykne na pozitivní a dojde k vyplavení dalšího hypofyzárního gonadotropinu, kterým je luteinizační hormon (LH) (Roztočil a kol., 2011; Čepický a kol., 2018; Čepický 2021).

Folikulární fáze je zakončena ovulací, během níž se z Graafova folikulu uvolní oocyt, který může být oplozen spermií ve vejcovodu. Z Graafova folikulu se pod vlivem LH, který v této době dosahuje nejvyšší hladiny, posléze stává žluté tělísko (*corpus luteum*) produkující progesteron a v menší míře i estradiol. Třetí fáze, kdy je žluté tělísko aktivní a hladina progesteronu dosahuje nejvyšší hladiny, se nazývá fáze luteální. Funkcí progesteronu je například stimulace růstu děložní sliznice před případnou implantací oplozeného vajíčka, či negativní působení na gonadotropní hormony, čímž brání zrání folikulů a následné ovulaci v těhotenství. Pokud však k oplození vajíčka nedojde, žluté tělísko zaniká a společně s tím klesají hladiny steroidních hormonů progesteronu a estradiolu (Reece, 2011; Roztočil a kol., 2011, 2017; Čepický, 2021). Následuje menstruace, během níž dochází k odlučování vnější nekrotické vrstvy děložní sliznice (*stratum functionale*), která je odplavována menstruační krví z těla ven (Kittnar a kol., 2011; Petřek, 2019).

Na základě histologických změn, kterými prochází děložní sliznice, lze menstruační cyklus také dělit na fázi proliferační, sekreční, ischemickou a menstruační. V průběhu proliferační (růstové) fáze, dochází působením estrogenů k obnovování a ztlušťování vrstvy děložní sliznice, která byla během menstruace degradována. Po ovulaci následuje fáze sekreční, v níž se dále ztlušťuje a prokrvuje děložní

sliznice pro případnou nidaci (uhnízdění) oplozeného vajíčka především díky působení progesteronu, v menší míře i estrogenů. Pokud však k oplození nedojde následuje fáze ischemická, při níž hladiny hormonů klesají, cévy zásobující děložní sliznici se stáhnou a endometrium přestane být dostatečně prokrvováno. Tím dochází k nekróze buněk děložní sliznice a menstruačnímu krvácení (Kittnar a kol., 2011; Rokyta a kol., 2015; Dylevský, 2019; Petřek, 2019).

Průměrná délka menstruačního cyklu u žen je zhruba 28 dní, v rámci nichž se 1. den počítá od začátku menstruace, která trvá v průměru 4 dny a k ovulaci dochází zhruba v polovině cyklu (Kittnar a kol., 2011). Nicméně celková délka menstruačního cyklu je značně variabilní (v rozsahu 23–36 dní), a to jak mezi ženami navzájem, tak v rámci života ženy, kdy se například průměrná délka cyklu s přibývajícím věkem ženy zkracuje (Weiss a kol., 2010). Variabilní jsou také intervaly délek folikulární a luteální fáze, kdy přesné rozdělení 28 dní dlouhého cyklu na 14 dní dlouhou folikulární a 14 dní dlouhou luteální fázi nemusí u všech žen nutně platit, jelikož délka folikulární fáze může být v rozsahu 10–23 dní a luteální fáze v rozsahu 7–19 dní (Mihm et al., 2011).

Také u ostatních úzkonosých primátů je nejen délka menstruačního cyklu, ale též míra menstruačního krvácení velmi variabilní, kdy například u samic mangabeje pláštikového (*Lophocebus albigena*) a kočkodana obecného (*Chlorocebus aethiops*) je menstruace pro vnějšího pozorovatele téměř nepostřehnutelná. Nejvíce variabilní je délka folikulární fáze, která může být ovlivněna i faktory prostředí (Dixon, 2012). Některé sezónně se pářící druhy, mohou dokonce vykazovat nepravidelné anovulační cykly bez menstruace (Rowell, 1972). Takovým druhem je například makak rhesus (*Macaca mulatta*), v rámci něhož se u samic v podmínkách lidské péče objevuje amenorea (absence menstruace) v letních měsících, ovšem v průběhu pářící sezóny především v podzimních a zimních měsících samice vykazují pravidelný cyklus (Keverne & Michael, 1970). Amenorea se u samic dále přirozeně vyskytuje v průběhu březosti (u žen v těhotenství), při kojení (Abee et al., 2012) a menopauze (s věkem související, trvalé a nepatologické ukončení ovulace a menstruace). Ta je ovšem u nehumánních primátů žijících ve volné přírodě těžko pozorovatelná a prokazatelná, narozdíl od často déle se dožívajících jedinců žijících v lidské péči. Ovšem u nich je lepší hovořit spíše o tzv. postreprodukčním období než o menopauze (Walker & Herndon, 2008), jelikož v současné době se většina autorů shoduje, že menopauza je typická jen pro člověka a 4 druhy ozubených kytovců (Johnstone & Cant, 2019).

2.2. Estrus u úzkonosých primátů a fáze estrálního cyklu

Termín estrus poprvé definoval Heape (1900) jako vrchol sexuálního období savců, ve kterém a pouze v něm je samice schopna „přijmout samce“. Dále navrhl rozlišovat období proestru, během něhož nastávají fyziologické změny zejména pohlavních orgánů a také se zvyšuje tělesná teplota, na niž odkazuje někdy používaný pojem říje (z angl. „heat“), který se však občas vztahuje i na samce a zahrnuje obě období. Heape (1900) tedy navrhuje tato období rozlišovat a vztahovat je pouze na samice většiny, možná všech, savců.

I přes fyziologické změny, ke kterým v průběhu estrálního cyklu dochází, se termín estrus používá především pro receptivní chování samic, které je omezeno na různě dlouhou periodu, v níž dochází k ovulaci (Nadler, 1994). Toto receptivní chování samic – receptivita, tvoří společně s proceptivitou a atraktivitou hlavní pojmy charakterizující samice savců v estru. Proceptivita je chování, kterým samice iniciují či udržují sexuální aktivity, nebo dávají najevo svůj sexuální apetit i v odpovědi na nějaký samčí stimul. Receptivita je pak samotná ochota samic se pářit a zahrnuje chování a reakce, které jsou nezbytné pro úspěšnou kopulaci – intromisi a ejakulaci (Beach, 1976). Většina samic úzkonosých primátů ovšem může být receptivní i mimo období, kdy k ovulaci dochází, tedy původní výrok Heapeho (1900), že samice je schopna samce přijmout pouze v průběhu estru, u nich neplatí (Keverne, 1981; Hrdy & Whitten, 1987; Nadler, 1994). U úzkonosých primátů se tedy termín estrus používá spíše pro proceptivní a receptivní chování samic, bez ohledu na to, zda je samice v plodném období cyklu (Hrdy & Whitten, 1987).

V současnosti většina autorů dělí estrální cyklus na 4 fáze: proestrus, estrus, metestrus a diestrus. V proestru dochází podobně jako ve folikulární fázi menstruačního cyklu ke zrání folikulů a hladina estrogenu se zvyšuje. V této době jsou samice pro samce sexuálně atraktivní, nicméně obvykle se s nimi odmítají pářit (Reece, 2011). Jak již bylo uvedeno výše, občas může dojít ke krvácení, které však s menstruací nemá nic společného (Emera et al., 2012). V následující fázi estru dochází k ovulaci a samice je receptivní. V další fázi metestru dochází podobně jako v luteální fázi k vzestupu progesteronu a aktivitě žlutého tělíska, které dosahuje největší aktivity v diestru, v němž je hladina progesteronu nejvyšší. Občas se dlouhé klidové období před proestrem, při němž nedochází k cyklickým hormonálním změnám a k sexuálním aktivitám, označuje jako anestrus. Na výskyt estrálního cyklu se často pohlíží vzhledem k roku, kdy můžeme rozlišit monoestrické (estrus jednou za rok – např. divoké šelmy), diestrické (estrus dvakrát ročně – např. feny) či polyestrické (estrus několikrát do roka, často v závislosti na roční době – např. samice většiny domácích zvířat) druhy (Reece, 2011).

3. Morfologické změny v průběhu menstruačního cyklu

U mnohých druhů úzkonosých primátů lze pozorovat výrazně zbarvenou a/nebo oteklou kůži, která se vyskytuje především v anogenitální oblasti a v okolí sedacích hrbolů, ale také na hrudi (např. dželada *Theropithecus gelada*) či obličejí (např. mandril rýholící *Mandrillus sphinx*) (Rowell, 1972) (Dixson, 1983). Již Heape (1900) uvedl, že mnoho druhů primátů má překrvené části těla (např. již zmíněný obličej, bradavky, hýždě a stehna) a někteří dokonce otoky měkkých tkání okolo análního a genitálního otvoru, přičemž zmínil jejich možné změny. Následně Zuckerman (1932b) uvedl, že konkrétně u starosvětských primátů se v průběhu menstruačního cyklu mohou měnit vnější pohlavní orgány a okolní části těla v míře zbarvení a/nebo otoku.

Podle těchto vnějších cyklických změn Zuckerman (1932a) navrhl rozdělit starosvětské primáty do dvou skupin, a to na druhy, které tyto změny v průběhu menstruačního cyklu nevykazují, a na druhy,

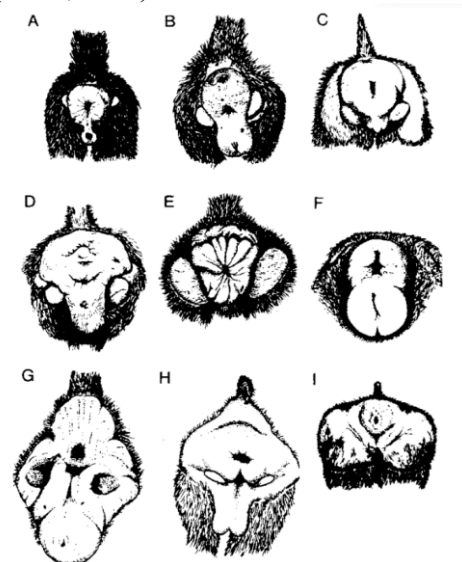
kteří vykazují okolo vnějších pohlavních orgánů cyklické morfologické změny – tzv. „sexual skin“. Tento termín poprvé použili Langley a Sherrington (1891) u dospělých samic makaka rhesus (*Macaca mulatta*). Ovšem jak již bylo uvedeno výše, některé druhy mají výraznou kůži (např. růžově či červeně zbarvenou) i na jiných částech těla, proto se v tomto případě přívlastek „sexuální“ nevztahuje pouze na anogenitální oblasti (Dixon, 2012). Namísto „sexual skin“ budu dále v textu používat pojmy sexuální otoky, výrazné zbarvení, morfologické změny či vizuální podněty.

3.1. Výskyt a forma morfologických změn

Stěží rozpoznatelné morfologické změny, jako je např. otok vulvy nebo zrudnutí suprapubické kůže, mohou v období, kdy dochází k ovulaci, vykazovat i některé poloopice – např. lemuři (Sclafani et al., 2012), loriové (Radhakrishna & Singh, 2004), komby (Lipschitz, 1996) a nártouni (Wright et al., 1986); či někteří ploskonosí primáti – např. vřešťani (Glander, 1980) a kotulové (Wilson, 1977), nicméně pouze zástupci z oddělení úzkonosých vykazují jako jediní výrazné morfologické změny, které jsou viditelné i z větší vzdálenosti (Dixon, 1983; Hrdy & Whitten, 1987). Podle výskytu těchto morfologických změn lze úzkonosé primáty rozdělit do 3 skupin: druhy, které je vůbec nevykazují; druhy, které je vykazují slabě a druhy s opravdu výraznými morfologickými změnami (Sillén-Tullberg & Møller, 1993). Tyto výrazné morfologické změny lze druhu přisoudit, pokud dospívající a/nebo dospělci vykazují viditelné změny ve zbarvení a/nebo velikosti otoku v průběhu menstruačního cyklu, dále pokud jsou tyto změny pozorovány i na jiných částech těla, které přímo nesouvisí s kopulací, a pokud je může vidět i lidský pozorovatel z větší vzdálenosti (Nunn, 1999).

Forma morfologických změn se mezi jednotlivými druhy úzkonosých primátů může lišit – viz *Obrázek 1*. Zhruba uprostřed cyklu okolo předpokládané ovulace může sexuální otok a/nebo zbarvení u různých druhů zasahovat různě velkou anogenitální oblast (např. oblast vulvy, oblast okolo řitního otvoru – někdy zasahující až ke kořeni ocasu, oblast sedacích hrbolů) a odlišnosti lze také pozorovat v míře tumescence a/nebo zbarvení (Dixon, 1983). Výrazné morfologické změny se u úzkonosých primátů podle Dixsona (2012) vyvinuly pravděpodobně alespoň pětikrát nezávisle na sobě a v rámci některých linií mohly být sekundárně redukovány.

V rámci čeledi kočkodanovití (*Cercopithecidae*) vznikly morfologické změny pravděpodobně u společného předka podčeledi kočkodani (*Cercopithecinae*) a v rámci rodů pavián (*Papio*), dželada (*Theropithecus*), mandril, dril



Obrázek 1 Různé formy sexuálních otoků uprostřed cyklu u samic úzkonosých primátů. A) mangabej pláštík; B) mangabej kouřový; C) mandril rýholící; D) pavián čakma; E) gueréza zelená; F) šimpanz učenlivý; G) kočkodan talapoin; H) makak vepří; I) makak chocholatý. Převzato z Dixon (1983).

(*Mandrillus*) a mangabej (*Cercocebus*, *Lophocebus*) se vyskytují u všech druhů (Dixson, 2012). Paviáni vykazují jedny z nejvýraznějších a největších sexuálních otoků (Higham et al., 2008). Samice dosahují pohlavní dospělosti ve věku 4–5 let ve volné přírodě, v lidské péči jí mohou dosáhnout i dříve. Délka menstruačního cyklu se pohybuje okolo 30–35 dní a průměrná délka pozorované tumescence zhruba 15 dní (Hrdy & Whitten, 1987; Gauthier, 1999). Samičí perineální sexuální otok (perineum je oblast mezi pohlavními orgány a řitním otvorem) zasahuje oblast okolo řitního otvoru, vulvy a okolí sedacích hrbolů (Dixson, 2012). Výrazné sexuální otoky jsou dány nejen velikostí, ale i zbarvením, tudíž jsou dobrým modelem pro výzkum korelace mezi morfologickými změnami otoku a hormonálními změnami. Po menstruaci je otok plochý a nevýrazně zbarvený, v průběhu folikulární fáze tumescence vzrůstá a zbarvení je výraznější, okolo předpokládané ovulace je otok největší a výrazně růžový, v luteální fázi poté dochází k postupné detumescenci, zvrásnění a ústupu výrazného zbarvení (Higham et al., 2008; Rigai et al., 2013). Otok se mění nejen v průběhu menstruačního cyklu, může se měnit i s věkem a/nebo s počtem březostí (Strum & Western, 1982; Gauthier, 1999); blíže v podkapitole 3.3. *Morfologické změny v průběhu ontogeneze.*

Samice dželad (*Theropithecus gelada*) dosahují pohlavní dospělosti okolo 5 let a průměrná délka menstruačního cyklu je 37 dní (Roberts et al., 2017). Lze u nich pozorovat především výrazně zbarvenou kůži na hrudi a také na spodní části břicha a v okolí sedacích hrbolů. Změny v průběhu cyklu nejsou výrazné, nicméně uprostřed cyklu a také v časně folikulární fázi může být kůže ohraničena bílými puchýřky (Dunbar, 1977; Dixson, 2012; Roberts et al., 2017). U samic mandrila rýholícího (*Mandrillus sphinx*) ve volné přírodě se sexuální otok objevuje zhruba ve věku 3 let, což je o něco později, než u samic v lidské péči (Feistner, 1992; Bettinger et al., 1995). Menstruační cyklus trvá zhruba 28 dní. V rámci něj se mění velikost i zbarvení perineálního sexuální otoku. Na začátku cyklu je otok plochý a zvrásněný, ale v průběhu folikulární fáze lze pozorovat malý a světle růžový otok, který se stává čím dál tím výraznější a okolo předpokládané ovulace je již plně oteklý a lesklý bez jakéhokoli zvrásnění (Phillips & Wheaton, 2008). Nelze si nevšimnout výrazného zbarvení na obličejí skládající se z rudého nosního pruhu, kolem kterého jsou jasně modré „paranasální hřebeny“, nicméně u samic zbarvení není tak výrazné jak u samců (Dixson, 1983).

U samic mangabejů se délka menstruačního cyklu pohybuje okolo 30 dní (Hrdy & Whitten, 1987). Samice mangabeje pláštikového (*Lophocebus albigena*) dosahují pohlavní dospělosti ve věku 6–8 let, kdy se u nich poprvé vyskytují sexuální otoky. Forma otoku je u nich jednodušší a zahrnuje oblast vulvy a částečně oblast okolo řitního otvoru. Otok se v průběhu menstruačního cyklu cyklicky mění jak ve velikosti, tak ve zbarvení, které je v době maximální tumescence, trvající zhruba 2–4 dny, růžové. Maximální otok trvá zhruba 2–4 dny (Dixson, 2012; Arlet et al., 2015). Samice mangabeje kouřového (*Cercocebus atys*) a mangabeje sanjei (*Cercocebus sanjei*) vykazují o něco výraznější otok zasahující celou oblast okolo řitního otvoru a podobající se otoku u samic mandrila rýholícího. V průběhu cyklu lze rozeznávat stádium naprosté detumescence, poté postupnou tumescenci zasahující nejdříve oblast vulvy, dále oblast okolo řitního otvoru a mezi sedacími hrboly. V době maximální tumescence, která

trvá zhruba 6 dní, lze pozorovat „lesklý otok“ bez jakéhokoli zvrásnění, poté nastává postupná detumescence (Dixson, 2012; Fernández et al., 2017). Samice nedávno objeveného druhu paviánc *Rungwecebus kipunji*, který byl dříve řazen mezi mangabeje rodu *Lophocebus* a v současné době je již řazen do samostatného rodu paviánc (*Rungwecebus*) (Davenport et al., 2006), by podle Jones a kol. (2005) měly také vykazovat sexuální otoky.

