

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

**Sexuální chování laboratorních potkanů se samičí volbou
partnera**

Diplomová práce

Bc. Aneta Hlotanová

Management zdraví a welfare zvířet

doc. RNDr. Marek Špínka, CSc.

© 2023 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Sexuální chování laboratorních potkanů se samičí volbou partnera" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala doc. RNDr. Marku Špinkovi, CSc. za konzultace, rady a vědomosti, které mi v průběhu psaní poskytl. Také děkuji Bc. Marii Radchenko za poskytnutí dodatečných informací a fotografií. Dále mé poděkování patří rodině a přátelům za podporu při studiu.

Sexuální chování laboratorních potkanů se samičí volbou partnera

Souhrn

Potkani (*Rattus norvegicus*) se vyznačují jako promiskuitní zvířata, avšak různé studie dokazují, že jsou schopni preference při výběru sexuálních partnerů. U savců si samice často vybírají samce na základě kvality, kdežto samci chtějí dosáhnout reprodukčního úspěchu kvantitou, tedy s co největšími počty kopulací. V rané ontogenezi je hra důležitým aspektem pro normální vývoj chování a v důsledku jejího omezení by mohlo dojít k narušení sexuálního chování nebo atraktivity samce. Proto se tato práce zabývala otázkou, zda deprivace hry v raném věku samců potkanů, může ovlivnit jejich sexuální chování v dospělosti. Přesněji řečeno, zda by samec, který nebyl nijak omezován a mohl si hrát v plném rozsahu, mohl být upřednostňován samičí vůči samcům, kterým byla zkušenost s hrou experimentálně omezena. Naše hypotézy byly, že samec, s plnou zkušeností hry, bude preferovanější, tedy že ho samice bude navštěvovat nejvíce a bude mít větší počty kopulačního chování a dále, že nejvíce kopulačního chování bude mít samec, se kterým bude samice kopulovat jako první.

Jako subjekty bylo použito šest samic a osmáct samců kmene Long Evans. Samci byli denně rozděleni do třech režimů, od odstavu (22 dní), až do testování, pro jejich rozdílné ovlivnění zkušeností s hrou. Skupina P (play) nebyla nijak omezena, skupina S (sociálně omezená) si mohla hrát v plném rozsahu, ale s méně hravým kmenem, a nakonec skupina K (kinematicky omezená), která měla vertikálně omezený prostor pro hru. Po získání delší zkušenosti byly, ve věku 94 dní, vybrány trojice samců (jeden z každého režimu) a testování ve zvláštní aparatuře, kde byla i receptivní samice, jež mohla jednotlivé samce navštěvovat dle své volby. Z videozáznamů byl stanoven čas, který samice strávila s každým samcem a počet i pořadí kopulací. Pomocí metody time budget a sběru dat kopulací se poté mohlo spočítat v programu SAS, zda má hravé chování vliv na samici při výběru sexuálního partnera.

Naše výsledky ani jednu ze třech hypotéz nepotvrdily. Smíšený lineární model neodhalil žádný statisticky významný rozdíl mezi samci s odlišnou zkušeností se hrou. Samec kopulující jako první nedosáhl vyššího počtu kopulací a ani s ním samice nestrávila více času. Pouze u počtu vzeskoků byla tendence k signifikanci, ovšem tento výsledek zřejmě nemá biologický význam.

Pro potvrzení, že nedostatek hry nemá vliv na pozdější sexuální chování, jak naznačovaly naše výsledky, by bylo třeba dalších výzkumů s větším objemem dat.

Klíčová slova: sexuální chování, samičí výběr partnera, laboratorní potkan, Long Evans, hra

Sexual behaviour of laboratory rats with female choice

Summary

Rats (*Rattus norvegicus*) are characterized as promiscuous animals, but various studies show that they are capable of preference in the selection of sexual partners. In mammals, females often choose males based on quality, whereas males want to achieve reproductive success with quantity, i.e. with as many copulations as possible. In early ontogeny, play is an important aspect for normal behavioural development and its limitation could result in impaired sexual behaviour or male attractiveness. Therefore, the present study addressed the question of whether play deprivation in the early life of male rats could affect their sexual behavior in adulthood. More specifically, whether a male rat that was not restricted in any way and could play fully could be preferred by females to males whose play experience was experimentally restricted. Our hypotheses were that the male with full play experience would be preferred, the female would visit him the most and have more copulatory behaviors, and further that the male with whom the female copulated first would have the most copulatory behaviors.

Six females and eighteen males of the Long Evans strain were used as subjects. Males were divided daily into three regimes, from weaning (22 days) until testing, for their differential effects on play experience. The P (play) group was not constrained in any way, the S (socially constrained) group was allowed to play fully but with a less playful strain, and finally the K (kinematically constrained) group had vertically constrained play space. After gaining prolonged experience, at 94 days of age, trios of males (one from each mode) were selected and tested in a special apparatus, which included a receptive female who could visit each male at will. The time spent by the female with each male and the number and order of copulations were determined from the video recordings. Using the time budget method and data collection of copulations, it was then possible to calculate in SAS whether playful behaviour influences female choice of sexual partner.

Our results did not support any of the three hypotheses. The mixed linear model revealed no statistically significant difference between males with different play experience. The male copulating first did not achieve a higher number of copulations or did the female spend more time with him. Only the number of mounts tended to be significant, but this result does not seem to be of biological significance.

Further research with larger data would be needed to confirm that lack of play does not affect later sexual behaviour, as our results suggested.

Keywords: sexual behaviour, female mate choice, laboratory rat, Long Evans, play

Obsah

1	Úvod.....	7
2	Vědecká hypotéza a cíle práce.....	8
3	Literární rešerše.....	9
3.1	Výběr partnera	9
3.1.1	Výběr partnera z pohledu samice.....	11
3.1.2	Výběr partnera z pohledu samce.....	14
3.1.3	Reprodukční systémy.....	15
3.1.4	Signály a mechanismy při výběru partnera	18
3.2	Kopulační chování u savců	19
3.3	Kopulační chování u potkanů	21
3.3.1	Estrální cyklus a ovulace	21
3.3.2	Receptivita a kopulační série	23
3.3.3	Výběr a preference sexuálního partnera.....	25
3.3.4	Ontogenetická zkušenost samců	26
4	Metodika.....	29
4.1	Subjekty	29
4.2	Odlišná zkušenost s hrou.....	29
4.3	Testování výběru samce samicí a kopulačního chování	31
4.4	Vyhodnocení ovlivnění.....	32
4.4.1	Metoda time budget.....	32
4.4.2	Vyhledávání počtu kopulace.....	33
4.4.3	Statistické vyhodnocení.....	34
5	Výsledky	35
5.1	Samičí volba – čas strávený se samci	35
5.2	Počty kopulací	37
5.3	Vliv pořadí kopulace na volbu samice a kopulační chování.....	39
6	Diskuze.....	42
6.1	Volba samice – čas strávený se samci	42
6.2	Počty kopulací	43
6.3	Vliv pořadí kopulace na volbu samice a kopulační chování.....	43
7	Závěr	45
8	Literatura.....	46

1 Úvod

Tato práce pojednává o sexuálním chování laboratorních potkanů se zaměřením na zkušenosti z uskutečnění nebo zabránění hravého chování u samců a zjištění dopadu hry na úspěšnost či neúspěšnost výběru daného samce jako sexuálního partnera pro samici.

Volba partnera se definuje jako proces, kdy si na základě projevu opačného pohlaví jedinec vybere partnera, se kterým uskuteční sexuální chování (Edward 2015). Dříve se mělo za to, že samice má největší podíl na tom, s kým a za jakých podmínek kopuluje a zkoumala se pouze samičí volba sexuálního partnera. Postupem času, ale bylo zjištěno, že se na rozhodnutí může podílet i samec nebo dokonce oba dohromady (Edward & Chapman 2011). U savců, zejména polygamních, je v reprodukci důležitá kvalita pro samice a kvantita pro samce (Frederick et al. 2013).

Díky tomu, že je estrání cyklus samice potkana (*Rattus norvegicus*) velmi krátký, 4–5 dní, stejně jako její březost, 21–23 dní, je ideálním laboratorním zvířetem (Freeman 1988). V průběhu cyklu, kdy je samice receptivní a dochází k ovulaci, můžeme pozorovat kopulační chování jak u samice, tak i u samce. Nejdůležitějším bodem v kopulaci je ejakulace samce, díky které může předat svým potomkům genetickou informaci (Chu et al. 2015).

I přesto, že jsou potkani známi jako promiskuitní druh, byla u nich objevena preference jednoho partnera převyšující nad ostatními (Guarraci & Frohardt 2019). Mnoho studií se tak zabývá otázkou, co onu preferenci zapříčiňuje. Byla zkoumána ultrazvuková komunikace, pach, přístup k prvnímu samci (Snoeren & Ågmo 2014), přímý či nepřímý kontakt (Clark et al. 2004), množství projeveného kopulačního chování (Chu et al. 2015), doba strávená se samcem (Lovell et al. 2007), náhodný výběr (Le Moëne & Snoeren 2017), hmotnost, hladina testosteronu (Winland et al. 2012) a mnoho dalších.

Zaměření této práce je na ontogenetickou zkušenost samců jak s izolací, tak s hravým chováním. Bylo zjištěno, že izolace v juvenilním věku způsobuje nižší explorační chování (Arakawa 2005), ztrátu zkušeností k utváření sociálních vztahů (Hol et al. 1999), pomalé učení chemických signálů (Brown 1991) nebo pokles sexuální výkonnosti (McCormick et al. 2012).

Hra je důležitou složkou sociálních vztahů, jejich rozvoje (Wongwitdecha & Marsden 1996) a je odměňující (Bardo & Bevins 2000). Bylo zjištěno, že mladí izolovaní samci potkanů projevovali vysoké bojové hraní při následném kontaktu s potkanem, ale pro samice se stali méně atraktivními (Douglas et al. 2004). Také bylo prokázáno, že při odepření hry dochází ke snížení rychlosti mountů a ztrátě schopnosti ejakulace, která je pro samce zásadní (Marquardt et al. 2023). To naznačuje, že interakce juvenilních potkanů je pro ně v oblasti vývoje životně důležitá (Pellis et al. 2014).

Tato práce pracuje s hypotézami, které by mohly potvrdit, že samci potkanů, jimž byla umožněna hra, v nijak omezujících podmínkách, má prokazatelný dopad na atraktivnost a množství času, které s ním samice stráví (snaha samce kopulovat co nejvíce se samicí) a na jejich sexuální chování a reprodukční úspěšnost (zvýšení šancí v kompetici spermií). Poslední hypotéza pracuje s myšlenkou, že kopulace s prvním samcem je rozhodující pro jeho počet kopulací a atraktivnost.

2 Vědecká hypotéza a cíle práce

Cílem práce bylo zjistit, zda předchozí různá zkušenost s hrou u samců, ovlivní sexuální preferenci samic a kopulační chování samců. Tuto otázku jsme konkretizovali v následujících hypotézách, které jsme ověřovali.

Hypotézy:

H1: Rozdílná historie zkušeností s hrou ovlivní samičí výběr – samice bude preferovat a nejvíce času stráví se samcem, který měl největší zkušenost s hrou.

H2: Rozdílná historie zkušeností s hrou se projeví tak, že samec, který nebyl nijak omezován ve hře, bude mít největší počet sexuálního chování, zejména ejakulací, se samicí.

H3: Samec, který bude kopulovat jako první, bude nejatraktivnější a bude dosahovat nejvyššího počtu kopulací.

3 Literární rešerše

Literární rešerše se, až na pár výjimek, zaměřuje na savce. Z hlediska savců najdeme rozdíly ve výběru sexuálního partnera mezi samci a samicemi. Odlišnosti nastávají vzhledem k jejich reprodukční biologii, kdy samice upřednostňuje kvalitu a samec kvantitu.

3.1 Výběr partnera

Z hlediska evoluce mají zvířata za své existence především dva úkoly. Prvně, přežít do věku, kdy jsou schopni se rozmnožovat a za druhé reprodukci úspěšně uskutečnit (Frederick et al. 2013). Výběr sexuálního partnera je pro všechna zvířata důležitou a někdy i zásadní součástí reprodukce. Ve volné přírodě si obě pohlaví v mnoha případech vybírají jedince s co nejvyšším možným fitness (biologickou zdatností), díky kterému mohou získat reprodukční výhodu v podobě genů předaných svým potomkům a dosáhnout tak evolučního pokroku (Andersson 1994). Definice volby partnera se může vyjádřit jako proces, při kterém dochází k záměrnému sexuálnímu chování s jedincem opačného pohlaví, na základě jeho projevených vlastností (Edward 2015). Na výběr vhodného protějšku má velký vliv prostředí, které může určovat rozsah uskutečnění preferovaných vlastností v daném momentě. Jedinec si proto nemusí vybrat vůbec, anebo zvolí i méně atraktivní možnost, pokud je v časové tísní, za účelem úspěšné reprodukce (Ah-King & Gowaty 2016).

Jako první se zkoumala vybíravost partnera pouze u samic, ale čím dál více se prokazuje, že si mohou vybírat i samci nebo je to dokonce mezi oběma pohlavími vzájemné. Míra vybíravosti se odlišuje mezi taxonomickými skupinami (Edward & Chapman 2011) od obojživelníků, až po savce (Courtiol et al. 2016), a stejně tak nastává rozdíl i mezi samci a samicemi (Edward & Chapman 2011). Největší nevýhodou vybíravosti by se mohla stát snížená produkční podoba páření. Vybíraví jedinci totiž stráví spoustu času pátráním po tom nejatraktivnějším, čímž se jejich šance na reprodukci značně zmenšuje. Může se také stát, že nastane ukončení reprodukčního cyklu ještě před pářením a tím pádem dochází k úmrtí bez možnosti předat své geny další generaci. Mělo by tedy dojít k vyvážení mezi výhodami výběru a rychlým spářením (Härdling et al. 2008). Rozlišujeme dva typy výběru sexuálního partnera, přirozený (otázka přežití) a pohlavní. Pohlavní výběr (kdo a s kým zplodí mláďata) ovlivňuje kvantitu (intrasexuální selekce) a kvalitu (intersexuální selekce) mláďat. Navíc může docházet k výběru na základě behaviorálního projevu, výběr proceptivní a kopulační, nebo na základě fyziologického projevu, výběr postkopulační, viz tabulka 1.

U samců může probíhat takzvaná intrasexuální selekce, kdy mezi sebou soutěží o přístup k samicím a dle výsledku se jim vylepšují nebo snižují vlastnosti, které potřebují k získání dominantnějšího postavení a následné vyšší možnosti, že budou moci usilovat o samici právě oni. Může se také stát, že nejvýše postavený samec odežene všechny ostatní a samice přichází o možnost volby (Frederick et al. 2013). Samčí soutěživost je pro jedince důležitá z hlediska počtu potomků, protože je přímo úměrný k počtu kopulací, kterých samec za svůj život dosáhne. Svůj fitness si vylepšují pomocí kvantity mláďat.

U samic naopak dochází k intersexuální selekci, kdy si vybírá mezi samci. Například u savců probíhá březost, následně laktace a poté i péče o potomstvo. Všechny tyto body jsou pro samici vysoce nákladné a může se předpokládat daleko větší vybíravost při volbě partnera.

Všechny samice ale nemusí mít totožné preference a může nastat změna i u jedné konkrétní vlivem času a situace (Frederick et al. 2013). Změny způsobují na jedné straně fitness benefity, jako jsou svatební dary (Andersson 1994), čím větší a lepší, tím více stoupá úspěšnost a délka reprodukce (Veselovský 2005), velikost území, potrava, ochránění, vysoká plodnost či péče o mláďata a na druhé straně jejich cena, například zvýšená možnost predace nebo zranění (Andersson 1994). Intersexuální selekci využívají samice zejména proto, že jejich počet potomků, jež mohou v průběhu života zplodit, je omezen, na čemž se podílí i celková doba březosti a mezidobí (Frederick et al. 2013). Pomocí vybíravosti a díky ní i především následné kvality mláďat tak dochází k vylepšení jejich fitness. Shrnutí hlavních reprodukčních rozdílů mezi pohlavími viz tabulka 2.

Tabulka 1: Pohlavní výběr partnera (zdroje: Emlen & Oring 1977, Špinka 1988, Preston et al. 2001, Sih et al. 2004, Veselovský 2005, Dawkins 2006, Frederick et al. 2013, Munson et al. 2020)

Pohlavní výběr		Intersexuální pohlavní výběr	Intrasexuální pohlavní výběr
Behaviorální	Proceptivní	Monogamie, zdrojová polygynie	Polygynní, harémový systém
		Výběr samčího partnera	Monopolizace samic
	Kopulační	Promiskuita	Promiskuita
		Výběr kopulačního partnera	Kopulace s mnoha samicemi
Fyziologický	Postkopulační	Promiskuita	Promiskuita
		Odstranění kopulačních zátek, ovlivnění průchodu spermií	Množství spermií, kopulační zátky

Jako příklad si můžeme uvést rozdíl mezi reprodukcí včel medonosných (*Apis mellifera*) a ptáků (*Aves*). Včelí královna, která je připravena se pářit, má snahu uletět všem trubcům, kteří ji chtějí chytit a oplodnit. Ten, který uspěje, přijde o své genitálie, které explodují uvnitř královny a vyrobí tak zátku, jenž zabrání dalšímu páření s jiným trubcem (Zuk 2011). Naproti tomu například lemčík hedvábný (*Ptilonorhynchus violaceus*) chce zapůsobit na samici pomocí stavění hnízd, které se také mohou nazývat altány. Konstrukce je tvořena z mnoha různých stavebních materiálů, jako jsou například i rostliny, peří, kameny, či dokonce kousky plastu a skla. Také může některý z předmětů vzít z jiného hnízda, aby tak doplnil chybějící kus u sebe. Samice lemčíků pak stavby vizuálně zhodnotí a vybere si svého partnera. Čím více staveb samec má, tím větší je šance na úspěch (Borgia 1985).

Výsledkem laboratorních výzkumů (prostředků pro zkoumání) by mělo být nalezení nejvíce preferovaných vlastností pro výběr jedince jako sexuálního partnera, a tím se i přiblížit k poznání, jak proces výběru probíhá ve volné přírodě. Cílem každého jedince je pak zvýšení kvantity a kvality svých potomků. Každá studie má rozdílné metody. Odlišují se zejména v oblasti hledaných vlastností, jako je například morfologie, fyziologie nebo behaviorální

stránka, dále pak využívané smysly, různé hypotézy a také prostředí, ve kterém vše probíhá. Ke konečnému výsledku tedy může přispívat kondice, dosavadní zkušenosti i umístění pro testování, avšak i drobná změna v celkovém designu experimentu může vést ke změně volby. Studie se zaměřují na testování bez možnosti nebo s možností výběru partnera (Dougherty 2020). Při možnosti výběru se může rozhodnout nejčastěji mezi dvěma jedinci, avšak tam, kde je o tuto výhodu ochuzen si může zvolit, zda vůbec bude nějak interagovat nebo vyčká na další příležitost k páření (Rosenthal 2017).

Tabulka 2: Rozdíly mezi pohlavími (zdroj: Frederick et al. 2013)

	Samice	Samec
Počet mlád'at	Omezený	Neomezený
Investice do reprodukce	Vysoká	Nízká
Maternita, paternita	Jistá	Nejistá
Vybíravost	Vysoká	Nízká

3.1.1 Výběr partnera z pohledu samice

Jeden ze základních faktorů v reprodukci je investice do rozmnožování a následné rodičovské péče. Obvykle jsou to totiž samice, jež mají v této oblasti daleko vyšší náklady než samec. Mezi samci je vyšší variabilita v reprodukčním úspěchu. Výhodou, kterou ovšem samice disponují, je jistota, že její narození potomci budou mít část genetické výbavy od ní (Frederick et al. 2013).

