

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra obecné zootechniky a etologie



**Reprodukce kočkodanů se zaměřením na kočkodana
Brazzova (*Cercopithecus neglectus*)**

Bakalářská práce

Autor práce: Tereza Šindelářová

Vedoucí práce: Ing. Ivona Svobodová Ph.D.

© 2016 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Reprodukce kočkodanů se zaměřením na kočkodana Brazzova (*Cercopithecus neglectus*)" 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 6.4.2016

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucí práce Ing. Ivoně Svobodové, Ph.D. za cenné rady ohledně formální stránky práce. Velké poděkování patří hlavně Ing. Petře Bolechové za odborné konzultace a pomoc při vyhledávání a shánění odborných publikací. Dále bych ráda zmínila Alenu Faflíkovou, díky níž bylo toto téma zvoleno a Barboru Malcovou, které děkuji za pomoc s překladem.

Reprodukce kočkodanů se zaměřením na kočkodana Brazzova (*Cercopithecus neglectus*)

Souhrn

Bakalářská práce shrnuje obecné informace o fylogenezi primátů (uvedeno je taxonomické zařazení sledovaného druhu), dále o sociální struktuře primátů se specializací na primáty Starého světa (Cercopithecoidea), kočkodany (Cercopithecinae). Navazuje hlavní kapitola o reprodukčním cyklu starosvětských primátů, ovariálním cyklu a především vnějších příznacích říje a březosti včetně informací o porodu a následné péči o mláďata. Na tuto část navazuje specializace na tribus kočkodani (Cercopithecini) a zejména sledovaný druh *Cercopithecus neglectus* a to ve dvou kategoriích – volně žijící zvířata a zvířata chovaná v lidské péči, kde jsou zmíněny poznatky zjištěné při chovu kočkodanů Brazzových. Poslední kapitola se zabývá faktory ovlivňujícími reprodukci těchto zvířat v lidské péči, ale i ve volné přírodě. Součástí práce je i doporučení k chovu těchto primátů dle dostupných publikací zabývajících se tímto tématem.

Klíčová slova: kočkodani; kočkodan Brazzův; *Cercopithecus neglectus*; reprodukce; etologie

Reproduction of Cercopithecini with focus on the Brazza's monkey (*Cercopithecus neglectus*)

Summary

The thesis summarizes general information about phylogenetics of the primates (while listing the taxonomical position of the observed species) and describes the social structure, specializing in "The Old World Monkeys" - the Cercopithecinae family. Next part is primarily focused on the reproduction cycles of the family, external symptoms of ovarian cycle and pregnancy, including facts about labor and care for the newborns. This part is followed by specialization in Cercopithecini genus, focused on the *Cercopithecus neglectus* species, observed in two categories - animals living wild and animals living in captivity; the latter part uses observations made in breeding the De Brazza's monkeys. The last chapter concerns the factors affecting the reproduction of these animals living both wild and in captivity. The thesis also includes a recommendation for breeding these primates according to available publications concerning this topic.

Keywords: Cercopithecini; De Brazza's monkey; *Cercopithecus neglectus*; reproduction; ethology

Obsah

1 Úvod.....	7
2 Cíl práce	8
3 Literární rešerše	9
3.1 Starosvětští primáti (Cercopithecoidea)	9
3.1.1 Kočkodani (Cercopithecinae)	11
Výskyt.....	11
Morfologie.....	11
Vokalizace.....	12
3.1.2 Kočkodan Brazzův (<i>Cercopithecus neglectus</i>).....	13
3.2 Sociální struktura.....	14
3.2.1 Kočkodani (Cercopithecinae)	15
3.2.2 Kočkodan Brazzův (<i>Cercopithecus neglectus</i>).....	16
3.3 Reprodukce starosvětských primátů (Cercopithecoidea)	18
3.3.1 Ovariální cyklus.....	18
3.3.2 Období říje, březost a porod	20
3.4 Reprodukce kočkodanů (Cercopithecini)	28
3.4.1 Samčí genitálie.....	29
3.4.2 Ovariální cyklus.....	29
3.4.3 Období říje, březost a porod	30
3.4.4 Kočkodan Brazzův (<i>Cercopithecus neglectus</i>).....	31
3.5 Faktory ovlivňující reprodukci.....	33
3.6 Doporučení pro chov.....	34
4 Závěr.....	35
5 Literární zdroje	36

1 Úvod

Za posledních 30 let bylo publikováno několik prací zabývajících se reprodukční schopností primátů. Kromě výjimek, jako je práce Jane Goodall se šimpanzi (*Pan troglodytes* (Blumenbach, 1775)) či De Voorova s paviány (*Papio* sp. Erxleben, 1777), se dřívější práce zakládaly na popisných studiích poskytujících strohé informace ohledně složení skupiny či potravních nároků, reprodukce byla zmíněna jen okrajově. Literatura k tématu byla často jednotvárná, důraz byl kladen na přesnost fylogenetických vztahů mezi primáty.

Dnešní doba umožňuje výzkum pomocí DNA, ať už je to určení otcovství, studie souboje spermií nebo experimentální analýza ohledně atraktivity samic v době říje.

2 Cíl práce

Cílem této práce je shrnout obecné informace o reprodukčním cyklu starosvětských primátů, především vnějších příznaků říje a březosti, porodu a následné péče o mláďata.

Na tuto část navazuje specializace na podčeleď kočkodanovití (Cercopithecinae), konkrétně tribus kočkodani (Cercopithecini). Součástí práce je též shrnutí dostupných informací o sledovaném druhu *Cercopithecus neglectus*, a to ve dvou kategoriích – zvířata ve volné přírodě a zvířata v lidské péči.

3 Literární rešerše

3.1 Starosvětští primáti (Cercopithecoidea)

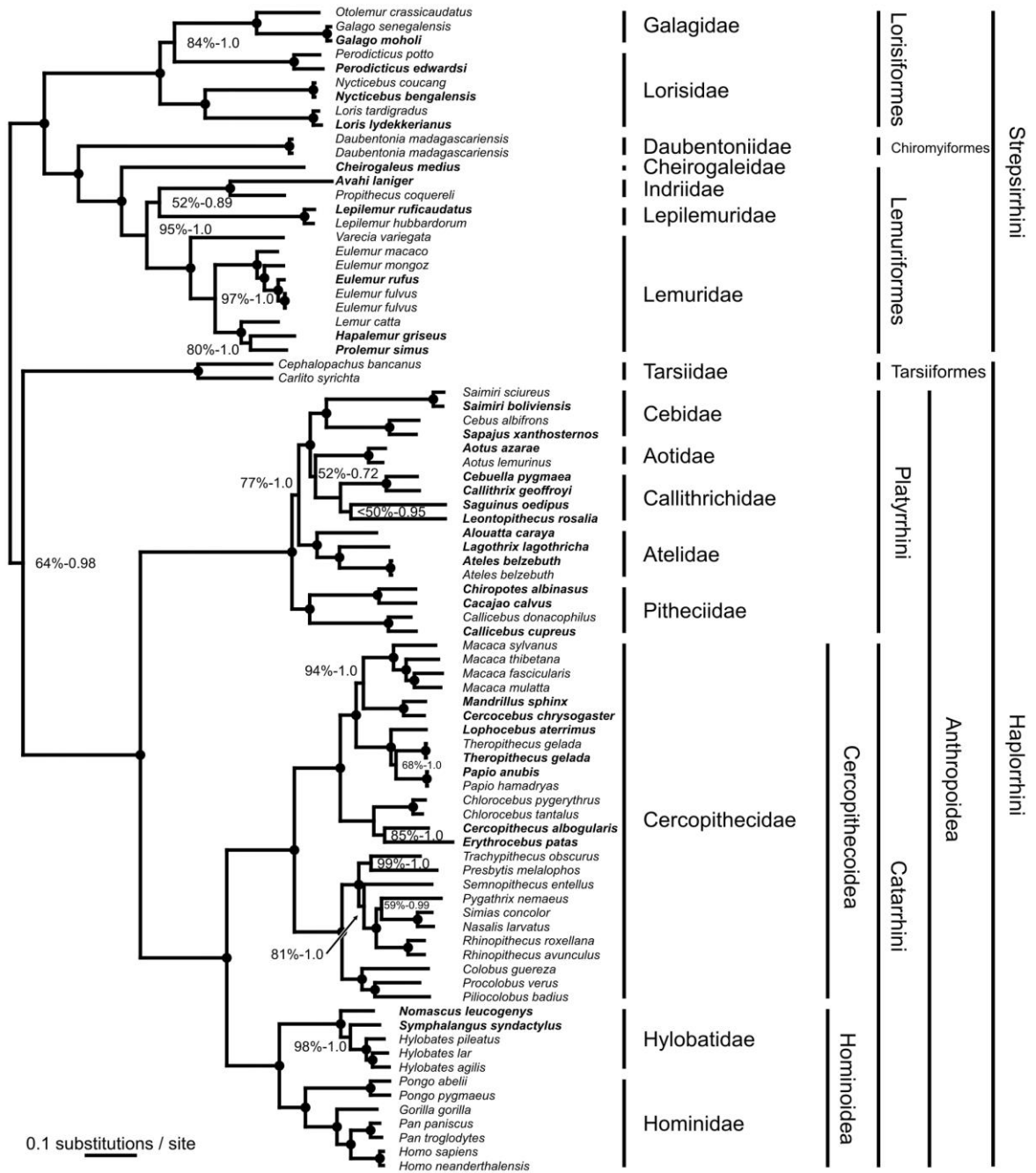
Opice Starého světa (úzkonosí primáti (Catarrhini) vyskytující se v Africe a Asii) se oddělily od hominoidů (Hominoidea) před asi 32 miliony lety (viz obr. 1). Dále se rozcházely do podčeledí kočkodani (Cercopithecinae) a hulmani (Colobinae) v raném miocénu. Během středního miocénu, se podčeď Cercopithecinae dále rozdělila do tribu kočkodani (Cercopithecini) – rody: *Chlorocebus*, *Erythrocebus*, *Cercopithecus* a tribu paviáni (Papionini) – rody: *Macaca*, *Mandrillus*, *Cercocebus*, *Papio*, *Theropithecus*, *Lophocebus*, zatímco podčeď hulmani (Colobinae) se rozcházela do tribu guerézy – Afrika (*Colobus*, *Procolobus*, *Piliocolobus*) a tribu hulmani a langůři – Asie (*Presbytis*, *Trachypithecus*, *Semnopithecus*, *Rhinopithecus*, *Pygathrix*, *Nasalis*, *Simias*), (Finstermeier et al, 2013).

Podle všeho se jedná o fylogeneticky nejmladší skupinu úzkonosých opic (Catarrhini). Systematika kočkodanů je velmi komplikovaná a mezi jednotlivými autory nevládne všeobecná shoda, zejména co se týká druhů rodu *Cercopithecus*. Ještě v 60. a 70. letech byly všechny druhy kočkodanů řazeny do jediného rodu *Cercopithecus* (Vančata, 2003).

Opice Starého světa mají několik výrazných rysů ve stavbě těla, jimiž se odlišují od lidoopů a lidí. Zvláště charakteristický je bilofodontní chrup - specializované stoličky, jejichž oba dva přední a oba dva zadní hrbolky jsou spojeny výrazným hřebínkem (Ankel-Simons, 2000). Dalším z typických znaků je stavba kostěného nosu a nosní přepážky. Vnější kostěné nozdry jsou vysoké a ze stran zúžené, směřující spíše dolů než do stran, nosní přepážka je úzká. Meziočnicová oblast i chrupavčitá nosní přepážka je oproti širokonosým primátům (Platyrrhini) výrazně užší (Vančata, 2003).

