

**ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE**

**FAKULTA AGROBIOLOGIE, POTRAVINOVÝCH A PŘÍRODNÍCH ZDROJŮ**

**KATEDRA OBECNÉ ZOOTECHNIKY A ETOLOGIE**



**Alloparentální chování u vybraných druhů primátů**

**Bakalářská práce**

**Autor práce: Anna Moravcová**

**Vedoucí práce: Ing. Renata Masopustová, Ph.D.**

---

**2017 ČZU v Praze**

**PROHLÁŠENÍ:**

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Alloparentální chování u vybraných druhů primátů" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne: 20. 04. 2017

---

Anna Moravcová

### **PODĚKOVÁNÍ:**

Ráda bych touto cestou poděkovala své vedoucí práce Ing. Renatě Masopustové, Ph.D. za cenné rady a trpělivé vedení mé práce. Další poděkování patří mé rodině a kamarádovi Petru Vágnerovi za podporu, povzbuzování a pomoc při zpracování této bakalářské práce.

# ALLOPARENTÁLNÍ CHOVÁNÍ U VYBRANÝCH DRUHŮ PRIMÁTŮ

---

## SOUHRN

Tato práce je zaměřena na alloparentální chování u vybraných druhů primátů. Alloparentální péče je nemateřská forma náhradní péče mláďat, která je poskytována jedincem jiným, než je matka nebo biologický otec. Toto chování lze pozorovat u různých druhů primátů.

V této práci je popsáno alloparentální chování u vybraných druhů primátů tzv. Starého světa (primáti rozšíření v Africe a Asii) - kočkodan zelený *Chlorocebus sabaesus*, kočkodan diadémový *Cercopithecus mitis*, makak červenolící *Macaca fuscata*, magot bezocasý *Macaca sylvanus*, pavián babuin *Papio cynocephalus*, *Trachypithecus poliocephalus*, hulman chocholatý *Trachypithecus pileatus* a langur Bietův *Rhinopithecus bieti*. Z primátů Nového světa (primáti rozšíření v Americe) byly vybrány druhy – kosman bělovousý *Callithrix jacchus*, tamarin pinčí *Saguinus oedipus* a malpa kapucínská *Cebus capucinus*.

Pro charakteristiku tohoto typu chování bylo popsáno několik hypotéz, zabývajících se vývojem alloparentálního chování právě u primátů. Jedná se o 5 hlavních uznávaných hypotéz. Podle první hypotézy inkluzivního fitness se alloparentální chování projevuje na základě příbuzenství. Naopak druhá hypotéza recipročního altruismu říká, že u nepříbuzných jedinců. Dle třetí hypotézy „učit se být matkou“ se zapojují mladé nezkušené samice, aby získaly zkušenosti v mateřství, narozdíl od čtvrté hypotézy „by-product“, kde se do alloparentálního chování zapojují pouze starší samice s již odrostlými mláďaty, a jsou velmi motivované pečovat o mláďata jako o vlastní. Alloparentální chování může mít i agresivní formu, kdy výše postavená samice záměrně škodí níže postavenému mláděti podle páté hypotézy reprodukční konkurence.

Alloparentální chování lze rozdělit na několik typů a forem, které se u každého druhu liší. Podle prvního typu tzv. pozdní alloparentální péče matky dovolí cizímu jedinci interagovat s jejím mládětem až ve chvíli, kdy je částečně samostatné a pohyblivé. Naopak podle druhého typu se alloparentální péče projevuje časně, a to již v první den narození mláděte. Existuje množství forem péče, mezi které nejčastěji patří nošení či držení mláděte, grooming, provisioning, allonursing, ochrana před predátory nebo úplné osvojení mláděte – adopce.

Alloparentální péče je bezpochyby přínosná a velmi důležitá pro všechny zúčastněné – matku, mládě i tzv. „allocarer“ (jedinec pečující o cizího potomka, nejčastěji samice). Matka má větší možnost využívat volného času na hledání potravy, je lépe živěná, šetří energii a může se rychle zapojit do dalšího reprodukčního období a tím se mohou zkrátit intervaly mezi porody. Mláděti je poskytnuta lepší ochrana i výživa. Alloparentání chování takto opečovávanému mláděti také zajišťuje rychlejší vývoj a jistou nezávislost. V případě ztráty rodičů, zvyšuje šanci na přežití mláděte právě adopce. Pro mladé, nezkušené samice je alloparentální péče určujícím faktorem, jak se naučit mateřské dovednosti, která pak snižuje mortalitu novorozených mlád'at.

**KLÍČOVÁ SLOVA:** Tetičkovské chování, primáti, mlád'ata, kooperativní péče, příbuzenské vazby

## ALLOPARENTAL BEHAVIOUR AMONG SELECTED SPECIES OF PRIMATES

---

### SUMMARY

This work is focused on alloparental behaviour among selected species of primates. Alloparental care is a nonmaternal form of substitute parental infant care, which is provided by an individual other than the mother or biological father. This behavior can be observed in different species of primates.

In this work is described alloparental behaviour among selected species of primates so called Old world primates (primates spread in Africa and Asia) - green monkey *Chlorocebus sabaeus*, blue monkey *Cercopithecus mitis*, Japanese macaque *Macaca fuscata*, Barbary macaque *Macaca sylvanus*, yellow baboon *Papio cynocephalus*, white-headed langur *Trachypithecus poliocephalus*, capped langur *Trachypithecus pileatus* and black snub-nosed monkey *Rhinopithecus bieti*. From the New world primates (primates spread in America) were selected species - common marmoset *Callithrix jacchus*, cotton-top tamarin *Saguinus oedipus* and white-headed capuchin *Cebus capucinus*.

Several hypotheses have been described to characterize this type of behaviour concerning with evolution of alloparental behaviour just in primates. There are 5 main hypotheses recognized. According to the first hypothesis of inclusive fitness alloparental behaviour is reflected based on kinship. Conversely, the second hypothesis of reciprocal altruism says that based on unrelated individuals. According to the third hypothesis "learning to mother" young inexperienced female are involving so that they can get experience. On the other hand fourth hypothesis „by-product“, where only older females with grown children participate. They are very motivated to take care of young as if they were their own. Alloparental behaviour can have aggressive form, where high-ranking female intentionally harms lower-ranking infant, according to the fifth hypothesis.

Alloparental behaviour can be separated into several types and forms, which differs species to species. According to the first type late alloparental care allows foreign individuals to interact with infant after its able to take care of itself. On the opposite second type is alloparental care shown right the first day when infant is born. There are many forms of care, which most common

is carrying or holding, grooming, provisioning, allonursing, protection against predators or whole adoption of infant.

Alloparental care is without a doubt important and mutually beneficial for all concerned - mother, infant and even "allocarer" (individual that take care of strange infant, mostly female). Mother has more time to foraging, she is better nourished, saves energy and can be quickly integrated into the next breeding season which can lead to shorter interbirth intervals. Infant is better fed and protected. Alloparental care also provides faster development and a certain independence. In case of loss of parents, increases the chance of survival for the infant being adoption. For young, inexperienced females is alloparenting main factor of learning maternal skills and decreases mortality of newly born infant.

**KEYWORDS:** Alloparental behaviour, primates, infants, cooperative breeding, kinship

# OBSAH

|          |   |          |
|----------|---|----------|
| <b>1</b> | <b>ÚVOD.....</b>  | <b>1</b> |
| <b>2</b> | <b>CÍLE PRÁCE.....</b>  | <b>2</b> |
| <b>3</b> | <b>LITERÁRNÍ PŘEHLED .....</b>                                    | <b>3</b> |
| 3.1      | EVOLUČNÍ VÝVOJ PRIMÁTŮ.....                                       | 3        |
| 3.2      | TAXONOMIE VYBRANÝCH DRUHŮ.....                                    | 5        |
| 3.3      | ROZŠÍŘENÍ PRIMÁTŮ VE VOLNÉ PŘÍRODĚ .....                          | 6        |
| 3.3.1    | Rozšíření primátů Starého světa .....                             | 7        |
| 3.3.2    | Rozšíření primátů Nového světa.....                               | 7        |
| 3.4      | ROZDÍLY V MORFOLOGII PRIMÁTŮ .....                                | 8        |
| 3.4.1    | Morfologie primátů Starého světa .....                            | 8        |
| 3.4.2    | Morfologie primátů Nového světa.....                              | 8        |
| 3.5      | EVOLUCE ALLOPARENTÁLNÍHO CHOVÁNÍ .....                            | 9        |
| 3.5.1    | Hypotéza inkluzivního fitness .....                               | 10       |
| 3.5.2    | Hypotéza recipročního altruismu.....                              | 11       |
| 3.5.3    | Hypotéza „učit se být matkou“ .....                               | 11       |
| 3.5.4    | Hypotéza reprodukční konkurence .....                             | 12       |
| 3.5.5    | Hypotéza „by-product“ nebo „cute“ .....                           | 13       |
| 3.5.6    | Hormony zapojené do alloparentálního chování .....                | 13       |
| 3.6      | ALLOPARENTÁLNÍ PÉČE U VYBRANÝCH DRUHŮ PRIMÁTŮ STARÉHO SVĚTA ..... | 15       |
| 3.6.1    | Podčeleď: Kočkodani Cercopithecinae.....                          | 15       |
| 3.6.1.1  | Pozdní typ alloparentálního chování .....                         | 15       |
| 3.6.1.2  | Časný typ alloparentálního chování .....                          | 15       |
| 3.6.1.3  | Druh: kočkodan zelený <i>Chlorocebus sabaeus</i> .....            | 16       |
| 3.6.1.4  | Druh: kočkodan diadémový <i>Cercopithecus mitis</i> .....         | 17       |
| 3.6.1.5  | Druh: makak červenolící <i>Macaca fuscata</i> .....               | 19       |
| 3.6.1.6  | Druh: magot bezocasý <i>Macaca sylvanus</i> .....                 | 20       |
| 3.6.1.7  | Druh: pavián babuin <i>Papio cynocephalus</i> .....               | 22       |
| 3.6.2    | Podčeleď: Hulmani Colobinae.....                                  | 24       |
| 3.6.2.1  | Druh: <i>Trachypithecus poliocephalus</i> .....                   | 24       |



|  |           |
|--|-----------|
| 3.6.2.2 Druh: hulman chocholatý <i>Trachypithecus pileatus</i> ..... | 26        |
| 3.6.2.3 Druh: langur Bietův <i>Rhinopithecus bieti</i> .....         | 27        |
| 3.7 ALLOPARENTÁLNÍ PÉČE U PRIMÁTŮ NOVÉHO SVĚTA .....                 | 29        |
| 3.7.1 Podčeleď: Kosmani Callitrichinae.....                          | 29        |
| 3.7.1.1 Druh: kosman bělovousý <i>Callithrix jacchus</i> .....       | 29        |
| 3.7.1.2 Druh: tamarín pinčí <i>Saguinus oedipus</i> .....            | 31        |
| 3.7.2 Podčeleď: Malpy Cebinae.....                                   | 33        |
| 3.7.2.1 Druh: malpa kapucínská <i>Cebus Capucinus</i> .....          | 33        |
| 3.8 VLIV ALLOPARENTÁLNÍ PÉČE NA VÝVOJ MLÁDĚTE .....                  | 36        |
| <b>4 DISKUZE .....</b>   | <b>37</b> |
| 4.1 DISKUZE K HYPOTÉZE INKLUZIVNÍHO FITNESS.....                     | 37        |
| 4.2 DISKUZE K HYPOTÉZE RECIPROČNÍHO ALTRUIZMU .....                  | 37        |
| 4.3 DISKUZE K HYPOTÉZE „UČIT SE BÝT MATKOU“ .....                    | 38        |
| 4.4 DISKUZE K HYPOTÉZE REPRODUKČNÍ KONKURENCE.....                   | 39        |
| 4.5 DISKUZE K HYPOTÉZE „BY-PRODUCT“ .....                            | 39        |
| <b>5 ZÁVĚR .....</b>   | <b>40</b> |
| <b>6 SEZNAM LITERATURY.....</b>                                      | <b>42</b> |
| <b>7 SEZNAM POUŽITÝCH ZKRATEK A POJMŮ .....</b>                      | <b>55</b> |
| <b>8 SAMOSTATNÉ PŘÍLOHY .....</b>                                    | <b>57</b> |

# 1 ÚVOD

V současnosti je popsáno přibližně 634 recentních druhů primátů a podle IUCN Red List of Threatened Species™ je napříč všemi taxony téměř polovina z nich (48 %) klasifikována jako Endangered species -ohrožený druh (2015). Proto je velmi důležité znát jejich přirozené chování a ekologii, aby byla jejich následná ochrana účinná.

Všichni primáti jsou sociálně žijící. Některé druhy primátů mohou žít po určitou dobu soliterně, kdy samice a samec hájí své vlastní teritorium, ve valné většině však žijí v sociálních skupinách a vytvářejí tak rozličná společenstva s odlišným charakterem. Sociální charakter skupin se může odvíjet od celkového počtu jedinců, jejímu věkovému a pohlavnímu složení, vztahem samic a samců i dostupností potravních zdrojů. Tyto rozmanité sociální struktury mohou mít buď volnější charakter nebo naopak komplikovaný či přísně hierarchický systém. Od těchto parametrů se dále odvíjí různé typy a formy sociálního chování uvnitř skupin.

Jednou ze zvláštní formy sociálního chování, která se často projevuje u primátů, je tzv. alloparentální chování (tetičkovské chování/allomothering). Tato nemateřská péče o mládě je poskytována jedincem jiným, než je jeho matka nebo biologický otec. Z jakého důvodu se tato forma sociálního chování vyvíjí a jaké náklady a zisky toto chování obnáší pro každého zúčastněného, zkoumá evoluční biologie. Etologové se zaměřují na různé formy a typy alloparentálního chování. Tento typ chování lze pozorovat u primátů napříč kontinentu amerického, afrického i asijského. Existují zde však menší či rozsáhlejší mezirodové či mezidruhové rozdíly.

## 2 CÍLE PRÁCE

Cílem práce je vyhledat odbornou vědeckou literaturu a z dostupných zdrojů shrnout celkové poznatky o nemateřské péči o mládě tzv. alloparentální péči uvnitř skupin vybraných druhů primátů, kteří žijí sociálně.

Začátek práce se bude zabývat stručným evolučním vývojem primátů a jejich rozdílu v rozšíření a morfologii. Další část se bude věnovat otázce, z jakého důvodu se alloparentální chování vyvinulo a jaké zisky může díky tomuto chování získat matka a pečující jedinec. Dalším cílem je popsat vliv náhradní alloparentální péče na vývoj takto odchovaných mláďat. Poslední část práce se bude věnovat jednotlivým druhům primátů s popisem různých typů a forem alloparentální péče u daného druhu.

### 3 LITERÁRNÍ PŘEHLED

#### 3.1 EVOLUČNÍ VÝVOJ PRIMÁTŮ

Počátek původních primátů sahá pravděpodobně až do doby dinosaurů zhruba před 65 miliony let, ačkoliv první rozeznatelné fosilní záznamy se datují o 10 mil. let později na počátku eocénu (před 55 mil. let). Tito archaičtí primáti nebo Proprimates se brzy rozšířili po celé severní polokouli, v té době tropické Severní Ameriky a Euroasie. Tito primáti byli velmi odlišní od současných primátů a lidoopů, i když zde byli nějaké podobnosti s dnešními poloopicemi (Cowlis a Dunbar, 2000). Tito zástupci svým vzrůstem dosahovali nanejvýš velikosti krysy a pohybovali se kvadrupedně (viz slovník) (Roček, 2002). V eocénu proběhla zásadní radiace těchto Proprimates, kteří vykazovali značnou variabilitu ve velikosti těla i ekologii (Cowlis a Dunbar, 2000). Byli rozčleněni do řady dobře ustanovených linií, shrnovaných do podřádu Plesiadapiformes, kteří žili v období již ve středním paleocénu asi před 60 mil. let (Roček, 2002). Plesiadapiformes jsou známi výhradně z fragmentů čelistí a zubů. Stavba chrupu těchto primitivních primátů naznačuje, že většina druhů se stále ještě živilo hmyzem. Postupem času však jejich funkční vlastnost směřovala k většímu drcení potravy jako adaptace na zvyšující se omnivorní a herbivorní způsob života. (Ciochon a Fleagle, 1987).

*Plesiadapis* je asi nejznámější rod z těchto primitivních forem z pozdního paleocénu Evropy a Severní Ameriky. Zhruba před 35 mil. let na konci eocénu tato primitivní forma primátů vymizela. Usuzuje se, že vymizela nejspíše v důsledku prosazování hlodavců, kteří byli jejich potravní konkurenti a tak je nahradila moderní forma primátů (Roček, 2002).

V raném eocénu Evropy a Severní Ameriky se začali formovat první moderní primáti - poloopice. Podobnost těchto forem na dvou různých kontinentech je dána pravděpodobně tím, že stále ještě nedošlo k jejich úplnému oddělení a byl zde přetrvávající suchozemský most, po kterém docházelo k neustálé výměně suchozemských savců (Roček, 2002). Evoluční radiace eocénních primátů vytvořila dvě poměrně úspěšné skupiny - čeleď Omomyidae a Adapidae, kteří osídlili část Severní Ameriky a Euroasie. Každá z těchto forem by mohla být možným předkem lidoopů (Ciochon a Fleagle, 1987). Gebo et al. (2000) objevili skelet primáta z čeledi Eosimiidae, pokládaného za nejstaršího zástupce vyšších primátů. Primát pocházel pravděpodobně ze středního eocénu a byl nalezen ve střední Číně. Na základě tohoto nalezeného postkranálního

skeletu primáta může být považovaný za přechodovou formu mezi poloopicemi Prosiimi a vyššími primáty Anthropeida.

Prostudovanější jsou však vyšší primáti z dob ze svrchního eocénu (asi před 35 miliony let) v oblasti Fayum v Egyptě. Během posledních 90 let odkryla propadlina v Africkém Fayumu nejméně 17 rodů fosilních primátů. Tito fosilní primáti představují nejrozmanitější a komplexně nejprostudovanější skupinu paleogenních primátů v jedné geologické lokaci (Kirk a Simons, 2001).

Rozdíly v anatomii a odlišném geografickém rozšíření primátů Starého a Nového světa podporovalo domněnku, že se obě tyto skupiny vytvořily na sobě nezávisle. Roček, 2002 však tvrdí, že studium fosilního osteologického materiálu tuto představu zavrhuje.

