

Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity

Bakalářská práce:

**Mezidruhové rozdíly v chování u vybraných zástupců  
z podčeledi Callitrichinae**



Michaela Másílková

Školitel: Mgr. Martina Konečná

České Budějovice 2010

Másílková M., 2010. Mezidruhové rozdíly v chování u vybraných zástupců z podčeledi Callitrichinae. (Behavioral differences in selected species of Callitrichinae. Bc. Thesis, in Czech.) - 59 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

This thesis is focused on comparison of behavioral differences in species of tamarins that form mixed-species troops and species that live in single-species groups. Costs and benefits of mixed-species troops are considered in general and in particular within the Callitrichinae. The behavioral syndrom approach is evaluated and its use on inter-species level is suggested for further research of behavioral differences in reviewed species.

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

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě – v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou – elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích dne 28.4. 2010

#### Poděkování:

Chtěla bych poděkovat své školitelce Martině Konečné za ochotu a vstřícný a přátelský přístup. Děkuji za cenné připomínky a trpělivost s opravami textu a za veškerý čas, který mi věnovala a kterého nebylo málo.

Dále mé poděkování patří rodičům, za jejich podporu v mém studiu a za trpělivost zvláště při psaní této práce. Děkuji také Václavu Cmuntovi za pomoc s úpravou textu a svým spolubydlícím za vytvoření ideálních podmínek při psaní této práce.

## OBSAH

1	ÚVOD.....	1
2	VÍCEDRUHOVÉ SKUPINY.....	2
2.1	Charakteristika vícedruhových skupin.....	2
2.2	Faktory ovlivňující vznik vícedruhových skupin.....	2
2.3	Způsoby vzniku vícedruhových skupin.....	3
2.4	Výhody a nevýhody.....	4
2.4.1	Antipredační výhody.....	4
2.4.2	Potravní výhody.....	5
2.4.3	Sociální a jiné výhody.....	6
2.4.4	Nevýhody.....	7
2.5	Závěr.....	7
3	BEHAVIORÁLNÍ SYNDROMY.....	8
3.1	Co jsou to behaviorální syndromy?.....	8
3.2	Behaviorální syndromy na mezidruhové úrovni.....	8
3.3	Jak studovat behaviorální syndromy.....	9
3.4	Důsledky behaviorálních syndromů.....	10
3.5	Popis základních syndromů.....	10
3.6	Metody studia personalilty.....	11
3.7	Závěr.....	12
4	CHARAKTERISTIKA VYBRANÝCH DRUHŮ TAMARÍNŮ A KALIMIKA ..	13
4.1	Úvod.....	13
4.2	Základní informace o podčeledi Callitrichinae.....	13
4.3	Vybrané druhy tamarínů a oblasti výskytu.....	13
4.4	Habitaty.....	14
4.5	Velikost teritoria.....	14
4.6	Velikost a uspořádání skupiny.....	15
4.7	Reprodukce.....	15
4.7.1	Péče o potomstvo.....	16
4.8	Potrava.....	16
4.8.1	Ovoce a nektar.....	16
4.8.2	Rostlinné exudáty.....	16
4.8.3	Houby.....	17

4.8.4	Živočišná potrava .....	17
4.9	Závěr .....	18
5	VÍCEDRUHOVÉ SKUPINY PODČELEDI CALLITRICHINAE .....	19
5.1	Charakteristika vícedruhových skupin tamarínů rodu <i>Saguinus</i> .....	19
5.2	Složení vícedruhových skupiny .....	19
5.3	Frekvence a stabilita vícedruhových skupin .....	20
5.3.1	Denní doba .....	21
5.3.2	Teritoriální setkání se sousedními smíšenými skupinami .....	22
5.3.3	Sezonalita .....	22
5.3.4	Velikost skupiny .....	22
5.4	Iniciace asociace .....	23
5.5	Stabilita a udržování asociace .....	24
5.6	Teritorialita .....	24
5.6.1	Velikost a využití domovského okrsku, obrana teritoria .....	24
5.6.2	Typy habitatů .....	25
5.7	Řešení kompetice .....	25
5.7.1	Vertikální stratifikace .....	26
5.7.2	Rozdílné substráty a způsoby lokomoce .....	27
5.7.3	Rozdíly v lovu kořisti .....	27
5.7.4	Velikost těla .....	28
5.8	Výhody .....	28
5.8.1	Antipredační výhody .....	29
5.8.2	Potravní výhody .....	31
5.9	Nevýhody .....	31
5.10	Závěr .....	32
6	ROZDÍLY V CHOVÁNÍ .....	33
6.1	Agrese .....	33
6.1.1	Agresivní chování druhů, které tvoří vícedruhové skupiny (tamarína bělovousého a sedlového) .....	33
6.1.2	Mezidruhové agresivní chování ve vícedruhových skupinách .....	34
6.1.3	Agresivní chování druhů, které netvoří vícedruhové skupiny (tamarína pinčího a žlutorukého) .....	34
6.1.4	Usmíření po konfliktu .....	35
6.1.5	Závěr .....	36

6.2	Afiliativní chování - sociabilita .....	38
6.2.1	Popis afiliativního sociálního chování u druhů, které vytváří vícedruhové skupiny (tamarína sedlového a tamarína bělovousého).....	38
6.2.2	Čištění srsti (Grooming) .....	39
6.2.3	Mezidruhové čištění srsti ve vícedruhové skupině .....	40
6.2.4	Závěr.....	40
6.3	Explorace, inovace, neofílie a bázlivost.....	41
6.3.1	Porovnání bázlivosti mezi rody drápkatých opiček .....	41
6.3.2	Bázlivost u tamarinů.....	42
6.3.3	Závěr.....	43
6.4	Aktivita.....	43
6.4.1	Jak měřit aktivitu.....	43
6.4.2	Závěr.....	45
7	NÁVRH METODIKY SBĚRU DAT PRO DIPLOMOVOU PRÁCI .....	47
8	ZÁVĚR .....	48
9	SEZNAM LITERATURY .....	49
10	SEZNAM PŘÍLOH .....	59

# 1 ÚVOD

Některé druhy tamarinů, které žijí sympatricky, vytváří stabilní dlouhotrvající vícedruhové tlupy. Jiné druhy, ač se vyskytují sympatricky, vícedruhové skupiny netvoří. Otázkou je, proč tyto druhy netvoří asociace, ze kterých by měly určitě výhody. Většina studií si tento jev vysvětluje ekologií druhů. Cílem této práce je na základě literární rešerše zhodnotit, zda by příčinou rozdílné tendence k vytváření mezidruhových skupin mohly být rozdíly v chování mezi jednotlivými druhy.

Ke studiu individuálních rozdílů v chování se v současné době uplatňuje koncept behaviorálních syndromů. Tento přístup předpokládá, že se každé zvíře chová nějakým charakteristickým, předvídatelným způsobem a toto chování je neměnné v různých situacích a stabilní v čase. Behaviorální syndromy lze studovat nejen v rámci jedinců téhož druhu, ale také na mezidruhové úrovni, kterou se zabývá tato práce. Z publikované literatury jsem se snažila zjistit, zda existují popsané behaviorální rozdíly u vybraných druhů z podčeledi Callitrichinae, které žijí ve vícedruhových skupinách, v rámci obecných behaviorálních syndromů jako agrese, sociabilita, explorační, atd. Porovnání chování s druhy, které tyto asociace nevytváří, může vést k objasnění, zda právě určitá diferenciací do druhově specifických behaviorálních typů umožňuje druhům tvorbu těchto vícedruhových skupin.

## **Cíle práce:**

- 1) Shrnutí dostupné informace o výhodách a nevýhodách života ve vícedruhových skupinách.
- 2) Na základě literární rešerše zjistit, zda existují popsané rozdíly v chování u vybraných druhů ze skupiny Callitrichinae, které žijí ve vícedruhových skupinách a druhů, které tyto asociace nevytváří, a to zejména v rámci obecných behaviorálních syndromů.
- 3) Zjistit, jak je možné aplikovat koncept behaviorálních syndromů na mezidruhové úrovni s ohledem na zjištěné mezidruhové rozdíly.
- 4) Metodická příprava na navazující magisterskou práci: identifikace druhů vhodných pro další studium mezidruhových rozdílů v chování, vypracování etogramu a návrh metodiky sběru dat.

## 2 VÍCEDRUHOVÉ SKUPINY

### 2.1 Charakteristika vícedruhových skupin

Zvířata většinou utvářejí skupiny s jedinci vlastního druhu. Poměrně častý je však i fenomén vícedruhových skupin - asociace dvou nebo více druhů. V primatologických studiích se za vícedruhovou skupinu považuje situace, kdy jedinec jednoho druhu je vzdálen od člena jiného druhu do vzdálenosti 50 m (Chapman & Chapman, 2000), 25 m (Haugaasen & Peres, 2009) nebo 20 m (Stojan-Dolar & Heymann, 2009), záleží na definici autora. V literatuře se užívají různá označení, např. skupiny (asociace) heterospecifické, polyspecifické. V angličtině jsou zmiňovány nejčastěji jako mixed-species groups (Stensland *et al.*, 2003), dále tedy v textu této práce jako MSG.

Toto uspořádání bylo pozorováno u ryb (Au, 1991), ptáků (Kotagama & Goodale, 2004; Silverman & Veit, 2001), paryb (Semeniuk & Dill, 2006), kopytníků (Fitzgibbon, 1990), kytovců (Frantzis & Herzing, 2002; Quérouil *et al.*, 2008) a poměrně velká pozornost je věnována primátům (Bshary & Noë, 1997; Chapman & Chapman, 2000; Peres, 1993).

