

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra obecné zootechniky a etologie**



**Groomingové chování samců šimpanzů v závislosti na  
reprodukčním cyklu samic**

**Bakalářská práce**

**Autor práce: Martin Janouš**

**Vedoucí práce: Doc. Ing. Lukáš Jebavý, CSc.**

© 2015 ČZU v Praze

### **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Groomingové chování samců šimpanzů v závislosti na reprodukčním cyklu samic" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 16.4. 2015

---

### **Poděkování**

Rád bych touto cestou poděkoval doc. Ing. Lukáši Jebavému, CSc. za vedení mé bakalářské práce. Poděkování patří také Ing. Petře Bolechové za poskytnuté odborné materiály, cenné rady, připomínky a ochotu při zpracování bakalářské práce.

# Groomingové chování samců šimpanzů v závislosti na reprodukčním cyklu samic

## Souhrn

Bakalářská práce se zabývá sociální strukturou, reprodukčním cyklem a groomingovým chováním šimpanzů (*Pan troglodytes*), se zaměřením na grooming samců vůči samicím v závislosti na reprodukčním cyklu samic.

V sociální struktuře šimpanzů práce popisuje vztahy mezi jednotlivými pohlavími. Tyto vztahy ovlivňuje hlavně dominantní postavení konkrétních jedinců, početnost skupiny, věk jedinců a v případě vztahu mezi samci a samicemi i stupeň pohlavního cyklu samice.

Dále práce popisuje reprodukční cyklus samic, se zaměřením na pohlavní cyklus a reprodukční strategie šimpanzů. V práci je popsána délka pohlavního cyklu, doba dospívání, doba březosti a další základní informace o reprodukčním cyklu samice. Reprodukční strategie šimpanzů jsou rozdělené na několik typů. Za prvé, jsou popsány tři základní reprodukční strategie, které šimpanzi (zvláště samci) používají. Za druhé, jsou popsány individuální strategie samic a za třetí, práce popisuje některé faktory, které se také dají zahrnout do reprodukčních strategií (dominantní postavení samců a genitální tumescence u samic). Z dostupné literatury vyplývá, že šimpanzi preferují promiskuitní pářicí systém a mají většinou mnoho partnerů, čehož využívají samice pro zmatení otcovství u svých potomků.

Grooming samců v závislosti na reprodukčním cyklu samic je rozdělen na výzkumy v chovech v lidské péči a na výzkumy ve volné přírodě. Výsledky studií ukázaly, že reprodukční cyklus samic jednoznačně ovlivňuje samčí zájem o grooming samic. Tento zájem o grooming ze strany samců během různých fází reprodukčního cyklu samic je ovšem ovlivněn i jinými faktory, které je potřeba dávat do souvislostí se samičím reprodukčním cyklem. Mezi tyto faktory se dá počítat i věk samice, dominantní postavení samce, reprodukční zkušenost samice nebo počet šimpanzů ve skupině.

**Klíčová slova:** šimpanz, chování, grooming, samci, reprodukční cyklus samic

# Grooming in chimpanzee males depending on reproductive cycle of females

## Summary

The bachelor thesis discusses social structure, reproductive cycle and grooming behavior of chimpanzee (*Pan troglodytes*), with focus on grooming males to females depending on reproductive cycle of females.

The bachelor thesis describes relationships between males and females. These relationships are influenced by dominance rank of specific individuals, number of chimpanzees in a group, age of individuals and in case of relationship males to females also phase of sexual cycle of females.

Next topic, that bachelor thesis describes is reproductive cycle of females, with focus on sexual cycle and reproductive strategies of chimpanzees. In the bachelor thesis there are described length of sexual cycle, adolescence, length of pregnancy and other basic information about reproductive cycle of females. Reproductive strategies are separated on several types. Firstly, there are described three basic reproductive strategies, which chimpanzees (especially males) use. Secondly, there are described individual strategies of females and thirdly, thesis describes some factors, that can be included to reproductive strategies (dominance rank of males and genital swelling of females). From available literature result, that chimpanzees prefer promiscuous system of mating and have many sexual partners generally, which exploit females for confusing males about paternity of their offsprings.

Grooming of chimpanzee males according on reproductive cycle of females is separated on research with captive chimpanzees and on research with wild chimpanzees. The results of studies showed, that female's reproductive cycle definitely affects male's interest to groom with female's. This interest to groom females by males in various part of the reproductive cycle of females is influenced by other factors as well, which are required to get them in a context with female reproductive cycle. These factors include age of female, dominant rank of male, reproductive experiences of female or number of chimpanzees in a group.

**Keywords:** chimpanzee, behavior, grooming, males, reproductive cycle of females

# Obsah

1. Úvod .....	1
1.1. Cíl práce.....	1
2. Literární rešerše .....	2
2.1. Grooming všeobecně .....	2
2.2. Sociální struktura šimpanzích samců ( <i>Pan troglodytes</i> ) .....	2
2.2.1. Vliv početnosti skupiny na grooming šimpanzích samců ( <i>Pan troglodytes</i> ) .....	4
2.2.2. Vliv dominantního postavení na grooming šimpanzích samců ( <i>Pan troglodytes</i> ) .....	4
2.3. Sociální struktura šimpanzích samic ( <i>Pan troglodytes</i> ).....	5
2.4. Vztahy mezi samci a samicemi šimpanzů ( <i>Pan troglodytes</i> ).....	6
2.5. Reprodukční a pohlavní cyklus šimpanzů ( <i>Pan troglodytes</i> ).....	7
2.5.1. Reprodukční cyklus .....	8
2.5.2. Dospívání u šimpanzů ( <i>Pan troglodytes</i> ) a s tím spojené změny v chování.....	8
2.5.3. Pohlavní cyklus šimpanzů ( <i>Pan troglodytes</i> ).....	9
2.5.3.1 Menopauza u šimpanzích samic ( <i>Pan troglodytes</i> ).....	11
2.6. Reprodukční strategie šimpanzů ( <i>Pan troglodytes</i> ).....	12
2.6.1. Oportunistická strategie.....	12
2.6.2. Přivlastňovací chování.....	13
2.6.3. Partnerská strategie .....	14
2.6.4. Samičí volba reprodukčních partnerů .....	14
2.6.5. Vliv dominantního postavení na reprodukční úspěch šimpanzích samců ( <i>Pan troglodytes</i> ) .....	16
2.6.6. Vliv samičí genitální tumescence na otcovskou péči o potomstvo u šimpanzů ( <i>Pan troglodytes</i> ) .....	17
2.7. Groomingové chování samců šimpanzů ( <i>Pan troglodytes</i> ) v závislosti na reprodukčním cyklu samic .....	17
2.7.1. Výzkumy v chovech v lidské péči.....	17
2.7.1.1. Teorie biologického trhu .....	17
2.7.1.2. Grooming jako nástroj ke sblížení .....	18
2.7.1.3. Reprodukční zkušenost samice jako faktor pro výběr sexuálních partnerů .....	19
2.7.1.4. Grooming třetí osoby .....	21
2.7.1.5. Vliv březosti samic na sexuální chování samců.....	22
2.7.2. Výzkumy ve volné přírodě.....	23

2.7.2.1. Groomingové chování samců šimpanzů ( <i>Pan troglodytes</i> ) v závislosti na věku obou pohlaví.....	23
2.7.2.2. Zkoumání genitálií.....	24
3. Diskuze .....	25
4. Závěr .....	28
5. Seznam použité literatury .....	29

# 1. Úvod

Šimpanzi jsou endemity Afriky a patří k ohroženým druhům primátů. Žijí v početných skupinách s velmi různorodým počtem samic a samců.

Potravu šimpanzů tvoří převážně rostlinná potrava, ale potřebují pro svou obživu i živočišné bílkoviny. Ty obstarávají například lovením menších primátů, ryb nebo pojidáním hmyzu.

Manuální zručnost šimpanzů je obecně známý fakt. Šimpanzi jsou schopni řešit různé situace a v případě potřeby si vyrábět nástroje pro dosažení cílů, které si vytyčí.

Šimpanzi jsou velmi sociální tvorové, pro které jsou sociální vztahy ve skupině velmi důležité. Grooming je jedním z nástrojů, jak tyto vztahy budovat a udržovat. Nicméně groomingové chování má mnoho způsobů použití, než jen jako čistý nástroj pro budování vztahů. Například samci šimpanzů ho používají jako jeden ze způsobů, jak získat přízeň samice. Práce se zabývá tím, do jaké míry je groomingové chování samců vůči samicím závislé na reprodukčním cyklu samic.

## 1.1. Cíl práce

Cílem práce je sepsat na základě shromáždění a studia vědecké literatury literární rešerši na téma groomingové chování samců šimpanzů a posoudit jeho závislost na reprodukčním cyklu samic.



## 2. Literární rešerše

### 2.1. Grooming všeobecně

Falk (1958) popisuje grooming šimpanzů učenlivých (*Pan troglodytes* (Blumenbach, 1775)) jako pečlivé vizuální a manuální prozkoumání srsti a kůže za pomoci prstů a rozšířených rtů. Bylo zjištěno, že grooming sebe samých a vzájemný grooming jsou běžné projevy chování.

Grooming obecně pomáhá udržovat sociální vztahy ve skupinách a může být obzvláště důležitý při tvorbě a udržování aliancí (Watts, 2000a). Změna v příbuznosti, dominantní postavení a spousta dalších faktorů může mít vliv na změnu groomingových partnerů (Watts, 2000b).

Šimpanzi (*Pan troglodytes*) často provádějí grooming ve shromážděních, kde jedinci mohou být v několika řadách a vzájemně si vyměňovat partnery. Šimpanz (*Pan troglodytes*) může v jedné chvíli provádět grooming a zároveň být sám předmětem groomingu jiného šimpanze. Na rozdíl od bonobů (*Pan paniscus* Schwartz, 1929) šimpanzi (*Pan troglodytes*) tráví groomingem více času (Sakamaki, 2013).

Bylo vyvinuto spousta různých modelů pro grooming. Watts (2000b) uvádí model podle dominantního postavení. Vychází z předpokladu, že jedinci jsou přitahováni k vysoce postaveným jedincům. Avšak čas, konkurence a předchozí groomingová účast mezi vysoce postavenými jedinci může zamezit přístupu k výše postaveným šimpanzům (*Pan troglodytes*).

Slater et al. (2008) uvádějí, že grooming mezi primáty byl navržen jako strategie pro zlepšení reprodukčního úspěchu. Samec má možnost díky groomingu zvýšit vzájemnou blízkost se samicí nebo ovlivnit její volbu při výběru partnera.

