

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



Homosexualita a homosexuální chování pozorované u ptáků

Bakalářská práce

Autor práce: Tereza Pechová

Obor studia: Speciální chovy

Vedoucí práce: Ing. Marek Kouba, Ph.D

© 2020 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Homosexualita a homosexuální chování pozorované u ptáků" jsem vypracovala 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 autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 14.7.2020

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucímu práce Ing. Marku Koubovi, PhD. za cenné rady a připomínky při psaní této bakalářské práce. Dále bych panu vedoucímu chtěla poděkovat za pomoc při shánění podkladového materiálu. V neposlední řadě bych ráda poděkovala rodině a nejbližším přátelům za podporu při studiu.

Homosexualita a homosexuální chování pozorované u ptáků

Souhrn

Práce se zabývá tématem homosexuality a homosexuálního chování u zvířat s hlavním zaměřením na ptactvo. Jedná se o téma u nás dosti přehlížené a není zpracované téměř v žádné české literatuře. V této práci jsem zpracovala obecný přehled pokrývající toto téma od prvních výzkumů až pro konkrétní příklady z nových studií.

První část bakalářské práce se věnuje obecným informacím a příklady jsou prezentovány na všech živočišných druzích. Na začátku je řešena historie prvních výzkumů týkajících se homosexuálního chování. První poznatky vycházely z pozorování lidské homosexuality, kterých se později využilo při popisu homosexuálního chování nejdříve u primátů a poté i u ostatních druhů savců. Až ke konci 20. století se na řadu dostali ptáci, od té doby bylo homosexuální chování zaznamenáno u více než 130 druhů ptáků. Toto téma s sebou přináší mnoho odborných pojmů. Většina těch nejzákladnějších pro pochopení práce je vysvětlena v kapitole definice.

Hlavní téma obecné části se věnuje popisu mechanismů, které mohou stát za vznikem homosexuálního chování u zvířat. Výzkum se odehrával v mnoha vědeckých odvětvích od genetiky, fyziologie, endokrinologie, ontogeneze až po vlivy spojené se sociálním prostředím, ve kterém zvířata žijí.

Druhá polovina práce se zabývá konkrétními příklady homosexuálního chování pozorovaného u ptačích druhů. Mezi nejčastější příčinu utváření homosexuálních párů u ptactva patří nevyrovnaný poměr pohlaví v populaci, v jehož důsledku homosexuální páry společně pečují o potomstvo. Výzkumy prováděné u albatrosů (*Phoebastria* spp.), holubů (*Columba* spp.) či zebřiček (*Taeniopygia* spp.) prokázaly, že v podmínkách s nedostatkem partnerů je výhodnější utvořit homosexuální pár, než vynechat rozmnožování či se pokoušet o výchovu mláďat bez partnera. Tyto páry měly sice až o polovinu horší hnízdní úspěšnost v porovnání s heterosexuálními páry, ale ve výsledku byly schopny mláďata odchovat. Dlouholetý výzkum byl prováděn i u hus (*Anser* spp.), který popsál několik zajímavých poznatků ohledně samčí homosexuality a homosexuálního chování.

Klíčová slova: homosexualita; sexuální orientace; homosexuální chování; ptactvo; hnízdní chování

Homosexuality and homosexual behaviour in birds

Summary

The thesis deals with the topic of homosexuality and homosexual behaviour in animals with the main focus on birds. This topic is rather overlooked in our country and is not treated in almost any Czech literature. In this work, I have prepared a general overview covering this topic from the first research to concrete examples from new studies.

The first part of the thesis is devoted to general information and these examples are presented on all animal species. The first findings were based on observations of human homosexuality, which were later used to describe homosexual behaviour first in primates and then in other mammalian species. Until the end of the 20th century, birds had their turn. Since then, more than 130 bird species have been observed to engage in homosexual behaviour. This topic contains many technical terms. Most of the most essential ones for understanding the work are explained in the definition chapter.

The main topic of the first part is devoted to the description of mechanisms that may be behind the origin of homosexual behaviour in animals. Research has taken place in many scientific disciplines ranging from genetics, physiology, endocrinology, ontogenesis to the effects of the social environment in which animals live.

The second half of the thesis deals with specific examples of homosexual behaviour recorded in bird species. The most common cause of the formation of homosexual couples in birds is the unbalanced sex-ratio in the population, which results in homosexual couples taking care of their offspring together. Research conducted on albatrosses (*Phoebastria* spp.), pigeons (*Columba* spp.) or zebra finches (*Taeniopygia* spp.) has shown that in conditions with a lack of partners, it is preferable to form homosexual couples rather than skip reproduction or attempt to raise young alone. Although these couples had up to half the worse breeding success compared to heterosexual couples, however, they were able to raise young. Many years of research has also been carried out on geese (*Anser* spp.), which have described some interesting findings regarding male homosexuality and homosexual behaviour.

Keywords: homosexuality; sexual orientation; homosexual behaviour; birds; nesting behaviour

Obsah

1	Úvod	1
2	Cíl práce	2
3	Historie	3
4	Definice	5
	4.1 Definice sexuálního chování.....	5
	4.2 Kritika termínu „homosexuální chování“ u zvířat	6
5	Mechanismy vzniku homosexuálního chování	8
	5.1 Ontogeneze chování.....	9
	5.2 Neuroetologie.....	13
	5.3 Sociální mechanismy	16
6	Homosexualita a homosexuální chování u ptáků	18
	6.1 Nevyrovnaný poměr pohlaví v populaci.....	18
	6.2 Alloparenting	24
	6.3 Tvorba společenských formací	28
	6.4 Toxikologické vlivy.....	31
7	Závěr	32
8	Literatura	33
9	Samostatné přílohy	I

1 Úvod

Téma homosexuality a homosexuálního chování jsem si vybrala z důvodu, že u nás v České republice je to stále poměrně opomíjené a někdy i odsuzované téma. Nepodařilo se mi najít téměř žádné české publikace, které by se homosexuálnímu chování u zvířat věnovaly. V anglických zdrojích jsem objevila několik knih, které se této problematice věnují dosti podrobně. V této práci jsem se zaměřila speciálně na ptáky, protože ti často tvoří monogamní páry a nezřídka i na celý život, což z nich dělá lepší pozorovací skupinu např. oproti savcům.

Začala jsem informacemi z historie výzkumů homosexuálního chování. Od prvních studií z 19. století ušli vědci pořádný kus cesty. Na začátku byly studie, které pojednávaly o homosexuálním chování jako o patologii. Novodobé práce zkoumají homosexuální chování v oblastech genetiky, biochemie a neurologie, které se snaží objasnit, za jakých okolností toto chování vzniká, a to včetně jeho evolučního významu. Další kapitolu věnuji vysvětlení pojmů týkajících se sexuální orientace, sexuálních skupin a hlavním rozdílem mezi homosexualitou a homosexuálním chováním. S tím, jak se s jednotlivými studii vyvíjely názory na dané chování, měnila se v této oblasti také používaná terminologie. Homosexuální chování bylo vždy kontroverzním tématem a také proto si termín „homosexuální chování“ odnesl velkou kritiku. Pro přehled níže uvádím několik důvodů k této kritice.

Svou bakalářskou práci jsem rozdělila na dvě hlavní části. Na obecnou, kde se věnuji mechanismům a příčinám vzniku homosexuality a homosexuálního chování u zvířat. V této části se podrobněji zabývám vlivy, které mohou formovat homosexuální chování během ontogeneze. Takovým nejzásadnějším vlivem je prenatální stres a dopady imprintingu. Vznik homosexuálního chování mohou velice výrazně ovlivňovat i sociální a demografické faktory. V této podkapitole naleznete nejčastější socio-sexuální mechanismy, které mohou stát za vznikem homosexuálního chování ve skupině zvířat.

Ve druhé části své práce jsem se zaměřila na studie věnující se přímo homosexuálnímu chování u jednotlivých druhů ptáků. Jednotlivé příklady jsem rozřadila do podkapitol dle mechanismu vzniku homosexuálního chování typické pro daný druh. V některých případech existují studie pouze u volně žijících populací, u jiných zase pouze v laboratorních podmínkách. Jako příklady jsem zde zvolila následující druhy: husa velká (*Anser anser* (Linnaeus, 1758)), holub domácí (*Columba livia f. domestica*; Gmelin, 1789), zebříčka pestrá (*Taeniopygia guttata* (Vieillot, 1817)) a několik druhů z čeledi tučňákovitých (Spheniscidae). U tučňáků jsou příklady jak z volné přírody, tak i z lidské péče. Studií na homosexuální chování tučňáků v lidské péči není tolik, tak jsem zpracovala přehled známých případů ze zoologických zahrad z informací sdílených v médiích.

2 Cíl práce

V první části této bakalářské práce bylo cílem pomocí odborné literatury poukázat na rozdíly mezi homosexuálním chováním a homosexualitou, a jaké mechanismy stojí za jejím vznikem. V druhé části práce bylo cílem představit nejčastější druhy homosexuálního chování u ptáků, co ho způsobuje a jaké adaptivní výhody to s sebou může přinášet.

3 Historie

Mnoho vědeckých cest začalo paradoxem. Například pro Charlese Darwina byly takovým paradoxem sterilní kasty hmyzu, když se snažil dokázat svou teorii o přírodním výběru (Poiani 2010). Stejně tak je páření u homosexuálních párů pokládáno za evoluční paradox v tom, že nevede přímo ke vzniku potomků, i když je toto chování sexuálního původu. Vystává zde otázka, zda se může jednat o adaptivní chování, které nepřímo zvyšuje reprodukční úspěšnost jedince nebo jeho blízkých příbuzných tím, že vytváří dominantní nebo kooperační interakce. Případně se může jednat pouze o vedlejší chování vycházející z neuroendokrinních stavů, které se objevují během období rozmnožování (Poiani 2008).

Evoluční paradox homosexuality mátl vědce více než století. Zatímco lidská homosexualita byla středobodem zájmu mnoha vědců již od osmnáctého století, homosexualita zvířat dostala pozornost teprve poměrně nedávno (Poiani 2008). Karl Heinrich Ulrichs byl první, který nepohlížel na homosexualitu jako na patologický jev, ale spíše jako na hádanku přírody. Věnoval se lidské homosexualitě a popsal ji jako „duši ženy uvězněnou v mužském těle a duši muže uvězněnou v ženském těle.“ Homosexualitu vnímal jako „třetí pohlaví“ (Kennedy 1997).

Až v první polovině 20. století byl proveden výzkum s dostatečnými základy, aby mohl být adekvátně statisticky zanalyzován. Alfred Charles Kinsey vystudoval biologii a fyziologii a jeho hlavní vědeckou dráhou byl výzkum lidské sexuality. Jeho výzkum byl založen na osobním sběru dat, kdy se setkával s lidmi a zaznamenával jejich sexuální historii (Poiani 2010). Ve své studii shromáždil více než 18 000 případů (Kinsey et al. 2003). Místo toho, aby lidi zařadil do tří skupin (heterosexuál, bisexuál a homosexuál), vytvořil stupnici, která mezi těmito třemi skupinami kontinuálně přechází. Kinseyho stupnice má rozsah od 0 do 6. Přičemž 0 je „exkluzivní heterosexuál“ a 6 je „exkluzivní homosexuál“. Čísla 1-5 označují jedince, kteří projeví různé stupně zájmu o stejné nebo opačné pohlaví. Stupeň 2 popisuje jedince, který je převážně heterosexuální orientace, ale částečně i homosexuální orientace. Stupeň 3 popisuje jedince čistě bisexuální orientace, kdy ho přitahují obě pohlaví stejně (Kinsey 1998). Stupně 1-5 bychom mohli nazvat jako různé stupně intenzity bisexuality. Santtila et al. (2008) došli k závěru, že stupeň homosexuality, popř. bisexuality je u lidí poměrně vysoký. Výsledky naznačovaly, že do těchto skupin zapadalo 32,8 % mužů a 65,4 % žen. I další studie potvrdily, že ženy mají více proměnlivou sexualitu než muži. Mohou tak i několikrát za život změnit sexuální preference (Santtila 2008).

V prvním desetiletí 21. století se vědecká společnost snažila přiblížit tuto tematiku veřejnosti. V roce 2004 začal tisk psát o konkrétních případech u zvířecích druhů. V roce 2006 Přírodní historické muzeum v Oslu pořádalo výstavu věnovanou homosexuálnímu chování u zvířat (Söli 2009). I přes některé jejich nedostatky to byly první úspěšné kroky, které napomohly k tomu, aby lidé toto chování lépe pochopili a přijali. Přesto se doposud jedná o poměrně kontroverzní téma pro mnoho lidí (Poiani 2010).

Pokud bychom se vrátili zpět k homosexualitě u zvířat, prvotní práce se zaměřovaly na homosexuální chování savců. Lidská homosexualita byla již dobře zdokumentovaná, a nejjednodušší bylo aplikovat tyto poznatky na primáty. Např. Havelock Ellis (1946)

poznámenal, že sexuální chování u jedinců stejného pohlaví je běžné u různých druhů savců, a jak bychom měli očekávat, vyskytuje se zejména mezi primáty stejně tak jako u člověka. Počáteční práce o homosexuálním chování zvířat se zaměřovaly více na interakce mezi dvěma samci nežli dvěma samicemi. Pravděpodobně proto, že pářící chování je pro samce typičtější, než když se samice páří s jinou samicí a mohlo se na to pohlížet jako na „paradox uvnitř paradoxu“ (Poiani 2008). První úplný průzkum homosexuálního chování u několika různých zvířecích druhů provedla Anne Innis Dagg v roce 1984, která zaměřila svou práci na savce a dosáhla důležitých závěrů, které jsou platné do dnes. Vyzorovala že, homosexuální páření se vyskytuje v kontextu společenské hry, agrese, sexuálního vzrušení a jako chování nahrazující fyzický kontakt (Dagg 1984).

Trvalo dalších 15 let, než byly sumarizovány výsledky týkající se výskytu homosexuálního chování i u ptáků. V roce 1999 vyšla kniha Bruce Bagemihla s názvem *Biological exuberance: animal homosexuality and natural diversity* [Biologická nadsázka: Homosexualita zvířat a přirozená rozmanitost] (Baghemil 1999). Jedná se o práci, ve které je zahrnuta velká škála rozmanitého chování mezi jedinci stejného pohlaví u velkého počtu druhů. Jsou zde zahrnuti obratlovci včetně ptáků ale také i bezobratlí. Baghemil zde úvodem prosazuje teorii, která si ale mnoho příznivců nezískala. V knize popisuje, že homosexuální chování vzniká z nadbytku energie a zvířata toto chování provádí bez adaptivního účelu, nebo jen pro zábavu (Poiani 2008; 2010). V druhé části knihy jsou pak přehledně zpracovány zprávy o rozmanitých taxonech. U každého taxonu je vytvořen medailonek, kde je znázorněno, jaký druh homosexuálního chování se u něj vyskytuje, mezi jakými pohlavími a jestli bylo pozorováno v přírodě či v lidské péči. Dále u každého taxonu popisuje jeho základní vzhled a chování, dále je rozepsáno přesné pozorování homosexuálního chování a často je vše doprovázeno fotkami či náčrtky (Baghemil 1999).

Z novějších prací bych zmínila publikaci, která také zahrnuje dvě kapitoly o ptácích od autorů Sommer a Vasey (2006). Ve své knize *Homosexual behaviour in animals: An evolutionary perspective* zpracovali přehled o zvířecím homosexuálním chování a z ptačích druhů se zaměřili na husy velké a řád plameňáci (Phoenicopteriformes). Nejlépe propracovanou knihou na toto téma je *Animal homosexuality: a biosocial perspective* od autora Alda Poianiho z roku 2010 (Poianai 2010). Tato obsáhlá kniha shrnuje vše, co bylo o homosexuálním chování zvířat doposud objeveno. Nejvíce se zaměřuje na biologické způsoby vzniku daného chování. Je zde také souhrn rozmanitých studií z oblasti genetiky, endokrinologie a studií nervového systému. Jsou zde dále řešeny mnohé vlivy působící během ontogeneze, které by mohly ovlivnit vznik homosexuality a sociální aspekty tohoto chování.

4 Definice

Pojmy týkající se homosexuálního chování a homosexuality zní často velice podobně, i když mají dosti odlišný význam. Jednoduše může dojít k chybné interpretaci a špatnému použití při nepochopení jejich významu. Každý autor si definice navíc upravuje tak, aby nejlépe vyhovovaly předmětu dané studie. Proto je u jednotlivých pojmů uveden i kontext, ve kterém byly použity.

Úvodem je zásadní vysvětlit, co se myslí pod pojmem „sexuální chování“. Sexuální chování jako takové je definováno procesem námluv a pářením nebo jakoukoli interakcí zahrnující genitální kontakt mezi jedinci (Sommer & Vasey 2006). Jedná se o běžně používanou stručnější definici z etologických studií.

Jiné definice sexuálního chování jsou mnohem širší. Např. Bagemihl (1999) charakterizuje sexuální chování pomocí pěti kategorií: námluvy, náklonnost, interakce zahrnující kontakt pohlavních orgánů, utvoření páru a rodičovství. Moc široké rozdělení s sebou nese riziko zahrnutí sociálních interakcí do sféry sexuálního chování, i když by tam nemuselo zapadat.

