

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Vnitrodruhová a mezidruhová variabilita v péči o mláďata u drápkatých opic čeledi
Callitrichidae

Bakalářská práce

Kristýna Jarešová

Vedoucí práce

Školitelka: Mgr. Michaela Másílková, Ph.D.

Konzultantka: Mgr. Martina Konečná, Ph.D.

České Budějovice 2021

Jarešová, K., 2021: Vnitrodruhová a mezidruhová variabilita v péči o mláďata u drápkatých opic čeledi Callitrichidae. [Intraspecific and interspecific variability in the infant in callitrichids. Bc. Thesis, in Czech] – 47 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

In this bachelor's thesis, I review intraspecific and interspecific differences in the cooperative infant care in five species of callitrichids. First, I describe the differences in the development of infants, the transport of infants, and the sharing of food in given species including data from wild and captivity. The differences in infant care are compared to the energetic costs of infant care. Second, I discuss factors contributing to these differences.

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracovala pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

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

V Prasku dne 29.03 2021

Kristýna Jarešová

Poděkování:

Především bych chtěla poděkovat své školitelce Michaele Másílkové za vedení mé bakalářské práce. Děkuji za její trpělivost, ochotu, přátelský přístup, veškeré informace a za velkou pomoc při opravování mé práce.

Dále bych chtěla poděkovat Martině Konečné za všechny připomínky a další pomoc při psaní této bakalářské práce.

Také děkuji své rodině a všem mým kamarádům za podporu a trpělivost.

OBSAH

1.	ÚVOD.....	1
1.1	Charakteristika čeledi Callitrichidae.....	1
1.2	Sociální systém a reprodukce kosmanovitých.....	1
1.3	Kooperativní péče o mláďata.....	2
1.4	Rozdíly v energetické náročnosti odchování mláďat.....	3
2.	CÍLE PRÁCE	4
3.	VÝVOJ MLÁĎAT	5
3.1	Hmotnost mláďat a velikost vrhu	5
3.2	Mortalita mláďat a infanticida	6
3.3	Kojení a odstav mláďat.....	6
3.4	Věk mláďat	7
4.	VELIKOST A SLOŽENÍ SOCIÁLNÍ SKUPINY	9
4.1	Velikost a stabilita skupiny.....	9
4.2	Složení skupin.....	10
4.2.1	Poměr pohlaví ve skupinách.....	10
4.2.2	Zastoupení věkových kategorií ve skupinách.....	10
5.	TRANSPORT MLÁĎAT.....	12
5.1	Transport mláďat a jeho vývoj v čase.....	12
5.2	Načasování kooperativní péče	14
5.3	Transport mláďat podle reprodukčního postavení a pohlaví helpřů	16
5.4	Transport mláďat v závislosti na věku nereprodukčních jedinců	19
6.	SDÍLENÍ POTRAVY	21
6.1	Aktivní a pasivní sdílení potravy	21
6.2	Žebrání mláďat a jeho úspěch.....	22
6.3	Typy nejčastěji sdílené potravy	22
6.4	Sdílení potravy dle věku, pohlaví a reprodukčního postavení.....	23
7.	DALŠÍ FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ PÉČI O MLÁĎATA.....	24
8.	ZÁVĚR.....	27
9.	POUŽITÁ LITERATURA	29
10.	PŘÍLOHY	35
11.	SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	43

1. ÚVOD

1.1 Charakteristika čeledi Callitrichidae

Čeď Callitrichidae (kosmanovití nebo také drápkaté opice) je čeď drobných novosvětských primátů. Kosmanovití se vyznačují malou velikostí těla, jejich tělesná hmotnost se pohybuje v rozmezí od 90 g do 750 g v závislosti na druhu (Snowdon, 1996). Charakteristickým znakem těchto primátů je přítomnost drápků na všech prstech kromě palců nohou a přítomnost dvou stoliček místo tří, jako tomu je u ostatních novosvětských opic (L. J. Digby et al., 2006).

Čeď kosmanovitých byla tradičně rozdělena do pěti rodů – kosmani (*Callithrix*, *Cebuella*), lvíček (*Leontopithecus*), tamarín (*Saguinus*) a kalimiko (*Callimico*). Později byl rod *Callithrix* rozdělen do třech dalších – *Mico* (amazonští kosmani), *Calibella* (s jediným druhem *Calibella humilis*) a *Callithrix* (kosmani východní Brazílie) (Rylands et al., 2000; van Roosmalen a van Roosmalen, 2003) a rod *Saguinus* do dvou rodů – *Leontocebus* a *Saguinus* (Buckner et al., 2015). Nedávná studie navrhla vyčlenění třetího rodu tamarínů (*Tamarinus*) (Garbino a Martins-Junior, 2018). Všechny druhy čeledi Callitrichidae se přirozeně vyskytují v Jižní Americe a obývají dva odlišné typy biotů – deštné pralesy (Amazonský a Atlantický) a brazilské savany (Cerrado) a buše (Caatinga) (Buckner et al., 2015).

Většina druhů jsou frugivoři a insektivoroři živící se ovocem a bezobratlými či drobnými obratlovci. Mezi rody existují ale i rozdíly v potravní specializaci, které částečně ovlivňují i jejich sociální strukturu a populační hustoty (Ferrari a Ferrari, 1989). Podstatnou složkou potravy kosmanů rodů *Callithrix*, *Mico* a *Cebuella* tvoří rostlinné gummy a pryskyřice, které jsou dostupné po celý rok. Kosmani mají specializované protažené řezáky, díky kterým mohou získávat rostlinnou gumu, a trávicí systém, který je přizpůsobený k jejímu strávení. Ostatní druhy, jejichž hlavní složkou potravy jsou plody a bezobratlí, se potýkají se sezónním nedostatkem potravy, který řeší využíváním jiných zdrojů (např. nektar, pryskyřice nebo v případě kalimika houby) (shrnutí v Ferrari a Ferrari 1989; L. J. Digby et al., 2006).

1.2 Sociální systém a reprodukce kosmanovitých

Velikost skupin kosmanovitých se pohybuje od 2 do 20 jedinců, ale velikost závisí na dostupnosti potravních zdrojů. Kosmani, kteří využívají rostlinnou gumu po celý rok, mají větší skupiny a menší domovské okrsky, protože nemusí cestovat za potravou. Tamaríni a kalimika, kteří se živí zejména plody, mají menší skupiny a větší domovské okrsky (shrnutí v Ferrari a Ferrari 1989; L. J. Digby et al., 2006).

Pářící systém kosmanovitých je tradičně považován za monogamní, kdy se ve skupině rozmnožuje pouze dominantní pár. U ostatních podřízených jedinců dochází k potlačení reprodukce, která ale nemusí být absolutní (shrnutí v Díaz-Muñoz 2016). V poslední době se ukazuje, že pářící systém je variabilní mezi skupinami, druhy i rody a zahrnuje i polyandrii, polygynii a polygynandrii (shrnutí v L. J. Digby et al., 2006; Díaz-Muñoz 2016). Polyandrie se často vyskytuje u volně žijících skupin tamarinů a lvíčků. Ve skupinách se nachází více než jeden množící se samec (Goldizen et al., 1996). Polygynie byla pozorována zejména u kosmanů, ale také u tamarinů a lvíčků. V těchto skupinách je více rozmnožujících se samic. Pokud dojde k zabřeznutí podřízené samice, dojde většinou v průběhu březosti k potratu anebo je po narození jejich mládě zabito (Snowdon, 1996; Snowdon a Ziegler, 2007). Kosman zakrslý a kalimiko jsou považováni za monogamní (Porter, 2001b).

Kosmanovití mají unikátní reprodukční systém, který se vyznačuje náročnou reprodukcí a kooperativní péčí o mláďata (Díaz-Muñoz, 2016). V tabulce 1 (Příloha, Tab. 1a-b) jsou shrnuty reprodukční parametry jednotlivých druhů. Samice rodí dvojčata (kromě samic rodu *Callimico*, které rodí pouze jedno mládě) většinou dvakrát ročně s vysokým hmotnostním poměrem vrh:matka (mláďata mají 10–20% hmotnost matky) (Příloha, Tab. 1a-b) (Porter 2001b; Snowdon a Ziegler 2007). V lidské péči mohou samice rodit výjimečně i trojčata a čtyřčata nebo dokonce paterčata (Ash a Buchanan-Smith, 2014; Ross et al., 2010). Délka březosti samic je 125–184 dní v závislosti na druhu (Příloha, Tab. 1a-b) (Ruiz-Miranda et al., 1999; Sánchez et al., 1999). Samice jsou díky postpartum estru schopné zabřeznout do dvou až čtyř týdnů po porodu a mají obvykle krátký meziporodní interval (Příloha, Tab. 1a-b) (Snowdon a Ziegler, 2007). Délka ovariálního cyklu bývá přibližně 19–28 dní v závislosti na druhu (Příloha, Tab. 1a-b) (L. J. Digby et al., 2006).

1.3 Kooperativní péče o mláďata

Protože je péče o mláďata pro samotnou matku velmi energeticky náročná (kvůli porodu dvou mláďat, vysokému poměru váhy vrh:matka a postpartum estru), přežívání mláďat závisí na kooperativní péči, do které se zapojují i další členové skupiny, tzv. helpři, jako otec, mladší sourozenci, ale i nepříbuzní jedinci (L. J. Digby et al., 2006).

Péče o mláďata je poměrně komplexní a zahrnuje několik typů: transport jednoho nebo obou mláďat, sdílení potravy s mláďaty, ostražitost a ochranu mláďat před predátory, socializování mláďat formou hry, choulení se a zahřívání (Snowdon, 1996).

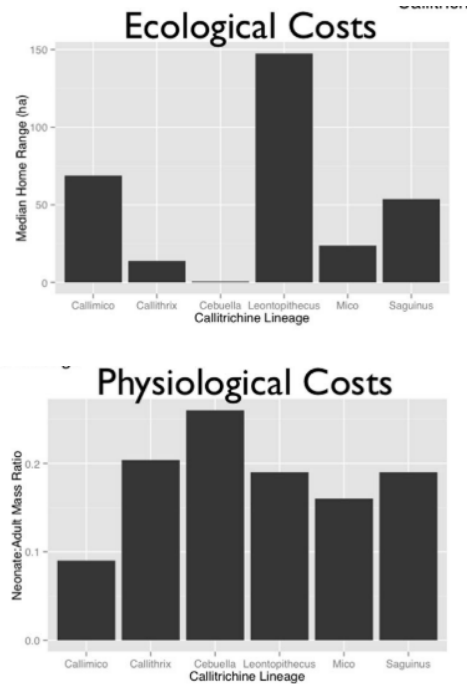
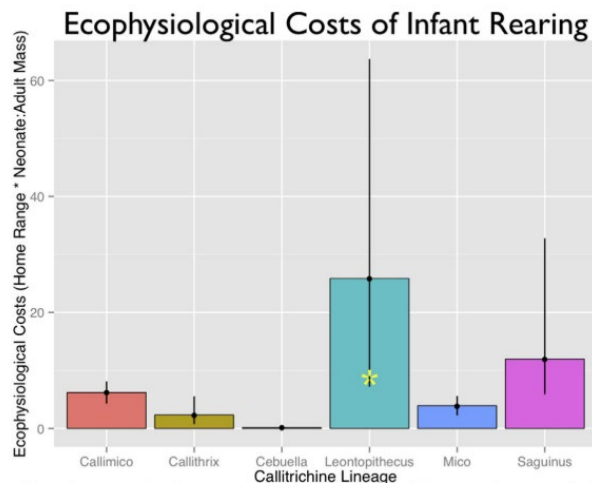
Kooperativní péče může být výhodná pro celou skupinu. Za přítomnosti helpřů se zvyšuje reprodukční úspěšnost dominantní samice a snižuje se její energetická zátěž

(Snowdon a Ziegler, 2007). Počet helpřů může mít vliv na přežívání mládřat. Helpři díky kooperativní péči získávají několik výhod. Mají vyšší šanci získat pozici dominantní samice, pokud by zemřela. Dále získávají zkušenosti s péčí, odchovem mládřat a efektivněji vyhledávají potravu. Pečováním o příbuzná mládřata zvyšují svoji inkluzivní fitness (Snowdon, 1996).

1.4 Rozdíly v energetické náročnosti odchování mládřat

Odchov mládřat ale není u všech druhů stejně náročný a nákladný, jak ukazuje nedávná studie (Díaz-Muñoz, 2016). Tato studie porovnávala velikost domovských okrsků a poměr hmotnosti mládřat a matky u jednotlivých druhů a zjistila, že nejnáročnější péče o mládřata je u lvíčků, průměrně náročná péče je u tamarinů, méně náročná péče je u kalimika a nejméně náročná péče je u kosmanů bělovousých a kosmanů zakrslých (Obr. 1). Výsledky této studie jsou dané do souvislosti s pářicími systémy jednotlivých druhů, ale již nevysvětlují, jestli se liší kvantita či kvalita péče mezi jednotlivými kategoriemi.