Lov a ztráta životní prostředí dostaly některé druhy na pokraj vyhuby. Mezi 25 nejohroženějšími primáty světa v období 2014 - 2016 jsou uvedeni: kočkodan Rolowayův (*Cercopithecus diana roloway* Schreber, 1774), gueréza kamerunská (*Piliocolobus preussi* Matschie, 1900), gueréza červenohlavá (*Piliocolobus rufomitratu* (Peters, 1879)), hulman posvátný (*Semnopithecus ajax* (Dufresne, 1797)), kahau mentavejský (*Simias concolor* Miller, 1903), hulman Delacourův (*Trachypithecus delacouri* (Osgood, 1911)), langur indočínský (*Rhinopithecus avunculus* (Dollman, 1912)), hulman rudolící (*Semnopithecus vetulus nestor* (Erxleben, 1777)) a česky nepojmenovaný *Trachypithecus poliocephalus* (Trouessart, 1911), (Schwitzer et al., 2015).

Obrázek 1: Taxonomické rozdělení primátů



Obr. 1: Fylogenetické vztahy mezi primáty (Finstermeier et al, 2013).

3.1.1 Kočkodani (Cercopithecinae)

Výskyt

Kočkodanovití žijí v současné době především v Africe a v jižní a jihovýchodní Asii. V Evropě je lze potkat pouze na ostrově Gibraltar, kde žije makak magot (*Macaca sylvanus* Linnaeus, 1758), (Fleagle, 2013). Ve svrchním pleistocénu však tyto opice ještě obývaly velkou část Evropy, známé jsou nálezy i z území Čech a také střední Číny. Kočkodanovití byli také introdukováni do některých lokalit ve střední a severní Americe a na Kavkaz (Vančata, 2003).

Mezi přirozené predátory kočkodanů patří levharti. Isbell (1990) zaznamenal podstatné zvýšení míry predace kočkodana obecného (*Cercopithecus aethiops* Linnaeus, 1758) v národním parku Amboseli v Keni.

Morfologie

Čeď je charakteristická kulatou hlavou, štíhlým tělem, dlouhými zadními končetinami a dlouhým ocasem. Zahrnuje mnoho druhů, které jsou velmi nápadné svým zbarvením především v obličejí a z části také rozdíly ve vokalizaci (Geissmann, 2003). Zbarvení může být různé, objevují se různě zbarvené vousy, jedinci mohou mít obočí tvořící čelenku, chomáč chlupů na bradě, chocholku na hlavě či různě zbarvené skvrnky na nose (Nowak, 1999). Sedací mozoly kočkodanovitých jsou poměrně malé a jsou zřetelně rozděleny na dvě poloviny (Ankel-Simons, 2007).

Tělesná hmotnost se pohybuje v rozmezí od 1,1 - 10,6 kg, u většiny druhů 4 - 5 kg. Pohlavní dimorfismus ve velikosti je u většiny jasně patrný (Geissmann, 2003).

Na rozdíl od podčeledi hulmani (Colobinae) mají lícni torby, které jim dovolují pobrat co nejvíce potravy do úst a snížit tak čas, kdy jsou vystaveni predátorům. Stejně tak fungují jako zásobárna vzhledem k potravní konkurenci (Fleagle, 2013). Jsou převážně plodožraví a hmyzožraví (Gautier-Hion a Gautier, 1978). Některé druhy se živí listím v určitých částech roku (Rowell, 1988).

Oproti hulmanům mají širší řezáky, stoličky s vysokými korunkami a relativně nízkými hrboly. Patrný je též užší nadočnicový oblouk, delší čenich a mělčí dolní čelist. Většina kočkodanů má navíc delší palce a naopak kratší ostatní prsty než hulmani, kterým palec často chybí. Všechny druhy jsou v zásadě stromoví kvadrupední primáti (Fleagle, 2013).

Tribus kočkodani (Cercopithecini) se liší od tribu paviáni (Papionini) ve dvou hlavních znacích. Kočkodanům chybí hypoconulid (jeden ze zubních hrbolů), zatím u paviánů je téměř

vždy přítomen. Druhým rozdílem je počet chromozomů, zatímco paviáni mají vždy 42 párů, u kočkodanů se počet liší dle druhu, avšak není nikdy nižší než 42 párů (Groves, 2001).

Jedná se o primáty s denní aktivitou, avšak u kočkodana Hamlynova (*Cercopithecus hamlyni* Pocock, 1907) byla zaznamenána aktivita noční (Ankel-Simons, 2007).

Vokalizace

Gautier (1988) identifikoval 22 různých vokalizačních zvuků zahrnujících širokou škálu od nízkých až po vysoké, jako je pískání, švitoření či cvrlikání, ale i hlasitý křik a hřmění samců. Ačkoliv je vokalizace u primátů jasně geneticky podmíněna, její používání je ovlivněno zkušeností a pohlavím (Bouchet et al., 2012).

Bouchet et al. (2012) provedli první souhrnnou analýzu hlasového repertoáru u kočkodana Brazzova (*Cercocebus neglectus* Schlegel, 1876). Bylo sledováno 23 jedinců chovaných v lidské péči. Identifikovali zvuky, které byly vydávány samostatně nebo jako součást deseti zvuků, z čehož pouze tři měly něco společného s věkovou kategorií a pohlavím. Z výsledků výzkumu vyplývá, že složení zvukového repertoáru a jeho užití se u juvenilních jedinců neliší pohlavím a podobá se repertoáru dospělých samic. Ačkoliv u nich byly zaznamenány stejné zvukové projevy jako u dospělých, jejich použití se rozvíjí v průběhu vývoje. Samci produkovali méně typů zvuků s nižší intenzitou. U samic a juvenilních jedinců byla vokalizace zaznamenána zejména během krmení, kdežto samci vydávali většinou výhružné zvuky.

Dle Kingdona (2015) samci kočkodana Brazzova (*Cercocebus neglectus*) ve volné přírodě vydávají hluboké zvuky převážně brzy ráno, kdy varují skupinu před případnými predátory nebo kdykoliv dávají pokyn ke změně směru cesty, aby tak udrželi tlupu pohromadě. Příslušníci jedné skupiny byli pozorováni maximálně 100 m od sebe, přičemž udržovali kontakt tichým skřehotáním.

3.1.2 Kočkodan Brazzův (*Cercopithecus neglectus*)

Kočkodan Brazzův vykazuje největší pohlavní dimorfismus v rodě *Cercopithecus*. Hmotnost je výrazným rozdílem mezi pohlavími; samci dosahují až téměř dvojnásobku hmotnosti samice (Geissmann, 2003).

Dávají přednost přechodně zatopeným lesům a většinu času tráví v blízkosti řek, což jim poskytuje útočiště před predátory. Pohybují se do výšky 5 metrů (Kingdon, 2015). Obývají teritoria o rozloze 4 - 10 ha a denně urazí zhruba 500 m. Svě teritorium značkují sternální žlázou (Vančata, 2003; Mittermeier et al., 2013). Pravděpodobně proto mají lépe vyvinutý čichový smysl než například kočkodan Dianin (*Cercopithecus diana* (Linnaeus, 1758)), (Zschoke a Thomsen, 2014).

Pohybují se často v keřích nebo na zemi, cítí-li se ohroženě, vykazují známky kryptického chování (nehybným postojem, tvarem těla i zbarvením věrně napodobují nepoživatelné nebo neživé předměty). Vydrží tak v úkrytu až 8 hodin (Kingdon, 2015). Patří mezi pralesní kočkodany, v angličtině používaný název „guenon“ pochází z francouzštiny a je výrazem označujícím strach a hrůzu. Odkazuje tak na grimasu s vyceněnými zuby v případě ohrožení (Nowak, 1999).

Ačkoliv jsou setkání se sousedními tlupami běžná, samci nejsou tolerantní k ostatním kočkodanům samcům a mají snahu je při setkání donutit k ústupu (Kingdon, 2015).

Obě pohlaví shání potravu nezávisle na sobě a mají i odlišné strategie obrany proti predátorům. Zatímco samice se schovávají v podrostu, samci šplhají na stromy, třesou větvemi a vydávají alarmující zvuky. Pravděpodobně aby odvedli pozornost od samic s mláďaty (Fleagle, 2013). V případě ohrožení jsou schopni skočit do vody a uplavat před nebezpečím (Gautier-Hion a Gautier 1978). Wahome et al. (1993) uvedli, že zvířata reagovala na potenciální predátory nehybným postojem, stočená do klubíčka se schovaným obličejem (aby nebyla vidět bílé osrstěná místa). Byla schována za kmenem, a pokud se predátor přiblížil, tajně sestoupila na zem a tiše odešla.

V lidské péči se mohou dožít až 30 let (Nowak, 1999). V přírodě se dožívají zpravidla méně, jsou ohroženi nejen predátory, ale i člověkem, který má pravděpodobně odpovědnost za vymírání lokálních komunit (Fleagle et al., 2004).

3.2 Sociální struktura

Většina druhů primátů žije ve složitých sociálních skupinách, jejichž členové zůstávají spolu po celý rok (Dixson, 2012). U primátů se rozlišuje několik druhů sociálních struktur. Nejjednodušší strukturou je tzv. noyau. Základní jednotkou je zde samice s mládětem. Dospělí jedinci tvoří stálé skupiny složené ze samců a samic, ale teritoria samců překrývají několik samičích teritorií.

Druhá nejjednodušší struktura je monogamní, složená z dospělého samce, dospělé samice a jejich mláděte. Často zde dochází k soubojům o teritorium se sousedními skupinami. Samci žijící trvale v párech se často podílejí na výchově mláděte.

Dalším typem je polyandrická skupina, kdy žije v tlupě několik samců a jedna pohlavně dospělá samice. Polyandrie je běžně spojována s mnoha výhodami; podporuje souboj spermií, zvyšuje genetickou variabilitu potomků a předchází nechtěnému příbuzenskému křížení (Jennions a Petrie, 2000). Přesto polyandrie mimo období říje (doba, kdy je samice svolná k páření za účelem reprodukce) má i jinou než reprodukční funkci. Jedna z hypotéz říká, že se jedná o samičí strategii chápanou jako ochranu před rizikem infanticidy (Wolff a Macdonald, 2004).

Opakem je polygynní nebo také jednosamcová struktura, v níž žije jeden alfa samec hájící teritorium skupiny, jemuž náleží všechny samice ve skupině. U některých druhů samci tvoří samostatné skupiny, popřípadě žijí soliterně. Tato struktura je typická ze starosvětských primátů pro hulmana posvátného (*Semnopithecus entellus* (Dufresne, 1797)). Představiteli této struktury jsou též kočkodani (Cercopithecinae), u kterých však byl v době páření zaznamenán příliv cizích samců ke skupině (Fleagle, 2013). Kočkodani vytvářejí mezidruhovú komunitu, vedoucí samec se často ani ve své skupině nerozmnožuje a dominantní postavení přebírají samice, které také hájí teritorium skupiny (Vančata, 2003).

Oproti tomu polygamní (mnohosamco-samicová) skupina zahrnuje několik reprodukceschopných samců, samic a jejich mláďat. Je ovšem těžké vytyčit rozdíl mezi polygynní a polygamní skupinou. Pokud mladý samec v jednosamcové skupině dospěje, nastane mnoho-samcová struktura. Proto někteří autoři do rozdělení přidávají tzv. age-graded strukturu, tedy skupinu, ve které žije dominantní samec a jeden až dva adolescenti (Fleagle, 2013). U primátů žijících v reprodukčních skupinách je prokázáno, že samice upřednostňují dominantní samce ve skupině jakožto budoucí otce svých potomků. Předchází tak riziku infanticidy a zároveň zvyšují v dominantním samci zájem o otcovskou péči (Fürtbauer et al, 2011).

