

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Vliv velikosti a složení skupiny na reprodukci
tamarínů pinčích**

Diplomová práce

Bc. Vojtěch Smolík

Školitelka: Mgr. Michaela Másílková, Ph.D.

Konzultantka a fakultní garantka: Mgr. Martina Konečná, Ph.D.

České Budějovice 2022

Smolík, V., 2022: Vliv velikosti a složení skupiny na reprodukci tamarínů pinčích. [The effect of group size and group composition on the reproduction of cotton-top tamarins. Mgr. Thesis, in Czech] – 79 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

In this master's thesis, I analyzed the effects of group size and group composition on the reproductive success of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in captivity. In addition, the effects of other explanatory variables (e.g., parent rearing and litter size) on reproductive parameters of captive cotton-top tamarins were studied.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci na téma *Vliv velikosti a složení skupiny na reprodukci tamarínů pinčích* jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

V Českých Budějovicích 13. 04. 2022

Bc. Vojtěch Smolík

Poděkování

V první řadě bych rád poděkoval Michaele Másílkové coby školitelce mé diplomové práce. Děkuji za její odborné vedení, ochotu, trpělivost, přátelský přístup a rady při sepisování práce. Dále bych chtěl poděkovat konzultantce a fakultní garantce mé práce – Martině Konečné, a to za poskytnutí cenných rad a poznámek během celé doby psaní. Velký dík náleží Davidovi Boukalovi za pomoc při statistickém zpracovávání dat a následné interpretaci výsledků. Nemalé díky patří také Jitce Vokurkové, zooložce Zoo Olomouc, která nám umožnila přístup do zoologické databáze Species360, a tím pádem i nezbytnou extrakci dat. Za podporu při samotném psaní práce bych pak rád poděkoval zejména mé kolegyni, chovatelce primátů v plzeňské zoo, Monice Novákové a také mému partnerovi Jiřímu Šikovi.

Tato práce vznikla ve spolupráci s EAZA Callitrichid TAGem a Mirandou Stevenson – koordinátorkou evropského *ex situ* programu (EEP) a vedoucí evropské plemenné knihy (ISB) pro tamaríny pinčí.

Obsah

1. Úvod.....	6
2. Literární přehled.....	7
2.1. Kooperativní péče o potomstvo.....	7
2.1.1. Výhody a nevýhody kooperativního rozmnožování	8
2.1.2. Faktory ovlivňující fitness reprodukčních jedinců.....	10
2.2. Drápkaté opice (podčeleď <i>Callitrichinae</i>)	11
2.2.1. Rozmnožování a kooperativní péče u drápkatých opic.....	12
2.2.2. Charakteristiky vrhu a dominantního páru ovlivňující reprodukční úspěch drápkatých opic	14
2.2.3. Vliv helpřů na fitness reprodukčních jedinců drápkatých opic.....	16
2.2.3.1. Vliv na potomstvo	16
2.2.3.2. Vliv na reprodukční jedince	19
2.3. Tamarín pinčí	20
2.3.1. Reprodukce tamarínů pinčích v lidské péči	20
3. Cíle práce.....	22
4. Materiál a metody.....	23
4.1. Sběr dat.....	23
4.2. Typ extrahovaných údajů	24
4.3. Statistické zpracování.....	25
4.3.1. Vysvětlované proměnné.....	26
4.3.2. Vysvětlující proměnné	27
4.3.3. Analýza dat.....	28
4.3.3.1. Meziporodní intervaly, velikost vrhu a poměr pohlaví ve vrhu.....	29
4.3.3.2. Přežívání mláďat	30
4.3.3.3. Věk dožití reprodukčních jedinců	31
4.3.3.4. Výběr modelů	35
5. Výsledky.....	36
5.1. Meziporodní interval, velikost vrhu a poměr pohlaví ve vrhu	36
5.1.1. Meziporodní interval	36
5.1.2. Velikost vrhu	40
5.1.3. Poměr pohlaví ve vrhu	42
5.2. Přežívání mláďat	43

5.3. Věk dožití u reprodukčních jedinců	44
5.3.1. Věk dožití reprodukční samice.....	44
5.3.2. Věk dožití u reprodukčního samce.....	46
6. Diskuze.....	48
7. Závěr.....	57
8. Seznam literatury.....	58
9. Přílohy	66

1. Úvod

Drápkaté opice podčeledi *Callitrichinae* patří k častým chovancům zoologických zahrad. Tyto opice se vyznačují řadou unikátních znaků, které se pojí zejména s jejich reprodukcí. Samice rodí obvykle dvojčata, mají mimořádně krátké meziprodní intervaly a již několik dní po porodu přicházejí opět do estru. Vedle člověka jde zároveň o jediné primáty, u nichž se vyskytuje kooperativní rozmnožování a s ním i kooperativní péče o potomstvo ze strany ostatních členů skupiny (Digby et al., 2007). Ačkoli se v minulosti chov těchto primátů potýkal s nejrůznějšími nesnázemi, díky studiu volně žijících populací, letitým chovatelským zkušenostem, respektování jejich biologie a v neposlední řadě fungování záchovných programů *ex situ* populace většiny chovaných druhů relativně prospívají (Ballou et al., 2002; Savage & Guillen, 2012).

Vůbec nejběžněji chovaným druhem této skupiny je tamarín pinčí (*Saguinus oedipus*), kriticky ohrožený endemický primát jihoamerického státu Kolumbie (Rodríguez et al., 2021). V lidské péči má tento tamarín pověst temperamentního druhu s častou vnitrodruhovou agresivitou. Kromě toho je pro tento druh v zajetí typická značná variabilita reprodukčního úspěchu mezi jednotlivými chovnými páry, kterou se dosud nepodařilo úplně vysvětlit (Bardi et al., 2001). S ohledem na kooperativní rozmnožování tamarinů pinčích lze předpokládat, že na reprodukční úspěch chovného páru by mohly mít zásadní vliv právě velikost a složení skupiny.

V této práci založené na datech z chovů z evropských zoologických zahrad je systematicky hodnocena řada proměnných, které mají potenciální vliv na reprodukci tamarinů pinčích chovaných v podmínkách lidské péče. Hlavní pozornost je věnována vlivu několika charakteristik helperů (počet, pohlaví, věk) na reprodukční parametry rozmnožujících se jedinců, jako jsou velikost vrhu, poměr pohlaví ve vrhu a přežívání mláďat. Zároveň se práce zaměřuje i na hodnocení vlivu výše zmíněných charakteristik helperů na další parametry reprodukce, tj. délka meziprodního intervalu a přežívání reprodukčního páru, kterým se v případě tamarína pinčího doposud nikdo nevěnoval. Výsledky by mohly přispět ke zkvalitnění managementu chovu tamarinů pinčích v zoologických zahradách, a tím pádem i welfare chovaných zvířat.

2. Literární přehled

2.1. Kooperativní péče o potomstvo

U druhů s kooperativním rozmnožováním je reprodukce omezena na několik málo členů skupiny (tzv. reprodukční neboli dominantní jedince), zatímco ostatní členové skupiny (tzv. pomocníci neboli helpři) odkládají svou reprodukci a pomáhají s péčí o mláďata reprodukčních jedinců. Zatímco reprodukční jedinci soustřeďují svou pozornost zejména na maximalizaci svého reprodukčního potenciálu, helpři vypomáhají nejen se samotnou péčí o potomstvo, ale i s obranou před predátory, sháněním potravy či bráněním teritoria (Emlen, 1991; Jennions & Macdonald, 1994; Lukas & Clutton-Brock, 2012a).

Kooperativně rozmnožující se druhy žijí povětšinou v menších sociálních uskupeních, jejichž jádro tvoří reprodukční jedinci (často dominantní pár), dále jejich potomci z několika předchozích vrhů a případně i nepříbuzní jedinci (Clutton-Brock, 2009; Emlen, 1991; Jennions & Macdonald, 1994; Lukas & Clutton-Brock, 2012a). V případě rypošů lysých (*Heterocephalus glaber*) však mohou takové skupiny čítat i přes sto jedinců (Sherman et al., 1991).

Vznik kooperativního rozmnožování je z evolučního hlediska vysvětlován řadou teorií. Podle fylogenetických rekonstrukcí se systém kooperativního rozmnožování vyskytuje pouze u sociálně monogamních druhů, u nichž má veškeré potomstvo stejné rodiče, a tím pádem i vysoké koeficienty příbuznosti (Lukas & Clutton-Brock, 2012b). Skutečnost, že se kooperativní rozmnožování nevyskytuje u všech monogamních druhů, však tuto teorii oslabuje (Hatchwell, 2009). Výskyt kooperativního rozmnožování byl prokázán i v dalších systémech, jako jsou polygynie nebo polyandrie (Wong et al., 2012). Podle Hamiltonovy teorie příbuzenského výběru hrála v evoluci kooperativního rozmnožování zásadní roli zejména příbuznost zúčastněných jedinců (Hamilton, 1964). Jiná teorie předpokládá, že se kooperativní rozmnožování vyvinulo u druhů, u kterých nedochází k častým změnám na postu reprodukčních jedinců, a jedinou možností, kterou mohou nereprodukční jedinci zvýšit svou inkluzivní fitness, je vypomáhat s reprodukcí svým příbuzným (Brown, 1987). Další teorie pracuje s myšlenkou, že se systém kooperativního rozmnožování začal vyskytovat u druhů s relativně vysokou plodností, a zapojení nereprodukčních jedinců do péče o potomstvo tak začalo významně přispívat k maximalizaci reprodukčního úspěchu rozmnožujících se jedinců. Taková výpomoc by pak mohla být obzvlášť přínosná u druhů, jejichž samice vynakládají do výchovy potomstva enormní úsilí (Creel & Creel, 1991; Hatchwell, 2009). Teorie Kokko et al. (2001) pracuje s pozitivou, které přináší život v početné

skupině. Dle této teorie mají členové zvětšujících se skupin vyšší šanci na přežití, protože aktivity, jako je péče o potomstvo nebo hájení teritoria, mohou být časově rozděleny mezi ostatní jedince ve skupině. Kooperativní způsob života tak těmto jedincům umožňuje věnovat více času jiným nezbytným činnostem, jako je shánění potravy. Clutton-Brock (2002) pak na kooperativní rozmnožování pohlíží jako na formu mutualistického vztahu, jenž je výhodný pro obě zúčastněné strany – reprodukční jedince i helpry.

V minulosti byla pozornost týkající se kooperativní péče o potomstvo soustředována zejména na ptáky, u nichž se s výskytem kooperativního rozmnožování setkáváme napříč jednotlivými skupinami obratlovců nejčastěji (Cockburn, 1998). U savců je kooperativní rozmnožování vzácné, pouze zlomek savčích druhů lze považovat za kooperativně se rozmnožující druhy. Patří mezi ně zástupci tří řádů: hlodavci (*Rodentia*), primáti (*Primates*) a šelmy (*Carnivora*). Z hlodavců lze kooperativní rozmnožování najít například u některých druhů rypošů (*Heterocephalus glaber* a *Fukomys damarensis*) (Blumstein & Armitage, 1999; Lukas & Clutton-Brock, 2012a; Lutermann et al., 2014). Mezi kooperativně rozmnožující se šelmy patří například vlčci etiopští (*Canis simensis*) (Van Kesteren et al., 2013) nebo surikaty (*Suricata suricatta*) (Jennions & Macdonald, 1994; Lukas & Clutton-Brock, 2012). Z řádu primátů patří ke kooperativně se rozmnožujícím druhům všichni zástupci skupiny drápkatých opic (*Callitrichinae*) a člověk – *Homo sapiens* (Burkart, 2015; Hrdy, 2009). Tato rešerše se soustřeďuje na kooperativní rozmnožování savců, zejména pak drápkatých opic.

2.1.1. Výhody a nevýhody kooperativního rozmnožování

Kooperativní rozmnožování s sebou nese nejen výhody, ale i určité nevýhody, a to jak pro reprodukční jedince, tak pro helpry (Emlen, 1982).

Přítomnost helprů ve skupině znamená pro reprodukční jedince výhodu zejména díky redukci energetických nákladů. Ušetřená energie může být tak investována do další reprodukce, čímž se zásadně znásobuje jejich exkluzivní fitness (Emlen, 1991; Jennions & Macdonald, 1994; Lukas & Clutton-Brock, 2012a). Helpři ulevují reprodukčním jedincům nejen s aktivitami, jako jsou obrana teritoria či ochrana před nepřáteli, ale zejména pak s péčí o potomstvo. Ta zahrnuje například nošení mláďat, sdílení potravy, ochranu mláďat před predátory, hru s mláďaty nebo zajišťování tělesného tepla (Snowdon, 1996). U některých druhů, jako jsou například surikaty, mohou podřízené samice vypomáhat také s kojením (Scantlebury et al., 2002). Čas a energie, kterou by na tyto aktivity vynaložili samotní reprodukční jedinci, se za přítomnosti helprů rozprostře mezi větší počet zvířat, čímž se jednotlivé podíly investic zásadně snižují (Kokko et al., 2001; Nichols et al., 2012).

V konečném důsledku tato výpomoc umožňuje reprodukčním jedincům udržet si lepší fyzickou kondici, zvýšit celkový počet odchovaných potomků za život, prodloužit trvání svého reprodukčně aktivního života a zároveň dosáhnout vyššího věku dožití (Santema & Clutton-Brock, 2013).

Přítomnost helpřů ve skupině však pro reprodukční jedince nemusí znamenat jen přínos. S jejich působením ve skupině se stupňuje jak potravní, tak reprodukční kompetice. Taková situace nastává například v momentech, kdy jsou sezónně omezené potravní zdroje a denzita skupiny je příliš vysoká (Harrington et al., 1983). Dominantní zvířata si navíc musí před podřízenými jedinci uhájit svou reprodukční pozici, a to například prostřednictvím feromonové reprodukční suprese nebo agresivních interakcí (Coombes et al., 2018; Mitchell et al., 2009). Díky poskytované pomoci se tolerance reprodukčních jedinců vůči helpřům nicméně zvyšuje (Emlen, 1982). Tolerance helpřů ve skupině se ale může značně lišit, a to například na základě jejich pohlaví nebo typu reprodukčního systému (Yamamoto et al., 2014). Například u tří druhů drápkatých opic – kosmanů bělovousých (*Callithrix jacchus*), lvíčků zlatohlavých (*Leontopithecus chrysomelas*) a tamarinů pinčích – jsou helpři samčího pohlaví ve skupině tolerováni více než jejich samičí protějšky. Důvodem se zdá být zvýšená konkurence mezi samicemi, která je pro tyto primáty typická (Burkart, 2015). Obecně však platí, že prospěch ze strany helpřů musí převažovat náklady spojené s jejich působením ve skupině (Emlen, 1982).

Emlen (1991) ve své publikaci uvedl čtyři potenciální výhody, které helpři díky působení ve skupině získávají. Helpr má vyšší šanci na přežití v rodné skupině, kde je mu poskytována ochrana proti predátorům a je obeznámen s kvalitou domovského okrsku. Po úhynu dominantního zvířete (nebo jeho odchodu ze skupiny) má helpr potenciální šanci na převzetí teritoria či příležitost k reprodukci. Zároveň helpr svým působením ve skupině nabývá cenné zkušenosti spojené s péčí o mláďata, které může následně uplatnit při budoucím odchovu vlastních potomků. A mimo to tak znásobuje šanci na přežití svých příbuzných, čímž zvyšuje i svou inkluzivní fitness. Sorato et al. (2012) dodávají, že helpři mohou těžit také ze sociálních interakcí, jako je zajišťování vzájemného tělesného tepla, a dalších behaviorálních projevů, které zvyšují jejich šanci na přežití.

Působení ve skupině jako helpr může být pro jedince ale i nevýhodné. Helpři přicházejí o možnost vlastní reprodukce, do péče o mláďata vynakládají velké množství energie a riskují možná zranění ze strany dominantních zvířat uvnitř skupiny (Le Vin et al., 2011). S životem helpřů se dále pojí také oddálená disperze ze skupiny, a tím pádem i vyšší věk první reprodukce, čímž se zkracuje celková délka jejich reprodukčně aktivního života (Lukas

& Clutton-Brock, 2012a). Gaston (1978) tak na kooperativní chování helpřů pohlíží jako na daň, kterou musí helpř platit za to, že může nadále setrvávat v rodné skupině a vyčkávat na budoucí příležitost k vlastní reprodukci.

2.1.2. Faktory ovlivňující fitness reprodukčních jedinců

Helpři svým působením ve skupině rapidně snižují energetické náklady dominantních jedinců na péči o mláďata, a významně tak zvyšují jejich fitness. Mezi faktory mající vliv na fitness reprodukčních jedinců patří rozmanité charakteristiky helpra, které se mohou následně lišit na základě druhu, typu reprodukčního systému, filopatrie pohlaví a dalších charakteristik (Erb & Porter, 2017).

1) Počet helpřů: Zvětšování skupiny vede ke snížení rizika v podobě predace, ale také k získávání nových helpřů pro péči o mláďata, a to až do určité limitní hranice (Clutton-Brock et al., 2002). Mláďatům ve větších skupinách může být věnována vyšší úroveň péče, respektive náklady vynaložené na péči o potomstvo tak mohou být rozloženy mezi více zvířat ve skupině, čímž se celkově zvyšuje pravděpodobnost přežití mláďat (Price, 1992b). To potvrdila například řada studií zabývajících se výzkumem reprodukčního úspěchu v koloniích surikat (Hodge et al., 2008; Russell et al., 2003).

2) Pohlaví helpřů: Celá řada studií se v minulosti zabývala rozdílnými investicemi do péče o potomstva v závislosti na pohlaví helpřů. Důvodem těchto rozdílů jsou dle všeho výhody, které dané pohlaví prostřednictvím pomoci získává (Cockburn, 1998). U mnoha druhů se například do péče o mláďata zapojuje více to pohlaví, které je v rámci skupiny filopatrické, tedy to, které po dosažení pohlavní dospělosti neopouští své rodiště. Výhodu v tomto případě představuje určitá naděje, že tento jedinec po úhynu reprodukčního jedince nahradí jeho post a svým nynějším jednáním si tak vychovává potencionální helpry své vlastní budoucí skupiny. To platí například u surikat, u nichž filopatrické pohlaví reprezentují samice (Clutton-Brock et al., 2002).

3) Věk helpřů: Míra kooperativní péče o potomstvo je značně ovlivněna také věkem, s čímž souvisí i hmotnost či velikost helpra. Jednotlivé typy péče představují pro mladší a menší jedince značně větší energetické náklady než pro ty starší, většího věku (Clutton-Brock et al., 2003). Mnohé studie v důsledku toho zjistily rozdíly v chování mezi jedinci různého stáří. Například v kolonii rypošů lysých (*Heterocephalus glaber*) starší helpři přispívali více k obraně teritoria, zatímco mladší a menší helpři pečovali o mláďata a udržovali čistotu podzemních chodeb (Lacey & Sherman, 1997).

4) Fyzická kondice helpřů: S ohledem na náklady, které se pojí s kooperativním chováním, lze očekávat, že jedinci regulují svoje chování v závislosti na vlastní fyzické kondici. Například helpři surikat v lepší fyzické kondici více investovali do péče o mláďata a o podzemní chodby než helpři v horší fyzické kondici (Clutton-Brock et al., 2002).

5) Předchozí zkušenost helpřů s odchovem: U druhů, u nichž je rodičovská zkušenost klíčová pro budoucí reprodukční úspěch, získávají helpři svým chováním dovednosti, které přímo zvyšují jejich vlastní budoucí fitness (Lancaster, 1971). V případě této hypotézy by zkušení jedinci měli mít větší reprodukční úspěch než ti nezkušení, což potvrzují některé studie na kooperativně se rozmnožujících hlodavcích. Ti jedinci hrabošů prériových (*Microtus ochrogaster*), kteří se coby helpři více věnovali péči o mláďata v rodné skupině, měli v pozdějším životě větší počet přeživších mláďat na vrh (Stone et al., 2010).

6) Příbuznost jedinců: Teorie příbuzenského výběru předpokládá, že výdaje na pomoc s péčí o mláďata jsou kompenzovány nepřímými přínosy, které se pojí s inkluzivní fitness helpra (Hamilton, 1964). Aby byl tento model výhodný, je třeba předpokládat co nejvyšší míru příbuznosti mezi helpry a reprodukčními jedinci. Ačkoli některé studie ukázaly, že helpři mají tendenci pomáhat svým příbuzným (Griffin & West, 2003), málokteré z nich prokázaly, že by pomoc bližším příbuzným byla přednostní (Erb & Porter, 2017).

Na fitness reprodukčních jedinců ovšem nemají vliv pouze charakteristiky helpra nebo obecná přítomnost či absence helpřů ve skupině. Reprodukční úspěch může být ovlivněn mimo jiné také ekologickými faktory jako je například velikost teritoria, míra predace nebo hojnost a dostupnost potravy (Erb & Porter, 2017).

2.2. Drápkaté opice (podčeleď *Callitrichinae*)

Drápkaté opice podčeledi *Callitrichinae* jsou drobní novosvětští primáti náležící do čeledi *Cebidae* (Rowe & Jacobs, 2016). Do této skupiny patří celkem 8 rodů – kalimiko (*Callimico*), kosmani (*Callibella*, *Callithrix*, *Cebuella*, *Mico*), lvíčci (*Leontopithecus*) a tamaríni (*Leontocebus* a *Saguinus*) – pro něž je typická kooperativní péče o potomstvo a specifický soubor reprodukčních vlastností, které v případě dominantního páru vedou k maximalizaci jejich reprodukčního potenciálu. Z potravního hlediska se jedná o velmi oportunistické primáty obývající zejména stromové patro tropických deštných lesů (Digby et al., 2007; Rowe & Jacobs, 2016).

Drápkaté opice žijí v mnohosamco-samicových sociálních strukturách, které čítají až 20 jedinců, přičemž velikost skupiny je do značné míry ovlivněna dostupností potravy a potravní specializací (Díaz-Muñoz, 2016; Rowe & Jacobs, 2016). Základ skupiny tvoří

obvykle jedna či vícero dospělých samic, několik dospělých samců a mláďata pocházející až ze čtyř předchozích vrhů. Výjimkou však není ani přítomnost zcela nepříbuzných jedinců (Faulkes et al., 2003; Huck et al., 2005; Mittermeier et al., 2013).

2.2.1. Rozmnožování a kooperativní péče u drápkatých opic

Drápkaté opice se v rámci řádu primátů vyznačují zcela unikátními reprodukčními charakteristikami, mezi které patří kooperativní péče o potomstvo, reprodukční suprese helpřů, poporodní estrus, krátké meziporodní intervaly, vícečetné vrhy a flexibilní reprodukční systémy. To z těchto primátů činí příhodnou modelovou skupinu nejen pro testování hypotéz o evoluci reprodukčních strategií a sociálních systémů, ale i pro zkoumání vlivu složení skupiny na jejich celkovou reprodukční fitness (Digby et al., 2007).

Ve skupině drápkatých opic se obvykle rozmnožuje pouze jedna, dominantní samice. Toho je dosaženo produkcí feromonů, které inhibují reprodukční cyklus podřízených samic (Coombes et al., 2018). Přítomnost dvou i více reprodukčně aktivních samic v některých skupinách však demonstruje skutečnost, že tato ovariální suprese nemusí být absolutní a liší se mezi druhy (Digby et al., 2007; Díaz-Muñoz, 2016). V případě zabřeznutí podřízené samice se ovšem výrazně zvyšuje pravděpodobnost potratu v průběhu březosti či následné infanticidy ze strany dominantní samice (Snowdon, 1996; Snowdon & Ziegler, 2007).

Samice drápkatých opic rodí většinou dvojčata o vysoké porodní hmotnosti (až 20 % hmotnosti matky) (Dietz et al., 1994), záhy po porodu přichází do estru a opět zabřezávají, zatímco současně kojí potomky z aktuálního vrhu. Reprodukce je tak pro ně energeticky vysoce náročná. Spoluúčast při péči o potomstvo ze strany otce mláďat a dalších helpřů je tím pádem v podstatě nezbytná (Snowdon, 1996).

Péče o mláďata ze strany helpřů je značně komplexní a zahrnuje hned několik způsobů výpomoci. Jedná se například o transport jednoho či více mláďat, sdílení potravy, ochranu mláďat před predátory, poskytování tělesného tepla nebo čištění srsti (Snowdon, 1996). Intenzita poskytované péče se liší napříč jednotlivými rody a druhy drápkatých opic (Díaz-Muñoz, 2016). Mláďata jsou od matky otcem i helpřy přebírána někdy již první, jindy až několikátý den po narození v závislosti na druhu. S dalšími dny investice do péče postupně narůstají (Cleveland & Snowdon, 1984; Díaz-Muñoz, 2016). Price (1992a) a Zahed et al. (2010) zaznamenali značný rozdíl mezi nošením matkou a otcem, jenž byl nejvýraznější v prvních třech týdnech života mláďat. Zatímco iniciativa nošení ze strany matek postupně klesala, u otců a helpřů naopak vzrůstala. Mláďata jsou nadále nošena i po 4. – 5. týdnu života, kdy se začínají již samostatně pohybovat (Cleveland & Snowdon, 1984; Tardif, 1990).

Ačkoli k odstavu dochází průměrně mezi druhým a třetím měsícem života, tuhou stravu začínají mláďata přijímat již po dosažení věku čtyř či pěti týdnů (Sánchez et al., 1999; Ziegler et al., 2017). Sdílení potravy s mláďaty ze strany otce a helprů probíhá jak aktivním, kdy helpr mláděti potravu nabízí, tak pasivním způsobem, kdy otec či helpr toleruje, že mu mládě bere potravu například přímo od úst (Guerreiro Martins et al., 2019). S přibývajícím věkem mláděte pak intenzita péče klesá. K plnému osamostatnění dochází kolem pátého měsíce života (Mittermeier et al., 2013).

Typickým sociálním rysem drápkatých opic je velká flexibilita reprodukčních systémů zahrnující monogamii, polyandrii, polygynii i polygynandrii, což bývá ovlivněno zejména sociální dynamikou uvnitř skupiny. Tato variabilita může fluktuovat jak v rámci skupiny, tak mezi skupinami či jednotlivými populacemi (Digby et al., 2007; Rowe & Jacobs, 2016).

V zoologických zahradách jsou drápkaté opice chovány převážně ve skupinách složených z jednoho chovného páru a jeho potomků (Anzenberger & Falk, 2012). Tento model chovu sice plně neimituje přirozené sociální složení, ale minimalizuje riziko agresivity, které by mohlo zapříčinit rozpad skupiny, a zároveň umožňuje bezpečnější kontrolu reprodukce. Vzhledem k častému výskytu dvou porodů za rok a vrhům s větším počtem mláďat mají samice drápkatých opic chovaných lidské péči větší reprodukční výkon než samice žijící ve volné přírodě (French et al., 1996; Jaquish et al., 1997; Leong et al., 2004). Větší reprodukční výkon je daný zejména vyšší hmotností těchto samic, která je zapříčiněna stálou nabídkou nutričně bohaté potravy v kombinaci s nižší mírou lokomočních aktivit. Samice jsou tak trvale udržovány v dobré fyzické kondici, díky které mohou investovat energii do častějších ovulací, a tím pádem i většího počtu mláďat (Tardif & Jaquish, 1997). V lidské péči jsou tak porody více než dvou mláďat poměrně častou záležitostí (Araújo et al., 2000; Kirkwood, 1983; O'Connell et al., 2001); McCoy et al. (2019) ve své srovnávací analýze zaznamenali i porody paterčat a šesterčat. Nicméně ne všechna mláďata z takových vrhů bez lidského zásahu vždy přežijí. Dříve běžná praxe v podobě umělých odchovů však už není nadále doporučována ani podporována (Ruiwo & Stevenson, 2017).

Energetické náklady na odchov se mezi jednotlivými rody a druhy drápkatých opic značně liší, v čemž hrají roli faktory, jako je například velikost domovských okrsků, poměr hmotnosti matky a mláďat, sezónnost potravy nebo právě počet helprů ve skupině (Díaz-Muñoz, 2016). Předchozí studie, ať už z volné přírody či v podmínkách lidské péče, ukazují, že velikost skupiny často koreluje s mírou přežívání mláďat a vysvětluje variabilitu v reprodukčním úspěchu (Savage et al., 2021).

2.2.2. Charakteristiky vrhu a dominantního páru ovlivňující reprodukční úspěch drápkatých opic

Kromě přítomnosti helpřů může být reprodukční úspěch drápkatých opic závislý i na řadě dalších faktorů, mezi které patří jak charakteristiky mláďat, potažmo vrhu, tak charakteristiky reprodukčních jedinců. Měřítkem reprodukčního úspěchu může být přežívání mláďat (do odstavu nebo do dosažení pohlavní dospělosti) nebo např. i délka meziporodního intervalu.

Velikost vrhu, tedy počet mláďat v konkrétním vrhu, je jedním z faktorů, který významně ovlivňuje přežívání narozených mláďat (Washabaugh et al., 2002). Nedávná studie na tamarínech pinčích z přírody prokázala, že vrhy trojčat mají nižší míru přežívání než vrhy dvojčat či jedináčků (Savage et al., 2021). Tato skutečnost byla potvrzena i v podmínkách lidské péče, a to hned u tří druhů – kosmanů bělovousých, tamarinů pinčích a tamarinů sedlových (*Leontocebus fuscicollis*) (Jaquish et al., 1991). Třetí, často nejslabší mládě uhyne obvykle záhy po porodu. V pozdějším přežívání byla nejvyšší úspěšnost zaznamenána ve vrzích dvojčat oproti jedináčkům i trojčatům (Jaquish et al., 1991), a to i přesto, že z hlediska péče se průměrná doba nošení jedináčků a dvojčat nikterak neliší (Zahed et al., 2010).

