

Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity

Bakalářská práce:

*Vliv velikosti a složení skupiny na reprodukci kooperativně se rozmnožujících druhů savců*



Přírodovědecká  
fakulta  
Faculty  
of Science

Vypracovala: Anna Raimová

Školitelka: Mgr. Martina Konečná, Ph.D.

České Budějovice 2022

Raimová A. (2022): Vliv velikosti a složení skupiny na reprodukci kooperativně se rozmnožujících druhů savců [The influence of group size and composition in cooperatively breeding mammals. Bc. Thesis, in Czech] – 36p., Faculty of the Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

## Annotation

In my bachelor thesis, I collected information on the influence of group size, age, sex, and experience of helpers in the cooperative breeding of mammals. The thesis is based on data from 44 papers that fit the definition of cooperatively breeding and meet the conditions to be listed in the table (Tab.1.). Forty-two papers explored the influence of group size. Seventeen of them were focused on a composition of a group.

Keywords: the cooperative breeding, group size, group composition, helper, helper's age, sex of the helper, helper's experience

## Anotace

Ve své bakalářské práci, jsem sbírala data z literatury o vlivu velikosti skupiny a složení skupiny (věkem, pohlavím a zkušenostmi pomocníků) u kooperativně se rozmnožujících se savců. V této práci jsou shrnuté informace ze 44 studií, které vyhovovaly definici kooperativního rozmnožování a splňovaly podmínky pro zpracování do tabulky (Tab. 1.). Čtyřicet dva studií zkoumalo vliv velikosti skupiny. Sedmnáct studií se věnovalo složení skupiny.

Klíčová slova: kooperativní rozmnožování, velikost skupiny, složení skupiny, pomocník, pohlaví pomocníka, věk pomocníka, zkušenost pomocníka

## Prohlášení o nekopírování

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

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

## Poděkování

V první řadě, bych ráda poděkovala mojí školitelce paní Mgr. Martině Konečné, Ph.D., která mi poskytla řadu velmi dobrých rad, postřehů, tipů na zajímavé články a za projevenou trpělivost v průběhu tvorby této práce.

Dále bych ráda poděkovala, za doporučení velmi zajímavých článků paní Mgr. Michaele Másílkové, Ph.D.

V neposlední řadě bych ráda poděkovala, svému staršímu bratrovi za kontrolu pravopisu a mojí mamince za podporu.

## Obsah

Annotation .....	ii
Anotace .....	ii
Prohlášení o nekopírování.....	iii
Poděkování.....	iii
1. Úvod .....	1
1.1 Původ a podoba kooperativního rozmnožování .....	2
1.2. Jaká probíhá pomoc a jak dlouho trvá .....	3
1.3. Regulace rozmnožování pomocníků .....	4
1.4. Hypotézy vysvětlující setrvání u modelu kooperativního rozmnožování .....	5
1.4.1. Vlastnosti pomocníků.....	10
2. Cíl práce.....	12
3. Metodika .....	12
4. Výsledky.....	12
5. Diskuze .....	20
6. Použitá literatura.....	23

## 1. Úvod

**Kooperativní rozmnožování**, je výlučná reprodukce dominantních jedinců, při kterém jim ostatní jedinci ze skupiny pomáhají s ulehčením nákladů na péči o mláďata (Emlen, 1982; Gilchrist a Russell, 2007). Dospělí pomocníci se tak zpravidla dočasně vzdají možnosti vlastního rozmnožování. Velmi často jsou pomocníci příbuzní dominantních jedinců (Brown, 1974) například mláďata z předchozí snůšky nebo vrhu. V těchto skupinách je zjevná reprodukční asymetrie (Hamilton, 1964). Pomocníci, ač se sami nemnoží, tak pomohou množit se jedinci, se kterým mají společné geny. Zvyšují si tím tak tzv. inkluzivní fitness (Hamilton, 1963). Tento druh rozmnožování je možné vidět jako jeden z projevů tzv. K strategie, kdy je kladen větší důraz na kvalitu mláďat než-li na jejich kvantitu (Brown, 1974).

Kooperativní rozmnožování se vyskytuje u bezobratlých i obratlovců. Mezi bezobratlými organismy je kooperativní rozmnožování nejvíce rozšířené hlavně u hmyzu, například u vosy *Vespula maculifrons* (Kovacs et al, 2010), ploskočelek chrastavcových (*Halictus scabiosae*) (Brand a Chapuisat, 2012), mravenců *Myrmecocystus mexicanus* (Conway, 1983), ale vyskytuje se i u rakovce *Synalpheus regalis* (Duffy, 1996). Tento druh rozmnožování také najdeme u obratlovců, například mezi ptáky se takto rozmnožuje salašník západní (*Sialia mexicana*) (Finley, 1907), vrána černá (*Corvus corone corone*) (Richner, 1990), rákosník seychelský (*Acrocephalus sechellensis*) (Komdeur, 1994) nebo sojka mexická (*Aphelocoma ultramarina*) (Brown, 1970). U ryb se vyskytuje například u pestřence hejnového (*Neolamprologus savoryi*) (Taborsky, 1984), pestřence tanganickeho (*Neolamprologus brichardi*) (Taborsky a Limberger, 1981) a nebo cichlidky rvavé (*Julidochromis ornatus*) (Awata et al, 2005). A mezi savci bylo zaznamenáno například u tamarína pinčího (*Saguinus oedipus*) (Hampton et al, 1966), mangusty trpasličí (*Helogale parvula*) (Rood, 1978), psa hyenovitého (*Lycaon pictus*) (Kühme, 1965) a pískomola mongolského (*Meriones unguiculatus*) (Ostermeyer a Elwood, 1984). Kooperativní způsob rozmnožování jsem v literatuře nezaznamenala u žádných zástupců obojživelníků a plazů.

V literatuře se lze také setkat s pojmem **sociálního** nebo **komunitního rozmnožování**, které je kooperativnímu rozmnožování na první pohled podobné. Nicméně v případě komunitního rozmnožování se ve skupinách rozmnožují všichni dospělí jedinci a s výchovou mláďat si vzájemně vypomáhají jako tomu je například u osmáka degu (*Octodon degus*) (Ebensperger et al, 2014) a maki trpasličí (*Microcebus murinus*) (Eberle a Kappeler, 2005).

V této práci se, ale budu dále věnovat pouze druhům splňující definici kooperativního rozmnožování.

### 1.1 Původ a podoba kooperativního rozmnožování

Podle Emlen (1982) je pro vznik kooperativního rozmnožování důležitá struktura populace, kdy nejvhodnější je malá a stabilní sociální jednotka. Tento závěr potvrdilo i fylogenetické srovnání, podle kterého vzniklo kooperativní rozmnožování s nejvyšší pravděpodobností z monogamního párování a komunitní rozmnožování má pravděpodobné základy na polyandrijním /polygamním párování (Lukas a Clutton-Brock, 2012).

Vlastní uspořádání skupiny a míra reprodukčního omezení se u jednotlivých druhů mohou lišit. Nejzákladnějším typem uspořádání u kooperativně se množících druhů je tedy monogamní pár a jeho pomocníci. U vlků rudohnědých (*Canis rufus*) se udržují striktně monogamní páry, pokud výjimečně dojde k extrapárové kopulaci samec samici vypudí (Sparkman et al, 2011). U některých druhů je popisována i příležitostná reprodukce dalších jedinců ze skupiny. Například u surikat (*Suricata suricatta*) nebo psa hyenovitého rodí občas mláďata i podřízené samice a otcem se mohou stát i podřízení či mimoskupinová samci (Spong et al, 2008; Spiering et al, 2009). V menší míře se lze setkat i se skupinami, které se skládají z vícero dominantních jedinců, kteří se rozmnožují a jejich pomocníků. Tak je tomu například u mangust žíhaných (*Mungos mungo*), kde se průměrná skupina skládá z 1-5 dominantních samic a 3-7 dominantních samců a zbytek skupiny tvoří pomocníci (Gilchrist a Russell, 2007). Větší množství reprodukčních jedinců u mangust žíhaných je výsledkem kompromisu mezi sníženým počtem přeživších mláďat v přítomnosti další reprodukční samice a neschopností vychovat mláďata, pokud by ve skupině byla jediná dominantní samice (Gilchrist, 2006). Podobně hejno sojek mexických se skládá ze dvou a více párů dominantních jedinců a variabilního počtu pomocníků, páry si během doby rozmnožování vypomáhají i mezi sebou krměním mláďat navzájem (Brown, 1970). U cichlidy pestřence hejnového se množí jeden velký dominantní samec s jednou až čtyřmi největšími dominantními samicemi, kdy každá samice měla své vlastní území a pomocníky (Heg et al, 2005). U rypošů lysých (*Heterocephalus glaber*) pak například jedna dominantní samice monopolizuje rozmnožování s několika samci ve skupině (Jarvis, 1981).

## 1.2. Jaká probíhá pomoc a jak dlouho trvá

Pomoc může mít přímý účinek na dominantního jedince, kdy ovlivňují přímo jeho přežití a reprodukční úspěch, anebo nepřímý účinek, kdy pomoc ovlivňuje přežití a reprodukční úspěch jeho mláďat a pomocníků (Hamilton, 1964).

Pomocníci zajišťují krmení mláďat (někdy i rodičů), udržují čistotu v okolí mláďat/sněšky, zajišťují jejich transport, jejich ochranu hlídáním a ochranou teritoria dominantních jedinců. U mangusty trpasličí nosí pomocníci mláďatům hmyz a hlídají je. Matka má díky nim více času na shánění potravy a tím vyprodukuje i více mléka (Rood, 1990). Na začátku hnízdění sojky mexické nejdříve krmí pomocníci pouze matku, ale následně s rostoucí velikostí mláďat už krmí pouze je. Tito pomocníci taktéž udržují čistotu hnízda odnášením fekálií a obranou území mobbingem (Brown, 1970). Pomocníci pestřence hejnového mimo jiné udržují čistotu v místě kladiště odstraňováním písku (Heg et al, 2005). Pomoc matkám s transportem poskytují obě pohlaví pomocníků tamarína pinčího (Tardif et al, 1992). Pomocníci dominantního páru surikat poskytují mláďatům v době před opuštěním porodní nory péči v podobě hlídání, kdy je celý den neopouštějí a brání proti případnému nebezpečí (Clutton-Brock et al, 1998). Dělníci rypoše lysého poskytují mláďatům ochranu, zahřívají je, krmí je potravou i exkrementy (Jarvis 1981). Rakovci *Synalpheus regalis* poskytují mláďatům aktivní obranu proti predátorům a nepříbuzným jedincům stejného druhu (Duffy, 1996). Avšak intenzita nabízené pomoci, může být ovlivněna náročností získávání zdrojů. Například u lvíčka zlatohlavého (*Leontopithecus chrysomelas*), mláďata v experimentálních podmínkách, kdy jim bylo ztíženo získávání potravy, více žebrale a také více potravy získala (De A. Moura et al, 2010). Naproti tomu u vran černých, se při ztížených podmínkách zvýšila frekvence tzv. falešného krmení, při kterém mláďata žádnou potravu nezískávají (Canestrari et al, 2010).

Role pomocníka je zpravidla pro jedince **dočasná**. V případě nedostatku vhodných oblastí pro založení vlastního reprodukčního uskupení, oddálí starší mláďata disperzi a reprodukci a poskytují pomoc příbuzným jedincům (Brown, 1974). Jako tomu je například u hrabošů prériových (*Microtus ochrogaster*), u kterých v případě velké populační hustoty a naplnění vhodných stanovišť, zůstávají potomci v rodinném uskupení a nedispergují (Lucia et al, 2016).

Pomoc může mít i formu trvalé péče, která ale není u savců příliš častá oproti hmyzu, kde se vyskytuje převážně. Pomocníci se vzdají vlastní reprodukce ve prospěch společenství.