Vlastnosti, jenž samice u partnera hledají, se mohou rozdělit do dvou skupin, přímé, poskytující výhodu pro ni, a nepřímé, poskytující výhodu pro potomky. Pokud jde o samici, zaměřuje se na profit, který získá v oblasti zdraví, přežití a celoživotního reprodukčního výkonu, konkrétně je pro ni zajímavý samec, jenž jí nabízí dobrou plodnost, zdroje, rodičovskou péči nebo snížení jejích reprodukčních nákladů (Kokko et al. 2003). U potomků se jedná o dědičnost genů, které na sobě nesou alely například pro statné a přitažlivé tělo. U těchto nepřímých vlastností jsou nejběžnějšími typy runaway selekce a selekce dobrých genů (Frederick et al. 2013). Runaway spočívá například v tom, že samec disponuje na svém těle barevnou skvrnou, která je pro samici přitažlivá (Kokko et al. 2002), ostatně jako všechna výrazná zbarvení (Veselovský 2005). Čím výraznější barva, tím větší je nejenom zájem samic, ale i riziko, že budou snáze chyceny predátory. U potomků mužského pohlaví je tak vysoká pravděpodobnost, že tento znak zdědí a přinese jim výhodu v podobě atraktivity (Kokko et al. 2002). Naproti tomu se samice mohou zaměřit na konkrétní znak a projev chování, díky nimž mohou předpokládat, že je samec v robustním stavu a potomci by tak mohli zdědit tyto geny. Jedná se o takzvaný indikátor dobrých genů. Genetika je ale složitá a může se stát, že se preferované znaky nemusí projevit v plném rozsahu (Frederick et al. 2013). Ačkoliv by se mohlo zdát, že jsou tyto dva druhy výběru odlišné, Kokko et al. (2002) přišli s myšlenkou, že obě selekce by mohly mít stejný základ. Vysvětlením je, že samice musí disponovat určitým smyslovým citěním, díky kterému odhalí upřednostňované znaky, aby si mohla vybrat samce s vlastnostmi dobrých genů.

Nyní budou uvedeny další čtyři faktory, které mohou mít vliv na samičí výběr. Jedná se o samcovy vynaložené náklady, tvorbu testosteronu, asymetrii a personalitu. Jako první jsou náklady na atraktivní vlastnosti, jež musí samec vynaložit. Díky zděděným genům a životní historii se každý jedinec rozlišuje ve vyprodukované energii. Samci, kteří vynakládají velké úsilí na zachování svých vlastností, jsou pro samice atraktivní, právě proto, že vysílají pozitivní signál o své dobré kondici (Zahavi 1975). Tato výhoda však nemusí prospívat dobrému zdraví. Jelikož se větší část energie vkládá do udržení atraktivního rysu, nezůstává pak dostatek pro imunitní systém a boj s parazity (Kokko et al. 2002). I když samec takto investuje a ohrožuje délku svého života, má na samice velmi působivý účinek jeho prokázaná síla i přes svůj handicap. To je pro samici dobrý základ, že její potomci tyto geny mohou zdědit, následně převyšovat atraktivitou ostatní a tím se její celkový reprodukční úspěch zvyšuje (Dawkins 2006).

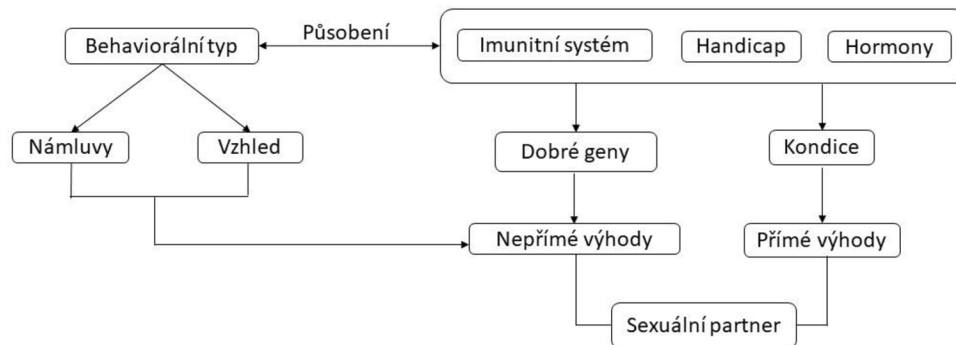
Dalším signálem může být tvorba testosteronu. Někteří mají hypotézu, že jeho tvorba zasahuje do imunokompetence. Vývoj sekundárně pohlavních znaků závisí na hladině pohlavních hormonů v krvi. Čím nižší je hladina androgenů, tím méně dochází k imunosupresi a pro samici je to potenciální ukazatel toho, že její potomci budou mít dobrou imunitu (Rantala et al. 2003). Naproti tomu se přichází s myšlenkou, že tento androgen nesouvisí pouze s imunitním systémem, ale zapříčiní i nárůst svalové hmoty, velikost těla (Bhasin 2003), kdy je velká pravděpodobnost, že čím větší samec je, tím větší šanci mají jeho mláďata na přežití z hlediska predátorů. Souvislost s testosteronem se najde i u hlasového projevu, kdy čím bohatší je, tím je větší pravděpodobnost rychlejšího nalezení partnera (Veselovský 2005), i u maskulinních rysů obličeje, jako je velikost čelisti, obočí a tak dále (Frederick et al. 2013). Nicméně Puts (2010) poukazuje na to, že samice mnohokrát dávají přednost zlaté střední cestě v projevení některých těchto vlastností.

Od Møller & Thornhill (1997) bylo navrženo, že jedním z dalších bodů, který by mohl přispívat k finální volbě partnera, může být i stupeň asymetrického vzhledu těla. Čím více se symetrie rozbíhá, tím pravděpodobněji dochází u jedince ke genovým mutacím, onemocněním a napadáním parazity. S tím souvisí i celková kondice, na níž se podílí výživný stav a výše dostupné energie, potřebná pro co největší reprodukční schopnosti (Frederick et al. 2013).

Přejdeme-li k dalšímu bodu, samice také mohou přihlížet k behaviorálnímu typu neboli personalitě (osobnosti) samce, což znamená například nebojácnost, útočnost, prozkoumávání prostředí, přátelskost (Schuett et al. 2010). Tento termín může být použit pouze pokud se hodnoty projevu nemění, což znamená, že bude stále více agresivní při hledání potravy i při rozmnožování než ostatní. Samice pak může zhodnotit, jaké chování, v čase budoucím, bude pravděpodobně u samce převládat (Sih et al. 2004), a vyhodnotit tak ty nejlepší, které budou pozitivně zlepšovat její budoucí zdatnost. Jedná se například o zajištění potravy, rodičovské péče nebo snížení nátlaku k sexu (Andersson 1994). Pozornost by měla být zaměřena na takové chování, které pro ni může být později důležité a nejedná se pouze o jeden jediný faktor, ale zřejmě si samce vybere na základě více, pro ni vhodných typů chování (Munson et al. 2020), viz obrázek 1.

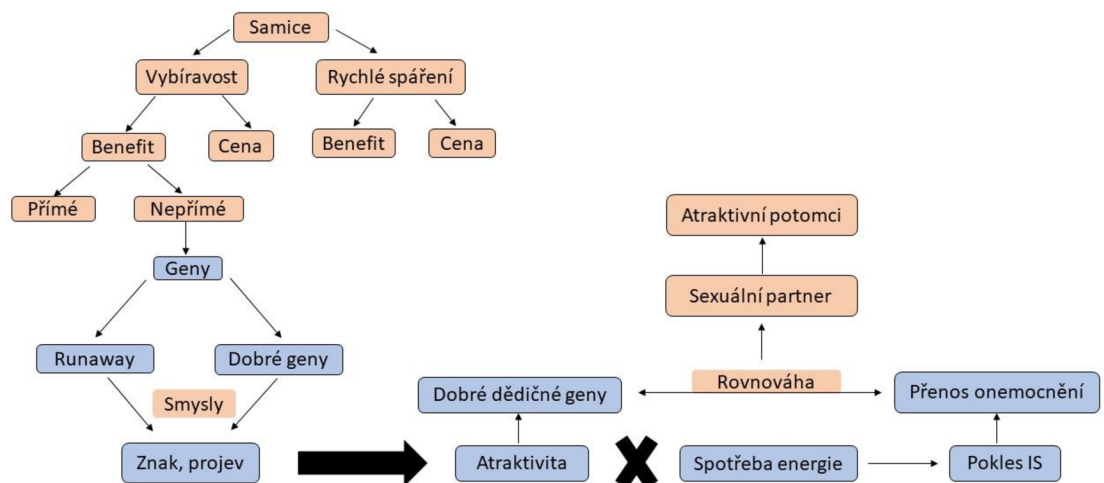
Obrázek 1 ukazuje, jak samice rozpozná dobré geny díky imunitnímu systému, handicapu nebo hladině hormonů samce, což jí naznačuje nepřímé výhody pro potomky, stejně jako samcův behaviorální typ, který koreluje se všemi prvními třemi zmíněnými body a ovlivňuje průběh jeho námluv i vzhled. Zároveň může předpokládat samcovu vyšší kondici a tím pádem

i množství přímých výhod, které jí může poskytnout. Na základě obou výhod si může vybrat svého sexuálního partnera.



Obrázek 1: Stručná struktura behaviorálního typu (zdroj: Munson et al. 2020)

Samice si tedy chce vybrat co nejkvalitnějšího samce. Aby si dobře zvolila, může prodlužovat námluvy pro co největší dosažení informací o daném jedinci, a to i proto, že počet jejích vajíček je omezený (Veselovský 2005). Shrnutí reprodukční strategie výběru sexuálního partnera u samic viz obrázek 2.



Obrázek 2: Reprodukční strategie výběru sexuálního partnera u samic (zdroje: Andersson 1994, Kokko et al. 2002; 2003, Dawkins 2006, Frederick et al. 2013)

Obrázek 2 je rozdělen dle barev na informace týkající se samice (růžová) a samce (modrá). Samice si může zvolit jako reprodukční strategii buď hledání preferovaného partnera nebo rychlé spáření. Obojí má své výhody i nevýhody. Pokud si vybere rychlost, namísto rozvahy, může získat benefit ve formě vyššího celkového počtu potomků za život. Na druhé straně ale zaplatí cenu ve formě méně atraktivních potomků a její celková reprodukční úspěšnost klesá. Naopak samice, která si svého partnera vybírá, získá mnoho již zmíněných benefitů v kapitole 3.1.1. Cenou pro ni může být vyšší predace, zranění a v případě smrti žádní potomci. Díky znaku nebo projevu na samci může samice pomocí smyslového vnímání rozpoznat dobré geny pro své potomky. Spotřeba energie samce, pro svou atraktivnost, zapříčiní pokles jeho imunitního systému a zvýší šanci k onemocnění a jeho přenosu. Samice by tak měla zvážit všechny výhody a nevýhody a poté si zvolit svého sexuálního partnera, díky němuž zplodí atraktivní potomky a dosáhne vysokého celkového reprodukčního úspěchu.

3.1.2 Výběr partnera z pohledu samce

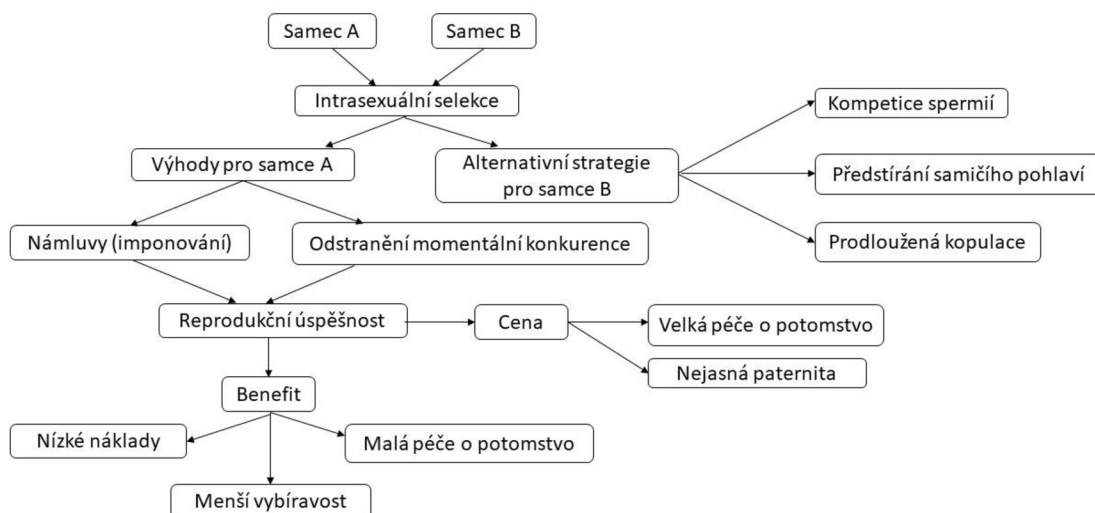
Náklady samčího pohlaví v reprodukci, mají, v případě savců, velmi nízkou hodnotu. Samotný akt kopulace totiž trvá v rozmezí sekund až pár minut a k následné březosti s laktací nemohou nijak přispět. Zároveň mohou za svůj život zplodit i mnohonásobně více potomků než samice, což jim umožňuje menší vybíravost při volbě partnera. Naopak náklady před uskutečněním páření jsou daleko vyšší. Svou energii totiž vkládají do nacházení a udržování zdrojů, či území, díky kterým lákají samice, nebo do produkce spermií (Frederick et al. 2013).

Nicméně po porodu mohou samci, u několika málo druhů, své náklady zvyšovat investicí do rodičovské péče o potomstvo. I zde jsou ale omezení, například mít možnost dostat se k co nejvíce samicím a dosáhnout velkého počtu potomstva (Frederick et al. 2013). Tato strategie probíhá spíše u atraktivních samců, kteří pak svou energii ale nechtějí vkládat do péče o mláďata. Naopak méně atraktivní samci vkládají svou energii do péče o svou partnerku i potomstvo (Gangestad & Simpson 2000).

Pokud přejdeme k otázce paternity, mají samci značnou nevýhodu, protože si nemohou být na 100 % jisti, že byli jediným sexuálním partnerem dané samice. Tento fakt způsobuje soutěžení mezi všemi potencionálními partnery, které je uvedeno níže (Frederick et al. 2013).

Snaha ovlivnit výběr samice ve svůj prospěch je využita díky namlouvání. Chování (například tanec, zpěv nebo gestikulace), a to, jak vypadají, má velký podíl na tom, jak moc úspěšní budou. Tyto nástroje se neustále vyvíjejí ke zvýšení šance přežít a rozmnožovat se. Ty nejlepší vlastnosti se díky přírodní selekci předávají dalším generacím v populaci. Zářným příkladem je los evropský (*Alces alces*). Jedinec, který má delší končetiny a dokáže najít dostatek potravy i v nepříznivých podmínkách zimy v korunách stromů a zůstane silný a zdravý až do období páření, bude pro samici atraktivnější než ostatní a při páření předá gen dlouhých končetin svým potomkům (West 2009). Samec své chování a vzhled používá k imponování. Nejenže díky tomu vyvolává strach u jiného samce, ale také láká samici, jako je tomu třeba u laní. Ty sledují souboj mezi samci a po jeho konci si zvolí toho lepšího (Veselovský 1992). Úspěšná kopulace nebo i uzavření svazku v páru je splněným cílem většiny signálů, které se projevují při reprodukčním chování (Veselovský 1992). Shrnutí reprodukční strategie výběru sexuálního partnera u samců viz obrázek 3.

Obrázek 3 ukazuje, že u samců proběhne intrasexuální soutěž a dle jejích výsledků bude jeden samec disponovat výhodami a druhý nikoliv. Samec B, který v intrasexuální selekci neuspěl, má stále šanci na reprodukční úspěch za využití jedné ze znázorněných strategií. Naopak samec, který uspěl si může svou reprodukční úspěšnost zajistit buď námluvami nebo odstraněním (vyhnáním) dalších přítomných samců. Jeho benefity pak jsou nízké náklady na reprodukci, nízká vybíravost své sexuální partnerky a při nejasnosti paternity i malá potřeba pomoci při péči o potomstvo. Cenou je možná nejasná paternita, ale u taxonu s oboupohlavní nebo samčí potřebou a jistou paternitou i velká péče o mláďata.



Obrázek 3: Reprodukční strategie výběru sexuálního partnera u samců (zdroje: West 2009, Frederick et al. 2013)

3.1.3 Reprodukční systémy

V této kapitole jsou vypsány všechny reprodukční strategie, které v přírodě můžeme najít. Jedná se za prvé o monogamii, za druhé o polygamii, která je rozdělena na polygynii (jeden samec a více samic) a polyandrii (jedna samice a více samců) a jako třetí je uvedena promiskuita. V monogamním systému najdeme intersexuální soutěživost, v polygamním a harémovém intrasexuální.

Fitness se může vyjádřit jako reprodukční úspěch jedince vůči úspěchu všech ostatních ve stejné, či jiné populaci. Pokud se tedy začnou samci vzájemně omezovat, zvyšuje se intrasexuální soutěživost o kontakt se samicemi, která se mnohonásobně více uplatňuje v polygamii než v monogamii. Rozdílná sexuální selekce může být způsobena zdatností některých jedinců v populaci kontrolovat nebo omezovat přístup k vybraným partnerům ostatních jedinců. Může se tak stát buď přímým odeháním jedinců od potenciálních partnerek nebo nepřímým udržováním zdrojů, které zapříčiní pokles atraktivnosti, a tudíž i šanci na reprodukci. Čím více se kontrola nebo monopolizace rozvine, tím větší intrasexuální soutěž a rozdílnost mezi samci nastává. Zajímavostí je, že prostředí, ve kterém populace žije, se může změnit a rozhodnout tak, do jaké míry bude výběr partnera fungovat. Čím větší je schopnost monopolizovat více partnerů, tím větší je i selekce a šance vzniku polygamie. Předpokládá se, že aby k polygamii mohlo dojít, je zapotřebí, aby měl jedinec dostatečné množství energie k udržení více partnerů nebo mít dobré zdroje k jejich nalákání. To vše může být ovlivňováno prostředím, zejména pak množstvím a kvalitou zdrojů, které jsou omezeny místem a časem. Pro monogamii je základem ekonomická obhajitelnost jednoho jedince, kdežto pro polygamii ekonomická monopolnost několika partnerů. Dalším bodem je využití obhajitelnosti u jednotlivců, kteří na to vynakládají svou veškerou sílu. Jak rozsáhlé bude využití tohoto potenciálu závisí zejména na míře rodičovské péče, která je potřebná pro odchov mláďat (Emlen & Oring 1977). Proto se polygamie nachází nejvíce u taxonů, kde se péčí o potomky věnuje pouze jedno pohlaví, například savci. Ten druhý má tak dostatek energie k soutěživosti o zdroje a partnery. Také z toho mohou nejvíce čerpat zvířata s nízkými nároky na rodičovskou

péči, například prekociální potomci u ptáků, nebo jedinci, kteří mají nadbytek potravy (Trivers 1972). Pokud by tedy zdroje byly rozmístěny rovnoměrně po celém prostoru a byly neustále v dostatečném množství, nedocházelo by k jejich monopolizaci, ale k teritorialitě. Z toho vyplývá, že výběr mezi partnery by byl minimální a péče o potomky by byla mezi partnery rozdělena na půl čili by došlo k monogamii (Emlen & Oring 1977).

V monogamním systému páření nemá ani jeden z páru příležitost monopolizovat přímo i nepřímo další partnery. K reprodukci ale může docházet víckrát než jen jednou za sezónu (Lack 1968). Jedná se tedy o spojení pouze jedné samice a jednoho samce (Veselovský 1992). Předpokládá se, že k jejímu nastolení dochází, pokud není k dispozici polygamní potenciál nebo příležitost k jeho využití. Vyskytuje se u více jak 90 % ptáků (Lack 1968), protože většina druhů vyžaduje péči pro mláďata od obou rodičů (Emlen & Oring 1977), a u několika bezobratlých (Veselovský 1992). Pokud by jeden z partnerů tuto péči odmítal a investoval energii do dalších námluv a páření s jiným jedincem, jeho ztráta by mohla převyšovat nad zisky. Naopak například u savců se většinou o potomky stará samice a samci mají možnost využít polygamní potenciál. Pokud by ale jedinec z monopolizace měl nízký nebo dokonce žádný zisk, je pro něj prospěšnější zůstat u původního partnera a investovat do životaschopnosti svých potomků (Emlen & Oring 1977). I tak se ale u některých savců vzácně vyskytuje (cca 4 %), například některé psovité šelmy, kopytníci, hlodavci nebo giboni. Monogamní soužití nemusí být vždy dobrovolné. Některé druhy koryšů, které žijí a vyrůstají v mořských houbách se v dospělosti kvůli svým rozměrům už nemusí dostat ven a jsou nuceni žít se samicí, která zde našla také své útočiště. Naopak existuje i udržování již vzniklých párů, díky kopulaci, péči o potomky, vytvoření hnízda, hlasovým projevům, vzájemné údržbě peří nebo srsti. Veškerá tato chování více prohlubují vzájemný vztah a vedou k úspěšnému odchovu mláďat (Veselovský 1992).