Rod makak (*Macaca*) vykazuje vůbec největší variabilitu ve výskytu morfologických změn v rámci jednotlivých druhů a v některých případech i v rámci ontogeneze jednoho druhu, kdy jedinci vykazují výrazné otoky pouze v dospívání a v dospělosti mají většinou jen výrazné zbarvení. Mezi takové patří např. makak medvědí (*M. arctoides*), ásámský (*M. assamensis*), jávský (*M. fascicularis*), červenolící (*M. fuscata*) a rhesus (*M. mulatta*) (Anderson & Bielert, 1994; Dixson, 2012). U dospělých samic makaka medvědího, jávského, červenolícího a rhesus se zarudnutí vyskytuje i na obličejí, bradavkách a břiše v závislosti na hladinách estrogenů (Rowell, 1972). V rámci skupiny „*silenus-sylvanus*“ samice vykazují výrazné otoky i zbarvení a patří sem např. makak lví (*M. silenus*) (Singh et al., 2006), magot (*M. sylvanus*) (Möhle et al., 2005), vepří (*M. nemestrina*) (Blakley et al., 1981) a chocholatý (*M. nigra*) (Higham et al., 2012). Makakové dosahují pohlavní dospělosti okolo 2,5–5,5 let a délka menstruačního cyklu se v rámci jednotlivých druhů pohybuje v rozsahu 25–40 dní (Küster & Paul, 1984; Hrdy & Whitten, 1987). Z rodů kočkodanů (*Allenopithecus*, *Miopithecus*, *Erythrocebus*, *Chlorocebus*, *Cercopithecus*) se v dospělosti výrazné otoky vyskytují u samic druhů kočkodan Allenův (*Allenopithecus nigroviridis*) a kočkodan talapoin (*Miopithecus talapoin*) (Nunn, 1999; Dixson, 2012). U samic kočkodana husarského (*Erythrocebus patas*) se může v dospívání vyskytovat otok vulvy (Rowell, 1972).

Dále se výrazné morfologické změny podle Dixsona (2012) nejspíše vyvinuly v rámci africké větve podčeledi hulmani (*Colobinae*) u společného předka guerézy červené (*Ptilocolobus badius*), zanzibarské (*Ptilocolobus kirkii*) a zelené (*Procolobus verus*). V rámci asijské větve se pravděpodobně vyvinuly pouze u rodu kahau (*Simias*) (Tenaza, 1989). V rámci hominoidů (*Hominoidea*) z čeledi gibonovití (*Hylobatidae*) se vyvinuly u samic gibona lar (*Hylobates lar*) (Barelli et al., 2007) a z čeledi hominidů (*Hominidae*) otoky pravděpodobně vznikly u společného předka šimpanze učenlivého (*Pan troglodytes*) a šimpanze bonobo (*Pan paniscus*) (Dixson, 2012). Samice šimpanzů dosahují pohlavní dospělosti okolo 6–8 let, kdy již menstrují a vykazují velké anogenitální otoky (Mori et al., 2007). Délka menstruačního cyklu je u obou druhů zhruba 36 dní a délka tumescence se pohybuje okolo 12–13 dní (Emery & Whitten, 2003; Paoli et al., 2006). Samice goril (*Gorilla*) dosahují pohlavní dospělosti okolo 8 let. Menstruační cyklus trvá zhruba 30 dní a u dospělých samic se může v době pravděpodobné ovulace vyskytnout otok stydkých pysků, u dospívajících o něco výraznější perineální otok (Nadler, 1975; Fossey, 1982).

3.2. Fyziologické mechanismy vzniku morfologických změn

Sexuální otoky a/nebo výrazné zbarvení u úzkonosých primátů úzce souvisí s menstruačním cyklem a předpokládá se, že jejich změny poskytují nepřímou evidenci vývoje folikulů ve vaječnicích (Zuckerman, 1932a). Roli hormonů ve změnách tumescence (míra růstu otoku) a detumescence (míra ústupu otoku) nebo ve změnách zbarvení otoku lze zkoumat různě.

Parkes a Zuckerman (1931) sledovali účinky injikovaného estrinu u 2 ovariektomizovaných samic (samice s chirurgicky odstraněnými vaječníky) paviána plástíkového (*Papio hamadryas*) a makaka kápoového (*Macaca radiata*). Parkes a Bellerby (1926) termín „estrin“ použili pro hormon produkovaný vaječníky navozující estrus (dále v textu budu používat estrogen). Výsledky ukázaly, že samice paviána plástíkového po odstranění obou vaječnicků a dělohy vykazovala výrazně zmenšený sexuální otok, který byl ovšem obnoven injikací estrogenu. Naopak u ovariektomizované samice makaka kápoového nebyly po injikaci hormonu pozorovány výrazné změny sexuálního otoku, a to nejspíše z toho důvodu, že je tento druh nevykazuje ani v normálních podmínkách (Parkes & Zuckerman, 1931). Gillman (1940) samicím paviána čakma (*Papio ursinus*) s normální funkcí vaječnicků injikoval progesteron v různých poměrech a sledoval jeho působení v průběhu menstruačního cyklu samic. Při injikování progesteronu v první folikulární fázi cyklu, kdy byla sledována tumescence, která podle autora souvisela s hladinou estronu, pozoroval následující. Zaprvé, detumescenci perineálního otoku trvající 4–7 dní, bez následného menstruačního krvácení, přičemž minimální množství pro dosažení tohoto efektu byly 3 mg injikovaného progesteronu. Zadruhé, detumescenci s následným krvácením, a to při injikaci buď 1 dávky 20 mg progesteronu, nebo 2–3 dávek v celkovém množství 15 mg progesteronu v intervalu 3–4 dny. Autor z pokusů vyvozuje, že i v nelaboratorních podmínkách u dospělých samic paviánů detumescence pozitivně koreluje s hladinami progesteronu. Také usuzuje, že progesteron je schopný vyvolat detumescenci i v přítomnosti estronu.

Na předchozích dvou studiích bylo vidět, že vliv hormonů na sexuální otoky v průběhu menstruačního cyklu lze zkoumat injikací hormonů do kastrovaných nebo samic s normální funkcí vaječnicků, ovšem dnes lze výzkum provádět mnohem méně invazivními metodami, jako je například srovnání morfologie sexuálního otoku (např. z fotografií) s hladinami hormonů ve vzorcích moči či trusu.

Higham a kol. (2008) zkoumali 566 fotografií sexuálních otoků a analyzovali estrogen, progesteron a poměr mezi nimi ze vzorků trusu 12 samic paviána anubi (*Papio anubis*). Ovulace byla stanovena nejvyšší zaznamenanou hladinou estrogenu v trusu, přičemž se předpokládalo, že jeho nejvyšší hladina v plazmě se objevila 2 dny zpět, a současně byla ovulace stanovena 3 dny před zaznamenaným vzestupem hladiny progesteronu v trusu. Vědci našli pozitivní korelaci mezi změnami ve velikosti otoku a cyklem, kdy nejširší otok byl pozorován v době pravděpodobné ovulace. Detumescence otoku sice refletovala rostoucí hladiny progesteronu, nicméně tumescence přesně neodpovídala hladinám estrogenu, z čehož autoři usuzují, že nejlepším ukazatelem je poměr mezi

estrogenem a progesteronem (poměr E:P). Co se týká změn ve zbarvení, tak ty podle autorů informací o fertilitě samic nepodávaly.

Möhle a kol. (2005) měřili anogenitální otoky na základě krátkých videí u 12 samic makaka magota (*Macaca sylvanus*), přičemž 9 z nich bylo uspáno a proběhlo reálné měření šířky sedacích hrbolů a délky zadní nohy pro porovnání s velikostí otoků. Dále byly sbírány vzorky trusu pro hormonální analýzu progesteronu a estrogeneru k určení pravděpodobné ovulace, která byla stanovena 3 dny před vzestupem progesteronu s chybovostí 1–2 dny, proto byl celkový rozsah plodné fáze stanoven do intervalu 2–3 dny včetně pravděpodobné ovulace. Podobně jako ve výše uvedené studii Higham a kol. (2008) se ukázalo, že nejlepším měřítkem hormonálních změn je poměr E:P. Jelikož například okolo pravděpodobné ovulace byl sice otok největší, nicméně nebyl zaznamenán nárůst estrogeneru – podle autorů by jedním z důvodů mohly být individuální rozdíly v sekreci hormonu. Ovšem největší tumescence pozitivně korelovala s poměrem E:P a byla pozorována ve folikulární fázi. Brauch a kol. (2007) také sledovali samice makaka magota (*Macaca sylvanus*) a pořizovali fotografie sexuálních otoků u 11 samic, hodnotili je na škále 1–3 a porovnávali s hladinami estrogeneru a metabolitu progesteronu ze vzorků trusu. Den pravděpodobné ovulace byl určen vzestupem hladiny progesteronu a plodná fáze byla stanovena do celkového intervalu 5 dní, které zahrnovaly 2 dny, ve kterých mohlo dojít k ovulaci, plus 3 dny pravděpodobné životnosti spermií v samičím traktu. Podle výsledků velikost sexuálních otoků významně pozitivně korelovala s hladinami estrogeneru, přičemž tumescence vzrůstala zhruba od poloviny folikulární fáze a byla největší v předpokládaný den ovulace, po němž byla pozorována postupná detumescence.

Červené zbarvení a tmavost obličejů a okolí sedacích hrbolů podle fotografií zkoumali Rigaiil a kol. (2019) u 12 samic makaka červenolícího (*Macaca fuscata*). Na základě hladiny pregnandiol glukuronidu (metabolický produkt progesteronu) ze vzorků trusu byla určena plodná fáze v intervalu 5 dní, v rámci nichž byly 2 dny stanoveny pro pravděpodobnou ovulaci. Autoři předpokládali, že v průběhu plodné fáze bude obličej nebo oblast sedacích hrbolů červenější nebo tmavší v porovnání s ostatními fázemi cyklu. Červenost korelovala s tmavostí obličejů i oblasti sedacích hrbolů, ovšem s cyklem částečně korelovaly pouze změny v tmavosti nebo světlosti oblasti sedacích hrbolů a to tak, že po plodné fázi byly sedací hrboly výrazně světlejší než před ní. Nicméně plodná fáze nebyla spojena s žádnou výraznější změnou. Navíc změny v jasnosti v okolí sedacích hrbolů jsou pro samce nejspíš vnímatelné pouze za dobrých světelných podmínek.

Barelli a kol. (2007) se zaměřili na 12 samic divoce žijících gibbonů lar (*Hylobates lar*). Na základě fotografií byly sexuální otoky zkoumány podle tvaru, barvy a míry otoku vulvy, dále například podle stupně zvrásnění malých stydkých pysků. Velikost otoků byla dále porovnáována s průměrnou velikostí sedacích hrbolů. Nakonec byla použita data od 8 samic, jejichž menstruační cyklus byl stanoven na základě hladiny metabolitu progesteronu ze vzorků trusu. Plodná fáze byla stanovena do intervalu 5 dní a pravděpodobný den ovulace s chybovostí 1 dne byl určen nejvyšší zaznamenanou hladinou progesteronu ve vzorku trusu. Podle výsledků korelovaly změny sexuálních

otoků s hormonálními změnami v průběhu cyklu, kdy byla největší tumescence pozorována ve folikulární a časně luteální fázi, přičemž ve 12 z 15 cyklů proběhla pravděpodobná ovulace při největším otoku. S nejvyšší pravděpodobností ovulace proběhla 3 dny v období nejvyššího otoku. Během následujících 4–5 dní po pravděpodobné ovulaci byla s nárůstem progesteronu zaznamenána postupná detumescence.

Ve studii Graham a kol. (1972) byla velikost sexuálních otoků u 3 samic šimpanze učenlivého (*Pan troglodytes*) hodnocena (na stupnici 0–4) a porovnávána s měřenými hladinami estrogenů (estron, estradiol a estriol) a pregnandiolu ve vzorcích moči. Bylo zaznamenáno, že se stoupajícími hladinami estronu a estradiolu v první fázi cyklu vzrostla i velikost otoku. Naopak hladiny pregnandiolu byly v první fázi cyklu nízké, ale ve druhé fázi začaly stoupat, což korelovalo s postupnou detumescencí, tedy zmenšující se velikostí otoku. Tuto korelaci autoři podpořili i na základě měřené hladiny progesteronu v plazmě. Podobný trend našli Deschner a kol. (2004), kteří vyhodnocovali data od 12 samic šimpanze učenlivého západoafrického (*Pan troglodytes verus*) v národním parku Taï. Pro stanovení hladin hormonů analyzovali metodou enzymové imunoanalýzy konjugáty estronu a pregnandiol glukuronid ze vzorků moči, přičemž ovulace byla určena na den předcházející dni vzestupu pregnandiolu. Plodná fáze byla stanovena do celkového intervalu 4 dny, tedy dnem ovulace a 3 předcházejícími dny. Perineální sexuální otok byl hodnocen na škále 1–3, přičemž při zaznamenaném 3. stádiu byl pořízen videozáznam. Podle výsledků byla velikost sexuálního otoku nejmenší na začátku folikulární fáze, nicméně poté společně s hladinou estronu postupně vzrůstala až po den pravděpodobné ovulace, po níž následovala mírná detumescence společně s pokračujícím nárůstem hladiny pregnandiolu.

Nicméně Emery a Whitten (2003) se rozhodly prozkoumat vztah mezi mírou otoku a hladinou estradiolu a progesteronu na základě fotogrammetrie a analýzy hormonů z celkem 297 vzorků trusu 8 samic šimpanze učenlivého (*Pan troglodytes*). Menstruační cyklus, trvající v průměru 35,5 dní, byl rozdělen na časnou (8,5 dní) a pozdní (11,5 dní) folikulární fázi a časnou (8,5 dní) a pozdní (7,5 dní) luteální fázi. Sexuální otok byl hodnocen na škále od 1–4, přičemž největší tumescence (hodnota 4) byla zaznamenána po dobu 4 dnů v rámci celkových 12 dnů. Podle autorek studie proběhla ovulace mezi nejvyšší zaznamenanou hladinou estradiolu a počátkem vzestupu hladiny progesteronu, na základě velikosti sexuálního otoku v průměru 1. den pozorované detumescence. Výsledky ukázaly, že hladiny estradiolu v časně folikulární a časně luteální fázi a doba zvýšené hladiny luteálního progesteronu pozitivně korelují s měřenou velikostí sexuálního otoku. Vysoké hladiny estradiolu se sice odrážely v růstu sexuálního otoku, jeho nárůst byl nicméně zaznamenán dříve a probíhal rychleji. Se vzrůstem hladiny progesteronu v luteální fázi byl zaznamenán ústup ve velikosti sexuálního otoku. Autorky studie však nepředpokládají, že mezi nárůstem hladiny progesteronu v luteální fázi cyklu a zmenšením sexuálního otoku by byla příčinná souvislost, nicméně uvádí, že oba jevy úzce souvisí s aktivitou folikulů ve vaječnicích. Dle jejich názoru je důležitá spíše doba, po jakou je hladina luteálního

progesteronu vysoká, aby mohlo dojít k úspěšnému nárůstu děložní sliznice před případným uhnízděním oplozeného vajíčka.

Studie se v mnohém shodují, každopádně přesný hormonální mechanismus vzniku morfologických změn stále není přesně znám. Zprvce změny se liší u jednotlivých druhů, a rámci druhu pak mohou být individuální odchylky v menstruačním cyklu. Dále je rozdíl v tom, zda je účinek hormonů zkoumán v laboratorních podmínkách, kdy se hormony přímo injikují a přímo se pozoruje jejich účinek – např. při injikaci estrogenů tumescence a při injikaci progesteronu detumescence otoku, nebo v normálních podmínkách, kdy jsou hladiny hormonů sledovány ze vzorků moči a trusu (zvýrazněno fialově v *Tabulce 1* v Příloze). Také je rozdíl v metodách a přesnosti měření a pozorování, což bylo vidět například mezi studiemi Grahama a kol. (1972) a Emery a Whitten (2003), kdy druhá z uvedených studií nedošla svou mnohem přesnější metodou fotogrammetrie k tak jasné korelaci mezi vzrůstající velikostí otoku a hladinou estradiolu.

Shrnutí by tedy nicméně mohlo být, že u mnohých druhů úzkonosých primátů se cyklické změny v hladinách hormonů, konkrétně estrogenů a progesteronu, mohou více či méně odrážet v morfologických změnách sexuálních otoků, kdy v mnohých případech tumescence pozitivně koreluje s estrogeny, zatímco detumescence s progesteronem. Nicméně občas se jeví jako nejvhodnější způsob porovnávat morfologické změny s poměrem E:P. Dále se předpokládá, že v průběhu folikulární fáze se sexuální otoky stávají výraznějšími, přičemž okolo pravděpodobné ovulace jsou nejvýraznější a následně dochází k ústupu morfologických změn v průběhu luteální fáze (Dixon, 1983). V průběhu menstruace sexuální otoky chybí nebo jsou značně nevýrazné (Rowell, 1972).

3.3. Morfologické změny v průběhu ontogeneze

Pohlavní dospělost samic může být definována počátkem menstruačního cyklu, prvním početím či porodem (Rowell, 1977). Se začátkem menstruačního cyklu v pubertě začnou samice některých druhů vykazovat výrazné změny v morfologii otoku a tento interval je typicky měřen od prvního náznaku tumescence, až po poslední známku detumescence v rámci cyklu (Hadidian & Bernstein, 1979). Ovšem změny lze pozorovat nejen s cyklicky měnícími se hladinami hormonů, ale i v rámci života samic. U některých druhů úzkonosých primátů se sexuální otoky vyskytují dokonce v průběhu březosti nebo v období kojení, kdy je pravděpodobnost ovulace minimální (Barelli et al., 2007). Pokud totiž dojde k oplození vajíčka, hladina progesteronu v krvi zůstává na vysoké úrovni (Hrdy & Whitten, 1987), a jak již bylo zmíněno v podkapitole 2.1. *Fáze menstruačního cyklu*, progesteron svým působením na přední lalok hypofýzy snižuje sekreci gonadotropních hormonů FSH a LH, čímž potlačuje ovulaci v těhotenství (Reece, 2011).

Zajímavé také je, že samice některých druhů úzkonosých primátů vykazují sexuální otoky či jiné vizuální podněty výraznější v dospívání než v dospělosti (Anderson & Bielert, 1994). Ptát se, proč tomu tak je, má smysl z několika důvodů. Zprvce, dospívající samice často nemají plně vyvinutý reprodukční

systém, tudíž by se mohlo jednat o jakési klamání samců s přihlédnutím k tomu, jak samci na výrazné morfologické změny reagují, čemuž se budu blíže věnovat v další podkapitole 3.4. *Atraktivita* (Nunn, 1999). Na druhou stranu dospělí samci většinou dávají přednost dospělým samicím a obzvláště vícerodičkám, nejspíše díky jejich vyššímu reprodukčnímu úspěchu (Anderson, 1986). Na základě analýzy dat z dostupných studií, je podle Anderson a Bielerta (1994) výčet druhů úzkonosých primátů, u kterých jsou sexuální vizuální podněty výraznější u dospívajících, následující: pavián anubi (*Papio anubis*), dželada (*Theropithecus gelada*), makak medvědí (*Macaca arctoides*), makak ázámský (*M. assamensis*), makak jávský (*M. fascicularis*), makak červenolící (*M. fuscata*), makak rhesus (*M. mulatta*), makak magot (*M. sylvanus*), kočkodan husarský (*Erythrocebus patas*) a gorila (*Gorilla gorilla*). Následující podkapitola se tedy bude zabývat morfologickými změnami v průběhu ontogeneze u některých druhů úzkonosých primátů včetně druhů, u kterých byly pozorovány výraznější morfologické změny v dospívání než později v dospělosti.