Mezi velmi významné nálezy jihoamerických savců patří jednoznačně primát rodu *Branisella*, který byl nalezen v oligocénních vrstvách v Bolívii a který je považován za nejstaršího zástupce primátů Nového světa. Tento objev rozpoutal diskuzi o tom, jak se mohl tento druh primáta dostat na půdu Ameriky, která byla v té době ostrovem bez pevninského spojení s ostatními kontinenty.

Někteří autoři se přiklánějí k teorii migraci po moři. Primáti by tak museli překonávat moře na přirozených vorech z Afriky, která byla v oligocénu jen málo vzdálená od Jižní Ameriky. Tato teorie je obecně přijímána díky obdobným znakům primátů starších třetihor Afriky (Fejfar a Major, 2005). Na eocénní a raněoligocénní primáty z Fayumu navazují raněmiocénní až středněmiocénní (23 až 15 milionů let) formy z východní Afriky, kteří dosahovali velikosti malých opic (Roček, 2002). V tomto období se oddělili lidoopi od ostatních primátů Starého světa a tvořili dominantní skupinu. Pravděpodobně také proběhla velká adaptivní radiace, jež vedla ke vzniku předků moderních hulmanů Colobinae. Obě tyto radiace jsou spojeny s prvními z mnoha dalších invazí asijského kontinentu. První radiace kočkodanů Cercopitheciane je zřejmě spojována s novou vlnou migrace z Afriky do Euroasie cca před 10 mil. let (Cowlsh a Dunbar, 2000). V průběhu třetihor se primáti vážali především na lesní prostředí a jejich potrava se zcela změnila. Z původně insektivorních savců se stali fruktivorními primáty, kteří následně přešli k arboreálnímu způsobu života, zřejmě v důsledku dostatku potravy v podobě plodů (Roček, 2002).

### 3.2 TAXONOMIE VYBRANÝCH DRUHŮ

V roce 1758 založil Carl Linné zoologickou systematickou nomenklaturu, kde zaznamenal 39 rodových jmen savců v 8 řádech. Primáti zaujímali první řád. Zde definoval řád primátů - Primates takto: přední horní řezavé zuby 4. Paralelní prsní bradavky 2. Do řádu Primates řadil dnešní primáty, letuchy a letouny.

George Cuvier (1817) patřící k nejvýznamnějším přírodovědcům po Linnéovi, uznával 9 řádů savců a Linného systém pozměnil. Neuznával řád Primates a zavedl ekvivalentní řád Bimanes (dvouručí) s rodem *Homo*. Primáty mimo člověka řadil do řádu Quadrumanes.

Georges Gaylord Simpson (1945) uvedl 32 řádů savců. Také zavedl ve své klasifikaci řádů nové podkategorie. Uznával řád Primates, kam zařadil i dnešní tany Scandentia.

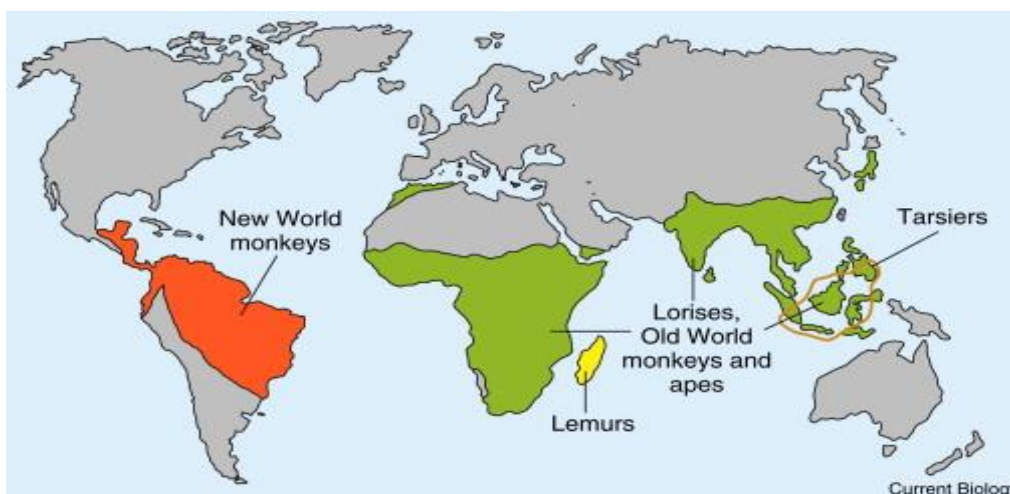
Reklasifikaci všech fosilních a recentních taxonů na základě kladistické analýzy provedli v roce 1997 M. C. McKenna a S. K. Bell, kde uvedli řád Primates včetně dnešních letuch Dermoptera (Fejfar a Major, 2005).

V současné době se dnešní primáti rozdělují na dva podřády. Na podřád poloopice Strepsirrhini (všechny poloopice mimo nártounů) a vyšší primáty Haplorrhini (nártouni, úzkonosí a široknosí primáti (Wilson a Reeder, 2005). Celkový přehled podrobné taxonomie vybraných druhů primátů je uveden v samostatné příloze na konci bakalářské práce.

### 3.3 ROZŠÍŘENÍ PRIMÁTŮ VE VOLNÉ PŘÍRODĚ

Primáty lze rozdělit do dvou hlavních skupin, a to na primáty úzkonosé tzv. primáty Starého světa a primáty širokonosé tzv. primáty Nového světa. Primáti Starého světa se rozdělují na dvě dosti odlišné nadčeledi, a to na úzkonosé opice v čeledi kočkodanovití Cercopithecoidea, a na nadčeď hominidů Hominoidea s čeledí lidoopi a lidí, kam se řadí i rod *Homo* – člověk. Společně jsou klasifikováni jako Catarrhini.

Primáti Nového světa zahrnují pět čeledí a jinak jsou nazýváni Platyrrhini (Rafferty, 2011). Nehumánní primáti se dnes přirozeně vyskytují na pěti ze sedmi kontinentů. Neexistují žádní primáti, kromě lidí, kteří by obývali Antarktidu a Austrálii. Není ani žádný důkaz, že by obývali kterýkoli z těchto dvou kontinentů ještě před poměrně nedávným příchodem lidí. Ačkoliv žijí nehumánní primáti pouze v okrajových oblastech Evropy a Severní Ameriky, dříve byli mnohem víc rozšířenější na obou kontinentech. Nicméně domovem dnešních primátů je Afrika, ostrov Madagaskar, Jihovýchodní Asie, Jižní Amerika a jejich blízké ostrovy. Několik odolnějších asijských druhů primátů žije v mírných oblastech, kde je chladná zima, jako například v Nepálu nebo Japonsku, ale ty jsou spíše výjimečné. Drtivá většina primátů se vyskytuje v tropických oblastech, kde teplotní výkyvy mezi dnem a nocí daleko přesahují změny průměrné teploty mezi jednotlivými ročními obdobími. V těchto klimatických podmínkách je rozdíl v teplotě nebo délce dne (Fleegel, 2013).



**Obrázek č.1:** Mapa rozšíření primátů Starého světa (zeleně vyznačeno) a Nového světa (červeně vyznačeno) (Zdroj: Martin, 2012).

### **3.3.1 ROZŠÍŘENÍ PRIMÁTŮ STARÉHO SVĚTA**

Primáti Starého světa žijí po celém africkém kontinentu, na pobřeží Rudého moře u Arábie, v Asii od Afghánistánu po Japonsko a jihovýchodní ostrovy jako jsou Filipíny, Celebes, Bacan a Timor. Některé druhy byly introdukovány a úspěšně se přizpůsobily životu na Gibraltar, ve Francii, Mauritanii, Belau a na několika ostrovech na západě Indie (Rafferty, 2011).

### **3.3.2 ROZŠÍŘENÍ PRIMÁTŮ NOVÉHO SVĚTA**

Primáti Nového světa žijí především v tropické oblasti Jižní Ameriky, zejména v Amazonském pralese. Některé druhy obývají oblasti sahající na sever až k jižnímu Mexiku nebo na jih k severní Argentině (Rafferty, 2011).



### 3.4 ROZDÍLY V MORFOLOGII PRIMÁTŮ

#### 3.4.1 MORFOLOGIE PRIMÁTŮ STARÉHO SVĚTA

Úzkonosí primáti se vyznačují řadou anatomických specializací, které je odlišují od více primitivních širokonosých (Fleagel, 2013). Jeden z typických znaků je stavba kostěného nosu a nosní překážky. Úzkonosí mají vnější kostěné nozdry vysoké a ze stran zúžené, směřující spíše dolů než do stran, nosní přepážka je úzká. Meziočnicová oblast i chrupavčitá nosní přepážka je oproti širokonosým primátům výrazně užší (Nowak, 1999). V každém kvadrantu jejich chrupu jsou pouze dva premoláry a zubní vzorec je 2.1.2.3. Na lebce je typické spojení čelní kosti s kostí spánkovou a oddělená kost lícni a temenní (Fleagel, 2013). Mají také jinou stavbu zvukovodu, kdy *os ectotympanicum* je ve tvaru dlouhé trubice, takže kostěný zvukovod je velmi nápadný (Gaisler a Zima, 2007). Všichni primáti Starého světa, giboni a někteří šimpanzi, mají rozšířené sedací kosti a dobře vyvinuté specifické sedací mozoly, struktura pánve je více trojrozměrná (Fleagel, 2013). U úzkonosých primátů je u hominidů a lidí ocas redukovaná úplně, avšak u ostatních opic Starého světa je ocas normálně dlouhý, ale na rozdíl od širokonosých není nikdy chápavý (Mittermeier et al., 2013).

#### 3.4.2 MORFOLOGIE PRIMÁTŮ NOVÉHO SVĚTA

Primáti Nového světa mají nosy široké s širokou nosní přepážkou a nozdry směřují výrazně vně od sebe. Liší se od úzkonosých primátů zubním vzorcem a mají o jeden premolár navíc (Rafferty, 2003). *Os ectotympanicum* má tvar tenkého prstenu a liší se tak od úzkonosých (Gaisler et Zima, 2007). Kost lícni a temenní jsou u těchto primátů spojeny před kostí čelní, která se tak nespojuje s kostí klínovou (Mittermeier et al., 2013). Ocas mají chápavý a je v blízkosti špičky měkký a citlivý. Spodní strana ocasu je holá. Slouží v podstatě jako další končetina. Je využíván pro uchopení předmětů, které jsou mimo dosah paží, a také s ním dokáže udržovat rovnováhu. Holá špička ocasu slouží jako hmatový orgán. U čeledi chápanovití Atelidae je ocas zcela chápavý. U kotulů *Saimiri* je ocas mimořádně pohyblivý, ale není chápavý. Primáti rodu malpa *Cebus* mají ocas stočený a využívají jej k podepření a stabilitě, ale není moc využíván k uchopování předmětů či k zavěšení (Nowak, 1999).

### 3.5 EVOLUCE ALLOPARENTÁLNÍHO CHOVÁNÍ

Prvotní pečovatel starající se o nově narozené mládě je u většiny druhů savců matka. U některých druhů však může pomáhat s péčí o mládě jiný jedinec tzv. *allocarer*, který mláděti poskytuje alloparentální péči. V některých případech může dokonce poskytovat více péče než matka (Ross a MacLarnon, 2000).

Alloparentální chování se rozděluje na nepřímé a přímé. Nepřímé alloparentální chování s mláděty přímo nesouvisí a lze sem zařadit ochranu mláděte před predátorem. Přímé chování naopak mládě aktivně ovlivňuje a lze sem zařadit nošení či kojení mláděte (König, 1997). Ačkoli se zdá, že poskytovat péči a starat se o cizího potomka je z evolučního hlediska nelogické, alloparentální chování se mnohokrát vyvinulo v taxonomicky bohatém spektru druhů členovců, ptáků a savců. Vyskytuje se u 9 % druhů ptáků a u 3 % savců, zejména pak u primátů (Blaffer, 2009).

Míra projevu alloparentálního chování se u primátů značně liší. U druhů, kteří žijí soliterně (viz slovník) jako kombovití Galagonidae nebo orangutani *Pan*, je velmi malá nebo vůbec žádná příležitost pro nematěřskou péči a o mláděta pečuje matka sama. U primátů, kteří žijí společně ve větších sociálních skupinách, jsou ostatní jedinci připraveni být k dispozici a kooperativně pomáhat pečovat o mláděta. Míra poskytování alloparentální péče mládětům se však různí od příležitostného groomingu (viz slovník) a hraní si s mláděty, po jejich nošení a krmení (Ross a MacLarnon, 2000).

Různé typy alloparentálního chování v rámci druhu mohou být ovlivněny celou řadou faktorů. Tyto faktory zahrnují například věk mláděte, umístění matky v hierarchickém žebříčku, dostupnost ostatních jedinců, příbuznost jedinců a věk či počet porodu u samice poskytující alloparentální péči (Nicolson, 1987). Z evolučního hlediska by z interakce mládě – „*allocarer*“ měli profitovat oba, jak matka tak i „*allocarer*“ (Hrdy, 1976). Rozšířený výskyt alloparentálního chování je podle všeho v rozporu s evoluční teorií: proč investovat čas a energii do mláděat, která nejsou vlastní (Tecot et al., 2012)? Bylo vysvětleno nejméně 14 hypotéz, proč se u primátů objevuje alloparentální chování (Schino et al., 2003).

### 3.5.1 HYPOTÉZA INKLUZIVNÍHO FITNESS

Hamilton (1964) přišel s teorií příbuzenského výběru (kin selekce). Zde představil termín „inkluzivní fitness“, kterým popisuje, jak jedinec může zvýšit vlastní reprodukční zdatnost (fitness) tím, že se stará o příbuzné jedince, kteří sdílejí společné relativně vysoké procento genů. Příbuzný jedinec má větší šanci na přežití a společné geny může předat do další generace.

Důkazy ohledně pozorovaného chování naznačují, že jedinci, u kterých se projevuje alloparentální chování, jsou často příbuzní s mládřaty nebo jsou příbuzní s matkou i s mládětem. (Ross a MacLarnon, 2000). To naznačuje, že inkluzivní fitness je důležitým faktorem, který ovlivňuje vývoj nemateřské péče u primátů. Také Lukas a Clutton-Brock (2012) ve své práci uvádějí, že výsledky výzkumu podporují rozšířený názor, že relativně vysoká míra příbuznosti, která se nachází mezi jednotlivými členy skupiny, je nezbytnou podmínkou pro vývoj alloparentálního chování.

U hypotézy, kde alloparentální chování probíhá mezi příbuznými jedinci, by mládě i příbuzná samice měly mít z tohoto chování prospěch. Míra interakce mezi mládětem a příbuznou samicí by měla klesat se snižující se mírou příbuznosti (O'Brien a Robinson, 1991). V sociálních skupinách, kde se vyskytují příbuzenské vazby, by matka měla povzbuzovat mladé nuliparní (viz slovník) samice k procvičování mateřství, zatímco ve skupinách s nepříbuznými jedinci by se matka měla bránit a chránit svého potomka, ve snaze snížit reprodukční úspěch nepříbuzné samice (Clarke et al., 1998).

U druhů, kde o mládě pečuje juvenilní jedinec, ať už samec nebo samice, je obvykle známo, že je to starší sourozenec mláděte. U monogamních (viz slovník) druhů (např. titi *Callicebus*) pečují o mládě sourozenci vlastní. U druhů žijících v jednosamcové struktuře (u mnoha hulmanů Colobinae) se zase starají sourozenci nevlastní. V ostatních případech, kdy se alloparentální chování projevuje u mladých či dospělých samic, jde o druhy, kde samice zůstávají ve své rodné skupině (někteří kočkodani Cercopithecinae či malpy Cebinae). Je zde velká pravděpodobnost, že jsou samice mezi sebou příbuzné, a též jejich mládřata jsou příbuzná (Ross a MacLarnon, 2000).

### **3.5.2 HYPOTÉZA RECIPROČNÍHO ALTRUISMU**

Trivers (1971) formuloval termín reciproční altruismus, kterým definuje, že jedinec může vypomáhat jinému nepříbuznému jedinci, protože tento altruistický čin mu v budoucnu druhý účastník oplátí.

Teorie recipročního altruismu předpokládá, že alloparentální chování je nákladné pro pečujícího jedince (nebo se zisky dostaví později), ale prospěšné pro mládě a matku (O'Brien a Robinson, 1991). Samice, která pečuje o cizí mláděta, může pak tuto službu obdržet na oplátku později od jiné samice u svých mláděat a mít tak více volného času (Chism, 2000). Je zřejmé, že tato forma se uplatňuje pouze u druhů, u kterých se starší samice s již narozenými mláděaty podílejí na alloparentální péči (Hrady, 1976). Během doby, kdy „allocarer“ tráví čas s mládětem, má matka více času na hledání potravy a mládě dostává další mateřskou péči (Schino et al., 2003). To je velmi důležité u druhů, kde se páření odehrává sezónně. Matka se díky vyššímu příjmu potravy může rychle vrátit do kondice a být připravená k páření. Jestliže alloparentální chování zvyšuje efektivitu vyhledávání potravy, mělo by se projevovat u druhů s kratšími intervaly mezi porody nebo u mláděat s rychlým vývojem (Chism, 2000).

Projevy recipročního altruismu se mohou objevit mezi příbuznými jedinci, ale spíše se objevují mezi jedinci nepříbuznými (Riedman, 1982). Do alloparentální péče by se měli zapojovat spíše mladší jedinci, protože je pravděpodobnější, že nižší věkové kategorie dostanou v budoucnu benefity z vynaložené investice alloparentální péče. Dalo by se také očekávat, že níže postavené samice se zapojují do alloparentálního chování více než ty, které jsou dominantnější. Z výpomoci pečovat o mláděta mohou totiž získat různé profity, jako je například lepší postavení v hierarchickém žebříčku. (O'Brien et Robinson, 1991).