Polygamie se dělí na polygynii a polyandrii. Polygynie, tedy jeden samec a více samic, se rozděluje na několik typů, dle toho, jaké prostředky používají samci k monopolizaci samic (Emlen & Oring 1977), a vyskytuje se u paviánů, lidoopů, lichokopytníků, sudokopytníků nebo některých ptáků (Veselovský 1992). Za prvé je to ochrana zdrojů. Čím větší množství a lepší hodnota zdrojů je, tím vyšší úspěch u samic bude mít. Rozhodující je i kvalita samotného samce. U některých druhů ptáků, kde se oba rodiče podílejí na péči o potomstvo, se samice k polygynii uvolí, pokud jí ztrátu péče o potomstvo ze strany samce vynahradí jeho předané kvalitní geny nebo zdroje (Emlen & Oring 1977). Extrémní rozvoj polygynie nastává, pokud se samec nevěnuje potomkům a zdroje jsou omezené a rozmístěné pouze na pár místech. Například medozvěstka himalájská (*Indicator xanthonotus*) potřebuje k přežití včelí vosk. Proto mají samci za úkol po celý rok hlídat svá teritoria, ve kterých se nachází hnízda včel. Ta se ale nachází pouze na ničím nekrytých útesech a pouze malá část samců je schopna si k nim udržet přístup. Ve chvíli, kdy se samice stane receptivní, vstoupí na tato území a voskem se živí. Následně zde probíhají námluvy a majitel tohoto území je velmi úspěšný při kopulaci. Bylo zjištěno, že samec s nabídkou včelích pláství kopuloval až 46krát s 18 různými samicemi. Naproti tomu samec bez této nabídky byl úspěšný jen minimálně nebo vůbec (Cronin & Sherman 1976).

Za druhé je to samičí (nebo harémová) obranná polygynie, kdy se samice sdružuje s ostatními samicemi a ulehčují tak samcům jejich monopolizaci a jelikož se takto samice dokážou ochránit samy, samci mají tendenci je získávat tím, že agresivně vystrnadí ostatní

samce. Kupříkladu u některých kopytníků, jako jsou impala (*Aepyceros melampus*) nebo antilopa jelenovitá (*Kobus defassa*), vzniká malé stádo samic a jejich mláďat buď na část nebo po celý rok, avšak během receptivity nebo porodů, se přesunují do preferovaných míst s úkryty a potravními zdroji. Úspěšnost samce pak záleží na tom, zda tyto upřednostňované lokality má ve svém teritoriu, díky nimž může získat většinu samic (Jarman 1974). U ploutvonožců je jen málo přijatelných míst k přivedení mláďat na svět, a proto se samice vracejí na již ověřená místa a výsledkem je velký počet receptivních samic v jedné oblasti. Monopolizující samci pak mají vysoký počet úspěšných kopulací. Vysoká soutěživost mezi samci vedla ke striktní sexuální selekci a výraznému dimorfismu (Miller 1974). Samci tedy brání shluk samic jako významný zdroj pro úspěšné páření, nebo kvůli místu, na kterém se vyskytují v jejich receptivním období, což zapříčiní nevyrovnané možnosti k páření mezi samci v populaci (Emlen & Oring 1977).

Za třetí je to dominantní polygynie samců, kdy brání své dominantní postavení mezi ostatními samci, na jejichž základě si samice mnohdy vybírají svého partnera. Tento třetí typ se vyskytuje zejména, když je samec oproštěn od rodičovské péče a monopolizace zdrojů, či partnera je nepravděpodobná pro úspěch. Vznikají tak leky, které samice navštěvují, po páření opět odcházejí a o potomky se starají samy (Emlen & Oring 1977). Existují však druhy ptáků, kdy se o potomstvo i inkubaci vajíček starají obě pohlaví stejně nebo dokonce u nízkého procenta pouze samci a emancipovány jsou samice, které se tak mohou věnovat opakovanému páření. K tomu dochází, pokud je kondice samice pro samce přínosná nebo pokud jsou negativní podmínky pro reprodukci (např. predace) a samice má prostředky k tomu, aby snesla další vajíčka. Pro samici je díky emancipaci přínosem možnost si ve volném čase načerpat další živiny a minerály, které ztratila při produkci vajec (Hildén 1975), naopak pro samce jsou náklady na inkubaci vajec v průměru nižší než zisky z dalších snůšek, které je samice schopna rychle znovu produkovat. V případě péče o potomky od obou pohlaví zvyšují oba své fitness díky více snůškám najednou. Jedná se třeba o pobřežní ptactvo nebo o hrabaví, kdy se o první snůšku stará samec a o tu druhou samice (Emlen & Oring 1977).

Co se týče polyandrie, samice si zvyšují svou kondici, pokud mají v okolí dostatek sexuálně vnímavých samců, kteří jsou ještě navíc ochotni starat se o její snůšku. Vzniká tak intrasexuální soutěživost mezi samicemi o dostupné samce (Emlen & Oring 1977). Samice mívají větší kondici, pestřejší barvy a pozici alfa při obraně teritoria (Veselovský 2005). Najdeme ji u tinam, chřástalů, ostnáků (Veselovský 1992), a projevuje se tak, že samice naklade vejce do všech hnízd samců v jejím teritoriu, ti pak na vajíčkách sedí a vylíhlým mláďatům pomáhají s hledáním potravy. Polyandrii najdeme také u kukaček (Veselovský 2005).

Dalším reprodukčním systémem může být i promiskuita. Na rozdíl od výše vypsáných, se zde nejedná o žádné navázání delšího vztahu mezi dvěma nebo více jedinci. Samec nachází nebo se v jeho okolí vyskytuje receptivní samice, která je svévolná k páření. Tím však jejich kontakt ustává a pokud samice zabřezne, věnuje se mláďatům pouze ona (Veselovský 2005). Pro samice, které jsou promiskuitní, zejména u taxonů, kde se běžně vyskytuje infanticida, nastává výhoda v nevědomosti paternity. Samci si totiž nemohou být jistí, zda nezabíjejí své potomky. Pro samice to znamená, že nepřijdou o své vynaložené investice na mláďata (Hrdy 1977).

Pro zvýšení zdatnosti mláďat a jejich genetické vybavenosti u některých savců, napomáhá zvolení si geneticky odlišného partnera (Amos et al. 2001). Samice tak musí rozeznat,

kteří samci jsou pro ně geneticky kompatibilní a kteří ne. K tomu jim dopomáhá hlavní histokompatibilní komplex (MHC), kdy si zvolí jedince s opačnými hodnotami. Díky rozdílnému MHC se zvyšuje imunitní odolnost potomků vůči infekčním onemocněním a zdá se, že se také podílí na vyhnutí se inbreedingu (Penn 2002). Při příbuzenském páření je životaschopnost mláďat značně snížena, což se také projevilo například ve studii Meagher et al. (2000), kdy u myši domácí (*Mus musculus*) přežila pouze jedna pětina potomků.

3.1.4 Signály a mechanismy při výběru partnera

Pro zaujetí toho druhého a vyvolání sexuálního chování vysílají a přijímají obě pohlaví signály (Veselovský 1992). Každý signál má své výhody i nevýhody, viz tabulka 3.

Tabulka 3: Signály a jejich vlastnosti (zdroje: Veselovský 1992, Greenfield 2015, Rosenthal 2017, Lynn & Cole 2019, Dougherty 2020)

Vlastnosti	Signály			
	Pachové	Hmatové	Zvukové	Zrakové
Dosah	Daleký	Krátký	Daleký	Daleký
Dosah přes objekty	Ano	Ne	Ano	Ne
Výdej energie	Nenáročný	Nenáročný	Vysoký	Vysoký
Přenos	Pomalý	Rychlý	Rychlý	Rychlý
Prolínání s ostatními signály	Nepřerušování	X	Přerušování	X
Specifické při namlouvání	Ano	Ne	Ano	Ano
Význam změny	Ano	Ne	Ano	Ne

Pokud bychom se na signály chtěli podívat blíže, díky čichu jsou například samice myši domácí (*Mus musculus*) a krysy obecné (*Rattus rattus*) schopné rozpoznat zdravého nebo nemocného jedince pomocí pachu moči (Kavaliars et al. 2003). Samice hraboše pensylvánského (*Microtus pennsylvanicus*) dokáže poznat pach již známého a preferovaného samce, i když je překrytý pachem nového jedince (Johnston et al. 1997).

Chemická komunikace je nejstarší a vyskytuje se jak ve vzduchu, tak ve vodě, což znamená, že do ní spadá i chuť a u savců se přenáší jazykem. Díky šíření těchto signálů v prostředí se spouští synchronizační procesy, patřící k reprodukčnímu chování. Sexuální látky (atraktanty), které mají za úkol vábit jedince opačného pohlaví, se nejspíše vyvíjely ve stejné době jako sexualita a všechny tyto feromony jsou druhově specifické. Savci k signalizaci používají pachové žlázy a k tomu navíc i moč a trus. U kopytníků poznají samci pomocí flémování samice ze svého stáda a jejich říjí právě díky pachu moči. Psi si značkují své území a dokážou tak i překrýt pach jiného samce a díky čichu poznají samici ochotnou se pářit i na větší dálku. Jeleni zase vynikají ve značkování svého teritoria s ejakulátem, který pomocí chlupů na břicho a paroží roztírají po větvích (Veselovský 1992). U nosorožců, mnoha opic, losa i medvěda vylučují samice speciální pach pro namlouvání. Samec lemura cítí moč samice a pokud má zájem vyšle k ní nazpátek speciální pach svého ocasu. Ta se pak rozhodne, zda bude tento projev akceptovat nebo ne. Pokud ano, uhne svůj ocas a vyzve ho k páření (West 2009).

Zvukovou komunikaci najdeme jak u suchozemských, tak i mnohdy u mořských savců. Zařadíme sem například zpěv keporkaků v místech určených pro rozmnožování (Veselovský 1992). Tyto zpěvy mohou trvat i celý den a zahrnují dlouhé a složité písně. Samci tuleňů sloních (*Mirounga leionina*) si rozsah svých teritorií vytyčují hlasovými projevy. Čím větší je, tím více přiláká samic, které s ním kopulují (West 2009). Samec velblouda jednohrbého (*Camelus dromedarius*) při říji vydává nepřeslechnutelné zvuky pomocí nafukování měkkého patra, které se při tom vynořuje z úst (Veselovský 1992). Samice losa volá hlubokým hlasem samce (West 2009).

Optická komunikace hraje velkou roli zejména u imponování. Mnoho vizuálních signálů najdeme například u opic, které mají pestrobarevné zbarvení pohlavních orgánů u samců, primáti zas disponují barevnými sedacími hrboly u samic, které se v říji výrazně zvětšují. Dikobraz imponuje vzpřímením svých bodlin, antilopy naproti tomu vztyčením svých ocasů, gorilí samci zaujmou samici tancem, boucháním dlaní na hrudník nebo máváním větví. (Veselovský 1992). Dalším příkladem pro ohromení samice mohou být rohy, paroží, či velikost těla. Samci tyto atributy využívají při soubojích mezi sebou pro získání pozornosti u samic. U losa se jedná zejména o paroží, nosorožci zase využívají své rohy a zuby (West 2009).

3.2 Kopulační chování u savců

Kopulace u savců je typická zasunutím penisu samce do pochvy samice. Délka tohoto aktu je ale omezena, protože jejich spojení je dobrou příležitostí pro úspěch predátorů. Proto je co nejvíce zkrácena, pro případ potřeby uniknout. Tento fakt je ale vynahrazen možností pářit se vícekrát za říji než jen jednou. Díky tomu jsou například potkani (*Rattus norvegicus*) schopni pářit se až 400krát v jedné hodině, pískomil Shawův (*Meriones shawi*) 22krát za dvě hodiny, samec křečka zlatého (*Mesocricetus auratus*) 175krát za celou říji. U paviána čakmy (*Papio ursinus*) se byla samice schopna pářit během pěti dní se třemi samci 93krát (Veselovský 2005).

U psovitých šelem je vytvořená penisová kost (*os penis*), která pomáhá ke snadnému vniknutí do genitálií samice v období ovulace. Následně ale dochází ke svázání (otok penisu) až na třičtvrtě hodiny, protože k ejakulaci a následnému zmenšení údu dochází až po delší době. Podobně dlouhou časovou náročnost kopulace mají i medvědi. U kočkovitých šelem dochází k ovulaci vajíčka až po začátku pohlavního styku, a to díky ostrým výběžkům na žaludu penisu samce. Po ejakulaci dochází k odtažení samce a tím pádem i k poranění vnitřních pohlavních cest samice. Ta zprvu dává najevo svou nelibost, ale po chvíli je opět ochotna se znovu pářit. Díky tomu dojde k páření až 40krát za 2–3 dny. Tyto šelmy ale nejsou jediné, u koho dochází k ovulaci až po styku. Obdobně jsou na tom i rejsci, kaloni, králíci, někteří hlodavci a kuny. Samice kaloně dokonce potřebuje mít několik kopulací, aby došlo k ovulaci. U králíků se vajíčko uvolní až několik hodin po aktu. Ačkoliv by se to k jejich velikosti těla mohlo zdát, jakkoliv podivuhodné, velmi rychlá kopulace se nachází i u největších savců, plejtváků. Jejich těla se objeví kolmo nad hladinou břichy k sobě a končetinami se udržují u sebe. Následně samec zavede svůj úd do pochvy samice a během 30 sekund ejakuluje. Toto krátké časové období je ale kompenzováno velmi dlouhými námluvami (Veselovský 2005).

Jak již bylo výše popsáno u monogamie a polygamie, samci si mohou různými přístupy hlídat svou partnerku či partnerky před dalšími dostupnými samci. Zařadit by se sem mohla i záměrně prodlužovaná kopulace. Samci vakomyší z rodu *Antechinus* se zdržují společně

v dutině stromu, kam následně přicházejí samice v říji. Po celou dobu samci nepožijí žádnou potravu, aby nepromeškali žádnou příležitost k páření, které trvá až 12 hodin. Díky hladovění a následnému několikahodinovému výdeji energie samec zemře (Taggart et al. 1998). Vakoveverky rodu *Pataurus* mají speciální feromon, kterým si svou sexuální partnerku označují a pro ostatní samce už není přitažlivá (Veselovský 2005). Existuje i schopnost méně dominantních jedinců přebrat partnerku alfa samcům. Například rypouš sloní (*Mirounga*) vstoupí do harému jiného staršího samce, díky tomu, že se chováním projevuje jako samice. Polygynní samec, který se mezitím utkává s konkurenčním jedincem, tak nevidí, že slabší samec kopuluje s jeho samicí (Veselovský 1992).

Jako další možnost se nabízí i konkurence spermií, která se může uskutečňovat v polygamiích svazcích, ale zejména k ní dochází u promiskuity, protože pokud si jedinec umí obhájit všechny partnery a volba partnera je rozhodnuta proceptivním chováním, ke kompetici nedochází. Ejakulát obsahuje, u některých druhů, látky, které uvnitř samice ztvrdnou a vznikne tak zátka, která zabrání úspěšné kopulaci pro dalšího samce, který bude se samicí kopulovat. Zároveň ji ale může při tomto aktu znehodnotit a zničit, což znamená neúspěšný pokus pro původního samce o oplození. Tuto schopnost nemají pouze savci, ale vyskytuje se i u plazů, pavouků, hmyzu i červů a využívá se zároveň i jako výživa pro samici (Veselovský 2005). Existuje tzv. princip tomboly, který říká, že čím větší počet ejakulací bude samec mít u jedné samice, tím větší je šance, že bude úspěšnější v oplodnění než ostatní samci, kteří se zajímají o stejnou samici (Parker 1982). Tato teorie byla ověřena jak ve studiích zaměřených na laboratorní, tak i na přirozené podmínky v populaci savců (Stockley 2004). Zajímavostí je, že samci s polyandrickým systémem páření, kde dochází ke konkurenci spermií často, mají větší varlata než samci v monandrii (Sachser et al. 1999). Při rychlém sledu několika ejakulací za sebou ale klesá počet spermií v nich obsažených, což může výrazně snížit šanci na reprodukční úspěch, což znamená, že spíše než velikost varlat, je rozhodující objem spermií (Preston et al. 2001). Samci by proto měli umět vyhodnotit, zda jsou ohroženi výskytem konkurence, totiž zda samice již kopulovala nebo teprve bude s jiným samcem, a dle tohoto faktu se přizpůsobit. Pokud je tedy jiný jedinec také přítomen, může samec ejakulovat více spermií. Bylo zjištěno, že laboratorní potkan může množství svých pohlavních buněk v ejakulátu zvýšit až o 40 % (Pound & Gage 2004). U myšice křovinné (*Apodemus sylvaticus*) jsou buňky spermií schopné se ve velkém počtu řadit za sebe a zrychlit tak svůj progresivní pohyb k vajíčku samice (Moore et al. 2002).

Aby měl samec co největší šanci na oplodnění a úspěch v otázce paternity, je důležitý i interval mezi ejakulacemi ostatních jedinců, počet, kterého každý dosáhne, ale i vhodné načasování k ovulaci samice. Zejména poslední uvedený bod může být nejdůležitějším faktorem. Například u vakomyši vlhkomilné (*Antechinus agilis*) se zjistilo, že při konkurenci spermií dvou samců, kopulujících před ovulací, je rozhodující takové načasování, aby mohlo dojít ke kapacitaci spermií a následnému oplodnění (Kraaijeveld-Smit et al. 2002).

Po ejakulaci jsou zvířata klidná a po nějakou dobu nejeví o další kopulaci zájem (Veselovský 1992). Toho mohou někteří savci využít ve svůj prospěch, kdy zvolí delší dobu aktu páření a díky následnému útlumu receptivního chování u samice se tak může stát, že ke kopulaci s jiným samcem, a tím pádem i konkurenci spermií, už nedojde (Stockley 2004). U vačnatců je tento klidový režim velmi krátký, za to však po dlouhé kopulaci dochází k velkému počtu ejakulací (Veselovský 1992).

Díky tomu, že samice kopuluje s více samci, vyvstává otázka paternity. Díky konkurenci spermií vzniká vícenásobné otcovství v jednom vrhu (Birkhead 1999). Soulsbury (2010a) ve svém výzkumu zjistil, že $35,6 \pm 2,8$ % vrhů od 67 druhů zvířat bylo pozitivních na vícenásobné otcovství a potvrdil, že na tomto výsledku velikosti vrhu má podíl i velikost varlat samců. Také potvrdil hypotézu, že mnohonásobná paternita má vyšší frekvenci u polygamních druhů než u monogamních. V závěru ale shrnuje, že systémy páření nejsou silným ukazatelem pro převládající paternitu u jednoho samce. Co se týče ovulace, samec, který ji dobře vyprovokuje u samice pomocí kopulace, má dobrou šanci zplodit většinu potomků ve vrhu (Soulsbury 2010b). U spontánní ovulace má nejvíce potomků ten, který kopuluje nejbližší k jejímu začátku (Gomendio et al. 1998).

Jako příklad si můžeme uvést studii Špinky (1990), kde byly samice rozděleny do třech skupin a každá kopulovala se dvěma samci (albín, kapucín), ale v různý čas. V první skupině kopulovaly nejprve před zhasnutím světel a do 60 minut poté i s druhým samcem. Druhá skupina kopulovala za stmívání a okolo dvanácté hodiny noční a třetí skupina také okolo půlnoci a během hodiny poté. Přístup k druhému samci byl samici umožněn vždy po druhé ejakulaci od prvního samce. Bylo zjištěno, že celková paternita obou samců, od všech samic, které neresorbovaly plody, byla téměř shodná. Rozdíl byl mezi prvními samci, kdy samec z první a třetí skupiny zplodili větší počet potomků, ale pouze u třetí skupiny byl rozdíl významný (téměř dvojnásobek mláďat). Paternita u první skupiny nebyla ani u jednoho samce převládající, u druhé skupiny už byl výsledek významnější (první samec byl úspěšný na 35,2 %), ale ve třetí skupině byl první samec úspěšný z 63,7 %. Okolo půlnoci byly intervaly mezi instromisemi a ejakulacemi kratší, stejně tak dokončení dvou ejakulací od jednoho samce. Soulsbury (2010a) ale říká, že přesné načasování pro začátek ovulace je pro samce těžké předvídat, a proto produkují více spermií díky větším varlatům. Zároveň se zdá, že celý proces uvolnění vajíčka je u savců důležitým bodem pro úspěšnou reprodukci a ve studiích by měla být zařazena jako proměnná ve statistických výpočtech.

Zajímavé ale je, že podíly spermií, od dvou samců, jsou rozdílně umístěny v obou děložních rožích samice. A to významně u více než půlky samic. Na jejich celkový počet vyprodukovaných spermií to ale vliv nemá. Rozdílná by ale mohla být úspěšnost paternity v každém rohu zvlášť (Špinka 1988).

