

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

Kooperace a kompetice mezi druhy *Cercopithecus*

Bakalářská práce

Autor práce: Pavlína Skořepová

Obor studia: Speciální chovy

Vedoucí práce: Ing. Petra Bolechová, Ph.D.

© 2021 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Kooperace a kompetice mezi druhy Cercopithecus" 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 3. května 2021

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucí práce Ing. Petře Bolechové, Ph.D. za vedení práce, trpělivý a vstřícný přístup. Dále pak své rodině za podporu při studiu.

Kooperace a kompetice mezi druhy *Cercopithecus*

Souhrn

Tato práce shrnuje aktuální poznatky o podmínkách soužití více druhů kočkodanů rodu *Cercopithecus*. Převažující frugivorie u většiny druhů vytváří prostor pro konkurenci, určité odlišnosti v potravě naopak dávají některým druhům možnost koexistovat na jednom místě. Mnohdy i přes vysokou míru potravní konkurence kočkodani aktivně vyhledávají přítomnost dalších druhů kočkodanů. Jak z této práce vyplývá, nejsilnějším motivačním prvkem pro toto chování se zdá být vzájemná spolupráce kočkodanů při obraně před predátory. Nejspíše s větším pocitem bezpečí se obezřetnější kočkodani stávají odvážnější a kvalitněji využívají své prostředí. Společně se kočkodani vydávají do oblastí a získávají přístup k druhům potravy, kterých by samostatně bylo rizikové dosáhnout.

Klíčová slova: kočkodan, *Cercopithecus*, kompetice, sympatrie

Cooperation and competition within *Cercopithecus* species

Summary

This work summarizes current knowledge about conditions of coexistence of several guenons species of genus *Cercopithecus*. Predominant frugivory creates space for competition for most of the species, on the other hand certain differences provide possibility to coexist at the same area. Often despite high food competition guenons actively search for presence of other guenons. As follows from this work, the strongest motivational element for this behaviour seems to be mutual cooperation of guenons in case of protection against predators. Most likely under increased feeling of safety can more cautious species become bolder and better exploit their surroundings. Species of guenons can together go to areas and gain access to food species that are dangerous to reach when guenons travel monospecifically.

Keywords: guenon, *Cercopithecus*, competition, sympatry

Obsah

1	Úvod	8
2	Cíl práce	9
3	Literární rešerše	10
3.1	Rod <i>Cercopithecus</i>	10
3.1.1	Taxonomie	10
3.1.2	Ochranařský status	11
3.1.2.1	Ohrožení člověkem.....	11
3.1.3	Charakteristika kočkodanů.....	11
3.1.4	Geografické rozšíření a habitat	12
3.1.4.1	Národní park Tai.....	13
3.1.5	Sociální systém.....	14
3.1.6	Vizuální komunikace	14
3.2	Vícedruhové society	15
3.2.1	Polyspecifické asociace rodu <i>Cercopithecus</i>	16
3.2.2	Potrava	18
3.2.3	Čas strávený se sympatrickými druhy	25
3.2.4	Kooperace pod vlivem predátorů	28
3.2.4.1	Nižší riziko predace – růst možností.....	31
3.2.5	Mezidruhové interakce	34
3.2.6	Vícedruhové society s jinými primáty	35
4	Závěr	39
5	Literatura	41

1 Úvod

Primáti jsou jedním z nejlépe prozkoumaných savčích taxonů a jsou tak vhodným modelem pro další studie. Kočkodani rodu *Cercopithecus* (Linnaeus, 1758), kteří se označují také jako lesní kočkodani, jsou diurnální primáti žijící v rozmanitých lesních habitatech subsaharské Afriky. Jejich nejvýraznějším znakem je život ve vícedruhových asociacích s dalšími druhy primátů, díky čemuž jsou stále objektem zájmu výzkumníků, kteří se snaží zjistit, co vede kočkodany k pravidelnému vyhledávání blízkosti jiných druhů, jak se v těchto situacích chovají a jaké výhody či nevýhody z nich čerpají.

2 Cíl práce

Cílem práce je porovnání poznatků o strategii soužití jednotlivých druhů kočkodanů rodu *Cercopithecus*, především z hlediska potravní kompetice, ale i možné vzájemné ochrany před predátory.

3 Literární rešerše

3.1 Rod *Cercopithecus* Linnaeus, 1758

3.1.1 Taxonomie

Říše: Animalia

Kmen: Chordata

Třída: Mammalia

Řád: Primates Linnaeus, 1758

Podřád: Haplorrhini Pocock, 1918

Infrařád: Simiiformes Haeckel, 1866

Nadčeleď: Cercopithecoidea Gray, 1821

Čeleď: Cercopithecidae Gray, 1821

Podčeleď: Cercopithecinae Gray, 1821

Tribus: Cercopithecini

Rod: *Cercopithecus*

Převzato z: ITIS 2021

Kočkodani patří do čeledi Cercopithecidae Gray, 1821 neboli starosvětští primáti či opice starého světa. Toto označení je odvozeno od oblasti, ve které se vyskytují. Obývají oblast od Gibraltaru přes Afriku do centrální a jihovýchodní Asie včetně Číny a Japonska (Myers 2000). Čeleď Cercopithecidae se dále dělí na dvě podčeledi, a to na Cercopithecinae Gray, 1821 a Colobinae Jerdon, 1867. Podčeleď Cercopithecinae zahrnuje dva tribusy – Cercopithecini (do kterého patří rod *Cercopithecus*) a Papionini. Do čeledi Cercopithecidae patří například ještě paviáni (*Papio* Erxleben, 1777), makaci (*Macaca* Lacépède, 1799), guerézy (*Colobus* Illiger, 1811) nebo languři (*Pygathrix* É. Geoffroy, 1812) (Myers 2000; ITIS 2021).

V angličtině se pro kočkodany používá slovo „guenons“. V různých publikacích se však pod tímto označením ukrývá odlišná taxonomická jednotka. Butynski (2004) ve svém přehledu taxonomie pod pojmem „guenons“ zahrnuje veškeré primáty, kteří náležejí do tribusu Cercopithecini. Stejně tak označení guenons používají pro celý tribus například Jaffe a Isbell (2007). V nejužším pojetí se za guenons považují pouze primáti rodu *Cercopithecus* (Butynski 2004). I v českém jazyce se jako kočkodani nazývají všechny rody v tribusu Cercopithecini (BioLib 2021). Do tohoto tribusu kromě rodu *Cercopithecus* patří ještě dalších

pět rodů – *Allenopithecus* Lang, 1923, *Allochrocebus* Elliot, 1913, *Chlorocebus* Gray, 1870, *Erythrocebus* Trouessart, 1897 a *Miopithecus* Geoffroy Saint-Hilaire, 1842 (ITIS 2021).

3.1.2 Ochranný status

Dle databáze ITIS (2021) rozlišujeme v současné době 20 druhů kočkodanů s 38 poddruhy, kočkodani jsou však nejspíš v neustálém procesu speciace (Butynski 2004). V červeném seznamu IUCN se nachází všechny druhy s různou mírou ohrožení a všechny s klesající tendencí nebo stavem neznámým. Nejohroženější je kriticky ohrožený kočkodan Rolowayův (*Cercopithecus roloway* Schreber, 1774). Lov společně s kácením lesů zapříčinil, že se v přírodě nejspíše nachází méně jak 2000 kusů, a to jen ve dvou oblastech – prales Tanoé na Pobřeží slonoviny a prales Kwabre v Ghaně. Jako ohrožení jsou vedeni kočkodan Dianin (*Cercopithecus diana* Linnaeus, 1758), kočkodan červenobřichý (*Cercopithecus erythrogaster* Gray, 1866), kočkodan dryas (*Cercopithecus dryas* Schwarz, 1932) a kočkodan Sclaterův (*Cercopithecus sclateri* Pocock, 1904). Vlivem člověka je nejvíce druhů ohroženo lovem, zemědělstvím malých farmářů, žárovým zemědělstvím a těžbou stromů (IUCN 2021).

3.1.2.1 Ohrožení člověkem

Bushmeat neboli maso z divokých zvířat je často jediným zdrojem masa v rurálních oblastech subsaharské Afriky. Obstarání masa z hospodářských zvířat je drahé a náročné. Kromě vlastní potřeby loví pytláci za účelem prodeje masa do restaurací a na trzích. Zaměřují se spíše na lov větších druhů zvířat. V národním parku Tai, na Pobřeží slonoviny, se nachází největší ucelená oblast deštného pralesa s vysokou biodiverzitou. Mezi nejčastěji lovené kočkodany zde patří kočkodan Dianin a kočkodan Campbellův (*Cercopithecus campbelli* Waterhouse, 1838). Nejvíce postižená lovem je populace kočkodana Campbellova, jejíž hustota v národním parku Tai je nižší v porovnání s ostatními druhy primátů (Refisch & Koné 2004). Bachmann et al. (2020) provedl studii, ve které přímo prostřednictvím dotazování pytláků získával informace o nejvíce lovených druzích zvířat. Nejčastěji loveným taxonem byli primáti, kteří tvořili 32,2 % lovené zvěře (Bachmann et al. 2020).

3.1.3 Charakteristika kočkodanů

Kočkodani jsou malí až středně velcí primáti (Jaffe & Isbell 2007). Jejich průměrná hmotnost se pohybuje od 4–6 kg, samice menších druhů však mohou vážit pouze kolem 2-3 kg (kočkodan Wolfův *Cercopithecus wolffi* Meyer, 1891, kočkodan mona *Cercopithecus mona* Schreber, 1775). Samec kočkodana Hamlynova (*Cercopithecus hamlyni* Pocock, 1907) může vážit až 10 kg (Bharti 2000; Liu 2000; Platter 2008). Všichni kočkodani mají úzkou nosní přepážku, což je charakteristickým znakem pro celou čeleď Cercopithecidae (Redmond 2007). Na rozdíl od tribusu Papionini mají vyvinuté lícní torby. Mají také protáhlý obličej a nosní kosti (Butynski 2004). Na zemi i na stromech se pohybují kvadrupedně (McGraw 2004; Zinner et al. 2013), lezou po stromech a mezi větvemi a stromy přeskakují (McGraw 2004).

Mají velmi dlouhý ocas, který slouží ke kormidlování během přeskokování (Redmond 2007) a k sociální komunikaci (Kingdon 1980).

3.1.4 Geografické rozšíření a habitat

Všichni kočkodani rodu *Cercopithecus* obývají pouze oblast subsaharské Afriky. Většina druhů kočkodanů se nachází ve střední a západní Africe (Jaffe & Isbell 2007). Výjimkami jsou například kočkodan diadémový (*Cercopithecus mitis* Wolf, 1822), který zasahuje až do Angoly, Zambie, Mozambiku a Jihoafrické republiky nebo kočkodan černolící (*Cercopithecus ascanius* Audebert, 1799) a kočkodan Brazzův (*Cercopithecus neglectus* Schlegel, 1876), kteří ze severu vstupují do Angoly (IUCN 2021). Rozšíření kočkodanů je zaznamenáno na obrázku č. 1.



Obrázek 1: Geografické rozšíření kočkodanů rodu *Cercopithecus*

Zdroj: IUCN 2021

Kočkodani jsou stromoví primáti žijící v lesních habitatech, ať už v primárním, sekundárním a galeriovém deštném pralese, tak i v bambusovém a bažinatém lese (Jaffe & Isbell 2007). Všechny druhy obývají lesní habitat, někteří kočkodani ale kromě klasických lesů obývají i jiné typy biotopů. Kočkodana Brazzova a kočkodana červenobřichého

(*Cercopithecus erythrogaster* Gray, 1866) nalezneme v bažinatých lesích. Kočkodan Brazzův se zdržuje také v blízkosti řek. Kočkodani Lowéův (*Cercopithecus lowei* Thomas, 1923) a Campbellův zase vystupují z pralesa do savany (IUCN 2021).

3.1.4.1 Národní park Tai

Národní park Tai se nachází v západní Africe v jižní části Pobřeží slonoviny, v těsné blízkosti hranic s Libérií. Celý park je označován jako poslední souvislý pás deštného pralesa v západní Africe (Buzzard 2006b). Národní park Tai je kromě jiných primátů domovem také pro čtyři druhy kočkodanů rodu *Cercopithecus* – kočkodan Dianin (obr. 2), kočkodan Campbellův (obr. 3), kočkodan světlobřichý (*Cercopithecus petaurista* Schreber, 1774) (obr. 4) a kočkodan bělonosý (*Cercopithecus nictitans* Linnaeus, 1766) (obr. 5). Všichni primáti rodu *Cercopithecus* v národním parku Tai žijí ve skupinách. Solitérně se objevují pouze mladí jedinci, kteří opustili svou rodnou skupinu (McGraw & Zuberbühler 2008).



Obrázek 2: Kočkodan Dianin (*Cercopithecus diana*) Zdroj: BioLib.cz



Obrázek 3: Kočkodan Campbellův (*Cercopithecus campbelli*) Zdroj: BioLib.cz



Obrázek 4: Kočkodan světlobřichý (*Cercopithecus petaurista*) (Zdroj: <https://www.inaturalist.org/photos/121133350>)



Obrázek 5: Kočkodan bělonosý (*Cercopithecus nictitans*) (Zdroj: BioLib.cz)

Poddruh kočkodana bělonosého - *Cercopithecus nictitans stampflii* (Jentink, 1888) žije v nízké hustotě pouze v severní části národního parku. Kočkodan Dianin, Campbellův a

bělobřichý se pohybují po celé ploše pralesa, ať už na okrajích, tak v jeho středu (McGraw & Zuberbühler 2008).

Predátory v národním parku Taï jsou šimpanzi učenliví (*Pan troglodytes* Blumenbach, 1775), levhartí skvrnití (*Panthera pardus* Linnaeus, 1758), orli korunkatí (*Stephanoaetus coronatus* Linné, 1766) a lidé (McGraw & Zuberbühler 2008). Šimpanzi však loví kočkodany minimálně, zaměřují se spíše na větší druhy, hlavně guerézy červené (*Ptilocolobus badius* Kerr, 1792) (Kane & McGraw 2018).

Národní park Taï se rozprostírá na ploše 3300 km², roční úhrn srážek činí 1942 mm. Během roku se v národním parku vystřídají čtyři sezóny: období dešťů od září do listopadu, období sucha od prosince do února, menší období dešťů od března do června a menší období sucha od července do srpna (Buzzard 2006b).

3.1.5 Sociální systém

Kočkodani žijí ve skupinách o 5-40 jedincích (Candiotti et al. 2015), které nejčastěji tvoří dominantní samec, několik samic a mláďata. Samice kočkodanů jsou filopatrické a samci při dosažení pohlavní dospělosti skupinu opouštějí a žijí soliterně (Chism & Rogers 2004) nebo vytvářejí samčí skupiny (Glenn et al. 2004). Samci kočkodana mona byli pozorováni ve skupinách o 2-4 samcích a jeden samčí pár kočkodanů byl opakovaně viděn společně po dobu 2 let. (Glen et al. 2004). Malé skupiny vytváří například kočkodan Brazzův (Stein 2002), který byl spatřen i v páru o jednom samci a jedné samici (Butynski 2004), nebo kočkodan Rolowayův (Johnson 2015). Velké skupiny až o 50 samicích se dají pozorovat u kočkodana mona (Liu 2000). Výjimkou v utváření jednosamčí struktury je například kočkodan diademový, kdy v období páření se ke skupině připojují soliterní samci (Cords 2004; Macleod et al. 2004) a páří se se samicemi (Macleod et al. 2004).