Vícedruhové skupiny mohou tvořit taxony blízce příbuzné i poměrně vzdálené, jak dokládají studie autorů Hankerson *et al.* (2006) a King & Cowlshaw (2009), kteří pozorovali asociace ptáků a primátů. Kotagama & Goodale (2004) zdokumentovali výskyt MSG ptáků a veverek na Srí Lance a asociace mořských ptáků, tučňáků a lachtanů zaznamenali Silverman & Veit (2001). Příklady druhů, které vytváří vícedruhové skupiny, jsou uvedené v tabulce (Tab.1) v příloze 1.

### 2.2 Faktory ovlivňující vznik vícedruhových skupin

Vícedruhové skupiny se mohou lišit délkou trvání – od několika minut až po relativně permanentní skupiny trvající několik let. Takové stabilní skupiny se vyskytují např. u tamarinů (Heymann & Buchanan-Smith, 2000). Tendence asociovat se také liší mezi pohlavím, např. vícedruhové skupiny gazel obsahovaly vyšší procento samců gazel Thomsonových (35,4 %) než skupiny jednodruhové (27,4 %) (Fitzgibbon, 1990). Podle Stenslanda a spolupracovníků (2003) vícedruhové skupiny tvoří snadněji druhy, které mají volnější strukturu skupiny, např. delfín skákákový (*Tursiops truncatus*) s fission-fusion strukturou (Quérouil *et al.*, 2008), toto tvrzení však vzhledem k širokému spektru druhů, které asociace tvoří, neplatí absolutně.



Dalším aspektem ovlivňujícím vytváření MSG je sezonalita a denní doba, jak se ukázalo například u potravních asociací paviánů čakma a poštolek obecných (*Falco rupicolus*). Výskyt těchto asociací byl závislý na dostupnosti hmyzu. Asociace byly častější v období, kdy byl dostatek hmyzu (King & Cowlshaw, 2009). Podobný případ najdeme i u asociací gueréz (*Procolobus tephrosceles*), kdy procento času stráveného v MSG se liší mezi jednotlivými měsíci od 15,6% do 82,1%. Hlavním důvodem této variability je dostupnost potravy. Naopak asociace lvíčků zlatohlavých (*Leontopithecus chrysomelas*) a ptáků jsou konstantní v průběhu roku (Hankerson *et al.*, 2006). Stabilní složení skupin mají i smíšená hejna ptáků na Srí Lance (Kotagama & Goodale, 2004).

MSG najdeme v různých habitatech: savany (Fitzgibbon, 1990), okraje pouští (King & Cowlshaw, 2009), pralesy (Bshary & Noë, 1997; Hankerson *et al.*, 2006), v různých typech marinních habitatů (Frantzis & Herzing, 2002; Quéroil *et al.*, 2008). U paviánů čakma a poštolek (*Falco rupicolus*) (King & Cowlshaw, 2009) se vícedruhové skupiny vyskytují častěji v otevřených pouštních habitatech, kde dravci můžou snadněji detekovat kořist. Ptáci byli signifikantně častěji nalézáni v asociacích se lvíčky (*Leontopithecus chrysomelas*) v primárním než v sekundárním pralesi, protože primární prales nabízí více potravních příležitostí (Hankerson *et al.*, 2006). Densita druhů je také přispívajícím faktorem (Chapman & Chapman, 2000; Quéroil *et al.*, 2008)

### **2.3 Způsoby vzniku vícedruhových skupin**

Vícedruhové asociace mohou vznikat dvojím způsobem. První možností jsou náhodné agregace různých druhů u společného zdroje potravy nebo setkání druhů, které mají stejný směr cesty (Stensland *et al.*, 2003). Tyto asociace nevyžadují funkční vysvětlení a v této práci se jimi nebudu zabývat. V druhém případě se jedná o asociace nenáhodné, „záměrné“, kdy jeden druh vyhledává druhý, jelikož asociace přináší nějakou výhodu. Z funkčního hlediska takové asociace vznikají z potravních, antipredačních nebo sociálních důvodů (viz Obr.1).

Většinou se připojí celá skupina jedinců k jiné skupině. Připojení jednoho jedince ke skupině je méně časté, ale Frantzis & Herzing (2002) pozorovali připojení jedné plískavice šedé (*Grampus griseus*) k MSG delfína pruhovaného (*Stenella coeruleoalba*) a delfína obecného (*Deplhinus delphis*).

## 2.4 Výhody a nevýhody

Z evolučního hlediska by měly být MSG tvořeny a udržovány, protože přináší členům nějakou výhodu oproti druhům, které vytváří monospecifické skupiny (Heymann & Buchanan-Smith, 2000). Existují dvě základní kategorie funkčních vysvětlení vícedruhových skupin: antipredační a potravní. Sociální vysvětlení je také možné, ne však časté. Výhody však nemusí být rovnoměrné, mohou být i asymetrické.

### 2.4.1 Antipredační výhody

Antipredační výhody jsou jednou z možností proč vytvářet MSG. Redukce predací tlaku je v MSG dosaženo několika mechanismy: větší bezpečí plynoucí z většího počtu jedinců, selektivní výběr kořisti predátorem, „více očí, více uší“, menší pravděpodobnost, že bude jedinec uloven, efekt sobeckého stáda, zmatení a odstrašení predátora.

Samotným zvýšením velikosti skupiny se zmenší pravděpodobnost, že daný jedinec bude uloven. Guerézy (*Procolobus tephrosceles*) jsou často loveným druhem šimpanzů. Čas strávený v MSG s kočkodany (*Cercopithecus*) je korelovaný s populační hustotou šimpanzů. Pokud je ve skupině gueréz (*Procolobus tephrosceles*) hodně mláďat, která jsou náchylná na predaci, tvoří MSG s kočkodany častěji (Chapman & Chapman, 2000).

Sympatrické gazely *Gazella thomsoni* a *Gazella granti* v Národním Parku Serengeti v Tanzánii asociují častěji než by se dalo očekávat náhodou. Oba druhy sdílejí společné habitaty a predátory, z nichž je nejvýznamnější gepard štíhlý (*Acinonyx jubatus*). Gepard při lovu preferuje velikostně menší gazelu Thomsonovu. Větší gazela Grantova má výhodu z těchto asociací v podobě snížené pravděpodobnosti ulovení v důsledku selektivity predátora na menší kořist (v MSG 90% útoků mířených na gazely Thomsonovy). Vytváření MSG je výhodné i pro gazely Thomsonovy, protože úspěšnost gepardů je menší, když loví gazely Thomsonovy z MSG než když loví z jednodruhových skupin (Fitzgibbon, 1990).

V MSG se zvýší celkový počet jedinců, kteří jsou ostražití a mohou detekovat predátora. Sdílená ostražitost umožňuje lépe detekovat predátora nebo věnovat více času potravě. Každý druh může také např. lépe detekovat jiného predátora. Při včasné detekci predátora hraje významnou roli přenos informací k ostatním členům skupiny (Fitzgibbon, 1990). Hlasové varovné signály jsou důležité zejména v komplexních habitatech jako jsou pralesy. Pozoruhodný systém varovných vokalizací můžeme

pozorovat u smíšených hejn ptáků na Srí Lance, kde oproti jiným hejnům alarmuje více druhů (Goodale & Kotagama, 2005).

V MSG primátů v Národním Parku v Taï byla zdokumentována stratifikace v prostoru. Gueréza červená (*Procolobus badius*) v přítomnosti kočkodana Dianina (*Cercopithecus diana*) využívala nižší stromové patro než když kočkodan Dianin přítomen nebyl. Zároveň v přítomnosti kočkodanů guerézy signifikantně častěji sestupovaly na zem k termištím a při vyhledávání potravy méně sledovaly strany a spodní patro pralesa. Snížila se jejich intenzita ostražitosti. Kočkodan Dianin alarmoval signifikantně častěji než gueréza červená a u obou druhů se signifikantně lišily vzdálenosti, na které detekovaly predátora. Riziko, že bude gueréza ulovena je menší v přítomnosti kočkodana. Kočkodan získává asociací s guerézou ochranu před pozemními predátory, protože ti loví převážně guerézy (Bshary & Noë, 1997).

#### 2.4.2 Potravní výhody

V případech, kdy druhy nesdílejí společného predátora, mohou MSG vznikat z potravních důvodů, jako je tomu např. u asociací ptáků a primátů (King & Cowlshaw, 2009). Zvýšená pravděpodobnost detekce potravy, kooperace při hledání potravy, lepší využití potravy, přístup k jinak nepřístupným zdrojům (využívání jiného druhu jako průvodců), zvýšená potravní účinnost (systematické spotřebování potravních míst), získávání informací o zdrojích, které byly spotřebovány a kooperativní teritoriální obrana potravních zdrojů, to jsou základní principy potravních asociací (Haugaasen & Peres, 2009).