Například mravenci *Myrmecocystus mexicanus*, tvoří kolonie několika dominantních samic v oddělených komůrkách s reprodukčními samci, dělnicemi (okolo 76 %) a jedinci, kteří tvořili „živé zásobárny potravy „v jejich abdomenu (okolo 21 %) (Conway, 1983). Asi nejbližším savčím příkladem k této definici **dlouhodobé** péče jsou sociální druhy rypošovitých (Bathyergidae), například rypoš lysý, který zdánlivě tvoří 4 kasty. Ty jsou tvořeny jedinci obou pohlaví a jsou od sebe rozlišitelní velikostí. Nejvyšší reprodukční kasta je tvořena velkou dominantní samicí a několika dominantními samci (Jarvis 1981). Jak se ale později ukázalo kasty nejsou trvalého rázu a jsou v nich možné změny u rypoše lysého (například Falkes et al, 1990), tak i jejich příbuzného rypoše damarského (*Fukomys damarensis*) (například Cooney a Bennett, 2000).

### 1.3. Regulace rozmnožování pomocníků

Existují různé způsoby a mechanismy, jak je reprodukce pomocníků ve skupině regulována. Fyzické udržování kooperativního rozmnožování se například projevuje přímou agresí dominantních jedinců, kteří buď mohou ostatní napadat, vypuzovat z teritoria, cíleně zabíjet narozená mláďata, nebo působit stres, který vede k potratu. Například terénní studie Clutton-Brocka a kolektivu (1998) ukázala, že dominantní samice divokých surikat v době rozmnožování, ve vysoké fázi gravidity, vyžene ze svého teritoria podřízené samice nebo jejich mláďata do 24 hodin po narození zabije. Pravděpodobnost vyhnání se zvyšuje s větší velikostí skupiny, vyšším věkem podřízené samice, s nižší mírou příbuzností a blížícím se porodem (Clutton-Brock et al, 2010). V důsledku toho mají podřízené samice vyšší hladinu stresového hormonu kortizolu (Dantzer et al, 2017). Avšak pokud jsou již mláďata dominantní samice starší, tak matka neomezuje reprodukci podřízených samic (Clutton-Brock et al B, 1998). U mangust žíhaných je regulace rozmnožování pomocníků (vyhnání) spojeno s dostupností zdrojů pro dominantní samice, pokud gravidní dominantní samice vypudila pomocnice, její mláďata se narodila lehčí (Nichols et al, 2012), pokud je vypudila až po porodu, tak v době odstavu méně vážila, nebo se ho ani nedožila (Bell et al, 2011). Pro samičí infanticidu mláďat ve skupinách vlčka etiopského (*Canis simensis*) jsou nepřímé důkazy, v podobě zmizení mláďat, rozpuštění nově vznikající skupiny a přeznačení doupěte (Sillero-Zibiri et al, 1996).

Chemické potlačení reprodukce helperů může být dané i spojením několika supresorů. U rypoše lysého je kvůli nedostatečné sekreci LH z adenohipofýzy, potlačen ovariální cyklus pomocných samic, které jej nejsou schopny zahájit (Faulkes et al, 1990). Podřízení samci



rypoše lysého sice dosáhnou spermatogeneze, tak je i přesto jejich sexuální úspěšnost snížena nízkou koncentrací LH a testosteronu v krevní plazmě. Tato nízká koncentrace ukazuje na snížený vývoj sekrece endokrinních žláz, což se odráží mimo jiné na snížení životaschopnosti spermií (Faulkes et al, 1991). Obě pohlaví rypošů lysých při změně statusu z pomocníků na dominantní jedince procházejí pohlavně specifickými neuroendokrinními změnami, které jsou patrné z krve a mozku již po prvním týdnu bez reprodukční suprese (Swift-Gallant et al, 2015). Podřízené samice kosmana bělovousého (*Callithrix jacchus*) mají potlačenou sekreci LH a ovulaci, díky feromonům dominantní samice (Barrett et al, 1990), ale i díky vizuálnímu kontaktu s ní (Barrett et al, 1993). Dominantní samice tamarína sedlového (*Leontocebus fuscicollis*) potlačují tvorbu estrogenů ve vaječnicích svých dcer jak přímým kontaktem, tak pomocí svého chemického supresoru v moči. Po odstranění ze skupiny a následným spárováním se samcem se staly podřízené samice ovulačními (Epple a Katz, 1984). U tamarína pinčího do dovršení věku 18 měsíců samice zahájí sexuální dospívání, avšak pokud je v rodné skupině, tak se jí nezvýší hladina estrogenů dostatečně vysoko pro zahájení ovulace (Ziegler et al, 1987). Podobně potlačuje plodnost i pokud samice cítí pach (hlavně) matky (Ziegler et al, 1987; Widowski et al, 1990, Savage et al, 1988), ale i kontakt s příbuznými samci (Widowski et al, 1990). Překvapivě ovulaci nezpůsobil kontakt pouze s močí nepříbuzných samců, ale nastartoval ji až přímý kontakt s nepříbuzným samcem (Ziegler et al, 1987; Widowski et al, 1990). Samice se změnou statutu začaly, více přeznačovat produkovat sekret z pachových žláz a staly se více kontaktními s ostatními členy skupiny (Savage et al, 1988).

K omezení reprodukce podřízených jedinců, může dojít i ne/přítomností mláďat. Pokud se ve skupině nevyskytují mláďata, může u podřízených samic dojít k aktivaci reprodukce a infanticidního chování, jako u pískomila mongolského (Saltzman et al, 2009).

#### 1.4. Hypotézy vysvětlující setrvání u modelu kooperativního rozmnožování

Hlavní teorií pro setrvání u modelu kooperativního rozmnožování je příbuzenská výpomoc. Nejvyšších výhod získá jedinec pomocí sobě blízkým příbuzným (sestra/ bratr) než-li vzdálenějším příbuzným (bratranec / sestřenice) a zcela nepříbuzným jedincům (Hamilton, 1963). Aby měl pomocník stejný zisk z pomoci vzdálenějším příbuzným jako například u plných sourozenců, tak by musel pomoci více jedincům (Hamilton, 1964). Dobrovolná nevynucená pomoc je nejpravděpodobnější právě u nejbližších příbuzných. Nejvíce ve skupině tvořené matkou a dcerami (Kokko et al, 2002) a v případě, kdy je spolupráce velmi nákladná a nepůsobí

na zvětšení skupiny, tak bude pomoc poskytována především příbuznými pomocníky (Kokko et al, 2001). Pokud se však míra dobrovolné pomoci sníží, může nastat vynucení pomoci (Kokko et al, 2002). Hypotéza příbuznosti není vysvětlující pro některé druhy, proto bylo v minulosti navrženo několik dalších hypotéz, které se snaží vysvětlit vznik a udržení kooperativního rozmnožování na vzdory nízké příbuznosti mezi jednotlivci. Jednotlivé skupiny kooperativně se množících druhů se mezi sebou mohou lišit v reprodukčním úspěchu. Hlavními faktory, navrženými pro vysvětlení těchto rozdílů jsou velikost a složení skupiny a vlastnosti pomocníků.

**Hypotéza zvětšení skupiny: Zvětšením skupiny** by se měla zvýšit míra přežití příbuzných i nepříbuzných jedinců (Kokko et al, 2001). Výhodami větší skupiny jsou účinnější obrana kritických zdrojů, lepší vyhledání potravy, odrazování predátorů, úspora energie (Shen et al, 2017), možnost variability intenzity poskytované péče (Santos et al, 1997), snížení nákladů na reprodukci, možnost počít další mláďata dříve (Brown, 1974 a Houslay et al, 2020) a umožnit dominantní samici mít poslední vrh mláďat v pozdějším věku (Sparkman et al, 2011). S velikostí skupiny se zvětšuje i reprodukční úspěch při dostatku potravy, ale při rozmnožování vícero dominantních samic se naopak produkce mláďat snižuje, jako u hraboše preriového (Solomon a Crist, 2008). Velikost skupiny, může změnit ochotu dominantního jedince přijmout další členy do skupiny. Například dominantní samice kosmana Kuhlova (*Callithrix kuhlii*) z větších skupin reagovala na neznámé jedince (hlavně na samice) velmi agresivně oproti dominantní samici ze skupiny bez pomocníků (Schaffner a French, 1997). I u druhů, které mají obvykle pouze příbuzné pomocníky může dojít k tomu, že malá skupina přijme i nepříbuznou samici i s jejími mláďaty, jako tomu bylo u psa hyenovitého, aby získala výhody z velikosti smečky (Graf et al, 2006). Podobně, dominantní samice surikat, které jsou běžně agresivní k potomkům jiných samic, se stávají tolerantnější k jejich rozmnožování a mláďata jim nezabíjí (Clutton-Brock et al B, 1998). Výhodou větší skupiny pro rodiče, pomocníky i potomky je to, že mohou získat a udržet větší teritorium v porovnání s méně početnými skupinami, jako u svišťů horských (*Marmota marmota*) (Pasquaretta et al, 2015). Větší velikost skupiny dokáže pomoci snížit náklady pro rodiče a umožnit tak větší pravděpodobnost vychování všech závislých potomků (D'Amelio et al, 2021 a Houslay et al, 2020). Přesto vlivy některých faktorů prostředí na úmrtnost jako například vyšší teploty a predační tlak nedokáže vyšší velikost skupiny snížit, jako u snovače pospolitého (*Philetairus socius*) (D'Amelio et al, 2021). Větší velikost skupiny je prediktorem pro snížení otcovské péče u kosmanů a lvíčků. Překvapivě, dominantní samice

kosmanů ve větších skupinách v prvním měsíci mláďat více transportovaly oproti samicím z malých skupin (Santos et al, 1997). Větší skupiny kalimik (*Callimico goeldii*) si lépe rozdělují náklady na nošení mláďat, takže nosič v průměru stráví méně času nošením (Schradin a Anzenberger, 2001). Dominantní samice rypoše damarského ve větších skupinách více odpočívá a v pozdější fázi gravidity se její hmotnost zvyšuje rychleji oproti samicím z menších skupin (Houslay et al, 2020). Pro tamarína sedlového je minimální velikost skupiny pro rozmnožování tři jedinci, jinak jsou náklady pro samici na laktaci a nošení mláďat příliš vysoké (Goldizen, 1987). V menších smečkách psa hyenovitého se oproti větším zvýšil podíl regurgitace rodičů oproti pomocníkům (Forssman et al, 2018). Zvětšování skupiny nad určitou hranici ovšem může přinést negativní dopady, které vedou dominantní samici u surikat častěji k agresivitě vůči pomocnicím, což často vyústí ve vypuzení ze skupiny a zvětšené míře potratů a infanticidy jejich mláďat (Clutton-Brock et al, 2010). Dále velikost skupiny u surikat ovlivňuje i mláďata dominantní samice, která při opuštění porodní nory váží méně než mláďata z menších skupin, nicméně v období, kdy jsou nutričně závislá na pomocnicích rostou vyšší rychlostí (English et al, 2013). Menším skupinám zase hrozí vyšší pravděpodobnost selhání skupiny v důsledku nemoci nebo nízkého reprodukčního úspěchu (Duncan et al, 2021).