### **3.5.3 HYPOTÉZA „UČIT SE BÝT MATKOU“**

V situacích, kde allocarer není příbuzný mláděte, existují důkazy, že získává výhody jinou cestou. Z několika pozorování lze usuzovat, že ikdyž samice samy mládě nemají, ochotně si berou a starají se o cizí. Mladé nuliparní samice se tak mohou "učit být matkami" a jsou velmi dychtivé a ochotné starat se o nepříbuzná mláděata (Ross a MacLarnon, 2000). Touto cestou

mohou získávat zkušenosti, které zlepšují jejich dovednosti ve výchově vlastních potomků v dospělosti (Hrdy, 1976). Dokonce i malá předchozí zkušenost s novorozeným mládětem, může ovlivnit odchov prvorozených mláďat u nezkušených samic (Chism, 2000). Například u kosmanovitých Callitrichinae je prokázáno, že u samic, které měly předchozí zkušenost a možnost žít ve skupině s mláďaty, bylo nižší procento úmrtnosti novorozených mláďat (Tardif, 1997). Alloparentální chování, ze kterého profituje „allocarer“ zahrnuje mimo procvičování se v mateřství také zlepšení reprodukčního úspěchu nebo tzv. agonistic buffering, což je využití mláděte dospělcem k potlačení agresivity jiného dospělého (Clarke et al., 1998).

### **3.5.4 HYPOTÉZA REPRODUKČNÍ KONKURENCE**

Pokud je alloparentální chování motivované sobecky, měl by „allocarer“ profitovat na úkor mláděte. Příbuznost by neměla hrát roli. Manipulace s mládětem může být formou reprodukční konkurence mezi samicemi (Hrdy, 1976). „Hrubá manipulace“ může zahrnovat tahání mláděte a všechny neskrývané a zjevné agresivní akty projevované manipulátorem vůči mláděti (uhození, štípnutí a jakýkoliv čin, který zapříčiní zakňučení či škrubnutí mláděte) (Manson, 1999). Může se jednat i o únos mláděte. Manipulátor ubližuje nepříbuznému mláděti, aby zvýšil konkurenční výhodu jejich vlastních potomků (Hrdy, 1976). U paviánů *Papio*, makaků *Macaca* a kočkodanů rodu *Cercopithecus* jsou vztahy mezi samicemi občas agresivní, díky přísnému hierarchickému uspořádání. Alloparentální chování tedy může matky odradit, jelikož mají potíže s navrácením potomka od výše postavené samice. Během takových incidentů, si může matka i mládě přivodit zranění, v matčině snaze získat mládě zpět (Chism, 2000). Alloparentálního chování by se měli účastnit spíše mladší jedinci, protože mají výhodu se zkušenostmi a interakce by měla probíhat mezi výše postavenou samicí a níže postaveným mládětem. Níže postavené samice by neměly mít přístup k výše postaveným mláďatům, jsou-li tyto interakce nákladné pro mláďata (O'Brien a Robinson, 1991).

### 3.5.5 HYPOTÉZA „BY-PRODUCT“ NEBO „CUTE“

Hypotéza "cute" nebo "by-product" předpokládá, že se alloparentální péče vyvinula jako neadaptivní vedlejší produkt pevného pouta rodiče s potomkem. Všechny samice by měly být přitahované k mláděti a motivované k jejich nošení či všeobecné péči. Toto chování by však nemělo ovlivnit jejich přímou či nepřímou reprodukci (Quiatt, 1979). Například matky, které v nedávné době přišly o svého potomka, by se měly nejvíce zapojovat do alloparentální péče, díky hormonálně vyvolané schopnosti reakce na novorozená mláďata (Paul a Kuestler, 1996). Tato hypotéza by měla vytvářet dvě předpovědi, proč se alloparentální péče vyvinula jako neadaptivní produkt. Alloparentální chování silně napodobuje mateřskou péči (Mansonn, 1999) a samice, která pečuje v současné době o své vlastní potomky, by se měla zapojovat do alloparentální péče méně (Paul a Kuestler, 1996).

### 3.5.6 HORMONY ZAPOJENÉ DO ALLOPARENTÁLNÍHO CHOVÁNÍ

Alloparentální chování jako takové, bylo studováno již ve velké míře u několika druhů savců, ptáků a u některých ryb. Nicméně o hormonálních mechanismech zapojených do tohoto jevu je stále málo informací (Bender et al., 2008).

Působení hormonů může být motivací pro alloparentální péči. Vysoká hladina prolaktinu je spojována s alloparentálním chováním u samců a ostatních členů skupiny. U otců i starších sourozenců se zvyšuje hladina prolaktinu v krvi, díky podnětu, který se vytváří po kontaktu samce s mládětem. Také předchozí zkušenost s péčí o mládě ovlivňuje hladinu prolaktinu (Mota et al., 2006). Hormonální změny související s nemateřskou péčí u primátů byly studovány u dvou druhů primátů kosmana bělovousého *Callithrix jacchus* a tamarína pinčiho *Saguinus oedipus*. Podněty březí samice jsou velmi důležité, protože dokáží zvýšit hladinu prolaktinu u otců ještě před narozením mláděte. Funkce prolaktinu v alloparentální péči se mohla vyvinout díky roli prolaktinu u jiných reprodukčních funkcí (Ziegler, 2000).

Olazábal (2014) předpokládá, že druhy, kteří žijí v rodinných nebo sociálních skupinách, kde členové skupin, kteří se ještě neúčastní reprodukce (samci i samice) a pečují o mláďata, mají adaptaci, která umožňuje mozku podpořit nebo usnadnit behaviorální odezvu. Současné práce revidují důkazy, které podporují hypotézu, že jedna z těchto adaptací je vysoká hustota receptorů

pro oxytocin v součásti bazálních ganglií koncového mozku tzv. *nucleus accumbens*. U všech druhů, u kterých je známo, že mají vysoký počet receptorů pro oxytocin v *nucleus accumbens* se ukazuje, že se objevuje alloparentální chování jak u samic, tak i u samců

## **3.6 ALLOPARENTÁLNÍ PÉČE U VYBRANÝCH DRUHŮ PRIMÁTŮ STARÉHO SVĚTA**

### **3.6.1 PODČELEĎ: KOČKODANI CERCOPITHECINAE**

#### **3.6.1.1 Pozdní typ alloparentálního chování**

Zástupci podčeledi kočkodani Cercopithecinae vykazují dva hlavní typy alloparentálního chování. První typ se vyskytuje u většiny paviánů rodu *Papio* a makaků rodu *Macaca*, kteří omezují přístup cizím samicím k novorozeným mláďatům. Samice mají velmi malou příležitost nebo vůbec žádnou dostat se k mláďatům do té doby, než jsou dostatečně pohybliví a schopní vyhledat ostatní členy skupiny, popřípadě se vrátit k matce. O starší a více pohyblivá mláďata se starají juvenilní jedinci, zvláště pak mladé samice. Velká přitažlivost k novorozencům se u nich vyvinula kvůli získávání mateřských dovedností. U některých druhů poskytuje péči starším mláďatům dospělý samec (Chism, 2000). Silk (1999) uvádí, že alloparentální chování může být vůči mláďatům agresivní a představuje formu reprodukční konkurence mezi samicemi.

#### **3.6.1.2 Časný typ alloparentálního chování**

Druhý typ alloparentálního chování lze pozorovat u některých druhů rodu *Cercopithecus*, *Chlorocebus*, *Erythrocebus* i *Miopithecus*. U tohoto typu je naopak kontakt mezi mládětem a dospělou či nevypělou samicí velmi intenzivní. Jsou studovány sociální, ekologické a životní aspekty, které slouží k zjištění vztahu s alloparentálním chováním. Tyto analýzy naznačují, že alloparentální péče je nejrozsáhlejší u druhů s relativně uvolněnými sociálními vztahy mezi samicemi, výrazným sezónním rozmnožováním a poměrně rychlé reprodukční schopnosti (Chism, 2000).

Alloparentálním chováním se také liší mezi kočkodany Cercopithecinae a hulmany Colobinae. U podčeledi hulmanů je kontakt mezi cizí samicí a mládětem velmi časný a může probíhat i v den narození mláděte. To může být v důsledku jiné potravní ekologie, která může být zodpovědná za míru tolerance matek přenechat svého potomka jinému jedinci. Malá potravní konkurence u listožravých hulmanů má za následek snižování důležitosti dominance u samic, které jsou pak k ostatním samicím velmi tolerantní. Zatímco u kočkodanů je potravní konkurence



uvnitř jejich skupin mnohem větší, a proto by se u nich alloparentální péče mohla vyskytovat v menší míře (McKenna 1979).

### **3.6.1.3 Druh: kočkodan zelený *Chlorocebus sabaues***

Kočkodan zelený je běžný druh, který se vyskytuje téměř na celém území subsaharské Afriky. Obývá travnaté tropické a subtropické oblasti, tedy savany. Jsou vždy poblíž vodních toků a vysokých stromů, kde tráví noc. Kočkodani jsou oportunistickými omnivory a jejich potrava je dosti rozmanitá. Požírají širokou škálu ovoce, květů, listů, pryskyřice, semen, hmyzu nebo menších obratlovců. Sdružují se do skupin čítající 8 až 80 jedinců s 1 až 8 samci. Samci migrují mezi skupinami, zatímco samice zůstávají ve svém rodném místě a páří se s více samci (Shorrocks a Bates, 2015).

U samic kočkodana zeleného se vyskytuje silná sezónní reprodukce. Doba páření je krátká a probíhá 2 až 3 měsíce v období od dubna do června (Weingrill et al., 2011). Březost trvá přibližně 7 měsíců a samice rodí obvykle jedno mládě. Mládě je odstaveno mezi 7 až 8 měsícem. (Shorrocks a Bates, 2015).

Fairbanks (1990) provedla dlouhodobou studii o kočkodanu zeleném chovaném v lidské péči. V prvních dnech po narození mláděte se téměř všichni členové skupiny přibližovali k matce a alespoň jednou se mláděte dotkli, přičichli k němu nebo se u něho vyskytovali v těsné blízkosti (až 19krát za jednu sledovanou hodinu). Cizí samice strávily 10 % času z celého dne nošením a držetím mlád'at během prvních dvou měsíců (viz příloha č. 2). Všichni členové skupiny se podíleli na péči o novorozené mládě, ale juvenilní samice byly nejaktivnější v alloparentálním chování (u 87 % všech mlád'at). Matka reagovala na každého člena skupiny značně odlišně. Ve většině případů matka samicím povolila hlídat její potomky bez sebemenších problémů, a to dokonce během prvního dne života.

Tato studie podporuje hypotézu, že juvenilní samice profitují z alloparentálního chování tím, že se učí získávat schopnosti v rodičovství a je více připravena na své vlastní prvorozené mládě. Matky kočkodanů naopak profitují z alloparentální péče tím, že sníží investici do současného potomka a zkrátí se interval do dalšího porodu (Fairbanks, 1990). Pro obě strany je

tedy alloparentální chování výhodné do budoucnosti a profitují jak nuliparní samice, tak matky (Kappeler a Van Schaik, 2006).

U nehumánních primátů může být mládě použito jako "komodita" pro výměnu služeb mezi matkou a jinou samicí. Samice si tak zajistí přístup k mláděti a na oplátku matce poskytne grooming (Fruteau et al., 2011). U takto uzavřeného obchodu mezi nepříbuznými jedinci se předpokládá, že základní vzorec takových výměn je vzájemná tolerance (Noë a Hammerstein, 1994). Grooming je forma sociální interakce mezi dvěma jednotlivci a u primátů je tento projev považován za dlouholeté pouto mezi jednotlivci (Baxter a Fedigan, 1979).

Fruteau et al. (2011) zkoumali tento jev u dvou skupin kočkodana zeleného. Nižší postavené samice musely provádět grooming na mnohem delší dobu než výše postavené samice. "Hodnota" mláděte, pokud jde o dobu trvání groomingu, se snížila s jeho narůstajícím věkem. Matky kočkodanů povolily alloparentální péči po delší dobu jen těm samicím, které byly častými partnery groomingu. Tyto samice nebyly příbuzné matkám. To naznačuje, že jestliže hodnota mláděte závisí na postavení matky ve skupině, tak doba alloparentální péče je dána kvalitou vztahů mezi matkou a cizí samicí.

Tento jev byl také pozorován u paviána čákma *Papio Ursinus* (Henzi a Barrett, 2002), paviána anubiho *Papio Anubi* (Frank a Silk, 2009) i malpy kapucínské *Cebus apella* (Tiddi et al., 2010).

#### **3.6.1.4 Druh: kočkodan diadémový *Cercopithecus mitis***

Kočkodan diadémový se nachází ve střední Africe. Jeho potrava se skládá z listů, pupenů, květů, výhonků, nektaru, pryskyřice, semen, lišejníku, hmyzu a ostatních bezobratlých (Mittermeier et al., 2013). Žije převážně v jednosamcové sociální struktuře a obývá lesní biotipy (Cords, 2000). Tlupa se skládá asi z 17 až 19 členů (Dixson, 2012). Samice jsou filopatrické, dominantní a hájí své teritorium. Samci, na rozdíl od samic, tyto rodinné skupiny opouštějí po dosažení dospělosti. Skupina se tedy skládá z jednoho samce a několika samic s mláďaty, což vede k matrilinearitě (viz. slovník) (Förster a Cords, 2005).

Pohlavní dospělost nastupuje u tohoto druhu ve 4 až 6 letech (Mittermeier et al., 2013). Samice je březí 176 dní (Foerster et al., 2011) a poté rodí obvykle 1 mládě (Mittermeier et al., 2013). Mláďata kočkodanů diadémových se dokáží odpoutat od své matky dříve, než kterýkoli jiný pozemní či stromový druh primáta Starého světa (Cords, 2002).

Alloparentální chování u samic kočkodana diadémového představuje prohlížení mláděte, zvedání jeho ocasu a očichávání anogenitální oblasti. Ostatní sociální interakce zahrnují dotýkání se mláděte, grooming (zejména ocasu) a držení či nošení mláděte (Förster a Cords 2005) (viz příloha č. 3).

Förster a Cords (2005) zkoumali 12 mláďat kočkodanů diadémových prvních šest měsíců ve volné přírodě. Ve své práci uvedli, že malá mláďata jsou poměrně samostatná a nebojí se opustit matku již v útlém věku. Proto by se dalo očekávat, že se brzy socializují s jedinci projevujícími alloparentální chování. Zjistili, že když byla mláďata dál od matky, většinou se vyhýbala blízkosti „allocarer“ a trávila většinu času s ostatními mláďaty (tyto interakce totiž zahrnovaly sociální hry). Čím víc se matka zdržovala poblíž mláděte, tím víc se dostaly ostatní dospělé i juvenilní samice do kontaktu s mládětem.

To by mohlo znamenat, že matky jsou primárně zodpovědné za začlenění se mláděte do společnosti dospělých samic a je pravděpodobné, že samice, se kterými se mládě stýkalo, byly samice preferované matkou (Nakamichi, 1996).

Förster a Cords (2005) tvrdí, že se o mláďata staraly zejména juvenilní samice (82–83 %) nejčastěji ve věku 2–5 měsíců. Alloparentální chování bylo skoro ve všech případech neagresivní. Jestliže by bylo alloparentální chování pouze vedlejší produkt náležité rodičovské péče, musely by se zapojit již zkušené samice. V této studii se však nuliparní samice staraly o mláďata daleko více než dospělé samice. Matky měly tendenci opouštět již starší mláďata, když byl na blízku nějaký „allocarer“, což naznačuje, že matky mohou profitovat, díky delšímu času na hledání potravy či na různé sociální interakce. Nejvíce však podporují hypotézu „učit se být matkou“.

### 3.6.1.5 Druh: makak červenolící *Macaca fuscata*

Makak červenolící obývá území Japonska a požívá ovoce, semena, ořechy, listy, květy, výhonky, pupeny a kůru. V menší míře požívá kořínky, trávu, byliny, houby, hmyz, kraby, pavouky, měkkýše, ryby a ptačí vejce (Mittermaier et al., 2013). Žije ve velkých smíšených sociálních skupinách (Soltis et al., 2001). Tento druh makaka utváří početné tlupy, kde může být 80 až 160 jedinců (Dixson, 2012). Sociální skupina je mnohosamco-samicová s několika samicemi, které zůstávají ve skupině a mají mezi sebou velmi přísnou matrilineární hierarchii. Samci starší 5 let odcházejí ze své rodné skupiny a přidávají se k jiné tlupě. Dcery nejvýše postavených samic dědí postavení po matce a předčí všechny samice v hierarchickém žebříčku (Mittermeier et al., 2013).

Samice dospívá cca v 3,5 letech a první mládě odchová asi o 2 roky později (Mittermeier et al., 2013). Průměrná doba březosti se pohybuje kolem 176 dní (Fujita et al., 2004). U dobře zaopatřené skupiny je interval mezi porody asi 19 měsíců, u ostatních i 2 a půl roku. Reprodukční období je vysoce sezónní a porody jsou soustředěné na jaro a léto (Mittermeier et al., 2013).

Samice makaků se velmi intenzivně zajímají o potomky ostatních samic, ale poskytují jen málo přímé alloparentální péče (Silk, 1999). Matky makaků jsou vysoce majetnické ke svým novorozencům. Alloparentální péče u samic není pozorována, dokud mládě není alespoň pár měsíců staré (McKenna, 1979).

Sociální interakce mladých japonských makaků zahrnuje: přijímanou alloparentální péči jako třeba držení či nošení mláděte (pozitivní alloparentální chování) (viz příloha č. 4), dotyky a prohlížení mláděte (neutrální alloparentální chování) a agresivitu (negativní alloparentální chování). Může dojít i k únosu mláděte (Schino et al., 1993). Mateřské obranné odezvy se projevují agresí vůči zainteresovanému jedinci a snaze pohlídat si svého potomka nebo ho získat zpět. Alloparentální chování se nejčastěji objevuje u juvenilních a subadultních samic bez mateřských zkušeností. Pozitivní alloparentální péči mláďata získávají především od příbuzných jedinců a vykazují vyšší úroveň neutrální alloparentální péče. Jejich zájem je matkami více tolerován, než je tomu u nepříbuzných jedinců (Schino et al., 2003).

Faktory, které utvářejí silnou přitažlivost k novorozeným mláďatům, může být u makaků kvůli získávání mateřských dovedností juvenilních samic, vedlejší produkt náležité mateřské péče

tzv. by-product nebo forma reprodukční konkurence mezi samicemi (u negativního chování) (Silk, 1999).