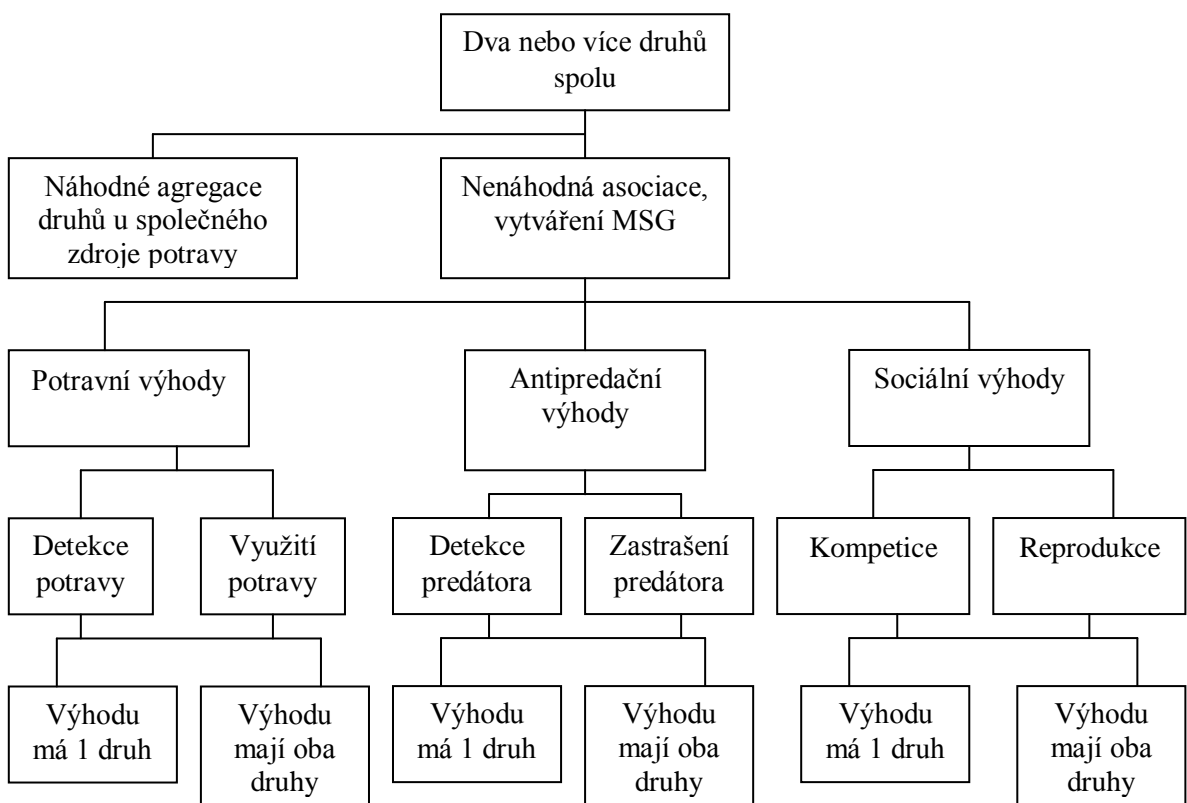
Asociací s paviány čakma (*Papio ursinus*) získává poštolka (*Falco rupicolus*) potravní příležitosti. Tyto poštolky loví rovnokřídlý hmyz, který paviáni svým pohybem v prostředí vyruší. Proto dravci monitorují aktivitu paviánů a asociují s nimi pokud jsou aktivní, pohybují se ve vegetaci. Paviánům tato asociace nepřináší žádné výhody, ale ani nevýhody (King & Cowlshaw, 2009). Podobným příkladem jsou asociace hmyzožravých ptáků s lvíčkem zlatohlavým (*Leontopithecus chrysomelas*) (Hankerson *et al.*, 2006).

Pokud se velikosti domovských okrsků druhů liší, druh obývající menší domovský okrsek má o zdrojích potravy detailnější informace. Zvířata tedy mohou zvýšit potravní úspěch sdílením informací např. o zdrojích, které již byly vyčerpány, o lokalizaci zdrojů nebo systematickým využíváním zdrojů (Stensland *et al.*, 2003). Kotulové (*Saimiri ustus*) využívají znalosti malp hnědých (*Cebus apella*), aby se dostali k větším

potravním stromům, zatímco malpy z této asociace profitují tím, že jako větší druh snadněji monopolizují malé potravní zdroje (Haugaasen & Peres, 2009).

### 2.4.3 Sociální a jiné výhody

Antipredační a potravní výhody jsou podle většiny autorů základní funkční vysvětlení vzniku MSG. Sociální výhody byly také zaznamenány, ale nejsou tak časté. Vícedruhové skupiny mohou být úspěšnější v obraně společného teritoria. Zvýšením počtu ve skupině se může zvětšit domovský okrsek. V MSG lze praktikovat sociální chování bez sexuální kompetice (Stensland *et al.*, 2003). Sociální afiliativní chování, jako například hra a čištění srsti, není tak časté. Najdeme ho zejména mezi mláďaty nejčastěji delfínů (Frantzis & Herzing, 2002; Quérouil *et al.*, 2008) a primátů (Haugaasen & Peres, 2009).



**Obr. 1.** Schematický přehled výhod a nevýhod pro druhy z vícedruhových skupin. Podle Stensland *et al.* (2003).

#### 2.4.4 Nevýhody

Soužití s jiným druhem přináší i nevýhody. Samotná velikost skupiny může být nevýhodná, protože větší skupina je lépe detekovatelná predátorem, zvláště pokud některý z druhů v asociaci je hlučnější nebo například barevnější (Bshary & Noë, 1997).

Pokud se druhy živí stejnou potravou, může docházet i k potravní kompetici. V asociacích gueréz (*Procolobus tephrosceles*) a kočkodanů černolících (*Cercopithecus ascanius*) byl zaznamenán 19,2%ní překryv potravy. U těchto MSG bylo také pozorováno, že urazily delší trasy než jednodruhové skupiny. Aby druhy snížily potravní kompetici, musely kvůli potravě projít větší část habitatu (Chapman & Chapman, 2000). Tento problém byl úspěšně vyřešen u tamarinů stratifikací v prostoru (Heymann & Buchanan-Smith, 2000). Potravní kompetici u smíšených hejn se úspěšně vyhýbají i insektivorní ptáci, kde každý druh využívá jinou potravní techniku (Kotagama & Goodale, 2004).

## 2.5 **Závěr**

Asociace dvou a více druhů je poměrně častý fenomén. Vícedruhové skupiny vytváří taxony blízce i vzdáleně příbuzné. Asociující druhy mají z vytváření vícedruhových skupin výhody, které převáží nevýhody, jinak by MSG nevznikaly. V případě vícedruhových skupin jsou vztahy mutualistické nebo se jedná o komenzálismus. Nejčastější výhody, které plynou z vytváření asociací s jinými druhy, jsou výhody antipredační a potravní. Největší nevýhodou je zvýšená potravní kompetice, se kterou se ale jednotlivé druhy snaží různými způsoby vyrovnat.

Využití znalostí o vytváření vícedruhových skupin v přírodě může najít uplatnění v praxi. Snahy zoologických zahrad modernizovat a vytvořit atraktivní expozice vedou stále častěji i ke spojování několika druhů, což může představovat značný problém. Pokud je však spojení úspěšné, může být pro zvířata prospěšné. Zvířata mohou být v lepším psychickém stavu, zvýšit aktivitu a sociální spletitost. Jestli spojení skupin bude úspěšné závisí mimo jiné také na znalosti chování daných druhů a na dalších faktorech jako je výběr druhu, velikost ubikace, na metodách spojování, osobnosti jedinců nebo sociální dynamice druhu (Dalton & Buchanan-Smith, 2005). Druhy, které vytváří MSG v přírodě, budou úspěšněji tvořit MSG i v zajetí.

### 3 BEHAVIORÁLNÍ SYNDROMY

#### 3.1 Co jsou to behaviorální syndromy?

Terminologie v této oblasti je značně nesourodá, různí autoři používají různé termíny, jako personalita, temperament, coping styles, behaviorální tendence, strategie, osy, atd. (reviewed in Sih *et al.*, 2004b). Někteří autoři považují pojmy za rovnocenné, jiní mezi nimi vidí rozdíly. V této práci budu převážně používat pojem behaviorální syndrom (Sih *et al.*, 2004a; Sih *et al.*, 2004b).

Mnoho lidí, kteří mají dlouholeté zkušenosti se zvířaty, může potvrdit, že mezi jedinci existují individuální rozdíly v celé škále chování a vlastností; například někteří jedinci jsou v porovnání s jinými agresivnější zatímco jiní mohou být např. aktivnější. Každé zvíře se tedy chová nějakým charakteristickým, předvídatelným způsobem a toto chování je neměnné v různých situacích a stabilní v čase. Existence souboru korelovaných chování napříč situacemi a kontexty, která jsou stabilní mezi jedinci, se označuje jako behaviorální syndrom (Sih *et al.*, 2004a). Kontexty jsou funkční behaviorální kategorie jako potravní chování, péče o mláďata nebo páření a situacemi se myslí soubor podmínek v určitém časovém bodě. S každým behaviorálním syndromem souvisí také behaviorální typ, umístění na pomyslné ose chování, např. jedinci více bázlivi nebo méně bázlivi.

Zpočátku byl výzkum individuálních rozdílů omezen pouze na člověka. Později byly rozdíly v rámci konceptu behaviorálních syndromů či osobnosti studovány u řady zvířat, u ptáků (Drent *et al.*, 2003; Dingemase *et al.*, 2004; Hollander *et al.*, 2008), plazů (Sinn *et al.*, 2008), obojživelníků či ryb (reviewed in Sih *et al.*, 2004a), ze savců jsou nejčastěji studovány například u hlodavců (Boon *et al.*, 2008) a primátů (Clarke *et al.*, 1988; Konečná, 2005) a také u hospodářských a domácích zvířat – skotu, ovcí, prasat, koní, psů (reviewed in Gosling 2001).