Fission-fusion představuje zvláštní druh sociální struktury, ve které se dynamicky mění velikost a složení skupiny v závislosti na dostupnosti potravních zdrojů a individuálních vztahů. Samice s mláďaty migrují společně, stejně tak samci se pohybují v samčích skupinách (Aureli, et al., 2008).

Harémová struktura, typická především pro paviány (*Papio*, sp.) a dželady (*Theropithecus gelada* (Rüppell, 1835)), se vyznačuje vedoucím samcem, jenž je dominantní vůči ostatním samcům ve skupině a několika samicemi, na něž má dominantní samec monopolní právo k páření (Vančata, 2003).

3.2.1 Kočkodani (Cercopithecinae)

Většina kočkodanů je typickým představitelem polygynní struktury (Mittermeier et al., 2013). Stálé skupiny jsou tvořeny dominantním samcem, který zastává svou pozici několik let a několika dospělými samicemi. Ostatní samci v blízkosti se občas přidávají ke skupině a dokonce se i páří se samicemi (Nowak, 1999). Ankel-Simons (2007) uvádí poměr pohlaví ve skupině průměrně tři samice na dva samce.

V porovnání s ostatními samicemi primátů, samice kočkodanů aktivně brání teritoria své tlupy (Rowell, 1988). Samice rodu *Cercopithecus* zůstávají filopatrické, zatímco samci opouští skupinu a žijí osamoceně, dokud si nezaloží skupinu vlastní (Zschoke a Thomsen, 2014).

Struhsaker a Leland (1988) zaznamenali tuto odchylku od běžné sociální struktury čeledi Cercopithecidae. Při jejich pozorování skupiny kočkodanů černolících (*Cercopithecus ascanius* (Audebert, 1799)) došli k následujícím závěrům. Vedoucí samec u tohoto druhu zastával své dominantní postavení na mnohem kratší dobu, zatímco samice s mláďaty tvořily jádro celé skupiny a byly neaktivnějšími obránci teritoria.

U rodu *Cercopithecus* je grooming oproti ostatním kočkodanovitým vzácnější (Ankel-Simons, 2007). Bourlière et al. (1970) při pozorování kočkodana Lowéova (*Cercopithecus campbelli lowei* Thomas, 1923) zaznamenali, že alfa samec nikdy neprobíral srst ostatním členům tlupy kromě občasného groomingu třech samic, které mu srst pravidelně probíraly. Wahome et al. (1993) uvedli, že grooming u pozorovaných volně žijících jedinců kočkodana Brazzova (*Cercopithecus neglectus*) vyžadovaly všechny věkové skupiny, přičemž dospělí samci probírali srst pouze dospělým samicím.

Ačkoliv jsou kočkodani teritoriálními zvířaty, vyhýbají se vážným konfliktům. Rudran (1978) uvedl, že agresivní interakce mezi kočkodany jsou vzácné, neboť jejich teritoria se výrazně nepřekrývají. Naopak různé druhy kočkodanů se mohou pohybovat

a shánět potravu společně. Pravděpodobně se jedná o strategii obrany proti predátorům, kdy je výhodnější tvořit velké vícedruhové skupiny, neboť po případném napadení predátorem dochází k nižším ztrátám jednotlivých druhů (Enstam a Isbel, 2007). Mohou žít sympatricky s druhy mangabej (*Cercocebus* sp.) a gueréza (*Colobus* sp.), (Nowak, 1999).

Gerald (2001) po několika experimentech u kočkodanů přišel s tvrzením, že sociální postavení jedince souvisí s jeho zbarvením. Při experimentu využil tělových barev, kterými změnil barevnost šourku vybraným samcům a sledoval interakce mezi neznámými jedinci stejné velikosti, avšak rozdílné barvy pohlavních orgánů. Zjistil, že samci s tmavším šourkem byli dominantnější. Navíc samci s podobným odstínem šourku byli vůči sobě agresivní, což naznačuje, že barva určuje samcův status ve skupině. U samic nebylo pozorováno upřednostňování barevnějších samců.

Bercovitch (1993) tvrdí, že dominantní postavení koreluje s vývojem pohlavních orgánů. Své tvrzení dokládá příkladem u makaka rhesuse (*Macaca mulatta* (Zimmermann, 1780)), kdy dominantní samci ve skupině mají větší varlata, stejně tak i synové vysoce postavených samic (Dixson a Nevison, 1997).

U pavíánů (*Papio* sp.) a kočkodanů (*Cercopithecus* sp.) byl pozorován projev přátelského chování, při setkání se na pozdrav lehce políbili (Bolwig, 1959).

3.2.2 Kočkodan Brazzův (*Cercopithecus neglectus*)

Kočkodan Brazzův tvoří polygamní skupiny vedené jedním samcem podobně jako ostatní kočkodani (Enstam a Isbell, 2007). Wahome et al. (1993) pozorovali tři tlupy kočkodana Brazzova vedené jedním samcem, přičemž v každé skupině byly minimálně tři dospělé samice. Tito pozorovatelé též zaznamenali soliterně žijící samce.

Během dřívějších pozorování tohoto druhu se vědci domnívali, že tato zvířata žijí v malých skupinách či párech a obývají velmi malé území. Poté se došlo k mylnému závěru, že se jedná o jediný monogamní druh podčeledi Cercopithecinae. V dalších studiích však vyšlo najevo, že kočkodan Brazzův v jiných lokalitách (pravděpodobně v závislosti na hustotě populace) žije v polygamních skupinách o 8 - 12 jedincích, jak je pro kočkodany typické (Geissmann, 2003). Fleagle (2013) uvádí, že v Gabunu, kde byli velmi dobře studováni, žijí v monogamních párech. K závěrům, že se jedná o monogamní druh, došlo pravděpodobně pozorováním malých skupin přežívajících v hustě osídlených lokalitách (Dixson, 2012).

Důkazy o tom, že kočkodan Brazzův není přísně monogamním druhem, pochází z chovu ve Woodland Park Zoo Seattle - skupina deseti zvířat složená z jednoho dospělého samce, dvou dospělých a dvou dospívajících samic, čtyř dospívajících samců a mláděte

(kojence). V souladu s pozorováním v terénu skupina naznačovala vysokou míru stability a soudržnosti založené na nekonfliktní organizaci a na minimální blízkosti jedinců. Interakce mezi samicemi nebyly pozorovány (Oswald a Lockard, 1980).

Zdá se, že nejtypičtější sociální strukturou jsou malé skupiny skládající se z jednoho dospělého samce, jedné nebo dvou dospělých samic a jejich potomků. Stabilita a soudržnost skupiny se nezdá být ovlivněna přítomností jiné samice (Leutenegger a Lubach, 1987).

Ve skutečnosti jsou samice kočkodana Brazzova nejvíce zapojeny do sociálních vztahů mezi jedinci ve skupině. Wahome et al. (1993) tvrdí, že samice aktivně zaháněly tlupu kočkodanů černolících (*Cercopithecus ascanius*) od zdroje potravy. Při pozorování útoků predátorů jako jsou orli korunkatí (*Stephanoaetus coronatus* (Linnaeus, 1766)), se zvířata schovávala v křoví nebo stála nehybně. Dospělí samci, kteří zastávají roli ochránců skupiny a jsou odpovědní za obranu teritoria, vydávali „štěkavé“ zvuky, k nimž se vrčením přidaly i některé samice (Wahome et al., 1993). Vokalizační repertoár samců je vzhledem k jejich úloze obrany skupiny poměrně úzký, převažuje výstražné volání a zvuky oznamující stav ohrožení (Bouchet et al., 2012).

3.3 Reprodukce starosvětských primátů (Cercopithecoidea)

Primáti jsou výjimeční mezi savci tím, že jsou reprodukceschopní během celého roku. Reprodukční cyklus samice primátů lze rozdělit do tří částí. První je folikulární fáze (růst folikulů), dále ovulační cyklus (doba zrání vajíčka (oocytu) a jeho uvolnění) a poslední luteální fáze (nově vzniklé žluté tělísko (corpus luteum) produkuje hormony k uhnízdění vajíčka v děloze). Pokud nenastane oplození, epitel děložní sliznice se u primátů (vyjma novosvětských) odlupuje a odchází spolu s krví, zatímco u ostatních savců se vstřebává a krvácení tak není patrné. Tento děj se nazývá menstruace (Ferin et al., 1993).

Říjový cyklus (označení pro reprodukční cyklus savců, u nichž se nevyskytuje menstruace) se u primátů nazývá cyklus menstruační (Kent, 2000). Délka menstruačního cyklu je definována dobou od menstruace jednoho cyklu do dalšího, obvykle 4 - 5 týdnů (Fortman et al., 2002).

3.3.1 Ovariální cyklus

Od období dospívání samice primátů prochází cyklickými změnami v sekreci hormonů v důsledku ovariálního cyklu, březosti a laktace. Proces končí v době menopauzy, tedy na konci reprodukceschopného období. Celý cyklus přímo ovlivňuje atraktivitu samice a její připravenost a ochotu k páření. Tyto rysy se zvyšují v polovině cyklu, kdy nastává období zvané říje (Wolfensohn a Honess, 2005). Délka cyklu se druhově i individuálně liší a ovlivňuje ji řada faktorů. Rowell (1970) uvádí, že delší folikulární fáze se objevila u pavíáních (*Papio sp.*) samic izolovaných od jejich skupiny, nebo když byly vystaveny agresivním útokům od ostatních členů tlupy. Nepravidelné cykly zahrnující sníženou sekreci gonadotropinů a estradiolu se vyskytují u druhů se sezónní reprodukcí, jakmile je doba páření u konce. Toto tvrzení bylo prokázáno u makaka rhesuse (*Macaca mulatta*), u něž byla fyziologie ovariálního cyklu velmi dobře studována (Dixson, 2012).

Menstruace je běžná u starosvětských primátů (Wolfensohn a Honess, 2005). Délka menstruačního cyklu je druhově specifická. Například hulman posvátný (*Semnopithecus entellus*) má délku cyklu 24 - 27 dní (Chowdhury et al., 1980), delší cyklus má kočkodan obecný (*Cercopithecus aethiops*) 30 - 31 dní (Rowel, 1970; Hess et al., 1979).

Intenzita menstruačního krvácení se též druh od druhu liší. U některých druhů je těžké ji pozorovat, avšak je zjistitelná z vaginálních výplachů, kdy je prokázána přítomnost erytrocytů (Dixson, 2012).

Během folikulární fáze cyklu se zvyšuje množství estrogenů vylučovaných vaječníky, kulminující v nárůstu 17β -estradiolu v polovině cyklu, který spouští nárůst luteinizačního hormonu (LH) z hypofýzy v preovulační fázi. Pokud již došlo k ovulaci, prasklý folikul se přemění na žluté tělísko, které vylučuje progesteron během druhé poloviny - luteální fáze. U mnoha druhů primátů samci často ejakulují během folikulární fáze (Dixson, 2012).

Struktura děložního čípku a změny složení cervikálního hlenu během ovariálního cyklu mají významný účinek na migraci spermií (Dixson, 2012).

Kontrakce vejcovodu jsou hormonálně stimulovány. Sekreční činnost vejcovodu a složení v řasy se výrazně mění v závislosti na fázích ovariálního cyklu. U makaka jávského (*Macaca fascicularis* (Raffles, 1821)) se zřasení epitelu vejcovodu zvyšuje pod stimulací estrogenu během folikulární fáze menstruačního cyklu a navrácí se během luteální fáze (Brenner a Slayden, 1994).

