

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

Funkce čištění srsti v kontextu sexuálního chování

Diplomová práce

Bc. Vendula Gregorová

Školitelka: Mgr. Martina Konečná, Ph.D.

České Budějovice 2017

Gregorová, V., 2017: Funkce čištění srsti v kontextu sexuálního chování [Grooming and its function in the context of sexual behavior. Mgr. Thesis, in Czech.] – 33 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

The main aim of this study was to investigate whether males and females of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) use social grooming as a commodity on the biological market. More specifically, it is focused on the exchange of grooming and mating opportunities. I have analyzed the exchange on three different levels: i) the long-term exchange, ii) short-term exchange of grooming for subsequent mating opportunity and iii) short-term patterns between grooming and mating, including assessment of rates of pre- and postsexual grooming. The results demonstrate that primates can trade grooming for sex and it seems that they do it on long-term rather than on immediate basis. Such relationship between grooming and mating might support the importance of long-term relationships between males and females. The result of the study also show that females groom males more often after the sexual activity, however males grooming was not affected by context (pre-, post-, non sexual).

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne 19. 4. 2017

.....
Bc. Vendula Gregorová

Poděkování:

Ráda bych na tomto místě poděkovala své školitelce Martině Konečné především za nabídku se tímto tématem zabývat. Následně za odborné vedení práce, zájem, ochotu a trpělivost, kterou mi v průběhu zpracování této práce věnovala. Mé poděkování patří též Veronice Roubové za poskytnutí dat pro výzkumnou část této práce. Rovněž děkuji Petrovi Šmilauerovi za užitečné komentáře ke statistickému zpracování dat. V neposlední řadě patří poděkování mé rodině, která mě při psaní této diplomové práce podporovala.

Obsah

1. ÚVOD.....	1
1.1. Čištění srsti	1
1.2. Teorie biologického trhu (<i>The biological market theory</i>).....	2
1.2.1. Čištění srsti jako komodita na biologickém trhu.....	3
1.3. Čištění srsti na trhu sexuálních služeb (<i>Mating market</i>).....	4
1.3.1. Výměna čištění srsti za sex ze strany samců.....	5
1.3.2. Čištění srsti po kopulaci	6
2. CÍLE PRÁCE	9
3. METODIKA.....	10
3.1. Studovaná zvířata.....	10
3.2. Sběr dat	10
3.3. Hierarchie.....	11
3.4. Čištění srsti	12
3.5. Sexuální aktivita	12
3.6. Příprava datasetů pro statistické zpracování.....	12
3.7. Statistické zpracování	13
3.7.1. Lineární modely se smíšenými efekty.....	13
4. VÝSLEDKY.....	15
4.1. Popisné charakteristiky	15
4.2. Výsledky lineárních modelů se smíšenými efekty	16
5. DISKUZE.....	18
6. ZÁVĚR.....	25
7. SEZNAM LITERATURY.....	26

1. ÚVOD

1.1. Čištění srsti

Čištění srsti je jednou z nejnápadnějších sociálních interakcí u primátů. Toto sociální chování se vyskytuje u všech druhů napříč jednotlivými taxonomickými skupinami primátů a nejintenzivnějších forem dosahuje u opic Starého světa (*Cercopithecoidea*). Obecně je na něj pohlíženo jako na přátelské chování a často je považováno za indikátor pozitivních dlouhodobých vztahů mezi jedinci. Oproti poloopicím je u opic a lidoopů častěji jasně vymezená role čistícího a čištěného a k čištění tak dochází více jednostranně (jedno zvíře čistí, druhé je čištěno) (Barton, 1987). Primáti tráví čištěním srsti poměrně značnou část dne (až kolem 20 %) a nepolevují ani na úkor například shánění potravy během nepříznivých podmínek (Barrett & Henzi, 1999). Lze tak soudit, že čištění srsti má pro primáty velký význam.

Čištění srsti je tradičně vysvětlováno dvěma funkcemi a to hygienickou a sociální. Jedna z prvních hypotéz vysvětlující čištění srsti byla právě hygienická funkce. Toto vysvětlení spočívá v tom, že čištěním srsti je jedinec zbavován staré kůže, nečistot nebo možných ektoparazitů jako jsou blechy a vši (Goosen, 1987). Zatímco všichni primáti věnují čištění sobě samotným malé, ale velmi významné množství času (což nepochybně má i hygienickou funkci), velké množství času věnují čištění srsti dalších jedinců. Sociální čištění nabízí způsob, jak udržovat v čistotě obtížně dostupná místa vlastního těla. Hygienická funkce však nedokáže vysvětlit vzorce sociálního čištění v plné míře. Frekvence čištění například korelovala s velikostí skupiny nikoliv s velikostí těla, což by nahrávalo právě hygienické funkci (Dunbar, 1991). Vzhledem k velké časové investici se tedy v literatuře klade důraz na sociální funkci čištění srsti.

Sociální funkci čištění lze podpořit faktem, že k němu u primátů dochází v mnohem větší míře než by bylo potřebné k pouhé hygieně (Dunbar, 1991). Z dlouhodobého hlediska může čištění srsti sloužit jako prostředek k formování vazeb mezi jedinci, získání a upevnění postavení ve skupině, sociální integrace či koaliční podpory (shrnuto v: Barrett & Henzi, 1999). Dále může přinášet i termoregulační výhody, kdy viskání srsti napomáhá k udržení tepla a zamezení jeho ztrát (Barrett & Henzi, 1999, 2006). Současně čištění srsti čištěnému snižuje srdeční frekvenci a zlepšuje celkový psychický stav zvířete (Keverne, Martensz, & Tuite, 1989).

Velká většina studií o sociálním čištění u starosvětských primátů se věnuje čištění mezi samicemi. Tyto studie ukazují, že výběr partnera, jeho role a množství čištění, které obdrží či věnuje, může být ovlivněno několika faktory. Jedním z faktorů je například postavení jedinců ve skupině. Seyfarth (1977) prokázal, že si samice pro čištění vybírají jiné samice na základě hierarchického žebříčku. Dominantní samice obdrží více čištění než ostatní a to kvůli jejich možné podpoře při koaličních rozbrojích. Nízko postavené samice pak soupeří o přístup k dominantním samicím, což odpovídá tomu, že množství obdrženého čištění směřuje nahoru po hierarchii. Dokonce i matky s mláďaty jsou považovány za atraktivního sociálního partnera. Nízko postavené samice čistily vysoko postavené matky častěji než naopak (Gumert, 2007a). Dalším faktorem, který má vliv na čištění srsti, se ukázal i příbuzenský vztah mezi jedinci, kdy příbuznější samice jsou preferovanými partnery (Schino, di Sorrentino, & Tiddi, 2007).

Studie zaměřené na sociální čištění mezi samci a samicemi ukazují, že i zde má na distribuci čištění vliv mnoho faktorů. U paviánů čaka není čištění srsti mezi pohlavími distribuováno rovnoměrně. Ve srovnání s tím, kolik samice věnují čištění samcům, stráví samci čištěním srsti samic přibližně polovinu tohoto času, což může být ovlivněno vyšším sociálním postavením samců či poměrem pohlaví ve skupině (Clarke, Halliday, Barrett, & Henzi, 2010). Obdobně se mezipohlavní rozdíly v iniciaci čištění ukázaly u makaků ásamských, kde ale oproti paviánům samci čistí samice častěji i déle než samice samce (Cooper & Bernstein, 2000). Důležitou roli může hrát i reprodukční stav samice. Velké množství studií dokumentují, že samci výrazně častěji čistí samice, které jsou právě v říji ve srovnání s ostatními samicemi ve skupině (Colmenares, Zaragoza, & Hernández-Lloreda, 2002; Hemelrijk, van Laere, & van Hooff, 1992; Norscia, Antonacci, & Palagi, 2009).

Čištění srsti je jednoznačně jednou z nejdůležitějších sociálních aktivit u primátů a jeho distribuce je nepochybně ovlivňovaná řadou faktorů. Současný pohled na čištění srsti u primátů a její hlavní funkci je výměna čištění za sebe samo či za jiné výhody. Přibývá stále více prací, kde autoři o čištění uvažují, jako o možném zboží, které lze směňovat v rámci biologického trhu.

1.2. Teorie biologického trhu (*The biological market theory*)

Teorie biologického trhu, kterou poprvé představili Noë a Hammerstein (1994, 1995), nám umožňuje vysvětlit řadu sociálních vztahů (jako je mezidruhový mutualismus, vnitrodruhová spolupráce či partnerský výběr) na základě analogie ke klasickým tržním

mechanismům, tak jak je známe. Na biologickém trhu by měla být výměna komodity (objekt) nebo služby (chování) vždy prospěšná pro oba obchodníky. Přestože by cena komodity mohla být mnohdy zdrojem konfliktů, správně by neměla být vynucena silou. Jedinci se mohou vyhnout agresivnímu chování tím, že mezi sebou budou soutěžit poskytnutím cennějšího zboží. Často pak právě podle hodnoty nabízeného zboží mezi sebou jedinci obchod uzavírají. Stejně jako je tomu na běžných trzích, jedinci porovnávají a berou v potaz nabídky všech potenciálních partnerů a podle toho se rozhodují, s kým budou zboží vyměňovat. Biologický trh je obecně určován nabídkou a poptávkou. To, jak bude zboží směňováno, obvykle záleží na momentálním „stavu trhu“. V mnoha případech je nedostatkové zboží obvykle vyměňováno za méně cenné zboží, po kterém není taková poptávka. Jedince tak můžeme rozdělit do dvou tříd: ti, kteří jsou držitelé nedostatkového zboží, tudíž si mohou vybírat a ti, kteří se snaží přebít svou nabídkou členy třídy, kam sami patří, aby mohli být vybráni (Noë & Hammerstein, 1994). Neoddělitelnou součástí biologického trhu je tedy hledání a výběr vhodného partnera, s nímž je obchod uzavřen. Hodnota každého z partnerů se může měnit v průběhu času v závislosti na obchodovaných komoditách. U většiny primátů je to právě čištění srsti, které slouží jako komodita, jež je na poli biologického trhu mezi jedinci často směňována.