#### 3.2 Behaviorální syndromy na mezidruhové úrovni

Behaviorální syndromy lze studovat jednak v rámci druhu, jedinci tedy budou vykazovat jednotlivé behaviorální typy, např. někteří jedinci mohou více exploraovat v prostředí než jiní. Behaviorální syndromy lze studovat i v mezidruhovém měřítku, přičemž behaviorální typy budou vykazovat jednotlivé druhy, tzn. že například jeden druh v porovnání s jiným bude celkově agresivnější (Sih *et al.*, 2004a). Ve studii, která se zabývala 61 druhy papoušků bylo zjištěno, že druhy, které více exploraují, mají

tendence žít v komplexnějších habitatech jako např. okraje pralesů nebo v habitatech s nízkým predaním rizikem, např. na ostrovech (Sih *et al.*, 2004b).

Při porovnávání behaviorálních syndromů různých druhů se studie soustředí na společný znak u obou druhů nebo na přítomnost či nepřítomnost daného znaku u obou druhů. Aby mohlo být provedeno porovnání mezi druhy je důležité, aby pozorovatelé sjednotili termíny, které používají a aby měření daného behaviorálního syndromu bylo mezi studovanými druhy porovnatelné. Porovnání syndromů mezi druhy může z evolučního hlediska objasnit původ chování. Vědci mohou určit, jestli toto chování bylo zděděné od společného předka nebo se vyvinulo jako adaptace (Gosling, 2001).

Rozdíly v mezidruhovém chování zvířat nám mohou pomoci vysvětlit rozdíly v distribuci a diverzitě druhů, např. agresivnější druhy jsou odvážnější, a proto lépe dispergují, v rychlosti speciace, využití nik a habitatů i v tom, jak se druhy vypořádávají se změnami v prostředí a disturbancemi způsobenými lidmi. Některé druhy žijí v narušených habitatech, zatímco jiné kvůli změnám téměř vyhynuly. Pravděpodobnost přežití a vypořádání se se změnou prostředí může být spojená s určitým behaviorálním typem. Například více flexibilní, inovativní a neofilní druhy budou změnám prostředí čelit lépe, tyto behaviorální typy vykazují často invazní druhy (Sih *et al.*, 2004a; Sih *et al.*, 2004b).

### **3.3 Jak studovat behaviorální syndromy**

Tradiční behaviorální ekologové považovali chování jako potenciálně nekonečně tvárné, tzn. všichni jedinci by měli vykazovat optimální chování ve všech kontextech. Koncept behaviorálních syndromů však předpokládá limitovanou plasticitu. Přiznání existence limitované behaviorální plasticity způsobilo změnu v nahlížení na chování a změnu ve způsobu jak chování studovat (Sih *et al.*, 2004a). Behaviorální ekologové studují chování v jednotlivých situacích, zatímco myšlenka behaviorálních syndromů zahrnuje chování jedince v různých situacích a ve stejných nebo různých kontextech. Chování by tedy nemělo být studováno odděleně, jednotlivé vlastnosti by měly být studovány dohromady a ne jako samostatné části. Pomocí konceptu behaviorálních syndromů lze vysvětlit chování, které se v izolovaném kontextu jeví suboptimálně, jako např. nepřiměřená aktivita v přítomnosti predátora (Sih *et al.*, 2004a).

Kvůli behaviorálním korelacím a limitované plasticitě zvířata často musí čelit tzv. trade-off. Např. aktivnější veverky měly větší tendence riskovat, vstupovaly častěji do pastí a na teritoria jiných veverek a tím pádem měly nižší šanci na přežití. Ale aktivnější

veverky měly také zvýšený fitness díky tomu, že častěji přenechávaly své teritorium mládřatům, a ta měla vyšší pravděpodobnost přežít (Boon *et al.*, 2008).

Behaviorální syndromy tedy pracují s individuální variabilitou a snaží se vysvětlit jak je tato variabilita udržována. Procesy zodpovědné za udržení individuální variability nejsou doposud zcela známé. Je možné, že variabilitu udržuje frekvenčně závislá selekce, flukтуаční selekce způsobená environmentální variabilitou nebo rozdílný průběh života (life history) (Dingemanse *et al.*, 2004).

### 3.4 Důsledky behaviorálních syndromů

Personalita má důležité ekologické a evoluční důsledky. Personalita ovlivňuje fitness jedince (Smith & Blumstein, 2008). Dingemanse a spolupracovníci (2004) zjistili, že přežití dospělých sýkor stejně jako přežití mládřat souviselo s typem personality. Aktivnější veverky (*Tamiasciurus hudsonicus*), které více explorovaly a byly agresivnější, s větší pravděpodobností přenechávaly své teritorium mládřatům (Boon *et al.*, 2008). Podobně mládřata agresivnějších samic egernie (*Egernia whitii*) měla větší šanci na přežití. Autoři si to vysvětlují tím, že agresivnější samice zřejmě úspěšněji bránily snůšku před útoky jedinců stejného druhu nebo že agresivní samice měly agresivnější potomky, kteří měli lepší kompetiční schopnosti (Sinn *et al.*, 2008). Smith & Blumstein (2008) zjistili, že obecně odvážnější (bolder) jedinci mají vyšší reprodukční úspěch i když kratší délku života než bojácní (shyer).

Rozdíly v chování mohou také odrážet rozdíly ve fyziologii. Například odpovědi na stresové situace u třech druhů makaků se lišily jednak behaviorálně a jednak hormonálně (Clarke *et al.*, 1988). Důležitým aspektem je také dědičnost personality. Drent *et al.* (2003) pomocí umělé selekce sýkor v laboratorních podmínkách prokázali 54 ±5%ní dědičnost exploračního chování. Tyto výsledky potvrdil i výzkum Dingenmase *et al.* (2004).

### 3.5 Popis základních syndromů

V lidské psychologii bylo definováno 5 základních dimenzí lidské osobnosti: extraverte (extraversion), emocionální stabilita (neuroticism), otevřenost vůči zkušenosti (openness), přívětivost (agreeableness) a svědomitost (conscientiousness) (Sih *et al.*, 2004b).

Gosling (2001) navrhl několik behaviorálních syndromů, které jsou často výsledkem behaviorálních studií zvířat, a které lze do určité míry porovnávat právě



s dimenzemi lidské osobnosti. Sociabilita (sociability) je charakterizována tendencí vyhledávat sociální interakce oproti těm jedincům, kteří jsou soliterní. Můžeme ji měřit např. frekvencí sociálních setkání nebo pomocí afiliativního chování. Agrese (aggression) je tendence napadat ostatní jedince. Bázlivost (fearfulness) je charakterizována vyhýbáním se novým objektům. Aktivita (activity) představuje obecnou úroveň aktivity jedince a dominantnost (dominance) je spojená s chováním souvisejícím se sociální hierarchií a schopností prosadit se v sociálních interakcích.

V mnoha studiích zejména u hlodavců je používáno tzv. shy/bold (plachost/odvaha) kontinuum. Jedinci typu bold mají tendence riskovat, snáze se chytí v pastech a ochotně přistupují k novým předmětům. Zato jedinci typu shy se pastem vyhýbají, nemají tendence riskovat (Sih *et al.*, 2004a). Toto kontinuum je možné považovat za analogii Goslingovy (2001) bázlivosti.

Proactive/reactive kontinuum zahrnuje vlastnosti jako exploraci, bázlivost, agresi a odpovědi na změny v prostředí. Proaktivní jedinci lépe zvládají a kontrolují své prostředí, rychleji a snadněji explorigují, snadněji vytváří rutiny a oproti reaktivním jsou agresivnější a odvážnější. Reaktivní zvířata jsou pasivnější, ale vedou si lépe ve variabilnějším prostředí. Proaktivní jedinci mohou vykompetovat reaktivní v relativně stabilních prostředích, zatímco přizpůsobování změnám v prostředí jim trvá déle (reviewed in Sih *et al.*, 2004a; Sih *et al.*, 2004b).

Při výzkumu explorigace u sýkorek se často používá kontinuum fast/slow (Hollander *et al.*, 2008). Fast jedinci jsou agresivní, odvážní, snadněji vytváří rutinu, zatímco slow jedinci jsou neagresivní, plašší a snadno se přizpůsobí změnám prostředí (Dingemans *et al.*, 2004). Do jisté míry je toto kontinuum analogické k shy/bold kontinuu zmíněnému výše.

### **3.6 Metody studia personality**

Hodnocení vlastností (trait ratings) a záznam prvků chování (behavioral codings) jsou dva základní přístupy jak studovat personalitu (Gosling, 2001). Při výzkumu behaviorálních syndromů u zvířat se používá převážně metoda záznamu prvků chování. Tento přístup je založen na klasickém etologickém pozorování. Pozorovatel zaznamenává prvky chování definované na základě etogramu, které jsou zvoleny buď specificky pro studovaný syndrom nebo zahrnují široké spektrum chování. Pomocí této metody lze studovat rozdíly reakcí zvířat v různých behaviorálních testech i v

přirozených situacích. Výhodami a nevýhodami metod se zabývali např. Mehta a Gosling (2008) nebo Konečná (2002).

V rámci této práce je navržen etogram (viz. Příloha 2) pro navazující magisterskou práci, ve které pomocí metody záznamů prvků chování budou studovány rozdíly v chování u drápkatých opiček (*Callitrichinae*).