Roli může sehrávat i poměr pohlaví ve vrhu či pohlaví obecně. Dle teorie založené na rodičovských investicích je rodičovský pár schopen vychýlit poměr pohlaví potomstva ve prospěch toho, ze kterého následně více těží (Silk & Brown, 2008). To bylo zkoumáno na dvou druzích drápkatých opic se zcela odlišnými reprodukčními strategiemi: na lvíčcích zlatých (*Leontopithecus rosalia*), kteří rodí obvykle dvojčata, a na kalimicích (*Callimico goeldii*), kteří rodí zpravidla pouze jedno jediné mládě. Výsledky poukázaly na fakt, že u lvíčků se poměr pohlaví mláďat ztelně vychyluje v prospěch samců, kteří obecně investují do péče o své mladší sourozence více energie než samice (Rapaport et al., 2013). To potvrdila i srovnávací studie devíti druhů drápkatých opic, která zaznamenala u všech druhů (s výjimkou kosmana zakrslého, *Cebuella pygmaea*) vychýlený poměr pohlaví v prospěch samců (McCoy et al., 2019). Boulton & Fletcher (2015) při své studii na tamarínech pinčích chovaných v zoologických zahradách zaznamenali souvislost mezi velikostí vrhu a pohlavím mláďat. Poměr pohlaví hrál obecně v prospěch samců u vrhů s jedním mládětem než v případě vícečetných vrhů. Přežívání mláďat z daného vrhu se může lišit v závislosti na velikosti vrhu a/nebo na daném pohlaví. Například výše zmíněná srovnávací studie dokumentovala vyšší úspěšnost přežívání v období od narození do věku pohlavní dospělosti u samic (McCoy et al., 2019). U tamarinů pinčích bylo přežívání určitého pohlaví závislé na velikosti vrhu. Savage et al. (2021) u volně žijících tamarinů pinčích

zaregistrovali, že mládřata samčího pohlaví pocházející z trojčat mají nižší pravděpodobnost přežití, než je tomu v případě samic. Poměr pohlaví přeživších mládřat do věku šesti měsíců však nehrál roli. Žádný rozdíl v přežívání mládřat na základě pohlaví do věku devíti měsíců života nezaznamenali ani Heslin Piper et al. (2017) u populace lvíčků zlatohlavých v přírodě.

U mnoha kooperativně se rozmnožujících druhů může být reprodukční úspěch ovlivněn předchozí zkušeností reprodukčního páru s odchovem svých mladších sourozenců (Erb & Porter, 2017; Stone et al., 2010). Řada studií na populacích v lidské péči poukazuje na fakt, že jedinci, kteří neměli předchozí zkušenost s péčí o mládřata, se následně nebyli schopni řádně postarat o své vlastní potomky (Tardif, 1997). Například podle Baker & Woods (1992) měly zkušené samice lvíčků zlatých v podmínkách lidské péče prokazatelně vyšší úspěšnost při odchovech mládřat než ty nezkušené. Naopak v případě tamarinů vousatých (*Saguinus imperator*) se úspěšnost odchovů mezi zkušenými a nezkušenými samicemi nelišila (Baker & Woods, 1992). Podobně výsledky studií Tardif et al. (1992) a Washabaugh et al. (2002) na tamarinech pinčích chovaných v zajetí ukazují, že je mládřatům věnována obdobná úroveň péče bez ohledu na předchozí zkušenosti s odchovem, což potvrzují i data od volně žijících populací (Savage, 1990).

Některé analýzy ukazují, že přežívání mládřat může být ovlivněno také paritou samic. Mládřata prvorodiček volně žijících tamarinů pinčích měla vyšší míru mortality, a to bez ohledu na předchozí zkušenost matky s mládřaty coby helpř (Savage et al., 2021). Parita samice může zároveň souviset i s velikostí vrhu. U prvorodiček je dle studie Boulton & Fletcher (2015) pravděpodobnost narození jednoho mládřete vyšší než v případě matek, které již rodily.

Míra přežívání mládřat může souviset i s počtem rozmnožujících se samic ve skupině. Ve skupině volně žijících tamarinů bělovousých (*Saguinus mystax*) s dvěma reprodukčními samicemi uhynulo do věku tří měsíců až 80 % mládřat, zatímco v případě jednosamicových skupin tvořila mortalita mládřat stejné věkové kategorie pouhých 20 % (Culot et al., 2011). V tom bezesporu sehraává roli charakteristická konkurence mezi dominantní samicí a samicemi jí podřizenyými (Burkart, 2015). V případě volně žijících lvíčků zlatohlavých se však v závislosti na počtu rozmnožujících se samic lišilo i celkové množství narozených mládřat ve skupině. Ve skupinách s více reprodukčně aktivními samicemi byl počet narozených mládřat značně nižší než ve skupinách s pouze jednou rozmnožující se samicí (Heslin Piper et al., 2017).

Pouze několik prací je věnováno potenciálnímu vlivu věku reprodukční samice na její reprodukční úspěch. V případě lvíčků zlatých a kalimik chovaných v lidské péči nebyl

například zaznamenán žádný významný vliv věku matky na přežití potomků od narození do jednoho roku života. Věk reprodukční samice však může u těchto druhů ovlivňovat délku meziporodního intervalu. V porovnání s mladšími samicemi se u starších samic objevovala tendence k prodlužování meziporodního intervalu (Flach, 2019). To potvrzují i studie Tardif et al. (2008) a Smucny et al. (2004), která byla provedena na koloniích kosmanů bělovousých chovaných pro výzkumné účely.

Právě trvání meziporodního intervalu může mít také značný vliv na míru přežívání potomstva. Kratší meziporodní intervaly sice umožňují zvyšovat reprodukční úspěch jedince maximalizací počtu potomků, avšak na úkor investované péče, která ovlivňuje jejich kvalitu (Stearns, 2000). Studie Frye et al. (2022) potvrdila u sedmi z devíti studovaných druhů drápkatých opic, že mláďata narozená po kratším meziporodním intervalu mají větší míru mortality než mláďata narozená po delším meziporodním intervalu. Delší období mezi porody tak zvyšuje pravděpodobnost přežití narozených mláďat, avšak brzdí maximální reprodukční výkon rodičů (Haig, 2014).

Specifický faktor ovlivňující fitness reprodukčních jedinců drápkatých opic představují samotní helpři a to zejména jejich počet, věk nebo pohlaví. Přítomnost helpřů může přímo ovlivňovat mláďata (např. přežívání mláďat nebo fyzická kondice mláďat) nebo nepřímo reprodukční jedince (např. věk dožití reprodukčních jedinců nebo délka meziporodních intervalů).

2.2.3. Vliv helpřů na fitness reprodukčních jedinců drápkatých opic

2.2.3.1. Vliv na potomstvo

Protože péče o mláďata ze strany helpřů je značně komplexní a velmi intenzivní, přítomnost helpřů ve skupině přímo souvisí s přežíváním mláďat. Toto bylo potvrzeno jak u volně žijících populací, tak v případě zvířat chovaných v lidské péči (Snowdon & Ziegler, 2007).

S ohledem na úspěšnost přežívání mláďat je velká pozornost věnována zejména velikosti skupiny. Studie na tamarínech pinčích v lidské péči ukázala, že samotné páry měly bez asistence helpřů nižší úroveň přežívání mláďat oproti párům, kde byli helpři přítomni. Samotná přítomnost helpřů, bez ohledu na jejich počet, tak významně zvyšovala úspěch v přežívání mláďat (Johnson et al., 1991). U lvíčků zlatých chovaných v lidské péči se tento vztah ukázal být lineární; přežívání mláďat rostlo s přibývajícím počtem helpřů (Rapaport et al., 2013). Pozitivní vztah mezi velikostí skupiny a mírou přežívání mláďat byl v zajetí zaznamenán i v případě kalimik, avšak zde byla nalezena maximální hranice počtu helpřů –

šest jedinců ve skupině. V případě většího počtu jedinců ve skupině míra přežívání mláďat stagnovala (Rapaport et al., 2013). K podobnému závěru došla i studie na laboratorních kosmanech bělovousých (Rothe et al., 1993). Největší reprodukční úspěch byl pozorován ve skupinách o max. deseti až jedenácti jedincích, respektive čtyř až pěti dospělých jedincích včetně rodičovského páru (Jaquish et al., 1997; Rothe et al., 1993). U volně žijících tamarinů pinčích a kosmanů zakrslých bylo zjištěno, že přítomnost a počet helpřů nijak zásadně neovlivňuje přežívání mláďat (Heymann & Soini, 1999; Savage et al., 2009); u volně žijících lvíčků zlatohlavých má počet helpřů dokonce negativní vliv na přežívání mláďat (Heslin Piper et al., 2017). Vliv počtu helpřů na přežívání mláďat závisí na druhu a také na tom, zda se jedná o zvířata ve volné přírodě nebo v lidské péči.

Mnohé studie zdůrazňují zejména vztah mezi počtem přeživších mláďat a počtem helpřů v závislosti na jejich pohlaví. Ačkoli tyto studie neukázaly v tomto ohledu žádný uniformní vzorec, mnohé zdroje uvádí, že helpři samčího pohlaví investují do mláďat více než helpři samičího pohlaví (Zahed et al., 2010). Tyto rozdíly mohou souviset s rozdílnými reprodukčními strategiemi jednotlivých druhů a také tím, které pohlaví ve skupině dědí reprodukční pozici.

Vztah mezi přežíváním mláďat a počtem dospělých samců ve skupině byl potvrzen například u lvíčků zlatých jak v lidské péči, tak v přírodě. Skupiny s dvěma a více dospělými samci měly vyšší míru přežívání mláďat (zejména záhy po porodu) než skupiny s pouze jedním dospělým samcem (Baker et al., 1993; Flach, 2019). Tento efekt byl patrný zejména v nově založených skupinách. V dlouhodobě fungujících skupinách bylo přežívání mláďat ovlivněno celkovým počtem helpřů bez ohledu na jejich pohlaví (Bales et al. 2000). U volně žijících lvíčků zlatohlavých měl počet samců vliv i na kondici mláďat. Mláďata odchovávaná ve skupinách s větším počtem dospělých samců vykazovala rychlejší růst a dosahovala vyšší hmotnosti v dospělosti (Heslin Piper et al., 2017). Pozitivní korelace mezi počtem dospělých samců a počtem přeživších mláďat byla prokázána také u volně žijících tamarinů žlutorukých (*Saguinus midas*) (Sussman & Garber, 1987), kosmanů bělovousých (Koenig, 1995) a u tamarinů bělovousých, u kterých ve skupinách s třemi a více helpřů samčího pohlaví přežilo 75 % mláďat, zatímco ve skupinách s jedním či dvěma samčími helpřů přežilo pouze 41,7 % mláďat (Garber et al., 1996; Culot et al., 2011).

Výše zmíněný trend vztahu přežívání mláďat a počtu dospělých samců ale neplatí vždy. V případě volně žijících tamarinů pinčích se zdá, že počet dospělých samců ve skupině nekoreluje s přežíváním mláďat (Savage et al., 2009). Nicméně skupiny s pouze jedním dospělým samcem měly míru přežívání mláďat až o 33 % nižší než s více samci bez ohledu

na jejich počet (Savage et al., 2021). U volně žijících kosmanů zakrslých nebyl nalezen žádný vztah mezi počtem přeživších mláďat a počtem dospělých samců, ba dokonce ani celkovým počtem dospělých či subadultních jedinců ve skupině (Heymann & Soini 1999). Absence tohoto vztahu je však u kosmanů zakrslých daná nižšími náklady na péči o mláďata v důsledku odkládání mláďat zejména v prvních dvou týdnech svého života do bezpečných skrýší. Zbylí členové skupiny v blízkosti takových úkrytů mezitím shání potravu, aniž by je omezovala tíha mláďat na jejich zádech (Soini, 1988). Tato strategie je při srovnání s jinými druhy drápkatých opic zcela unikátní (Díaz-Muñoz, 2016).

Vztah mezi přežíváním mláďat a počtem dospělých samic ve skupině je již méně častý. Flach (2019) sice svou studií na lvíčcích zlatých v lidské péči poukázala na pozitivní vztah mezi počtem dospělých samic a přežíváním mláďat do jednoho roku věku, avšak v závislosti na velikosti vrhu. V případě jedináčků nejvíc mláďat přežívalo ve skupinách s dvěma dospělými samicemi. Naopak přežívání dvojčat ve skupinách se dvěma samice bylo nižší. Jednoho roku života se tak dožilo více mláďat ve skupinách s jednou či třemi samicemi. U kalimik souvislost mezi počtem dospělých samic a přežíváním mláďat nalezena nebyla (Flach, 2019).

Price (1992a) ale tvrdí, že z hlediska péče o potomstvo ze strany helpřů nehraje roli tolik pohlaví samotné jako interakce mezi pohlavím a věkem helpra. Jeho studie na tamarínech pinčích chovaných v lidské péči dokládá, že míra nošení mláďat subadultními a juvenilními samicemi byla v porovnání s nošením jejich vrstevníky samčího pohlaví mírně vyšší. Nicméně v dospělosti se role obrací – samci nosili více než samice (Price, 1992c, 1992b; Tardif et al., 1992). Zahed et al. (2010) naproti tomu tvrdí, že subadultní i dospělí samci zastávají od šestého týdne věku mláďat při nošení největší podíl, a to jak ve srovnání s vrstevníky samčího pohlaví, tak s rodičovským párem. Rozdílná úroveň péče ze strany helpřů různých věkových kategorií byla zaznamenána u volně žijících populací i u zvířat držených v lidské péči. Obecně však platí, že se dospělí helpři do péče o mláďata zapojují výrazně více než juvenilové, v některých případech i více než subadulti (Tardif et al., 1992).

Příbuznost jedinců dle Savage (1990) nehraje při nošení mláďat roli – časová investice do transportu mláďat ze strany příbuzných a nepříbuzných jedinců se u tamarínů pinčích nikterak významně nelišila. Vzhledem k častému výskytu polyandrie, nepříbuzných jedinců ve skupině a chimérismu mláďat jsou však genetické vztahy v rámci skupiny drápkatých opic mnohem složitější než u většiny obratlovců (Faulkes et al., 2003; Huck et al., 2005; Ross, 2005).

Veškeré výše zmíněné chování a zapojení helpřů do péče o mláďata ovšem významně ovlivňuje celý zbytek skupiny, tedy nejen mláďata, ale i reprodukční pár (Snowdon & Ziegler, 2007).

2.2.3.2. Vliv na reprodukční jedince

Zapojením se do péče o mláďata helpři výrazně snižují energetické náklady reprodukčních jedinců, a mohou tak nepřímo zvyšovat jejich fitness. Helpři významně pomáhají nošením nově narozených mláďat ve skupině, z čehož profituje zejména reprodukční samice. Díky pomoci s transportem a krmením mláďat se samice mohou věnovat jiným aktivitám (odpočinku, vyhledávání potravy), a tak být v lepší kondici, přibrat na váze a být tak fyzicky dříve připravené na další reprodukci (Rodríguez et al., 1999). Hmotnost samice přímo pozitivně koreluje s počtem ovulací, a tak i počtem mláďat ve vrhu (Tardif & Jaquish, 1997).

Snížení energetických výdajů matky na péči o mláďata v důsledku přítomnosti helpřů vede ke zvýšení reprodukčního výkonu samice (Boulton & Fletcher, 2015), a to zejména v důsledku zkrácení doby meziporodního intervalu (Mitani & Watts, 1997; Ross & MacLarnon, 2000). Analýza dat o zkracování meziporodního intervalu v závislosti na složení skupiny poukázala na možné rozdíly mezi jednotlivými druhy. Zatímco v případě lvíčků zlatých počet dospělých samců, dospělých samic ani potomků z předchozích odchovů ve skupině nikterak zásadně neovlivnil délku meziporodních intervalů, u kalimik byla zaznamenána významná korelace mezi počtem helpřů z předchozích vrhů a délkou meziporodního intervalu. Ve skupinách s více helpřů měly reprodukční samice kratší meziporodní intervaly než samice v menších skupinách (Flach, 2019).

Přítomnost helpřů by v konečném důsledku mohla významně ovlivňovat také přežívání reprodukčního páru. Helpři svým působením ve skupině ulehčují reprodukčnímu páru pracovní zátěž, přičemž úspory cenné energie by se následně mohly promítat do jejich vyššího věku dožití. Ačkoli není tento vztah v případě drápkatých opic studován, u některých druhů se ukazuje být funkční; zejména pak u ptáků (Downing et al., 2021).

Kawasaki (2019) naznačuje, že výhody velkého počtu helpřů v podobě hájení teritoria, efektivnějšího shánění potravních zdrojů a obraně před predátory převyšují výhody spojené s péčí o potomstvo jako takovou.

2.3. Tamarín pinčí

Tamarín pinčí (*Saguinus oedipus*) je endemickým zástupcem drápkatých opic, který obývá severozápad jihoamerického státu Kolumbie. Dle IUCN je řazen mezi kriticky ohrožené druhy, přičemž hlavní důvod ohrožení představuje ztráta přirozeného habitatu a ilegální obchod s exotickými mazlíčky (Rodríguez et al., 2021). Dřívější úbytky byly ze značné části zapříčiněny odchyty za účelem biomedicínského výzkumu, což je v současné době neakceptovatelné (Mittermeier et al., 2013; Savage, 2016).

Tamaríni pinčí žijí v mnohosamco-samicových sociálních strukturách, jejichž jádro tvoří dominantní pár a jejich potomci; přítomnost nepřibuzných jedinců však není vyloučena (Savage, 2016). Velikost skupiny se obvykle pohybuje mezi dvěma a deseti jedinci, průměrná velikost skupiny pak činí 5,8 jedince v rámci jednoho roku (Savage et al., 1996). Vzhledem k častému výskytu více než jednoho samce ve skupině lze předpokládat, že se s dominantní samicí paří vícero samců (Mittermeier et al., 2013); důkazy o rozdílné paternitě však chybí (Garber et al., 2015). V rámci skupiny může výjimečně zabřeznout i podřízená samice. Takové skupiny však bývají často nestabilní a mláďata podřízených samice většinou nepřežívají. Povětšinou je reprodukce podřízených samic hormonálně potlačena ze strany dominantní samice (Mittermeier et al., 2013; Savage, 2016). V lidské péči jsou tamaríni pinčí chováni ve skupinách čítajících od dvou do deseti jedinců v závislosti na velikosti chovného zařízení (Savage & Guillen, 2012; Snowdon et al., 1985). Březost trvá v porovnání s jinými druhy relativně dlouho, činí v průměru 183 dní (Ziegler et al., 1987). Velikost vrhu se různí: v přírodě byly nejčastěji zaznamenány vrhy dvojčat (72 %), následované vrhy jednoho (21 %) či tří mláďat (7 %) (Savage et al., 2021).

2.3.1. Reprodukce tamarínů pinčích v lidské péči

Studie na tamarínech pinčích v lidské péči uvádí jako nejčastější vrhy dvojčat (69,2 %) a následně srovnatelné procento narození jednoho (15 %) či tří mláďat (15,1 %); čtyřčata jsou vzácností (0,7 %) (Boulton & Fletcher, 2015). První poporodní estrus se u samic dostavuje obvykle 18. den po porodu a meziporodní interval trvá v průměru 203 dní (Savage & Guillen, 2012). Podle dřívější analýzy se však první ovulace objevuje až 27 ± 4 dní po porodu v závislosti na velikosti vrhu (Ziegler et al. 1990). Tento interval byl u samic odchovávajících dvojčata vyšší než u samic s jedním mládětem.

Zejména v minulosti byl tento druh z chovatelského hlediska charakterizován vysokou mortalitou mláďat, která byla zapříčiněna nedostačující či nesprávnou rodičovskou péčí, ale i faktory, jako jsou nepřírodní složení chovné skupiny, nevyvážená krmná dávka,

nevhodné podmínky chovatelského zařízení, různorodý stres nebo například onemocnění známé jako *wasting marmoset syndrome* (WMS), s nímž se pojí rapidní pokles hmotnosti, ztráta svalové hmoty a chronické průjmy (Bardi et al., 2001; Johnson et al., 1991; Kilborn et al., 1983). Z hlediska mortality mláďat bylo zaznamenáno největší procento úhynů (22,5 %) u novorozených mláďat mladších sedmi dní následovaných mláďaty ve věku od jednoho týdne do šesti měsíců (5,9 %) (Leong et al. 2004). Díky pečlivému studiu volně žijících zvířat i tamarinů chovaných v podmínkách zoologických či výzkumných institucí se podařilo vymezit faktory, které se zdají pro reprodukční úspěch a přežívání tohoto druhu v lidské péči zásadní. Ačkoli míra mortality znatelně klesla, reprodukční úspěch skupin zůstává nadále značně variabilní (Washabaugh et al., 2002) a lze pozorovat rozdíly v počtu a přežívání mláďat a délce meziporodních intervalů mezi jednotlivými páry. Tyto rozdíly by mohly být dány složením a velikostí skupiny.

3. Cíle práce

Tato diplomová práce si klade za cíl zhodnotit, zda má velikost skupiny a její složení vliv na fitness tamarinů pinčích (*Saguinus oedipus*) chovaných v lidské péči.

Do práce vstupujeme s dvojicí hypotéz:

Hypotéza 1: Velikost a složení skupiny (počet, pohlaví a věk helpřů) má vliv na reprodukční parametry (meziporodní interval, velikost vrhu a poměr pohlaví ve vrhu) a reprodukční úspěšnost (přežívání mláďat). Konkrétně ve větších skupinách s větším podílem dospělých samců budou mít reprodukční jedinci kratší meziporodní intervaly, větší vrhy a budou rodit více mláďat samčího pohlaví. Zároveň přežívání mláďat bude lepší ve větších skupinách s větším podílem dospělých samců.

Hypotéza 2: Velikost a složení skupiny (počet, pohlaví a věk helpřů) má vliv na věk dožití reprodukčního páru. Konkrétně ve větších skupinách s větším podílem dospělých samců se budou reprodukční jedinci dožívat vyššího věku.

4. Materiál a metody

4.1. Sběr dat

Pro zhodnocení dat byly využity reprodukční záznamy z evropských zoologických zahrad, které současně chovají nebo v minulosti chovaly tamaríny pinčí. Data byla extrahována z mezinárodní zoologické databáze Species360 (*Zoological Information Management Software*) (Species360, 2021) a mezinárodní plemenné knihy (*International Studbook*, ISB) (Stevenson, 2021). Přístup k údajům v těchto databázích byl koordinován ve spolupráci s EAZA Callitrichid TAGem (Taxon Advisory Group) a Zoo Olomouc. Data byla extrahována primárně z databáze Species360; informace z ISB sloužily k ověření sporných či dohledání chybějících údajů v Species360.

Species360 je mezinárodní zoologická online databáze, která slouží k evidenci zvířat v zoologických zahradách, akváriích a výzkumných institucích, které jsou součástí programu Species360. Kromě základních informací, jako je identifikační číslo (*GAN*), druhová či poddruhová příslušnost zvířete, jeho pohlaví nebo datum a místo narození či úhynu, jsou zde ukládány také záznamy o transportech, hmotnosti, použití antikoncepce, způsobu odchovu (přirozený vs. umělý) nebo si lze dohledat rodiče, sourozence a potomstvo konkrétního jedince. Informace jsou vyplňovány kurátory jednotlivých institucí.

Mezinárodní plemenná kniha schraňuje údaje o všech jedincích konkrétního taxonu, kteří jsou součástí záchovného *ex situ* programu. U každého jedince je zde uvedeno unikátní číslo (*studbook number*), pohlaví, datum a místo narození (popřípadě i úhynu), číslo v plemenné knize matky a otce, lokace, v níž se dané zvíře nachází či nacházelo, lokální identifikátor a popřípadě i jméno a číslo identifikačního mikročipu. Mimo to jsou zde uvedeny i pohyby zvířat mezi institucemi. Plemenná kniha je spravována vedoucím plemenné knihy pod záštitou příslušné zoologické zahrady. Plemennou knihu pro tamaríny pinčí spravuje Miranda Stevenson z anglické Bristol Zoo Gardens, koordinátorka evropského záchovného programu (EEP) pro tamaríny pinčí.

Data v programu Species360 byla extrahována pomocí tzv. taxon reportů (ukázka taxon reportu viz Příloha I). Taxon reporty obsahují ucelený obsah informací z databáze Species360 o jednotlivých jedincích konkrétního druhu (tj. jedná se o seznam jedinců) v jednotlivých institucích za určité časové období. Při extrakci dat jsem se zaměřil na období leden 1990 – leden až červen 2021. Ukončení sběru dat (leden až červen) se lišilo pro každou zoologickou zahradu podle toho, kdy byla data z jednotlivých institucí extrahována. Důvodem zvoleného období pro extrakci dat je skutečnost, že od 90. let minulého století začali být tamaríni pinčí

chování ve víceméně shodných chovatelských podmínkách, se kterými se pojí vytváření relativně prostorných ubikací, existence venkovních expozic a důraz na kvalitní výživu. Mimo to se právě v této době v evropských zoologických zahradách rozšířil trend chovu drápkatých opic a uplynulé třicetileté období chovu mi tak umožnilo nasbírat obsáhlý soubor dat s údaji o velkém počtu zvířat. Byla vyextrahována data týkající se reprodukce a velikosti skupiny pro 177 zoologických zahrad ve 26 evropských zemích (Příloha II). Celkem byla získána data pro 447 párů a hodnoceno přežívání u 3464 mláďat z 1823 vrhů.

4.2. Typ extrahovaných údajů

Základem chovných skupin v zoologických zahradách je zpravidla nepřibuzný reprodukční pár a jeho potomci. Mláďata ve skupině zůstávají coby helpři, a to až do doby než jsou přesunuta do jiných zoologických zahrad, popřípadě než dojde k rozpadu skupiny, např. vlivem agrese (Anzenberger & Falk, 2012). Může se ale stát, že zoologická zahrada chová skupin několik nebo má umístěné např. přebytečné nebo problematické jedince v zázemí. Protože z taxon reportů nelze vyčíst, kteří jedinci tvoří skupiny, zvolili jsme postup navržený v práci Flach (2019). Všichni příbuzní jedinci chovného páru (sourozenci, potomci, eventuálně rodiče) přítomní v dané době v konkrétní zoo instituci byli proto považováni za členy jedné skupiny. Nepříbuzní jedinci přítomní v daný okamžik v konkrétní instituci nebyli do analýzy zahrnuti.

Během extrakce dat jsem se zaměřoval na tři typy informací – o reprodukčním páru, o mláďatech, respektive vrzích a o helprech. Reprodukční páry byly určovány z taxon reportů či plemenné knihy u jednotlivých jedinců narozených v konkrétní instituci, a to podle identifikačního čísla (*GAN* nebo *studbook number*) v kolonce *Dam* a *Sire*. Byly extrahovány údaje pouze o reprodukčních párech, u nichž bylo na základě záznamů v taxon reportu či plemenné knize možné s jistotou určit rodičovskou příslušnost potomstva. Mezi extrahované údaje pro každého reprodukčního samce a reprodukční samici patřilo identifikační číslo (*GAN* nebo *studbook number*), datum narození, v případě uhynulých zvířat datum úhynu, způsob odchovu (přirozený odchov rodiči vs. umělý odchov), předchozí zkušenost s reprodukcí (počet vrhů před založením aktuálního reprodukčního páru) a datum posledního záznamu o jedinci v konkrétní instituci a jeho příčina (úhyn/transport/útěk/krádež/datum extrakce dat, pokud byl jedinec naživu, atd.); v případě obou pohlaví bylo zaznamenáváno i případné použití antikoncepce s datem začátku a ukončení její aplikace.

Pro každý reprodukční pár byly zaznamenány čtyři základní údaje: sestavení reprodukčního páru, rozpad reprodukčního páru a datum prvního (po 1. 1. 1990) a posledního

společného vrhu v dané instituci. Datum sestavení reprodukčního páru bylo stanoveno podle příchodu druhého jedince z páru nebo kompletního páru do dané instituce. V některých případech přišel do dané zoo již sestavený funkční pár, přičemž samice mohla být už i březí. To prozrazuje narození mláďat od příchodu páru/samice do dané instituce za období kratší než je délka březosti těchto tamarinů, tj. průměrně 183 dní (Ziegler et al., 1987). V případě sestavení chovného páru z jednoho reprodukčního jedince a jeho potomka po úhynu druhého reprodukčního jedince, bylo datum sestavení reprodukčního páru stanoveno podle data úhynu uhynulého reprodukčního jedince. Tato situace však není standardní a jednalo se jen o několik případů. Rozpad reprodukčního páru byl stanoven podle data úhynu, transportu, útěku, krádeže nebo jiného zmizení jednoho z reprodukčních jedinců. V případě stále žijících, fungujících párů byl použit datum extrakce dat.

Dále jsem extrahoval údaje týkající se mláďat, potažmo vrhů. Vždy jsem zaznamenal pořadí vrhu od daného reprodukčního páru v konkrétní instituci, počet mláďat ve vrhu, jejich pohlaví, způsob odchovu (přirozený odchov rodičem vs. umělý odchov), datum narození a datum úhynu, transportu či jiného zmizení. Příčina úhynu nebyla velmi často známá, respektive nebyla uvedena ani v jedné z použitých databází. Proto nebylo možné se příčinami úhynů zabývat. Z období mezi jednotlivými porody byl vypočítán meziporodní interval, a to vždy od prvního vrhu konkrétního reprodukčního páru v dané instituci.

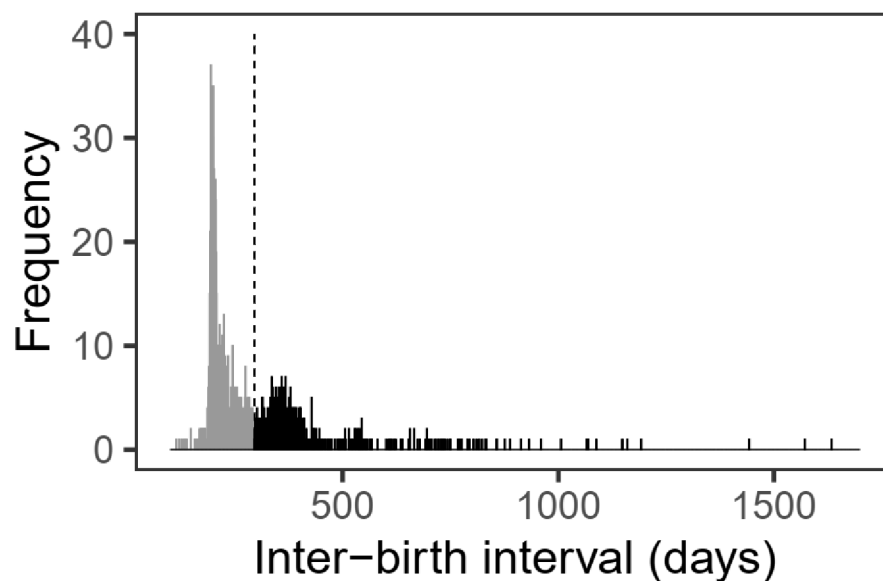
Poslední extrahované údaje se týkaly velikosti a složení skupiny. Vždy byl zaznamenán počet dalších příbuzných, nerozmnožujících se jedinců přítomných v době narození mláďat ve skupině. Tito jedinci byli dále rozděleni na základě pohlaví (samec/samice/neurčené pohlaví) a věkové kategorie. Věk byl hodnocen pomocí 4 věkových kategorií podle Cleveland & Snowdon (1984): mláďata – jedinci mladší 7 měsíců; juvenilové – jedinci ve věku 7–14 měsíců; subadulti – jedinci ve věku 14–21 měsíců; dospělci – jedinci starší 21 měsíců. Vzniklo tedy celkem 12 kategorií – počet dospělých samců, počet dospělých samic, počet dospělých jedinců neurčeného pohlaví, počet subadultních samců atd. Z dohledaných údajů jsme následně vytvořili několik proměnných, které vstupovaly do statistické analýzy.