1.2.1. Čištění srsti jako komodita na biologickém trhu

Studie, které se snaží uplatit teorii biologického trhu a vysvětlit pomocí ní kooperativní chování zvířat zahrnují širokou škálu druhů živočichů (Albo & Costa, 2010; Bshary & Noë, 2003; Metz, Klump, & Friedl, 2007; Stopka & Macdonald, 1999). Čištění srsti je běžně pozorované u sociálních skupin saveců (shrnuto v: Spruijt, Van Hooff, & Gispen, 1992). Vzhledem k tomu, že přináší jedinci mnoho výhod nejen v podobě odstraňování parazitů (Goosen, 1987), ale i v podobě pozitivního vlivu na snížení stresu skrze uvolňování beta-endorfinů (Keverne et al., 1989), je konkrétně u primátů považováno za velmi cennou a žádanou komoditu. Čištění může být jako komodita v rámci biologického trhu směňována recipročním způsobem za sebe samu, čímž jedinec získá přímé výhody, které čištění nabízí. Současně ale může být čištění směňováno za jiný druh zboží, které by svým způsobem mělo cenově odpovídat. Příkladem takového zboží může být tolerance od vysoce postaveného jedince ve skupině (Barrett & Henzi, 1999; Tiddi, Aureli, Polizzi di Sorrentino, Janson, & Schino, 2011) sdílení potravy (de Waal, 1997), koaliční podpora (Hemelrijk, 1994), přístup k mláděti (Gumert, 2007a; Henzi & Barrett, 2002) nebo početnější příležitosti k páření (Gumert, 2007b; Norscia, Antonacci, & Palagi, 2009).

Teorie předpokládá, že ve skupinách, kde mají zvířata celou řadu potenciálních obchodních partnerů, ze kterých mohou vybírat, by mělo být směňování určeno podle jejich postavení na trhu a podle dostupnosti nabízeného zboží. Studie, jejichž centrem pozornosti jsou primáti, přináší nejednotné výsledky, co se týče uplatnění teorie biologického trhu. Za co přesně je čištění směňováno, je mnohdy ovlivněno sociálními či ekologickými podmínkami. Roli hraje úroveň kompetice ve skupině a nabídka potravy. Zatímco úroveň kompetice je určována gradientem dominance či mírou agresivity, nabídka potravy je určována tím, zda ji lze či nelze monopolizovat. V případě, kdy je malá kompetice a není možné zdroj monopolizovat a současně míra agrese mezi jedinci je nízká, převažuje reciproční chování, kdy je sociální čištění směňováno za čištění samotné (Barrett et al., 1999; Fruteau, Lemoine, Hellard, van Damme, & Noë, 2011). V opačném případě, kdy je jasně stanovená hierarchie a frekvence čištění roste s postavením zvířete ve skupině, mohou jedinci na rozdíl od opětovného čištění získat výhody, které jsou těmi dominantními nabízeny. Příkladem takových výhod je tolerance při konzumaci potravy, kdy u šimpanzů čištění umožnilo jedinci sdílet omezené množství potravy (de Waal, 1997). Henzi & Barrett (2002) evidovali u pavíánů čáka směnu čištění za přístup k mláďatům. Vysoce postavené matky si za půjčení mláděte nechávaly zaplatit čištěním od nízko postavených samic. Nicméně směna čištění za jiné zboží ve skupině s jasně stanovenou hierarchií není pravidlem a i v tomto případě může být čištění směňováno za čištění (Balasubramaniam, Berman, Ogawa, & Li, 2011).

1.3. Čištění srsti na trhu sexuálních služeb (*Mating market*)

Všeobecně uznávaný příklad biologického trhu je i trh sexuálních služeb, kde samci a samice představují dvě různé obchodní třídy, z nich každá se snaží získat potřebné gamety. Vzhledem k tomu, že tvorba vajíček u samic je ve srovnání s tvorbou spermií u samců daleko více energeticky náročná, receptivní samice se mohou stát limitujícím zdrojem pro samce. V souladu s tím lze předpokládat, že samice budou vyžadovat jakési doplňkové komodity výměnou za své gamety (Clarke et al., 2010). Jednou z takových komodit, která může být nabízena u sociálně žijících savců je bezpochyby čištění srsti, a zvláště pak u primátů tomu není jinak.

1.3.1. Výměna čištění srsti za sex ze strany samců

Hlavní předpoklad fungujícího trhu sexuálních služeb je takový, že v případě, kdy samci budou více samice čistit, zajistí si tím následné páření. Empirických prací, které by interakce mezi samci a samicemi vysvětlovaly pomocí trhu sexuálních služeb, není mnoho a v zásadě jsou nejednotné. Podporu pro fungující sexuální trh přinesl ve své práci Gumert (2007b), který studoval interakce mezi samci a samicemi ve skupině makaků jávských (*Macaca fascicularis*). Testoval, zda dochází k výměně čištění srsti ze strany samců za sexuální chování v reálném čase, tedy jestli pravděpodobnost sexuální aktivity byla vyšší poté, co samec samici čistil srst. Výsledky práce podporují hypotézu, že čištění je opravdu za sexuální interakce vyměňováno. Navíc jako klíčový výsledek, který potvrdil teorii biologického trhu a přímo souvisí se vztahem nabídky a poptávky, se ukázala délka čištění srsti. V případě, kdy bylo ostatních samic v dohledu málo, čistil samec danou samici déle, než když měl na dohled dostatek dalších samic (v průměru 16 vs 8 min). Obdobné výsledky byly u sifaků malých (*Propithecus verreauxi*), kde se v období rozmnožování ukázala pozitivní korelace mezi čištěním samic ze strany samců a počtem kopulací. Tedy pár, kde samec samici často čistil, se spolu také častěji pářil. Ve srovnání s tím se mimo období páření ukázala pozitivní korelace mezi čištěním samic ze strany samců a čištěním samců ze strany samic, což lze vysvětlit jako reciproční chování (Norscia et al., 2009). Hypotézu výměny čištění za sex testovala i práce o gibonech lar (*Hylobates lar*). Giboni patří mezi druhy, kde si samci nemohou páření vynutit násilím. Autoři se tak rozhodli otestovat možnost, zda si samci čištěním srsti samic nezajišťují početnější příležitosti k páření. Výsledkem bylo, že tak skutečně činí, zvláště v období, kdy je samice plodná (Barelli, Reichard, & Mundry, 2011).

Nicméně ne všechny práce, v nichž byla testována existence biologického trhu u primátů, byly schopné jasně osvětlit vliv trhu na výměnu čištění za sexuální interakce. Výměna čištění za páření nebyla potvrzena u paviánů pláštíkových (*Papio hamadryas*) (Colmenares et al., 2002), a ani u paviánů čakma (*Papio ursinus*) (Clarke et al., 2010) nebyla výměna čištění za páření zcela v souladu s „pravidly“ biologického trhu. U makaků rhesus (*Macaca mulatta*) (Massen et al., 2012) také nebyla existence sexuálního biologického trhu potvrzena a dokonce tato práce přinesla zcela opačné výsledky, než by se daly očekávat podle teorie biologického trhu. Samci makaků čistili samice častěji a déle ve dnech, kdy k páření ani nedošlo než ve dnech, kdy se pářili. Ani počet samic neovlivňoval množství či délku čištění ze strany samců, jako tomu bylo ve studii makaků jávských (Gumert, 2007b).

Jeden z faktorů, který může ovlivňovat potenciální výměnu čištění za páření, je postavení jedince ve skupině. Umístění ve společenském žebříčku je jedním z ukazatelů „hodnoty“ jedince na trhu. Příležitost pářit se se samicí vysoce postavenou má ve srovnání s nízkou postavenou samicí větší hodnotu. Vysoce postavená samice může počít potomstvo, které bude mít větší šance na přežití (Setchell & Lee, 2002). Z toho lze předpokládat, že samci budou čistit vysoce postavené samice více než ty nízkou postavené. Stejně tak vysoce postavený samec může samicí poskytnout lepší genetický materiál (Setchell, Charpentier, Abbott, Wickings, & Knapp, 2010) případně lepší ochranu (Charpentier, van Horn, Altmann, & Alberts, 2008). Vysoce postaveným samcům tedy postačí (jako jejich platba) čistit méně než těm nízkou postaveným, kteří si tak kompenzují svoji kvalitu (Gumert, 2007b; Stopka, Johnson, & Barrett, 2001). Právě sociálním postavením samce je částečně vysvětlován úspěch samce spářit se s danou samicí nezávisle na poskytnutém čištění (Massen et al., 2012).

Dalším faktorem často studovaným v souvislosti s výměnou čištění za páření je reprodukční stav samice. Receptivita nebo přesněji fáze cyklu s největší pravděpodobností početí jednoznačně zvyšuje cenu samice a pro samce je obchodování s čištěním jednou z možností, jak si zajistit páření právě s takovou samicí. Důležitost reprodukčního stavu samice byla prokázána u šimpanzu (*Pan troglodytes*) (Koyama, Caws, & Aureli, 2012, Hemelrijk et al., 1992). Za indikátor plodného období jsou u šimpanzů považovány sexuální otoky (Deschner & Heistermann, 2004). Samci šimpanzů čistili samice s otoky častěji než samice bez otoků. Navíc se zvyšujícím se počtem samic s otoky se snižovalo množství čištění, které samice od samců obdržely. V neposlední řadě pak byly samice čištěny více těmi samci, se kterými se častěji pářily.

Mnoho prací, které se věnují čištění v rámci sexuálního kontextu, často omezuje své pozorování na interakce pouze ze strany samců. Hlavním důvodem pro toto rozhodnutí je předpoklad, že jde především o strategii samců, jak si čištěním získat možnost pářit se se samicí.

1.3.2. Čištění srsti po kopulaci

Teorie biologického trhu a její aplikace na směnu čištění v sexuální kontextu implicitně předpokládá, že platba ve formě čištění bude předcházet samotnému páření. Řada z výše uvedených prací se tedy věnovala buď zkoumání interakcí čištění a tomu, zda pak přímo následuje sexuální interakce v daném čase (Gumert, 2007b), nebo časovou

souslednost nijak neřešila (Barelli et al., 2011; Norscia et al., 2009). Nicméně k čištění srsti také často dochází po kopulaci, a to až v polovině případů všech pozorovaných kopulací (Sonnweber, Massen, & Fitch, 2015).