**Hypotéza získání zkušeností:** Staráním se o cizí mláďata ve skupině může jedinec získat zkušenosti s péčí o mláďata, které využije v budoucnosti při své vlastní reprodukci (Lancaster, 1971). Zkušenost s mláďaty formuje budoucí chování jedinců k mláďatům. Například samice hraboše prériového, které byly vystavené následujícímu vrhu rodičů se chovaly více mateřsky k cizím mláďatům (Lonstein a De Vries, 2001). Počet zkušeností rodičů u některých druhů ovlivňuje jejich budoucí reprodukční výkon. Například období, které uplyne mezi vrhy se u samce pískomila mongolského snižuje s jeho zkušenostmi, které získal jako pomocník (Salo a French, 1989). Přežití mláďat se zvyšuje u hraboše prériového spolu s tím, jestli rodičovský jedinec zůstal v rodné skupině a získal zkušenosti s péčí o mláďata (Stone et al, 2010). Zkušenost s mláďaty může mít přímý dopad na rychlost jejich vývoje. Například mláďata zkušeného dominantního samce pískomila mongolského v nižším věku otevírají oči a mají vyšší váhu (Salo a French, 1989). Podobně působila na zvyšující se váhu mláďat zkušenost samců hraboše prériového, avšak otevírání očí bylo u mláďat nejrychlejší u rodičů s kombinovanými úrovněmi zkušenosti s výchovou vlastních mladších sourozenců (Stone et al, 2010). Nezkušenost rodičů u tamarína pinčího uspišila vývoj mláďete, ale tento pokrok nebyl pozitivní, protože mláďata byla

oproti svým vrstevníkům méně dobrodružná a byla nesebevědomá (Washabaugh et al, 2002). Přesto primiparní samice tamarínů pinčích se zkušeností s péčí o cizí potomky a samice bez předešlé zkušenosti s péčí neměly mezi sebou rozdíl v přežití jejich mláďat (Savage et al, 2021). Zkušenosti mimo jiné mohou ovlivnit dovednosti budoucích rodičů, například pokud jsou oba rodiče u pískomila mongolského nezkušení, tak mají špatně postavená hnízda (Salo a French, 1989). Zkušenost s mláďaty může pečujícímu jedinci přinést i jiné výhody než ty přímo spojené s reprodukcí, například u myši čtyřpruhých (*Rhabdomys pumilio*) se samičím zlepšila krátkodobá i dlouhodobá paměť, staly se více konkurence schopné a méně úzkostné v novém prostředí (Pillay a Rymer, 2015).

**Hypotézu sociální prestiže**, lze vysvětlit modelem hendikepu pomocníků, jenž dokazuje jejich kvalitu nad ostatními pomocníky (Zahavi, 1995). Jednotlivci získávají přímé výhody z nákladné pomoci, ale přínos pomocníka pro skupinu jako celek je spíše důsledkem než-li činitelem (Zahavi, 1995). Mimo jiné mohou pomocníci získat péči o mláďata i budoucí pomocníky pro svou vlastní reprodukci jako bylo navrženo například u sojky mexické (Brown a Brown, 1980) a u dudkovce stromového (*Phoeniculus purpureus*) (Ligon a Ligon, 1978; Ligon a Ligon, 1983). Pomoc působí tedy jako „reklama“ pro potenciální budoucí partnery (Zahavi, 1976). Je proto výhodné být při pomoci viděn jako u snovače pospolitého, pomocníci čekají na větší množství ostatních jedinců, než nakrmí mláďata (Doutrelant a Covas, 2007). Pomocníci také mohou upravovat složení stravy podle toho komu ji přinášejí, například mimoskupinová samci u rybařika jižního (*Ceryle rudis*), kteří se začínají přidávat ke skupině, přinášejí samici, s níž se potenciaálně mohou i pářit, větší ryby než jejím mláďatům (Reyer, 1986). Dominantnější jedinci mohou na snahy podřízenějších o reklamu reagovat například uzmutím potravy anebo donucením dárce potravy zkonsumovat sám. Uzmutí potravy praktikují třeba dominantní samec a příbuzní pomocní samci rybařika jižního, kteří ji odeberou mimoskupinovým samcům a přinášejí ji samici nebo ji sami zkonsumují (Reyer, 1986). Donucené nakrmení podřízeného jedince dominantnějším jedincem se objevilo u timálie šedé (*Argya squamiceps*) (Carlisle a Zahavi, 1986), avšak tento jev ze stejné oblasti již nebyl pozorován po změně způsobu pozorování v pozdější studii (Wright, 1997). Zvláštním příkladem sociální prestiže jsou samci pěvušky modré (*Prunella modularis*), u které beta i alfa samci pomáhají s výchovou mláďat, pokud se se samicí spáří před snesením snůšky. Pokud se však nespáří ani jednou, odmítají pomáhat (Davies et al, 1992). I přes hrozící neposkytnutí pomoci si však dominantní samec

samici hlídá před ostatními samci, aby nedocházelo k extra-párové kopulaci (Nakamura, 1998). Hypotéza sociální prestiže se nicméně u řady druhů nepotvrdila, například u samců tamarína pinčího a kosmana bělovousého, kteří ač nosili mláďata, tak se jim snížila pravděpodobnost rozmnožování (Tardif, 1997). U timálievce pruhokřídleho (*Pomatostomus ruficeps*) zase pomocní příbuzní i nepříbuzní samci krmili mláďata stejně často a ani nesynchronizovali svůj přilet do hnízda, v období, kdy se v jeho blízkosti vyskytovala samice (Nomanoa, 2013). Individuální zapojení pomocníků mangusty trpasličí nebylo vázané na počet potenciálních partnerů, ale spíše na stavu nasycení strážce a na úrovni hrozícího nebezpečí (Arbon et al, 2020). Pomocnice vrány černé nezvyšovaly frekvenci krmení mláďat před potenciálními partnery, ale pouze před dominantními jedinci (Trapote et al, 2021). Podobně u datla sběrače (*Melanerpes formicivorus*) se nepotvrdilo, že frekvence krmení mláďat funguje jako signál pro potenciální partnery, ale navíc ani jako platba za participaci v hnízdě (Koenig a Walters, 2016).

**Hypotéza platby (Pay to stay):** Tato hypotéza říká, že dospělí jedinci nechávají na svém území další dospělé, kteří nemají možnost dispergovat, výměnou za pomoc se snížením nákladů na péči (Emlen, 1982). Pokud je pro dominantního jedince výhodnější disperze pomocného jedince, tak pomocník reaguje navýšením pomoci, aby mohl nadále zůstat ve skupině (Kokko et al, 2002). Potomci se také mohou vrátit do natální skupiny a začít znovu pomáhat po selhání vlastního rozmnožování nebo při své nízké paternitě mláďat ve vlastní snůšce/hnízdě jako tomu je u samců salašníka západního. Tito ptáci při pomoci rodičům získávají větší inkluzivní fitness než při výchově cizích mláďat (Dickinson et al, 1996). V případě, když jsou pomocníci příbuzní s dominantním jedincem, tak může jejich vyžadovanou pomoc snížit oproti nepříbuzným jedincům, kteří musí svou přítomnost kompenzovat intenzivnější pomocí (Kokko et al, 2002). Jednou z potencionálních výhod pro pomocníka je možnost vlastního rozmnožování po zmizení/uhynutí dominantního jedince a zaujmutí jeho/jejího postavení jako tomu je u surikat (Stephens et al, 2005). Při čekání na možnost budoucí reprodukce musí helpři pestřence skvělého (*Neolamprologus pulcher*) pomoci, jinak je ostatní pomocníci nebudou na území tolerovat a budou napadáni až nuceni skupinu opustit (Balshine-Earn et al, 1998). Na druhou stranu bylo navrženo, že i dominantní jedinci mohou za pomoc "platit". Dominantní samice tamarína pinčího si udržují kvalitní pomocníky, kteří více pomáhají větší péčí o jejich srst. Oproti tomu otcové těží obecně z většího množství pomocníků, proto více pečují i o srst jedinců, kteří pečují méně (Ginther a Snowdon, 2009). Pomocnice hyen čabrakových (*Hyaena brunnea*) si pamatují, kdo

je vychovával a pomáhal jim, když byly malé a v budoucnu jim pomohou s jejich mláďaty (Owens a Owens, 1984).

#### 1.4.1. Vlastnosti pomocníků

Z důvodu nutnosti interpretovat variabilitu pomoci ve skupinách, bylo navrženo několik vysvětlujících faktorů, které tvoření a udržování skupin popisují s větším zaměřením na jednotlivé části skupiny (např.: pohlaví, věková kohorta, zkušenost s péčí o mláďata...).

Míra zapojení do pomoci v rámci skupiny se může lišit dle **pohlaví** pomocníka. Rozdíl v rozsahu pomoci samce i samice může být způsobem jejich různými zájmy (Cockburn, 1998). Například obě pohlaví surikat, nehlédě na sociální postavení, reagují na nahrávku se žebráním mláďat zvýšením frekvence nošení potravy, nicméně filopatrické samice oproti samcům nosí mláďatům více potravy (English et al, 2008). Samice surikat navíc více krmí samičky na úkor samečků. Samci nehlédí na pohlaví mláďete a dávají jim stejné množství potravy (Brotherton et al, 2001). Tento rozdíl může být způsoben tím, že se samice mohou stát dominantními ve své rodné skupině, nebo skupině jimi vytvořené, nikdy v již existující, do které emigrovaly (Stephens et al, 2005). Samice jsou vyháněny ze skupiny při vysoké graviditě dominantní samice, při vysokých nákladech na podřízenou reprodukci a ve velkých skupinách (Clutton-Brock et al, 2010). Samci surikat se nemohou stát dominantními v rodné skupině, kvůli velké averzi k příbuzenskému křížení. Dokonce po zmizení poslední nepříbuzné samice, skupinu opouštějí (Spong et al, 2008). U surikat nebylo potvrzeno, že dospělí pomocníci pomáhají kvůli agresivitě dominantní samice, ale že pomocí maximalizují své zájmy (inkluzivní fitness) prostřednictvím přímých či nepřímých výhod (Santema a Clutton-Brock, 2012). Dalším zájmem, který pomocníky může hnát k pomoci je zajištění budoucích pomocníků pro svou vlastní budoucí reprodukci jako u pomocnic hyeny čabrakové, které se spíše angažovaly oproti samcům (Owens a Owens, 1984). Jedním z dalších zájmů, které setrvání ve skupině přináší, může být i reprodukční strategie, jako u filopatrických samců dhoula (*Cuon alpinus*), kterým dominantní samec toleruje páření se samicemi a oni se na oplátku starají o mláďata (Venkataraman, 1998). Pohlavní zastoupení pomocníků ve skupině, může být ovlivněno i manipulací ze strany rodičů. Například u sviště alpského je vychýlený poměr pohlaví od narození k tvorbě samců. Ti jsou pro skupinu užiteční, protože pozitivně ovlivňují přežití subadultních jedinců přes zimu produkcí tělesného tepla (Allainé et al, 2000). Zvýšená produkce jednoho pohlaví, může způsobit

nedostatek sexuálních partnerů. Tito „nadbyteční“ jedinci mohou zůstat ve skupině a pomáhat rodičům s jejich reprodukcí jako u samců sojky mexické (Brown, 1970).

Dalšími faktory ovlivňujícím zapojení pomocníka do spolupráce je **věk** a **fyzická zdatnost**. Například subadultní pomocníci obou pohlaví tamarína pinčiho častěji nosí a zajímají se o mláďata než pomocníci mladší (Tardif et al, 1992). Přesto častěji přenášejí mláďata dospělí, kteří jsou oproti subadultním větší, těžší a zdatnější, protože nošení mláďat snižuje efektivitu hledání potravy, rychlost pohybu, a naopak zvyšuje energetické výdaje a pravděpodobnost predace (Caperos et al, 2012). Ochota pomocníků surikat zastávat funkci chůvy v porodní noře, bez přístupu k potravě, úzce souvisí s její celkovou váhou, vyšším věkem a pohlavím (Clutton-Brock et al, 2000). Těžší pomocníci více dokrmovali mláďata (Brotherton et al, 2001 a Clutton-Brock et al, 2003).