### 2.2. Sociální struktura šimpanzích samců (*Pan troglodytes*)

Šimpanzí samci (*Pan troglodytes*) jsou více společenští a vykazují mnohem větší míru agresivity a složitější formu spolupráce, než samice. Samci jsou více teritoriální a kooperativně brání své území před jinými skupinami. Pokud samci mají možnost, tak se občas uchylují k zabíjení novorozených mláďat nebo i dospělých samců, aby snížili koaliční sílu sousedních skupin, což jim umožní rozšířit svoje teritorium. Hlavním přínosem

rozšiřování teritoria je větší přístup ke zdrojům, což je atraktivní pro samice (Muller et Mitani, 2005).

Williams et al. (2004) zkoumali proč šimpanzí samci (*Pan troglodytes*) brání teritorium skupiny. Vznikla otázka, jestli samci brání ostatní členy skupiny, nebo teritorium anebo oboje. Jedna z hypotéz tvrdí, že samci brání ostatní členy, a že zvyšování velikosti území zvýší i počet samic ve skupině. Williams et al. (2004) zhodnotili 18 let pozorování v Gombe a určili chování samců při setkání různých skupin a počet dospělých samic (na základě velikosti území) ve skupině. Samci byli vždy agresivní vůči samcům z jiných komunit a často napadali i dospělé samice. Hlavně ty, které nejevily sexuální zájem, byly staré nebo měly více než jedno mládě. Počet samic nebyl přímo úměrný k velikosti území. Zjištění ukazují, že samci brání teritorium pro jejich vlastní samice a chrání je před sexuálním obtěžováním od cizích samců. Zvětšování území může zvýšit atraktivnost prostředí pro přilákání více samic do skupiny, avšak není to okamžitý proces.

Samci tvoří v rámci společenství aliance, které mají vliv na dominantní postavení a pařící úspěch (Watts 2000b). V rámci samčí aliance šimpanzi provádějí vzájemný pravidelný grooming, spolupracují při neshodách s ostatními komunitami (Watts, 2000a) a v rámci skupiny soupeří o přízeň samic (Muller et Mitani, 2005). Samci ve skupinách vykazují vysokou míru filopatrie (Watts, 2000b).



Obr. 1 - grooming mezi samci (zdroj: <http://ngogochimp.commons.yale.edu/chimpanzees/>)

### **2.2.1. Vliv početnosti skupiny na grooming šimpanzích samců (*Pan troglodytes*)**

Watts zkoumal vzájemný grooming samců šimpanzů (*Pan troglodytes*) v Ngogo, v Ugandě, kde zkoumal vliv početnosti skupiny (Watts, 2000a) a dominantního postavení (Watts, 2000b). Své výsledky porovnával se skupinou šimpanzů (*Pan troglodytes*) v Mahale, v Tanzanii. Pozorovaná skupina šimpanzů (*Pan troglodytes*) je neobvykle velká a má více samců, než jiné známé skupiny. Individuální samci prováděli grooming s menší skupinou dalších samců. Dospívající samci pečovali o srst starších samců mnohem častěji, než naopak. Samci pečovali o srst samic stejně často jako naopak. V průměru měli samci v Ugandě jen o něco více samčích grooming partnerů, než v Tanzanii, kde je skupina šimpanzů (*Pan troglodytes*) podstatně menší. Avšak počet důležitých samčích groomingových partnerů byl stejný v obou komunitách. Nicméně v Ngogo byl grooming mezi důležitými partnery méně pravidelný. Watts (2000a) vyvodil závěr, že šimpanzí samci (*Pan troglodytes*) mají větší problém s loajalitou, čím více samců je ve skupině nebo v alianci.

### **2.2.2. Vliv dominantního postavení na grooming šimpanzích samců (*Pan troglodytes*)**

Watts (2000b) zkoumal i vliv dominantního postavení na grooming samců. Zjistil, že samci s vyšším postavením mají více grooming partnerů, než níže postavení samci. Groomingové chování postupovalo vzestupně podle samčího postavení. Tedy převážně samec s nižším postavením pečoval o srst samce s vyšším postavením, ale byl pozorován i grooming mezi samci s velmi malým rozdílem v postavení. Arnold et Whiten (2003) porovnali výsledky z vlastního pozorování s výsledky, které získal Watts. Svoje pozorování provedli na středně velké komunitě šimpanzů (*Pan troglodytes*) v Budongo Forest, v Ugandě. V této středně velké komunitě samci pečovali o srst stejně nebo blíže postaveným samcům. Arnold et Whiten (2003) uvedli závěr, že soutěžit o vysoce postavené grooming partnery potřebují jen samci z početnějších společenství, což pozoroval Watts (2000b), ale ne v menších skupinách, kde konkurence není příliš vysoká.

Šimpanzí samci (*Pan troglodytes*) mají různé taktiky, jak soutěžit o dominantní postavení (Foster et al., 2008). Může to být grooming, sebe prezentace nebo agrese vůči druhým. Optimální je kombinace všech tří chování, ale většina samců volí jednu taktiku,

ve které vyniká. Muller et Mitani (2005) uvádějí, že budování postavení vyžaduje značné fyziologické náklady.

Foster et al. (2008) učinili pozorování v Národním parku Gombe, v Tanzánii. Pozorovali 3 šimpanzí alfa samce (*Pan troglodytes*). Zjistili, že tendence být ochotný ke groomingu s ostatními samci se výrazně lišila. Každý alfa samec měl pořád stejné návyky při groomingu. Tyto návyky byly stejné před i poté, co samec svoje dominantní postavení získal nebo ztratil. Všichni tři samci měli tendenci provádět grooming se všemi ostatními, stejně i níže postavenými, samci stejně. Toto pozorování má jiné výsledky, než které získal Watts (2000b), kde byl grooming samců vzestupný na základě postavení.

Foster et al. (2008) uvedli domněnku, že tělesná hmotnost může hrát významnou roli při groomingu. Nejtěžší samec pečoval o srst druhých ve velmi malé míře, avšak nejlehčí samec strávil většinu času pečováním srsti druhých. Je to pravděpodobně proto, že velký a těžký samec dokáže ostatní samce zastrašit na základě fyzické síly. Malý samec musí pro dosažení vysokého postavení investovat čas a energii pro pečování o srst druhých, aby si získal potřebnou podporu od ostatních. Každý samec tedy volí jinou cestu, jak dominantního postavení dosáhnout.

### **2.3. Sociální struktura šimpanzích samic (*Pan troglodytes*)**

Šimpanzí samice (*Pan troglodytes*) obecně preferují solitérní dispergaci (Lehmann et Boesch, 2008.) Samice jsou méně společenské, než samci a tvorba vazeb mezi samicemi je vzácná (Wakefield, 2013). Mnoho studií ukázalo, že dispergační chování je méně sociální. Naproti tomu filopatrie, kterou preferují samci, je více sociální a tvoří se při ní větší sociální vazby (Lehmann et Boesch, 2009).

Lehmann et Boesch (2008; 2009) se snažili zjistit sociální vazby mezi šimpanzími samicemi (*Pan troglodytes*) v Taï Forest, na Pobřeží slonoviny. Lehmann et Boesch (2008) zkoumali rozdíly ve třech sociálních parametrech: dyadické asociace, složení skupiny a groomingové interakce. Ačkoli výsledky potvrzují, že samci jsou více sociální než samice, tak i přesto výsledky nepotvrzují, že by samice byly asociální. Samice tvořily dyadické asociace srovnatelné se smíšenými dvojčlennými asociacemi, strávily 82 % času s ostatními dospělými šimpanzi (*Pan troglodytes*) a měly srovnatelný počet grooming partnerů. Dále výsledky ukazují, že asociace samic mohou být jedny z nejsilnějších vazeb v rámci

komunity. Vazby mezi samicemi měly vliv na snížení agresivity mezi sociálními partnery (Lehmann et Boesch, 2009).

Lehmann et Boesch (2008) říkají, že šimpanzí samice (*Pan troglodytes*) v západní Africe jsou více společenské, než ve východní Africe. To potvrzuje Wakefield (2013), avšak uvádí výjimku, která byla pozorována ve východní Africe v Ngogo. Samice v Ngogo byly poměrně společenské a vykazovaly asociační preference, které přesahovaly vazby na dyadické úrovni. Samice tvořily shluky, ve kterých docházelo k více interakcím, než se očekávalo. Tato zjištění ukazují, že tvorba sociálních vztahů v rámci jednoho pohlaví není v této populaci čistě jen samčí záležitost. I samičí vztahy mohou ovlivňovat sociální strukturu ve skupině.

Langergraber et al. (2009) se zabývali sociálními vazbami mezi samicemi. Zjistili, že dyády, které tvoří samice v rámci skupiny, jsou ty nejsilnější vazby ve skupině. Nicméně vliv příbuznosti nehraje velkou roli. Tvoření dyád v rámci blízkce příbuzných jedinců (matka s dcerou, sourozenci) bylo velmi vzácné. Výsledky ukazují, že (stejně jako u samců) příbuznost samic má omezený vliv na tvorbu sociálních vztahů.

## **2.4. Vztahy mezi samci a samicemi šimpanzů (*Pan troglodytes*)**

Vztah mezi opačným pohlavím má mnoho výhod. Jedná se například o ochranu a sociální podporu. Machanda et al. (2013) pozorovali vztahy mezi samci a samicemi šimpanzů (*Pan troglodytes*). Zaměřili se převážně na složení skupiny a na grooming mezi opačným pohlavím. Zjistili, že dyadické vztahy mezi samci a samicemi jsou středně silné. Naproti tomu vztahy pouze mezi samci byly nejsilnější a vztahy pouze mezi samicemi nejslabší. Výsledky o vztahu mezi samicemi je jiný, než které získali Lehmann et Boesch (2008), kdy naopak vztahy mezi samicemi byly ty nejsilnější ve skupině. Tvoření vztahů mezi samci a samicemi není podle Machanda et al. (2013) ovlivněno samčím postavením, ale je ovlivněno především teritorialitou a reprodukčním cyklem samic. Samice v centru svého domovského území byly častěji ve skupinách se samci. Samci tvořili dyády častěji se samicemi, které byly v říji, než s těmi, které v říji nebyly. Došli k závěru, že samci a samice nevykazují přílišné známky blízkosti.