Schino et al., (1993) pozorovali případ únosu mláděte makaka červenolícího v zoologické zahradě v Římě (Bioparco di Roma). Matka uneseného mláděte byla 8 let stará níže postavená, multiparní (viz slovník) samice. Únoscem byla 4 roky stará vysoce postavená, mladá samice. Hypotéza reprodukční konkurence není podpořena. I když únosce zneužil nepříbuzné mládě, nezahrnovalo toto chování žádné agresivní prvky (zranění či kousání). Je možné, že pro mladou samici, by tento únos mohl znamenat výhodu, pokud jde o procvičení si mateřských dovedností, jelikož zacházela s mládětem poněkud neohrabaně a nešikovně. Podporují však hypotézu „by-product“. Mladá samice unesla cizí mládě pár dní po smrti vlastního potomka a projevovala mateřskou péči skoro po celou dobu.

Schnino et. al (2001) zkoumali změny chování ročních mlád'at makaka červenolícího k matce a ostatním členům skupiny v souvislosti s narozením sourozence. Subjektem této studie bylo 24 ročních mlád'at makaků červenolících umístěných se svou skupinou v zoologické zahradě v Římě (Bioparco di Roma). Po narození sourozence se kontakt s matkou a grooming u ročních mlád'at dramaticky snížil. Mlád'ata na tuto odezvu zareagovala dvojím velmi odlišným způsobem. Jedna skupina se domáhala o pozornost u známých jedinců ze skupiny a kompenzovalo si tak ztrátu matčiny péče hledáním dalších jedinců. Důsledkem bylo zvýšené přijímání alloparentální péče. Mládě neprojevovalo žádné známky deprese. Druhá skupina se s matčíným nezájmem nevyrovnalo a bylo v depresi. To bylo předpovězeno mírou kvality vztahu s matkou, ještě před narozením sourozence. Roční mlád'ata, která strávila větší množství času v kontaktu s matkou, měla menší pravděpodobnost, že se projeví deprese.

### **3.6.1.6 Druh: magot bezocasý *Macaca sylvanus***

Magot bezocasí je ohrožený druh primáta a je jedním z mála primátů, který žije mimo tropickou oblast a obývá hornaté části Maroka a Alžírsko v nadmořské výšce 400 až 2300 m. n. m (Majolo et al., 2013). Dále obývá nejjižnější část Španělska. Magot je nejstarší druh makaka a jedním z nejstarobylejších druhů opic Starého světa (Kummerli a Martin, 2008). Je to druh omnivorní a živí se listy, ovocem, oddenky, semeny, houbami, hmyzem a žaludy (Mittermaier et

al., 2013). Každá tlupa tvoří asi 18 až 88 členů (Dixson, 2012). Žijí v mnohosamco-samicové struktuře (Mittermaier et al., 2013), samice jsou striktně filopatrické a zůstávají v rodné skupině a platí zde matrilineární hierarchie. Část samců odchází a hledá si novou tlupu (Kuester a Paul, 1999).

Samice se páří s více samci a pohlavně dospívá ve 3,5 letech. První mládě má obvykle kolem 5. roku (Kümmerli a Martin, 2005). Březost trvá asi 165 dní. Samice rodí 1 mládě každý rok. Páření je sezónní a nezáleží na dominanci samic (Mittermaier et al., 2013).

Z tribusu Papionini má magot bezocasý nejvíce interaktivní vztahy mezi mládětem a ostatními členy skupiny (Kümmerli a Martin, 2008). U tohoto druhu se také samci podílejí na velmi intenzivní péči o mláďata (Chism, 2000). Alloparentální chování projevované u samců můžeme vidět u několika druhů primátů, ale na rozdíl od magota bezocasého, jde o péči vlastního potomstva (samci žijící v monogamních skupinách) (Ross a MacLarnon, 2000). Mláďata chovaná v lidské péči tráví s „allocarer“ až 20 % času, zejména se samci. Příbuznost zde nehraje roli (Mittermaier et al., 2013).

U tohoto druhu se vyskytují dva různé typy alloparentálního chování. První je dlouho trvající interakce mezi „allocarer“ a mládětem, která může trvat 20 minut a zahrnuje nošení, držení, grooming, hry, hlídání a obranu - tzv. dyadický typ. Druhý typ je krátkodobý a probíhá mezi dvěma allocarers a mládětem a je chvilkový - tzv. triadický typ. (Deag a Crook, 1971) (viz příloha č. 5).

Kümmerli a Martin (2008) provedli pozorování 46 jedinců magota bezocasého volně žijícího na Gibraltaru. Samci strávili mnohem více času s mláďaty než samice a juvenilní jedinci. Nejčastější u nich byl triadický typ (33,7 % samec – mládě - samec, 24,1 % matka - mládě - samice a 14,5 % matka – mládě - juvenilní jedinec). Tento typ alloparentálního chování se shoduje s názorem, že samci využívají mláďata k řízení vztahů s ostatními jedinci ve skupině. Například otcové mohou využít svého potomka k navazování přátelského vztahu s jiným samcem. To se projeví v dyadickém typu, kdy si mládě postaví mezi sebe a jiného samce. Samice byly v kontaktu velmi málo s jinými mláďaty v dyadickém typu. To se vymyká alloparentálnímu chování u jiných druhů makaků a paviánů a je také v kontrastu s hypotézou „by-product“.

Paul a Kuester (1996) zkoumali tři skupiny magotů bezocasých. V této studii zjistili, že nuliparní samice se mnohem častěji podílely na alloparentální péči, než tomu bylo u samic s mláďaty. To však nijak neovlivnilo přežití jejich prvních narozených mláďat. Samice se spíše zajímaly o mláďata blízké příbuzná. Důkazy této analýzy naznačují, že by samice mohly využívat mláďata jako strategický nástroj v průběhu formování aliance ve skupinách. Podporují hypotézu, že funkce alloparentálního chování se vyvinula jako neadaptivní „by-product“, jelikož alloparentálního chování se nejvíce zúčastnily samice, které v nedávné době ztratily svého potomka.

Small (1990) tvrdí, že se alloparentální chování vyskytuje ve všech věkových kategoriích a u obou pohlaví. Toto chování se jeví k mláďatům velmi přívětivě. Nejvíce rozumné vysvětlení pro tento typ chování může být to, že členové tlupy umožňují tímto chováním mláděti socializovat se ve skupině. Pomáhá to také samcům při navazování a udržení sociálního kontaktu s mládětem nebo s ostatními členy tlupy.

### **3.6.1.7 Druh: pavián babuin *Papio cynocephalus***

V nížinách východní a střední Afriky se vyskytuje pavián babuin na území Tanzanie, Malawi, na východě Zambie a na severu Mozambiku (Mittermaier et al., 2013). Je to druh omnivorní a potrava je velmi rozmanitá. Konzumují plody, semena, ovoce, různé hlízy, pryskyřici, hmyz, dokonce i malé antilopy, hlodavce, ptáky a plazi. Žijí v tlupě, kde se obvykle nachází 30 až 40 jedinců, i když mohou být v rozsahu od 8 po 300 jedinců. Pavián babuin žije v mnohosamco-samicové struktuře a dospělé samice mají tendenci zůstat ve stejné tlupě. Samci odcházejí během dospívání do jiných tlup a často opakovaně přecházejí do jiných skupin i když dospějí (Shorrocks a Bates, 2015).

Samice dospívají mezi 4. až 6. rokem života a první mládě odchovají mezi 5. až 9. rokem. Březost trvá asi 180 dní. Když je mládě 7 až 8 měsíců staré, matka jej příležitostně opouští a nechá jej na stromě, kde paviáni nocují. Stále jej však do 1 roku kojí (Altmann et al., 1981)

Samice paviánů se vytrvale pokoušejí dotýkat se, přitisknout, očichat a prohlédnout si mláďata ostatních samic. Mláďata však nedrží po dlouhou dobu, nenosí je a neposkytují

jakoukoli jinou péčí. Matky toto chování obecně tolerují, nikdy je však neinicují. Funkce těchto krátkých alloparentálních interakcí není moc známa (Silk et al., 2003). Alloparentální chování nemusí být vždy chápáno jako pečování o mládě. Únos a zneužívání mlád'at jedinci stejného druhu bylo pozorováno u několika druhů primátů (Clarke et al., 1998). Alloparentální chování u pavianů může být forma reprodukční konkurence. Samice projevující zájem o cizí mlád'ata může způsobovat matce stres nebo mohou mlád'atům přímo ubližovat (Silk et al., 2003). Matky se snaží omezit přístup k mlád'atům první 3 měsíce života, kdy je úmrtnost mlád'at nejvyšší (Altmann, 1980). V některých případech může být alloparentální chování samic velmi přívětivé, pečují o mlád'ata například čistěním srsti (viz příloha č. 6) a slouží jim jako nástroj pro náležitou mateřskou péči (Silk et al., 2003).

Kleindorfer a Wasser (2004) testovali hypotézu reprodukční konkurence, aby vysvětlili jeden z typů alloparentálního chování u dospělých samic (kromě matek mlád'at) ve vztahu k úmrtnosti mlád'at do 3 měsíců věku (v této studii jde o 25 %). Výsledky ukazují, že alloparentální chování samic bylo více negativní k níže postaveným mlád'atům než k těm, které byli na vyšším stupni hierarchického žebříčku. Dále se ukázalo, že příbuzní jedinci projevovali větší míru pozitivní alloparentální péče a nepříbuzní naopak více té negativní. Domnívají se, že negativní alloparentální péče nezpůsobovala přímo úmrtnost mlád'at. Pravděpodobně šlo o vysokou míru obtěžování, které mělo za následek snižování konkurenční schopnosti matek manipulovaného mláděte, díky zvýšenému fyziologickému stresu, narušení laktace a kratšího času na hledání potravy.

Četné sociální a ekologické faktory jako je například příbuzenství, velikost skupiny a riziko predace, může ovlivnit, jak matka zareaguje na podněty alloparentálního chování. Bentley-Conditt et al. (2001) se zaměřili na jeden z takovýchto faktorů a tím je dominantní postavení samice v hierarchii u poddruhu *papio cynocephalus cynocephalus*. Výsledky ukázaly, že zatímco mají samice poněkud větší pravděpodobnost uspět v alloparentální péči u mlád'at samic stejného nebo nižšího postavení v hierarchii, než jsou ony sami, tak níže postavené samice jsou schopny zabránit více než 3/4 pokusů o toto chování. Dále bylo zaznamenáno, že výše postavené samice neměly skoro žádný vliv na manipulaci s kojenci v prvním měsíce života.

Silk et al. (2003) naopak tvrdí, že přístup samic k mlád'atům ovlivňuje jak postavení samice v hierarchii, tak příbuznost s ostatními samicemi.



### 3.6.2 PODČELEĎ: HULMANI COLOBINAE

Nejintenzivnější přátelské vztahy mezi mláďaty a samicemi poskytující alloparentální péči se vyskytují u primátů Starého světa z podčeledi hulmanů Colobinae (Standford, 1992). Matky totiž přenechávají svého potomka ostatním samicím, které jej nosí a starají se o něj, a to i když se ten den narodilo (McKenna, 1979). Matky, které nechávají své potomky ostatním samicím, nejsou vůbec lhostejné, spíše se více soustředí na hledání potravy. Ostatní členové skupiny jsou velice tolerantní, takže mohou svého potomka dočasně svěřit ostatním jedincům (Hrdy, 2016). Mnoho druhů hulmanů jsou charakterizovány matrilineární sociální strukturou (McKenna, 1979) a samice žijí v jedné tlupě. Mají mezi sebou úzký příbuzenský vztah: jsou si navzájem matkami, babičkami, tetami, neteřemi, sestřenicemi, sestrami nebo dcerami (Smith, 2005).

Hulmani jsou zejména folivorní (viz slovník). Jejich potrava s relativně nízkou úrovní potravní konkurence, vede k poměrně uvolněným sociálním vztahům a nízké samičí agresi (Borries et al., 2011). Další důvod, proč matky hulmanů rádi uvítají pomoc s hlídáním potomků je ten, že kdykoliv jej chce vrátit zpět, nehrozí nebezpečí, že by jej zpět nedostala. Dominance samic v hierarchii u podčeledi hulmanů Colobinae určuje matku jako status prvořadý a má proto nejvýznamnější postavení. Hierarchie je flexibilní a pozice v ní se mohou s věkem měnit; nižší postavení zaujímají velmi mladé či velmi staré samice, zatímco vysoké jedinci v nejlepším reprodukčním věku. Od doby, co matky obdrží nejlepší pozici v hierarchickém žebříčku a jsou obklopeny blízkými příbuznými, není v podstatě žádný důvod obávat se, že by byl její potomek unesen nebo úmyslně zraněn jinou samicí (Smith, 2005).

#### 3.6.2.1 Druh: *Trachypithecus poliocephalus*

Hulman *Trachypithecus poliocephalus* je kriticky ohrožený druh z podčeledi Colobinae. Je to také endemit vyskytující se pouze v provincii Guangxi v jihozápadní Číně. Z posledních 800 jedinců žijících ve volné přírodě z něj dělá jednoho z nejohroženějších druhů primátů na světě (Yao et al., 2012). Je to druh folivorní. Největším procento potravy je tedy listí a zbytek výhonky, ovoce, květy a kůra (Mittermaier et al., 2013). Sociální systém je charakterizovaný jednosamcovou skupinou s několika samicemi a s přidruženými nedospělými jedinci. Samci opouštějí svou rodnou skupinu před pohlavním dospíváním a mohou utvářet malé skupiny

nereprodukujících se samců nebo žít soliterně. Zatímco samice často zůstávají ve skupinách po celou dobu života (Jin et al. 2009).

Dospívání u samic je kolem 3,5 – 4 roku a první páření nastává kolem 5. roku. Samice je březí 214 dní a rodí jedno mládě. Interval mezi porody je cca 18 až 28 měsíců a laktace trvá 17 až 20 měsíců. Samice odchová v průměru 2,5 mláděte za svůj život (Mittermaier et al., 2013).

Jin et al. (2015) zkoumali alloparentální chování u 15 mláďat po 3 měsíce v Guangxi, Jihovýchodní Číně. Alloparentální chování bylo zpozorováno již první den po narození mláděte. Mláďata strávila 20-30 % dne s jedinci poskytující alloparentální péči během prvního měsíce života. Čím bylo mládě starší, tím méně strávilo čas s „allocarer“. Míra alloparentálního chování se výrazně lišila v rozdílu pohlaví a věku allocarer. Juvenilní a subadultní samice pečovaly o mláďata mnohem víc než dospělé samice. U dospělých samců se toto chování neprojevovalo vůbec a u mladších samců jen zřídka (1 %). Dominantní postavení také nehrálo žádnou roli. Nejčastější forma alloparentálního chování bylo nošení a držení mláděte (75 %), jiné formy tohoto chování jako grooming či prohlížení mláděte skoro nebyly pozorovány.

Yao et al. (2012) zdokumentovali porod 3 samic žijících v jedné skupině. Během fáze před porodem neproběhla skoro žádná interakce mezi ostatními členy skupiny a rodičkami. Ukázal se však velmi intenzivní zájem o novorozence. 5 až 9 hodin po narození již samice projevovaly alloparentální chování a novorozené mládě držely v náručí. Během této dlouhodobé studie se zjistilo, že mladé primiparní (viz slovník) samice mají velmi dobré mateřské zkušenosti. To vychází ze značného množství alloparentálního chování, které se projevuje u mladých nezkušených samic.

Pan et al. (2014) učinili nahrávku s vysokým rozlišením porodu u tohoto druhu. Zjistili, že během porodu probíhá rozsáhlá sociální spolupráce a představuje jednoznačný případ nemateřské intervence u porodu u nehumánních primátů. Mládě se rodilo ve správné porodní pozici a matka nevykazovala žádné známky hledání pomoci od druhých. Aktivní asistence multiparních samic u porodu a následná manipulace s novorozeným mládětem nebyla reakce na potřeby zásahu ale spíše reakce na přítomnost mláděte (viz příloha č. 7).

Studie primátů a jiných savců ukázala, že se porodem mohou vyvolat neuroendokrinní změny, které působí na matku a její schopnost reagovat na mládě (Saltzman a Maestriperi,

2011). Je možné, že se během několika hodin před porodem zvýšila pohotovost u multiparních samic reagovat na mládě. To dokazuje, že je to určitá forma alloparentálního chování již během porodu (Pan et al, 2014).

### **3.6.2.2 Druh: hulman chocholatý *Trachypithecus pileatus***

Hulman chocholatý je rozšířen na severovýchodě Indie. Obývá deštné pralesy v Bhutanu, Bangladéši, severozápadním Myanmaru a na malém území v Tibetu (Choudhury, 2014). Stejně jako u ostatních hulmanů je i tento druh folivorní. Kromě mladých a zralých listů se také živí květy, ovocem, semeny a housenkami tvořící 1 % potravy (Solanki et al., 2008). Žije v jednosamcových skupinách v průměru se 7 členy (2 až 14 jedinci). Samci také mohou žít pospolu v malých tlupách nebo soliterně. Jak samci, tak i samice mohou tyto skupiny opouštět (Mittermaier et al., 2013).

Samice hulmana chocholatého je březí asi 200 dní a doba páření nastává nejčastěji v listopadu. Interval mezi porody trvá 23 měsíců (Solanki et al., 2007)

Alloparentální chování se u hulmana chocholatého objevuje u dospělých samic. Nuliparní samice mohou zřídka pečovat o novorozená mláďata. Dospělé cizí samice nosí novorozené mládě během prvních tří měsíců po narození (Mittermaier et al., 2013).

Kumar et al. (2005) provedli dlouhodobé pozorování u hulmana chocholatého po dobu 21 měsíců. zaznamenali 17 porodů a z toho 2 proběhly přes den. Alloparentální chování bylo pozorováno již 3 hodiny po porodu. Tři dospělé samice strávily s novorozeným mládětem asi 21 minut v den porodu (9,2 % dne s cizí samicí). Subadultní samice se také pokoušely dostat k mláděti, ale matka to v den narození nedovolila. Následujících 15 dní se alloparentální péče zvýšila na 25 % stráveného dne s cizí samicí. Od druhého měsíce věku mláděte se alloparentální chování postupně snižovalo a od osmého měsíce již nebylo pozorováno.

Proces nezávislosti mláděte začínal od 6. – 8. měsíce. Ve 12. měsíci strávilo mládě pouze 18 % času s matkou. Roční mládě tráví 80 % času bez matky (Kumar a Solanski, 2014).