Individualita v míře poskytované pomoci může být vyvolána i typem **osobnosti pomocníka** (Sih et al, 2004). Podle nejkompexnější definice je osobnost jedince dána neustálým vývinem a změnami chování (=dynamickou organizací) ve vztahu těla a mysli (= psychofyzických systémů organismu), jenž determinuje jeho charakteristické chování a myšlení v reakci na své okolí (Allport, 1937). Avšak Allport do této definice nezařazoval zvířata, pouze lidi. Sih a kolektiv (2004) si myslí, že typ osobnosti by mohl být jedním z faktorů ovlivňujících chování i u zvířat. Například jednotliví podřízení samci pestřence skvělého se mezi sebou konzistentně lišili v chování. Na tyto samce různě reagovali i ostatní členové skupiny a ryby z jiných skupin (Hamilton a Ligoeki, 2012). Vyšší agresivita mladistvého pomocníka byla spojena s vyšší aktivitou v údržbě hnízda na rozdíl od méně agresivního jedince. Agresivnější jedinci byli tedy více prospěšní pro skupinu (Le Vin et al, 2011). Samcům navíc vyšší agresivita v době mládí přinesla do budoucna výhody v menší nutné míře agresivity při přijímání vlastních pomocníků a samice jim snesly větší snůšky vajec (Schürch a Heg, 2010). Osobnost je podle nedávných zjištění u samců pestřence skvělého utvářena ranými zkušenostmi s predátory a s ranou ne/přítomností pomocníka (Fischer et al, 2017). Osobnost se může projevit množstvím poskytnuté pomoci jako u pomocnic surikat, které když pomáhaly s jednou činností, tak se většinou podílely i na dalších, oproti stejně starým a podobně vážícím samicím, které nepomáhaly vůbec (Clutton-Brock et al A, 1998). Podobně jsou někteří jedinci více ochotnější pomoci s hlídáním mláďat a jejich transportem oproti jiným jedincům u mangust žíhaných (Sanderson et al, 2015). Míra angažovanosti v nošení mláďat se taktéž lišila u pomocníků (obou

pohlaví) a otců ve skupinách kalimik (Schradin a Anzenberger, 2001) a u pomocníků (samců) tamarína pinčiho (Ginther a Snowdon, 2009). Pro zajímavost u salašníka západního se dokázalo, že tendence ne/pomáhat a pomoc ne/přijímat je dědičná (Charmantier et al, 2007).

## 2. Cíl práce

Ve své práci jsem zjišťovala, jaký vliv na reprodukci má velikost skupiny, a následně i složení skupiny; tedy pohlaví, věk a zkušenosti jednotlivých členů, a to u kooperativně se množících savců.

## 3. Metodika

Články jsem vyhledávala s použitím stránek Web of Science, Google Scholar a pomocí citované literatury na kterou odkazovaly studie, které jsem již přečetla (např. Erb a Porter, 2017). Pro vyhledávání jsem zadávala nejčastěji klíčová slova: group size effects in cooperative breeding mammals, social effects in cooperative breeding mammals, age effects in cooperative breeding mammals, effect of helper 's experience in cooperative breeding mammals a jejich synonyma a kombinace. Případně jsem vyhledávala i jednotlivé druhy. Články jsem následně zpracovávala do tabulky. Konkrétně jsem zaznamenávala velikost vzorku, místo výzkumu, zda studie zkoumala vliv velikosti a složení skupiny, na který parametr reprodukce se zaměřili a jaké vyšly výsledky. Abych studii zahrнула do tabulky, musela se provádět na druhu, u kterého se helpři na určitý čas úplně vzdají vlastního rozmnožování. Nezařazovala jsem studie s malým počtem vzorků, zabývající se fakultativně rozmnožujícími se zvířaty a studii, které sice zkoumaly velikost a složení skupiny, ale neporovnávaly je s reprodukcí.

## 4. Výsledky

Dohromady jsem zpracovala 44 studií, které jsem uvedla do **Tabulky 1**. Zkoumané druhy jsou z podčeledi drápkatých opiček (Callitrichinae) v osmnácti studiích, čeledi psovitě (Canidae) ve čtrnácti studiích, v osmi studiích z čeledi promykovití (Herpestidae) a v sedmi ze řádu hlodavci (Rodentia). Dohromady tabulka shrnuje studie pro dvacet druhů zvířat. Nejvíce opakujícími se druhy zvířat jsou surikaty, tamaríni pinčí a vlci obecní. Studie většinou probíhaly na jednodruhové bázi. Výjimku tvoří tři studie, které porovnávaly dva druhy, konkrétně drápkaté opičky (Flach, 2019; Rapaport et al, 2013; Watsa et al, 2017) a jedna provedla dodatečně metaanalýzu (Watsa et al, 2017). Pro přehlednost, kvůli různým výsledkům jsem magisterskou



práci od Flach (2019) rozdělila v tabulce podle druhů. Zbylé dvě studie jsem pro podobnost nechala dohromady, ale započítala jsem jejich ovlivnění reprodukce samostatně.

Nejvíce jsou zastoupené studie, které probíhaly na divokých druhích v divoké přírodě, a to celkem ve dvaceti šesti studiích. V Dalších dvou studiích autoři výsledky porovnávali s daty z literatury. Sedm studií analyzovalo data získaná v přírodě, která však autoři převzali z literatury. V zajetí bylo provedeno devět studií. Studie ze zajetí braly data z databáze EAZA a z laboratorních podmínek. Studie v laboratorních podmínkách se dělily na ty, které manipulovaly s podmínkami a na pouze pozorovací.

V rámci tabulky (Tab.1.) byla ve studiích nejčastěji zkoumaným parametrem reprodukce množství přeživších mláďat, a to celkem ve 40 studiích. Dále v četnosti pozorování následovala velikost vrhu celkem ve 20 studiích. Celkem ve 4 studiích byl pozorovaným parametrem reprodukce celoživotní reprodukční úspěch a rychlost vývoje mláďat. Paritu dominantní samice sledovaly 3 studie. Pouze jednou byla zkoumaným parametrem reprodukce úspěšnost porodu, celková délka života mláďete a mezipородní interval dominantní samice.

Vlivu velikosti skupiny na reprodukci se věnovalo 42 studií. Dohromady jsem v těchto 42 studiích zaznamenala celkem 77 jednotlivých případů velikostních ovlivnění míry a kvality reprodukce (v tabulce pojmenováno jako Parametr reprodukce). Z pozorovaných jevů nejvíce ovlivňuje reprodukci větší velikost skupiny, která se zároveň zhoršuje v menší skupině, a to celkem ve 45 (tj. 60 % ze 77) jednotlivých případech. Velikost skupiny neměla žádný vliv v 21 (tj. 27 % ze 77) jednotlivých ovlivněních parametrů reprodukce. A nakonec v 10 případech (tj. 13 % ze 77) se reprodukční úspěch skupiny zhoršoval s větší velikostí skupiny oproti malé, kde se naopak zlepšoval.

Celkem 17 ze 44 studií se věnovalo i vlivu složení skupiny na různé reprodukční parametry (= míra a kvalita reprodukce). Pro přehlednost jsem tyto vlivy rozepsala jednotlivě pro pohlaví, věk a zkušenost pomocníků.

**Vlivu pohlaví** na míru a kvalitu reprodukce se věnovalo 14 studií. Dohromady jsem v těchto studiích zaznamenala do tabulky 23 jednotlivých případů ovlivnění míry a kvality reprodukce. Vliv samců byl pozorován ve 14 případech (tj. 61 % z 23). Nejčastěji pozorovaným jevem bylo pozitivní ovlivnění reprodukce skupiny vyšším počtem samců v celkem 7 případech

(tj. 50 % ze 14). Počet samců neovlivnil reprodukci skupiny v 6 případech (tj. 43 % ze 14). A nakonec vyšší počet samců zhoršil reprodukci v jednom případě (tj. 7 % ze 14). Vliv počtu samic na skupinovou reprodukci byl pozorován v 9 případech (tj. 39 % z 23). Obecně reprodukce skupiny se s přítomností samic ve skupině ani nezlepšovala celkem ve 4 pozorování (tj. 44 % z 9). Pozitivní vliv na reprodukci s vyšším počtem samic ve skupině se projevil v celkem 3 případech (33 % z 9). A nakonec k zhoršení reprodukce vlivem přítomnosti samic došlo ve dvou pozorováních míry a kvality reprodukce (22 % z 9).

V tabulce jsou zaznamenané dohromady dvě studie věnující se **vlivu věku a zkušenosti skupiny** na míru a kvalitu reprodukce. Věk dospělých a subadultních pomocníků neovlivnil velikost vrhu (Venkataraman, 1998). Zkušenost skupiny neovlivnila úspěšnost reprodukce (Washabaugh et al, 2002).

Tab. 1.: Kooperativně se rozmnožující druhy savců.

Druh	Počet	Místo výzkumu	Vliv velikosti skupiny	Vliv složení skupiny	Parametr reprodukce	Výsledek	Citace
dhoul ( <i>Cuon alpinus</i> )	2 sk. (52 ml.)	příroda	ne	věk	velikost vrhu	subadultní a dospělí jedinci neovlivňují velikost vrhu	Venkataraman, 1998
hraboš prériový ( <i>Microtus ochrogaster</i> )	8 výběhů	zajetí	ano	pohlaví	přežití mláďat, LRS	LRS dom. ♀ se zvětšuje ve větších sk. (s doplňky stravy); přežití ml. se zvyšuje ve větší sk. (pokud není další dom. ♀); nad určitý počet jed. přežití ml. klesá (6 a více)	Solomon a Crist, 2008
kalimiko ( <i>Callimico goeldii</i> )	881 vrhů (117 dom. ♀)	zajetí / databáze EAZA	ne	pohlaví	přežití mláďat	počet dospělých ♂ a ♀ neovlivňují přežití ml. od narození do 1 roku	Flach, 2019
kojot ( <i>Canis latrans</i> )	2 sk. (7 vrhů)	příroda	ano	ne	přežití mláďat, velikost vrhu	velikost vrhu ani přežití ml. nesouviselo s počtem dospělých ve skupině	Bekoff a Wells, 1982
Kosman bělovousý ( <i>Callithrix jacchus</i> )	263 vrhů (592 ml.)	zajetí	ano	ne	přežití mláďat	neexistuje významná korelace mezi velikostí sk. a přežitím ml.	Rothe et al, 1993
Kosman bělovousý ( <i>Callithrix jacchus</i> )	18 sk.	Příroda / data	ano	pohlaví	přežití mláďat	přežití ml. neovlivňuje velikost sk., přežití ml. pozitivně ovlivňuje přítomnost dospělých ♂	Koenig, 1995
kosman zakrslý ( <i>Cebuella pygmaea</i> )	21 sk.	příroda / data	ano	pohlaví	přežití a počet mláďat	žádný vztah mezi počtem dospělých ♂ a počtem kojenců; vztah mezi počtem dospělých jedinců a starších ml. a subdospělých	Heymann a Soini, 1999
lvíček zlatohlavý ( <i>Leontopithecus chrysomelas</i> )	8 sk. (117 ml.)	příroda	ano	Pohlaví	přežití mláďat a růst	♂♂ pozitivní vliv na přežití a růst ml.; velikost sk. negativně koreluje s přežitím ml. (větší sk. = větší úmrtnost)	Heslin Piper et al, 2017
lvíček zlatohlavý ( <i>Leontopithecus chrysomelas</i> )	8 sk. (132 ml.)	příroda/dat a	ano	Pohlaví	přežití mláďat, růst	přežití ml. se snižuje s větší velikostí sk.; přežití a růst se zvyšovaly s přítomností více dospělých ♂	Heslin Piper, 2015
lvíček zlatý ( <i>Leontopithecus rosalia</i> )	43 ♀ (88 ml.)	příroda	ano	ne	přežití mláďat porodu, velikost vrhu	porod neovlivnil počet ♂ ani velikost sk.; ♀ s více pomocnicí porodila větší vrh	Bales et al, 2001