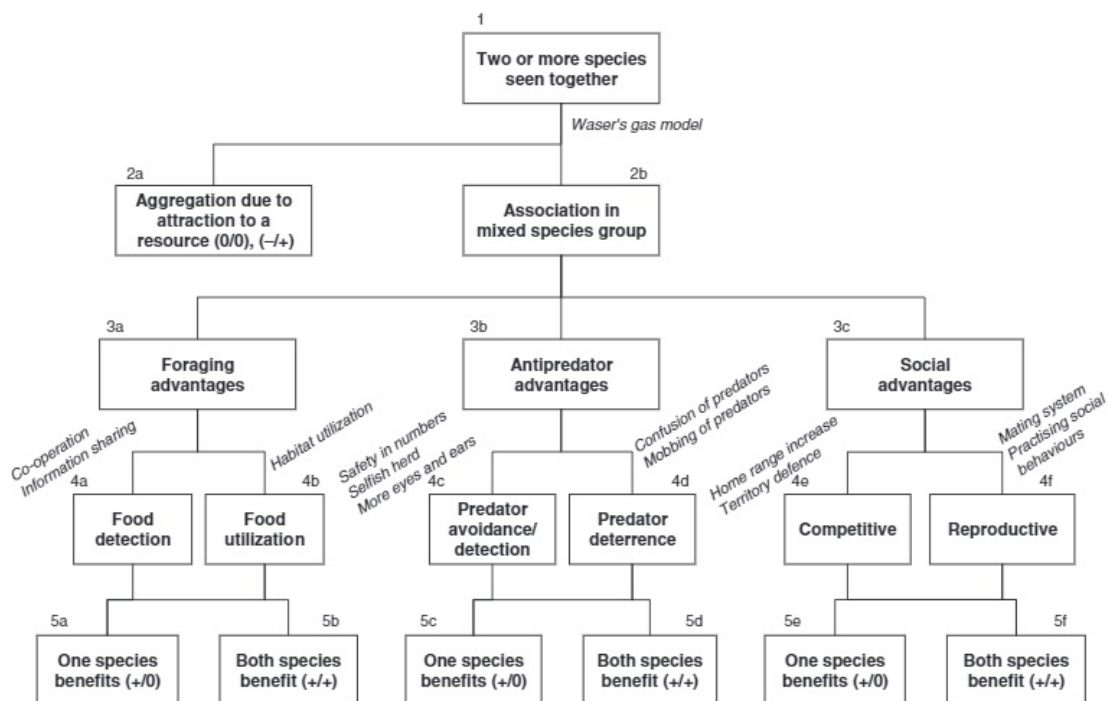
3.1.6 Vizuální komunikace

Charakteristickým znakem kočkodanů je výrazné zbarvení těla (například bílé pruhy na stehnech) a hlavy se znaky charakteristickými pro daný druh. Mezi nejbarevnější kočkodany patří například kočkodan Dianin nebo kočkodan Brazzův. Kočkodan Dianin má červenohnědou dolní část hřbetu a vnitřní stranu stehen, bílá prsa, hrdlo, vous a vnitřní stranu rukou. Na stehnech mají výrazný bílý pruh. Kočkodan Brazzův má v obličeji nápadnou rezavožlutou čelenku a bílou bradku. Tělo je olivově zelené a na vnitřní straně stehen se opět nachází bílé pruhy. Bílé znaky na hlavě slouží nejspíš ke komunikaci mezi jednotlivci v husté vegetaci pralesa (Zinner et al. 2013). Kočkodani vykazují stereotypní horizontální či vertikální pohyby hlavou související s barevnými vzory na hlavě typickými pro druh (Kingdon 2010). Hlavní barevné prvky na hlavě jsou tváře, nos a někdy uši. Kombinace vzoru a typického pohybu by mohla sloužit jako biologická bariéra mezi druhy a zabraňovat tak rozmnožování s jinými druhy (Kingdon 2010).

3.2 Vícedruhové society

V přirozeném prostředí jedinci interagují nejen s jedinci svého druhu, ale také s příslušníky jiných druhů (Candiotti et al. 2013). Všechny druhy se nejčastěji vyskytují v jednodruhové skupině, existují však druhy, které je možné pozorovat ve společnosti jednoho a více druhů. Tyto druhy se nacházejí buď blízko u sebe nebo jsou mezi sebou natolik promíchaní, že už se nedá hovořit o více skupinách, ale pouze o jedné skupině, složené z několika druhů. Taková skupina se pak nazývá polyspecifická, interspecifická či vícedruhová. Tyto vícedruhové skupiny jsou známy u ptáků, korálových ryb, kopytníků, kytovců a primátů (Stensland et al. 2003)

Význam polyspecifických asociací není jasně daný, ale nejčastějšími činnostmi, které se v době takového spojení vyskytují, jsou krmení, shánění potravy, odpočívání a spánek. Tyto asociace jsou dočasné a v různých oblastech se liší jejich druhová skladba. Některé kombinace se však objevují častěji než jiné (Gartlan & Struhsaker 1972). Vícedruhové asociace vznikají, protože poskytují benefity pro účastníky těchto asociací (Whitesides 1989). Benefity a zároveň důvody pro jejich vznik se dají rozdělit do dvou kategorií – přístup k potravě a shánění potravy, zvýšená detekce predátorů a vyhýbání se jim. Benefity se budou lišit pro každou jednu smíšenou skupinu, závisující na druzích ve skupině, obývaném habitatu a potencionálních predátorech (Gartlan & Struhsaker 1972). Důvody pro vznik asociací a benefity z nich plynoucí jsou znázorněny na obrázku č. 6.



Obrázek 6: Výhody a důvody vzniku polyspecifických asociací

Zdroj: Stensland et al. 2003

Asociace mohou mít až trvalý charakter, na druhou stranu se může jednat pouze o náhodné setkání druhů, jejichž domovské okrsky se v určité oblasti překrývají (McGraw & Bshary 2002) nebo si zvířata zvolí stejnou oblast pro shánění zdrojů (Stensland et al. 2003).

Formování vícedruhové skupiny také nemusí být iniciováno oboustranně. Druh, který nevyhledal přítomnost jiného druhu, může jeho přítomnost jednoduše tolerovat. Ne všichni účastníci asociace tak musí nutně čerpat benefity z této interakce plynoucí. Pozitivní efekt se může objevit pouze u jednoho druhu, zatímco ostatní druhy získávají nulový přínos. (Stensland et al. 2003).

Zvětšením své skupiny sloučením s jiným druhem získávají jedinci benefity bez zvětšování vnitrodruhové kompetice o potravu a kompetice mezi samci o samice. I když druhy přijímají velmi podobnou potravu, stále mohou asociací získat výhody v jejím shánění (Gartlan & Struhsaker 1972).

Mezi nejnápadnější vzorce chování lesních primátů patří jejich tendence žít v semi-permanentních (polostálých) smíšených skupinách (Wolters & Zuberbühler 2003), které udržují až po dobu dekád (Candiotti et al. 2013). Běžným předpokladem je, že sloučením s jiným druhem získají jedinci benefity plynoucí z větší počtu jedinců ve skupině, ale za nižší cenu potravní kompetice, pokud je partnerský druh závislý na jiných potravních zdrojích. Jelikož většina primátů žije v sociálním systému s jedním samcem, dosažení větší skupiny je možné právě jen sloučením s jiným druhem. To umožňuje rychlou reakci na změnu v dostupnosti potravy a hrozby predace pozměněním počtu členů skupiny z minuty na minutu (Wolters & Zuberbühler 2003). Zuberbühler & Jenny (2002) navíc ve své studii naznačují, že levharti se zaměřují hlavně na velké skupiny, vytváření velkých skupin vlastního druhu proto může mít fatální následky. Různé druhy primátů se s predací vypořádávají různě, formování velkých smíšených skupin proto může být lepší adaptační strategie než zvětšování vlastní skupiny. Je pravděpodobné, že hlavní důvod pro udržování vícedruhových skupin spočívá v tom, že jedinci mohou bránit větší oblast pralesa před predátory pomocí více hlídkujících jedinců (Wolters & Zuberbühler 2003).

3.2.1 Polyspecifické asociace rodu *Cercopithecus*

Lesní kočkodani často vytvářejí polyspecifické asociace, které mohou snížit nebezpečí napadnutí predátory a zároveň zvýšit konkurenci v potravě (Buzzard 2006). Mnohé studie sympatrických lesních kočkodanů ukázaly, že jejich složky potravy se liší jen mírně, nebo se neliší vůbec (Gautier-Hion et al. 1983; Eckardt & Zuberbühler 2004; Lambert 2004; Buzzard 2006a; Buzzard 2006c). Také často vznikají skupiny složené až ze čtyř druhů kočkodanů, ale mohou vznikat society až o šesti druzích (Kingdon 2010).

Při charakterizování smíšených skupin jsou časté pokusy o kategorizaci zúčastněných druhů na základě jejich funkce ve skupině. Jako nukleární druhy jsou označovány druhy, které iniciují vznik smíšené skupiny a řídí pohyb skupiny. Satelitní druhy se k nukleárním přidružují a následují je. Nukleární druhy efektivně detekují predátory, mají nápadné volání, pohyby a zbarvení. Za nukleární druh v národním parku Tai je považován kočkodan Dianin (Buzzard 2010).

Anatomická stavba těla a genetické založení jsou v rámci rodu *Cercopithecus* velmi podobné, nevzniká tak žádná bariéra zabraňující mezidruhovému křížení. To je však v přírodě vzácné. Reprodukční izolace mezi jednotlivými druhy je nejspíše založená na rozdílné zvukové a vizuální komunikaci (Kingdon 2010). Ukazuje se, že hybridizace mohla být součástí procesu speciace rodu *Cercopithecus* (Detwiler 2004), jak dokazuje příklad z Centre International de Recherches Médicales de Franceville (CIRMF) v Gabonu, kde se narodil samec, kříženec mezi kočkodanem bělonosým a kočkodanem muido (*Cercopithecus cephus* Linnaeus, 1758) (Tosi 2017). Hybridy je možné pozorovat i ve volné přírodě, například kříženec kočkodanů bělonosého a muido byl zaznamenán ve skupině kočkodanů muido na severu národního parku Lopé v Gabonu (Tutin 1999). Dalšími zaznamenanými případy hybridizace mezi kočkodany jsou například kříženci mezi kočkodanem diadémovým a kočkodanem černolícím, kočkodanem červenonosým (*Cercopithecus erythrotis camerunensis* Hayman, 1940) a kočkodanem muido a mezi poddruhy kočkodana diadémového *Cercopithecus mitis stuhlmanni* (Matschie, 1893) a *Cercopithecus mitis kolbi* (Neumann, 1902). V národním parku Gombe v Tanzanii byl dokonce zpozorován hybridní samec, který, jak se zdálo, byl rezidentním samcem skupiny. Na možnou plodnost hybridních samic ukázala mláďata, která se držela v blízkosti těchto samic (Detwiler 2004).

Veškerá studie o utváření vícedruhových skupin primátů jsou založené na jejich pozorování a někdy i následování. Skupiny nezvyklé na přítomnost lidí mohou být jejich přítomností negativně ovlivněny. Spojování jednotlivých druhů a jejich štěpení na jednotky tak nemusí odpovídat přirozeným procesům a zaznamenané druhové skladby se pak odlišují od reality (Astaras et al. 2011).

Nacházejí-li se kočkodani ve vícedruhové asociaci je nejčastěji hodnoceno tak, jsou-li od sebe druhy vzdáleny maximálně 50 metrů (Chapman & Chapman 1996).

Nejvíce prostudovanými asociacemi jsou kočkodan Dianin, bělobřichý a Campbellův (Oates & Whitesides 1990; Zuberbuhler & Jenny 2002) kočkodan Dianin a bělonosý (Zuberbuhler & Jenny 2002), kočkodan diadémový a černolící (Chapman & Chapman 1996; Gathua 2000; Detwiler 2004; Cords 1990), kočkodan Wolfův a černolící (Lambert 2004), kočkodan bělonosý, muido a pruhohřbetý (*Cercopithecus pogonias* Bennet, 1833) (Mitani 1991) kočkodan mona, bělonosý, červenonosý (*Cercopithecus erythrotis* Waterhouse, 1838) a pruhohřbetý (Gartlan & Struhsaker 1972).

Známým pro svůj odmítavý postoj k zapojování se do vícedruhových skupin je kočkodan Brazzův, který žije více kryptickým způsobem života v méně přístupných habitatech a tímto způsobem se vyhýbá predátorům (Wahome et al. 1993; McGraw 1994). Wahome et al. (1993) v oblasti lesa Kakamega v Keni sledovali interakce mezi kočkodany černolícími, diadémovými a Brazzovými. Ve více než 50 % setkání se kočkodan Brazzův projevoval agresivně vůči oběma druhům kočkodanů. Kočkodani černolící se navíc kočkodanům Brazzovým vyhýbali. Buď čekali, než skupina kočkodanů Brazzových strom s plody opustí, nebo strom opouštěli, když se ke stejnému stromu blížili kočkodani Brazzovi (Wahome et al. 1993).

3.2.2 Potrava

Kočkodani jsou převážně frugivorní primáti, jejich další složky potravy však tvoří také listy, květy, liány a hmyz. Poměr těchto složek není v potravě jednotlivých druhů stejný. Některé druhy konzumují převážně ovoce, jiné hlavně listy a některé druhy mají oproti ostatním druhům ve své potravě vysoké procento živočišné složky, kterou tvoří obratlovci a bezobratlí. Podíly jednotlivých složek se však neliší jen mezidruhově, ale i v rámci druhu v závislosti na lokalitě a věku jedinců (Jaffe & Isbell 2011). Například dospělí samci kočkodana Dianina a Campbellova v národním parku Taï konzumují více ovoce a méně listů a bezobratlých, než samice a mladí jedinci (Buzzard 2006b).

V národním parku Taï se pravidelně setkávají a formují vícedruhové skupiny čtyř druhů kočkodanů. Buzzard (2006a) v průběhu čtrnácti měsíců podrobně studoval jednotlivé složky potravy tří z nich – kočkodana Dianina, Campbellova a světlobřichého. Zjistil, že všechny tři druhy konzumovaly velké množství ovoce. Jak je vidět na obr. 7, pouze pro kočkodana Dianina a Campbellova však bylo ovoce hlavní složkou potravy, z těchto dvou druhů byl pak více frugivorní kočkodan Dianin. Kočkodan Dianin tedy konzumoval hlavně ovoce. Listy, živočišná složka a ostatní pro něj byli minoritní záležitostí (Buzzard 2006a).

Food item	<i>Cercopithecus campbelli</i> (N=953)	<i>Cercopithecus petaurista</i> (N=924)	<i>Cercopithecus diana</i> (N=1273)
Fruits	46	34	59
Foliage	8	40	16
Prey	33	12	16
Flower	1	6	3
Fungi	2	1	—
Cheek pouch	9	6	6
Other	1	0.1	0.2

Note. Foliage includes leaves, stems, and petioles. Cheek pouch items include only unidentified objects taken from cheek pouch.