Langergraber et al. (2013) se zaměřili na sociálně-prostorové vztahy mezi samci a samicemi. Zjistili, že samci ve velkých komunitách (v Ngogo) mají tendenci spojovat

se s konkrétními samicemi. Je to pravděpodobně proto, že jedinci obou pohlaví se pohybují ve specifických oblastech daného teritoria. Samci většinou zůstávají na místech, kde zůstávají jejich matky. Tyto sociálně-prostorové vztahy zahrnovaly samce ze všech hierarchických skupin a jejich vliv na reprodukci byl tak silný, jako vliv samčího dominantního postavení. Oba tyto faktory jsou ukazatelem reprodukčního úspěchu. Langergraber et al. (2013) dospěli k závěru, že sociálně-prostorové vztahy mezi samci a samicemi mohou hrát velkou roli v reprodukčních strategiích samců. Nicméně neoslabují ani nezesilují vztah mezi dominantním postavením a reprodukčním úspěchem. To znamená, že sociálně-prostorové vztahy a dominantní postavení jsou naprosto odlišné faktory reprodukčního úspěchu.

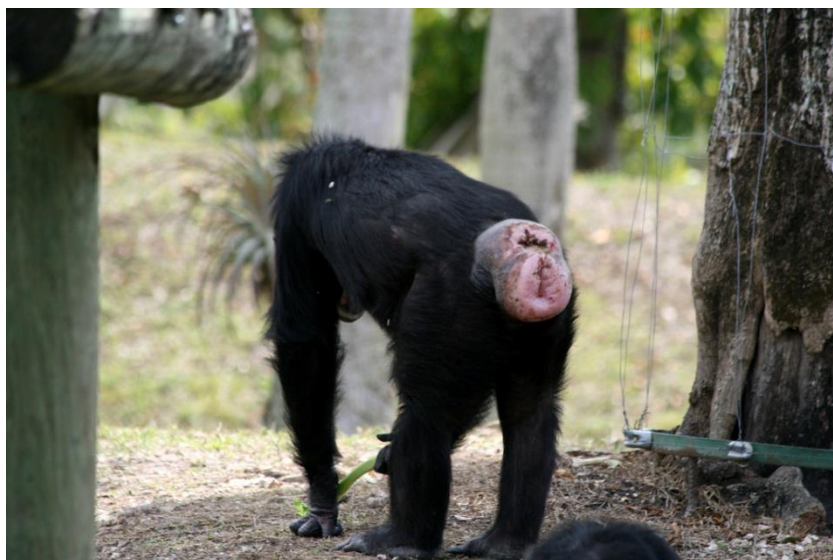
Matsumoto-Oda (1999a) provedl pozorování, při němž zjišťoval socialitu samic šimpanzů východních (*Pan troglodytes schweinfurthii* (Giglioli, 1872)) v závislosti na jejich reprodukčním stavu. Samice, které neměly pohlavní cyklus (březí, kojící nebo staré) se téměř nevyskytovaly v bisexuálních skupinách. Naproti tomu samice, které měly pravidelný pohlavní cyklus, se vyskytovaly ve skupinách se samci téměř nepřetržitě a to i v případě, že nebyly v říji. Samci se naopak pohybovali ve skupinách se samicemi, které měly největší genitální otoky. Bisexuální skupiny obsahovaly vždy více samců. Matsumoto-Oda (1999a) uvedl závěr, že samice s aktivním pohlavním cyklem jsou přitahovány do skupin s vysoce postavenými samci a obecně s velkým počtem dospělých i dospívajících samců. Samce naopak přitahují samice v říji a aktivně je vyhledávají a tvoří s nimi skupiny.

## **2.5. Reprodukční a pohlavní cyklus šimpanzů (*Pan troglodytes*)**

Podle Dixsona (2012) studie pohlavního a reprodukčního cyklu šimpanzů (*Pan troglodytes*) probíhaly intenzivně ve 30. a 40. letech 20. století a jedni z prvních vědců, kteří se touto problematikou zabývali, byli Robert Yerkes a William Young.

Yerkes et Elder (1936) popisují pohlavní cyklus jako posloupnost dějů. Můžeme zde pozorovat některé nebo všechny tyto jevy: menstruační krvácení, otok genitálií (tumescence), říji a ovulaci. Pohlavní cyklus nemusí obsahovat všechny tyto děje. Například genitální otok může nastat odděleně od menstruačního krvácení a v některých kompletních pohlavních cyklech může zcela chybět.

Yerkes et Elder (1936) uvádějí, že reprodukční cyklus se skládá z pohlavního cyklu a následujících dějů: páření, oplodnění, březost, porod, kojení a péče o potomstvo.



Obr. 2 - samice s maximální genitální tumescencí

(zdroj: <http://newenglander.smugmug.com/Travel/Florida-Miami-MetroZoo/Miami-MetroZoo-March-20-2009/i-pVqcGkX>)

### **2.5.1. Reprodukční cyklus**

Podle Mittermeiera, Rylandsa, Wilsona et al. (2013) se šimpanzi reprodukuje po celý rok. Avšak největší počet porodů se zaznamenává v období, kdy je největší dostatek potravy. Doba březosti je 230 dnů a samice rodí většinou jedno mládě, vzácně dvojčata. Mláďata jsou kojena do přibližně 4-5 let věku a po tuto dobu zůstávají s matkou a spí s ní v jejím hnízdě. Průměrná doba mezi porodem dalšího potomka je 4,6-7,2 let. Samice zůstávají plodné přibližně do 40 let věku a za délku života (přibližně 50 let) mohou mít až 9 mláďat. Nicméně pouze přibližně 30 % mláďat přežije svoje dětství.

### **2.5.2. Dospívání u šimpanzů (*Pan troglodytes*) a s tím spojené změny v chování**

Podle Pusey (1990) se samci šimpanzů (*Pan troglodytes*) dostávají do puberty okolo 9 roku života a váží mírně přes polovinu hmotnosti, než v dospělosti. Váhu dospělého jedince získávají okolo 14-15 roku života. Samci během puberty snižují svůj kontakt s matkou a začínají se spojovat s ostatními dospělými samci ve své rodné komunitě a sexuálně

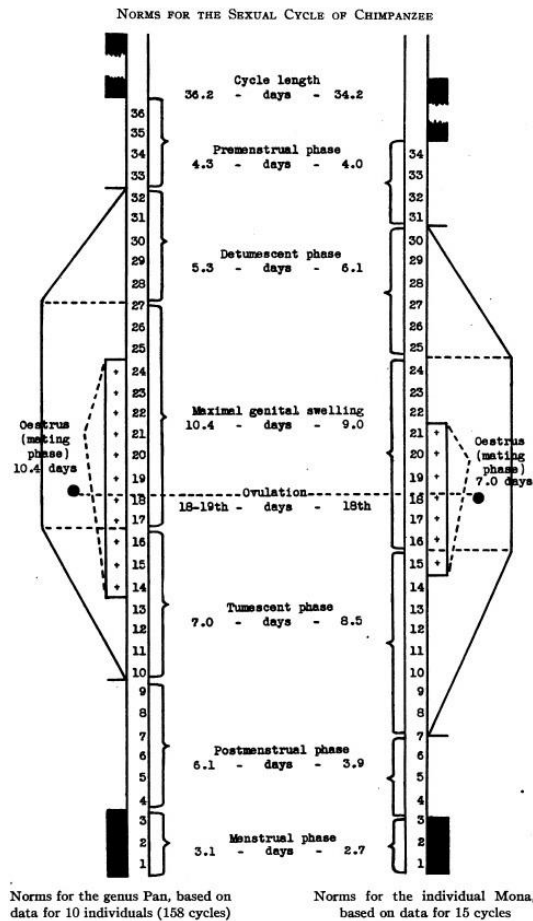
aktivními samicemi. Čím starší samci jsou, tím jsou více ostražití, pokud je během páření nablízku jiný samec. Dospělí samci jsou obecně k dospívajícím samcům agresivní.

U samic šimpanzů (*Pan troglodytes*) se začínají objevovat první malé genitální otoky okolo 8 roku života, poprvé se páří se samci okolo 10,5 roku života a mají první mládě, když jsou přibližně 12 let staré. Samice zůstávají s matkami až do první říje. Poté se spojují se samci ze své rodné komunity nebo se během říje dostanou k jiným samcům z jiných skupin. Samice nevykazují známky sexuálního chování, dokud se u nich neobjeví velký genitální otok během říje (Pusey, 1990).

### **2.5.3. Pohlavní cyklus šimpanzů (*Pan troglodytes*)**

Yerkes et Elder (1936) ve svých studiích zkoumali délku pohlavního cyklu u šimpanzů (*Pan troglodytes*). Pro tuto studii použili údaje od 10 různých samic, které dohromady měly za dobu pozorování 158 pohlavních cyklů. Zjistili, že průměrná délka pohlavního cyklu je 36,2 dní. Pohlavní cyklus rozdělili do těchto fází: menstruační fáze, postmenstruační fáze, fáze genitálního otoku a premenstruační fáze (obrázek 1). Říje probíhala přibližně mezi 14 až 24 dnem cyklu a v tuto dobu byla samice ochotná k páření. Yerkes et Elder (1936) navrhli, že ovulace nastává uprostřed pohlavního cyklu (18-19 den) a tedy, že se samice může pářit před i po ovulaci. Nicméně podle Dixson (2012) moderní studie ukazují, že ovulace nastává až později, než ve středu cyklu. Dixson (2012) říká, že maximální genitální otok nastává přibližně 9 dní před ovulací a samice by měly být pro samce sexuálně atraktivní a měly by se zapojit do páření předtím, než jsou schopny ovulace. O tom, že se maximální otok vyskytuje 9 dní před ovulací, se zmiňují již Tutin et McGennis (1981).





Obr. 3 - fáze pohlavního cyklu (zdroj: Yerkes et Elder, 1936)

Deschner et al. (2003) ve své studii zjistili, že délka trvání maximální genitální tumescence je vysoce variabilní a individuální. Výsledky jejich studie u šimpanzů ve volné přírodě ukazují, že doba maximální genitální tumescence se pohybuje mezi 6-18 dny. Ovšem stejně jako jiné studie (Dixon, 2012; Tutin et McGennis, 1981) Deschner et al. (2003) se shodují ve výsledcích, že ovulace nastává až ve druhé polovině cyklu. Podle Deschner et al (2003) ovulace nastává 7-9 dní po nástupu maximální genitální tumescence. Nicméně maximální genitální tumescence určuje jen pravděpodobnost ovulace, ale nejde podle ní přesně určit přesný čas ovulace.