Hausfater (1975) při sledování paviána čakma (*Papio ursinus* (Kerr, 1792)) učinil závěr, že 35% dospělých samic se stýkalo s několika samci během peri-ovulačního období a střídalo partnery během jediného dne. Kaufman (1965) pozoroval, že se samice makaka rhesuse (*Macaca mulatta*) páří s jedním až čtyřmi partnery. Samice se páří s několika samci během peri-ovulačního období, kopulace jsou však rozloženy v časovém intervalu čítajícím dny, v některých případech i týdny a nejsou tedy limitovány na období estru jako například u poloopic. Četnost styků závisí na postavení samice v hierarchii a preferenci partnera (Loy, 1971).

Manson (1992) u sledované skupiny zaznamenal páření samic se samci bez rozdílu v sociálním postavení. U zvířat chovaných v lidské péči bylo zjištěno, že svádění samců vrcholí v peri-ovulační fázi, kdy se zvyšuje hladina estradiolu (Wallen a Winston, 1984).

Ačkoliv jsou samice makaka rhesuse (*Macaca mulatta*) schopny se pářit prakticky kdykoliv během menstruačního cyklu, jejich dvoření se samcům se zvyšuje před ovulací a je směřováno preferovaným samcům (Dixson, 2012). Carpenter (1942) zaznamenal, že se samice s největší tendencí páří se samci v polovině estru, tedy kdy nastává ovulace. Studie tohoto druhu byla též zaměřena na studium ovariálních hormonů, tedy jak moc ovlivňují přitažlivost samice.

Velká pozornost je věnována vaginálnímu pachu, ovšem výsledky výzkumníků se liší (Dixson, 2012). Čichovou komunikací makaka rhesuse (*Macaca mulatta*) se zabýval Goldfoot (1981), který pozoroval stimulační účinky uměle vytvořených pachů na samčí pohlavní aktivitu. Efekt na kopulaci mohl být způsoben jejich novostí, nikoliv fyziologickými mechanismy.

U paviánů s největší pravděpodobností nastává ovulace během posledních dní největší pohlavní zduřeniny, ačkoliv je to u samic individuální. Tudíž může ovulace probíhat, i když se zduřenina začíná vstřebávat, stejně tak i po jejím vstřebání (Wildt et al., 1977). Vysoce postavení samci paviána babuina (*Papio cynocephalus* (Linnaeus, 1766)) mají sice díky svému postavení výhodu se pářit se samicemi přednostně, avšak největší úspěch je zaznamenán během posledních dnů zduřeniny. Stejně tak alfa samec mandrila (*Mandrillus sphinx* (Linnaeus, 1758)), který si své samice ve skupině střeží, s nimi kopuluje s největší frekvencí poslední dny před zánikem pohlavní zduřeniny. Jakmile zmizí otok u samic, samec je přestane hlídat, což naznačuje, že v tuto dobu pro něj přestávají být pohlavně atraktivní (Dixson et al., 1993).

Výše postavené paviání samice navazují styky během folikulární fáze cyklu se samci dříve než níže postavené (Dixson, 2012). Lovejoy a Wallen (1990) popsali případ týkající se hierarchie samic u makaka rhesuse (*Macaca mulatta*). Skupina samic byla vypuštěna s jedním samcem ve venkovním výběhu. Od samic byly odebrány vzorky krve za účelem měření hladiny 17β -estradiolu a určení jeho maximální hladiny během peri-ovulační fáze. Postavení samice a čas začátku kopulace byly propojeny, výše postavené samice se začaly pářit několik dní před vzrůstem hladiny estradiolu, naopak samice s nižším postavením až v době začátku ovulace. Toto zjištění ukazuje vztah mezi samičí dominancí a chováním při kopulaci, který by mohl být významný v období souboje spermií a také ve volbě samce za účelem reprodukce (Dixson, 2012).

3.3.2 Období říje, březost a porod

Opice starého světa se vyznačují sezónní reprodukcí, přesto tvoří skupiny po celou dobu roku, nikoliv jen po dobu páření (Dixson, 2012). U samic některých druhů kočkodanovitých se v období říje objevuje pohlavní zduřenina ovlivňující atraktivitu samic v tomto období (viz obr. 2). Pohlavní kůže většinou růžové barvy se vyskytuje primárně v anogenitální oblasti, ale i na dalších místech, například na straně stehna makaka rhesuse (*Macaca mulatta*) nebo na hrudi dželady (*Theropithecus gelada*). Otok a jeho růžové zbarvení se zvyšuje během folikulární fáze menstruačního cyklu a je nejvýraznější během preovulační fáze (Dixson, 2012). Je způsoben proměnlivou hladinou hormonů, především estrogenu, který vede k zadržování vody v tkáních obklopujících anogenitální oblast. Zvýšené zásobení krví způsobuje zbarvení zduřeniny do růžova až červena. Velikostí zduřeniny se v této době zvyšuje i hmotnost samice až o 25 % (Mittermaier et al., 2013). Vzbuzuje vzrušení u samců, slouží k přilákání více sexuálních partnerů a tím podporuje souboj spermií. Otok zpřístupňuje

vchod do pochvy v době, kdy se schyluje ke koncepci (Dixson a Mundy, 1994). U samic rodu *Cercopithecus* ke zduření nedochází ani se neobjevuje změna ve zbarvení kůže (Butler, 1974; Fortman et al., 2002, Ankel-Simons, 2007).

Samci pohlavní orgány samic často vizuálně kontrolují (viz obr. 3), (Dixson, 2012). Druhy vyznačující se otokem v době říje, mají dlouhý ovariální cyklus a prodlouženou folikulární fázi. U samice drila (*Mandrillus leucophaeus* (F. Cuvier, 1807)), mandrila (*Mandrillus sphinx*) a některých druhů mangabeje se vyskytuje otok i během 1. - 2. měsíce březosti (Mittermaier et al., 2013).

Obrázek 2: Fyzické znaky říje u samic tribu kočkodani (Cercopithecini)



Obr. 2: A, B – druhy, u kterých se otok nevyskytuje: kočkodan Brazzův (*Cercopithecus neglectus*) a kočkodan Hamlynův (*Cercopithecus hamlyni*); C,D - otok kůže na hrudi samice dželady (*Theropithecus gelada*) mimo a během říje; E,F – makak vepří (*Macaca nemestrina* (Linnaeus, 1766)) mimo a během říje; G,H - pavián pláštík (*Papio hamadryas* (Linnaeus, 1758)) mimo a během říje. Foto: Tereza Šindelářová, 2014 - 2016

Samčí pohlavní znaky rozeznatelné na kůži by měly být též zmíněny, tyto oblasti jsou zpravidla výrazně zbarveny. Jako příklad lze uvést modře zbarvený šourek u kočkodana obecného (*Cercopithecus aethiops*) nebo jasně červenou a modrou kůži na nose mandrila

(*Mandrillus sphinx*). Starosvětští primáti mají jednotnější tvar penisu než novosvětští. Žalud je variabilní u makaků (Dixson, 2012).

Když se blíží období říje, u samců makaka rhesuse (*Macaca mulatta*) se pod vlivem testosteronu vylučovaného varlaty, začne barvit do ruda kůže pokrývající peri-anální oblast a šourek. Stejně tak zrudne i kůže v obličejí (Vandenbergh, 1965; Gordon et al. 1976). Existují experimenty, které dokazují, že toto zintenzivnění barvy zvyšuje atraktivitu samců u samic (Waite et al., 2003). Tyto změny ve zbarvení probíhají současně se zvětšováním varlat a zvyšují spermatogenezi (Conaway a Sade, 1965), stejně tak i dochází k masturbaci (Koford, 1965) a kopulaci. Vývoj pohlavních orgánů souvisí s postavením samce v hierarchii skupiny, což znamená, že dominantní samci mají varlata větší (Bercovitch, 1993) a stejně tak synové vysoce postavených samic (Dixson a Nevison, 1997).

Samci kočkodanovitých dosahují pohlavní dospělosti mezi 4. - 6. rokem života. Tento stav doprovází určité signály. Například u hulmanů rodu *Rhinopithecus* se objevuje bradavice na horním rtu (Mittermaier et al, 2013).

Obrázek 3: Vizuální kontrola samice v říji



Obr. 3: Mladý samec makaka vepřího (*Macaca nemestrina*) vizuálně kontroluje pohlavní zduřeninu samice v říji. Foto: Tereza Šindelářová, 2016

Významným aspektem týkajícím se říje u starosvětských primátů je vaginální pach ovlivněný produkcí estrogenu. Ačkoliv je značkování mezi opicemi starého světa vzácné, samci často očíhávají samičí genitálie před pohlavním stykem. Byl zaznamenán výskyt silně

zapáchajícího poševního sekretu v polovině menstruačního cyklu u samic makaka kápoitého (*Macaca radiata* (É. Geoffroy, 1812)) a makaka bandara (*Macaca sinica* (Linnaeus, 1771)), (Fooden 1979). Nejpodrobnější experimentální důkaz vztahující se k vaginálním signálům a pohlavní atraktivitě byl získán díky studii makaka rhesuse (*Macaca mulatta*), u kterého se vaginální feromony závislé na estrogeneru prokázaly (Michael a Bonsall, 1977). Je třeba zdůraznit, že není jisté, zda vaginální pach hraje klíčovou roli v přitažlivosti u tohoto druhu, vzhledem k tomu že u jiných úzkonosých primátů nebyl tento aspekt dostatečně studován (Dixson, 2012).

Jiný způsob chemické komunikace byl zkoumán u mandrila (*Mandrillus sphinx*), kdy byl pozorován vliv hrudní pachové žlázy. U dospělých vysoce postavených samců s vysokou hladinou testosteronu byla zjištěna zvýšená sekrece, což může být obzvláště důležité ve středoafrickém deštném lese, kde mandrilové žijí. U samic nebyl identifikován rozdíl v pachu během ovulačního cyklu, ani vzhledem k jejich postavení v hierarchii skupiny (Setchell et al., 2010).

U primátů byl sledován oční kontakt mezi partnery chápáný jakožto předehra před samotnou kopulací. Například samice makaka rhesuse (*Macaca mulatta*) oční kontakt doprovází povytažením čelisti (Dixson, 2012). Bielert et al. (1986) jako první definovali oční kontakt u paviána čakma (*Papio ursinus*), který je u tohoto druhu často doprovázen gesty a pozicemi ukazujícími připravenost samice k pohlavnímu styku. Provedl experiment, kdy měřil vrchol peri-ovulační fáze během tohoto chování a přišel se závěrem, že se jeho intenzita zvyšuje během této fáze a je stimulována sekrecí estradiolu a LHRH (hormon uvolňující luteinizační hormon).

Svádění, ale i samotné páření též doprovází vokalizace (Dixson, 2012). Samice mají tendenci vydávat hlasitější zvuky, pokud je jejich sexuální partner vysoce postaven v hierarchii skupiny (Mittermaier et al., 2013).

Zajímavým aspektem je allo-grooming, který by mohl sloužit jako iniciace sexuální aktivity či její udržení. U paviána čakma (*Papio ursinus*) a makaka rhesuse (*Macaca mulatta*), kdy samci před ejakulací dělají řadu náskoků, není neobvyklé allo-grooming provozovat. U samic bylo pozorováno nasedání na samce v sexuální kontextu, což by mohlo mít funkci vzrušit samce a iniciovat kopulaci. Wolfe (1984) popsal toto chování u samic makaka červenolícího (*Macaca fuscata* (Blyth, 1875)). Polovina sledovaných samic naskakovala na samce či si mu sedala na hřbet, občas třely své genitálie o samčí. Komunikace mezi párem probíhá i během styku, kdy je možné sledovat škálu výrazů v obličeji a slyšet vokalizační projevy. Projevy vokalizace svědčící o dosažení orgasmu byly zaznamenány u makaka

medvědího (*Macaca arctoides* (I. Geoffroy, 1831)) i dalších druhů makaků, talapoina (*Miopithecus talapoin* (Schreber, 1774)) a paviána čakma (*Papio ursinus*), (Dixon, 2012).