lvíček zlatý ( <i>Leontopithecus rosalia</i> )	297 vrhů (550 mláďat)	zajetí / databáze EAZA	ne	pohlaví	přežití mláďat	přežití ml. nesouviselo s počtem ♂; počet dospělých ♀ pozitivně ovlivňovaly přežití ml.	Flach, 2019
lvíček zlatý ( <i>Leontopithecus rosalia</i> )	7 sk. (37 gravidit)	příroda	ano	ne	úspěšnost gravidity	s vyšší velikostí sk se pravděpodobnost úspěšného porodu zvyšovala	Henry et al, 2013
lvíček zlatý ( <i>Leontopithecus rosalia</i> ) a kalimiko ( <i>Callimico goeldii</i> )	12 sk. ( <i>Leo. ros.</i> ) a 20 sk. ( <i>Cal. goe.</i> )	zajetí	ano	ne	přežití mláďat	velikost sk. pozitivně ovlivňuje přežití ml.	Rapaport et al, 2013
mangusta trpasličí ( <i>Helogale parvula</i> )	12-18 sk. (574 ks)	příroda	ano	ne	přežití mláďat; velikost vrhu	větší sk. měly větší vrhy a více i ml. přežívala	Rood, 1990
mangusta trpasličí ( <i>Helogale parvula</i> )	18 sk. (282 ks)	příroda	ano	ne	přežití mláďat	přežití ml. pozitivně koreluje s vyšší velikostí sk.	Rasa, 1989
pes hyenovitý ( <i>Lycaon pictus</i> )	90 sk. (67 vrhů, 25 dom. ♀)	příroda	ano	ne	velikost vrhu a přežití mláďat	větší sk. produkovaly větší vrhy a více ml. i přežilo do 1 roku	Marneweck et al, 2019
pes hyenovitý ( <i>Lycaon pictus</i> )	11 sk. (366 dospělých)	příroda	ano	ne	přežití starších ml.	Velikost skupiny neměla vliv na přežití ročních ml.	Creel a Creel, 2015
pes hyenovitý ( <i>Lycaon pictus</i> )	20 sk. (208 ml., 28 vrhů)	příroda	ano	ne	Přežití; velikost vrhu	Velikost sk. měla pozitivní vliv na velikost vrhu; neměla vliv na: počet ml. a na ml. přežívajících do 1 roku	Gusset a Macdonald, 2010
pes hyenovitý ( <i>Lycaon pictus</i> )	16 sk. (67 vrhů)	příroda	ano	ne	velikost vrhu, přežití mláďat	ve velkých sk. větší vrhy a větší přežití ml.; ve větších skupinách přibývalo méně zvířat na hlavu nežli v menších	Woodroffe et al, 2019
pes hyenovitý ( <i>Lycaon pictus</i> )	20 sk.	Příroda /data	ano	ne	Velikost vrhu, přežití mláďat	Velikost vrhu a přežití ml. pozitivně korelovalo s velikostí sk.; menší sk. nižší produktivita ml. na hlavu než sk. střední velikosti	Angulo et al, 2013
pískomil mongolský ( <i>Meriones unguiculatus</i> )	18 sk.	zajetí	ano	ne	velikost vrhu; LRS; přežití mláďat	pomocníci nezvýšili LRS dominantní ♀, velikost vrhu ani přežití ml.	French, 1994

rypoš damarský ( <i>Fukomys damarensis</i> )	45 sk. (170 vrhů)	zajetí	ano	ne	meziporodní intervaly; velikost vrhu	ve větších sk. se dominantní ♀ snižuje meziporodní interval a velikost vrhu je vyšší	Houslay et al, 2020
rypoš damarský ( <i>Fukomys damarensis</i> )	29 sk. (68 vrhů, 138 ml.)	zajetí	ano	pohlaví	přežití ml., velikost vrhu	počet narozených ♂ se zvyšoval s rostoucím počtem pomocnic, narození ♀ nebylo ovlivněno počtem pomocnic; velikost sk. neovlivnila poměr pohlaví ml. a velikost vrhu	Lutermann et al, 2014
surikata ( <i>Suricata suricatta</i> )	28 sk. (256 ml.; 57 vrhů)	příroda	ano	ne	přežití mláďat	přežití ml. se neměnilo se změnami velikosti sk.	Clutton-Brock et al, 1998
surikata ( <i>Suricata suricatta</i> )	23 sk. (230 vrhů)	příroda	ano	pohlaví	parita; velikost vrhu; přežití mláďat	velikost vrhu se snižovala s velikostí sk.; přežití ml. se mírně zvýšilo s velikostí sk.; vyšší množství podřízených ♀♀ zvyšoval úmrtnost ml.	Clutton-Brock et al, 2008
surikata ( <i>Suricata suricatta</i> )	14 sk.	příroda	ano	ne	velikost vrhu	větší vrh byl u dom. ♀ při větší velikosti sk. (u podřízených opačně)	Stephens et al, 2005
surikata ( <i>Suricata suricatta</i> )	13 sk. (178 vrhů, 61 matek)	příroda	ano	ne	přežití, velikost vrhu; parita	frekvence vrhů souvisel s počtem pomocníků (dřívější opětá gravidita), počet pomocníků nemá vliv na velikost vrhu	Russell et al, 2002
surikata ( <i>Suricata suricatta</i> )	26 sk. (1378 ml., 119 matek)	příroda	ano	ne	růst mláďat	počet dospělých jedinců v sk. pozitivní vliv na rychlost růstu ml. při nutriční závislosti na nich; ml. se narodila lehčí ve velmi velkých sk	English et al, 2013
surikata ( <i>Suricata suricatta</i> )	31 sk. (553 ♀)	příroda a data	ano	ne	přežití mláďat	♀♀ se rozmnožovaly častěji ve větší sk.; menší vrhy ve větší sk; rostla úspěšnost porodu ve větší sk.	Ozgul et al, 2014
svišť alpský ( <i>Marmota marmota marmota</i> )	24 sk. (496 ml.)	příroda	ano	ne	velikost vrhů, délka života a LRS; přežití ml.	Velikost sk. vede v raném věku k dlouhověkosti a v dospělosti k zvýšení LRS; velikost sk. pozitivně ovlivňuje přežití ml., ale neovlivňuje velikost vrhu	Berger et al, 2015
svišť alpský ( <i>Marmota marmota marmota</i> )	23 sk. (90 vrhů, 343 ml.)	příroda	ano	pohlaví	přežití mláďat přes zimu, velikost vrhu	Početí ani velikost vrhu nesouvisí s počtem pomocníků, vysoký počet ♂♂ pozitivně souvisel s přežitím ml.; samice jsou nákladné - snižují přežití	Allainé a Theuriau, 2004
svišť alpský	23 sk.	příroda	ano	pohlaví, věk	přežití zimy, velikost	subadultní jedinci přežívali méně období	Allainé et al, 2000

( <i>Marmota marmota marmota</i> )	(73 vrhů, 207 ml.)				vrhu	zimy v menších sk; počet pomocných ♂♂ pozitivně souvisel s přežitím subadultních; ♀♀ neovlivňují přežití ml.	
šakal čabrakový ( <i>Canis mesomelas</i> )	15 vrhů (9 sk.)	příroda	ano	ne	přežití mláďat	přežití ml. vzrůstá s počtem dospělých pomocníků	Moehlman, 1979
tamarín pinčí ( <i>Saguinus oedipus</i> )	13 sk. (58 vrhů)	příroda	ano	pohlaví	přežití mláďat	přežití ml. nesouvisí s počtem ♂ ve sk. a velikostí sk.	Savage et al, 2009
tamarín pinčí ( <i>Saguinus oedipus</i> )	10 sk. (28 vrhů, 58 ml.)	zajetí	ano	zkušenost (rodiče i sk.)	přežití mláďat, vývoj mláďat	vývoj ml. neovlivnila zkušenost a počet pomocníků; přežití ml. ve 3 po sobě jdoucích porodech se neměnilo v závislosti na zkušenosti	Washabaugh et al, 2002
tamarín pinčí ( <i>Saguinus oedipus</i> )	942 ml.	NERPRC (zajetí)	ano	ne	přežití mláďat	pomocníci snižují počet odmítnutí ml.	Johnson et al, 1991
tamarín pinčí ( <i>Saguinus oedipus</i> )	1093 živých ml.	NERPRC (zajetí)	ano	ne	přežití mláďat	pomocníci snížili míru odmítnutí ml. dom ♀	Bardi et al, 2001
tamarín pinčí ( <i>Saguinus oedipus</i> )	8 sk. (235 ml., 126 vrhů)	příroda	ano	pohlaví	přežití mláďat	velikost sk. nemá vliv na přežití ml., ale sk. s 1 ♂ měla méně přeživších kojenců	Savage et al, 2021
tamarín Weddelův ( <i>Leontocebus weddelli</i> ) a tamarín vousatý ( <i>Saguinus imperator</i> ) + metaanalýza ( <i>Saguinus spp</i> , <i>Leontopithecus caissara</i> ; <i>Cebuella pygmaea</i> a <i>Callithrix jacchus</i> )	14 sk. ( <i>Leo. w.</i> ) 7 sk. ( <i>Sag. im.</i> )	Příroda + data	ano	pohlaví	přežití mláďat	velikost sk. určují počet ml., která přežila do odstavení  <b>Metaanalýza:</b> počet dospělých ♀♀ a velikost skupiny významně koreluje s reprodukčním výkonem skupiny; počet dospělých ♂♂ neovlivňují reprodukční výkon sk.	Watsa et al, 2017
vlk obecný ( <i>Canis lupus</i> )	3 populace (670 ks)	příroda	ano	pohlaví	přežití mláďat	Přežití ml. rostlo s vyšší velikostí sk.; přežití klesalo s dalším dospělým nemnožícího se ♂; neutrální vliv u dospělých ♀♀	Ausband et al, 2017

vlk obecný ( <i>Canis lupus</i> )	160 vrhů	příroda /data	ano	ne	parita, velikost vrhu, přežití mláďat	Ve větších sk. vyšší parita, větší velikost vrhu; ve větších sk. menší přežití ml.	Ausband a Mitchell, 2021
vlk obecný ( <i>Canis lupus</i> )	19 sk. (279 ml.)	příroda	ano	ne	přežití štěňat	přežití ml. ovlivňuje celkový počet dospělých	Jacobs et al, 2019
vlk obecný ( <i>Canis lupus</i> )	123 sk. (148 ks)	příroda/data a	ano	pohlaví	přežití mláďat	ml. více přežila, když se o ně staralo více pomocníků	Brainerd et al, 2008
vlk obecný ( <i>Canis lupus</i> )	38 sk.	příroda	ano	ne	přežití mláďat	velikost sk. pozitivně souvisela s velikostí vrhu a přežitím ml. do prahové velikosti nad ní každý další jedinec snížil velikost vrhu	Stahler et al, 2012
vlk rudohnědý ( <i>Canis rufus</i> )	489 ks	příroda	ano	ne	velikost vrhu, přežití mláďat, LRS	Pomocníci zvýšili ♀ budoucí věk poslední reprodukce, počet reprodukčních událostí a LRS; ♂ pomocníci snížili LRS; přítomnost pomocníků zvýšila přežití ml.	Sparkman et al, 2011

## 5. Diskuze

V rámci jednotlivých výsledků pro 42 studií zkoumající velikost skupiny byl obecně nejvíce pozorovaným jevem pozitivní vliv větší skupiny na její reprodukční úspěšnost. A současně její reprodukční úspěšnost klesala, když byla skupina menší. Na druhou stranu, pokud skupina přesáhla určitou velikost, tak se reprodukce skupiny zhoršila. Například u surikat se mláďata rodila lehčí (English et al, 2013) a snižovala se velikost vrhu (Clutton-Brock et al, 2008 a Ozgul et al, 2014). Avšak ve větších skupinách surikat (oproti malým) se mírně zvýšilo přežití mláďat (Clutton-Brock et al, 2008), zvýšila se úspěšnost porodu (Ozgul et al, 2014), snížil se meziporodní interval (Russell et al, 2002) a zvyšovala se velikost vrhu (Stephens et al, 2005).