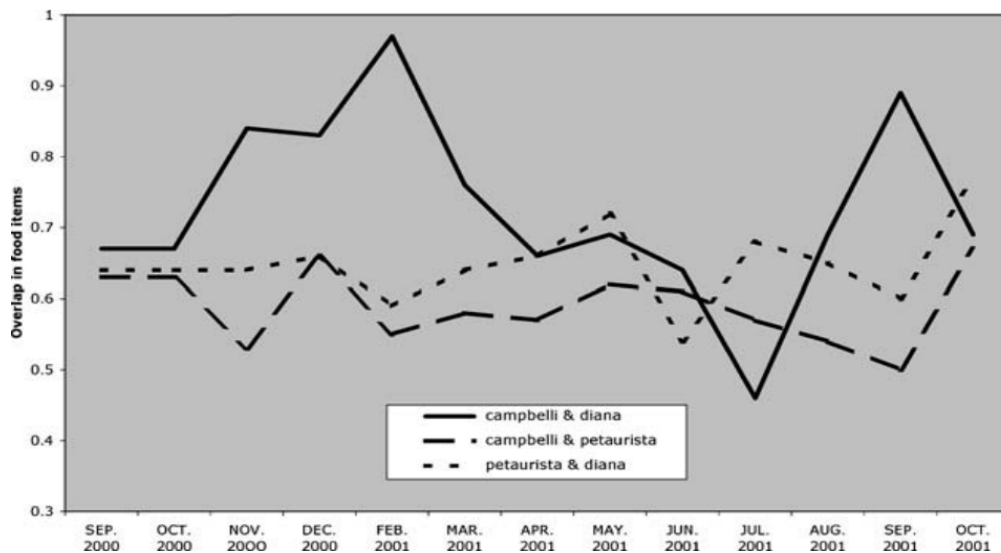
Obrázek 7: Porovnání složek potravy kočkodana Campbellova (*C. campbelli*), kočkodana světlobřichého (*C. petaurista*) a kočkodana Dianina (*C. diana*)

Zdroj: Buzzard 2006a

Kočkodan Campbellův byl ze všech tří druhů nejvíce závislý na živočišné složce, která činila 33 % potravy, zatímco ovoce jen o něco více (46 %). Tento kočkodan také konzumoval přibližně dvakrát více živočišné složky, než kočkodan Dianin (16 %) a třikrát více, než kočkodan světlobřichý (12 %) (Buzzard 2006a). Z další studie od Buzzard (2006c) vzešel překryv 73 % v konzumovaných složkách potravy mezi kočkodanem Dianiným a kočkodanem Campbellovým. Kočkodan světlobřichý se svou preferovanou potravou také odlišoval od ostatních druhů. Na rozdíl od ostatních se krmil hlavně listy, které tvořily 40 % jeho potravy, zatímco ovoce představovalo pouze 34 %. Všechny tři druhy si své hlavní složky potravy zachovávaly stejné v průběhu celého roku i v období nedostatku ovoce. Ovoce kočkodani

konzumovali pouze zralé, listy mohly být zralé i nezralé (Buzzard 2006a). Při jejich dalším sledování Buzzard (2006c) zaznamenal větší procentuální podíl ovoce v jejich celkové potravě. U kočkodana Dianina činil podíl ovoce 59 %, u kočkodana Campbellova 46 %. Výsledky byly vyšší, než které Buzzard zaznamenal ve své další studii (Buzzard 2006a), kočkodan Dianin si ale stále zachoval vyšší stupeň frugivorie než kočkodan Campbellův (Buzzard 2006c).

Procentuální přesahy ve složkách potravy mezi jednotlivými druhy se v průběhu roku značně lišily. Složky potravy kočkodana Dianina a kočkodana Campbellova se průměrně shodovali na 73 %. Jak je však vidět na obr. 8, toto procento během celé studie dosahovalo nejrozdílnějších hodnot. Složky potravy kočkodana Dianina a Campbellova se nejméně shodovaly v červenci (47 %) a nejvíce v únoru (97 %). Potrava kočkodana světlobřichého a Dianina se průměrně shodovala na 65 % a během studie kolísala mezi 54 % a 77 %. Nakonec potravu kočkodana světlobřichého a Campbellova tvořily stejné složky průměrně na 59 %, nejméně 50 % a nejvíce 67 % (Buzzard 2006b).



Obrázek 8: Přesahy v potravě mezi kočkodanem Campbellovým (*C. campbelli*), kočkodanem světlobřichým (*C. pataurista*) a kočkodanem Dianinovým (*C. diana*) v průběhu jednoho roku

Zdroj: Buzzard 2006b

V období od května do srpna, nastává v národním parku Tai období nedostatku ovoce, které částečně spadá do menšího období sucha trvajících od června do srpna. Do tohoto období spadal nejmenší přesah ve složkách potravy mezi dvojicí kočkodan Dianin-kočkodan Campbellův, která také jako jediná v tomto období vykazovala nejmenší přesah. Dostupnost hmyzu, listů a květů nevykazovala v porovnání s dostupností ovoce žádné markantní změny. Všechny tři druhy kočkodanů vykazovaly v období nedostatku ovoce nahrazení běžně konzumované hlavní složky potravy jiným zdrojem. Kočkodani Dianini konzumovali místo ovoce listy, kočkodani světlobřichí nahradili listy květy a ovocem a

kočkodani Campbellovi museli namísto ovoce lovit více kořisti (Buzzard 2006b).

Čtvrtým druhem je kočkodan bělonosý, který se setkává jen s kočkodanem Dianiným a v národním parku Tai se vyskytuje pouze na jeho severním okraji (Eckardt & Zuberbühler 2004). V centrální Africe se jedná o běžný druh kočkodana. V západní Africe se však poddruh kočkodana bělonosého *Cercopithecus nictitans stampflii* vyskytuje pouze v Libérii, na Pobřeží Slonoviny a v Nigérii. Oblasti, ve kterých se vyskytuje, jsou však nesouvislé a celý poddruh je považován za silně ohrožený (Bitty & McGraw 2007). Potravní oblast obou druhů byla ve studii prováděné Eckardt & Zuberbühler (2004) stejná a nerozlišitelná. Stejně tak potravní preference obou druhů ukázaly vysokou podobnost. Hlavní složku potravy tvořilo ovoce (70,9 % pro kočkodana Dianina, 58,9 % pro kočkodana bělonosého) a bezobratlí (26,5 % a 31,2 %). Ovoce a hmyz tak společně tvořily přes 90 % potravy. Buzzard (2006c) však pozorováním kočkodana bělonosého zjistil, že v jeho potravě tvořilo ovoce pouze 34 % z celkové potravy. Kočkodan Dianin ve studii Eckardt (2004) konzumoval ovoce z více než 44 druhů stromů, kočkodan bělonosý z více než 56 druhů. Z toho 97,8 % ovoce zkonsumovaného kočkodanem Dianiným pocházelo z druhů stromů, ze kterých se krmili i kočkodani bělonosí. Opačně toto procento činilo 90,8 % pro kočkodany bělonosé. Doplňkovou potravu tvořily listy, květy a další. Kočkodan Dianin požíral listy a květy ze 49 druhů rostlin, kočkodan bělonosý ze 71 druhů. Dvacet pět (35,2 %) druhů rostlin, které konzumoval kočkodan bělonosý, nepřijímali kočkodani Dianini. Těchto 25 druhů však tvořilo pouze 7,8 % z celkové rostlinné složky. Naopak pouze kočkodan Dianin přijímal 9 (18,4 %) druhů rostlin, což tvořilo 3,6 % z jimi konzumovaných rostlin a květů (Eckardt & Zuberbühler 2004). Buzzard (2006c) ve stejné oblasti zaznamenal, že potravní skladba kočkodana Dianina a bělonosého se shodovala na 65 %. Během studie Eckardt & Zuberbühler (2004) objevili negativní vztah mezi příjmem ovoce a hmyzu v průběhu roku. Oba druhy musely kompenzovat nedostatek ovoce v období od července do září, kdy se snižuje dostupnost ovoce, vyšší konzumací hmyzu, květů a listů. Kočkodan bělonosý byl však nedostatkem ovoce ovlivněn více než kočkodan Dianin a musel ovoce nahrazovat hmyzem a rostlinami v mnohem větší míře (Eckardt & Zuberbühler 2004). Mezidruhová kompetice měla vliv spíše na kvalitu než na množství přijímané potravy. Kočkodani Dianini strávili konzumací potravy 17 % času, kočkodani bělonosí 17,2 %, což neukázalo významný rozdíl. Kočkodani Dianini konzumovali více ovoce než kočkodani bělonosí. Oba druhy preferují plody *Dialium aubrevillei* Pellegr., 1933, příjem těchto plodů kočkodany Dianinými byl ale vyšší než příjem kočkodanů bělonosých, což naznačuje, že kočkodan bělonosý je kompetičně slabší druh. To potvrzuje i zjištění, že rozsah ekologické niky kočkodana Dianina nebyl přítomností kočkodana bělonosého nijak ovlivněn, naopak velikost ekologické niky kočkodana bělonosého se pod vlivem kočkodana Dianina výrazně zmenšila. Navzdory vysoké potravní konkurenci oba druhy vytvářeli polostálé skupiny téměř kontinuálně kromě období nedostatku ovoce od července do září. Kočkodani Dianini tolerovali kočkodany bělonosé, dokud nebyla potrava limitujícím faktorem (Eckardt & Zuberbühler 2004).

Mezidruhová agrese byla mezi těmito dvěma kočkodany zaznamenána jen velmi zřídka, i když se krmili na stejných stromech. Výjimka ovšem nastala od konce července do

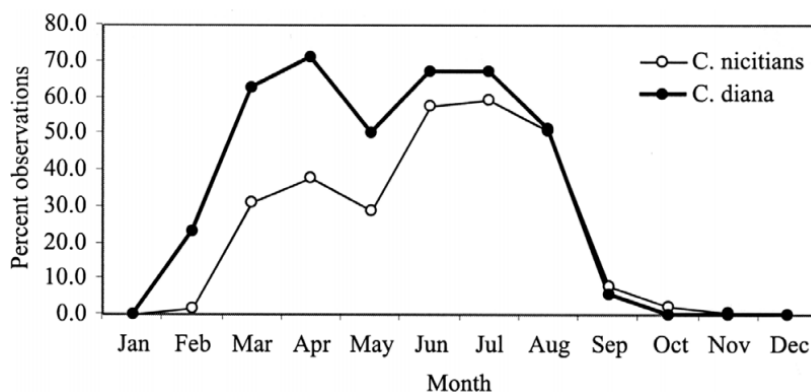
listopadu, s koncem sezóny plodů *Dialium aubrevillei* na konci července (obrázek 9), kdy kočkodani Dianini i bělonosí konzumovali podobné množství plodů *Dialium aubrevillei* (obrázek 10), které tvořily převážnou část ovocné složky jejich potravy. V tomto období se navýšil počet i frekvence agresivních interakcí (obrázek 11).



Obrázek 9: Plod *Dialium aubrevillei*

Zdroj:

<http://tropical.theferns.info/viewtropical.php?id=Dialium+aubrevillei>



Obrázek 10: Podobné procento konzumace plodů *Dialium aubrevillei* mezi kočkodanem Dianiným (*C. diana*) a kočkodanem bělonohým (*C. nictitans*) v období jeho nedostatku

Period	Focal observation of mixed group (h)	Aggression rate (observations/h)	<i>Dialium</i> availability (% <i>C. nictitans</i> diet)
June	73.8	0.000	57.2
July	115.9	0.043	58.9
August	48.4	>0.000a	50.7
September	103.7	0.125	7.8
October	116.2	0.232	2.5
November	74.8	0.187	0.5

Obrázek 11: Nárůst agresivního chování (prostřední sloupec) mezi kočkodanem Dianiným (*C. diana*) a kočkodanem bělonosým (*C. nictitans*) v období nedostatku plodů *Dialium aubrevillei* od konce července do listopadu

Zajímavé je, že tento zdroj potravy byl rozhodujícím faktorem pro vzájemnou koexistenci kočkodana Dianina a bělonosého, neboť mimo období hojnosti plodů se jen zřídka kdy objevovali kočkodani bělonosí na stejném stromě jako kočkodani Dianini, většinou okamžitě ze stromu v přítomnosti kočkodanů Dianiných utekli. Někdy kočkodani bělonosí přicházeli na strom v časovém předstihu, aby se ke zdroji dostali jako první. Když dorazili kočkodani Dianini, okamžitě odehnali všechny kočkodany bělonosé a až potom začali konzumovat plody. Další výsledky této studie také uvádějí, že kočkodani bělonosí čekali,

dokud kočkodani Dianini neopustí krmné místo, aby se pak následně vrátili a sesbírali zbylou potravu. Podstatné ale je, že agresivní výpady kočkodanů Dianin nebyly vázané pouze na potravu, ale objevovaly se často i bez důvodu. Procento asociací v tomto období kleslo z 90 % v červenci až na 50 % v září (Eckardt & Zuberbühler 2004).

Jak bylo zmíněno, kočkodan bělonosý nežije jen v oblasti Pobřeží Slonoviny, ale také v centrální Africe, kde se setkává a slučuje s dalšími druhy kočkodanů. Ve studii v Makokou, Gabon, Gautier-Hion et al. (1983) zjistili, že kočkodan bělonosý konzumoval velmi podobné druhy ovce jako další dva druhy kočkodanů přítomné ve stejné oblasti – kočkodan muido (obr. 12) a kočkodan pruhohřbetý (obr. 13). Všechny druhy se živily ovocem z celkem 28 druhů stromů, z toho kočkodani bělonosí z 24 z nich, kočkodani muido z 21 a kočkodani pruhohřbetí z 22 druhů. Tyto výsledky také potvrdily vysoká procenta pro sdílení stejných zdrojů. Kočkodan pruhohřbetý a kočkodan bělonosý konzumovali 97 % stejných druhů ovoce, kočkodan muido a kočkodan bělonosý 79 %, kočkodan muido a pruhohřbetý 74 %. Všechny druhy se živily ovocem například z čeledi mýdelníkovité (*Sapindaceae* spp. Jussieu, 1789) nebo láhevnikovité (*Annonaceae* spp. Jussieu 1789) (Gautier-Hion et al. 1983).



© Klaus Rudloff, Berlin

Obrázek 12: Kočkodan muido (*C. cephus*)

Zdroj: BioLib.cz



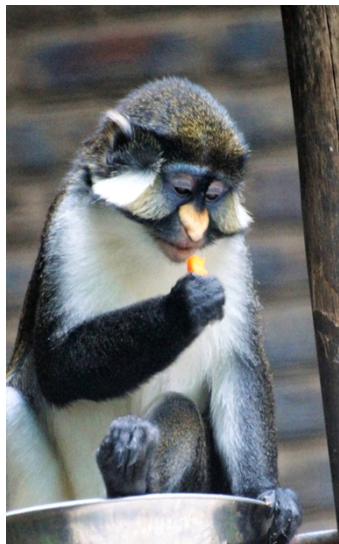
Obrázek 13: Kočkodan pruhohřbetý (*C. pogonias*)

Zdroj: BioLib.cz

Lambert (2004) srovnávala potravu kočkodana černolícího (obr. 14) a diadémového (obr. 15) a zjistila, že kočkodan černolící konzumoval 52 rostlinných druhů, kočkodan diadémový 40 druhů. Oba druhy společně sdílely potravu z 36 druhů rostlin (Lambert 2004).