Na základě těchto výsledků předpokládám, že energeticky náročný odchov mládřat u lvíčků bude vyžadovat větší skupinu a více helpřů. Sdílení potravy a transport mládřat by mohl být umožněn i mladším helpřům, a to bezprostředně po porodu. Dále lze předpokládat, že helpři budou nosit mládřata více než helpři u ostatních druhů. Středně energeticky náročná péče u tamarinů by mohla vyžadovat jen pár helpřů ve skupině. Sdílení potravy a transport mládřat by mohl být umožněn spíše starším jedincům a až několik dní po porodu. Dále předpokládám, že helpři tamarinů budou nosit mládřata méně než helpři lvíčků. Naopak u kosmanů a kalimika, u kterých je odchov nejméně náročný, by mládřata mohla trávit více času s matkou a péče by mohla vyžadovat méně helpřů. Transport mládřat a sdílení potravy bude rozděleno především mezi matku a otce. Ostatní členové skupiny se budou moci starat o mládřata až několik dní nebo týdnů po narození mláděte a bude umožněno spíše starším jedincům, kteří již odchov mládřat viděli a vědí, jak se mají o mládřata starat na rozdíl od mladších jedinců. Předpokládám také, že helpři kosmanů a kalimika se budou nosit mládřata méně než helpři lvíčků a tamarinů.



Obř. 1: Porovnání náročnosti odchovu mláďat u jednotlivých rodů kosmanovitých v závislosti na velikosti domovského okrsku (Ecological Costs) a poměru hmotnosti mláďat a matky (Physiological Costs) (převzato z Díaz-Muñoz 2016).

2. CÍLE PRÁCE

Existuje literatura a často i anekdotická pozorování, která popisují variabilitu v péči o mláďata mezi jednotlivými druhy, rody, skupinami, ale tyto rozdíly nebyly dosud systematicky shrnuty.

Cílem této rešerše je:

1. Popsat mezidruhovou a vnitrodruhovou variabilitu ve dvou nejčastěji popisovaných typech péče o mláďata – transportu mláďat a sdílení potravy – u pěti nejprostudovanějších druhů: kosman bělovousý (*Callithrix jacchus*), tamarín pinčí (*Saguinus oedipus*), lvíček zlatý (*Leontopithecus rosalia*), kosman zakrslý (*Cebuella pygmaea*) a kalimiko (*Callimico goeldii*) představující zástupce kategorií dle Díaz-Muñoz (2016).
2. Určit, zda jsou mezi druhy rozdíly, které by odpovídaly rozdílům v energetické náročnosti odchování mláďat dle Díaz-Muñoz (2016).
3. Identifikovat a diskutovat možné jiné faktory, které přispívají k variabilitě mezi druhy a mezi skupinami.

3. VÝVOJ MLÁDAT

Mezi jednotlivými druhy byly popsány rozdíly například ve hmotnosti vrhu, ve věku, kdy je mládě odstaveno nebo ve věku, kdy jedinci dosahují pohlavní dospělosti. Tyto a další faktory související s ontogenezí, které jsou shrnuty níže a v Příloze (Tab. 1a-b), mohou být úzce spojeny s variabilitou v načasování i množství péče mezi jednotlivými druhy.

3.1 Hmotnost mláďat a velikost vrhu

Narozená mláďata mají relativně velkou hmotnost. Po narození může vrh dosahovat až 20 % hmotnosti matky (Dietz et al., 1994; Yamamoto a Box, 2010). Hmotnosti narozených mláďat jsou porovnatelné v přírodě a v lidské péči (Santos et al., 1997) (Příloha, Tab. 1a), ačkoli data o váze mláďat v přírodě často nejsou k dispozici pro všechny druhy.

V lidské péči mají největší mláďata samice kosmana bělovousého a lvíčka zlatého, jejichž mláďata mají zhruba 20 % hmotnosti matky (Příloha, Tab. 1a-b) (Santos et al., 1997; Yamamoto a Box, 2010). U tamarinů pinčích byla popsána variabilita ve hmotnosti mláďat mezi skupinami. Poměr váhy vrh:matka se u tamarinů pinčích typicky pohybuje kolem 16 % (Hershkovitz, 1977; Sánchez et al., 2002) nicméně Sánchez a kolektiv (1999) zaznamenali až 20% poměr hmotnosti vrh:matka (Příloha, Tab. 1a). Nejmenší mláďata rodí samice kalimika a kosmana zakrslého. Mláďata kosmanů zakrslých mají 12 % hmotnosti matky (Příloha, Tab. 1b) (Hershkovitz, 1977). Kalimika jako jediní rodí pouze jedno mládě jak v přírodě, tak v lidské péči. Poměr hmotnosti byl změřen ve třech skupinách – v prvních dvou skupinách mláďata vážila 10 % a 10,4 % a ve třetí skupině 12 % hmotnosti matky (Příloha, Tab. 1b) (Hershkovitz, 1977; Porter, 2001b; Schradin a Anzenberger, 2003).

S hmotnostním poměrem je spojena i velikost vrhu. Většina druhů rodí dvojčata, ale existují i výjimky. Kalimika mají jak v přírodě, tak v lidské péči pouze jedno mládě (Ross et al., 2010). Velikost vrhu se ale odvíjí od dostupnosti zdrojů a podmínek, ve kterých kosmanovití žijí. V přírodě rodí samice tamarinů a lvíčků a typicky dvojčata. U lvíčků v přírodě bylo ale zaznamenáno i jedno mládě nebo trojčata (Příloha, Tab. 1a-b) (Dietz et al., 1994).

Velikost vrhu je ale variabilnější v lidské péči, kdy díky dostupnosti zdrojů samice investují častěji do jednoho většího mláděte anebo se častěji rodí větší vrhy – trojčata, čtyřčata, ale zaznamenaná byla i paterčata (Příloha, Tab. 1a-b) (Ash a Buchanan-Smith, 2014). V lidské péči 19 % vrhů tamarinů pinčích tvoří jedináčci a 18 % trojčata (Hershkovitz, 1977). Srovnatelný výskyt jedináčků byl zaznamenán u kosmanů zakrslých (Příloha, Tab. 1a-b) (Hershkovitz, 1977). Kosmani bělovousí mohou mít také jedináčky (v 7

%), poměrně často ale mívají větší vrhy - trojčata (v 29 %), ale výjimečně i čtyřčata (pouze ve 2 %) nebo dokonce paterčata (v 0,5 %) (Ash a Buchanan-Smith, 2014; Hershkovitz, 1977). Lvíci v lidské péči mají jedno nebo více než dvě mláďata pouze ojediněle (v 2 % a 5 % případů) a většinou rodí dvojčata (Příloha, Tab. 1a) (Hershkovitz, 1977). S větším vrhem je spojena vyšší mortalita mláďat. Pokud se narodí trojčata až paterčata, tak ve většině případů přežijí pouze mláďata dvě (Ash a Buchanan-Smith, 2014).

3.2 Mortalita mláďat a infanticida

Pokud je mláďatům poskytnut dostatek péče a ve skupině je dostatek helpřů, mají mláďata vyšší šanci na přežití. Z dostupných údajů plyne, že mortalita v přírodě je srovnatelná s mortalitou v zajetí a pohybuje se zhruba okolo 30 % (Příloha, Tab. 2a-b).

Mortalita mláďat do věku tří měsíců je v přírodě u všech druhů zhruba srovnatelná. U kosmanů bělovousých se mortalita mláďat pohybuje mezi 26 až 38 % (Digby 1995; Schradin a Anzenberger 2001; Garber et al. 2019). Mortalita mláďat kalimika se pohybuje kolem 30 % (Příloha, Tab. 2b) (Schradin & Anzenberger, 2003). U tamarínů byla zaznamenána 33% mortalita, ale do jednoho týdne věku (Příloha, Tab. 2a) (Savage et al. 1996) a u kosmanů zakrslých 33% mortalita do 6 měsíců věku (Příloha, Tab. 2b) (Soini, 1982).

Vyšší mortalita mláďat v zajetí (35 %) během prvního měsíce života byla zaznamenána u kosmanů bělovousých (Ziegler et al., 2017). Poměrně vysoké procento mortality (také během prvního měsíce) se vyskytuje u kalimika (27,5–32,8 %), kde se ovšem mortalita liší mezi jednotlivými koloniemi a laboratořemi (Příloha, Tab. 2b) (Nuss a Warneke, 2010).

V některých případech může docházet i k infanticidě. Infanticida byla pozorována pouze u kosmanů bělovousých v přírodě (Santos et al., 1997), kde bylo 67 % mláďat podřízených samic zabito. Mláďata byla v těchto případech zabita dominantní samicí (Snowdon, 1996). Mláďata podřízených samic jsou zabijena zejména jako důsledek kompetice o zdroje, v případě kosmanovitých je to kompetice o péči o mláďata (Digby 1995).

3.3 Kojení a odstav mláďat

Načasování odstavu a začátek samotného příjmu potravy se výrazně liší mezi druhy (Příloha, Tab. 2a-b). Na základě dostupných dat z lidské péče plyne, že jsou mláďata průměrně odstavena ve věku dvou až tří měsíců (Příloha, Tab. 2a-b). Některá mláďata tamarínů přijímají tuhou potravu již ve čtvrtém (Sánchez et al., 1999), pátém nebo šestém týdnu, ovšem mláďata v jiných skupinách tamarínů nepřijímají tuhou stravu až do osmého týdne (Roush a Snowdon, 2001), kdy jsou odstavena (Sánchez et al., 1999). Podobně tomu

tak je u kosmanů bělovousých, jejichž mláďata se začínají samostatně krmit od pátého týdne, kdy může docházet k odstavu (Ross et al., 2010; Ziegler et al., 2017). U lvíčků dochází k odstavení déle, a to mezi dvanáctým a šestnáctým týdnem (Rapaport, 1999), ale tuhou stravu začínají přijímat již ve třetím týdnu. Mláďata kosmanů zakrslých bývají odstavena mezi čtvrtým a třináctým týdnem (HersHKovitz, 1977) a tuhou stravu přijímají mezi šestým až sedmým týdnem (Wamboldt et al., 1988), avšak v některých skupinách mohou mláďata přijímat potravu již ve třetím týdnu (Bales et al., 2002; HersHKovitz, 1977). Mláďata kalimika jsou odstavena v průběhu desátého týdne (HersHKovitz, 1977) a tuhou stravu přijímají mezi čtvrtým a pátým týdnem (Dettling, 2002; HersHKovitz, 1977; Ross et al., 2010). V přírodě nastává odstav u mláďat kalimika dříve, a to již ve čtvrtém týdnu, kdy rovněž začínají přijímat tuhou stravu (Porter, 2001b).

3.4 Věk mláďat

Z dostupné literatury je evidentní, že existují i rozdíly v rychlosti vývoje jedinců a dosažení pohlavní dospělosti (Příloha, Tab. 1a-b, 2a-b). Rozlišují se čtyři věkové kategorie: mládě, juvenil, subadult a adult. U lvíčků zlatých je za mládě považován jedinec do věku čtyř měsíců (Rapaport, 1999). U kosmanů bělovousých a kosmanů zakrslých je za mládě považován jedinec do věku 5. měsíce (Soini, 1982; Yamamoto a Box, 2010) a u kalimik do 6. měsíce (Příloha, Tab. 2a-b) (Porter, 2001a). U tamarínů jsou za mláďata považováni jedinci do věku 7 měsíců (Příloha, Tab. 2a) (Cleveland a Snowdon, 1984). Za juvenil jsou považováni jedinci ve věku od 5 do 10 měsíců u lvíčků a kosmanů bělovousých (Příloha, Tab. 2a-b) (Rapaport, 1999; Yamamoto a Box, 2010). U tamarínů jsou za juvenil považováni jedinci ve věku od 7 do 14 měsíců (Cleveland a Snowdon, 1984). A jedinci u kosmanů zakrslých a kalimik jsou za juvenil považováni do věku 12 měsíců (Příloha, Tab. 2a-b) (Soini 1982; Porter 2001a). Subadultními jedinci jsou jedinci kosmanů bělovousých ve věku 10 až 15 měsíců (Yamamoto a Box, 2010). Ve věku od 12 do 18 měsíců jsou kosmani zakrslí subadultními jedinci (Soini, 1982). Lvíci jsou subadultními jedinci ve věku od 11 měsíců do 26 měsíců (Rapaport, 1999) a tamaríni jsou subadultními jedinci od 14. do 21. měsíce (Příloha, Tab. 2a-b) (Cleveland a Snowdon, 1984).