U ostatních druhů hulmanů se alloparentální chování objevilo po 6 hodinách po porodu asi na 8 min. u hulmana posvátného *Presbytis entelus* (Agoramoorthy, 1992) a 5-9 hodin po porodu u *Trachypithecus poliocephalus* (Yao et al., 2012).

Stanford (1992) tvrdí, že teorie sobeckého alloparentálního chování u hulmana chocholatého neplatí. Nuliparní subadultní samice se alloparentální péče téměř nezúčastnily, protože dospělé samice byly primárními „allocarers“ a mláďata s nimi strávila nejvíce času. Spíše jde o altruistické chování. Když „allocare“ pečuje o potomka, matky hulmanů tráví čas na hledání potravy.

Dospělé samice, které prokazují nejvyšší stupeň alloparentálního chování se také objevuje u druhu hulmana nilgírského *Trachypithecus Johnii*. Přitažlivost nově narozených mláďat a následná péče o ně dospělou samicí, může být odrazem obecného zájmu o mláďata, jako vedlejší produkt dobrého mateřství (Bădescu et al., 2015).

### **3.6.2.3 Druh: langur Bietův *Rhinopithecus bieti***

Langur Bietův patří mezi ohrožené asijské primáty. Je endemitem jihozápadní Číny a jihovýchodního Tibetu, vyskytující se ve vysokohorských lesích v nadmořské výšce 3000 až 4400 metrů (Long et al., 1994). Potrava se skládá hlavně z listů a lišejníků, dále pak ovoce, kůry, bobulí, ořechů, mechů a semen (Mittermaier et al., 2013). Langur Bietův žije ve velmi složité sociální struktuře. Mnohosamco-samicová struktura může být dále rozdělena do mnoho jednosamcových sociálních struktur (Baoping et al., 2012). Mohou se objevit i skupinky pouze se samci. Tlupa může čítat 175 i více jedinců (Kirkpatrick et al., 1998).

Ve 4 až 5 letech jsou samice pohlavně dospělé. Samice rodí jedno mládě po 189–198 dní březosti (Mittermaier et al., 2013). Porody probíhají synchronně od února do dubna (Huang et al., 2012). Interval mezi porody jsou 2 až 2.5 roku. Záleží, zda byl novorozený potomek do půl roku mrtev. Mortalita mláďat dosahuje až 60 % u volně žijících jedinců (Cui et al., 2006).

Alloparentální chování se nejvíce projevuje u dospělých samic a zahrnuje přenášení či držení mláděte a grooming v rámci jednosamcové skupiny (Ding et al., 2013). Dospělí samci se

taktéž podílejí na péči o mládě. Jsou velmi tolerantní a chrání mláďata před potencionálními predátory nebo cizími dospělými samci (Xiang et al., 2009).

Ding et al. (2013) pozorovali skupinu langura Bietova, kde se narodilo 14 mláďat od března do května roku 2012. Jeden porod byl v denní dobu a byl zpozorován celý od začátku až do konce. U porodu byla přítomna multiparní samice. Jakmile se objevila hlava mláděte, multiparní samice oběma rukama vytáhla mládě z porodního kanálu a odstranila membránu během 30 sekund. Matka si poté převzala mládě, přerušila pupeční šňůru a rychle požila placentu. Během tohoto procesu multiparní samice nijak matku nevyrušovala. Příležitostně se snažila dotknout či chytit nohu mláděte.

Tyto sociální vazby během porodu mohou mít výhody v evoluci. Multiparní samice snižuje úmrtnost novorozenců. Mezi rodící a asistující samicí existuje potencionální pokrevní linie, a proto z tohoto zákroku všichni profitují. Mohla by se uplatňovat teorie inkluzivního fitness (Turner et al., 2010).

Baoping et al. (2012) zdokumentovali jednu z forem alloparentálního chování tzv. allonursing u tohoto druhu. Mládě se náhodně oddělilo od své matky a zůstalo v jiné jednosamcové skupině, stejné tlupy. Tato skupina sestávala z jednoho dospělého samce, dvou dospělých samic (obě v laktaci), jedné subadultní samice, dvou juvenilních jedinců a dvou mláďat. Jedna ze dvou dospělých samic cizí mládě nakojila a staral se o něj. Vůdčí samec byl k cizímu mláděti velmi tolerantní. Je možné, že se kojením spustila sekrece hormonů, jako je oxytocin a prolaktin, které usnadnily dočasnou vazbu mezi matkou a cizím osamocným mládětem (viz příloha č. 8).

Allonursing je kojení cizího mláděte a předpokládá se, že tato forma alloparentálního chování se vyvinula díky výhodám kin selekce nebo recipročního altruismu (MacLeod et Lukas, 2014).

## 3.7 ALLOPARENTÁLNÍ PÉČE U PRIMÁTŮ NOVÉHO SVĚTA

### 3.7.1 PODČELEĎ: KOSMANI CALLITRICHINAE

Kosmani sdílejí několik unikátních vlastností. Patří mezi ně rození dvojčat (kromě rodu kalimiko *Callimico*), malá velikost těla, velké hmotnostní rozdíly mezi matkou a mládětem, poporodní estrus a rozsáhlé alloparentální chování (Díaz-Muñoz, 2016). Tito neotropičtí primáti mají různé sociální systémy. Vyskytuje se u nich monogamie, polyandrie i polygynie (viz slovník). Nejčastější sociální systém, který se vyskytuje u této podčeledi, jsou rodinné skupiny s jedním monogamním rozmnožujícím se párem (Dunbar, 1995). Alloparentální péče u kosmanů a tamarinů dosahuje nejvyšší úrovně. Všichni členové skupiny, zahrnující otce mláděte i starší sourozence, poskytují kooperativní péči a pomáhají vychovávat potomstvo dominantního páru (Tardif, 1997).

Všichni dospělí členové skupiny, kromě nošení a ochrany mláďat, pravidelně zajišťují mláděti tuhou potravu tzv. provisioning během odstavu a také po něm (Brown et al., 2005), zatímco u mnoha jiných primátů dostává mládě tuhou potravu pouze od své matky (Brown et al., 2004). Samice kosmanů a tamarinů jsou velice drobné a váží 100 až 700 gramů, ale jsou nejplodnější ze všech primátů (Tardif, 1997). Běžně rodí dvojčata, příležitostně tři nebo i více mláďat. U vyšších primátů je to velmi neobvyklé. Rození dvojčat je spojené s malou velikostí těla, velmi kvalitními potravinovými zdroji a vysoce projevovaným alloparentálním chováním otců a ostatních členů skupiny (Fernandez-Duque et al., 2012). Nosit dvě mláďata a poskytovat mléko pro oba potomky je enormně nákladné na energii, proto je pro matku velmi důležité, aby se ostatní jedinci zapojovali do alloparentální péče (Smith, 2005). Nošení mláďat má několik funkcí. Poskytuje mláděti transport k místům, kde se nachází zdroj potravy, nebo kde jedinci tráví noc. Také poskytuje ochranu před predátory nebo zajišťuje termoregulaci tělesným kontaktem (Achenbach a Snowdon, 2002) (viz příloha č. 10).

#### 3.7.1.1 Druh: kosman bělovousý *Callithrix jacchus*

Kosman bělovousý pochází z Jižní Ameriky a obývá severovýchodní Brazílii. Živí se mízou stromů, ovocem, hmyzem i listím (Mittermaier et al., 2013). Velikost skupiny se pohybuje od 3 do 13 členů (Dixon, 2012). Mláďata kosmana bělovouseho jsou vychovávána ve složitých

rodinných skupinách, kde se většina členů účastní alloparentální péče (Schradin et Anzenberger, 2001).

Pohlavní dospělosti jedinci dosahují před 1. rokem života a první mláďata samice odchovává v roce a půl. Březost trvá 143 až 144 dní. Samice kosmanů mají poporodní ovulaci, která vede k zabřeznutí a úspěšnému porodu. Interval mezi porody je v rozmezí 154 až 162 dní (Tardif et al., 2003). Samice v početnějších skupinách mají lepší vyhlídky na přežití mláděte a kratší intervaly mezi porody. Je to dáno velkou měrou helperů (viz slovník), kteří se starají o mláďata, poskytují jim potravu a snižují tak zátěž reprodukcující se samici. Ve většině případů je v tlupě pouze 1 dominantní samice, která se páří s dominantním samcem. Mláďata jsou nošena 8 až 10 týdnů a ve 12 až 16 týdnech jsou již pohybově nezávislá (Mittermaier et al., 2013).

Schradin a Anzenberger (2001) zkoumali náklady, které přináší alloparentání chování (zde nošení mláďat) u kosmana bělovousého. Shromáždili data 2 týdny před porodem a 3 týdny po porodu mláděte. Každému jednotlivci ve skupině změřili vzdálenosti jednotlivých skoků, nezbytné pro některé činnosti jako je hledání potravy či vyhýbání se predátorovi. Nejprve změřili skoky před porodem, kdy členové skupiny neměli žádnou zátěž a následně skoky s mláďaty nošených na zádech. Hmotnost obou dvojčat, která dosahuje 65 gramů, snížila schopnost skoku v průměru o 17 %. Náklady tohoto chování jsou velmi vysoké, proto se očekává, že výhody musejí být ještě vyšší.

Předpokládá se, že jedinec starající se o kojence, tzv. helper, (především starší sourozenec), zvyšuje prostřednictvím alloparentální péče reprodukční úspěch svých rodičů a tím i jeho inkluzivní fitness (Garber, 1997). Také opakované příležitosti zapojování se do péče o mláďata, mohou být důležité pro úspěšnou výchovu vlastních potomků (Tardif, 1997). Helepti také pomáhají s obranou teritoria a snižují tím náklady na obranu rozmnožujícího se páru (Lazaro-Perea, 2001). Mitani a Watts (1997) zjistili, že aloparentální péče u kosmanovitých a jiných druhů, kde je toto chování rozsáhlejší, pozitivně koreluje s rychlým vývojem mláděte.

Zahed et al. (2008) zkoumali různě veliké rodinné skupiny kosmanů bělovousých. Tyto rodiny byly umístěny do předem připravených ubikací. Čas strávený nošením mláďat, se individuálně lišil. Matky nosily mláďata v průměru více první týden po porodu 53,13 % než v druhém týdnu 40,53 %. U otců se péče během prvních dvou týdnů příliš neměnila a v průměru

strávili 28,33 % času s mládřaty. Starší sourozenci se o potomky starali značně víc druhý týden 34,5 % než první týden 18,21 %. Nebyl zjištěn žádný vztah mezi velikostí rodiny a mírou péče otců během prvních dvou týdnů.

Předchozí zkušenost s alloparentální péčí a vystavování novorozenců v rodinné skupině žijících jedinců, ovlivňuje samce kosmanů reagovat na smyslové podněty novorozenců (Zahed et al., 2008).

Barbosa a Mota (2013) zkoumaly alloparentální chování u samců a jejich schopnost reagovat na novorozená mládřata. Alloparentální reakce na novorozená mládřata se objevila u již zkušených samců po vystavení mláděte. Nicméně po opakovaném vystavování mládřat se zapojili i samci nezkušení. Když byl znemožněn fyzický kontakt samců s mládřaty, zvýšil se aktivní pohyb samců a také se u nich zvýšila hladina kortizolu. To poukazuje na zvýšení stresu u dospělých samců způsobeným zamezením kontaktu s mládřaty.

Mota a Sousa (2000) zjišťovali hladinu prolaktinu v krvi jedinců poskytující alloparentální péči. Objektem byly 3 skupiny kosmana bělovousého chovaných v lidské péči. Alloparentální chování bylo zaznamenáno ihned po porodu. Po dobu 8 týdnů před porodem a po porodu, byly odebírány vzorky krve od otců a helperů (subadultních samců) a následně byla provedena analýza hladiny prolaktinu v krvi. Po období porodu byli jedinci rozděleni do dvou skupin, a to na jedince nosící mládřata a na ty, kteří je nenosí. U otců i helperů, kteří mládě nosili, byla nalezena větší hladina prolaktinu v krvi.

Tato zjištění naznačují, že větší hladina tohoto hormonu v krvi je produkována v závislosti na fyzickém kontaktu a může být asociována s nošením mláděte. Produkce prolaktinu může také souviset s učením mateřských dovedností u neotropických primátů. Díky tomu je prolaktin neodmyslitelnou součástí rodičovské péče a alloparentálního chování u těchto druhů (Mota et al., 2006).

### **3.7.1.2 Druh: tamarín pinčí *Saguinus oedipus***

Tamarín pinčí je kriticky ohrožený druh primáta a žije pouze na severozápadě Kolumbie, kde mu hrozí vyhubení v důsledku odlesňování a ilegálnímu obchodu (Savage et al., 2016). Živí



se ovocem, listím, pupeny, nektarem, hmyzem, žábami a ještěrkami (Mittermaier et al., 2013). Tamarín pinčí žije v rodinných skupinách, kde se obvykle nachází 3 až 13 členů (Neyman, 1978). V takto utvářených skupinách je jedna dominantní reprodukční samice. Ostatní samice neovulují a jsou neplodné do té doby, než skupinu opustí (Savage et al., 1997).

Samice je pohlavně dospělá již v prvním roce života. Březost na rozdíl od jiných tamarínů je poměrně dlouhá a trvá 183 dní (Mittermaier et al., 2013). Interval mezi porody u samic je v průměru 48 týdnů. Samice ovulují již 19. den po porodu (Savage et al., 1997) a zabřeznout může znovu již 4-5 týden po porodu (Mittermaier et al., 2013).

Otcové mládřat jsou primárními pečovateli a nosí mládřata od prvního dne narození. S postupem věku mláděte se péče snižuje (Zahed et al., 2010). Alloparentální péče je u tamarínů velmi nákladná, protože samci musí obstarávat pro mládřata potravu (viz příloha č. 11) a nosit je, přestože jsou značně těžká. Nošení mládřat může způsobit zkrácení času na hledání potravy a následně krmení (Tardif, 1994). Menší energetický příjem pak vede ke ztrátě tělesné hmotnosti u samců (Sanchez et al., 1999).

Sanchez et al. (1999) studovali náklady alloparentálního chování u 5 rodin tamarína pinčího chovaných v lidské péči v průběhu prvních 9 týdnů po narození mládřat. Jako měřítko nákladů použili ztrátu hmotnosti každého jedince po určité době, kdy se starali o mládřata. Zjistili, že v průběhu 5. týdne ztráta tělesné hmotnosti nepřesahovala 11,3 % celkové váhy u subadultních samců a 9,1 % u otců. Průměrná ztráta tělesné hmotnosti byla u otců 7 % a u ostatních samců 2 %. Nošení mládřat je energeticky nákladné, a to i v zajetí chovaných tamarínů. Samice se starají o mládřata kratší dobu než otcové.

Zahed et al. (2010) provedli dlouhodobý výzkum, který zahrnoval 11 let pozorování tamarína pinčího v souvislosti s nošením mláděte ihned po narození. Mateřská péče dosahovala nejvyšší úrovně během prvních dvou týdnů, avšak individuálně se velmi lišila (0-100 %). Otec se nejvíce staral 3 dny po porodu mláděte (96.1 %). Starší sourozenci se nejvíce starali mezi 3 až 6 týdnem. Samčí sourozenci se nejvíce starali ve 4. týdnu (20.6 %) a samičí sourozenci v 6. týdnu (10.2 %). Subadultní samci nejvíce nosili mládřata v 6. týdnu (48.7 %) a také pokračovali v 8. týdnu (31.4 %), kdy ostatní členové rodiny snížili péči na méně než 10 %. Nošení mláděte nereprodukujícími se jedinci záviselo na věku každého jednotlivce. Během 12 týdnů se dospělí

samci starali o mládě z 23.9 %, subadultní samci z 18,7 % a juvenilní samci z 4.4 %. Dospělé samice se staraly z 9,5 %, subadultní samice z 11.1 % a juvenilní samice z 4.1 %.

Ziegler (2000) měřil hladinu prolaktinu u dvou druhů primátů z podčeledi kosmanovitých Callitrichinae: kosmana bělovousého *Callithrix jacchus* a tamarína pinčího *Saguinus oedipus*. Nereprodukcující se členové skupiny měli zvýšenou hladinu prolaktinu, jako je tomu u matky. Nejstarší synové v rodině tamarína pinčího měli zvýšenou hladinu prolaktinu během dvou týdnů po porodu mláděte. Tento hormon tudíž souvisí s alloparentální péčí u samců.

### **3.7.2 PODČELEĎ: MALPY CEBINAE**

#### **3.7.2.1 Druh: malpa kapucínská *Cebus Capucinus***

Malpa kapucínská je jediný druh z podčeledi malpy Cebinae, která obývá střední Ameriku. Vyskytuje se na severu Honduras, Nikarague, Costa Rice, Panamě a podél pobřeží Kolumbie a Ekvádoru (Fragaszy et. al., 2004). Tito primáti tráví většinu času na stromech a živí se hlavně hmyzem, ovocem, květy a semeny (McCabe a Fedigan, 2007). V tlupě se vyskytuje 6 až 24 jedinců (Mittermaier et al., 2013). Samci odcházejí ze svého rodného místa průměrně ve svých 4 letech, ale je zaznamenáno, že mohou odejít již ve 20. měsíci života (Sheller et al., 2009). Samice jsou filopatické a zůstávají ve své rodné skupině. Samice dědí po své matce hierarchické postavení v tlupě (Bergstrom a Fedigan, 2010).

Samice malpy kapucínské rodí vždy jedno mládě každé dva roky. Březost trvá 157 až 167 dní. Porody mohou nastat v jakémkoli měsíci v roce, ale nejvíce jich je od prosince do dubna (Mittermaier et al., 2013).

Nejčastější alloparentální chování u malpy kapucínské zahrnuje kontrolu mláděte, grooming, dotýkání či přitisknutí mláděte (viz příloha č. 12). Hrubé zacházení s mláděty ze strany cizí samice je velmi ojedinělé a únos nebyl nikdy pozorován. Matky jsou shovívavé a nemají problém s navrácením mláděte zpět (Manson, 1999).

U tohoto druhu se také vyskytuje poměrně ve velké míře allonursing, což je vysoce kooperativní chování, které přispívá k lepší kondici mláděte (Sargeant et al., 2015). U jiného druhu malpy hnědé *Cebus apella* jsou mláďata využívána jako komodita na trhu. Cizí samice

jsou velmi přitahovány k mládřatům a výměnou za grooming, jim matky dovolí, aby se mohly starat o její mládřata (Tiddi et al., 2010).