Graham (1979) se zabýval délkou pohlavního cyklu u šimpanzích samic (*Pan troglodytes*) v závislosti na jejich věku. Měl k dispozici údaje o frekvencích a délce trvání cyklů od 7 samic. Většina ze samic měla pravidelný menstruační cyklus a všechny měly minimálně jeden menstruační cyklus během roku, po celou dobu jejich života. Průměrný počet pohlavních cyklů za rok u 7 šimpanzích samic (*Pan troglodytes*) byl u věkové skupiny 15-25 let 9,54 cyklů, kdy jeden pohlavní cyklus trval přibližně 32,23 dní. U stejných 7 zvířat,

kteřá byla ve věku 35 a více let, byl průměrný počet pohlavních cyklů za rok 8,6 a průměrná délka pohlavního cyklu byla 35,59 dní. Rozdíl nebyl významný, ale ukazuje se, že se délka cyklu zvyšuje s věkem samic. U pěti samic ve vyšším věku (během 52 cyklů) došlo pouze ke 2 zabřeznutím. Jedna březost skončila narozením živého mláděte ve věku 38 let samice. Druhá březost skončila narozením mrtvého mláděte ve věku 40 let samice. Výsledky ukazují, že plodnost po 35 roku věku se výrazně snižuje i přesto, že frekvence menstruačního cyklu zůstává vysoká.

Podle Matsumoto-Oda et al. (2007) se šimpanzí samice (*Pan troglodytes sweinfurthii*) vyhýbají synchronizaci říje mezi samicemi ve skupině. Svě výsledky získali dlouholetým pozorováním šimpanzích samic (*Pan troglodytes sweinfurthii*) v Mahale Mountains National Park, v Tanzánii. Dospěli k závěru, že asynchronizace říje snižuje ve skupině kompetitivní chování samic o samce. Asynchronizace říje také může snížit sexuální nátlak ze strany samců, kteří nejsou samicemi preferováni.

### **2.5.3.1 Menopauza u šimpanzích samic (*Pan troglodytes*)**

Lacreuse et al. (2008) zkoumali pohlavní cyklus u starých šimpanzích samic (*Pan troglodytes*). Podle Lacreuse et al. (2008) dnešní studie ukazují, že menopauza u šimpanzů (*Pan troglodytes*) v chovu v lidské péči nastává okolo 35-40 roku života. To je ovšem v rozporu s údaji získaných z pozorování divokých šimpanzů (*Pan troglodytes*), kdy samice jsou normálně plodné ve věku 40-44 let u všech studovaných populací. Lacreuse et al. (2008) se rozhodli ověřit výsledky vlastním pozorováním 89 samic ve věku 6-59 let v Yerkes National Primate Research Center, v Atlantě. Zaměřili se na menstruační cyklus a genitální otok. 20 ze šimpanzích samic (*Pan troglodytes*) byly ve věku okolo 39 let a stále vykazovaly pravidelný menstruační cyklus přibližně jednou za 35 dní. 3 samice byly starší 50 let a i tyto samice vykazovaly menstruační cyklus. Pouze u nejstarší samice se objevila menopauza 2 roky před její smrtí ve věku 59 let. Lacreuse et al. (2008) uvedli závěr, že menopauza se u šimpanzů vyskytuje na konci života.

Herndon et al. (2012) potvrzují, že menopauza je pozdní životní událostí u šimpanzích samic (*Pan troglodytes*). Herndon et al. (2012) říkají, že menopauza nastává okolo 50 roku, jak u šimpanzích samic (*Pan troglodytes*), tak i u žen. Nicméně jsou zde patrné rozdíly. Šimpanzí samice (*Pan troglodytes*) mohou zůstat plodné po větší část svého života, než ženy.

Nicméně zatímco u šimpanzích samic (*Pan troglodytes*) znamená menopauza prakticky konec života, žena může po menopauze žít několik dalších desítek let (Herndon et al., 2012).

## 2.6. Reprodukční strategie šimpanzů (*Pan troglodytes*)

Tutin et McGinnis (1981) uvádějí 3 reprodukční strategie šimpanzů (*Pan troglodytes schweinfurthii*), které byly pozorované u populací v Gombe National Park, v Tanzánii.

a) Oportunistická strategie, kdy neprobíhá konkurence mezi jedinci a samice v říji se páří se všemi samci z komunity.

b) Přivlastňovací chování, kdy samec tvoří se samicí v říji speciální krátkodobý vztah a může bránit ostatním níže postaveným samcům v páření s danou samicí.

c) Partnerská strategie, kdy jeden samotný dospělý samec odejde s jednou samicí od ostatních samců ze skupiny. Tím samec získá exkluzivní pářící úspěch. Samec i samice se v páru se aktivně vyhýbají ostatním členům komunity.

### 2.6.1. Oportunistická strategie

Tutin (1979) provedl pozorování šimpanzů (*Pan troglodytes schweinfurthii*) v Gombe National Park, v Tanzánii. Získal celkem 1137 záznamů o kopulaci. Přičemž 73 % kopulací proběhlo v rámci oportunistické strategie. Tutin et McGinnis (1981) dále uvádějí, že v této strategii se samice páří s 2 až 12 samci. Přičemž konkurenční boje o samici se mezi samci téměř nevyskytují. Objevily se známky sociální facilitace, když jeden samec dostal erekci v přítomnosti jiné kopulace. Poté se samec dvořil a pářil se stejnou samicí jako předešlý samec. Došlo k tomu v 37 % případů, kdy dospělý samec byl pár metrů od dvojice, která se pářila. Sociální facilitace byla mnohem pravděpodobnější, pokud oba samci byli sourozenci. V takovém případě byla pozorována sociální facilitace u 64 % kopulací, kdy se bratři pářili se stejnou samicí v rychlém sledu za sebou.

Tutin et McGinnis (1981) říkají, že samci v oportunistické strategii vykazují žádné nebo malé konkurenční chování a v některých případech se dokonce ukázalo, že si samci vzájemně pomáhají při získávání přízně samic.

## 2.6.2. Přivlastňovací chování

V pozorování, které provedl Tutin (1979) 25 % z 1137 kopulací bylo provedeno při přivlastňovacím chování.

Podle Tutin et McGinnis (1981) se přivlastňovací chování vyskytuje u samců převážně v souvislosti se samicemi v říji. Jen vzácně se u samců objevuje přivlastňovací chování, pokud samice není v říji. Tutin et McGinnis (1981) do pozorování přivlastňovacího chování počítali jen ty samce, kteří věnovali zvláštní pozornost samici více, než hodinu. Tato pozornost byla často za hranicemi běžného projevu námluv. To se projevilo dotěrným pronásledováním samice, jejím stálým pozorováním a čekáním na ní. Dále také samec aktivně přerušoval kopulace s danou samicí a jinými samci.

Tutin et McGinnis (1981) zjistili, že bratři si vzájemně pomáhají a společně brání jednu samici od nátlaku jiných samců. Nejvyšší frekvence přivlastňovacího chování byla pozorována 2 dny před ovulací samice. Samci, kteří vykazovali známky přivlastňovacího chování, dokázali přerušit až 70 pokusů o kopulaci s danou samicí. Uplatňuje se zde dominantní postavení samců. Každý samec úspěšně přerušil kopulaci jiných samců, kteří byli níže postavení, než on sám. Naopak to neplatilo.

Tutin et McGinnis (1981) pozorovali nejvíce postaveného samce v komunitě. Dospěli k názoru, že pro něj je přivlastňovací chování nejvýhodnější, protože přerušil všechny kopulační pokusy od jiných samců. Alfa samec si vždy vybíral samici s největším genitálním otokem, ke které se choval majetnický. Pokud byl alfa samec nucen volit mezi dvěma samicemi, které byly současně v říji, vždy si zvolil starší samici.

Deschner et al. (2004) naopak říkají, že si alfa samec (v případě, že má na výběr) volí samici, která je v nejplodnější fázi svého cyklu, než že by se striktně rozhodoval podle velikosti genitální tumescence.

Tutin et McGinnis (1981) vyvodili závěr, že přivlastňovací chování je výhodné především pro vysoce postavené samce. Dominantní samec je schopný udržet exkluzivní přístup k samici a aktivně brání samici před kopulací s jinými samci. Pokud se objeví přivlastňovací chování u jiných, níže postavených, samců, tak to může být prekurzorem k vytvoření partnerství. Samec pak zůstává blízko u samice a při nejbližší příležitosti se začne chovat podle partnerské strategie.

### 2.6.3. Partnerská strategie

Tutin (1979) pozoroval ve své studii pouze 2 % kopulací z 1137, která se vyznačovala prvky partnerské strategie.

Tutin et McGinnis (1981) říkají, že stejně jako přivlastňovací chování, tak i partnerská strategie se vyskytuje zejména v souvislosti s říjí samic. Samec udržuje blízký vztah se samicí, přičemž se snaží sobecky odvést samici ze sociální skupiny. Jakmile jsou sami, tak se pár snaží být co nejtišší a snaží se vyhýbat ostatním šimpanzům (*Pan troglodytes schweinfurthii*). To vede k tomu, že pár se pohybuje na kraji teritoria nebo dokonce mimo území skupiny.

Tutin et McGinnis (1981) uvádějí, že samice, které měly největší genitální otok, byly pronásledovány nejvíce, což znamená, že bylo pro jednoho samce velmi těžké odvést je ze skupiny. Pokud samec, který měl v úmyslu odvést vybranou samici od skupiny, viděl, že se jiný dospělý samec vzdaluje, neprodleně začal vést samici opačným směrem. I když samec dělá první krok při odvádění samice, stejně musí samice spolupracovat (tedy nebýt hlučná a následovat samce), aby byla partnerská strategie úspěšná.

### 2.6.4. Samičí volba reprodukčních partnerů

Matsumoto-Oda (1999b) pozoroval samice šimpanzů (*Pan troglodytes schweinfurthii*) v Mahale Mountains National Park, v Tanzánii. Zjistil, že pro samice v Tanzánii je nejčastější oportunistická reprodukční strategie. Samice se při uplatnění této strategie pářily promiskuitně, nikoli však náhodně. Matsumoto-Oda (1999b) v průběhu jednoho roku pozoroval 6 samic, které vykazovaly pravidelný tumescenční cyklus. V průběhu pozorování došlo celkem k 169 oportunistickým kopulacím. Čím více samice byla v pokročilejších dnech říje, tím více se samice pářila s více různými samci. Nicméně počet potencionálních partnerů se za dobu říje nezvyšoval. Matsumoto-Oda (1999b) zjistil, že námluvy dospělých samců byly úspěšnější, než námluvy dospívajících samců. Na začátku říje se samice pářily s téměř všemi samci. Avšak během pozdější fáze říje (kdy se očekává, že pravděpodobnost oplození bude nejvyšší) se samice opakovaně pářily pouze s vysoce postavenými dospělými samci. Matsumoto-Oda (1999b) svoje pozorování shrnul s tím, že se samice snaží cíleně získat vysoce postavené samce, jako otce svých potomků.