Pohlavní dospělost přichází s různým věkem a také závisí na pohlaví. V době, kdy dosahují jedinci pohlavní dospělosti jsou schopni se rozmnožovat. Data o dospívání a dosažení pohlavní dospělosti z přírody jsou zjištěná pouze pro lvíčky a kalimika a pro lvíčky jsou data srovnatelná s údaji z lidské péče. Pohlavní dospělost u lvíčků nastává v přírodě mezi 15. a 20. měsícem života (Dietz et al., 1994) a v zajetí byla dokumentovaná ve věku 17

měsíců (Příloha, Tab. 1a) (Rapaport, 1999). Samice a samci kalimika v přírodě dosahují pohlavní dospělosti mezi 14. a 15. měsícem (Porter 2001b), avšak v lidské péči již ve 12 měsících (samice) (Příloha, Tab. 1b) (Nuss a Warneke, 2010). Pohlavní dospělost samců u kosmanů bělovousých v lidské péči byla zaznamenána mezi 14. a 25. měsícem života (HersHKovitz, 1977; L. J. Digby et al., 2006) a pohlavní dospělost samic byla zaznamenána ve 13. měsíci života (L. J. Digby et al., 2006) (Příloha, Tab. 1b). Samice tamarinů jsou v lidské péči schopny se rozmnožovat od 15. měsíce (Příloha, Tab. 1a) (L. J. Digby et al., 2006). U kosmanů zakrslých nastává pohlavní dospělost samic mezi 12. a 17. měsícem (Příloha, Tab. 1b) (Carlson et al., 1997; HersHKovitz, 1977; L. J. Digby et al., 2006).

4. VELIKOST A SLOŽENÍ SOCIÁLNÍ SKUPINY

Velikost skupiny u kosmanovitých se většinou pohybuje od 2 do 20 jedinců v závislosti na dostupnosti potravních zdrojů a sezóně (Savage, Giraldo, et al., 1996; Savage, Snowdon, et al., 1996). Velikost a složení skupiny se liší i mezi druhy, populacemi, skupinami i v rámci skupin mezi lety. Složení skupiny (věk a pohlaví členů), počet členů a příbuzenství může přímo ovlivňovat kvantitu i kvalitu péče o mláďata (Yamamoto et al., 1996) a následně tak přežívání mláďat (Savage, Snowdon, et al., 1996).

4.1 Velikost a stabilita skupiny

Velikosti skupin bývají v přírodě menší než v lidské péči. Mezi skupinami v přírodě ale existuje variabilita ve velikosti v závislosti na lokalitě nebo sezóně. Skupiny tamarínů pinčích se skládají ze čtyř až devíti jedinců (Savage, Giraldo, et al., 1996). Skupiny kosmanů zakrslých se skládají ze dvou až osmi jedinců (Heymann a Soini, 1999). Podobně skupiny lvíčků a kalimik se skládají ze dvou až sedmi jedinců (Porter et al. 2001; Raboy a Dietz 2004). Skupiny kosmanů bělovousých jsou tvořeny průměrně z osmi jedinců (Koenig, 1995).

Složení skupin není v průběhu roku stálé, mění se s imigrací, emigrací, narozeními a úmrtími. Informace o disperzi jedinců jsou dostupné pouze pro tamaríny pinčí a kalimika. Disperze byla pozorována u sedmi z osmi skupin tamarínů pinčích s průměrným tempem $0,71 \pm 1,18$ jedinců/skupinu/rok. Skupiny jsou tedy relativně stabilní v průběhu roku (Savage, Giraldo, et al., 1996). Ve skupinách kalimika dispergovali během necelých dvou let až dva samci ze tří a dvě samice ze tří (Porter et al. 2001).

V lidské péči se počet jedinců ve skupině pohybuje kolem 10 jedinců, ale existují i výjimky. Větší velikost skupiny je daná zejména nemožností přirozené disperze ze skupiny v lidské péči. Největší skupiny tvoří kosmani zakrslí, jejichž skupiny mají 10 až 15 jedinců, ale existují i menší skupiny (2–9 jedinců) (Townsend, 2001). Ve skupinách kalimika bývá kolem devíti jedinců (Masataka, 1981) a nejmenší skupiny v lidské péči tvoří jedinci tamarínů, v jejichž skupině se vyskytují tři až osm jedinců (Barlow, 1999) a podobně tomu tak je i ve skupinách kosmanů bělovousých, jejichž skupiny se skládají ze čtyř až sedmi jedinců (Yamamoto et al., 1996).

4.2 Složení skupin

4.2.1 Poměr pohlaví ve skupinách

Poměry pohlaví ve skupinách tamarinů pinčích, lvíčků zlatých, kalimik a kosmanů bělovousých v přírodě a v zajetí jsou poměrně vyrovnané, ale liší se v závislosti na skupinách. Počet samců se u těchto druhů pohybuje mezi 1 a 5, podobně je to se samicemi (Barlow, 1999; Koenig, 1995; Masataka, 1981; Porter et al., 2001; Raboy a Dietz, 2004; Savage, Snowdon, et al., 1996; Yamamoto et al., 1996). Ve skupinách kosmanů zakrslých je poměr pohlaví vychýlen ve prospěch samců (3 samci, 1 samice) (Heymann a Soini, 1999; Porter et al., 2001). Nicméně v lidské péči je poměr pohlaví vyrovnaný (Townsend, 2001).

4.2.2 Zastoupení věkových kategorií ve skupinách

Ve všech skupinách v přírodě bylo většinou přítomno nejvíce dospělých jedinců. Vůbec nejvíce dospělých jedinců v přírodě bylo přítomno ve skupinách lvíčků (2–6) (Raboy a Dietz, 2004) a kalimik (Porter et al. 2001). Ve skupinách tamarinů se nacházelo mezi třemi a pěti dospělými jedinci (Savage, Snowdon, et al., 1996). Ve skupinách kosmanů zakrslých byli přítomni dva až čtyři dospělí jedinci (Heymann a Soini, 1999) a ve skupině kosmana bělovousého byli dospělí jedinci také čtyři (Koenig, 1995).

Subadultní jedinci v pozorovaných skupinách tamarinů a kalimika v přírodě chyběli (Porter et al., 2001; Savage, Snowdon, et al., 1996). Ve skupinách kosmanů bylo přítomno poměrně hodně subadultních jedinců, a to od jednoho do sedmi jedinců (Koenig, 1995). Ve skupinách lvíčků se vyskytovali pouze dva subadultní jedinci (Raboy a Dietz, 2004).

V přírodě se juvenilní jedinci nevyskytovali pouze ve skupinách kosmanů zakrslých (Heymann a Soini, 1999). Zatímco ve skupinách kosmanů bělovousých a tamarinů pinčích se vyskytovali 1–3 juvenilové (Koenig, 1995; Savage, Snowdon, et al., 1996). Podobně ve skupinách lvíčků bylo přítomno mezi jedním a dvěma juvenilními jedinci (Raboy a Dietz, 2004). Nejméně juvenilních jedinců bylo ve skupině kalimika, a to pouze jeden jedinec (Porter et al. 2001).

Ve studovaných skupinách v lidské péči byl největší rozdíl v počtu dospělých jedinců, i když se objevily výjimky. Ve skupinách tamarinů, kalimik a kosmanů bělovousých byl počet dospělců podobný jako v přírodě (Barlow, 1999; Masataka, 1981; Yamamoto et al., 1996). Subadultní jedinci nebyli přítomni ve skupinách tamarinů a ve skupinách kalimik (Barlow, 1999; Masataka, 1981). Ve skupinách kosmanů bylo přítomno méně subadultních jedinců (žádný až jeden) než v přírodě (Yamamoto et al., 1996). Počet juvenilních jedinců se ve skupinách pohyboval mezi jedním až čtyřmi jedinci. Nejvíce juvenilních jedinců bylo ve skupinách tamarinů, a to až čtyři jedinci (Barlow, 1999). Ve skupinách kosmanů a kalimik byl přítomen jeden nebo dva juvenilní jedinci (Masataka, 1981; Yamamoto et al., 1996).

5. TRANSPORT MLÁĎAT

5.1 Transport mlád'at a jeho vývoj v čase

Po narození potřebují mlád'ata neustálou péčí v podobě transportu či nošení do doby, než jsou schopná samostatné lokomoce. Transport mlád'at je rozdělen mezi členy skupiny (rodiče, starší sourozenci, nepříbuzní jedinci) a doba strávená transportem mlád'at závisí na věku mlád'at, daném jedinci a druhu.

Mlád'ata tamarinů pinčích jsou v přírodě nošena přibližně stejně dlouho jako v lidské péči. V lidské péči jsou mlád'ata nošena 100 % času až do sedmého týdne věku (Sánchez et al., 1999), což je srovnatelné s údaji z přírody (Příloha, Tab. 2a) (Savage, Snowdon, et al., 1996). V jiných skupinách v lidské péči byla mlád'ata nošena 100 % času pouze do čtvrtého týdne (Sánchez et al., 2002). Mezi 4. a 5. týdnem mlád'ata sama slézají a začínají se pohybovat samostatně, ačkoli jsou stále závislá na nošení. Údaje z přírody naznačují, že se mlád'ata začínají pohybovat samostatně ve stejný čas jako v lidské péči (Příloha, Tab. 2a) (Savage, Snowdon, et al., 1996). Méně než 50 % času jsou mlád'ata nošena od devátého týdne věku, mezi skupinami mohou existovat ale rozdíly (8.-10. týden) (Příloha, Tab. 2a) (Kostan a Snowdon, 2002; Sánchez et al., 1999; Savage, Snowdon, et al., 1996). Během dvanáctého týdne přestávají být mlád'ata nošena úplně (Příloha, Tab. 2a) (Kostan a Snowdon 2002). Jiné studie ale uvádějí jako věk osamostatnění 10. – 14. týden (Obr. 2; Příloha, Tab. 2a) (Kostan a Snowdon 2002; Zahed et al. 2010).

Mlád'ata kosmanů bělovousých jsou v přírodě nošena déle než v lidské péči. V přírodě jsou mlád'ata nošena intenzivně (100 % času) do 3. týdne, zatímco v lidské péči pouze první dva týdny (Obr. 2; Příloha, Tab. 2b) (Yamamoto et al. 1996). Poprvé samostatně byla mlád'ata v lidské péči pozorována ve věku 3 týdnů (Yamamoto, 1993), i když jiná studie uvádí pozdější věk (4 týdny) (přesná data jsou uvedena v tabulce, Příloha, Tab. 2b) (Ross et al., 2010). Data z přírody nejsou dostupná. Méně, než polovinu času jsou mlád'ata nošena v přírodě od 9. týdne věku (Yamamoto et al., 1996), zatímco v lidské péči již od 5.–6. týdne (Obr. 2 a Příloha, Tab. 2b) (Tardif 1993; Yamamoto et al. 1996). Samostatnými a nezávislymi se stávají ve věku desátého týdne v lidské péči (Obr. 2 a Příloha, Tab. 2b) (Yamamoto et al., 1996).

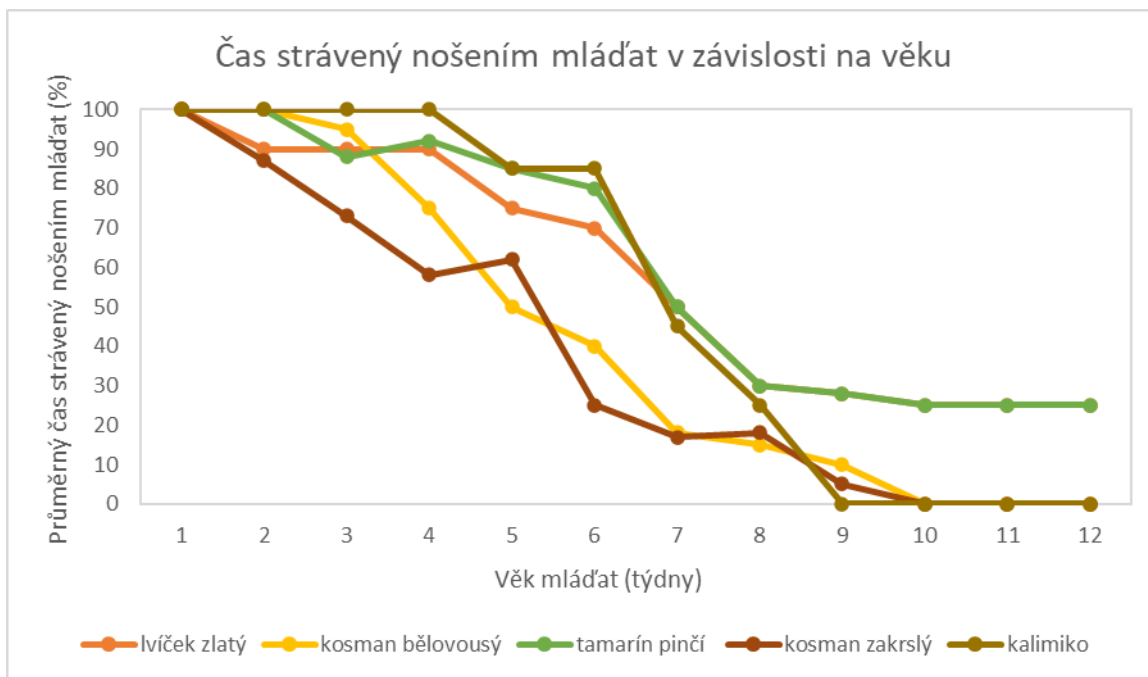
Transport mlád'at u kosmanů zakrslých v přírodě nebyl detailně zkoumán, k dispozici je pouze pozorování kosmanů v lidské péči. První týden života jsou mlád'ata kosmanů zakrslých nošena 100 % času (Obr. 2). Na konci druhého týdne se snaží pomalu slézat a pohybovat se samostatně, v některých skupinách mlád'ata slézají v průběhu 3. týdne (přesná data jsou uvedena v tabulce, Příloha, Tab. 2b). Od 6.–8. týdne byla mlád'ata nošena pouze

čtvrtinu času, ale ještě relativně dlouho byla závislá na příležitostném nošení (osamostatnění až v 16. týdnu) (Příloha, Tab. 2b) (Hershkovitz 1977; Wamboldt et al. 1988).