Houle et al. (2006) v národním parku Kibale pozorovali kočkodana černolícího a diadémového a zjišťovali, jak oba druhy využívají zdroje, když je ovoce méně či více dostupné a kolik neskonsumovaného ovoce ze stromů *Diospyros abyssinica* (Hiern, 1956), *Ficus exasperata* (Vahl, 1805), *Strychnos mitis* (S. Moore, 1911) a *Uvariopsis congensis* (Robyns & Ghesquière, 1933) za sebou zanechávají. Kočkodani diadémoví za sebou vždy zanechávali více ovoce než kočkodani černolící, z čehož se dalo předpokládat, že kočkodani diadémoví

byli dominantní vůči kočkodanům černolícím, ke zdrojům se dostávali jako první a mohli si tak dovolit opustit stromy, na kterých ještě zbývalo ovoce. Houle et al. (2006) dále také sledovali, jak společné krmení kočkodanů probíhalo. Pokud během doby, kterou kočkodani strávili spolu došlo k jakékoli agonistické interakci mezi kočkodany černolícími a diadémovými, kočkodani černolící opustili strom jako první, a to ve 132 z 135 případů. Probíhalo-li krmení poklidně, zůstali kočkodani černolící na stromě i po odchodu kočkodanů diadémových (128 z 206 případů) a získali tak přístup ke kvalitnějšímu ovoci, které se nacházelo vysoko v koruně. Kočkodani diadémoví vždy konzumovali kvalitnější potravu v horní části koruny, zatímco kočkodani černolící zůstávali ve spodní části koruny a krmili se méně kvalitním ovocem. Výš do koruny stromu vystupoval hlavně samec a vysoko postavené samice kočkodana černolícího. Kočkodani černolící byli ve shánění potravy úspěšnější v období nízkého predatorního tlaku, jelikož jsou častější obětí dravých ptáků (Houle et al. 2006).



Obrázek 14: Kočkodan černolící
(*C. ascanius*)

Zdroj: BioLib.cz



Obrázek 15: Kočkodan diadémový
(*C. mitis*)

Zdroj: BioLib.cz

Všichni zástupci podčeledi Cercopithecinae mají vyvinuté lícní torby, které je odlišují od zbytku nadčeledi Cercopithecoidea (Murray 1975). Jejich adaptivní funkce zůstává stále nevyřešená. Lícní torby mohou snižovat vnitrodruhovou kompetici (Smith et al. 2008), mezidruhovou kompetici a riziko predace zkrácením času stráveného v oblastech s velkým množstvím predátorů a dalších skupin primátů (Buzzard, 2006c). Studie z národního parku Tai od Buzzard (2006c) a Smith et al. (2008) přisuzují lícním torbám funkci snížení rizika ulovení predátorem. Únik před predátory má vysokou prioritu, jelikož toto riziko neustále přetrvává, zatímco kompetice je časově proměnlivá (Smith et al. 2008).

Na základě zjištění, že kočkodan Dianin konzumoval nejvíce ovoce, méně kočkodan Campbellův a nejméně kočkodan bělonosý Buzzard (2006c) předpokládal, že

nejvíce naplněné lícní torby budou mít kočkodani Dianini, za nimi kočkodani Campbellovi a nejméně kočkodani bělonosí. Opačná teorie předpokládala, že nejvíce budou lícní torby využívat kočkodani bělonosí a Campbellovi, protože se budou snažit vyhnout větším a dominantnějším kočkodanům Dianiným. Vycházel z hypotézy od Murray (1975), že evoluce velkých lícních tureb je důsledkem mezidruhové kompetice mezi druhy rodu *Cercopithecus*. Výsledky jeho studie prokázaly, že kočkodani Campbellovi měli častěji naplněné lícní torby v porovnání s kočkodanem bělonosým a Dianiným. Kočkodani Dianini konzumovali nejvíce ovoce, ale ve frekvenci naplněných tureb byli na druhém místě. Kočkodani bělonosí naopak konzumovali nejméně ovoce a také nejméně využívali lícní torby. Největšího naplnění lícních tureb však bylo u kočkodanů Campbellových dosaženo, když se nenacházeli ve společnosti kočkodana Dianina. Jejich lícní torby byly napůl až plně naplněny dvakrát častěji, když byli sami. Větší naplnění lícních tureb v přítomnosti kočkodana Dianina by potvrzovaly teorii o snížení mezidruhové konkurence. Ale plnější torby bez přítomnosti kočkodana Dianina naopak ukazují na strategii snížení času stráveného v oblasti s vysokým rizikem predace (Buzzard 2006c). Smith (2008) však namítl, že Buzzard (2006c) neposkytl dostatečné informace o počtu jedinců, kteří se krmili v těsné blízkosti a jelikož kočkodan Campbellův a kočkodan Dianin využívají jiná patra pralesa, toto oddělení snížilo riziko konkurence mezi nimi a nemuselo u nich dojít k okamžité kompetiční hrozbě, která by vedla k většímu využívání lícních tureb (Smith 2008).

Ani v rámci jednoho druhu nebyl zachován stejný vzorec pro množství přijímaných druhů potravy, jak zjistili Chapman et al. (2004) porovnáním výsledků předchozích studií z různých oblastí Afriky o potravních návycích kočkodanů (obr. 16). Porovnáním skladby potravy kočkodana černolícího a diadémového z oblastí národního parku Kibale (Uganda) a Kakamega (Kenya) zjistili, že ovoce tvořilo 13,2-61,3 % potravy pro různé skupiny kočkodana černolícího a 26,1-91,1 % pro kočkodana diadémového. Nejstabilnější příjem hmyzu měl kočkodan černolící, jehož příjem se mezi skupinami pohyboval pouze od 14,5 do 31,2 %. Naopak v konzumaci listů vykazoval kočkodan černolící největší meziskupinové rozdíly. Nejmenší podíl listů na celkové potravě byl 6,5 %, největší 73,6 %. Podíl semen v potravě se mezi druhy lišil nejvíce, to však mohlo být ovlivněno tím, že v některých studiích byla semena řazena do příjmu ovoce (Chapman et al. 2002). Například ve studii od Chapman & Chapman (1996) kočkodan diadémový sdílel s kočkodanem černolícím pouze 25,2 % potravy, zatímco obrázek 16 ukazuje, že v průměru je skladba jejich potravy téměř identická (Chapman et al. 2004). Další studie, zaměřená na skupinu kočkodana Dianina žijící více na východě studované oblasti v Sierra Leone, potvrdila konzumaci 23 % zralého ovoce z *Uapaca guineensis* Müll. Arg., 1864, zatímco další skupina ze západu konzumovala pouze 10,2 % ovoce ze stejného stromu. První skupina tedy měla jeden preferovaný druh ovoce, které tvořilo majoritní podíl potravy, a druhá skupina konzumovala širší škálu potravy (ovoce, květy, listy, semena), kdy největší podíl (11,6 %) tvořila tekutina z tobolek *Funtumia africana* Stapf, 1901 a zralé ovoce z *Uapaca guineensis* bylo až na ostatní místě s 10,2 % (Oates & Whitesides 1990).

Table IV. Variability in Diets Among Populations of the Same Species (Coefficient of Variation) for Select Cercopithecines from a Variety of Sites Across Africa. Studies described in Table III. Values are calculated considering each group as independent and by pooling all studies at the same location (e.g., same national park all years); the latter is presented in parentheses if there are multiple groups at one site.

	Leaves	Seeds	Fruit	Flowers	Insects
Cephus Group					
<i>C. ascanius</i>					
Mean	23.93 (26.00)	8.20 (8.20)	46.65 (44.52)	6.93 (8.18)	23.71 (24.57)
CV	83.76 (84.31)	167.93 (167.93)	29.35 (25.83)	78.41 (70.99)	25.80 (19.74)
<i>C. cephus</i>					
Mean	7.13 (6.85)	5.90	64.70 (68.05)	4.07 (3.18)	18.90 (17.33)
CV	53.66 (17.55)	21.57	22.70 (20.89)	76.04 (119.15)	74.35 (38.57)
Mona Group					
<i>C. pogonias</i>					
Mean	6.77	20.47	58.57	4.63	11.30
CV	84.31	125.16	47.79	97.13	60.07
Nictitans Group					
<i>C. nictitans</i>					
Mean	14.98 (14.47)	21.77 (28.88)	52.33 (52.55)	5.95 (4.78)	12.17 (11.48)
CV	20.99 (24.95)	114.30 (104.44)	29.84 (33.33)	71.86 (91.26)	88.10 (25.57)
<i>C. mitis</i>					
Mean	23.21 (20.17)	4.32 (4.48)	47.43 (51.50)	8.79 (8.86)	15.38 (14.04)
CV	53.09 (62.95)	75.23 (73.08)	37.21 (35.13)	56.24 (65.83)	80.62 (74.32)
All species					
Mean	19.68 (17.61)	12.47 (13.92)	51.58 (51.96)	7.15 (7.12)	17.58 (15.17)
CV	75.94 (78.02)	128.64 (124.57)	32.25 (34.32)	68.14 (73.29)	10.74 (56.48)

Obrázek 16: Průměrné složky diet kočkodanů z různých oblastí

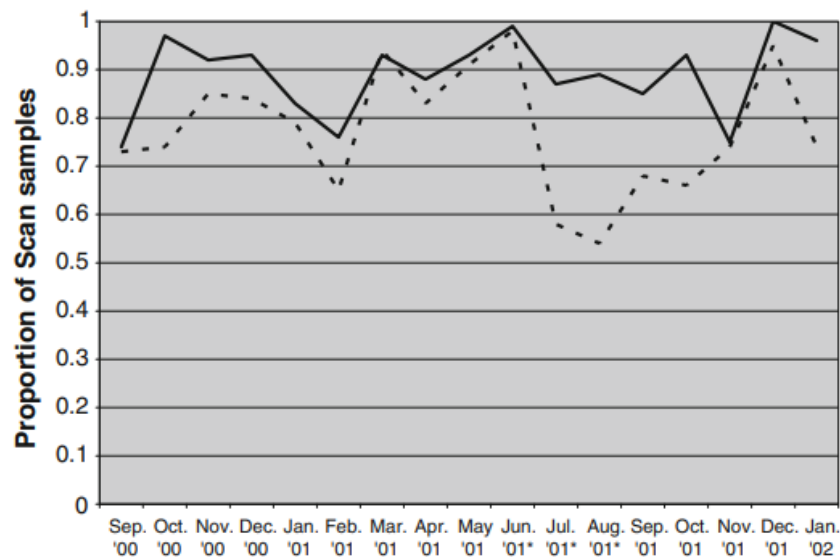
Zdroj: Chapman et al. 2004

3.2.3 Čas strávený se sympatrickými druhy

Jak často a na jak dlouho se kočkodani slučují je nejspíše závislé na mnoha faktorech. Vliv může mít oblast, podobná potrava nebo dostupnost potravy v závislosti na sezóně. Tlak ze strany predátorů nemusí být také ve všech oblastech stejný. Struktura prostředí a hustota predátorů tak může ovlivňovat míru, se kterou druhy formují vícedruhové skupiny (Kane & McGraw 2017). Kočkodani diadémoví a černolíci byli v národním parku Gombe v Tanzanii v asociaci zaznamenáni v 60 % pozorování (Detwiler 2004). V národním parku Taï se kočkodan Dianin a kočkodan Campbellův společně nacházeli v 75 % pozorování prováděném Wolters & Zuberbühler (2003). Ještě vyšší procento asociací mezi kočkodanem Dianiným a Campbellovým zaznamenal Buzzard (2010), kočkodani společně trávili 89 % času. Asociace mezi kočkodanem Dianiným a Campbellovým nevykazovaly významné sezonní výkyvy (Buzzard, 2010; Kane & McGraw, 2017). Oproti kočkodanu Campbellovému vykazoval kočkodan bělobřichý ve studii od Buzzard (2010) menší procento asociací (79 %) s kočkodanem Dianiným. Toto procento je sice v rámci jeho studie nižší než procento asociací mezi kočkodanem Dianiným a Campbellovými dle studie Wolters & Zuberbühler (2003), avšak závěr naznačuje, že procento asociací obou druhů může být skoro stejné. Nicméně průměrná míra asociací mezi všemi druhy byla vždy vysoká (Wolters & Zuberbühler 2003; Buzzard 2010).

Jak zjistili Kane & McGraw (2017), tyto výsledky vždy závisí na studovaných skupinách, některé preferují více monospecifický způsob života, zatímco jiné preferují společnost dalších druhů. Všechny čtyři jimi pozorované skupiny kočkodana Dianina se sdružovaly s dalšími druhy kočkodanů. První skupina byla pozorována s kočkodanem Campbellovým pouze v 23 % případů a s kočkodanem světlobřichým jen v 18 % případů. Další tři skupiny trávily v přítomnosti kočkodana Campbellova 75-83 % pozorování a s kočkodanem světlobřichým 20-50 % pozorování. Rozdíl v míře asociací mezi skupinami kočkodanů zaznamenali i Gautier-Hion et al. (1983) v případě kočkodanů muido, pruhohřbetého a poddruhu kočkodana bělonosého (*Cercopithecus nictitans martini* Waterhouse, 1838). Jedna skupina kočkodanů muido byla spatřena ve společnosti dalších druhů kočkodanů pouze v 6,5 % pozorování. Naopak jiná skupina kočkodanů muido trávila se skupinou tvořenou kočkodanem pruhohřbetým a bělonosým téměř polovinu (42 %) pozorování.

Buzzard (2010) nižší procento asociací mezi kočkodanem Dianiným a světlobřichým vysvětlil tak, že kočkodan světlobřichý je na kočkodanovi Dianiném kvůli své odlišné strategii závislý méně, než kočkodan Campbellův, který je více závislý na schopnosti kočkodana Dianina detekovat predátory. Od července do listopadu také zaznamenal sezónní výkyvy v míře asociaci (obr. 17) mezi kočkodanem Dianiným a světlobřichým (Buzzard 2010). K jinému výsledku však došli Kane & McGraw (2017), kteří nezaznamenali výkyvy mezi sezónami ani v rámci několika let.



Obrázek 17: Čas strávený kočkodanem Campbellovým (černá čára) a kočkodanem světlobřichým (přerušovaná čára) v asociaci s kočkodanem Dianiným

Zdroj: Buzzard 2010

Kočkodan mona se ve studii od Gartlan & Struhsaker (1972) ze všech studovaných kočkodanů v jižním Bakundu nejméně vyskytoval monospecificky. Skupina byla o samotě pozorována pouze v devíti případech, zatímco ve vícedruhové skupině byl zaznamenán 157krát. U dalších dvou druhů z této oblasti, kočkodana bělonosého a červenonosého, rozdíl nebyl tak značný, sklon k volbě života ve vícedruhové skupině byl však stále zřetelný. Kočkodan bělonosý byl o samotě pozorován 53krát, ve společnosti 169krát, kočkodan červenonosý se o samotě nacházel ve 48 případech, ve skupině s dalšími druhy 174krát. Když se kočkodan mona nacházel ve vícedruhové skupině, byl mnohem častěji nalezen v asociaci s kočkodanem bělonosým i červenonosým zároveň (111 případů), než pouze s kočkodanem bělonosým (10 případů) či kočkodanem červenonosým (15 případů) (Gartlan & Struhsaker 1972).