Vokalizační projevy nemusí mít u všech druhů stejnou komunikační funkci. Experiment provedený u makaků magotů (*Macaca sylvanus*) chovaných v lidské péči prokázal, že samci nejvíce reagovali na nahrávky vokalizujících samic v peri-ovulační fázi (Semple a McComb, 2000). Toto pozorování naznačuje, že samičí vokalizační projevy mohou sdělovat jejich reprodukční kondici, oznamovat jejich lokaci či sdělovat jejich identitu. Pro samice je důležité, aby jejich potomci zdědili ty nejlepší vlastnosti. Proto může nastat situace, kdy samice usilují o páření s více samci (Dixon, 2012).

U starosvětských primátů, zejména paviána (*Papio* sp.), makaka (*Macaca* sp.), mangabeje (*Cercocebus* sp.) a talapoina (*Miopithecus talapoin*) je poloha při styku tzv. double-foot; samec pevně uchopí chodidly samici za kotníky a naskočí na ni (viz obr. 4). U druhů, kde je velký rozdíl ve velikosti mezi pohlavími, jako je například mandril (*Mandrillus sphinx*), samcova chodidla zůstávají během páření na zemi. Zajímavé je, že dospívající samci tohoto druhu běžně používají postoj double-foot (Dixon, 2012).

Obrázek 4: Poloha při páření



Obr. 4: Vlevo: dželada (*Theropithecus gelada*), poloha double-foot – samec drží chodidly samici za kotníky; vpravo: kočkodan husarský (*Erythrocebus patas* (Schreber, 1775)), velký rozdíl ve velikosti mezi pohlavími – samcova chodidla zůstávají na zemi.

Foto: Tereza Šindelářová, 2013 - 2014

Koagulace spermatu při ejakulaci zvyšuje pravděpodobnost oplození. V některých případech vytvoří ejakulát tzv. kopulační zátku, jenž má za úkol vytvořit fyzickou bariéru pro případnou další kopulaci. Nicméně bylo vyzorováno, že samci makaka vepřího (*Macaca nemestrina*) dokážou zátku odstranit (Mittermaier et al., 2013).

Během sledování kopulace makaka medvědího (*Macaca arctoides*) bylo zaznamenáno „přivázání“ k samici, kdy samec zůstal pohlavním údem uvnitř samice, která se již dala do pohybu a táhla jej s sebou (Lemmon a Oakes, 1967). Tato situace se nestává pravidelně, pár se po ejakulaci rozdělí a většinou chvíli v klidu sedí. Dle Mittermaiera et al. (2013) si samec po styku sedá se samicí na svém klíně. Význam tohoto chování není znám.

Po pohlavním styku byl u několika druhů primátů popsán tzv. self-grooming genitálií, tedy jakési očištění po aktu (Dixson, 2012).

Bylo zaznamenáno i několik případů masturbace. Například Ransom (1981) pozoroval volně žijící samce paviána anubi (*Papio anubis* (Lesson, 1827)) při masturbaci, kdy při 26 zaznamenaných aktech došlo k 11 vyvrcholením. Byli pozorováni i juvenilní samci a dospělé samice. Masturbující makaky medvědí (*Macaca arctoides*) žijící v lidské péči sledovali Nieuwenhuijsen et al. (1987). Thomsen et al. (2003) pozorovali masturbaci u kočkodana Brazzova (*Cercopithecus neglectus*) chovaného v lidské péči. Bourlière et al. (1970) zaznamenali masturbaci rukou či ústy u dospívajících kočkodanů Lowéových (*Cercopithecus campbelli lowei*).

Březost starosvětských primátů trvá 5 - 7 měsíců. U samic paviánů (*Papio* sp.) a dželad (*Theropithecus gelada*) je signalizována zčervenáním kůže v okolí sedacích hrbolů. Samicím kočkodana husarského (*Erythrocebus patas*) během březosti světlají tmavé chlupy lemující oči a uši (Mittermaier et al., 2013). Interval mezi porody může být od jednoho roku až do pěti let. Běžně mívají jedno mládě vážící zhruba 400 g, ovšem dvojčata nejsou výjimkou. Mládě se pevně drží na bříše srsti své matky, při pohybu proplete svůj ocas s ocasem matčiny. Samice mívají své první mládě obvykle ve věku 4 - 5 let (Cords, 1988).

Březost u primátů chovaných v lidské péči může být s jistotou určena pomocí několika metod. Jedna z nich je pohmatem (zjistitelná od 16. dne březosti makaků), použití ultrazvuku (makak rhesus v 16. - 18. dnu březosti). Dále je možná detekce hormonálních změn doprovázejících březost z moči či krevního séra (Kirkwood a Stathatos 1992; Hendrickx a Dukelow 1995). Je také možné použití morfologické a endokrinní diagnostiky ke stanovení potratu (Hendrickx et al. 1999).

Většina primátů rodí v noci nebo brzy ráno. Kočkodanovití mají placentu se dvěma disky (Vančata a Vančatová, 2002). Všechny druhy kočkodanů mívají porody načasované na období dostatečného množství potravy. Butynski (1988) vypožoroval, že všichni kočkodani mají synchronizovanou dobu říje v období července, srpna a září. Stejně tak doba porodů je synchronizována na prosinec, leden, únor. Zajímavý jev byl pozorován u makaka rhesuse (*Macaca mulatta*). Tento druh žije ve své domovině na severní polokouli, kde k porodům dochází v období od března do září. U jedinců chovaných v lidské péči v Brazílii, tedy na jižní polokouli, byly zaznamenány porody od října do dubna. Z toho vyplývá, že porod je načasován v závislosti na fotoperiodě (Gomes a Bicca-Marques, 2003). Tento fakt dokládá svým pozorováním kočkodana Brazzova (*Cercopithecus neglectus*) v lidské péči Brennan (1989), který zaznamenal odchylku od běžné doby porodů tohoto druhu. Dle něj byla sezónní reprodukce u těchto zvířat ovlivněna špatným umělým osvětlením v jejich ubikacích.

Doba trvání je variabilní a závisí na přítomnosti porodních komplikací a zkušenosti matky. Produkce mléka je důležitá z několika hledisek. Nejedná se pouze o výživu a ochranu imunity získanou prostřednictvím kolostra, ale má sociální funkci; kojení prohlubuje vztah mezi matkou a mládětem a produkuje tzv. laktační amenorrhoeu. Jedná se o období po porodu, během něž je narušen ovariální cyklus a samice není schopna po tuto dobu znovu zabřeznout (Hendrickx a Dukelow, 1995). Úzkonosí primáti mají jeden pár mléčné žlázy, z nichž mládě začne sát zpravidla během několika minut po porodu (Wolfensohn a Honess, 2005).

Mláďata primátů jsou altriciální, to znamená, že jsou plně odkázána na rodičovskou péči. Způsob výchovy se liší dle zkušeností matky, prvorodičky bývají obezřetné a své potomky si hlídají, naopak zkušené samice jsou při výchově uvolněnější. S péčí o potomstvo pomáhají matkám další jedinci, většinou se jedná o mladé samice (příležitostně i samce), kteří tak nabývají zkušenosti. Samci makaka magota (*Macaca sylvanus*) projevují zvláštní zájem o vlastní i nevlastní mláďata. Jsou schopni je vzít matce a využívat je při samčích interakcích. V extrémních případech může mít tato péče fatální následky končící vyhladověním.

Ačkoliv to není častý jev, při výchově mláďat se objevuje i týrání, které může být zapříčiněno nezkušeností matky, ekologickými faktory nebo reprodukční soutěží mezi samicemi v laktaci. Častěji než vlastní, šikají samice potomky jiných samic. Naopak je známo i několik případů, kdy cizí matka adoptovala opuštěné mládě (Mittermaier et al., 2013), dokonce se starala o odložené mrtvé mládě (Bourlière et al., 1970).

U kočkodanů byla pozorována i otcovská péče. Takový případ sledovali Bourlière et al. (1970), kdy jeden člen jeho výzkumného týmu adoptoval opuštěné mládě

kočkodana světlobřichého (*Cercopithecus petaurista* (Schreber, 1774)). Během terénního výzkumu kočkodana Lowéova (*Cercopithecus campbelli lowei*) si samci ze sledované tlupy mládě několikrát půjčili na dobu půl až několik hodin, přičemž ho chovali v náručí, probírali mu srst a nosili ho s sebou.

U několika druhů byla pozorována infanticida (Fleagle, 2013). Vývoj pohlavní zduřeniny a vokalizace při kopulaci byly dány do souvislosti s rizikem infanticidy. Ovšem u druhu, u kterého byla infanticida poprvé a také nejčastěji zaznamenána, se pohlavní otok v době říje nevyskytuje. Jedná se o hulmana posvátného (*Semnopithecus entellus*), (Dixson, 2012). Samice primátů vyvinuly vlastní strategii ochrany svých potomků před mohutnějšími a silnějšími samci. U paviánů (*Papio* sp.) při příchodu nového samce do skupiny a jeho posunutí se výše v hierarchii skupiny vede ke zvýšení produkce stresových hormonů u samic v laktaci. Strategie minimalizace ztrát spočívá v páření se mimo plodné dny a předstírání „pseudoríje“ během březosti. Další možností je promiskuita, tedy páření se s více samci za účelem nejednoznačného určení otcovství. Možným způsobem je též vytvoření koalice s otcem mláděte a společná ochrana před novým samcem nebo koalice samic s mláděty, rychlý odstav mláděte vedoucí ke zkrácení intervalu mezi porody, popřípadě přesun do jiné skupiny s více samci ochránci (Mittermaier et al., 2013).

Časté jsou interakce ve skupinách majících potomky; samice hulmana posvátného (*Semnopithecus entellus*) a samice rodu *Cercopithecus* nechávají ostatní členy tlupy interagovat s jejich mláděty, zatímco samice paviánů přerušují jakýkoliv kontakt. (Mittermaier et al., 2013).

3.4 Reprodukce kočkodanů (*Cercopithecini*)

Kočkodani rodu *Cercopithecus*, s výjimkou kočkodana obecného (*Cercopithecus aethiops*) tvoří skupiny vedené jedním samcem, u něž lze předpokládat jeho exkluzivní přístup k samicím za účelem reprodukce. Avšak z terénních studií vyplývá, že vedoucí samec vlastně nemusí být otcem všech mláďat, neboť během doby páření byl zaznamenán příliv reprodukceschopných samců ke skupině (Cords, 1988; Rowell, 1988).

Cords (1988) po pozorování kočkodana diadémového (*Cercopithecus mitis* Wolf, 1822) tvrdí, že během přílivu samců vedoucí samec zplodil velmi málo potomků, pokud vůbec, jelikož nebyl pozorován při kopulaci. Naopak u kočkodana černolícího (*Cercopithecus ascanius*) uvádí možné otcovství vedoucího samce, avšak při kopulaci byli zaznamenáni i ostatní samci. Každopádně bez genetických dat nemohou být uvedeny jasné závěry. Jako problém narušující výzkum se jeví fakt, že někteří samci zůstávají se samicemi roky, což může být chápáno jako reprodukční výhoda (Dixson, 2012).

Hall et al. (1965) provedli studii v Ugandě u kočkodana husarského (*Erythrocebus patas*) tvořícího skupiny průměrně čítající 15 jedinců složené z vedoucího samce, několika samic a mláďat. Jeho práce odhalila existenci samčích skupin, tzv. „starých mládenců“ a samců žijících odděleně. Ačkoliv se předpokládalo, že jsou kočkodani husarští výhradně polygynní, výzkum v terénu prokázal, že i u tohoto druhu nastává příliv samců a že se tedy samice páří s více samci (Harding a Olson, 1986).