Watts (2007) také pozoroval, že se samice šimpanzů (*Pan troglodytes*) páří častěji těsně před ovulací. To potvrzuje i Nishida (1997).

Ve svém pozorování v Ngogo Watts (2007) zjistil, že průměrný počet samců, kteří se páří se samicí během říje je 28-38 samců. To je velký rozdíl oproti údajům, které uvádějí Tutin et Mitani (1981). Říkají, že se samice při oportunistické strategii páří s 2 až 12 samci.

Watts (2007) uvádí, že v jeho pozorování (v Ngogo) byl velký počet kopulací, než v jiných menších komunitách, kde je menší počet potenciálních partnerů pro samice. Nejvyšší počet kopulací u jedné samice za jednu říji byl 439 kopulací. Skupina v Ngogo je jedna z největších pozorovaných skupin, a tak je pro samice nutné, aby svá mláďata chránila před infanticidou. Proto se samice páří s velkým počtem samců. Avšak Watts (2007) říká, že se při pozorování žádná samice nepáří se všemi dostupnými samci. Samice se také brání před infanticidou tím, že se u nich objevuje genitální tumescence a chovají se jako by byly v říji i během období, kdy jsou březí.

Nishida (1997) pozoroval aktivní zapojení samic do výběru sexuálních partnerů. Samice většinou kontrolovaly erekci samců. Pokud samec v přítomnosti samice dostal erekci, tak samice začala s námluvami. Samice se většinou zajímaly o erekci u mladých, vysoce postavených, samců. V případě nezájmu samce o páření samice vykazovaly frustrované chování, které se projevovalo bušením a rozčilováním se samice.

Nishida (1997) ve své studii uvádí, že samice mají občas strach ze samců. Pokud se blíží samec, ze kterého má samice strach, tak začne od něj utíkat směrem k dominantně postavenému samci a dělá při útěku grimasy a vydává hlasité vřeštění, zřejmě, aby upoutala pozornost dominantního samce, od kterého chce pomoci. Stejně chování, kdy samice přivolává dominantního samce na pomoc Nishida (1997) pozoroval i v případě přímé agrese ze strany samce vůči samici. Čím byl samec agresivnější, tím více samice křičela. Intenzita křiku byla přímo úměrná počtu samců, kteří přišli samici na pomoc. Většinou se k agresi uchylovali starší samci, kteří byli samicemi odmítáni při pokusu o páření.

### **2.6.5. Vliv dominantního postavení na reprodukční úspěch šimpanzích samců (*Pan troglodytes*)**

Wroblewski et al. (2009) se zabývali reprodukčním úspěchem samců šimpanzů (*Pan troglodytes schweinfurthii*) ve volné přírodě, na základě jejich dominantního postavení. Svoji studii provedli v Gombe National Park, v Tanzánii. Teorie předpokládá, že vysoce postavení samci mají mít větší přístup k samicím. Nicméně je těžké toto ověřovat na divoce žijících populacích, kde se uplatňuje zejména promiskuitní pářicí systém (Wroblewski et al., 2009).

Wroblewski et al. (2009) určili otcovství pro 34 mláďat v průběhu 22 let. Na základě výsledků vyhodnotili, že mladší samci měli větší reprodukční úspěch a níže postavení samci zplodili více potomků, než se předpokládalo. Níže postavení samci měli většinou potomka s mladšími, méně atraktivními samicemi. Níže postavení samci také preferovali partnerskou strategii více, než dominantní jedinci.

Wroblewski et al. (2009) na závěr uvedli, že dominantní postavení šimpanzích samců (*Pan troglodytes schweinfurthii*) ovlivňuje reprodukční úspěch samců. Nicméně další faktory (jako výběr partnera nebo alternativní samčí strategie) mohou dát šanci i níže postaveným samcům se zapojit do reprodukce.

Klinkova et al. (2005) zkoumali také vliv dominantního postavení u šimpanzích samců (*Pan troglodytes*), avšak v lidské péči. Zaměřili se převážně na testy otcovství a na obecné pozorování počtu kopulací jednotlivých samců. Klinkova et al. (2005) pozorovali, že dominantnější samci ze skupiny se paří nejčastěji. Objevovala se i agrese mezi samci během období největší genitální tumescence u samic. Samice se většinou pářily s výše postavenými samci, a tak potvrdily, že si vybírají partnera podle postavení. Avšak celkově nejevily téměř zájem se sami pokoušet o páření se samci. Testy otcovství po 13 letech studie ukázaly, že alfa samec byl otcem 65 % potomků.

Klinkova et al. (2005) došli k závěru, že dominantní postavení je velmi důležitý činitel pářicího a reprodukčního úspěchu pro šimpanze (*Pan troglodytes*) v lidské péči. Naopak samičí volba partnera má malý význam pro reprodukční úspěch šimpanzů (*Pan troglodytes*) v lidské péči.

## **2.6.6. Vliv samičí genitální tumescence na otcovskou péči o potomstvo u šimpanzů (*Pan troglodytes*)**

Alberts et Fitzpatrick (2012) říkají, že přehnaně velké samičí genitální otoky u primátů vyvolávají u samců dostatečnou a kvalitní péči o mláďata. Genitální tumescence samic ovšem dovoluje samicím mást samce, kteří si poté nemohou být jistí, jestli je mládě jejich vlastní. Samice také může pomocí genitální tumescence ujistit konkrétního samce o jeho otcovství. Alberts et Fitzpatrick (2012) uvádějí, že právě určování otcovství je jedna z klíčových funkcí genitální tumescence u samic. Nejvyšší otcovská péče je u druhů, u kterých velká genitální tumescence samic signalizuje nejvyšší pravděpodobnost početí a samci mohou monopolizovat samice v době nejvyšší pravděpodobnosti početí (Alberts et Fitzpatrick, 2012), což šimpanzi (*Pan troglodytes*) splňují. Samice si volí, jestli budou otcovství skrývat nebo dají jednomu samci jasně najevo, že je potomek jeho, v závislosti na momentálních sociálních situacích (Alberts et Fitzpatrick, 2012).

## **2.7. Groomingové chování samců šimpanzů (*Pan troglodytes*) v závislosti na reprodukčním cyklu samic**

### **2.7.1. Výzkumy v chovech v lidské péči**

#### **2.7.1.1. Teorie biologického trhu**

Koyama et al. (2012) se zabývali groomingem samců a zjišťovali jeho závislost na reprodukčním cyklu samic. Grooming zkoumali jako službu, kterou šimpanzi (*Pan troglodytes*) mění za jiné služby nebo komodity. Předpokládali, že samci poskytují grooming samicím jako úplatek, aby samice byly svolné k páření. Své pozorování provedli u šimpanzů (*Pan troglodytes*) v lidské péči v Chester Zoo, ve Velké Británii.

Koyama et al. (2012) zjistili, že samci pečovali o srst samic více, když se u samic objevila genitální tumescence, než když samice tumescenci neměly. Samci obecně prováděli grooming více, než samice. Avšak když už se samice rozhodly pro grooming samců, tak většinou jen když se u nich neobjevovala genitální tumescence. Vzájemný grooming mezi oběma pohlavími se objevoval převážně jen, když samice měla absenci genitálního otoku.



Pokud samice byla ve fázi genitální tumescence, tak pro samce byla pouze svolnost k páření jediná služba, kterou za grooming požadovali. Tedy nejevili zájem o podporu ze strany samic, grooming od samic nebo snížení agrese ze strany samic vůči samcům (Koyama et al., 2012).

Koyama et al. (2012) určili 2 hlavní faktory, které ovlivňují grooming samců vůči samicím. Jedná se o plodnost samice a dominantní postavení samce. Samci si často vybírali ke groomingu samice, které už měly dříve nějakého potomka. Níže postavení samci věnovali více času groomingu samic, než výše postavení samci.

Koyama et al. (2012) uvedli domněnku, že podle biologického trhu, by s nabídkou měla klesat poptávka. Tedy, že čím více samic ve fázi maximální genitální tumescence je k dispozici, tím méně budou mít samci zájem provádět grooming se samicemi. Výsledky pozorování Koyama et al. (2012) tuto domněnku potvrdily.

Koyama et al. (2012) na závěr uvedli, že šimpanzi (*Pan troglodytes*) mají schopnost přizpůsobit se podle aktuálního biologického trhu. I přesto, že zkoumaná skupina šimpanzů (*Pan troglodytes*) byla pozorována v lidské péči, tak samice nebyly dominantními samci nuceny k páření.

### **2.7.1.2. Grooming jako nástroj ke sblížení**

Hemelrijk et al. (1992) provedli studii v Burgers' Zoo, v Nizozemsku. Snažili se zjistit, jestli samci šimpanzů (*Pan troglodytes*) mají větší tendenci ke groomingu se samicemi, se kterými se nejvíce páří.

Hemelrijk et al. (1992) našli souvislost mezi groomingem a zájmem samců o samice. Samci prováděli groomingové chování častěji se samicemi, které nejvíce preferovali a nejvíce se s nimi pářili. Ovšem pokud samice nebyly na vrcholu pohlavního cyklu, tak samci o grooming nejevili zájem, nepodporovali je a ani se s nimi nedělili o jídlo. Ani samy samice nejevily zájem jíst ze stejných krmných míst jako samci, se kterými kopulovaly nejvíce.

Hemelrijk et al. (1992) také pozorovali, že samice získávají od samců malou podporu během vrcholu pohlavního cyklu. Spíše se zdálo, že během vrcholu pohlavního cyklu měly samice podstatně více konfliktů se samci, než když byly v jiné fázi cyklu.

Podle studie Hemelrijk et al. (1992) frekvence kopulací neměla souvislost s dominantním postavením samce nebo s postavením samice, popřípadě jejím věkem.

Kromě toho výsledky neukázaly, že by samci výrazně řešili, jestli se páří se samicí, která ještě neměla mládě nebo se samicí, která už měla nějaká mlád'ata.

Hemelrijk et al. (1992) navrhli, že grooming je nástroj pro sblížení, který zmírňuje samčí tendenci být agresivní a zároveň snižuje samičí tendenci prchat.