Ve studii Gauthier (1999) 13 samic paviána guinejského (*Papio papio*) v zoologické zahradě v Paříži dosáhly pohlavní dospělosti v průměrném věku 3,8 let, když se u nich poprvé objevily sexuální otoky, což je dříve než u paviánů ve volné přírodě. V průběhu menstruačního cyklu se měnil různě zbarvený anogenitální otok, který po detumescenci vykazoval zvrásnění. Naopak cyklické změny otoku v oblasti sedacích hrbolů nebyly zaznamenány, ovšem jejich barva se lišila mezi jednotlivými skupinami samic – růžová a tmavě růžová byla pozorována u samic ve věku starší 14 let a s více jak osmi březostmi, černá pak u mladších samic s maximálně čtyřmi březostmi. Tuto variabilitu ve zbarvení v okolí sedacích hrbolů autorka studie vysvětluje právě počtem březostí u jednotlivých samic. Mladým samicím se zhruba za 4–6 měsíců po početí změní černě zbarvená oblast sedacích hrbolů na růžovou, která se však po porodu v průběhu poporodní amenorey změní opět v černou. Starším samicím se růžové zbarvení v okolí sedacích hrbolů v průběhu březosti ustálí již za 4–5 dní, zůstane jim i po porodu a s každou další březostí se stává čím dál růžovější. Ovšem tmavě růžové zbarvení u nejstarších samic může poukazovat na jejich klesající plodnost. Autorka z dostupných dat bohužel nemohla zhodnotit změny u samic s počtem březostí mezi pěti až sedmi, nicméně uvádí, že právě zbarvení v okolí sedacích hrbolů může sloužit jako dobrý indikátor reprodukčního stavu samice, spíše než jejího věku.

Samicím paviána anubi (*Papio anubis*) se mění zbarvení otoku v oblasti sedacích hrbolů s věkem, kdy dospívající samice vykazují nápadné rudé zbarvení plně oteklého sexuálního otoku, zatímco dospělé samice (vícerodičky) světle červené s menší tumescencí (Strum & Western, 1982). Podobný trend změny zbarvení s věkem lze pozorovat u dželady (*Theropithecus gelada*) a to jak ve zbarvení v okolí sedacích hrbolů, tak i hrudi. U dospívajících samic lze pozorovat fialovou až světle fialovou barvu oblasti sedacích hrbolů, v průběhu menstruačního cyklu pak změny ve zduření charakteristického otoku na hrudi. U dospělých samic se v průběhu



Obrázek 2 Sexuální otoky u dospělé samice dželady.

A) v okolí sedacích hrbolů;
B) na hrudi a spodní části břicha. Převzato z Matthews (1956).

menstruačního cyklu hrud' již nemění, nicméně v plodné fázi cyklu lze zaznamenat výskyt puchýřků okolo růžového sexuálního otoku (Dunbar, 1977) – viz *Obrázek 2*.

U samic 5 mandrila rýholícího (*Mandrillus sphinx*) byl pozorován sexuální otok nejprve u dospívajících v průměrném věku 2,7 let, který je malý a jeho výskyt je v průběhu cyklu nepravidelný. Zhruba o rok později se u již dospělých samic ustanovuje velký sexuální otok s pozorovatelnými cyklickými změnami. V průběhu březosti, které u 3 pozorovaných samic trvalo v průměru 165,9 dní, byl otok zaznamenán po dobu 0–52 dní, přičemž délka a samotný výskyt otoku se lišil mezi jednotlivými samicemi. V porovnání s výzkumy mandrilů ve volné či částečně volné přírodě, se u samic v zoologické zahradě v Tulse sexuální otoky objevily v dřívějším věku, naopak samice poprvé počaly v pozdějším věku (5,1 let) a v průběhu březosti se otoky buď vůbec neobjevily nebo jen slabě u některých samic (Bettinger et al., 1995). Ve výzkumu Feistner (1992), s nímž své výsledky předchozí studie porovnává, se u 6 samic mandrilů v částečně volné přírodě v Gabonu otoky opravdu objevily v pozdějším věku (3,1 let), ale samice poprvé počaly v průměru již ve věku 3,9 let. Zhruba 50 dní po početí byl sexuální otok v průběhu březosti popisován jako zvrásněný a tmavě červený, 75. den se pak ustanovil otok malé velikosti.

V rámci rodu makak (*Macaca*) je situace složitější, jelikož některé druhy vykazují tumescenci pouze v dospívání, ale v dospělosti u nich lze pozorovat už jen výrazně rudé zbarvení různých oblastí (Anderson & Bielert, 1994). Mezi takové druhy patří makak rhesus (*M. mulatta*) (Aykroyd & Zuckerman, 1938), makak medvědí (*M. arctoides*) a makak červenolící (*M. fuscata*) (Rowell, 1972). Aykroyd a Zuckerman (1938) ve své studii fyziologických faktorů ovlivňující sexuální otoky u 4 samic makaka rhesus (*Macaca mulatta*) popisují 3 fáze vývoje otoku v reprodukčním období samic. První fáze nastává v pubertě, kdy probíhá výrazná tumescence, která je však omezena pouze na oblast okolo genitálií. Také uvádí, že během této fáze jsou změny v otoku mnohem výraznější než později v průběhu reprodukčního života. Ve druhé fázi během dospívání otok postupně ustupuje a zůstává pouze na okraji. V dospělosti se tumescence téměř nevyskytuje a změny probíhají na úrovni zbarvení, tedy zarudnutí oblasti genitálií. Změny ve velikosti či zbarvení otoku jsou podle autorů závislé na hladině estrogenů působící na danou oblast. S tímto tvrzením je v souladu studie Bielerta a kol. (1976) zkoumající zbarvení sexuálních otoků u 8 samic makaků rhesus v průběhu březosti. S hladinou estradiolu, která stoupla na začátku březosti a s mírnými změnami se udržovala vysoká až do porodu, korelovalo zbarvení otoků, které bylo výrazné po celou dobu březosti. Autoři uvádí, že v pozdní březosti může dojít k mírnému poklesu hormonu, ovšem zbarvení lze stále pozorovat na okrajích genitálií. Samice makaka asámského (*M. assamensis*) také vykazují otok v dospívání, a dokonce i menší otok v březosti (Fooden, 1971). U makaka jávského (*M. fascicularis*) jsou otoky u dospívajících samic větší než u dospělých samic, u nichž s přibývajícím věkem mizí (Engelhardt et al., 2005). Anderson a Bielert (1994) uvádí, že samice makaka magota (*M. sylvanus*) mají v dospívání obecně výraznější otoky, než později v dospělosti, a to jak ve velikosti, tak ve zbarvení. Küster a Paul (1984) zjistili větší otoky u dospívajících samic tohoto druhu, nicméně podle nich je důležité se zaměřit i na individuální rozdíly,

a to i ve zbarvení. Některé dospívající samice vykazují růžové zbarvení, jiné modro-šedé s různými mezistupni, ovšem nejpozději v pubertě ve věku 2,5–3,5 let se zbarvení ustanoví a s věkem se již nemění. Co se týká velikosti, tak Möhle a kol. (2005) nenalezli korelaci mezi věkem a velikostí otoku.

Samice kočkodana talapoin (*Miopithecus talapoin*) mohou v dospívání ve věku zhruba 2,5 let vykazovat mírný otok vulvy, který se následně mění do plně vyvinutého cyklicky měnícího se otoku zasahující i oblast okolo řitního otvoru a kořen ocasu. U samic kočkodana husarského (*Erythrocebus patas*) mohou některé dospívající samice vykazovat výrazný rudý otok vulvy, který se může měnit i v průběhu několika minut, narozdíl od dospělých zhruba 2,5 roku starých samic, které občas vykazují pouze nevýrazné a mírně oteklé perineum (Rowell, 1977).

Co se týká čeledi hominidé (*Hominidae*), tak samice orangutanů (*Pongo*) v průběhu menstruačního cyklu nevykazují změny v tumescenci či zbarvení sexuálních otoků, nicméně v rané březosti se u nich objevují otoky stydkých pysků (Schultz, 1938; Delgado & Van Schaik, 2000). U dospívajících samic goril (*Gorilla*) se objevuje perineální otok (Fossey, 1982) a také u dospělých samic se může v době, kdy dochází k ovulaci, objevit otok stydkých pysků (Nadler, 1975). U dospívajících samic šimpanzů učenlivých (*Pan troglodytes*) a šimpanzů bonobo (*Pan paniscus*) lze popsat čtyři stádia vývoje sexuálního otoku. Při počátečním stádiu, které se objevuje zhruba ve věku 6 let, jsou pozorovány mírné změny v otoku malých stydkých pysků, přičemž tento otok se v dalším labiálním stádiu postupně stává výraznějším a rozšiřuje se i do okolních oblastí. Dále se otok projeví okolo řitního otvoru, přičemž v tomto (análním) stádiu je zaznamenána i menarche (první menstruace) a to ve věku okolo 6–8 let. V posledním stádiu se oba otoky spojí v jeden plně vyvinutý otok (Mori et al., 2007; Toda et al., 2022). Co se týká sexuálních otoků v průběhu březosti, tak samice šimpanzů je mohou vykazovat, ale mnohem menší než v průběhu menstruačního cyklu (Schultz, 1938).

Zajímavý je poznatek Dixsona (1983), který navrhl, že změny v průběhu ontogeneze některých druhů, jako je např. mandril rýholící (*Mandrillus sphinx*), makak rhesus (*Macaca mulatta*) a kočkodan talapoin (*Miopithecus talapoin*), by mohly reflektovat jednotlivá stádia v průběhu evoluce morfologických změn. Fylogeneticky nejstarší by podle něj byl otok vulvy, dále otok okolo řitního otvoru a vývojově nejsložitější by byl otok zasahující až k oblasti sedacích hrbolů a kořeni ocasu. Sledovat formy otoku a na základě nich předpokládat, jak mohla vypadat jednotlivá evoluční stádia, lze nejen v rámci ontogeneze, ale též mezi druhy navzájem (Dixon, 2012).

3.4. Atraktivita

Darwin (1871) navrhl, že jasně zbarvené sexuální otoky mohou jedince sexuálně přitahovat a mohou se uplatňovat při pohlavním výběru. Dále popsal, že jedinci v rámci 3 druhů paviánů (*Papio*), mandrilů rýholících (*Mandrillus sphinx*), drilů černolících (*Mandrillus leucophaeus*), makaků chocholatých (*Macaca nigra*) a makaků rhesus (*Macaca mulatta*) nastavují výrazné zadní části těla, přičemž tyto části mohou být pro jedince opačného pohlaví sexuálně atraktivní (Darwin, 1876).

Beach (1976) definoval atraktivitu jako jeden ze tří charakteristik typických pro samice savců v estru, a to konkrétně jako samičí stimul vyvolávající sexuální reakci samce. Tímto stimulem mohou být pro samce právě sexuální otoky a/nebo výrazné zbarvení, s jejichž morfologickými změnami se může měnit i míra atraktivity, což se může odrážet v tom, jak na ně samci reagují (Dixson, 2012). U primátů je sexuální atraktivita samic typicky pozorována a hodnocena samčím chováním, jako je přibližování samců k samicím a snaha o naskakování, jakožto reakce na již zmíněný samičí sexuální stimul (Hrdy & Whitten, 1987).

3.4.1. Vizuální atraktivita

Vizuální podněty hrají u vyšších primátů pravděpodobně zásadní roli (Dixson, 2012). Bylo navrženo, že díky vizuální komunikaci a inspekci samic z větší vzdálenosti by samci mohli vyhodnocovat reprodukční status samice na základě velikosti a/nebo zbarvení morfologických změn, přičemž čichovou inspekci by uplatňovali až v blízkosti (Dixson, 1983). V níže uvedených studiích vědci zkoumali, jak moc jsou pro samce vizuální podněty atraktivní a jak se jejich sexuální zájem, vzrušení a reakce měnily v závislosti na míře morfologické změny.

Girolami a Bielert (1987) ve svém pokusu s paviány čakma (*Papio ursinus*) zkoumali, zda jsou sexuální otoky pro samce atraktivní a zda jsou samy o sobě sexuálním stimulem. Ovariectomizovaným samicím, které nevykazovaly cyklické změny v tumescenci otoku, nasadili protézu maximálně zduřeného otoku a zjistili, že samotná protéza vzbuzovala u samců sexuální vzrušení. Autoři studie vyzdvihli důležitost červeného zbarvení protézy otoku vzbuzující u samců adekvátní odpověď, za kterou byla považována masturbace a ejakulace. Samčí sexuální vzrušení bylo podle nich vyvoláno pouze vizuálně, jelikož i když samci samice pouze slyšeli a cítili, ale neviděli je, změny ve vzrušení samců nebyly pozorovány. Ovšem Dixson (2012) namítá, že při pokusech nebyl samcům umožněn přímý přístup k samicím, kdy by mohly být pozorovány například pokusy o naskakování samců nebo přímá inspekce otoku, ať již čichová či taktilní.

Domb a Pagel (2001) u divoce žijících paviánů anubi (*Papio anubis*) předpokládali, že samci budou mít větší zájem o samice s většími sexuálními otoky. Tento zájem měřili na základě postavení samců ve skupině a průměrných hodnot čtyř chování – obklopování, čištění srsti a pronásledování samic a agrese mezi samci. Podle autorů samice s většími sexuálními otoky vzbuzovaly u samců větší zájem, byly více pronásledovány a obklopovány výše postavenými samci, proti nimž byla pozorována vyšší agrese od ostatních pronásledujících samců. Zdá se, že čištění srsti samic s ostatními parametry samčího zájmu přímo nesouviselo, i když podle dat samicím s většími sexuálními otoky samci čistili srst více.

Brauch a kol. (2007) se v již výše uvedené studii s 11 samicemi makaka magota (*Macaca sylvanus*) zaměřili na míru páření (s a bez ejakulace) v závislosti na velikosti otoku, přičemž podle výsledků proběhlo nejvíce páření s ejakulací v době největší tumescence otoku a frekvence páření pozitivně korelovala s velikostí otoku v průběhu cyklu. Frekvence páření bez ejakulace se s ohledem na velikost otoků v průběhu cyklu nijak významně nelišila. Higham a kol. (2021) se zaměřili na atraktivitu

červeně a/nebo tmavě zbarveného obličejě volně žijících samic makaka rhesus (*Macaca mulatta*). U 32 samic byly analyzovány fotografie, které byly pořizovány 2–3krát týdně. Atraktivita byla hodnocena počtem páření v rámci postavení samců ve skupině a jejich přístupu k samicím. Podle výsledků se samci nejvíce pářili se samicemi s červenějším a tmavším obličejem, ovšem pokud se vzala v potaz i nejvyšší proceptivita samic v průběhu menstruačního cyklu, samci se více pářili se samicemi s červenějším, ale ne tmavším obličejem. Co se týká samčí hierarchie, tak výše postavení samci preferovali samice s červenějším obličejem. Pro samce makaka rhesus je tedy spíše než tmavost, atraktivní červené zbarvení obličejů samic.

V již zmíněné studii Deschner a kol. (2004) sledující šimpanze učenlivého západoafrického (*Pan troglodytes verus*) byly pozorovány 3 typy reakcí samců vůči 10 samicím s otoky: čas strávený se samicí, frekvence páření a zásahy do pokusů o páření jiných samců. Pářil se především samec alfa, a to nejvíce v plodné fázi cyklu s největšími otoky, přičemž 3 dny po pravděpodobné ovulaci s mírnou detumescencí otoku byl zaznamenán i pokles frekvence páření. Podobně jako u frekvence páření, byl i čas strávený se samicí a zásahy významně vyšší v průběhu a po plodné fázi než před ní. U beta samce byl vzorec chování podobný, ovšem nebyl nalezen významný rozdíl ve frekvenci páření mezi jednotlivými fázemi, podobně jako u gama samce.

Na základě výše popsaných studií lze podpořit to, že samci morfologické změny samic vnímají a považují je za více či méně atraktivní. To se odráží zejména v míře sexuálního vzrušení a zájmu se se samicemi pářit. Dále například v míře pronásledování, obklopování a střežení samic, nebo ve zvyšující se agresi vůči ostatním samcům a výsadě se pářit zejména v pravděpodobné plodné fázi cyklu, kdy se sexuální otoky zdají být největší.

3.4.2. Čichová atraktivita

Důležitost čichové komunikace se připisuje zejména poloopicím a opicím Nového světa, které mají specializované apokrinní pachové žlázy, jimiž společně s močí, trusem a slinami značkují teritorium, sebe či ostatní jedince (Michael & Keverne, 1968; Michael et al., 1976). Ovšem i v rámci starosvětských primátů mohou sloužit pachové podněty jako sexuální atraktanty (Dixon, 2012). U mnoha druhů bylo totiž pozorováno nadzvednutí samičího ocasu samcem a následné očichávání oblasti genitálií či vaginálního sekretu před samotnou kopulací (Keverne, 1976). Například u makaků rhesus (*Macaca mulatta*) vzbuzoval estrogeny stimulovaný vaginální sekret, který byl aplikován ovariektomizovaným samicím, zájem a sexuální chování u samců (Michael & Keverne, 1970). Ve srovnání s behaviorálními daty samců lze poté předpokládat, že právě pach vaginálního sekretu by mohl informovat samce o reprodukčním stavu samic (Michael & Keverne, 1968; Michael et al., 1976). Pachové změny zvýrazněny modře v *Tabulce 1* v Příloze.

Rigaill a kol. (2013) zkoumali čichovou inspekci 9 dospělých samic paviána anubi (*Papio anubis*), přičemž zaznamenávali interakce a sexuální chování mezi samci a samicemi, včetně samičí proceptivity a odpovědí samců (přibližování se k samicím, čichová inspekce anogenitální oblasti, držení

samic, naskakování s a bez ejakulace). Vzdálenost mezi jedinci byla zaznamenávána po dobu 1 min do 4 kategorií (více jak 2 m, 1–2 m, méně než 1 m, blízký kontakt). Dále byly fotografovány a hodnoceny změny sexuálního otoku anogenitální oblasti (plochý a nezbarvený pomenstruační otok, načervenalý otok či mírná tumescence, jasně růžový otok s maximální tumescencí, postupná detumescence otoku s ustupujícím zbarvením a výskytem zvrásnění, úplná detumescence otoku). V rámci průměrně 38 dní dlouhého menstruačního cyklu, bylo plodné období samic stanoveno do intervalu 5 dní s pravděpodobnou ovulací 2 dny před začátkem pozorované detumescence otoku, plus předcházející 3 dny pravděpodobné životnosti spermií v samičím reprodukčním traktu. Sexuální otok byl největší právě ve stanoveném plodném období samic, během něhož probíhala i nejvíce čichová inspekce. Konkrétně 75 % čichových inspekcí proběhlo 1–2 dny před počátkem detumescence, tedy v době předpokládané ovulace. Tyto čichové inspekce byly následovány naskakováním a u 83 % z nich s ejakulací. Zbylých 25 % inspekcí proběhlo po pravděpodobné ovulaci v luteální fázi, ovšem po nich naskakování nenásledovalo. Autoři studie také uvádí, že je málo pravděpodobné, že by pachové podněty byly pro samce detekovatelné z větší vzdálenosti, a tudíž budou dostupné pro samce v blízké společnosti samice. To bylo mimo jiné pozorováno, jelikož čichová inspekce byla prováděna samci, kteří se samicí vykazující maximální tumescenci sexuálního otoku, tvořili „konsorcium“ (podle Carpenter (1942) sexuální společenství, při němž samec a samice vzájemně intenzivně interagují).