4.3. Statistické zpracování

Pro zjištění vlivu velikosti a složení skupiny (počet, pohlaví a věk helpřů) na reprodukční parametry (meziporodní interval, velikost vrhu a poměr pohlaví ve vrhu, přežívání mláďat) a na věk dožití reprodukčního páru byly použity zobecněné lineární smíšené modely (GLMM) zahrnující identitu páru a chovné instituce jako náhodné faktory. Statistické analýzy byly provedeny v programu R (verze 4.1.2; R Core Team, 2021).

4.3.1. Vysvětlované proměnné

Meziporodní interval: Meziporodní interval (*inter-birth interval*, dále v textu jako IBI) označuje období ve dnech mezi dvěma po sobě jdoucími porody u jedné chovné samice. Vzhledem k tomu, že přesný datum sestavení páru nebylo možné ze získaných dat přesně určit, první IBI (od sestavení páru do prvního porodu) nebyl do analýz zahrnut a analyzovány byly IBI až od prvního porodu ($n = 1299$). Meziporodní interval tamarinů pinčích v lidské péči je v průměru 203 dní (Savage & Guillen, 2012). V datasetu se objevily i hodnoty výrazně nižší, než je tato průměrná hodnota (115–202 dní), které indikují předčasné porody. Z dat byl odstraněn pouze jeden extrémně krátký meziporodní interval (83 dní). Po vizuální kontrole rozložení IBI bylo zjištěno, že většina IBI byla podle očekávání mezi 200 a 210 dny. Některé intervaly byly ale podstatně delší (až 1609 dní, tj. > 4 roky). Proto jsme intervaly rozdělili na krátké (*short IBI* < 294 dní; $n = 814$) a na dlouhé (*long IBI* > 293 dní, $n = 485$), přičemž hranice byla stanovena heuristicky v místě lokálního minima mezi dvěma hlavními vrcholy distribuce IBI (Obr. 1). Analyzována byla délka (ve dnech) krátkého IBI, dlouhého IBI a pravděpodobnost dlouhého IBI (P *long IBI*).



Obr. 1. Rozložení délky meziporodních intervalů ve studované populaci.

Velikost vrhu: Velikostí vrhu je míněn počet mláďat od jedné chovné samice narozených v rámci jednoho porodu, a to včetně předčasně narozených či mrtvě narozených mláďat a potratů v pozdějším stádiu fetálního vývoje. Velikost vrhu se pohybovala od jednoho do čtyř mláďat. Analyzována byla pravděpodobnost velikosti daného vrhu.

Poměr pohlaví ve vrhu: Poměr pohlaví ve vrhu představuje poměr počtu samců (M) a samic (F). Vrhly zahrnující mláďata neurčeného pohlaví (unk) byly z analýz vyřazeny. Jako vysvětlovaná proměnná byla použita pravděpodobnost, že mládě bude samec.

Přežívání mláďat: K posouzení přežívání mláďat byla stanovena věková hranice 183 dnů. Právě v období od narození po dosažení šesti měsíců věku mláďat lze předpokládat největší vliv péče helprů na přežívání mláďat (Mittermeier et al., 2013). Z analýzy byla odfiltrovaná mláďata, která nedosáhla věku šesti měsíců před koncem uzavření datasetu nebo byla dříve transportována do jiné instituce ($n = 61$ mláďat), a nakonec také první vrhy, u kterých neexistuje informace o úmrtí předchozího vrhu, které mělo na přežívání vliv (zjištěno předběžnou analýzou dat). Jako vysvětlovaná proměnná byla použita pravděpodobnost, že se mládě dožije věku 183 dnů.

Věk dožití reprodukčního jedince: Věk dožití reprodukčního jedince byl stanoven od data narození po datum úhynu. Reprodukční jedinci, kteří byli v době sběru dat naživu a reprodukční jedinci, u kterých nebylo datum úhynu známo (např. byli odesláni do soukromých chovů, a tak zmizeli z databáze Species360), byli z analýz vyřazeni.

4.3.2. Vysvětlující proměnné

Kvůli redukci počtu proměnných nebyl analyzován vliv jednotlivých věkových kategorií (mládě, juvenil, subadult, dospělý jedinec) a pohlaví (samec = M, samice = F, neurčené pohlaví = unk), ale místo toho byly vytvořeny tři proměnné: počet mláďat (mláďata + juvenilové, počet samčích helprů (subadultní a dospělí samci) a počet samičích helprů (subadultní a dospělé samice). Důvodem tohoto rozhodnutí byla skutečnost, že zatímco mláďata a juvenilové se do péče o potomstvo nezapojují (respektive jejich podíl na péči je zanedbatelný), subadultní a dospělí jedinci s péčí o potomstvo vypomáhají a jejich míra investic se liší i na základě pohlaví (Price, 1992c, 1992a, 1992b). Do statistické analýzy každá tato proměnná vstupovala jako podíl z celkové velikosti skupiny, neboť jejich hodnoty s velikostí skupiny výrazně korelovaly, což znesnadňovalo interpretaci výsledků (nepublikovaná data).

Velikost skupiny: Velikost skupiny vyjadřuje počet všech příbuzných nereprodukčních jedinců ve skupině v době porodu. Velikost skupiny se pohybovala od nuly do 20 jedinců.

Relativní zastoupení mlád'at: Relativní zastoupení všech mlád'at a juvenilů bez ohledu na pohlaví přítomných ve skupině v době porodu. Analyzován byl jejich podíl z velikosti skupiny.

Relativní zastoupení samčích helprů: Relativní zastoupení všech nereprodukčních subadultních a dospělých samců. Analyzován byl jejich podíl z velikosti skupiny.

Relativní zastoupení samičích helprů: Relativní zastoupení všech nereprodukčních subadultních a dospělých samic. Analyzován byl jejich podíl z velikosti skupiny.

Protože reprodukční úspěch u tamarinů pinčích závisí na celé řadě dalších faktorů, byly v analýzách zohledněny i další proměnné. Například z předchozích studií je známo, že velikost vrhu ovlivňuje přežívání mlád'at. Mlád'ata pocházející z trojčat mají všeobecně nejnižší šanci na přežití (Savage et al., 2021). Dalším takovým faktorem je také předchozí zkušenost reprodukčního páru s odchovem, která u tamarinů pinčích v lidské péči významně ovlivňuje raný vývoj mlád'at (Washabaugh et al., 2002). Jejich počet a charakter se lišil v závislosti na studované vysvětlované proměnné.

V této práci byl konkrétně zohledněn věk reprodukčního samce (věk brM) a samice (věk brF) během každého porodu, způsob odchovu reprodukčního samce (odchov brM) a samice (odchov brF) jako kategoriální proměnná (přirozený odchov rodičem = *parent*, umělý odchov = *hand*, data nejsou k dispozici = *no data*), velikost předchozího vrhu jako z-skóre (průměr = 0, SD = 1), přežívání předchozího vrhu jako kategorická proměnná (přežil vs. nepřežil, přičemž jako přeživší jsou chápány vrhy, kde se alespoň jedno mládě dožilo alespoň věku 10 dní) a pořadí vrhu. Dále byla zohledněna předchozí zkušenost rodičovského páru (zkušenost brM, zkušenost brF), která byla hodnocena jako počet předchozích vrhů s předešlým reprodukčním partnerem, eventuálně reprodukčními partnery, či počet vrhů daného páru před rokem 1990. Zahrnut byl i typ odchovu mlád'at jako kategoriální proměnná (umělý odchov: ano vs. ne) a velikost současného vrhu.

Do modelů byl přidán náhodný intercept – identita páru vnořená v instituci, pro zohlednění opakovaných měření v rámci páru a zohlednění případného vlivu rozdílných chovných podmínek mezi institucemi.

4.3.3. Analýza dat

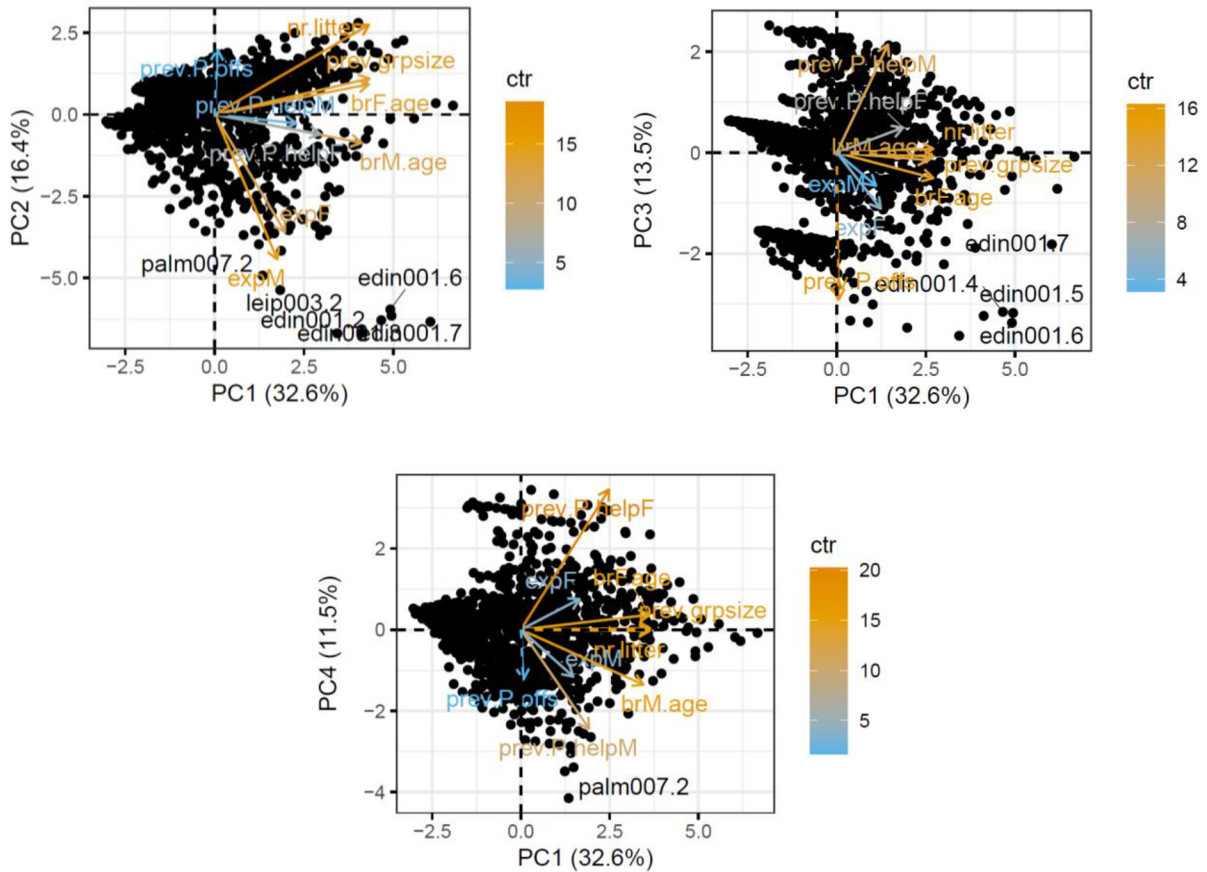
Nejprve byla ověřena kolinearita mezi vysvětlujícími proměnnými pomocí balíčku *corrgram* (Wright, 2021). Protože byly studované vysvětlující proměnné pro analýzy meziprodních intervalů, velikosti vrhu, poměru pohlaví ve vrhu a přežívání mlád'at silně

kolineární (Příloha III, Obr. 14) a protože možných vysvětlujících proměnných byl velký počet, byla pomocí funkce „prcomp“ v balíčku *factoextra* (Kassambara & Mundt, 2020) provedena Analýza hlavních komponent (Principal Component Analysis, PCA). Analýzy hlavních komponent byly provedeny i v případě analýz věku dožití reprodukčních samic a reprodukčních samců, ačkoli pro ně vysvětlované proměnné nebyly tak silně kolineární (Příloha III, Obr. 15 a 16). Důvodem použití PCA i v tomto případě je zachování stejného postupu pro celistvost práce.

4.3.3.1. Meziporodní intervaly, velikost vrhu a poměr pohlaví ve vrhu

Pro meziporodní intervaly, velikost vrhu a poměr pohlaví v daném vrhu byl hodnocen vliv velikosti skupiny, relativního zastoupení mláďat a relativního zastoupení samičích a samčích helprů před porodem (tj. u předchozího vrhu) a ostatních proměnných (věk brF, věk brM, pořadí vrhu, zkušenost brF, zkušenost brM).

Na základě PCA byly jako vysvětlující proměnné zvoleny komponenty PC1-PC4, které dohromady vysvětlovaly 74 % variability všech netransformovaných proměnných (Příloha IV, Obr. 17). Vyšší hodnoty první komponenty (PC1) odpovídaly vyššímu věku reprodukčního samce a reprodukční samice, pozdějším vrhům a větším skupinám. Druhá komponenta (PC2) klesala s předchozí zkušeností rodičovského páru (zkušenost brM, zkušenost brF). Třetí komponenta (PC3) zahrnovala gradient od skupin s větším relativním zastoupením mláďat po skupiny s větším počtem helprů, zejména samců. Vysoké hodnoty na čtvrté komponentě (PC4) znamenaly větší počet samičích helprů a nižší počet samčích helprů před porodem (Obr. 2).

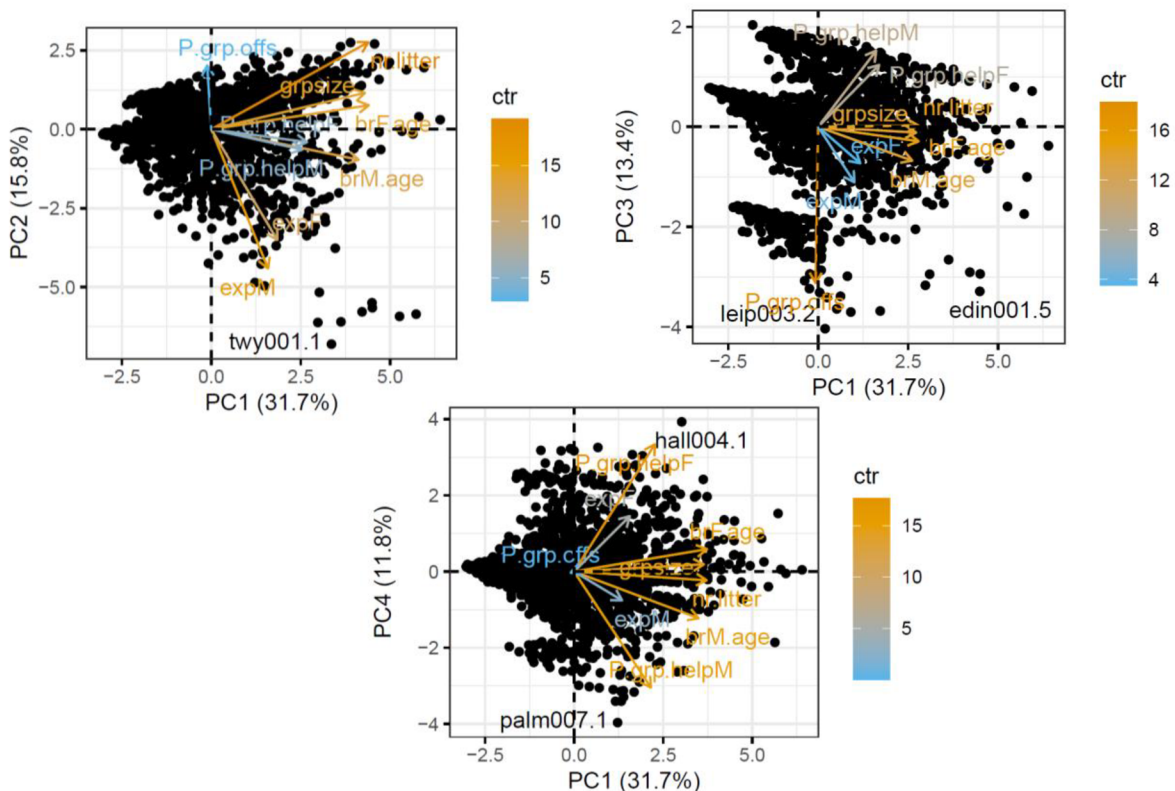


Obr. 2: PCA analýza vztahů vysvětlujících proměnných pro mezipородní intervaly, velikost vrhu a poměr pohlaví ve vrhu; *nr.litter* = pořadí vrhu, *prev.grpsize* = předchozí velikost skupiny, *prev.P.off*s = předchozí relativní zastoupení mláďat, *prev.P.helpF* = předchozí relativní zastoupení samičích helpřů, *prev.P.helpM* = předchozí relativní zastoupení samčích helpřů, *brF.age* = věk reprodukční samice, *brM.age* = věk reprodukčního samce, *expF* = zkušenost samice, *expM* = zkušenost samce, černé body = jednotlivé vrhy, ctr = váha dané proměnné (*contribution*) v daném PC plotu. Kódy vybraných vrhů ve formátu [identita páru].[pořadí vrhu].

4.3.3.2. Přežívání mláďat

U přežívání mláďat byl testován vliv velikosti skupiny, relativního zastoupení mláďat, relativního zastoupení samčích a samičích helpřů v době porodu a ostatních proměnných (věk brF, věk brM, pořadí vrhu, zkušenost brF, zkušenost brM). Na základě PCA analýzy jsme zvolili čtyři komponenty, které vysvětlily dohromady 72,7 % variability (Příloha IV, Obr. 18). Interpretace komponent PC1–PC4 byla kvalitativně stejná jako v předchozí analýze, jen interpretace PC3 se lišila (srovnej Obr. 2 a 3). PC3 vyjadřovala negativní vztah mezi relativním zastoupením mláďat a relativním zastoupením samčích a samičích helpřů, kdy

vyšší hodnoty na komponentě znamenaly větší podíl samčích a samičích helpřů a menší podíl mláďat (Obr. 3).



Obr. 3: PCA analýza vztahů vysvětlujících proměnných pro přežívání mláďat; *nr.litter* = pořadí vrhu, *grp.size* = velikost současné skupiny, *P.grp.off* = současné relativní zastoupení mláďat, *P.grp.helpF* = současné relativní zastoupení samičích helpřů, *P.grp.helpM* = současné relativní zastoupení samčích helpřů, *brF.age* = věk reprodukční samice, *brM.age* = věk reprodukčního samce, *expF* = zkušenost samice, *expM* = zkušenost samce, černé body = jednotlivé vrhy, ctr = váha dané proměnné (*contribution*) v daném PC plotu. Kódy vybraných vrhů ve formátu [identita páru].[pořadí vrhu].

4.3.3.3. Věk dožití reprodukčních jedinců

U přežívání reprodukčních jedinců byly testovány vlivy průměrného podílu mláďat a samčích a samičích helpřů z celkové velikosti skupiny a průměrné reziduální odchylky velikosti skupiny při daném pořadí vrhu (ve všech případech se jednalo o průměr za všechny vrhy daného páru), průměrných počtů mláďat a porodů za rok během reprodukčně aktivního období páru (definovaného jako rozdíl mezi dnem posledního porodu a dnem prvního zabřeznutí samice s daným samcem, *ad hoc* ustanoveným na 200 dní před prvním porodem)

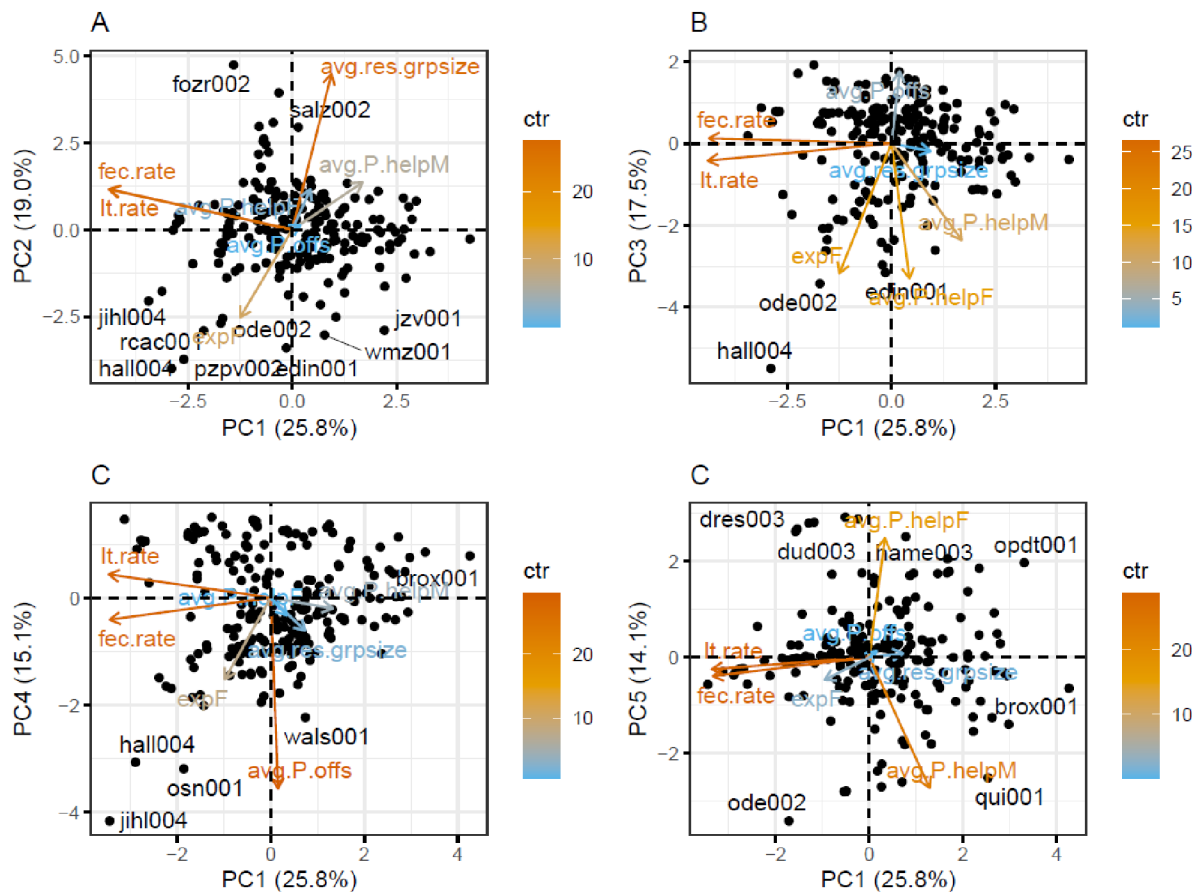
a ostatních proměnných (zkušenost brF resp. brM podle toho, o jaké pohlaví se jednalo). PCA byla provedena zvlášť pro reprodukční samce a reprodukční samice vzhledem k tomu, že mohli mít při založení páru různou reprodukční zkušenost.

Reziduální odchylka velikosti skupiny při daném pořadí vrhu byla definována jako rozdíl velikosti skupiny od očekávané velikosti pro danou reprodukční historii vrhu a zvolena pro ošetření vlivu rozrůstající velikosti skupin s počtem vrhů odchovaných daným párem. Očekávaná velikost skupiny byla spočítána pomocí GLMM modelu s binomickým rozdělením (zvoleného na základě toho, že velikost skupiny mimo rodičovského páru se pohybovala v intervalu 0–10 s výjimkou devíti vrhů tří párů, u nichž byla velikost skupiny pro účely výpočtu očekávané velikosti skupiny snížena na 10 jedinců). Jako vysvětlující proměnná byl použit kvadratický polynom z-skóre proměnné $\log_{10}(\text{experience})$, kde *experience* byla definována jako součet pořadí vrhu daného páru a předchozích zkušeností reprodukčního samce a samice, a jako náhodná proměnná byl opět použit náhodný intercept odpovídající identitě páru vnořené do identity instituce. Tento model byl vybrán jako nejlepší („nejvíce parsimonní“, viz část 4.3.3.4. Výběr modelů níže) na základě porovnání několika možných typů vlivu pořadí vrhu a předchozí zkušenosti rodičů na velikost skupiny (detaily těchto analýz pro stručnost neuvádím).

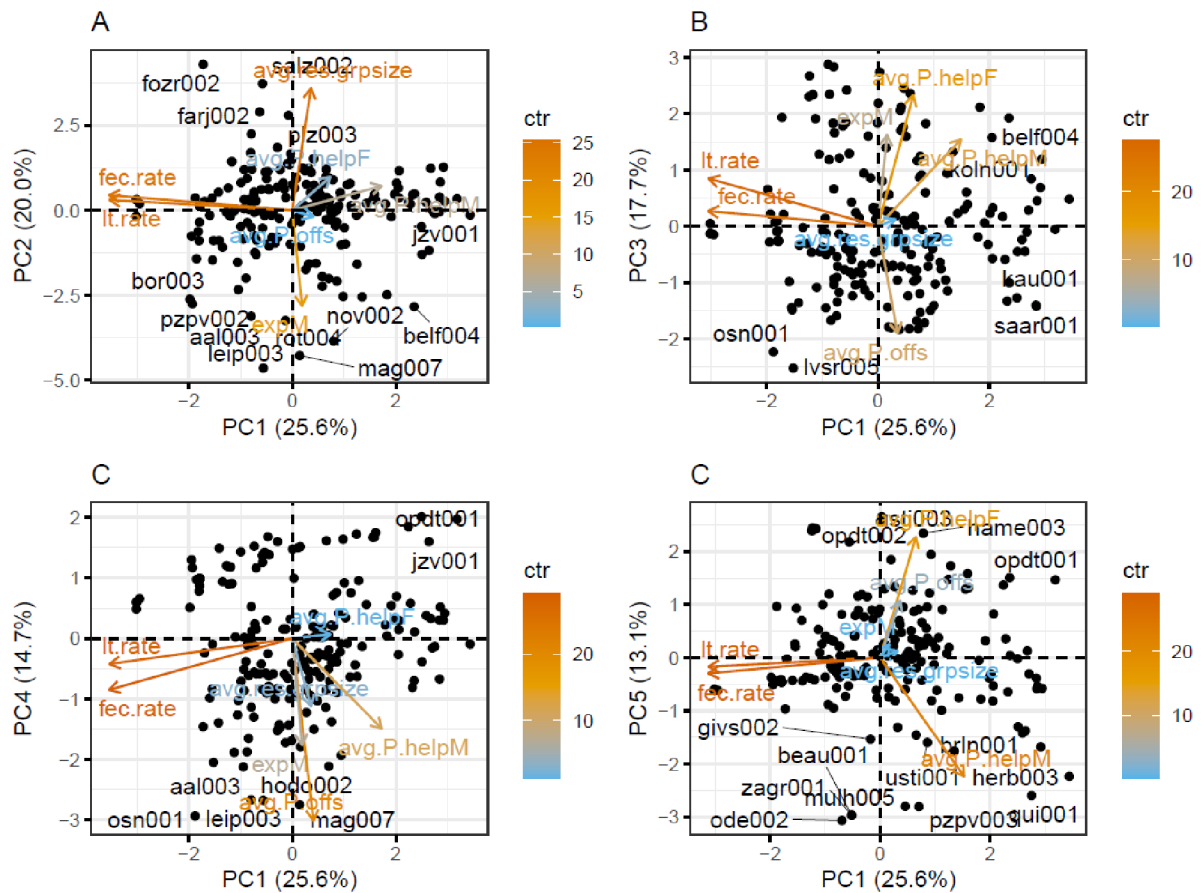
Na základě provedené PCA analýzy pro reprodukční samice bylo zvoleno pět komponent, které dohromady vysvětlily 91,5 % variability (Příloha IV, Obr. 19). První komponenta (PC1) odrážela rychlost reprodukce (počet mláďat a porodů za rok), přičemž nižší hodnoty na komponentě byly spojené s rychlejší reprodukcí. Druhá komponenta (PC2) odrážela rostoucí velikost skupiny. Třetí komponenta (PC3) zahrnovala zkušenost brF a průměrný podíl samičích a samčích helpřů, přičemž nízká hodnota znamenala větší zkušenost a větší podíl helpřů. Nízké hodnoty na čtvrté komponentě (PC4) souvisely s větším průměrným podílem mláďat. Pátá komponenta (PC5) vyjadřovala negativní vztah mezi průměrným podílem samčích a samičích helpřů, kdy vysoká hodnota na komponentě odrážela větší podíl samičích helpřů a menší podíl samčích helpřů (Obr. 4).

Na základě PCA pro reprodukční samce bylo zvoleno také pět komponent (91,1 % vysvětlené variability) (Příloha IV, Obr. 20). První komponenta (PC1) u samců byla stejná jako PC1 u samic. Druhá komponenta (PC2) vyjadřovala negativní vztah mezi reziduální velikostí skupiny a zkušeností brM, kdy větší hodnoty na komponentě odrážely větší skupinu a menší zkušenost. Třetí komponenta (PC3) vyjadřovala negativní vztah mezi průměrným podílem samčích a samičích helpřů a průměrným podílem mláďat, kdy vysoká hodnota na komponentě znamenala větší podíl helpřů a menší podíl mláďat. Čtvrtá komponenta (PC4)

zahrnovala klesající průměrný podíl samčích helpřů a mláďat. Vysoké hodnoty na páté komponentě (PC5) odrážely větší průměrný podíl samičích a nižší průměrný podíl samčích helpřů (Obr. 5).