### **3.7 Závěr**

Poznatky získané na základě zkoumání behaviorálních syndromů zvířat na mezidruhové a individuální úrovni mohou mít nezanedbatelný evoluční a ekologický význam. Mohou nám pomoci vysvětlit rozdíly v distribuci a diverzitě druhů a rozdíly ve využití habitatů jednotlivými druhy. Mohou být také užitečné v chovu druhů a vytváření vícedruhových skupin v zajetí. Poznatky o rozdílech v chování na individuální úrovni ukazují, že individuální behaviorální strategie má podstatné důsledky pro fitness jedince a mohou se uplatňovat i v praxi např. při zapojování nových zvířat do skupiny v zajetí.

Tato práce se zabývá rozdíly v chování v rámci behaviorálních syndromů na mezidruhové úrovni u drápkatých opiček, které vytvářejí vícedruhové skupiny. Behaviorální syndromy nám mohou pomoci objasnit různé tendence druhů vytvářet vícedruhové skupiny.

## 4 CHARAKTERISTIKA VYBRANÝCH DRUHŮ TAMARÍNŮ A KALIMIKA

### 4.1 Úvod

V této kapitole bych ráda ve stručnosti shrnula základní ekologické a sociální charakteristiky vybraných zástupců druhů drápkatých opiček. Hlavní pozornost je v této práci věnována rozdílům v chování mezi jednotlivými druhy. Ty však nelze jednoznačně zhodnotit a porovnat bez znalosti ekologie a sociálního uspořádání jednotlivých druhů. Řada těchto základních charakteristik může být důvodem popsaných behaviorálních rozdílů v chování a je pro tuto práci podstatné je brát v úvahu. Obývání různých typů habitatů, využívání jiných zdrojů potravy i život v rozdílném sociálním uspořádání klade na daný druh jiné selekční tlaky týkající se jeho chování. Pro přehled je většina důležitých charakteristik shrnuta v tabulkách, jednotlivé části textu tyto údaje komentují a rozšiřují.

### 4.2 Základní informace o podčeledi Callitrichinae

Drápkaté opičky (Callitrichinae) se taxonomicky řadí do skupiny malpovitých (Cebidae), společně s malpami a kotuly. Do skupiny Callitrichinae spadá několik rodů: tamaríni (*Saguinus*), kosmani (*Callithrix*, *Mico*, *Callibella*), největší zástupci drápkatých opic lvíčci (*Leontopithecus*) i nejmenší novosvětská opice kosman zakrslý (*Cebuella*) a kalimiko (*Callimico*), který je považován za sesterský taxon všech drápkatých opiček (Porter & Christen, 2002).

Tito arboreální primáti jsou velikostně malého vzrůstu a na prstech mají místo nehtů drápky, kromě palců zadních končetin, což jim umožňuje dobře šplhat po stromech. Drápkaté opičky jsou obecně frugivoři-insektivoři (Digby *et al.*, 2007). Jejich reprodukční systém je flexibilní od monogamie přes polyandrii, polygynii k polygynandrii (Rylands, 1996). Průměrná velikost skupiny je cca 6 jedinců, tvoří ji více dospělých samců i samic, příbuzní i nepříbuzní jedinci. Ve skupině se zpravidla rozmnožuje pouze jedna samice. Samice rodí většinou dvojčata, o která se starají všichni členové skupiny, přičemž nejčastěji je nosí samci.

### 4.3 Vybrané druhy tamarínů a oblasti výskytu

Tato práce se zabývá několika vybranými druhy tamarínů a kalimikem (viz Tab.2). Vybrány byly druhy, které vytvářejí mezidruhové asociace a druhy, které žijí na

stejném území jako druhy předešlé, ale mezidruhové asociace netvoří. Přihlédnuto bylo také k množství dostupných informací a dostupnosti jednotlivých druhů v zajetí.

Tamaríni se vyskytují zejména v Amazonském pralesi Jižní Ameriky. Některé druhy jako tamarín pinčí a tamarín žltoruký se mohou vyskytovat i mimo oblasti Amazonského pralesa. Vícedruhové skupiny tamarínů a kalimika se vyskytují zejména v západní části Amazonie, viz mapa (Obr. 2, Příloha 3).

**Tab.2.** Vybrané druhy tamarínů relevantní pro tuto práci.

Latinský název	Český název	Vícedruhové skupiny
<i>Saguinus fuscicollis</i>	Tamarín sedlový	Ano
<i>Saguinus imperator</i>	Tamarín vousatý	Ano
<i>Saguinus labiatus</i>	Tamarín bělohubý	Ano
<i>Saguinus midas</i>	Tamarín žltoruký	Ne
<i>Saguinus mystax</i>	Tamarín bělovousý	Ano
<i>Saguinus nigricollis</i>	Tamarín tmavohřbetý	Ne
<i>Saguinus oedipus</i>	Tamarín pinčí	Ne
<i>Saguinus tripartitus</i>	Tamarín zlatohřbetý	Ne
<i>Callimico goeldii</i>	Kalimiko	Ano

**4.4 Habitaty** Tamaríny najdeme v celé škále habitatů, od okrajových pobřežních pralesů, sekundárních a sukcesních pralesů (Rylands, 1996) po primární prales s hustým podrostem (Buchanan-Smith *et al.*, 2000). Kalimiko je vysoce kryptický druh, který preferuje hustší a zapojenější habitaty (Porter *et al.*, 2007) nebo bambusové porosty (Porter, 2006). Využití habitatů tamarínů a kalimika závisí na dostupnosti potravy, srážkách a oblasti výskytu. Kalimiko využívá bambusové porosty a sekundární pralesy zejména kvůli výskytu hub a exudátů a v primárním pralesi se pohybuje zejména při konzumaci ovoce (Porter *et al.*, 2007).

#### 4.5 Velikost teritoria

Jednotlivé velikosti teritorií pro sledované druhy jsou uvedené v tabulce (Tab. 3, Příloha 4). Velikost teritoria tamarínů je dosti variabilní, ale oproti teritoriu kalimika mnohem menší. Teritorium kalimika může být až 6x až 8x větší než teritorium tamarínů, záleží na druhu, se kterým se porovnává (Porter, 2001). Obecně kalimiko navzdory velkému domovskému okrsku urazí denně relativně krátké vzdálenosti, Porter a spolupracovníci (2007) udávají 925 m, i když někteří autoři udávají vzdálenost větší (Digby *et al.*, 2007). Velikost i využívání teritoria závisí na sezóně a dostupnosti potravních zdrojů (Porter *et al.*, 2007). U tamarínů často dochází k překryvu teritorií.

Tamaríni a kalimiko při teritoriálních setkáních brání potravní stromy a zřejmě i teritorium před sousedními skupinami. Další funkcí teritoriálních setkání je zřejmě možnost ohodnotit reprodukční příležitosti v sousedních skupinách (Digby *et al.*, 2007).

#### 4.6 Velikost a uspořádání skupiny

Skupina se skládá nejčastěji z rozmnožujícího se páru, různě starých mlád'at a příbuzných i nepříbuzných jedinců obou pohlaví. Ze skupin dispergují obě pohlaví, přičemž samci mají větší pravděpodobnost, že založí novou skupinu a celkově větší pravděpodobnost vstupu do nové skupiny. Samice, pokud se oddělí od rodné skupiny, putují soliterně a mohou založit novou skupinu a nebo čekají až se uvolní rozmnožovací pozice v některé již existující skupině (Digby *et al.*, 2007). Samice tamarína pinčího jsou relativně tolerantní vůči novým samicím ve skupině, ale snaží se si udržet svou reprodukční pozici (Savage *et al.*, 1996). Skupiny tamarínů jsou poměrně kohezní, všichni členové se podílí na obraně potravních zdrojů a teritoria a na nošení mlád'at. Ve skupině mají dominantní postavení rozmnožující se jedinci.

Velikosti skupin jednotlivých druhů jsou uvedeny v tabulce (Tab. 3, Příloha 4).

#### 4.7 Reprodukce

Reprodukční systém je flexibilní od monogamie přes polyandrii, polygynii k polygynandrii (viz Tab.3, Příloha 4) (Rylands, 1996). Drápkaté opičky dosahují poměrně rychle pohlavní dospělosti. U samic může dojít k ovulaci a následnému početí již ve věku 12-15 měsíců. Samci produkují spermie ve 13-18 měsících, ale zplodit potomka můžou v 15-25 měsících. Drápkaté opičky nevykazují žádné vnější známky ovulace (Digby *et al.*, 2007). Tamaríni mají jeden vrh za rok, rodí většinou dvojčata, méně často jedno mládě nebo trojčata (Soini, 1987), zatímco kalimiko má 2 vrhy za rok. Savage *et al.* (1996) zaznamenali u tamarína pinčího pouze 1 vrh do roka. Délky březosti jsou uvedené v tabulce (viz Tab.3, Příloha 4).

Zatímco některé samice mají vysoký reprodukční potenciál, jiné mají omezené příležitosti. Ve skupině tamarínů a kalimika se rozmnožuje v typickém případě jen jedna samice (Digby *et al.*, 2007). Z občasně přítomnosti dvou stejně starých mlád'at ve skupinách kalimika, lze usuzovat na více současně se rozmnožujících samic (Porter & Christen, 2002). Samice tamarínů a kalimika si udržují svůj reprodukční status pomocí fyziologické a behaviorální suprese ovulace ostatních samic.

#### 4.7.1 Péče o potomstvo

Kooperativní péče o potomstvo je jedním z charakteristických rysů drápkatých opiček. O mládřata se starají všichni členové skupiny, dospělí samci, odrostlá mládřata i nepříbuzní členové skupiny. U některých druhů (*S. oedipus*, *S. fuscicollis*) se samci starají o mládřata více než samice. Tamaríni a kalimiko nosí svá mládřata přibližně 3 měsíce a do 1 roku jsou mládřata závislá na příjmu potravy od ostatních členů skupiny. U kalimika se první 3 týdny po narození o mládě stará výhradně samice. U tamarínů jsou do péče o potomka zahrnuti všichni členové skupiny již od narození mláděte (Digby *et al.*, 2007).