V 17 studiích, které zkoumaly vliv složení skupiny, byla nejvíce reprodukce zkoumána s ohledem na pohlaví pomocníka. Reprodukční úspěšnost stoupala s přítomností většího množství pomocníků samců a klesala s jejich úbytkem až úplnou absencí. Přítomnost samců může být i pro přežití mláďat škodlivá jako například u vlka obecného (Ausband et al, 2017) nebo neovlivnilo přežití mláďat (Bales et al, 2001 a Flach, 2019). Avšak přítomnost samců pozitivně ovlivnila přežití mláďat (Savage et al, 2021; Allainé a Theuriau, 2004 a Allainé et al, 2000) a růst mláďat (Heslin Piper et al, 2017 a Heslin Piper, 2015) mnohem častěji.

Dalším pozorovaným jevem v rámci tabulky byl věk helprů v porovnání s mírou a kvalitou reprodukce. Bohužel zobecnit vliv věku pomocníků nelze, protože se jeho vlivem v rámci shrnutých článků v tabulce věnovala pouze jedna studie. Ve studii, kde se věk pomocníků zkoumal, nevyšlo žádné ovlivnění velikosti vrhu v přítomnosti subadultních a dospělých jedinců (Venkataraman, 1998). Věk pomocníka způsobuje změny v chování, například u hraboše preriového se s rostoucím věkem pomocné samice snižovalo její mateřské chování k mláďatům (Lonstein a De Vries, 2001). Podobně věk rodičů předpovídá chování k mláďatům, například nižší věk rodičů u tamarína pinčího předpovídá větší pravděpodobnost týrání a odmítnutí mláďat (Bardi et al, 2001 a Johnson et al, 1991). Vliv věku jiných členů skupiny, však může reprodukční úspěšnost skupiny ovlivnit. Například přítomnost dalších závislých mláďat negativně ovlivňuje přežití ostatních mláďat u lvíčků zlatohlavých (Heslin Piper, 2015 a Heslin Piper et al, 2017). Vyšší věk například dominantních jedinců může pozitivně ovlivnit přežití mláďat u vlka obecného (*Canis lupus*) (Ausband, 2019) a psa hyenovitého (Marneweck et al, 2019). Věk dominantních samic u kalimik neovlivňoval přežití mláďat, ale prodlužuje samici meziporodní



interval (Flach, 2019). Avšak vyšší věk dominantní samice může negativně ovlivňovat velikost vrhu například u dhoula (Venkataraman, 1998).

Podobně také nelze dobře generalizovat vliv zkušenosti členů skupiny na míru a kvalitu reprodukce. V rámci tabulky se jejímu vlivu věnovala pouze jedna studie a v ní se ani její účinek na reprodukci neprojevil. Konkrétně zkušenost skupiny tamarína pinčího v zajetí neovlivnila rychlost vývoje mláďat ani se neměnilo přežití mláďat s paritou dominantní samice (Washabaugh et al, 2002). Tento výsledek byl z části potvrzen i nejrecentnějším výzkumem pouze zkušeností dominantních samic divokých tamarínů pinčích. Potvrdil, že zkušenost dominantní samice s péčí o mláďaty neměla vliv na jejich přežití (Savage et al, 2021). Avšak nezkušenost dominantní samice je spojovaná s týráním mláďat a jejich opuštěním v kojeneckém věku (Bardi et al, 2001). Právě proto nelze význam zkušenosti přehlížet, byť jenom zkušenost jednoho z rodičů může změnit reprodukční výkon. Například mláďata zkušeného samce pískomila mongolského rychleji nabírala váhu a partnerce zkušeného otce se snížil mezipородní interval a parita (Salo a French, 1989). Podobně mláďata zkušeného samce hraboše prériového rychleji rostla a jejich přežití se zvyšovalo se zkušenostmi obou rodičů (Stone et al, 2010).

Srovnáním výsledků jednotlivých studií, jsem došla k závěru, že nejvíce míru a kvalitu reprodukce u **psovitých šelem** ovlivňuje velikost skupiny a nikoli její složení. Velká velikost smečky byla spojena s lepší reprodukcí, a to zejména tím, že vzrostla míra přežití mláďat, například u psa hyenovitého (Marneweck et al, 2019 a Angulo et al, 2013) a vlka obecného (Ausband et al, 2017 a Ausband a Mitchell, 2021). Stejně tomu tak bylo u **promykovitých**, kdy reprodukce byla taktéž nejvíce pozitivně ovlivněna větší velikostí skupiny. Například se ve větších skupinách rodilo více mláďat u mangusty trpasličí (Rood, 1990) a zároveň se zvýšilo přežití mláďat (Rasa, 1989 a Rood, 1990). U **drápkatých opiček** bylo nejdůležitějším faktorem pohlaví jedinců ve skupině. Nejvíce mírou a kvalitou reprodukce manipulovala přítomnost pomocných samců, jejichž přítomnost ve skupině zvyšuje míru přežití mláďat například u lvíčka zlatohlavého (Heslin Piper et al, 2017), kosmana bělovousého (Koenig, 1995) a tamarína pinčího (Savage et al, 2021). Reprodukce **hlodavců** byla zlepšena, konkrétně nejvíce větší velikostí skupiny, ve které se zvyšovala reprodukční úspěšnost. Například se navýšilo přežití mláďat u hraboše prériového (Solomon a Crist, 2008) a sviště alpského (Berger et al, 2015).

Na druhou stranu, pokud se podíváme na detailnější porovnání, vždy nějaké rozdíly najdeme, například u vlka obecného a psa hyenovitého. Přežití mláďat u obou druhů je pozitivně korelováno s větší velikostí skupiny (Ausband et al, 2017 a Marneweck et al, 2019), u obou druhů se zvyšuje velikost vrhu s velikostí smečky (Ausband a Mitchell; 2021, Gusset a Macdonald, 2010). Může docházet i k rozdílným reakcím míry a intenzity reprodukce na velikost a složení skupiny. Například u vlka obecného existuje slabá korelace věku dominantního páru a jejich zkušeností na přežití mláďat (Ausband, 2019). Pravděpodobnost přežití mláďat se po přidání dospělého nereprodukčního samce do vlčí smečky snižuje, ale překvapivě přidáním dalšího reprodukčního jedince do smečky se přežití mláďat navyšuje (Ausband et al, 2017). Velikost vrhu se u vlka obecné zmenšuje, kvůli vyššímu věku dominantní samice (Stahler et al, 2012). Reprodukce u vlků častěji selže a zmenší se velikost vrhu v menších smečkách, ale přesto v nich při nepříznivých podmínkách mláďata lépe přežívají (Ausband a Mitchell, 2021). U psů hyenovitých se signifikantně zvyšuje přežití mláďat s vyšším věkem matky (Marneweck et al, 2019) na rozdíl od vlka. Vyšší velikost smečky snižuje u hyen věk první reprodukce dominantní samice (Marneweck et al, 2019). Ve větších smečkách hyen se snižuje přežívání dospělých jedinců, ale přežití subadultních jedinců není ovlivněno velikostí smečky (Creel a Creel, 2015). Avšak průměrný věk jedince se zvyšuje se získáním dominantního statusu (Spiering et al, 2010) a samci přežívají lépe než samice (Creel a Creel, 2015).

Studie se lišily v délce, jak dlouho populaci sledovaly, například některé studie pokrývaly kratší časový úsek jako například u rypoše damarského, u kterého byla dominantní samice monitorovaná před graviditou a po porodu i její mláďata do věku 4 týdnů (Lutermann a kolektiv, 2014). Další studie pozorovaly populaci, kvůli přežití mláďate do konce jednoho nepříznivého období, například přežití mláďat přes zimu po ztrátě rodiče u vlků obecných (Brainerd et al, 2008). A nakonec se v minimálním zastoupení objevují studie mapující celoživotní reprodukční úspěch, například studie pozorující přežívání a rozmnožování několika generací u vlka rudohnědého (Sparkman et al, 2010). Délka studie a tím různě dlouhá doba, po kterou byl měřen reprodukční úspěch, mohla mít na výsledky a mezidruhové porovnání nepochybně vliv.

Závěrem lze tedy říct, že reprodukci skupin kooperativně se rozmnožujících savců hlavně ovlivňuje vyšší velikost skupiny a vyšší počet pomocníků samců.

## 6. Použitá literatura

Allainé D, Brondex F, Graziani L, Coulon J, Till-Bottraud I. 2000. Male-biased sex ratio in litters of Alpine marmots supports the helper repayment hypothesis. *Behavioral Ecology*. 11: 507–514.

Allainé D, Theuriau F. 2004. Is there an optimal number of helpers in Alpine marmot family groups?. *Behavioral Ecology*. 15: 916–924.

Allport GW. 1937. Chapter II. – Defining Personality; Personality: a psychological interpretation; *Henry Holt and company*. New York. 1. vydání; 24-55.

Angulo E, Rasmussen GSA, Macdonald DW, Courchamp F. 2013. Do social groups prevent Allee effect related extinctions?: The case of wild dogs. *Frontiers in Zoology*. 10: 1-13.

Arbon JJ, Kern J M, Morris-Drake A, Radford AN. 2020. Context-dependent contributions to sentinel behaviour: audience, satiation and danger effects. *Animal Behaviour*. 165: 143–152.

Ausband DE. 2019. Pair bonds, reproductive success, and rise of alternate mating strategies in a social carnivore. *Behavioral Ecology*. 20: 1-6.

Ausband DE, Mitchell MS. 2021. The effect of group size on reproduction in cooperatively breeding gray wolves depends on density. *Animal Conservation*. 6: 1-7.

Ausband DE, Mitchell MS, Stansbury CR, Stenglein JL, Waits LP. 2017. Harvest and group effects on pup survival in a cooperative breeder; *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 284: 1-8.

Awata S, Munehara H, Kohda M. 2005 Social system and reproduction of helpers in a cooperatively breeding cichlid fish (*Julidochromis ornatus*) in Lake Tanganyika: field observations and parentage analyses. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 58: 506–516.

Bales KL, O'Herron M, Baker AJ, Dietz JM. 2001. Sources of variability in numbers of live births in wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology*; 54: 211–221.

- Balshine-Earn S, Neat FC, Reid H, Taborsky M. 1998. Paying to stay or paying to breed? Field evidence for direct benefits of helping behavior in a cooperatively breeding fish. *Behavioral Ecology*. 9: 432–438.
- Bardi M, Petto AJ, Lee-Parritz DE. 2001. Parental failure in captive cotton-top tamarins (*Saguinus Oedipus*). *American Journal of Primatology*. 54: 159–169.
- Barrett J, Abbott DH, George LM. 1990. Extension of reproductive suppression by pheromonal cues in subordinate female marmoset monkeys, *Callithrix jacchus*. *Reproduction*. 90: 411–418.
- Barrett J, Abbott DH, George LM. 1993. Sensory cues and the suppression of reproduction in subordinate female marmoset monkeys, *Callithrix jacchus*. *Reproduction*. 97: 301–310.
- Bekoff M, Wells MC. 1982. Behavioral Ecology of Coyotes: Social Organization, Rearing Patterns, Space Use, and Resource Defense. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*. 60: 281–305.
- Bell MBV, Nichols HJ, Gilchrist JS., Cant MA, Hodge SJ. 2011. The cost of dominance: suppressing subordinate reproduction affects the reproductive success of dominant female banded mongooses. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 279: 619–624.
- Berger V, Lemaître, JF, Allainé D, Gaillard JM, Cohas A. 2015. Early and adult social environments have independent effects on individual fitness in a social vertebrate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*; 282: 1-7.
- Brainerd SM, Andrén H, Bangs EE, Bradley EH, Fontaine JA, Hall W, Iliopoulos Y, Jimenez MD, Jozwiak EA, Liberg O, Mack CM, Meier TJ, Niemeyer CC, Pedersen HC, Sand HK, Schultz RN, Smith DW, Wabakken P, Wydeven AP. 2008. The Effects of Breeder Loss on Wolves. *Journal of Wildlife Management*. 72: 89–98.
- Brand N, Chapuisat M. 2012. Born to be bee, fed to be worker? The caste system of a primitively eusocial insect. *Frontiers in Zoology*. 9: 1-9.
- Brotherton PNM, Clutton-Brock TH, O'Riain MJ, Gaynor D, Sharpe L, Kansky R, McIlrath GM. 2001. Offspring food allocation by parents and helpers in a cooperative mammal. *Behavioral Ecology*. 12: 590–599.