U langurů čínských (*Rhinopithecus roxellana*) byly pozorované zřejmé rozdíly v postkopulačním chování u samců a samic. V případě, že po kopulaci následovalo čištění, byli častěji (27%) čištěni samci samicemi než naopak samice samci (6%). V ostatních případech se k sobě jedinci buď pevně tiskli, nebo samice od samce odešla úplně pryč (Li & Zhao, 2007). Langur čínský patří mezi polygynní druhy, kde si jeden samec monopolizuje několik samic. Autoři navrhují, že čištění po kopulaci ze strany samic může sloužit jako způsob, jak samice znemožní zabřeznout jiné samici a tím tak redukuje množství budoucí konkurence v kompetici o potravu pro své potomky. Naproti tomu u šimpanzů to byli samci, kteří po kopulaci častěji čistili samice (Nishida, 1997). Pro šimpanze je charakteristický promiskuitní pářící systém, v němž jsou samice schopné do jisté míry uplatňovat volbu partnera (Pieta, 2008). Během období říje jsou samice pro samce vysoce atraktivní, a co se týče čištění srsti, jsou samci obecně častěji iniciátory čištění. Samice se následně nejpravděpodobněji spáří právě s těmi samci, kteří je čistili nejvíce (Hemelrijk et al., 1992). Čištěním srsti po kopulaci mohou samci využívat jako způsob, kterým si samec ohlídá, aby se samice nespáříla s jinými samci. Protichůdné výsledky v chování po kopulaci mohou být tedy připisovány k druhové specifičnosti, která vyplývá z rozdílů v sociální struktuře či ekologii.

Ukázalo se, že čištění po kopulaci může ovlivnit i další následná páření. Zatímco samice čištěním může například udržet samce ve vzrušeném stavu a zajistit si tak další páření (Lee, Macbeth, Pagani, & Young, 2009), samci mohou čištěním samici zabránit, aby si k páření našla nového partnera a čištění by tak mohlo sloužit jako forma mate-guardingu (Berard, Nurnberg, Epplen, & Schmidtke, 1994). Sonnweber et al. (2015) ve své práci zkoumali, zda jedinci makaků magotů (*Macaca sylvanus*) vykazují odlišné strategie v čištění po kopulaci. Zajímali se primárně o to, zda existují mezipohlavní rozdíly v iniciaci čištění po kopulaci a brali v potaz i řadu faktorů jako například zda došlo k ejakulaci či reprodukční stav samice. Výsledky ukázaly, že záleží na typu páření, ke kterému došlo. Po kopulaci, při níž samec neejakuloval, to byly samice, které začaly čistit samce jako první. Oproti tomu u kopulace s ejakulací to byli samci, kteří častěji zahájili čištění samic. Co se týče stavu samic, kojící samice čistily stejnou mírou nezávisle na typu kopulace. Ve srovnání s tím nekojící samice byly iniciátorky čištění častěji po kopulacích bez ejakulace. Celkově při

srovnání obou pohlaví bylo výsledkem, že samice po kopulaci čistí samce častěji než naopak.

Studie, které se věnují postsexuálnímu čištění, tedy ukazují, že k řadě čištění dochází i ze strany samic. Zároveň přináší možná vysvětlení, proč se samice k čištění po kopulaci uchylují. Čištěním srsti se mohou samice buď vyhnout dalšímu páření s daným samcem (Gumert, 2007b), nebo si naopak čištěním zajistit další páření (Lee et al., 2009). Čištění srsti samců ze strany samic je nicméně běžné i před sexem nebo mimo sexuální kontext. Vzhledem k pozitivním účinkům čištění na redukci stresu mohou prostřednictvím čištění srsti samice budovat se samci stabilní a dlouhotrvající vztahy (Massen et al., 2012), a tím si zajistit výhody například v podobě ochrany nebo sociální podpory ze strany samců (Palombit, Cheney, & Seyfarth, 1997). Nicméně v literatuře je čištění srsti samců samicemi věnována menší pozornost.

2. CÍLE PRÁCE

Hlavním cílem této práce je zjistit, zda může sociální čištění srsti u makaků magotů (*Macaca sylvanus*) sloužit jako komodita na biologickém trhu, a to konkrétně v sexuálním kontextu. Cílem je tedy otestovat:

- zda existuje reciprocita mezi čištěním srsti a pářením v dlouhodobém časovém měřítku
- zda platí hypotéza, že čištění srsti může být platbou za aktuální početnější příležitosti k páření (ze strany samce a ze strany samice)
- zda k čištění dochází častěji před či po sexu nebo zcela mimo sexuální kontext (čištění iniciované samci a čištění iniciované samicemi)

3. METODIKA

3.1. Studovaná zvířata

Data byla sbírána na skupině makaků magotů (*Macaca sylvanus*), žijící v jediné volně žijící evropské kolonii v přírodní rezervaci Upper Rock na Gibraltaru. Tato skupina je považována za polodivokou, vzhledem k tomu, že je nejen denně přikrmována a opatrována Gibraltarskou ornitologickou a přírodovědně-historickou společností (GONHS), navíc je i hojně navštěvována turisty. Zvířata byla pozorována během dvou reprodukčních sezón. V první sezóně (4. listopad 2007 – 10. únor 2008) se skupina makaků skládala ze čtrnácti dospělých a tří subadultních (věk: 3 roky) samic, šesti samců, patnácti juvenilů a mláďat. Během druhé sezóny (20. říjen 2008 – 18. únor 2009) se ke stávajícím jedincům přidali tři noví samci (dva subadultní a jeden dospělý). Pozorovaná zvířata celkem zahrnovala 17 samic a 9 samců (z toho tři pouze ve druhé sezóně). Všechna zvířata byla individuálně rozpoznatelná a zvyklá na přítomnost pozorovatele. Pozorování bylo provedeno dvěma pozorovatelkami (Martina Konečná, Veronika Roubová), kteří před zahájením sběru dat prošli tréninkem pozorování.

3.2. Sběr dat

Data byla sbírána za využití kontinuálního fokálního záznamu (*continuous focal recording*) v kombinaci s minutkovým snímkováním (*instantaneous sampling*) (Altmann, 1974). Pozornost vždy byla zaměřena na daného jedince, délka fokální periody byla 30 minut a minutkové snímkování probíhalo ve dvouminutových intervalech. Příležitostně bylo zaznamenáno i pozorování *ad libitum* (Altmann, 1974). Veškerá pozorování probíhala v době od 8:00 do 18:00 hodin. Tento čas byl navíc rozdělen do pěti dvouhodinových bloků (8 – 10; 10 – 12; 12 – 14; 14 – 16; 16 – 18 hodin). Pozorování jednotlivců bylo v obou sezónách rovnoměrně rozvrženo tak, že každý jedinec byl v daném dni pozorován nanejvýš jednou a v dané sezóně v různých částech dne. Dvě pozorovatelky zaznamenaly chování dle předem připraveného etogramu (Berman, Ionica, & Li, 2004; Dolhinow, 1978), který obsahoval přes 50 prvků chování pokrývající širokou škálu denních aktivit – od agresivních interakcí přes přátelské až po sexuální (Roubová, 2011). Chování, která byla použita a analyzována pro tuto práci, jsou uvedena i s jejich definicemi v tabulce (Tab. 1).

Tab. 1 Etogram makaka magota (*Macaca sylvanus*)

Čištění srsti (grooming)	Zvíře probírá srst rukama nebo ústy druhému zvířeti, přičemž může a nemusí ze srsti odstraňovat částice.
Vytěsnění (displacement)	Zvíře se přiblíží k druhému, může se (ale nemusí) vůči němu chovat agresivně. Druhé zvíře v reakci na přítomnost prvního odejde. První zvíře záhy přebírá kontrolu nad daným místem či zdrojem (stín, potrava, partner).
Kopulace (copulation)	Zvíře se sexuálním záměrem přistoupí zezadu ke druhému zvířeti, uchopí ho za nohy či za pas. Aktivita zahrnující pánevní pohyby je poměrně dlouhá a kompletní, nikoliv orientační jako je tomu u pokrývání.
Pokrývání (mounting)	Zvíře bez jakéhokoliv sexuálního záměru přistoupí ze zadu ke druhému, uchopí ho za nohy či pas. Aktivita nezahrnuje pánevní pohyby.
Prohlížení genitálií (genital inspection)	Zvíře zkoumá dotekem, pohledem nebo čichem genitální oblast druhého zvířete.
Prezentace (present)	Zvíře se nastavuje svou anogenitální oblastí druhému zvířeti a to nejen v sexuálním kontextu.

3.3. Hierarchie

V této práci bylo využito dominantní hierarchie sestavené na základě interakce, které se říká vytěsnění (displacement); jeden jedinec se přiblíží (může i nemusí projevit agresi) k druhému jedinci a ten v reakci na přítomnost prvního jedince odejde. První jedinec tak záhy přebírá kontrolu nad zdrojem či daným místem (Hrdy & Hrdy, 1976). Toto tzv. vytěsnění bylo použito k zhodnocení dominantní hierarchie u široké škály druhů zvířat (sloni: Archie, Morrison, Foley, Moss, & Alberts, 2006; drůbež: Bayly, Evans, & Taylor, 2006). V našem případě byly zaznamenány jednotlivé interakce vytěsnění, které byly analyzovány pomocí sociometrických matic pro každé pohlaví a každou sezónu zvlášť. Charakteristiky sociální hierarchie byly pak spočítány v programu MatMan 1.1.4 (Noldus 2003). Linearita výsledné dominantní hierarchie během každé sezóny byla charakterizována pomocí Landaůva indexu h' (de Vries, Hanegraaf, & Netto, 1993). Následně byla zvířata seřazena podle jejich normalizovaného Davidova skóre, které je založeno na indexu

dyadické dominance. Davidovo skóre se jeví jako nejvhodnější metoda ke změření celkového úspěchu jedince (Gammell, de Vries, Jennings, Carlin, & Hayden, 2003). K určení, jaké postavení má jedinec ve skupině, bere v potaz poměr sil mezi jedinci. Výhodou tohoto skóre je, že do výpočtu zahrnuje pravděpodobnost, s jakou jedinec zvítězí či prohraje s jiným protivníkem a lze ho počítat i v malých skupinách (de Vries, Stevens, & Vervaecke, 2006). V průběhu sezón nebyly prokázány žádné změny v postavení jedinců. Avšak k několika změnám v postavení došlo mezi oběma sezónami (až o tři pozice v případě samic a o pět u samců).

3.4. Čištění srsti

Pro účely této práce bylo zpracováno zaznamenané sociální čištění srsti mezi samci (1. sezóna: $N = 6$; 2. sezóna: $N = 9$) a samicemi ($N = 17$). Data tak zahrnovala čištění iniciována jak ze strany samců, tak ze strany samic. U každého čištění bylo zapsáno jeho trvání, kdy začalo a kdy skončilo, jeho směr a identita čistícího a čištěného partnera. Do analýz vstupovala data týkající se frekvence a délka trvání čištění mezi jednotlivými partnery. V případě, že se daná dvojice čistila ve stejném směru opakovaně, musela být přestávka mezi jednotlivými čištěními nejméně 20 vteřin, aby bylo následující čištění započteno jako nové. Oproti tomu do analýz nevstupovala ta čištění, kdy došlo k reciprocitě, tedy změně ve směru (př. B začal čistit A) nebo bylo čištění narušeno třetí stranou (příchod dalšího jedince, turisté atd.).