Clarke a kol. (2009) zkoumali roli pachu v možné signalizaci pravděpodobné ovulace u 21 dospělých samic pavíánů čakma (*Papio ursinus*). Byly rozeznávány následující reprodukční stavy samic: březí samice vykazující pouze rudou kůži v okolí sedacích hrbolů, kojící samice a samice vykazující menstruační cyklus a změny v sexuálních otocích, které byly hodnoceny podle míry tumescence. Za čichovou inspekci bylo považováno přiblížení nosních dírek samce alespoň 5 cm k anogenitální oblasti samice. Vědci našli pozitivní vztah mezi čichovou inspekci samic a jejich reprodukčním stavem, kdy samice, vykazující menstruační cyklus a sexuální otoky, byly očíhávány více než samice bez otoku. Na základě výsledků autoři studie usuzují, že pachové podněty by mohly sloužit jako jeden ze signálů fertility samic.

Samice makaka medvědího (*M. arctoides*) v dospělosti v průběhu menstruačního cyklu nevykazují změny v tumescenci otoku, ale lze u nich pozorovat výrazně rudé zbarvení (Rowell, 1972). Cerda-Molina a kol. (2006) se tedy rozhodli prozkoumat, zda by samci mohli vyhodnocovat samičí fertilitu na základě čichové inspekce. Od 2 dospělých samic makaka medvědího (*Macaca arctoides*) denně sbírali a cytologicky vyhodnocovali vaginální stěr. Zároveň 7 dospělých samců zavřeli na 3 dny a v anestezii je vystavovali pachům z vaginálních stěrů (z pozdní folikulární fáze a menstruace), přičemž kontrolou byl sterilní vatový tamponěk namočený ve fyziologickém roztoku. Samcům byla odebírána krev 15 min před vystavením pachu, dále 30, 60 a 120 min po vystavení a následně byla měřena koncentrace luteinizačního hormonu (LH) a testosteronu (T) v plazmě, přičemž autoři studie předpokládali, že po vystavení samců pachům z pozdní folikulární fáze vzrostou hladiny uvedených hormonů. Podle výsledků po vystavení pachům ze stěru z pozdní folikulární fáze vzrostla koncentrace

LH i T. LH stimuluje Leydigovy buňky ve varlatech k tvorbě T (Rokyta a kol., 2015) a autoři studie předpokládali, že právě nárůst hormonů, obsahující „chemosignály modulující samčí fyziologii“, by mohl být ukazatelem nárůstu samčí sexuální motivace. Dále usuzují, že samci makaka medvědího jsou schopni vyhodnocovat reprodukční stav samic i v absenci vizuálních podnětů.

Jänig a kol. (2022) zkoumali významnost čichové inspekce vedle výrazných sexuálních otoků u samic šimpanze učenlivého (*Pan troglodytes*). Sledovaná skupina se skládala ze 7 samic ve věku 8–40 let a 6 samců ve věku 4–41 let v lidské péči. Sexuální otok byl hodnocen podle velikosti jako plochý, s rostoucí tumescencí, s maximální tumescencí a detumescencí. Čichová inspekce byla určena jako přiblížení nosu jedince k dalšímu jedinci blíže než 3 cm či dotyk a následná čichová inspekce ruky. Podle výsledků byla více než polovina z celkových 1817 čichových inspekcí provedena samci směrem k samicím, z toho bylo 58,1 % čichové inspekce genitální oblasti a zbytek zahrnoval záda, hlavu včetně obličeje a úst, paže, ruce a hrud'. Čichové inspekce byly ve většině případů (95,2 %) prováděny nosem než dotykem (4,8 %). Samci výrazně preferovali samice vykazující rostoucí či maximální tumescenci otoku před samicemi vykazující detumescenci či plochý otok. Samice s pravidelným menstruačním cyklem nebyly očichávány častěji než samice bez něj (např. kojící samice). Nicméně se ukázalo, že starší samice, u nichž bylo předpokládáno, že mají vyšší reprodukční úspěch, častěji očichávány byly. Dále se ukázalo, že samci prováděli olfaktorickou inspekci častěji ve chvíli, kdy bylo ve skupině přítomno méně samců, s nimiž by mohlo dojít ke kompetici. Autoři tedy předpokládají, že samci šimpanzů vyhodnocují samičí fertilitu nejen na základě vizuálních, ale též pachových signálů, které by podle nich mohly být ještě přesnějším ukazatelem pravděpodobné ovulace.

V souvislosti s čichovými podněty a morfologickými změnami se Michael a kol. (1976) domnívají, že u mnohých druhů makaků a pavíánů se oblast sexuálních otoků působením estrogenu zahřívá a rudne, což napomáhá ke zvýšení vaginální sekrece a tím k vyšší produkci pachových signálů. Dixson (1983) si však pokládá otázku, proč se tedy výrazné sexuální otoky také nevyvinuly u jiných druhů primátů, jako jsou například poloopice či novosvětské opice, které využívají čichovou komunikaci ve vyšší míře? Podporuje tedy, že by sexuální otoky mohly zvýšit vaginální sekreci a tím i pachové signály, které mohou hrát roli v samičí atraktivitě, nicméně odmítá, že by funkce otoků, jako je zvýšení vaginální sekrece, hrála roli v jejich evoluci.

4. Behaviorální změny v průběhu menstruačního cyklu

Vedle morfologických změn mohou samci vyhodnocovat samičí připravenost k páření také díky behaviorálním změnám v průběhu menstruačního cyklu (Hrdy & Whitten, 1987). Hlavní složky samičího sexuálního chování jsou proceptivita a receptivita, jinými slovy chování zahajující nebo udržující sexuální aktivity, a svolnost samice k páření (Beach, 1976); více definovány v podkapitole 2.2. *Estrus u úzkonosých primátů a fáze estrálního cyklu.*

Mezi proceptivní projevy neboli formy sollicitace, patří různé postoje těla, gesta, mimika a vydávání různých zvuků (zvýrazněno oranžově v *Tabulce 1* v Příloze). Tyto formy sexuálního chování jsou často kombinovány právě s morfologickými změnami, kdy samice například „prezentují“ sexuální otoky samcům (Hrdy & Whitten, 1987; Dixson, 2012). Při této „sexuální prezentaci“ samice stojí na všech čtyřech končetinách a nastavuje např. anogenitální sexuální otok před obličej samce. Někdy lze pozorovat „předvádění“, při němž samice nestojí, ale chodí sem a tam před samcem a prezentuje mu sexuální otok. Prezentace je často doplněna natočením hlavy k samci, očním kontaktem a „pomlaskáváním“, což je projev vyskytující se např. u pavíánů (Girolami & Bielert, 1987), makaků (Dixson, 1977; Higham et al., 2012) a šimpanzů (Fedurek et al., 2015), při němž jedinec velmi rychle pohybuje rty od sebe a k sobě, čímž vydává typicky mlaskavý zvuk, a často při tom současně vysunuje jazyk (Dixson, 1977). Zmíněný oční kontakt je další důležitou formou proceptivity a např. u samic pavíána čakma (*Papio ursinus*) je často doplněn o zvednutí obočí a sklopení uší (Bielert et al., 1986). Mezi další formy sollicitace patří např. „třesení hlavou ze strany na stranu“, kterým by např. samice hulmana posvátného (*Semnopithecus entellus*) měly zvat samce k páření (Hrdy & Whitten, 1987; Dixson, 2012). Samice makaka rhesus (*Macaca mulatta*) zvou samce „plácáním rukama“ (Wallen et al., 1984), které spočívá v rychlém natahování paže a plácnutím rukou o zem s výměnou paže (Cochran, 1979).

Dalším projevem jsou formy „kopulačního volání“ v průběhu cyklu, během páření nebo po něm (Hrdy & Whitten, 1987), které bylo pozorováno např. u pavíánů, dželad, mangabejů rodu *Cercocebus* a některých druhů makaků (Maestripieri & Roney, 2005). Pfefferle a kol. (2011) zkoumali, jak se měnilo kopulačních volání s hladinami hormonů u 11 samic makaka magota (*Macaca sylvanus*). Zvuky byly nahrávány ve vzdálenosti 2–4 m a bylo jich analyzováno celkem 775, koncentrace estrogenu a progesteronu byla měřena ze vzorků trusu. Podle výsledků se v době pravděpodobné ovulace kopulační volání výrazně nelišilo. Nicméně vědci zjistili, že estrogen zvyšuje délku a frekvenci volání, progesteron je naopak snižuje. Tedy kopulační volání se v průběhu menstruačního cyklu měnilo, nicméně nebylo výrazným ukazatelem pravděpodobné ovulace. Ovšem Higham a kol. (2012) sbírali data od 19 samic makaka chocholatého (*M. nigra*), kdy estrogen a progesteron byly analyzovány ze vzorků trusu, sexuální otoky byly měřeny na základě pořízených fotografií či videozáznamů a dále bylo zaznamenáváno chování včetně forem sollicitace: prezentace a předvádění otoku, pomlaskávání, oční kontakt a kopulační volání. Nejlepším měřítkem byl poměr E:P a to nejen předpokládané velikosti otoku, ale též samčího chování. S rostoucím poměrem E:P samice více prezentovaly otok, pomlaskávaly a prováděly oční kontakt. Ukázalo se, že v období předpokládané ovulace byly proceptivní projevy včetně kopulačního volání výraznější, což se projevilo v odpovědích samců, kteří se se samicemi častěji pářili.

Jak již bylo zmíněno, samice většiny savců jsou receptivní pouze v období estru, kdy dochází k ovulaci, která je samcům většinou inzerována, ať již behaviorálně, pachovými signály (feromony) nebo vizuálně (Andelman, 1987). Jedním z receptivních projevů je např. lordóza u hlodavců

či některých poloopic, což je reflexní postoj, při němž se samice prohne ve hřbetě, má vyvýšenou hlavu a zadní část těla, kterou nastavuje samci, aby mohlo dojít ke snadnější intromisi a úspěšné kopulaci (Beach, 1967; Dixson, 2012). Tento reflexní receptivní postoj však úzkonosí primáti nevykazují a receptivita není vztažena pouze na období, kdy dochází k ovulaci (Dixson, 2012), jak již bylo uvedeno u použití termínu estru u úzkonosých primátů v podkapitole 2.2. S tím souvisí i pojmy „prodloužená sexuální receptivita“, „nereprodukční páření“ a „skrytá ovulace“ (Andelman, 1987; Sillén-Tullberg & Møller, 1993). Samice některých druhů primátů, např. samice kočkodana obecného (*Chlorocebus aethiops*) (Andelman, 1987), včetně člověka ovulaci neinzerují a mají takzvanou skrytou ovulaci, s níž se úzce pojí právě jejich prodloužená receptivita a nereprodukční páření, neboli sexuální aktivity prováděné i v jiných fázích menstruačního cyklu (Martin, 2007). Nereprodukční páření je podle Wallena a Zehra (2004) samo o sobě nevýhodné a působí proti němu selekce a to i v případě, pokud se bude střídát s pářením v plodné fázi cyklu. Nicméně uvádí, že se stále v evoluci udržuje, tudíž poskytuje i určitou selekční výhodu, kterou je například posílení sociálních vztahů mezi jedinci.

5. Hypotézy související se změnami v průběhu menstruačního cyklu

Již Darwin (1871) popsal výrazné morfologické změny jako jeden z nejzajímavějších případů pohlavního výběru. Dá se předpokládat, že výhody, které samicím přináší, musí převažovat nad náklady, které ovšem nejsou zanedbatelné. Jedním z takových je například zvýšení tělesné hmotnosti, které může být u některých poddruhů červených gueréz až o 25 % (Struhsaker 1975). To ztěžuje mobilitu především v korunách stromů (Nunn, 1999) a vzhledem k tomu, že vznik zvětšené tkáně souvisí se zvýšeným mezibuněčným zadržováním vody (Krohn & Zuckerman, 1937; Aykroyd & Zuckerman, 1938), dalším nákladem tak může být odvod tekutin do otoku namísto do jiných míst v těle (Rooker & Gavrilets, 2018). Mezi další náklady lze uvést například zvýšený výskyt zejména krevsajících parazitů a náchylnost k drobným poraněním (Nunn, 1999). I přes zmíněné náklady se morfologické změny u úzkonosých primátů nadále udržují, ovšem jejich přesný evoluční význam zůstává stále nejasný. Nicméně bylo navrženo několik hypotéz snažících se vysvětlit jejich možnou funkci (Dixson, 1983).

5.1. Hypotéza nejlepšího samce

Clutton-Brock a Harvey (1976) navrhli, že výrazné otoky a zbarvení se vyskytují u druhů, jejichž sociální organizace je vícesamcová a v rámci níž mají samice přístup k většímu množství potenciálních sexuálních partnerů. Jako příklad uvádí rody pavián (*Papio*), mangabej (*Cercocebus*), šimpanz (*Pan*) a makak (*Macaca*), dále například druhy kočkodana talapoin (*Miopithecus talapoin*), guerézu červenou (*Ptilocolobus badius*) a zelenou (*Procolobus verus*), které v takových skupinách žijí. Funkce výrazných morfologických změn by tak spočívala v tom, že by na ně samice lákala více samců, kteří mezi sebou budou soupeřit a tím se pro samici zvýší šance, že se bude pářit s nějakým vysoce

postaveným a jeho „výhodné geny“, uplatňující se např. právě v samčí kompetici, se poté přenesou na potomky, a/nebo samice vystoupí výš na hierarchickém žebříčku ve skupině.

Druhy s výraznými morfologickými změnami mají v průměru více než dvojnásobný počet samců na pářící jednotku a navíc zhruba 70 % taxonů úzkonosých primátů žijících ve vícesamcových skupinách výrazné změny vykazují (Nunn, 1999). Lze se ovšem pozastavit nad tím, proč samice, které žijí zpravidla v jednosamcové skupině výrazné otoky vykazují. Dixson (1983) jako příklad uvádí paviána pláštíkoveho (*Papio hamadryas*), dželadu (*Theropithecus gelada*), mandrila rýholícího (*Mandrillus sphinx*) a drila černolícího (*Mandrillus leucophaeus*) a navrhuje, že předci těchto druhů nejspíše žili ve vícesamcových skupinách a jako pozůstatek tohoto období se u těchto druhů morfologické změny zachovaly. Ovšem předpokládaná funkce morfologických změn jakožto vizuální signál plodné fáze samic, by se u některých z těchto druhů mohla stále uplatňovat. Struhsaker a Leland (1979) uvádí, že paviáni pláštíkoví a dželady sice žijí v harémovém (vícesamicovém) uspořádání, nicméně samice se mohou příležitostně pářit i s dalšími samci mimo harém, tedy podobně jako ve vícesamcových skupinách. Nunn (1999) podporuje, že tyto druhy mohou být klasifikovány jako vícesamcové právě z důvodu, že jednosamcová skupina je v užším kontaktu s jinou, a samice tak mají příležitost se pářit i s jinými samci.

U mandrila rýholícího a drila černolícího pravděpodobně sexuální otoky také vznikly v důsledku pohlavního výběru ve vícesamcové skupině (Dixson, 2012). To, zda takové sociální uspořádání ve volné přírodě tvoří, je těžké zkoumat, především z důvodu neustálého skupinového stěhování se v hustém deštném pralesu. Proto se Dixson a kol. (1993) zaměřili na výzkum zhruba 57 mandrilů rýholících v 6 ha uzavřené části deštného pralesa v CIRMF (Centre International de Recherches Médicales, Franceville) v Gabonu, u nichž popsali, že samice byla hlídána pouze dominantním samcem v období nejvyšší tumescence, a později na základě DNA analýz určili, že mláďata narozená v průběhu 5 let jsou potomky pouze dvou nejdominantnějších samců. Nicméně i ostatní dospívající a dospělí samci byli sexuálně aktivní a příležitostně se se samicemi pářili, ovšem samice nehlídali. To však nutně neznamená, že hlídáním samice si samec zajistí otcovství a naopak. Ze studie tedy vyplývá, že mandrilové rýholící v částečně ve volné přírodě mohou žít ve vícesamcových skupinách, nicméně dominantní samec si samice v době největšího sexuálního otoku hlídá, čímž si chce zajistit otcovství a ve většině případů se mu to, díky jeho dominantnímu postavení ve skupině, podaří.

Barelli a kol. (2008) se zaměřili na sociální uspořádání a pářící systém v rámci 12 skupin divoce žijících gibonů lar (*Hylobates lar*), přičemž obvykle se uvádí, že giboni žijí v páru. Každá skupina se skládala z jedné multiparní samice (vícerodičky). 7 skupin bylo považováno za monogamních (žijící v páru), zbylých 5 skupin tvořili 2 dospělí samci nepříbuzní se samicí a tyto skupiny byly tedy považovány za vícesamcové a s polyandrickým pářícím systémem (1 samice se páří s více samci, kteří se páří pouze s touto samicí). Dohromady ovšem bylo 21 samců, kteří byli rozděleni na 12 „primárních samců“ (7 žijících v páru a 5 z vícesamcových skupin), kteří se výhradně zapojovali do „zpěvu duetů“ se samicí, a 9 „sekundárních samců“ (zbylých 5 samců z vícesamcových skupin a 4 samci ze sousedních

skupin účastníci se „mimopárového páření“). Podle výsledků se samice více pářily s primárními samci a frekvence páření se v rámci cyklu postupně zvyšovala a byla nejvyšší 2 dny po předpokládané ovulaci, poté postupně klesala. Se sekundárními samci se samice pářily více ve folikulární a luteální fázi cyklu, podle autorů nejspíše z důvodu, že se s nimi téměř nepářily v plodném období cyklu. Také bylo zjištěno, že 72 % všech páření proběhlo s primárními samci v období největší tumescence otoku, v období menší tumescence pak 15,6 %. Dále bylo pozorováno, že 2 samice z monogamního a 1 samice z vícesamcové skupiny se dokonce navíc 6x "mimopárově" pářily se samci ze sousedních skupin. Výsledky ukázaly, že i přes to, že se samice pářily s více samci, včetně samic žijící v páru, upřednostňovaly primárního samce, s nímž se nejvíce pářily v plodné fázi cyklu, v době největšího otoku. Na základě toho autoři předpokládají, že sexuální otoky samicím umožňují pářit se s více samci a při vysoké pravděpodobnosti početí a největším otoku dát přednost samci s „lepšími geny“.