Obr. 4: PCA analýza vztahů vysvětlujících proměnných pro pravděpodobnost věku dožití u reprodukční samice; *lt.rate* = průměrný počet vrhů za rok, *fec.rate* = průměrný počet mláďat za rok, *avg.res.grpsize* = průměrná reziduální odchylka velikosti skupiny, *avg.P.offF* = průměrný podíl mláďat z celkové velikosti skupiny, *avg.P.offM* = průměrný podíl samičích helpřů z celkové velikosti skupiny, *avg.P.helpF* = průměrný podíl samičích helpřů z celkové velikosti skupiny, *avg.P.helpM* = průměrný podíl samčích helpřů z celkové velikosti skupiny, *expF* = zkušenost samice, černé body = reprodukční samice, ctr = váha dané proměnné (*contribution*) v daném PC plotu. Kódy vybraných vrhů ve formátu [identita páru].[pořadí vrhu].



Obr. 5: PCA analýza vztahů vysvětlujících proměnných pro pravděpodobnost věku dožití u reprodukčního samce; *lt.rate* = průměrný počet vrhů za rok, *fec.rate* = průměrný počet mláďat za rok, *avg.res.grpsize* = průměrná reziduální odchylka velikosti skupiny, *avg.P.off* = průměrný podíl mláďat z celkové velikosti skupiny, *avg.P.helpF* = průměrný podíl samičích helpřů z celkové velikosti skupiny, *avg.P.helpM* = průměrný podíl samčích helpřů z celkové velikosti skupiny, *expM* = zkušenost samce, černé body = reprodukční samci, ctr = váha dané proměnné (*contribution*) v daném PC plotu. Kódy vybraných vrhů ve formátu [identita páru].[pořadí vrhu].

4.3.3.4. Výběr modelů

Binomický GLMM s logit link funkcí byl použit pro hodnocení vlivu velikosti a složení skupiny na pravděpodobnost dlouhého IBI, poměr pohlaví ve vrhu a pravděpodobnost přežití mláďat. Pro hodnocení trvání IBI a věku dožití reprodukčních jedinců byl použit GLMM s gama distribucí (log link funkce) a pro hodnocení velikosti vrhu byl použit kumulativní LMM (CLMM). Pro GLMM analýzy byl použit balíček *glmmTMB* (Brooks et al., 2017) a pro CLMM balíček *ordinal* (Christensen, 2019).

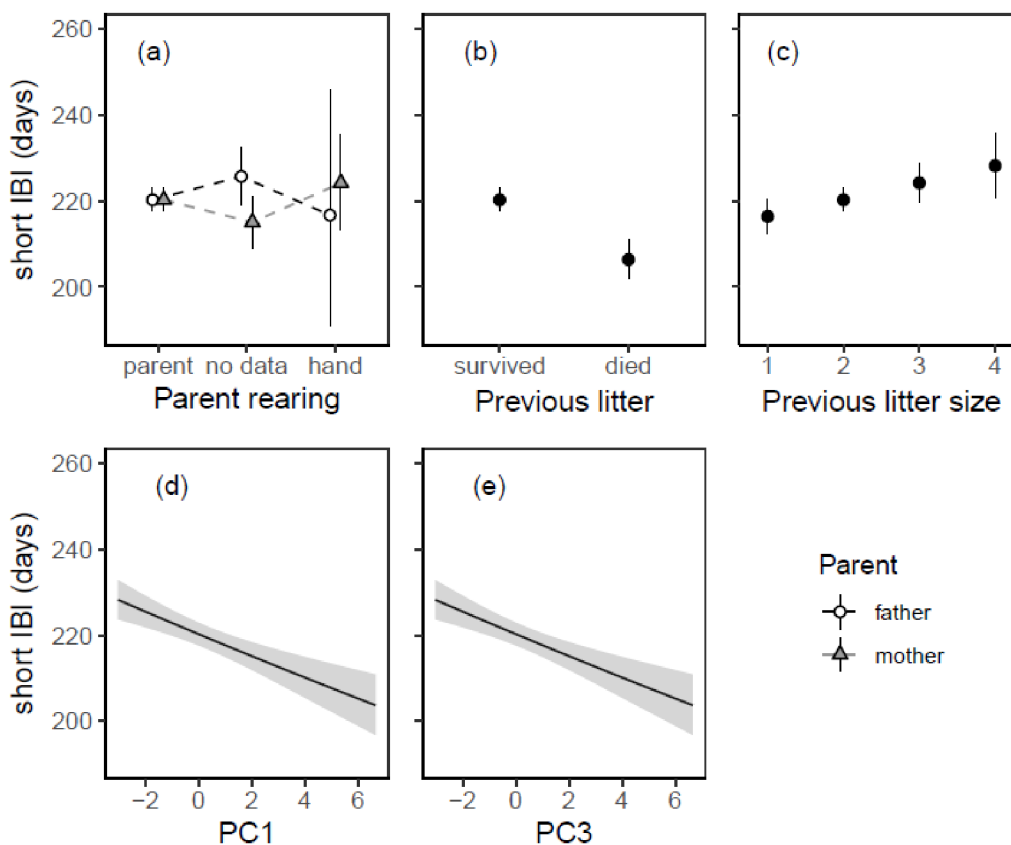
Pro všechny vysvětlované proměnné byl zvolen stejný postup výběru modelů (Burnham & Anderson 2002). Pro každou vysvětlovanou proměnnou byl nejprve vytvořen nulový model. Nulové modely pro IBI a velikost vrhu zahrnovaly intercept, způsob odchovu reprodukčního samce, způsob odchovu reprodukční samice, velikost předchozího vrhu a přežití předchozího vrhu. Nulový model pro poměr pohlaví zahrnoval intercept, způsob odchovu reprodukčního samce, způsob odchovu reprodukční samice a přežití předchozího vrhu. Nulový model pro přežívání mláďat obsahoval intercept, způsob odchovu reprodukčního samce, způsob odchovu reprodukční samice, přežití předchozího vrhu, velikost vrhu a způsob odchovu mláďat. Nulový model pro věk dožití reprodukčních jedinců zahrnoval intercept, způsob jejich odchovu a PC1 komponentu z dané PCA analýzy. Dále bylo vytvořeno pro každou vysvětlovanou proměnnou 15 dalších modelů zahrnujících všechny lineární kombinace komponent z odpovídající PCA analýzy (PC1–PC4 pro IBI, poměr pohlaví ve vrhu, velikost vrhu, přežívání vrhu; PC2–PC5 pro přežívání reprodukčních jedinců). Tyto modely byly porovnány pomocí upraveného Akaike informačního kritéria (AICc) pro nalezení nejlepšího (nejvíce parsimonního, „*most parsimonious*“) modelu s nejnižším AICc skóre a dalších přípustných („*plausible*“) modelů ($\leq 2 \Delta\text{AICc}$), které také v rámci práce uvádím místo vytvoření průměrného modelu („*model averaging*“). Pro nejvíce parsimonní model uvádím pro prediktory hodnoty parametrů (Est.) a 95% konfidenční interval (CI).

5. Výsledky

5.1. Meziporodní interval, velikost vrhu a poměr pohlaví ve vrhu

5.1.1. Meziporodní interval

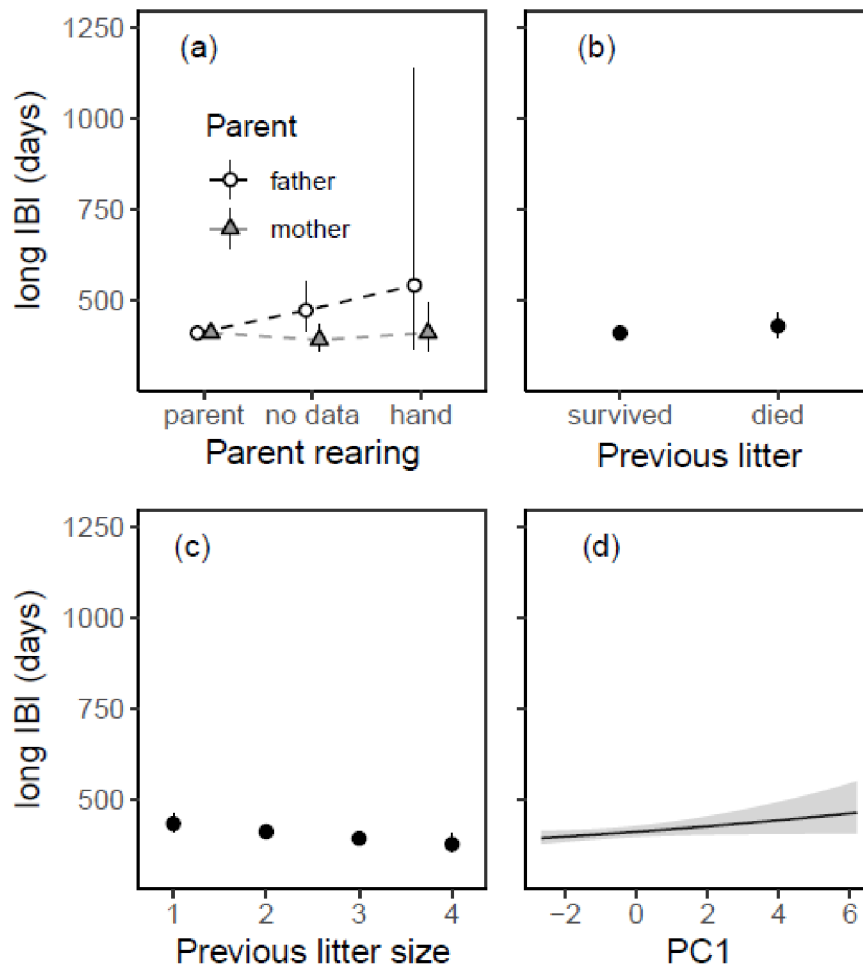
Pro trvání krátkého meziporodního intervalu (*short IBI* < 294 dní; GLMM s gama distribucí) byly přípustné čtyři modely s $\Delta AICc \leq 2$ (Příloha V, Tab. 2). Nejlepší model jako prediktory zahrnoval způsob odchovu reprodukčního samce a reprodukční samice, velikost předchozího vrhu, úhyn či přežití předchozího vrhu (kovariáty, součást nulového modelu), a dále PC1 (rostoucí věk brM, věk brF, pořadí vrhu, velikost předchozí skupiny) a PC3 (negativní vztah mezi relativním zastoupením mláďat před porodem a relativním zastoupením samčích helpřů před porodem; Příloha VI, Tab. 6). Nejlepší model prokázal negativní vliv PC1 (Est. = -0,01; CI = -0,02 – -0,01; Obr. 6d) a PC3 (Est. = -0,01; CI = -0,02 – -0,00; Obr. 6e). Krátký IBI byl kratší u pozdějších vrhů ve větších skupinách se starším reprodukčním párem (Obr. 6d) a ve skupinách s relativně větším počtem samčích helpřů a relativně menším počtem mláďat (Obr. 6e). Dále byl prokázán pozitivní vliv velikosti předchozího vrhu (Est. = 0,01; CI = 0,00 – 0,02; Obr. 6c) a negativní vliv úhynu předchozího vrhu (Est. = -0,06; CI = -0,09 – -0,04; Obr. 6b). Krátký IBI byl kratší v případě menšího počtu mláďat v předchozím vrhu (Obr. 6c) a pokud předchozí mláďata uhynula (Obr. 6b). Typ odchovu reprodukčních jedinců neměl zřejmý vliv (Obr. 6a; Příloha VI, Tab. 6). Další přípustné modely se lišily pouze doplněním o nevýrazný vliv PC2 a/nebo PC4 (Příloha V, Tab. 2).



Obr. 6: Vliv vysvětlujících proměnných na trvání krátkého meziporodního intervalu (*short IBI* – days); 6a) způsob odchovu rodičů (*Parent rearing*) – přirozený odchov ve skupině (*parent*), data nejsou k dispozici (*no data*), umělý odchov (*hand*), *father* = otec/ *mother* = matka; 6b) přežití (*survived*) či úhyn (*died*) předchozího vrhu během 10 dní od porodu (*Previous litter*); 6c) velikost předchozího vrhu (*Previous litter size*); 6d) předchozí velikost skupiny, věk rodičů a pořadí vrhu (PC1) a 6e) relativní počet samčích helpřů a mláďat před porodem (PC3).

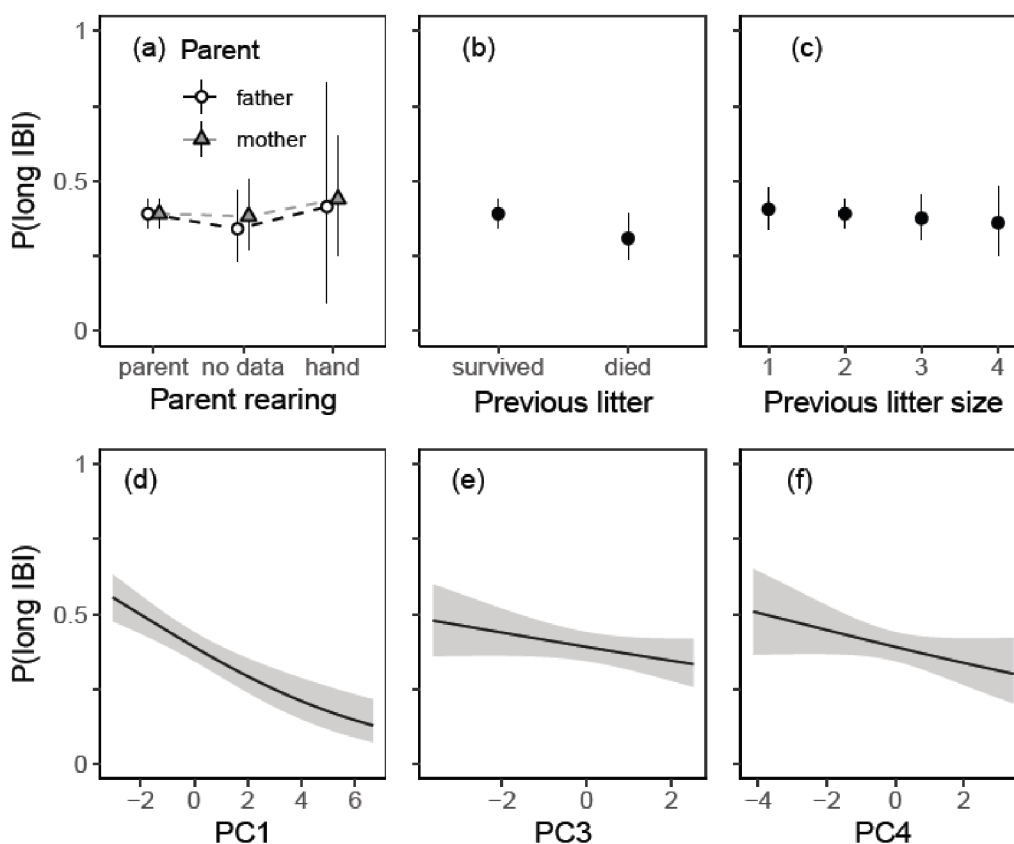
Pro trvání dlouhého meziporodního intervalu (*long IBI* > 293 dní; GLMM s gama distribucí) byly přijatelné taktéž čtyři modely s $\Delta AICc \leq 2$ (Příloha V, Tab. 2). Nejlepší model jako prediktory zahrnoval způsob odchovu reprodukčního samce a reprodukční samice, velikost předchozího vrhu, úhyn či přežití předchozího vrhu (kovariáty, součást nulového modelu) a dále PC1 (rostoucí věk brM, věk brF, pořadí vrhu, velikost předchozí skupiny; Příloha VI, Tab. 6). Model odhalil mírný pozitivní vliv PC1 (Est. = 0,06; CI = 0,00 – 0,12; Obr. 7d), podle kterého bylo trvání dlouhého IBI prokazatelně delší u pozdějších vrhů ve větších skupinách se starším reprodukčním párem. Model dále prokázal negativní vliv velikosti předchozího vrhu (Est. = -0,10; CI = -0,19 – -0,02; Obr. 7c) a pozitivní vliv způsobu

odchovu reprodukčního samce (Est. = 0,42; CI = 0,05 – 0,80; Obr. 7a). Dle těchto výsledků bylo trvání dlouhého IBI delší, pokud byl v předchozím vrhu menší počet mláďat (Obr. 7c) anebo pokud byl otec odchován uměle (*hand*) (Obr. 7a). Přežití či úhyn předchozího vrhu neměl zřejmý vliv (Obr. 7b; Příloha VI, Tab. 6). Další přípustné modely se lišily pouze doplněním o nevýrazný vliv PC2 nebo PC4 (Příloha V, Tab. 2).



Obr. 7: Vliv vysvětlujících proměnných na trvání dlouhého meziporodního intervalu (*long IBI – days*); 7a) způsob odchovu rodičů (*Parent rearing*) – přirozený odchov ve skupině (*parent*), data nejsou k dispozici (*no data*), umělý odchov (*hand*), *father* = otec/*mother* = matka; 7b) přežití (*survived*) či úhyn (*died*) předchozího vrhu během 10 dní od porodu (*Previous litter*); 7c) velikost předchozího vrhu (*Previous litter size*); 7d) předchozí velikost skupiny, věk rodičů a pořadí vrhu (PC1).

Pro pravděpodobnost dlouhého intervalu (*P long IBI*; binomický GLMM) bylo přijatelných sedm modelů s $\Delta AICc \leq 2$ (Příloha V, Tab. 3). První nejlepší model byl ovšem zároveň nejobsáhlejší (obsahoval všechny PC komponenty), a proto zde interpretujeme druhý nejlepší model, který byl úspornější (obsahoval tři PC komponenty), kde prediktory jsou: způsob odchovu reprodukčního samce a reprodukční samice, velikost předchozího vrhu, úhyn či přežití předchozího vrhu (kovariáty, součást nulového modelu) a dále PC1 (rostoucí věk brM, věk brF, pořadí vrhu, velikost předchozí skupiny), PC3 (negativní vztah mezi relativním zastoupením mláďat před porodem a relativním zastoupením samčích helpřů před porodem) a PC4 (negativní vztah mezi relativním zastoupením samčích helpřů a samičích helpřů před



Obr. 8: Vliv vysvětlujících proměnných na pravděpodobnost dlouhého meziporodního intervalu (*P long IBI*); 8a) způsob odchovu rodičů (*Parent rearing*) – přirozený odchov ve skupině (*parent*), data nejsou k dispozici (*no data*), umělý odchov (*hand*), *father* = otec/*mother* = matka; 8b) přežití (*survived*) či úhyn (*died*) předchozího vrhu během 10 dní od porodu (*Previous litter*); 8c) velikost předchozího vrhu (*Previous litter size*); 8d) předchozí velikost skupiny, věk rodičů a pořadí vrhu (PC1); 8e) počet samčích helpřů a mláďat před porodem (PC3); 8f) počet samčích a samičích helpřů před porodem (PC4).

porodem; Příloha VI, Tab. 7). Model prokázal negativní vliv PC1 (Est. = -0,22; CI = -0,31 – -0,13; Obr. 8d) a negativní vliv úhyn předchozího vrhu (Est. = -0,26; CI = -0,72 – -0,00; Obr. 8b), podle kterého je pravděpodobnost dlouhého IBI menší u velkých skupin se starším reprodukčním párem, u pozdějších vrhů (Obr. 8d) a pokud předchozí vrh uhynul (Obr. 8b). Vliv ostatních proměnných nebyl zřejmý (Příloha VI, Tab. 7). Další přípustné modely obsahovaly PC1, a navíc kombinaci dalších komponent (Příloha V, Tab. 3).

5.1.2. Velikost vrhu

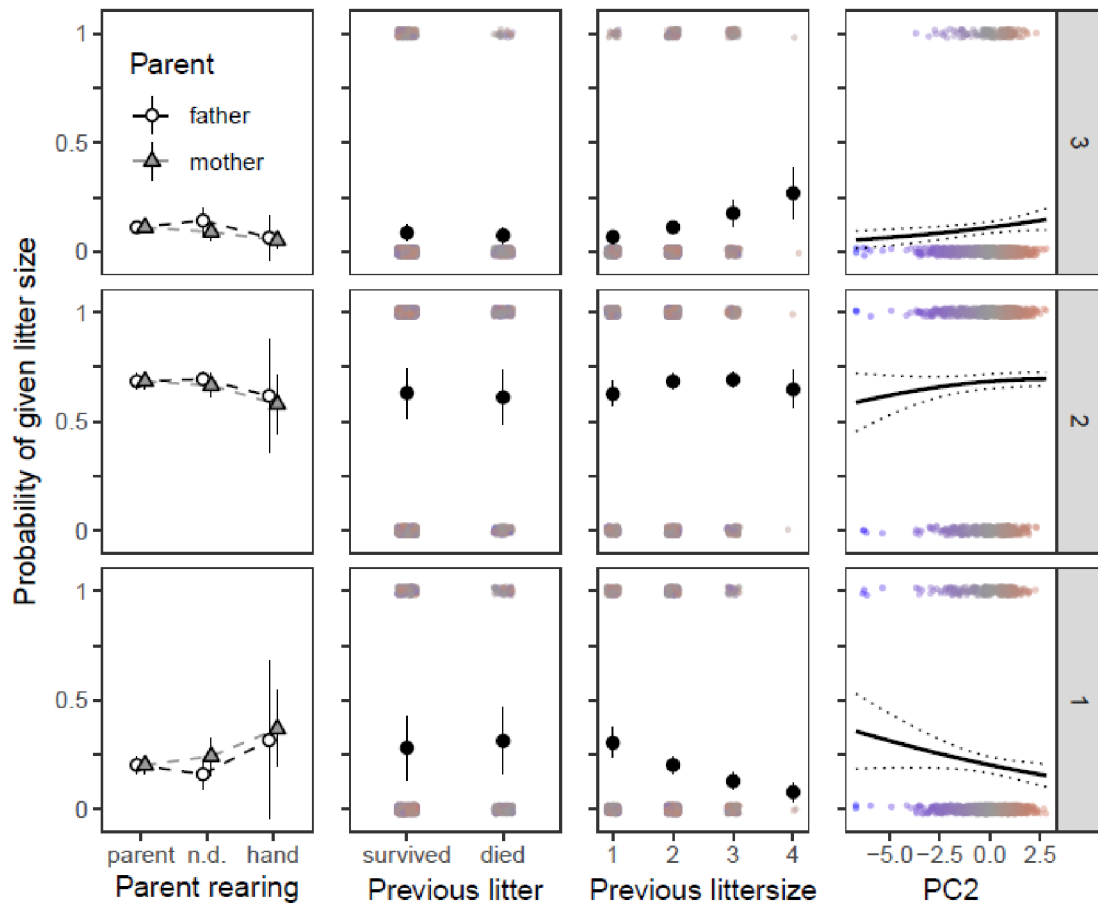
Velikost vrhu se v celkovém počtu 1823 vrhů pohybovala od jednoho do čtyř mláďat. Nejčastější byly vrhy dvojčat a jedináček (Tab. 1).

Tabulka 1: Četnost zastoupení jednotlivých velikostí vrhu ve studovaném datasetu ($n = 1823$ vrhů).

Velikost vrhu	Počet vrhů	Četnost vrhů (%)
1	346	23,9
2	1137	62,4
3	246	13,5
4	4	0,2

Podle $\Delta AICc$ (≤ 2) bylo pro velikost vrhu (CLMM) použitelných pět modelů (Příloha V, Tab. 3). Nejlepší model jako prediktory zahrnoval způsob odchovu reprodukčního samce a reprodukční samice, velikost předchozího vrhu, úhyn či přežití předchozího vrhu (kovariáty, součást nulového modelu) a dále PC2 (klesající zkušenost brF, zkušenost brM; Příloha VI, Tab. 7). Byl potvrzen pozitivní vliv PC2 (Est. = 0,12; CI = 0,01 – 0,23; Obr. 9) na pravděpodobnost, že pár bude mít vrh určité velikosti. Otcové a matky s větší zkušeností s odchovem mají spíše menší vrhy (jedináčky) a rodiče bez předchozí zkušenosti mají větší pravděpodobnost, že vrh bude vícečetný (Obr. 9). Dále model prokázal negativní vliv způsobu odchovu reprodukční samice (Est. = -0,83; CI = -1,58 – -0,08; Obr. 9) a pozitivní vliv velikosti předchozího vrhu (Est. = 0,33; CI = 0,18 – 0,47; Obr. 9). Pravděpodobnost narození jednoho mláděte je vyšší u uměle odchovaných matek, pravděpodobnost narození dvojčat je vyšší u přirozeně odchovaných matek. Pravděpodobnost narození jedináčka je vyšší, pokud v předchozím vrhu bylo rovněž jedno mládě a pravděpodobnost narození trojčat

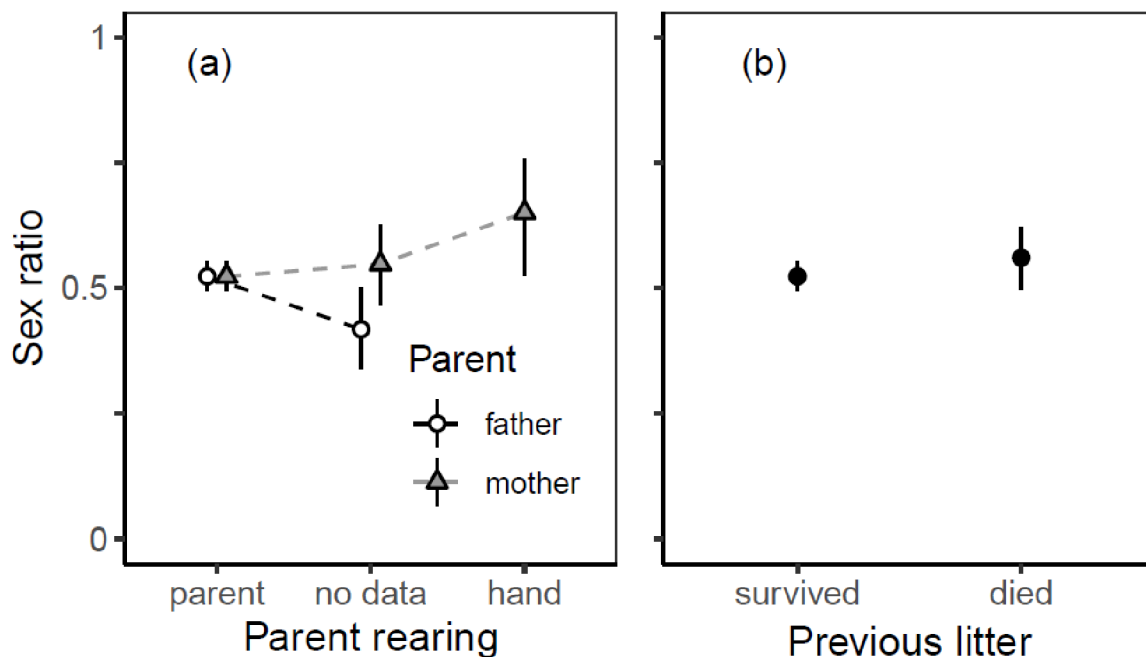
je vyšší, pokud v předchozím vrhu bylo tři a více mláďat. Způsob odchovu reprodukčního samce ani přežití či úhyn předchozího vrhu neměl zřejmý vliv na pravděpodobnost, že pár bude mít vrh určité velikosti (Příloha VI, Tab. 7). Další přípustné modely se lišily doplněním o vliv PC1, PC3 a/nebo PC4 (Příloha V, Tab. 3).



Obr. 9: Vliv vysvětlujících proměnných na pravděpodobnost narození konkrétní velikosti vrhu (*Probability of given litter size*); 1 = jedináček, 2 = dvojčata, 3 = trojčata; způsob odchovu rodičů (*Parent rearing*) – přirozený odchov ve skupině (*parent*), data nejsou k dispozici (*no data*), umělý odchov (*hand*), *father* = otec/ *mother* = matka; přežití (*survived*) či úhyn (*died*) předchozího vrhu během 10 dní od porodu (*Previous litter*); velikost předchozího vrhu (*Previous litter size*); zkušenost rodičovského páru s odchovem mláďat (PC2).