Manson (1999) provedl studii deseti mládřat malpy kapucínské ve věku narození do 90 dní. Alloparentální péče představovala z 48 % kontrolu mláděte, z 37 % přitisknutí mláděte, z 36 % grooming a z 35 % dotyky. Nepodporuje hypotézu procvičování si mateřství, protože alloparentálního chování se účastnily více dospělé samice s mládřaty než samice nuliparní. Také nepodporuje hypotézu reprodukční konkurence, jelikož nebylo zaznamenáno žádné agresivní chování vůči mláděti ani matce. Byl pozorován pouze jeden případ, kdy bylo mládě strženo z matčiných zad cizí samicí, ale během minuty se opět vrátilo k matce. Naopak podporuje hypotézu by-product, jelikož se do péče zapojovaly více starší samice s již vytvořenými zkušenostmi.

Sargeant et al. (2015) pozorovali skupinu 21 mládřat malpy kapucínské od věku narození po 17 měsíců. Zaměřili se na kojení mláděte cizí samicí tzv allonursing a za úspěšný ho považovali tehdy, kdy mládě sálo z bradavky déle než 10 sekund. Všechny pozorované samice se účastnily allonursingu. Nebyl zjištěn žádný vliv postavení samice ve skupině ani pohlaví mláděte na nakojení od cizí samice. Z 93.1 % byla mládřata nakojena od dospělých samic a ze 70 % byly v laktaci. Nuliparní samice se zapojily jen velmi málo. To je v rozporu s hypotézou „učit se být matkou“. Naopak podporují hypotézu inkluzivního fitness, jelikož se do allonursingu zapojovaly mnohem více a po delší dobu příbuzné samice matek než samice nepříbuzné. To se neshoduje s jinými studiemi, kde příbuzenské vazby v allonursingu malp nehrají roli (Manson, 1999) či u malpy černé *Cebus nigritus* (Baldovino a Di Bitetti, 2007).

Existuje několik teorií, proč samice v laktaci kojí mládě, které není její vlastní. Samice může kojit mládě proto, aby se zbavila přebytečného mléka, který její potomek nevypil. Samice si také mohou kojení oplácet mezi sebou, nebo kojí mládřata příbuzná, aby zvýšila jejich vitalitu (Roulin, 2002). Mládřata malpy kapucínské jsou často daleko od své matky, která si hledá potravu, a to i v prvních měsících života mláděte. Je pro ně tedy velmi obtížné matku vyhledat, když potřebují nakojit. Z tohoto důvodu by pro mládě mohlo být velkou výhodou být na blízku samicí v laktaci, která je ochotna jej nakojit (Perry, 1996). Allonursing však nemusí souviset s poskytováním mléka cizímu mláděti, ale může souviset se sociálními funkcemi. Kojení výše

postavených mlád'at, může níže postavené samici zajistit přátelské vztahy s dominantní samicí (Baldovino a Di Bitetti, 2007).

### 3.8 VLIV ALLOPARENTÁLNÍ PÉČE NA VÝVOJ MLÁDĚTE

Alloparentální péče u nehumánních primátů pozitivně souvisí s postnatálním tempem růstu mláděte. Tato péče navíc, může urychlit rozvoj nezávislosti mláděte, což samici umožňuje rychleji obnovit cyklus a zapojit se do reprodukce mnohem dříve (Förster a Cords, 2005). Chism (2000) usuzuje, že časná alloparentální péče, kterou lze pozorovat u kočkodanů, je spojena s vyšší rychlostí vývoje mláděte a krátkými intervaly mezi porody. Časná alloparentální péče u makaků a pavíánů chybí, takže vývoj mláděte trvá delší dobu.

Mláďata také mohou profitovat z alloparentální péče tehdy, pokud je cizí samice ochotna je nakojit (Packer et al., 1992). Předpokládá se, že tento typ alloparentální péče – allonursing, se vyvinul díky výhodám kin selekce nebo recipročního altruismu a měl by se vyskytovat u příbuzných jedinců (MacLeod a Lukas, 2014). Když matka potřebuje nabrat více energie a je při hledání potravy daleko od mláděte, allonursing je velmi důležitý proto, aby mládě nehladovělo (Perry, 1996). Jestliže mláděti hrozí nebezpečí a jeho matka je daleko z dosahu, pak mohou ostatní členové skupiny pomoci cizímu mláděti ochranou (Whitehead, 1996). Ochranu před predátory a jinými jedinci stejného druhu zajišťují povětšinou samci (Whitten, 1987).

Alloparentální péče také zajišťuje dostatek potravy. Například u kosmanovitých obstarávají mláděti tuhou potravu hlavně samci před odstavem i po něm (Brown et al., 2005).

Alloparentální chování se může rozšířit i na skutečné osvojení potomka a dochází tak k adopci, zejména v nepřítomnosti jednoho nebo obou rodičů mláděte. V tomto případě role "pěstouna" nabízí exkluzivní péči o cizího potomka a možnost vyvíjet se do dospělého jedince (Riedman, 1987). Adopce byla několikrát popsána například u druhu vřešťana rezavého *Alouatta seniculus* (Agoramoorthy a Rudran, 1992), šimpanze *Pan troglodytes* (Hobaiter et al., 2014; Wroblewski, 2008) nebo u malpy pruhohřbeté *Cebus libidinosus*, která adoptovala mládě jiného druhu kosmana bělovousého *Callithrix jacchus* (Izar et al., 2006) a u mnoho dalších.

## 4 DISKUZE

### 4.1 DISKUZE K HYPOTÉZE INKLUZIVNÍHO FITNESS

Alloparentální chování se u primátů vyvíjelo několik velmi dlouho. Je tedy pravděpodobné že tato služba poskytuje mnohé zisky, které převažují nad náklady. Proč jsou matky ochotné dovolit jiným jedincům, aby se starali o její mládě? Mnoho autorů se přiklání k hypotéze inkluzivního fitness, představenou Hamiltonem roku 1964, který uvádí, že jedinec pomáhá příbuznému jedinci k reprodukčnímu úspěchu právě proto, že společně sdílejí velké procento genů. Ross a MacLarnon (2000) a také Lukas a Clutton-Brock (2012) uvádějí, že alloparentální chování se vyvíjelo právě u těch druhů primátů, kde jsou jedinci mezi sebou příbuzní. Ding et al. (2013) pozoroval porod langura Bietova, kde zkušená samice pomohla vytáhnout mládě z porodního kanálu mladší samici. Turner et al., 2010 tvrdí, že tyto zásahy u porodů se vyvíjely díky výhodám inkluzivního fitness a snižují tak úmrtnost novorozenců. Pan et al. (2014) zase pozoroval intervenci porodu u *Trachypithecus poliocephalus*. Tento autor se však domnívá, že zásah byl pouze v důsledku přítomnosti rodičů se mláděte a potřeby zasáhnout, jako výsledek hypotézy by-product. Garber (1997) tvrdí, že u kosmana bělovousého se uplatňuje teorie inkluzivního fitness, jelikož kosmani žijí v menších rodinných skupinách, kde starší sourozenci pečují o novorozená mláďata, a to i přes to, že náklady spojené s nošením mláďat jsou veliké (Schradin et Anzenberger, 2001). Sargeant et al. (2015) podporují tuto hypotézu, díky svému pozorování u malpy kapucínské, jelikož do allonursingu se zapojovaly mnohem více samice příbuzné než nepříbuzné. To je v rozporu s jinými autory (Manson, 1999) či (Baldovino a Di Bitetti, 2007), u nichž příbuzenství nehrálo roli. Baldovino a Di Bitetti (2007) se totiž domnívá, že allonursing nemusí souviset s poskytováním mléka, ale s možností získat si přízeň výše postavené samice.

### 4.2 DISKUZE K HYPOTÉZE RECIPROČNÍHO ALTRUISMU

Zcela jiné důvody lze popsat u druhů, kde alloparentální péče probíhá mezi nepříbuznými jedinci. Podle Trivers (1971), který představil termín reciproční altruismus se formulovala další hypotéza. Dle Triverse (1971), pomáhá nepříbuzný jedinec druhému právě proto, že mu v budoucnu tuto službu oplátí. To by se mohlo uplňovat tehdy, kdy reprodukční období probíhá sezónně a matky potřebují dostatek živin na další reprodukční období. Fairbanks (1990)

porozovala kočkodany zelené, u kterých je alloparentální péče pozorována již během prvních dnů života mláděte. Nejvíce se alloparentální péče zúčastnily nuliparní samice. Právě u tohoto druhu se vyskytuje silná sezónní reprodukce (Weingrill et al., 2011). Pro matku musí být tedy velmi důležité, načerpat energii i přes riziko, že mladé, nezkušené samice by mohly nechtěně zranit novorozené mládě. Několik autorů uvádí, že mládě může sloužit jako „komodita“ na trhu. Nuliparní samice si zajistí přístup k mláděti, díky poskytnutí groomingu matce (Henzi a Barrett 2002; Frank a Silk 2009; Tiddi et al. 2010; Fruteau et al. 2011). Toto chování probíhá mezi jedinci nepříbuznými a mladé samice by si tak mohly zajistit přátelství s výše postavenými samicemi nebo si osvojit mateřské dovednosti.

### **4.3 DISKUZE K HYPOTÉZE „UČIT SE BÝT MATKOU“**

Z několika pozorování vyplývá, že samice, které ještě neměly potomka, jsou velmi dychtivé a často přitahované k cizímu mláděti. Tyto závěry jsou v souladu s tvrzeními, které uvádějí, že mladé nuliparní samice si alloparentálním chováním procvičují mateřské dovednosti. Toto tvrzení je v souladu se závěry mnoha autorů (Schino et al. 1993; Tardif 1997; Silk 1999; Förster a Cords 2005; Jin et al. 2015). Tardif, 1997 prokázal, že u kosmanovitých pomáhá procvičování si mateřství snižovat úmrtnost novorozených mlád'at. Paul a Kuester (1996) u pozorování magota beocasého ale tuto domnětku popírá a tvrdí, že se to nijak neodrazilo na odchovu mlád'at primiparních samic. Zahed et al. (2008) tvrdí, že u kosmanovitých je předešlá alloparentální péče důležitá nejen k vytvoření si zkušeností, ale samcům pomáhá vnímat různé stimuly a potřeby mlád'at. Samci se totiž u kosmanů a tamarinů nejvíce starají o nově narozená mlád'ata. Alloparentální péče je velmi důležitá, protože se u těchto druhů rodí obvykle dvojčata dvakrát ročně. Náklady pro matku by byly obrovské. Yao et al. (2012) pozorovali, že samice druhu *Trachypithecus poliocephalus* měly velmi dobré zkušenosti při prvním odchovu mlád'at, což nasvědčuje tomu, že u tohoto druhu se alloparentální péče vyskytuje zejména mezi nuliparními samicemi. U ostatních druhů hulmanů ale péči poskytují hlavně dospělé samice a mladým samicím není povoleno starat se o mlád'ata alespoň pár dní po porodu (Kumar et al. 2005, Bădescu et al. 2015, Ding et al., 2013). Je pravděpodobné, že nechtějí riskovat zranění a svěřit nově narozené mládě do nešikovných rukou mladých jedinců.

#### **4.4 DISKUZE K HYPOTÉZE REPRODUKČNÍ KONKURENCE**

Tyto časné interakce s mládětem, které lze vidět u hulmanů a kosmanovitých, se liší od makaků a paviánů. McKenna, 1979 tvrdí, že by to mohlo být způsobené jinou potravní ekologií. Dostatek potravy by nemusel vyvolávat napjaté vztahy uvnitř skupiny. U paviánů a makaků může být alloparentální péče chápána jako reprodukční konkurence (Schino et al., 1993, Silk et al., 2003.). Silk et al. (2003) tvrdí že přístup k mláděti ovlivňuje postavení samice v hierarchii i příbuznost. Dominantní samice tak může záměrně škodit novorozenému mláděti níže postavené samici. Kleindorfer a Wasser (2004) pozorovali paviány Babuiny, kde se taktéž projevovala negativní alloparentální péče a poměrně vysoká úmrtnost mláďat s tím spojená. Bentley-Condit a al. (2001) však tvrdí, že na dominanci nezáleží a vysoko postavené samice se nedostanou k potomkům minimálně do jednoho měsíce života. Schino et al. (1993) zaznamenal únos u makaka červenolícího. Nepodporuje však hypotézu reprodukční konkurence, jelikož zacházení s mládětem nezahrnovalo žádné agresivní prvky. Mohlo jít pouze o procvičování si mateřských dovedností. Naprosto se od tohoto chování odlišuje magot bezocasý, který má velmi vřelé vztahy s mládětem (Chism, 2000). Kümmerli a Martin (2008) zjistili, že samci projevují nejvíce alloparentální péče ještě s dalším samcem v tzv. triadickém typu. Kümmerli a Martin (2008) a Small (1990) se shodují, že by toto chování mělo umožnit samcům řídit vztahy uvnitř skupiny a mládě by mělo sloužit jako nástroj k navazování přátelství mezi samci.

#### **4.5 DISKUZE K HYPOTÉZE „BY-PRODUCT“**

Mladé samice vyhledávají kontakt kvůli procvičení si mateřských dovedností. Proč se však dospělé samice zajímají a pečují o cizí potomky? Mnoho autorů se shoduje na hypotéze by-product, která říká, že dospělé samice by se měly všeobecně zajímat o mláďata jako důkaz dobrého mateřství (Quiatt, 1979). Silk (1999) i Schino et al., (1993) se u makaka červeného na tuto hypotézu shodují. Kümmerli a Martin (2008) tvrdí, že u magota bezocasého toto tvrzení neplatí, protože samci projevují nejvíce alloparentální péče. Zatímco Paul a Kuester (1996) uplatňuje tuto hypotézu u magota bezocasého, jelikož samice, které ztratily potomka, se náležitě staraly o cizí. Dále pozorování Manson (1999) a Sargeant et al. (2015) u malpy kapucínské jsou v souladu s touto hypotézou, protože do alloparentální péče se zapojovaly starší samice s již vytvořenými zkušenostmi.



## 5 ZÁVĚR

Alloparentální chování je poměrně rozšířeným jevem, který lze pozorovat u různých druhů primátů. Každý druh obývá jiné biotopy, velikost skupiny může být v rozpětí od tří po stovky jedinců, vztahy uvnitř skupiny jsou buď volnějšího charakteru nebo přísně hierarchického a každý zde má svou roli. Také reprodukční období nebo potravní ekologie hrají roli a všechny tyto zmiňované aspekty ovlivňují charakter alloparentálního chování.

Z výsledků literární rešerže vyplývá, že u primátů lze pozorovat dvojí typ alloparentálního chování. U prvního typu „allocarer“ pečuje o mláďata až od určitého věku, kdy už jsou částečně samostatná a pohyblivá. Matky jsou více majetnické ke svým potomkům. Druhý typ zahrnuje časnou alloparentální péči, kdy se „allocarer“ zajímá a pečuje o mládě velmi brzy po jeho narození nebo dokonce i první den života. V tomto případě by měly být vztahy ve skupině velmi uvolněné.

Alloparentální chování lze také rozdělit na neagresivní a agresivní. Agresivní typ alloparentálního chování lze pozorovat u druhů, kde je přísné hierarchické uspořádání a výše postavené samice mohou poškozovat níže postavená mláďata, za účelem lepšího reprodukčního úspěchu.

Z práce je patrné, že alloparentální péče může mít různé podoby a formy a u každého druhu primáta se liší. Formou lze rozumět držení, nošení či přitisknutí mláděte, grooming, provisioning – poskytování tuhé potravy mláděti, allonursing – kojení mláděte, ochranu a v neposlední řadě adopci.

Na tomto chování se vždy podílí matka, mládě a „allocarer“ – nejčastěji cizí samice. Každý zúčastněný by měl z tohoto chování profitovat a zisky by měly převažovat nad náklady. Matky jsou ochotny nechat svého potomka jiné samici hned z několika důvodů. Šetří energii, která je velmi důležitá pro další reprodukční cyklus. Má více času na hledání potravy, takže je lépe živěná a může se věnovat jiným sociálním interakcím ve skupině. Pro mládě znamená alloparentální péče rychlý vývoj nezávislosti, vyšší výživová hodnota, lepší ochrana před predátory či jinými jedinci stejného druhu a při ztrátě jednoho nebo obou rodičů, lze pozorovat i adopci. Pro cizí samici je to nejlepší způsob, jak si osvojit poznatky z mateřské péče a být připravena odchovat své vlastní potomstvo. Snižuje se pak mortalita novorozených mláďat. U

některých druhů může alloparentální péče mláděte pro samce znamenat prostředek pro řízení  
lepšíh vztahů s různými členy skupiny.

## 6 SEZNAM LITERATURY

**Agoramoorthy, G. 1992.** Reproductive biology of the Hanuman langur *Presbytis entellus* in Jodhpur, western India. 89. 84-93.

**Agoramoorthy, G., Rudran, R. 1992.** Adoption in free-ranging red howler monkeys, *Alouatta seniculus* of Venezuela. *Primates*. 33 (4). 551-555.

**Achenbach, G. G., Snowdon, C. T. 2002.** Costs of caregiving: weight loss in captive adult male cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) following the birth of infants. *International Journal of Primatology*. 23 (1). 179-189.

**Altmann, J. 1980.** Baboon Mother and Infants. The University of Chicago Press. Chicago. p. 272. ISBN: 0226016072

**Altmann, J., Altmann, S., Hausfater, G. 1981.** Physical Maturation and Age Estimates of Yellow Baboons, *Papio cynocephalus*, in Amboseli National Park, Kenya. *American Journal of Primatology*. (1). 389-399.

**Baldovino, M. C., Di Bitetti, M. S. 2007.** Allonursing in Tufted Capuchin Monkeys (*Cebus nigritus*): Milk or Pacifier? *Folia Primatol.* 79 (2). 79-92.

**Baoping, R., Dayong, L., Garber, P. A., Ming, L. 2012.** Evidence of allomaternal nursing across one-male units in the Yunnan Snub-Nosed Monkey (*Rhinopithecus bieti*). *Public library of Science*. 7 (1). 1-4.