3.5. Sexuální aktivita

V rámci fokálního pozorování bylo zaznamenáno několik projevů sexuální aktivity. Pro analýzu byly použity tři nejčastější projevy: kopulace (samec se sexuálním záměrem přistoupí zezadu k samici, uchopí ji za nohy či za pas. Aktivita zahrnující pánevní pohyby je poměrně dlouhá a kompletní, nikoliv orientační jako je tomu u pokrývání), prezentace (samice se nastavuje svou anogenitální oblastí samci) a prohlížení genitálií (samec zkoumá dotekem, pohledem nebo čichem genitální oblast samice).

3.6. Příprava datasetů pro statistické zpracování

Na základě dostupných detailních informací o kontextu čištění byly vytvořeny tři datasety: 1) dataset A zahrnuje veškeré interakce čištění a sexuální aktivity bez jakékoliv časové souslednosti a nezohledňuje tedy informace, co čištění předcházelo nebo po něm

následovalo. Cílem vytvoření tohoto datasetu je zodpovědět otázku, zda je čištění směřováno za sex samci či samicemi v dlouhodobém časovém měřítku. 2) dataset B zahrnuje pouze ty interakce čištění, kdy je známo, co se dělo 3 minutkové snímky (= cca 6 minut) po čištění srsti a slouží k testování hypotézy, zda čištění funguje jako platba za následný sex. Tedy zda je čištění za sex směřováno v aktuálním čase. 3) dataset C zahrnuje interakce čištění, kde je k dispozici informace, co se děje 3 minutkové snímky po čištění a zároveň 3 minutkové snímky před čištěním. V případě, ve kterém dané čištění současně jak předcházelo sexu, tak po něm zároveň i následovalo, bylo vždy započítáno pro oba kontexty zvlášť. Cílem je zodpovědět, zda je čištění častější před, po nebo mimo sexuální kontext. V případě datasetu B byla jednotlivá čištění klasifikována na základě kontextu: čištění v sexuální kontextu, tedy takové čištění po, kterém došlo k sexuální interakci a čištění v nesexuálním kontextu, kdy po čištění k sexuální interakci nedošlo. V případě datasetu C bylo čištění klasifikováno jako presexuální (předcházelo sexuální interakci), postsexuální (následovalo po sexuální interakci) či nesexuální (sexuální interakce mu ani nepředcházela ani nenásledovala).

Časový rámeček (cca 6 minut) byl zvolen nejen jako kompromis mezi tím, jaký byl stanoven v předchozích studiích (15 min: Colmenares et al., 2002; 10 min: Gumert, 2007b; 5 min: Tiddi, Aureli, Schino, & Voelkl, 2011), ale také aby se předešlo ztrátě početných interakcí, ke kterým došlo buď na začátku fokální periody, nebo na jejím konci.

3.7. Statistické zpracování

3.7.1. Lineární modely se smíšenými efekty

Data byla analyzována v programu R 3.3.1 (R Core Team, 2016) prostřednictvím lineárních modelů se smíšenými efekty (LMM), kde byla identita samce a samice zohledněna jako náhodný faktor. Čištění, jako vysvětlovaná proměnná, bylo reprezentováno frekvencí čištění (součet množství čištění, kdy A čistil B, vydělen součtem konečného počtu pozorovaných hodin obou jedinců) nebo délkou trvání čištění (součet délek trvání čištění, jak dlouho A čistil B, vydělen součtem konečného počtu pozorovaných hodin obou jedinců). Data o čištění byla zlogaritmována, aby se zvýšila homogenita jejich distribuce.

Zvlášť pro frekvenci i pro čas byly vytvořeny základní modely, kde byl pokaždé nejprve zahrnut celý dataset (A, B, C). Následně byly datasety rozděleny a zvlášť

analyzovány interakce, kde byly čistícím jedincem pouze samice (A1, B1, C1) a kde byli jako čistící pouze samci (A2, B2, C2). Tento postup byl zvolen z důvodu, že většina předešlých prací používala jen interakce iniciované samcem, a tak rozdělení datasetů umožní snadnější porovnání výsledků. Vždy byl nejprve vytvořen plný model a ponechání jednotlivých proměnných v modelu bylo testováno pomocí funkce `drop1`. Následně byly vytvořeny finální modely, do nichž vstupovaly jen faktory ponechané na základě výsledků LRT a p. Ve finálních modelech byla významnost jednotlivých proměnných testována pomocí konfidenčních intervalů (funkce `confint`).

(1) Modely A zahrnovaly data vycházející z datasetu A. Tato data byla získána z celého souboru bez jakékoliv časové souslednosti. Jako vysvětlující proměnné byly použity: sezóna, pohlaví jedince, frekvence sexuálního chování, hierarchie samce i samice.

(2) Modely B zahrnovaly test datasetu B (známo, co po čištění následovalo). Jako prediktory frekvence a délky trvání čištění byly použity: sezóna, pohlaví čistícího, kontext (který má dvě hladiny: sexuální a nesexuální) a hierarchie samce i samice.

(3) Modely C jsou založeny na datasetu C. Ve srovnání s modely B jsou v těchto zahrnuty informace, co se dělo před i po samotném čištění. K tomu, aby se otestovalo, co ovlivňuje frekvenci i délku čištění, byly použity tyto vysvětlující proměnné: sezóna, pohlaví jedince, kontext (který má tři hladiny: presexuální, postsexuální, nesexuální) a hierarchie samce i samice.

4. VÝSLEDKY

4.1. Popisné charakteristiky

(1) Z celkových téměř 900 hodin strávených se skupinou, byla každému jedinci v první sezóně věnovaná pozornost v průměru 15,42 ($\pm 0,38$ SD) hodin a ve druhé sezóně 13,42 ($\pm 1,12$ SD) hodin. Mezi samci a samicemi bylo zaznamenáno celkem 954 čištění (461 v první sezóně a 493 ve druhé sezóně), z toho 435 (45,6 %) čištění bylo směřováno samicemi na samce a 519 (54,4 %) čištění bylo směřováno samci na samice. U samic jako čistících se počet interakcí čištění pohyboval v průměru 25,59 interakcí na samici (v rozmezí od 12 do 73), u samců to bylo v průměru 57,67 interakcí na samce (v rozmezí od 4 do 111).

(2) Počet interakcí, kde bylo známo, co se stalo po čištění, bylo 355 (158 v první sezóně a 197 ve druhé sezóně) z čehož 168 (47,3 %) čištění směřovalo ze strany samic k samcům a 187 (52,8 %) čištění směřovalo v opačném směru, tedy od samců k samicím. Se sexuální aktivitou (páření, prezentace nebo prohlížení genitálií) bylo spojeno 160 (45,1 %) čištění a 195 (54,9 %) čištění se sexem nijak nesouviselo. V případě, kdy byly aktérkami čištění samice, pohyboval se počet interakcí spojených se sexuální aktivitou v průměru 4,59 interakcí na samici (v rozmezí od 1 do 12). U samců se počet interakcí pohyboval v průměru 9,11 interakcí na samce (v rozmezí od 2 do 29).

(3) Počet interakcí čištění, pro které bylo známo, co se stalo před i po čištění bylo 403 (160 v první sezóně a 243 ve druhé sezóně) z toho ve 182 (45,2 %) případech čistily samice samce a v 221 (54,8 %) případech čistili samci samice. Se sexuální aktivitou bylo spojeno 294 (72,5 %) čištění, z čehož 87 jich bylo klasifikováno jako presexuální, 207 jako postsexuální a 109 (27,5 %) čištění se sexem nijak nesouviselo. Počet interakcí, které předcházely sexuální aktivitě a kde byly samice jako čistící, se pohyboval v průměru 2,41 interakcí na samici (v rozmezí od 1 do 7). V případě samců jako čistících odpovídal tento počet interakcí v průměru 5,11 interakcí na jedince (v rozmezí od 1 do 16). Počet čištění, které následovalo po sexuální aktivitě, se u samic jako aktérek čištění pohyboval v průměru 5,53 interakcí na samici (v rozmezí od 1 do 12). U samců jako iniciátorů čištění se tento počet interakcí pohyboval v průměru 12,56 interakcí na samce (v rozmezí od 1 do 22).

4.2. Výsledky lineárních modelů se smíšenými efekty

Jako první jsou vždy uváděny výsledky pro modely, kde je jako vysvětlovaná proměnná frekvence čištění následně pak pro délku trvání čištění.

(1) V modelu A pro kompletní dataset byla na základě výsledků LRT a p vybrána frekvence sexuální aktivity jako signifikantní prediktor frekvence čištění srsti (estimate: 6.614; SE: 0.496; CI: 5.615, 7.588). Stejně výsledky vyšly v modelu A1 z pohledu samic jako čistících (frekvence sexuální aktivity, estimate: 5.833; SE: 0.675; CI: 4.476, 7.157), tak v modelu A2 z pohledu samců jako čistících (frekvence sexuální aktivity, estimate: 7.460; SE: 0.660; CI: 6.151, 8.745). Výsledky všech tří modelů tedy ukazují, že čím častěji se daná dvojice samce a samice pářila, tím častěji se i čistila.

K obdobným výsledkům došly i modely pro délku trvání čištění, kde byla v modelu A na základě výsledků LRT a p vybrána frekvence sexuální aktivity, jako signifikantní prediktor trvání čištění (estimate: 7.741; SE: 0.628; CI: 6.482, 8.970). Tedy čím častěji se jedinci pářili, tím déle se i čistili. Dále bylo vybráno i pohlaví čistícího (estimate: -0.419; SE: 0.213; CI: -0.836, -0.002), kdy z dlouhodobého hlediska samci obecně čistí samice kratší dobu než samice samce. Pro model A1 z dat jen pro samice jako čistící byla opět vybrána jako průkazná frekvence sexuální aktivity (estimate: 6.860; SE: 0.874; CI: 5.095, 8.574) stejně jako v modelu A2 pro samce jako čistící (frekvence sexuální aktivity, estimate: 8.334; SE: 0.837; CI: 6.662, 9.957). Pro čistící samce byl vybrán i rank samice, kde byla nakonec neprůkazná tendence samců čistit déle výše postavené samice (estimate: 0.396; SE: 0.225; CI: -0.046, 0.843).