Možnost kočkodana mona být součástí vícedruhové skupiny byla nejspíš vytvořena člověkem rozšířením sekundárního lesa, a tím došlo k odstranění přírodních bariér mezi kočkodanem mona, červenonosým a bělonosým. Kočkodani mona se primárně nacházejí v mangrovových močálech, zatímco kočkodani bělonosí a červenosí preferují sekundární lesy. Kdyby nedošlo ke změnám v prostředí, k asociacím mezi kočkodanem mona a ostatními druhy by nejspíš docházelo méně často a soustředily by se pouze v oblastech podél řek a na hranicích lesa (Gartlan & Struhsaker 1972).

Dlouhodobější a pevnější asociace vznikala ve vztahu kočkodan bělonosý-červenonosý, než ve vztazích kočkodan pruhohřbetý-bělonosý a kočkodan pruhohřbetý-červenonosý. Důvodem mohl být větší domovský okrsek a větší denní aktivita a ušlá vzdálenost kočkodana pruhohřbetého v porovnání s kočkodany bělonosým a červenonosým. Gartlan & Struhsaker (1972) sledovali fluktuaci kočkodanů ve dvou oblastech západního Kamerunu – deštný prales v Idenau a les v jižním Bakundu. Skladba vícedruhových skupin v primárním nížinném deštném pralesu v Idenau se ukázala být závislá na aktuální sezóně, jelikož některé druhy tuto oblast v období nedostatku ovoce opouštěly. Kočkodan pruhohřbetý se v Idenau objevil v březnu a znovu odešel mezi červnem a červencem. Stejně tak kočkodan červenonosý vykazoval určité sezonní výkyvy, ne však tak výrazné, jako kočkodan pruhohřbetý. Kočkodan bělonosý se v Idenau vyskytoval stále bez ohledu na podmínky. Příchod a odchod kočkodana pruhohřbetého byl závislý na zrání ovoce na dvou druzích stromů, *Pycnanthus angolensis* Wel., 1895, *Coelocaryon preussi* Warb., 1895 a kvetení stromu *Symphonia globulifera* L. f., 1782. Stejně jako v Idenau i v jižním Bakundu opustil oblast, když stromy přestaly plodit velké množství ovoce. V červnu stromy *Staudtia stipitata* Warb., 1903, *Pycnanthus angolensis* Warb. 1895 a *Irvingia gabonensis* Baill., 1844 produkovaly spousty ovoce, a právě v červnu se kočkodan pruhohřbetý vyskytoval nejhojněji. Ihned v červenci však zase odešli a zpět se vrátili až v srpnu, naopak kočkodani bělonosí a červenosí se v Bakundu vyskytovali neustále (Gartlan & Struhsaker 1972).

Je běžné, že kočkodani preferují například jen jednu skupinu, se kterou se pravidelně slučují, nebo střídají více skupin, a to i během jednoho dne. Druhý případ je častý u druhů, které mají větší domovský okrsek, více se přesouvají a narazí tak na další skupiny, s jejichž domovskými okrsky se překrývají. Příkladem je skupina kočkodanů muido, jejichž domovský

okrsek se v Gabonu více překrýval s domovskými okrsky kočkodanů bělonosých. Kočkodan bělonosý se zdržoval na jednom místě s malým domovským okrskem, zatímco kočkodani muido měli větší domovský okrsek, přes den se více přesouvali a narazili tak na více skupin kočkodanů bělonosých, ke kterým se mohli připojit (Gautier-Hion 1983).

Asociace mezi kočkodany mohou trvat různě dlouhou dobu. Kočkodan Wolfův (*Cercopithecus wolfi* Meyer, 1891) a kočkodan černolící v oblasti Wamba, Kenya byli zaznamenáni v asociaci, která vydržela přes hodinu (McGraw 1994). Kočkodan diademový a černolící společně trávili průměrně 2 hodiny denně (Detwiler 2004), někdy až 5 hodin (Cords 1990). Ve výzkumu Cords (1990) byl iniciátorem asociací převážně kočkodan černolící a tyto asociace jako první ukončoval minimálně. Kočkodan světlobřichý, Dianin a Campbellův spolu trávili více času, než Buzzard (2010) předpokládal. Denně společně trávili přes pět hodin, někdy až 10 hodin nepřetržitě (Buzzard 2010).

Dle Mitani (1991) byli společně viděni pouze kočkodan muido a kočkodan bělonosý 36krát, kočkodan bělonosý a pruhohřbetý 3krát, kočkodan muido a pruhohřbetý 3krát a pouze tyto 3 druhy společně 8krát. Dvojici tvořenou pouze kočkodanem Wolfovým a černolícím pozoroval McGraw (1994) 12krát.

3.2.4 Kooperace pod vlivem predátorů

Kočkodani jsou nejčastěji oběťmi orlů korunkatých (*Stephanoaetus coronatus*) (obr. 18) a levhartů skvrnitých (*Panthera pardus*) (obr. 19), dále také krait (*Python* Daudin, 1803), šimpanzů učenlivých (*Pan troglodytes*) a koček zlatých (*Caracal aurata* Temmnick, 1827) (Chapman & Chapman 1996, Gautier-Hion et al. 1983).



Obrázek 18: Orel korunkatý (*Stephanoaetus coronatus*)

Zdroj: BioLib.cz



Obrázek 19: Levhart skvrnitý (*Panthera pardus*)

Zdroj: BioLib.cz

Kočkodani se při obraně před predátory spoléhají na několik taktik: na specifickou vokalizaci tzv. „alarm calls“, agresi vůči predátorům a útěk do nižších pater pralesa (Cordeiro 1992).

Hlasové projevy se v rámci skupiny kočkodanů liší. Jiné zvuky/vokalizaci vydávají samice a nedospělí jedinci a jiné dominantní samci. Samice a mláďata se specializují na vokalizaci na blízkou vzdálenost související s běžnými činnostmi a sociálním vztahy (Ouattara et al. 2009). Samice vydávají takzvané „contact calls“ (Candiotti et al. 2013). Samci jsou naopak specialisté na hluboké zvuky, takzvané „alarm call“, které jsou v lese slyšet na velkou vzdálenost. Samci vokalizují v přítomnosti predátora nebo jiné možné hrozby, do běžné vokalizace skupiny se téměř nezapojují. Samci však svým voláním neoznamují riziko jen své vlastní skupině, ale také dalším primátům, ať už svého, nebo jiného druhu (Ouattara et al. 2009).

Schopnost kočkodanů porozumět významu varovného volání (alarm call) jiného druhu v národním parku Taï je popsána několika autory (Zuberbühler 2000; Eckardt & Zuberbühler 2004).

Zuberbühler (2000) toto chování podrobně zkoumal u kočkodana Campbellova a kočkodana Dianina. „Alarm calls“ se liší v závislosti na typu predátora, lze akusticky odlišit, reagují-li samci na orla či levharta, kteří se nejvíce podílí na jejich lovu. Zuberbühler (2000) zjistil, že kočkodani Dianini jsou vnímaví k „alarm call“ vydávaných samci kočkodana Campbellova a reagují na ně stejně, jako kdyby predátora zpozorovali oni sami. Kočkodani Dianini tak nejen věnují pozornost „alarm calls“ jiného druhu, ale dokonce rozumí i jeho významu (Zuberbühler 2000). Tato reakce funguje i opačně, kdy kočkodan Campbellův rozumí obsahu „alarm call“ kočkodana Dianina (Zuberbühler 2001). Ve stejné oblasti se tímto chováním zabývali i Eckardt & Zuberbühler (2004), kteří však zkoumali možnost, že kočkodani rozumí významu varovného volání mezi kočkodanem Dianiným a kočkodanem bělonosým. Eckardt & Zuberbühler (2004) došli ke stejnému výsledku, jako dříve Zuberbühler (2001), tedy že kočkodani Dianini a kočkodani bělonosí vzájemně rozumí obsahu cizích „alarm calls“. Zuberbühler (2000; 2001) zkoumal reakce kočkodanů několika postupy a zaznamenával reakce na předchozí získané nahrávky varovného volání (playback experiment): skupině kočkodanů Dianiných byla puštěna nahrávka „alarm call“ vydávaného kočkodany bělonosými v přítomnosti orla a hned poté byla puštěna nahrávka orlího křiku. V tomto případě už kočkodani Dianini na predátora nereagovali vlastním „alarm call“. Samice i samec kočkodana Dianina reagovali na podnět (nahrávka orlího křiku) slabě, i když je normálně reakce na křik orla velmi silná. Další pokusem byla přehrání nahrávky „alarm call“ kočkodana bělonosého vydávaného v přítomnosti orla kočkodanům Dianiným následováním přehráním nahrávky řevu levharta. V tomto případě reagovali kočkodani Dianini vydáváním „alarm call“ jak vůči orlům, tak i vůči levhartům.

Třetí metodou, kterou použil i Eckardt (2004), bylo pouze přehrání záznamu „alarm call“ kočkodanů bělonosých kočkodanům Dianiným nebo přehrání záznamu levhartího řevu či orlího křiku oběma druhům a sledování jejich reakce. Kočkodan Dianin reagoval na „alarm call“ kočkodana bělonosého vůči orlům vlastním „alarm call“ určeného orlům. Stejný výsledek se dostavil i v případě levharta. V žádném případě se nestalo, že by kočkodan Dianin reagoval na „orlí alarm call“ kočkodana bělonosého vlastním „levhartím alarm call“ (Zuberbühler 2000). Stejně tak na nahrávky „alarm calls“ kočkodanů Dianiných reagovali

kočkodani bělonosí tak, jako kdyby predátora zaslechli či zpozorovali sami. Ve všech skupinách se k sobě jednotlivci přiblížili, zvýšili obezřetnost a začali vydávat „alarm calls“. Kočkodani Dianini tedy volání kočkodana bělonosého považovali za jasné znamení přítomnosti predátora. V tomto varovném volání kočkodanů bělonosých šly dobře rozlišit dva typy zvuků – „tock“, který byl spojený pouze s reakcí na orlí křik, a „zeck“, který bylo možné zaslechnout v reakci na levhartí vrčení. Jako příklad lze uvést situaci, kdy byla spuštěna nahrávka orlího křiku, na kterou začal okamžitě reagovat samec kočkodana bělonosého, který začal vydávat „alarm call“, vystoupal výše do koruny stromu a sledoval okolí, zatímco hlídal skupinu. Po třech varovných voláních kočkodana bělonosého se k němu připojil i samec kočkodana Dianina (Eckardt 2004).

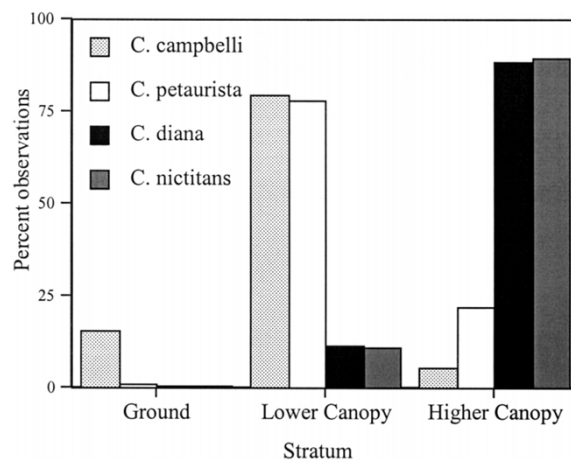
Některé druhy jsou vůči predátorům vnímavější a tím pádem cennější partneri (Gautier-Hion et al. 1983; Eckardt & Zuberbühler 2004; Buzzard 2010). Buzzard (2010) zaznamenal, že ve skupině tvořené kočkodanem Dianiným, Campbellovým a světlobřichým reagoval na všechny možné hrozby jako první kočkodan Dianin. Hrozby zahrnovaly přítomnost orlů, levhartů nebo jakýkoliv nepokoj v prostředí, například padající strom. Kočkodan Dianin reagoval jako první v 49 %, kočkodan Campbellův v 21 % a kočkodan světlobřichý pouze v 18 % (Buzzard 2010). Který druh ze skupiny kočkodan bělonohý-muido-pruhohřbetý reaguje na kterou hrozbu jako první zjišťovali Gautier-Hion et al. (1983) v oblasti Makokou, Gabon. Na rozdíl od předchozí studie, kde na všechny hrozby reagoval jako první pouze jeden druh, v Gabonu bylo zřetelné patrné rozdělení rolí v detekci predátora. Na pozemní hrozbu jako první reagoval nejvíce kočkodan muido (47 %). Podobný výsledek měl i kočkodan pruhohřbetý (44 %), kočkodan bělonosý na hrozbu nacházející se na zemi jako první reagoval minimálně. Samice a nedospělí jedinci kočkodana muido reagovali na hrozbu v 75 % případů, kočkodana pruhohřbetého v 22 % a kočkodana bělonosého pouze v méně než 3 %. Pokud se predátor blížil ze vzduchu, jako první vydával „alarm call“ v naprosté většině případů kočkodan pruhohřbetý, méně kočkodan bělonosý. Kočkodan muido nebyl nikdy zpozorován, že by jako první reagoval na predátora blížícího se ze vzduchu. Kočkodan bělonosý ve skupině nejaktivněji hlasově reagoval na jakýkoliv neklid v okolí. Rozdělení úkolů tak zvyšovalo šanci na detekci predátora. Kočkodan muido, který preferuje níže položené oblasti, byl tak informovaný o hrozbě přicházející ze vzduchu a kočkodani bělonosí a pruhohřbetí včas obdrželi upozornění na predátora přicházejícího po zemi (Gautier-Hion et al. 1983).

Kočkodan bělonosý i kočkodan Dianin se silně překrývají jak v potravě, tak v habitatu. Z jejich asociace také nejspíš neplyne jiný přínos než zvýšená ochrana před predátory. Kočkodani bělonosí vykazují výrazné antipredační chování v přítomnosti orla korunkatého. Dospělí samci obou druhů, kočkodana světlobřichého i kočkodana Dianina, jsou vůči orlům silně agresivní a aktivně je napadají (Zuberbühler et al. 1997; Eckardt & Zuberbühler 2004). Obvyklou reakci na přítomnost orla popsali Eckardt & Zuberbühler (2004) takto: *„celá skupina se nacházela blízko mýtiny, samec kočkodana bělobřichého zpozoroval orla a rozeběhl se k němu, zatímco vydával „alarm call“. Hned na to se za ním rozeběhl samec*

kočkodana *Dianina* a vydával svůj vlastní „alarm call“. Společně pak napadli orla korunkatého.“

3.2.4.1 Nižší riziko predace – růst možností

Se zvýšenou šancí na detekci predátorů roste ve skupině pocit bezpečí. Ochrana před predátory však pro některé druhy nemusí být dostatečným důvodem pro utváření asociací s jiným druhem. Jedná se hlavně o druhy, které se v potravě překrývají natolik, že by pro ně stejný efekt bezpečí ve větší skupině mohl vzniknout přidružením se k další skupině vlastního druhu. Vícedruhová skupina tak musí poskytovat další benefity, které svým přínosem převáží cenu za konkurenci v potravě. V národním parku Taï Wolters & Zuberbühler (2003) pozorovali chování kočkodana *Dianina* a kočkodana *Campbellova* ve smíšené skupině. Buzzard (2010) sledoval kromě kočkodana *Dianina* a kočkodana *Campbellova* také chování kočkodana bělobřichého. Kočkodan *Dianin* se ze všech tří druhů pohyboval v nejvyšším stromovém patře a korunovém patře. Krmil se především na velkých stromech. Naopak kočkodan *Campbellův* preferoval pohyb na zemi a na malých stromech v nejnižším patře, kočkodan bělobřichý se pohyboval mezi nimi, ve středním patře (obr. 20) (Wolters & Zuberbühler 2003; Buzzard 2010).