### **2.7.1.3. Reprodukční zkušenost samice jako faktor pro výběr sexuálních partnerů**

Proctor et al. (2011) říkají, že pářící preference šimpanzích samců (*Pan troglodytes*) v dnešní době naznačují, že šimpanzi (*Pan troglodytes*) preferují starší samice, které už měly minimálně jednoho potomka. To je podle Proctor et al. (2011) v rozporu s některými modely chování, které předpokládají, že šimpanzi (*Pan troglodytes*) se páří promiskuitně a nechtějí mít téměř žádné náklady při přístupu k páření. Tedy by neměli mít preference při výběru partnera a pářit se všemi samicemi bez rozdílu.

K determinaci samčích preferencí Proctor et al. (2011) použili groomingové chování samců směrem k samicím. Pro studii si zvolili 6 šimpanzích skupin v Michale E. Keeling Center for Comparative Medicine and Research, v Texasu. Zjistili, že samčí výběr samic souvisí s plodností samice, jejím věkem a její paritou. Počet mlád'at, která zůstala ve skupině, od konkrétní samice, se ukázal jako důležitý faktor ve studii.

Proctor et al. (2011) říkají, že u samic se dominantní postavení získává především s věkem. Tedy čím je samice starší tím má většinou vyšší postavení ve skupině.

Proctor et al. (2011) zkoumali věk a paritu na každé úrovni plodnosti (podle genitální tumescence). Pro groomingové chování samců se ukázala parita samic s malou genitální tumescencí jako významný faktor. Samci měli největší zájem provádět grooming (pokud byla malá tumescence u samic) se samicemi s vysokou paritou, tedy samicemi, které měly nejvíce mlád'at. Následoval zájem o samice, které měly jedno mládě a jako poslední samci jevíli zájem o samice, které mládě neměly. Průměrný věk samic, o které samci měli zájem při malé genitální tumescenci, byl mírně přes 20 let, tedy se jednalo o samice na vrcholu reprodukční aktivity.

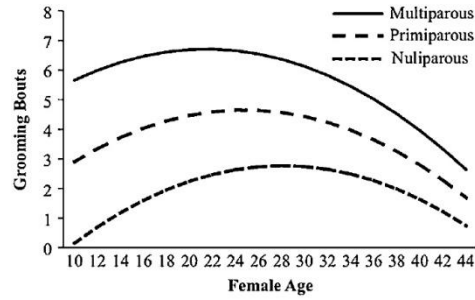


Fig. 1. During periods of minimal fertility, males preferred to groom females with greater parity over those who had fewer offspring. Within each level of parity, males spent the most time grooming females who were in their peak reproductive years.

Obr. 4 - zájem samců o samice v nejnižší fázi pohlavního cyklu (zdroj: Proctor et al., 2011)

Pro samice s maximální genitální tumescencí se ukázaly významné 2 faktory, a sice věk a počet mláďat žijící se samicí ve skupině. Samice s jedním a více mláďaty (při maximální genitální tumescenci) byly předmětem groomingu samců nejvíce a groomingové chování samců se zvyšovalo s věkem samice. Naopak samice, které neměly potomky, byly předmětem groomingu nejméně a na rozdíl od paritních samic, se nevyskytoval zvýšený nárůst zájmu o grooming ze strany samců s přibývajícím věkem samice.

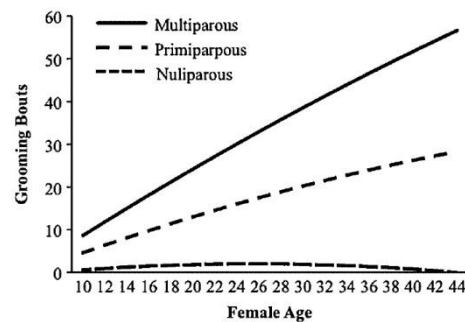


Fig. 2. During the highest fertility periods, as measured by the estrous cycle, males preferred to groom females with greater parity; but in this case, the frequency of grooming increased linearly with increasing female age. Males rarely groomed females with no offspring in the group, regardless of age.

Obr. 5 - zájem samců o samice na vrcholu pohlavního cyklu (zdroj: Proctor et al., 2011)

Při středně velké genitální tumescenci Proctor et al. (2011) nepozorovali žádné ovlivnění groomingového chování samců danými 3 faktory.

Staré samice měly stejnou frekvenci cyklu tumescence, jako mladé samice. Nicméně pokud byly ze studie vyloučeny nedospělé samice, které ještě nejevily známky genitální tumescence, tak mladé samice vykazovaly větší frekvenci genitální tumescence. Proto, kdyby si samci vybíraly samice pro grooming jen na základě genitální tumescence, tak by pravděpodobně volili mladší samice (Proctor et al., 2011).

Proctor et al. (2011) se domnívají, že pro šimpanzí samce (*Pan troglodytes*) jsou mnohem důležitější biologické faktory samice (věk, plodnost), než sociální postavení samice.

Podle Proctor et al. (2011) z výsledků vyplývá, že se grooming dá v souvislosti s reprodukčním cyklem samic využít dvojnásobným způsobem.

Za prvé, šimpanzí samci (*Pan troglodytes*) mohou grooming vůči samicím použít jako dlouhodobou investiční strategii. Proto podle Proctor et al. (2011) se samci věnují péči o samice, které jsou v nejlepších reprodukčních letech, během období nejmenší plodnosti. Jedná se vlastně o přípravu samic, se kterými se samec pravděpodobně bude pářit v budoucnu.

Za druhé, se dá grooming použít jako strategie pro okamžitý přístup k samici. To Proctor et al. (2011) pozorovali u samic, které byly v nejvyšší fázi cyklu (při maximální genitální tumescenci). Samci v tuto dobu preferovali starší zkušenější samice, které měly už několik mláďat.

#### **2.7.1.4. Grooming třetí osoby**

Russell (2010) v Chester Zoo, ve Velké Británii, zkoumal groomingové interakce mezi šimpanzi (*Pan troglodytes*). Konkrétně ho zaujal případ dospělé samice a její dcery. Dcera byla tělesně postižená. Měla poruchy motoriky a nebyla tedy schopna efektivně provádět grooming. Proto byla nejméně populární grooming partner ve skupině. Nicméně zájem provádět grooming s touto postiženou dcerou se zdál vyšší, když její matka vykazovala genitální tumescenci.

Russell (2010) zvolil 5 samců, které pozoroval, jak se chovají k této matce s dcerou. Rozhodl se prověřit, jestli genitální tumescence matky opravdu ovlivňuje groomingové chování samců vůči této postižené dceři. Dále, jak moc je důležitá sociální vazba mezi konkrétním samcem a touto samicí (matka postižené dcery). A jako poslední se rozhodl zjistit, co dělá matka, zatímco samec pečuje o srst postižené dceři.

2 samci vykazovali podstatně větší zájem o grooming postižené dcery, když její matka měla genitální tumescenci. U ostatních 3 samců se zájem zvýšil jen minimálně anebo vůbec. Matka byla přítomna téměř u všech groomingových interakcí mezi dcerou a samci. Nicméně do nich nijak nezasahovala.

Čím silnější byl vztah mezi konkrétním samcem a matkou postižené dcery, tím daný samec jevil menší zájem o grooming dcery. Je to zřejmě převážně proto, že samci, kteří mají lepší vztah s matkou této postižené dcery, mají přímý přístup k samici, a tedy nemusí vynakládat větší úsilí pro získání zájmu. Naopak samci, se kterými samice neměla dobrý vztah, se snažili o grooming dcery podstatně více, než ostatní a zvláště pokud byla nablízku matka postižené dcery.

Russell (2010) vyvodil závěr, že samci prováděli grooming postižené dcery ze 2 důvodů. Za prvé, chtěli mít nějakou záminku, aby mohli být nablízku samice při genitální tumescenci. Za druhé, samci se mohli snažit nějakým způsobem uplatit samici, aby si získali její pozornost, k čemuž použili grooming vůči postižené dceři. Samci tedy mohli očekávat odměnu v podobě přístupu k páření za to, že byli velkorysí k postižené dceři, o kterou se normálně jiní samci nezajímali.

#### **2.7.1.5. Vliv březosti samic na sexuální chování samců**

Wallis (1982) se snažil zjistit vliv březosti na sexuální chování samců a samic šimpanzů (*Pan troglodytes*) v lidské péči. Porovnával výsledky březích samic se samicemi, které nebyly březí a vykazovaly normální pohlavní cyklus. Stanovil pozorování 3 druhů chování: samičí proceptivita (zájem samic o páření se samci), atraktivita (zájem samců o samice) a reciprocita (určeno pozitivním reagováním samice na sexuální podněty samce).

Podle výsledků, které získal Wallis (1982) genitální tumescence samic zvyšuje proceptivitu a atraktivitu, ale ne reciprocitu. Atraktivita a reciprocita během březosti byla podstatně vyšší, než když samice březí nebyla. Míra proceptivity se příliš neměnila.

Březí samice kopulovaly téměř dvakrát více, než samice, které byly v normálním reprodukčním cyklu.

## 2.7.2. Výzkumy ve volné přírodě

### 2.7.2.1. Groomingové chování samců šimpanzů (*Pan troglodytes*) v závislosti na věku obou pohlaví

Slater et al. (2008) se zabývali groomingem šimpanzů (*Pan troglodytes*) ve volné přírodě, v Budongo Forest, v Ugandě. Hledali souvislost mezi genitálními otoky samic a groomingovým chováním samců. Zaměřili se na různé věkové skupiny pozorovaných šimpanzů (*Pan troglodytes*). Slater et al. (2008) uvádějí dvě hypotézy, na základě nichž provedli studii. Hypotézy se liší tím, kdo započal grooming. Tedy pokud grooming započal samec, tak se předpokládá, že bude mít vyšší zájem o grooming se samicemi, které jsou v říji, než o ty, které v říji nejsou. Samec tedy pečuje o srst samice, aby si zvýšil šanci na kopulaci se samicí. Naopak pokud grooming započne samice, tak většinou s vybraným konkrétním samcem, kterému prezentuje svoji genitální tumescenci. Tím většinou získá pozornost daného samce a zajistí si tak ochranu před sexuálním obtěžováním od níže postavených samců.

Podle výsledků, které získali Slater et al. (2008) samice, které nebyly v říji, nebyly předmětem zájmu samců o grooming a ani samy samice nejevily přílišný zájem zapojit se do groomingových interakcí se samci. Přesný opak nastal, když samice byly v říji. Samci o ně jevili zájem a i samice vyhledávaly samce a prováděly s nimi grooming. Dospívající samci měli větší zájem o grooming s dospívajícími samicemi a dospělé samice měly malý zájem o grooming s dospívajícími samci.