5.1.3. Poměr pohlaví ve vrhu

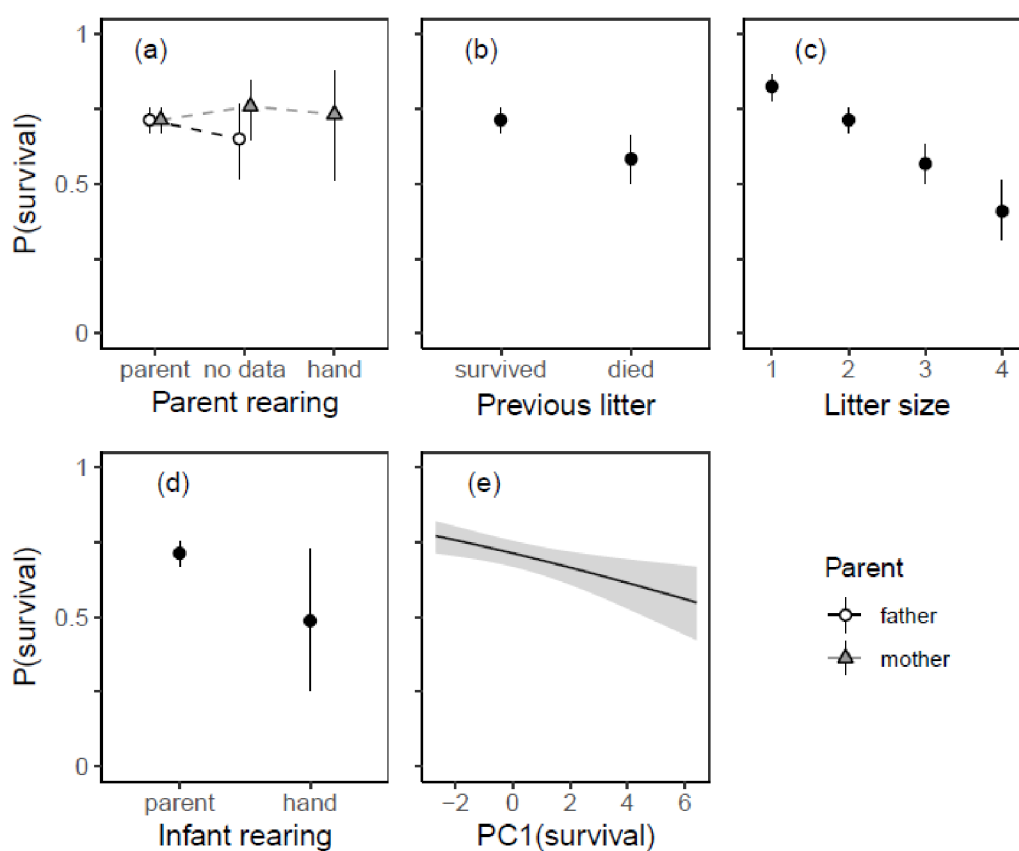
Pro poměr pohlaví ve vrhu (binomický GLMM) vyšly dle $\Delta AICc$ (≤ 2) celkem čtyři přípustné modely (Příloha V, Tab. 4), přičemž nejlepším se ukázal být nulový model (bez PC komponent), pouze s kovariátami – způsob odchovu reprodukčního samce a reprodukční samice a úhyn či přežití předchozího vrhu (Příloha VI, Tab. 8). Model prokázal pozitivní vliv způsobu odchovu reprodukční samice (Est. = 0,53; CI = 0,00 – 1,05; Obr. 10a) a negativní vliv způsobu odchovu reprodukčního samce (Est. = -0,42; CI = -0,76 – -0,08; Obr. 10a). Uměle odchované matky mají vyšší pravděpodobnost, že mládě bude samec, zatímco samci, u kterých nejsou data o způsobu odchovu, mají menší pravděpodobnost, že mládě bude samec. Přežití či úhyn předchozího vrhu neměl zřejmý vliv na pravděpodobnost, že mládě bude samec (Obr. 10b; Příloha VI, Tab. 8). Další přípustné modely se lišily pouze doplněním o nevýrazný vliv PC1, PC2 nebo PC4 (Příloha V, Tab. 4).



Obr. 10: Vliv vysvětlujících proměnných na poměr pohlaví ve vrhu (*Sex ratio*) s pravděpodobností, že narozené mládě bude samec; 10a) způsob odchovu rodičů (*Parent rearing*) – přirozený odchov ve skupině (*parent*), data nejsou k dispozici (*no data*), umělý odchov (*hand*), *father* = otec/ *mother* = matka; 10b) přežití (*survived*) či úhyn (*died*) předchozího vrhu během 10 dní od porodu (*Previous litter*).

5.2. Přežívání mlád'at

Pro analýzu přežívání mlád'at (binomický GLMM) připadalo na základě kritéria ΔAIC_c (≤ 2) v úvahu celkem šest modelů (Příloha V, Tab. 4). Pro interpretaci výsledků jsem vybral druhý nejlepší model, protože byl nejvíce parsimonní. Prediktory v tomto případě představují způsob odchovu mláděte, způsob odchovu reprodukčního samce a reprodukční samice, velikost vrhu, úhyn či přežití předchozího vrhu (kovariáty, součást nulového modelu) a dále PC1 (rostoucí věk brM, věk brF, pořadí vrhu, velikost současné skupiny; Příloha VI, Tab. 8). Model prokázal negativní vliv PC1 (Est. = -0,11; CI = -0,19 – -0,04; Obr. 11e). Mlád'ata



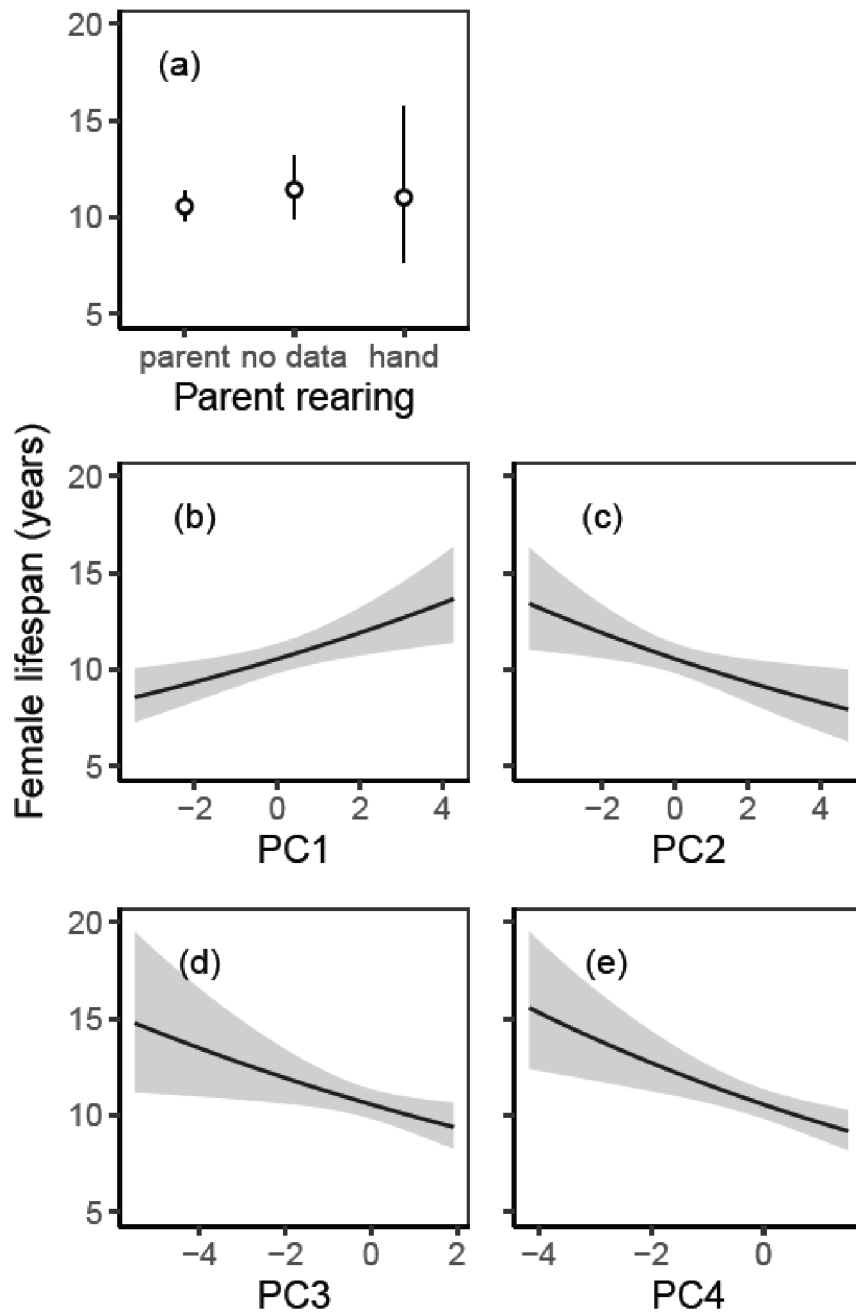
Obr. 11: Vliv vysvětlujících proměnných na pravděpodobnost přežívání mlád'at do věku 6 měsíců (P survival); 11a) způsob odchovu rodičů (*Parent rearing*) – přirozený odchov ve skupině (*parent*), data nejsou k dispozici (*no data*), umělý odchov (*hand*), *father* = otec/*mother* = matka; 11b) přežití (*survived*) či úhyn (*died*) předchozího vrhu během 10 dní od porodu (*Previous litter*); 11c) velikost vrhu (*Litter size*); 11d) způsob odchovu mlád'at (*Infant rearing*) – přirozený odchov ve skupině (*parent*) vs. umělý odchov (*hand*); 11e) velikost skupiny, věk rodičů a pořadí vrhu (PC1).

od mladších rodičů z časnějších vrhů mají vyšší pravděpodobnost na přežití, přestože mají k dispozici menší skupinu. Dále má na pravděpodobnost přežití mláďat negativní vliv velikost vrhu (Est. = -0,64; CI = -0,83 – -0,45; Obr. 11c) a úhyn či přežívání předchozího vrhu (Est. = -0,58; CI = -0,88 – -0,27; Obr. 11b). Podle těchto výsledků mají větší šanci na přežití mláďata, která pochází z malých vrhů (Obr. 11c). Přežívání mláďat je taktéž větší, pokud mláďata z předchozího vrhu přežila (Obr. 11b). Způsob odchovu mláďat, reprodukčního samce ani samice neměl na přežívání mláďat zřejmý vliv (Příloha VI, Tab. 8). Další přípustné modely se lišily doplněním o vliv PC2, PC3 a/nebo PC4 (Příloha V, Tab. 4).

5.3. Věk dožití u reprodukčních jedinců

5.3.1. Věk dožití reprodukční samice

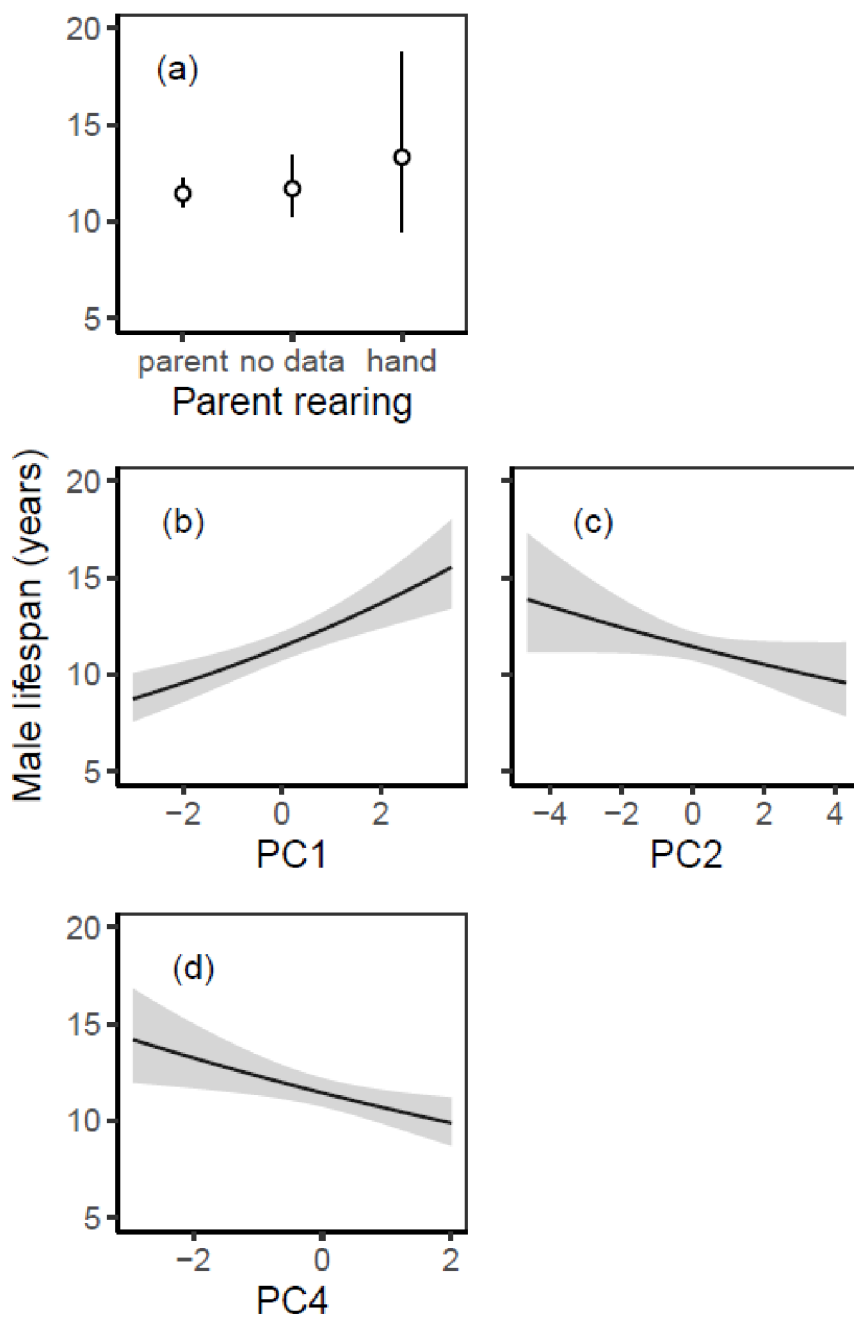
Pro analýzu věku dožití u reprodukčních samic (GLMM s gama distribucí) byl na základě kritéria $\Delta AICc$ (≤ 2) přípustný jediný model (Příloha V, Tab. 5) s prediktory: způsob odchovu reprodukční samice a PC1 (klesající počet mláďat a porodů za rok) (kovariáty, součást nulového modelu), a dále PC2 (rostoucí reziduální odchylka velikost skupin), PC3 (klesající zkušenost brF a průměrný podíl samičích a samčích helpřů) a PC4 (klesající průměrný podíl mláďat; Příloha VI, Tab. 9). Model prokázal negativní vliv PC2 (Est. = -0,06; CI = -0,11 – -0,01; Obr. 12c), PC3 (Est. = -0,06; CI = -0,11 – -0,01; Obr. 12d) a PC4 (Est. = -0,09; CI = -0,15 – -0,04; Obr. 12e). Samice dosahují vyššího věku dožití, pokud žijí v menších skupinách (Obr. 12c), mají předchozí zkušenosti s odchovem a žijí ve skupině s větším podílem helpřů (Obr. 12d) a pokud žijí ve skupinách s větším podílem mláďat (Obr. 12e). Model dále prokázal pozitivní vliv PC1 (Est. = 0,06; CI = 0,02 – 0,10; Obr. 12b), podle kterého se věk dožití reprodukční samice zvyšuje s menším počtem mláďat a vrhů za rok. Způsob odchovu samice neměl zřejmý vliv na věk jejího dožití (Obr. 12a; Příloha VI, Tab. 9).



Obr. 12: Vliv vysvětlujících proměnných na věk dožití reprodukční samice (*Female lifespan – years*); 12a) způsob odchovu reprodukční samice (*Parent rearing*) – přirozený odchov ve skupině (*parent*), data nejsou k dispozici (*no data*), umělý odchov (*hand*); 12b) rychlost reprodukce = počet mláďat a vrhů za rok (PC1); 12c) rostoucí velikost skupiny (PC2); 12d) zkušenost samice a průměrný podíl samčích a samičích helprů (PC3) a 12e) průměrný podíl samčích a samičích helprů (PC4).

5.3.2. Věk dožití u reprodukčního samce

Podle kritéria $\Delta AICc$ (≤ 2) bylo pro posouzení věku dožití u reprodukčních samců (GLMM s gama distribucí) použitelných šest modelů (Příloha V; Tab. 5). Nejlepší model jako prediktory zahrnoval způsob odchovu reprodukčního samce a PC1 (klesající počet mláďat a porodů za rok) (kovariáty, součást nulového modelu), a dále PC2 (negativní vztah mezi reziduální velikostí skupiny a zkušeností brM) a PC4 (klesající průměrný podíl samčích helpřů a mláďat; Příloha VI, Tab. 9). Model prokázal negativní vliv PC4 (Est. = -0,07; CI = -0,13 – -0,02; Obr. 13d), podle kterého se samci žijící ve skupinách s větším podílem mláďat a větším podílem helpřů samčího pohlaví dožívají vyššího věku. Dále byl nalezen pozitivní vliv PC1 (Est. = 0,09; CI = 0,05 – 0,13; Obr. 13b), podle kterého se věk dožití reprodukčního samce zvyšuje s nižším počtem mláďat a vrhů za rok. Způsob odchovu reprodukčního samce (Obr. 13a) ani PC2 (Obr. 13c) neměly zřejmý vliv na věk dožití reprodukčního samce (Příloha VI, Tab. 9). Další přípustné modely se lišily v zastoupení vlivu PC2 a PC4 a doplnění vlivu PC3 a PC5 (Příloha V; Tab. 5).



Obr. 13: Vliv vysvětlujících proměnných na věk dožití reprodukčního samce (*Male lifespan* – years); 13a) způsob odchovu reprodukčního samce (*Parent rearing*) – přirozený odchov ve skupině (*parent*), data nejsou k dispozici (*no data*), umělý odchov (*hand*); 13b) rychlost reprodukce = počet mláďat a vrhů za rok (PC1); 13c) rostoucí velikost skupiny a zkušenost samce (PC2) a 13d) průměrný podíl mláďat a samčích helprů (PC4).

6. Diskuze

Tato diplomová práce se zaměřovala na vliv velikosti a složení skupiny jako potenciálního vysvětlení variability v reprodukčním úspěchu u tamarinů pinčích chovaných v lidské péči. Práce byla založená na analýze velkého datasetu pro více než 3450 mláďat pocházejících z více než 1800 vrhů od téměř 450 reprodukčních párů ve 177 evropských zoologických zahradách. Kromě vlivu velikosti a složení skupiny byla analyzována celá řada dalších potenciálně důležitých proměnných, které mohly mít na reprodukční úspěch významný vliv. Bylo zjištěno, že velikost a složení skupiny pozitivně ovlivňuje zejména trvání meziporodního intervalu a přežívání reprodukčních jedinců. Ve větších skupinách a ve skupinách s větším podílem samčích helpřů byl meziporodní interval kratší a zároveň byla menší pravděpodobnost výskytu dlouhého meziporodního intervalu. Zároveň větší podíl samčích helpřů ve skupině pozitivně ovlivňuje přežívání reprodukčního páru a větší podíl samičích helpřů pozitivně ovlivňuje věk dožití reprodukční samice. Naopak velikost skupiny měla negativní vliv na přežívání mláďat do šesti měsíců věku a na přežívání reprodukčních samic, které bylo horší ve větších skupinách. Velikost ani složení skupiny nevysvětlily variabilitu ve velikosti vrhu a poměru pohlaví ve vrhu. Dále byl prokázán vliv dalších proměnných, jako je například způsob odchovu reprodukčních jedinců nebo velikost vrhu. Tato diplomová práce tedy ukázala, že velikost a složení skupiny může vysvětlit variabilitu v meziporodním intervalu a přežívání jedinců, ale ne variabilitu ve velikosti vrhu a poměru pohlaví ve vrhu.

Vlivem velikosti a složení skupiny na reprodukci se již zabývala řada studií u několika druhů drápkatých opic, a to jak ve volné přírodě (Culot et al., 2011; Garber et al., 1996; Heslin Piper et al., 2017; Heymann & Soini, 1999), tak v podmínkách lidské péče (Flach, 2019; Rapaport et al., 2013; Rothe et al., 1993). Tamarinům pinčím bylo do této doby věnováno několik studií (Burkart, 2015; Johnson et al., 1991; Leong et al., 2004; Price, 1992a, 1992b, 1992c; Savage et al., 2009; Savage et al., 2021; Zahed et al., 2010), které byly ale do jisté míry limitované z hlediska velikosti vzorku a zkoumaných proměnných. Například studie Savage et al. (2021) zkoumala reprodukční úspěch za téměř dvacetileté období u volně žijících tamarinů, ale byla limitovaná relativně nízkým počtem zaznamenaných mláďat ($n = 235$) a vrhů ($n = 126$). Studie Price (1992b) na laboratorně chovaných tamarínech obsahovala dokonce ještě menší vzorek mláďat ($n = 21$). Tato diplomová práce ve srovnání se zmíněnými studiemi pracovala s výrazně větším souborem

dat, zahrnuje větší počet potenciálních vysvětlujících proměnných a zároveň ošetřila jejich možnou kolinearitu.

První proměnnou, která mohla být ovlivněna velikostí a složením skupiny je mezipородní interval. Díky přítomnosti helpřů ve skupině, kteří vypomáhají reprodukčním jedincům s péčí o potomstvo, může být dosaženo jeho zkracování (Mitani & Watts, 1997; Ross & MacLarnon, 2000). Po vizuální kontrole rozložení IBI ve studované populaci bylo zjištěno, že většina IBI byla rozložena dle očekávání mezi 200 a 210 dní. Podle Savage & Guillen (2012) činí průměrná doba IBI u tamarinů pinčích chovaných v lidské péči 203 dní; údaje o trvání IBI ve volné přírodě chybí. Březost tamarinů pinčích trvá v průměru 183 dní (Ziegler et al., 1987) a první ovulace se u samic v lidské péči objevuje již 18. den po porodu (Savage & Guillen, 2012). Dá se tedy předpokládat, že samice s délkou IBI 200–210 dní zabřezly během prvního poporodního estru. Některé intervaly byly ale podstatně delší a tvořily druhý klastr dat s vlastním vrcholem (~380 dní). Vzhledem k absenci znalosti o trvání IBI ve volné přírodě není možné určit, který z klastrů dat reprezentuje přirozenější hodnotu trvání IBI. Objevily se však i extrémní hodnoty jako např. 1609 dní (> 4 roky). Důvodem delších IBI mohla být řada situací, které však z databáze Species360 nelze vyčíst (např. separace reprodukčního páru, delší doba harmonizace reprodukčního páru, potraty nezaznamenané v databázi, přesuny do nových ubikací spojené s fyziologickým stresem atd.). Proto byly IBI pro následnou analýzu rozděleny na krátké (short IBI < 294 dní; $n = 814$) a na dlouhé (long IBI > 293 dní; $n = 485$).

Podle výsledků této práce se u tamarinů pinčích v lidské péči trvání krátkého IBI zkracuje se zvětšováním skupiny. V našem případě byla ale velikost skupiny pozitivně korelována s věkem reprodukčních jedinců a pořadím vrhu. S větší skupinou se potenciálně pojí i větší počet vypomáhajících helpřů, kteří mohou pomoci samici s odchovem mláďat a ona tak může více energie věnovat do následující reprodukce, a to i přes její vyšší věk. Výše zmínění autoři se ve svých studiích na tamarínech pinčích vlivem skupiny na trvání IBI nezabývali. Zkracování IBI ve skupinách s více helpřů bylo v lidské péči zaznamenáno i u kalimik; avšak v případě lvíčků zlatých tento vliv analýzy neprokázaly (Flach, 2019). Zároveň bylo zjištěno, že pravděpodobnost dlouhého IBI je menší u starších reprodukčních jedinců, u pozdějších vrhů a ve větších skupinách. Toto může být dané tím, že kromě většího počtu helpřů ve skupině, je starší pár již více sehraný a díky tomu také schopný rychleji zabřeznout (Stearns, 2000).

Na druhou stranu naše výsledky poukázaly i na možné prodlužování dlouhého IBI ve větších skupinách, se starším reprodukčním párem a u pozdějších vrhů. Prodlužování IBI

v závislosti na věku reprodukční samice bylo zaznamenáno i u laboratorně chovaných kosmanů bělovousých (Smucny et al., 2004). Tento efekt by mohl být daný zejména stárnutím a únavou reprodukčních jedinců, popřípadě narůstající agresí ve velké skupině. To může u obou rodičů vyvolat nárůst stresu, v důsledku čehož samice ani opakovaně nezabřezne nebo v průběhu březosti spontánně potratí; v případě samce hypoteticky hrozí, že samici úspěšně neoplodní. S přibývajícím věkem se zároveň reprodukce zdá být pro samice energeticky mnohem náročnější a prodloužení IBI nabízí možné řešení, jak energii ušetřit. Haig (2014) uvádí, že prodlužováním IBI sice samice brzdí svůj maximální reprodukční výkon, ale zvyšují tím pravděpodobnost přežití nově narozených mláďat. Studie Frye et al. (2022) potvrdila u sedmi z devíti studovaných druhů drápkatých opic (včetně tamarína pinčího) chovaných v lidské péči, že mláďata narozená po kratším IBI mají větší míru mortality než mláďata narozená po delším IBI. Naše práce se přežíváním mláďat v závislosti na trvání IBI ale nezabývala.

Z hlediska složení skupiny naše výsledky odhalily zkracování krátkého IBI ve skupinách s relativně větším podílem samčích helpřů a relativně menším podílem mláďat a naopak; ve skupinách s relativně větším podílem mláďat a relativně menším podílem samčích helpřů lze pozorovat trend prodlužování krátkého IBI. To nasvědčuje tomu, že samčí helpři významně napomáhají reprodukčním jedincům s péčí o potomstvo, díky čemuž může reprodukční pár investovat více energie do další reprodukce. Zvířata mláďecího a juvenilního věku jsou v tomto směru naopak spíše na obtíž, protože s péčí o potomstvo nevypomáhají, nebo je míra jejich investic zanedbatelná (Zahed et al., 2010).

Další vysvětlovanou proměnnou, kterou významně ovlivňuje velikost skupiny, představuje přežívání mláďat. K posouzení přežívání mláďat byla stanovena věková hranice šesti měsíců, tj. měsíc po tom, co se mláďata začínají plně osamostatňovat (Mittermeier et al., 2013). Naše výsledky nasvědčují tomu, že míra přežívání je nepatrně vyšší spíše v menších skupinách s mladšími rodiči a u dřívějších vrhů; se zvětšující se skupinou, stárnoucím reprodukčním párem a pozdějším pořadím vrhu se pravděpodobnost přežívání mláďat naopak snižuje. U tamarinů pinčích žijících v přírodě, velikost skupiny nijak zásadně neovlivňuje přežívání mláďat (Savage et al. 2009). Naopak u tamarinů pinčích v lidské péči bylo zjištěno, že samotné reprodukční páry bez asistence helpřů měly nižší úroveň přežívání mláďat oproti párům, kde byli helpři přítomni. Přítomnost helpřů, bez ohledu na jejich počet, tak významně zvyšovala úspěch v přežívání mláďat (Johnson et al., 1991). Johnson et al. (1991) dále píší, že míra přežívání mláďat byla vyšší v rodinných skupinách s vyšší paritou reprodukčního páru a staršími reprodukčními samci. Negativní vztah mezi velikostí skupiny a přežíváním

mláďat v našich datech může být vysvětlený limitovaným životním prostorem v podmínkách zoologické zahrady. Vznikající konkurence na omezeném prostoru může s rostoucí velikostí skupiny eventuálně vyústit ve větší míru agonistických interakcí, popřípadě až v usmrcení mláďat (Leong et al., 2004; Snowdon & Pickhard, 1999). Rodičovský pár může být zároveň s každým dalším vrhem více vyčerpaný, což může vést k neúspěšným odchovům.

Naproti tomu složení skupiny dle našich výsledků přežívání mláďat do věku šesti měsíců významně neovlivňuje. Mnohé zdroje o drápkatých opicích uvádí, že helpři samčího pohlaví investují do mláďat více než helpři samičího pohlaví (Heslin Piper et al., 2017; Koenig, 1995; Zahed et al., 2010). Tento vzorec však nelze označit za uniformní. Price (1992a) například u tamarinů pinčích v lidské péči zjistil, že juvenilní a subadultní samice se na péči o mláďata podílejí více než stejně staří samci. Naopak dospělí samci se podílí na péči o mláďata více než dospělé samice. Autor ale nezkoumal, zda má tento trend přímý vliv na přežívání mláďat. Počet dospělých samců ve skupině s přežíváním mláďat nekoreluje ani v případě volně žijících tamarinů pinčích (Savage et al., 2009). Nicméně studie Savage et al. (2021) dospěla k závěru, že skupiny s pouze jedním dospělým samcem měly míru přežívání mláďat až o 33 % nižší než skupiny s větším počtem samců. Lze tedy polemizovat o tom, že ve volné přírodě hrají při odchovu mláďat samčí helpři ve skupině důležitější úlohu, než je tomu v podmínkách lidské péče. Vzhledem k interakci mezi pohlavím helpra a dobou, kdy se zapojuje do péče, by bylo eventuálně vhodné analýzu přežívání rozdělit podle toho, kdy se starají více helpři samičího pohlaví a kdy helpři samčího pohlaví, jak uvádí Price (1992b).

Poslední vysvětlovanou proměnnou v této práci byl věk dožití reprodukční samice a reprodukčního samce. Vlivem velikosti a složení skupiny na přežívání reprodukčních jedinců se dle dostupných poznatků doposud nikdo jiný u tamarinů nezabýval. Podle našich výsledků přežívání reprodukčního páru je v lidské péči významně ovlivněno oběma studovanými faktory. Reprodukční samice se dožívají vyššího věku spíše v menších skupinách, avšak při větším relativním zastoupením samčích i samičích helpřů i větším relativním zastoupením mláďat. První výsledek lze vysvětlit tím, že se zvětšující se velikostí skupiny v limitovaném prostoru zjetí může tento trend vyústit ve vyšší míru agonistických interakcí, při kterých může být samice i fatálně zraněna (Snowdon & Pickhard, 1999). To může mít negativní dopad i na vitalitu reprodukční samice. Druhý výsledek lze teoreticky vysvětlit tím, že zatímco helpři samici umožňují svým působením ve skupině snižovat její energetické náklady do péče o potomstva, a tak prodlužovat život, samice si mezitím produkcí dalších potomků zajišťuje přítomnost helpřů pro odchov budoucích mláďat. Zjevný rozpor

mezi lepším přežíváním reprodukčních samic v menších skupinách, avšak s větším počtem helpřů i mláďat mohlo zapříčít zahrnutí jedinců, u kterých nebylo určeno pohlaví.

U reprodukčních samců věk dožití prodlužuje jen větší podíl samčích helpřů a větší počet mláďat. Dá se předpokládat, že samčí helpři za reprodukčního samce přebírají značnou část otcovské péče a snižují tak jeho energetické náklady, což ukázali i Price (1992b) a Zahed et al. (2010). Podobně jako u samic, pozitivní vliv většího podílu mláďat ve skupině může souviset s faktem, že produkcí dalších potomků si samec zajišťuje přítomnost helpřů pro snížení jeho energetických vkladů do odchovů budoucích mláďat.

Velikost ani složení skupiny neměly vliv na velikost vrhu ani na poměr pohlaví ve vrhu. Podle původního předpokladu bylo očekáváno, že přítomnost helpřů nepřímo ovlivní i velikost vrhu, a to zejména díky péči o mláďata. Pokud se starají o mláďata helpři, reprodukční samice tím šetří energii a může se věnovat aktivitám (např. odpočinek nebo krmení), které mohou zlepšit její hmotnost a fyzickou kondici po porodu. U kosmanů bělovousých, hmotnost samice pozitivně koreluje s počtem ovulací a tím pádem velikostí vrhu (Tardif & Jaquish, 1997). Tento předpoklad ale naše studie nepotvrdila. Nulové výsledky by mohly být dané i faktem, že přítomnost helpřů ve skutečnosti nemá vliv na míru nošení mláďat reprodukční samicí, jak bylo zjištěno ve studii Zahed et al. (2010).