Zajímavý jev byl pozorován u výše zmíněného kočkodana husarského (*Erythrocebus patas*), kdy byla během svádění u samic zvýšena salivace (Dixson, 2012).

Jediný druh rodu *Cercopithecus*, u něhož byla zaznamenána vokalizace během páření, je kočkodan mona (*Cercopithecus mona* (Schreber, 1774)). Volání se dá rozdělit na dva druhy - švitoření a vrčení. Zvuky jsou vydávány zároveň, střídavě nebo v sériích. Trvají zhruba 8 sekund a jsou slyšet až na vzdálenost 200 metrů (Mittermaier et al., 2013).

Sexuální chování může mít za následek změny v sociální organizaci skupiny, obzvláště u druhů se sezónní reprodukcí. Například u západoafrického talapoina (*Miopithecus talapoin*), který žije po celý rok ve smíšené skupině samců a samic čítající 60 - 80 jedinců, zůstávají samci na okraji tlupy. Pouze v době páření se dostávají do jádra skupiny a páří se s pohlavně přitažlivými samicemi (Rowell, 1988). Tyto změny v hierarchii jsou vyvolány hormonálními změnami spojenými se zvýšenou pohlavní aktivitou, nejsou však dosaženy bez konfliktu (Dixson, 2012).

Časté jsou interakce ve skupinách majících potomky; samice rodu *Cercopithecus* nechávají ostatní členy tlupy interagovat s jejich mláďaty (Mittermaier et al., 2013).

3.4.1 Samčí genitálie

Šourek samců rodu *Cercopithecus* je nápadný svým zbarvením. U kočkodana obecného (*Cercopithecus aethiops*) je výrazně modrý jako u většiny příslušníků rodu (viz obr. 5). Výjimku tvoří kočkodan Allenův (*Cercopithecus nigriviridis* (Pocock, 1907)) s červeným zbarvením (Ankel-Simons, 2007). Kingdon (1980) se domnívá, že samci kočkodanů s výraznými barevnými znaky v obličeji mají nevýrazně zbarvené genitálie a naopak. Toto tvrzení naznačuje, že zbarvení obzvláště kolem obličeje a v oblasti třísel by mělo být bráno v potaz při studiích pohlavního výběru primátů.

Obrázek 5: Modré zbarvení šourku kočkodaních samců



Obr. 5: Vlevo: kočkodan husarský (*Erythrocebus patas*) - pohled zředu; vpravo: kočkodan Brazzův (*Cercopithecus neglectus*) – pohled zepředu. Foto: Tereza Šindelářová, 2013

3.4.2 Ovariální cyklus

Samice kočkodanů dosahují pohlavní dospělosti obvykle mezi druhým a pátým rokem života a jsou reprodukceschopné do 20 - 25 let (Mittermaier et al., 2013).

Délka menstruačního cyklu je druhově specifická, u kočkodana obecného (*Cercopithecus aethiops*) je uváděna 30 - 31 dní (Rowel, 1970; Hess et al., 1979).

U většiny druhů rodu *Cercopithecus* jsou změny ve vizuálních a chemických podnětech v době ovulace pro lidské pozorovatele skryty. V případě kočkodana obecného (*Cercopithecus aethiops*) byla ovulace označena za skrytou, kdy na samici nebyly patrné žádné změny v chování ani viditelné morfologické změny na pohlavních orgánech (Andelman, 1987). Navzdory jeho pozorování bylo prokázáno, že se samci druží a kopulují se

samicemi v době, kdy je nejpravděpodobnější zabřeznutí. Lze tedy předpokládat, že musí existovat signály, které přimějí samce k častější kopulaci v tuto dobu (Dixson, 2012). První posudek ohledně menstruačního krvácení u tohoto druhu byl proveden pomocí vaginálního výtěru. Byla sledována zvířata s přirozeným i uměle vyvolaným cyklem pomocí estradiolu a progesteronu. U obou případů trvala menstruace 3 – 5 dnů. Nedostatek vnějšího krvácení je způsoben především v důsledku sníženého množství tkáně, která je odlupována během menstruace (Carroll et al., 2007).

3.4.3 Období říje, březost a porod

V době říje samice soupeří o páření s co nejvíce samci, k získání samčí přízně některým druhům slouží kožní zduřenina v okolí pohlavních orgánů, kterou dávají samcům najevo připravenost k páření (Harvey a May, 1989). U samic rodu *Cercopithecus* ke zduření nedochází, není patrná ani změna ve zbarvení kůže (Butler, 1974; Fortman et al., 2002; Ankel-Simons, 2007). Při námluvách (prezentaci pohlavní dospělosti samice a její připravenosti k páření) byla u samic rodu *Cercopithecus* zaznamenána erekce klitorisu (Hill, 1966).

Vztah mezi postavením samce a úspěchem v reprodukci není jasný. Bylo pozorováno u mnoha druhů, že se velké množství samců přidává v období říje k tlupám, aby se spáрили se samicemi. Dokonce i vedoucí samec může přejít k jiné tlupě, aby se spářil s jinými samicemi (Cords, 1988).

Existuje riziko mezidruhového páření za několika okolností. Samci putují ze své skupiny za účelem páření během sezónní reprodukce (*Macaca* sp., *Cercopithecus* sp., *Semnopithecus* sp.), což nabízí možnost, aby se připojili do skupiny blízké příbuzného druhu. Dalším aspektem může být překrývání teritorií jednotlivých druhů, například paviáni (*Papio* sp.) v Africe či makakové (*Macaca* sp.) na ostrově Sulawesi (Dixson, 2012). Třetím případem je seskupování mnoho-druhových asociací, zejména mezi pralesními kočkodany (Enstam a Isbell 2007). Rozdíly v morfologii penisu u druhů rodu *Cercopithecus* jsou nepatrné (Hill, 1966), tudíž tento aspekt se nedá považovat za prevenci mezi-druhového křížení. Ve volné přírodě byli pozorováni hybridy ve východní Africe, jednalo se o křížence kočkodana černolícího (*Cercopithecus ascanius*) a kočkodana diadémového (*Cercopithecus mitis*), (Aldrich-Blake, 1968; Struhsaker a Leland, 1988). Hybridy jsou větší než čistokrevný kočkodan černolící a mají tendenci dosáhnout vyššího postavení v hierarchii skupiny. Vzhledem k tomu, že dominantní jedinci mají přednost v přístupu k potravě, může

být výhodou vyrovnání hybridizace. Nevýhoda spočívá ve snížení atraktivity jedince a jeho reprodukční úspěšnosti (Dixson, 2012).

V lidské péči jsou zaznamenáni hybridní kočkodana bělonosého (*Cercopithecus nictitans* (Linnaeus, 1766)) a kočkodana muida (*Cercopithecus cephus* (Linnaeus, 1758)), jejichž existence ve volné přírodě nebyla prokázána (Dixson, 2012).

3.4.4 Kočkodan Brazzův (*Cercopithecus neglectus*)

Kočkodan Brazzův dosahuje pohlavní dospělosti v 5 - 6 letech věku života (Mittermaier et al., 2013), avšak dle dostupných informací z EEP Studbook z roku 2014 byl v lidské péči zaznamenán porod roční samice (Hartley, 2014). Dospívání samců je doprovázeno zásadními změnami v chování - genitální signalizace, třesení větvemi a užití výrazu v obličeji značícího hrozbu (Gautier-Hion a Gautier, 1978), kromě toho klesá frekvence vokalizačních projevů typických pro juvenilní jedince a naopak se zvyšuje četnost zvuků charakteristických pro dospělé samce (Leutenegger A Lubach, 1987). U dospívajících samců může dojít k retenci ve zbarvení srsti, což jim umožňuje stát se pohlavně aktivními, zatímco jsou ještě ve skupině s rodiči (Kingdon, 1980). Wahome et al. (1993) zaznamenali několik pokusů juvenilních samců o náskok na dospělé samici, přičemž pouze jednou došlo ke kopulaci.

V období říje na sebe samice záměrně upozorňují a vyzývají samce k páření. Během kopulace samice vyšpulují rty (Nowak, 1999). Páření probíhá během celého ovariálního cyklu, i pokud je samice březí či v laktaci. Březost ve volné přírodě trvá zhruba 5 - 6 měsíců (Mittermaier et al., 2013), v lidské péči zhruba 7 měsíců (Hartley, 2014). Rodí obvykle jedno mládě, výjimečně i dvojčata. Mládě se narodí se světle hnědou srstí, v průběhu dospívání se objevuje červenohnědé zbarvení na hlavě a zadnici (viz obr. 6), (Kingdon, 2015). Jako ostatní kočkodani rodí ve volné přírodě během února a března, kdy je dostatek potravy. O mládě se samice stará rok (Bourlière et al. 1970; Napier, 1970). Mláďata zvířat chovaných v lidské péči dospívají dříve než většina pralesních kočkodanů (Mittermaier et al., 2013). Ve volné přírodě byl zaznamenán interval mezi porody minimálně 2 roky (Wahome et al., 1993), v případě příznivých podmínek mohou samice rodit každý rok (Napier, 1970). Nejstarší chovné samici, jež porodila v lidské péči mládě, bylo dle dostupných údajů EEP Studbook z roku 2014 necelých 30 let (Hartley, 2014). Mládě přechází na tuhou stravu ve věku zhruba dvou měsíců (Napier, 1970).

Obrázek 6: Proměna zbarvení srsti



Obr. 6: Rozdíly ve zbarvení různě starých jedinců kočkodana Brazzova (*Cercopithecus neglectus*). Vlevo: 16,5 měsíce staré mládě; uprostřed: dospělá samice; vpravo: 1,5 měsíce staré mládě. Foto: Tereza Šindelářová, 2016

3.5 Faktory ovlivňující reprodukci

Chov kočkodana Brazzova (*Cercopithecus neglectus*) v lidské péči čelí stejným problémům jako mnohé další druhy vzácných zvířat, zejména se jedná o úzkou genetickou základnu celkové chované populace a prakticky není možné ji rozšířit o nová zvířata z volné přírody. Proto se může tato populace potýkat s efektem příbuzenské plemenitby (inbreeding). Nízká fertilita a vysoká kojenecká mortalita může být zapříčiněna nejen inbreedingem, ale i stresovými faktory vyplývajícími z chovu v lidské péči vč. sestavení vhodného páru či postavení rodičů v hierarchii skupiny (Brennan, 1989).

Diamond (2011) sestavil etogram kočkodana Brazzova (*Cercopithecus neglectus*) chovaného ve smíšené expozici s dalšími druhy primátů. Dle něj nemá tento způsob chovu vliv na reprodukci.

Reprodukci a plodnost samic ve volné přírodě přímo ovlivňuje dostupnost potravy. V prostředí s lepšími zdroji potravy samice rodí své první mládě v nižším věku, celkově je vyšší porodnost, interval mezi porody je kratší a výrazně se zvyšují šance na přežití mláděte (Lee, 1987).

Bylo zjištěno, že dcery dominantních samic některých starosvětských primátů mívají dříve vlastní potomky než jejich vrstevnice. Neznamená to ovšem, že by dřívější mateřství znamenalo lepší reprodukční úspěšnost. Přežití mláděte, jeho výživa a celkově schopnost potomka vychovat je v tomto ohledu kritičtější (Lee, 1987; Bercovitch, 2000).