Podle Nunna (1999) však tato hypotéza nevysvětluje cyklické změny v tumescenci a/nebo zbarvení. Navíc podle něj není jasné, zda by vizuální podněty u samic vznikly za účelem „vybrání si (geneticky) nejlepšího samce“ vzhledem k jejich nezanedbatelným nákladům a k tomu, že např. u pavíánů babuin (*Papio cynocephalus*) se stejně nejvíce páří nejvýše postavený samec a v daném období se i nejméně účastní samčí kompetice (Gesquiere et al., 2007). Navíc podle Pagela (1994) je kompetice pro samce „evolučně stabilní strategií“ a je vysoká i u druhů v rámci nichž samice nevykazují výrazné morfologické změny, tudíž je málo pravděpodobné, že by ji výrazné otoky u samců vyvolávaly. Nicméně autoři se shodují, že výrazné morfologické změny se pravděpodobně vyvinuly a vyskytují se převážně ve vícesamcových skupinách (Clutton-Brock & Harvey, 1976; Dixson, 1983), což vedlo k dalším navrženým hypotézám (Hrdy & Whitten, 1987).

5.2. Hypotéza mnoha samců a otcovské péče

Podle „hypotézy mnoha samců“ by výrazné morfologické změny měly samici umožnit se pářit s více různými samci, což by jí následně mohlo přinést výhody, jako je vyšší otcovská péče o potomka nebo snížení rizika infanticidy (zabití mláděte dospělcem stejného druhu) (Hrdy, 1981; Hrdy & Whitten, 1987). Právě pářením se s více samci, a to nejen při vysoké pravděpodobnosti početí, ale i v jiných fázích cyklu, může samice dosáhnout možného „zmatení otcovství“, které následně může vést k tomu, že samec pravděpodobně nezaútočí na narozené mládě a nedojde tak k infanticidě (Hrdy, 1979). Co se týká vyšší otcovské péče, tak Nunn (1999) ovšem namítá, že právě se zvyšující se nejistotou otcovství se může snižovat samčí ochota investovat do potomka.

V návaznosti na tato tvrzení byla navržena „hypotéza otcovské péče“, podle níž samice díky výrazným morfologickým změnám získá pro mládě optimální otcovskou péči v daném demografickém, sociálním a behaviorálním kontextu, která může spočívat například v ochraně mláděte před již zmíněnou infanticidou. V tomto případě se ovšem předpokládá, že zabít mládě bude chtít nově příchozí samec (při tzv. „převzetí vlády samcem“), který se se samicí ještě nepářil, a zmatení otcovství tak bude hrát roli

v tom, že více samců bude mít tendenci bránit svého potenciálního potomka. Jinými slovy, spíše než ke snížení rizika infanticidy povede zmatení otcovství ke „snížení pravděpodobnosti, že infanticida bude úspěšná“ (Alberts & Fitzpatrick, 2012).

Fruteau a kol. (2010) zkoumali riziko infanticidy a její možnou zábranu ze strany původních samců u skupiny mangabeje kouřového (*Cercocebus atys*). Ta se skládala ze 35 dospělých samic a zhruba 70 mlád'at a dospívajících. Původně bylo ve skupině 7 samců a v průběhu studijního období byl zaznamenán příchod dalších 5, kteří zasáhli do samčí hierarchie. Podle výsledků byla agrese nově přichozích samců pozorována ve 117 z celkových 154 případů, kdy útoky byly směřovány především k samicím s mlád'aty. Jedna samice, u níž bylo zaznamenáno poranění, dokonce přišla o mládě, nicméně vědci nebyli svědky, jak k pravděpodobnému útoku došlo. Oproti samicím, které o mládě nepřišly, začala poraněná samice o měsíc později vykazovat sexuální otoky a pářila se se dvěma nově přichozími samci, kteří dokonce dosáhli pozice alfa samce. Mezi původními a nově přichozími samci bylo zaznamenáno celkem 178 konfliktů, z nichž 158 bylo ze strany původních samců a především 2 původní samci útočili na nově přichozí, kteří napadli samice a mlád'ata. Tito 2 samci patřili k nejstarším ve skupině a také mezi výše postavené, přičemž se ukázalo, že v době páření tvořili se 7 samicemi konsorcium. Podle autorů měli původní samci tendenci bránit samice včetně svého potenciálního potomka a tím výrazně přispěli k zábraně možné infanticidy ze strany nově přichozích samců.

Zinner a Deschner (2000) se u samic paviána plástíkového (*Papio hamadryas*) zaměřili na to, zda by sexuálními otoky mohly být samičí strategií proti infanticidě. V průběhu 15 let se skupina skládala z 1–3 jednosamcových skupin s 1–7 samicemi a jejich mlád'aty. „Převzetí vlády samcem“ se podle výsledku v průběhu 2 týdnů odehrálo 3x a týkalo se celkem 9 samic, nicméně jeho příčinou nebyl příchod nového samce, ale porážka staršího vedoucího samce mladým a přesun 5 samic do nové jednosamcové skupiny z důvodu zahynutí vedoucího samce. Noví samci se pářili se samicemi, které vykazovaly otoky. 1 březí samice a 2 samice vykazující menstruační cyklus nebyly převzetím ovlivněny. Mlád'ata 4 kojících samic, které zhruba 22 dní po převzetí začaly vykazovat otoky, přežila déle jak 360 dní, nicméně mládě 5. samice, která otoky též vykazovala, bylo zabito samcem ve věku 117 dní. Mládě 6. samice zahynulo ve věku 123 dní nejspíše z důvodu nedostatečného vývinu. I když samice brzo po porodu vykazovaly otoky a pářily se novým samcem, žádná z nich nepočala. Podle autorů by se tedy mohlo jednat o strategii samic ke snížení rizika infanticidy tím, že samice brzy po porodu vykazují otoky, které jsou pro nového samce atraktivní, ovšem „klamné“. Podle nich je tedy pro samice výhodné investovat do sexuálního otoku a „manipulovat“ samcem, který otok považuje za „signál zjevné ovulace“, i když s ním samice po páření nepočne.

Výše uvedené hypotézy nicméně nevysvětlují, proč některé druhy vykazují velmi výrazné morfologické změny a jiné je nevykazují (Nunn, 1999). Například Andelman (1987) se soustředil na výzkum skryté ovulace u samic kočkodanů obecných (*Chlorocebus aethiops*) a na hypotézy, které by ji u toho druhu mohly vysvětlovat. Pravděpodobná ovulace byla stanovena podle hladiny pregnanediolu ze vzorků moči, přičemž samice nevykazovaly jakékoli morfologické změny, které

by s pravděpodobnou ovulací korelovaly. Dále bylo sledováno sexuální chování, interakce a páření. Na základě zkoumaných dat autor usuzuje, že díky skryté ovulaci bylo výrazně sníženo soupeření samic o přístup k samicím, které se s nimi pářily i v neplodných fázích cyklu, z čehož nejspíše plyne i nejistota otcovství a možné snížení rizika infanticidy. Podle Nunna (1999) by ke zmatení otcovství kromě skryté ovulace mohla vést i ovulace náhodně umístěná v rámci déletrvajícího, ale ne tak velkého signálu, jako jsou právě zvětšující se sexuální otoky, jejichž náklady, jak již bylo zmíněno, nejsou zanedbatelné.

5.3. Hypotézy čestného signálu samičí fertility

Hamilton (1984) navrhl „hypotézu zjevné ovulace“, podle níž samci díky výrazným morfologickým změnám v průběhu menstruačního cyklu rozpoznají, kdy je pravděpodobnost početí nejvyšší, což povede k vyšší jistotě otcovství a případně vyšší otcovské péči. Morfologické změny by tak měly sloužit jako „čestný signál ovulace“ (Nunn, 1999). Otcovskou péčí ve vícesamcových skupinách se zabývali Buchan a kol. (2003) s 5 skupinami divoce žijících paviánů babuin (*Papio cynocephalus*). U 75 ze 120 mlád'at vědci geneticky stanovili otce, který byl u poloviny mlád'at stále přítomný v dané skupině. Podle výsledků samci poskytovali výrazně vyšší otcovskou péči svým genetickým mlád'atům než nepřibuzným, přičemž autoři předpokládají, že tento vzorec chování se vyskytne, pokud samci dokáží rozeznat paternitu. Ukázalo se, že jednou z možností, jak jistotu otcovství zvýšit je střežení samice v době nejvyšší pravděpodobnosti ovulace, tedy v době největší tumescence otoku. Ovšem tato hypotéza je v rozporu s případy, kdy dochází ke zmatení otcovství (Nunn, 1999). Navíc pravděpodobná ovulace ve většině případů není přesně určena morfologickými či behaviorálními změnami a spíše proběhne v rámci delšího období, kdy se změny zdají být nejvýraznější (Dixon, 2012).

Pagel (1994) navrhl „hypotézu spolehlivého ukazatele samičí kvality“, podle níž se sexuální otoky u samic vyvinuly z důvodu samičí kompetice o samce. Jinými slovy samice, které skrz výrazné sexuální otoky budou „signalizovat svou kvalitu“, se pravděpodobně budou přednostně pářit s „nejlepšími samci“. Sexuální otoky by tak v tomto případě byly „čestným signálem samičí kvality“ (Nunn, 1999). Samičí kompetice by se podle Pagela (1994) projevila např. dobou, po kterou budou samice vykazovat výrazné otoky. Samice, u které se v průběhu menstruačního cyklu otoky projeví dříve, přiláká samce a odláká je od ostatních samic, které také vykazují otoky, ale méně výrazné. Ovšem signál musí být přesvědčivý natolik, aby se samci vyplatilo počkat až bude samice s „lepšími geny“ v době pravděpodobné ovulace. Nicméně vizuální podněty jakožto čestný signál samičí kvality nejspíš neplatí např. u druhů, u nichž jsou morfologické změny u dospívajících výraznější než u dospělých samic, z důvodu často nedovyvinutého reprodukčního systému dospívajících samic (viz podkapitola 3.3. *Morfologické změny v průběhu ontogeneze*) (Nunn, 1999). Dále hypotéza pravděpodobně neplatí, pokud samice inzerují „klamné“ vizuální signály, které by mohly sloužit ke snížení rizika infanticidy, jak bylo uvedeno např. ve studii Zinnera a Deschnera (2000).

Domb a Pagel (2001) v již výše zmíněné studii s divoče žijícími paviány anubi (*Papio anubis*) testovali Pagelovu (1994) navrženou hypotézu. Podle autorů jsou sexuální otoky u volně žijících samic paviánů čestným signálem samičí kvality. Samice s většími sexuálními otoky dosáhly dříve pohlavní dospělosti a měly více potomků s vyšší pravděpodobností přežít za rok, což se projevilo i na zájmu samců, kteří si zvyšovali jistotu otcovství střežením a pářením se se samicemi v době největšího otoku. Nicméně studie byla kritizována Zinnerem a kol. (2002) z několika důvodů. Například pokud by byla do výsledků zahrnuta také tělesná výška samic, sexuální otoky by přestaly být tak silným ukazatelem samičí kvality. Navíc podle nich ve studii nebyly zahrnuty jiné aspekty, podle nichž by samci mohli vyhodnocovat kvalitu samic.

Pro vysvětlení důležitosti sexuálních otoků tedy Zinner a kol. (2002) navrhuje 3 alternativní hypotézy. „Hypotéza v rámci cyklu“ odkazuje na sexuální otok jako na signál pravděpodobné ovulace v průběhu menstruačního cyklu, kdy sice ovulace není určena přesně, nicméně její nejvyšší pravděpodobnost je v době nejvýraznějšího otoku v rámci cyklu. To, že pravděpodobná ovulace proběhla v rámci nejvýraznější morfologické změny podpořilo několik autorů (viz podkapitola 3.2. *Fyziologické mechanismy vzniku morfologických změn*). Podle „hypotézy v rámci samice“ by sexuální otoky signalizovaly nejvyšší pravděpodobnost početí mezi jednotlivými menstruačními cykly samice. Na základě třetí „hypotézy mezi samicemi“ mohou samci porovnávat velikosti sexuálních otoků mezi jednotlivými samicemi a tak i jejich kvalitu, přičemž tato hypotéza by byla v souladu s Pagelovou hypotézou (1994), tak i se studií Domba a Pagela (2001).

Ve studii Rigaila a kol. (2013), kteří zkoumali čichovou inspekci samic paviána anubi (*Papio anubis*), tvořili samci se samicemi v době největšího otoku tzv. konsorcium. Podle „hypotézy samčích služeb“, by samice vykazující velké sexuální otoky mohly získat výhody, které konsorcium přináší, jako je např. střežení dominantním samcem a tím i ochranu (van Noordwijk, 1985; Nunn, 1999). To, že samci měli tendenci samici střežit nejvíce v době nejvýraznějšího otoku, bylo pozorováno např. u paviánů (Domb & Pagel, 2001; Gesquiere et al., 2007), mandrilů (Dixson et al., 1993), makaků (Aujard et al., 1998; Heistermann et al., 2008) a šimpanzů (Deschner et al., 2004). Podle Nunna (1999) by v tomto případě měly morfologické změny také sloužit jako „čestný signál samičí fertility“, nicméně ne tak přesný, jak předpokládá např. hypotéza zjevné ovulace (Hamilton, 1984), jelikož v tomto případě není zvýšení jistoty otcovství pro samici hlavní výhodou. Podobně jako v hypotéze spolehlivého ukazatele samičí kvality (Pagel, 1994) se samici vyplatí vykazovat morfologické změny co nejdéle, jelikož tak bude mít déle výhody konsorcia a samec jistotu páření v době pravděpodobné ovulace (Nunn, 1999).

5.4. Hypotéza graduovaného signálu

Podle výše uvedených hypotéz by výrazné morfologické změny mohly buď snižovat jistotu otcovství nebo ji naopak zvyšovat a sloužit tak jako čestný signál pravděpodobné ovulace, samičí kvality nebo fertility. Nunn (1999) navrhl „hypotézu graduovaného signálu“, v níž zdůrazňuje funkce výrazných

morfologických změn a především výhody, které samicím přináší. Podle ní by tak samice mohly vyřešit tzv. „samičí dilema“ mezi zmatením a jistotou otcovství (van Schaik et al., 1999). Důležité je, že na základě této hypotézy je samičí fertilita a receptivita signalizovaná díky změnám v průběhu menstruačního cyklu po delší dobu a „pravděpodobnostním způsobem“ (Nunn, 1999). Již název odkazuje na postupné (z angl. gradual) změny v průběhu menstruačního cyklu, začínající v první polovině cyklu, dosahující největší výraznosti zhruba uprostřed, kdy je pravděpodobnost ovulace nejvyšší a ustupující ve druhé polovině cyklu (Zuckerman, 1930). Díky prodloužené receptivitě často dojde k tomu, že je ve stejný okamžik receptivních více samic. Dominantní samec tak bude střežit samici (tvořit s ní konsorcium) v době nejvýraznější morfologické změny, kdy je pravděpodobnost ovulace nejvyšší, ovšem pouze do doby, než začnou změny ustupovat. V tu chvíli začne tvořit konsorcium s další samicí, nicméně první samice má stále možnost se pářit s ostatními samci, kdy je pravděpodobnost početí menší, ovšem nikoli nulová. Samice tak mohou docílit toho, že u dominantního samce zvýší jistotu otcovství, zatímco u ostatních samců dojde spíše k jeho zmatení (Nunn, 1999).

Higham a kol. (2008) ve své studii se samicemi paviána anubi (*Papio anubis*) podpořili hypotézu graduovaného signálu v rámci zvětšující se velikosti sexuálního otoku. Nicméně podle nich by sexuální otoky (alespoň u paviánů) nemusely sloužit pouze jako jeden signál, nicméně jako „více násobný signál samičí fertility“, související např. s pachovými (Clarke et al., 2009), zvukovými (Rigai et al., 2013) a dalšími behaviorálními signály (Bielert et al., 1986). Tyto signály, např. pachové, k nimž jedinci většinou potřebují blízký kontakt (Rigai et al., 2013), jsou pro různé samce detekovatelné v různé míře, což je podle autorů studie důležité zejména pro pochopení výhod, které samice díky výrazným změnám získávají.

Higham a kol. (2012) ve studii s makaky chocholatými (*Macaca nigra*) také podporují hypotézu graduovaného signálu a to jak v rámci velikosti sexuálního otoku, tak v rámci samičího proceptivního chování včetně kopulačního volání. Autoři studie uvádí, že samice nabízejí samcům pravděpodobnostní signál ovulace, který poskytuje dominantním samcům největší jistotu otcovství, což je v souladu s uvedenou hypotézou. Podle Brauch a kol. (2007) slouží sexuální otoky u samic makaka magota (*M. sylvanus*) jako čestný signál samičí fertility, na rozdíl od samičího chování. Kopulační volání se v průběhu cyklu nijak významně neměnilo. Prezentace otoku sice ano, kdy se její frekvence zvýšila 10 dní před pravděpodobnou ovulací, nicméně v její době nebyla výrazně vyšší. Podle autorů by se mohlo jednat o samičí strategii, kdy svým proceptivním chováním před pravděpodobnou ovulací přiláká více samců, ovšem v období největší tumescence otoku dosáhne páření s výše postaveným samcem. Navíc, jak již bylo uvedeno v podkapitole 3.4.1. *Vizuální atraktivita*, v době největšího otoku proběhlo nejvíce páření s ejakulací, podle čehož autoři usuzují, že samice díky morfologickým změnám získají v době nejvyšší pravděpodobnosti početí „kvalitní sperma“ od vysoce postaveného samce.

Ve studii Engelhardt a kol. (2005) s makaky jávskými (*M. fascicularis*) naopak s pravděpodobností ovulace pozitivně korelovaly behaviorální, ne morfologické změny. Tumescence otoků sice pozitivně korelovala s poměrem E:P, nicméně v době pravděpodobné ovulace se velikost

otoků významně nelišila oproti 8 předcházejícím či následujícím dnům. Pravděpodobná ovulace nebyla přesně určena morfologickými změnami, ovšem proběhla v rámci 15 dní dlouhého období pozorované maximální tumescence, proto autoři studie nepodporují Hamiltonovu hypotézu zjevné ovulace (1984), ale podporují Nunnovu hypotézu graduovaného signálu (1999). Samičí formy proceptivního chování a „natažení se po samci“ (z angl. reaching back for the male) v průběhu páření významně pozitivně korelovaly s pravděpodobnou ovulací. Ovšem ne vždy byly formy tohoto chování v průběhu cyklů pozorovány, proto autoři usuzují, že samci makaků jávských vyhodnocují samičí fertilitu i díky jiným signálům, např. pachovým.