Obrázek 20: Preference stromových pater kočkodany *Campbellovým* (*C. campbelli*), *světlobřichým* (*C. petaurista*), *Dianiným* (*C. diana*) a *bělonosým* (*C. nictitans*)

Zdroj: Eckardt a Zuberbühler 2004

Kočkodani *Dianini* jsou běžně vysoce bdělí primáti. Ve společnosti kočkodana *Campbellova* však začali být mnohem méně ostražití a dokonce sestoupili do středního stromového patra. Menší potřeba sledovat své okolí jim poskytla více času na jiné aktivity, jako je například hledání potravy nebo sociální interakce ve skupině (Wolters & Zuberbühler 2003).

Stejně jako kočkodani *Dianini* i kočkodani *Campbellovi* pozměnili své chování. Pokud se vyskytovali sami, pohybovali se po zemi nebo v na stromech blízko u země, ukrývali se ve

vegetaci, hlasově se neprojevovali a jedinci se zdržovali blízko u sebe, aby si udrželi kontakt. Jak ukázal Buzzard (2010), sami trávili kočkodani Campbellovi nejvíce času (53 %) ve výšce do 5 m (obr. 21). V přítomnosti kočkodana Dianina se stali méně kryptickými a začali vystupovat do odhalené vegetace na vyšších stromech. Mnohem více času věnovali shánění potravy, a to hlavně v otevřených oblastech. Jednotlivci si mezi sebou také udržovali větší rozestupy, vyskytovali se na větší ploše. Mnohem výrazněji a častěji vokalizovali a zapojovali se i do společné vokalizace smíšené skupiny (Wolters & Zuberbühler 2003; Buzzard 2010). Vícedruhová skupina umožnila opicím více využít jejich ekologickou niku, lépe prozkoumávat prostředí a shánět potravu, více se zapojovat do sociálního chování. Oba druhy se ve své přítomnosti více věnovaly skupinovému pohybu, což naznačuje, že velké skupiny dávají zvířatům pocit bezpečí a umožňuje jim to efektivně využívat prostředí. Bezpečí smíšené skupiny jinými slovy poskytlo opicím základ pro bezpečnější existenci, méně ovlivněnou neustálou hrozbou predace (Wolters & Zuberbühler 2003; Buzzard 2010).

Kočkodan světlobřichý se stejně jako kočkodan Campbellův pohybuje v hustém porostu a snaží se nevydávat žádné zvuky, kterými by na sebe upozornil, ale kočkodan Campbellův se více pohybuje ve vyšším patře pralesa. Ve studii od Buzzard (2010) se o samotě kočkodani bělobřiší pohybovali nejčastěji (67 %) ve výšce do 5 m, podstatnou část (23 %) však trávili i ve výšce od 5 do 20 metrů nad zemí. Na rozdíl od kočkodana Campbellova kočkodani bělobřiší o samotě vystupovali i do nejvyššího patra nad 20 metrů. Stejný výsledek jako u kočkodana Campbellova se dostavil i u kočkodana světlobřichého. V přítomnosti kočkodana Dianina se kočkodan světlobřichý mnohem méně pohyboval ve výšce do 5 metrů a začal podstatně častěji vystupovat do vyšších pater. Buzzard (2010) však také zjistil, že oba druhy, kočkodan Campbellův a světlobřichý, získaly mnohem větší prostor k využívání nejvyššího patra, nacházeli-li se ve vícedruhové skupině, která neobsahovala kočkodana Dianina (obr. 21). Například kočkodan Campbellův, který sám do výšky nad 20 metrů nikdy nevystupoval, se do ní v přítomnosti kočkodana Dianina odvážil ve 12 %, ve vícedruhové skupině bez kočkodana Dianina ale dokonce až ve 29 %. I přesto si hlavně kočkodani Campbellovi zachovávají vysokou míru asociace s kočkodanem Dianiným. Jak se ukázalo, jsou kočkodani světlobřiší méně kryptičtí a tím pádem méně závislí na přítomnosti kočkodana Dianina pro jeho schopnosti detekovat predátora (Buzzard 2010).

Table 1 Vertical stratification of (a) *Cercopithecus campbelli* and (b) *C. petaurista* in different polyspecific associations (PSA)

	Stratum 0 (%)	Stratum 1 (%)	Stratum 2 (%)	Stratum 3 (%)
(a)				
PSA with <i>C. diana</i> (n = 2080)	104 (5)	1040 (50)	686 (33)	259 (12)
PSA without <i>C. diana</i> (n = 84)	4 (5)	29 (34)	27 (32)	24 (29)
Alone (n = 101)	40 (40)	54 (53)	7 (7)	–
(b)				
PSA with <i>C. diana</i> (n = 2044)	20 (1)	675 (33)	961 (47)	388 (19)
PSA without <i>C. diana</i> (n = 271)	3 (1)	54 (20)	136 (50)	78 (29)
Alone (n = 186)	7 (4)	125 (67)	43 (23)	11 (6)

Values are medians from scans. Stratum 0 is (0 m), stratum 1 is (0–5 m); stratum 2 is (5–20 m); and stratum 3 is (>20 m) (see “Methods”)

Obrázek 21: Využívání stromových pater kočkodanem Campbellovým (a) a světlobřichým (b) v monospecifické vs. polyspecifické skupině

Zdroj: Buzzard 2010

Gautier-Hion et al. (1983) podrobně popsali změnu v chování kočkodanů muido, kočkodanů pruhohřbetých a kočkodanů bělonosých v Gabonu. Po porovnání chování jednodruhových a vícedruhových skupin tvořených těmito kočkodany došli k závěru, že kočkodani ve vícedruhové skupině využívali habitat jiným způsobem, dostávali se do oblastí, které poskytovaly bohatší nabídku ovoce, byli úspěšnější v hledání ovoce a jejich potrava se stala různorodější. Také získali přístup k potravě, kterou v jednodruhové skupině konzumovali pouze vzácně. Kočkodan muido obývá hlavně nízko položené husté lesy (Gautier-Hion et al., zatímco kočkodani bělonosí a pruhohřbetí preferují vysoko položený a otevřený habitat (Gautier-Hion et al. 1983; Wolters & Zuberbühler 2003; Buzzard 2010;). Stejně jako v případě kočkodana Campbellova a Dianina (Wolters & Zuberbühler 2003; Buzzard 2010), kočkodan muido se ve vícedruhové skupině pohyboval v mnohem otevřenějších oblastech a kočkodani pruhohřbetí a bělonosí přistoupili na kompromis a sestupovali do nižších oblastí, kde mohly být všechny druhy v kontaktu (Gautier-Hion et al. 1983).

Nejvíce ze spojení těžil kočkodan muido, který díky přítomnosti kočkodanů pruhohřbetého a bělonosého až 2krát zvětšil svůj domovský okrsek. Jednodruhová skupina kočkodana muido za den prošla pouze 11 hektarů lesa, zatímco ve vícedruhové dokonce 26 hektarů. Kočkodan muido se normálně vyhýbá otevřeným prostranstvím, bezpečí před predátory hledá v hustém lese. Bezpečí v otevřenějším prostoru mu tak poskytovaly další druhy ve vícedruhové skupině, mezi kterými se ukryl a stal se tak méně zranitelným. Při potencionální hrozbě kočkodan muido využíval přítomnost jedinců ostatních druhů, aby se nepozorovaně přemístil a snížil riziko ulovení predátorem. Na rozdíl od kočkodana muido, kočkodani pruhohřbetí a bělonosí vzhledem k této asociaci zmenšili svůj domovský okrsek. Na oplátku ovšem získali přístup k lepším zdrojům. Pohyby celé tlupy byly závislé na aktuální dostupnosti ovoce. Kočkodani volili buď oblast, ve které se nacházelo největší množství právě zrajících plodů, nebo oblast s největším množstvím a nabídkou stromů. První oblast volili v období sucha, kdy plodí pouze pár druhů stromů, druhou oblast pak v období dešťů, kdy naopak zraje velké množství druhů. Skupina složená z více druhů kočkodanů se také více pohybovala přímo před sebe a nevracela se na místa, která už navštívila. Přímo před sebe se smíšená skupina kočkodanů pohybovala v 53 % případů, vracela se pouze v 16,5 % případů. Pro porovnání monospecifická skupina kočkodana muido se ve svých stopách vracela v 36 % případů. Kočkodani muido měli při společných přesunech s kočkodany pruhohřbetými a bělonosými až 95% šanci narazit na více druhů potravy, než když by se zdržovali samostatně v hustém lese ve spodním stromovém patře a s malým domovským okrskem (Gautier-Hion et al. 1983).

I když kočkodan muido těžil z přítomnosti kočkodana bělonosého a pruhohřbetého při sběru ovoce a v ochraně před predátory, při lovu kořisti si kočkodani muido opět vytvořili prostor mezi sebou a ostatními druhy kočkodanů a sestupovali do nižšího stromového patra, kde lovili svou kořist v dostatečné vzdálenosti od ostatních druhů. Kořist tak nejspíš vytvářela silnější podnět pro mezidruhovou kompetici, než ovoce (Gautier-Hion et al. 1983).

Chapman & Chapman (1996) po studování kočkodanů diadémových a černolících poznamenali, že kočkodan diadémový v asociaci s kočkodanem černolícím konzumoval potravu o 73,2 % rychleji a pozorování svého okolí zvýšil o 18,7 %. Kočkodan černolící přijímal potravu o 64,2 % rychleji a sledování okolí zvýšil o 37,1 % (Chapman & Chapman 1996). Naopak Cords (1990) porovnáním chování v monospecifických a polyspecifických skupinách dospěla k závěru, že kočkodani diadémoví a černolící kontrolovali své okolí v přítomnosti sympatrických kočkodanů mnohém méně.

3.2.5 Mezidruhové interakce

Tělesný kontakt v rámci skupiny kočkodanů je oproti jiným primátům spíše omezený a ke komunikaci a udržování vztahů ve skupině slouží hlavně pohyby těla a vokalizace (Candiotti et al. 2015) V rámci mezidruhové interakce byly zaznamenány případy, kdy spolu druhy přišly do blízkého kontaktu. V Idenau, Kamerun byl pozorován poddruh kočkodana bělonosého (*Cercopithecus nictitans martini*) v blízkosti poddruhu kočkodana pruhohřbetého (*Cercopithecus pogonias pogonias* Bennett, 1833), který seděl na konci stejné větve. Na to tento kočkodan začal vydávat „ik-ik“ zvuky a neustále se pohyboval mezi koncem větve a kočkodanem bělonosým. Kočkodan pruhohřbetý nakonec seskočil na kmen stromu a utekl pryč od kočkodana bělonosého (Gartlan et al. 1972).

Houle et al. (2006) zaznamenali v národním parku Kibale 460 agonistických reakcí mezi kočkodanem diadémovým a černolícím, z toho 72 % konfliktů zahrnovalo potravu. V interakcích mezi kočkodanem diadémovým a černolícím byl dominantní kočkodan diadémový, který kočkodana černolícího vytlačil v 95 % pozorovaných interakcí.

Neutrální interakci zaznamenal Gartlan et al. (1972) mezi kočkodanem mona a kočkodanem červenonosým. Dva jedinci byli zpozorováni při kontaktu „nos na nos“ a poté seděli u sebe (Gartlan et al. 1972).

Gartlan et al. (1972) zaznamenali případ, kdy mladí jedinci kočkodana bělonosého obtěžovali dospělého samce kočkodana mona. Nejdříve se dva samci kočkodana bělonosého honili a skákali z větví, později se k nim přidal třetí samec a společně začali provokovat samce kočkodana mona. Tato aktivita byla jedinci kočkodana bělonosého synchronizována. Dospělý samec kočkodana mona se přesunul do vyšší výšky a posadil se na větev. Zhruba 1 metr nad ním se nacházela další tenčí větev. První samec kočkodana bělonosého seskočil z této tenčí větve na kočkodana mona, odrazil se od něj a utekl před kočkodanem mona. Jakmile byla pozornost kočkodana mona odvedena chováním prvního samce kočkodana bělonosého, druhý samec kočkodana bělonosého vystartoval na kočkodana mona, odrazil se od jeho zad a vyskočil na větev nad ním. Třetí samec se pak přiblížil po větvi přímo nad kočkodana mona, ale mimo jeho dosah. Začal všemi čtyřmi končetinami třást větvi přímo před obličejem kočkodana mona. V tomto okamžiku se samec kočkodana mona zvedl a 16 sekund honil nejbližšího samce kočkodana bělonosého. Mladý samec kočkodana bělonosého se kočkodanovi mona bez problému vyhýbal. Když se kočkodan mona znovu posadil, mladý samec kočkodana bělonosého se opět přiblížil ke kočkodanovi mona, přeskočil ho a utekl před ním pryč. Samec kočkodana mona se poté vzdálil od mladých samců kočkodana

bělonosého, kteří se poté také vzdálili. Mohlo se jednat o hru, avšak postoj a mimické výrazy samce kočkodana mona tomu nenasvědčovaly (Gartlan et al. 1972).

V jižním Bakundu Gartlan et al. (1972) zaznamenali další interakce, které zahrnovaly páry kočkodan červenonosý-kočkodan bělonosý, kočkodan červenonosý-kočkodan mona a kočkodan bělonosý-kočkodan mona. Ani v jedné z těchto interakcí nedošlo k žádnému tělesnému kontaktu a ani jedna se nedala považovat za neutrální či přátelskou. Ve všech těchto interakcích se jedinci buď honili nebo vytlačovali. Příkladem těchto interakcí je samec kočkodana bělonosého, který po větvi honil kočkodana červenonosého, ten zareagoval tak, že seskočil z větve a ukryl se v husté vegetaci. V dalším případě naopak samec kočkodana červenonosého honil kočkodana bělonosého, který za hlasitého vřískání seskočil na zem. Při jiné interakci se mladý samec kočkodana mona rozeběhl ke krmící se samici kočkodana bělonosého, vytlačil ji z větve a ještě ji chvíli honil (Gartlan et al. 1972).

Také kočkodan Dianin projevuje v době nedostatku ovoce agresivní chování vůči kočkodanu bělonosému (Eckardt & Zuberbühler 2004).

V keňském lese Kakamega byly zaznamenány neagresivní interakce mezi kočkodanem diadémovým a černolícím. Mezi druhy se odehrávaly neagresivní interakce typu péče o srst, hraní a sezení v těsné blízkosti. Největší podíl na interakcích měly hry mezi mladými kočkodany, kteří se honili, zápasili spolu a kousali se. Péče o srst byla zaznamenána i mezi solitárními samci. Tyto neutrální interakce by mohly být dány pouhým nedostatkem jedinců vlastního druhu, mláďat však bylo ve skupině každého druhu dostatek, i tak si pro hraní vybrala sympatrický druh kočkodana (Gathua 2000).