Nošením mlád'at u lvíčků zlatých v lidské péči se zabývaly 4 studie, které však ukazují značné rozdíly mezi skupinami. Data z přírody nejsou v literatuře k dispozici. První týden jsou mlád'ata nošena 100 % (Obr. 2 a Příloha, Tab. 2a) (Bales et al., 2002). Ovšem transport méně, než polovinu času je velmi variabilní. V jedné pozorované skupině byla mlád'ata nošena méně než 50 % času druhý a třetí týden, ve druhé skupině byla mlád'ata nošena podstatně delší dobu – až 7 týdnů (Bales et al., 2002; Tardif et al., 1993). Kolem 3. týdne mlád'ata začínají slézat (Příloha, Tab. 2a) (Kleiman, 1981). Doba, kdy byla mlád'ata nošena méně než čtvrtinu času, už není tolik rozdílná. V jedné skupině byla mlád'ata nošena méně než čtvrtinu času v 10. týdnu a ve druhé skupině ve 12. týdnu (Santos et al., 1997; Tardif et al., 1993). Ve 14. týdnu už mlád'ata nejsou nošena vůbec (Tab. 2a) (Santos et al. 1997).

Mlád'ata kalimika jsou ve přírodě nošena výrazně déle než v lidské péči. Kalimiko, na rozdíl od kosmanů, lvíčků a tamarinů rodí pouze 1 mládě. V přírodě jsou mlád'ata nošena intenzivně 100 % času po dobu čtyř týdnů (Porter 2001b), zatímco v lidské péči jsou nošena pouze dva týdny (Heltne et al., 1973), i když v některých skupinách byla nošena i týdny čtyři (Obr. 2 a Příloha, Tab. 2b) (Dettling 2002). Mlád'ata v lidské péči slézají a začínají se pohybovat sama již 4. týden (Jurke a Pryce, 1994), i když v jiných skupinách až 5. týden (Příloha, Tab. 2b) (Dettling 2002; Ross et al. 2010). V přírodě mlád'ata mohou slézat až v průběhu 10. týdne (přesné informace uvedeny v tabulce, Příloha, Tab. 2b) (Ross et al., 2010). Mlád'ata v lidské péči jsou nošena méně než polovinu času od 6.–7. týdne (Obr. 2) (Dettling, 2002), ovšem v jiné studii až od 11. týdne (Heltne et al., 1973) a v přírodě od 12. týdne (Příloha, Tab. 2b) (Porter 2001b). V lidské péči byla mlád'ata nošena méně než čtvrtinu času od 7. a 8. týdne a samostatnými se stala v devátém týdnu (Obr. 2) (Dettling, 2002). V přírodě však byla mlád'ata nošena čtvrtinu času až od 12.–16. týdne a v 16. až 20. týdnu se pohybují výhradně sama a nejsou nošena jinými členy skupiny (Příloha, Tab. 2b) (Porter 2001b).

V grafu (Obr. 2) jsou znázorněny rozdíly v nošení mlád'at mezi druhy v závislosti na věku mlád'at v lidské péči. Nejdéle a nejintenzivněji nošena jsou mlád'ata tamarinů pinčích a lvíčků zlatých. Mlád'ata kalimik jsou intenzivně (100 % času) nošena nejdéle ze všech druhů, ale přestávají být nošena ze všech druhů nejdříve (Obr. 2). Transport mlád'at přibližně odpovídá náročnosti odchovu mlád'at. Vzhledem k náročné péči u lvíčků jsou mlád'ata nošena nejdéle spolu s mlád'aty tamarinů. Naopak nejméně nošena jsou mlád'ata kosmanů a kalimik s výjimkou toho, že u kalimik jsou nošena intenzivně nejdéle ze všech druhů.



Obr. 2: Čas strávený nošením mláďat v závislosti na věku. Data pro lvíčky převzatá z: Tardif et al. 1993; Santos et al. 1997; Bales et al. 2002, pro kosmany bělovousé: Yamamoto et al. 1996, pro tamaríny: Zahed et al. 2010, pro kosmany zakrslé: Wamboldt et al. 1988 a pro kalimika: Dettling 2002. Pro graf byly vybrány studie (jedna studie pro každý druh s výjimkou lvíčka) s kompletními daty o vývoji nošení během 12 týdnů věku mláďat. Pro lvíčky byly použity studie tři, protože všechny potřebné hodnoty nebyly dostupné pouze z jedné studie. Hodnoty pro všechny druhy jsou odečteny z grafů uvedených v daných studiích.

5.2 Načasování kooperativní péče

Do nošení mláďat jsou ve skupině zapojeni zpravidla všichni členové rodiny, avšak míra jejich zapojení se liší podle jejich reprodukčního postavení, pohlaví, věku a mezi druhy. Podobně se liší doba, kdy se členové skupiny do transportu zapojují – u některých druhů mláďata po narození nosí několik dní (až několik týdnů) výhradně jen reprodukční samice a u některých druhů se mohou od druhého dne starat i ostatní jedinci.

Výhradní péče matky je nejdelsí u kalimika, a to jak v přírodě, tak v lidské péči. V přírodě nosí mláďata výhradně samice po dobu čtyř až deset dní a ostatní členové skupiny se do péče zapojují až den desátý (Příloha, Tab. 3b) (Masataka, 1981; Porter a Garber, 2009). V lidské péči je transport reprodukčními samicemi velmi variabilní. Nejčastěji mláďata nosí výhradně matky po dobu 21 až 28 dnů (Dettling, 2002; Schradin a Anzenberger, 2001),

ovšem v některých skupinách nosila samice mláďata po dobu až 49 dnů (Příloha, Tab. 3b) (L. Digby, 1995). Ostatní členové skupiny se do péče zapojují nejdříve kolem 14. nebo 16. dne (Příloha, Tab. 3b) (Jurke et al., 1995; Masataka, 1981).

Naopak u tamarína pinčího v lidské péči se ostatní členové skupiny zapojují do péče již první den po porodu, i když většina nereprodukčních jedinců se zapojuje až třetí den (Příloha, Tab. 3a) (Zahed et al. 2010).

Podobně je tomu u kosmanů bělovousých v přírodě. Reprodukční samice kosmanů bělovousých nosí mláďata maximálně jeden den a hned první den se do péče zapojují ostatní členové skupiny (Příloha, Tab. 3b) (L. J. Digby, 1995). V lidské péči se ostatní členové skupiny mohou zapojovat do péče déle, a to po 7 dnech (Ross et al., 2010), ale v jiné studii se ostatní členové začali starat o mláďata již první den po narození (Příloha, Tab. 3b) (Mills et al., 2004).

U lvíčků v lidské péči nosí výlučně matka mláďata průměrně 7 dní (Snyder, 1974). Ostatní členové skupiny se ale mohou do péče pomalu zapojit již mezi 2. nebo až 27. dnem v závislosti na skupině a velikosti vrhu (Příloha, Tab. 3a) (Kleiman, 1983; Snyder, 1974).

Pro kosmany zakrslé nejsou dostupná přesnější data, která by dokládala načasování péče. Je pouze známo, kdy se do péče zapojuje reprodukční samec v lidské péči (28. den) (Příloha, Tab. 3b) (Wamboldt et al., 1988).

Zjištěné načasování kooperativní péče a doba trvání výhradní péče matky odpovídá predikcím navrženým v kapitole 1.4 na základě studie Díaz-Muñoz (2016) jen částečně. U lvíčků, vzhledem k vysokým nárokům na péči se předpokládalo, že transport mláďat bude umožněn reprodukčnímu samci a ostatním jedincům bezprostředně po porodu. Literatura uvádí, že transport mláďat může probíhat již od 2. dne, nicméně zapojení ostatních jedinců do péče je ovlivněno řadou dalších faktorů a může tak nastat i déle. U kalimika a kosmanů, kteří mají nízké náklady na péči se předpokládalo, že mláďata budou trávit více času s matkou a ostatním jedincům bude transport umožněn až několik dní až týdnů po porodu. Zjištěná data pro kalimika se shodují s predikcí – samice nosí mláďata až několik týdnů, avšak data o kosmanech nikoliv. Mláďata kosmanů mohou být nošena reprodukčním samcem a ostatními jedinci již od prvního dne po porodu. U tamarínů se predikce, že budou helpři nosit až několik dní po porodu, liší od zjištěných dat. Do transportu mláďat byl otec zahrnut již první den a helpři jen tři dny po porodu.

5.3 Transport mládřat podle reprodukčního postavení a pohlaví helpřů

Reprodukční samice tamarinů v přírodě tráví nošením mládřat v prvních 3 měsících života méně času ($23,2 \pm 12$ % času) než reprodukční samci ($50,3 \pm 21,4$ % času) (Obr. 3, Příloha, Tab. 3a). Nereprodukční samice trávily nošením mládřat podobně času ($25,7 \pm 17,5$ %) jako reprodukční samice (Obr. 3, Příloha, Tab. 3a) (Savage, Snowdon, et al., 1996). Ve skupinách v lidské péči je transport podobný, samice nosí méně ($15,6$ – $25,2$ %) (Tardif, 1990; Zahed et al., 2010) než samci ($34,15$ – $41,2$ % času) (Obr. 4, Příloha, Tab. 3a) (Tardif, 1990; Zahed et al., 2010). Podobně je to i ve skupinách bez helpřů - reprodukční samci nosili více ($72 \pm 7,8$ %) než reprodukční samice ($27 \pm 7,8$ %) (Příloha, Tab. 3a) (Kostan a Snowdon, 2002).

Zapojení do nošení se ale u tamarinů pinčích liší s věkem mládřat – v přírodě se během prvních čtyř týdnů o mládřata starají reprodukční samice více než dospělí samci a v prvním týdnu je jejich péče nejvýraznější. Během pátého až osmého týdne se snižuje péče reprodukčních samic a zvyšuje se péče dospělých samců (Příloha, Tab. 3a) (Savage, Snowdon, et al., 1996). Míra zapojení helpřů do nošení se také liší v závislosti na věku mládřete - ve čtvrtém týdnu se nejvíce starali bratři ($20,6 \pm 1,87$ %) a v šestém týdnu sestry ($10,2 \pm 1,05$ %) (Příloha, Tab. 3a) (Zahed et al., 2010).

Reprodukční samice lvíčků se v přírodě o mládřata nejvíce starají v prvním týdnu, v lidské péči není nošení tak intenzivní. Reprodukční samci se o mládřata v přírodě starají méně než reprodukční samice a v lidské péči je transport ovlivněn velikostí skupiny a věkem mládřat (Santos et al., 1997). V přírodě matky lvíčků nosí mládřata až $72,7 \pm 6$ % času v prvním týdnu, ale ve druhém týdnu podstatně méně a to $39,6 \pm 3,5$ % času (Bales et al., 2002) V průběhu tří měsíců tráví reprodukční samice nošením mládřat 41 % (Obr. 3; Příloha, Tab. 3a) (Siani, 2009). V lidské péči matky nosí mládřata během prvního měsíce ($46,7 \pm 5,8$ %), s druhým měsícem péče klesá ($11,72 \pm 1,54$ %) a ve třetím měsíci téměř nenesí ($3,41 \pm 0,82$ %) (Tab. 3a) (Santos et al., 1997). Reprodukční samci v přírodě trávili nošením mládřat podobné množství času ($37,5$ %) (Obr. 3; Příloha, Tab. 3a) (Siani, 2009) jako v lidské péči ($43,1$ % času – v menší skupině) (Santos et al., 1997). Transport mládřat podle pohlaví helpřů nebyl rozlišen a údaje z přírody nejsou dostupné. V lidské péči nosí helpři nejvíce mládřata během druhého měsíce ($18,1 \pm 10,8$ %) a ve třetím měsíci péče klesá ($13 \pm 9,6$ %) (Příloha, Tab. 3a) (Santos et al., 1997).