Barelli a kol. (2007, 2008) zmiňují, že u druhů s malými sexuálními otoky, jako je např. gibbon lar (*Hylobates lar*) zatím nebyla Nunnova hypotéza (1999) zkoumána, jelikož ji navrhl především pro druhy s velmi výraznými morfologickými změnami (viz podkapitola 3.1. *Výskyt a forma morfologických změn*). Nicméně autoři studie hypotézu graduovaného signálu podporují, a to i přes to, že giboni jsou často uváděni jako druh s monogamním pářícím systémem. Samice se sice v době, kdy vykazovaly největší sexuální otok, pářily především s primárním samcem, ovšem docházelo i k páření se sekundárními samci a k mimopárovému páření. Podle autorů je tedy možné, že páření se s více samci u samic vedlo ke vzniku sexuálních otoků, a i přes jejich malou velikost samice mohou získat výhody, které hypotéza graduovaného signálu předpokládá.

Deschner a kol. (2003, 2004) se zaměřili na relevanci navržených hypotéz u volně žijících samic šimpanze učenlivého západoafrického (*Pan troglodytes verus*). Pravděpodobná ovulace nebyla přesně určena největší velikostí sexuálního otoku, jelikož proběhla v rámci maximální tumescence trvající po dobu 7–9 dní, tudíž autoři nepodporují hypotézu zjevné ovulace (Hamilton, 1984). Dále nepodporují hypotézu spolehlivého ukazatele samičí kvality (Pagel, 1994), jelikož dominantní samec nedával přednost samici s největšími otoky, pokud je ve stejnou dobu vykazovalo více samic. Na základě získaných dat autoři podporují hypotézu graduovaného signálu (Nunn, 1999), jelikož velikost sexuálního otoku se postupně zvětšovala, dosáhla maxima v době pravděpodobné plodné fáze, po níž následovalo postupné zmenšování otoku. Dále, jak již bylo uvedeno v podkapitole 3.4.1., v pravděpodobné plodné fázi se nejvíce pářil alfa samec, beta a gama samec se pářili i v ostatních fázích cyklu, kdy nebyla pozorována maximální tumescence otoku. Tudíž u samců tak může dojít ke zmatení otcovství a zároveň ke zvýšení jistoty otcovství u dominantního alfa samce.

Zdá se, že v současné době je Nunnova hypotéza graduovaného signálu (1999) nejrelevantnější ze všech navrhovaných hypotéz. Na základě studií se ukazuje, že hypotézu lze vztáhnout u různých druhů nejen na morfologické, ale též na behaviorální změny, díky nimž mohou různí samci získávat různě velký pravděpodobnostní signál o samičí fertilitě.

6. Závěr

Hlavním cílem práce bylo kriticky shrnout poznatky z odborné literatury zabývající se menstruačním cyklem u samic úzkonosých primátů a morfologickými a behaviorálními změnami s ním souvisejícími. Menstruační cyklus, který se kromě několika dalších mála druhů placentálních savců (4 druhy netopýrů, bécoun jihoafrický a bodlinatka egyptská) vyskytuje u samic úzkonosých primátů, lze popsat na základě cyklické fluktuace hormonů ve zhruba měsíčních intervalech. Je důležité ho rozlišovat oproti estrálnímu cyklu u samic ostatních savců, a to jak z pohledu fyziologických (zejména nepřítomnost menstruace při poklesu steroidních hormonů), tak na základě behaviorálních změn, jelikož většina samic úzkonosých primátů může být receptivní i mimo období, kdy dochází k ovulaci.

S menstruačním cyklem úzce souvisí morfologické změny, zejména sexuální otoky a/nebo výrazně zbarvená kůže různé velikosti na různých částech těla. Velmi výrazné změny, které jsou viditelné i z větší vzdálenosti, vykazují pouze úzkonosí primáti a podle Dixsona (2012) se v jejich evoluci vyvinuly pravděpodobně alespoň pětikrát nezávisle na sobě. Fyziologický mechanismus vzniku morfologických změn stále není přesně objasněn, nicméně morfologické změny korelují se změnami hladin steroidních hormonů a mohou tak poskytovat nepřímou evidenci hormonálních změn v průběhu cyklu. Obecně lze říct, že u mnoha druhů s nárůstem estrogenů ve folikulární fázi vzrůstá i výraznost (tumescence, zbarvení) morfologických změn, která dosahuje vrcholu v době předpokládané ovulace, a s nárůstem progesteronu v luteální fázi dochází k ústupu změn. Ovšem ne vždy je korelace mezi hladinami hormonů a morfologickými změnami přesná a často je lepším ukazatelem poměr E:P.

U samic lze v průběhu cyklu sledovat a porovnávat míru atraktivity, proceptivity a receptivity (Beach, 1976). Na základě studií lze podpořit to, že morfologické změny a také změny v pachu v průběhu cyklu jsou pro samce atraktivní, a to zejména v době, kdy jsou nejvýraznější, což je často v období nejvyšší pravděpodobnosti početí. U některých druhů (např. makaků) se ukazuje, že by samci mohli vyhodnocovat samičí fertilitu především na základě pachových signálů. Proceptivita a receptivita samic se v průběhu cyklu také mění, přičemž jejich frekvence je často výrazně vyšší směrem k pravděpodobné ovulaci. Nicméně u různých druhů existují různé formy sollicitace, které u jednoho druhu mohou korelovat s hladinami hormonů, zatímco u jiného ne.

I přes nezanedbatelné náklady, se morfologické změny u samic úzkonosých primátů stále udržují a již Darwin (1871) je popsal jako jeden z nejzajímavějších případů pohlavního výběru. Bylo navrženo několik hypotéz snažících se vysvětlit jejich možný evoluční význam a funkci. Clutton-Brock a Harvey (1976) navrhli hypotézu nejlepšího samce a uvedli, že změny se vyskytují a pravděpodobně se vyvinuly ve vícesamcových skupinách, což studie podporují dokonce i u druhů, které jsou sice považovány za jednosamcové nebo monogamní, ovšem samice se často páří s více než jedním samcem. Nicméně navržená hypotéza, podle níž by morfologické změny měly vyvolávat samčí kompetici a samice by se následně pářily s „nejlepším samcem“, pravděpodobně neplatí. Například nevysvětluje,

proč se změny postupně mění v rámci cyklu a navíc samčí kompetice je podle Pagela (1994) „evolučně stabilní strategií“ a lze ji pozorovat i u druhů bez morfologických změn.

Dále byly navrženy hypotézy, které předpokládají, že morfologické změny u samců buď snižují, nebo naopak zvyšují jistotu otcovství a slouží tak jako „čestný signál“. Hypotéza mnoha samců (Hrdy, 1981; Hrdy & Whitten, 1987) předpokládá, že páření s více samci umožní samici zmást otcovství a tím i snížit riziko infanticidy nebo zvýšit otcovskou péči. Avšak samice by mohly zmást otcovství, a zabránit tak potenciální infanticidě i jinými strategiemi, např. skrytou ovulací, tudíž navržená hypotéza nevysvětluje, proč některé samice vykazují např. velké sexuální otoky. Podle hypotézy otcovské péče (Alberts & Fitzpatrick, 2012) by zmatení otcovství mohlo přispět k tomu, že více samců bude bránit svého potenciálního potomka a tím se výrazně sníží pravděpodobnost, že infanticida, provedená nově přichozím samcem, bude úspěšná.

Mezi hypotézy čestného signálu samičí fertility patří hypotéza zjevné ovulace (Hamilton, 1984), hypotéza spolehlivého ukazatele samičí kvality (Pagel, 1994) a hypotéza samčích služeb (van Noordwijk, 1985). Podle hypotézy zjevné ovulace by samec měl na základě morfologických změn rozpoznat pravděpodobnou ovulaci, ovšem většina studií tuto hypotézu zamítá právě z důvodu, že pravděpodobná ovulace většinou proběhne v rámci sice nejvýraznější, ale déle trvající změny. Hypotéza spolehlivého ukazatele samičí kvality, podle níž samice díky morfologickým změnám inzerují samcům svou fitness (biologickou zdatnost), nicméně není souladu s případy, kdy morfologické změny vykazují např. dospívající nebo březí samice. Každopádně Zinner a kol. (2002) navrhli hypotézu v rámci cyklu, hypotézu v rámci samice a hypotézu mezi samicemi, které kladou důraz na porovnávání morfologických změn jakožto signálu pravděpodobné ovulace vzhledem k menstruačnímu cyklu samice, vzhledem k jednotlivými cyklům samice a mezi jednotlivými samicemi. Hypotéza samčích služeb předpokládá, že dominantní samec bude se samicí v době nejvýraznější změny tvořit tzv. konsorcium, díky němuž získá jistotu otcovství a samice výhody např. v podobě ochrany.

Každá z navrhovaných hypotéz přispěla k porozumění možných funkcí morfologických změn a možných výhod, které by samici mohlo přinést zmatení nebo zvýšení jistoty otcovství u samců. Nicméně Nunn (1999) navrhl hypotézu graduovaného signálu, která se snaží navržené výhody spojit a vysvětlit, jak by samice díky postupným, pravděpodobnostním a déle trvajícím změnám mohly vyřešit samičí dilema mezi zmatením a jistotou otcovství. V současné době se tato hypotéza zdá jako nejrelevantnější a na základě výsledků dostupných studií se ukazuje, že ji lze vztahovat nejen na morfologické, ale též na behaviorální změny. V době nejvýraznější změny tvoří dominantní samec se samicí konsorcium a získává tak pravděpodobnou jistotu otcovství, avšak samice se v době méně výrazné změny může stále pářit s ostatními samci a zmást u nich otcovství, jelikož pravděpodobnost početí je sice menší, nicméně nikoli nulová.

To, že samice úzkonosých primátů mohou díky morfologickým a/nebo behaviorálním změnám inzerovat svou fertilitu a v některých případech dokonce „klamně“ (např. v průběhu dospívání, březosti či brzy po porodu), jim pravděpodobně přináší výhody, díky nimž mohou dosáhnout co nejvyššího

reprodukčního úspěchu. Na druhou stranu mnoho studií se shoduje, že samičí reprodukční stav samci nemusí vyhodnocovat pouze na základě jednoho (např. vizuálního) podnětu, ale může jich být mnoho, od pachových, po behaviorální. Zda podněty mohou sloužit jako čestný signál potenciální fertility samic jednotlivě, nebo zda mohou dohromady sloužit jako vícenásobný signál, je stále diskutabilní. Ovšem samice různých druhů vykazují podněty v různé míře a některé studie navíc navrhuji, že různí samci k nim mají různý přístup, např. samci v těsné blízkosti samice k možná přesnějším pachovým podnětům.

Proč se výrazné změny vyvinuly právě u samic úzkonosých primátů, stále není zcela jasné. Nicméně možné odpovědi lze hledat právě v souvislosti s menstruačním cyklem a prodlouženou receptivitou, kterou samice úzkonosých primátů vykazují. Dále tyto změny nejspíše souvisí s evolučním vznikem a výskytem především ve vícesamcových skupinách a se samičím dilema, které by samice mohly řešit právě díky morfologickým a behaviorálním změnám.

Seznam použité literatury

*Sekundární citace označeny **

- *Abee, C. R., Mansfield, K., Tardif, S. D., & Morris, T. (2012). *Nonhuman Primates in Biomedical Research: Diseases* (Second edition). Academic Press.
- Alberts, S. C., & Fitzpatrick, C. L. (2012). Paternal care and the evolution of exaggerated sexual swellings in primates. *Behavioral Ecology*, 23(4), 699–706. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars052>
- Andelman, S. J. (1987). Evolution of Concealed Ovulation in Vervet Monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *The American Naturalist*, 129(6), 785–799. <https://doi.org/10.1086/284675>
- Anderson, C. M. (1986). Female age: Male preference and reproductive success in primates. *International Journal of Primatology*, 7(3), 305–326. <https://doi.org/10.1007/BF02736394>
- Anderson, C. M., & Bielert, C. F. (1994). Adolescent exaggeration in female catarrhine primates. *Primates*, 35(3), 283–300. <https://doi.org/10.1007/BF02382726>
- Arlet, M. E., Isbell, L. A., Kaasik, A., Molleman, F., Chancellor, R. L., Chapman, C. A., Mänd, R., & Carey, J. R. (2015). Determinants of Reproductive Performance Among Female Gray-Cheeked Mangabeys (*Lophocebus albigena*) in Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology*, 36(1), 55–73. <https://doi.org/10.1007/s10764-014-9810-4>
- Aujard, F., Heistermann, M., Thierry, B., & Hodges, J. K. (1998). Functional significance of behavioral, morphological, and endocrine correlates across the ovarian cycle in semifree ranging female Tonkean macaques. *American Journal of Primatology*, 46(4), 285–309. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1998\)46:4<285::AID-AJP2>3.0.CO;2-8](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1998)46:4<285::AID-AJP2>3.0.CO;2-8)
- Aykroyd, O. E., & Zuckerman, S. (1938). Factors in sexual-skin oedema. *The Journal of Physiology*, 94(1), 13–25. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1938.sp003659>
- Barelli, C., Heistermann, M., Boesch, C., & Reichard, U. H. (2007). Sexual swellings in wild white-handed gibbon females (*Hylobates lar*) indicate the probability of ovulation. *Hormones and Behavior*, 51(2), 221–230. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2006.10.008>
- Barelli, C., Heistermann, M., Boesch, C., & Reichard, U. H. (2008). Mating patterns and sexual swellings in pair-living and multimale groups of wild white-handed gibbons, *Hylobates lar*. *Animal Behaviour*, 75(3), 991–1001. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.08.012>
- Beach, F. A. (1967). Cerebral and hormonal control of reflexive mechanisms involved in copulatory behavior. *Physiological Reviews*, 47(2), 289–316. <https://doi.org/10.1152/physrev.1967.47.2.289>
- Beach, F. A. (1976). Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals. *Hormones and Behavior*, 7(1), 105–138. [https://doi.org/10.1016/0018-506X\(76\)90008-8](https://doi.org/10.1016/0018-506X(76)90008-8)
- Bellofiore, N., Ellery, S. J., Mamrot, J., Walker, D. W., Temple-Smith, P., & Dickinson, H. (2017). First evidence of a menstruating rodent: the spiny mouse (*Acomys cahirinus*). *American Journal of Obstetrics and Gynecology*, 216(1), 40.e1-40.e11. <https://doi.org/10.1016/j.ajog.2016.07.041>
- Bettinger, T., Wallis, J., & Morris, A. (1995). Reproductive parameters of mandrills at the Tulsa Zoo. *Zoo Biology*, 14(2), 115–121. <https://doi.org/10.1002/zoo.1430140205>
- Bielert, C., Czaja, J. A., Eisele, S., Scheffler, G., Robinson, J. A., & Goy, R. W. (1976). Mating in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*) after conception and its relationship to oestradiol and progesterone levels throughout pregnancy. *Reproduction*, 46(1), 179–187. <https://doi.org/10.1530/jrf.0.0460179>

- Bielert, C., Girolami, L., & Anderson, C. (1986). Male chacma baboon (*Papio ursinus*) sexual arousal: Studies with adolescent and adult females as visual stimuli. *Developmental Psychobiology*, *19*(4), 369–383. <https://doi.org/10.1002/dev.420190409>
- Blakley, G. B., Beamer, T. W., & Dukelow, W. R. (1981). Characteristics of the menstrual cycle in nonhuman primates. IV. Timed mating in *Macaca nemestrina*. *Laboratory Animals*, *15*(4), 351–353. <https://doi.org/10.1258/002367781780953059>
- Brauch, K., Pfefferle, D., Hodges, K., Möhle, U., Fischer, J., & Heistermann, M. (2007). Female sexual behavior and sexual swelling size as potential cues for males to discern the female fertile phase in free-ranging Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) of Gibraltar. *Hormones and Behavior*, *52*(3), 375–383. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.06.001>
- Buchan, J. C., Alberts, S. C., Silk, J. B., & Altmann, J. (2003). True paternal care in a multi-male primate society. *Nature*, *425*(6954), 179–181. <https://doi.org/10.1038/nature01866>
- Carpenter, C. R. (1942). Sexual behavior of free ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). I. Specimens, procedures and behavioral characteristics of estrus. *Journal of Comparative Psychology*, *33*(1), 113–142. <https://doi.org/10.1037/h0058655>
- Cerda-Molina, A. L., Hernández-López, L., Chavira, R., Cárdenas, M., Paez-Ponce, D., Cervantes-De la Luz, H., & Mondragón-Ceballos, R. (2006). Endocrine changes in male stump-tailed macaques (*Macaca arctoides*) as a response to odor stimulation with vaginal secretions. *Hormones and Behavior*, *49*(1), 81–87. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2005.04.014>
- Clarke, P. M. R., Barrett, L., & Henzi, S. P. (2009). What role do olfactory cues play in chacma baboon mating? *American Journal of Primatology*, *71*(6), 493–502. <https://doi.org/10.1002/ajp.20678>
- Clutton-Brock, T. H., & Harvey, P. H. (1976). Evolutionary rules and primate societies. *Growing points in ethology*, 195–237.
- Cochran, C. G. (1979). Proceptive patterns of behavior throughout the menstrual cycle in female rhesus monkeys. *Behavioral and Neural Biology*, *27*(3), 342–353. [https://doi.org/10.1016/S0163-1047\(79\)92412-9](https://doi.org/10.1016/S0163-1047(79)92412-9)
- *Čepický, P. (2021). *Gynekologické minimum pro praxi*. Grada Publishing.
- *Čepický, P., a kolektiv (2018). *Kapitoly z diferenciální diagnostiky v gynekologii a porodnictví*. Grada Publishing.
- Darwin, C. (1871). Principles of sexual selection. In *The descent of man, and Selection in relation to sex, Vol 1*. (Vol. 14, pp. 253–320). John Murray. <https://doi.org/10.1037/12293-008>
- Darwin, C. (1876). Sexual Selection in Relation to Monkeys. *Nature*, *15*(366), 18–19. <https://doi.org/10.1038/015018a0>
- Davenport, T. R. B., Stanley, W. T., Sargis, E. J., De Luca, D. W., Mpunga, N. E., Machaga, S. J., & Olson, L. E. (2006). A New Genus of African Monkey, *Rungwecebus*: Morphology, Ecology, and Molecular Phylogenetics. *Science*, *312*(5778), 1378–1381. <https://doi.org/10.1126/science.1125631>
- Delgado, R. A., & Van Schaik, C. P. (2000). The behavioral ecology and conservation of the orangutan (*Pongo pygmaeus*): A tale of two islands. *Evolutionary Anthropology*, *9*(5), 201–218. [https://doi.org/10.1002/1520-6505\(2000\)9:5<201::AID-EVAN2>3.0.CO;2-Y](https://doi.org/10.1002/1520-6505(2000)9:5<201::AID-EVAN2>3.0.CO;2-Y)
- Deschner, T., Heistermann, M., Hodges, K., & Boesch, C. (2003). Timing and probability of ovulation in relation to sex skin swelling in wild West African chimpanzees, *Pan troglodytes verus*. *Animal Behaviour*, *66*(3),