Subjektivita spojená s definováním homosexuálního chování byla opakovaně zpochybňována a kritizována. Proto mnozí autoři volí striktnější definice, které zahrnují pouze námluvy a pohlavní styk (Pincemy et al. 2010; Huber & Martys 1993). V této práci bude na homosexuální chování nahlíženo spíše z té širší perspektivy. Bude hovořeno o tvorbě trvalých párů, rodičovství a různých typech náklonnosti mezi zvířaty stejného pohlaví. Je důležité zdůraznit, že homosexuální chování není a nemělo by se považovat za synonymum sexuální orientace či preference sexuálních partnerů.

4.1 Definice sexuálního chování

1. Sexuální orientace (např. heterosexuality, homosexualita, bisexualita, asexualita)
 - Označuje vzor sexuální přitažlivosti a vzrušení během definovaných časových období (např. dospívání, dospělost). Typicky je tento vzorec charakterizován mnoha parametry, včetně sexuální přitažlivosti a pohlavního styku (Sommer & Vasey 2006).
 - i. *Heterosexuality* – sexuální orientace zaměřena na jedince opačného pohlaví
 - ii. *Homosexuality* – sexuální orientace zaměřena na jedince stejného pohlaví
 - U zvířat se vyskytuje velice zřídka, potvrzená byla pouze u beranů a hus.
 - iii. *Bisexuality* – sexuální orientace zaměřena na jedince stejného i opačného pohlaví
 - iv. *Asexuality* – jedinec nepocítuje sexuální přitažlivost či vzrušení k žádnému pohlaví
2. Identita sexuální orientace
 - Je to vlastní přiřazení sexuální orientace, kterou si jedinec myslí, že má. Toto nemusí souhlasit s parametry, které charakterizují skutečnou sexuální orientaci jedince. S výjimkou velkých lidoopů jsou důkazy o sebepoznání u zvířat velice slabé (Sommer & Vasey 2006).

3. Preference sexuálního partnera

- Preference se týká vlastního zájmu jednotlivce o sexuální partnery jednoho nebo druhého pohlaví, je-li na výběr (Sommer & Vasey 2006).

4. Homo-sociální chování

- Tímto termínem je myšleno chování, které nezahrnuje pohlavní styk mezi jedinci stejného pohlaví. Jedná se např. o dvě samice, které spolu utvoří pár, vychovávají spolu mladé, pečují o sebe atp. Vše je stejné jako u heterosexuálních párů, jen nedochází k páření (Poiani 2010). Typickým příkladem jsou samice albatrosa laysanského (*Phoebastria immutabilis*; (Rothschild, 1893)).

5. Socio-sexuální chování

- Jedná se o sexuální chování, které má jako hlavní sociální funkci. Jeho podstatou není rozmnožování, ale např. projev dominance ve skupině či přeměrování stresu či motivace a předcházení agresivním konfliktům.
- Tento termín použil Wolfgang Wickler v etologické studii z 60. let minulého století k popsání homosexuálního chování provozovaného dominantními samci opic. Dominantní samci toto chování provozovali jako přeměrování agrese namísto vyvolání potyčky (Wickler 1967).

4.2 Kritika termínu „homosexuální chování“ u zvířat

Homosexualita byla a stále je vnímána jako velice kontroverzní téma. Negativní ohlasy se objevovaly jak mezi veřejností, tak i vědci. Někteří odborníci kritizovali použití tohoto termínu ve vztahu se zvířaty (Weinrich 1980). Tvrdili, že tento pojem je zavádějící, nesprávně charakterizuje dotyčný fenomén chování nebo toto označení patří pouze pro popis lidské homosexuality.

Nejprve někteří vědci považovali tento termín za synonymum s popsanými pojmy výše. Jedná se o pojmy, které zní podobně, ale rozhodně nenesou stejný význam. Velká vlna nesouhlasu přišla z důvodu, že homosexualitu považovali za výhradně lidský jev. V myslích některých kritiků nejsou sexuální interakce stejného pohlaví mezi zvířaty identické ve svém projevu s lidskou homosexualitou, proto nesouhlasili s používáním pojmu „homosexuální“ i v případě zvířat (Loy & Peters 1991). Je plno typů chování, které se projevují u zvířat i u lidí a jsou označovány stejnými slovy, jako např. spojenecká formace, kultura, použití nástrojů (Sommer & Vasey 2006).

Kritizovány byly rovněž různé alternativní návrhy, jak toto chování u zvířat pojmenovat. Jedním z návrhů bylo „same-sex socio-sexual behaviour“ (sexuální a sociální chování mezi jedinci stejného pohlaví) (Wickler 1967). Byly navrhovány i další termíny jako „same-sex sexual beaviour“ (sexuální chování mezi jedinci stejného pohlaví), jelikož ne každé homosexuální chování zahrnovalo socio-sexuální chování. Dále přišly návrhy označit toto chování jako „isosexuální chování“, „ambiosexuální chování“, „pseudokopulace stejného pohlaví“ a „pseudosexuální chování stejného pohlaví“ (Sommer & Vasey 2006).

U každé z alternativ přišla stejná vlna nesouhlasu a k žádné z nich se nepřistoupilo. Vše bylo buď nevýstižné, nebo dlouhé a nepraktické. Pokud žádný z navrhovaných termínů není dokonalý, proč preferujeme pojem „homosexuální“ chování před všemi ostatními

alternativami? Pojem homosexuální chování je přeci jen nejvýstižnější, nejznámější a dobře se používá. Běžně se pak ve studiích upravuje podle sledovaného pohlaví. Když sledujeme homosexuální chování mezi dvěma samci, používá se zkratka MM (male-male), u samic FF (female-female) a ke zkratce se doplní, jestli se jedná o námluvy či páření. Částečně se uchýtila jedna z navrhovaných alternativ a tou je „same-sex sexual beviour“ s běžně užívanou zkratkou „SSB“ (Sommer & Vasey 2006).

5 Mechanismy vzniku homosexuálního chování

Ve výzkumu homosexuálního chování se vědci zaměřili na konkrétní typy analýzy u specifických druhů. Například genetický výzkum prováděný na octomilkách (*Drosophila melanogaster*; Meigen, 1830) ukázal, že exprese genu známého jako „bílý gen“ indukuje homosexuální námluvy mezi dvěma samci (Zhang a Odenwald 1995). Hormonální výzkum u zebřiček pestrých ukázal, že mláďata samic, kterým byl podán hormon estradiol nebo fadrozol (inhibitor syntézy estrogenů) v dospělosti preferovala párování s jinými samicemi i když byli k dispozici potenciální samčí partneři (Adkins-Regan 2002). Řada příspěvků se dotýká i otázek týkajících se vývojových mechanismů a tím poukazují na to, že homosexuální chování se může vyskytovat pouze v určitých fázích života (Poiani 2010). Zdá se, že u některých druhů se častěji vyskytuje homosexuální chování u mladistvých a dospívajících zvířat. U jiných druhů se chování může častěji projevovat v době pozdní dospělosti (husy velké) (Kotrschal et al. 2006).

Formování chování je dlouhý a komplikovaný proces, který je ovlivňován mnoha faktory. Základy pro to, jaké bude jedinec vykazovat chování, jsou určeny již před narozením v jeho genotypu. Činností genotypu a prostředí vzniká fenotyp, což je soubor všech pozorovatelných vlastností a znaků živého organismu. Jedná se o výsledek spolupůsobení genotypu, prostředí a epigenetiky, které společně ovlivňují to, jak organismus v daných znacích nakonec skutečně vypadá. Díky této variabilitě se jednotlivci v určité populaci vzájemně trochu liší (Abbott 2010). Pod vrozeným chováním si můžeme představit typy chování, které nejsou naučené ani získané v postnatálním vývoji. Jsou důsledkem vzájemného působení genetické informace a vlivů prostředí během prenatálního vývoje (Dierk 1996). Například, když je mladý pavouk schopen postavit stejně dokonalou pavučinu jako dospělý jedinec (Veselovský 2008). I homosexuální chování může být částečně fixováno v genetické informaci, ale daleko častěji jeho základy vznikají během prenatální ontogeneze a je významně ovlivněno vlivy prostředí (Abbott 2010).

K rozvoji homosexuálního chování může dojít v důsledku prenatálního stresu. Když je březí samice stresována v kritických periodách, dochází k výraznému ovlivnění mláďat, u kterých dochází k narušení fyziologického vývinu chování (Mueller & Bale 2007). U ptáků to může ovlivnit schopnost mláďat učení se zpěvu a následně nemusí být schopni námluv. V kritických periodách dochází k ovlivňování mozku hormony, když je toto narušeno stresem, nedojde k řádné defeminizaci mozku u samců a demaskulinizaci mozku u samic a vznikají tak jedinci, kteří vyhledávají sexuální partnery stejného pohlaví (Ward 1972). Dalším bodem, kdy může vzniknout preference pro jedince stejného pohlaví, je narození či vylíhnutí se u zvířat, u kterých je důležitý imprinting.

Na projevení homosexuálního chování nemá vliv pouze fyziologie, ale i sociální uskupení, ve kterém daný druh žije. Záleží na sociálním systému (dominance v harému), na způsobu námluv, nebo zda jsou zvířata monogamní či polygamní (MacFarlane et al. 2006). Sexuální chování může u savců výrazně ovlivnit i pohlavní segregace v populaci, s čímž úzce souvisí poměr pohlaví ve skupině (Phillips et al. 2004). U ptáků je poměr pohlaví nejvýznamnějším činitelem tvorby stejnopohlavních párů. Homosexuální páry často tvoří jedinci daného pohlaví, které ve skupině výrazně převažuje. Například utvoří pár dvě samice, jedna se spáří se samcem z jiného páru a společně vychovávají mláďe. Toto chování se

vyvinulo jako adaptace, kdy je výhodnější utvořit pár s jedincem stejného pohlaví nežli se nerozmnožovat vůbec (Young et al. 2008).

5.1 Ontogeneze chování

Ontogenezi nazýváme období života, které začíná oplozením vajíčka a končí smrtí jedince (Veselovský 2008). Často se studie ontogeneze zaměřovaly na události, které se vyskytují v ranných vývojových stádiích savců nebo ptáků: od březosti (u ptáků před snesením vejce a inkubací) po dosažení pohlavní dospělosti (Poiani 2010). Ontogeneze chování zkoumá všechny znaky chování jedince. Sleduje časový průběh, mechanismy a informační kanály, které chování v průběhu ontogeneze formují nebo ho uskutečňují (Veselovský 2008). Události, ke kterým dochází během prvních fází vývoje živého organismu, mají klíčový význam pro budoucnost jednotlivce a mohou mít i zásadní důsledky v pozdějším životě. Je důležité pochopit genetické i negenetické faktory, které jedince ovlivňují buď přímo, nebo jsou vlivem prostředí, ve kterém se vyvíjí (Meaney 2001). Tyto faktory ovlivňující ontogenezi jsou zásadní při pochopení jak, kdy a proč může homosexualita u zvířat vzniknout (Poiani 2010).

V etologii byl dlouho zastáván názor, že většina projevů chování je zakódována v genomu a až postupně v průběhu ontogeneze se plně projeví. Nebralo se v potaz, že by chování mohlo být ovlivněno zkušenostmi nebo učením. Jiný směr výzkumu chování tvrdil, že všechny prvky chování byly získány individuální zkušeností či přímo učením spojeným s kontaktem s vnějším prostředím (Veselovský 2008). Ještě v druhé polovině minulého století se objevovala následující tvrzení: 1) Každé dítě je možné vychovat k jakékoli duševní i fyzické způsobilosti, když bude řádně odměňováno, 2) Při nepříznivém původu je i sebedražší výchova zcela zbytečná, protože inteligence je převážně vrozená (Veselovský 2008).

S těmito směry výzkumu souvisí i vývoj chápání událostí během ontogeneze a jejich vliv na vývoj sexuálního chování jedince a jeho orientace. Této problematice se věnovali jak vědci lidské psychologie (např. Freud 1905), tak i vědci zabývající se chováním zvířat (Lorenz 1970). V první polovině dvacátého století došlo ke konfrontaci názorů. Vznikly dva hlavní směry chápání ontogeneze sexuality, které vydržely dodnes. Teorie psychosexuální sexuality při narození [psychosexual sexuality-at-birth] (PSAB) a teorie psychosexuální neutrality při narození [psychosexual neutrality-at-birth] (PNAB) (Diamond 1965). Zastánci první teorie prosazovali, že se sexuální orientací se jedinec narodí a má pro to genetické predispozice. V této teorii podcenili efekty procesu učení (Diamond 1965). Na druhé straně zastánci teorie PNAB (např. Money & Ehrhardt 1996), kteří věřili, že jedinec až postupem života získá svou sexualitu, nepohlíželi na vliv genetických predispozicí. Diamond (1965) však ukázal, že genotyp umožňuje určitou variabilitu, se kterou reaguje na prostředí, v němž jedinec vyrůstá. V dospělosti se pak projeví sexuální orientace, která je ovlivněna jak genotypem, tak vnějším prostředím (Poiani 2010).

Embryonální ontogeneze a význam raných zkušeností

U savců je embryo chráněno před vnějšími vlivy mnohem důkladněji než zárodky ptáků či plazů. I zde však může fyziologický stav matky ovlivnit nejen porod, ale i chování potomků (Braastad 1998).

Mláďata nabývají raných zkušeností velmi rychle v senzitivních periodách. Označují se tak časové úseky optimální citlivosti k vnějším podnětům. Pokud toho mládě není schopno využít, může dojít k poškození zdraví, a proto se také mohou nazývat kritickými periodami (Morgan & Bale 2011). Senzitivní perioda je velice individuální. Doba kdy k ní dochází je specifická pro každý druh a k malým odchylkám dochází i u samostatných jedinců. Například u kachny divoké (*Anas platyrhynchos*; Linnaeus, 1758) tato perioda trvá od 8. do 20. hodiny života a každé mládě tuto dobu může mít jinak dlouhou (Veselovský 2008). Novorození kopytníci se musí v této fázi rychle naučit poznat svou matku, aby ji mohli následovat. Podobně se učí i ptáci, kteří se při senzitivní periodě učí rozpoznávat typické hlasové signály pro svůj druh (Veselovský 2008).

Imprinting (vtištění) je způsob rychlého a trvalého učení mláďat, která se v senzitivní periodě naučí rozpoznat rysy své matky, aby ji potom mohla následovat (Dierk 1996). Senzitivní perioda je podmíněna tvorbou spojů mezi neurony. Poprvé tento projev popsal Lorenz (1970), který jej pozoroval u mláďat vrubozobých ptáků. Klasickým příkladem vtištění je rychlé poznání objektu (rodiče nebo sexuálního partnera), jehož znaky si vylíhlá mláďata trvale vtisknou do paměti (Veselovský 2008). Objekt, který si mládě vtiskne, pak upřednostňuje před jedinci vlastního druhu. Může se jednat o člověka i o neživé pohyblivé objekty. Vtištění sexuálního partnera (Immelmann et al. 1991) bylo sledováno například při pokusu se zebříčkami pestrými a panenkami bronzovými (*Lonchura striata* (Linnaeus, 1766)). Samci zebříček odchovaní panenkami byli izolováni až do dospělosti, kdy dostali na výběr mezi samicemi zebříček i panenek. Samečci vychovaní panenkami reagovali na samičky panenek. K sexuálnímu imprintingu u tohoto druhu dochází ve stáří 15-40 dnů. I u těchto malých pěvců bylo zdokumentováno sexuální vtištění na člověka, kdy samečci tokali na ruku experimentátora. U pěvců se prokázalo, že sexuální imprinting probíhá stejně jako zpěv, ve dvou senzitivních periodách. Výsledek vtištění je dlouhodobý a často ireverzibilní (Immelmann et al. 1991).

Mezi další příklady vtištění můžeme zařadit vtištění místa narození u ryb a stěhovavých ptáků nebo potravní preference u monofágů jako je například koala (*Phascolarctos cinereus* (Goldfuss, 1817)) (Veselovský 2008).

Společně se senzitivními periodami během ontogeneze mají velký vliv i hormony. První studie účinků hormonů v prenatalním a neonatálním období probíhaly na potkanech (Ward 1972). Sledoval se vliv hormonů na vývoj sexuálního chování. Ukázalo se, že prenatalní a neonatální deprivace androgeny u samců (dosažená aplikací antiandrogen cypoteronacetátu nebo kastrací) vedla k nižším projevům typického samčího kopulačního chování a samci ve zvýšené míře zaujímalí typicky samčího páříčího postavení lordózy. Jedná se o ztopornění a výrazné prohnutí hřbetu, když je samice připravena ke kopulaci. Stejná procedura s aplikací androgenů během kritických period prenatalního vývoje proběhla i u samic. V důsledku vlivu zvýšené hladiny hormonů samice částečně nebo úplně ztratily jejich typické chování, zatímco

vykazovaly kopulační chování podobné samčímu. Hladiny cirkulujících androgenů jsou proto velice důležité při formaci sexuálního chování (Ward 1972).