Dospělí samci většinou iniciovali grooming v případě, že dospělá samice byla v říji, což potvrzuje první hypotézu. Nicméně dospělé samice, které nebyly v říji a dospívající samice (nezávisle na stupni říje) iniciovaly grooming s dospělými samci většinou jako první.

Dospívající samice se většinou zajímaly o dospívající samce více, než dospělé samice, a převážně zahajovaly grooming vůči dospívajícím samcům jako první. To může značit pokus dospívající samice o získání ochrany nebo zlepšení vztahů s dospívajícím samcem výměnou za grooming.

Slater et al. (2008) se domnívají, že zájem dospívajících jedinců o jedince stejného věku může být strategicky výhodné. Dospívající jedinci si takto mohou budovat lepší vztahy mezi sebou a nemusí vynakládat přílišné úsilí v konkurenčních bojích s dospělými jedinci.

Slater et al. (2008) dospěli k závěru, že věk šimpanzích samců a fáze samičího pohlavního cyklu zcela jistě ovlivňují groomingové interakce mezi šimpanzi

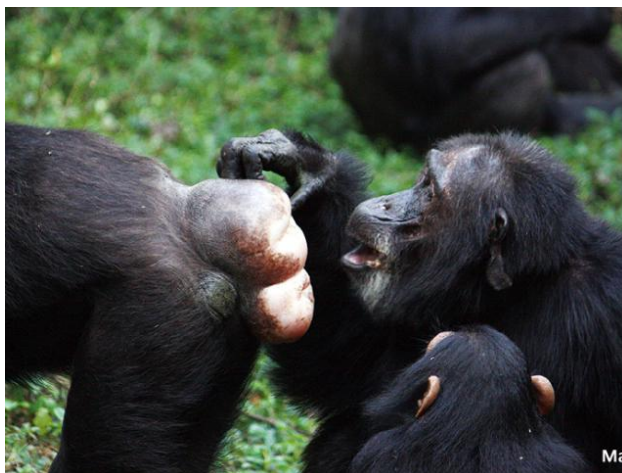
(*Pan troglodytes*). Každé pohlaví může grooming použít jako nástroj pro uplatnění vlastní individuální strategie. Tedy samci většinou pro získání přístupu k samici a samice díky groomingu získávají zájem konkrétního samce, který je pak chrání před ostatními. Genitální tumescence samic je jeden z jasných důkazů o říji samice. Nicméně mezi šimpanzi (*Pan troglodytes*) je mnoho sociálních interakcí, které ovlivňují páření, a groomingové interakce mezi ně patří.

### 2.7.2.2. Zkoumání genitálií

Nishida (1997) pozoroval chování samců šimpanzů (*Pan troglodytes*) ve volné přírodě. Zjistil, že šimpanzí samci (*Pan troglodytes*) intenzivně zkoumají samičí genitálie. Projevovalo se to tím, že samci osahávali samičí vulvu, vkládali do ní prsty a očichávali ji. Samci nejčastěji prováděli inspekci genitálií u samic, které byly sexuálně aktivní a měly normální pohlavní cyklus. Naopak malý zájem projevovali o inspekci genitálií březích nebo kojících samic. Zájem o genitální inspekci se u samců rapidně zvýšil 7-10 dní před nástupem maximální genitální tumescence a postupně se snižoval až do příchodu ovulace. Samci, díky genitální inspekci, mohli zjistit stav pohlavního cyklu.

Ke groomingu mezi samcem a samicí (po provedení genitální inspekce samcem) došlo v 25 % případů. V téměř ve všech případech započal grooming samec, který provedl genitální inspekci samice. Jen velmi zřídka započala grooming samice.

Nishida (1997) nenalezl spojitost mezi genitální inspekci a dominantním postavením samců a ani věk samce nehrál roli ve frekvenci genitální inspekce.



Obr. 6 - zkoumání genitálií

(zdroj: <https://kibalechimpanzees.wordpress.com/category/recent-blog-posts/>)

### 3. Diskuze

Šimpanzi (*Pan troglodytes*) jsou velmi sociální tvorové a vztahy ve skupině mezi jedinci jsou velmi důležité. Vědci se shodují, že šimpanzí samci (*Pan troglodytes*) jsou více agresivní, než samice (Muller et Mitani, 2005; Williams et al., 2004). Avšak vědci se nedokáží pevně shodnout na síle sociálních vazeb mezi jednotlivými pohlavími. Mnoho studií tvrdí, že samci jsou více společenští, než samice (Muller et Mitani, 2005; Wakefield, 2013) a samci tvoří mezi sebou nejsilnější vazby ve skupině (Machanda et al., 2013). Nicméně se najdou i výjimky. Například Lehmann et Boesch (2008; 2009) ve svých studiích uvedli, že samice tvoří mezi sebou silné sociální vazby, což potvrdil i Langergraber et al. (2009). Výsledky některých studií naznačují, že početnost skupiny má velký vliv na sílu sociálních vztahů mezi jedinci stejného, ale i opačného pohlaví (Watts, 2000a; Watts, 2000b; Arnold et Whiten, 2003; Langergraber et al., 2013)

Na základě velmi rozdílných výsledků studií usuzují, že šimpanzí vztahy v komunitách jsou velmi různorodé a pravděpodobně nelze najít jasný model pro utváření vztahů mezi šimpanzi (*Pan troglodytes*). To, že jsou vztahy různé v rozdílných komunitách, by mohli potvrdit Lehmann et Boesch (2008), kteří říkají, že šimpanzí samice (*Pan troglodytes*) v západní Africe jsou více společenské, než ve východní Africe.

První studie pohlavního cyklu šimpanzů (*Pan troglodytes*) se snažily zjistit délku pohlavního cyklu u šimpanzích samic (*Pan troglodytes*). Yerkes et Elder (1936) zjistili průměrnou délku pohlavního cyklu v délce trvání 36,2 dní. Podobný výsledek získal i Graham (1979), který zjistil, u věkové skupiny šimpanzích samic (*Pan troglodytes*) 35 a více let, průměrnou délku pohlavního cyklu 35,59 dní. Obecně se v nejnovější literatuře (Dixon, 2012) uvádí průměrná délka pohlavního cyklu u šimpanzích samic (*Pan troglodytes*) 35 dní. Je pozoruhodné, že v době, kdy prováděl svoje studie Graham (1979), byl uváděn jako nejvyšší dosažený věk u šimpanzí samice (*Pan troglodytes*) 48 let. Naproti tomu u pozdějších studií (Herndon et al., 2012; Lacreuse et al., 2008) se uvádí jako nejvyšší věk u šimpanzí samice (*Pan troglodytes*) 60 let.

Šimpanzi (*Pan troglodytes*) mají velice efektivní způsob, jak se vyhnout inbreedingu. Samci zůstávají ve své rodné komunitě prakticky po celý život, ale samice při dosažení pohlavní dospělosti svoji rodnou komunitu ve většině případů opouští (Pusey, 1990).



Šimpanzi (*Pan troglodytes*) preferují promiskuitní systém páření. Samci i samice mají za cíl najít si nejlepšího partnera pro reprodukci. Nicméně zatímco pro samce je pářící úspěch většinou jediným kritériem, který je zajímavý, pro samice je důležité (kromě výběru partnera) i ochrana sebe samých před agresí ze strany samců a v neposlední řadě i ochrana vlastních potomků. Samice se proto páří s většinou samců ze skupiny, aby zmátla samce o otcovství svých potomků (Watts, 2007) a to i během březosti (Wallis, 1982). V jiných případech samice vykazují známky genitální tumescence i během březosti, opět pro zmatení samců (Watts, 2007). Alberts et Fitzpatrick (2012) říkají, že genitální tumescence je jedna z nejkličovějších metod, jak ujistit samce o otcovství daného potomka.

Samci používají grooming, jako službu, kterou mohou vyměnit za svolnost páření samice (Koyama et al., 2012). Avšak je zde více strategií, jak groomingové chování použít, aby samice měla o samce zájem. Samec může použít grooming přímo, tedy samec pečuje o srst samice, která na základě péče povolí samci se s ní pářit, anebo ho odmítne (Koyama et al., 2012; Hemelrijk et al., 1992). Avšak Russel (2010) pozoroval zvláštní chování samců (v lidské péči), kde více odmítání samci se snažili získat pozornost dané samice groomingem její postižené dcery. Podle mě je logické, že si šimpanzí samci (*Pan troglodytes*) hledají alternativní možnosti, za co vyměnit svolnost k páření samice v chovech v lidské péči. Ve volné přírodě mohou samici přinést například kořist, ale v lidské péči jsou možnosti limitované, a tak grooming třetí osoby je jedna z možností, jak získat potencionální výhodu.

Vědci se shodují, že samci jeví zájem o grooming samic převážně v období samičí maximální genitální tumescence (Koyama et al., 2012; Hemelrijk et al., 1992; Proctor et al., 2011; Slater et al., 2008). Nicméně je zde více faktorů, než jen fáze pohlavního cyklu samic, které samičí groomingové chování ovlivňují.

Koyama et al. (2012) uvedli teorii, kdy předpokládali, že čím více samic ve fázi maximální genitální tumescence bude ve skupině, tím menší budou mít samci o grooming s nimi zájem. Výsledky Koyama et al. (2012), provedené v chovech v lidské péči, tento předpoklad potvrdily. Koyama et al. (2012) tuto teorii uvedli v rámci biologického trhu, tedy že s nabídkou bude klesat poptávka. Tento fakt by mohl být problém pro zoologické zahrady, kde se skupina nemůže volně obměňovat a měnit počet členů, a tedy i měnit počty samic v různých fázích cyklu, což je ve volné přírodě za normálních okolností běžné.

Dominantní postavení samce je podle Klinkova et al. (2005) velice důležitý faktor reprodukčního úspěchu pro šimpanzí samce (*Pan troglodytes*) v chovech v lidské péči. To potvrdili i Koyama et al. (2012). Pouze Hemelrijk et al. (1992) vliv dominantního

postavení samců jako faktor samčího úspěchu nepozoroval, avšak obecně se zdá, že hierarchie je pořád stejně důležitá, jak ve skupinách žijících ve volné přírodě, tak i v chovech v lidské péči.