### 4.8 **Potrava**

#### 4.8.1 Ovoce a nektar

Základ potravy tamarínů a kalimika tvoří ovoce. Ovoce je však sezónní zdroj potravy hojný v období dešťů (Porter *et al.*, 2007). V období sucha se musí tamaríni a kalimiko živit alternativními zdroji potravy. Potravní spektrum je široké, například tamarín sedlový konzumuje ovoce až z 60ti druhů stromů (Soini, 1987). Skupina tamarínů obvykle využívá potravní zdroj jako kohezní jednotka se všemi nebo většinou členů na stejném potravním místě ve stejný čas (Garber, 1993). Ve vícedruhových skupinách dochází k poměrně velkému překryvu konzumované potravy. Sedmdesát čtyři procent ze 166ti stromů, které využíval tamarín bělovousý, využíval také tamarín sedlový (Garber, 1988). Potravní překryv ve vícedruhových skupinách je větší mezi tamaríny než mezi tamaríny a kalimikem (Rehg, 2006).

Tamaríni také konzumují květní nektar, který je sice výživný, ale dostupný jen v malých množstvích (Digby *et al.*, 2007). Kalimiko nektar jako zdroj potravy nevyužívá (Porter *et al.*, 2009).

#### 4.8.2 Rostlinné exudáty

Tamaríni a kalimiko jsou oportunističtí gumivoři, kteří využívají exudáty jako náhradní zdroj potravy. Oproti kosmanům (rody *Callithrix*, *Mico* a *Cebuella*), kteří se na exudáty specializují, nemají tak efektivní specializace, které by jim umožnily získávat a trávit tento typ potravy ve větší míře (Digby *et al.*, 2007). Tamaríni a kalimiko proto mají alternativní strategie trávení exudátů. Konzumují exudáty zejména odpoledne, což umožňuje delší retenci a delší čas na mikrobiální fermentaci (Heymann

& Smith, 1999). Exudáty jsou pro ně obtížně dostupné a navíc obsahují složité těžko stravitelné sacharidy (Porter *et al.*, 2009).

Mezi exudáty, kterými se živí tamaríni a kalimiko, patří míza, pryskyřice a latexy z chůdových kořenů, kmenů nebo lusků. Tamaríni často využívají díry vyhloubené kosmany. Jiné zdroje exudátů jsou většinou ale vzácné, např. nalomené větve nebo díry způsobené hmyzem (Digby *et al.*, 2007). Kalimiko nejčastěji využívá exudáty z relativně velkých kožovitých lusků *Parkia velutina*, které spadly ze stromů. Sacharidy lusků nejsou tak složité. Porter a spolupracovníci (2009) se domnívají, že adaptace, které kalimikovi umožňují trávit houby, možná umožňují lépe trávit i exudáty.

#### 4.8.3 Houby

Nejběžnějším zdrojem potravy kalimika jsou houby (průměrně 39 % jídelníčku), které kalimiko využívá zejména v období sucha (Porter *et al.*, 2001; Porter *et al.*, 2007). Houby jsou variabilní zdroj potravy, vyskytují se jen na určitých substrátech a jsou velmi nepravidelně rozmístěné. Kalimiko využívá zejména 2 typy hub: *Ascopolyporus*, který roste na bambusech a boltcovitku (*Auricularia*), která se vyskytuje na rozkládajících se kmenech a větvích. Konzumace hub vyžaduje adaptace trávení jako prodloužené zadní střevo a pravděpodobně delší retence, aby byl dostatečný čas na mikrobiální fermentaci (Porter *et al.*, 2009).

#### 4.8.4 Živočišná potrava

Tamaríni se liší ve vyhledávání živočišné kořisti. Zatímco tamarín sedlový a tamarín zlatohřbetý vyhledávají kořist manipulativně v uzavřených mikrohabitátech, prohledávají štěrbinu v kůře nebo listový opad, ostatní druhy tamarínů hledají kořist v otevřených mikrohabitátech pomocí zraku (Heymann, 2000). Tamaríni a kalimiko konzumují bezobratlou kořist konstantně v průběhu celého roku. Tamaríni chytají zejména velké bezobratlé jako pavouky, šváby, rovnokřídlý hmyz, motýly nebo larvy (Smith, 2000; Soini, 1987). Pokud porovnááme zastoupení bezobratlých v potravě, tamarín sedlový konzumuje více bezobratlé kořisti (47,7 %) než tamarín bělovousý (40,4 %) (Garber, 1993). Kalimiko se živí bezobratlými méně než tamaríni (14 %) (Porter *et al.*, 2007; Porter *et al.*, 2009).

Tamaríni loví občas také malé obratlovce. Tamarín bělovousý preferuje žáby, které přes den odpočívají na stromech, zatímco tamarín sedlový dává přednost plazům z čeledi leguánovitých, tejoyvitých, scinkovitých nebo anolisům. Mezi oblíbené zdroje

potravy patří také ptačí mláďata. Obratlovci tvoří jen malé procento z celkové potravy, 0,1 % u tamarína bělovousého a 1 % u tamarína sedlového (Heymann *et al.*, 2000).

#### **4.9 Závěr**

Rozdíly v chování u druhů, které (ne)vytváří vícedruhové skupiny mohou být také způsobeny rozdíly v ekologii druhů. Proto je důležité tyto aspekty zohlednit.

Tamarín zlatohřbetý a tamarín tmavohřbetý se mohou vyskytovat sympatricky s tamarínem sedlovým a přesto nevytváří vícedruhové skupiny. Jedním z důvodů může být ekologická podobnost ve stratifikaci a vyhledávání potravy obou druhů s tamarínem sedlovým (Heymann, 2000) a navíc i podobnost ve velikosti těla. Heymann (1997) vypočítal, že druhy, které vytváří vícedruhové skupiny se liší velikostí těla v 8-17%, zatímco tamaríni, kteří netvoří vícedruhové skupiny, přestože k tomu mají příležitost se liší pouze v 1-4%.

Tamarín pinčí a žltoruký mezidruhové asociace netvoří, ale ani se nevyskytují sympatricky s tamarínem sedlovým. Tyto druhy byly vybrány pro porovnání na základě dostupnosti v zajetí.



## 5 VÍCEDRUHOVÉ SKUPINY PODČELEDI CALLITRICHINAE

### 5.1 Charakteristika vícedruhových skupin tamarinů rodu *Saguinus*

Tamarin sedlový (*Saguinus fuscicollis*) vytváří vícedruhové skupiny v oblastech, ve kterých se vyskytuje sympatricky s tamarinem bělovousým (*Saguinus mystax*), tamarinem bělohubým (*Saguinus labiatus*) nebo tamarinem vousatým (*Saguinus imperator*). Tyto skupiny jsou jedny z nejstabilnějších vícedruhových skupin vůbec a mohou trvat až několik let. Nejedná se tedy o asociace, které by vznikly náhodou, ale druhy se navzájem aktivně vyhledávají a iniciují vytvoření smíšené skupiny a udržují ji (Bicca-Marques & Garber, 2003). Druhy ve vícedruhových skupinách spolu tráví hodně času, využívají společný domovský okrsek, společně se pohybují a jejich aktivita a činnosti jsou koordinované (Norconk, 1990).

### 5.2 Složení vícedruhových skupiny

Nejčastěji tvoří vícedruhové skupiny 2 druhy - tamarin sedlový v kombinaci buď s tamarinem bělovousým (Garber, 1988; Garber, 1993; Peres, 1992; Smith *et al.*, 2003; Smith *et al.*, 2005), tamarinem bělohubým (Pook & Pook, 1982) nebo tamarinem vousatým (Bicca-Marques & Garber, 2003). Časté jsou také skupiny třídruhové, které vytváří tamarin sedlový s tamarinem bělohubým a kalimikem (*Callimico goeldii*) (Garber & Leigh, 2001; Pook & Pook, 1982; Porter & Garber, 2007; Rehg, 2006). Detailnější seznam druhů a poddruhů je uvedený v tabulce (Tab.4). Toto jsou nejčastější mezidruhové asociace, kterými se budu v této práci zabývat.

Běžné jsou i asociace tamarinů s jinými druhy primátů. Nejedná se o vytváření stabilních vícedruhových skupin, ale o náhodné asociace, jako v případě tamarína sedlového a kosmana zakrslého (*Cebuella pygmaea*) (Buchanan-Smith *et al.*, 2000). Tamarin sedlový často navštěvuje stromy, jejichž kůru narušil kosman svými specializovanými řezáky a příležitostně se živí pryskyřicí. Pook & Pook (1982) pozorovali příležitostné potravní asociace titiho rezavého (*Callicebus moloch*) s tamarinem bělohubým a tamarinem sedlovým. Poměrně vzácně byl pozorován v blízkosti tamarína sedlového a tamarína bělohubého také chvostan (*Pithecia irrorata*) (Buchanan-Smith *et al.*, 2000). Buchanan-Smith *et al.* (2000) a Buchanan-Smith (1999) zaznamenali asociaci tamarína sedlového a tamarína vousatého s titim hnědým (*Callicebus brunneus*). Autoři studie tvrdí, že tato asociace nebyla náhodná, ale z diskuze není zjevné, jaké by z toho uvedené druhy měly výhody. Pook & Pook (1982)

zaznamenali asociaci jednoho nebo dvou jedinců chvostana kosmatého (*Pithecia monachus*) se smíšenou skupinou tamarínů (ve dvou případech ze šesti byl přítomen i kalimiko). Tyto asociace byly méně časté, ale autorům se jevily jako nenáhodné. Chvostan zůstával v blízkosti tamarínů až po dobu 3 hodin, kdy zkoordinoval svou aktivitu s aktivitou skupiny. Pohyboval se však ve vyšších patrech pralesa než tamaríni (20-30 m).