Pohlavní hormony nejsou jediné, které mohou formovat vývoj sexuálního chování u vyvíjejícího se plodu. Takový efekt mohou mít i vnitřní orgány a jiné žlázy s vnitřní sekrecí. Nadledviny jsou jedním takovým orgánem. Uvolňují jak steroidy (např. androstendion), tak kortikosteroidy (např. kortizol, kortikosteron). Jejich funkce se uplatňuje při patologických stavech, ale důležitou funkci mají i za fyziologických podmínek, když se organismus vyrovnává s různými stresory (Reece 2011). Adrenální kortikosteroidy mohou ovlivňovat produkci testosteronu a potencionálně ovlivňovat vývoj sexuálního chování, zatímco adrenální steroidy mohou ovlivnit proces maskulinizace (Poiani 2010). Dle studie Sachsera a Kaiserové (1996) jsou takto postižená mláďata mnohem bázlivější k novým podmětům a je ovlivněno i jejich sexuální chování. U laboratorních potkanů je známo, že mláďata, kterým se během růstu více věnujeme, bereme je do ruky a hladíme je, lépe rostou a v dospělosti jsou z nich sebejistější, méně lekavá a více odolná zvířata. Tento postup byl popsán jako *handling* (Veselovský 2008).

Vliv prenatalního stresu na potomstvo

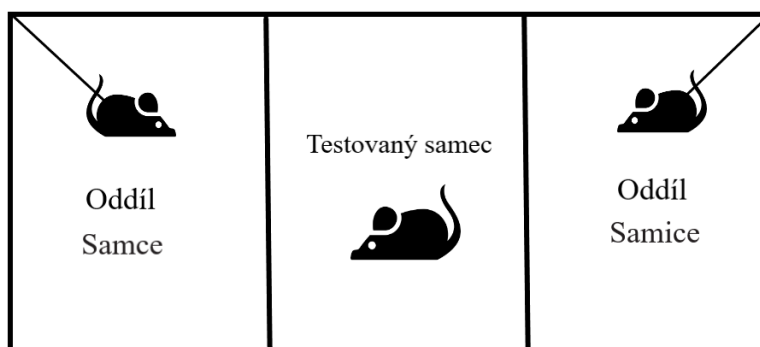
Prenatální stres je velice významným nežádoucím faktorem při utváření chování jedince, který je potřeba si v chovech hlídat. Když se březí samice dostane do stresujících situací v období senzitivních period, mláďata budou silně ovlivněna a nedojde ke správnému fyziologickému vývoji. Dopady prenatalního stresu můžeme nalézt v poměru pohlaví vrhu, na pohybu mláďat, způsobu jejich hry, explorativním chování, strachu, schopnosti učení, sociálním chování, agresí, sexuálním chování (homosexuální chování) a v mateřském chování matky ve vztahu k jejím mláďatům (Braastad 1998). Trivers and Willard (1973) se více zabírali tím, jaký vliv může mít prenatalní stres na poměr pohlaví ve vrhu. Předpovídali, že by se rodičům zvýšila kondice, kdyby mohli manipulovat s poměrem pohlaví svých potomků. Podle aktuální životní situace by mohli upřednostnit pohlaví s nejvyšším reprodukčním potenciálem. Clutton-Brock and Iason (1986) vyzorovali, že březí hlodavci, kteří byli experimentálně vystaveni různým formám stresu, včetně nedostatečné potravy, rodili především samičí vrhy.

Studie prováděné na hlodavcích a primátech silně naznačují, že prenatalní stres může narušit schopnost zvládnání stresu u mláďat a tím způsobí, že v pozdějším věku nebudou schopna čelit averzním či konfliktním situacím (Weinstock 2001).

Bylo jednoznačně prokázáno, že prenatalní stres během posledního týdne březosti u potkanů má za následek výrazné deficity v sexuálním chování u dospělých jedinců (Meek et al. 2006). Zjistilo se, že v tomto období vzniká specifické okno citlivosti ke stresovým faktorům (Morgan & Bale 2011). Mláďata po narození vykazovala vyšší náchylnost k různým stresorům. Změny byly vidět v jejich fyziologii a etogramu. Bylo zjištěno, že stres během březosti posune typicky vysokou vlnu koncentrace testosteronu, ke které fyziologicky dochází během 17. dne březosti na 18. a 19. den. Tento posun způsobí, že je vynechána kritická perioda sexuální diferenciaci mozku, takže mozková jádra zapojená do projevů samčího sexuálního chování jsou demaskulinizována a zároveň nedojde k defeminizaci mozku, což vede v dospělosti ke snížení projevu typického samčího sexuálního chování (Ward 1972). Tyto změny na mozku často vedou ke zvýšené frekvenci homosexuálního chování.

Názorným příkladem je studie Meek et al. (2006), která byla provedena u myši na kmeni Swiss Webster (CFW) (*mus musculus var. alba*; Linnaeus, 1758). Tato studie se jako první věnovala výzkumu samotného prenatalního stresu bez použití umělé hormonální manipulace. Sledoval se dopad stresu na preferenci sexuálních partnerů.

Hlavní skupina pocházela od matek, které byly v posledním týdnu březosti vystavovány několika stresorům (světlo, teplo a hluk). Druhá kontrolní skupina mláďat pocházela od nestresovaných matek. Ve věku tří měsíců testovali u samců sexuální chování, v rámci, kterého se zaměřili hlavně na páření a pozici lordózy. Dále testovali jejich preferenci ve výběru partnera, kdy „mláďata“ dostala na výběr mezi zkušeným samcem a samicí v estru (Meek et al. 2006). Test probíhal ve skleněném akváriu, které bylo rozděleno odstranitelnými zábranami do 3 částí (viz Obrázek 1). V prostředním oddílu byl testovaný samec a v bočních oddílech byl umístěn vždy jeden jedinec od každého pohlaví, ze kterých si měl samec vybírat. Tito jedinci byli na vodíku připoutáni každý ve své části, aby bylo jasně vidět, jak se samec rozhodne. V první části, která trvala 15 minut, byl samec za zábranami, aby si přivykl na nové prostředí. V druhé části se zábrany odstranily a hodinu se pozorovalo jeho chování.



Obrázek 1) Rozvržení pokusu s vyznačením výsuvných bariér v první fázi pokusu a s umístěním testovacích podnětů. Vytvořeno dle popisu ve studii Meek et al. (2006).

V porovnání se samci z kontrolní skupiny, prenatalně stresovaní samci preferovali zkušené samce. Více času trávili u oddílů samců a samičí oddíly navštěvovali s menší frekvencí. Kromě toho stresovaní samci vykazovali vyšší frekvenci lordózy než kontrolní samci. Frekvence a časové rozdělení návštěv v jednotlivých oddílech byly u testovaných skupin velice rozdílné (viz Tabulka 1).

Tabulka 1) Výsledky pozorování chování prenatalně stresovaných samců v porovnání s kontrolní skupinou (Meek et al. 2006).

Preference partnera		
Prenatálně stresovaní samci vs. nestresovaní		
Chování	Stresovaní samci	Nestresovaní samci
Frekvence v samiččím oddílu	64.45 ± 4.0	131.8 ± 5.35
Frekvence v samčím oddílu	153.2 ± 3.68	81.65 ± 4.22
Čas strávený v samičím oddílu (vteřiny)	1535.85 ± 62.88	2692.4 ± 66.75
Čas strávený v samčím oddílu (vteřiny)	1843.45 ± 68.07	596.0 ± 31.27

Testy na frekvenci lordózy ukázaly podobně vysoká čísla, jako u prvního testu. Třináct z dvaceti samců ze skupiny stresovaných zaujímalo pozici lordózy, když byli spárováni s jiným samcem. Z kontrolních samců se takto zachovali pouze 3 z 20. Při spárování se sexuálně aktivním samcem vykazovalo 65 % stresovaných samců lordózu. U kontrolní skupiny se takto zachovalo pouze 15 % samců. Homosexuální preference upřednostňující pohlavně aktivní samce byla podpořena ještě nízkým zájmem o samice v říji.

Zjištění této studie podporují domněnku, že samotný prenatalní stres stačí k výraznému ovlivnění preferencí při výběru sexuálních partnerů u samců myši. Nutno dodat, že takový vzor chování je u myši velice neobvyklý. Jedná se o druh s vysokou vnitrodruhovou agresivitou (Blanchard et al. 1995). U prenatalně stresovaných samců agresivita mezi samci úplně chyběla a zdálo se, že byla naopak nahrazena zájmem a sexuálním chováním (Meek et al. 2006).

5.2 Neuroetologie

Chceme-li pochopit základní vzorce chování živočichů, musíme nalézt vztahy mezi chováním a funkcí nervového systému daného organismu. Neuroetologie se snaží lokalizovat projevy živočichů v nervové soustavě a fyziologickými metodami dokázat a vysvětlit základní etologické pojmy (Veselovský 2008).

Na řízení chování se kromě centrální nervové soustavy podílí i humorální regulační soustava, která je evolučně starší než soustava nervová. Jedná se o systém žláz s vnitřní sekrecí, který produkuje hormony (Veselovský 2008). Jako hormony označujeme chemické substance se specifickými regulačními účinky. Endokrinní žlázy hormony uvolňují do krve a jsou takto přenášeny do ostatních částí těla, kde plní svou funkci (Reece 2009). Tvorbu hormonů zajišťují 1) speciální žlázy jako jsou nadledviny, štítná žláza a pohlavní orgány; 2) bazální část hypotalamu, kde se vytváří neurohormony; 3) specializované buňky, které jsou například v žaludku, ve střevech, plicích a ledvinách. Řídící soustavou pro produkci hormonů je komplex hypotalamu a hypofýzy (Reece 2009).

Základní jednotky centrální nervové soustavy ovlivňující chování zvířat

Hypotalamus je nadřazeným centrem udržování stálosti vnitřního prostředí (homeostázy) organismu. Je v těsné blízkosti se žlázou s vnitřní sekrecí hypofýzou, se kterou úzce komunikuje (Marvan et al. 2017). Hypotalamus zajišťuje stálou tělesnou teplotu, ovlivňuje množství glukózy v krvi nebo objem tekutin. Řídí řadu důležitých projevů včetně příjmu potravy a určuje regulaci sexuálního chování. Ve střední části hypotalamu jsou umístěna centra sytosti a hladu. (Veselovský 2008).

Hypofýza je propojena s mezimozkem a skládá se ze dvou morfologicky odlišných částí. Dělíme ji na adenohypofýzu a neurohypofýzu (Marvan et al. 2017). Její uložení pod hypotalamem poskytuje podmínky pro přijímání uvolňovacích hormonů, které řídí sekreci hormonů v adenohypofýze. Adenohypofýza uvolňuje 7 důležitých hormonů. Z těchto hormonů je pro nás nepodstatnější uvést gonadotropní hormony a prolaktin. Ke gonadotropním hormonům patří folikuly stimulující hormon (FSH) a luteinizační hormon (LH), které mají významné role v samčí i samičí reprodukci. FSH stimuluje u samic oogenezi (zrání vajíček) a u samců spermatogenezi (tvorbu spermií). LH způsobuje u samic ovulaci a vývoj žlutého

tělíska, u samců stimuluje sekreci testosteronu (Reece 2009). Prolaktin pomáhá zahájit laktaci a po porodu ji udržet. Neurohypofýza produkuje dva důležité hormony, ze kterých nás zajímá oxytocin. Funkce oxytocinu je hlavně zaměřena na reprodukční procesy (Reece 2009). Bez všech zmíněných hormonů by správně neprobíhal pohlavní cyklus a zvířata by neprojevovala typické sexuální chování.

Limbický systém kruhově obepíná mozkový kmen a vytváří několik korových útvarů, jako jsou hipokampus a amygdala. Limbický systém se významně uplatňuje při řízení bdění, spánku a sexuálních pochodů při rozmnožování (Marvan et al. 2017). Hipokampus zvyšuje soustředění živočicha a podílí se na tvorbě paměťových stop. Amygdala je centrem agresivního chování. Elektrickým drážděním amygdaly je možné dosáhnout zvýšení agresivity zvířete, ale zničením jejího jádra se i z nejuťočnějších zvířat stanou mírumilovní jedinci. V mozkovém kmeni byly také nalezeny oblasti, které můžeme označit jako centra motivačních mechanismů a jejich drážděním měníme vyladění k určitým činnostem. Příliš silné dráždění může ovlivnit celý repertoár chování (Veselovský 2008).

Homosexualita

Hormony mohou mít jak aktivační, tak i organizační účinky ve formování homosexuálního chování (Diamond 2009). Organizační účinky hormonů nalézáme během ontogeneze, což může mít dopad na to, jaké sexuální chování a orientaci projeví dospělý jedinec. Můžeme sem zařadit vlivy prenatalního stresu během kritické periody. Do aktivačních účinků se řadí veškeré změny v organismu způsobené hormony, které se projeví v dospělosti. Patří sem například dopady vrozené nadledvinové hyperplazie, která zahrnuje změny v sexuální orientaci a může měnit i roli pohlaví v páru (Poiani 2010).

První studie v této oblasti byly prováděny na hlodavcích. V těchto studiích autoři testovali, jakou roli mají pohlavní hormony v homosexuálním chování (např. Woodson et al. 2002; Kaiser et al. 2003; Meek et al. 2006). Často můžeme vidat homosexuální chování ovlivněné hormony u hospodářských zvířat. V proestru se výrazně zvedá produkce estrogenů, což u skotu (*Bos primigenius f. taurus*; (Linnaeus, 1758)) stimuluje psychickou erotogenizaci a pohlavní pud, v jehož důsledku začínají samice naskakovat na ostatní krávy, které jsou v estru. U samic se jedná o typické chování během říje. U skotu je to nejvýraznější projev říje a používá se jako její indikátor ve velkochovech. Estrus u krávy vyvolá svolnost k páření a reflex nehybnosti (Reece 2009). Dále se toto chování pozorovalo u klisen (*Equus ferus f. caballus*; Linnaeus, 1758). Ačkoli je homosexuální chování mezi klisnami považováno za neobvyklé, vyskytuje se u nich stejné estrální chování jako u skotu. Gestal et al. (2007) podrobně analyzovali patnáct homosexuálních interakcí mezi klisnami během rozmnožovací sezóny. U třinácti pozorovaných klisen, které skákaly na ostatní bylo zjištěno, že byly ve folikulární fázi pohlavního cyklu, kdežto zbylé dvě byly v luteální fázi. Platí tudíž stejné okolnosti jako u skotu, kdy s vysokými hladinami estrogenu stoupalo aktivní skákání na jiné klisny. Luteální fáze nastává po skončení vlastní říje, je typická poklesem hladin estrogenů a vyšší tvorbou progesteronu ze žlutého tělíska. V této fázi je již zvíře klidnější (Reece 2009).

Nejznámějším zástupcem z hospodářských zvířat jsou ovce (*Ovis orientalis f. aries*; Linnaeus, 1758). Homosexuální chování není u ovcí považováno za neobvyklé. Je to typicky polygammí savec se sezónním polyestryckým pohlavním cyklem. Beraní jsou v průběhu roku

segregování od stáda, potulují se volně a ke stádu se připojují, až když ovce přicházejí do říje (Roselli et al. 2004). Několik plemen ovcí se stalo předmětem nedávných studií zaměřených na homosexuální chování mezi samci. Důvodem, proč se ovce staly středem pozornosti je, že někteří berani mají čistě homosexuální sexuální orientaci. To znamená, že ignorují bahnice v estru a upřednostňují páření s jinými samci. Poprvé toto chování pozoroval a popsal Huletem et al. (1964). Usoudili, že ovce je druhým savcem, u kterého se projevuje exkluzivní homosexualita.

Poiani (2010) provedl porovnání čtyř studií, které se zabývaly testováním beranů na jejich sexuální preference. Ve výzkumu byli rozřazováni do čtyř možných sexuálních orientací, kterými byly: heterosexuality, bisexualita, homosexualita a asexualita. Tabulka 2. shrnuje relativní frekvence výskytu sexuálního chování od různých autorů. Celkově homosexuální berani tvořili průměrně 8,6 % ze všech beranů ve sledované populaci. Bylo navrhováno mnoho hypotéz pro vysvětlení takového chování od prenatalních hormonálních účinků, přes genetické mutace až po postnatální sociální mechanismy.

Heterosexuální	Bisexuální	Homosexuální	Asexuální	Reference
55,6	18,4	7,4	18,5	Price et al. (1988)
74,4		8,5	17,0	Perkins et al. (1992)
55,6	22,0	9,5	12,5	Roeselli et al. (2004)
70,4		29,6		Hulet et al. (1964)

Tabulka 2) Frekvence (%) výskytu sexuálního chování u beranů (Poiani 2010).

Perkins et al. (1988) ve studii nerozlišovali rozdíl mezi heterosexuality a bisexualitou. Hulet et al. (1964) sledovali pouze striktní heterosexuální a homosexuální chování nezapočítával asexualitu.