(2) V modelu B pro celý dataset nebyl ani jeden prediktor významný pro vysvětlení frekvence čištění (všechna $p > 0.133$). Zatímco ani v modelu B2, u samců jako čistících, nebyla průkazná ani jedna proměnná (všechna $p > 0.227$), z pohledu samic v modelu B1, vyšla průkazná proměnná sezóna (estimate: 0.160; SE: 0.070; CI: 0.024, 0.297). Samice čistily samce častěji ve druhé sezóně než v té první. Navíc bylo v modelu B1 pro vysvětlení frekvence čištění vybráno i sociální postavení samic jako čistících, kde se ukázala neprůkazná tendence dominantnějších samic čistit samce kratší dobu (estimate: -0.057; SE: 0.035; CI: -0.126, 0.010).

Při testování, která proměnná má vliv na délku čištění, bylo v kompletním modelu B vybráno jako průkazné postavení toho, kdo čistí (estimate: 0.218; SE: 0.099; CI: 0.026,

0.410). Tedy čím je čistící jedinec dominantnější tím déle čistí. V případě samic jako čistících, v modelu B1, nebyla vybrána žádná proměnná jako významná (všechna $p > 0.573$). Oproti tomu v modelu B2 pro samce jako čistící se ukázalo, že dominantnější samci čistí samice déle (estimate: 0.218; SE: 0.099; CI: 0.025, 0.410). Tento výsledek nám ukazuje, že jsou to tedy hlavně samci, kteří ovlivnili výsledek pro kompletní dataset.

(3) V modelu C pro kompletní dataset byl na základě výsledků LRT a p jako signifikantní prediktor frekvence čištění vybrána sezóna (estimate: 0.131; SE: 0.051; CI: 0.032, 0.229) a kontext, ve kterém docházelo k čištění a to konkrétně kontext po sexu (estimate: 0.114; SE: 0.057; CI: 0.002, 0.225). Ve druhé sezóně se jedinci čistili častěji a čistili se častěji v kontextu postsexuálním než nesexuálním (kontext presexuální se od nesexuálního významně nelišil; estimate: 0.006; SE: 0.068; CI: -0.126, 0.139). Do modelu C bylo vybráno i pohlaví čistícího, kde byla nakonec neprůkazná tendence (estimate: 0.091; SE: 0.050; CI: -0.007, 0.187) samců čistit samice častěji než samice samce. Obdobné výsledky se ukázaly i v modelu C1, kde tedy samice čistily samce častěji ve druhé sezóně (estimate: 0.305; SE: 0.064; CI: 0.180, 0.430) a častěji je čistily po sexu (estimate: 0.158; SE: 0.072; CI: 0.018, 0.298). V modelu C2 z pohledu samců jako čistících bylo vybráno postavení čištěného, tedy samic (estimate: 0.142; SE: 0.052; CI: 0.040, 0.250). Samci tedy čistili častěji dominantní samice. Kontext jako prediktor vybrán nebyl, tudíž množství čištění ze strany samců se nelišilo v presexuálním, postsexuálním ani v nesexuálním kontextu.

V modelu C pro délku trvání čištění bylo na základě výsledků LRT a p vybráno opět postavení čištěného (estimate: 0.198; SE: 0.079; CI: 0.044, 0.359). Tedy čím je ten, kdo je čištěný výše postavený, tím déle je i čištěný. V modelu C1 z pohledu samic jako čistících bylo vybráno znovu pouze postavení čištěného (estimate: 0.217; SE: 0.078; CI: 0.061, 0.383). Tedy samice čistily déle výše postavené samce. V modelu C2 pro samce jako čistící bylo jako významný prediktor délky čištění vybráno postavení jak čistícího (estimate: 0.336; SE: 0.135; CI: 0.066, 0.596), tak čištěného (estimate: 0.295; SE: 0.143; CI: 0.020, 0.589). Dominantní samci čistili samice obecně déle a zároveň dominantní samice byly obecně samci déle čištěny.

5. DISKUZE

Směna čištění srsti v dlouhodobém časovém měřítku

Jeden z problémů pro uplatnění teorie biologického trhu je stanovení přesného časového rámce, během kterého ke směňování dochází. Je to otázka několika minut, hodin či dokonce měsíců? Někteří autoři předpokládají, že směňování funguje okamžitě nebo na krátkodobé bázi (Barrett & Henzi, 2006; Chancellor & Isbell, 2009; Ramseyer, Pele, Dufour, Chauvin, & Thierry, 2006) a to kvůli tomu, že většina primátů podle nich postrádá kognitivní schopnosti k tomu, aby sledovala hodnoty různých komodit v průběhu delšího časového rámce. Příkladem jsou samice pavíánů čakma, u nichž se studovalo, zda má hladina agrese vliv na to, jak si mezi sebou samice vyměňují čištění. Ukázalo se, že samice dokážou pouze krátkodobě mezi sebou upravovat reciprocitu čištění podle toho, jaká míra agresivity mezi nimi zrovna panuje (Barrett, Gaynor, & Henzi, 2002). Oproti tomu jiní autoři se přiklánějí k tomu, že k reciprocitě dochází v dlouhém časovém horizontu. Jako příklad lze uvést studii provedenou na makacích červenolících (*Macaca fuscata*), kde autoři zaznamenali dlouhodobou korelaci mezi čištěním a koaliční podporou z dat sesbíraných za 12 měsíců. Samice čistily častěji jedince, kteří je největší měrou podpořili. Zároveň byly samy větší oporou těm, kteří je více čistili (Schino et al., 2007). Stejně tak u šimpanzů si jedinci opláceli čištění i po třech až čtyřech měsících (Gomes, Mundry, & Boesch, 2009).

V této práci jsem nejprve testovala, zda existuje reciprocita mezi čištěním srsti a pářením za použití celkových dat za období 4 měsíců. Výsledky lineárních smíšených modelů ukázaly, že čištění je za sex skutečně směňováno. Tedy čím více se spolu jedinci pářili, tím častěji a déle se spolu i čistili. Můžeme tedy konstatovat, že u makaků magotů může být čištění srsti mezi samci i samicemi v dlouhodobém časovém měřítku směňováno za kopulace. Zajímavé je zdůraznit, že tyto výsledky se týkají nejen čištění iniciovaných ze strany samců, tj. že samci směňují čištění za sex se samicemi, ale i čištění ze strany samic, tj. mohli bychom říci, že i samice směňují čištění za sex se samci.

Tyto výsledky jsou ve shodě se studií makaků rhesusů, kde dobré vztahy (měřené například frekvencí a délkou čištění) mezi samci a samicemi byly korelovány početnějším pářením (Massen et al., 2012). K výměně mezi čištěním a pářením nedocházelo bezprostředně po čištění, ale v rozpětí několika dní až měsíců. Navíc nejen samci, ale také samice čistili své sexuální partnery častěji než ostatní jedince. Podobné výsledky vyšly i v práci (Hemelrijk et al., 1992), kde samice šimpanzů byly v období říje čištěny zejména

těmi samci, se kterými se i častěji pářily. Nicméně vzhledem k tomu, že se výměna čištění za páření vztahovala jen na období říje, neindikovala tak podle autorů dlouhodobou vazbu mezi jedinci. Autoři navrhuji, že samci samice čistili proto, aby si usnadnili páření tím, že u sebe čištěním jednoduše potlačili tendence k agresivnímu chování a u samic tendence k útěku (Hemelrijk et al., 1992).

Současně výsledky vycházející z dat o čištění a páření za celé sledované období ukázaly, že co se týče trvání čištění, samci čistí samice kratší dobu než je tomu naopak. Toto zjištění by bylo možné vysvětlit složením skupiny, kde bylo 17 samic a 5-9 samců. Při takovém poměru pohlaví je možné, že samci nemusí vzhledem k „nadbytku“ samic tolik do čištění investovat. Zároveň to také opět vyzdvihuje význam čištění ze strany samic, který byl v předchozích studiích málo sledován.

Čištění srsti jako platba za následný sex

Většina studií, které se věnují testování trhu sexuálních služeb, předpokládá, že si samec čištěním samice „zaplatí“ za následné páření s danou samicí. V případě, že je tedy na čištění pohlíženo jako na zboží, které samci musí v rámci biologického trhu „zaplatit“, aby přesvědčili samici k pohlavnímu styku, mělo by k němu z důvodu ochrany před podváděním docházet především před kopulací. Ač je výměna čištění za sexuální služby v literatuře hojně zmiňována, jen málo studií skutečně testovalo, zda si samci čištěním skutečně zajistí bezprostřední přístup k samici a tím větší šanci se s ní spářit (Barelli et al., 2011; Gumert, 2007b). Studie čištění srsti samic ze strany samců u makaků jávských (Gumert, 2007b) je první, která u primátů ukazuje „obchodování“ s čištěním srsti a příležitostmi k páření, a to v poměrně krátkém časovém intervalu několika minut. Jako většina studií se ale věnuje pouze čištění iniciovaném samci. Obdobně i u gibbonů lar kromě směňování čištění za čištění dochází navíc ze strany samců ke směňování čištění srsti za sex (Barelli et al., 2011). V případě, kdy samice cyklovaly a jejich reprodukční hodnota tak stoupla, samci znatelně zvýšili úsilí věnované čištění srsti. Současně se s rostoucí frekvencí čištění cyklujících samic zvyšoval i počet kopulací za den. Jinak řečeno samice se pářily se samci častěji ve dnech, kdy od nich obdržely i více čištění. Samci tedy čištěním srsti podplácejí samice, aby se s nimi mohli spářit. Ve srovnání s uvedenými studiemi jsem v této práci nedospěla ke stejným závěrům. Ukázalo se, že samci makaků magotů nemají větší pravděpodobnost dostat se k sexuální interakci se samicí v závislosti na tom, jestli ji předtím čistili nebo ne. Jinými slovy kontext (sexuální vs. nesexuální) neměl vliv na frekvenci ani délku trvání čištění.