3.3 Kopulační chování u potkanů

3.3.1 Estrální cyklus a ovulace

Receptivita u samic spousty druhů se dá pozorovat pouze ve chvíli, kdy dochází k ovulaci. V opačném případě je motivace k rozmnožování velmi nízká až nulová (Chu & Ågmo 2015). Dospívání potkanů u obou pohlaví začíná se vzrůstající hladinou gonadálních hormonů. Ve věku 35–40 dní se u samic otevírají pohlaví cesty a dochází k prvním nepravidelným ovariálním cyklům. U samce se zvyšuje hladina testosteronu. Okolo věku 46–59 dní začínají u samic pravidelné cykly, samci produkují spermie a přibližně 60. den jsou oba pohlavně dospělí (Gabriel et al. 1992). Samice hlodavců jsou polyestrické, jejich ovulace je spontánní a disponují pravidelnými estrálními cykly, které jsou ovlivněny ročním obdobím, délkou světla

i životními okolnostmi. Díky laboratorním podmínkám k těmto vlivům u potkanů nedochází (Lohmiller & Swing 2006).

Každý cyklus je rozdělen na čtyři fáze: proestrus, estrus, metestrus a diestrus (Hebel & Stromberg 1986), přičemž aktuální stav se dá zjistit pomocí vaginálních stěrů. První dvě fáze trvají každá 12 hodin, třetí 21 a poslední 57 hodin (Paccola et al. 2013). K receptivitě tedy dochází jednou za 4–5 dní. Westwood (2008) uvažuje i o fázi anestru, která by značila reprodukční klid. Od dosažení pohlavní dospělosti až do jednoho roku života je průměrná délka estrálního cyklu čtyři dny (Freeman 1988), díky čemuž jsou potkani ideálními laboratorními zvířaty (Marcondes et al. 2001). Okolo třicátého dne věku přichází samice potkana do puberty a dochází k dozrávání vaječníků (Andrews & Ojeda 1981).

Ovulace nastává během říje po nárůstu luteinizačního hormonu a tři hodiny po jejím ukončení je oplodněno 90 % samic (Johnson 2007). Prolaktin udržuje žluté tělísko 9 nebo 10 dní po páření a pokud došlo k oplodnění, přebírá tuto funkci placenta (Smith 1980). V případě neoplození zaniká *Corpus luteum* 12–13. den (vom Saal et al. 1994). V reprodukčním cyklu potkanů (*Rattus norvegicus*) je pro nás tedy nejdůležitější proestrus, jenž se vyznačuje zvýšenou hladinou pohlavních hormonů (Chu & Ågmo 2015) a estrus, protože po celou dobu těchto dvou fází dochází k ovulaci, a tedy i k receptivitě samic (Schwartz 1964). To trvá maximálně jeden den a nelze zde předvídat ani začátek, ani konec (Chu & Ågmo 2015). Estrální cyklus a změny na pohlavních cestách s hladinami hormonů v tabulce 4.

Tabulka 4: Estrální cyklus a změny na pohlavních cestách s hladinami hormonů (zdroje: Spornitz et al. 1999, Westwood 2008)

	Vagína	Děloha	Vaječníky	Hormony
Diestrus	Epitel postupně tloustne a roste, dochází ke snížení propustnosti bílých krvinek.	Malá, bezcévnatá, zvyšuje se počet mitóz.	Velké žluté tělísko (<i>Corpus luteum</i>), tvorba vláknité tkáně v centrální dutině.	Sekrece progesteronu se zvyšuje a následně klesá.
Proestrus	Mitóza, žádné či drobné odlupování šupinek kůže, v pokožce tvorba stratum granulosum a corneum, hlen.	Zvětšování, roztahování, mitóza.	Žlutá tělíska degenerují, tvoření vazivové tkáně.	Zvýšené hladiny prolaktinu, LH a FSH, maximální hodnoty estradiolu, 2. vrchol sekrece progesteronu.
Estrus	Odlupování mukoidních a zrohovatělých vrstev, epitel ztrácí tloušťku, nedochází k mitóze, propustnost bílých krvinek.	Výrazná nekróza epiteliálních buněk, nedochází k mitóze, propustnost bílých krvinek, zvětšování do pozdní říje.	Přítomné zbytky žlutých tělísek, ale také rostou nová.	Výchozí hladina estradiolu.
Metestrus	Rozpad zrohovatělé vrstvy, odlupování stratum granulosum, propustnost bílých krvinek.	Degenerace endometria, mitóza.	<i>Corpus luteum</i> menší než v diestru, bez vláknité tkáně.	Hladina estradiolu a sekrece progesteronu se zvyšuje.

3.3.2 Receptivita a kopulační série

Jako zahájení receptivity se může považovat první lordóza, tedy prohnutí hřbetu, jako reakce na mount od samce, a ukončení po 60 minutách, ve kterých nedochází k žádnému sexuálnímu chování obou pohlaví (Chu et al. 2015). Samičí kopulační chování je rozděleno na tři sekce: přístup, orientace na samce a útěk. Nemusí být použity všechny, aby došlo ke kopulaci (McClintock 1984) a po celou její dobu samice nemusí projevovat sexuální chování, viz tabulka 5, ačkoliv míra jejích projevů může ovlivňovat, jak velkou pozornost si od samce získá (Guarraci & Frohardt 2019).

Tabulka 5: Kopulační chování samic a samců (zdroj: Chu et al. 2015)

Samčí kopulační chování	
Vzeskok (mount)	Samec naskočí na samici, svými hrudními končetinami se o ni opírá, stojí jen na pánevních končetinách a provede příraz bez zasunutí penisu.
Intromise	Samec následuje samici, poté provede vzeskok s jedním nebo více zasunutím penisu, po posledním větším přírazu odstoupí a olizuje si genitálie.
Ejakulace	Samec setrvá na samici déle než při intromisi, na konci několik přírazů, odtahuje se pomalu, následné olizování genitálií.
Samičí kopulační chování	
Proceptivní chování	Samice se přibližuje k samci, poté se k němu otočí zády a běží pryč, může u toho poskakovat a stříhat ušima.
Lordózy	Samice se prohýbá v zádech, záď směřuje nahoru a ocas k jedné straně, dává najevo ochotu k páření.
Odmítnutí	Samice se může vzpírat, otočit se k samci zády, kopat, zahájit boj, utéct.

Nejprve samice, ne však příliš blízko, přistupuje čelem k samci. Pokud samec nejeví zájem, může samce opečovávat, či mu ukázat své genitálie. Poté se od samce buďto odvrátí a utíká pryč anebo se k němu může přiblížit a dotknout se ho. Samec pak samici pronásleduje a dochází k mountu (McClintock 1984).

Samičí kopulační chování se může objevovat v jakékoliv míře a funguje jako ukazatel ochoty k reprodukci, ale také umožňuje samici načasovat další intromisi (Erskine 1989). Některé faktory ale mohou ovlivnit rozsah tohoto chování. Bylo zjištěno, že typ i počet projevů se vztahuje k velikosti pozorovacích klecí, ve kterých jsou zvířata umístěna. Poskakování a stříhání uší se projevovalo daleko častěji v menším prostoru, což může značit, že se jedná o posílení přiblížování a utíkání, kterými samice podněcuje samce ve větším prostředí. Díky proceptivnímu chování se zvětšují šance k uskutečnění intromise, konkrétně je to až 90 %. Následně může samice odejít do bezpečné zóny a opět přichází po určitém intervalu, kdy se vše znovu opakuje (McClintock & Adler 1978).

Každá kopulace jedné samice a jednoho samce má ejakulační sérii. Samec provádí mnoho vzeskoků (mountů) na samici, z nichž některé mohou skončit intromisí, kterou poznáme dle několika přírazů. Poté se mohou každý zvlášť věnovat potravě nebo exploraci a po nějaké době mohou opět kopulovat až do doby, než samec po intromisích ejakuluje. Samec pak nejeví o samici zájem a nastává útlum, kdy se schoulí do klubíčka, hlavu opírá o zem a na pár okamžiků je nehybný (Veselovský 1992). Po pár minutách se ale jeho ochota k páření opět obnovuje a začíná další ejakulační série (McClintock 1984).

Pokud dochází k páření ve skupině, probíhají série jinak. Intervaly a načasování intromisí mají pro obě pohlaví důležitou roli. U samic se jedná o zvýšení hladin potřebných pro zabřeznutí a následné udržení březosti, naopak u samců pro vyvolání ejakulace. Pro obě pohlaví je ale tento interval rozdílný (McClintock 1984). Pro samce by intervaly měly být dlouhé tři minuty (Bermant et al. 1969). Pokud je jejich délka trvání kratší nebo delší, je zapotřebí, aby proběhlo více intromisí, než dojde k ejakulaci (Edmonds et al. 1972). Zároveň při přesáhnutí tří a půl minutového intervalu značně rostou náklady pro samce v podobě delšího času k dosažení ejakulace. Při skupinovém páření se ale vysokým nákladům může samec vyhnout kopulací s jinou samicí (McClintock 1984). U samic je to dokonce 10–15 minut (Edmonds et al. 1972).

Počínaje intromisí, kopulují samci pravidelně a bez přerušování až do doby ejakulace. Navíc bylo zjištěno, že se samci střídají, jak během intromisí, tak i na konci ejakulační série. Naopak u samic se postrádá jakákoliv pravidelnost a aby došlo k ejakulaci samce, je u samic zapotřebí pětkrát více intromisí (McClintock & Anisko 1982). U obou pohlaví následuje, po konci ejakulační série, postejakulační klid. Samice jsou nejprve klidné, bez známek pohybu, poté opět interaguje s ostatními potkany ve skupině, ale bez náznaku proceptivního chování, a naopak ve třetí fázi chce opět zaujmout samce a docílit tak intromise (McClintock 1984). U samce dochází nejprve také k útlumu a nijak nereaguje na ostatní potkany (McClintock et al. 1982). Poté se začne hýbat po prostředí a dochází k interakci nebo exploraci, na proceptivní chování ale nereaguje až do doby, kdy je znovu sexuálně aktivní a ihned dochází k intromisi. Po ejakulaci se navrácí na své bezpečné místo (McClintock & Adler 1978).

Obě pohlaví *Rattus norvegicus* kopulují s více jedinci a často tak dochází k více početné paternitě, jak v přirozených podmínkách, tak v umělém odchovu (Chu et al. 2015). Může tedy docházet buď ke konkurenci ejakulací nebo spermií, což dokazuje i jejich zvýšené množství v pohlavních cestách samice (Pound & Gage 2004). Tyto kompetice zpomalují začátek a intenzitu sexuálního chování, ne však dosažitelnost ejakulace (Chu & Ågmo 2019). Zatím byl nalezen jeden ukazatel samčí reprodukční úspěšnosti, a to počet spermií díky množství ejakulací s danou samicí nebo podíl všech ejakulací, které konkrétní partnerka obdržela (Chu & Ågmo 2015). U potkanů navíc nedochází k soutěživosti páření. Jedním z důvodů může být, že samice má poměrně dlouhý estrus a jsou receptivní po celou jeho dobu (Chu & Ågmo 2014), na rozdíl od samců, u kterých se střídá reprodukční aktivita i neaktivita (Chu & Ågmo 2015). To znamená, že samice může v průběhu celé říje kopulovat s více samci, na které tak nepůsobí tlak reprodukovat se co nejrychleji, což vede k tomu, že důležitějšími prvky, pro co největší reprodukční úspěšnost, je postkopulační chování (Chu & Ågmo 2019).

3.3.3 Výběr a preference sexuálního partnera

Ačkoliv jsou potkani promiskuitní, bylo odhaleno, že preference pro jednoho samce převyšuje nad druhým (Guarraci & Frohardt 2019). Také proto je častou otázkou, kterou se studie zabývají, výběr sexuálního partnera a důvod preference tohoto jedince. Například bylo zjištěno, že ultrazvuková vokalizace ani pach nemá na pravděpodobnost výběru konkrétního jedince žádný vliv. Mnohdy se udává, že samci i samice nejvíce kopulují s tím, koho navštívili jako prvního (Snoeren & Ågmo 2014). Je nutné ale podotknout, že pachové signály jsou důležité pro vyvolání sexuálního chování (Le Moëne & Snoeren 2017).

Ve studii Clark et al. (2004) výsledky naznačují, že samice potkana stráví více času u samce, u kterého nemá možnost přímého kontaktu (jsou odděleni mřížkou) než u jedince, ke kterému má volný průchod. To může naznačovat, že signály, které samec vysílá, bez možnosti kopulace, jsou pro samici dostačující, ne-li důležitější, pro vyvolání receptivního chování a zvýšení preferencí. Dalším vysvětlením může být, že pro samice potkanů je výhodné kopulovat s více samci, a to z hlediska genetické různorodosti. Proto byl její zájem o druhého samce tak vysoký.

Chu et al. (2015) zjistili, že pro samici se stal preferovaným samcem ten, u kterého projevovala nejvíce kopulačního chování, lordóz a očichávání. U nepreferovaného to bylo naopak, avšak na počtu potomků od každého samce to nemělo žádný vliv. Také bylo zjištěno, že samice je dvojnásobek času v přítomnosti preferovaného samce a rychleji se k němu vrací po kopulaci. Také u něj vyjadřuje vyšší počet projevu sexuálního chování a je pravděpodobnější, že ho po kopulaci neopustí. Pokud k tomu ovšem dojde, vrátí se rychleji než k nepreferovanému samci (Lovell et al. 2007).

Le Moëne & Snoeren (2017) uvádějí, že by výběr mohl být i zcela náhodný. Preferovaný samec, se kterým trávila samice nejvíce času a který byl v druhé části experimentu přesunut do jiné komory, se náhle stal pro samici nezajímavým, jelikož pokračovala v kopulaci v původním prostoru bez ohledu na to, jaký samec se v něm nacházel. Toto tvrzení podporuje i nenalezení žádného vztahu mezi preferovaným samcem a počtem mláďat, která zplodil (Zewail-Foote et al. 2009), nebo to, že nepreferovaní samci zplodili více potomků (Winland et al. 2012). Tyto výsledky mohou naznačovat, že úspěch některých samců může záviset spíše na fyziologických nebo genetických vlastnostech než na kopulačním chování (Zewail-Foote et al. 2009).

McCormick et al. (2016) zjistili, že samice si mohou vybírat i na základě dominantního postavení a stresové historie samců. Samice preferovaly, trávily více času a častěji navštěvovaly dominantního jedince, u kterého byl vyvolán stres. Tyto páry zaznamenaly častější frekvenci ejakulací, mezi nimiž byl kratší rozestup a vyšší počet než u kontrolní skupiny. U submisivních samců to bylo naopak. To však ve studii Chu et al. (2015) nebylo prokázáno a dle jejich výsledků nemá dominance na samici žádný vliv.

Meraz-Medina et al. (2017) uvádějí, že díky kopulaci dochází k většímu vyměšování hormonů nadledvin, které zapříčiní pokles úzkostného chování. Arnold et al. (2019) dokonce dokazují, že díky zkušenostem z páření se může změnit reakce na stresor.

Existují i další hypotézy úspěšnosti reprodukce samců potkanů. Zajímavou myšlenkou je omezená schopnost kopulace pro jednoho samce. Obecně se tvrdí, že čím více intromisí a zejména ejakulací má s jednou určitou samicí, tím je větší pravděpodobnost otcovství a počtu

potomků než u konkurence. Zároveň však ale dochází k poklesu úspěšnosti u ostatních samic a jedním z možných vysvětlení je daná kapacita projevu sexuálního chování (Chu et al. 2015). Nastává tak minimálně jednodenní útlum, než se samec opět začne věnovat reprodukci (Lucio et al. 2014).

Také bylo zjištěno, že vyšší hmotnost, velikost varlat nebo množství testosteronu v moči samce nemá na samici vliv (Winland et al. 2012). Naopak čím vyšší obsah hlavních močových proteinů (MUP) samec vyloučil, tím více atraktivní pro opačné pohlaví byl (Kumar et al. 2014), a to i proto, že MUP jsou schopny aktivovat neurony v amygdale samice, která má podíl na sexuálním chování (De Castilhos et al. 2010).

Dalším ukazatelem při volbě partnera může být sexuální historie samotných samic. V porovnání s naivními samicemi se sexuálně zkušené rychleji vracely k samci, od kterého odešly po kopulačním chování, po intromisi ho opouštěly méně často, trávily v jeho blízkosti více času a také projevovaly větší proceptivní chování (Meerts et al. 2016). Naopak ve studii Le Moëne & Snoeren (2017) zjistili, že samice s rozdílnou sexuální zkušeností preferují stejnou komoru s jakýmkoliv samcem. Piergies et al. (2019) toto zkoumali u opačného pohlaví a zjistili, že sexuální zkušenost nemá vliv na jejich chování při kopulaci a reprodukční úspěch není zajištěn díky tomu, že jsou preferováni. Sami ale nevyloučili, že za přirozenějších podmínek by tomu mohlo být jinak.

3.3.4 Ontogenetická zkušenost samců

Bylo zjištěno, že samci potkanů, kteří jsou v mladistvém věku izolováni, vykazují v dospělosti menší míru exploračního chování a počet vlezů do osvětlených středních oblastí, ve srovnání s jedinci žijících v páru. Naopak při izolaci v dospělosti se tento jev nevyskytuje (Arakawa 2005). Díky tomu by se mohlo předpokládat, že ontogeneze mechanismu chování je ovlivněna sociálními interakcemi s vrstevníky v juvenilním věku (Arakawa 2007). Toto zjištění by ale mohl vyvrátit fakt, že se u potkanů projevuje úzkost, pokud jsou izolováni v novém, světlém prostředí (Arakawa 2003). Existují ale studie, které díky elektrošokům zjistily, že při vysoké intenzitě dochází k poklesu explorační (Pijlman et al. 2002), ale při malé míře k jejímu zvýšení (Genn et al. 2003), což vede k závěru, že mírné podněty vedou k aktivitě obranného systému, který je pilníkem průzkumného chování. Také se zdá, že čím starší potkan je, tím nižší vykazuje reakci na elektrošoky. Za věkovou hranici se považuje 40–65 dnů (Arakawa 2007).

Další studie naznačují, že pokud je potkan v mladém věku sám, přichází o zkušenosti pro utváření sociálních vztahů, které jsou v dospělosti důležité pro postavení ve skupině i v otázce sexuálního chování (Hol et al. 1999). Dále bylo zjištěno, že při izolovaném odchovu nedochází k čichovému učení. Pokud je tento jedinec následně přesunut do prostředí, kde se nachází další potkan, dochází kvůli neurochemické nerovnováze k pomalejšímu učení a abnormálnímu sociálnímu chování. Po delší časové prodlevě se ale může naučit správné reakce na daný čichový stimul. Pro pochopení vývoje sociálního chování jsou chemické signály jednou z důležitých složek (Brown 1991).

V další studii bylo zjištěno, že potkani vystavovaní sociální nestabilitě mají méně ejakulací než kontrolní skupina, a jen v pár případech měli více než jen jednu ejakulaci. Výsledky tedy naznačují, že dochází k poklesu sexuální výkonnosti. To může být

způsobeno poklesem hladiny testosteronu nebo změnami na mozku ze stresu (McCormick et al. 2012). Zároveň je pravděpodobné, že stres během dospívání má vyšší dopad na sexuální chování oproti stresu v dospělosti (Cameron et al. 2008).

Sociální interakce a chování je pozorovatelné u potkanů celý život, ale bojové hraní se vyskytuje především před pohlavním dospíváním a poté se postupně vytrácí a nastupuje sexuální chování nebo agrese (Vanderschuren et al. 1997). Jedná se o nejstarší společenskou aktivitu u savců a zřejmě představuje významnou část v sociálním vývoji (Wongwitdecha & Marsden 1996). Je potvrzeno, že interakce s vrstevníky je pro potkany odměňující, což se může zjistit například pomocí podmíněné preference místa (Bardo & Bevins 2000). Ve studiích se zkoumali mladí a dospělí potkani, kteří byli nejprve izolováni a následně mohli interagovat se stejně zkušeným nebo socializovaným jedincem v neznámém prostředí, poté s partnerem, který je od něho oddělen zábranou anebo se dal do prostoru, kde opět nikdo nebyl. Při následujícím testování volby se vraceli do prostředí, kde byli se sociálně aktivním potkanem (Van den Berg et al. 1999). Ve studii Douglas et al. (2004) zjistili, že u mladých izolovaných potkanů došlo k vysokému nárůstu bojového hraní, ale k poklesu jejich atraktivnosti pro socializované potkany. Ti se jim spíše vyhýbali a nevznikla u nich podmíněná preference místa (PPM) s těmito jedinci. Izolovaní samci mají ale silné sociální PPM, samice nikoliv. Naopak u dospělých jedinců se s věkem zvýšila sociálnost a izolace byla základem pro vznik PPM bez ohledu na sociální minulost zvoleného partnera.