Samice si musí zachovat minimální hmotnost (nebo množství tuku v těle), aby začala cyklovat, stejný aspekt je důležitý i pro obnovení cyklu po porodu. To může být též ovlivněno stresem nebo slabou imunitou, stejně tak má vliv i životní prostředí; dostatek potravních zdrojů a nárok na ně dle hierarchie ve skupině (Harcourt, 1987). Je třeba zmínit i fakt, že u některých druhů (např. makaků (*Macaca* sp.) a paviánů (*Papio* sp.)) je výrazný pohlavní dimorfismus ve velikosti těla, proto matky musí vynaložit větší náklady při výchově samců.

Kromě odlesňování a tedy ztráty životního prostředí je třeba zmínit i boj s farmáři. U kočkodana Brazzova (*Cercopithecus neglectus*) je tento aspekt významným problémem, neboť farmáři za účelem ochrany své úrody umisťují do svých polí pasti, či je různě oplocují. Je tak omezena přirozená migrace samců ke geneticky nepříbuzným samicím (Mugambi et al., 1997).

3.6 Doporučení pro chov

Dle doporučení Ústřední komise pro ochranu zvířat (ÚKOZ) je vydáno doporučení pro čeled' kočkodanovití (hulmani, kočkodani – kromě druhu talapoin). Co se týče sociální struktury, jedinci mohou být chováni soliterně pouze krátce a ve výjimečných případech. Jinak je chov doporučen v párech nebo v rodinných skupinách či harému. Dospívající samci musí být odděleni od rodiny, ještě než dojde k pokousání dominantním samcem. Chov samčí skupiny je možný, pokud nemají kontakt se samicemi (Holečková a Dousek, 2006).

Handbook of Primate Husbandry and Welfare z roku 2005 uvádí, že musí být kladen důraz na kvalifikaci a zkušenost personálu pracujícího se zvířaty. Starosvětští primáti mají dobře vyvinuté kognitivní schopnosti a manipulativní dovednosti, které uplatňují při útěku ze svých ubikací. Důležité je sledovat vizuální podněty a vyhnout se gestům či pohybům, které by mohly vyvolat agresivní reakci. Příkladem může být přímý oční kontakt. Vzhledem k tomu, že se jedná o sociální zvířata, vnímaná hrozba ze strany člověka může vyvolat agresi i u ostatních členů skupiny.

Doporučen je trénink s chovanými zvířaty, který odbourává strach před člověkem a celkově zlepšuje vztah mezi primátem a ošetřovatelem (Wolfensohn a Honess, 2005).

Příručka Wild Mammals in Captivity z roku 2010 uvádí, jsou-li kočkodanovití chováni ve smíšené expozici, je nutné jednotlivé druhy krmit odděleně podle jejich krmných dávek. Například guerézy (*Colobus* sp. Illiger, 1811) jsou listožravé, nelze je tedy krmit ovocem určenými makakům (*Macaca* sp.) či kočkodanům (*Cercopithecus* sp.). Je třeba naučit každý druh na určitý zvukový signál a nelze rozhazovat krmení volně. Tento případ lze pozorovat ve Woburn Safari Park ve Velké Británii.

V případě začleňování nové samice do již fungující skupiny starosvětských primátů je vhodné samici nejdříve seznámit se samcem, poté co získá jeho podporu, může být spojena se zbytkem skupiny (Kleiman et al., 2010).

4 Závěr

Práce zaměřená na předem určený druh kočkodan Brazzův (*Cercopithecus neglectus*) měla za cíl shrnout již publikované informace o reprodukčním cyklu tohoto druhu. Všechny dostupné vědecké práce týkající se tohoto tématu byly nejčastěji věnovány především druhům makak rhesus (*Macaca mulatta*) nebo kočkodan obecný (*Cercopithecus aethiops*). Vzhledem k tomu, že každý druh je specificky odlišný, nelze získané informace zobecňovat. Ač se může zdát, že primáti jsou velmi dobře prozkoumání a je o nich publikováno mnoho prací, při psaní této práce se projevilo, kolik informací je stále neznámých.

Co se týče doporučení pro chov, Evropská asociace zoologických zahrad a akvárií (EAZA) dosud nevydala tzv. husbandry guideline týkající se chovu kočkodanů. Ráda bych se blíže tomuto tématu včetně zaměření na již zmiňovaný druh *Cercopithecus neglectus* věnovala v diplomové práci.

5 Literární zdroje

- Aldrich-Blake, F.P.G. 1968. A Fertile Hybrid between two *Cercopithecus* Species in the Bugondo Forest, Uganda. *Folia Primatologica*. 9. 15-21.
- Andelman, S.J. 1987. Evolution of Concealed Ovulation in Vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *American Naturalist*. 129. 785-799.
- Ankel-Simons, F. 2000. *Primate Anatomy, Second Edition*. Academic Press. San Diego. 506p. ISBN: 0120586703.
- Ankel-Simons, F. 2007. *Primate Anatomy, Third Edition*. Academic Press. San Diego. 752p. ISBN: 9780123725769.
- Aureli, F., Schaffner, C.M., Boesch, C. 2008. Fission-fusion Dynamics: New Research Frameworks. *Current Anthropology*. 49. 627-654.
- Bercovitch, F.B., Rodriguez, J.F. 1993. Testes Size, Epididymis Weight, and Sperm Competition in Rhesus macaques. *American Journal of Primatology*. 30. 163-168.
- Bercovitch, F.B., Widdig, A., Nürnberg, P. 2000. Maternal Investment in Rhesus macaques (*Macaca mulatta*): Reproductive Costs and Consequences of Raising Sons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 48. 1-11.
- Bielert, C.F., Girolami, L., Anderson, C. 1986. Male Chacma baboon (*Papio ursinus*) Sexual Arousal: Studies with Adolescent and Adult Females as Visual Stimuli. *Developmental Psychobiology*. 19. (4). 369-83.
- Bolwig, N. 1959. A Study of the Behaviour of the Chacma baboon (*Papio ursinus*). *Behaviour*. 14. 136-163.
- Bouchet, H., Blois-Heulin, C., Lemansson, A. 2012. Age- and Sex-Specific Patterns of Vocal Behavior in De Brazza's monkeys (*Cercopithecus neglectus*). *American Journal of Primatology*. 74. 12-28.
- Bourlière, F. Hunkeler, C., Bertrand, M. 1970. Ecology and Behavior of Lowe's guenon (*Cercopithecus campbelli lowei*) in the Ivory Coast. In: Napier, J.R., Napier P.H. (ed.). *Old World Monkeys: Evolution, Systematics, and Behaviour*. Academic Press. London. p. 297-350. ISBN: 0125138601.
- Brennan, E.J. 1989. Demographics of Captive De Brazza's guenons. *Zoo Biology*. 8. 37-47.
- Brenner, R.M., Slayden, O.D. 1994. Cyclic Changes in the Primate Oviduct and Endometrium. In: Knobil, E., Neill, J.D. (ed.). *The Physiology of Reproduction*, 2nd edition, Vol. 1. Raven Press. New York. p.541-569. ISBN: 9780080535272.
- Butler, H. 1974. Evolutionary Trends in Primate Sex Cycles. *Contributions to Primatology*. 3. 2-35.

- Butynski, T.M. 1988. Guenon Birth Seasons and Correlates with Rainfall and Food. In: Bourlière, F., Gautier J.P., Kingdon, J. (ed.). *A Primate Radiation, Evolutionary Biology of the African Guenons*. Cambridge University Press. Cambridge. p. 284–322. ISBN: 9780521335232.
- Carpenter, C. R. 1942. Sexual Behavior of Free-ranging Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). I. Specimens, Procedures and Behavioral Characteristics of Estrus. *Journal of Comparative Psychology*. 33. (1). 113-142.
- Carroll, R.L., Mah, K., Fanton, J.W., Maginnis, G.N., Brenner, R.M., Slayden, O.D. 2007. Assessment of Menstruation in the Vervet (*Cercopithecus aethiops*). *American Journal of Primatology*. 69. 901-916.
- Chowdhury, S.R., Saran, R.K., Harish, C. 1980. Plasma Levels of Estradiol and Progesterone during Normal Menstrual Cycle in Langur monkey (*Presbytis entellus entellus*). *Indian Journal of Physiology*. 24. 364-366.
- Conaway, C.H., Sade, D.S. 1965. The Seasonal Spermatogenic Cycle in Free-ranging Rhesus Monkeys. *Folia Primatologica*. 3. (1). 1-12.
- Cords, M. 1988. Mating Systems of Forest Guenons; a Preliminary Review. In: Gautier-Hion, A., Bourlière, F., Gautier, J.P., Kingdon, J. (ed.). *A Primate Radiation, Evolutionary Biology of the African Guenons*. Cambridge University Press. Cambridge. p. 323–339. ISBN: 9780521335232
- Diamond, R. 2011. DeBrazza's monkeys (*Cercopithecus neglectus*) in a Mixed-Taxa Zoo Exhibit: Effects on the Behavior of a Breeding Group of DeBrazza's monkeys After the Birth of an Infant. Honors Projects. Macalester College. Psychology Department. 83p.
- Dixson, A.F., 2012. *Primate Sexuality*, Second Edition. Oxford University Press. New York. 808p. ISBN: 9780199544646
- Dixson, A.F., Mundy, N.I. 1994. Sexual Behaviour, Sexual Swelling, and Penile Evolution in Chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Archives of Sexual Behaviour*. 23. 267-280.
- Dixson, A.F., Nevison, C.M. 1997. The Socioendocrinology of Adolescent Development in Male Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Hormonal Behaviour*. 31. 126-35.
- Enstam , K.L., Isbell, L.A. 2007. The Guenons (genus *Cercopithecus*) and Their Allies: Behavioral Ecology of Polyspecific Associations. In: Campbell, C.J., Fuentes, A., MacKinnon, K.C., Panger, M. Bearder, S.K. *Primates in Perspective*. Oxford University Press. New York. 252-273.
- Ferin, M., Jewelewicz, R., Warren, M. 1993. *The Menstrual Cycle: Physiology, Reproductive Disorders, and Infertility*. Oxford University Press. New York. 250p. ISBN: 0195061934
- Finstermeier, K., Zinner, D., Brameier, M., Meyer, M., Kreuz, E. 2013. A Mitogenomic Phylogeny of Living Primates. *Plos One*. 8. 504 – 514.

- Fleagle, J.G. 2013. Primate Adaptation and Evolution. Academic Press. San Diego. 464p. ISBN: 9780123786326.
- Fleagle, J.G., Janson, C.H., Reed, K.E. 2004. Primate Communities. Cambridge University Press. Cambridge. 341p. ISBN: 0521620449.
- Fooden, J. 1979. Taxonomy and Evolution of the sinica Group of Macaques: I. Species and Subspecies Accounts of *Macaca sinica*. Primates, 20. (1). 109-140.
- Fortman, J.D., Hewett, T.A., Bennett, B.T. 2002. The Laboratory Nonhuman Primate. CRC Press. Boca Raton. 288p. ISBN: 0849325625.
- Fürtbauer, I., Heistermann, M., Schülke, O., Ostner J. 2011. Concealed Fertility and Extended Female Sexuality in a Non-Human Primate (*Macaca assamensis*). Plos One. 6. (8). 1-9.
- Gautier, J.P. 1988. Interspecific affinities among guenons as deduced from vocalizations. In: Bourlière, F., Gautier J.P., Kingdon, J. (ed.). A Primate Radiation, Evolutionary Biology of the African Guenons. Cambridge University Press. Cambridge. p.194–226.
- Gautier-Hion, A, Gautier J.P. 1978. Le singe de brazza: Une strate'gie originale. Zeitschrift für Tierpsychologie. 46. 84–104.
- Geissmann, T. 2003. Vergleichende Primatologie. Springer-Verlag. Berlin. 357p. ISBN: 3540436456. 187-190.
- Gerald, M.S. 2001. Primate Colour Predicts Social Status and Aggressive Outcome. Animal Behaviour. 61. 559–566.
- Goldfoot, D.A. 1981. Olfaction, Sexual Behaviour, and the Pheromone Hypothesis in Rhesus Monkeys: a Critique. American Zoology. 21. 153.
- Gomes, D.F., Bicca-Marques, J.C. 2003. An Inversion in the Timing of Reproduction of Captive *Macaca mulatta* in the Southern Hemisphere. Laboratory Primate Newsletter. 42. (4). 6.
- Gordon, T.P., Rose, R., Bernstein, I.S. 1976. Seasonal Rhythm in Plasma Testosterone Levels in the Rhesus monkey (*Macaca mulatta*): A Three Year Study. Hormonal Behaviour. 7. (2). 229-243.
- Groves, C.P. 2001. Primate Taxonomy. Smithsonian Institution Press. Washington, London. 350 p. ISBN: 9781560988724
- Hall, K.R.L., Boelkins, R.C., Goswell, M.J. 1965. Behaviour of Patas Monkeys, *Erythrocebus patas*, in Captivity, with Notes on the Natural Habitat. Folia Primatologica. 3. 22–49.
- Harcourt, A.H. 1987. Dominance and Fertility among Female Primates. Journal of Zoology. London. 213. 471–487.
- Hardig, R.S.O, Olson, D.K. 1986. Patterns of Mating among Male Patas monkeys (*Erythrocebus patas*) in Kenya. American Journal of Primatology. 11. 43-51.