Srovnání procentuálního zastoupení velikostí vrhu z volné přírody a v lidské péči ukazuje na téměř dvojnásobně častější narození trojčat v podmínkách lidské péče (tato práce: 13,5 %) než ve volné přírodě (Savage et al., 2021: 7 %). V tom hraje roli bezesporu lepší fyzická kondice a hmotnost samic zapříčiněná permanentním přísunem nutričně bohaté potravy a nižší nutností lokomočních aktivit (Kirkwood, 1983). Samice tak mohou investovat více energie do většího počtu plodů (Tardif & Jaquish, 1997). Poměr jedináčků je víceméně srovnatelný s poměrem jedináčků zaznamenaných v přírodě (Savage et al., 2021: 21 % jedináčků; tato práce: 23,9 % jedináčků).

Dle teorie založené na rodičovských investicích je rodičovský pár schopen vychýlit poměr pohlaví potomstva ve prospěch toho, ze kterého následně více těží (Silk & Brown, 2008). Rapaport et al. (2013) například tvrdí, že u lvíčků zlatých se poměr pohlaví mláďat znatelně vychyluje v prospěch samců, kteří obecně investují do péče o své mladší sourozence více energie než samice. Vychýlený poměr pohlaví v prospěch samců byl zaznamenán i ve srovnávací studii McCoy et al. (2019) na devíti drápkatých opic, a to včetně tamarína pinčího. Naše výsledky v případě tamarínů pinčích v lidské péči ovšem tomuto trendu nenasvědčují. Potenciálně by to mohlo být právě tím, že k úspěšnému odchovu mláďat

jsou u tamarinů pinčích zapotřebí helpři obou pohlaví. Samice nosí mláďata zejména po narození, v pozdějším věku mláďat jejich roli přebírají samci (Price 1992b).

Dle našich výsledků mohou reprodukční úspěch u tamarinů pinčích v lidské péči, kromě velikosti a složení skupiny, ovlivňovat i jiné prediktory, jako je velikost předešlého nebo aktuálního vrhu, jeho přežívání, počet mláďat a vrhů za rok, zkušenost rodičů a způsob odchovu rodiče.

Velikost předchozího vrhu prokazatelně ovlivnila trvání meziporodního intervalu a velikost následujícího vrhu. Trvání krátkého IBI se prodlužovalo s vyšším počtem mláďat v předchozím vrhu. To by mohlo být způsobeno tím, že péče o více mláďat je hůře rozložitelná mezi ostatní členy skupiny (Kokko et al., 2001; Price, 1992b), a proto se musí ve větší míře zapojovat i reprodukční pár. Zároveň mají ale vícečetné vrhy vyšší mortalitu, jak ukázala naše data i řada studií (Leong et al., 2004; Savage et al., 2009; Savage et al., 2021). Je tedy možné, že samice se vyprodukovaním tří či čtyř plodů natolik vyčerpá, že na další reprodukci potřebuje větší množství energie, kterou si zajistí právě prodloužením IBI. Trvání IBI se prodlužuje i s nástupem prvního estru po porodu, který nastává později, pokud samice kojí více než jedno mládě (Ziegler et al., 1990). Na druhou stranu dlouhý IBI byl delší, pokud v předchozím vrhu bylo právě pouze jedno mládě. V kombinaci s prodlužováním dlouhého IBI ve větších skupinách se starším reprodukčním párem a u pozdějších vrhů lze soudit, že jedináčci v takových skupinách vyžadují více investované péče a brzdí tak další reprodukci. Velikost předchozího vrhu významně ovlivňovala velikost následujícího vrhu. Jedináčci se častěji rodili, pokud v předchozím vrhu bylo taktéž pouze jedno mládě. Obdobný trend byl zaznamenán i v opačném případě; pravděpodobnost vícečetného vrhu (> 2) je dle výsledků pravděpodobnější, pokud v předchozím vrhu byl taktéž větší počet mláďat. Tímto vztahem se dosud nezabývala žádná studie. Velikost vrhu může do značné míry souviset s kondicí samic – těžší samice rodí častěji vícečetné vrhy, zatímco samice v horší kondici mají méně mláďat (Tardif & Jaquish 1997). Hypoteticky připadá v úvahu i geneticky fixovaná vyšší fertilita samic, která ovšem nebyla doposud studována.

Dále byl zjištěn vliv velikosti současného vrhu na přežívání mláďat – mortalita mláďat byla nejvyšší u vícečetných vrhů, zejména pak u trojčat a čtyřčat. Stejně výsledky uvádí jak studie na volně žijících populacích (Savage et al., 2009; Savage et al., 2021), tak i další práce na skupinách v lidské péči (Johnson et al., 1991; Leong et al., 2004). Vícečetné vrhy bývají navzdory kooperativní péči pro reprodukční samici energeticky nezvládnutelné, a i v podmínkách lidské péče dochází k jejich přirozené redukci, popřípadě úhynu celého vrhu (Ruiwo & Stevenson, 2017). Savage et al. (2021) navíc uvádějí, že vyšší mortalita postihuje

v případě narození trojčat spíše mláďata samčího pohlaví. Vliv pohlaví mláďat jsme však v naší studii netestovali.

Skutečnost, zda předchozí vrh uhynul či přežil, měla významný vliv na přežívání mláďat a na trvání mezipородního intervalu. Mláďata měla vyšší míru přežívání, pokud předchozí vrh taktéž přežil. K podobnému závěru došly i výsledky studie Savage et al. (2009) na tamarínech pinčích ve volné přírodě. Důvodem může být skutečnost, že s každým novým vrhem nabývají reprodukční jedinci i helpři větší zkušenosti s odchovem, které mohou pozitivně ovlivňovat míru přežívání následujících vrhů (Washabaugh et al., 2002). Pravděpodobnost dlouhého IBI byla vyšší ve skupinách s přeživším posledním vrhem než ve skupinách, v nichž předchozí vrh uhynul, což popisují i Kirkwood et al. (1983). To může být dané tím, že samice v důsledku péče o současný vrh odkládají další reprodukci, aby šetřily energii.

Na přežívání reprodukčního páru měla vliv i rychlost reprodukce, konkrétně počet mláďat a porodů za rok. Vysoká rychlost reprodukce zkracuje přežívání reprodukčních jedinců, což může být vysvětleno opakovanými velkými ztrátami energie v krátkém časovém sledu. Obdobná analýza byla provedena na kolonii kosmanů bělovousých v laboratoři a došla ke zcela opačným závěrům. V tomto případě byl ale analyzován věk dožití pouze u reprodukčních samic. Ty samice, které během svého života vyprodukovaly větší počet vrhů, měly dle autorů (Smucny et al., 2004) tendenci žít déle. Vyššího věku dožití se zároveň dožily samice, které se začaly množit až v pozdějším věku (> 4 roky). Nabízí se také otázka, zda rozdíl vlivu rychlosti reprodukce na přežívání reprodukčních jedinců v lidské péči neodráží rozdílné reprodukční strategie rodu *Saguinus* a rodu *Callithrix* (Díaz-Muñoz, 2016). Alternativně, rychlejší reprodukce tamarínů v lidské péči způsobená bohatou potravní nabídkou v porovnání s přirozenou rychlostí reprodukce ve volné přírodě by tak mohla negativně ovlivňovat životní vitalitu reprodukčních jedinců. Bylo by proto nasnadě provést obdobné analýzy přežívání reprodukčních jedinců i u dalších hojně chovaných druhů drápkatých opic.

Zkušenost reprodukčních jedinců, vyjádřená jako počet porodů před založením chovného páru, ovlivňuje dle výsledků práce věk dožití reprodukční samice a velikost vrhu. Lze předpokládat, že právě zkušené samice jsou spíše schopné odchovat si dostatečný počet helpřů, kteří následně minimalizují mateřské výdaje do péče o potomstvo během života samic. To však rozporují naše výsledky týkající se velikosti vrhu, podle nichž se pravděpodobnost narození vícečetného vrhu se zkušenostmi reprodukčního páru snižuje. Zkušené reprodukční páry tak častěji produkovaly menší vrhy, zejména pak jedináčky. To lze hypoteticky vysvětlit

i věkem samice - s přibývajícím počtem vrhů se reprodukční orgány samice postupně vyčerpávají a jsou schopny vyprodukovat či udržet pouze menší počet plodů. Souvislost zkušeností s paritou samic zmiňuje i jedna z prací na tamarínech pinčích v lidské péči. Opačný trend našla práce Boulton & Fletcher (2015) - prvorodičky bez předchozí zkušenosti měly vyšší pravděpodobnost narození jedináčka než samice, které již v minulosti rodily a odchovávaly. Nabízí se tak otázka, zda se větší pravděpodobnost narození menších vrhů (jedináčků) neobjevuje v průběhu reprodukčního života samic ve dvou etapách – nejprve u nezkušených prvorodiček a následně u pozdějších vrhů důsledkem vyčerpání stárnoucích reprodukčních samic.

Způsob odchovu (přirozený odchov rodiči, umělý odchov, data nejsou k dispozici) se ukázal být jako důležitá proměnná vysvětlující variabilitu v délce IBI, velikosti vrhu a poměru pohlaví ve vrhu. Páry s uměle odchovanými reprodukčními samci měli delší dlouhý IBI. Pravděpodobnost narození jedináčka je významně vyšší u uměle odchovaných reprodukčních samic. Uměle odchované samice měly také vyšší šanci, že narozené mládě bude samec. Poslední zmíněný výsledek by teoreticky mohl souviset s rozdílnou kondicí přirozeně odchovaných a uměle odchovaných samic v návaznosti na Trivers-Willardovu hypotézu o vychýlení pohlaví potomstva v závislosti na kondici matky. Podle hypotézy Trivers & Willard (1973) samice v dobré fyzické kondici investují spíše do toho pohlaví, které je energeticky náročnější, tj. samčí pohlaví. Tímto fenoménem ani rozdílnou kondicí mezi přirozeně odchovanými a uměle odchovanými samicemi se však v souvislosti s drápkatými opicemi nikdo dosud nezabýval.

Nutno zmínit, že výsledky mohly být do jisté míry zkresleny několika faktory, které nebylo možné plně ošetřit. Z databáze Species360 ani z ISB například nebylo možné se stoprocentní jistotou určit velikost a složení skupiny obývající v daném období společnou ubikaci, protože jsme neměli údaje o ubikacích. Někteří jedinci tak mohli být separováni v jiných ubikacích nebo v prostorách zázemí (např. z důvodu vnitroskupinové agrese). Použili jsme proto metodu po vzoru Flach (2019), která na doporučení koordinátorky EEP pro lvíčky zlaté vnímala jako členy jedné skupiny vždy všechny příbuzné jedince reprodukčního páru přítomné v konkrétním čase v dané instituci; nepříbuzní jedinci byli z analýz vyřazeni. Tímto způsobem byla zřejmě podhodnocena skutečná velikost skupiny. To je ovšem faktor, který jsme nebyli schopni ošetřit. Další takový faktor představují variabilní klimatické podmínky napříč Evropou, které určují možné odlišnosti či omezení ve způsobu chovu a přístupu do venkovních výběhů. Zatímco v chladnějších oblastech jsou zvířata chována po většinu roku ve vnitřních ubikacích, v jižnějších státech je možný takřka celoroční chov

ve venkovních výbězích. To by hypoteticky mohlo do značně míry ovlivňovat reprodukční fitness (např. trvání IBI) či fyzickou kondici reprodukcujících se jedinců. Navzdory standardům vyžadovaným EAZA (Ruiwo & Stevenson, 2017) se významně mohly lišit také chovatelské podmínky mezi institucemi (velikost ubikací, krmná dávka apod.). Pro zohlednění případného vlivu rozdílných chovatelských podmínek mezi institucemi byl ale do modelů přidán náhodný intercept

Na základě zjištěných výsledků lze konstatovat, že z dlouhodobějšího hlediska je v případě tamarinů pinčích v lidské péči vhodné chovat spíše menší rodinné skupiny, což má pozitivní dopad na jejich reprodukční fitness i životní welfare. V menších skupinách na rozdíl od těch větších nehrozí zvýšené riziko vnitroskupinové kompetice, která může negativně ovlivňovat přežívání mláďat. Zároveň v menších skupinách nedochází díky působení velkého počtu helpů k zásadnímu zkracování IBI, a tím pádem ani k rychlejšímu energetickému vyčerpání reprodukčního páru vlivem rychlé reprodukce, která může významně zkracovat jejich věk dožití. Nakonec i studie Savage et al. (1996) hodnotící velikost a složení skupin tamarinů pinčích ve volné přírodě uvádí, že průměrná velikost skupiny v rámci jednoho roku činí 5,8 jedince. Závěrem lze říci, že velikost a složení skupiny mají vliv na fitness tamarinů pinčích v lidské péči a měly by proto být brány v potaz i v rámci chovatelského managementu.

7. Závěr

V této diplomové práci byl analyzován vliv velikosti a složení skupiny na reprodukční úspěch tamarinů pinčích chovaných v evropských zoologických zahradách od roku 1990 do roku 2021. Jedná se o komplexní analýzu zahrnující přes 3400 mláďat a hodnotící řadu potenciálních prediktorů. Zároveň byl vůbec poprvé hodnocen vliv velikosti a složení skupiny na přežívání reprodukčních jedinců a délku meziprodních intervalů u tamarinů pinčích. Výsledky ukázaly, že reprodukční jedinci ve větších skupinách mají kratší meziprodní intervaly a reprodukční jedinci ve skupinách s více samčími helpry se dožívají vyššího věku. Velikost skupiny zároveň ale negativně ovlivňovala přežívání mláďat a reprodukčních jedinců, které bylo lepší spíše v menších skupinách. Velikost ani složení skupiny neměly vliv na velikost vrhu ani poměr pohlaví mláďat ve vrhu. Analýzy dále ukázaly, že velikost skupiny je často korelovaná s věkem reprodukčních jedinců a s pořadím vrhu, a že vliv těchto proměnných nelze hodnotit odděleně. Kromě toho byl prokázán vliv dalších vysvětlujících proměnných, jako je například způsob odchovu reprodukčních jedinců nebo velikost vrhu, na studované reprodukční parametry u tamarinů pinčích v lidské péči.

Závěrem lze konstatovat, že velikost a složení skupiny tamarinů pinčích v lidské péči přímo ovlivňuje přežívání a rychlost reprodukce reprodukčních jedinců. Analýzy na volně žijících populacích tamarinů pinčích k porovnání ale nejsou k dispozici, a proto je obtížné vyvozovat další závěry. Na samotná mláďata má přítomnost helprů negativní nebo minimální vliv, což potvrzují výsledky předchozích studií na tamarínech pinčích z volné přírody i z lidské péče. Tento efekt je patrný zejména v podmínkách lidské péče, kdy v důsledku omezeného životního prostoru může docházet k častým agresivním interakcím.

Vliv velikosti a složení skupiny se liší mezi jednotlivými druhy nebo rody drápkatých opic, což může být dáno odlišnou ekologií, energetickou náročností reprodukce či obecnými rozdíly v přirozených reprodukčních strategiích mezi jednotlivými rody drápkatých opic. V návaznosti na nabyté poznatky by bylo vhodné provést obdobné analýzy vlivu velikosti a složení skupiny i u dalších hojně chovaných druhů drápkatých opic, které se liší v energetické náročnosti reprodukce a v socio-ekologických parametrech. Dále by bylo vhodné zaměřit se na dosud málo studované vysvětlované proměnné, kterými jsou věk dožití reprodukčních jedinců a délka meziprodního intervalu, a zahrnout do analýz jako vysvětlující proměnnou hmotnost reprodukčních jedinců coby měřítko fyzické kondice.

8. Seznam literatury

- Anzenberger, G., & Falk, B. (2012). Monogamy and family life in callitrichid monkeys: Deviations, social dynamics and captive management. *International Zoo Yearbook*, 46(1), 109–122. <https://doi.org/10.1111/J.1748-1090.2012.00176.X>
- Araújo, A., Arruda, M. F., Alencar, A. I., Albuquerque, F., Nascimento, M. C., & Yamamoto, M. E. (2000). Body weight of wild and captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *International Journal of Primatology*, 21(2), 317–324. <https://doi.org/10.1023/A:1005433722475>
- Baker, A. J., Dietz, J. M., & Kleiman, D. G. (1993). Behavioural evidence for monopolization of paternity in multi-male groups of golden lion tamarins. *Animal Behaviour*, 46(6), 1091–1103. <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1299>
- Baker, A. J., & Woods, F. (1992). Reproduction of the emperor tamarin (*Saguinus imperator*) in captivity, with comparisons to cotton-top and golden lion tamarins. *American Journal of Primatology*, 26(1), 1–10. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350260104>
- Bales, K., Dietz, J., Baker, A., Miller, K., & Tardif, S. D. (2000). Effects of allocare-givers on fitness of infants and parents in callitrichid primates. *Folia Primatologica*, 71(1–2), 27–38. <https://doi.org/10.1159/000021728>
- Ballou, J. D., Kleiman, D. G., Mallinson, J. J. C., Rylands, A. B., Valladares-Padua, C. B., & Leus, K. (2002). History, management and conservation role of the captive lion tamarin populations. In Kleiman, D. G., & Rylands, A. B. (Eds.), *Lion Tamarins: Biology and Conservation*, pp. 95–114, Smithsonian Institution Scholarly Press.
- Bardi, M., Petto, A. J., & Lee-Parritz, D. E. (2001). Parental failure in captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 54(3), 159–169. <https://doi.org/10.1002/ajp.1020>
- Blumstein, D. T., & Armitage, K. B. (1999). Cooperative Breeding in Marmots. *Oikos*, 84(3), 369. <https://doi.org/10.2307/3546418>
- Boulton, R. A., & Fletcher, A. W. (2015). Do mothers prefer helpers or smaller litters? Birth sex ratio and litter size adjustment in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Ecology and Evolution*, 5(3), 598–606. <https://doi.org/10.1002/ece3.1396>
- Brooks, M., Kristensen, K., van Benthem, K., Magnusson, A., Berg, C., Nielsen, A., Skaug, H., Maechler, M., & Bolker, B. (2017). “glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling.” *The R Journal*, 9(2), 378–400. <https://journal.r-project.org/archive/2017/RJ-2017-066/index.html>
- Brown, J. L. (1987). Helping Communal Breeding in Birds. In *Helping Communal Breeding in Birds*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400858569>
- Burkart, J. M. (2015). Opposite effects of male and female helpers on social tolerance and proactive prosociality in callitrichid family groups. *Scientific Reports*, 5, 9622. <https://doi.org/10.1038/srep09622>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer-Verlag, New York. ISBN 0-387-95364-7
- Christensen, R. (2019). “ordinal—Regression Models for Ordinal Data .” R package version 2019.12-10. <https://CRAN.R-project.org/package=ordinal>.
- Cleveland, J., & Snowdon, C. T. (1984). Social development during the first twenty weeks in the cotton-top tamarin (*Saguinus o. oedipus*). *Animal Behaviour*, 32(2), 432–444. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(84\)80279-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(84)80279-1)
- Clutton-Brock, T. (2002). Breeding together: Kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science*, 296(5565), 69–72. <https://doi.org/10.1126/science.296.5565.69>

- Clutton-Brock, T. (2009). Structure and function in mammalian societies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1533), 3229–3242. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0120>
- Clutton-Brock, T. H., Russell, A. F., & Sharpe, L. L. (2003). Meerkat helpers do not specialize in particular activities. *Animal Behaviour*, 66(3), 531–540. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2209>
- Clutton-Brock, T. H., Russell, A. F., Sharpe, L. L., Young, A. J., Balmforth, Z., & McIlrath, G. M. (2002). Evolution and development of sex differences in cooperative behavior in meerkats. *Science*, 297(5579), 253–256. <https://doi.org/10.1126/science.1071412>
- Cockburn, A. (1998). Evolution of helping behavior in cooperatively breeding birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29 (1), 141–177. <https://doi.org/10.1146/ANNUREV.ECOLSYS.29.1.141>
- Coomes, H. A., Stockley, P., & Hurst, J. L. (2018). Female Chemical Signalling Underlying Reproduction in Mammals. *Journal of Chemical Ecology*, 44(9), 851–873. <https://doi.org/10.1007/s10886-018-0981-x>
- Creel, S. R., & Creel, N. M. (1991). Energetics, reproductive suppression and obligate communal breeding in carnivores. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28(4), 263–270. <https://doi.org/10.1007/BF00175099>
- Culot, L., Lledo-Ferrer, Y., Hoelscher, O., Lazo, F. J. J. M., Huynen, M. C., & Heymann, E. W. (2011). Reproductive failure, possible maternal infanticide, and cannibalism in wild moustached tamarins, *Saguinus mystax*. *Primates*, 52(2), 179–186. <https://doi.org/10.1007/s10329-011-0238-6>
- Díaz-Muñoz, S. L. (2016). Complex cooperative breeders: Using infant care costs to explain variability in callitrichine social and reproductive behavior. *American Journal of Primatology*, 78(3), 372–387. <https://doi.org/10.1002/ajp.22431>
- Dietz, J. M., Baker, A. J., & Miglioretti, D. (1994). Seasonal variation in reproduction, juvenile growth, and adult body mass in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology*, 34(2), 115–132. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350340204>
- Digby, L. J., Ferrari, S. F., & Saltzman, W. (2007). Callitrichines: The Role of Competition in Cooperatively Breeding Species. In C. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, S. Bearder, & R. Stumpf (Eds.) *Primates in Perspective* (pp. 85-106). New York, NY: Oxford University Press
- Downing, P. A., Griffin, A. S., & Cornwallis, C. K. (2021). Hard-working helpers contribute to long breeder lifespans in cooperative birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 376(1823). <https://doi.org/10.1098/RSTB.2019.0742>
- Emlen, S. T. (1982). The Evolution of Helping. II. The Role of Behavioral Conflict. *The American Naturalist*, 119(1), 40–53. <https://doi.org/10.1086/283889>
- Emlen, S. T. (1991). Evolution of cooperative breeding in birds and mammals. In N. B. Krebs, J. R., Davies (Eds.), *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell.
- Erb, W. M., & Porter, L. M. (2017). Mother's little helpers: What we know (and don't know) about cooperative infant care in callitrichines. *Evolutionary Anthropology*, 26(1), 25–37. <https://doi.org/10.1002/evan.21516>
- Faulkes, C. G., Arruda, M. F., & Monteiro Da Cruz, M. A. O. (2003). Matrilineal genetic structure within and among populations of the cooperatively breeding common marmoset, *Callithrix jacchus*. *Molecular Ecology*, 12(4), 1101–1108. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01809.x>

- Flach, K. (2019). The effect of group composition on maternal reproductive success in cooperatively breeding golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*) and Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*) in European zoos. Durham theses, Durham University. Available at Durham E-Theses Online: <http://etheses.dur.ac.uk/13535/> . p 59.
- French, J. A., Pissinatti, A., & Coimbra-Filho, A. F. (1996). Reproduction in captive lion tamarins (*Leontopithecus*): Seasonality, infant survival, and sex ratios. *American Journal of Primatology*, 39(1), 17–33. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1098-2345\(1996\)39:1<17::aid-ajp2>3.0.co;2-v](https://doi.org/10.1002/(sici)1098-2345(1996)39:1<17::aid-ajp2>3.0.co;2-v)
- Frye, B. M., McCoy, D. E., Kotler, J., Embury, A., Burkart, J. M., Burns, M., Eyre, S., Galbusera, P., Hooper, J., Idoe, A., Goya, A. L., Mickelberg, J., Quesada, M. P., Stevenson, M., Sullivan, S., Warneke, M., Wojciechowski, S., Wormell, D., Haig, D., & Tardif, S. D. (2022). After short interbirth intervals, captive callitrichine monkeys have higher infant mortality. *IScience*, 25(1), 103724. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2021.103724>
- Garber, P. A., Moya, L., Pruett, J. D., & Ique, C. (1996). Social and seasonal influences on reproductive biology in male moustached tamarins (*Saguinus mystax*). *American Journal of Primatology*, 38(1), 29–46. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1098-2345\(1996\)38:1<29::aid-ajp4>3.0.co;2-v](https://doi.org/10.1002/(sici)1098-2345(1996)38:1<29::aid-ajp4>3.0.co;2-v)
- Garber, P. A., Porter, L. M., Spross, J., & Fiore, A. D. (2015). Tamarins: Insights into monogamous and non-monogamous single female social and breeding systems. *American Journal of Primatology*, 78(3), 298–314. <https://doi.org/10.1002/ajp.22370>
- Gaston, A. J. (1978). The Evolution of Group Territorial Behavior and Cooperative Breeding. *The American Naturalist*, 112(988), 1091–1100. <https://doi.org/10.1086/283348>
- Griffin, A. S., & West, S. A. (2003). Kin Discrimination and the Benefit of Helping in Cooperatively Breeding Vertebrates. *Science*, 302(5645), 634–636. <https://doi.org/10.1126/science.1089402>
- Guerreiro Martins, E. M., Antonio, A. C., Finkenwirth, C., Griesser, M., & Burkart, J. M. (2019). Food Sharing Patterns in Three Species of Callitrichid Monkeys (*Callithrix jacchus*, *Leontopithecus chrysomelas*, *Saguinus midas*): Individual and Species Differences. *Journal of Comparative Psychology* 133(4), 474–487. <https://doi.org/10.1037/com0000169>
- Haig, D. (2014). Interbirth intervals Intrafamilial, intragenomic and intrasomatic conflict. *Evolution, Medicine and Public Health*, 2014(1), 12–17. <https://doi.org/10.1093/emph/eou002>
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour II. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 17–52.
- Harrington, F. H., Mech, L. D., & Fritts, S. H. (1983). Their Relationship Under Varying Ecological Conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 13(1), 19–26. <https://doi.org/10.1007/BF00295072>
- Hatchwell, B. J. (2009). The evolution of cooperative breeding in birds: Kinship, dispersal and life history. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1533), 3217–3227. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0109>
- Heslin Piper, L. A., Dietz, J. M., & Raboy, B. E. (2017). Multi-male groups positively linked to infant survival and growth in a cooperatively breeding primate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71(12), 176. <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2404-3>
- Heymann, E. W., & Soini, P. (1999). Offspring number in pygmy marmosets, *Cebuella pygmaea*, in relation to group size and the number of adult males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 46(6), 400–404. <https://doi.org/10.1007/s002650050635>

- Hodge, S. J., Manica, A., Flower, T. P., & Clutton-Brock, T. H. (2008). Determinants of reproductive success in dominant female meerkats. *Journal of Animal Ecology*, 77(1), 92–102. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01318.x>
- Hrdy, S. B. (2009). *Mothers and others: the evolutionary origins of mutual understanding*. Cambridge: Harvard University Press.
- Huck, M., Löttker, P., Böhle, U. R., & Heymann, E. W. (2005). Paternity and kinship patterns in polyandrous moustached tamarins (*Saguinus mystax*). *American Journal of Physical Anthropology*, 127(4), 449–464. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20136>
- Jaquish, C. E., Tardif, S. D., & Cheverud, J. M. (1997). Interactions between infant growth and survival: Evidence for selection on age-specific body weight in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, 42(4), 269–280. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1997\)42:4<269::AID-AJP2>3.0.CO;2-V](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1997)42:4<269::AID-AJP2>3.0.CO;2-V)
- Jaquish, Cashell E., Gage, T. B., & Tardif, S. D. (1991). Reproductive factors affecting survivorship in captive callitrichidae. *American Journal of Physical Anthropology*, 84(3), 291–305. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330840306>
- Jennions, M. D., & Macdonald, D. W. (1994). Cooperative breeding in mammals. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(3), 89–93. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90202-X](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90202-X)
- Johnson, L. D., Petto, A. J., & Sehgal, P. K. (1991). Factors in the rejection and survival of captive cotton top tamarins (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 25(2), 91–102. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350250203>
- Kassambara, A., & Mundt, F. (2020). *Factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses*. R Package Version 1.0.7. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>.
- Kawasaki, N. (2019). Alloparental infant-carrying behaviour in Common Marmosets (*Callithrix jacchus*). Monash University. Thesis. <https://doi.org/10.4225/03/5aa70aca2e696>
- Kilborn, J. A., Sehgal, P., Johnson, L. D., Beland, M., & Bronson, R. T. (1983). A retrospective study of infant mortality of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in captive breeding. *Laboratory Animal Science*, 33(2), 168–171.
- Kirkwood, J. K., Epstein, M. A., & Terlecki, A. J. (1983). Factors influencing population growth of a colony of cotton-top tamarins. *Laboratory Animals*, 17(1), 35–41. <https://doi.org/10.1258/002367783781070867>
- Kirkwood, James K. (1983). Effects of Diet on Health, Weight and Litter-size in Captive Cotton-top Tamarins, *Saguinus oedipus oedipus*. *Primates*, 24(4), 515–520.
- Koenig, A. (1995). Group size, composition, and reproductive success in wild common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, 35(4), 311–317. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350350407>
- Kokko, H., Johnstone, R. A., & Clutton-Brock, T. H. (2001). The evolution of cooperative breeding through group augmentation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1463), 187–196. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1349>
- Lacey, E. A., & Sherman, P. W. (1997). Cooperative breeding in naked mole-rats: Implications for vertebrate and invertebrate sociality. In N. G. Solomon & J. A. French (Eds.), *Cooperative breeding in mammals* (pp. 267–301). Cambridge University Press.
- Lancaster, J. B. (1971). Play-mothering: The Relations between Juvenile Females and Young Infants among Free-ranging Vervet Monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Folia Primatologica*, 15(3–4), 161–182. <https://doi.org/10.1159/000155377>
- Le Vin, A. L., Mable, B. K., Taborisky, M., Heg, D., & Arnold, K. E. (2011). Individual variation in helping in a cooperative breeder: Relatedness versus behavioural type. *Animal Behaviour*, 82(3), 467–477. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.05.021>