Dle Poianiho (2010) se jedná o maskulinizované samce. Ovce při rozmnožování reagují hlavně vizuálně a olfaktologicky na feromony vylučované samicemi v estru. Tito samci vnímají pouze pohlavní feromony ostatních samců, tudíž muselo dojít ke změně v části mozku, která zpracovává feromonové informace. Tyto informace spouští řetězec neuro-humorálních reakcí, které vedou k projevení sexuálního chování.

U dospělých ptáků probíhaly podobné studie, které se zabývaly vlivem androgenů na homosexuální chování. Wingfield et al. (1982) studovali endokrinologii u FF párů racků západních (*Larus occidentalis*; Audubon, 1839) z kolonie v Kalifornii. Ptáci v této populaci vykazovali tendenci k tvorbě plnohodnotných stejnopohlavních párů. Páry byly trvalé, samice prováděly námluvy, pokusy o páření a společně hnízdily. Formování těchto párů bylo ovlivněno nevyrovnaným poměrem pohlaví v populaci, ve kterém převažovaly samice. Wingfield et al. (1982) měřili hladiny hormonů v krvi (luteinizační hormon, progesteron, estrogen a estradiol) u spárovaných samic racků a porovnávali rozdíly mezi homosexuálními a heterosexuálními páry. Vědci nezjistili žádný rozdíl ve všech naměřených hodnotách s výjimkou luteinizačního hormonu.

5.3 Sociální mechanismy

Jak bylo dříve zmíněno, vznik homosexuálního chování mohou velice výrazně ovlivňovat i sociální a demografické faktory. Například u delfinů skákavých (*Tursiops truncatus gillii*; Dall, 1873) jsou mláďata částečně ovlivňována společenstvím matek, samců a společností ostatních mláďat (Mann 2006). Dalším faktorem může být ztráta jednotlivců v populaci, což může vyvolat sociální nestabilitu, která může vést ke zvýšení četnosti homosexuálního chování. Mezi druhy, u nichž vznik homosexuálního chování ovlivňují demografické vlivy, patří albatros černobrvý (*Thalassarche melanophris*; (Temminck, 1828)) (Phillips et al. 2004).

Byla předložena celá řada hypotéz snažících se vysvětlit potenciální funkce homosexuálního chování. Většina funkčních vysvětlení homosexuálního chování zvířat předpokládá, že typy interakcí mají socio-sexuální charakter a že toto chování sebou vždy přináší nějaké výhody (Sommer & Vasey 2006). Zde jsou vypsané jedny z nejčastěji předkládaných hypotéz stojící za vznikem homosexuálního chování ve skupinách:

1. Kontrola velikosti populace

- Homosexuální chování se stává častějším, pokud se zvyšuje hustota populace. Sníží se počet párů produkujících potomstvo a tím se zajistí lepší dostupnost zdrojů pro všechny jedince v dané populaci (Sommer & Vasey 2006).

2. Projevení dominance

- Homosexuální chování je praktikováno dominantními jedinci pro potvrzení a upevnění hierarchie. Pářící pozice je projevem dominance, zatímco pozice zvířete, které se nechá pářit je projevem podřízení. Tato hypotéza je nejvíce citovaným vysvětlením proč se zvířata zapojují do homosexuálního chování (Lane et al. 2016).

3. Regulace sociálního napětí

- Tato hypotéza předpokládá, že homosexuální chování představuje typ prevence sociálních konfliktů. To, co činí toto uspořádání funkčním, je potěšení z homosexuálních interakcí. Typicky se toto chování vyskytuje u šimpanze bonoba (*Pan paniscus*; Schwartz, 1929) (Fruth & Hohmann 2006).
- Více vědců přispělo k této hypotéze svými pozorováními u skotu, bizonů (*Bison bison*; (Linnaeus, 1758)) i jelenů (*Cervinae* spp.) (Vervaecke & Roden 2006). Potvrdili, že stoupá frekvence homosexuálního chování ve stresových situacích, jako je pasení na otevřených prostranstvích, nedostatek potravy nebo když jsou opětovně zařazeni jedinci do stáda po předchozím oddělení.

4. Sociální propojení – Tvorba pout

- Homosexuálním chováním můžou zvířata vyjadřovat vzájemnou náklonnost a můžou tak posílit dlouhodobé vztahy.
- Homosexuální chování se často podobá rituálním signálům, protože tyto interakce zahrnují stereotypní prvky jako je vokalizace, páření a vzájemná péče (grooming) (Sommer & Vasey 2006). Existuje mnoho druhů ptáků a savců, kteří tvoří takovéto homosexuální páry. Jedinci stejného pohlaví, kteří spolu utvoří pár, často vykazují vysoce synchronizované, oboustranné vzorce afilečních aktivit, které by podporovaly hypotézu, že homosexuální chování podporuje tvoření partnerských pout. Příkladem jsou plameňáci růžoví (*Phoenicopterus roseus*; Pallas, 1811), husy velké či tučňáci (Regaiolli et al. 2018; Kotrschal et al. 2006).

5. Tvorba spojeneckých formací – Formování společenství
 - Jedná se o specifickou formu sociálního pouta. Homosexuální kontakty podporují sblížení a umožňují navzájem poznat silné a slabé stránky spojence. Homosexuální páry u hus velkých vykazovaly lepší schopnost bránit zdroje a vzájemně se podporovaly v konfliktech ve srovnání s ostatními jedinci (Kotrschal et al. 2006).
6. Alloparentální péče
 - Alloparenting představuje rodičovskou péči, kterou jedinec věnuje nevlastnímu mláděti. Páry stejného pohlaví mohou spolupracovat při výchově mláďat, pokud je šance na úspěšný odchov potomků omezena (Zuk & Bailey 2008). Podpůrné důkazy pro tuto hypotézu byly nalezeny u několika druhů monogamních ptáků. Například u racka západního, plameňáka růžového a albatrosa laysanského (Hunt & Hunt 1980; Young et al. 2008).
7. Nácvik, učení, zkoušení
 - Homosexuální aktivity představují příležitosti k učení, často během hry. Funkce tohoto chování slouží k nácviku páření, usnadnění sociálního a motorického vývoje během dospívání (Poiani 2010).
8. Příbuzenský altruismus – Inkluzivní fitness
 - Jedinci se nesnaží o vlastní potomstvo, ale směřují svůj čas a energii do pomoci svým příbuzným, a tak zvyšují svou „inkluzivní fitness“ (Jedná se o nepřímé posílení reprodukčního úspěchu geneticky příbuzných jedinců) (Sommer & Vasey 2006).

6 Homosexualita a homosexuální chování u ptáků

Specifické mechanismy, které mají vysvětlit vývoj homosexuálního chování, jsou do jisté míry podobné u ptáků i savců, i když je jasné, že některé taxony mají svá specifika. Po provedení mezidruhové srovnávací analýzy dospěli MacFarlane et al. (2006) k závěru, že u samců ptáků je homosexuální chování spojeno s polygammním sociálním systémem, zatímco u samic je spojeno s monogammním sociálním uskupením zejména u nekrmových druhů. Vzorce chování popsané u samic souvisí hlavně s budováním páru, zatímco vzorce chování mezi samci souvisí s bojem a konkurencí při námluvách, přičemž taková konkurence je typická pro polygammně se rozmnožující ptáky (Poiani 2008).

V této kapitole bych se chtěla zaměřit na studie věnující se přímo homosexuálnímu chování jednotlivých druhů ptáků. Některé z těchto studií se shodují s tím, co našli výše zmínění autoři ve svých mezidruhových srovnávacích analýzách. Například, že je vyšší výskyt homosexuálního chování u polygammních druhů a ve většině případů mohou vznikat polygammní tria (MacFarlane et al. 2006). Jako polygammní tria se označují uskupení, kdy páry k sobě přijmou dalšího jedince. Tato tria se mohou objevovat i u monogammních druhů jako jsou husy velké nebo orlosupi bradatí (*Gypaetus barbatus*; (Linnaeus 1758)) (Bertran & Margalida 2003). Pokud je poměr pohlaví ve skupině nevyvážený, opět se může objevovat homosexuální párování. Narušení rovnováhy v poměru pohlaví je u ptáků nejčastější příčina tvorby stejnopohlavních párů. V tomto případě se jedná nejčastěji o páry mezi dvěma samicemi, kdy se společně pokouší hnízdit. Můžeme to sledovat u holubů domácích (Jankowiak et al. 2018), plameňáků růžových (Regaiolli et al. 2018) nebo u albatrosů laysanských (Zuk & Bailey 2008).

6.1 Nevyrovnaný poměr pohlaví v populaci

Albatros laysanský

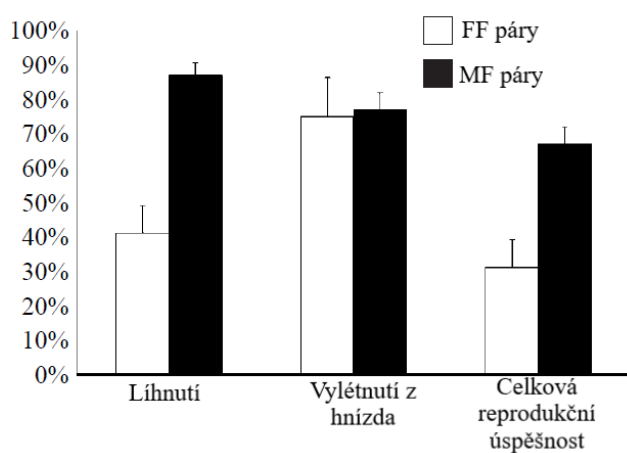
U albatrosů laysanských se vykytuje párování mezi samicemi z důvodu narušení rovnováhy v poměru pohlaví v hnízdicích koloniích. Nejedná se o homosexualitu ale spíše o homosociální chování. Tímto pojmem označujeme jedince, kteří se spolu nepáří, ale společně hnízdí, pečují si vzájemně o peří a odchovávají potomstvo (Poiani 2010).

Albatrosi patří mezi monogammní druhy mořských ptáků bez pohlavního dimorfismu a oba partneři přispívají k rodičovské péči. Tvoří trvalé páry i na celý život, pokud jsou v hnízdění úspěšní. Hnízdí ve velkých koloniích na skalnatých útesech. Albatrosi laysanští snášejí pouze jedno poměrně velké vejce (Carboneras 2019). Po toku se oba partneři vydávají na moře, kde se intenzivně krmí a nabírají zásoby na období hnízdění. V heterosexuálních párech zasedá jako první samec a samice se odlétá krmít na moře, aby nabrala sílu po snesení vejce. Střídají se v inkubování po 2-3 týdnech (Carboneras 2019).

Celkem 31 % rozmnožujících se párů tvoří dvě vzájemně nepříbuzné samice, které společně vychovávají mládě. Vejce je sneseno jednou ze samic (zdá se, že se samice domlouvají, která bude snášet který rok) a je oplodněno samcem, který je již v utvořeném páru v kolonii. U poloviny případů byla zaznamenána snůška dvou vajec, ale pouze jedno byly

samice schopny úspěšně inkubovat (Zuk & Bailey 2008). Poměr pohlaví v kolonii se skládá z 60 % samic z důvodů samičí imigrace. Toto je považováno za důvod zvýšeného procenta stejnopohlavních párů v kolonii. Takový nepoměr může mít velký dopad na rozmnožovací systém z pohledu rodičovské péče, v jehož důsledku může dojít ke změně rolí pohlaví ve skupině (Young et al. 2008).

Páry samic vchovaly průměrně méně potomků než MF páry (viz Graf 1.). Roční produktivita FF párů byla o 80 % nižší než v MF párech. Celkový počet mláďat vchovaných jednotlivými samicemi za 10 let byl nižší u FF párů, což dokazovalo, že tyto samice měly nižší fitness během 10 let studie. Délka studie (10 let) reprezentuje cca 20 % celkového reprodukčního období jejich života. Samice z neúspěšných FF párů v dalším roce nikdy nezískaly samce, i když v kolonii byli i nespárovaní samci (Young 2013).



Graf 1) Porovnání reprodukční úspěšnosti samičích a heterosexuálních párů. Samičí páry měly nižší úspěšnost v líhnutí (41 % : 87 %). Úspěšnost v odchovu mláďat do bodu jejich opuštění hnízda měly pouze o 2 % nižší než heterosexuální páry. Celková reprodukční úspěšnost FF párů byla pouze poloviční (31 % : 67 %) (Young et al. 2008).

Závěr této studie zastává názor, že tyto rozdíly v reprodukčních výsledcích by se mohly postupem času zmenšovat. Samice v FF párech mají vyšší úmrtnost, která je pravděpodobně způsobena prvními 3 týdny sezení na vejci, které běžně dělá samec. Bohužel se často stává, že první 3 týdny sedí vyčerpaná samice, ta, která snášela vejce místo druhé samice z páru. V důsledku toho trpěla na vyčerpání a podvýživu (Young 2013). Nabízí se teorie, kdyby se postupem času samice naučily rozeznat, která samice má sedět jako první na vejci, tak by se jejich celková reprodukční úspěšnost mohla zvýšit. Jak ze studie vyplývá, jejich největší ztráty jsou v procesu sezení na vejcích, ve výchově mláďat byly stejně úspěšné jako heterosexuální páry (Zuk & Bailey 2008). Tento výzkum demonstruje, v jakých ohledech je rozmnožování ve stejnopohlavních párech lepší než se nerozmnožovat vůbec. Ukazuje, že by se mohlo jednat o výhodnou adaptivní strategii v těchto specifických demografických podmínkách (Young et al. 2008). Stejný adaptivní přístup k rozmnožování byl sledován i u holubů domácích, kde byla stejná nerovnováha v pohlaví uměle vytvořena výzkumníky (Jankowiak et al. 2018).

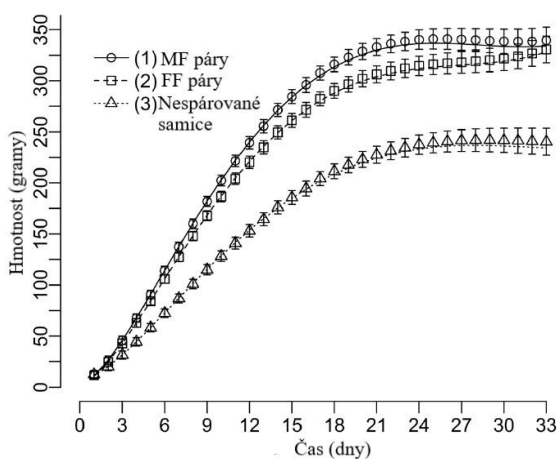
Holub domácí

Jankowiak et al. (2018) se věnovali důsledkům experimentálního odstranění samců či samic z kolonie volně žijících holubů domácích.

Holub domácí je domestikovanou formou holuba skalního (*Columba livia*; Gmelin, 1789). Ferální holubi domácí jsou společenšší, utvářejí hejna a hnízdí ve velkých koloniích. Jsou považováni za škůdce, protože svým trusem znečišťují budovy a mohou být přenašeči široké škály nemocí (Novák 2004).

Po odstranění samců z kolonie utvořili holubi dvacet rozmnožujících se FM párů a pět FF párů. Po dokončení párování zůstalo čtrnáct nespárovaných samic (Jankowiak et al. 2018). Všechny FF páry měly svá vlastní území s hnízdy. Vědci vypožorovali, že párová vazba mezi dvěma samicemi byla daleko slabší než vazba mezi heterosexuálními jedinci. FF páry prokazovaly typické hnízdní chování tím, že bojovaly o získání svého hnízdního teritoria, ale samotné hnízdo nebránily. Pokud do jejich území vstoupil samec, obě samice své hnízdo opustily (Jankowiak et al. 2018).

Vědci zjistili výrazné rozdíly v průměrném počtu mláďat u jednotlivých skupin (MF = 5,3; FF = 3,8 a nespárované F = 1,86 mláďete). Dále byly nalezeny rozdíly v délce inkubace, kterou přímo ovlivňovala stavba rodičovského páru. Mezi FF a MF páry nebyly nalezeny výrazné rozdíly, ale pokud samice neměla partnera, inkubace trvala o 2-3 dny déle (MF = 18 dní, FF = 19,2 dne a nespárované F = 21 dní). Model optimálního přírůstku tělesné hmotnosti u holoubat (viz Graf 2.) ukázal, že mláďata odchovávaná nespárovanými samicemi měla průměrný přírůstek výrazně menší, než mláďata odchovávaná FF nebo MF páry.



Graf 2) Model přírůstků tělesné hmotnosti u mláďat s vyznačením rozdílů mezi dvěma druhy párů vzhledem k holoubatům od nespárovaných samic (Jankowiak et al. 2018).

V závěru vidíme, že dvě samice zvládaly úspěšně odchovávat mláďata stejně jako heterosexuální páry. Tudíž i v toto případě se potvrdilo, že je výhodnější utvořit stejnopohlavní pár, než odložit reprodukci či vychovávat mláďata bez pomoci partnera. Dále výsledky této studie potvrdily, že nevyrovnaný poměr pohlaví populace může pozměnit sociální strukturu a způsobit kooperativní rozmnožování mezi jedinci stejného pohlaví (Jankowiak et al. 2018).