- Hartley, M. 2014. European Studbook for the De Brazza's Monkey, *Cercopithecus neglectus*. European Association of Zoos and Aquaria.
- Harvey, P.H., May, R.M. 1989. Out for the Sperm Count. *Nature London*. 337. 508-509.
- Hausfater, G. 1975. Dominance and Reproduction in Baboons (*Papio cynocephalus*): A Quantitative Analysis. Karger. Basel.
- Hendrickx, A.G., Dukelow, W.R. 1995. Breeding. In: Bennett, T.B., Abee, C.R., Hendrickson, R. Nonhuman Primates in Biomedical Research: Biology and Management. American College of Laboratory Animal Medicine Series. Academic Press. San Diego, California. 147–191.
- Hendrickx, A.G., Peterson, P.E., Otianga-Owiti, G.E. 1999. Endocrine and Morphological Biomarkers of Early Pregnancy Loss in Macaques. In: Weinbauer, H.S., Korte, R. Reproduction in Nonhuman Primates: A Model System for Human Reproductive Physiology and Toxicology. Waxmann Münster, New York. 111–135.
- Hess, D.L., Hendrickx, A.G., Stabenfeldt, G.H. 1979. Reproductive and Hormonal Patterns in the African Green monkey (*Cercopithecus aethiops*). *Journal of Medical Primatology* 8. 273-281.
- Hill, W.O.C. 1966. Primates, Comparative Anatomy and Taxonomy, Vol.6.: Catarrhini, Cercopithecoidea. Edinburgh University Press. Edinburgh.
- Holečková, D., Dousek, J. 2006. Doporučení Ústřední komise pro ochranu zvířat: Podmínky chovu savců volně žijících druhů v zajetí, 3. vydání. Ministerstvo zemědělství ČR. Praha. 72s. ISBN: 8070845562.
- Isbell, L. A. 1990. Sudden Short-term Increase in Mortality of Vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) Due to Leopard Predation in Amboseli National Park, Kenya. *American Journal of Primatology*. 21. 41–52.
- Jennions, M.D., Petrie, M. 2000. Why do Females Mate Multiply? A Review of the Genetic Benefits. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 75. 21–64.
- Kaufman, J.H. 1965. A Three Year Study of Mating Behaviour in a Free-ranging Band of Rhesus Monkeys. *Ecology*. 46. 500-512.
- Kent, M. 2000. *Advanced Biology*. Oxford University Press. New York. 624p. ISBN: 0199141959.
- Kingdon, J. 2015. *The Kingdon Field Guide to African Mammals: Second Edition*. Bloomsbury Publishing. London. 640p. ISBN: 9781472912367.
- Kingdon, J.S. 1980. The Role of Visual Signals and Face Patterns in African Forest Monkeys (Guenons) of the Genus *Cercopithecus*. *Transactions of the Zoological Society of London*. 75. 425–475.

- Kirkwood, J.K., Stathatos, K. (1992) *Biology, Rearing and Care of Young Primates*. Blackwell Science. Oxford.
- Kleiman, D.G., Thompson, K.V., Baer, C.K. 2010. *Wild Mammals in Captivity: Principles and Techniques for Zoo Management*. 2nd ed. The University of Chicago. 586p. ISBN: 9780226440095.
- Koford, C.B. 1965. Population Dynamics of Rhesus Monkey on Cayo Santiago. *Primate Behaviour*.
- Lee, P.C. 1987. Nutrition, Fertility, and Maternal Investment in Primates. *Journal of Zoology*. London. 213. 409-422.
- Lemmon, W.B., Oakes, E. 1967. Tieing between Stumptailed macaques during Mating. *Laboratory Primate Newsletter*. 6. 14-15.
- Leutenegger, W., Lubach, G. 1987. Sexual Dimorphism, Mating System, and Effect of Phylogeny in De Brazza's monkey (*Cercopithecus neglectus*). *American Journal of Primatology*. 13. 171-179.
- Lovejoy, J., Wallen, K. 1990. Adrenal Suppression and Sexual Initiation in Group-living Female Rhesus monkeys. *Hormonal Behaviour*. 24. 256-269.
- Loy, J. 1971. Estrous Behaviour of Free-ranging Rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *Primates*. 12. 1-31.
- Manson, J.H. 1992. Measuring Female Mate Choice in Cayo Santiago Rhesus macaques. *Animal Behaviour*. 44. 405-416.
- Michael, R. P., and Bonsall, R. W. 1977. Peri-ovulatory Synchronisation of Behaviour in Male and Female Rhesus monkeys. *Nature*. 265. 463-465.
- Mittermaier, R.A., Rylands, A.B., Wilson, D.E. 2013. *Handbook of the Mammals of the World*. Vol. 3. Primates. Lynx editions. Barcelona. 952p. ISBN: 9878496553897.
- Mugambi, K.G., Butynski, T.M., Suleman, M.A., Otticbilo, W. 1997. The Vanishing De Brazza's monkey (*Cercopithecus neglectus* Schlegel) in Kenya. *International Journal of Primatology*. 18 (6). 995-1004.
- Napier, J.R., Napier P.H. (ed.). 1970. *Old World Monkeys: Evolution, Systematics, and Behaviour*. Academic Press. London. p. 297-350. ISBN: 0125138601.
- Nieuwenhuijsen, K., De Neef, K.J., Van der Werff Ten Bosch, J.J., Slob, A.K. 1987. Testosterone, Testis Size, Seasonality and Behaviour in Group-living Stump-tail Macaques. *Hormonal Behaviour*. 21. 153-169.
- Nowak, R.M. 1999. *Walker's Mammals of the World, Sixth Edition*. JHU Press. Maryland. 1936p. ISBN 0801857899.

- Oswald, M., Lockard, J.S. 1980. Ethogram of the De Brazza's guenon (*Cercopithecus neglectus*) in captivity. *Applied Animal Ethology*. 6. 285-296.
- Ransom, T.W. 1981. *Beach Troop of the Gombe*. Bucknell. University Press. Lewisburg.
- Rowell, T.E. 1970. Baboon Menstrual Cycles Affected by Social Environment. *Journal of Reproduction and Fertility*. 21. 133-141.
- Rowell, T.E. 1988. The Social System of Guenons, Compared with Baboons, Macaques and Mangabeys. In: Gautier-Hion, A., Bourlière, F., Gautier, J. P., Kingdon, J. (ed.). *A Primate Radiation, Evolutionary Biology of the African Guenons*. Cambridge University Press. Cambridge. p. 439–451. ISBN: 9780521335232.
- Rudran, R. 1978. *Socioecology of the Blue Monkeys (Cercopithecus mitis stuhlmanni) of the Kibale Forest, Uganda*. Smithsonian Institution Press. Washington. 88p.
- Schwitzer, C., Mittermeier, R.A., Rylands, A.B., Taylor, L.A., Chiozza, F., Williamson, E.A., Wallis, J., Cotton, A. 2015. *Primates in Peril: The World's 25 Most Endangered Primates 2014–2016*. IUCN SSC Primate Specialist Group (PSG), International Primatological Society (IPS), Conservation International (CI), Bristol Zoological Society (BZS). 99p. ISBN: 9781934151952.
- Semple, S., McComb, K. 2000. Perception of female Reproductive State From Vocal Cues in a Mammal Species. *Proceedings of the Royal Society of London*. 267. 707-712.
- Setchell, J.M., Vaglio, S., Moggi-Cecchi, J., Boscaro, F., Calamai, L., Knapp, L.A. 2010. Chemical Composition of Scent-Gland Secretions in an Old World Monkey (*Mandrillus sphinx*): Influence of Sex, Male Status, and Individual Identity. *Chemical Senses*. 30. 205-220.
- Struhsaker, T.T., Leland, L. 1988. Group Fission in Redtail monkeys (*Cercopithecus ascanius*) in the Kibale Forest, Uganda. In: Gautier-Hion, A., Bourlière, F., Gautier, J. P., Kingdon, J. (ed.). *A Primate Radiation, Evolutionary Biology of the African Guenons*. Cambridge University Press. Cambridge. p.364-388. ISBN: 9780521335232.
- Šindelářová, T. 2013 - 2016. *Archív fotografií kočkodanů*. V držení autora.
- Thomsen, R., Soltis, J., Teltcher, C. 2003. Sperm Competition and the Function of Male Masturbation in Nonhuman Primates. In: Jones, C.B. *Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions*. ASP-Book Series, Special Topics in Primatology. 3. 436-453.
- Vančata, V. 2003. *Primatologie 2. Catarrhina - opice a lidoopi*. Univerzita Karlova v Praze. Praha. 237 s. ISBN: 8072901273.
- Vančata V., Vančatová M. 2002. *Sexualita primátů*. Nadace Universitas Masarykiana. Brno. 91 s. ISBN: 8086258300.
- Vandenbergh, J.G. 1965. Hormonal Basis of the Sex Skin in Male Rhesus monkeys. *General and Comparative Endocrinology*. 5. 31-34.

- 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. 445–466.
- Waitt, C., Little, A.C., Wolfensohn, S., Honess, P., Brown, A.P. 2003. Evidence from Rhesus macaques Suggests that Male Coloration Plays a Role in Female Primate Mate Choice. *Proceedings of the Royal Society of London*. 270. 144-146.
- Wallen, K., Winston, L.A. 1984. Social Complexity and Hormonal Influences on Sexual Behavior in Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Physiological Behaviour*. 32. (4). 629-637.
- Wildt, D.E., Doyle, U., Stone, S.C., Harrison, R.M. 1977. Correlation of Perineal Swelling with Serum Ovarian Hormone Levels, Vaginal Cytology, and Ovarian Follicular Development during the Baboon Reproductive Cycle. *Primates*. 18. (2). 261-270.
- Wolfe, L.D. 1984. Female Rank and Reproductive Success among Arashiyama B Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *International Journal of Primatology*. 5. (2). 133-143.
- Wolfensohn, S., Honess, P. 2005. *Handbook of Primate Husbandry and Welfare*. Blackwell publishing. Oxford, Iowa, Victoria. 178p. ISBN: 1405111585.
- Wolff, J.O., Macdonald, D.W. 2004. Promiscuous Females Protect their Offspring. *Trends in Ecology and Evolution*. 19. 127–133
- Zschoke, A., Thomsen, R. 2014. Sniffing Behaviours in Guenons. *Folia Primatologica*. 85. 244-251.