- Leong, K. M., Terrell, S. P., & Savage, A. (2004). Causes of mortality in captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Zoo Biology*, 23(2), 127–137. <https://doi.org/10.1002/ZOO.10121>
- Lukas, D., & Clutton-Brock, T. (2012a). Life histories and the evolution of cooperative breeding in mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1744), 4065–4070. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1433>
- Lukas, D., & Clutton-Brock, T. (2012b). Cooperative breeding and monogamy in mammalian societies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1736), 2151–2156. <https://doi.org/10.1098/RSPB.2011.2468>
- Lutermann, H., Cameron, E. Z., Raihani, N. J., & Bennett, N. C. (2014). Sex ratio variation in a eusocial mammal, the Damaraland mole-rat, *Fukomys damarensis*. *Journal of Zoology*, 294(2), 139–145. <https://doi.org/10.1111/jzo.12163>
- McCoy, D. E., Frye, B. M., Kotler, J., Burkart, J. M., Burns, M., Embury, A., Eyre, S., Galbusera, P., Hooper, J., Idoe, A., Goya, A. L., Mickelberg, J., Quesada, M. P., Stevenson, M., Sullivan, S., Warneke, M., Wojciechowski, S., Wormell, D., Haig, D., & Tardif, S. D. (2019). A comparative study of litter size and sex composition in a large dataset of callitrichine monkeys. *American Journal of Primatology*, 81(9), e23038. <https://doi.org/10.1002/ajp.23038>
- Mitani, J. C., & Watts, D. (1997). The evolution of non-maternal caretaking among anthropoid primates: Do helpers help? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40(4), 213–220. <https://doi.org/10.1007/s002650050335>
- Mitchell, J. S., Jutzeler, E., Heg, D., & Taborsky, M. (2009). Gender differences in the costs that subordinate group members impose on dominant males in a cooperative breeder. *Ethology*, 115(12), 1162–1174. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2009.01705.x>
- Mittermeier, R. A., A. B. R. & D. W. W. (2013). *Handbook of the Mammals of the World: Volume 3. Primates*. Lynx Edition, Barcelona. pp 951, ISBN 978-84-96553-89-7.
- Nichols, H. J., Amos, W., Bell, M. B. V., Mwanguhya, F., Kyabulima, S., & Cant, M. A. (2012). Food availability shapes patterns of helping effort in a cooperative mongoose. *Animal Behaviour*, 83(6), 1377–1385. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.03.005>
- O’Connell, D., Moore, M., Price, E., Feistner, A. (2001). From enclosure to wood: Initial responses of *Leontopithecus chrysomelas* groups at Jersey Zoo to a change in environment. *Dodo: Journal of Durrell Wildlife Conservation Trust*, 37, 21–33.
- Price, E. C. (1992a). Contributions to infant care in captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*): The influence of age, sex, and reproductive status. *International Journal of Primatology*, 13(2), 125–141. <https://doi.org/10.1007/BF02547838>
- Price, E. C. (1992b). The benefits of helpers: Effects of group and litter size on infant care in tamarins (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 26(3), 179–190. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350260304>
- Price, E. C. (1992c). The costs of infant carrying in captive cotton-top tamarins. *American Journal of Primatology*, 26(1), 23–33. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350260106>
- R Core Team (2021). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rapaport, L. G., Kloc, B., Warneke, M., Mickelberg, J. L., & Ballou, J. D. (2013). Do mothers prefer helpers? Birth sex-ratio adjustment in captive callitrichines. *Animal Behaviour*, 85(6), 1295–1302. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.03.018>
- Rodríguez, S. S., Peláez, F., Gil-Bürmann, C., & Kaumanns, W. (1999). Costs of infant-carrying in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 48(2), 99–111. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1999\)48:2<99::AID-AJP2>3.0.CO;2-6](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1999)48:2<99::AID-AJP2>3.0.CO;2-6)

- Rodríguez, V., Link, A., Guzman-Caro, D., Defler, T. R., Palacios, E., Stevenson, P. R., & Mittermeier, R. A. (2021). *Saguinus oedipus* (amended version of 2020 assessment). *The IUCN Red List of Threatened Species 2021*. : e.T19823A192551067. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-1.RLTS.T19823A192551067.en>.
- Ross, C., & MacLarnon, A. (2000). The evolution of non-maternal care in anthropoid primates: A test of the hypotheses. *Folia Primatologica*, *71*(1–2), 93–113. <https://doi.org/10.1159/000021733>
- Ross, C. N. (2005). The characterization of genetic chimerism in *Callithrix kuhlii* (Wied's black tufted -ear marmoset): Implications for genomic conflict and the evolution of cooperative breeding. *ETD Collection for University of Nebraska - Lincoln*. Doctoral thesis available from <https://digitalcommons.unl.edu/dissertations/AAI3186878>
- Rothe, H., Koenig, A., & Darms, K. (1993). Infant survival and number of helpers in captive groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, *30*(2), 131–137. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350300205>
- Rowe, N., & Jacobs, R. (2016). Tamarins and Marmosets. In A. B. R. and C. P. G. Rowe, N., M. Myers, J. Goodall, R. A. Mittermeier (Eds.), *All the world's primates*. Charlestown, Rhode Island: Pogonias Press, pp 777. ISBN 9781940496061.
- Ruiwo, E. B., & Stevenson, M. F. (2017). *EAZA Best Practice Guidelines for Callitrichidae*. Beauval Zoo. 234 s.
- Russell, A. F., Brotherton, P. N. M., McIlrath, G. M., Sharpe, L. L., & Clutton-Brock, T. H. (2003). Breeding success in cooperative meerkats: Effects of helper number and maternal state. *Behavioral Ecology*, *14*(4), 486–492. <https://doi.org/10.1093/beheco/arg022>
- Santema, P., & Clutton-Brock, T. (2013). Meerkat helpers increase sentinel behaviour and bipedal vigilance in the presence of pups. *Animal Behaviour*, *85*(3), 655–661. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.12.029>
- Savage, A. (1990). The reproductive biology of the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*) in Colombia. Ph.D. Thesis. University of Wisconsin, Madison.
- Savage, A., Giraldo, L. H., Soto, L. H., & Snowdon, C. T. (1996). Demography, group composition, and dispersal in wild cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) groups. *American Journal of Primatology*, *38*(1), 85–100. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1996\)38:1<85::AID-AJP7>3.0.CO;2-P](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1996)38:1<85::AID-AJP7>3.0.CO;2-P)
- Savage, A., & Guillen, R. (2012). Conserving Cotton-top tamarins *Saguinus oedipus* through effective captive management, public engagement and in situ conservation efforts. *International Zoo Yearbook*, *46*(1), 56–70. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1090.2011.00159.x>
- Savage, A., Soto, L., Medina, F., Emeris, G., & Soltis, J. (2009). Litter size and infant survivorship in wild groups of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in Colombia. *American Journal of Primatology*, *71*(8), 707–711. <https://doi.org/10.1002/ajp.20696>
- Savage, Anne, Snowdon, C. T., Soto, L., Medina, F., Emeris, G., & Guillen, R. (2021). Factors influencing the survival of wild cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) infants. *American Journal of Primatology*, *83*(7), e23262. <https://doi.org/10.1002/ajp.23262>
- Savage, R. (2016). Cotton-top Tamarin. In A. B. R. and C. P. G. Rowe, N., M. Myers, J. Goodall, R. A. Mittermeier (Ed.), *All the world's primates*. Charlestown, Rhode Island: Pogonias Press, pp 777. ISBN 9781940496061.
- Scantlebury, M., Russell, A. F., McIlrat, G. M., Speakman, J. R., & Clutton-Brock, T. H. (2002). The energetics of lactation in cooperatively breeding meerkats *Suricata suricatta*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *269*(1505), 2147–2153. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2108>

- Sherman, P. W., Jarvis, J. U. M., Jennifer U. M., & Alexander, R. D. (1991). *The Biology of the naked mole-rat*. Princeton University Press. pp. 518. ISBN:9780691628868
- Silk, J. B., & Brown, G. R. (2008). Local resource competition and local resource enhancement shape primate birth sex ratios. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1644), 1761–1765. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0340>
- Smucny, D. A., Abbott, D. H., Mansfield, K. G., Schultz-Darken, N. J., Yamamoto, M. E., Alencar, A. I., & Tardif, S. D. (2004). Reproductive output, maternal age, and survivorship in captive common marmoset females (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, 64(1), 107–121. <https://doi.org/10.1002/ajp.20065>
- Snowdon, C. T., Savage, A., & McConnell, P. B. (1985). A breeding colony of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Laboratory Animal Science*, 35(5), 477–480.
- Snowdon, Charles T. (1996). Infant Care in Cooperatively Breeding Species. *Advances in the Study of Behavior*, 25(C), 643–689. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60345-9](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60345-9)
- Snowdon, Charles T., & Pickhard, J. J. (1999). Family feuds: Severe aggression among cooperatively breeding cotton-top tamarins. *International Journal of Primatology*, 20(5), 651–663. <https://doi.org/10.1023/A:1020796517550>
- Snowdon, Charles T., & Ziegler, T. E. (2007). Growing Up Cooperatively: Family Processes and Infant Care in Marmosets and Tamarins. *Journal of Developmental Processes*, 2(1), 40–66. <http://doi.wiley.com/10.1002/ajp.22061>
- Soini, P. (1988). The pygmy marmoset, *Cebuella*. In G. A. B. (eds) Mittermeier, R. A., Rylands, A. B., Coimbra-Filho, A. F., Fonseca (Eds.), *Ecology and behavior of neotropical primates 2*. World Wildlife Fund, Washington, DC, pp 79–129.
- Sorato, E., Gullett, P. R., Griffith, S. C., & Russell, A. F. (2012). Effects of predation risk on foraging behaviour and group size: Adaptations in a social cooperative species. *Animal Behaviour*, 84(4), 823–834. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.07.003>
- Species360. (2021). *Species360 Zoological Information Management System (ZIMS)*. zims.Species360.org.
- Stearns, S. C. (2000). Life history evolution: Successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften*, 87(11), 476–486. <https://doi.org/10.1007/s001140050763>
- Stevenson, M. F. (2021). Cotton-Top Tamarin (*Saguinus oedipus*) Studbook 2021 (9th ed.). Bristol Zoological Society.
- Stone, A. I., Mathieu, D., Griffin, L., & Bales, K. L. (2010). Alloparenting experience affects future parental behavior and reproductive success in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Behavioural Processes*, 83(1), 8–15. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2009.08.008>
- Sussman, R. W., & Garber, P. A. (1987). A new interpretation of the social organization and mating system of the *Callitrichidae*. *International Journal of Primatology*, 8(1), 73–92. <https://doi.org/10.1007/BF02737114>
- Tardif, S. D. (1997). The bioenergetics of parental behavior and the evolution of alloparental care in marmosets and tamarins. In N. G. Solomon & J. A. French (Eds.), *Cooperative breeding in mammals* (pp. 11–33). Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.
- Tardif, S. D., Araujo, A., Arruda, M. F., French, J. A., Sousa, M. B. C., & Yamamoto, M. E. (2008). Reproduction and aging in marmosets and tamarins. *Interdisciplinary Topics in Gerontology*, 36, 29–48. <https://doi.org/10.1159/000137678>
- Tardif, S. D., & Jaquish, C. E. (1997). Number of ovulations in the marmoset monkey (*Callithrix jacchus*): Relation to body weight, age and repeatability. *American Journal of Primatology*, 42(4), 323–329. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1098-2345\(1997\)42:4<323::aid-ajp7>3.0.co;2-z](https://doi.org/10.1002/(sici)1098-2345(1997)42:4<323::aid-ajp7>3.0.co;2-z)

- Tardif, Suzette D. (1990). Infant-Care Behavior of Mother and Father in Communal-Care Primate, the Cotton-Top Tamarin (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 85, 73–85.
- Tardif, Suzette D., Carson, R. L., & Gangaware, B. L. (1992). Infant-care Behavior of Non-reproductive Helpers in a Communal-care Primate, the Cotton-top Tamarin (*Saguinus oedipus*). *Ethology*, 92(2), 155–167. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1992.tb00956.x>
- Trivers, R. L., & Willard, D. E. (1973). Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 179(4068), 90–92.
- Van Kesteren, F., Paris, M., Macdonald, D. W., Millar, R., Argaw, K., Johnson, P. J., Farstad, W., & Sillero-Zubiri, C. (2013). The physiology of cooperative breeding in a rare social canid; sex, suppression and pseudopregnancy in female Ethiopian wolves. *Physiology & Behavior*, 122, 39–45. <https://doi.org/10.1016/J.PHYSBEH.2013.08.016>
- Washabaugh, K. F., Snowdon, C. T., & Ziegler, T. E. (2002). Variations in care for cottontop tamarin, *Saguinus oedipus*, infants as a function of parental experience and group size. *Animal Behaviour*, 63(6), 1163–1174. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.3018>
- Wong, M. Y. L., Jordan, L. A., Marsh-Rollo, S., St-Cyr, S., Reynolds, J. O., Stiver, K. A., Desjardins, J. K., Fitzpatrick, J. L., & Balshine, S. (2012). Mating systems in cooperative breeders: The roles of resource dispersion and conflict mitigation. *Behavioral Ecology*, 23(3), 521–530. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr218>
- Wright, K. (2021). *Plot a correlogram*. R package, version 1.14.
- Yamamoto, M. E., Araujo, A., Arruda, M. de F., Lima, A. K. M., Siqueira, J. de O., & Hattori, W. T. (2014). Male and female breeding strategies in a cooperative primate. *Behavioural Processes*, 109(Part A), 27–33. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.06.009>
- Zahed, S. R., Kurian, A. V., & Snowdon, C. T. (2010). Social dynamics and individual plasticity of infant care behavior in cooperatively breeding cotton-top tamarins. *American Journal of Primatology*, 72(4), 296–306. <https://doi.org/10.1002/ajp.20782>
- Ziegler, E., Savage, A., Scheffler, G., & Snowdon, C. T. (1987). The Endocrinology of Puberty and Reproductive Functioning in Female Cotton-Top Tamarins (*Saguinus oedipus*) under Varying Social Conditions. *Biology of Reproduction*, 37, 618–627.
- Ziegler, T. E., Widowski, T. M., Larson, M. L., & Snowdon, C. T. (1990). Nursing does affect the duration of the post-partum to ovulation interval in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Journal of Reproduction and Fertility*, 90(2), 563–570. <https://doi.org/10.1530/jrf.0.0900563>
- Ziegler, Toni E., Sosa, M. E., & Colman, R. J. (2017). Fathering style influences health outcome in common marmoset (*Callithrix jacchus*) offspring. *PLoS ONE*, 12(9), e0185695 . <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185695>

9. Přílohy

Příloha I – ukázka taxon reportu z programu Species360 pro Zoo Olomouc

Report Start Date Jan 01, 1985		Taxon Report <i>Saguinus oedipus</i>				Report End Date Jan 25, 2021		SPECIES 360	
MIG12-29841297 Local ID: 6608									
Individual									
Cotton-top tamarin									
Critically Endangered (CR)									
<i>Saguinus oedipus</i>									
Date in	Acquisition - Vendor/Local ID	Phy	Own	Reported By	Disposition - Recipient/Local ID	Phy	Own	Date out	
Apr 29, 2007	Birth/Hatch	In	In	OLOMOUC / 6608	Sale PRIVATE/UNK	Out	Out	Sep 16, 2009	
Sex/Contraception		Male / -		Birth Type		Captive Birth/Hatch			
Hybrid Status		Not a hybrid		Birth Location		Zoologická zahrada Olomouc			
Enclosure		-		Birth Date/Age		Apr 29, 2007 / 2Y, 4M, 18D at the time of lost ISIS tracking			
Rearing		Parent		Local ID		[6608/OLOMOUC]			
Dam		[GAN: MIG12-29745166 OLOMOUC / 4848]							
Sire		[GAN: MIG12-23675603 OLOMOUC / 4984]							
Date	Note Type	Note Sub Type	Keywords/Title	Comment	Entered By				
May 11, 2009	Sex Information	Sex Modification Log (SE)	Sex Modification Log	The following sex record was modified on 11.5.2009 11:18:33. Old Record: Unknown - 29 April 2007 New Record: Male - 11 May 2009	OLOMOUC				
May 14, 2007	General	Change Log Obsolete (SN)	Change Log	A3TOA4_EMPTYLPB: The conversion program had to calculate some of OLOMOUC the ownership and legal settings for this specimen. Please verify the ownership and legal settings for all transactions for this specimen. [This comment was generated by the ARKS 4 conversion.]	OLOMOUC				
Apr 29, 2007	Sex Information	Sexing Information	EDU Process Sex Record	Legacy data sex record: Date = 2007-04-29, Sex = Male, Comment = (no OLOMOUC comment)	OLOMOUC				
MIG12-29841932 Local ID: 6609									
Individual									
Cotton-top tamarin									
Critically Endangered (CR)									
<i>Saguinus oedipus</i>									
Date in	Acquisition - Vendor/Local ID	Phy	Own	Reported By	Disposition - Recipient/Local ID	Phy	Own	Date out	
Apr 29, 2007	Birth/Hatch	In	In	OLOMOUC / 6609	Loan Out To OSTRAVA/	Out	-	Apr 08, 2009	
Apr 08, 2009	Loan In From Vendor: OLOMOUC/6609	In	-	OSTRAVA / 207390	Loan Return To Owner OLOMOUC/6609	Out	-	May 04, 2009	
May 04, 2009	Loan Return to Us Sender: OSTRAVA/	In	-	OLOMOUC / 6609	Sale	Out	Out	Apr 01, 2011	
Sex/Contraception		Female / -		Birth Type		Captive Birth/Hatch			
Hybrid Status		Not a hybrid		Birth Location		Zoologická zahrada Olomouc			
Enclosure		-		Birth Date/Age		Apr 29, 2007 / 3Y, 11M, 3D at the time of lost ISIS tracking			
Rearing		Parent		ID Elsewhere		[002/OSTRAVA]			
Dam		[GAN: MIG12-29745166 OLOMOUC / 4848]							
Sire		[GAN: MIG12-23675603 OLOMOUC / 4984]							
Regional Studbook #		[E6417-EAZA /OSTRAVA] [E6417-EAZA /OLOMOUC]							
Transponder		[96500000062072/OSTRAVA]							
Date	Note Type	Note Sub Type	Keywords/Title	Comment	Entered By				
Jan 01, 2010	Animal Information	Identifier Detail	Legacy Animal Identifier Comment	Legacy SLocation: EAZA Legacy Comment:	OLOMOUC				
May 11, 2009	Sex Information	Sex Modification Log (SE)	Sex Modification Log	The following sex record was modified on 11.5.2009 11:18:43. Old Record: Unknown - 29 April 2007 New Record: Female - 11 May 2009	OLOMOUC				
Apr 08, 2009	Animal Information	Identifier Detail	Legacy Animal Identifier Comment	Legacy SLocation: EAZA Legacy Comment:	OSTRAVA				
Apr 08, 2009	Animal Information	Identifier Detail	Legacy Animal Identifier Comment	Legacy SLocation: OSTRAVA Legacy Comment:	OSTRAVA				
Apr 08, 2009	Sex Information	Sexing Information	EDU Process Sex Record	Legacy data sex record: Date = 2009-04-08, Sex = Unknown, Comment: OSTRAVA = (no comment)	OLOMOUC				
May 14, 2007	General	Change Log Obsolete (SN)	Change Log	A3TOA4_EMPTYLPB: The conversion program had to calculate some of OLOMOUC the ownership and legal settings for this specimen. Please verify the ownership and legal settings for all transactions for this specimen. [This comment was generated by the ARKS 4 conversion.]	OLOMOUC				
Apr 29, 2007	Sex Information	Sexing Information	EDU Process Sex Record	Legacy data sex record: Date = 2007-04-29, Sex = Female, Comment = (no comment)	OLOMOUC				
MIG12-29840682 Local ID: 6750									
Individual									
Cotton-top tamarin									
Critically Endangered (CR)									
<i>Saguinus oedipus</i>									
Date in	Acquisition - Vendor/Local ID	Phy	Own	Reported By	Disposition - Recipient/Local ID	Phy	Own	Date out	
Jan 19, 2008	Birth/Hatch	In	In	OLOMOUC / 6750	Death	Out	Out	Jan 20, 2008	
Sex/Contraception		Male / -		Birth Type		Captive Birth/Hatch			
Hybrid Status		Not a hybrid		Birth Location		Zoologická zahrada Olomouc			
Enclosure		-		Birth Date/Age		Jan 19, 2008 / 0Y, 0M, 1D at the time of death			
Rearing		Parent		Local ID		[6750/OLOMOUC]			
Dam		[GAN: MIG12-29745166 OLOMOUC / 4848]							
Sire		[GAN: MIG12-23675603 OLOMOUC / 4984]							
Date	Note Type	Note Sub Type	Keywords/Title	Comment	Entered By				
Feb 11, 2008	General	Change Log Obsolete (SN)	Change Log	A3TOA4_EMPTYLPB: The conversion program had to calculate some of OLOMOUC the ownership and legal settings for this specimen. Please verify the ownership and legal settings for all transactions for this specimen. [This comment was generated by the ARKS 4 conversion.]	OLOMOUC				
Jan 20, 2008	Animal Events	Death Note (NX)	EDU Process: Legacy Death Codes	Circumstance of death: Euthanasia; Carcass disposition: Unknown; Carcass recipient: (not supplied); Necropsy - Topological: Unknown; Necropsy - Etiological: Unknown	OLOMOUC				
Jan 19, 2008	Sex Information	Sexing Information	EDU Process Sex Record	Legacy data sex record: Date = 2008-01-19, Sex = Male, Comment = (no OLOMOUC comment)	OLOMOUC				

Příloha II – seznam zoologických zahrad (názvy institucí jsou uvedeny dle programu Species360)

AUSTRIA

Haus des Meeres Aqua Terra Zoo
Salzburg Zoo Hellbrunn
Schönbrunner Tiergarten
Tiergarten der Stadt Wels
Tierwelt Herberstein

BELGIUM

Pairi Daiza

CROATIA

Zagreb Zoo

CZECH REPUBLIC

Jihočeská zoologická zahrada Hluboká nad Vltavou
Ostrava Zoological Garden and Botanical Park
The Prague Zoological Garden
Usti nad Labem Zoo
Zoo Dvur Kralove, a.s.
Zoologicka zahrada Hodonin
Zoologicka zahrada Jihlava
Zoologicka zahrada Liberec
Zoologicka zahrada Olomouc
Zoologicka a botanicka zahrada Plzen

DENMARK

Allborg Zoo
Copenhagen Zoo
Fonden Odsherred Zoo Rescue
Givskud Zoo – ZOOTOPIA
Guldborgsund Zoo & Botanical Garden
Odense Zoologiske Have
Randers Regnskov
Ree Park - Ebeltoft Safari
Terrarium Vissenbjerg

ESTONIA

Tallinn Zoo

FINLAND

Helsinki Zoo

FRANCE

BioParc de Doué La Fontaine
Centre d'Etude et de Recherche Zoologique Augeron
Espace Zoolog de St-Martin-la-Plaine
Jardin Zoologique de la Ville de Lyon
Jardin Zoologique Varois
La Vallée des Singes
Museum de Besancon
Parc Animalier des Pyrenees
Parc Zoologique d'Amiens Métropole
Parc Zoologique d'Amneville
Parc ZOO du Reynou
Parc Zoologique de La Fleche
Parc Zoologique de La Palmyre
Parc Zoologique de Paris
Parc Zoologique Et Botanique Mulhouse
Safari de Peaugres
Thoiry Zoological Park

Zoo d'Asson

Zoo des Sables d'Olonne

Zoo Parc de Beauval

Zooland-Park La Teste

GERMANY

Aachener Tierpark AG
Bird Park Marlow
Cologne Zoo
NaturZoo Rheine
Neunkircher Zoologischer Garten
Opel-Zoo von Opel Hessische Zoostiftung
Rostock Zoologischer Garten
Serengeti-Park Hodenhagen
Thuringer Zoopark Erfurt
Tiergarten Bernburg
Tiergarten Straubing
Tierpark Bochum
Tierpark Chemnitz
Tierpark Köthen
Tierpark Neumünster
Weltvogelpark Walsrode
Westfälischer Zoologischer Garten Munster
Wingster Waldzoo
Zoo Braunschweig
Zoo Dresden
Zoo Duisburg
Zoo Hannover
Zoo Hoyerswerda
Zoo Leipzig
Zoo Osnabrück
Zoologischer Garten Berlin AG
Zoologischer Garten Halle
Zoologischer Garten Magdeburg
Zoologischer Garten Saarbruecken
Zoologischer Stadtgarten Karlsruhe

GREECE

Attica Zoological Park

HUNGARY

Jászberényi V. V. Nonprofit ZRT
Miskolci Városgazda Nonprofit Kft.
Nyíregyházi Állatpark Nonprofit KFT (Sosto Zoo)
Szeged Zoo
Zoo and Aqua-Terrarium Nonprofit Company Ltd. 1.

IRELAND

Dublin Zoo - Zoological Society of Ireland
Fota Wildlife Park

ITALY

Parco Faunistico Le Cornelle
Parco Natura Viva
Parco Zoo Punta Verde
Rome Zoo-Fondazione Bioparco di Roma

LITHUANIA

Lietuvos Zoologijos Sodas

LUXEMBOURG

Parc Merveilleux

MOLDAVIA

Kishinev Zoopark

NETHERLANDS

Apenheul Primate Park

ARTIS Amsterdam Royal Zoo

Rotterdam Zoo

Stichting Landgoed Hoenderdaell

Stichting Reptielenhuis De Oliemeulen

Uilen en Dierenpark De Paay

Wildlands Adventure Zoo Emmen

Zoo Parc Overloon

NORWAY

Haugaland Zoo

Kristiansand Dyrepark ASA

POLAND

Miejski Ogród Zoologiczny, Plock

Miejski Ogród Zoologiczny w Lodzi Sp. z o.o.

Miejski Ogród Zoologiczny Warsaw

Ogród Zoologiczny im. Stefana Milera

Ogród Zoologiczny Opole

Ogród Zoologiczny w Poznaniu

Park i Ogród Zoologiczny w Krakowie

Silesian Zoological Garden

PORTUGAL

Lisbon Zoo

Parque Zoologico de Lagos

Zoo de Gaia

RUSSIA

Ekaterinburgskii Zoopark

Leningrad Zoo - St. Petersburg

Mauk „Permskii Zoopark“

Moscow Zoological Park

Municipal Independent Org. Roev Ruchej

Novosibirsk Zoological Park

SLOVAKIA

Zoologicka zahrada Bojnice

Zoologicka zahrada Bratislava

Zoologicka zahrada Kosice

SPAIN

Faunia (Parque Biologico De Madrid,SA)

Oasys Parque del Desierto de Tabernas

Parc Zoologic de Barcelona

Parque de la Naturaleza de Navarra

Terra Natura S.A.

ZooBotánico de Jerez

Zoo Aquarium de Madrid (GRPR)

Zoo de Santillana y Parque Cuaternario

SWEDEN

AB Furuviksparken

Boras Djurpark Zoo

Kolmardens Djurpark AB

Olands Djurpark

Parken Zoo i Eskilstuna AB

Skansen Akvariet

SWITZERLAND

Tierpark Bern

Zoo De Servion

Zoologischer Garten Basel AG

UNITED KINGDOM

Amazon World

Belfast Zoological Gardens

Birmingham Wildlife Conservation Park

Blackpool Zoo

Bristol Zoological Gardens

Chessington World of Adventures, Ltd.