Zebřička pestrá

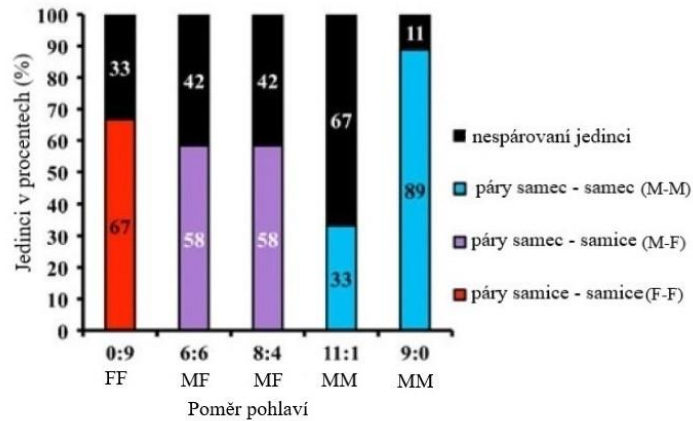
Zebřičky pestré jsou koloniálním, monogamním druhem pěvce s pohlavním dimorfismem pocházející z aridních oblastí Austrálie. Samci a samice tvoří celoživotní páry a po smrti partnera jsou schopny vytvořit nové partnerské pouto (Zann 1996). Párová vazba je u tohoto druhu hlavní sociální jednotkou skupiny, mimo to nevykazují jasnou dominanci hierarchii (Zann 1996). Oba partneři společně staví hnízdo, inkubují vejce a odchovávají mladá. V hnízdě společně zpívají duety, které slouží k upevnění partnerského pouta (Elie et al. 2010). Partnerské pouto je velice silné, jak během rozmnožovací sezóny, tak i po zbytek roku. Partneři zebřiček jsou vysoce koordinovaní a spolupracující. Zebřičky tvoří skupiny od desítek až po stovky jedinců, které se mohou lišit v poměru pohlaví. Poměry pohlaví se pohybují od 52 % po nevyrovnané poměry až 73 % vůči jednomu pohlaví, což může být způsobeno například úmrtností při migracích (Zann 1996). Všechny typické rysy tohoto druhu, ho činí dobrým kandidátem pro studium partnerských vztahů.

Studie Elie et al. (2011) se věnovala celoživotní tvorbě párů u zebřičky pestré. Autoři sledovali, zda k tomuto párování dochází vlivem nedostatku jedinců opačného pohlaví. Otázkou bylo, jestli svazky mezi dvěma samci budou natolik silné, že se nerozdělí, i když se jim naskytne možnost páření/spárování se samicemi (Elie et al. 2011).

Pro tuto studii bylo navrženo 5 experimentálních skupin zebřiček (starší >90 dní, divokého zbarvení). Dvě skupiny byly stejného pohlaví (9:0 a 0:9 – ♂: ♀) a tři skupiny smíšené s různým poměrem pohlaví (6:6, 8:4 a 11:1 – ♂: ♀). Ve smíšených skupinách byly testovány 3 úrovně dostupnosti samic na principu kompetitivnosti o samice. Před experimentem byli všichni ptáci (34x ♂ a 25x ♀) chováni ve smíšených skupinách, kde mohli získat zkušenosti s rozmnožováním (Elie et al. 2011).

Nejprve byly popsány charakteristiky chování heterosexuálních párů (MF) mezi dospělými zebřičkami ve skupině s vyváženým poměrem pohlaví. Poté v rámci experimentu uměle manipulovali s poměry pohlaví, zda tyto okolnosti vyvolají tvorbu homosexuálních párů. Předpokládali, že snížení dostupnosti partnerů opačného pohlaví by mělo zvýšit podíl ptáků tvořících partnerství s jedinci stejného pohlaví. U homosexuálních párů bylo sledováno, zda vykazují stejnou kvalitu a stabilitu jako heterosexuální páry. Pokud páry stejného pohlaví vykazují stejnou stabilitu jako heterosexuální páry, nabídka nových potenciálních partnerů by neměla stávající partnerství rozdělit (Elie et al. 2011).

Autoři dokázali, že nevyvážený poměr pohlaví ve skupině, může vést k vytvoření párů stejného pohlaví (viz Graf 3.). Podařilo se prokázat, že MF páry a páry stejného pohlaví tvoří stabilní vztahy a používají stejný behaviorální repertoár. Partneři společně hřadovali, navzájem se starali o peří, prováděli typické hnízdní chování, namlouvali se a bylo pozorováno i páření. V závěru studie se povedlo prokázat, že MM páry jsou velice stabilní. Po přidání samic do skupiny se homosexuální páry nerozpadly (Elie et al. 2011).

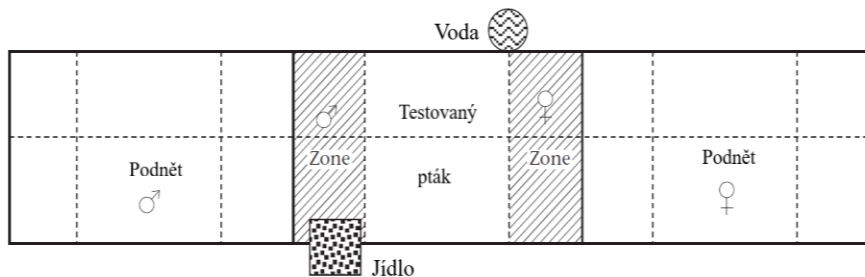


Graf 3) Graf vyobrazuje poměry mezi homosexuálními a heterosexuálními páry ve všech sledovaných skupinách, při rozdílném rozložení pohlaví (Elie et al. 2011).

Dále se vědci u zebříček zaměřili na otázku, zda sociální prostředí v mládí dokáže ovlivnit preferenci pro volbu sexuálních partnerů v dospělosti (Adkins-Regan & Krakauer 2000). Tímto prostředím je myšleno období života mláďat od vylíhnutí do vylétnutí z hnízda. V této studii byli odstraněni dospělí samci z kolonie. Získali potomky, kteří byli vychováni bez přítomnosti ostatních dospělých samců (potomci „experimentální“). Pro účely porovnání zde byla „kontrolní skupina“ jedinců, kteří byli vychováni ve stabilním prostředí s oběma rodiči. Dospělá mláďata z této kolonie byla podrobena testům s dvojitým výběrem mezi samčími a samičími podměty, po kterých následovaly voliérové testy.

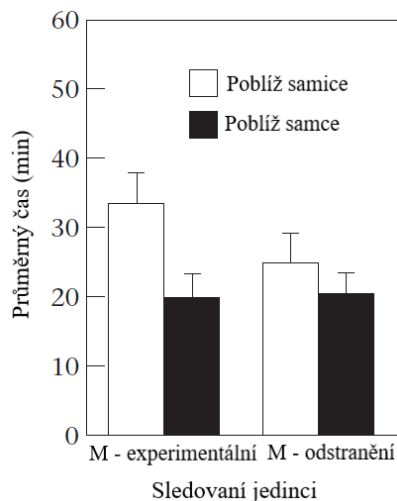
Ve všech chovných klecích byli odstraněni samci, když bylo nejstarším mláďatům 5-7 dní. Mláďata opouštějí hnízdo ve věku 16 dní od vylíhnutí. V jednom týdnu věku mají stále zavřené oči a nemohla mít žádné vizuální zkušenosti s jinými ptáky. Prvních 40 dnů života žila mláďata v chovné kleci s matkami. Poté byla rozdělena podle pohlaví do dvou velkých klecí. Po 100 dnech by měli být všichni ptáci behaviorálně i fyzicky dospělí. V tomto věku začaly testy dvojitého výběru (Adkins-Regan & Krakauer 2000).

Test dvojitého výběru představoval aparát 3 klecí postavených vedle sebe. V prostřední kleci byl umístěn testovaný pták. Ptáci byli testováni vždy po dobu 15 minut ve stejnou denní dobu během pěti po sobě jdoucích dnů. Do postranních oddílů vedle klece byli umístěni dva jedinci (viz Obrázek 2.). Na jedné straně samec a na protilehlé straně samice. Ptáci, kteří byli použiti jako podněty v bočních oddílech, vždy pocházeli z jiné kolonie než testovaný jedinec (Adkins-Regan & Krakauer 2000). Zaznamenával se celkový čas, který pták strávil v blízkosti samčí a samičí zóny. Ukázalo se, že čas strávený v blízkosti určitého pohlaví je platným měřítkem pro určení preference partnera. Kromě toho se zaznamenávalo, kolikrát jedinec zpíval samčímu či samičímu podnětu. Zpěv samců předpovídá zájem o vytvoření páru a je používán jako jeden ze znaků preference při výběru partnera (Adkins-Regan & Krakauer 2000).



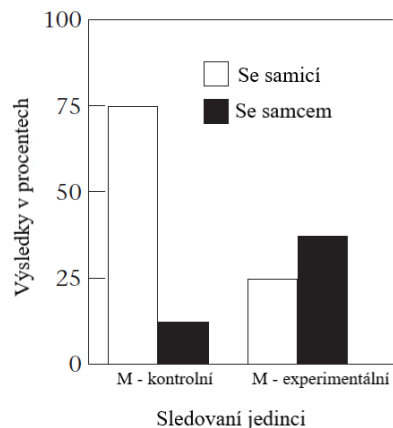
Obrázek 2) Rozložení aparátu klecí Testu dvojího výběru (Adkins-Regan & Krakauer 2000).

Výsledky toho testu potvrdily, že většina samců z kontrolní skupiny (6 z 8 jedinců) trávila více času v blízkosti samicích podnětů (viz Graf 4.) a dle očekávání i zpěv byl věnován hlavně samicím (7 z 8 samců). Ptáci z experimentálních skupin nevykazovali tyto preference. Tito samci zpívali samicím stejně často jako samci z kontrolní skupiny, ale výrazně více zpívali samčím podnětům.



Graf 4) Výsledky testu dvojího výběru u samců (Adkins-Regan & Krakauer 2000).

Ve skupinovém voliéroovém testu se setkali čtyři testovací jedinci stejného pohlaví (2 z kontrolní skupiny, 2 ze skupiny s odstraněnými samci) byli společně představeni 10 ptákům (vždy pěti jedincům od každého pohlaví). Ve voliére byly umístěny hnízdní boxy a materiál na stavbu hnízd. Utvořená skupina 14 jedinců byla v tomto prostředí ponechána 2 týdny (Adkins-Regan & Krakauer 2000). U kontrolních samců byla větší pravděpodobnost, že svou pozornost při námluvách budou zaměřovat na samicí podněty nežli na samčí. Samci z experimentální skupiny více směřovali svou pozornost při námluvách na jedince stejného pohlaví (38 % se spárovalo s jedinci stejného pohlaví). Graf 5 zobrazuje stav párování během druhého týdne pozorování, kdy se preference ustálily.



Graf 5) Výsledky samců z voliérového testu ve volbě a utvoření párů (Adkins-Regan & Krakauer 2000).

U zebřiček bylo dobře prokázáno, že sociální zkušenosti během vývoje jsou rozhodující pro dosažení dovednosti zpěvu u samců, který je důležitý pro utvoření páru. Samci se učí písně od svého otce a dalších dospělých samců v kolonii v období opuštění hnízda (Zann 1997; Williams 1990). Tento proces vyžaduje interakci nebo vizuální kontakt s učitelem skladeb (pouhé zaslechnutí dospělých samců v místnosti nestačí). U obou pohlaví platí, že získávají obraz budoucího partnera pomocí sexuálního imprintingu (Adkins-Regan & Krakauer 2000).

6.2 Alloparenting

Plameňák růžový

Regaiolli et al. (2018) si dali za cíl prozkoumat rodičovské chování dvou homosexuálních FF párů plameňáků růžových z hejna chovaného v zoologické zahradě Parco Natura Viva v Itálii. Chování bylo pozorováno u obou jedinců z FF páru a poté všechny získané údaje porovnali se samci i samicemi z heterosexuálních párů (Regaiolli et al. 2018).

Plameňáci růžoví jsou monogamní ptáci (Johnson & Cézilly 2009) a oba partneři se podílí na budování hnízda, inkubaci vajec a ochraně hnízdiště (Brown & King 2005). Oba rodiče se starají o otáčení vajec. Když jeden z plameňáků opustí hnízdo, druhý ihned stoupá na hnízdo a inkubuje vejce (Studer-Tiersch 1975). Přestože se obě pohlaví podílí na inkubaci vajec, výzkumy ukázaly, že samci sedí na vejcích častěji než samice (Brown & King 2005). Oba partneři aktivně brání hnízdo proti rušivým vlivům, ale u samců je obranné chování častější (Sandri et al. 2017).

V zoologických zahradách mohou páry stejného pohlaví zaujímat pět až šest procent chovného hejna (Bagemihl 1999). Homosexuální jedince u plameňáků nalezneme nejčastěji mezi mladými ptáky a samicemi (Brown & King 2005). Ačkoli utvořený samičí pár běžně netrvá déle než 1 sezónu.

Vědci sledovali hnízdní a rodičovské chování (obránné chování vůči rušivým vlivům, péče o vejce, stavění hnízda a vzájemnou péči mezi partnery). Výsledky ukázaly, že v každém páru se samice, která snášela vejce, věnovala hnízdu méně než druhá z páru (Regaiolli et al.

2018). Kromě toho samice, která nesnášela vejce, více projevovala obranné chování. Vědci vypožorovali že, samci z MF páru a samice z FF páru, které nesnášely vejce, měli velice podobné rysy chování a zastávali podobnou roli v páru. Stejně výsledky byly zjištěny i při porovnání heterosexuálních samic se samicemi snášejícími vejce v FF páru (Regaiolli et al. 2018). Z těchto zjištění se dá usoudit, že páry stejného pohlaví mají hnízdní a rodičovské chování podobné heterosexuálním párům a jejich reprodukční úspěšnost je sejná jako u MF párů (King 2006).

Autoři tímto výzkumem dokazují, že párování mezi jedinci stejného pohlaví může být kompenzačním mechanismem zajišťující zlepšení úspěšnosti rozmnožování plameňáků růžových například při rozpadu páru (Regaiolli et al. 2018). Tato studie přidává poznatky k hypotéze o alloparentingu (Wilson 1975), kdy jedna samice investuje do potomstva nepřibuzné samice (Bailey & Zuk 2009). Podobně tato studie přispívá k hypotéze o zlepšení fitness. Sníží se počet nespárovaných samic a zvýší se počet odchovaných mlád'at (Bailey & Zuk 2009).

Řád tučňáci (Sphenisciformes)

Tučňáci jsou jedním z nejznámějších druhů, u kterých bylo pozorováno homosexuální chování. Studie z volné přírody se týká populace tučňáků patagonských (*Aptenodytes patagonicus*; Miller, 1778). Dodnes byla provedena pouze jedna studie na homosexuální chování tučňáků v lidské péči (Allen 2018), ale mnoho zoologických zahrad je známo svými homosexuálními páry tučňáků a jejich úspěšnými odchovy mlád'at.

První pozorování námluv mezi jedinci stejného pohlaví u tučňáků vyvolalo debatu o vnitrodruhovém rozpoznání pohlaví. Roberts (1940) navrhl, že tučňáci „nevědí o pohlavních rozdílech a nerozlišují pohlaví ani při páření“. Ostatní výzkumníci pohlíželi na vnitrodruhovou identifikaci pohlavní jako na komplikovanější a přesnější proces (Richdale 1951; Davis et al 1998; Zuk 2006). Dospěli k závěru, že tučňáci dokáží rozpoznat pohlaví jiného jedince svého druhu na první pohled, a tedy vyvrátili hypotézu o „rozpoznávání pohlaví v pokusech a omylech“.

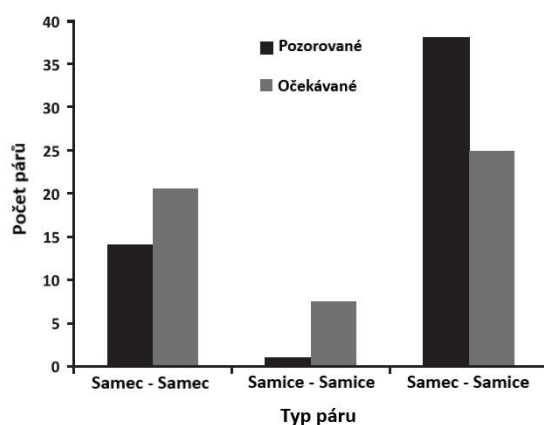
Příklady z volné přírody

Zájmem studie (Pincemy et al. 2010) bylo pozorování chování tučňáků patagonských během období páření na ostrově Kerguelen patřící k jižní Francouzské antarktické provincii. Tento výzkum poskytl příležitost kvantifikovat frekvenci výskytu námluv u jedinců stejného pohlaví, a jestli jsou páry stejného pohlaví schopny vytvořit partnerská pouta. Při této příležitosti byla testována i Robertsova (1940) hypotéza, že párování je nahodilé bez rozlišování pohlaví.