Jak vyplývá ze sociálního systému kočkodanů, dospělí samci, kteří nejsou dominantním samcem skupiny, skupinu opouštějí, a buď se sdružují do více samčích skupin, nebo se lesem pohybují solitárně. Takovýto samci, kteří nežijí ve společnosti ostatních kočkodanů, se v lese stávají nenápadnými a nepouští se do vokalizace spojené s životem v tlupě, jako je kontaktní volání při pohybu skupiny nebo antipredační komunikace při ochraně před predátory. Jedinou možností, jak se opět zapojit do sociálního života, je začlenit se do tlupy úplně jiného druhu (Fleury & Gautier-Hion 1997). Takovým případem jsou například samci kočkodana diadémového, kteří byli spatřeni ve skupině kočkodanů černolících (Detwiler 2004) nebo samec kočkodana červenobřichého ve skupině samců kočkodana mona. Mláďata si společně hrála, jedinci společně odpočívali a vzájemně se starali o srst (Glenn et al 2004).

3.2.6 Vícedruhové society s jinými primáty

Kočkodani rodu *Cercopithecus* neformují vícedruhové skupiny pouze s dalšími kočkodany stejného rodu, ale i s dalšími rody kočkodanů, s druhy patřícími do tribusu Papionini a s primáty z tribusu Colobini Jerdon, 1867, který patří do podčeledi Colobinae. Ve vícedruhové skupině složené ze samých frugivorních primátů je vysoká míra potravní konkurence, která je tolerována výměnou za zvýšenou ochranu před predátory. Potravní kompetice může do určité míry vymizet, připojí-li se se spíše frugivorní kočkodani ke spíše

folivorním guerézám (Colobini). Každý druh tak čerpá benefity plynoucí z velké skupiny a zároveň se nemusí se sympatrickým druhem dělit o potravní zdroje (Teelen 2007).

V národním parku Kibale v Ugandě vícedruhové skupiny formují nejen kočkodani diadémoví a černolící, ale přidávají se k nim také guerézy červené (*Ptilocolubs badius* Kerr, 1792), guerézy pláštíkové (*Colobus guereza* Rüppell, 1835) a mangabejové pláštíkovi (*Cercocebus albigena* Gray, 1850) (Chapman & Chapman 1996).

V národním parku Taï jsou kromě již zmíněných kočkodanů bělonosých, Dianina, Campbellova a bělobřichého přítomni ve vícedruhových skupinách také gueréza běloramenná (*Colobus polykomos* Zimmermann, 1780), gueréza zelená (*Procolobus verus* Van Beneden, 1838), gueréza červená a mangabej kouřový (*Cercocebus atys* Audebert, 1797). Gueréza červená se s kočkodanem Dianiným sdružuje nejspíše kvůli ochraně před šimpanzi hornoguinejskými (*Pan troglodytes verus* Schwarz, 1934), jelikož kočkodan Dianin je vnímavý vůči všem druhům predátorů a na jejich přítomnost hlasitě reaguje, čímž zvyšuje obezřetnost o ostatních druhů. Guerézy červené tvoří až 80 % kořisti lovené šimpanzi v národním parku Taï (Kane & McGraw 2018). V západní Africe na Pobřeží slonoviny loví šimpanzi tak, že se nenápadně přiblíží ke skupině gueréz a při útoku na ně spolupracují. Noë & Bshary (1997) zaznamenali, že při zaslechnutí šimpanzů se guerézy urychleně přesunuly ke skupině kočkodanů Dianiných, která byla zrovna na blízku. Při lovu se šimpanzi většinou lovu sloučených skupin vyhýbali (Noë & Bshary 1997). Kane & McGraw (2018) zjistili, že šimpanzi lovili intenzivněji v období sucha, které v této oblasti nastává od září do listopadu. Kočkodani Dianini trávili v přítomnosti gueréz 64,9 % času (Kane & McGraw 2018), dle Noë & Bshary (1997) byla v období intenzivního lovu ze strany šimpanzů míra asociací mezi kočkodany Dianinými a guerézami červenými vyšší než ve zbytku roku. Kane & McGraw (2018) však toto nepotvrdili a neprokázali, že by se druhy v období zvýšené míry lovu sdružovaly výrazně častěji. Dle Höner et al. (1997) si guerézy také běžně vybíraly jednu či více skupin kočkodana Dianina, se kterými se opakovaně slučovaly.

Kane & McGraw (2018) nezaznamenali, že by kočkodani Dianini v období lovu gueréz šimpanzi výrazně pozměňovali své chování v porovnání se zbytkem roku, což by mohla přítomnost gueréz červených, které jsou v národním parku Taï nejčastější obětí šimpanzů, vyvolat. Jediným významným výsledkem asociace pro kočkodany Dianiny bylo častější využívání hlavního stromového patra v přítomnosti gueréz červených, než když se nacházeli samostatně (Kane & McGraw 2018). Výraznější změny v chování gueréz i kočkodanů pozorovali McGraw & Bshary (2002) v přítomnosti mangabeje kouřového. Mangabej kouřový je převážně terestriální druh a vytváří skupiny až o 100 jedincích. To, že kočkodani Dianini reagují na blížící se hrozbu jako první, je již známo (Buzzard 2010). Ve vícedruhové skupině byl mangabej kouřový také jedním z primátů, kteří vydávali „alarm call“ jako první. V porovnání s kočkodanem Dianiným také dokázali hrozbu detekovat na větší vzdálenost. Guerézy v přítomnosti mangabejů častěji sestupovaly z korun stromů až do oblasti podrostu, někdy sestupovali dokonce až na zem. Na zem seskakovali hlavně mladí jedinci v rámci hry, okamžitě se však vraceli na strom. V nepřítomnosti mangabejů se jejich hra odehrávala ve výšce minimálně 20-30 metrů nad zemí. Podobné chování v přítomnosti mangabejů

vykazovali i kočkodani Dianini. Stromy opouštěli i bez přítomnosti mangabejů, když občas konzumovali spadané ovoce nebo členovce, v jejich blízkosti však jedinci na zem sestupovali mnohem častěji. Mangabejové, jakožto jediní převážně pozemní druhy primátů v národním parku Tai, měli nejlepší předpoklady k detekci terestriálních predátorů jako jsou levharti. Tím poskytovali ostatním druhům pocit bezpečí a možnost většího využití habitatu (McGraw & Bshary 2002).

Guerézy a kočkodani si vzájemně v potravě nekonkurují, což také podporuje výběr kočkodanů jako partnerů do vícedruhové skupiny (Noë & Bshary 1997). Kočkodani Dianini konzumují hlavně zralé ovoce a bezobratlé, guerézy se specializují na nezralé ovoce, listy a květy. Kane & McGraw (2018) popsali změny v potravní skladbě kočkodana Dianina v přítomnosti gueréz, v období vysoké intenzity lovu. V měsících září až listopad kočkodani Dianin v asociaci s guerézami konzumovali menší množství ovoce a více hmyzu (59,4 % a 35,4 %), než když guerézy nebyly přítomny (74,5 % a 27,9 %). I přes toto omezení v množství přijímaného ovoce kočkodani Dianini v přítomnosti gueréz setrvali. Guerézy se totiž pohybovaly v korunách stromů nad kočkodany a mohly jim tak poskytovat zvýšenou ochranu před predátory přicházejícími ze vzduchu (Kane & McGraw 2018). Utváření skupin tvořených pouze guerézami červenými a dalšími kočkodany kromě kočkodana Dianina nebylo dle Hönera (1997) výjimkou. Bylo to však dáno spíše náhodou než cílenou činností. Mnohem pravděpodobnější a častěji zaznamenané bylo, že se guerézy červené připojily k již existující vícedruhové skupině, ve které se nacházel kočkodan Dianin a ostatní druhy kočkodanů. Asociace guerézy červené s dalšími druhy kočkodanů v národním parku Tai tak byly závislé na přítomnosti kočkodana Dianina (Höner et al. 1997).

Smíšené skupiny gueréz a kočkodanů byly zaznamenány i v dalších částech Afriky. Guerézy však nemusí být vždy iniciátorem tohoto spojení, jako je tomu nejspíše v národním parku Tai. Dle Teelen (2007) nemusí guerézy čerpat žádné benefity z antipredační strategie kočkodanů, kteří spolehlivě detekují predátory, kteří se objevují z nenadání. Kočkodani ale nejsou schopni takto rychle reagovat v případě predátorů, kteří svou kořist sledují, jako jsou například šimpanzi.

Další studie z oblasti Ngogo v národním parku Kibale, Uganda, popisovala kočkodany černolící, kteří vyhledávali společnost gueréz červenohlavých (*Procolobus rufomitratu* Peters, 1879). Guerézy červenohlavé trávily v asociaci s kočkodanem černolícím 41 % svého času. Kočkodani černolící iniciovali spojení v 75 % případů, zatímco guerézy červenohlavé pouze v 18 % případů. Pouze 6 % asociací bylo výsledkem vzájemného přiblížení. Domovský okrsek kočkodanů černolících byl mnohem menší než domovský okrsek gueréz červenohlavých. Pokud guerézy opustily okrsek jedné skupiny kočkodanů, bylo místo této skupiny nahrazeno nově přichozí skupinou gueréz (Teelen 2007).

V Kamerunu se na utváření smíšených skupin podíleli kromě kočkodanů bělonosého, červenonosého, pruhohřbetého a mona také dril černolící (*Mandrillus leucophaeus* Cuvier, 1807), mangabej rudohlavý (*Cercocebus torquatus* Kerr, 1792), gueréza kamerunská (*Philocolobus preussi* Matschie, 1900) a mangabej pláštíkový (*Lobhocebus albigena* Gray, 1850). Kočkodan bělonosý se ve 39 % pozorování nacházel v přítomnosti drilů. Drilové se

pohybovali spíše na okrajích skupiny, zatímco jedinci ostatní druhů se bez známek konfliktů pohybovali promísení mezi sebou. Kočkodani bělonosí občas následovali drily až do noci, kdy se drilové ukládali ke spánku. V tomto okamžiku se od sebe vzdělili a ráno už společně nepokračovali. Na rozdíl od kočkodanů, kteří vzájemně reagují na své „alarm calls“, drilové na volání kočkodanů reagovali pouze zpozorněním a ke společné vokalizaci zbytku vícedruhové skupiny se nepřipojovali (Mitani 1991; Astaras et al. 2011).

Stejně jako se solitérní samci kočkodanů přidávali ke skupinám blízce příbuzných druhů stejného rodu (Fleury & Gautier-Hion 1997; Detwiler 2004), byli pozorováni i ve skupinách jiných rodů primátů. Takovým případem je samec kočkodan pruhohřbetého, který ve Foret des Abeilles, v Gabonu, integroval do skupiny gueréz černých (*Colobus satanas* Waterhouse, 1838). Samec kočkodana i guerézy vykonávali běžné denní činnosti tlupy v téměř stejném poměru a společně (Obr. 22). Výjimkou byla konzumace potravy, jelikož potrava obou druhů se značně lišila (Fleury & Gautier-Hion 1997). Hlavní složku potravy gueréz černých tvořila semena, dále konzumovaly také ořechy, nezralé ovoce a listy (Lane 2011). Kočkodan pruhohřbetý je převážně frugivor, konzumoval ale také semena, hmyz, listy a květy (Chapman et al. 2004). Oba dva druhy se krmily buď společně ze stejného zdroje, nebo se každý věnoval potravě odpovídající svému druhu. Interakce typu hra a péče o srst se mezi nimi odehrávala pravidelně. Péče o srst byla převážně jednostranná, ale byl zaznamenán i případ vzájemné péče o srst. Samec kočkodan pruhohřbetého se pohyboval společně s guerézami, využíval stejných větví a při přesunu skupiny se pohyboval na různých pozicích, od prvního po poslední místo. Při nebezpečí samec kočkodana pruhohřbetého reagoval na „alarm call“ gueréz a guerézy reagovaly na „alarm call“ kočkodana (Fleury & Gautier-Hion, 1997).

Activity (%)	<i>C. pogonias</i>	<i>C. satanas</i>
Feeding	42	31
Moving	39	38
Resting	11	23
Social	8	8

Obrázek 22: Podobná aktivita samce kočkodana pruhohřbetého (*Cercopithecus pogonias*) a gueréz černých (*Colobus satanas*)

Zdroj: Fleury & Gautier-Hion 1997

4 Závěr

Rod *Cercopithecus* zahrnuje velké množství druhů a není tak nečekané, že se i v rámci rodu v nejrůznějších aspektech vyskytuje variabilita. Mezidruhově jsou známy různé stupně frugivorie, život v jiných typech habitatů, pohyb v odlišných stromových patrech, jiná metoda pro zajištění přežití a jiné tendence pro utváření vícedruhových skupin. Rozdíly bylo možno pozorovat i v rámci druhu, kdy kočkodani stejného druhu, ale z jiných částí Afriky, vykazovali v určitých oblastech meziskupinové rozdíly.

Monitorování kočkodani vytvářeli dvoudruhové až šestidruhové skupiny tvořené jedním nebo více rody primátů.

Jelikož jsou kočkodani převážně frugivorní a ovoce může tvořit až 70 % potravy, vytváří se tak potenciál pro vysokou mezidruhovou konkurenci. Připojením se k dalším druhům získávali kočkodani větší počet jedinců, více očí skenovalo své okolí a zvyšovala se šance uniknout pozornosti predátora. Stejného efektu by však mohli stejně tak dosáhnout připojením se ke skupině svého druhu. Pokud se nejednalo o druhy, jejichž složky potravy jsou výrazně odlišné, museli kočkodani čerpat ještě další výhody, které převáží nad vysokou potravní konkurencí.

Kryptické druhy kočkodanů v přítomnosti bdělejších druhů získávaly v societách pocit bezpečí, stávaly se odvážnějšími a vystupovaly ze své komfortní zóny. Tyto bdělejší druhy, které zpravidla žijí ve vyšším stromovém patře, musely v tomto případě sestoupit níže, odměnou jim za to však byl přístup ke zdrojům potravy, ke kterým se samy běžně nedostaly. Když se tyto druhy potkaly mezi svými komfortními patry, spolupracovaly při obraně před predátory. Studie prokázaly, že druh přicházející z níže položené oblasti je efektivní v detekci pozemních predátorů, naopak druh, který sestoupil z vyššího patra je připravený sledovat nebezpečí přicházející ze vzduchu a včas o něm informovat. S tím také souvisely další poznatky o schopnosti druhů porozumět významu vokalizace přicházející od jiného druhu. Nejlépe je tato schopnost popsána na kočkodanech z národního parku Tai, kteří ukázali, že jsou schopni v případě nebezpečí plně porozumět obsahu „alarm calls“ sympatrických druhů a potvrdili tak, že jiné druhy kočkodanů se na sebe mohou při obraně před predátory spolehnout.

Poznatky z pozorování kočkodaních societ také potvrdily, že druhy s vysokým překryvem v potravní skladbě mohou šetřit čas a energii, které by jinak vynakládaly na shánění potravy. Následováním dalších druhů se tak snižuje riziko, že narazí na zdroje, které již před ním vyčerpali jiný druh.

Ne všechny druhy kočkodanů vykazovaly pozitivní vztah k polyspecifickým asociacím. Příkladem je kočkodan Brazzův, jehož antipredačním chováním je celkový kryptický způsob jeho života.

V souhrnu lze říci, že vícedruhové society u lesních kočkodanů mohou být ovlivněny mnoha environmentálními faktory, nicméně majoritním významem těchto někdy sezóně variabilních

uskupení (v závislosti na potravní preferenci) se zdá být výhodou především společné antipredační strategie.