Nelze tedy hovořit o tom, že by jednou ze strategií samců, jak si zajistit páření se samicí, bylo využití čištění v daný čas. V modelu se jako průkazný prediktor trvání čištění ze strany samců ukázalo sociální postavení samce, což podpořily i analýzy modelu, kde víme, co se odehrálo před i po čištění. Dominantní samci čistili déle (ale nikoliv častěji) než podřízení. To je v přímém rozporu s předpoklady teorie biologického trhu, kde by právě dominantní samci měli vzhledem ke své relativně vyšší ceně na trhu čistit méně. Tento na první pohled překvapivý výsledek je možné vysvětlit tím, že dominantnější samci méně vyruší vlivy z okolního prostředí, které by mohly mít za následek ukončení interakce. Druhým možným vysvětlením, v kombinaci s výsledky z modelu, kde víme, co bylo před i po čištění (viz dále) je to, že dominantní samci obecně upřednostňují interakce s dominantními samicemi. Vyšší cena těchto samic na trhu by pak mohla být příčinnou delšího čištění ze strany samců.

V této práci jsem otestovala také čištění samců ze strany samic, tedy zda samice nemohou využívat čištění také jako platbu za následný sex. Ani v tomto případě se neukázala průkazná žádná proměnná, která by přispívala k teorii biologického sexuálního trhu. Tedy kontext čištění neměl vliv na distribuci čištění ze strany samic. Jako průkazná se ukázala sezóna, kdy samice čistily samce častěji (ale ne déle) ve druhé sezóně. Tento výsledek lze vysvětlit příchodem tří nových samců do stávající skupiny. Ne u všech druhů se noví samci setkávají s přátelským přijetím ze strany samic (Smuts & Smuts, 1993). Nicméně, řada studií ukazuje, že samice věnují novým samcům velkou pozornost a často se s nimi páří (Berghänel, Schülke, & Ostner, 2010; Manson, 1995; Palombit, 1994) zřejmě i proto, že nově přichozí samci mohou stoupat nahoru po společenském žebříčku. Navíc se při páření s nimi zvyšuje genetická diverzita. Je tedy možné, že i samice makaků magotů mají určitou slabost pro nové samce a věnují jim část čistících interakcí.

Proč tedy, na rozdíl od makaků jávských (Gumert, 2007b) u makaků magotů okamžitá výměna čištění ze strany samců za sex nefunguje? Oproti makakům jávským mají makaci magoti sezónní rozmnožování a samice jsou synchronně receptivní (Küster & Paul, 1984). Toto může výrazně měnit podmínky na trhu a to tak, že v daném čase je k dispozici větší množství receptivních samic a investice samců tak nemusí být nijak vysoké. Jeden z předpokladů fungujícího biologického trhu je cena nabídky a poptávky. V případě, že je nabízeného zboží k dispozici plno, nebude po něm taková poptávka (Noë & Hammerstein, 1994). Vychýlený poměr pohlaví ve prospěch samic v kombinaci s extrémní samičí promiskuitou makaků magotů (Small, 1990) tak může dále vést k tomu, že sexuální

interakce jsou pro samce snadno dostupné. Nicméně vzhledem k malému počtu samců ve skupině zůstává otázkou, zda by se výsledek změnil, v případě že by se počet samců zvýšil.

Hypotézu čištění jako platby za sex nepotvrdila ani studie makaků ásamských (*Macaca assamensis*) (Cooper & Bernstein, 2000), kde samci sice vykazovali častější a delší čištění srsti samic, ale přesto toto čištění nebylo interpretováno jako takové, které by mělo přímou spojitost se sexuální aktivitou. Na základě použití vnitropohlavních dominantních vztahů se ukázalo, že samci i samice čistí častěji nízko postaveného jedince opačného pohlaví. Tyto výsledky jsou v rozporu s předpokladem, že by mělo být výhodné čistit častěji dominantní jedince, kteří jsou na trhu „cennější“. Nicméně vzhledem k tomu, že autoři nevzali v úvahu kontext, v jakém k čištění docházelo, není tato práce možná zcela vhodná proto, aby odhalila přesný vztah mezi čištěním a sexuální aktivitou. Závěry typu, že samčí čištění samic nemá s pářením žádnou souvislost, se tak mohou zdát trochu unáhlené.

Přestože je na čištění srsti často pohlíženo jako na komoditu na biologickém trhu, kterou jedinci směřují za jiné komodity, zůstává otázkou, zda k jejímu vyplácení skutečně dochází v sexuálním kontextu.

Čištění před nebo po sexuální interakci?

Na základě datového souboru, kde byla k dispozici informace, zda k sexuální interakci došlo nejen po, ale případně i před čištěním srsti bylo v této práci zjištěno, že u makaků magotů dochází nejčastěji k čištění v sexuálním kontextu a to po kopulaci. Překvapivě zejména u čištění ze strany samic.

O čištění po kopulaci může být uvažováno, jako o jedné z dalších strategií hlídání partnera tzv. mate-guarding. Hlídání partnera je chování, které se vyvinulo u široké škály druhů savců (Alberts, Altmann, & Wilson, 1996; Schubert, Schradin, Rödel, Pillay, & Ribble, 2009; Willis & Dill, 2007). Hlavní princip spočívá v tom, že se jedinec snaží monopolizovat sexuálního partnera a zabránit mu v páření s ostatními. Nejčastěji je studován mate-guarding ze strany samce, který se snaží monopolizovat si po páření danou samici. Samice tak má omezené možnosti výběru partnera v době, kdy je nejpravděpodobnější, že zabřezne (shrnuto v: Manson, 1997). Schopnost monopolizovat samici může být ovlivněna několika faktory: může záležet na počtu samic a stupni synchronizace jejich reprodukčního cyklu (Boesch, Kohou, Néné, & Vigilant, 2006; Nunn, 1999), na počtu soků, kteří proti samci stojí (Boesch et al., 2006) nebo na stupni odporu či spolupráce, jaký samice během

páření projevují (Manson, 1992). Samci mohou samice střežit různými způsoby, např. prodloužit páření na dobu delší, než je nutná k oplodnění (Carroll, 1991) nebo udržovat permanentní fyzický kontakt se samicí či samici po kopulaci nepřetržitě sledovat (Alberts et al., 1996). U primátů se samčí mate-guarding studuje hlavně u druhů žijících ve skupinách o mnoha samcích a samicích. U samců makaků magotů nebyl ve srovnání s ostatními druhy makaků (např.: makak tonkeánský: Aujard, Heistermann, Thierry, & Hodges, 1998; makak rhésus: Dubuc, Muniz, Heistermann, Widdig, & Engelhardt, 2012; makak jávský: Engelhardt, Heistermann, Hodges, Nürnberg, & Niemitz, 2006) mate-guarding téměř pozorován. Vzhledem k vysokému stupni synchronizace cyklů (Küster & Paul, 1984) a navíc i extrémní promiskuitě samic (Small, 1990) je pro samce takřka nemožné si samice efektivně monopolizovat. Výsledky této studie ukazují, že není ani čištění srsti ze strany samců po sexu strategicky využíváno k hlídání partnera, neboť samci čistili samice stejně často nehledě na kontext.

Velký význam má mate-guarding u sociálně monogamních druhů (např. u lidí či u mnoha druhů ptáků) (Shackelford, Goetz, Guta, & Schmitt, 2006). Přestože je i u těchto druhů studován hlavně jako strategie, která přísluší samcům, pozornost je věnována i střežení partnera ze strany samic. Z evolučního hlediska se samci a samice uchylují k hlídání svého partnera z rozdílných důvodů. Zatímco samci střeží svou partnerku především kvůli jejich reprodukční hodnotě, samice si hlídají především takového partnera, který je a jejich potomky dokáže zabezpečit (Buss, 2002).

Hlídání samce ze strany samic bylo zdokumentováno například i u vlhovce červenokřídleho (*Agelaius phoeniceus*), kde se samice chovaly velmi agresivně vůči ostatním samicím a bránily jim v zahnízdění. Svým agresivním chováním si tak samice primárně zajistily samčí otcovskou péči, sekundárně samcovu ochranu hnízda či ochranu zdrojů potravy v daném teritoriu (Yasukawa & Searcy, 1982). U primátů však nebyla tématu hlídání partnera ze strany samic zatím věnována žádná pozornost s výjimkou člověka (Buss, 2002). Přesto výsledky této studie naznačují, že jde o potenciálně zajímavé téma. Samice makaků magotů častěji čistily samce po kopulaci, než v kontextu mimo sexuální interakce. Jednou z možností jak toto chování vysvětlit je právě jako určitá forma hlídání samce. Samice mohou čištěním samce snížit šance ostatních samic spářit se s ním. Důvodem pro takové chování může být kompetice mezi samicemi. Samice makaků magotů mohou na rozdíl od ostatních druhů makaků zabřeznout pouze během období páření, které je omezeno na 3 až 4 měsíce. Současně samice vykazují vysoký stupeň synchronizace cyklů (Küster

& Paul, 1984). Tím, že bude samice po kopulaci o samce pečovat a čistit ho, znemožní ostatním samicím kopulovat s daným samcem. Vzhledem k tomu, že je v pozorované skupině poměr pohlaví vychýlen ve prospěch samic, může mezi samicemi docházet ke kompetici o samce a tím i následným příležitostem k páření. Kompetici mezi samicemi je obecně u savců v rámci reprodukce věnována menší pozornost než kompetici mezi samci, a to především kvůli prvotnímu pohledu na teorii pohlavního výběru, kdy zatímco samci mezi sebou soupeří o samice, samice uplatňují volbu partnera (Paul, 2002). Nicméně některé studie poukazují na to, že reprodukční úspěch samic může být ovlivněn i jejich schopností prosadit se v kompetici s ostatními samicemi. Za účelem zajistit si výhody v reprodukci tak mezi sebou mohou samice soupeřit nejen o zdroje, jako je potrava, ale i o příležitosti k páření a ochrana získaná prostřednictvím dobrých vztahů s dominantními jedinci apod. Jednou ze strategií samic se ukázala snaha zabránit reprodukci druhých (shrnuto v: Stockley & Bro-jørgensen, 2011). U makaků magotů tak může čištění srsti samce po kopulaci ze strany samice sloužit jako strategie, jak zabránit ostatním samicím pářit se s daným samcem a tím snížit šance jejich úspěšného zabřeznutí. Takové chování, může následně vést ke snížení budoucí kompetici a vyhnutí se nedostatku zdrojů pro sebe a své potomstvo.