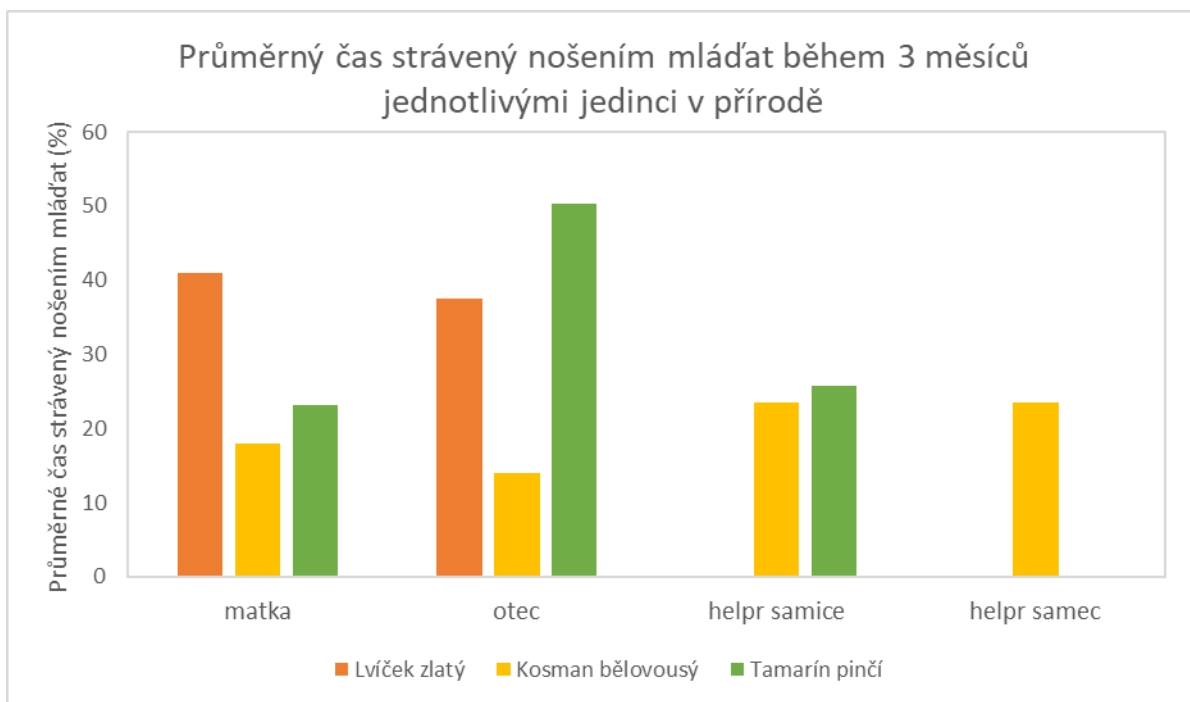
Rodiče kosmanů bělovousých nosí mládřata v přírodě méně než helpři a matka nosí více než otec (Příloha, Tab. 3b). Matka nosí mládřata přibližně 18 % času a otec, který je do péče zapojen již první den po porodu, ještě o něco méně (14 %) (Obr. 3; Příloha, Tab. 3b). Helpři

se starají nejvíce a to přibližně 47 % času (dohromady pro samce a samice) během prvních 3 měsíců života mláďat (Yamamoto et al. 1996). V lidské péči stráví matka nošením mláďat přibližně 23 % času a otec 16 % času. Helpři (samice a samci dohromady) obecně nosí méně než oba rodiče dohromady, ale míra nošení se srovnatelná s mírou nošení matky (24 % času) (Obr. 4; Příloha, Tab. 3b) (Mills et al., 2004; Ross et al., 2010; Yamamoto et al., 1996).

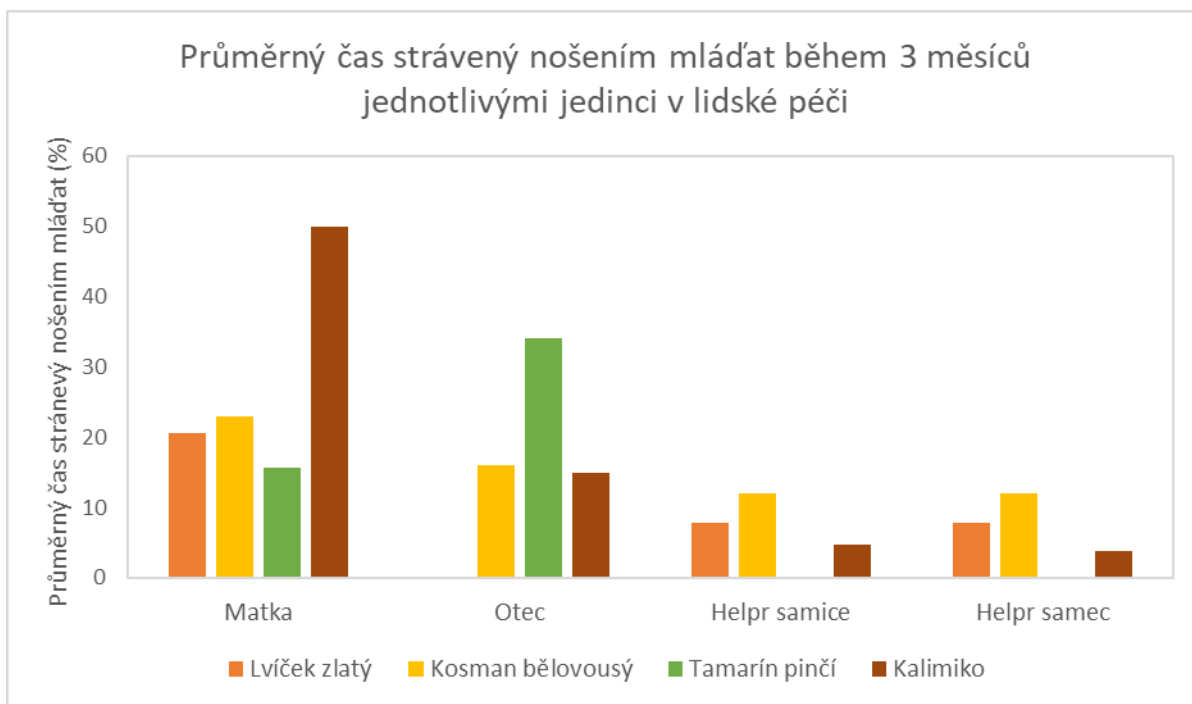
O kosmanech zakrslých z přírody nejsou žádné informace a z lidské péče je informací jen pár. První tři týdny života je matka hlavním pečovatelem o mláďata, ale může se zapojovat i otec nebo helpři (Příloha, Tab. 3b). Od čtvrtého týdne se matka stará méně a hlavním pečovatelem je otec a do péče jsou zapojeni více i helpři (Wamboldt et al., 1988).

Ve skupině kalimika pozorované v lidské péči matka nosila mládě během prvních tří měsíců v průměru 50 % času a nejvíce péče zastala v prvním měsíci. Otec nosil mládě v průměru 15 % času a nejvíce péče zastal ve třetím měsíci. Samice helpřů strávily nošením o něco více času (4,8 %) než samci helpřů (3,9 %) (Obr. 4; Příloha, Tab. 3b) (Schradin a Anzenberger, 2001). V jiné skupině se o mládě staral výhradně otec – 86 % času a matka pouze 8 % času (Příloha, Tab. 3b). V prvních dvou týdnech se o mládě starala více matka než otec a ve třetím týdnu se role obrátila a staral se více otec (Heltne et al., 1973). U kalimik v lidské péči je tedy péče mláďat závislá ve velké míře na rodičích a nereprodukční jedinci se podílí na nošení mláďat jen minimálně.

Zapojení reprodukčních jedinců a helpřů do nošení mláďat, až na nošení u kalimika, neodpovídá predikcím na základě energetické náročnosti odchovu v kapitole 1.4. U druhů s náročným odchovem mláďat jsou výrazně méně zapojeni helpři než u druhů s méně nákladnou péčí. Konkrétně u lvíčků se předpokládalo, že vzhledem k vysokým nákladům na odchov mláďat budou helpři nosit mláďata více než helpři u ostatních druhů. Z dostupných dat bylo ale zjištěno, že pouze helpři kalimika nosí méně než helpři lvíčků. U tamarinů se předpokládalo, že helpři budou nosit mláďata méně než helpři lvíčků, ale helpři tamarinů nosí mláďata srovnatelně nebo o něco více než helpři lvíčků. Vzhledem k nejméně náročné péči u kosmanů a kalimika bylo předpokládáno, že mláďata budou trávit nejvíce času s otcem a matkou a helpři budou nosit méně než u ostatních druhů. Mezi druhy jsou však rozdíly. Helpři kalimik nosí mláďata opravdu méně než helpři ostatních druhů, ale naopak u kosmanů bělovousých v přírodě nosí více helpři než reprodukční jedinci a nosí více než helpři lvíčků a tamarinů. U kosmanů zakrslých nejsou k dispozici detailnější data o zapojení helpřů do nošení.



Obr. 3: Procento času, kdy je mládě nošeno daným jedincem z celkového nošení během prvních tří měsíců života u lvíčka zlatého, kosmana bělovousého a tamarína pinčího v přírodě. Data pro lvíčky převzatá z: Siani 2009, pro kosmany: Yamamoto et al. 1996 a pro tamaríny: Savage, Snowdon, et al., 1996. U lvíčků nebyla v literatuře dostupná data pro helpry, u tamarínů nebyla v literatuře dostupná data pro helpry samce. U kosmanů bělovousých nebylo pohlaví helpřů rozlišeno, proto hodnota byla vydělena pro samice a samce.



Obř. 4: Procento času, kdy je mládě nořeno daným jedincem z celkového noření během prvních tří měsíců života u lvíčka zlatého, kosmana bělovousého, tamarína pinčího a kalimika v lidské péči. Data pro lvíčky převzatá z: Santos et al. 1997, pro kosmany: Yamamoto et al. 1996, pro tamaríny: Zahed et al. 2010 a pro kalimika: Schradin a Anzenberger 2001. U lvíčků a kosmanů bělovousých nebylo rozliřené pohlaví helpřů, proto byla hodnota vydělena pro samice a samce. U lvíčků nejsou dostupné údaje pro otce a u tamarínů nejsou dostupné údaje pro helpřy.

5.4 Transport mláďat v závislosti na věku nereprodukčních jedinců

V některých skupinách se do noření mláďat zapojují helpři až od určitého věku. Z dostupných údajů plyne, že do noření jsou častěji zapojení starší jedinci (subadulti a adulti). Juvenilní jedinci, ačkoli o mláďata projevují zájem, tak je nenosí anebo pouze minimálně (Přiloha, Tab. 3a-b).

Ve skupinách kalimika v lidské péči o něco více nosili starší helpři než mladší, ale rozdíl je jen nepatrný (Schradin a Anzenberger, 2001).

Podobně je tomu u skupin kosmanů bělovousých, kde bylo zjiřeno, že starší helpři nosí více než mladší, ovšem v některých skupinách věk helpřů nhrál roli (Přiloha, Tab. 3b) (Mills et al., 2004; Rothe et al., 1993). Dle pozorování Yamamoto et al. (1996) ve skupinách kosmanů (průměrně v přírodě i v lidské péči) nejvíce nosili dospělí jedinci, a to přibližně 28 % času, subadultní jedinci přibližně 12 % času a juvenilní jedinci 5 % času.

U lvíčků zlatých v přírodě nosí mláďata více starší jedinci, ale nošení dospělců a subadultů se neliší (Příloha, Tab. 3a) (Siani, 2009). Ve skupinách lvíčků zlatých v lidské péči je transport mláďat závislý na věku helpřů i na věku mláďat. Starší helpři, dospělci a subadultní jedinci nosí mláďata více v prvním měsíci a ve druhém a třetím měsíci není péče mezi helpry rozdílná (Santos et al., 1997; Snyder, 1974). V jiných skupinách nosili mláďata i juvenilní jedinci - juvenilní samice začaly nosit dříve než juvenilní samci. Ale po osmém týdnu juvenilové nosili jen zřídka (Kleiman, 1983).