**Bădescu, I., Sicotte, P., Ting, N., Wikberg, E. C. 2015.** Female parity, maternal kinship, infant age and sex influence natal attraction and infant handling in a wild colobine (*Colobus vellerosus*). *American Journal Of Primatology*. 77 (4). 376-87.

**Barbosa, M. N., Mota, M. T. da S. 2013.** Alloparental responsiveness to newborns by nonreproductive, adult male, common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal Of Primatology*. 75 (2). 145-52.

**Baxter, M. J., Fedigan, L. M. 1979.** Grooming and consort partner selection in a troop of Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Archives Of Sexual Behavior*. 8 (5). 445-58.

- Bender, N., Heg-Bachar, Z., Oliveira, R. F., Canario, A. V. M., Taborsky, M. 2008.** Hormonal control of brood care and social status in a cichlid fish with brood care helpers. *Physiology & Behaviour*. 94 (3). 349-358.
- Bentley-Condit, V. K., Moore, T., Smith, E. O. 2001.** Analysis of infant handling and the effects of female rank among Tana River adult female yellow baboons (*Papio cynocephalus cynocephalus*) using permutation/randomization tests. *American Journal Of Primatology*. 55 (2). 117-30.
- Bergstrom, M. L., Fedigan, L. M. 2010.** Dominance among female white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*): hierarchical linearity, nepotism, strength and stability. *Behaviour*. 147 (7). 899.
- Blaffer, S. 2009.** Meet the alloparents. *Natural history*. 118 (3). 24-29.
- Boden, E., Andrews, A. 2015.** *Black's Veterinary Dictionary*. 22. Bloomsbury. London. ISBN: 978-1-4081-7572-9.
- Borries, C., Koenig, A., Lu, A., Ossi-Lupo, K., Larney, E. 2011.** Primate life histories and dietary adaptations: A comparison of Asian colobines and Macaques. *American Journal of Physical Anthropology*. 144 (2). 286 - 299.
- Brown, G. R., Almond, R. E. A., Bergen, Y. 2004.** Begging, Stealing, and Offering: Food Transfer in Nonhuman Primates. *Advances in the Study of Behavior*. 34. 265-295.
- Brown, G. R., Almond, R. E., Bates, N. J. 2005.** Adult-infant food transfer in common marmosets: an experimental study. *American Journal Of Primatology*. 65 (4). 301-312.
- Ciochon, R. L., Fleagle, J. G. 1987.** *Primate Evolution and Human Origins*. Cumming Publishing Company. California. ISBN: 0-8053-2240-X.
- Clarke, M. R., Glander, K. E., Zucker, E. L. 1998.** Infant–Nonmother Interactions of Free-Ranging Mantled Howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *International Journal of Primatology*. 19 (3). 451-472.

- Cords, M. 2000.** Grooming partners of immature blue monkeys (*Cercopithecus mitis*) in the Kakamega Forest, Kenya. *International Journal of Primatology*. 21 (2). 239-254.
- Cords, M. 2002.** Friendship among Adult Female Blue Monkeys (*Cercopithecus mitis*). *Behaviour*. 139 (2/3). 291-314.
- Cowlish, G., Dunbar, R. 2000.** Primate conservation biology. The University of Chicago Press. Chicago. ISBN: 0-226-11637-9.
- Cui, L. W., Sheng, A. H., He, S. C., Xiao, W. 2006.** Birth seasonality and interbirth interval of captive *Rhinopithecus bieti*. *American Journal Of Primatology*. 68 (5). 457-63.
- Deag, J. M., Crook, J. H. 1971.** Social behaviour and agonistic buffering in the wild Barbary macaque *Macaca sylvana*. *Folia Primatologica*. 15 (3-4). 183-200.
- Ding, W., Yang, L., Xiao, W. 2013.** Daytime birth and parturition assistant behavior in wild black-and-white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) Yunnan, China. *Behavioural processes*. 94 (3). 5-8.
- Dixon, A. F. 2012.** Primate Sexuality: Comparative Studies of the Prosimians, Monkey, Apes and Humans. 2. Oxford University Press. Oxford. ISBN: 978-0-19-954464-6.
- 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). 372-87.
- Dunbar, R. I. M. 1995.** The mating system of callitrichid primates: I. Conditions for the coevolution of pair bonding and twinning. *Animal Behaviour*. 50 (4). 1057-1070.
- Fairbanks, L. A. 1990.** Reciprocal benefits of allomothering for female vervet monkeys. *Animal behaviour*. 40 (3). 553-562.
- Fejfar, O., Major, P. 2005.** Zaniklá sláva savců. 1. Academia. Praha. ISBN: 80-200-1361-X.
- Fernandez-Duque, E., Di Fiore, A., Huck, M. 2012.** The behavior, ecology, and social evolution of New World monkeys. In: Mitani, J., Call, J., Kappeler, P., Palombit, R., Silk, J.

(ed.). *The Evolution of Primate Societies*. University of Chicago press. Chicago. p.43-46. ISBN: 9780226531724

**Fleagle, J. G. 2013.** *Primate Adaptation & Evolution*. 3. Elsevier. San Diego. ISBN: 978-0-12-378632-6.

**Foerster, S., Cords, M., Monfort, S. L. 2011.** Social behavior, foraging strategies, and fecal glucocorticoids in female blue monkeys (*Cercopithecus mitis*): potential fitness benefits of high rank in a forest guenon. *American Journal of Primatology*. 73 (9). 870-882.

**Förster, S., Cords, M. 2005.** Socialization of Infant Blue Monkeys (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*): Allomaternal Interactions and Sex Differences. *Behaviour*. 142 (7). 869-896.

**Fragaszy, D. M., Visalberghi, E., Fedigan, L. M. 2004.** *The Complete Capuchin: The Biology of the genus Cebus*. 1. Cambridge University Press. Cambridge. ISBN: 0521661161.

**Frank, R. E., Silk, J. B. 2009.** Grooming Exchange between Mothers and Non-Mothers: The Price of Natal Attraction in Wild Baboons (*Papio anubis*). *Behaviour*. 146 (7). 889.

**Fruteau, C., van de Waal, E., van Damme, E., Noë, R. 2011.** Infant access and handling in sooty mangabeys and vervet monkeys. *Animal behaviour*. 81 (1). 915-921.

**Fujita, S., Sugiura, H., Mitsunaga, F., Shimizu, K. 2004.** Hormone profiles and reproductive characteristics in wild female Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *American Journal of Primatology*. 64 (4). 367-375.

**Gaisler, J., Zima, J. 2007.** *Zoologie obratlovců*. 2. Academia. Praha. ISBN: 9788020014849.

**Garber, P. A. 1997.** One for all and breeding for one: Cooperation and competition as a tamarin reproductive strategy. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 5 (6). 187-199.

**Gebo, D. L., Dagosto, M., Beard, C., Qi, T., Wang, J. 2000.** The oldest known anthropoid postcranial fossils and the early evolution of higher primates. *Nature*. 404 (6775). 276-278.

**Hamilton, W. D. 1964.** The genetical evolution of social behavior. I. and II. *Journal of Theoretical Biology*. 7 (1). 1-52.

- Henzi, S. P., Barrett, L. 2002.** Infants as a commodity in a baboon market. *Animal Behaviour*. 63 (5). 915-921.
- Hobaiter, C., Schel, A. M., Langergraber, K., Zuberbühler, K. 2014.** Adoption by Maternal Siblings in Wild Chimpanzees. *PLoS ONE*. 9 (8). 1-6.
- Hrdy, S. B. 1976.** Care and Exploitation of Nonhuman Primate Infants by Conspecifics Other Than the Mother. *Advances in the Study of Behavior*. 6. 101-158.
- Hrdy, S. B. 2016.** Variable postpartum responsiveness among humans and other primates with “cooperative breeding”: A comparative and evolutionary perspective. *Hormones and Behavior*. 77. 272-283.
- Huang, Z. P., Cui, L. W., Scott, M. B., Wang, S. J., Xiao, W. 2012.** Seasonality of reproduction of wild black-and-white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) at Mt. Lasha, Yunnan, China. *Primates; Journal Of Primatology*. 53 (3). 237-245.
- Chism, J. 2000.** Allocare patterns among cercopithecines. *Folia Primatologica; International Journal Of Primatology*. 71 (1-2). 55-66.
- Choudhury, A. 2014.** Distribution and Current Status of the Capped Langur *Trachypithecus pileatus* in India, and a Review of Geographic Variation in its Subspecies. *Primate Conservation*. (28). 143-157.
- Immelmann, K., Beer, C. 1989.** *A Dictionary of Ethology*. Harvard University Press. Cambridge. ISBN: 0-674-20506-5.
- Irwin, M. D., Stoner, J. B., Cobaugh, A. M. 2013.** *Zookeeping: An Introduction to the Science and Technology*. The University Press of Chicago. Chicago. ISBN: 978-0-226-92532-5.
- Jin, T., Wang, D. Z., Zhao, Q., Yin, L. J., Qin, D. G., Ran, W. Z., Pan, W. S. 2009.** Social organization of white-headed langurs (*Trachypithecus leucocephalus*) in the Nongguan Karst Hills, Guangxi, China. *American Journal Of Primatology*. 71 (3). 206-13.
- Jin, T., Wang, D., Pan, W., Yao, M. 2015.** Nonmaternal Infant Handling in Wild White-Headed Langurs (*Trachypithecus leucocephalus*). *International Journal of Primatology*. 36 (2). 269-287.

- Kappeler, P. M., van Schaik, C. P. 2006.** Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution. Springer. Germany. ISBN: 3-540-28374-9.
- Kirk, E. C., Simons, E. L. 2001.** Regular Article: Diets of fossil primates from the Fayum Depression of Egypt. *Journal of Human Evolution*. 40 (3). 203-229.
- Kirkpatrick, R. C., Long, Y. C., Zhong, T., Xiao, L. 1998.** Social Organization and Range Use in the Yunnan Snub-Nosed Monkey *Rhinopithecus bieti*. *International Journal of Primatology*. 19 (1). 13-51.
- Kleindorfer, S., Wasser, S. K. 2004.** Infant Handling and Mortality in Yellow Baboons (*Papio cynocephalus*): Evidence for Female Reproductive Competition? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 56 (4). 328.
- König, B. 1997.** Cooperative care of young in mammals. *Die Naturwissenschaften*. 84 (3). 95-104.
- Kuester, J., Paul, A. 1999.** Male Migration in Barbary Macaques (*Macaca sylvanus*) at Affenberg Salem. *International Journal of Primatology* [online]. 20 (1). 85-106.
- Kumar, A., Solanki, G. S., Sharma, B. K. 2005.** Observations on parturition and allomothering in wild capped langur (*Trachypithecus pileatus*). *Primates; Journal Of Primatology*. 46 (3). 215-7.
- Kumar, A., Solanski, G. S. 2014.** Role of mother and allomothers in infant independence in capped langur *Trachypithecus pileatus*. *Journal of the Bombay Natural History Society*. 111 (1). 3-9.
- Kümmerli, R., Martin, R. D. 2005.** Male and Female Reproductive Success in *Macaca sylvanus* in Gibraltar: No Evidence for Rank Dependence. *International Journal of Primatology*. 26 (6). 1229-1249.
- Kümmerli, R., Martin, R. D. 2008.** Patterns of infant handling and relatedness in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) on Gibraltar. *Primates; Journal Of Primatology*. 49 (4). 271-282.
- Lazaro-Perea, C. 2001.** Intergroup interactions in wild common marmosets, *Callithrix jacchus*: territorial defence and assessment of neighbours. *Animal Behaviour*. 62 (1). 11-21.



- Literák, I. 2016.** Bajka o lišce a klíštěti. *Živa*. 64 (102). 195-196.
- Long, Y., Kirkpatrick, C. R., Zhongtai, Xiaolin. 1994.** Report on the distribution, population, and ecology of the yunnan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus bieti*). *Primates*. 35 (2). 241-250.
- Lukas, D., Clutton-Brock, T. 2012.** Cooperative breeding and monogamy in mammalian societies. *Proceedings: Biological Sciences*. 279 (1736). 2151.
- MacLeod, K. J., Lukas, D. 2014.** Revisiting non-offspring nursing: allonursing evolves when the costs are low. *Biology Letters*. 10 (6).
- Majolo, B., McFarland, R., Young, C., Qarro, M. 2013.** The Effect of Climatic Factors on the Activity Budgets of Barbary Macaques (*Macaca sylvanus*). *International Journal of Primatology*. 34 (3). 500-514.
- Manson, J. H. 1999.** Infant handling in wild *Cebus capucinus*: testing bonds between females? *Animal Behaviour*. 57 (4). 911-921.
- Martin, R. D. 2012.** *Primates*. *Current Biology*. 22 (18). 785-790.
- McCabe, G. M., Fedigan, L. M. 2007.** Effects of Reproductive Status on Energy Intake, Ingestion Rates, and Dietary Composition of Female *Cebus capucinus* at Santa Rosa, Costa Rica. *International Journal of Primatology*. 28 (4). 837-851.
- McKenna, J. J. 1979.** The Evolution of Allomothering Behavior Among Colobine Monkeys: Function and Opportunism in Evolution. *American Anthropologist*. 81 (4). 818-840
- 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.
- Mittermeier, R. A., Rylands, A. B., Wilson, D. E. 2013.** *Handbook of the mammals of the world*. Lynx Edicions. Barcelona. ISBN: 9788496553897.
- Mota, M. T., de Sousa, M. B. C. 2000.** Prolactin levels of fathers and helpers related to alloparental care in common marmosets, *Callithrix jacchus*. *Folia Primatologica; International Journal Of Primatology*. 71 (1-2). 22-6.

- Mota, M. T. S., Franci, C. R., de Sousa, M. B. C. 2006.** Hormonal changes related to paternal and alloparental care in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Hormones and Behavior* 49 (3). 293-302.
- Nakamichi, M. 1996.** Proximity Relationships Within a Birth Cohort of Immature Japanese Monkeys (*Macaca fuscata*) in a Free-Ranging Group During the First Four Years of Life. *American Journal of Primatology*. 40 (4). 315-325.
- Neyman, P. F. 1978.** Aspects of ecology and social organization of free ranging cotton-top tamarins (*Saguinus Oedipus*) and the conservation status of the species. In: Kleimen, D. G. (ed). *The biology and conservation of the Callitrichidae*. Smithsonian Institution Press. Washington. p. 39-72. ISBN: 0874745861
- Nicolson, N. A. 1987.** Infants, mothers and other females. In: Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W., Struhsaket, T. T. (ed.). *Primate Societies*. University of Chicago press. Chicago. p. 330-342. ISBN: 9780226767161
- Noë, R., Hammerstein, P. 1994.** Biological Markets: Supply and Demand Determine the Effect of Partner Choice in Cooperation, Mutualism and Mating. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. 35 (1). 1-11.
- Nowak, R., M. 1999.** *Walker's Primates of the World*. 6. Johns Hopkins University Press. Baltimore. ISBN: 0-8018-6251-5.
- O'Brien, T., G., Robinson, J., G. 1991.** Allomaternal Care by Female Wedge-Capped Capuchin Monkeys: Effects of Age, Rank and Relatedness. *Behaviour*. 119 (1/2). 30-50.
- Olazábal, D., E. 2014.** Comparative analysis of oxytocin receptor density in the nucleus accumbens: An adaptation for female and male alloparental care? *Journal of Physiology - Paris* 108 (2-3). 213-220.
- Packer, C., Lewis, S., Pusey, A. 1992.** A comparative analysis of non-offspring nursing. *Animal Behaviour*. 43 (2). 265-281.

- Pan, W., Gu, T., Pan, Y., Feng, C., Long, Y., Zhao, Y., Meng, H., Liang, Z., Yao, M. 2014.** Birth intervention and non-maternal infant-handling during parturition in a nonhuman primate. *Primates; Journal Of Primatology*. 55 (4). 483-8.
- Paul, A., Kuester, J. 1996.** Infant Handling by Female Barbary Macaques (*Macaca sylvanus*) at Affenberg Salem: Testing Functional and Evolutionary Hypotheses. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 39 (2). 133-145.
- Perry, S. 1996.** Female--Female Social Relationships in Wild White-Faced Capuchin Monkeys, *Cebus capucinus*. *American Journal of Primatology*. 40 (2). 167-182.
- Quiatt, D. 1979.** Aunts and Mothers: Adaptive Implications of Allomaternal Behavior of Nonhuman Primates. *American Anthropologist*. 81 (2). 310-319.
- Rafferty, P. J. 2011.** *Primates*. 1. Britannica Educational Publishing. New York. ISBN: 978-1-61530-408-0.
- Rees, P. A. 2013.** *Dictionary of Zoo Biology and Animal Management*. 1. Wiley-Blackwel. New Yourk. ISBN: 978-0-470-67147-4.
- Riedman, M. L. 1982.** The Evolution of Alloparental Care and Adoption in Mammals and Birds. *The Quarterly Review of Biology*. 57 (4). 405-435.
- Roček, Z. 2002.** *Historie obratlovců*. 1. Academia. Praha. ISBN: 8020008586.
- Ross, C., MacLarnon, A. 2000.** The evolution of non-maternal care in anthropoid primates: a test of the hypotheses. *Folia Primatologica; International Journal Of Primatology*. 71 (1-2). 93-113.
- Roulin, A. 2002.** Why do lactating females nurse alien offspring? A review of hypotheses and empirical evidence. *Animal Behaviour*. 63 (2). 201-208.
- Saltzman, W., Maestripieri, D. 2011.** The neuroendocrinology of primate maternal behavior. *Progress in Neuropsychopharmacology*. 35 (5). 1192-1204.
- Sanchez, S., Pelaez, F., Gil-Burmann, C., Kaumanns, W. 1999.** Costs of infant-carrying in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *American journal of primatology*. 48 (2). 99-111.