Hra se vyskytuje u spousty druhů savců, zvířata jí věnují až 20 % času v dospívání a zdá se, že je potřebná pro správný vývoj (Pellis & Pellis 2009). Marquardt et al. (2023) prokázali, že u samců, kterým je odepřena možnost si hrát, dochází ke změnám v kopulačním a agresivním chování i sociálních vztazích. Tyto odlišnosti vykazovali i týdny až měsíce po návratu do skupiny k ostatním potkanům. Krátkodobě u nich byla objevena hyperaktivita a nízká empatie. Naopak výsledky u samic neodhalily žádné dopady a zdá se, že hru mohou postrádat ve větší míře než samci. Navíc pro samce v krátkodobé izolaci to nese trvalý následek v oblasti sexuálního chování, kdy došlo k výraznému snížení rychlosti mountů, ale také k vysokým sociálním preferencím. U 40 % samců v dlouhodobé izolaci dokonce došlo k deficitu ejakulací, tedy že ani v jednom testu nebylo toto chování zaznamenáno. K žádným změnám preferencí u nich ale nedošlo. Tato rozdílnost může být vysvětlena pomocí dvou odlišných citlivých období. Nedostatek hry mezi věkem 19–28 dní způsobuje nízkou sociálnost, ale při začátku, po 35 dní, je tomu naopak (Marquardt et al. 2023). Zdá se, že hra může sloužit k získání zkušeností v sociální sféře, jako je správné přečtení signálů od druhého jedince a adekvátní reakce na ně. Pokud je tedy potkan o hru připraven, může reagovat špatně, což vede ke zvýšené agresi (Pellis & Pellis 2017). Sociální izolace v mladém věku způsobuje v dospělosti abnormální chování, emoce, kognici i nervové dráhy a fyziologické projevy (Arakawa 2018). Dalo by se tedy předpokládat, že hravé chování, které vrcholí okolo 30.–40. dne věku, by mohlo sloužit jako prevence vůči těmto abnormalitám (Pellis & Pellis 1990) a pravděpodobně hra s potkany stejného věku je základem pro správný vývoj sociálních vztahů a rozvíjení kognitivních schopností (Pellis et al. 2014). Zdá se, že zkušenost s hrou může mít vliv na intrasexuální (samec efektivněji kopuluje) a intersexuální výběr (samec je pro samici atraktivnější, chová se zajímavěji). Oba tyto aspekty by mohla ovlivnit předchozí zkušenost s hrou, což by se mohlo projevit na počtu ejakulací. Samice by si tak mohla vybírat za základě behaviorální kvality samců.

Existuje mnoho studií a hypotéz, které se výběru sexuálního partnera věnují, avšak ne vždy se shodují a v některých případech se i vyvracejí. Na těchto rozdílných výsledcích se nejčastěji podílí jinak zvolené prostředí, počet zvířat v probíhajícímu experimentu i výběr kmene z druhu *Rattus norvegicus*.

Tato práce se zabývá volbou sexuálního partnera, kterého si zvolí sama samice, kdy má na výběr buď samce, jemuž nebylo nijak zamezeno v hracím chování s jedincem stejného druhu, dále s jedincem jiného, méně hravého, druhu, anebo se samcem, který byl omezen velikostí prostoru a nemohl se plně postavit na pánevní končetiny. Zároveň je to první práce, která zkoumá ontogenetickou zkušenost samce ve formě hry a její účinky na sexuální atraktivnost pro samici při výběru sexuálního partnera. Z literární rešerše vyplývá, že samice mohou kopulovat se svým preferovaným samcem, dále se samcem, u kterého projevuje nejvíce kopulačního chování, s jedincem, u kterého byl vyvolán stres nebo dokonce preferuje samce, dle jeho umístění. Stres vyvolaný z izolace a nedostatku hry může u juvenilních samců pozměnit sociální i sexuální chování, a i když poté projevují zájem o kontakt se samicí, jsou pro ni tyto jedinci méně atraktivní. Pokud ale mají příležitost k páření, i přes špatné rozpoznávání signálů od samice, zdá se, že u nich dochází k poklesu ejakulace nebo jí vůbec nejsou schopni. To nás přivádí k myšlence, zda úspěch samce není založen na jeho zkušenostech s hraním a nijak omezenou sociální interakcí s dalším samcem.

Naše první hypotéza souvisí se samicí volbou sexuálního partnera a snahou samce kopulovat se samicí co nejvíce, kde navazuje druhá hypotéza se zaměřením na zvýšení šance v kompetici spermíí.

4 Metodika

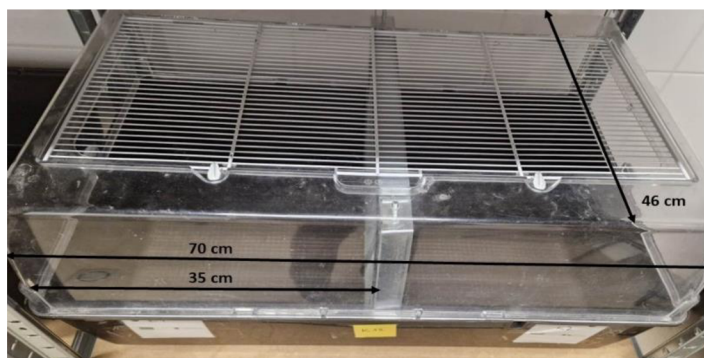
4.1 Subjekty

Tento projekt se zaměřoval na velikost změny behaviorálního fenotypu a skládal se ze dvou fází – ovlivňování a testování. Potkany (*Rattus norvegicus*), samce, pro tento projekt poskytl Fyziologický ústav Akademie věd České republiky. Jednalo se o 18 zvířat kmene Long Evans a na Českou zemědělskou univerzitu byli převezeni ve věku 22–23 dní. Dále bylo ve stejném věku zakoupeno 6 samců kmene Fisher 334 od firmy Velaz, s.r.o., a poté i 6 samic Long Evans ve věku 49–55 dní. Samice byly mladší a k samcům byly přiřazeny den nebo dva po jejich převozu, zároveň se zúčastnily až v druhé fázi. Všechna zvířata byla na konci měření věnována do Zoopark Zájezd.

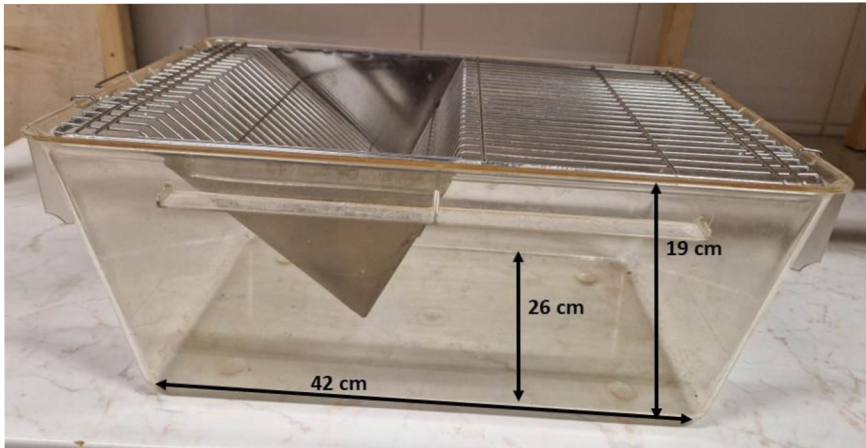
Všechna zvířata dostávala obyčejné barevné granule ze zverimexu značky Beaphar care +. Voda byla ad libitum a každý jedinec měl svou vlastní napáječku. Jako podestýlka byly použity pelety z recyklovaného papíru od značky Pet's Dream. Před začátkem projektu i nadále v jeho průběhu byli všichni každý týden zváženi a došlo k obarvení ocasů pro jejich lepší rozlišení.

4.2 Odlišná zkušenost s hrou

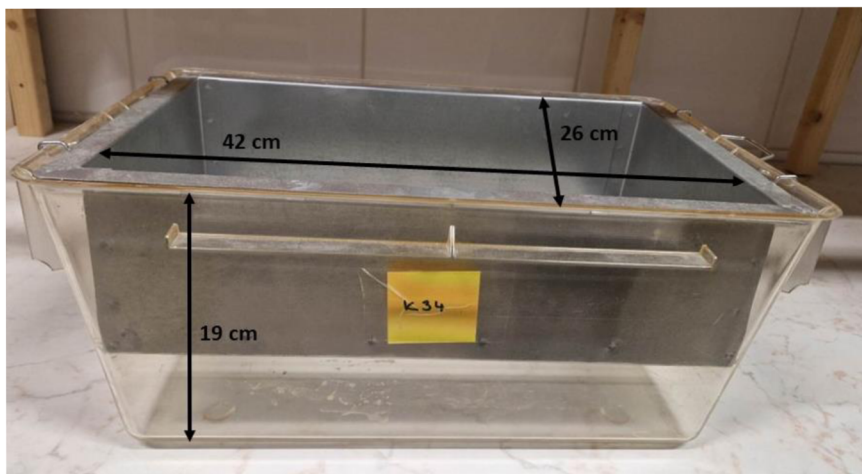
Ovlivňování začalo ve věku 22–23 dní ihned po příjezdu a probíhalo po dobu sedmi týdnů od 4. 8. – 17. 9. 2021. Vždy byly dvě plastové ubikace (určené pro chov) vedle sebe, odděleny drátěnou přepážkou a v každé z nich byl jeden samec. Celkové rozměry byly 70x46 cm a pro jednoho samce 35x46 cm. Prostor uvnitř byl dostatečně vysoký, aby nijak neomezoval chování a pohyb, viz obrázek 4. Pětkrát týdně, ve všední dny, byly společně ustájené páry přesunuty na jednu hodinu do neodděleného boxu. Tyto páry samců byly rozděleny do tří skupin, dle behaviorálního zaměření. P (play), kdy byli oba samci stejného druhu Long Evans (LE), S (social), kde byli LE a Fischer 334 (méně hravý kmen) a obě tyto skupiny nebyly nijak omezovány v chování, či možnosti pohybu, rozměry boxu 42x26x19 cm, viz obrázek 5, a nakonec K (kinematic), kde sice byli oba samci LE, ale obývali kinematicky upravený box. Ten měl sice stejné rozměry jako box na hru, 42x26x19 cm, ale nemohli se zde plně postavit na pánevní končetiny kvůli přidané plošině, která se s věkem potkanů posunovala směrem dolů, viz obrázek 6. Konkrétně byla výška pro prostor v prvním týdnu 3 cm, ve druhém 3,5 cm, třetím 4 cm a ve čtvrtém 4,5 cm.



Obrázek 4: Plastová ubikace pro dva samce (zdroj: Mariia Radchenko)



Obrázek 5: Hrací box bez omezení (zdroj: Mariia Radchenko)



Obrázek 6: Kinematically upravený box (zdroj: Mariia Radchenko)

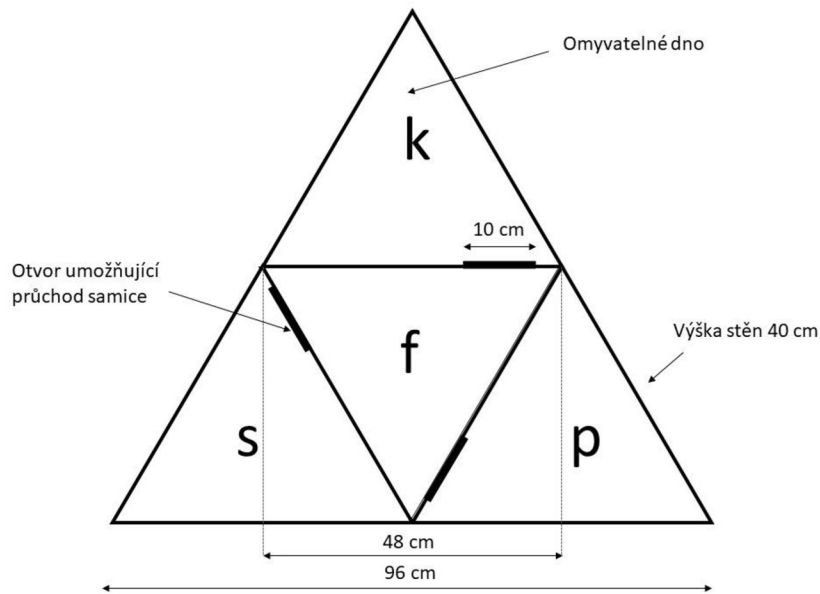
Následně probíhaly testy od 17. 9. – 14. 10. 2021, kdy byl z každé skupiny behaviorálního zaměření vybrán jeden jedinec vždy kmene LE, Fisher 334 se na tomto testování nepodílel. Tedy z P, S a K páru se vzal vždy jeden samec a tato trojice vybraných zvířat se společně umístila do komplexní klece, viz obrázek 7, kde se mimo jiné vyskytovala plošina, žebřík nebo běhací mlýnek. Rozměry každé klece, které byly dostupné, se mírně lišily, ale přibližně se pohybovaly v rozmezí 70x55x80 cm. Od 24. 9. do 5. 10. 2021 byla k samcům přidána i samice a mohly se tak pozorovat veškeré kopulace a následně zjišťovat paternita mláďat. Tyto testy tedy vcelku trvaly 28 dní a jejich vyhodnocení není součástí této práce.



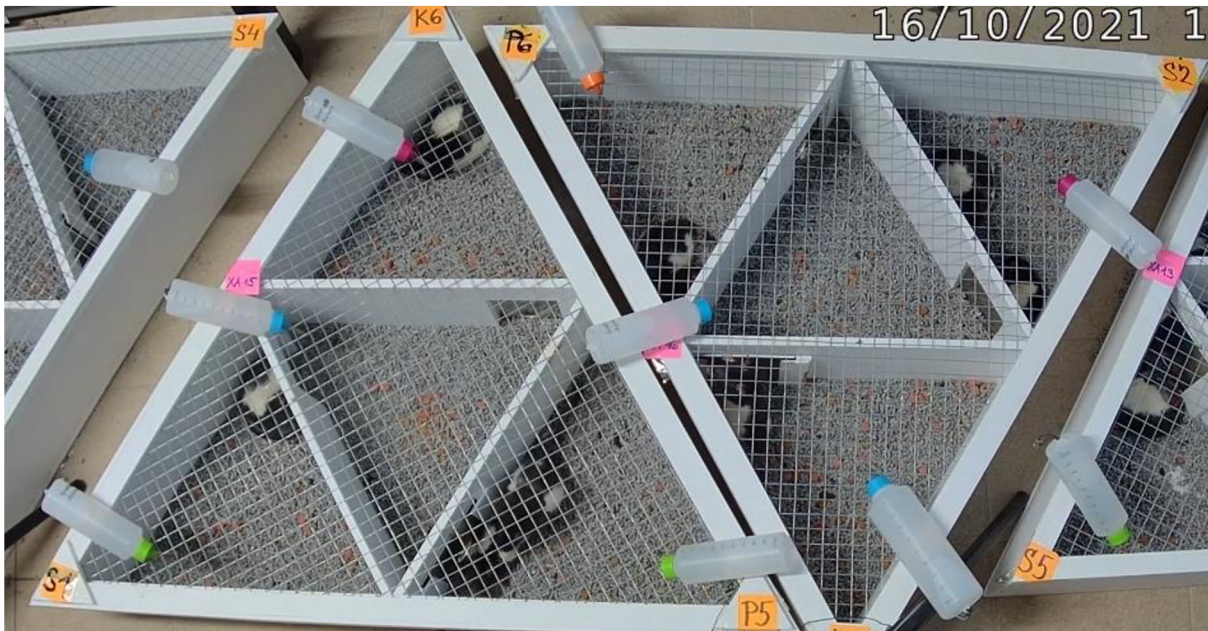
Obrázek 7: Komplexní klec (zdroj: Mariia Radchenko)

4.3 Testování výběru samce samicí a kopulačního chování

Od 15. 10. – 28. 10. 2021 byli samci ve věku 94 dní (všechny trojice z předchozího testování) umístěni do trojúhelníkových arén, viz obrázek 8 a 9, spolu se samicí a byla pozorována samičí volba sexuálního partnera. Délka sledování byla dva týdny, tedy dva reprodukční cykly. Aréna, jejíž každé rameno je dlouhé 96 cm a vysoké 40 cm, je složena ze 4 rovnostranných trojúhelníků s rameny o délce 48 cm. Pouze samice byla vždy umístěna v prostředním trojúhelníku a každý ze samců byl umístěn ve vnějších trojúhelnících, tak, že každý obýval pouze jeden, ze kterého se nemohl nikam přemístit díky malým kulatým průchodům. Ty byly speciálně navrženy, aby jimi mohla projít pouze samice, která se od samců odlišovala menším tělem. Tyto průchody vedly všechny přímo k samicí, a to tak, že na každém rameni svého trojúhelníku měla vždy po jednom. Bylo tedy na její dobrovolné volbě, kdy a jakého samce navštíví. Její pohyb nebyl nijak omezen. Každá ze 4 komor měla svou vlastní napáječku a přiděl jídla. Nutno podotknout, že první den byly všechny průlezy uzavřeny pomocí mřížek dlouhých 10 cm, které byly zasazeny do držáků po stranách a spolu s nimi měřily dohromady 18 cm. Díky nim nemohla samice procházet, ale mohla samce detekovat vizuálně a čichově si uvykat na toto prostředí. Konkrétněji se jednalo o časové rozpětí od 16.00 hodin, kdy experiment začal až do přibližně 16.00–18.00 hodin následujícího dne, kdy se postupně vyměnilo všech 18 mřížek za kulaté průlezy u všech samičích trojúhelníků. Co se týče cyklu světlo × tma byl v poměru 14:10. Světlo se spouštělo vždy v 8.30 hodin a vypínalo v 22.30 hodin. Prostor, ve kterém byli potkani umístěni, byl o rozměrech 2,9x5,9 m a vše se natáčelo na kameru Milesight.



Obrázek 8: Půdorys trianglové arény



Obrázek 9: Screenshot z videozáznamu, kopulující samec P5

4.4 Vyhodnocení ovlivnění

Pro vyhodnocení se nejprve musel najít začátek a konec receptivity všech samic, která u většiny začala 2. nebo 3. den, viz tabulka 7. Díky stanovení přesných časů všech estrů byly ve videozáznamech následně vyhledávány všechny kopulace a aktivity, ke kterým v průběhu receptivity samic došlo.

4.4.1 Metoda time budget

Tato metoda byla založena na minutovém pozorování v průběhu celého estru každé samice. Vždy na počátku každé minuty, bylo video pozastaveno a pozorováno, kde se samice vyskytuje, s jakým konkrétním samcem a byla zaznamenána i její aktivita. Zaznamenáno bylo

číslo samice (XA 11, 12, 13, 14, 15 nebo 16), datum pozorování (od začátku do konce estru), přesná minuta (00:01:00, 00:02:00...), místo (p, k, s nebo f, přičemž p je potkan, který si mohl hrát s jiným samcem bez omezení, k je potkan, který byl v kinematicky upravené kleci, s je samec, který si mohl hrát se samcem méně hravého druhu a f je trojúhelník, kde samice byla sama) a chování, viz tabulka 6. Pokud po zastavení času nebylo zcela jasné, co přesně dělá (například zda spí, nebo se pouze nehýbe, bylo video přetočeno o 2 sekundy nazpět pro ujasnění kontextu). Pokud jde o místo a samice byla napůl ve svém trojúhelníku a napůl u samce, vždy byl vybrán úsek, ve kterém se nacházela její hlava. Dohromady bylo zkoumáno 61 hodin a 29 minut (sečtení délek receptivit všech samic), vypsáno 3695 zápisů. Zpracování těchto dat autorkou trvalo cca 12 hodin.