Ve skupinách volně žijících tamarinů pinčích nosí mláďata jak dospělci a subadulti, tak juvenilové, i když jen v omezené míře (Příloha, Tab. 3a). Nejvíce transportu zastali dospělci, kteří mláďata nosili průměrně 88,3 % času a juvenilové pouze 11,7 % času (Savage, Snowdon, et al., 1996). Podobně je tomu i v rodinách tamarinů pinčích v lidské péči, kde je transport mláďat také závislý na věku helpřů. Dospělí bratři nosili nejvíce mláďata ve 4. týdnu a to průměrně 23,9 % času, subadultní bratři nosili průměrně 18,7 % času a juvenilní bratři nosili v průměru 4,4 % času (Příloha, Tab. 3a). Rozdíly jsou mezi věkem a pohlavím helpřů. Dospělé sestry nosily nejvíce mláďata v 6. týdnu - přibližně 9,5 % času, subadultní sestry nosily průměrně 11,1 % času a juvenilní sestry nosily přibližně 4,1 % času (Příloha, Tab. 3a) (Zahed et al., 2010).

O kosmanech zakrslých, kosmanech bělovousých, kalimicích v přírodě nebyly k dispozici žádné informace.

Transport podle věku helpřů se s navrženou predikcí v kapitole 1.4. neshoduje s výjimkou tamarinů. U tamarinů, kteří mají středně vysoké náklady na péči bylo předpokládáno, že transport bude umožněn spíše starším jedincům. Zjištěná data se s touto predikcí shodují. U lvíčků, kteří mají nejvyšší náklady na péči bylo předpokládáno, že by transport mláďat byl umožněn i mladším jedincům, což se ale se dostupnými daty neshoduje, protože nošení u lvíčků je umožněno subadultním a adultním jedincům. Vzhledem k nejméně náročné péči u kosmanů a kalimik bylo předpokládáno, že se bude starat především dominantní pár a starší helpři. Tato predikce se se skutečnými daty také neshoduje. Bylo zjištěno, že věk helpřů nemá u těchto druhů vliv na transport mláďat.

6. SDÍLENÍ POTRAVY

Sdílení potravy, stejně jako transport mláďat, je většinou rozděleno mezi matku, otce a ostatní členy skupiny. Sdílení potravy je také ovlivněno pohlavím a věkem jedinců, velikostí skupiny, věkem mláďat, ale i typem, velikostí a nutriční hodnotou potravy.

6.1 Aktivní a pasivní sdílení potravy

U kosmanovitých existují 2 způsoby, jak mohou jedinci sdílet potravu - aktivní a pasivní sdílení. Pasivní sdílení probíhá tak, že dospělec toleruje, že si samo mládě, které může např. žebrať, vezme potravu z jeho rukou (Guerreiro Martins et al., 2019). Aktivní sdílení je opakem pasivního, kdy jedinec mláděti potravu aktivně nabízí bez toho, aniž by mládě předtím žebřalo či vokalizovalo. Sdílení potravy plní kromě nutriční funkce i funkci sociálního učení. Mládě se učí, kde a jak potravu hledat, jak získat kořist, která potrava je toxická a nebezpečná, a která je naopak bezpečná a výživná. Mláďata také získávají informace o nové, vzácné a těžko vyhledatelné potravě. Se sdílením potravy jsou také spojené specifické vokalizace (Brown et al., 2005; Rapaport, 2006; Roush a Snowdon, 2001; Ruiz-Miranda et al., 1999; Slack, 2014).

Aktivní sdílení potravy bylo pozorováno u všech druhů - u lvíčků zlatých, kosmanů bělovousých a kalimika jak v přírodě, tak v lidské péči (Příloha, Tab. 4a-b). U tamarinů pinčích a kosmanů zakrslých bylo sdílení potravy pozorováno pouze v lidské péči a informace z přírody nejsou dostupné (Brown a Mack 1978; Ferrari 1987; Feistner 1990; Feistner a Price 1991; Price 1992a; Rapaport 1999, 2006, 2011; Porter 2001a; Roush a Snowdon 2001; Brown et al. 2005).

Potrava ale nemusí být s mládětem vždy sdílena. Jedinci kromě aktivního nebo pasivního sdílení vykazují další typy chování při sdílení potravy – vzdorování a agrese. Jedinec, který vzdoruje, se většinou otáčí od mláděte, utíká a snaží se ho odradit a v některých případech může vykazovat i známky agrese jako je například kousnutí nebo odstrčení mláděte (Feistner a Price, 1990; Rapaport, 2001).

Podíl aktivního a pasivního sdílení potravy je velmi variabilní v závislosti na druzích. Nejvíce aktivně nabízené potravy mezi dospělci a mláďaty probíhá ve skupinách lvíčků zlatých v lidské péči, kde je podíl aktivního sdílení potravy až 94 %, v jiné skupině lvíčků byl podíl aktivně sdílené potravy 78 % (Příloha, Tab. 4a) (Brown a Mack, 1978; Tardif et al., 1993). Ve skupinách v přírodě je podíl aktivně sdílené potravy také vysoký – 84,4 % (Příloha, Tab. 4a) (Ruiz-Miranda et al., 1999).

U kosmanů bělovousých a tamarinů pinčích ale podíl pasivního sdílení převažuje nad aktivním a je u obou druhů zhruba podobný, i když existují rozdíly mezi skupinami, jak ukazují data z lidské péče. Ze třech pozorovaných skupin tamarinů byl nejvyšší podíl aktivně nabízené potravy 27,6 %, ve druhé skupině téměř o polovinu méně – 14,6 % a ve třetí skupině výrazně méně – 4,58 % (Příloha, Tab. 4a) (Feistner 1990; Price 1992b; Snowdon a Ziegler 2007). U dvou skupin kosmanů se podíl aktivního sdílení potravy také lišil. V první skupině bylo 26 % potravy aktivně sdíleno a ve druhé skupině bylo aktivně sdíleno pouze 4,3 % potravy (Příloha, Tab. 4b) (Guerreiro Martins et al., 2019; Tardif et al., 1993). Pro kosmany zakrslé a kalimika nejsou k dispozici data.

6.2 Žebrání mláďat a jeho úspěch

Mláďata jsou do určitého věku kojena, v průběhu kojení začínají přijímat potravu a později začínají o potravu aktivně projevovat zájem a žebrať. Počátek žebření v lidské péči se liší mezi druhy. Mláďata kalimika začínají žebrať o potravu ze všech druhů nejdříve, a to již ve věku čtyř týdnů (Příloha, Tab. 4b) (Porter a Garber, 2009). V průběhu sedmého týdne začínají o potravu žebrať mláďata tamarinů pinčích (Roush a Snowdon, 2001) a v průběhu pátého až osmého týdne mláďata lvíčků zlatých (Příloha, Tab. 4a) (Hoage, 1982). Mláďata kosmanů bělovousých začínají o potravu žebrať nejdéle, a to s odstavem. U některých skupin začíná odstav mezi pátým až desátým týdnem a u jiných skupin až ve dvanáctém týdnu (Příloha, Tab. 4b) (Abbott et al. 2003; Brown et al. 2005; Ziegler et al. 2017).

Ovšem ne vždy je žebření o potravu pro mládě úspěšné. Nejvyšší úspěch žebření byl pozorován ve skupině lvíčků zlatých v přírodě, jejichž mláďata měla 71,4% úspěch žebření (Příloha, Tab. 4a) (Rapaport, 2006). Ve skupinách tamarinů pinčích v lidské péči byl pozorován také vysoký úspěch žebření, ale pouze se samci – 75 ± 15 %. Ve druhé pozorované skupině tamarinů byl úspěch o něco nižší a to 64%, ale již se všemi jedinci a ve třetí pozorované skupině tamarinů byl úspěch nejnižší – 56 % (Příloha, Tab. 4a) (Feistner 1990; Price 1992b; Roush a Snowdon 2001). Nejnižší úspěch žebření byl pozorován ve skupině kosmanů bělovousých v lidské péči (33 %) (Příloha, Tab. 4b) (Brown et al., 2005).

6.3 Typy nejčastěji sdílené potravy

Jedinci s mláďaty sdílí různé typy potravy. Typ sdílené potravy souvisí s potravním spektrem jednotlivých druhů, ale také s ročním obdobím a dostupností potravy. Lvíci v přírodě i v lidské péči nejčastěji sdílí drobné živočichy, kteří jsou výživově bohatí na tuky a bílkoviny. V jiných skupinách jedinci sdíleli novou potravu a obtížně zpracovatelné plody

(Příloha, Tab. 4a) (Brown a Mack 1978; Rapaport 1999, 2006; Ruiz-Miranda et al. 1999). Kosmani v lidské péči nejčastěji sdílí ovoce (Příloha, Tab. 4a) (Brown et al., 2005). Kalimika se běžně živí i houbami a houby jsou i nejčastěji sdílená potrava jak v přírodě, tak v lidské péči (Příloha, Tab. 4b) (Porter 2001a; Porter a Garber 2009).

6.4 Sdílení potravy dle věku, pohlaví a reprodukčního postavení

Sdílení potravy je ovlivněno pohlavím jedince, věkem jedince, ale také velikostí nebo věkem mláděte. U třech druhů, ke kterým existují data (tamarín pinčí, lvíček zlatý, kosman bělovousý) ale platí, že potravu sdílejí častěji starší helpři (subadulti a adulti) než mladší (Příloha, Tab. 4a-b) (Brown a Mack 1978; Feistner 1990; Price 1992a; Tardif 1993; Rapaport 1999; Ruiz-Miranda et al. 1999; Brown et al. 2005).

Ve skupinách tamarínů pinčích v lidské péči bývá hlavním dárce potravy reprodukční samec. Rozdíl v závislosti na pohlaví helpřů se liší mezi skupinami. V několika skupinách sdíleli potravu více samci než samice. Mláďata také žebrala potravu více od samců než od samic a průměrně v 75 % případů mláďata potravu od samce získala (Price 1992b; Tardif 1993; Roush a Snowdon 2001). Ve dvou jiných skupinách sdílely potravu více samice než samci (Příloha, Tab. 4a) (Feistner 1990; Price 1992b).

Ve skupinách lvíčků v lidské péči byly popsány rozdíly ve sdílení potravy z hlediska pohlaví dárce. V jedné skupině sdílely potravu více matky, v jiné skupině sdíleli potravu oba rodiče stejně (Příloha, Tab. 4a) (Brown a Mack, 1978; Rapaport, 1999; Tardif et al., 1993).

V jedné skupině kosmanů bělovousých v lidské péči sdíleli potravu častěji otcové než matky, ovšem více než otcové sdílely potravu nereprodukční samice (Guerreiro Martins et al., 2019). Ve druhé skupině sdíleli potravu také více otcové, ale v jedné skupině bylo sdílení mezi matku a otce rovnoměrně rozděleno (Příloha, Tab. 4b) (Brown et al., 2005; Tardif et al., 1993).

Sdílení potravy podle věku jedinců se s navrženou predikcí v kapitole 1.4 neshoduje u lvíčků. Vzhledem k jejich nejnáročnější péči bylo predikováno, že sdílení potravy bude umožněno i mladším jedincům. Z dostupné literatury bylo ovšem zjištěno, že sdílení potravy s mláďaty probíhá pouze mezi staršími jedinci (subadulty a adulty) a mláďaty. U středně náročné péče u tamarínů bylo předpokládáno, že sdílení potravy bude umožněno spíše starším jedincům. Tato predikce se se zjištěnými informacemi z literatury shoduje. U kosmanů a jejich nejméně náročné péči probíhá sdílení potravy také mezi staršími jedinci a mláďaty.

7. DALŠÍ FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ PÉČI O MLÁĎATA

Na základě výše zpracované rešerše je zřejmé, že rozdíly v péči o mláďata u drápkatých opic existují, a tyto rozdíly částečně korespondují s energetickou náročností odchovu u některých druhů. Rozdíly v transportu mláďat a sdílení potravy byly zaznamenány ale i mezi skupinami a z literatury vyplývá, že existuje celá řada dalších faktorů, které mohou kvantitu i kvalitu péče o mláďata ovlivnit. Jedná se o zejména současnou organizaci skupiny a sociální dynamiku, ale i o vlastnosti vrhu a jedince, kterým se reprodukční pár i ostatní jedinci přizpůsobují.

Jedním z těchto faktorů je velikost skupiny, která významně ovlivňuje zejména zapojení se jednotlivých členů skupiny do nošení a čas strávený nošením. Ve větších skupinách lvíčků zlatých v přírodě se matky starají méně než v menších (Bales et al., 2002). Naopak v lidské péči není transport matkami závislý na velikosti skupiny, ale péče otců závislá je. Ve větších skupinách nosí méně než v menších. Velikost skupiny u lvíčků ale neovlivňuje nošení mláďat helpřů. Naopak u kosmanů během prvních tří měsíců helpři nosí mláďata více ve větších skupinách než v menších skupinách. (Santos et al., 1997). Počet helpřů ve skupině u kosmanů bělovousých ovlivňuje dobu strávenou nošením u otce a v některých skupinách i dobu strávenou nošením u matky. Ovšem v jiných skupinách vliv počtu helpřů ve skupině na transport mláďat matkou zaznamenán nebyl (Rothe et al., 1993; Santos et al., 1997). Počet helpřů ve skupině kalimik v lidské péči má vliv na nošení matkou, nikoliv na nošení otcem (Schradin a Anzenberger, 2001). Nošení u samců tamarínů pinčích v přírodě se výrazně mění s velikostí skupiny. Ve větších skupinách se samci starají méně než v menších skupinách (Savage, Snowdon, et al., 1996).