- 551–560. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2210>
- Deschner, T., Heistermann, M., Hodges, K., & Boesch, C. (2004). Female sexual swelling size, timing of ovulation, and male behavior in wild West African chimpanzees. *Hormones and Behavior*, *46*(2), 204–215. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2004.03.013>
- Dixson, A. F. (1977). Observations on the displays, menstrual cycles and sexual behaviour of the “Black ape” of Celebes (*Macaca nigra*). *Journal of Zoology*, *182*(1), 63–84. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1977.tb04141.x>
- Dixson, A. F. (1983). Observations on the Evolution and Behavioral Significance of “Sexual Skin” in Female Primates. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 13, Issue C, pp. 63–106). [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60286-7](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60286-7)
- Dixson, A. F. (2012). Primate Sexuality. In *Primate Sexuality: Comparative Studies of the Prosimians, Monkeys, Apes, and Humans*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199544646.001.0001>
- Dixson, A. F., Bossi, T., & Wickings, E. J. (1993). Male dominance and genetically determined reproductive success in the mandrill (*Mandrillus sphinx*). *Primates*, *34*(4), 525–532. <https://doi.org/10.1007/BF02382663>
- Domb, L. G., & Pagel, M. (2001). Sexual swellings advertise female quality in wild baboons. *Nature*, *410*(6825), 204–206. <https://doi.org/10.1038/35065597>
- Dunbar, R. I. M. (1977). Age-dependent changes in sexual skin colour and associated phenomena of female gelada baboons. *Journal of Human Evolution*, *6*(7), 667–672. [https://doi.org/10.1016/S0047-2484\(77\)80137-1](https://doi.org/10.1016/S0047-2484(77)80137-1)
- *Dylevský, I. (2019). *Somatologie: pro předmět Základy anatomie a fyziologie člověka* (3. přepracované a doplněné vydání). Grada Publishing.
- *Emera, D., Romero, R., & Wagner, G. (2012). The evolution of menstruation: A new model for genetic assimilation. *BioEssays*, *34*(1), 26–35. <https://doi.org/10.1002/bies.201100099>
- Emery, M. A., & Whitten, P. L. (2003). Size of sexual swellings reflects ovarian function in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *54*(4), 340–351. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0648-6>
- Engelhardt, A., Hodges, J. K., Niemitz, C., & Heistermann, M. (2005). Female sexual behavior, but not sex skin swelling, reliably indicates the timing of the fertile phase in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Hormones and Behavior*, *47*(2), 195–204. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2004.09.007>
- Fedurek, P., Slocombe, K. E., Hartel, J. A., & Zuberbühler, K. (2015). Chimpanzee lip-smacking facilitates cooperative behaviour. *Scientific Reports*, *5*(1), 13460. <https://doi.org/10.1038/srep13460>
- Feistner, A. T. C. (1992). Aspects of reproduction of female Mandrills *Mandrillus sphinx*. *International Zoo Yearbook*, *31*(1), 170–178. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1090.1991.tb02382.x>
- Fernández, D., Doran-Sheehy, D., Borries, C., & Ehardt, C. L. (2017). Exaggerated Sexual Swellings and the Probability of Conception in Wild Sanje Mangabeys (*Cercocebus sanjei*). *International Journal of Primatology*, *38*(3), 513–532. <https://doi.org/10.1007/s10764-017-9961-1>
- Fooden, J. (1971). Female genitalia and taxonomic relationships of *Macaca assamensis*. *Primates*, *12*(1), 63–73. <https://doi.org/10.1007/BF01730382>
- Fossey, D. (1982). Reproduction among free-living mountain gorillas. *American Journal of Primatology*, *3*(S1), 97–104. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350030516>

- Fruteau, C., Range, F., & Noë, R. (2010). Infanticide risk and infant defence in multi-male free-ranging sooty mangabeys, *Cercocebus atys*. *Behavioural Processes*, 83(1), 113–118. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2009.11.004>
- Gauthier, C. A. (1999). Reproductive parameters and paracallosal skin color changes in captive female guinea baboons, *Papio papio*. *American Journal of Primatology*, 47(1), 67–74. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1999\)47:1<67::AID-AJP8>3.0.CO;2-#](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1999)47:1<67::AID-AJP8>3.0.CO;2-#)
- Gesquiere, L. R., Wango, E. O., Alberts, S. C., & Altmann, J. (2007). Mechanisms of sexual selection: Sexual swellings and estrogen concentrations as fertility indicators and cues for male consort decisions in wild baboons. *Hormones and Behavior*, 51(1), 114–125. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2006.08.010>
- Gillman, J. (1940). Experimental studies on the menstrual cycle of the baboon (*Papio porcarius*). VI. The effect of progesterone upon the first part of the cycle in normal female baboons. *Endocrinology*, 26(1), 80–87. <https://doi.org/10.1210/endo-26-1-80>
- Girolami, L., & Bielert, C. (1987). Female perineal swelling and its effects on male sexual arousal: An apparent sexual releaser in the chacma baboon (*Papio ursinus*). *International Journal of Primatology*, 8(6), 651–661. <https://doi.org/10.1007/BF02735782>
- Glander, K. E. (1980). Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 53(1), 25–36. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330530106>
- Graham, C. E., Collins, D. C., Robinson, H., & Preedy, J. R. (1972). Urinary levels of estrogens and pregnanediol and plasma levels of progesterone during the menstrual cycle of the chimpanzee; relationship to the sexual swelling. *Endocrinology*, 91(1), 13–24. <https://doi.org/10.1210/endo-91-1-13>
- Hadidian, J., & Bernstein, I. S. (1979). Female reproductive cycles and birth data from an Old World Monkey colony. *Primates*, 20(3), 429–442. <https://doi.org/10.1007/BF02373394>
- Hamilton, W. J. (1984). Significance of parental investment by primates to the evolution of male-female associations. *Primate paternalism* (ed. D. Taub), pp. 303–35. Van Nostrand Reinhold, New York.
- *Hatcher, R. A., & Namnoum, A. B. (2004). The menstrual cycle. *Contraceptive technology*, 18, 63–72.
- Heape, W. (1900). Memoirs: The “Sexual Season” of Mammals and the Relation of the “Pro-œstrum” to Menstruation. *Journal of Cell Science*, s2-44(173), 1–70. <https://doi.org/10.1242/jcs.s2-44.173.1>
- Heistermann, M., Brauch, K., Möhle, U., Pfefferle, D., Dittami, J., & Hodges, K. (2008). Female ovarian cycle phase affects the timing of male sexual activity in free-ranging Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) of Gibraltar. *American Journal of Primatology*, 70(1), 44–53. <https://doi.org/10.1002/ajp.20455>
- Higham, J. P., Heistermann, M., Saggau, C., Agil, M., Perwitasari-Farajallah, D., & Engelhardt, A. (2012). Sexual signalling in female crested macaques and the evolution of primate fertility signals. *BMC Evolutionary Biology*, 12(1), 89. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-89>
- Higham, J. P., Kimock, C. M., Mandalaywala, T. M., Heistermann, M., Cascio, J., Petersdorf, M., Winters, S., Allen, W. L., & Dubuc, C. (2021). Female ornaments: is red skin color attractive to males and related to condition in rhesus macaques? *Behavioral Ecology*, 32(2), 236–247. <https://doi.org/10.1093/beheco/araa121>
- Higham, J. P., MacLarnon, A. M., Ross, C., Heistermann, M., & Semple, S. (2008). Baboon sexual swellings: Information content of size and color. *Hormones and Behavior*, 53(3), 452–462. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.11.019>
- Hrdy, S. B. (1979). Infanticide among animals: A review, classification, and examination of the implications for

- the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology*, 1(1), 13–40.
[https://doi.org/10.1016/0162-3095\(79\)90004-9](https://doi.org/10.1016/0162-3095(79)90004-9)
- Hrdy, S. B. (1981). *The Women That Never Evolved*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Hrdy, S. B., & Whitten, P. L. (1987). Patterning of sexual activity. *Primate Societies*, November, 370–384.
- Jänig, S., Kücklich, M., Kulik, L., Zetzsche, M., Weiß, B. M., & Widdig, A. (2022). Olfactory Inspection of Female Reproductive States in Chimpanzees. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10(July), 1–10.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2022.884661>
- Johnstone, R. A., & Cant, M. A. (2019). Evolution of menopause. *Current Biology*, 29(4), R112–R115.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.12.048>
- Jones, T., Ehardt, C. L., Butynski, T. M., Davenport, T. R. B., Mpunga, N. E., Machaga, S. J., & De Luca, D. W. (2005). The Highland Mangabey *Lophocebus kipunji*: A New Species of African Monkey. *Science*, 308(5725), 1161–1164. <https://doi.org/10.1126/science.1109191>
- Keverne, E. B. (1976). Sex attractants in primates. *Journal of the Society of Cosmetic Chemists*, 27(6), 257–269.
<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12259493>
- Keverne, E. B. (1981). Do Old World primates have oestrus?. *Malay Appl Biol*, 10, 119–126.
- Keverne, E. B., & Michael, R. P. (1970). Annual changes in the menstruation of rhesus monkeys. *The Journal of Endocrinology*, 48(4), 669–670. <https://doi.org/10.1677/joe.0.0480669>
- Krohn, P. L., & Zuckerman, S. (1937). Water metabolism in relation to the menstrual cycle. *The Journal of Physiology*, 88(4), 369.
- *Kittnar, O., a kolektiv (2011). *Lékařská fyziologie*. Grada Publishing.
- Küster, J., & Paul, A. (1984). Female Reproductive Characteristics in Semifree-Ranging Barbary Macaques (*Macaca sylvanus* L. 1758). *Folia Primatologica*, 43(2–3), 69–83. <https://doi.org/10.1159/000156173>
- Langley, J. N., & Sherrington, C. S. (1891). On Pilomotor Nerves. *The Journal of Physiology*, 12(3), 278–291.
<https://doi.org/10.1113/jphysiol.1891.sp000383>
- Lipschitz, D. L. (1996). A preliminary investigation of the relationship between ovarian steroids, LH, reproductive behaviour and vaginal changes in lesser bushbabies (*Galago moholi*). *Reproduction*, 107(2), 167–174.
<https://doi.org/10.1530/jrf.0.1070167>
- *Maestripieri, D., & Roney, J. R. (2005). Primate copulation calls and postcopulatory female choice. *Behavioral Ecology*, 16(1), 106–113. <https://doi.org/10.1093/beheco/arh120>
- Martin, R. D. (2007). The evolution of human reproduction: A primatological perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, 134(S45), 59–84. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20734>
- Matthews, L. H. (1956). The sexual skin of the Gelada Baboon (*Theropithecus gelada*). *The Transactions of the Zoological Society of London*, 28(7), 543–552. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1956.tb00273.x>
- Michael, R. P., & Keverne, E. B. (1968). Pheromones in the communication of sexual status in primates. *Nature*, 218(5143), 746–749. <https://doi.org/10.1038/218746a0>
- Michael, R. P., & Keverne, E. B. (1970). Primate sex pheromones of vaginal origin. *Nature*, 225(5227), 84–85.
<https://doi.org/10.1038/225084a0>
- Michael, R. P., Bonsall, R. W., & Zumpe, D. (1976). Evidence for Chemical Communication in Primates. In *Vitamins and hormones* (Vol. 34, Issue 6, pp. 137–186). [https://doi.org/10.1016/S0083-6729\(08\)60075-8](https://doi.org/10.1016/S0083-6729(08)60075-8)
- *Mihm, M., Gangooly, S., & Muttukrishna, S. (2011). The normal menstrual cycle in women. *Animal*

- Reproduction Science*, 124(3–4), 229–236. <https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2010.08.030>
- Möhle, U., Heistermann, M., Dittami, J., Reinberg, V., & Hodges, J. K. (2005). Patterns of anogenital swelling size and their endocrine correlates during ovulatory cycles and early pregnancy in free-ranging barbary macaques (*Macaca sylvanus*) of Gibraltar. *American Journal of Primatology*, 66(4), 351–368. <https://doi.org/10.1002/ajp.20161>
- Mori, Y., Shimoda, K., Kobayashi, H., Hayasaka, I., & Hamada, Y. (2007). Development of the sexual skin with pubertal maturation in female chimpanzees. *Primates*, 48(2), 97–101. <https://doi.org/10.1007/s10329-006-0030-1>
- Nadler, R. D. (1975). Sexual Cyclicity in Captive Lowland Gorillas. *Science*, 189(4205), 813–814. <https://doi.org/10.1126/science.1162356>
- Nadler, R. D. (1994). Walter Heape and the issue of estrus in primates. *American Journal of Primatology*, 33(2), 83–87. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350330203>
- Nunn, C. L. (1999). The evolution of exaggerated sexual swellings in primates and the graded-signal hypothesis. *Animal Behaviour*, 58(2), 229–246. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1159>
- Pagel, M. (1994). The evolution of conspicuous oestrous advertisement in Old World monkeys. *Animal Behaviour*, 47(6), 1333–1341. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1181>
- Paoli, T., Palagi, E., Tacconi, G., & Tarli, S. B. (2006). Perineal swelling, intermenstrual cycle, and female sexual behavior in bonobos (*Pan paniscus*). *American Journal of Primatology*, 68(4), 333–347. <https://doi.org/10.1002/ajp.20228>
- Parkes, A. S., & Bellerby, C. W. (1926). Studies on the internal secretions of the ovary. *The Journal of Physiology*, 61(4), 562–575. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1926.sp002317>
- Parkes, A. S., & Zuckerman, S. (1931). Some Effects of Oestrin on the Menstrual Cycle of Baboons and Macaques. *Journal of Anatomy*, 65(Pt 2), 272–276.3. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17104514>
- *Petřek, J. (2019). *Základy fyziologie člověka pro nelékařské zdravotnické obory*. Grada Publishing.
- Pfefferle, D., Heistermann, M., Pirow, R., Hodges, J. K., & Fischer, J. (2011). Estrogen and Progestogen Correlates of the Structure of Female Copulation Calls in Semi-Free-Ranging Barbary Macaques (*Macaca sylvanus*). *International Journal of Primatology*, 32(4), 992–1006. <https://doi.org/10.1007/s10764-011-9517-8>
- Phillips, R. S., & Wheaton, C. J. (2008). Urinary steroid hormone analysis of ovarian cycles and pregnancy in mandrills (*Mandrillus sphinx*) indicate that menses, copulatory behavior, sexual swellings and reproductive condition are associated with changing estrone conjugates (E 1 C) and pregnane. *Zoo Biology*, 27(4), 320–330. <https://doi.org/10.1002/zoo.20192>
- Radhakrishna, S., & Singh, M. (2004). Reproductive biology of the slender loris (*Loris lydekkerianus* lydekkerianus). *Folia Primatologica; International Journal of Primatology*, 75(1), 1–13. <https://doi.org/10.1159/000073424>
- *Reece, W. O. (2011). *Fyziologie a funkční anatomie domácích zvířat* (2., rozšířené vydání). Grada Publishing.
- Rigaill, L., Higham, J. P., Lee, P. C., Blin, A., & Garcia, C. (2013). Multimodal sexual signaling and mating behavior in olive baboons (*Papio anubis*). *American Journal of Primatology*, 75(7), 774–787. <https://doi.org/10.1002/ajp.22154>
- Rigaill, L., Higham, J. P., Winters, S., & Garcia, C. (2019). The redder the better? Information content of red skin coloration in female Japanese macaques. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(8), 103.

<https://doi.org/10.1007/s00265-019-2712-x>

- Roberts, E. K., Lu, A., Bergman, T. J., & Beehner, J. C. (2017). Female Reproductive Parameters in Wild Geladas (Theropithecus gelada). *International Journal of Primatology*, 38(1), 1–20. <https://doi.org/10.1007/s10764-016-9939-4>
- *Rokyta, R., a kolektiv (2015). *Fyziologie a patologická fyziologie: pro klinickou praxi*. Grada Publishing.
- *Rooker, K., & Gavrillets, S. (2018). On the evolution of visual female sexual signalling. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1879), 20172875. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2875>
- Rowell, T. E. (1972). Female Reproduction Cycles and Social Behavior in Primates. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 4, Issue C, pp. 69–105). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60007-8](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60007-8)
- Rowell, T. E. (1977). Variation in age at puberty in monkeys. *Folia Primatologica; International Journal of Primatology*, 27(4), 284–296. <https://doi.org/10.1159/000155792>
- *Roztočil, A., a kolektiv (2011). *Moderní gynekologie*. Grada Publishing.
- *Roztočil, A., a kolektiv (2017). *Moderní porodnictví* (2., přepracované a doplněné vydání). Grada Publishing.
- Schultz, A. H. (1938). Genital Swelling in the Female Orang-utan. *Journal of Mammalogy*, 19(3), 363. <https://doi.org/10.2307/1374577>
- Sclafani, V., Norscia, I., Antonacci, D., & Palagi, E. (2012). Scratching around mating: factors affecting anxiety in wild Lemur catta. *Primates*, 53(3), 247–254. <https://doi.org/10.1007/s10329-012-0294-6>
- Sillén-Tullberg, B., & Møller, A. P. (1993). The relationship between concealed ovulation and mating systems in anthropoid primates: a phylogenetic analysis. *The American Naturalist*, 141(1), 1–25. <https://doi.org/10.1086/285458>
- *Singh, M., Sharma, A. K., Krebs, E., & Kaumanns, W. (2006). Reproductive biology of lion-tailed macaque (Macaca silenus): An important key to the conservation of an endangered species. *Current Science*, 90(6), 804–811.
- Struhsaker, T. T. (1975). *The red colobus monkeys: variation in demography, behavior, and ecology of endangered species*. University of Chicago Press.
- Struhsaker, T. T., & Leland, L. (1979). Socioecology of Five Sympatric Monkey Species in the Kibale Forest, Uganda. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 9, Issue C, pp. 159–228). [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60036-4](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60036-4)
- Strum, S. C., & Western, J. D. (1982). Variations in fecundity with age and environment in olive baboons (Papio anubis). *American Journal of Primatology*, 3(1–4), 61–76. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350030106>
- Tenaza, R. R. (1989). Female sexual swellings in the Asian colobine Simias concolor. *American Journal of Primatology*, 17(1), 81–86. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350170108>
- Toda, K., Mouri, K., Ryu, H., Sakamaki, T., Tokuyama, N., Yokoyama, T., Shibata, S., Poiret, M.-L., Shimizu, K., Hashimoto, C., & Furuichi, T. (2022). Do female bonobos (Pan paniscus) disperse at the onset of puberty? Hormonal and behavioral changes related to their dispersal timing. *Hormones and Behavior*, 142(January), 105159. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2022.105159>
- van Noordwijk, M. A. (1985). Sexual Behaviour of Sumatran Long-tailed Macaques (Macaca fascicularis). *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 70(4), 277–296. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1985.tb00519.x>
- van Schaik, C. P., van Noordwijk, M. A., & Nunn, C. L. (1999). *Sex and social evolution in primates* (Vol. 8, pp. 204–240). Cambridge: Cambridge University Press.