Další z možných vysvětlení, proč samice čistí samce častěji v sexuálním kontextu (po kopulaci) ve srovnání s čištěním mimo sexuální kontext, je možná snaha vytvářet, či udržovat dobré vztahy s daným samcem. Vazba mezi samcem a samicí makaků rhesusů, která vzniká na základě opěťovaného čištění srsti, se promítá do reprodukčního úspěchu dané dvojice (Massen et al., 2012). Samice se páří se samci, s kterými se více čistí. Zatímco samci čistí samice více před či během období páření (zřejmě, aby si zajistili přístup k samicí), samice čistí samce více po skončení pářícího období. Vysvětlením může být snaha samic vytvořit a udržet si dobré vztahy s daným samcem a zajistit tak od něj ochranu sama pro sebe a současně pro jejich potomka. Samci makaků magotů se ve srovnání s ostatními druhy kočkodanovitých primátů vyznačují nezvykle intenzivní péčí o mláďata (Whitten, 1987). Tato skutečnost může mít vliv na to, proč samice po kopulaci věnují svůj čas čištění samce. Samice si tak mohou zajistit, aby se samec v budoucnu staral právě o jejich mláďě. U pavíánů čáka byla zdokumentovaná kompetice mezi laktujícími samicemi, které soupeřily o udržení blízkého vztahu s jedním či dvěma samci, s nimiž se spářily během cyklu, kdy zabřezly. Tito samci, u nichž byla pravděpodobnost, že jsou i otci mláďat, se následně o mláďata starali a poskytli jim ochranu před infanticidou. Samice udržovaly a chránily svůj vztah se samcem prostřednictvím fyzické blízkosti a čištěním srsti (Palombit,

Cheney, & Seyfarth, 1997, 2001). Navíc i další studie potvrdila, že právě samice pavíánů jsou významně častěji aktérkami čištění samců a současně jsou i více zodpovědné za udržování dobrých vztahů se samci (Lemasson, Palombit, & Jubin, 2008). Jaké možné výhody to může samicím přinášet? Jak již bylo zmíněno, samec poskytuje mláděti ochranu před infanticidou. Současně vytvořené pouto mezi samcem a samicí se potažmo promítá i do vztahu otec/samec – mládě. Výhody tohoto vztahu se ukážou, až když je potomek nezávislý a mohou zahrnovat snadnější přístup k potravě, urychlenou socializaci, ochranu před nepřáteli, podporu v soubojích s vrstevníky (Ransom & Ransom, 1971).

Současně naše výsledky ukázaly, že v pozorované skupině makaků magotů byly obecně dominantnější samice čištěny samci nejen častěji, ale i déle. Hierarchie samic má v sociálních interakcích významnou roli, zejména v souvislosti s reprodukčním úspěchem. Ukázalo se, že mláďata dominantních samic mají ve srovnání s ostatními mláďaty vyšší pravděpodobnost přežití (Kerhoas, Perwitasari-farajallah, Agil, & Widdig, 2014; Setchell & Lee, 2002; Silk et al., 2009) a celkově jsou v lepší kondici (Altmann & Alberts, 2005). Vysoce postavené samice makaků jávských rodí mláďata, která jsou úspěšnější v přežití, než mláďata níže postavených samic i v letech, kdy byl zaznamenán nedostatek potravy (van Noordwijk & van Schaik 1999). Obdobné výsledky přináší i studie na šimpanzích, kde se ještě navíc prokázala tendence vysoce postavených samic dožívat se delšího věku (Pusey, 1997). Kromě toho, samcům by se výběr dominantních samic mohl vyplácet z dlouhodobého hlediska, kdy dcery dědí postavení ve skupině po matce a synové dosahují vyššího reprodukčního úspěchu než synové podřízených samic (Paul, 2002).

6. ZÁVĚR

Tato práce měla za cíl otestovat, zda může sociální čištění srsti u makaků magotů sloužit jako komodita na biologickém trhu a to především v sexuálním kontextu. S ohledem na výsledky této práce jsem došla k závěru, že čištění srsti může být mezi samci a samicemi za sex směňováno. Nicméně k této směně nedochází během krátké doby, ale v průběhu dlouhodobého časového rámce, v němž mezi sebou jedinci prostřednictvím čištění srsti utváří pozitivní vztahy. Výměna zřejmě není tolik řízena pravidly biologického trhu, i když některé dílčí výsledky tato pravidla následují jako například častější/delší čištění dominantních samic ze strany samců. Srovnání výskytu čištění srsti v presexuálním, postsexuálním či nesexuálním kontextu ukázalo, že v pozorované skupině makaků magotů samice častěji čistily srst samců po sexu. U samců neměl kontext vliv na distribuci čištění srsti. Tyto výsledky naznačují, že by měla být věnována větší pozornost čištění ze strany samic a to mimo i sexuální kontext a hledání vysvětlení co je potenciálně hlavní komoditou směny pro samice.

7. SEZNAM LITERATURY

- Alberts, S., Altmann, J., & Wilson, M. (1996). Mate guarding constrains foraging activity of male baboons. *Animal Behaviour*, *51*(6), 1269–1277.
- Albo, M. J., & Costa, F. G. (2010). Nuptial gift-giving behaviour and male mating effort in the Neotropical spider *Paratrechalea ornata* (Trechaleidae). *Animal Behaviour*, *79*(5), 1031–1036.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, *49*(3), 227–267.
- Altmann, J., & Alberts, S. C. (2005). Growth rates in a wild primate population: ecological influences and maternal effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *57*(5), 490–501.
- Archie, E. A., Morrison, T. A., Foley, C. a. H., Moss, C. J., & Alberts, S. C. (2006). Dominance rank relationships among wild female African elephants, *Loxodonta africana*. *Animal Behaviour*, *71*(1), 117–127.
- Aujard, F., Heistermann, M., Thierry, B., & Hodges, J. K. (1998). Functional significance of behavioral, morphological, and endocrine correlates across the ovarian cycle in semifree ranging female Tonkean macaques. *American Journal of Primatology*, *46*(4), 285–309.
- Balasubramaniam, K. N., Berman, C. M., Ogawa, H., & Li, J. (2011). Using biological markets principles to examine patterns of grooming exchange in *Macaca thibetana*. *American Journal of Primatology*, *73*(12), 1269–79.
- Barelli, C., Reichard, U. H., & Mundry, R. (2011). Is grooming used as a commodity in wild white-handed gibbons, *Hylobates lar*? *Animal Behaviour*, *82*(4), 801–809.
- Barrett, L., Gaynor, D., & Henzi, S. P. (2002). A dynamic interaction between aggression and grooming reciprocity among female chacma baboons. *Animal Behaviour*, *63*(6), 1047–1053.
- Barrett, L., Henzi, S. ., Weingrill, T., Lycett, J. E., & Hill, R. A. (1999). Market forces predict grooming reciprocity in female baboons. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *266*(1420), 665–670.
- Barrett, L., & Henzi, S. P. (1999). The value of grooming to female primates. *Primates*, *40*(1), 47–59.
- Barrett, L., & Henzi, S. P. (2006). Monkeys, markets and minds: Biological markets and primate sociality. In *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution* (pp. 209–232).

- Barton, R. A. (1987). Allogrooming as mutualism in diurnal lemurs. *Primates*, 28(4), 539–542.
- Bayly, K. L., Evans, C. S., & Taylor, A. (2006). Measuring social structure: a comparison of eight dominance indices. *Behavioural Processes*, 73(1), 1–12.
- Berard, J. D., Nurnberg, P., Epplen, J. T., & Schmidtke, J. (1994). Alternative Reproductive Tactics and Reproductive Success in Male Rhesus Macaques. *Behaviour*, 129(3), 177–201.
- Berghänel, A., Schülke, O., & Ostner, J. (2010). Coalition formation among Barbary macaque males: the influence of scramble competition. *Animal Behaviour*, 80(4), 675–682.
- Berman, C. M., Ionica, C. S., & Li, J. (2004). Dominance style among *Macaca thibetana* on Mt. Huangshan, China. *International Journal of Primatology*, 25(6), 1283–1312.
- Boesch, C., Kohou, G., Néné, H., & Vigilant, L. (2006). Male competition and paternity in wild chimpanzees of the Taï forest. *American Journal of Physical Anthropology*, 130(1), 103–115.
- Bshary, R., & Noë, R. (2003). Biological markets: the ubiquitous influence of partner choice on the dynamics of cleaner fish-client reef fish interactions. *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*, 9, 167–184.
- Buss, D. M. (2002). Human Mate Guarding. *Neuroendocrinology Letters*, 23(4), 23–29.
- Carroll, S. P. (1991). The adaptive significance of mate guarding in the soapberry bug, *Jadera Haematoloma* (Hemiptera: Rhopalidae). *Journal of Insect Behavior*, 4(4), 509–530.
- Clarke, P. M. R., Halliday, J. E. B., Barrett, L., & Henzi, S. P. (2010). Chacma baboon mating markets: competitor suppression mediates the potential for intersexual exchange. *Behavioral Ecology*, 21(6), 1211–1220.
- Colmenares, F., Zaragoza, F., & Hernández-Lloreda, M. V. (2002). Grooming and Coercion in One-Male Units of Hamadryas Baboons: Market Forces or Relationship Constraints? *Behaviour*, 139(11), 1525–1553.
- Cooper, M. A., & Bernstein, I. S. (2000). Social Grooming in Assamese Macaques (*Macaca assamensis*), 85(1), 77–85.
- de Vries, H., Hanegraaf, P. L. H., & Netto, W. J. (1993). Matman: a Program for the Analysis of Sociometric Matrices and Behavioural Transition Matrices. *Behaviour*, 125(3), 157–175.

- de Vries, H., Stevens, J. M. G., & Vervaecke, H. (2006). Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Animal Behaviour*, *71*(3), 585–592.
- de Waal, F. (1997). The chimpanzee's service economy: food for grooming. *Evolution and Human Behavior*, *18*(6), 375–386.
- Deschner, T., & Heistermann, M. (2004). Female sexual swelling size, timing of ovulation, and male behavior in wild West African chimpanzees. *Hormones and Behavior*, *46*(2), 204–215.
- Dolhinow, P. (1978). A behavior repertoire for the Indian langur monkey (*Presbytis entellus*). *Primates*, *19*(3), 449–472.
- Dubuc, C., Muniz, L., Heistermann, M., Widdig, A., & Engelhardt, A. (2012). Do males time their mate-guarding effort with the fertile phase in order to secure fertilisation in Cayo Santiago rhesus macaques? *Hormones and Behavior*, *61*(5), 696–705.
- Dunbar, R. I. M. (1991). Functional Significance of Social Grooming in Primates. *Folia Primatologica*, *57*(3), 121–131.
- Engelhardt, A., Heistermann, M., Hodges, J. K., Nürnberg, P., & Niemitz, C. (2006). Determinants of male reproductive success in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) - male monopolisation, female mate choice or post-copulatory mechanisms? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *59*(6), 740–752.
- Fruteau, C., Lemoine, S., Hellard, E., van Damme, E., & Noë, R. (2011). When females trade grooming for grooming: testing partner control and partner choice models of cooperation in two primate species. *Animal Behaviour*, *81*(6), 1223–1230.
- Gammell, M. P., de Vries, H., Jennings, D. J., Carlin, C. M., & Hayden, T. J. (2003). David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index. *Animal Behaviour*, *66*(3), 601–605.
- Gomes, C. M., Mundry, R., & Boesch, C. (2009). Long-term reciprocation of grooming in wild West African chimpanzees. *Proceedings. Biological Sciences*, *276*(1657), 699–706.
- Goosen, C. (1987). Social grooming in primates. *Comparative Primate Biology*.
- Gumert, M. D. (2007a). Grooming and Infant Handling Interchange in *Macaca fascicularis*: The Relationship Between Infant Supply and Grooming Payment. *International Journal of Primatology*, *28*(5), 1059–1074.
- Gumert, M. D. (2007b). Payment for sex in a macaque mating market. *Animal Behaviour*, *74*(6), 1655–1667.