Druhým faktorem, který ovlivňuje péči o mláďata je velikost vrhu. Bylo zjištěno, že ve skupinách lvíčků v přírodě nosí někteří jedinci, zvláště pak reprodukční samice, jedináčky méně než dvojčata (Bales et al., 2002). Naopak u kalimika, který pravidelně rodí pouze jedno mládě namísto dvojčat, nosí reprodukční samice mláďata podstatně déle než u ostatních druhů, a to i přesto, že velikost okrsku kalimik je poměrně velká a srovnatelná s tamaríny a přesto, že se kalimika živí nepříliš kvalitní a obtížně vyhledatelnou potravou – houbami, které tvoří až 30 % jejich potravy (Porter a Garber, 2004). Dalo by se tedy očekávat, i když kalimiko rodí jedno lehčí mládě, že by bylo pro samici výhodné, kdyby se do péče zapojili ostatní helpři brzy po porodu. To se ale neděje. Kalimiko sice rodí pouze jedno mládě, které má poloviční hmotnost dvojčat ostatních druhů, ale HersHKovitz (1977) uvádí, že tento rozdíl v rodičovském chování kalimik a ostatních druhů nevysvětluje rozdílná velikost vrhu. Nicméně vzhledem k dlouhému meziporodnímu intervalu, a to zejména

v přírodě, a k faktu že reprodukční úspěch oproti ostatním druhům je u kalimik poloviční, je tedy možné, že se matka stará o mládě sama do věku, než je mládě příliš těžké a aktivní, aby zajistila vyšší šance na jeho přežití a vyšší reprodukční úspěch. Proč se ale kalimiko natolik liší v péči o mláděta, zůstává ale diskutováno (Hershkovitz, 1977).

Roli také hraje věk a pohlaví mláděat. Například ve skupinách lvíčků se míra nošení mláděat reprodukční samicí a helpry mění v závislosti na věku mláděte. Naopak péče reprodukčních samců je na věku mláděat nezávislá. Na rozdíl od věku, nemá pohlaví mláděat velký vliv na péči u lvíčků (Bales et al., 2002; Santos et al., 1997) ani u tamarinů (Cleveland a Snowdon, 1984). Ovšem u kosmanů bělovousých bylo zjištěno, že pohlaví mláděat ovlivňuje následnou péči. Jedináčci samice a samci a dvojčata samec-samice byli nošeni průměrně po stejnou dobu, ale dvojčata samců byla nošena více než dvojčata samic. Mláděata samci (jedináčci i dvojčata) byla nošena více reprodukčním samcem než reprodukční samicí (Ingram, 1977).

Nedávná studie ukázala, že genetika, zejména chimerismus vrhu může významně ovlivňovat nošení. Mláděata s vysokým podílem chimerismu v epitelových tkáních byla během prvních dvou týdnů života nošena otcem až dvakrát více než nechimerická mláděata (French et al., 2008).

Další faktor, ovlivňující péči o mláděata, je zkušenost jedince. Vliv zkušenosti jedince byla studovaná u tamarinů pinčích v přírodě. Reprodukční samice, které rodily poprvé, se o mláděata staraly mnohem více (přibližně 90 % času) v prvních dvou týdnech než samice, které již rodily (25 - 45 % času) (Savage, Snowdon, et al., 1996). Tento fakt ale může být daný tím, že prvorodičky nemusí mít k dispozici helpry. Helpři, kteří nemají zkušenosti s odchovem mláděat (nejčastěji juvenilní jedinci) se starají méně než zkušenější jedinci (Mills et al., 2004; Yamamoto a Box, 2010) a zkušenosti pečujícího jedince mohou zvyšovat přežívání mláděat (Washabaugh et al., 2002).

Dalším poměrně důležitým faktorem, který ovlivňuje péči o mláděata je styl péče (tzv. otcovský styl (Fairbanks, 1996) a individuální variabilita v chování neboli osobnost (French et al., 2008; Schradin a Anzenberger, 2001). U kosmanů bělovousých bylo zjištěno, že otcovský styl ovlivňuje přežívání mláděat. Reprodukční samci, kteří více reagovali na stresovou vokalizaci mláděat, měli vyšší procento přežití mláděat (67 %) než ti reprodukční samci, kteří reagovali na vokalizace mláděat méně (53 %). Vliv otcovského stylu péče měl vliv i na váhový přírůstek mláděte. Mláděata reagujících reprodukčních samců nabírala na váze rychleji než mláděata nereagujících samců (Ziegler et al., 2017).

Dalším, méně studovaným faktorem, který ovlivňuje zejména péči reprodukčních samic je její kondice a fyzický stav. Bylo zjištěno, že péče reprodukčních samic lvíčků v přírodě je závislá na hmotnosti těla samice. Ty samice, které měly větší hmotnost těla, trávily více času nošením mlád'at než ty, které měly nižší hmotnost těla (Bales et al., 2002).

Z této rešerše plyne, že mezi druhy drápkatých opic, existují rozdíly v nošení mlád'at a sdílení potravy, které ale ne vždy odpovídají rozdílům vyplývajícím z rozdílů na základě energetické náročnosti odchovu.

8. ZÁVĚR

Čeď Callitrichidae je známá svou kooperativní péčí o mláďata. Ve skupinách se rozmnožuje zpravidla jeden dominantní pár a ostatní členové pomáhají s péčí. Vzhledem k energeticky náročné reprodukci pro samice, která rodí většinou dvojčata až dvakrát ročně s vysokým hmotnostním poměrem, ostatní členové skupiny včetně otce, sourozenců a nepříbuzných jedinců pomáhají s transportem mláďat a se sdílením potravy. Mezi druhy ale existují rozdíly v kvantitě i kvalitě péče. Na základě studie Díaz-Muñoz 2016, která porovnávala rozdíly v energetické náročnosti odchovu pro jednotlivé zkoumané druhy (*Callithrix jacchus*, *Saguinus oedipus*, *Leontopithecus rosalia*, *Cebuella pygmaea* a *Callimico goeldii*), jsem navrhla predikce, jak by se péče o mláďata mohla u těchto druhů lišit.

Vzhledem k energeticky nejnáročnější péči u lvíčků bylo předpokládáno, že helpři se budou do péče zapojovat hned po porodu a budou nosit mláďata více než helpři ostatních druhů. Navíc by transport mláďat mohl být umožněn i mladším jedincům. Z této predikce se potvrdilo pouze to, že se helpři do péče zapojují hned po porodu. Na rozdíl od predikce se helpři lvíčků nestarají více než helpři ostatních druhů (kromě kalimika) a transport se sdílením potravy byl umožněn pouze starším jedincům.

U tamarínů, jejichž péče je středně náročná, bylo předpokládáno, že se helpři do transportu mláďat zapojí až několik dní po porodu a budou se starat méně než helpři lvíčků. Péče bude umožněna pouze starším jedincům. Z těchto tří predikcí byla správně navržena pouze jedna a to ta, že do péče byli zapojeni pouze starší helpři.

U kosmanů a kalimika, jejichž péče je nejméně energeticky náročná bylo predikováno, že se helpři do péče zapojí až několik dní až týdnů po porodu a že se helpři budou starat méně než helpři ostatních druhů. Dále bylo předpokládáno, že transport mláďat bude umožněn pouze starším jedincům. U kosmanů se predikce se získanými výsledky shodovala pouze v tom, že transportu se účastnili pouze starší jedinci. U kalimika byly dobře odhadnuty téměř všechny predikce. Pouze věk helpřů neovlivňuje transport mláďat.

Mezi druhy tedy existují výrazné rozdíly v načasování péče (1.–21. den), pohlaví helpřů a procento času strávené nošením mláďat.

Péče o mláďata závisí na mnoha dalších faktorech, které ji mohou dále ovlivňovat. Nejenže se mění v závislosti na druhu, ale je také proměnlivá s velikostí skupiny, s věkem a pohlavím mláďat, s věkem a pohlavím ostatních jedinců a s vlastnostmi vrhu (s velikostí vrhu, s věkem a pohlavím mláďat). Dalšími faktory, které ovlivňují péči o mláďata je sezónnost a dostupnost zdrojů, zkušenosti jedince, kondice samice a individuální styl péče (Fairbanks, 1996; Bales et al., 2002; Mills et al., 2004; Yamamoto a Box, 2010). K detailnějšímu vysvětlení těchto rozdílů ve vztahu k energetické náročnosti reprodukce bychom ale potřebovali data od většího počtu druhů nasbíraná pomocí jednotné metodiky.

9. POUŽITÁ LITERATURA

- Abbott, D. H., Barnett, D. K., Colman, R. J., Yamamoto, M. E., & Schultz-Darken, N. J. (2003). Aspects of common marmoset basic biology and life history important for biomedical research. *Comparative Medicine*, *53*(4), 339–350.
- Ash, H., & Buchanan-Smith, H. M. (2014). Long-term data on reproductive output and longevity in captive female common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, *76*(11), 1062–1073.
- Bales, K., French, J. A., & Dietz, J. M. (2002). Explaining variation in maternal care in a cooperatively breeding mammal. *Animal Behaviour*, *63*(3), 453–461.
- Barlow, K. (1999). Bats and Fieldwork. *American Journal of Primatology*, *69*(7), 1–15.
- Brown, G. R., Almond, R. E. A., & Bates, N. J. (2005). Adult-infant food transfer in common marmosets: An experimental study. *American Journal of Primatology*, *65*(4), 301–312.
- Brown, K., & Mack, D. S. (1978). Food sharing among captive *Leontopithecus rosalia*. *Folia Primatologica*, *29*(4), 268–290.
- Buckner, J. C., Lynch Alfaro, J. W., Rylands, A. B., & Alfaro, M. E. (2015). Biogeography of the marmosets and tamarins (Callitrichidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *82*(PB), 413–425.
- Carlson, A. A., Ziegler, T. E., & Snowdon, C. T. (1997). Ovarian function of pygmy marmoset daughters (*Cebuella pygmaea*) in intact and motherless families. *American Journal of Primatology*, *43*(4), 347–355.
- Cleveland, J., & Snowdon, C. T. (1984). Social development during the first twenty weeks in the cotton-top tamarin (*Saguinus o. oedipus*). *Animal Behaviour*, *32*(2), 432–444.
- Detling, A. C. (2002). Reproduction and Development in Goeldi's Monkey (*Callimico goeldii*). *Evolutionary Anthropology*, *11*, 207–210.
- Díaz-Muñoz, S. L. (2016). Complex cooperative breeders: Using infant care costs to explain variability in callitrichine social and reproductive behavior. *American Journal of Primatology*, *78*(3), 372–387.
- Dietz, J. M., Baker, A. J., & Miglioretti, D. (1994). Seasonal variation in reproduction, juvenile growth, and adult body mass in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology*, *34*(2), 115–132.
- Digby, L. (1995). Infant care, infanticide, and female reproductive strategies in polygynous groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *37*(1), 51–61.
- Digby, L. J. (1995). Social organization in a wild population of *Callithrix jacchus*: II. Intragroup social behavior. *Primates*, *36*(3), 361–375.
- Digby, L. J., Ferrari, S. F., & Saltzman, W. (2006). Callitrichines: the role of competition in cooperatively breeding species. In C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. Mackinnon, M. Panger, & S. K. Bearder (Eds.), *Primates in Perspective* (pp. 85–105). Oxford University Press.