- Brown JL. 1974. Alternate Routes to Sociality in Jays—With a Theory for the Evolution of Altruism and Communal Breeding. *American Zoologist*. 14: 63–80.
- Brown JL. 1970. Cooperative breeding and altruistic behaviour in the Mexican jay. *Animal behaviour*. 18: 366-378.
- Brown JL, Brown ER. 1980. Reciprocal Aid-giving in a Communal Bird. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*. 53: 313–324.
- Canestrari D, Vera R, Chiarati E, Marcos JM., Vila M, Baglione V. 2010. False feeding: the trade-off between chick hunger and caregivers needs in cooperative crows. *Behavioral Ecology*. 21: 233–224.
- Caperos JM, Morcillo A, Peláez F, Fidalgo A, Sánchez S. 2012. The Effect of Infant Body Mass on Carrier Travel Speed in Cotton-top Tamarins (*Saguinus 25edipus*). *International Journal of Primatology*. 33: 447–459.
- Carlisle TR, Zahavi A. 1986. Helping at the nest, allofeeding and social status in immature arabian babblers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 18: 339–351.
- Clutton-Brock TH, Brotherton P, O’Riain JM, Griffin A, Gaynor D, Sharpe L, Kansky R, Manser M, McIlrath G. 2000. Individual Contributions to Babysitting in a Cooperative Mongoose, *Suricata suricatta*. *The Royal Society*. 267: 301-305.
- Clutton-Brock TH, Gaynor D, Kansky R, MacColl ADC., McIlrath G, Chadwick P, Brotherton PNM, O’Riain JM, Manser M, Skinner JD. 1998. Costs of cooperative behaviour in suricates (*Suricata suricatta*). *Proceedings of the royal society B*. 265: 185–190. A
- Clutton-Brock TH, Gaynor D, Kansky R, McIlrath G, Brotherton PN, O 'Riain JM, Skinner JD. 1998. Infanticide and expulsion of females in a cooperative mammal. *Proceedings of the royal society B*. 265: 2291-2295. B
- Clutton-Brock TH, Hodge SJ, Flower TP, Spong GF, Young AJ. 2010. Adaptive Suppression of Subordinate Reproduction in Cooperative Mammals. *The American Naturalist*. 176: 664–673.

- Clutton-Brock TH, Hodge SJ., Flower TP. 2008 Group size and the suppression of subordinate reproduction in Kalahari meerkats. *Animal Behaviour*. 76: 689-700.
- Clutton-Brock TH, Russell AF, Sharpe LL. 2003. Meerkat helpers do not specialize in particular activities. *Animal Behaviour*. 66: 531–540.
- Cockburn A. 1998. Evolution of helping behavior in cooperatively breeding birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 29: 141–177.
- Conway JR. 1983. Nest Architecture and Population of the Honey Ant, *Myrmecocystus mexicanus* Wesmael (Formicidae), in Colorado. *The Southwestern Naturalist*. 28: 21-31.
- Cooney R, Bennett NC. 2000. Inbreeding avoidance and reproductive skew in a cooperative mammal. *Proceedings of the royal society B*. 267: 801-806.
- Creel S, Creel NM. 2015. Opposing effects of group size on reproduction and survival in African wild dogs. *Behavioral Ecology*. 26: 1414–1422.
- D’Amelio PB, Ferreira AC, Fortuna R, Paquet M, Silva LR, Theron F, Doutrelant C, Covas R. 2021. Disentangling climatic and nest predator impact on reproductive output reveals adverse high-temperature effects regardless of helper number in an arid-region cooperative bird. *Ecology Letters*. 25: 151-162.
- Dantzer B, Bennett NC, Clutton-Brock TH. 2017. Social conflict and costs of cooperation in meerkats are reflected in measures of stress hormones. *Behavioral Ecology*. 28: 1131–1141.
- Davies NB, Hatchwell BJ, Robson T, Burke T. 1992. Paternity and parental effort in dunnocks *Prunella modularis*: how good are male chick-feeding rules?. *Animal Behaviour*. 43: 729–745.
- De A. Moura AC, Nunes HG, Langguth A. 2010. Food Sharing in Lion Tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*): Does Foraging Difficulty Affect Investment in Young by Breeders and Helpers?. *International Journal of Primatology*. 31: 848–862.
- Dickinson JL, Koenig WD, Pitelka FA. 1996. Fitness consequences of helping behavior in the western bluebird. *Behavioral Ecology*. 7: 168-177.

Doutrelant C, Covas R. 2007. Helping has signalling characteristics in a cooperatively breeding bird. *Animal Behaviour*. 74: 739–747.

Duffy JE. 1996. Eusociality in a coral-reef shrimp. *Nature*. 381: 512-514.

Duncan Ch, Manset MB, Clutton-Brock TH. 2021. Decline and fall: The causes of group failure in cooperatively breeding meerkats. *Ecology and Evolution*. 11: 14459 -14474.

Eberle M, Kappeler PM. 2006. Family insurance: kin selection and cooperative breeding in a solitary primate (*Microcebus murinus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 60: 582–588.

Emlen S. T. 1982. The evolution of helping. I. An ecological contrasts model. *The American Naturalist*; 119: 29-39.

English S, Bateman AW, Mares R, Ozgul A, Clutton-Brock TH. 2013. Maternal, social and abiotic environmental effects on growth vary across life stages in a cooperative mammal. *Journal of Animal Ecology*. 83: 332–342.

English S, Kunc HP, Madden JR, Clutton-Brock TH. 2008. Sex differences in responsiveness to begging in a cooperative mammal. *Biology Letters*. 4: 334-337.

Epple G, Katz Y. 1984. Social influences on estrogen excretion and ovarian cyclicity in saddle back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *American Journal of Primatology*. 6: 215–227.

Erb WM, Porter LM. 2017. Mother's little helpers: What we know (and don't know) about cooperative infant care in callitrichines. *Evolutionary Anthropology*. 26: 25-37.

Faulkes, CG, Abbott DH, Jarvis JUM. 1990. Social suppression of ovarian cyclicity in captive and wild colonies of naked mole-rats, *Heterocephalus glaber*. *Reproduction*. 88: 559-568.

Faulkes CG, Abbott DH, Jarvis JUM. 1991. Social suppression of reproduction in male naked mole-rats, *Heterocephalus glaber*. *Reproduction*. 91: 593–604.

Finley WL. 1907. Two studies in blue; American birds; *Charles Scribner's Sons*. New York. 1. vydání. 163-171.

- Fischer S, Bohn L, Oberhammer E, Nyman C, Taborsky B. 2017. Divergence of developmental trajectories is triggered interactively by early social and ecological experience in a cooperative breeder. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 114: 9300–9307.
- Forssman K, Marneweck C, O'Riain JM, Davies-Mostert H, Mills M. 2018. Pup Provisioning in the Cooperatively Breeding African Wild Dog, *Lycaon pictus*, is Driven by Pack Size, Social Status and Age. *African Journal of Wildlife Research*. 48: 1-10.
- Flach KE. 2019. The effect of group composition on maternal reproductive success in cooperatively breeding golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*) and Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*) in European zoos. *Durham theses*. Durham University.
- French JA. 1994. Alloparents in the Mongolian gerbil: impact on long-term reproductive performance of breeders and opportunities for independent reproduction. *Behavioral Ecology*. 5: 273–279.
- Gilchrist JS. 2006. Reproductive success in a low skew, communal breeding mammal: the banded mongoose, *Mungos mungo*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 60: 854–863.
- Gilchrist JS, Russell AF. 2007. Who cares? Individual contributions to pup care by breeders vs non-breeders in the cooperatively breeding banded mongoose (*Mungos mungo*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 61: 1053–1060.
- Ginther AJ, Snowdon CT. 2009. Expectant parents groom adult sons according to previous alloparenting in a biparental cooperatively breeding primate. *Animal Behaviour*. 78: 287–297.
- Goldizen AW. 1987. Facultative polyandry and the role of infant-carrying in wild saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 20: 99–109.
- Graf JA, Gusset M, Reid C, Janse van Rensburg S, Slotow R, Somers MJ. 2006. Evolutionary ecology meets wildlife management: artificial group augmentation in the re-introduction of endangered African wild dogs (*Lycaon pictus*). *Animal Conservation*. 9: 398–403.
- Gusset M, Macdonald DW. 2010. Group size effects in cooperatively breeding African wild dogs. *Animal Behaviour*. 79: 425–428.



- Hamilton IM, Ligoeki IY. 2012. The extended personality: indirect effects of behavioural syndromes on the behaviour of others in a group-living cichlid. *Animal Behaviour*. 84: 659–664.
- Hamilton WD. 1963. The evolution of altruistic behavior. *The American Naturalist*. 97: 354-356.
- Hamilton WD. 1964. The genetical evolution of social behaviour I.. *Journal of Theoretical Biology*. 7: 1–16.
- Hampton Jr JK, Hampton SH, Landwehr BT. 1966. Observations on a successful breeding colony of the marmoset, *Oedipomidas Oedipus*. *Folia Primatologica*. 4: 265–287.
- Heg D, Bachar Z, Taborsky M. 2005. Cooperative Breeding and Group Structure in the Lake Tanganyika Cichlid *Neolamprologus savoryi*. *Ethology*. 111: 1017-1043.
- Henry MD, Hankerson SJ, Siani JM, French JA, Dietz JM. 2013. High rates of pregnancy loss by subordinates leads to high reproductive skew in wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *Hormones and Behavior*. 63: 675–683.
- Heslin Piper LA. 2015. Social and Environmental Factors Influencing Reproductive Success in a Cooperatively Breeding Primate. Department of Ecology and Evolutionary Biology. University of Toronto; 1-42.
- Heslin Piper LA, Dietz JM, Raboy BE. 2017. Multi-male groups positively linked to infant survival and growth in a cooperatively breeding primate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 71: 1-12.
- Heymann EW, Soini P. 1999. Offspring number in pygmy marmosets, *Cebuella pygmaea*, in relation to group size and the number of adult males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 46: 400–404.
- Houslay TM, Vulllioud P, Zöttl M, Clutton-Brock TH. 2020. Benefits of cooperation in captive Damaraland mole-rats. *Behavioral Ecology*; 20: 1-8.
- Charmantier A, Keyser AJ, Promislow DE. 2007. First evidence for heritable variation in cooperative breeding behaviour. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 274: 1757–1761.

- Jacobs CE, David E, Ausband DE. 2019. Wolves in space: locations of individuals and their effect on pup survival in groups of a cooperatively breeding canid. *Animal Behaviour*. 155: 189-197.
- Jarvis J,. 1981. Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies. *Science*. 212: 571–573.
- Johnson LD, Petto AJ, Sehgal PK. 1991. Factors in the rejection and survival of captive cotton top tamarins (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*. 25: 91–102.
- Koenig A. 1995. Group Size, Composition, and Reproductive Success in Wild Common Marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*. 35: 311-317.
- Koenig WD, Walters EL. 2016. Provisioning patterns in the cooperatively breeding acorn woodpecker: does feeding behaviour serve as a signal?. *Animal Behaviour*. 119: 125–134.
- Kokko H, Johnstone RA, Clutton-Brock TH. 2001. The evolution of cooperative breeding through group augmentation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 268: 187–196.
- Kokko H, Johnstone RA, Wright J. 2002. The evolution of parental and alloparental effort in cooperatively breeding groups: when should helpers pay to stay?. *Behavioral Ecology*. 13: 291–300.
- Komdeur J. 1994. Experimental evidence for helping and hindering by previous offspring in the cooperative-breeding Seychelles warbler *Acrocephalus sechellensis*; *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 34:175–186.
- Kovacs JL, Hoffman EA, Marriner SM, Goodisman MAD. 2010. Detecting selection on morphological traits in social insect castes: the case of the social wasp *Vespula maculifrons*. *Biological Journal of the Linnean Society*. 101: 93–102.
- Kühme W. 1965. Communal Food Distribution and Division of Labour in African Hunting Dogs. *Nature*. 205: 443–444.