5 Literatura

- ASTARAS, C., KRAUSE, S., MATTNER, L., REHSE, C., WALTERT, M. 2011. Associations between the drill (*Mandrillus leucophaeus*) and sympatric monkeys in Korup National Park, Cameroon. *American Journal of Primatology*. 73 (2). 127-134.
- BACHMANN, M. E., NIELSEN, M. R., COHEN, H., HAASE, D., KOUASSI, J. A. K., MUNDRY, R., KUEHL, H. S., YOUNG, J. 2020. Saving rodents, losing primates—Why we need tailored bushmeat management strategies. *People and Nature*. 2 (4). 889-902.
- BHARTI, N. 2000. *Cercopithecus hamlyni*. Animal Diversity Web [online]. Dostupné z: <https://animaldiversity.org/accounts/Cercopithecus_hamlyni/>
- BioLib. 2021. Dostupné z: <https://www.biolib.cz/cz/main/>
- BITTY, E. A., MCGRAW, W. S. 2007. Locomotion and habitat use of Stampflii's putty-nosed monkey (*Cercopithecus nictitans stampflii*) in the Taï National Park, Ivory Coast. *American Journal of Physical Anthropology*. 134 (3). 383-391.
- BSHARY, R., NOË, R. 1997. Anti-predation behaviour of red colobus monkeys in the presence of chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 41 (5). 321-333.
- BUTYNSKI, T. M. 2004. The Guenons: An Overview of Diversity and Taxonomy. *The Guenons: Diversity and Adaptation in African Monkeys*. Kluwer Academic Publishers. Boston. 3-13. ISBN: 0-306-47346-1.
- BUZZARD, P. J. 2006a. Ranging Patterns in Relation to Seasonality and Frugivory Among *Cercopithecus campbelli*, *C. petaurista*, and *C. diana* in the Taï Forest. *International Journal of Primatology*. 27 (2). 559-573.
- BUZZARD, P. J. 2006b. Ecological Partitioning of *Cercopithecus campbelli*, *C. petaurista*, and *C. diana* in the Taï Forest. *International Journal of Primatology*. 27 (2). 529-558.
- BUZZARD, P. J. 2006c. Cheek pouch use in relation to interspecific competition and predator risk for three guenon monkeys (*Cercopithecus spp.*). *Primates*. 47 (4). 336-341.
- BUZZARD, P. J. 2010. Polyspecific associations of *Cercopithecus campbelli* and *C. petaurista* with *C. diana*: what are the costs and benefits? *Primates*. 51 (4). 307-314.
- CANDIOTII, A., ZUBERBÜHLER, K., LEMASSON, A. 2013. Voice discrimination in four primates. *Behavioural Processes*. 99. 67-72.

- CANDIOTTI, A., COYE, C., OUATTARA, K., PETIT, E. J., VALLET, D., ZUBERBÜHLER, K., LEMASSON, A. 2015. Female Bonds and Kinship in Forest Guenons. *International Journal of Primatology*. 36 (2). 332-352.
- CORDEIRO, N. J. 1992. Behaviour of Blue Monkeys (*Cercopithecus mitis*) in the Presence of Crowned Eagles (*Stephanoaetus coronatus*). *Folia Primatologica*. 59 (4). 203-206.
- CORDS, M. 1990. Mixed-species association of East African guenons: General patterns or specific examples? *American Journal of Primatology*. 21 (2). 101-114.
- CORDS, M. 2004. When are there Influxes in Blue Monkey Groups?. GLENN M. E., CORDS M. *The Guenons: Diversity and Adaptation in African Monkeys*. 2004. *Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer, Boston, MA. s. 189-201. DOI: 10.1007/0-306-48417-X_14
- DETWILER, K. M. 2004. Hybridization between Red-tailed Monkeys (*Cercopithecus ascanius*) and Blue Monkeys (*C. mitis*) in East African Forests. GLENN M. E., CORDS M. *The Guenons: Diversity and Adaptation in African Monkeys*. 2004. *Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer, Boston, MA. s. 79-97. DOI: 10.1007/0-306-48417-X_7
- ECKARDT, W., ZUBERBÜHLER, K. 2004. Cooperation and competition in two forest monkeys. *Behavioral Ecology*. 15 (3). 400-411.
- FLEURY, M. -C., GAUTIER-HION, A. Better to Live with Allogenerics Than to Live Alone? The Case of Single Male *Cercopithecus pogonias* in Troops of *Colobus satanas*. *International Journal of Primatology*. 18 (6). 967-974.
- GARTLAN, J. S., STRUHSAKER, T. T. 1972. Polyspecific associations and niche separation of rain-forest anthropoids in Cameroon, West Africa. *Journal of Zoology*. 168 (2). 221-265
- GATHUA, M. 2000. Social Interactions between Two Sympatric Forest Guenons, *Cercopithecus ascanius* and *Cercopithecus mitis*, in Kenya. *Folia Primatologica*. 71 (5). 353-355.
- GAUTIER-HION, A., QURIS, R., GAUTIER, J. -P. 1983. Monospecific vs polyspecific life: A comparative study of foraging and antipredatory tactics in a community of *Cercopithecus* monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 12 (4). 325-335.
- GLENN, M. E., MATSUDA, R., BENSON, K. J. 2004. Unique Behavior of the Mona Monkey (*Cercopithecus mona*): All-Male Groups and Copulation Calls. GLENN M. E., CORDS M. *The*

- Guenons: Diversity and Adaptation in African Monkeys. 2004. Developments in Primatology: Progress and Prospects. Springer, Boston, MA. s. 133-145. DOI: 10.1007/0-306-48417-X_10
- HÖNER, O. P., LEUMANN, L., NOË, R. 1997. Dyadic associations of red Colobus and diana monkey groups in the Taï National Park, Ivory Coast. *Primates*. 38 (3). 281-291.
- HOULE, A., VICKERY, W. L., CHAPMAN, C. A. 2006. Testing mechanisms of coexistence among two species of frugivorous primates. *Journal of Animal Ecology*. 75 (4). 1034-1044.
- CHAPMAN, C. A., CHAPMAN, L. J. 1996. Mixed-species primate groups in the kibale forest: Ecological constraints on association. *International Journal of Primatology*. 17 (1). 31-50.
- CHAPMAN, C. A., CHAPMAN, L. J., CORDS, M., GATHUA, J. M., GAUTIER-HION, A., LAMBERT, J. E., RODE, K., TUTIN, C. E. G., WHITE, L. J. T. 2004. Variation in the Diets of *Cercopithecus* Species: Differences within Forests, among Forests, and across Species. GLENN M. E., CORDS M. The Guenons: Diversity and Adaptation in African Monkeys. 2004. Developments in Primatology: Progress and Prospects. Springer, Boston, MA. s. 325-350. DOI: 10.1007/0-306-48417-X_22
- CHISM, J., ROGERS, W. 2004. Grooming and Social Cohesion in Patas Monkeys and Other Guenons. GLENN M. E., CORDS M. The Guenons: Diversity and Adaptation in African Monkeys. 2004. Developments in Primatology: Progress and Prospects. Springer, Boston, MA. s. 233-244. DOI: 10.1007/0-306-48417-X_17
- ITIS. 2021. *Cercopithecus* Linnaeus, 1758. Dostupné z <https://www.itis.gov>
- JAFFE, K., ISBELL, L., 2007. The guenons (genus *Cercopithecus*) and their allies. Behavioral ecology of polyspecific associations. CAMPBELL C. J., FUENTES A., MACKINNON K. C., PANGER M., BEARDER S. K.. *Primates in perspective*. 2007. Oxford University Press, Oxford s. 252-274. ISBN: 978-0195390438
- JOHNSON, K. 2015. *Cercopithecus roloway*. Animal Diversity Web [online]. Dostupné z: https://animaldiversity.org/accounts/Cercopithecus_roloway/
- KANE, E. E., MCGRAW, W. S. 2017. Dietary Variation in Diana Monkeys (*Cercopithecus diana*): The Effects of Polyspecific Associations. *Folia Primatologica*. 88 (6). 455-482.
- KANE, E. E., MCGRAW, W. S. 2018. Effects of Chimpanzee (*Pan troglodytes*) Hunting Seasonality and Red Colobus (*Piliocolobus badius*) Association on Diana Monkeys

(*Cercopithecus diana*) in Tai National Park, Côte d'Ivoire. *International Journal of Primatology*. 39 (4). 532-546.

KINGDON, J. S. 1980. The role of visual signals and face patterns in African forest monkeys (guenons) of the genus *Cercopithecus*. *The Transactions of the Zoological Society of London*. 35 (4). 425-475.

LAMBERT, J. E. 2004. Resource Switching and Species Coexistence in Guenons: A Community Analysis of Dietary Flexibility. GLENN M. E., CORDS M. *The Guenons: Diversity and Adaptation in African Monkeys*. 2004. *Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer, Boston, MA. s. 309-323. DOI: 10.1007/0-306-48417-X_21

LANE, W. *Colobus satanas*. *Animal Diversity Web* [online]. Dostupné z: https://animaldiversity.org/accounts/Colobus_satanas/

LIU, S. 2000. *Cercopithecus mona*. *Animal Diversity Web* [online]. Dostupné z: https://animaldiversity.org/accounts/Cercopithecus_mona/

MACLEOD, M. C., ROSS, C., LAWES, M. J. 2004. Costs and Benefits of Alternative Mating Strategies in Samango Monkey Males. GLENN M. E., CORDS M. *The Guenons: Diversity and Adaptation in African Monkeys*. 2004. *Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer, Boston, MA. 203-216. DOI: 10.1007/0-306-48417-X_15

MCGRAW, S. 1994. Census, habitat preference, and polyspecific associations of six monkeys in the Lomako Forest, Zaire. *American Journal of Primatology*. 34 (4). 295-307.

MCGRAW, W. S. 2004. Diversity of Guenon Positional Behaviorin. GLENN M. E., CORDS M. *The Guenons: Diversity and Adaptation in African Monkeys*. 2004. *Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer, Boston, MA. s. 113-131. DOI: 10.1007/0-306-48417-X_9

MCGRAW, W. S., BSHARY, R. Association of Terrestrial Mangabeys (*Cercocebus atys*) with Arboreal Monkeys: Experimental Evidence for the Effects of Reduced Ground Predator Pressure on Habitat Use. *International Journal of Primatology*. 23 (2). 311-325.

MCGRAW, W. S., ZUBERBÜHLER, K. 2008. Socioecology, predation, and cognition in a community of West African monkeys. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 17 (6). 254-266.

MITANI, M. 1991. Niche overlap and polyspecific associations among sympatric cercopithecids in the campo animal reserve, Southwestern Cameroon. *Primates*. 32 (2). 137-151.

MURRAY, P. 1975. The Role of Cheek Pouches in Cercopithecine Monkey Adaptive Strategy. *Primate Functional Morphology and Evolution*. DE GRUYTER MOUTON. s. 151-194. DOI: 10.1515/9783110803808.151

MYERS, P. 2000. Cercopithecidae. Animal Diversity Web [online]. Dostupné z: <https://animaldiversity.org/accounts/Cercopithecidae/>

NOË, R., BSHARY, R. 1997. The formation of red colobus–diana monkey associations under predation pressure from chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 264 (1379). 253-259.

OATES, J. F., WHITESIDES, G. H. 1990. Association between olive colobus (*Procolobus verus*), Diana guenons (*Cercopithecus diana*), and other forest monkeys in Sierra Leone. *American Journal of Primatology*. 21 (2). 129-146.

OUATTARA, K., ZUBERBÜHLER, K., N'GORAN, E. K., GOMBERT, J. -E., LEMASSON, A. 2009. The alarm call system of female Campbell's monkeys. *Animal Behaviour*. 78 (1). 35-44.

PLATTER, B. 2008. *Cercopithecus wolffi*. Animal Diversity Web [online]. Dostupné z: https://animaldiversity.org/accounts/Cercopithecus_wolffi/

REDMOND, I. 2007. Gorila, lidoop a opice. Fortuna Libri. Praha. Vidět - poznat - vědět (Fortuna Libri). ISBN: 978-80-7321-331-2.

REFISCH, J., KONÉ, I. 2005. Market Hunting in the Taï Region, Côte d'Ivoire and Implications for Monkey Populations. *International Journal of Primatology*. 26 (3). 621-629.

SMITH, L. W., LINK, A., CORDS, M. 2008. Cheek pouch use, predation risk, and feeding competition in blue monkeys (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*). *American Journal of Physical Anthropology*. 137 (3). 334-341.

STEIN, J. 2002. *Cercopithecus neglectus*. Animal Diversity Web [online]. Dostupné z: https://animaldiversity.org/accounts/Cercopithecus_neglectus/

STENSLAND, E. V. A., ANGERBJÖRN, A. N. D. E. R. S., BERGGREN, P. E. R. 2003. Mixed species groups in mammals. *Mammal Review*. 33 (3-4). 205-223.

TEELEN, S. 2007. Influence of Chimpanzee Predation on Associations Between Red Colobus and Red-tailed Monkeys at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology*. 28 (3). 593-606.

The IUCN Red List of Threatened Species. 2021. Dostupné z: <<https://www.iucnredlist.org>>

TOSI, A. J. 2017. Phylogenetic tests of a *Cercopithecus* monkey hybrid reveal X-chromosomal polyphyly of *C. cephus* and emerging patterns in the *cepus* species group radiation. *African Zoology*. 52 (3). 177-181.

TUTIN, C. E. G. 1999. Fragmented living: Behavioural ecology of primates in a forest fragment in the Lopé Reserve, Gabon. *Primates*. 40 (1). 249-265.

WAHOME, J. M., ROWELL, T. E., TSINGALIA, H. M. 1993. The natural history of de Brazza's monkey in Kenya. *International Journal of Primatology*. 14 (3). 445-466.

WHITESIDES, G. H. 1989. Interspecific associations of Diana monkeys, *Cercopithecus diana*, in Sierra Leone, West Africa: biological significance or chance? *Animal Behaviour*. 37. 760-776.

WOLTERS, S., ZUBERBÜHLER, K. 2003. Mixed-species associations of Diana and Campbell's monkeys: the costs and benefits of a forest phenomenon. *Behaviour*. 140 (3). 371-385.

ZINNER, D., FICKENSCHER, G.H. ROSS, C. 2013. Family CERCOPITHECIDAE (OLD WORLD MONKEYS). Mittermeir, R.A., Rylands, A.B, Wilson, D.E. eds. 2013. *Handbook of the Mammals of the World. Vol.3 Primates*. Lynax Edicions, Barcelona. s. 550-753. ISBN:978-84-96553-89-7

ZUBERBÜHLER, K. 2000. Interspecies semantic communication in two forest primates. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 267 (1444). 713-718.

ZUBERBÜHLER, K. 2001. Predator-specific alarm calls in Campbell's monkeys, *Cercopithecus campbelli*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 50 (5). 414-422.

ZUBERBÜHLER, K., JENNY, D. 2002. Leopard predation and primate evolution. *Journal of Human Evolution*. 43 (6). 873-886.

ZUBERBÜHLER, K., NOË, R., SEYFARTH, R. 1997. Diana monkey long-distance calls: messages for conspecifics and predators. *Animal Behaviour*. 53 (3). 589-604.