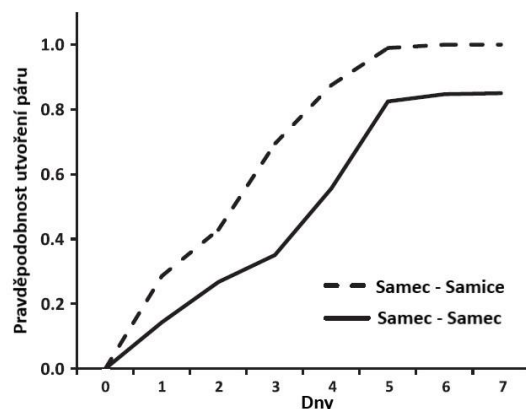
Tučňák patagonský je monogamní druh mořského ptáka bez pohlavního dimorfismu a oba partneři přispívají k rodičovské péči (Weimerskirch et al. 1992). Během námluv a tvorby partnerského pouta se tučňáci navzájem učí svá volání, aby se snadněji našli v kolonii, když se vrací z moře. Jakmile mládě doroste a osamostatní se, většina dospělých se v následujícím hnízdním období spáruje s novým partnerem. Úspěšné páry spolu zůstávají pouze v 19–29 %

případů. Tučňáci patagonští snášejí pouze 1 vejce a mládě odchovávají na plovacích blanách nohou. Mládě si rodiče předávají. Vždy jeden partner mládě zahřívá a druhý se vydává za potravou. Volba nového partnera každý reprodukční cyklus přináší možnost interakce s jedinci opačného pohlaví a také příležitost najít lepšího partnera (Pincemy et al. 2010)

Byly prokázány námluvy mezi jedinci stejného pohlaví, kdy se ve většině případů jednalo o samce. Z 53 párů 26,4 % byly MM páry a 1,9 % tvořily FF páry, zbytek 71,7 % představovaly MF páry (viz Graf 6.) (Pincemy et al. 2010). U nespárovaných ptáků sledovali jejich chování vůči samcům od momentu seznámení až po vytvoření páru. Pozorovali 7 samců, kteří si namlouvali jiného samce a 14 samců, kteří si namlouvali samice. Někteří samci, kteří si namlouvali jiné samce, se nakonec spárovali se samicemi, ale byli značně pomalejší v porovnání se samci, kteří si zvolili samice ihned (viz Graf 7.). Ve dvou případech se páry stejného pohlaví navzájem naučily svá volání, což je zásadní v úspěšném párování a odchovu mláďat (Pincemy et al. 2010).



Graf 6) Počet párů tučňáků patagonských, kteří se účastnili rozmnožovací sezóny v roce 2006. Zde je graficky zobrazeno porovnání mezi očekávaným počtem a skutečným počtem párů tvořených 2 samci, 2 samicemi a samcem se samicí (Pincemy et al. 2010).



Graf 7) Porovnání doby párování mezi samci dvořícími se samcům a dvořícími se samicím. Pravděpodobnost vytvoření párů v závislosti na uběhlých dnech (Pincemy et al. 2010).

Poměr pohlaví v populaci byl nevyrovnaný a počty samců značně převyšovaly samice (Pincemy et al. 2010). Sledovaná populace měla poměr pohlaví 63,3 % ve prospěch samců. Na základě této frekvence předpokládali následující vytvoření párů: 38,8 % MM, 14,2 % FF a 47 % MF párů (Pincemy et al. 2010). Při testování homosexuálně spárovaných samců zjistili, že nebyli ve špatném zdravotním stavu ve srovnání s heterosexuálně se chovajícími samci. Lišili se ve velikosti, byli menší než heterosexuální samci. Nebyli však nezralí ani nezkušení, kdyby ano, odrazilo by se to v barvách jejich opeření.

Studie potvrdila, že homosexuální chování se u tučňáků patagonských vyskytuje běžně (více než čtvrtina pozorovaných párů) i v přírodních podmínkách. Ve vzácných případech vytvořili trvalý, plnohodnotný pár, kdy se partneři naučili rozeznat volání partnera stejného pohlaví (většina homosexuálních párů se volání nebyla schopna naučit). Pincemy et al. (2010) se zaměřili pouze na jeden druh tučňáka, ale spekulují, že homosexuální chování může být podobně časté i u ostatních druhů. U tučňáků nelze zakládat pozorování pouze na vzhledu

z důvodu chybějícího pohlavního dimorfismu, proto usuzují, že nedostatečná identifikace pohlaví ve straších studiích by mohla omezit důvěryhodnost jejich výsledků (Pincemy et al. 2010).

I v následující studiích vědci objevili vyšší počet samců v kolonii tučňáků patagonských. Jeden takový případ byl zdokumentován v kolonii na ostrově Jižní Georgie (Olsson 1995). Na ostrově Possession v souostroví Crozet byl poměr pohlaví v místní kolonii tučňáku patagonských 1,53 samce na 1 samici (Bried et al. 1999). Ve studii od Pincemy et al. (2010) byl poměr pohlaví 1,65 samce na 1 samici a ve vzorku z roku 2009 vycházelo až 1,96 samce na 1 samici (Pincemy et al. 2009). Takže teorie o zvýšeném výskytu homosexuálního chování mezi samci z důvodu jejich vysokého počtu v kolonii by mohla platit. U samic bylo homosexuální párování mnohem vzácnější (Pincemy et al. 2010).

Příklady z lidské péče

V posledních letech se homosexuálním párům tučňáků dostává mediální pozornosti. V této podkapitole jsem zpracovala přehled známých případů ze zoologických zahrad. Jedná se o velice různorodou skupinu. Nejčastěji se jedná o MM páry, ale i FF páry jsou zde přítomné. U tučňáků oslích (*Pygoscelis papua*; (Forster, 1781)) se zdá být u homosexuálních párů častější párování mezi samicemi. Seznam zoologických zahrad s homosexuálními páry tučňáků je obsáhlý a zahrnuje zoologické zahrady z celého světa. V několika případech homosexuální páry předčily páry heterosexuální a staly se prvními páry tučňáků, které byly schopny úspěšně odchovat mládě v dané zoologické zahradě.

Seznam se týká těchto pěti druhů tučňáků:

tučňák Humboldtův (*Spheniscus humboldti*; Meyen, 1834)

tučňák patagonský

tučňák oslí

tučňák uzdičkový (*Pygoscelis antarcticus*; (Forster, 1781))

tučňák brýlový (*Spheniscus demersus*; (Linnaeus, 1758)).

Tučňák Humboldtův je nejčastěji chovaným druhem v zoologických zahradách a zároveň se u něj nejčastěji objevují homosexuální páry. V Londýnské zoologické zahradě mají rovnou tři homosexuální páry (Barr 2019).

Populace tučňáků Humboldtových je v Chile ohrožena a kolísá. V roce 1988 byl tento druh uveden na červený seznam ohrožených druhů, který zastřešuje Mezinárodní svaz ochrany přírody IUCN (*International Union for Conservation of Nature*). Ve volné přírodě jejich populace čítá 32 000 dospělých jedinců (BirdLife International 2016; ICUN 2019). V koloniích tučňáci tvoří stabilní monogamní páry. Toto je časté u druhů, které k úspěšnému odchování mláďat potřebují péči obou rodičů. Pro tučňáky je typické hnízdění v koloniích a aktivně svá hnízdění teritoria brání. Jedná se o malé hnízdění plochy, takže agrese vůči ostatním je běžná. Výběr a ochrana hnízda, může také posílit partnerské pouto (Allen 2018). Důležitou součástí párových vazeb je i sociální péče.

Výše popsané typické chování při tvorbě párů a při hnízdění bylo pozorováno i u homosexuálních párů v lidské péči. Často se jednalo o jedince se silným rodičovským instinktem. Příkladem takového páru (MM) jsou tučňáci patagonští z Berlínské zoologické zahrady. Dostali vejce po samici, která nikdy nebyla schopna vejce úspěšně inkubovat. Stali se

prvním párem, který úspěšně vyseděl a vychoval mládě v této zoologické zahradě (Stack 2019). Stejný případ nastal i v Sydney, kde byl samčí pár tučňáků prvním z kolonie, který byl úspěšný ve hnízdění (Bowles 2019). Ve Velké Británii ve Winghamském parku měli jeden heterosexuální rozmnožující se pár, ale samec neprojevoval žádný zájem pomáhat samici při hnízdění, a tak byla nucena vejce opustit. Vejce předali homosexuálnímu páru a ten jej úspěšně vyseděl a mládě vychoval (Anonymous 2014).

MM pár tučňáků Humboldtových ze zoo v San Francisku každý rok úspěšně odchovává mláďata. Každou hnízdní sezónu jsou obdarováni vejcem a takto odchováli již 4 mláďata za poslední 3 roky (Ramos 2019).

Dále se zoologické zahrady setkaly se dvěma případy, kdy homosexuální páry tučňáků kradly vejce z cizích hnízd. Stalo se tak v Číně v parku Harbin Polar Land. Tomuto páru darovali vejce, když jedna samice z kolonie snesla dvě (Skarda 2011). Druhý takový pár je ze zoo v Nizozemí. Tito tučňáci kradli vejce a vyměňovali je za kameny (Ciaccia 2019).

Ne všechny páry měly potřebu se rozmnožovat. Jedním takovým zvláštním případem byl pár tučňáků Humboldtových z Akvária v New Yorku. Partneři spolu žili v dlouholetém partnerství více než 6 let. Nikdy se nerozpojili do rozmnožování, i když jim byly nabízeny volné samice, a ani před tím nebyli s jinými partnery. Jsou jediným párem, který nikdy nejevil známky potřeby se rozmnožovat. Byli pozorováni, že se spolu pářili, ale nikdy nestavěli hnízdo, neprojevovali zájem o vejce a ani neseděli na předmětech, jak bylo pozorováno u ostatních párů (Bull 2002).

Ve všech předchozích případech se jednalo o páry tvořené dvěma samci. Objevilo se pár výjimek, kdy byl pár tvořen dvěma samicemi. Jednou se tato výjimka objevila u páru tučňáků Humboldtových (McLysaght 2013). Nejčastěji se samičí páry objevovaly v koloniích tučňáků oslích. Ve dvou případech ze tří, kdy bylo pozorováno utvoření homosexuálního páru u tučňáků oslích se jednalo o FF páry. Pouze tučňáci oslí ze Sydney utvořili MM pár. Samičí pár z Irska pravidelně snášel neoplozené snůšky (Lucey 2015).

Celkový přehled zoologických zahrad s výskytem homosexuálních párů tučňáků je uveden v Tabulce 3. v Příloze I.

6.3 Tvorba společenských formací

Husa velká

Kotrschal et al. (2006) se zaměřili na výzkum chování homosexuálních párů u hus velkých z hejna Grünau. Hejno bylo založeno v 50. letech 20. století v severním Německu vědcem Konrádem Lorenzem. Ten je považován za zakladatele moderní etologie a sestavil kompletní etogram husy velké (Lorenz 1991). V této studii sledovali, jak houseři utvářeli MM páry (námluvy a jak silnou párovou vazbu si spolu vytvořili) a jaké bylo jejich chování k ostatním jedincům z hejna. Dále vědci vytvořili přehled všech rozmnožujících se jedinců, kdy se zaměřili na jejich reprodukční úspěšnost a jak jejich věk ovlivňoval získání partnera.

Od léta do pozdní zimy se husy spojují do velkých hejn. Pravděpodobně toho využívají jako strategické obrany proti predátorům při hledání potravy na otevřených prostranstvích. V únoru a březnu se hejna po návratu ze zimních krmných oblastí rozpadají na páry. Pouze 20

% hejna tvoří rozmnožující se jedinci (Lorenz 1991). Samice snáší až sedm vajec. Mladé samice mají tendenci k hnízdnímu parazitismu, kdy snáší vlastní vejce do hnízd zkušených hus. Housata se líhnou synchronně po 28 dnech inkubace. Samec je stimulován samicí a mládřaty, aby byl ostražitý a agresivní vůči jiným husám (Lamprecht 1986). Po pěti týdnech od vylíhnutí mládřat agresivita samce klesá. Po odchování mládřat se všichni jedinci opět shlukují do velkého letního hejna.

Dvojice, které vykazují vysokou věrnost, spolu zůstávají do příští reprodukční sezóny, zatímco jejich mládřata z minulé sezóny se připojí k nerozmnožující se čísti hejna (Lamprecht 1986). Během jejich prvního jara si během námluv utváří dočasné partnerské pouto. Trvalé svazky neutváří před druhým (samice) až třetím (samci) rokem života.

Husí hejno lze chápat jako společnost řady sociálních jednotek, jako jsou heterosexuální páry, homosexuální MM páry a rodiny (tj. páry s jejich potomky) (Frigerio et al. 2001). Jedinci ze sociální jednotky se navzájem podporují během obranných či útočných interakcí vůči ostatním jedincům (Frigerio et al. 2003).

Mezi chování, které je typické pro housery, se řadí poměrně agresivní chování. Kromě toho jsou spárování houseří více ostražití a tráví méně času příkrmováním mládřat než jejich partnerka (Waldenberger 1994). Bylo zjištěno, že homosexuální houseří bývají aktivnější při námluvách, než houseří z heterosexuálních párů. Žádný z houserů nepřevzal samicí pozici v páru, oba partneři vykazovali výrazné samčí chování (Huber & Martys 1993). Pod tímto chováním si můžeme představit vokální hlasitost, nápadné a agresivní chování páru v hejnu. Avšak ne všechny MM páry odpovídají tomuto popisu. Některé páry byly klidnější a daly by se zaměnit s MF páry.

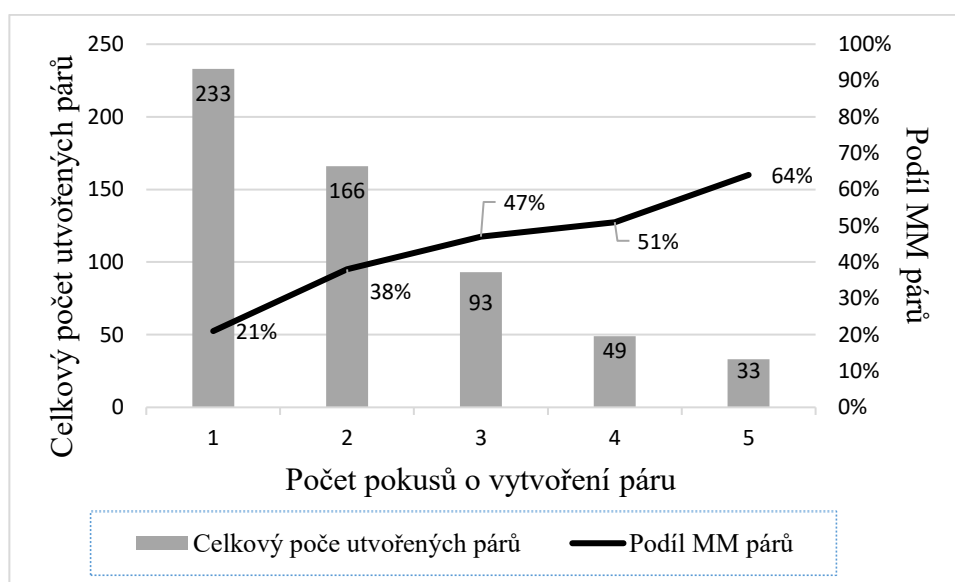
Za 30 let sledování bylo v hejnu Grünau zaznamenáno celkem 794 jedinců (352 samců a 345 samic). Pohlaví 97 jedinců nestihli určit. 236 samců alespoň jednou utvořilo pár a 116 se nikdy nezapojilo do žádného páru (Kotrschal et al. 2006). Za celou dobu pozorování vědci zaznamenali MF a MM páry, ale nikdy se v kolonii nevyskytl žádný FF pár. Jedinci mezi sebou utvářeli velice silné párové pouto. Podíl homosexuálních párů v hejně částečně závisí na poměru pohlaví (Huber and Martys 1993). Při vyváženém poměru pohlaví (cca 50-55 %) se vyskytlo méně než 12 % MM párů. Když se poměr pohlaví výrazně posunul ku prospěchu samců (více jak 65 %), tak se zde vyskytlo více jak 20 % MM párových vazeb. V jednu dobu v hejnu převyšoval poměr samic, ale pouto mezi dvěma samicemi se nikdy neutvořilo. Přestože v hejnu byl nedostatek samců, tak i v takové situaci se v hejnu objevily MM páry (Kotrschal et al. 2006). Utvoření samčích homosexuálních párů i v prostředí s nedostatkem samců naznačuje, že se za těchto okolností jedná o jedince s homosexuální sexuální orientací.

V Tabulce 4 jsou přehledně zpracovány údaje o párování, která houseří vytvořili za celý život. 106 samců utvořilo pár pouze se samicemi (49 %). Dále byli sledováni bisexuální houseří (37 %), kteří se alespoň jednou spárovali se samcem a následně se samicí. V hejnu se nacházelo 32 samců, kteří se exkluzivně párovali pouze s jinými samci (15 %) (Kotrschal et al. 2006).

	Počet samců (%)	\bar{x} počet partnerů za život	\bar{x} délka trvání páru (roky)
Celkový počet samců	218	2,53	2,69
Heterosexuální samci	106 (49 %)	1,70 ± 1,07	2,48 ± 2,35
Bisexuální samci	81 (37 %)	3,81 ± 1,88	2,52 ± 1,83
Homosexuální samci	32 (15 %)	1,84 ± 1,57	2,42 ± 2,47

Tabulka 4) Údaje o formaci párů dle sexuální orientace houserů (Kotrschal et al.