- Fairbanks, L. A. (1996). Individual Differences in Maternal Style. *Advances in the Study of Behavior*, **25**(C), 579–611.
- Feistner, A. T. C., & Price, E. C. (1990). Food-Sharing in Cotton-Top Tamarins (*Saguinus oedipus*). *Folia Primatologica*, **54**, 34–45.
- Feistner, A. T. C., & Price, E. C. (1991). Food offering in New World Primates: Two Species Added. *Folia Primatologica*, **57**, 165–168.
- Ferrari, S. F., & Ferrari, M. A. L. (1989). A re-evaluation of the social organisation of the callitrichidae, with reference to the ecological differences between genera. *Folia Primatologica*, **52**(3–4), 132–147.
- French, J. A., Fite, J. E., & Ross, C. N. (2008). Family Life in Marmosets: Causes and Consequences of Variation in Caregiving. In R. S. Bridges (Ed.), *Neurobiology of the parental brain* (pp. 461–478). Elsevier Inc.
- Garber, P. A., Caselli, C. B., McKenney, A. C., Abreu, F., De la Fuente, M. F., Araújo, A., de Fatima Arruda, M., Souto, A., Schiel, N., & Bicca-Marques, J. C. (2019). Trait variation and trait stability in common marmosets (*Callithrix jacchus*) inhabiting ecologically distinct habitats in northeastern Brazil. *American Journal of Primatology*, **81**(7), 1–12.
- Garbino, G. S. T., & Martins-Junior, A. M. G. (2018). Phenotypic evolution in marmoset and tamarin monkeys (Cebidae, Callitrichinae) and a revised genus-level classification. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **118**, 156–171.
- Goldizen, A. W., Mendelson, J., Vlaardingen, M. van, & Terborgh, J. (1996). Saddle Back Tamarin (*Saguinus fuscicollis*) Reproductive Strategies: Evidence From a Thirteen-Year Study of a Marked Population. *American Journal of Primatology*, **38**, 57–83.
- Goldizen, A. W. (1987). Facultative polyandry and the role of infant-carrying in wild saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **20**(2), 99–109.
- Guerreiro Martins, E. M., Antonio, A. C., Finkenwirth, C., Griesser, M., & Burkart, J. M. (2019). Food Sharing Patterns in Three Species of Callitrichid Monkeys (*Callithrix jacchus*, *Leontopithecus chrysomelas*, *Saguinus midas*): Individual and Species Differences. *Journal of Comparative Psychology*, **133**(4), 474–487.
- Heltne, P. G., Turner, D. C., & Wolhandler, J. (1973). Maternal and Parental Periods in the Development of Infant *Callimico goledii*. *American Journal of Physical Anthropology*, **38**, 555–560.
- Hershkovitz, P. (1977). *Living New World monkeys (Platyrrhini): With an Introduction to Primates* (1st ed.). The University of Chicago Press.
- Heymann, E. W., & Soini, P. (1999). Offspring number in pygmy marmosets, *Cebuella pygmaea*, in relation to group size and the number of adult males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **46**(6), 400–404.
- Hoage, R. J. (1982). Social and physical maturation in captive lion tamarins, *Leontopithecus rosalia rosalia* (Primates: Callitrichidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, **354**, 1–56.

- Ingram, J. C. (1977). Interactions between parents and infants, and the development of independence in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Animal Behaviour*, **25**(PART 4), 811–827.
- Jurke, M. H., Pryce, C. R., Hug-Hodel, A., & Döbeli, M. (1995). An investigation into the socioendocrinology of infant care and postpartum fertility in Goeldi's monkey (*Callimico goeldii*). *International Journal of Primatology*, **16**(3), 453–474.
- Jurke, M. H., & Pryce, C. R. (1994). Parental and infant behaviour during early periods of infant care in Goeldi's monkey, *Callimico goeldii*. *Animal Behaviour*, **48**(5), 1095–1112.
- Kleiman, D. G. (1981). Mammalian species. *Leontopithecus rosalia*. *Journal of Mammalogy*, **148**, 1–7.
- Kleiman, D. G. (1983). The Behavior and Conservation of the Golden Lion Tamarin, *Leontopithecus r. rosalia*. *1º Congresso Brasileiro de Primatologia*, 35–53.
- Koenig, A. (1995). Group size, composition, and reproductive success in wild common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, **35**(4), 311–317.
- Kostan, K. M., & Snowdon, C. T. (2002). Attachment and social preferences in cooperatively-reared cotton-top tamarins. *American Journal of Primatology*, **57**(3), 131–139.
- Masataka, N. (1981). A field study of the social behavior of Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*) in North Bolivia. I. Group composition, breeding cycle, and infant development. *Kyoto University Overseas Research Reports of New World Monkeys*, **2**, 23–32.
- Mills, D. A., Windle, C. P., Baker, H. F., & Ridley, R. M. (2004). Analysis of infant carrying in large, well-established family groups of captive marmosets (*Callithrix jacchus*). *Primates*, **45**(4), 259–265.
- Nuss, K., & Warneke, M. (2010). Life span, reproductive output, and reproductive opportunity in captive Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*). *Zoo Biology*, **29**(1), 1–15.
- Porter, L. M. (2001a). Dietary differences among sympatric callitrichinae in northern Bolivia: *Callimico goeldii*, *Saguinus fuscicollis* and *S. labiatus*. *International Journal of Primatology*, **22**(6), 961–992.
- Porter, L. M. (2001b). Social organization, reproduction and rearing strategies of *Callimico goeldii*: New clues from the wild. *Folia Primatologica*, **72**(2), 69–79.
- Porter, L. M., & Garber, P. A. (2004). Goeldi's monkeys: A primate paradox? *Evolutionary Anthropology*, **13**(3), 104–115.
- Porter, L. M., & Garber, P. A. (2009). Social Behavior of Callimicos: Mating Strategies and Infant Care. In S. M. Ford, L. M. Porter, & L. C. Davis (Eds.), *The Smallest Anthropoids* (pp. 87–101). Springer Boston M. A.
- Porter, L. M., Hanson, A. M., & Bécerra, E. N. (2001). Group demographics and dispersal in a wild group of Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*). *Folia Primatologica*, **72**(2), 108–110.

- Price, E. C. (1992a). Contributions to infant care in captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*): The influence of age, sex, and reproductive status. *International Journal of Primatology*, *13*(2), 125–141.
- Price, E. C. (1992b). The benefits of helpers: Effects of group and litter size on infant care in tamarins (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, *26*(3), 179–190.
- Pryce, C. R. (1988). Individual and group effects on early caregiver-infant relationships in red-bellied tamarin monkeys. *Animal Behaviour*, *36*(5), 1455–1464.
- Raboy, B. E., & Dietz, J. M. (2004). Diet, foraging, and use of space in wild golden-headed lion tamarins. *American Journal of Primatology*, *63*(1), 1–15.
- Rapaport, L. G. (1999). Provisioning of young in golden lion tamarins (Callitrichidae, *Leontopithecus rosalia*): A test of the information hypothesis. *Ethology*, *105*(7), 619–636.
- Rapaport, L. G. (2001). Food transfer among adult lion tamarins: Mutualism, reciprocity or one-sided relationships? *International Journal of Primatology*, *22*(4), 611–629.
- Rapaport, L. G. (2006). Provisioning in wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*): Benefits to omnivorous young. *Behavioral Ecology*, *17*(2), 212–221.
- Rapaport, L. G. (2011). Progressive parenting behavior in wild golden lion tamarins. *Behavioral Ecology*, *22*(4), 745–754.
- Ross, A. C., Porter, L. M., Power, M. L., & Sodaro, V. (2010). Maternal care and infant development in *Callimico goeldii* and *Callithrix jacchus*. *Primates*, *51*(4), 315–325.
- Rothe, H., Darms, K., Koenig, A., Radespiel, U., & Juenemann, B. (1993). Long-term study of infant-carrying behavior in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*): Effect of nonreproductive helpers on the parents' carrying performance. *International Journal of Primatology*, *14*(1), 79–93.
- Roush, R. S., & Snowdon, C. T. (2001). Food transfer and development of feeding behavior and food-associated vocalizations in cotton-top tamarins. *Ethology*, *107*(5), 415–429.
- Ruiz-Miranda, C. R., Kleiman, D. G., Dietz, J. M., Moraes, E., Grativol, A. D., Baker, A. J., & Beck, B. B. (1999). Food transfers in wild and reintroduced golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. *American Journal of Primatology*, *48*(4), 305–320.
- Rylands, A. B., Schneider, H., Langguth, A., Mittermeier, R. A., Groves, C. P., & Rodríguez-Luna, E. (2000). An assessment of the diversity of New World primates. *Neotropical Primates*, *8*, 61–93.
- Sánchez, S., Peláez, F., & Gil-Bürmann, C. (2002). Why do cotton-top tamarin female helpers carry infants? A preliminary study. *American Journal of Primatology*, *57*(1), 43–49.
- Sánchez, S., Peláez, F., Gil-Bürmann, C., & Kaumanns, W. (1999). Costs of infant-carrying in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, *48*(2), 99–111.
- Santos, C. V., French, J. A., & Otta, E. (1997). Infant carrying behavior in callitrichid primates: *Callithrix* and *Leontopithecus*. *International Journal of Primatology*, *18*(6), 889–907.

- Savage, A., Giraldo, L. H., Soto, L. H., & Snowdon, C. T. (1996). Demography, group composition, and dispersal in wild cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) groups. *American Journal of Primatology*, **38**(1), 85–100.
- Savage, A., Snowdon, C. T., Giraldo, L. H., & Soto, L. H. (1996). Parental Care Patterns and Vigilance in Wild Cotton-Top Tamarins (*Saguinus oedipus*). In M. A. Norconk, A. L. Rosenberger, & P. A. Garber (Eds.), *Adaptive Radiations of Neotropical Primates* (pp. 187–199). Springer Boston M. A.
- Schradin, C., & Anzenberger, G. (2001). Infant carrying in family groups of Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*). *American Journal of Primatology*, **53**(2), 57–67.
- Schradin, C., & Anzenberger, G. (2003). Mothers, not fathers, determine the delayed onset of male carrying in Goeldi's monkey (*Callimico goeldii*). *Journal of Human Evolution*, **45**(5), 389–399.
- Siani, J. M. (2009). *Costs and benefits of cooperative infant care in wild golden lion tamarins (Leontopithecus rosalia)*, PhD thesis, (University of Maryland).
- Slack, C. (2014). *Social Learning and the Development of Social Foraging Behavior in Golden Lion Tamarins (Leontopithecus rosalia)*, Master thesis, (Clemson University).
- Snowdon, C. T. (1996). Infant Care in Cooperatively Breeding Species. *Advances in the Study of Behavior*, **25**(C), 643–689.
- Snowdon, C. T., & Ziegler, T. E. (2007). Growing Up Cooperatively: Family Processes and Infant Care in Marmosets and Tamarins. *Journal of Developmental Processes*, **2**(1), 40–66.
- Snyder, P. A. (1974). Behavior of *Leontopithecus rosalia* (Golden-lion marmoset) and related species: A review. *Journal of Human Evolution*, **3**(2), 109–122.
- Soini, P. (1982). Ecology and population dynamics of the pygmy marmoset, *Cebuella pygmaea*. *Folia Primatologica*, **39**, 1–21.
- Tardif, S. D. (1990). Infant-Care Behavior of Mother and Father in Communal-Care Primate, the Cotoom-Top Tamarin (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, **85**, 73–85.
- Tardif, S. D., Harrison, M. L., & Simek, M. A. (1993). Communal infant care in marmosets and tamarins: relation to energetics, ecology, and social organization. In A. B. Rylands (Ed.), *Marmosets and tamarins: systematics, behavior and ecology* (pp. 220–234). Oxford University Press.
- Townsend, W. R. (2001). Mammalian species. *Callithrix pygmaea*. *Journal of Mammalogy*, **665**, 1–6.
- van Roosmalen, M. G. M., & van Roosmalen, T. (2003). The description of a new marmoset genus, *Callibella* (Callitrichinae, Primates), including its molecular phylogenetic status. *Neotropical Primates*, **11**(1), 1–10.
- Wamboldt, M. Z., Gelhard, R. E., & Insel, T. R. (1988). Gender differences in caring for infant *Cebuella pygmaea*: The role of infant age and relatedness. *Developmental Psychobiology*, **21**(2), 187–202.

- Washabaugh, K. F., Snowdon, C. T., & Ziegler, T. E. (2002). Variations in care for cottontop tamarin, *Saguinus oedipus*, infants as a function of parental experience and group size. *Animal Behaviour*, **63**(6), 1163–1174.
- Yamamoto, M. E. (1993). From dependence to sexual maturity: the behavioural ontogeny of Callitrichidae. In A. B. Rylands (Ed.), *Marmosets and tamarins: systematics, behavior and ecology* (pp. 235–254). Oxford University Press.
- Yamamoto, M. E., Box, H. O., Albuquerque, F. S., & De Fatima Arruda, M. (1996). Carrying behaviour in captive and wild marmosets (*Callithrix jacchus*): A comparison between two colonies and a field site. *Primates*, **37**(3), 297–304.
- Yamamoto, M. E., & O.Box, H. (2010). The Role of Non-reproductive Helpers in Infant Care in Captive *Callithrix jacchus*. *Ethology*, **103**(9), 760–771.
- Zahed, S. R., Kurian, A. V., & Snowdon, C. T. (2010). Social dynamics and individual plasticity of infant care behavior in cooperatively breeding cotton-top tamarins. *American Journal of Primatology*, **72**(4), 296–306.
- Ziegler, T. E., Sosa, M. E., & Colman, R. J. (2017). Fathering style influences health outcome in common marmoset (*Callithrix jacchus*) offspring. *PLoS ONE*, **12**(9), 1–14.