- Walker, M. L., & Herndon, J. G. (2008). Menopause in nonhuman primates? *Biology of Reproduction*, 79(3), 398–406. <https://doi.org/10.1095/biolreprod.108.068536>
- Wallen, K., Winston, L. A., Gaventa, S., Davis-DaSilva, M., & Collins, D. C. (1984). Periovarian changes in female sexual behavior and patterns of ovarian steroid secretion in group-living rhesus monkeys. *Hormones and Behavior*, 18(4), 431–450. [https://doi.org/10.1016/0018-506x\(84\)90028-x](https://doi.org/10.1016/0018-506x(84)90028-x)
- Wallen, K., & Zehr, J. L. (2004). Hormones and history: The evolution and development of primate female sexuality. *Journal of Sex Research*, 41(1), 101–112. <https://doi.org/10.1080/00224490409552218>
- *Weiss, P., a kolektiv (2010). *Sexuologie*. Grada Publishing.
- Wilson, M. I. (1977). A Note on the External Genitalia of Female Squirrel Monkeys (*Saimiri sciureus*). *Journal of Medical Primatology*, 6(3), 181–185. <https://doi.org/10.1159/000459741>
- Wright, P. C., Izard, M. K., & Simons, E. L. (1986). Reproductive cycles in *Tarsius bancanus*. *American Journal of Primatology*, 11(3), 207–215. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350110302>
- Zinner, D., Alberts, S. C., Nunn, C. L., & Altmann, J. (2002). Significance of primate sexual swellings. *Nature*, 420(6912), 142–143. <https://doi.org/10.1038/420142a>
- Zinner, D., & Deschner, T. (2000). Sexual Swellings in Female Hamadryas Baboons After Male Take-Overs: “Deceptive” Swellings as a Possible Female Counter-Strategy Against Infanticide. *American Journal of Primatology*, 52(4), 157–168. [https://doi.org/10.1002/1098-2345\(200012\)52:4<157::AID-AJP1>3.0.CO;2-L](https://doi.org/10.1002/1098-2345(200012)52:4<157::AID-AJP1>3.0.CO;2-L)
- Zuckerman, S. (1930). The Menstrual Cycle of the Primates.—Part I. General Nature and Homology. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 100(3), 691–754. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1930.tb00995.x>
- Zuckerman, S. (1932a). The Social Life of Monkeys and Apes. *Nature*, 129(3269), 923–924. <https://doi.org/10.1038/129923a0>
- Zuckerman, S. (1932b). The Comparative Physiology Of The Menstrual Cycle. *BMJ*, 2(3754), 1093–1097. <https://doi.org/10.1136/bmj.2.3754.1093>

Příloha

rok	autor	název studie	reference	druh	N	prostorčí	délka šlechtění dat	věk průměr	prům. délka analyz. cyklu	určení ovulace	měření hladiny hormonů	typ změny	formy solidařice	složení skupiny	hodnocení (kategorie) změn	hlavní výsledky
pavíání (<i>Papio</i>)																
2009	Clarke et al.	What role do olfactory cues play in olfactory baboon mating?	<i>American Journal of Primatology</i> , 71(6), 493-502	pavíán skála (<i>P. ursinus</i>)	21	volná příroda (De Hoop Nature Reserve, Jižní Afrika)	1,5 roku	-	-	73	podle otoku	sexuální otoky, behaviorální a pachové změny	prezentace otoku	viesamcová, viesamicová	D-14 až D-10 = nízká tunescence; D-9 až D-5 a D-4 až D-1 = pravděpodobná ovulace; poč. detunescence = D0; D0 až D-4 = postupná detunescence	samec vykazující sexuální otoky v době pravděpodobné ovulace byly nejvíce stráženy a ochraňováni samci; samec více prezentoval otok výsoce postaveným samicím
1999	Gauthier	Reproductive parameters and parental skin color changes in captive female guinea baboons, <i>Papio papio</i>	<i>American Journal of Primatology</i> , 47(1), 67-74	pavíán ganejský (<i>P. papio</i>)	13	lidská péče (zoologická zahrada v Paříži)	2 roky	4-14 let	30 dní	-	podle otoku	sexuální otoky, zbarvení otoku	-	viesamcová, viesamicová	změny v tunescenci aneogonálního otoku v průběhu cyklu; změny ve zbarvení sádčích; bylo pozorováno u samic starších 14 let a s více jak osmi březostmi	u mladších samic s maximálně čtyřmi březostmi byl pozorován černý zbarvení otok sádčích hrubolů; různé zbarvení bylo pozorováno u samic starších 14 let a s více jak osmi březostmi
2007	Gesquiere et al.	Mechanisms of sexual selection: Sexual swellings and estrogen concentrations as fertility indicators and cues for male consort decisions in wild baboons	<i>Hormones and Behavior</i> , 51(1), 114-125	pavíán babuín (<i>P. cynocephalus</i>)	88	lidská péče (ABRP, Keňa)	5 let	-	39 dní	hormonálně z trusu	E	sexuální otoky	-	viesamcová, viesamicová	folikulární fáze = D-22 až D-6; pravd. plodná fáze = D-5 až D-1 (poslední den pozorované tunescence); poč. detunescence = D0; laterální fáze = D0 až D-12	alfa samec tvořil se samicemi konsortium pouze během folikulární fáze a nejvíce v době pravd. ovulace
2008	Higham et al.	Baboon sexual swellings: information content of size and color	<i>Hormones and Behavior</i> , 53(3), 452-462	pavíán anubi (<i>P. anubis</i>)	12	volná příroda (GESP, Nigérie)	1 rok	-	38 dní	hormonálně z trusu	E, P	sexuální otoky, zbarvení otoku	-	viesamcová, viesamicová	S0: bez otoku; S1: mají otok aneogonální oblasti; S2: středně velký otok aneogon. oblasti a mají otok sádčích hrubolů; S3: velký otok obou oblastí	pravd. ovulace proběhla v době největšího otoku; zbarvení nepodávalo informaci o fertilitě samic; nejlepším nřikem byl poměr E:P
2013	Rignall et al.	Multimodal Sexual Signaling and Mating Behavior in Olive Baboons (<i>Papio anubis</i>)	<i>American Journal of Primatology</i> , 75(7), 774-787	pavíán anubi (<i>P. anubis</i>)	9	částečně ve volné přírodě (CNRS Primatology Station, Francie)	2 mš.	5-19 let	38 dní	podle otoku	-	sexuální otoky, zbarvení otoku, behaviorální a pachové změny	samec <1 rodu samec, kontakt se samicem, prezentace otoku, kopulaci volání	viesamcová, viesamicová	plochý a nezbarvený pomaturáční otok; měřeny otoky 8i nírní tunescence, jiné různé otoky s maximální tunescencí; postupná detunescence otoku; usupující zbarvením a výskyt zvrátení, úplná detunescence	velikost otoku korelovala s pravd. ovulací, tvorbou konsorca a frekvencí čichové inspekce
2000	Zimer & Deschner	Sexual Swellings in Female Hamadryas Baboons After Male Take-Overs: "Deepening" Swellings as a Possible Female Counter-Strategy Against Infanticide	<i>American Journal of Primatology</i> , 38(1), 1-20	pavíán pláštčkový (<i>P. hamadryas</i>)	4-17	lidská péče (German Primate Center)	15 let	-	-	-	-	sexuální otoky	-	jednosamcové skupiny s 1-7 samicemi	hodnocení otoku 0-4; plodný = 0, maximální tunescence = 4	samec brzy po potvodu vykazovaly "klamné" otoky, které by mohly být jebouze strategií ke snížení rizika infanticidy
děbelů (<i>Theropithecus</i>)																
2017	Roberts et al.	Female reproductive parameters in wild geladas (<i>Theropithecus gelada</i>)	<i>International Journal of Primatology</i> , 38(1), 1-20	děbelada (<i>T. gelada</i>)	60	volná příroda (Simen Mountains National Park)	10 let	-	37 dní	hormonálně z trusu	E, P	sexuální otoky (hrud. spodní část břicha, oblast sádčích hrubolů), behaviorální	kopulaci volání, prezentace otoku	jednosamcová, viesamicová	hodnocení otoku na hrudi: činnost pachůtků 0-3, mírná tunescence pachůtků 0-3, zbarvení 1-5; hodnocení otoku sádčích hrubolů: přítomnost/absence pachůtků, zbarvení 1-5	v rámci jednotlivých cyklů se měnila pouze tunescence pachůtků, nicméně nepodávala informaci o fertilitě samic, podobně jako změny v proceptivním chování
mandrilové (<i>Mandrillus</i>)																
2008	Phillips & Wheaton	Zkác. Urinary steroid hormone analysis of ovarian cycles and pregnancy in mandrils (<i>Mandrillus sphinx</i>)	<i>Zoo Biology</i> , 27(4), 320-330	mandril sýboleci (<i>M. sphinx</i>)	4	v lidské péči (Disney's Animal Kingdoms, Orlando, Flórida)	2 roky	5-21 let	28 dní	40	hormonálně z moči	sexuální otoky	-	viesamcová skupina (3 samci kastrovaní ze 4), viesamicová	hodnocení otoku 0-2; plochý otok vykazující zvrátení = 0, malý a stále růžový otok = 1, plně otoklý a lesklý otok bez jakékoli zvrátení = 2	velikost otoku korelovala s hladinami hormonů, přičemž probíhalo předčasně v době folikulární fáze a v období pravd. ovulace, kdy byla pozorována tunescence otoku
mangabejové																
2017	Fernández et al.	Exaggerated sexual swellings and the probability of conception in wild Sanje mangabeys (<i>Cercocebus sanjei</i>)	<i>International Journal of Primatology</i> , 38(3), 513-532	mangabej sanjei (<i>Cercocebus sanjei</i>)	21	volná příroda (Mwanans Forest, Tanzánie)	1,5 roku	-	30 dní	podle otoku	-	sexuální otoky	-	viesamcová, viesamicová	hodnocení otoku: 0 = bez otoku, 1-4 = sádčích fertilitě, kdy v době pravd. ovulace byla pozorována maximální tunescence	sexuální otoky poskytují informaci o sádčích fertilitě, kdy v době pravd. ovulace byla pozorována maximální tunescence
2015	Ariet et al.	Determinants of Reproductive Performance Among Female Gray-Cheeked Mangabeys (<i>Lophocebus albigena</i>) in Kibale National Park, Uganda	<i>International Journal of Primatology</i> , 36(1), 55-73	mangabej sanjei (<i>Cercocebus sanjei</i>)	38	volná příroda (Kibale National Park, Uganda)	9 let	13 let	31 dní	podle otoku	-	sexuální otoky, zbarvení otoku	-	viesamcová, viesamicová	hodnocení otoku: růžová tunescence; zbarvení otoku: v době max. tunescence růžový	otok se v průběhu cyklu měnil ve velikost i zbarvení; výše růžové tunescence bylo zbarvení vykazovat v dřívějším věku než níže postavené

Tabulka 1 Přehled druhů úzkonosých primátů z uvedených studií. Zvýraznění: rody úzkonosých primátů růžově, hormonální určení pravděpodobné ovulace fialově, pachové změny modře a proceptivní projevy oranžově.

Tabulka 1 Pokračování.

autor	rok	název studie	reference	druh	N	prostrdí	délka sběru dat	věk průměrně	prům. délka cyklu	počet analyz. cyklů	určení ovulace	měřené hladiny hormonů	typ změn	formy solitace	sklození skupiny	hodnocení (kategorie) změn	hlavní výsledky	
makakové (Macaca)																		
Brauch et al.	2007	Female sexual behavior and sexual swelling size as potential cues for female to discern the fertile phase in free-ranging Barbary macaques (<i>Macaca sylvanus</i>) of Gibraltar	<i>Hormones and Behavior</i> , 52 (3), 375–383	makak magot (<i>M. sylvanus</i>)	11	částečně ve volné přírodě (Gibraltar)	4 roky	10,9	21 dní	19	hormonálně z trusu	E, P	sexuální otoky, behaviorální	prezentace otoku, kopulační volání	vicesamcová, vicesamcová	hodnocení otoku: 1 = bez otoku, 2 = částečná tumescence, 3 = maximální tumescence	velikost otoku, ale ne samičí sexuální chování poskytuje samičím informaci o pravdě, plodné fázi cyklu	
Engelhardt et al.	2005	Female sexual behavior, but not sex skin swelling, reliably indicates the timing of the fertile phase in wild long-tailed macaques (<i>Macaca fascicularis</i>)	<i>Hormones and Behavior</i> , 47 (2), 195–204	makak javský (<i>M. fascicularis</i>)	8	lidská péče (Kerambe Research Station, NP Indonesia)	8 mšs.	–	27 dní	9	hormonálně z trusu	E, P	sexuální otoky, behaviorální	prezentace, odhnutí samců, nutžení po samci, kopulační volání	vicesamcová, vicesamcová	hodnocení otoku: 0–4 = naprosá detumescence = 0, nízký otok = 1, výraznější otok = 2, nízký otok = 3, maximální tumescence = 4	ne změny v tumescenci otoku, ale změny v samičím procepsivním chování korelovaly s pravdě, ovulací, ovšem ne vždy bylo chování v průběhu cyklu pozorováno	
Higham et al.	2012	Sexual signaling in female crested macaques and the evolution of primate fertility signals	<i>BMC Evolutionary Biology</i> , 12 (1), 89	makak chocholatý (<i>M. nigra</i>)	19	volná příroda (Tangkoko Banuang Prifodhi rezervace)	1 rok	–	28 dní	31	hormonálně z trusu	E, P	sexuální otoky, behaviorální	prezentace a přetváření otoku, pomlaskávání, oční kontakt a kopulační volání	vicesamcová, vicesamcová	hodnocení otoku na základě pořizovaných fotografií – měření výška a šířka	velikost otoku i samičí sexuální chování poskytuje samičím informaci o pravdě, plodné fázi cyklu	
Möhle et al.	2005	Patterns of anogenital swelling size and their endocrine correlates during ovulatory cycles and early pregnancy in free-ranging barbary macaques (<i>Macaca sylvanus</i>) of Gibraltar	<i>American Journal of Primatology</i> , 66 (4), 351–368	makak magot (<i>M. sylvanus</i>)	12	částečně ve volné přírodě (Gibraltar)	4 mšs.	7 let	35 dní	–	hormonálně z trusu	E, P	sexuální otoky	–	vicesamcová, vicesamcová	hodnocení otoku na základě pořizovaných videí, 9 samců bylo uspano a proběhlo u nich reálné měření šířky sedacích hrboleů pro porovnání	velikost otoku korelovala s cyklem; nejlepším měřítkem byl poměr E:P	
Rignall et al.	2019	The redder the better? Information content of red skin coloration in female Japanese macaques	<i>Behavioral Ecology and Sociobiology</i> , 73 (8), 103	makak červenolící (<i>M. fasciata</i>)	12	lidská péče (KUPRI, Inuyama, Japonsko)	2 mšs.	11 let	–	24	hormonálně z trusu	P	zbarvení	–	vicesamcová, vicesamcová	hodnocení červeného zbarvení a míry tmavosti obličejové a sedacích hrboleů	červenost korelovala s tmavostí; s cyklem korelovala pouze tmavost a po pravdě, ovulaci byly sedací hrbole výrazně světlejší než před ní	
gibbon (Hylobates)																		
Barelli et al.	2007	Sexual swellings in wild white-handed gibbon females (<i>Hylobates lar</i>) indicate the probability of ovulation	<i>Animal Behavior</i> , 75 (3), 991–1001	gibbon lar (<i>H. lar</i>)	12	volná příroda (Kha Yai National Park, Thajsko)	16 mšs.	25 let	21 dní	15	hormonálně z trusu	P	sexuální otoky a zbarvení otoku	–	12 skupin: 7 monogamních; 5 polyandrických; celkem 21 samců	podle tvaru, barvy a míry otoku vulvy; bez otoku, částečná tumescence, maximální tumescence	největší tumescence ve folikulární a časně luteální fázi, ve 12 z 15 cyklů proběhla pravdě, ovulace v rámci maximální tumescence; samice se pářily i mimo párově	
šimpanzi (Pan)																		
Deschler et al.	2004	Female sexual swelling size, timing of ovulation, and male behavior in wild West African chimpanzees	<i>Hormones and Behavior</i> , 46 (2), 204–215	šimpanz úseňový západofrický (<i>P. troglodytes verus</i>)	12	volná příroda (Kha Yai National Park, Thajsko)	22 mšs.	28 let	36 dní	42	hormonálně z moči	E, P	sexuální otoky	–	vicesamcová, vicesamcová	hodnocení otoku 1–3 (největší tumescence = 3)	se samičemi s největšími otoky se v době pravdě, ovulace nejvíce pářil alfa samec; frekvence páření beta a gama samce se v rámci cyklu výrazně nelišily	
Emery & Whiten	2003	Size of sexual swellings reflects ovarian function in chimpanzees	<i>Behavioral Ecology and Sociobiology</i> , 54 (4), 340–351	šimpanz úseňový (<i>P. troglodytes</i>)	8	lidská péče (Yerkes Regional Primate Research Center Field Station)	3 mšs.	16 let	36 dní	14	hormonálně z trusu	E, P	sexuální otoky	–	vicesamcová (kastrovaní), vicesamcová	hodnocení otoku 1–4 (největší tumescence = 4)	velikost otoku pozitivně korelovala s měřeními hladinami hormonů, nomené korelace nebyla tak jasná	
Jiang et al.	2022	Olfactory Inspection of Female Reproductive Status in Chimpanzees	<i>Frontiers in Ecology and Evolution</i> , 10 (July), 1–10	šimpanz úseňový (<i>P. troglodytes</i>)	7	lidská péče (WKPBC, Leipzig Zoo, Německo)	5 mšs.	8–40 let	36 dní	–	podle otoku	–	sexuální otoky, pachové známky	–	vicesamcová, vicesamcová	hodnocení otoku: plochý, rostoucí tumescence, maximální tumescence a detumescence	samice provádějí čichovou inspekci u samce, vykazující rostoucí či maximální tumescenci otoku; starší samice byly ochotnější česat	
Paoli et al.	2006	Perineal Swelling, Intermenstrual Cycle, and Female Sexual Behavior in Bonobos (<i>Pan paniscus</i>)	<i>American Journal of Primatology</i> , 68 (4), 333–347	šimpanz bonobo (<i>P. paniscus</i>)	5	lidská péče (Apenin, Primate Park, Nizozemsko)	12 mšs.	14	36 dní	51	podle otoku	–	sexuální otoky, behaviorální	homosexuální interakce (samičí tření otoky o sebe)	vicesamcová, vicesamcová	hodnocení otoku 1–3; největší tumescence, lesklý = 1; největší tumescence, lesklý = 3	v průběhu největší tumescence otoku proběhlo nejvíce páření a homosexuálních interakcí	