Některým druhům primátů se skupiny tamarínů vyhýbají. Jakmile skupina tamarína sedlového a tamarína bělohubého zaregistrovala malpu hnědou (*Cebus apella*) zareagovala výstražnou vokalizací, změnila směr a raději se jí vyhnula (Pook & Pook, 1982). Možným vysvětlením je, že se malpa může příležitostně živit drobnými obratlovci.

**Tab.4.** Složení vícedruhových skupin.

<b>Pozorované vícedruhové skupiny</b>	<b>Reference</b>
<i>Saguinus fuscicollis avilapiresi</i> + <i>Saguinus mystax pileatus</i>	Peres, 1993 Peres, 1992
<i>Saguinus fuscicollis nigrifrons</i> + <i>Saguinus mystax mystax</i>	Norconk, 1990 Heymann, 1990
<i>Saguinus fuscicollis fuscicollis</i> + <i>Saguinus mystax</i>	Heymann & Buchanan-Smith, 2000
<i>Saguinus fuscicollis weddelli</i> + <i>Saguinus labiatus labiatus</i>	Buchanan-Smith, 1991
<i>Saguinus fuscicollis weddelli</i> + <i>Saguinus imperator imperator</i>	Bicca-Marques & Garber, 2003
<i>Saguinus fuscicollis weddelli</i> + <i>Saguinus imperator subgrisescens</i>	Heymann & Buchanan-Smith, 2000
<i>Saguinus fuscicollis melanoleucus</i> + <i>Saguinus imperator subgrisescens</i>	Heymann & Buchanan-Smith, 2000
<i>Saguinus fuscicollis weddelli</i> + <i>Saguinus labiatus labiatus</i> + <i>Callimico goeldii</i>	Garber & Leigh, 2001

### 5.3 Frekvence a stabilita vícedruhových skupin

Skupina daného druhu tamarínů obvykle tvoří vícedruhové skupiny pouze s jednou další skupinou tamarínů, se kterou poté sdílí společný domovský okrsek.

Situace je jiná u kalimika, který neasociuje pouze s jednou skupinou tamarínů, ale vystřídá jich během dne i několik. Tento rozdíl je daný několikanásobně větším domovským okrskem kalimika. Porter (2001) zaznamenala asociace kalimika až s osmi skupinami tamarínů, jejichž domovské okrsky se nacházely uvnitř nebo alespoň zčásti v jeho domovském okrsku. Z tamarínů tvoří výjimku tamarín vousatý, který také může vystřídat více skupin tamarína sedlového za týden (Buchanan-Smith, 1999).

Jednotlivé druhy mají odlišné tendence vytvářet asociace z hlediska frekvence a jejich stability. Nejpermanentnější skupiny vytváří tamarín bělovousý a tamarín sedlový, naopak nejmenší stupeň asociace je mezi tamarínem vousatým a tamarínem sedlovým. Asociace tamarína bělohubého a tamarína sedlového jsou uprostřed (Buchanan-Smith, 1999). Tento rozdíl souvisí zřejmě s rozdílem v separaci nik.

Druhy, které vytváří vícedruhové skupiny spolu tráví přes den různé množství času. Nejméně času spolu tráví tamarín vousatý a tamarín sedlový – jen 19 % času (Heymann & Buchanan-Smith, 2000), naopak nejvíce času – až 93,2 % času spolu tráví tamarín sedlový a tamarín bělovousý (Smith *et al.*, 2005). Detailnější přehled času stráveného v asociaci a vzdálenost, kterou určili autoři jako definici vícedruhové skupiny jsou v tabulce (Tab.5).

Existence vícedruhové skupiny může být ovlivněna řadou faktorů. Na čas strávený v asociaci má významný vliv denní doba, aktivita druhů nebo teritoriální setkání se sousedními vícedruhovými skupinami. Dalšími významnými aspekty je populační hustota druhů, distribuce zdrojů, ekologie nebo demografické faktory (Rehg, 2006). Vliv sezonality na frekvenci vícedruhových skupin je sporný (Porter, 2001; Porter & Garber, 2007; Regh, 2006).

### 5.3.1 Denní doba

Skupina tráví v asociaci nejméně času na začátku a na konci dne. Smith *et al.* (2005) pozoroval čas strávený v asociaci u tamarína bělovousého a tamarína sedlového. Hodnoty přibližně do 08:00 hod byly nízké, poté stouply a zůstaly stabilní až do 15:00 hod, kdy se tamaríni odebrali na svá spací místa. Podle Heymanna (1990) strávil tamarín bělovousý v asociaci s tamarínem sedlovým 82% času své aktivity. Před 06:00 hod trávily druhy v asociaci 45 % času, ale v jakoukoli jinou denní dobu strávily spolu více než 65 % času. Čas strávený v asociaci byl signifikantně vyšší v druhé polovině denní aktivity tamarínů, tj. po 11:00 hod a maxima dosáhl mezi 14:00 a 15:00, kdy autoři pozorovali druhy v asociaci téměř v 99% pozorování. Pook & Pook (1982)

zaznamenali maximum asociace u tamarína bělohubého a tamarína sedlového mezi 07:00 a 11:00 hod a pak znovu odpoledne mezi 13:00 a 14:00 hod.

### 5.3.2 Teritoriální setkání se sousedními smíšenými skupinami

Heymann (1990) zdokumentoval odlišný stupeň asociace u tamarína sedlového a tamarína bělovousého mezi jednotlivými dny. Zdrojem této variability jsou teritoriální setkání se sousedními skupinami. Ve dnech, kdy se vícedruhové skupiny tamarínů potkávaly se sousedními skupinami, strávily v asociaci méně času (75 % dne) než když k setkání nedošlo (93 %).

### 5.3.3 Sezonalita

Porter (2001) našla významný vliv sezonality na asociace tamarína sedlového, tamarína bělohubého a kalimika s maximem v období dešťů (89%, únor) a poklesem v období sucha (13 %, červenec). Frekvence asociace je podle autorky nejlépe předpověditelná dostupností a množstvím ovoce. Rehg (2006) také našel podobný trend u trispecifických asociací. Během období sucha se druhy soustředí na alternativní zdroje a proto spolu netráví tolik času.

Porter & Garber (2007) u trispecifických asociací tamarína sedlového, tamarína bělohubého a kalimika naopak nepozorovali žádné velké sezónní rozdíly ve frekvencích asociace. Během období dešťů autoři zaznamenali asociace v 80% pozorování a během období sucha v 82% pozorování. Smith *et al.* (2005) u smíšených skupin tamarína sedlového a tamarína bělovousého také nenašli žádnou sezónní variabilitu v čase stráveném v asociaci. Možným vysvětlením odlišných výsledků na různých lokalitách by mohly být rozdíly v lokálním prostředí a úživnosti habitatu.

### 5.3.4 Velikost skupiny

Smith a spolupracovníci (2005) zjistili, že stupeň asociace tamarína bělovousého a tamarína sedlového může být ovlivňován velikostí skupiny. Větší skupina strávila méně času v asociaci. Jelikož jednotlivé heterospecifické páry byly ve větší vícedruhové skupině vzdálené dále od sebe než v menší skupině, autoři vysvětlují, že tato variabilita může být spojená s větší kompeticí o zdroje ve větší skupině.

**Tab. 5.** Čas strávený v asociaci u vícedruhových skupin.

<b>Druhy</b>	<b>Čas strávený v asociaci</b>	<b>Vzdálenost [m]</b>	<b>Reference</b>
<i>Saguinus fuscicollis</i>	72 %	20	Garber, 1988
+	82 %	20	Heymann, 1990
<i>Saguinus mystax</i>	93,2 %	50	Smith <i>et al.</i> , 2005
	89 %	50	Smith <i>et al.</i> , 2005
	83 %	50	Heymann & Buchanan-Smith, 2000
<i>Saguinus fuscicollis</i>	50 %	-	Pook & Pook, 1982
+	83 %	50	Heymann & Buchanan-Smith, 2000
<i>Saguinus labiatus</i>			
<i>Saguinus fuscicollis</i>	19 %	25	Heymann & Buchanan-Smith, 2000
+			
<i>Saguinus imperator</i>			
<i>Saguinus fuscicollis</i>	53 %	15	Porter, 2001
+	61 %	25	Rehg, 2006
<i>Saguinus labiatus</i> +	81 %	25	Porter & Garber, 2007
<i>Callimico goeldii</i>			

#### 5.4 Iniciace asociace

Skupiny se často vytváří brzo ráno hned po tom, co druhy sestoupí ze stromů, na kterých tráví noc. Mechanismem, kterým druhy iniciují vytvoření vícedruhové skupiny, je kontaktní volání (long calls). Kontaktní volání (long calls) je druhově specifická vokalizace o frekvencích 6-10 kHz (Windfelder, 2001). Na kontaktní volání odpovídají všechny druhy, které jsou v asociaci zapojené, což potvrdily playbackové experimenty (Windfelder, 2001). Tamaríni navíc rozlišují mezi voláním jedinců vlastního druhu a druhu asociujícího. Kontaktní volání slouží k lokalizaci asociujících druhů, následnému sestavení vícedruhové skupiny a díky tomu koordinaci aktivit ve skupině. Spojení druhů ve vícedruhovou skupinu je obvykle rychlé, Heymann (1990) pozoroval vytvoření asociace tamarína bělovousého a tamarína sedlového během 20ti minut.