Tabulka 6: Time budget: aktivita samice

Activity		
n	nontouch	
ns	nontouch	sleep
t	touch	
ts	touch	sleep
tb	touch	box
tc	touch	copulation
twp	touch with play	
twk	touch with kinematic	
tws	touch with social	

Vysvětlivky:

n	samice je v jakémkoliv trojúhelníku, ale nedotýká se samců žádnou částí těla
ns	viz n + spí (za spánek je považováno, když leží a nehýbá se)
t	samice se dotýká se samcem jakoukoli částí těla (zahrnuje nos, končetiny i ocas)
ts	viz t a spánek (se samcem je v těsné blízkosti a tvoří klubíčko)
tb	samice se samcem bojuje (utvoření koule, převalování se, kousání, kopání pánevními končetinami)
tc	samice se samcem kopuluje (zahrnuje mount, intromisi i ejakulaci)
twp	samice se je ve svém trojúhelníku, ale v průlezu se nosem dotýká samce p
twk	samice se je ve svém trojúhelníku, ale v průlezu se nosem dotýká samce k
tws	samice se je ve svém trojúhelníku, ale v průlezu se nosem dotýká samce s

Pro účely následného vyhodnocení byl čas strávený samicí se samci rozdělen do čtyř základních typů chování. První, kdy je samice aktivní, ale nedotýká se samce (n), druhý, kde je samice aktivní a dotýká se samce (t+twp+twk+tws), třetí typ je samice kopulující se samcem (tc) a poslední typ se týká spánku samice v prostoru samce (ns+ts).

4.4.2 Vyhledávání počtu kopulace

Nejprve musel být nalezen počátek a konec receptivního období všech samic, viz tabulka 7. Vše bylo vyhledáno ručně. U každé samice byla vyhledána první a poslední kopulace. Ty

byly určeny dle toho, že 60 minut před první kopulací a 60 minut po poslední kopulaci již nebyla jiná zaznamenána. Bylo zaznamenáno datum, označení samice, čas začátku i konce a také označení prvního a posledního samce, se kterým samice kopulovala. Poté byly vyhledávány všechny kopulace, které byly rozlišeny do následujících kategorií.

- M, tedy mount (vzeskok), jenž se vyznačoval postavením samce na pánevní končetiny, položením hrudních končetin na záď samice a náznakem tlaku pánve.
- I, jako intromise, kdy došlo k naskočení na samici a zavedení penisu do vagíny, tlak pánve byl zakončen větším přírazem a následně si samec začal upravovat své genitálie. To vše se odehrávalo v průběhu jedné sekundy.
- E, jako ejakulace, která spočívala v delším zavedení penisu v porovnání s intromisí, závěrečným trhnutím samce a pomalým odtážením od samice s následným čištěním genitálií. Po tomto aktu vždy u samce opadl zájem o opačné pohlaví na několik minut a v tomto čase neměl snahu o jakékoliv sexuální chování.

Každá kopulace byla zaznamenána do tabulky, spolu s označením samice i samce, datem a také časem uskutečnění. Dohromady to čítá 2544 zápisů a čas strávený jejich vyhledáváním a zpracováním autorkou se pohybuje okolo 70 hodin.

Pro ověření správnosti vyhledaných kopulačních chování byla provedena shoda dvou pozorovatelů mezi autorkou práce, a doc. RNDr. Markem Špinkou, CSc. Pro ověření byly náhodně vybrány dvě hodiny záznamů, to čítalo 94 zápisů ke každému již vyhledanému času zaznamenané kopulace. U ejakulací byla shoda 100 %, u mountů a intromisí byla přes 90 %.

Tabulka 7: Receptivita samic

Date	Female	Start	End	Start male	End male
16.10.	XA 14	17:18:03	23:43:09	P	K
16.10.	XA 16	17:23:43	1:56:00	S	P
16.10.	XA 15	17:32:02	4:13:28	P	S
17.10.	XA 13	20:11:03	5:08:38	S	P
17.10.	XA 12	19:40:20	10:10:07	K	K
19.10.	XA 11	21:43:20	10:03:10	K	P

4.4.3 Statistické vyhodnocení

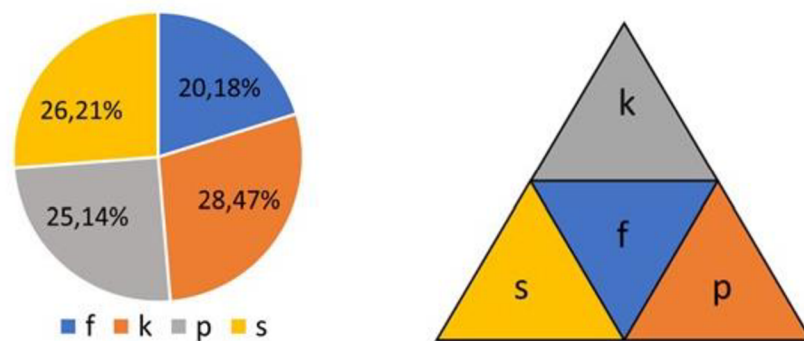
Na statistické otestování hypotéz H1, H2, H3 byly použity smíšené lineární modely (procedura proc mixed ve statistickém balíčku SAS). Pro ověření hypotézy H1 byl závislou proměnnou celkový čas strávený danou samicí s jednotlivými samci, fixním vysvětlujícím faktorem byl způsob odchovu samce (K, P nebo S) a náhodným faktorem byla identita samice. Pro modely testující hypotézu H2 byl závislou proměnnou vždy počet kopulací daného typu, kterých daný samec se samicí dosáhl, tedy jeho počet vzeskoků, intromisí a ejakulací. Fixním vysvětlujícím faktorem byl opět způsob odchovu samce a náhodným faktorem identita samice. Pro modely k ověření hypotézy H3 jsme vzali jako závislou proměnnou počet kopulací daného typu dosažený samcem a jako vysvětlující fixní proměnnou pořadí kopulace, tedy zda samec kopuloval s danou samicí jako první, druhý či třetí. I zde byla náhodnou proměnnou identita samice. Úroveň statistické signifikace jsme zvolili na úrovni $p=0,05$.

5 Výsledky

Jak již bylo výše popsáno, pro zjištění odpovědí na hypotézy byla použita metoda time budget a proběhl sběr dat o kopulacích všech samic v jejich receptivním období. Výsledky jsou rozděleny do tří bloků. První se věnuje aktivitám samic u každého samce, za použití metody time budget, druhý zjišťuje, zda odchov samce má vliv na jeho počet kopulací, za použití metody sběru dat kopulace a třetí, zda přítomnost u samce nebo počet kopulací s ním je závislá na tom, u kterého samce začne samice projevovat sexuální chování, za použití obou metod dohromady.

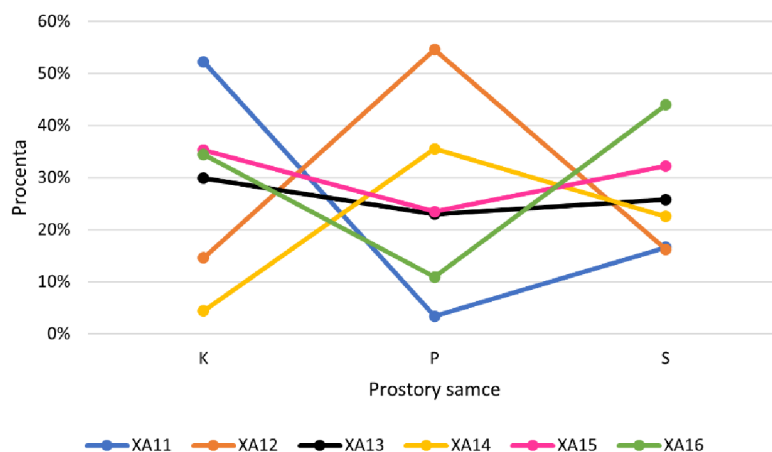
5.1 Samičí volba – čas strávený se samci

Pro statistické vyhodnocení této metody bylo nashromážděno 3695 dat. Dohromady to činilo 61 hodin a 29 minut. Zaznamenána byla veškerá aktivita samic po celkovou dobu jejich receptivity, viz tabulka 6.

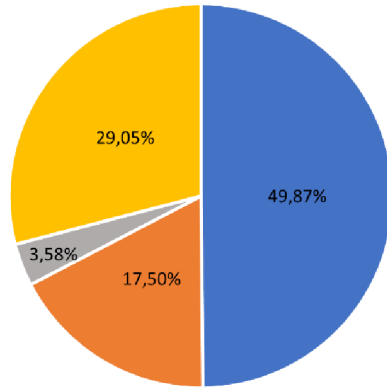


Obrázek 10: Procento strávené v jednotlivých prostorách u všech samic

Obrázek 10 ukazuje, kolik času celkem strávily všechny samice dohromady v jednotlivých prostorách arény, kde f představuje prostor pouze pro samici a s, p, k označuje samce s rozdílnou příležitostí si hrát, jak již bylo popsáno výše. Hodnoty pro dobu strávenou samicí u P samců nejsou statisticky významně odlišné, ($F_{2,10}=0,07$, $p=0,9316$), viz obrázek 11. Výsledky tedy nepotvrzují hypotézu H1, že samec, který nebyl nijak omezený při hravém chování, bude pro samici preferovanějším než ostatní samci a bude ho navštěvovat častěji.



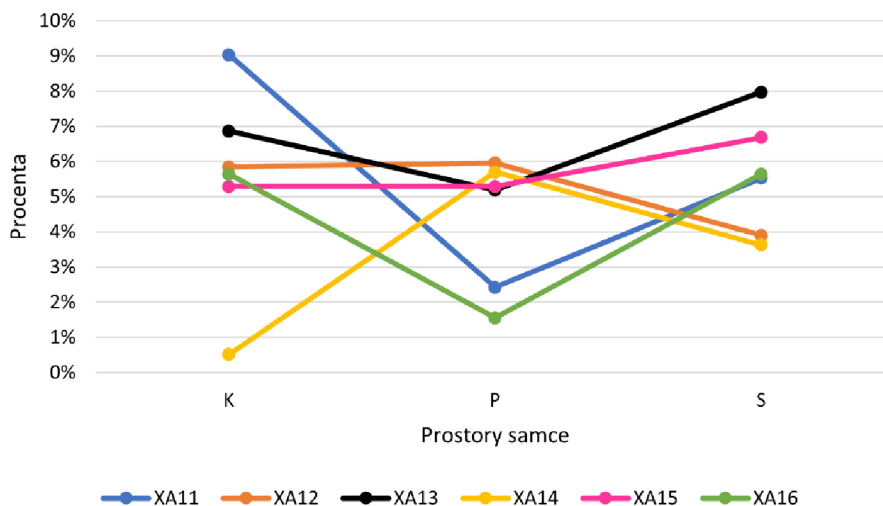
Obrázek 11: Celkové procento času stráveného samicemi u samců



■ Aktivní bez doteku ■ Aktivní s dotekem ■ Kopulace ■ Spánek

Obrázek 12: Procento strávené 4 aktivitami v přítomnosti samců

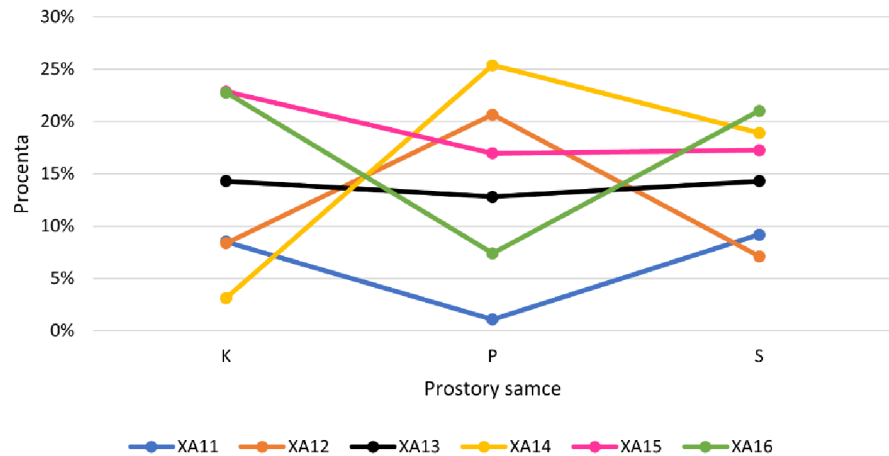
Obrázek 12 ukazuje, jak byl čas strávený samicemi se samci rozdělen mezi čtyři základní typy chování. Dohromady se jednalo o 2988 zápisů. Nejčastěji byla samice aktivní bez doteku se samci (1490), dále jsme zkoumali, zda se preference samice pro určitý typ samce projeví u některé ze tří častých typů aktivit, kterými jsou spánek (868), aktivita s dotekem (523) a kopulační chování (107).



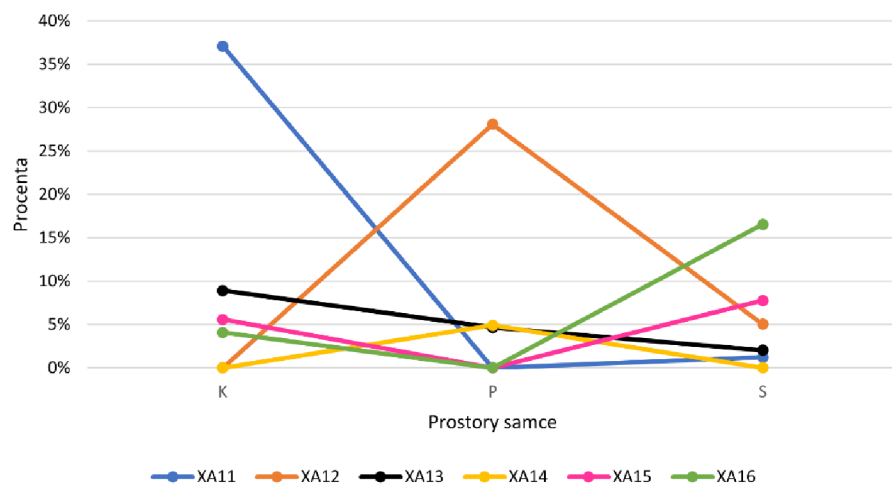
Obrázek 13: Procento trávení času samic v přítomnosti samců s dotekem

Obrázek 13 popisuje čas samic strávených aktivně s jednotlivými samci v doteku. Čas přítomnosti samice u samců s dotekem se statisticky nelišil mezi samci typu K, P, S, ($F_{2,10}=0,60$, $p=0,5650$), takže nepotvrzují hypotézu H1, že samec, který není nijak omezený při hravém chování, bude pro samici preferovanějším než ostatní samci.

Obrázek 14 zobrazuje procento času, kdy je samice aktivní v přítomnosti samců, ale nedochází k žádnému doteku. Hodnoty přítomnosti samice u samců bez doteku nejsou statisticky významně odlišné mezi samci K, P, S, ($F_{2,10}=0,05$, $p=0,9562$), nepotvrzují hypotézu H1, že samec, který není nijak omezený při hravém chování, bude pro samici preferovanějším než ostatní samci.



Obrázek 14: Procento trávení času samic v přítomnosti samců bez doteku



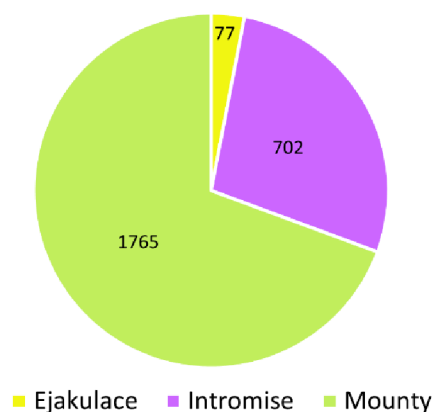
Obrázek 15: Procento trávení času spánkem samic u jednotlivých samců

Obrázek 15 se zabývá spánkem všech samic v jednotlivých prostorách samců. Je zde velká variabilita, jak můžeme vidět například u samice XA11, která má se samcem K 37,11 %, ale samice XA14 má 0,00 %. Z důvodu vysoké variability nejde lineárním způsobem spočítat statistickou významnost, ale jak lze vyčíst z grafu, ani zde se volba samice neliší mezi samci K, P, S.

Souhrnem lze říct, že smíšený lineární model neprokázal vliv způsobu odchovu samce na jeho aktivitu pro samici.

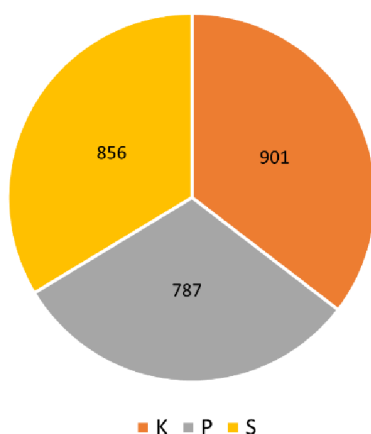
5.2 Počty kopulací

Pro statistické vyhodnocení této metody bylo nashromážděno 2544 dat. Ta zahrnovala datum, označení samice, samce, typ kopulačního chování a jeho přesný čas. Všechny následující grafy se zaměřují na hodnoty pro blok 2, tedy zda odchov samce má vliv na jeho kopulace.

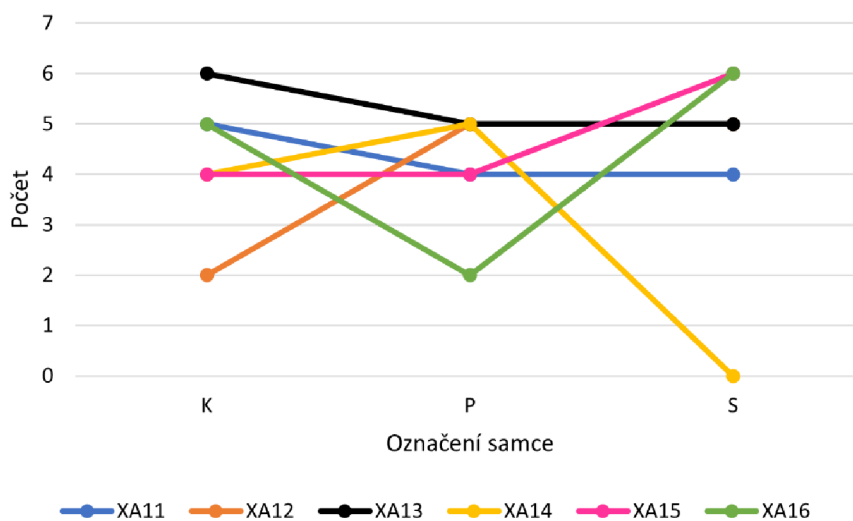


Obrázek 16: Celkový počet pro každé kopulační chování

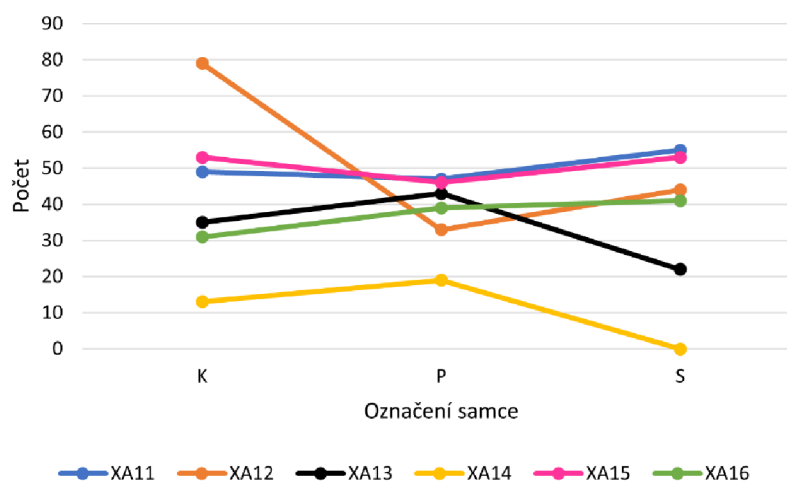
Obrázek 16 znázorňuje počet jednotlivých typů kopulací z celkového počtu 2544 kopulací. Z grafu vyplývá, že na jednu ejakulaci připadá v průměru přibližně 10 intromisí a více než 20 vzeskoků, což potvrzuje, že sexuální chování probíhá v typické struktuře popsané v dřívějších studiích. Obrázek 17 ukazuje celkový počet kopulačního chování (mountů, intromisí i ejakulací) pro tři kategorie samců.