Další faktor, který ovlivňuje zájem samce o samici, a tedy i následný zájem o grooming samice, je její věk a parita. Proctor et al. (2011) pozorovali zvýšený zájem o starší samice, které měly už nějakého potomka. Nicméně se ukázalo, že šimpanzí samci (*Pan troglodytes*) mohou grooming použít i jako investici (Proctor et al., 2011) pro zvýšení reprodukčního úspěchu v budoucnu. Proto samci jevíli zájem i o grooming samic, které nebyly ve fázi genitální tumescence, ale byly v nejlepších reprodukčních letech. Avšak pořád tento zájem byl menší, než o samice ve fázi maximální genitální tumescence (Proctor et al., 2011). Podobné známky investiční strategie pozorovali i Slater et al. (2008), avšak ve volné přírodě. Ve volné přírodě se shromažďovali dospívající samci s dospívajícími samicemi a prováděli mezi sebou grooming, což může vést k lepším vztahům v budoucí fázi života.

Obecně dospělí jedinci jevíli menší zájem o grooming s dospívajícími členy skupiny, jak v chovech v lidské péči (Proctor et al., 2011), tak i ve volné přírodě (Slater et al., 2008).

## 4. Závěr

Práce potvrdila, že je grooming mezi samci šimpanzů velmi důležitý způsob, jak utvářet vztahy mezi sebou. Avšak grooming se ukázal i jako velmi podstatný faktor při námluvách samců.

Cílem práce bylo zhodnotit groomingové chování samců v závislosti na reprodukčním cyklu samic. Ze studií jasně vyplývá, že grooming hraje velkou roli v reprodukčních strategiích šimpanzích samců, a že reprodukční cyklus samice tento samčí grooming ovlivňuje. Nicméně grooming, který samci k námluvám používají, musíme brát vždy v kontextu s možnostmi, které samec má (tedy jestli žije ve volné přírodě nebo je chován v lidské péči), protože samci používají grooming různými způsoby. Většinou samci za grooming požadují okamžitý přístup k páření, ale mohou grooming použít i jako dlouhodobou investiční strategii.

Groomingové chování samců je z velké části ovlivněno i jinými faktory, než jen fází reprodukčního cyklu samice. Důležitý je i věk samice, dominantní postavení samce, reprodukční zkušenost samice nebo počet šimpanzů ve skupině. To vše jsou faktory, se kterými je třeba při studiích počítat a dávat je do souvislosti s reprodukčním cyklem samice. Samci obecně preferují samice, které jsou na vrcholu pohlavního cyklu a mají velkou genitální tumescenci. Starší samci nemají skoro zájem o mladé dospívající samice, které svůj sexuální život teprve začínají, z čehož vyplývá, že mladé samice musí sbírat zkušenosti s mladšími samci, kteří jsou zase odmítáni staršími samicemi.

## 5. Seznam použité literatury

- Alberts, S. C., Fitzpatrick, C. L. 2012. Paternal care and the evolution of exaggerated sexual swellings in primates. *Behavioral Ecology*. 23 (4). 699-706.
- Arnold, K., Whiten, A. 2003. Grooming interactions among the chimpanzees of the Budongo Forest, Uganda: Tests of five explanatory models. *Behaviour*. 140 (4). 519-552.
- Deschner, T., Heistermann, M., Hodges, K., Boesch, C. 2003. Timing and probability of ovulation in relation to sex skin swelling in wild West African chimpanzees, *Pan troglodytes verus*. *Animal Behaviour*. 66 (3). 551-560.
- Deschner, T., Heistermann, M., Hodges, K., Boesch, C. 2004. Female sexual swelling size, timing of ovulation, and male behavior in wild West African chimpanzees. *Hormones and Behavior*. 46 (2). 204-215.
- Dixson, A. F. 2012. *Primate Sexuality: Comparative Studies of the Prosimians, Monkeys, Apes, and Humans*. 2nd ed. Oxford University Press. New York. p. 808.  
ISBN: 978-0-19-954464-6.
- Falk, J. L. 1958. The Grooming Behavior of the Chimpanzee as a Reinforcer. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*. 1 (1). 83-85.
- Foster, M. W., Gilby, I. C., Murray, C. M., Johnson, A., Wroblewski, E. E., Pusey, A. E. 2008. Alpha Male Chimpanzee Grooming Patterns: Implications for Dominance "Style". *American Journal of Primatology*. 71 (2). 136-144.
- Graham, C. E. 1979. Reproductive function in aged female chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology*. 50 (3). 291-300.
- Hemelrijk, C. K., van Laere, G. J., van Hooff J. A. R. A. M 1992. Sexual exchange relationships in captive chimpanzees? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 30 (3-4). 269-275.
- Herndon, J. G., Paredes, J., Wilson, M. E., Bloomsmith, M. A., Chennareddi, L., Walker, M. L. 2012. Menopause occurs late in life in the captive chimpanzee (*Pan troglodytes*). *AGE*. 34 (5). 1145-1156.

- Klinkova, E., Hodges, J. K., Fuhrmann, K., de Jong, T., Heistermann, M. 2005. Male dominance rank, female mate choice and male mating and reproductive success in captive chimpanzees. *International Journal of Primatology*. 26 (2). 357-384.
- Koyama, N. F., Caws, C., Aureli, F. 2012. Supply and demand predict male grooming of swollen females in captive chimpanzees, *Pan troglodytes*. *Animal Behaviour*. 84 (6). 1419-1425.
- Lacreuse, A., Chennareddi, L., Gould, K. G., Hawkes, K., Wijayawardana, S. R., Chen, J., Easley, K. A., Herndon, J. G. 2008. Menstrual cycles continue into advanced old age in the common chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Biology of Reproduction*. 79 (3). 407-412.
- Langergraber, K., Mitani, J., Vigilant, L. 2009. Kinship and social bonds in female chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Primatology*. 71 (10). 840-851.
- Langergraber, K. E., Mitani, J. C., Watts, D. P., Vigilant, L. 2013. Male-female socio-spatial relationships and reproduction in wild chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 67 (6). 861-873.
- Lehmann, J., Boesch, C. 2008. Sexual differences in chimpanzee sociality. *International Journal of Primatology*. 29 (1). 65-81.
- Lehmann, J., Boesch, C. 2009. Sociality of the dispersing sex: the nature of social bonds in West African female chimpanzees, *Pan troglodytes*. *Animal Behaviour*. 77 (2). 377-387.
- Machanda, Z. P., Gilby, I. C., Wrangham, R. W. 2013. Male-Female Association Patterns Among Free-ranging Chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *International Journal of Primatology*. 34 (5). 917- 938.
- Matsumoto-Oda, A. 1999a. Mahale chimpanzees: Grouping patterns and cycling females. *American Journal of Primatology*. 47 (3). 197-207.
- Matsumoto-Oda, A. 1999b. Female choice in the opportunistic mating of wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) at Mahale. *Behavioral ecology and sociobiology*. 46 (4). 256-266.
- Matsumoto-Oda, A., Hamai, M., Hayaki, H., Hosaka, K., Hunt, K. D., Kasuya, E., Kawanaka, K., Mitani, J. C., Takasaki, H., Takahata, Y. 2007. Estrus cycle asynchrony in wild female

- chimpanzees, *Pan troglodytes schweinfurthii*. Behavioral Ecology and Sociobiology. 61 (5). 661-668.
- Mittermeier, R. A., Rylands, A. B., Wilson, D. E. (eds.). 2013. Handbook of the Mammals of the World. Vol. 3. Primates. Lynx Edicions. Barcelona. p. 952. ISBN: 978-84-96553-89-7.
- Muller, M. N., Mitani, J. C. 2005. Conflict and Cooperation in Wild Chimpanzees. Advances in the Study of Behavior. 35. 275-331.
- Nishida, T. 1997. Sexual Behavior of adult male chimpanzees of the Mahale Mountains National Park, Tanzania. Primates. 38 (4). 379-398.
- Proctor, D. P., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., Brosnan, S. F. 2011. Male chimpanzees' grooming rates vary by female age, parity, and fertility status. American Journal of Primatology. 73 (10). 989-996.
- Pusey, A. E. 1990. Behavioural changes at adolescence in chimpanzees. Behaviour. 115 (3-4). 203-246.
- Russell, Y. I. 2010. Third-party grooming in a captive chimpanzee group. Primates. 51 (1). 79-82.
- Sakamaki, T. 2013. Social grooming among wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba in the Luo Scientific Reserve, DR Congo, with special reference to the formation of grooming gatherings. Primates. 54 (4). 349-359.
- Slater, K., Cameron, E., Turner, T., Du Toit, J. T. 2008. The influence of oestrous swellings on the grooming behaviour of chimpanzees of the Budongo Forest, Uganda. Behaviour. 145 (9). 1235-1246.
- Tutin, C. E. G. 1979. Mating patterns and reproductive strategies in a community of wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). Behavioral Ecology and Sociobiology. 6 (1). 29-38.
- Tutin, C. E. G., McGinnis, P. R. 1981. Chimpanzee reproduction in the wild. In: Graham, C. E. (ed.). Reproductive Biology of Great Apes: Comparative and Biomedical Perspectives. Academic Press. London. p.239-264. ISBN:0-12-295020-8. Dostupné z <<https://www.google.cz/books>>

- Wakefield, M. L. 2013. Social dynamics among females and their influence on social structure in an East African chimpanzee community. *Animal Behaviour*. 85 (6). 1303-1313.
- Wallis, J. 1982. Sexual behavior of captive chimpanzees (*Pan troglodytes*): Pregnant versus cycling females. *American Journal of Primatology*. 3 (1-4). 77-88.
- Watts, D. P. 2000a. Grooming Between Male Chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park. I. Partner Number and Diversity and Grooming Reciprocity. *International Journal of Primatology*. 21 (2). 189-210.
- Watts, D. P. 2000b. Grooming Between Male Chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park. II. Influence of Male Rank and Possible Competition for Partners. *International Journal of Primatology*. 21 (2). 211-238.
- Watts, D. P. 2007. Effects of male group size, parity, and cycle stage on female chimpanzee copulation rates at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *Primates*. 48 (3). 222-231.
- Williams, J. M., Oehlert, G. W., Carlis, J. V., Pusey, A. E. 2004. Why do male chimpanzees defend a group range?. *Animal Behaviour*. 68 (3). 523-532.
- Wroblewski, E. E., Murray, C. M., Keele, B. F., Schumacher-Stankey, J. C., Hahn, B. H., Pusey, A. E. 2009. Male dominance rank and reproductive success in chimpanzees, *Pan Troglodytes schweinfurthii*. *Animal Behaviour*. 77 (4). 873-885.
- Yerkes, R. M., Elder, J. H. 1936. The Sexual and Reproductive Cycles of Chimpanzee. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 22 (5). 276-283.