- Sargeant, E. J., Wikberg, E. C., Kawamura, S., Fedigan, L. M. 2015.** Allonursing in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*) provides evidence for cooperative care of infants. *Behaviour*. 152 (12/13). 1841-1869.
- Savage, A., Shideler, S. E., Soto, L. H., Causado, J., Giraldo, L. H., Lasley, B. L., Snowdon, C. T. 1997.** Reproductive events of wild cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in Colombia. *American Journal Of Primatology*. 43 (4). 329-37.
- Savage, A., Thomas, L., Feilen, K. L., Kidney, D., Soto, L. H., Pearson, M., Medina, F. S., Emeris, G., Guillen, R. R. 2016.** An Assessment of the Population of Cotton-Top Tamarins (*Saguinus oedipus*) and Their Habitat in Colombia. *PLoS ONE*. 11 (12). 1-12.
- Sheller, C. R., King, Z., Jack, K. 2009.** The Effects of Infant Births on Male-Female Relationships in *Cebus capucinus*. *American Journal of Primatology*. 71 (5). 380-383.
- Shorrocks, B., Bates, W. 2015.** *The Biology of a African Savannahs. 2.* Oxford University Press. Oxford. ISBN: 9780198702702.
- Schino, G., Aureli, F., D'Antoni, M., Pandolfi, N., D'Amato, F. R., Troisi, A. 1993.** Infant kidnapping and co-mothering in Japanese macaques. *American Journal of Primatology*. 30 (3). 257-262.
- Schino, G., Majolo, B., Ventura, R., Troisi, A. 2001.** Resumption of Sexual Activity Affects Mother-Infant Interactions in Japanese Macaques. *Behaviour*. 138 (2). 261-275.
- Schradin, C., Anzenberger, G. 2001.** Costs of infant carrying in common marmosets, *Callithrix jacchus*: an experimental analysis. *Animal Behaviour*. 62 (2). 289-295.
- Schino, G., Speranza, L., Ventura, R., Troisi, A. 2003.** Infant Handling and Maternal Response in Japanese Macaques. *International Journal of Primatology*. 24 (3). 627-638.
- Silk, J. B. 1999.** Why are infants so attractive to others? The form and function of infant handling in bonnet macaques. *Animal behaviour*. 57 (5). 1021-1032.

- Silk, J. B., Rendall, D., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M. 2003.** Natal Attraction in Adult Female Baboons (*Papio cynocephalus ursinus*) in the Moremi Reserve, Botswana. *Ethology*. 109 (8). 627-644.
- Small, M. F. 1990.** Alloparental behaviour in Barbary macaques, *Macaca sylvanus*. *Animal Behaviour*. 39 (2). 297-306.
- Smith, H. J. 2005.** Parenting for primates. 1. Harvard University Press. Cambridge, MA. s. 109-134. ISBN: 9780674043800.
- Solanki, G. S., Kumar, A., Sharma, B. K. 2007.** Reproductive Strategies of *Trachypithecus pileatus* in Arunachal Pradesh, India. *International Journal of Primatology*. 28 (5). 1075-1083.
- Solanki, G. S., Kumar, A., Sharma, B. K. 2008.** Feeding Ecology of *Trachypithecus pileatus* in India. *International Journal of Primatology*. 29 (1). 173-182.
- Soltis, J., Thomsen, R., Takenaka, O. 2001.** The interaction of male and female reproductive strategies and paternity in wild Japanese macaques, *Macaca fuscata*. *Animal Behaviour*. 62 (3). 485-494.
- Stanford, C. B. 1992.** Costs and Benefits of Allomothering in Wild Capped Langurs (*Presbytis pileata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 30 (1). 29-34.
- Strier K. B. 2017.** Primate Behaviour Ecology. Routledge. New York. p. 574. ISBN: 978-1-138-95436-6
- Tardif, S. D. 1997.** The bioenergetics of parental behaviour and the evolution of alloparental care in marmosets and tamarins. In: Solomon, N. G., French, J. A. (ed.). *Cooperative breeding in mammals*. Cambridge university press. Cambridge. p. 11-34. ISBN: 0521454913
- Tardif, S. D., Smucny, D. A., Abbott, D. H., Mansfield, K., Schultz-Darken, N., Yamamoto, M. E. 2003.** Reproduction in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Comparative medicine*. 53 (4). 364-368.
- Tecot, S. R., Baden, A. L., Kamilar, J. M. 2012.** Infant parking and nesting, not allomaternal care, influence Malagasy primate life histories. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 66. 1375-1386.

- Tiddi, B., Aureli, F., Schino, G. 2010.** Grooming for infant handling in tufted capuchin monkeys: a reappraisal of the primate infant market. *Animal Behaviour*. 79 (5). 1115-1123.
- Trivers, R. L. 1971.** The Evolution of Reciprocal Altruism. *The Quarterly Review of Biology*. 46 (1). 35-57.
- Turner, S. E., Fedigan, L. M., Nakamichi, M., Matthews, H. D., McKenna, K., Nobuhara, H., Nobuhara, T., Shimizu, K. 2010.** Birth in Free-ranging *Macaca fuscata*. *International journal of primatology*. 31 (1). 15-37.
- Weingrill, T., Willems, E. P., Krützen, M., Noë, R. 2011.** Determinants of Paternity Success in a Group of Captive Vervet Monkeys (*Chlorocebus aethiops sabaues*). *International Journal of Primatology*. 32 (2). 415-429.
- Whitehead, H. 1996.** Babysitting, Dive Synchrony, and Indications of Alloparental Care in Sperm Whales. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 38 (4). 237-244.
- Whitten, P. L. 1987.** Infants and Adult Males. In: Smuts, B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W., Strusaker, T. T. (eds.). *Primate Societies*. University of Chicago Press. Chicago. pp. 343-357.
- Wilson, D. E., Reeder, D. A. M. 2005.** *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. 3. Johns Hopkins University Press. Baltimore. ISBN: 0-8018-8221-4.
- Wroblewski, E. E. 2008.** An unusual incident of adoption in a wild chimpanzee (*Pan troglodytes*) population at Gombe National Park. *American Journal of Primatology* [online]. 70 (10). 995-998.
- Xiang, Z. -F., Sayers, K., Grueter, C. C. 2009.** Direct paternal care in black-and-white snub-nosed monkeys. *Journal of zoology*. 278 (2). 157-162.
- Yao, M., Yin, L., Zhang, L., Liu, L., Qin, D., Pan, W. 2012.** Parturitions in Wild White-Headed Langurs (*Trachypithecus leucocephalus*) in the Nongguan Hills, China. *International Journal of Primatology*. 33 (4). 888-904.

**Izar, P., Verderane, M. P., Visalberghi, E., Ottoni, E. B., De Oliveira, M. G., Shirley, J., Frigaszy, D. 2006.** Cross-genus adoption of a marmoset (*Callithrix jacchus*) by wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*): case report. *American Journal Of Primatology*. 68 (7). 692-700.

**Zahed, S. R., Snowdon, C. T., Ziegler, T. E., Prudom, S. L. 2008.** Male parenting and response to infant stimuli in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*. 70 (1). 84-92.

**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.

**Ziegler, T. 2000.** Hormones associated with non-maternal infant care: a review of mammalian and avian studies. *Folia Primatologica; International Journal Of Primatology*. 71 (1-2). 6-21

## 7 SEZNAM POUŽITÝCH ZKRATEK A POJMŮ

**Folivorní** – primáti živíci se nereproduktivní částí rostlin (listy, stonky, výhonky, kůrou). Folivorní druh by měl tyto složky zahrnout v potravě nejméně z 50 % (Strier, 2017)

**Grooming** – tento termín se používá k označování všech forem péče o povrch těla, přičemž jde o činnost významnou pro přežívání a pohodu zvířat. U primátů poskytuje i sociální funkci a posilují se tím vazby mezi jedinci (Literák, 2016)

**Helper** – jedinec, který pomáhá rodičovskému páru při výchově potomstva. Zpravidla je helper nerozmnožující se jedinec příbuzný s rodiči z přechodného páření, ale u některých druhů může být i nepříbuzný. Helper může touto pomocí zlepšit své zkušenosti ještě před tím, než se sám zapojí do rozmnožování (Immelmann et Beer, 1989)

**Kvadrupedně** – styl chůze, který zahrnuje pohyb se všemi čtyřmi končetinami (Strier, 2017)

**Matrilinearita** – příbuzenské vazby, které se dědí po mateřské linii. Dcery dědo po své matce hierarchické postavení ve skupině (Strier, 2017)

**Monogamie** – představuje systém, kde se páří jeden pár. U primátů se monogamie vyskytuje u gibbonů, indriů, titiů, nártounů a mirikin (Irwin et al., 2013)

**Multiparní** – samice, které porodila více než jednu sadu životaschopného potomstva (Boden et Andrews, 2015).

**Nuliparní** – samice, která ještě neprodila žádného potomka (Rees, 2013)

**Polyandrie** – sociální systém, kde se se páří jedna dospělá samice s více samci. U primátů se vyskytuje vzácně a nejvíce tento jev lze pozorovat u kosmanů a tamarinů (Irwin et al., 2013)

**Polygynie** – přetrvávající vztah v sociální struktuře mezi jedním samcem a několika samicemi za účelem páření a produkce potomstva (Dixson, 2012)

**Primiparní** – samice, která chová svého prvního potomka, nebo porodila pouze jednoho potomka (Rees, 2013)



**Solitérně** – primáti, kteří hledají potravu a pohybují se osamoceně. Tyto druhy jsou nicméně stále sociální, jelikož vytváří celou řadu interakcí s jinými solitérně žijícími primáty ve stejné oblasti (Fleagle, 2013).

## 8 SAMOSTATNÉ PŘÍLOHY

**Příloha č. 1:** Přehled podrobné taxonomie vybraných druhů primátů

**Příloha č. 2:** Samice poskytující alloparentální péči tzv. držení mláděte – druh *Chlorocebus sabaesus*

**Příloha č. 3:** Péče o srst tzv. grooming – druh *Cercopithecus mitis*

**Příloha č. 4:** Samice poskytující alloparentální péči tzv. nošení – druh *Macaca fuscata*

**Příloha č. 5:** Dvojice samců s mládětem tzv. triadycký typ - druh *Macaca sylvanus*

**Příloha č. 6:** Subadultní samice pečující o srst juvenilního jedince tzv. grooming - druh *Papio cynocephalus*

**Příloha č. 7:** Asistovaný porod - druh *Trachypithecus poliocephalus*

**Příloha č. 8:** Kojení mláděte z jiné jednosamcové skupiny tzv. allonursing- druh *Rhinopithecus bieti*

**Příloha č. 9:** Jedinec poskytuje druhému grooming - druh *Trachypithecus pileatus*

**Příloha č. 10:** Alloparentální péče u samců v podobě nošení nově narozených dvojčat - druh *Callithrix jacchus*

**Příloha č. 11:** Samec poskytuje tuhou potravu mláděti tzv. provisioning - druh *Saguinus oedipus*

**Příloha č. 12:** Matka s mládětem a druhou samicí, která poskytuje grooming mláděti – druh *Cebus capucinus*

## PŘÍLOHA Č. 1: PŘEHLED PODROBNÉ TAXONIME VYBRANÝCH DRŮHŮ PRIMÁTŮ

|           |               |             |
|-----------|---------------|-------------|
| Říše:     | živočichové   | Animalia    |
| Kmen:     | strunatci     | Chordata    |
| Podkmen:  | obratlovci    | Vertebrata  |
| Třída:    | savci         | Mammalia    |
| Řád:      | primáti       | Primates    |
| Podřád:   | vyšší primáti | Haplorrhini |
| Infrařád: | opice         | Simiiformes |

### PARVOŘÁD: ÚZKONOSÍ CATARRHINI

|              |                           |                                   |
|--------------|---------------------------|-----------------------------------|
| Nadčeleď:    | úzkonosé opice            | Cercopithecoidea                  |
| Čeleď:       | kočkodanovití             | Cercopithecidae                   |
| Podčeleď:    | kočkodani                 | Cercopithecinae                   |
| Rod:         | kočkodan                  | <i>Chlorocebus</i>                |
| <b>Druh:</b> | <b>kočkodan zelený</b>    | <b><i>Chlorocebus Sabaeus</i></b> |
| Rod:         | kočkodan                  | <i>Cercopithecus</i>              |
| <b>Druh:</b> | <b>kočkodan diadémový</b> | <b><i>Cercopithecus mitis</i></b> |
| Rod:         | makak                     | <i>Macaca</i>                     |
| <b>Druh:</b> | <b>makak červenolíci</b>  | <b><i>Macaca fuscata</i></b>      |
| <b>Druh:</b> | <b>magot bezocasý</b>     | <b><i>Macaca sylvanus</i></b>     |

Rod: pavián *Papio*

**Druh:** pavián babuin *Papio cynocephalus*

Podčeleď: hulmani Colobinae

Rod: hulman *Trachypithecus*

**Druh:** *Trachypithecus poliocephalus*

**Druh:** hulman chocholatý *Trachypithecus pileatus*

Rod: langur *Rhinopithecus*

**Druh:** langur Bietův *Rhinopithecus bieti*

#### PARVOŘÁD: ŠIROKONOSÍ PLATYRRHINI

Čeleď: malpovití Cebidae

Podčeleď: kosmani Callitrichinae

Rod: kosman *Callithrix*

**Druh:** kosman bělovousý *Callithrix jacchus*

Rod: tamarín *Saguinus*

**Druh:** tamarín pinčí *Saguinus oedipus*

Podčeleď: malpy Cebinae

Rod: malpa *Cebus*

**Druh:** malpa kapucínská *Cebus capucinus*

**PŘÍLOHA Č. 2: Samice poskytující alloparentální péči tzv. držení mláděte – *Chlorocebus sabaesus***



**Obrázek č. 2:** druh kočkodan zelený *Chlorocebus sabaesus* (Zdroj: [http://www.wikiwand.com/en/Vervet\\_monkey](http://www.wikiwand.com/en/Vervet_monkey))

O této problematice je pojednáno v kapitole 3.6.1.3 Druh: kočkodan zelený *Chlorocebus sabaesus*.

**PŘÍLOHA Č. 3: Péče o srst tzv. grooming – druh *Cercopithecus mitis***



**Obrázek č. 3:** druh kočkodan diadémový *Cercopithecus mitis* (Zdroj: <http://www.arkive.org/blue-monkey/cercopithecus-mitis/image-G84567.html>)

O této problematice je pojednáno v kapitole 3.6.1.4 Druh kočkodan diadémový *Cercopithecus mitis*.

**PŘÍLOHA Č. 4: Samice poskytující alloparentální péči tzv. nošení – druh *Macaca fuscata***



**Obrázek č. 4:** druh makak červenolící *Macaca fuscata* (zdroj: <http://www.gbif.org/species/2436608>)

O této problematice je pojednáno v kapitole 3.6.1.5 Druh: makak červenolící *Macaca fuscata*

**PŘÍLOHA Č. 5: Dvojice samců s mládětem tzv. triadický typ - druh *Macaca sylvanus***



**Obrázek č. 5:** druh magot bezocasý *Macaca sylvanus* (Zdroj: <http://www.arkive.org/barbary-macaque/macaca-sylvanus/image-G8165.html>)

O této problematice je pojednáno v kapitole 3.6.1.6 Druh: magot bezocasý *Macaca sylvanus*

**PŘÍLOHA Č. 6: Subadultní samice pečuje o srst mláděte tzv. grooming - druh *Papio cynocephalus***



**Obrázek č. 6:** druh pavián babuin *Papio cynocephalus* (Zdroj: <http://www.arkive.org/yellow-baboon/papio-cynocephalus/image-G63616.html>)

O této problematice je pojednáno v kapitole 3.6.1.7 Druh: pavián Babuin *Papio cynocephalus*

## PŘÍLOHA Č. 7: Asistovaný porod u druhu *Trachypithecus poliocephalus*



**Obrázek č. 7:** druh *Trachypithecus poliocephalus* a) samice v porodní pozici b) samice vytahuje rodící se mládě z porodního kanálu c), d) dospělá samice (vpravo) pomáhá s porodem mládě e) asistující samice čistí novorozené mládě f) samice (na kraji vlevo) olizuje placentu a asistující samice drží mládě g) samice pozří placentu, zatímco asistující samice drží novorozeně h) ostatní samice se pokouší chytit novorozené mládě (Zdroj: Pan et al., 2014)

O této problematice je pojednáno v kapitole 3.6.2.1 Druh: *Trachypithecus poliocephalus*



**PŘÍLOHA Č. 8: Kojení mláděte z jiné jednosamcové skupiny tzv. allonursing- druh *Rhinopithecus Bieti***



**Obrázek č. 8:** druh langur Bietův *Rhinopithecus bieti* – a) samec v jednosamcové skupině, b) adoptované mládě odchází s jinou skupinou, c) mládě odpočívá s novou skupinou, d) samice kojí adoptované mládě tzv. allonursing (zdroj: Baoping et al. 2012).

O této problematice je pojednáno v kapitole 3.6.2.3 Druh: langur Bietův *Rhinopithecus bieti*

**PŘÍLOHA Č. 9: Jedinec poskytuje druhému grooming - druh *Trachypithecus pileatus***



**Obrázek č. 9:** druh hulman chocholatý *Trachypithecus pileatus* (Zdroj: <http://www.arkive.org/capped-langur/trachypithecus-pileatus/image-G19078.html>)

O této problematice je pojednáno v kapitole 3.6.2.2 Druh: hulman chocholatý *Trachypithecus pileatus*

**PŘÍLOHA Č. 10: Alloparentální péče u samců v podobě nošení nově narozených dvojčat - druh *Callithrix jacchus***



**Obrázek č. 10:** druh kosman bělovoušý *Callithrix jacchus* (zdroj: <http://www.arkive.org/common-marmoset/callithrix-jacchus/image-G136786.html>)

O této problematice je pojednáno v kapitole 3.7.1.1 Druh: kosman bělovoušý *Callithrix Jacchus*

**PŘÍLOHA Č. 11: Samec poskytuje tuhou potravu mláděti tzv. provisioning – druh *Saguinus oedipus***



**Obrázek č. 11:** druh tamarin pinčí *Saguinus oedipus* (Zdroj: <http://www.arkive.org/cotton-headed-tamarin/saguinus-oedipus/image-G118830.html>)

O této problematice je pojednáno v kapitole 3.7.1.2 Druh: tamarin pinčí *Saguinus oedipus*

**PŘÍLOHA Č. 12: Matka s mládětem a druhou samicí, která poskytuje grooming mláděti – druh *Cebus capucinus***



**Obrázek č. 12:** druh malpa plačtivá *Cebus capucinus* (Zdroj: <http://www.arkive.org/white-throated-capuchin/cebus-capucinus/image-G75147.html>)

O této problematice je pojednáno v kapitole 3.7.2.1 Druh: malpa plačtivá *Cebus capucinus*