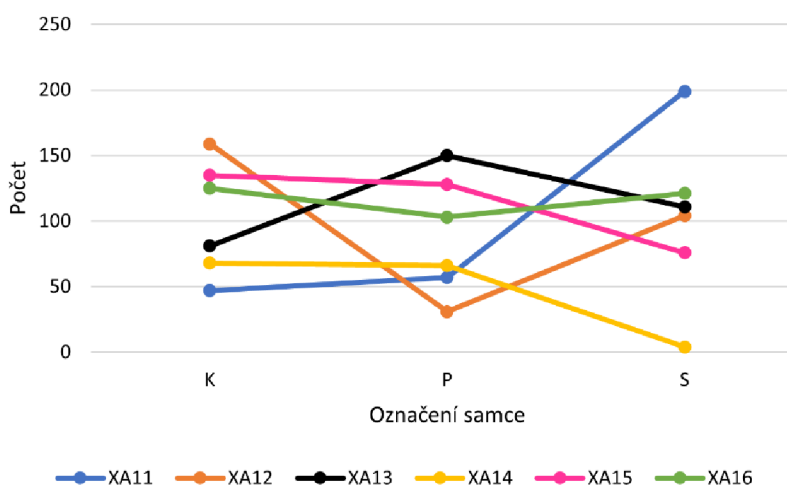
Obrázek 17: Počty všech kopulací u každého samce



Obrázek 18: Ejakulace



Obrázek 19: Intromise



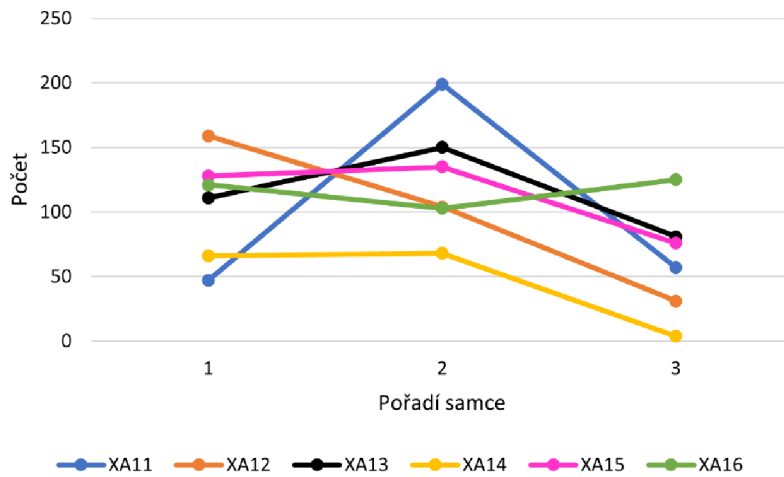
Obrázek 20: Mounty (vzeskoky)

Obrázky 18–20 znázorňují ejakulace, intromise i mounty pro každého samce se samicí v trojúhelníku. To znamená, že například samice XA11 měla se samcem K pět ejakulací a s P a S čtyři, viz obrázek 18. Také je nutno poznamenat, že samice XA12 má stejný počet ejakulací jako XA13 se samcem S, a tudíž se barvy překrývají.

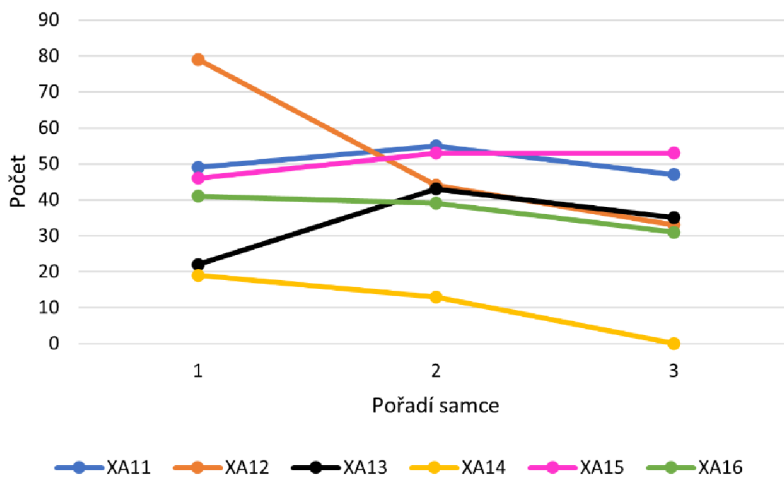
U ejakulací ($F_{2, 10}=0,02$, $p=0,9802$), intromisí ($F_{2, 10}=0,60$, $p=0,5677$) ani mountů ($F_{2, 10}=0,13$, $p=0,8766$). Smíšený lineární model neprokázal statisticky významný rozdíl mezi samci K, P, S. Tento výsledek ukazuje, že redukovaná možnost si hrát neovlivňuje negativně kopulační chování samce.

5.3 Vliv pořadí kopulace na volbu samice a kopulační chování

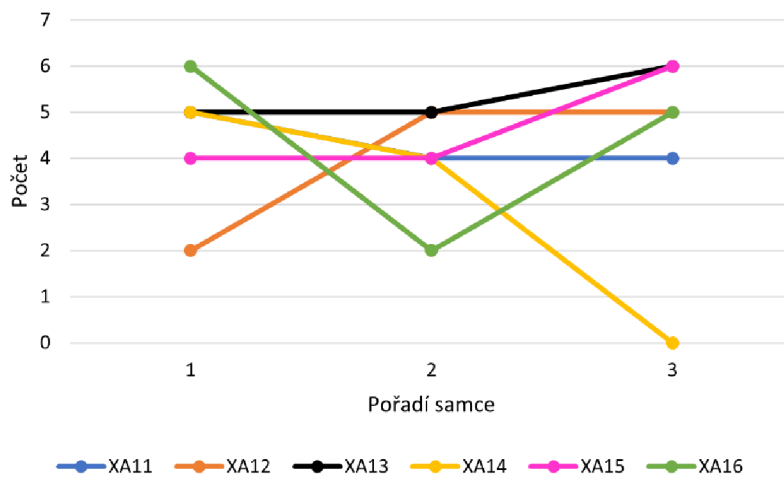
V posledním bloku výsledků byla zkoumána hypotéza H3, tedy, že počet kopulací jednotlivých samců bude ovlivněn tím, se kterým samcem bude samice kopulovat jako s prvním. Tedy například, zda má samec, který ejakuloval jako první se samicí XA11, více celkových ejakulací než samec, který ejakuloval jako třetí, tedy poslední. Také bylo spočítáno, zda má pořadí samce vliv na dobu, kterou u něj samice celkově stráví. Na obrázku 23 má samice XA11 stejný počet ejakulací s prvním samcem jako samice XA14.



Obrázek 21: Mouny (vzeskoky) dle pořadí



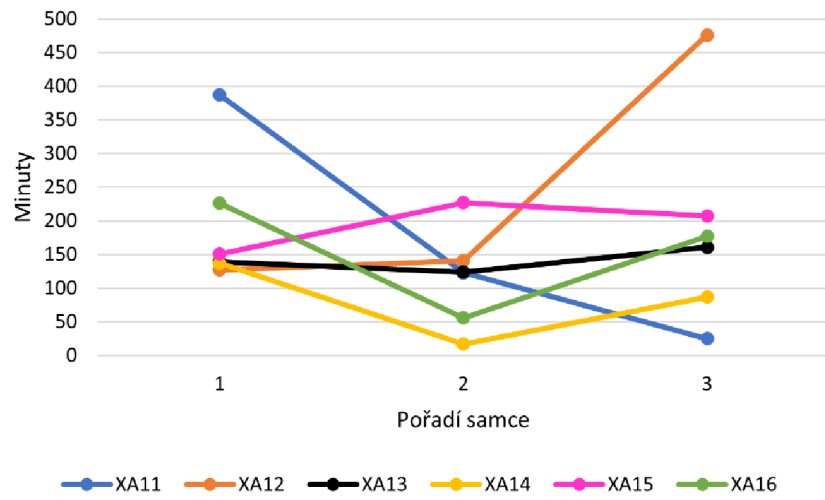
Obrázek 22: Intromise dle pořadí



Obrázek 23: Ejakulace dle pořadí

Výsledky statistické analýzy jsou pro mouny ($F_{2, 10}=3,71, p=0,0622$), intromise ($F_{2, 10}=1,14, p=0,3593$), ejakulace ($F_{2, 10}=0,14, p=0,8686$) a pro celkový čas strávený u samce

($F_{2,10}=0.90$, $p=0.4368$), viz obrázky 21–24. Smíšený lineární model tedy nezjistil vliv pořadí samců na počty intromisí a ejakulací.



Obrázek 24: Čas strávený u samce dle pořadí

6 Diskuze

Výsledky v této práci nepotvrdily ani jednu hypotézu. Smíšeným lineárním modelem nebyla nalezena žádná signifikance pro pozitivní vliv neomezeného hravého chování na atraktivitu samce pro samici ani na kvantitativní úspěšnost samce, tedy počet jeho kopulací se samicí. Zároveň je ale důležité zmínit, že tato práce pracuje se samci potkanů, kteří mají jako stresovou situaci omezenou možnost si hrát, ale nejsou při tom úplně izolováni od dalších jedinců, což může hrát důležitou roli v neshodných závěrech s ostatními studiemi, ve kterých docházelo ke stresu díky naprosté izolaci. Rozdíl může způsobovat i světelný cyklus, který je ve studiích, se kterými porovnávám naše výsledky 12:12, ale zde je poměr 14 hodin světlo a 10 hodin tma.

6.1 Volba samice – čas strávený se samci

Účelem této metody bylo zjistit, zda budou samice více preferovat a trávit více času se samcem, který vyrůstal s možností neredukované hry oproti samcům se sociálně či kinematicky upravenou hrou. Dle obrázku 10 je očividné, že samice strávily v sektorech tří různě odchovaných samců téměř stejné procento času. Žádné místo, a tedy ani samce, tak neupřednostňovala před jiným, což znamená, že nedocházelo k žádným preferencím a vyvrací se tak hypotéza H1. Samice byly po většinu času aktivní a mohly tak uskutečňovat své volby. I když měly všechny samice svůj vlastní vyhrazený prostor, strávily ve skutečnosti téměř 80 % času s některým ze tří samců čili ukazovaly tak svou aktivní volbu. Obrázek 12 ukazuje, že nejvíce byly samice aktivní bez doteku se samci, poté následoval nejčastěji spánek, aktivita samice s dotekem samců a nejmenší podíl měla samotná kopulace. Ani jedna z těchto aktivit samic nebyla pro žádného samce ovlivněna jejich odchovem. U spánku byla variabilita tak vysoká, že se ani nedala spočítat její signifikance.

Tyto výsledky se neshodují s tvrzením, že samice je dvojnásobek času v přítomnosti preferovaného samce a rychleji se k němu vrací po kopulaci (Lovell et al. 2007). Důvodem by mohlo být, že v jejich studii byly použiti sexuálně zkušení samci a samice podstoupily ovariektomii s následnou hormonální stimulací estru. Také měly samice na výběr pouze ze dvou samců, kdežto v této práci měla přístup ke třem. Navíc jejich počet samic, $n=31$, o mnoho převyšuje ten náš, $n=6$. Také se neshodneme se studií Ferreira-Nuño et al. (2005), která uvádí, že samice ($n=15$) má svého preferovaného samce, se kterým tráví nejvíce času, a čas strávený s ním je také vyšší než čas strávený v jejím odděleném prostoru, ale v každém jednotlivém testu se preferovaný samec měnil, tedy že nikdy samice nepreferovaly stejného samce jako v předchozím testu. Dále ale uvádějí, že tento samičí prostor byl menší než prostory samců. Navíc v jejich studii byli použiti potkani kmene Wistar, sexuálně zkušení samci ($n=4$) a světelný cyklus byl 12:12. Stejně tak se neshodneme ani se studií French et al. (1972), která potvrdila svou hypotézu, že samice mají sexuální preferenci. Také uvedli, že preference samce je zřetelnější při druhém estrálním cyklu. Samice trávily více času se svým preferovaným samcem a při možnosti výběru sexuálního partnera si vybíraly právě toho preferovaného. V jejich studii byly použity pouze 4 samice, které byly ovariektomovány, hormonálně stimulovány pro vyvolání estru a pohlavně zkušené, stejně jako samci ($n=2$). Všechna zvířata byla 120 dní stará.

6.2 Počty kopulací

Díky této metodě bylo zjištěno, že ani počet projevů kopulačního chování není ovlivněn odchovem samce, jak uvádí hypotéza H2. Celkový počet všech kopulací byl pro všechny samce podobný, žádný z nich nepřevyšoval ostatní, viz graf 7. Největšího celkového počtu dosáhly mounty, naopak ejakulací bylo pouze 77, viz graf 8. Navíc každý samec měl na konci receptivního období podobný počet ejakulací, viz graf 9, bez ohledu na to, zda si mohl hrát nebo ne. Studie McCormick et al. (2016) tvrdí, že samice tráví více času u samce se stresovou historií a že mezi nimi dochází k většímu počtu ejakulací než s ostatními samci. V jejich práci samice, (n=16), opět prodělaly ovariektomii. V naší studii se ale nepotvrdil vliv stresu, ve formě omezené možnosti hraní, jako zásadní či rozhodující. Naše výsledky jsou také v rozporu se studií McCormick et al. (2012), u nichž experiment naznačoval pokles sexuální výkonnosti pro samce vystavené stresu, což se projevilo malým počtem ejakulací oproti kontrolní skupině. Počet samic byl opět vyšší, (n=32). Cameron et al. (2008) říkají, že je pravděpodobný vyšší dopad stresu během dospívání na sexuální chování oproti dospělosti. V naší práci se ukončilo ovlivňování samců ve věku 66 dní a v průběhu dalších 28 dní již byly zaznamenány jejich kopulace i březost samic. Je možné, že stres z nedostatku hravého chování se mohl s vyšším věkem zmírňovat, a proto výsledky nenaznačují žádnou signifikanci, jako ve studiích, které vyvolávaly stres a provedly testování v ranějším věku. Výsledky této práce nejsou ani v souladu s Marquardt et al. (2023), kteří zjistili, že dlouhodobá nemožnost si hrát způsobila u 40 % samců úplnou absenci ejakulace. Testy, pro zjištění významu deprivace hry na sexuální chování samců, prováděli 63. a 70. den, což je dříve než v naší práci, kde sběr dat probíhal od 94. dne věku samců. Je tedy možné, že se výsledky mohou razantně lišit z důvodu větší časové prodlevy, a také proto, že u nás nedošlo k úplné izolaci.

Naše negativní výsledky jsou do značné míry překvapivé, a to z toho důvodu, že většina předchozích studií zjistila, že omezení možnosti sociální hry od odstavu do puberty, což je období, ve kterém se nejčastěji vyskytuje, negativně ovlivňuje různé aspekty sociálního chování. Oba použité způsoby omezení hry v naší studii ale byly značně intenzivní. Sociálně redukování samci (S) po celou dobu, od odstavu až do 10 týdnů věku, neměli možnost si hrát s normálně hravým partnerem a kinematicky redukování samci (K), po celou tuto dobu, neměli příležitost uskutečnit žádné z vertikálních prvků chování, které jsou jinak ve hře velmi časté (jako příklad si můžeme uvést hravý souboj s „připíchnutím“ jednoho samce druhým k podložce atd.). I přes tyto silné rozdíly v sociální zkušenosti jsme žádné rozdíly v sexuálních chování nenašli. Jedním možným vysvětlením může být, že samci byli v době mezi ukončením manipulace hry a začátkem testů v trojúhelnících, po dobu necelých dvou týdnů, umístěni v trojicích se samicí v komplexních klecích, kde měli možnost sociální interakce bez omezení. Mohlo se tedy stát, že v tomto prostředí došlo prostřednictvím hry či jiného sociálního chování ke kompenzaci předchozí deficitní zkušenosti a v následných testech v trojúhelnících se už rozdíl neprojevil.

6.3 Vliv pořadí kopulace na volbu samice a kopulační chování

Počet intromisí, ejakulací a celkový čas strávený samicemi v přítomnosti samce nebyl ovlivněn pořadím, ve kterém samci začali kopulovat, což odporuje hypotéze H3, viz grafy 22–

24. U mountu je tendence k signifikanci, ale stále jsou zde nedostatečně velké rozdíly, viz graf 21. Tyto výsledky jsou v rozporu se studií (Snoeren & Ågmo 2014), kteří uvádějí, že samice, (n=11), nejvíce kopulují s tím, koho navštíví jako prvního. Jejich studie pracovala s kmenem Wistar a opět došlo k ovariektomii. U samců potkanů, ale nebyla vyhodnocena jejich životní historie. Naše výsledky se přiklánějí k tvrzení, že by výběr mohl být i náhodný (Le Moëne & Snoeren 2017), avšak už jsou v rozporu s tím, že by měla samice zájem pouze o jednoho samce a o toho druhého vůbec. Navíc u nás probíhala kopulace u všech samců, a ne pouze v jediném preferovaném prostoru, jak uvádí zmíněná studie. I zde proběhlo u samic, (n=16), odstranění vaječnicků.

7 Závěr

- Tato práce nepotvrdila ani jednu ze svých hypotéz. Deprivace hrou se nepotvrdila jako důvod menší úspěšnosti samců v sexuálním chování, a nepotvrdila ani to, že by naopak nijak omezený samec získal výhodu nad ostatními. Žádné pořadí kopulací neovlivnilo výsledný počet mountů, intromisí či ejakulací. Zdá se, že největší vliv ve výběru sexuálního partnera měla v tomto experimentu vždy samice. Její největší výhodou byl oddělený prostor všech samců i její vlastní, kam se mohla vracet do bezpečí. Je možné, že pokud by se počet samců zmenšil nebo zvětšil, a prostředí, ve kterém byli, by nebyl nijak rozdělený, mohly by být výsledky jiné. Zároveň by pro další výzkum bylo dobré porovnávat výsledky mezi více samicemi.
- Pro lepší porovnání s dalšími studiemi by bylo záhodno použít stejné podmínky pro experiment. To se týká především světelného cyklu, počtu samců na samici, zvažování, jak bude probíhat deprivace hrou, ale také dny, ve kterých bude měření probíhat, tedy věk samců potkanů.
- Výsledky zatím naznačují, že omezení pro hru v raném věku samců potkanů není tak zásadní pro jejich sexuální chování v pozdějším věku. Pro potvrzení této domněnky je ale zapotřebí dalších výzkumů.

8 Literatura

- Ah-King M, Gowaty PA. 2016. A conceptual review of mate choice: stochastic demography, within-sex phenotypic plasticity, and individual flexibility. *Ecology and Evolution* **6**:4607–4642.
- Amos W, Worthington Wilmer J, Kokko H. 2001. Do female grey seals select genetically diverse mates? *Animal Behaviour* **62**:157–164.
- Andersson M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Andrews WW, Ojeda SR. 1981. A detailed analysis of the serum luteinizing hormone secretory profile in conscious, free-moving female rats during the time of puberty. *Endocrinology* **109**:2032–2039.
- Arakawa H. 2003. The effects of isolation rearing on open-field behavior in male rats depends on developmental stages. *Developmental Psychobiology* **43**:11–19.
- Arakawa H. 2005. Relationship between isolation rearing and social development in male rats: Effect on exploratory behavior. *Behavioral Processes* **70**:223–234.
- Arakawa H. 2007. Ontogenetic interaction between social relationships and defensive burying behavior in the rat. *Physiology & Behavior* **90**:751–759.
- Arakawa H. 2018. Ethological approach to social isolation effects in behavioral studies of laboratory rodents. *Behavioural Brain Research* **341**:98–108.
- Arnold MR, Thallon CL, Pitkofsky JA, Meerts SH. 2019. Sexual experience confers resilience to restraint stress in female rats. *Hormones and Behavior* **107**:61–66.
- Bardo MT, Bevins RA. 2000. Conditioned place preference: what does it add to our preclinical understanding of drug reward? *Psychopharmacology* **153**:31–43.
- Bermant G, Anderson L, Parkinson SR. 1969. Copulation in rats: Relations among intromission duration, frequency, and pacing. *Psychonomic Science* **17**:293–294.
- Bhasin S. 2003. Regulation of body composition by androgens. *Journal of Endocrinological Investigation* **26**:814–822.
- Birkhead TR. 1999. The role of sperm competition in reproduction. Pages 18–33 in Glover TD, Barratt ChLR, editors. *Male fertility and infertility*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Borgia G. 1985. Bower quality, number of decorations and mating success of male satin bowerbirds (*Ptilonorhynchus violaceus*): an experimental analysis. *Animal Behaviour* **33**:266–271.
- Brown RE. 1991. Effects of rearing condition, gender, and sexual experience on odor preferences and urine marking in Long-Evans rats. *Animal Learning & Behavior* **19**:18–28.