Graf 8 se věnuje problematice utváření párů na základě věku a úspěšných pokusů housera o vytvoření páru. Samci, kteří se spárovali se samicí na první pokus ($2,26 \pm 1,09$ let) byli výrazně mladší než samci, kteří si jako prvního partnera zvolili jiného samce ($3,71 \pm 2,77$ let). Toto naznačuje, že samci, kteří měli potíže se získáním samičí partnerky, se nakonec rozhodli namluvit si samčího náhradníka (Kotrschal et al. 2006).



Graf 8) Přehled stoupajícího množství MM párů s počtem neúspěšných pokusů o vytvoření páru. Vytvořeno z údajů uvedených ve studii (Kotrschal et al. 2006).

Na základě výsledků získaných z této studie si autoři nemyslí, že sexuální orientace je hlavním důvodem pro tvorbu MM párů u hus. Přesto to nelze vyloučit přinejmenším u 15 % houserů, kteří tvořili výhradně homosexuální páry (Kotrschal et al. 2006). Ve většině případů lze párování s jiným samcem považovat za taktiku zajištění spojence potřebného k udržení vyššího postavení v hejně. Vysoké postavení v hejně je důležité pro přístup ke zdrojům a k potenciálním partnerkám (Kotrschal et al. 2006). Pokud je počet dostupných partnerek omezen, samci mají tendenci se uchýlit k vytvoření páru s jiným samcem. Tuto skutečnost podporuje i to, že se zvyšujícím se věkem housera se zvyšuje pravděpodobnost spárování s jiným samcem, protože všechny vhodné samice stejného věku jsou již v páru s jinými housery (Choudhury & Black 1993).

6.4 Toxikologické vlivy

Ibis bílý

Frederick & Jayasena (2010) sledovali zástupce vodního ptactva ibise bílého (*Eudocimus albus*; (Linnaeus, 1758)) po dobu tří let v prostředí kontaminovaném methylrtutí. Methylrtuť je po nejčastější a nejtoxičtější formou rtuti. Methylrtuť může již v nízkých koncentracích působit jako silný teratogen, neurotoxin a způsobovat endokrinní poruchy u obratlovců (Jayasena 2010). Tento toxin se ukládal v potravě ibisů (obsah MeHg: 0,05 – 0,3 ppm z hmotnosti potravy). Kontaminace způsobila změny v chování ptáků a výrazně se zvýšilo homosexuální párování v populaci (až 55 % samců) společně s poklesem produkce vajec (až o 30 %) (Frederick & Jayasena 2010). Kontaminovaní samci vykazovali pouze minimálně typické chování pro námluvy a téměř vůbec se nepokoušeli namlout samice v porovnání s kontrolní skupinou. V průběhu studie vědci zaznamenali snížení produkce mláďat o 35 % u ptáků, kteří byli vystaveni methylrtuti (Frederick & Jayasena 2010).

Studie byla prováděna v umělých experimentálních podmínkách, ve kterých bylo vytvořeno kontaminované prostředí, s jakým se běžně setkávají volně žijící zvířata na jižní Floridě v USA. Většina kontaminovaných samců nevykazovala typické chování přítomné při námluvách (houpání hlavy a uklonění se) (Heath 2002). Někteří se ani nesnažili k samicím přibližovat. Homosexuální samci se navzájem ukláněli, ale ne tak hluboce jako to bylo pozorováno u heterosexuálních samců z kontrolní skupiny. Dále u nich byla viditelně snížena agresivita a pro samice se jevíli neatraktivní (Frederick & Jayasena 2010).

Všechny skupiny, které byly vstaveny kontaminaci methylrtutí měly méně produktivní hnízda než kontrolní skupina (Frederick & Jayasena 2010). Stupeň a vytrvalost homosexuálního párování se přímo úměrně zvyšovali s délkou vystavení ibisů účinkům methylrtuti. Homosexuální páry začínaly hnízdit značně dříve než heterosexuální páry. U homosexuálních samců byla menší pravděpodobnost, že budou měnit partnera v následujícím roce (Frederick & Jayasena 2010). Poměr pohlaví ve skupině byl poměrně vyrovnaný.

V experimentu se kvůli homosexuálnímu párování nezúčastnila reprodukce více jak polovina samců (Frederick & Jayasena 2010). V umělých podmínkách, díky péči vědců, měly samice šanci zahrnout vícekrát za rok. Ve volné přírodě má samice prostředky pouze pro jedno zahrnutí, a pokud by se vyřadila polovina samců z reprodukce, mělo by to katastrofální důsledky.

Výsledky této studie přinesly dvě zásadní zjištění. Důsledky kontaminace, jež byly pozorovány v této studii, byly způsobeny expozičními hladinami methylrtuti, které se běžně vyskytují u volně žijících živočichů (Frederick & Jayasena 2010). Vypozorované účinky, které má methylrtuť na reprodukční chování a sexuální preference mohou představovat nový mechanismus, kterým mohou kontaminanty ovlivňovat populace divokých ptáků (Frederick & Jayasena 2010).

7 Závěr

Prvním cílem této práce bylo poukázat na rozdíly mezi homosexualitou a homosexuálním chováním. Jak se ukázalo, pravá homosexuální orientace se objevuje pouze u zlomku druhů, se kterými jsme se v této práci setkali (berani a husy velké). Většina práce je tudíž věnována homosexuálnímu chování, které bylo pozorováno u mnoha druhů. Byly zde představeny nejzákladnější fyziologické a sociální mechanismy, které mohou stát za vznikem homosexuálního chování u zvířat. Rušivé faktory během březosti a senzitivní periody mohou velice jednoduše ovlivnit budoucí sexuální chování, které se u mláďat rozvine.

Druhým a hlavním cílem bakalářské práce bylo představit nejčastější druhy homosexuálního chování, které se vyskytují u ptactva. Nejčastěji se jednalo o chování, které je ovlivněno sociálními a demografickými podmínkami, proto jej vidáme u společenských druhů. Nevyrovnaný poměr pohlaví nejvíce ovlivňuje druhy hnízdící v koloniích. Tyto druhy nemají dostatek potenciálních partnerů k rozmnožování a v této situaci utváří homosexuální páry, aby měly šanci na rozmnožení. Bylo potvrzeno, že tyto páry mají až o polovinu nižší hnízdní úspěšnost, ale stále je to pro ně výhodnější než vynechat rozmnožovací sezónu úplně. Největší ztráty mívají během inkubace, samotný odchov vylíhlého mláděte zvládají homosexuální páry stejně dobře jako páry heterosexuální. Úspěšní homosexuální jedinci zůstávají v trvalém páru několik let a někdy i celý život.

Téma homosexuálního chování zvířat není doposud v české odborné literatuře zpracováno. Přínosem mé bakalářské práce je překlad tohoto tématu ze světové odborné literatury a zpracování obecného přehledu základních informací. Dále jsem touto cestou chtěla poukázat na reprodukční úspěšnost homosexuálních párů. Biologicky sice nejsou schopny se rozmnožit, ale přesto vždy našly způsob, jak vejce získat a byly schopny odchovat zdravá mláďata.

8 Literatura

- Adkins-Regan E & Krakauer A. 2000. Removal of adult males from the rearing environment increases preference for same-sex partners in the zebra finch. *Animal Behaviour* **60**: 47–53.
- Allen E. 2018. An investigation of pair-bonded Humboldt penguins (*Spheniscus humboldti*) in captivity: the differences between male-female pairs and male-male pairs. *The Plymouth Student Scientist* **11**: 5–23.
- Bagemihl B. 1999. *Biological exuberance: Animal homosexuality and natural diversity*. Profile Books, Great Britain.
- Bailey NW & Zuk M. 2009. Same-sex sexual behaviour and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* **24**(8): 439–446. doi:[10.1016/j.tree.2009.03.014](https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.03.014)
- Bertran J & Margalida A. 2003. Male-male mountings in polyandrous bearded vultures *Gypaetus barbatus*: an unusual behaviour in raptors. – *Journal of Avian Biology* **34**: 334–338.
- Blanchard RJ, Parmigiani S, Agullana R, Weiss SM & Caroline BD. 1995. Behaviors of Swiss-Webster and C57/BL/6N mice in a fear/defense test battery. *Aggressive Behavior* **21**(1): 21–28. doi:[10.1002/1098-2337\(1995\)21:1<21::aid-ab2480210105>3.0.co;2-0](https://doi.org/10.1002/1098-2337(1995)21:1<21::aid-ab2480210105>3.0.co;2-0)
- Braastad BO. 1998. Effects of prenatal stress on behaviour of offspring of laboratory and farmed mammals. *Applied Animal Behaviour Science* **61**(2): 159–180. doi:[10.1016/s0168-1591\(98\)00188-9](https://doi.org/10.1016/s0168-1591(98)00188-9)
- Bried J, Jiguet F & Jouventin P. 1999. Why do Aptenodytes penguins have high divorce rates? *Auk* **116**: 504–512.
- Brown C & King C. 2005. *Flamingo husbandry guidelines; a joint effort of the AZA and EAZA in cooperation with WWT*. Dallas: Dallas Zoo.
- Carboneras C, Jutglar F & Kirwan GM. 2019. Laysan Albatross (*Phoebastria immutabilis*) In: del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, Christie DA & de Juana E. *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Clutton-Brock TH & Iason GR. 1986. Sex ratio variation in mammals. *The Quarterly Review of Biology* **61**: 339–374.
- Conover MR & Hunt GL. 1984. Experimental Evidence That Female-Female Pairs in Gulls Result from a Shortage of Breeding Males. *The Condor* **86**: 472–476.

- Conover MR & Hunt GL. 1984. Female-female pairing and sex ratios in gulls: an histological perspective. *The Wilson bulletin* (Wilson Ornithological Society) **96**: 619–625.
- Dagg AI. 1984. Homosexual behaviour and female-male mounting in mammals—a first survey. *Mammal Review* **14**(4): 155–185. doi:10.1111/j.1365-2907.1984.tb00344.x
- Davis LS, Hunter FM, Harcourt RG & Heath SM. 1998: Reciprocal homosexual mounting in Adelie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Emu* **98**: 136—137.
- Diamond M. 1965. A critical evaluation of the ontogeny of human sexual behaviour. *Quarterly Review of Biology* **40**: 147–75.
- Dierk F. 1996. *Etologie*. 2. vydání. Praha: Univerzita Karlova. ISBN 80-7066-878-4.
- Elie JE, Mariette MM, Soula HA, Griffith SC, Mathevon N & Vignal C. 2010. Vocal communication at nest between mates in wild zebra finches: a private vocal duet. *Animal Behaviour* **80**:597–605
- Elie JE, Mathevon N & Vignal C. 2011. Same-sex pair-bonds are equivalent to male-female bonds in a life-long socially monogamous songbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **65**: 2197–2208.
- Ellis H. 1946. *Psychology of Sex*. William Heinemann. London.
- Freud S. 1905. Three essays on sexual theory In: Freud S. 2006. *The Psychology of Love* pp. 113–220. London: Penguin Books.
- Fruth B & Hohmann G. 2006. Social grease for females? Same-sex genital contacts in wild bonobos. In: *Homosexual Behaviour in Animals. An Evolutionary Perspective*. Ed. Sommer V & Vasey P. Cambridge University Press pp. 294–315.
- Gastal MO, Gastal EL, Beg MA & Ginther OJ. 2007. Elevated plasma testosterone concentrations during stallion-like sexual behaviour in mares (*Equus caballus*). *Hormones and Behavior* **52**: 205–10.
- Huber R & Martys M. 1993. Male-male pairs in Greylag Geese (*Anser anser*). *Journal of Ornithology* **134**: 155–164. <https://doi.org/10.1007/BF01640084>
- Hulet CV, Blackwell RL & Ercanbrack SK. 1964. Observations on sexually inhibited rams. *Journal of Animal Science* **23**: 1095–1097.
- Hunt G L & Hunt MW. 1977. Female-Female Pairing in Western Gulls (*Larus occidentalis*) in Southern California. *Science* **196**: 1466–1467. doi:10.1126/science.196.4297.1466

- Immelmann K, Pröve R, Lassek R & Bischof HJ. 1991. Influence of adult courtship experience on the development of sexual preferences in zebra finch males. *Animal Behaviour* **42**(1): 83–89. doi:10.1016/s0003-3472(05)80608-6
- Jankowiak Ł, Tryjanowski P, Hetmański T & Skórka P. 2018. Experimentally evoked same-sex sexual behaviour in pigeons: Better to be in a female-female pair than alone. *Scientific Reports* **8**: 1–7.
- Johnson AR & Cézilly F. 2009. *The greater flamingo*. London: T & AD Poyser.
- Jouventin P & Mauget R. 1996. The endocrine basis of the reproductive cycle in the king penguin (*Aptenodytes patagonicus*). *Journal of Zoology* **238**: 665—678.
- Kaiser S, Kruijver FP, Swaab DF & Sachser N. 2003. Early social stress in female guinea pigs induces a masculinization of adult behavior and corresponding changes in brain and neuroendocrine function. *Behavioural Brain Research* **144**(1-2): 199–210. doi:10.1016/s0166-4328(03)00077-9
- Kennedy H. 1997. Karl Heinrich Ulrichs, first theories of homosexuality. In Rosario VA (Ed.), *Science and homosexualities* pp. 26-45. New York. Routledge
- King CE. 2006. Pink flamingos: atypical partnerships and sexual activity in colonially breeding birds In: Sommer V & Vasey PL. 2006. *Homosexual behaviour in animals. An evolutionary perspective*. Cambridge University Press pp. 88–117. New York.
- Kinsey A. et al. 1948/1998. *Sexual Behavior in the Human Male*. Philadelphia: W.B. Saunders; Bloomington: Indiana University Press. [First publication of Kinsey’s Heterosexual-Homosexual Rating Scale. Discusses Kinsey Scale, pp. 636–659.]
- Kotrschal K, Hemetsberger J & Weiss BM. 2006. Making the best of a bad situation: homosociality in male greylag geese. In: Sommer V & Vasey PL. 2006. *Homosexual behaviour in animals. An evolutionary perspective*. Cambridge University Press pp. 56–86. New York.
- Lane SM, Haughan AE, Evans D, Tregenza T & House CM. 2016. Same-sex sexual behaviour as a dominance display. *Animal Behaviour* **114**: 113–118.
- Lorenz K. 1970. *Studies in Animal and Human Behaviour*. vol. **1**. London: Methuen Publishing.
- Loy JD & Peters CB. 1991. *Understanding Behavior: What Primate Studies Tell Us about Human Behaviour* pp. 190–228. New York: Oxford University Press.