Colchester Zoo

Combe Martin Wildlife & Dinosaur Park

Cotswold Wildlife Park and Gardens

Crocodiles of the World

Drayton Manor Park Zoo

Drusillas Zoo Park

Dudley Zoological Gardens

Edinburgh Zoo - Scottish National Zoo

Exmoor Zoological Park

Hamerton Zoological Park

Linton Zoo Conservation Park

Marwell Wildlife

Newquay Zoo (Cornwall Animal World)

Noah's Ark Zoo Farm

North of England Zoological Society

Paradise Park Wildlife Sanctuary

Reaseheath College Animal Centre

Rodbaston College Animal Collection

Safari Zoo So Lakes

Shaldon Wildlife Trust

Trust for Sustainable Living

Twycross Zoo

Ventura Wildlife Foundation

Welsh Mountain Zoo

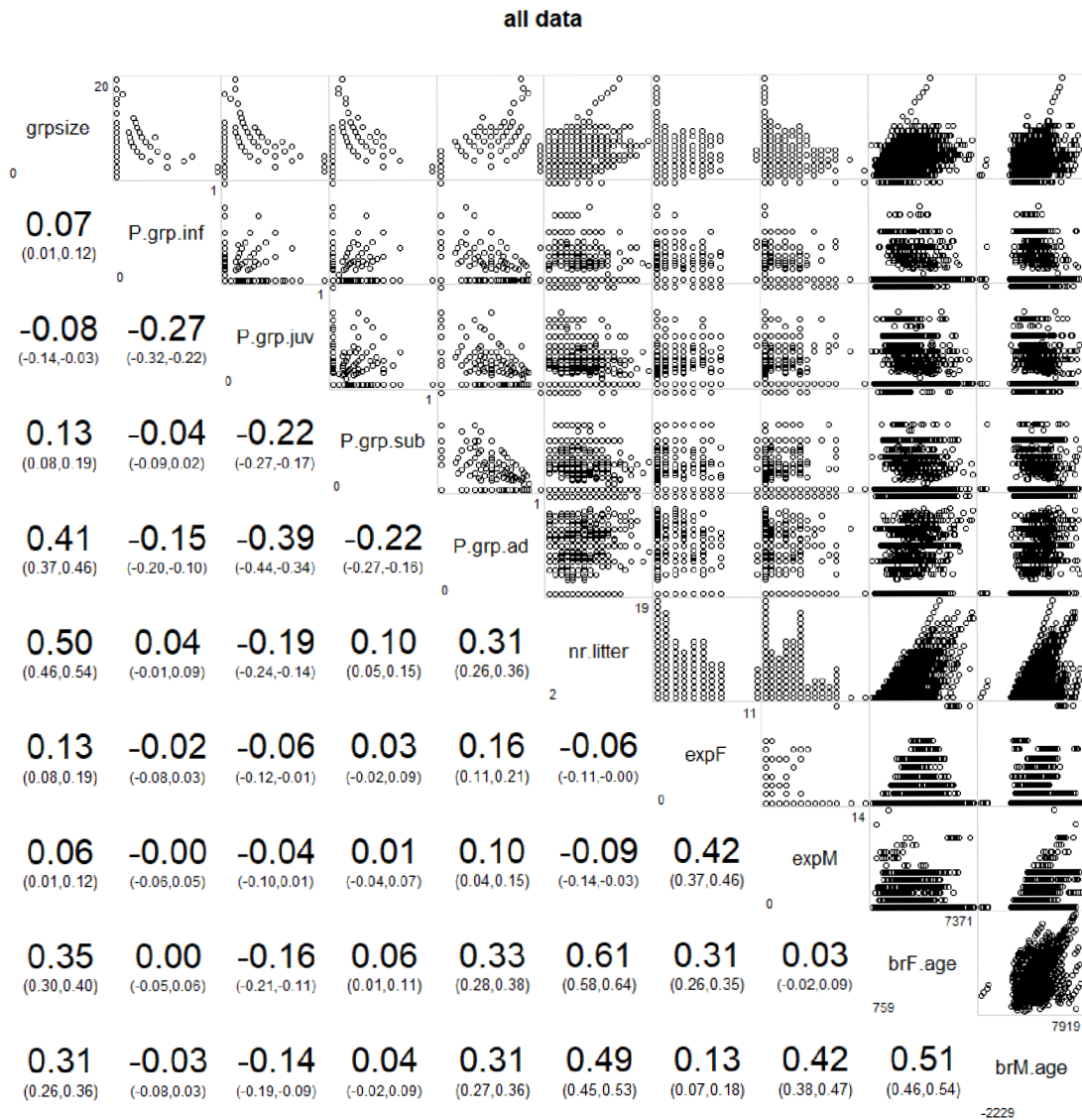
Wingham Wildlife Park

Zoological Society of Hertfordshire

ZSEA Ltd (Banham Zoo)

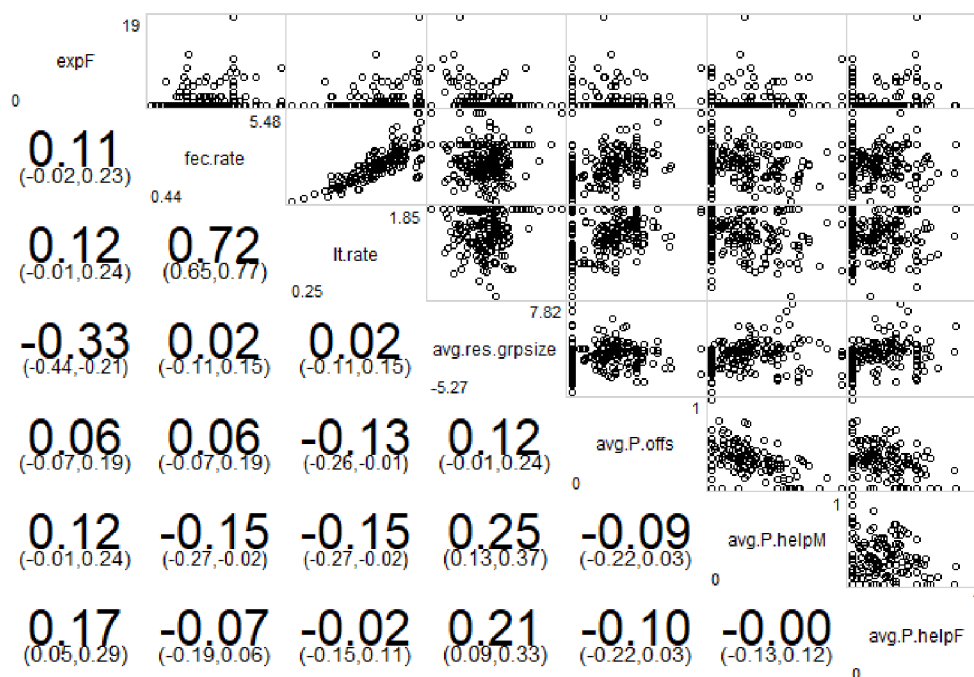
ZSL London Zoo

Příloha III – korelogramy ukazující míru kolinearitity mezi studovanými vysvětlujícími proměnnými



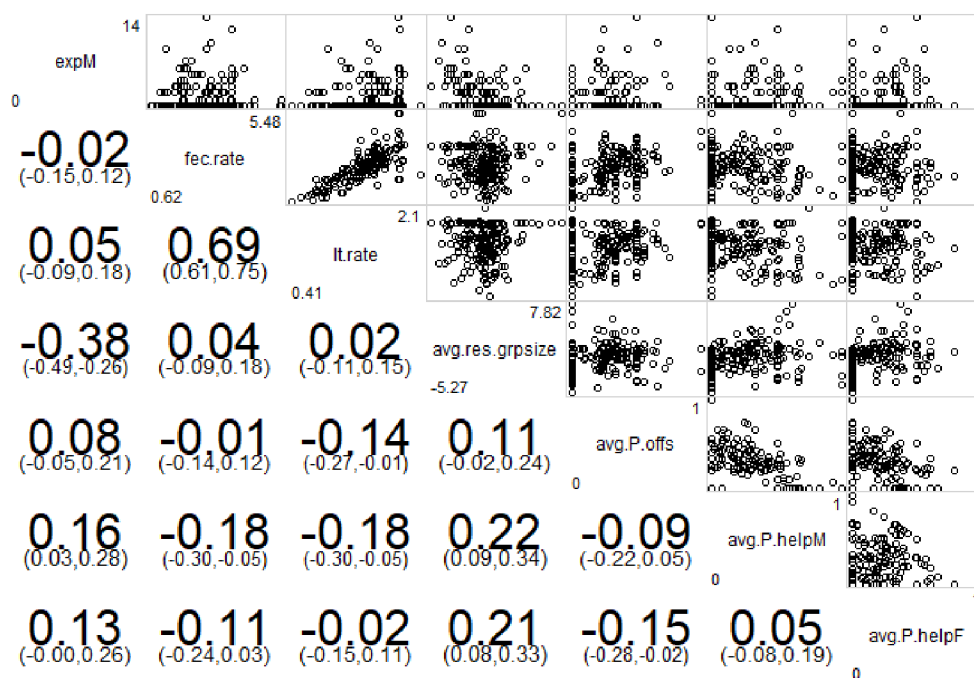
Obr. 14: Korelogram znázorňující vysokou kolinearitou mezi vysvětlujícími proměnnými pro analýzu meziporodních intervalů, velikosti vrhu, poměru pohlaví ve vrhu a přežívání mláďat

lifetime female



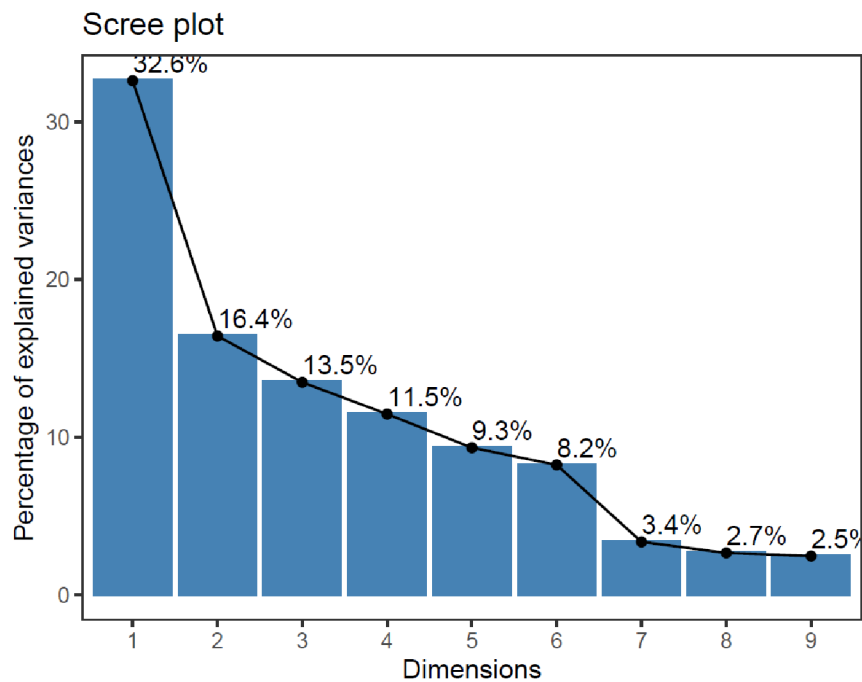
Obr. 15: Korelogram znázorňující minimální kolinearitu mezi vysvětlujícími proměnnými pro analýzu věku dožití reprodukčních samic (brF)

lifetime male

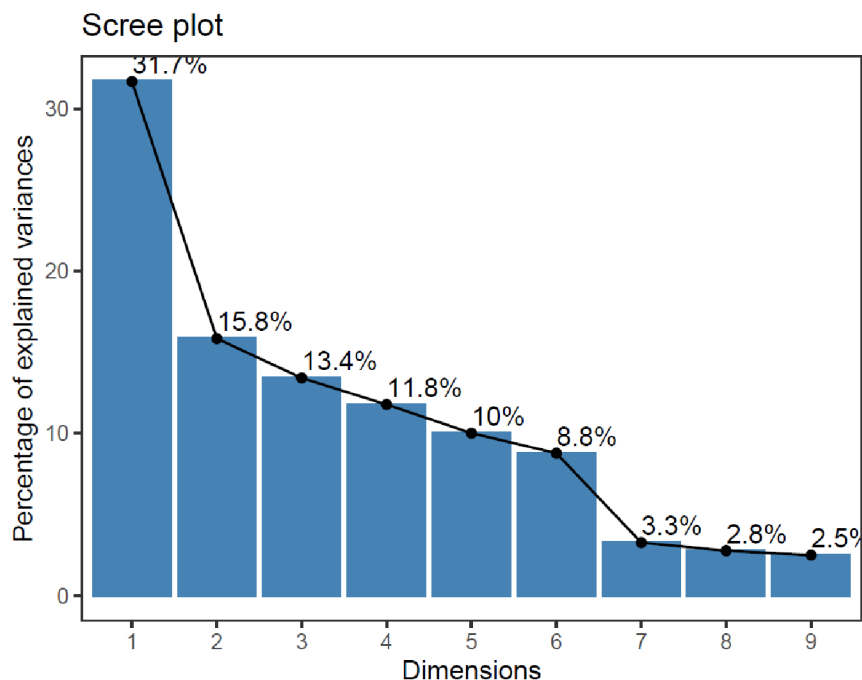


Obr. 16: Korelogram znázorňující minimální kolinearitu mezi vysvětlujícími proměnnými pro analýzu věku dožití reprodukčních samců (brM)

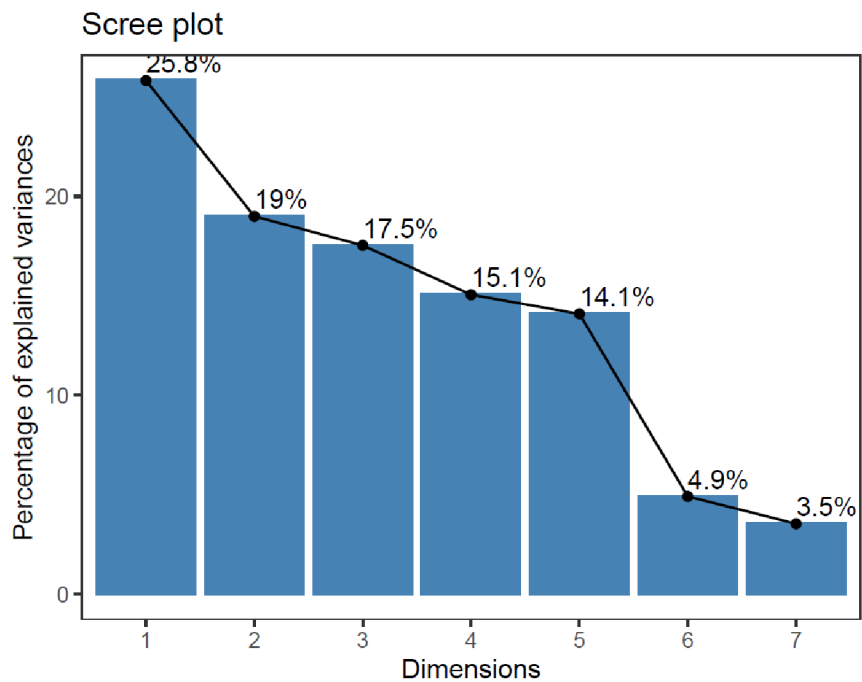
Příloha IV – scree ploty znázorňující míru vysvětlované variability jednotlivými komponenty v PCA



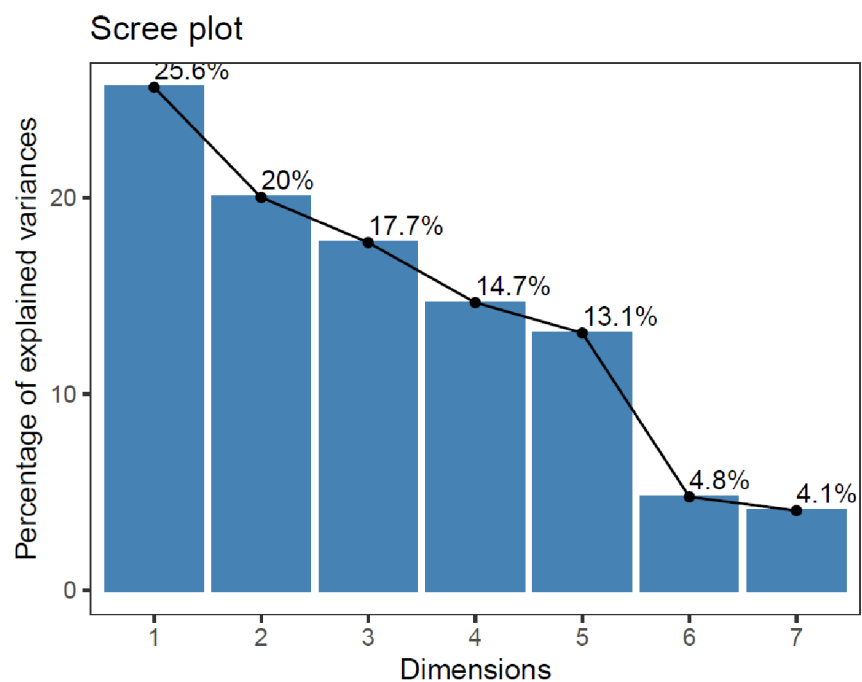
Obr. 17: Míra vysvětlené variability (*Percentage of explained variances*) jednotlivými komponentami (*Dimensions*) v PCA pro analýzu meziporodních intervalů, velikosti vrhu a poměru pohlaví ve vrhu



Obr. 18: Míra vysvětlené variability (*Percentage of explained variances*) jednotlivými komponentami (*Dimensions*) v PCA pro analýzu přežívání mláďat



Obr. 19: Míra vysvětlené variability (*Percentage of explained variances*) jednotlivými komponentami (*Dimensions*) v PCA pro analýzu věku dožití u reprodukčních samic



Obr. 20: Míra vysvětlené variability (*Percentage of explained variances*) jednotlivými komponentami (*Dimensions*) v PCA pro analýzu věku dožití u reprodukčních samců

Příloha V – tabulky s hodnotami upraveného informačního kritéria Akaike (AICc); ; $\Delta AICc$ = rozdíl upraveného informačního kritéria Akaike od nejvíce parsimonního modelu, df = stupně volnosti, $w(AICc)$ = váha upraveného Akaike informačního kritéria, rank = pořadí modelu podle $\Delta AICc$

Tab. 2: Tabulka s hodnotami upraveného Akaike informačního kritéria (AICc) pro trvání krátkého a dlouhého IBI; **tučně** a barevně = nejlepší model; **tučná kurzíva** = další možné modely ($\Delta AICc \leq 2$).

modely	trvání krátkého IBI (< 294 d)				trvání dlouhého IBI (> 293 d)			
	$\Delta AICc$	df	$w(AICc)$	rank	$\Delta AICc$	df	$w(AICc)$	rank
<i>(null)</i>	20,890	10	$<10^{-3}$	11	1,824	10	0,106	4
PC1	2,991	11	0,067	5	0	11	0,263	1
PC2	NA	11	NA	15	3,548	11	0,044	7
PC3	NA	11	NA	16	3,913	11	0,037	10
PC4	21,990	11	$<10^{-3}$	12	3,457	11	0,047	6
PC12	3,377	12	0,055	6	1,794	12	0,107	2
PC13	0	12	0,299	1	2,099	12	0,092	5
PC14	4,266	12	0,035	7	1,814	12	0,106	3
PC23	18,231	12	$<10^{-3}$	9	5,649	12	0,015	14
PC24	22,343	12	$<10^{-3}$	13	5,155	12	0,019	12
PC34	22,343	12	$<10^{-3}$	14	5,155	12	0,019	13
PC123	0,661	13	0,214	2	3,867	13	0,038	9
PC124	4,522	13	0,031	8	3,585	13	0,043	8
PC134	1,150	13	0,168	3	3,926	13	0,037	11
PC234	19,080	13	$<10^{-3}$	10	7,266	13	0,007	16
PC1234	1,686	14	0,129	4	5,685	14	0,015	15

Tab. 3: Tabulka s hodnotami upraveného Akaike informačního kritéria (AICc) pro pravděpodobnost dlouhého IBI a velikost vrhu; **tučně** a barevně = nejlepší model; **tučná kurzíva** = další možné modely ($\Delta AICc \leq 2$).

modely	P dlouhého IBI				velikost vrhu			
	$\Delta AICc$	df	w(AICc)	rank	$\Delta AICc$	df	w(AICc)	rank
(null)	27,128	9	$<10^{-3}$	16	2,379	11	0,078	6
PC1	1,609	10	0,082	7	4,355	12	0,029	12
PC2	27,034	10	$<10^{-3}$	15	0	12	0,255	1
PC3	25,068	10	$<10^{-3}$	11	4,041	12	0,034	10
PC4	26,163	10	$<10^{-3}$	14	4,267	12	0,030	11
PC12	2,242	11	0,060	8	1,853	13	0,101	5
PC13	0,768	11	0,126	4	6,031	13	0,012	14
PC14	0,569	11	0,139	3	6,247	13	0,011	15
PC23	24,207	11	$<10^{-3}$	10	1,801	13	0,103	2
PC24	25,932	11	$<10^{-3}$	12	1,841	13	0,101	3
PC34	25,932	11	$<10^{-3}$	13	1,841	13	0,101	4
PC123	0,880	12	0,119	5	3,673	14	0,040	8
PC124	1,057	12	0,109	6	3,703	14	0,040	9
PC134	0,041	12	0,181	2	7,915	14	0,005	16
PC234	23,432	12	$<10^{-3}$	9	3,635	14	0,041	7
PC1234	0	13	0,184	1	5,515	15	0,016	13

Tab. 4: Tabulka s hodnotami upraveného Akaike informačního kritéria (AICc) pro poměr pohlaví ve vrhu a přežívání mláďat; **tučně** a barevně = nejlepší model; **tučná kurzíva** = další možné modely ($\Delta AICc \leq 2$).

modely	poměr pohlaví ve vrhu				přežívání mláďat			
	$\Delta AICc$	df	w(AICc)	rank	$\Delta AICc$	df	w(AICc)	rank
(null)	0	7	0,259	1	6,736	9	0,007	12
PC1	0,957	8	0,160	2	0,095	10	0,192	2
PC2	1,990	8	0,096	4	7,903	10	0,004	13
PC3	NA	8	NA	15	3,169	10	0,041	9
PC4	1,727	8	0,109	3	8,354	10	0,003	14
PC12	2,941	9	0,060	7	0,819	11	0,134	3
PC13	2,838	9	0,063	6	0	11	0,202	1
PC14	2,645	9	0,069	5	1,782	11	0,083	6
PC23	NA	9	NA	16	4,762	11	0,019	10
PC24	3,713	9	0,040	8	9,541	11	0,002	15
PC34	3,713	9	0,040	9	9,541	11	0,002	16
PC123	4,826	10	0,023	12	1,153	12	0,113	4
PC124	4,623	10	0,026	11	2,533	12	0,057	7
PC134	4,507	10	0,027	10	1,709	12	0,086	5
PC234	5,591	10	0,016	13	6,449	12	0,008	11
PC1234	6,490	11	0,010	14	2,880	13	0,048	8

Tab. 5: Tabulka s hodnotami upraveného Akaike informačního kritéria (AICc) pro věk dožití reprodukční samice (brF) a reprodukčního samce (brM); **tučně** a barevně = nejlepší model; **tučná kurzíva** = další možné modely ($\Delta AICc \leq 2$).

modely	věk dožití brF				věk dožití brM			
	$\Delta AICc$	df	w(AICc)	rank	$\Delta AICc$	df	w(AICc)	rank
(null)	18,402	7	$<10^{-3}$	15	5,954	7	0,011	12
PC2	13,072	8	0,001	11	4,867	8	0,019	9
PC3	13,856	8	0,001	12	5,920	8	0,011	11
PC4	8,645	8	0,007	7	1,177	8	0,122	3
PC5	20,237	8	2,289	16	7,897	8	0,004	16
PC23	9,654	9	0,004	8	4,929	9	0,019	10
PC24	3,710	9	0,089	3	0	9	0,220	1
PC25	15,030	9	0,000	13	6,857	9	0,007	13
PC34	4,2901	9	0,066	4	1,242	9	0,118	4
PC35	15,813	9	0,000	14	7,864	9	0,004	15
PC45	10,566	9	0,003	9	3,128	9	0,046	7
PC234	0	10	0,568	1	0,119	10	0,208	2
PC235	11,685	10	0,002	10	6,917	10	0,007	14
PC245	5,717	10	0,033	5	1,998	10	0,081	5
PC345	6,307	10	0,024	6	3,220	10	0,044	8
PC2345	2,072	11	0,201	2	2,134	11	0,076	6

Příloha VI – výsledky nejlepších a nejvíce parsimonních zobecněných smíšených lineárních modelů; **tučně**: statisticky průkazné vlivy ($p < 0,05$)

Tab. 6: Shrnutí výsledků GLMM s gama distribucí testujícího vliv způsobu odchovu reprodukčních jedinců, velikosti předchozího vrhu, úhynu předchozího vrhu a komponent PCA na trvání krátkého (< 294 dní) a dlouhého (> 293 dní) meziprodniho intervalu.

Prediktory	trvání krátkého IBI (short IBI < 294 dní)		trvání dlouhého IBI (long IBI > 293 dní)	
	<i>Estimates</i>	<i>p</i>	<i>Estimates</i>	<i>p</i>
(intercept)	5,39 (5,38 – 5,41)	< 0,001	4,78 (4,66 – 4,91)	< 0,001
odchov brF [data nejsou k dispozici]	-0,02 (-0,05 – 0,01)	0,111	-0,18 (-0,53 – 0,18)	0,325
odchov brF [umělý]	0,02 (-0,03 – 0,07)	0,486	0,00 (-0,55 – 0,55)	0,966
odchov brM [data nejsou k dispozici]	0,02 (-0,01 – 0,05)	0,137	0,42 (0,05 – 0,80)	0,025
odchov brM [umělý]	-0,01 (-0,14 – 0,11)	0,831	0,75 (-0,47 – 1,97)	0,229
velikost předchozího vrhu	0,01 (0,00 – 0,02)	0,021	-0,10 (-0,19 – -0,02)	0,014
úhyn předchozího vrhu [ANO]	-0,06 (-0,09 – -0,04)	< 0,001	0,15 (-0,10 – 0,40)	0,245
PC1	-0,01 (-0,02 – -0,01)	< 0,001	0,06 (0,00 – 0,12)	0,048
PC2	-	-	-	-
PC3	-0,01 (-0,02 – -0,00)	0,025	-	-
PC4	-	-	-	-
Random efekty	σ^2	0,01	σ^2	0,73
	τ_{00}	0,00 _{couple_ID:inst_ID} 0,00 _{inst_ID}	τ_{00}	0,21 _{couple_ID:inst_ID} 0,00 _{inst_ID}
	ICC	0,06	ICC	-
	N	247 _{couple_ID} 135 _{inst_ID}	N	240 _{couple_ID} 140 _{inst_ID}
	Observations	814	Observations	485
	Marginal R² / Conditional R²	0,077 / 0,128	Marginal R² / Conditional R²	0,054 / NA

Tab. 7: Shrnutí výsledků binomického GLMM testujícího vliv způsobu odchovu reprodukčních jedinců, velikosti předchozího vrhu, úhynu předchozího vrhu a komponent PCA na pravděpodobnost dlouhého IBI a výsledků CLMM na velikost vrhu.

Prediktory	P dlouhého IBI		velikost vrhu	
	Log-Odds	p	Log-Odds	p
(intercept)	-0,44 (-0,64 – -0,23)	< 0,001	-	-
odchov brF [data nejsou k dispozici]	-0,04 (-0,56 – 0,48)	0,892	-0,23 (-0,68 – 0,22)	0,311
odchov brF [umělý]	0,20 (-0,66 – 1,07)	0,646	-0,83 (-1,58 – -0,08)	0,031
odchov brM [data nejsou k dispozici]	-0,22 (-0,76 – 0,32)	0,430	0,28 (-0,18 – 0,75)	0,232
odchov brM [umělý]	0,10 (-1,80 – 1,99)	0,920	-0,60 (-2,29 – 1,09)	0,487
velikost předchozího vrhu	-0,04 (-0,17 – 0,10)	0,572	0,33 (0,18 – 0,47)	< 0,001
úhyn předchozího vrhu [ANO]	-0,36 (-0,72 – -0,00)	0,047	-0,16 (-0,48 – 0,16)	0,317
PC1	-0,22 (-0,31 – -0,13)	< 0,001	-	-
PC2	-	-	0,12 (0,01 – 0,23)	0,035
PC3	-0,10 (-0,22 – 0,02)	0,112	-	-
PC4	-0,12 (-0,25 – 0,02)	0,097	-	-
Random efekty	σ^2	3,29	σ^2	3,29
	τ_{00}	0,54 _{couple_ID:inst_ID} 0,11 _{inst_ID}	τ_{00}	0,14 _{couple_ID:inst_ID} 0,32 _{inst_ID}
	ICC	0,16	ICC	0,12
	N	315 _{couple_ID} 153 _{inst_ID}	N	315 _{couple_ID} 153 _{inst_ID}
	Observations	1299	Observations	1299
	Marginal R² / Conditional R²	0,047 / 0,204	Marginal R² / Conditional R²	0,048 / 0,163

Tab. 8: Shrnutí výsledků binomického GLMM testujícího vliv způsobu odchovu mláďat, velikosti vrhu, způsobu odchovu reprodukčních jedinců, úhynu předchozího vrhu a komponent PCA na poměr pohlaví ve vrhu a přežívání mláďat.

Prediktory	poměr pohlaví ve vrhu		přežívání mláďat	
	Log-Odds	<i>p</i>	Log-Odds	<i>p</i>
(intercept)	0,09 (-0,03 – 0,21)	0,127	2,19 (1,75 – 2,63)	< 0,001
umělý odchov [ANO]	-	-	-0,96 (-1,97 – 0,05)	0,063
velikost vrhu	-	-	-0,64 (-0,83 – -0,45)	< 0,001
odchov brF [data nejsou k dispozici]	0,10 (-0,23 – 0,43)	0,557	0,24 (-0,31 – 0,78)	0,394
odchov brF [umělý]	0,53 (0,00 – 1,05)	0,048	0,09 (-0,87 – 1,06)	0,848
odchov brM [data nejsou k dispozici]	-0,42 (-0,76 – -0,08)	0,014	-0,29 (-0,85 – 0,26)	0,304
úhyn předchozího vrhu [ANO]	0,15 (-0,12 – 0,42)	0,270	-0,58 (-0,88 – -0,27)	< 0,001
PC1	-	-	-0,11 (-0,19 – -0,04)	0,003
PC2	-	-	-	-
PC3	-	-	-	-
PC4	-	-	-	-
Random efekty	σ^2	3,29	σ^2	3,29
	τ_{00}	0,00 couple_ID:inst_ID 0,00 inst_ID	τ_{00}	0,96 couple_ID:inst_ID 0,21 inst_ID
	ICC	-	ICC	0,26
	N	278 couple_ID 147 inst_ID	N	309 couple_ID 153 inst_ID
	Observations	1604	Observations	2412
	Marginal R² / Conditional R²	0,009 / NA	Marginal R² / Conditional R²	0,051 / 0,298

Tab. 9: Shrnutí výsledků GLMM s gama distribucí testujícího vliv způsobu odchovu reprodukčních jedinců a komponent PCA na věk dožití reprodukčních samic (brF) a reprodukčních samců (brM).

Prediktory	věk dožití brF		věk dožití brM	
	Estimates	p	Estimates	p
(intercept)	2,36 (2,29 – 2,43)	< 0,001	2,44 (2,37 – 2,50)	< 0,001
odchov brF [data nejsou k dispozici]	0,08 (-0,07 – 0,23)	0,304	-	-
odchov brF [umělý]	0,04 (-0,31 – 0,39)	0,813	-	-
odchov brM [data nejsou k dispozici]	-	-	0,02 (-0,12 – 0,17)	0,767
odchov brM [umělý]	-	-	0,15 (-0,20 – 0,50)	0,397
PC1	0,06 (0,02 – 0,10)	0,003	0,09 (0,05 – 0,13)	< 0,001
PC2	-0,06 (-0,11 – -0,01)	0,011	-0,04 (-0,09 – 0,00)	0,067
PC3	-0,06 (-0,11 – -0,01)	0,017	-	-
PC4	-0,09 (-0,15 – -0,04)	0,001	-0,07 (-0,13 – -0,02)	0,008
PC5	-	-	-	-
Random efekty	σ^2	0,15	σ^2	0,14
	τ_{00}	0,01 couple_ID:inst_ID 0,02 inst_ID	τ_{00}	0,00 couple_ID:inst_ID 0,01 inst_ID
	ICC	0,1	ICC	-
	N	238 couple_ID 130 inst_ID	N	219 couple_ID 119 inst_ID
	Observations	238	Observations	219
	Marginal R² / Conditional R²	0,133 / 0,216	Marginal R² / Conditional R²	0,129 / NA