- Cameron NM, Shahrokh D, Del Corpo A, Dhir SK, Szyf M, Champagne FA, Meaney MJ. 2008. Epigenetic programming of phenotypic variations in reproductive strategies in the rat through maternal care. *Journal of Neuroendocrinology* **20**:795–801.
- Clark AS, Kelton MC, Guarraci FA, Clyons EQ. 2004. Hormonal status and test condition, but not sexual experience, modulate partner preference in female rats. *Hormones and Behavior* **45**:314–323.
- Courtiol A, Etienne L, Feron R, Godelle B, Rousset F. 2016. The Evolution of Mutual Mate Choice under Direct Benefits. *American Naturalist* **188**:521–538.
- Cronin EW Jr., Sherman PW. 1976. A resource based mating system the orange rumped honeyguide. *Living Bird* **15**:5–32.
- Dawkins R, 2006. *The Selfish Gene: 30th Anniversary Edition*. Oxford University Press, New York.
- De Castilhos J, Hermel EES, Rasia-Filho AA, Achaval M. 2010. Influence of substitutive ovarian steroids in the nuclear and cell body volumes of neurons in the posterodorsal medial amygdala of adult ovariectomized female rats. *Neuroscience Letters* **469**:19–23.
- Dougherty LR. 2020. Designing mate choice experiments. *Biological Reviews* **95**:759–781.
- Douglas LA, Varlinskaya EI, Spear LP. 2004. Rewarding Properties of Social Interactions in Adolescent and Adult Male and Female Rats: Impact of Social versus Isolate Housing of Subjects and Partners. *Developmental Psychobiology* **45**:153–162.
- Edmonds S, Zoloth SR, Adler NT. 1972. Storage of copulatory stimulation in the female rat. *Physiology & Behavior* **8**:161–164.
- Edward DA, Chapman T. 2011. The evolution and significance of male mate choice. *Trends in Ecology & Evolution* **26**:647–654.
- Edward DA. 2015. The description of mate choice. *Behavioral Ecology* **26**:301–310.
- Emlen ST, Oring LW. 1977. Ecology, Sexual Selection, and the Evolution of Mating Systems. *Science* **197**:215–223.
- Erskine MS. 1989. Solicitation Behavior in the Estrous Female Rat: A Review. *Hormones and Behavior* **23**:473–502.
- Ferreira-Nuño A, Morales-Otal A, Peredes RG, Velázquez-Moctezuma J. 2005. Sexual behavior of female rats in a multiple-partner preference test. *Hormones and Behavior* **47**:290–296.
- Frederick D, Reynolds TA, Fisher ML. 2013. The importance of female choice: Evolutionary perspectives on constraints, expressions, and variations. Pages 304–329 in Fisher ML, Garcia JR, Chang RS, editors. *Evolution's empress: Darwinian perspectives on the nature of women*. Oxford University Press, New York.
- Freeman ME. 1988. The ovarian cycle of the rat. Pages 1893–1928 in Knobil E, Neil J, editors. *Physiology of reproduction*. Raven Press Ltd, New York.

- French D, Fitzpatrick D, Law OT. 1972. Operant investigation of mating preference in female rats. *Journal of Comparative Psychology* **81**:226–232.
- Gabriel SM, Roncancio JR, Ruiz NS. 1992. Growth hormone pulsatility and the endocrine milieu during sexual maturation in male and female rats. *Neuroendocrinology* **56**:619–628.
- Gangestad SW, Simpson JA. 2000. The evolution of human mating: trade-offs and strategic pluralism. *Behavioral and Brain Sciences* **23**:573–644.
- Genn RF, Tucci SA, Thomas A, Edwards JE, File SE. 2003. Age-associated sex differences in response to food deprivation in two animal tests of anxiety. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* **27**:155–161.
- Gomendio M, Harcourt AH, Roldan ERS. 1998. Sperm competition in mammals. Pages 667–755 in Birkhead T, Møller AP, editors. *Sperm competition and sexual selection*. Academic Press, Londýn.
- Greenfield MD. 2015. Signal interactions and interference in insect choruses: singing and listening in the social environment. *Journal of Comparative Physiology A* **201**:143–154.
- Guarraci FA, Frohardt RJ. 2019. “What a Girl Wants”: What Can We Learn From Animal Models of Female Sexual Motivation? *Frontiers in Behavioral Neuroscience* **13**:216.
- Hårdling R, Gosden T, Aguilée R. 2008. Male mating constraints affect mutual mate choice: prudent male courting and sperm-limited females. *American Naturalist* **172**:259–271.
- Hebel R, Stromberg MW. 1986. *Anatomy and Embryology of the Laboratory Rat*. BioMed, Wörthsee.
- Hildén O. 1975. Breeding system of Temminck’s stint *Calidris temminckii*. *Ornis Fennica* **52**:117–146.
- Hol T, Van den Berg CL, Van Ree JM, Spruijt BM. 1999. Isolation during the play period in infancy decreases adult social interactions in rats. *Behavioral Brain Research* **100**:91–97.
- Hrdy SB. 1977. Infanticide as a primate reproductive strategy. *American Scientist* **65**:40–49.
- Chu X, Ågmo A. 2014. Sociosexual behaviours in cycling, intact female rats (*Rattus norvegicus*) housed in a seminatural environment. *Behaviour* **151**:1143–1184.
- Chu X, Ågmo A. 2015. Sociosexual behaviors of male rats (*Rattus norvegicus*) in a seminatural environment. *Journal of Comparative Psychology* **129**:132–144.
- Chu X, Ågmo A. 2019. Behavioral response is absent under the mating competition in rats (*Rattus norvegicus*). *Physiology & Behavior* **201**:184–190.
- Chu X, Guarraci FA, Ågmo A. 2015. Sociosexual behaviors and reproductive success of rats (*Rattus norvegicus*) in a seminatural environment. *Physiology & Behavior* **151**:46–54.
- Jarman PJ. 1974. The Social Organisation of Antelope in Relation to Their Ecology. *Behaviour* **48**:215–267.
- Johnson MH. 2007. *Essential Reproduction*, sixth edition. Wiley-Blackwell, New York.

- Johnston RE, Sorokin ES, Ferkin MH. 1997. Female voles discriminate males' over-marks and prefer top-scent males. *Animal Behaviour* **54**:679–690.
- Kavaliers M, Fudge MA, Colwell DD, Choleris E. 2003. Aversive and avoidance responses of female mice to the odors of males infected with an ectoparasite and the effects of prior familiarity. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **54**:423–430.
- Kokko H, Brooks R, Jennions MD, Morley J. 2003. The evolution of mate choice and mating biases. *Proceedings of the Royal Society B* **270**:653–664.
- Kokko H, Brooks R, McNamara JM, Houston AI. 2002. The sexual selection continuum. *Proceedings of the Royal Society B* **269**:1331–1340.
- Kraaijeveld-Smit FJL, Ward SJ, Temple-Smith PD, Paetkau D. 2002. Factors influencing paternity success in *Antechinus agilis*: last-male sperm precedence, timing of mating and genetic compatibility. *Journal of Evolutionary Biology* **15**:100–107.
- Kumar V, Vasudevan A, Soh LJT, Le Min Ch, Vyas A, Zewail-Foote M, Guarraci FA. 2014. Sexual Attractiveness in Male Rats Is Associated with Greater Concentration of Major Urinary Proteins. *Biology of Reproduction* **91**:1–7.
- Lack D. 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen, Londýn.
- Le Moëne O, Snoeren EM. 2017. Mate choice could be random in female rats (*Rattus norvegicus*). *Physiology & Behavior* **184**:1–5.
- Lohmiller JJ, Swing SP. 2006. Reproduction and breeding. Pages 147–162 in Suckow MA, Weisbroth SH, Franklin CL, editors. *The Laboratory Rat*, second edition. Academic Press, New York.
- Lovell JL, Diehl A, Joyce E, Cohn J, Lopez J, Guarraci FA. 2007. “Some guys have all the luck”: Mate preference influences paced-mating behavior in female rats. *Physiology & Behavior* **90**:537–544.
- Lucio RA, Rodríguez-Piedracruz V, Tlachi-López JL, García-Lorenzana M, Fernández-Guasti A. 2014. Copulation without seminal expulsion: the consequence of sexual satiation and the Coolidge effect. *Andrology* **2**:450–457.
- Lynn JCB, Cole GL. 2019. The effect of against-background contrast on female preferences for a polymorphic colour sexual signal. *Animal Behaviour* **150**:1–13.
- Marcondes FK, Miguel KJ, Melo LL, Spadari-Bratfisch RC. 2001. Estrous cycle influences the response of female rats in the elevated plus-maze test. *Physiology & Behavior* **74**:435–440.
- Marquardt AE, VanRyzin JW, Fuquen RW, McCarthy MM. 2023. Social play experience in juvenile rats is indispensable for appropriate socio-sexual behavior in adulthood in males but not females. *Frontiers in Behavioral Neuroscience* **16**:1076765.
- McClintock MK, Adler NT. 1978. The role of the female during copulation in wild and domestic Norway rats (*Rattus norvegicus*). *Behaviour* **67**:67–96.

- McClintock MK, Anisko JJ. 1982. Group mating among Norway rats: I. Sex differences in the pattern and neuroendocrine consequences of copulation. *Animal Behaviour* **30**:398–409.
- McClintock MK, Toner JP, Adler NT, Anisko JJ. 1982. Postejaculatory quiescence in female and male rats: Consequences for sperm transport during group mating. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* **96**:268–277.
- McClintock MK. 1984. Group Mating in the Domestic Rat as a Context for Sexual Selection: Consequences for the Analysis of Sexual Behavior and Neuroendocrine Responses. *Advances in the Study of Behavior* **14**:1–50.
- McCormick ChM, Cameron NM, Thompson MA, Cumming MJ, Hodges TE, Langett M. 2016. The sexual preference of female rats is influenced by males' adolescent social stress history and social status. *Hormones and Behavior* **89**:30–37.
- McCormick ChM, Green MR, Cameron NM, Nixon F, Levy MJ, Clark RA. 2012. Deficits in male sexual behavior in adulthood after social instability stress in adolescence in rats. *Hormones and Behavior* **63**:5–12.
- Meagher S, Penn DJ, Potts WK. 2000. Male-male competition magnifies inbreeding depression in wild house mice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **97**:3324–3329.
- Meerts SH, Park JH, Sekhawat R. 2016. Sexual experience modulates partner preference and mPOA nitric oxide synthase in female rats. *Behavioral Neuroscience* **130**:490–499.
- Meraz-Medina T, Hernández-González M, Bonilla-Jaime H, Guevara MA, Flores-Mancilla L, Viguera-Villaseñor RM, Arteaga-Silva M. 2017. Changes in hormonal levels associated with enforced interval copulation and anxiety in sexually inexperienced and experienced male rats. *Physiology & Behavior* **177**:74–81.
- Miller EH. 1974. Social behaviour between adult male and female new zealand fur seals, *Arctocephalus forsteri* (Lesson) during the breeding season. *Australian Journal of Zoology* **22**:155–173.
- Møller AP, Thornhill R. 1997. A meta-analysis of the heritability of developmental stability. *Journal of Evolutionary Biology* **10**:1–16.
- Moore H, Dvoráková K, Jenkins N, Breed W. 2002. Exceptional sperm cooperation in the wood mouse. *Nature* **418**:174–177.
- Munson AA, Jones C, Schraft H, Sih A. 2020. You're Just My Type: Mate Choice and Behavioral Types. *Trends in Ecology & Evolution* **35**:823–833.
- Paccola CC, Resende CG, Stumpp T, Miraglia SM, Cipriano I. 2013. The rat estrous cycle revisited: a quantitative and qualitative analysis. *Animal Reproduction* **10**:677–683.
- Parker GA. 1982. Why are there so many tiny sperm? Sperm competition and the maintenance of the two sexes. *Journal of Theoretical Biology* **96**:281–294.

- Pellis SM, Pellis VC, Himmler BT. 2014. How play makes for a more adaptable brain: A comparative and neural perspective. *American Journal of Play* **7**:73–98.
- Pellis SM, Pellis VC. 1990. Differential rates of attack, defense, and counterattack during the developmental decrease in play fighting by male and female rats. *Developmental Psychobiology* **23**:215–231.
- Pellis SM, Pellis VC. 2009. *The Playful Brain*. OneWorld Publications, Londýn.
- Pellis SM, Pellis VC. 2017. What is play fighting and what is it good for? *Learning & Behavior* **45**:355–366.
- Penn DJ. 2002. The scent of genetic compatibility: Sexual selection and the major histocompatibility complex. *Ethology* **108**:1–21.
- Piergies AMH, Hicks ME Jr., Schwartz JP, Meerts SH. 2019. Sexually experienced, but not naïve, female rats show a conditioned object preference (COP) for mating after a single training trial. *Psychology & Behavior* **198**:42–47.
- Pijlman FTA, Wolterink G, van Ree JM. 2002. Cueing unavoidable physical but not emotional stress increases long-term behavioural effects in rats. *Behavioral Brain Research* **134**:393–401.
- Pound N, Gage MJG. 2004. Prudent sperm allocation in Norway rats, *Rattus norvegicus*: a mammalian model of adaptive ejaculate adjustment. *Animal Behaviour* **68**:819–823.
- Preston BT, Stevenson IR, Pemberton JM, Wilson K. 2001. Dominant rams lose out by sperm depletion. *Nature* **409**:681–682.
- Puts DA. 2010. Beauty and the beast: Mechanisms of sexual selection in humans. *Evolution and Human Behavior* **31**:157–175.
- Rantala MJ, Vainikka A, Kortet R. 2003. The role of juvenile hormone in immune function and pheromone production trade-offs: A test of the immunocompetence handicap principle. *Proceedings of the Royal Society B* **270**:2257–2261.
- Rosenthal GG, 2017. *Mate Choice: The Evolution of Sexual Decision Making from Microbes to Humans*. Princeton University Press, Princeton.
- Sachser N, Schwartz-Weig E, Keil A, Epplen JT. 1999. Behavioural strategies, testis size, and reproductive success in two caviomorph rodents with different mating systems. *Behaviour* **136**:1203–1217.
- Schuett W, Tregenza T, Dall SRX. 2010. Sexual selection and animal personality. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* **85**:217–246.
- Schwartz NB. 1964. Acute effects of ovariectomy on pituitary LH, uterine weight, and vaginal cornification. *American Journal of Physiology* **207**:1251–1259.
- Sih A, Bell A, Johnson JCh. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution* **19**:372–378.
- Smith MS. 1980. Role of prolactin in regulating gonadotropin secretion and gonad function in female rats. *Federation Proceedings* **39**:2571–2576.

- Snoeren EMS, Ågmo A. 2014. The role of odors and ultrasonic vocalizations in female rat (*Rattus norvegicus*) partner choice. *Journal of Comparative Psychology* **128**:367–77.
- Soulsbury CD. 2010a. Genetic Patterns of Paternity and Testes Size in Mammals. *Plos One* **5**:e9581.
- Soulsbury CD. 2010b. Ovulation mode modifies paternity monopolization in mammals. *Biology Letters* **6**:39–41.
- Spornitz UM, Socin CD, Dravid AA. 1999. Estrous stage determination in rats by means of scanning electron microscopic images of uterine surface epithelium. *The Anatomical Record* **254**:116–126.
- Stockley P. 2004. Sperm competition in mammals. *Human Fertility* **7**:91–97.
- Špinko M. 1988. Different outcomes of sperm competition in right and left sides of the female reproductive tract revealed by thymidine-³H-labeled spermatozoa in the rat. *Gamete Research* **21**:313–321.
- Špinko M. 1990. The effect of time of day on sperm competition and male reproductive success in laboratory rats. *Physiology & Behavior* **47**:483–488.
- Taggart D, Breed WG, Temple-Smith PD, Purvis A, Shimmin G. 1998. Reproduction, mating strategies, and sperm competition in marsupials and monotremes. Pages 623–666 in Birkhead T, Møller A, editors. *Sperm competition and sexual selection*. Academic Press, Londýn.
- Trivers RL. 1972. Parental Investment and Sexual Selection. Pages 136–179 in Campbell B, editor. *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871–1971*. Aldine, Chicago.
- Van den Berg CL, Pijlman FTA, Koning HAM, Diergaarde L, Van Ree JM, Spruijt BM. 1999. Isolation changes the incentive value of sucrose and social behaviour in juvenile and adult rats. *Behavioural Brain Research* **106**:133–142.
- Vanderschuren LJMJ, Niesink RJM, Van Ree JM. 1997. The neurobiology of social play behavior in rats. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* **21**:309–326.
- Veselovský Z. 1992. *Chováme se jako zvířata? Panorama*, Praha.
- Veselovský Z. 2005. *Etologie, biologie chování zvířat*. Academia, Praha.
- Vom Saal FS, Finch CE, Nelson JF. 1994. Natural history and mechanism of reproductive aging in humans, laboratory rodents, and other selected vertebrates. Pages 1213–1314 in Knobil E, Neil JD, editors. *The Physiology of Reproduction*, second edition. Raven Press, New York.
- West K. 2009. *Animal Behavior: Animal Courtship*. Chelsea House, New York.
- Westwood FR. 2008. The female rat reproductive cycle: a practical histological guide to staging. *Toxicologic Pathology* **36**:375–384.
- Winland C, Bolton JL, Ford B, Jampana S, Tinker J, Frohardt RJ, Guarraci FA, Zewail-Foote M. 2012. “Nice guys finish last”: influence of mate choice on reproductive success in Long-Evans rats. *Physiology & Behavior* **105**:868–876.

- Wongwitdecha N, Marsden CA. 1996. Social isolation increases aggressive behaviour and alters the effects of diazepam in the rat social interaction test. *Behavioural Brain Research* **75**:27–32.
- Zahavi A. 1975. Mate selection—A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* **53**:205–214.
- Zewail-Foote M, Diehl A, Benson A, Lee KH, Guarraci FA. 2009. Reproductive success and mate choice in Long-Evans rats. *Physiology & Behavior* **96**:98–103.
- Zuk M, 2011. *Sex on six legs: Lessons on life, love, and language from the insect world*. Houghton Mifflin Harcourt, New York.

Seznam obrázků

Obrázek 1: Stručná struktura behaviorálního typu (zdroj: Munson et al. 2020)	13
Obrázek 2: Reprodukční strategie výběru sexuálního partnera u samic (zdroje: Andersson 1994, Kokko et al. 2002; 2003, Dawkins 2006, Frederick et al. 2013)	13
Obrázek 3: Reprodukční strategie výběru sexuálního partnera u samců (zdroje: West 2009, Frederick et al. 2013)	15
Obrázek 4: Plastová ubikace pro dva samce (zdroj: Mariia Radchenko)	29
Obrázek 5: Hrací box bez omezení (zdroj: Mariia Radchenko)	30
Obrázek 6: Kinematicky upravený box (zdroj: Mariia Radchenko)	30
Obrázek 7: Komplexní klec (zdroj: Mariia Radchenko)	31
Obrázek 8: Půdorys trianglové arény	32
Obrázek 9: Screenshot z videozáznamu, kopulující samec P5	32
Obrázek 10: Procento strávené v jednotlivých prostorách u všech samic	35
Obrázek 11: Celkové procento času stráveného samicemi u samců	35
Obrázek 12: Procento strávené 4 aktivitami v přítomnosti samců	36
Obrázek 13: Procento trávení času samic v přítomnosti samců s dotekem	36
Obrázek 14: Procento trávení času samic v přítomnosti samců bez doteku	37
Obrázek 15: Procento trávení času spánkem samic u jednotlivých samců	37
Obrázek 16: Celkový počet pro každé kopulační chování	38
Obrázek 17: Počty všech kopulací u každého samce	38
Obrázek 18: Ejakulace	38
Obrázek 19: Intromise	39
Obrázek 20: Mounty (vzeskoky)	39
Obrázek 21: Mounty (vzeskoky) dle pořadí	40
Obrázek 22: Intromise dle pořadí	40
Obrázek 23: Ejakulace dle pořadí	40
Obrázek 24: Čas strávený u samce dle pořadí	41

Seznam tabulek

Tabulka 1: Pohlavní výběr partnera (zdroje: Emlen & Oring 1977, Špinka 1988, Preston et al. 2001, Sih et al. 2004, Veselovský 2005, Dawkins 2006, Frederick et al. 2013, Munson et al. 2020)	10
Tabulka 2: Rozdíly mezi pohlavími (zdroj: Frederick et al. 2013)	11
Tabulka 3: Signály a jejich vlastnosti (zdroje: Veselovský 1992, Greenfield 2015, Rosenthal 2017, Lynn & Cole 2019, Dougherty 2020)	18
Tabulka 4: Estrální cyklus a změny na pohlavních cestách s hladinami hormonů (zdroje: Spornitz et al. 1999, Westwood 2008)	22
Tabulka 5: Kopulační chování samic a samců (zdroj: Chu et al. 2015)	23
Tabulka 6: Time budget: aktivita samice	33
Tabulka 7: Receptivita samic	34