- MacFarlane GR, Blomberg SP, Kaplan G & Rogers LJ. 2006. Same-sex sexual behavior in birds: expression is related to social mating system and state of development at hatching. *Behavioral Ecology* **18**(1): 21–33. doi:10.1093/beheco/arl065
- Mann J. 2006. Establishing trust: Socio-sexual behaviour and the development of male-male bonds among Indian Ocean bottlenose dolphins In: *Homosexual Behaviour in Animals. An Evolutionary Perspective*. Ed. Sommer V & Vasey P. Cambridge University Press pp. 107-130.
- Marvan F, Hampl A, Hložánková E, Massanyi L & Vernerová E. 2017. *Morfologie hospodářských zvířat, 6. vydání, Brázda, Brno. ISBN - 978-80-213-2751-1.*
- McGraw KJ & Hill GE. 1999. Induced homosexual behaviour in male house finches (*Carpodacus mexicanus*): the “Prisoner effect”. *Ethology Ecology & Evolution* **11**: 197–201.
- Meaney MJ. 2001. Maternal care, gene expression, and the transmission of individual differences in stress reactivity across generations. *Annual Review of Neurosciences* **24**: 1161–1192.
- Meek LR, Schulz KM & Keith CA. 2006. Effects of prenatal stress on sexual partner preference in mice. *Physiology & Behavior* **89**(2): 133–138. doi:10.1016/j.physbeh.2006.05.006
- Money J & Ehrhardt AA. 1996. *Man and Woman, Boy and Girl: Gender Identity from Conception to Maturity.*
- Morgan CP & Bale TL. 2011. Early Prenatal Stress Epigenetically Programs Dymasculinization in Second-Generation Offspring via the Paternal Lineage. *Journal of Neuroscience* **31**(33): 11748–11755. doi:10.1523/jneurosci.1887-11.2011
- Mueller BR & Bale TL. 2007. Early prenatal stress impact on coping strategies and learning performance is sex dependent. *Physiology & Behavior* **91**(1): 55–65. doi:10.1016/j.physbeh.2007.01.017
- Olsson O. 1995. *Timing and body reserve adjustment in king penguin reproduction. Ph.D. Thesis, Uppsala University. Sweden.*
- Perkins A, Fitzgerald JA & Price EO. 1992. Luteinizing hormone and testosterone response of sexually active and inactive rams. *Journal of Animal Science* **70**: 2086–93.
- Phillips RA, Silk JRD, Phalan B, Catry P & Croxall JP. 2004. Seasonal sexual segregation in two *Thalassarche* albatross species: competitive exclusion, reproductive role specialization or foraging niche divergence? *Proceedings of the Royal Society of London* **271**: 1283–1291. doi:10.1098/rspb.2004.2718

- Pincemy G, Dobson FS & Jouventin P. 2009. Experiments on colour ornaments and mate choice in king penguins. *Animal Behaviour* **78**: 1247—1253.
- Pincemy G, Dobson FS & Jouventin P. 2010. Homosexual Mating Displays in Penguins. *Ethology international journal of behavioural biology* **116**: 1210–1216.
- Poiani A. 2008. Same-Sex Mounting in Birds: Comparative Test of a Synthetic Reproductive Skew Model of Homosexuality. *The Open Ornithology Journal* **1**:36–45.
- Poiani A. 2010. *Animal homosexuality: A biosocial Perspective*. Cambridge University Press, New York.
- Price EO, Katz LS, Wallach SJR & Zenchak JJ. 1988. The relationship of male-male mounting to the sexual preference of young rams. *Applied Animal Behaviour Science* **21**: 347–55.
- Reece WO. 2011. *Fyziologie a funkční anatomie domácích zvířat, druhé rozšířené vydání*. Garda Publishing, Praha. ISBN: 978-80-247-3282-4.
- Regaiolli B, Sandri C, Rose P, Vallarin V & Spiezio C. 2018. Investigating parental care behaviour in same-sex pairing of zoo greater flamingo (*Phoenicopterus roseus*). doi:10.7717/peerj.5227
- Reichard UH & Boesch C. 2003. *Monogamy: mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals*. Cambridge University Press, New York.
- Richdale LE. 1951: *Sexual Behavior in Penguins*. University of Kansas Press, Lawrence, Kansas.
- Roberts B. 1940. The Breeding Behaviour of Penguins with Special Reference to *Pygoscelis Papua* (Forster). *Scientific Reports British Graham Land Expedition 1934-37* **1** (3): 195-254, London: British Museum (Natural History).
- Roselli CE, Larkin K, Resko JA, Stellflug JN & Stormshak F. 2004. The volume of a sexually dimorphic nucleus in the ovine medial preoptic area / anterior hypothalamus varies with sexual partner preference. *Endocrinology* **145**: 478–83.
- Roselli CE, Larkin K, Schrunck JM & Stormshak F. 2004. Sexual partner preference, hypothalamic morphology and aromatase in rams. *Physiology and Behavior* **83**: 233–45.
- Sachser N & Kaiser S. 1996. Prenatal social stress masculinizes the females' behaviour in guinea pigs. *Physiology & Behavior* **60**(2): 589–594. doi:10.1016/s0031-9384(96)80036-9

- Sandri C, Vallarin V, Sammarini C, Regaiolli B, Piccirillo A & Spiezio C. 2017. How to be a great dad: parental care in a flock of greater flamingo (*Phoenicopterus roseus*). doi: 10.7717/peerj.3404
- Santtila P, Sandnabba NK, Harlaar N, Varjonen M, Alanko K & Pahlen B. 2008. Potential for homosexual response is prevalent and genetic. *Biological Psychology* **77**:102–105. doi:10.1016/j.biopsycho.2007.08.006
- Sommer V & Vasey PL. 2006. *Homosexual behaviour in animals: An evolutionary prespective*. Cambridge University Press, New York.
- Studer-Tiersch A. 1975. Basel Zoo. In: Johnson A, Cezilly Feeds. *The greater flamingo*. Berkhamsted: T & AD Poyser pp. 121–130.
- Trivers RL & Willard DE. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* **179**: 90–92.
- Vervaecke H & Roden C. 2006. Going with the herd: same-sex interaction and competition in American bison. In: *Homosexual Behaviour in Animals. An Evolutionary Perspective*. Ed. Sommer V & Vasey P. Cambridge University Press pp.131-153.
- Veselovský Z. 2008. *Etologie: biologie chování zvířat*. Academia, Praha. ISBN: 978-80-200-1621-8.
- Wagner RH. 1996. Male-male mountings by a sexually monomorphic bird: mistaken identity or fighting tactic? *Journal of Avian Biology* **27**: 209—214.
- Ward IL. 1972. Prenatal Stress Feminizes and Demasculinizes the Behavior of Males. *Science* **175**: 82–84. doi:10.1126/science.175.4017.82
- Weinrich JD. 1980. Homosexual behavior in animals: a new review of observations from the wild, and their relationship to human sexuality. In *Medical Sexology: The Third International Congress*. Forleo R & Pasini W, pp. 288–95.
- Weinstock M. 2001. Alterations induced by gestational stress in brain morphology and behaviour of the offspring. *Progress in Neurobiology* **65**(5): 427–451. doi:10.1016/s0301-0082(01)00018-1
- Wickler W. 1967. Socio-sexual signals and their intraspecific imitation among primates. In: Morris D. *Primate Ethology* pp. 69–79. Chicago.
- Williams H. 1990. Models for song learning in the zebra finch: fathers or others? *Animal Behaviour* **39**: 745–757.

- Wilson EO. 1975. Sociobiology: the new synthesis. Cambridge, Belknap Press of Harvard University Press.
- Wingfield JC, Newman AL, Hunt GL & Farner DS. 1982. Endocrine aspects of female-female pairing in the Western gull (*Larus occidentalis wymani*). *Animal Behaviour* **30**: 9–22.
- Woodson JC, Balleine BW & Gorski RA. 2002. Sexual Experience Interacts with Steroid Exposure to Shape the Partner Preferences of Rats. *Hormones and Behavior* **42**(2), 148–157.
- World Association of Zoos and Aquariums WAZA. 2005. WAZA Building a future for wildlife: the world zoo and aquarium conservation strategy. Switzerland: World Association for Zoos and Aquariums Executive Office.
- Young LC & VanderWerf EA. 2013. Adaptive value of same-sex pairing in Laysan albatross. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281**: 1–5.
- Young LC, Zaun BJ & VanderWerf EA. 2008: Successful same-sex pairing in Laysan albatross. *Biology Letters* **4**: 323–325.
- Zann RA. 1996. The zebra finch: a synthesis of field and laboratory studies. Oxford University Press, Oxford.
- Zuk M & Bailey N. 2008. Birds gone wild: Same-sex parenting in albatross. *Trends in Ecology and Evolution* **23**: 658–659.
- Zuk M. 2006: Family values in black and white. *Nature* **439**: 917.

Webové stránky

- Barr S. 2019. London Zoo celebrates same-sex penguin couples for pride weekend. Independent. Available at <https://www.independent.co.uk/life-style/london-zoo-penguins-pride-night-lgbt-zsl-same-sex-ronnie-reggie-a8977206.html> (accessed November 2019).
- BirdLife International (2016). *Spheniscus humboldti*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22697817A93641822. Available at: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22697817A93641822.en>
- Bowles N. 2019. The story of Australia's famous gay penguin couple. Independent. Available at <https://www.independent.co.uk/news/science/gay-penguins-australia-magic-sphen-sydney-sea-life-aquarium-egg-a8738366.html> (accessed November 2019).
- Bull C. 2002. Birds of a Feather: Meet Wendell and Cass, the Gay Male Penguin Couple at the New York Aquarium. Questia. Available at <https://www.questia.com/read/1G1-84213144/birds-of-a-feather-meet-wendell-and-cass-the-gay> (accessed November 2019).
- Ciaccia C. 2019. Gay penguin couple steals egg from hetero couple at Dutch zoo. Fox news. Available at <https://www.foxnews.com/science/gay-penguin-couple-steals-egg-dutch-zoo> (accessed November 2019).
- Kinsey A. The Kinsey Scale. in Kinsey Institute. Available at <https://kinseyinstitute.org/research/publications/kinsey-scale.php> (accessed November 03, 2019).
- Lucey A. 2015. Dingles lesbian penguins Missy and Penelope say 'yes' to love nest. Irish examiner. Available at <https://www.irishexaminer.com/ireland/dingles-lesbian-penguins-missy-and-penelope-say-yes-to-love-nest-333744.html> (accessed November 2019).
- McLysaght E. 2013. Penguins living together at Israeli Zoo discovered to be 'lesbians'. Daily Edge. Available at <https://www.dailyedge.ie/lesbian-penguins-israel-tel-aviv-ramat-gan-1234289-Dec2013/> (accessed November 2019).
- Novák J. 2004. Holub domácí (*Columba livia f. domestica*). Available at <https://www.biolib.cz/cz/taxon/id21778/> (accessed March 17, 2020).
- Ramos J. 2019. Same-Sex Penguin Couple At San Francisco Zoo Hailed As Model Foster Parents. KPIX5 CBS SF. Available at <https://sanfrancisco.cbslocal.com/2019/06/20/same-sex-penguin-couple-san-francisco-zoo-model-foster>

parents/?fbclid=IwAR1KjhVEsBbAoRKRn2FrFEPessttVgV071v4oWSqjwnrNEuiKUuAqQXxPuY (accessed November 2019).

Söli G. 2009. Against nature? : an exhibition on animal homosexuality. Oslo. Available at <https://www.nhm.uio.no/besok-oss/utstillinger/skiftende/tidligere/againstnature/index-eng.html> (accessed March 10, 2020).

Stack L. 2019. Gay Penguins, and Their Hope for a Baby, Have Enchanted Berlin. New York Times. Available at <https://www.nytimes.com/2019/08/14/world/europe/male-penguins-adoption-egg-berlin-zoo.html> (accessed November 2019).

9 Samostatné přílohy

Příloha I. Tabulka 3. Přehled homosexuálních párů tučňák chovaných v zoologických zahradách.

Druh	Zoo	Párování	Jména	Odchov	Rok	Reference
Tučňák Humboldtův	San Francisco	MM	Eduardo a Rio	Ano (4 mláďata)	2017 a pokračuje	1
Tučňák patagonský	Berlín	MM	Skipper a Ping	Ano	2019	6
Tučňák oslí	Sydney	MM	Sphen a Magic	Ano	2018	8, 9
Tučňák Humboldtův	Zoo Londýn	MM	Ronnie a Reggie	Ano	Od roku 2014	2, 3
Tučňák oslí	Akvárium Londýn	FF	Marma a Rocky	Ano	2019	4, 5
Tučňák uzdičkový	Central Park – NY	MM	Squawk a Milou Roy a Silo	R a S – Ano	2004 S a M 2009 R a S	10, 11
Tučňák brýlový	New York Aquarium	MM	Wendell a Cass	NE Cass zemřel 2004	X	12, 13
Tučňák Humboldtův	Wingham Wildlife Park – UK	MM	Kermit a Jumbs	Ano	2014	14, 15
Tučňák Humboldtův	Bremerhaven – Německo	MM	Z a Vielpunkt	Ano	2009	7
Tučňák Humboldtův	Harbin Polar Land – Čína	MM	Adam a Steve	Ano	2011	16, 17
Tučňák Humboldtův	Faunia Park Madrid	MM	Inca a Rayas	Ano	2012	18, 19, 20
Tučňák Humboldtův	Ramat Gan Zoological Center – Izrael	FF	Chupchikoni a Suki	Ne – pouze hnízdo	2014	21, 22
Tučňák oslí	Irsko	FF	Missey a Penelope	Ne – pouze neoploďné snůšky	2015	23, 24
Tučňák brýlový	Dieren Park – Nizozemí	MM	X	Ne – neoploďné vejce	2019	25, 26
Tučňák patagonský	Odense Zoo – Dánsko	MM	X	Ano – úspěšný	2012	27

Reference dat použitých v tabulce: (1) Ramos J 2019; (2) “Some penguins are gay. Get over it.” 2019; (3) Barr S. 2019; (4) Wakefield L. 2019; (5) Gawronski Q. 2019; (6) Stack L. 2019; (7) “Male penguins raise adopted chick” 2009; (8) Street F & Wong MH 2019; (9) Bowles N. 2019; (10) Miller J. 2005; (11) Barnett L. 2009; (12) “We're here, we're queer, we're penguins” 2002; (13) Bull C. 2002; (14) “Gay penguins in Kent zoo are 'the best parents’” 2014; (15) “Kent gay penguins are 'the best parents in the zoo' after rearing a chick together” 2014; (16) “The 'adorable' gay penguins who adopted a baby chick” 2011; (17) Skarda E. 2011; (18) Ralph T. 2012; (19) Collins N. 2012; (20) “Gay penguins Inca and Rayas given an egg of their own” 2012; (21) McLysaght E. 2013; (22) Borgal Y. & Fears D. 2014; (23) Lucey A. 2015; (24) Withnall A. 2014; (25) Hanson H. 2019; (26) Ciaccia C. 2019; (27) “Denmark’s Gay Penguins Become Fathers” 2012

Doplnění webových stránek pro zajímavost:

Barnett L. 2009. Your morning adorable: Penguins in love. Los Angeles Times. Available at <https://latimesblogs.latimes.com/unleashed/2009/04/penguins.html> (accessed November 2019).

Borgal Y, Fears D. 2014. Rare 'lesbian' penguins build love nest at Israeli zoo. Today. Available at <https://www.today.com/pets/rare-lesbian-penguins-build-love-nest-israeli-zoo-2D11923857> (accessed November 2019).

Collins N. 2012. 'Gay' penguin couple given egg of their own. Telegraph. Available at <https://www.telegraph.co.uk/news/newstopics/howaboutthat/9283214/Gay-penguin-couple-given-egg-of-their-own.html> (accessed November 2019).

Denmark’s Gay Penguins Become Fathers. 2012. Huffpost. Available at https://www.huffpost.com/entry/denmark-gay-penguins-fathers_n_2104190?guccounter=2 (accessed November 2019).

Gawronski Q. 2019. Gay penguins at London aquarium are raising 'genderless' chick. NBC news. Available at <https://www.nbcnews.com/feature/nbc-out/gay-penguins-london-aquarium-are-raising-genderless-chick-n1052096> (accessed November 2019).

Gay penguins in Kent zoo are 'the best parents'. 2014. BBC news. Available at <https://www.bbc.com/news/uk-england-kent-27405652> (accessed November 2019).

Gay penguins Inca and Rayas given an egg of their own. 2012. Fox news. Available at <https://www.foxnews.com/world/gay-penguins-inca-and-rayas-given-an-egg-of-their-own> (accessed November 2019).

Hanson H. 2019. People Cheer On Same-Sex Penguin Couple Who Stole An Egg To Parent As Their Own. Huffpost. Available at https://www.huffpost.com/entry/gay-penguins-dutch-zoo-steal-egg_n_5dd03b70e4b01f982f02df4a?guccounter=2 (accessed November 2019).

Kent gay penguins are 'the best parents in the zoo' after rearing a chick together. 2014. Independent. Available at <https://www.independent.co.uk/news/uk/home-news/kent->

gay-penguins-are-the-best-parents-in-the-zoo-after-rearing-a-chick-together-9370358.html (accessed November 2019).

Male penguins raise adopted chick. 2009. BBC News. Available at <http://news.bbc.co.uk/2/hi/europe/8081829.stm> (accessed November 2019).

Miller J. 2005. New Love Breaks Up a 6-Year Relationship at the Zoo. New York Times. Available at <https://www.nytimes.com/2005/09/24/nyregion/new-love-breaks-up-a-6year-relationship-at-the-zoo.html> (accessed November 2019).

Ralph T. 2012. Gay penguins Inca and Rayas given an egg of their own. PRI. Available at <https://www.pri.org/stories/2012-05-24/gay-penguins-inca-and-rayas-given-egg-their-own> (accessed November 2019).

Skarda E. 2011. 'Gay' Penguin Pair Adopt a Baby Chick in China. News Feed. Available at <http://newsfeed.time.com/2011/12/07/gay-penguin-pair-adopts-a-baby-chick-in-china/> (accessed November 2019).

Some penguins are gay. Get over it. 2019. ZSL London Zoo. Available at <https://www.zsl.org/zsl-london-zoo/news/some-penguins-are-gay-get-over-it> (accessed November 2019).

Street F, Wong MH. 2019. It's a girl! Gender of penguin raised by Sydney's beloved same-sex parents revealed. CNN travel. Available at <https://edition.cnn.com/travel/article/same-sex-penguin-parents-sphengic-baby/index.html> (accessed November 2019).

The 'adorable' gay penguins who adopted a baby chick. 2011. The Week. Available at <https://theweek.com/articles/479558/adorable-gay-penguins-who-adopted-baby-chick> (accessed November 2019).

Wakefield L. 2019. Lesbian penguin couple become first time mums. Pink news. Available at <https://www.pinknews.co.uk/2019/07/04/lesbian-penguin-couple-become-first-time-mums/> (accessed November 2019).

We're here, we're queer, we're penguins. 2002. Emperor penguin. Available at <https://www.emperor-penguin.com/gay-penguins.html> (accessed November 2019).

Withnall A. 2014. Lesbian penguins pair off in same-sex couple first for aquarium in Ireland. Independent. Available at <https://www.independent.co.uk/news/world/europe/lesbian-penguins-pair-off-in-same-sex-couple-first-for-aquarium-in-ireland-9235614.html> (accessed November 2019).