- Hemelrijk, C. (1994). Support for being groomed in long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour*, *48*(2), 479–481.
- Hemelrijk, C. K., van Laere, G. J., & Van Hooff, J. A. R. A. . (1992). Sexual exchange relationships in captive chimpanzees? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *30*(3-4), 269–275.
- Henzi, S. P., & Barrett, L. (2002). Infants as a commodity in a baboon market. *Animal Behaviour*, *63*(5), 915–921.
- Hrdy, S. B., & Hrdy, D. B. (1976). Hierarchical Relations Among Female Hanuman Langurs (Primates: Colobinae, *Presbytis entellus*). *Science*, *193*(4256), 913–915.
- Chancellor, R. L., & Isbell, L. A. (2009). Female grooming markets in a population of gray-cheeked mangabeys (*Lophocebus albigena*). *Behavioral Ecology*, *20*(1), 79–86.
- Charpentier, M. J. E., van Horn, R. C., Altmann, J., & Alberts, S. C. (2008). Paternal effects on offspring fitness in a multimale primate society. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *105*(6), 1988–92.
- Kerhoas, D., Perwitasari-farajallah, D., Agil, M., & Widdig, A. (2014). Social and ecological factors influencing offspring survival in wild macaques. *Behavioral Ecology*, *25*(5), 1164–1172.
- Keverne, E. B., Martensz, N. D., & Tuite, B. (1989). Beta-endorphin concentrations in cerebrospinal fluid of monkeys are influenced by grooming relationships. *Psychoneuroendocrinology*, *14*(1), 155–161.
- Koyama, N. F., Caws, C., & Aureli, F. (2012). Supply and demand predict male grooming of swollen females in captive chimpanzees, *Pan troglodytes*. *Animal Behaviour*, *84*(6), 1419–1425.
- Küster, J., & Paul, A. (1984). Female reproductive characteristics in semifree-ranging barbary macaques (*Macaca sylvanus* L. 1758). *Folia Primatologica*, *43*(2-3), 69–83.
- Lee, H., Macbeth, A., Pagani, J., & Young, W. (2009). Oxytocin: the great facilitator of life. *Progress in Neurobiology*, *88*(2), 127–151.
- Lemasson, a., Palombit, R., & Jubin, R. (2008). Friendships between males and lactating females in a free-ranging group of olive baboons (*Papio hamadryas anubis*): evidence from playback experiments. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *62*(6), 1027–1035.
- Li, B., & Zhao, D. (2007). Copulation behavior within one-male groups of wild *Rhinopithecus roxellana* in the Qinling Mountains of China. *Primates; Journal of Primatology*, *48*(3), 190–6.

- Manson, J. (1992). Measuring female mate choice in Cayo Santiago rhesus macaques. *Animal Behaviour*, *44*, 405–416.
- Manson, J. (1997). Primate consortships: a critical review. *Current Anthropology*, *38*(3), 353–374.
- Manson, J. H. (1995). Do Female Rhesus Macaques Choose Novel Males? *American Journal of Primatology*, *37*(4), 285–296.
- Massen, J. J. M., Overduin-de Vries, A. M., de Vos-Rouweler, A. J. M., Spruijt, B. M., Doxiadis, G. G. M., & Sterck, E. H. M. (2012). Male Mating Tactics in Captive Rhesus Macaques (*Macaca mulatta*): The Influence of Dominance, Markets, and Relationship Quality. *International Journal of Primatology*, *33*(1), 73–92.
- Metz, M., Klump, G. M., & Friedl, T. W. P. (2007). Temporal changes in demand for and supply of nests in red bishops (*Euplectes orix*): Dynamics of a biological market. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *61*(9), 1369–1381.
- Nishida, T. (1997). Sexual behavior of adult male chimpanzees of the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *Primates*, *38*(4), 379–398.
- Noë, R., & Hammerstein, P. (1994). Biological markets: supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism and mating. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *35*(1), 1–11.
- Noë, R., & Hammerstein, P. (1995). Biological markets. *Trends in Ecology & Evolution*, *10*(8), 336–339.
- Norscia, I., Antonacci, D., & Palagi, E. (2009). Mating first, mating more: biological market fluctuation in a wild prosimian. *PloS One*, *4*(3), e4679.
- Nunn, C. (1999). The evolution of exaggerated sexual swellings in primates and the graded-signal hypothesis. *Animal Behaviour*, *58*(2), 229–246.
- Palombit, R. (1994). Extrapair copulations in a monogamous ape. *Animal Behaviour*, *47*(3), 721–723.
- Palombit, R. A., Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (1997). The adaptive value of “friendships” to female baboons: experimental and observational evidence. *Animal Behaviour*, *54*(3), 599–614.
- Palombit, R. A., Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (2001). Female–female competition for male “friends” in wild chacma baboons (*Papio cynocephalus ursinus*). *Animal Behaviour*, *61*(6), 1159–1171.

- Paul, A. (2002). Sexual selection and mate choice. *International Journal of Primatology*, 23(4), 877-904.
- Pieta, K. (2008). Female mate preferences among *Pan troglodytes schweinfurthii* of Kanyawara, Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology*, 29(4), 845–864.
- Pusey, A. (1997). The Influence of Dominance Rank on the Reproductive Success of Female Chimpanzees. *Science*, 277(5327), 828–831.
- Ramseyer, A., Pele, M., Dufour, V., Chauvin, C., & Thierry, B. (2006). Accepting loss: the temporal limits of reciprocity in brown capuchin monkeys. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1583), 179–184.
- Ransom, T. W., & Ransom, B. S. (1971). Adult Male-Infant Relations among Baboons (*Papio anubi*). *Folia Primatologica*, 16(3-4), 179–195.
- R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Roubová, V. (2011). Grooming in female Barbary macaques: Role of dominance, kinship and relationship quality. Master Thesis. Department of Zoology, Faculty of Science, University of South Bohemia, pp. 59.
- Setchell, J., & Lee, P. (2002). Reproductive parameters and maternal investment in mandrills (*Mandrillus sphinx*). *International Journal of Primatology*, 23(1), 51–68.
- Setchell, J. M., Charpentier, M. J. E., Abbott, K. M., Wickings, E. J., & Knapp, L. A. (2010). Opposites attract: MHC-associated mate choice in a polygynous primate. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(1), 136–148.
- Seyfarth, R. M. (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of Theoretical Biology*, 65(4), 671–698.
- Shackelford, T. K., Goetz, A. T., Guta, F. E., & Schmitt, D. P. (2006). Mate Guarding and Frequent In-Pair Copulation in Humans. *Human Nature*, 17(3), 239–252.
- Schino, G., di Sorrentino, E. P., & Tiddi, B. (2007). Grooming and coalitions in Japanese macaques (*Macaca fuscata*): partner choice and the time frame reciprocation. *Journal of Comparative Psychology*, 121(2), 181–188.
- Schubert, M., Schradin, C., Rödel, H. G., Pillay, N., & Ribble, D. O. (2009). Male mate guarding in a socially monogamous mammal, the round-eared sengi: on costs and trade-offs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(2), 257–264.

- Silk, J. B., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Crockford, C., Engh, A. L., Moscovice, L. R., ... Cheney, D. L. (2009). The benefits of social capital: close social bonds among female baboons enhance offspring survival. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1670), 3099–3104.
- Small, M. F. (1990). Promiscuity in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *American Journal of Primatology*, 20(4), 267–282.
- Smuts, B., & Smuts, R. (1993). Male aggression and sexual coercion of females in nonhuman primates and other mammals: evidence and theoretical implications. *Advances in the Study of Behavior*, 22(22), 1–63.
- Sonnweber, R. S., Massen, J. J. M., & Fitch, W. T. (2015). Post-copulatory grooming: a conditional mating strategy? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(11), 1749–1759.
- Spruijt, B. M., Van Hooff, J. A. R. A. ., & Gispen, W. H. (1992). Ethology and neurobiology of grooming behavior. *Physiological Review*, 72(3), 825–852.
- Stockley, P., & Bro-jørgensen, J. (2011). Female competition and its evolutionary consequences in mammals. *Biological Reviews*, 86(2), 341–366.
- Stopka, P., Johnson, D., & Barrett, L. (2001). "Friendship" for fitness or "friendship" for friendship's sake. *Anim Behav*, 61, 19–21.
- Stopka, P., & Macdonald, D. W. (1999). The market effect in the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*: Selling information on reproductive status. *Ethology*, 105(11), 969–982.
- Tiddi, B., Aureli, F., Polizzi di Sorrentino, E., Janson, C. H., & Schino, G. (2011). Grooming for tolerance? Two mechanisms of exchange in wild tufted capuchin monkeys. *Behavioral Ecology*, 22(3), 663–669.
- Tiddi, B., Aureli, F., Schino, G., & Voelkl, B. (2011). Social relationships between adult females and the alpha male in wild tufted capuchin monkeys. *American Journal of Primatology*, 73(8), 812–20.
- van Noordwijk, M. A., & van Schaik, C. P. (1999). The effects of dominance rank and group size on female lifetime reproductive success in wild long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Primates*, 40(1), 105-130.
- Whitten, P. L. (1987). Infants and adult males. In *Primate Societies* (pp. 343–357).
- Willis, P. M., & Dill, L. M. (2007). Mate Guarding in Male Dall's Porpoises (*Phocoenoides dalli*). *Ethology*, 113(6), 587–597.

Yasukawa, K., & Searcy, W. A. (1982). Aggression in female red-winged blackbirds: a strategy to ensure male parental investment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *11*(1), 13–17.