- Lancaster JB. 1971. Play-mothering: The Relations between Juvenile Females and Young Infants among Free-ranging Vervet Monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Folia Primatologica*. 15: 161–182.
- Le Vin AL, Mable BK, Taborsky M, Heg D, Arnold KE. 2011. Individual variation in helping in a cooperative breeder: relatedness versus behavioural type. *Animal Behaviour*; 82: 467–477.
- Ligon JD, Ligon SH. 1978. Communal breeding in green woodhoopoes as a case for reciprocity. *Nature*. 276: 496–498.
- Ligon JD, Ligon SH. 1983. Reciprocity in the green woodhoopoe (*Phoeniculus purpureus*). *Animal Behaviour*. 31: 480–489.
- Lonstein JS, De Vries GJ. 2001. Social influences on parental and nonparental responses toward pups in virgin female prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Journal of Comparative Psychology*. 115: 53–61.
- Lucia KE, Keane B, Hayes LD, Lin YK, Schaefer RL, Solomon NG. 2008. Philopatry in prairie voles: an evaluation of the habitat saturation hypothesis. *Behavioral Ecology*. 19: 774–783.
- Lukas D, Clutton-Brock T. 2012. Cooperative breeding and monogamy in mammalian societies. *Proceedings of the royal society B*. 279: 2151–2156.
- Lutermann H, Cameron EZ, Raihani NJ, Bennett NC. 2014. Sex ratio variation in a eusocial mammal, the Damaraland mole-rat, *Fukomys damarensis*. *Journal of Zoology*. 294: 139–145.
- Marneweck DG, Druce DJ, Somers MJ. 2019. Food, family and female age affect reproduction and pup survival of African wild dogs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 73: 1–15.
- Moehlman P. 1979. Jackal helpers and pup survival. *Nature*. 277: 382–383.
- Nakamura M. 1998. Multiple mating and cooperative breeding in polygynandrous alpine accentors. II. Male mating tactics. *Animal Behaviour*. 55: 277–289.

- Nichols HJ, Bell MBV, Hodge SJ, Cant MA. 2012. Resource limitation moderates the adaptive suppression of subordinate breeding in a cooperatively breeding mongoose. *Behavioral Ecology*. 23: 635–642.
- Nomano FY, Browning LE, Rollins LA, Nakagawa S, Griffith SC, Russell AF. 2013. Feeding nestlings does not function as a signal of social prestige in cooperatively breeding chestnut-crowned babblers. *Animal Behaviour*. 86: 277–289.
- Ostermeyer MC, Elwood RW. 1984. Helpers(?) At the Nest in the Mongolian Gerbil, *Meriones Unguiculatus*. *Behaviour*. 91: 61–76.
- Owens DD, Owens MJ. 1984 Helping behaviour in brown hyenas. *Nature*. 308: 843–845.
- Ozgul A, Bateman AW, English S, Coulson T, Clutton-Brock TH. 2014. Linking body mass and group dynamics in an obligate cooperative breeder. *Journal of Animal Ecology*. 83: 1357–1366.
- Pasquaretta C, Busia L, Ferrari C, Bogliani G, Reale D, Von Hardenberg A. 2015. Helpers influence on territory use and maintenance in Alpine marmot groups. *Behaviour*. 152: 1391–1412.
- Pillay N, Rymer TL. 2015. Alloparenting enhances the emotional, social and cognitive performance of female African striped mice, *Rhabdomys pumilio*. *Animal Behaviour*. 99: 43–52.
- Rapaport L, Peele B, Warneke M, Mickelberg J, Ballou J. 2013. Do mothers prefer helpers? Birth sex-ratio adjustment in captive callitrichines. *Animal Behaviour*. 85: 1295–1302.
- Rasa OAE. 1989. The costs and effectiveness of vigilance behaviour in the Dwarf Mongoose: implications for fitness and optimal group size. *Ethology Ecology & Evolution*. 1: 265–282.
- Reyer HU. 1986. Breeder-Helper-Interactions in the Pied Kingfisher Reflect the Costs and Benefits of Cooperative Breeding. *Behaviour*. 96: 277–302.
- Richner H. 1990. Helpers-at-the-nest in carrion crows *Corvus corone corone*. *Ibis*. 132: 105–108.

- Rood JP. 1990. Group size, survival, reproduction, and routes to breeding in dwarf mongooses. *Animal Behaviour*. 39: 566-572.
- Rood JP. 1978. Dwarf Mongoose Helpers at the Den. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*. 48: 277–287.
- Rothe H, Koenig A, Darms K. 1993. Infant survival and number of helpers in captive groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*. 30: 131–137.
- Russell AF, Brotherton PNM, McIlrath GM., Sharpe LL, Clutton-Brock TH. 2002. Breeding success in cooperative meerkats: effects of helper number and maternal state. *Behavioral Ecology*. 14: 486–492.
- Salo AL, French JA. 1989. Early experience, reproductive success, and development of parental behaviour in Mongolian gerbils. *Animal Behaviour*. 38: 693–702.
- Saltzman W, Thinda S, Higgins AL, Matsumoto WR, Ahmed S, McGeehan L, Kolb EM. 2009. Effects of siblings on reproductive maturation and infanticidal behavior in cooperatively breeding Mongolian gerbils. *Developmental Psychobiology*. 51: 60–72.
- Sanderson JL, Stott I, Young AJ, Vitikainen EIK, Hodge SJ, Cant, MA. 2015. The origins of consistent individual differences in cooperation in wild banded mongooses, *Mungos mungo*. *Animal Behaviour*. 107: 193–200.
- Santema P, Clutton-Brock TH. 2012. Dominant female meerkats do not use aggression to elevate work rates of helpers in response to increased brood demand. *Animal Behaviour*; 83: 827–832.
- Santos ChV, French JA, Otta E. 1997. Infant Carrying Behavior in Callitrichid Primates: *Callithrix and Leontopithecus*. *International Journal of Primatology*. 18: 889-907.
- Savage A, Snowdon C, Soto L, Medina F, Emeris G, Guillen R. 2021. Factors influencing the survival of wild cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) infants. *American Journal of Primatology*. 83: 1-10.

- Savage A, Soto L, Medina F, Emeris G, Soltis J. 2009. Litter size and infant survivorship in wild groups of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in Colombia. *American Journal of Primatology*. 71: 707–711.
- Savage A, Ziegler TE, Snowdon CT. 1988. Sociosexual development, pair bond formation, and mechanisms of fertility suppression in female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus oedipus*). *American Journal of Primatology*. 14: 345–359.
- Shen SF, Emlen ST, Koenig WD, Rubenstein DR. 2017. The ecology of cooperative breeding behaviour. *Ecology Letters*. 20: 708-720.
- Schaffner CM, French JA. 1997. Group size and aggression: “recruitment incentives” in a cooperatively breeding primate. *Animal Behaviour*. 54: 171–180.
- Schradin C, Anzenberger G. 2001. Infant carrying in family groups of Goeldi’s monkeys (*Callimico goeldii*). *American Journal of Primatology*. 53: 57–67.
- Schürch R, Heg D. 2010. Variation in Helper Type Affects Group Stability and Reproductive Decisions in a Cooperative Breeder. *Ethology*. 116: 257–269.
- Sih A, Bell A, Johnson JC. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*. 19: 372–378.
- Sillero-Zibiri C, Gottelli D, Macdonald DW. 1996. Male philopatry, extra-pack copulations and inbreeding avoidance in Ethiopian wolves (*Canis simensis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 38: 331-340.
- Solomon NG, Crist TO. 2008. Estimates of reproductive success for group-living prairie voles, *Microtus ochrogaster*, in high-density populations. *Animal behaviour*. 76: 881-892.
- Sparkman AM, Adams J, Beyer A, Steury TD, Waits L, Murray DL. 2010. Helper effects on pup lifetime fitness in the cooperatively breeding red wolf (*Canis rufus*). *Proceedings of the royal society B*. 278: 1381-1389.

- Spiering PA, Somers MJ, Maldonado JE, Wildt DE, Gunter MS. 2010. Reproductive sharing and proximate factors mediating cooperative breeding in the African wild dog (*Lycaon pictus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 64: 583–592.
- Spong G, Hodge SJ, Young AJ, Clutton-Brock TH. 2008. Factors affecting the reproductive success of dominant male meerkats. *Molecular Ecology*; Blackwell Publishing Ltd. 17: 2287–2299.
- Stahler DR., MacNulty DR, Wayne RK, von Holdt B, Smith DW. 2012. The adaptive value of morphological, behavioural and life-history traits in reproductive female wolves. *Journal of Animal Ecology*. 82: 222–234.
- Stephens PA, Russell AF, Young AJ, Sutherland WJ, Clutton-Brock TH. 2005. Dispersal, eviction, and conflict in meerkats (*suricata suricatta*): an evolutionarily stable strategy model. *American naturalist*. 165: 120–135.
- Stone AI, Mathieu D, Griffin L, Bales KL. 2010. Alloparenting experience affects future parental behavior and reproductive success in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Behavioural Processes*. 83: 8–15.
- Swift-Gallant A, Mo K, Peragine DE, Monks DA, Holmes MM. 2015. Removal of reproductive suppression reveals latent sex differences in brain steroid hormone receptors in naked mole-rats, *Heterocephalus glaber* *Biology of Sex Differences*. 6: 1–9.
- Taborsky M. 1984. Broodcare helpers in the cichlid fish *Lamprologus brichardi*: Their costs and benefits. *Animal Behaviour*. 32: 1236–1252.
- Taborsky M, Limberger D. 1981. Helpers in fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 8: 143–145.
- Tardif SD, Carson RL, Gangaware BL. 1992. Infant-care behavior of non-reproductive helpers in a communal-care primate, the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Ethology*. 92: 155–167.
- Trapote E, Canestrari D, Baglione V. 2021. Female helpers signal their contribution to chick provisioning in a cooperatively breeding bird. *Animal Behaviour*. 172: 113–120.

- Venkataraman AB. 1998. Male-biased adult sex ratios and their significance for cooperative breeding in dhole, *Cuon ulpinus*, packs. *Ethology*. 104: 671-684.
- Washabaugh KF, Snowdon ChT, Ziegler TE. 2002. Variations in care for cottontop tamarin, *Saguinus oedipus*, infants as a function of parental experience and group size. *Animal Behaviour*. 63: 1163–1174.
- Watsa M, Erkenswick G, Robakis E. 2017. Modeling Developmental Class Provides Insights into Individual Contributions to Infant Survival in Callitrichids. *International journal primatology*. 38: 1032–1057.
- Widowski TM, Ziegler TE, Elowson AM, Snowdon CT. 1990. The role of males in the stimulation of reproductive function in female cotton-top tamarins, *Saguinus o. oedipus*. *Animal Behaviour*. 40: 731–741.
- Woodroffe R, O'Neill H, Rabaiotti D. 2019. Within- and between-group dynamics in an obligate cooperative breeder. *Journal of Animal Ecology*. 89: 530-540.
- Wright J. 1997. Helping-at-the-nest in Arabian babblers: signalling social status or sensible investment in chicks?. *Animal Behaviour*. 54: 1439–1448.
- Zahavi A. 1976. Cooperative nesting in Eurasian bird. *Proceedings of the 16th XVI Ornithological Congress (Canberra, Australia)*. 685-693.
- Zahavi A. 1995. Altruism as a Handicap: The Limitations of Kin Selection and Reciprocity. *Journal of Avian Biology*. 26: 1-3.
- Ziegler TE, Savage A, Scheffler G, Snowdon CT. 1987. The Endocrinology of Puberty and Reproductive Functioning in Female Cotton-Top Tamarins (*Saguinus Oedipus*) under Varying Social Conditions. *Biology of Reproduction*. 37: 618–627.