Ve tříduhových skupinách nejčastěji inicioval asociaci kalimiko (66 % případů) (Porter, 2001), ve skupině tamarína bělovousého a tamarína sedlového byl iniciátorem ve většině případů tamarín bělovousý (Norconk, 1990).

Vokalizace nemusí být jediný mechanismus, který slouží k vytvoření asociace. Heymann (1990) v několika případech nezaznamenal vokalizaci vůbec. Autor tvrdí, že vokalizace slouží k vytvoření skupiny, když jsou spací místa jednotlivých druhů od sebe vzdálená. Pokud druhy spí na stejném stromě nebo v blízkosti, je asociace ustavena zřejmě vizuálně nebo pomocí nízkofrekvenčního kontaktního volání (low pitched contact calls) a je ustavena rychleji.

## **5.5 Stabilita a udržování asociace**

Udržování a stabilita smíšené skupiny záleží na aktivní účasti obou druhů. Když se druhy oddělí, tak udržují kontakt pomocí vokalizace (Garber, 1988). Vokalizace (long calls) obecně slouží také ke koordinaci aktivit druhů (Norconk, 1990) a je častá i po teritoriálních setkáních (Heymann, 1990; Windfelder, 2001).

Z celkového počtu vokalizací, které zaznamenali Pook & Pook (1982), se většina odehrála ráno do 10:00 hod. Ze 163 vokalizací tamarína sedlového, 26 % začalo před 07:00 hod a 69 % začalo před 10:00 hod a ze 149 vokalizací tamarína bělohubého začlo 76 % před 10:00 hod. Když už se skupina spojila, tak frekvence vokalizace poklesla, ale nikdy neustala zcela. Většina vokalizace byla vyměněna mezi tamarínem sedlovým a tamarínem bělohubým. Načasování jednotlivých volání naznačovalo, že zvířata vokalizovala v přímé odpovědi na volání druhé skupiny. Kalimiko byl co se týká vokalizace o poznání méně aktivnější než tamaríni, autoři zaznamenali jen 27 vokalizací.

## **5.6 Teritorialita**

### **5.6.1 Velikost a využití domovského okrsku, obrana teritoria**

Smíšené skupiny sdílejí společné teritorium, které také společně obhajují před sousedními vícedruhovými skupinami. Smíšené skupiny by mohly být úspěšnější v obraně teritoria proti jednodruhovým skupinám. V literatuře jsem bohužel žádné takové informace nenalezla.

U smíšené skupiny tamarína bělovousého a tamarína sedlového se 23% domovského okrsku překrývalo se 7 sousedními smíšenými skupinami (Garber, 1988). Meziskupinová setkání jsou charakterizována ostražitostí, vokalizací, honičkami a

fyzickými boji. Aktivně se účastní samci i samice. Agresivní chování se však vyskytuje jen mezi jedinci stejného druhu a pohlaví. Konflikty ve studované oblasti, byly častější v blízkosti nejvíce využívaných potravních míst.

Peres (1992) pozoroval smíšenou skupinu tamarína bělovousého a tamarína sedlového, která využívala stejný domovský okrsek a obhajovala společné zdroje a potvrdil, že interakce se sousedními tlupami ovlivňují potravní úspěch tamarinů, prostor ve kterém se pohybují, pohyb a časový rozvrh aktivit. Navíc zjistil, že čas a energie, kterou investoval tamarin bělovousý do potyček se sousední skupinou na hranicích, byla značně větší než energie, kterou investoval tamarin sedlový. Tamarin sedlový má tedy výhodu z vytváření asociací s tamarínem bělovousým

U kalimika aktivní obrana domovského okrsku nebyla nikdy pozorována. Ve většině případů je domovský okrsek kalimika několikanásobně větší než teritorium tamarinů. Ve studii Porter (2001) obsahoval domovský okrsek kalimika o velikosti 150 ha 6 kompletních domovských okrsků a 2 části okrsků tamarinů.

#### 5.6.2 Typy habitatů

Porter (2001) porovnávala jak se liší typy habitů, ve kterých se vyskytuje kalimiko, když je součástí vícedruhové skupiny a když je mimo asociaci a jaký vliv má na výběr habitatu sezonalita. Zjistila, že pokud kalimiko není součástí smíšené skupiny, obývá častěji záplavové okrajové oblasti a častěji v období sucha, kdy je mykofágie nejvyšší (12 % sám, 3 % v asociaci) než v období dešťů (5 % sám, 0 % v asociaci). Naopak v období dešťů a v asociaci (v asociaci 8%, sám 0%) se pohybuje častěji v primárním pralese s otevřenějším patrem podrostu než v období sucha (2% v asociaci, sám 0 %). Kalimiko mimo asociaci využíval bambusové pralesy častěji (16 %) než v asociaci (3 %) a primární pralesy s hustým podrostem častěji v asociaci (88 %) než mimo asociaci (67 %). Užití těchto dvou habitatů nebylo ovlivněno sezónou. V literatuře jsem nenašla zmínku o tom, že by tamarini využívali jako habitat bambusové porosty. Je tedy možné, že souvislost mezi rozdílným využíváním tohoto habitatu a mezidruhovými asociacemi je dána skutečností, že se tamarini v těchto habitatech nevyskytují.

### 5.7 **Řešení kompetice**

Jak je vůbec možné, že vícedruhové skupiny drápkatých opiček fungují? A jakým způsobem druhy čelí kompetici? Aby mohly druhy asociovat, musí být do určité míry

ekologicky podobné, ale ne absolutně. Asociaci tamarínů umožňují rozdíly ve vertikální stratifikaci, preferenci odlišných substrátů, rozdíly ve způsobu pohybu a morfologii končetin, technikách vyhledávání kořisti, ve využití alternativních zdrojů v období nedostatku ovoce a rozdílné velikosti těla.

### 5.7.1 Vertikální stratifikace

Ačkoli se smíšená skupina pohybuje společně, tak každý druh se pohybuje jinak, v jiných výškách, preferuje jiné typy substrátů a jiné způsoby lokomoce. Rozdílné výšky, ve kterých se pohybují chvostani (*Pithecia*) a titiové (*Callicebus*), jim zřejmě umožňují krátkodobé asociace s tamaríny (Buchanan-Smith *et al.*, 2000). Vertikální stratifikace následuje stejný vzorec jako stupně asociace – největší je mezi tamarínem bělovousým a tamarínem sedlovým, střední mezi tamarínem sedlovým a tamarínem bělohubým a nejmenší mezi tamarínem sedlovým a tamarínem vousatým (Buchanan-Smith, 1999; Heymann & Buchanan-Smith, 2000; Norconk, 1990). Vertikální stratifikace tedy souvisí se stabilitou asociace. Nejstabilnější jsou ty asociace, ve kterých je stratifikace větší.

Vertikální stratifikací se zabýval ve své studii Buchanan-Smith (1999). Tamarín sedlový se pohybuje ve vícedruhových skupinách ve výškách průměrně  $7,7 \pm 4,3$  m, což je signifikantně níž než tamarín bělohubý  $12,3 \pm 4,5$  m. Rozdíl mezi tamarínem vousatým ( $9,6 \pm 5,5$  m) a tamarínem sedlovým ( $6,6 \pm 4,3$  m) je méně výrazný. Při porovnání s jednodruhovými skupinami tamarína sedlového bylo zjištěno, že přítomnost asociujícího druhu neovlivňuje výšku, ve které se tento druh pohybuje. Vliv asociujících druhů na využití patra pralesa byl však doložen u smíšených skupin kalimika a tamarínů. Kalimiko se ve vícedruhové skupině pohyboval ve vyšších výškách (průměrně 3,96 m) než mimo asociace (3,14 m) (Porter, 2001). Podobný trend pozorovali i Buchanan-Smith *et al.* (2000), kteří ve stejné oblasti zdokumentovali výskyt jednodruhových skupin kalimika ve výškách pod 3 metry. Pokud byl kalimiko součástí smíšené skupiny, mohl se vyskytovat až ve výškách do 15 m.

Vertikální stratifikace se odráží ve všech činnostech tamarínů, nejen v postupu skupin, např. ve vyhledávání hmyzu, odpočinku a detekci predátora. Porter (2001) pozorovala, že tamarín bělohubý loví hmyz ve vyšších výškách (11,78 m) než tamarín sedlový (3,88 m) a kalimiko (2,94 m) pokud tvoří vícedruhové skupiny. Norconk (1990) zaznamenala vertikální stratifikaci i u odpočinku u tamarína sedlového (5,24 m) a u tamarína bělovousého (11,25 m). Tamarín bělovousý odpočíval ve vyšších patrech



odděleně od tamarína sedlového. Druhy se lišily i ve výškách, ve kterých detekovaly predátora (tamarín sedlový 5,25 m, tamarín bělovousý 9,25 m).

### 5.7.2 Rozdílné substráty a způsoby lokomoce

Preférované výšky, ve kterých se tamaríni pohybují, souvisí s preferovanými typy substrátů, které umožňují určité typy lokomoce (Buchanan-Smith *et al.*, 2000). Nejčastějším typem lokomoce tamarínů je rychlý i pomalý kvadrupední pohyb. Tamarín sedlový, který se vyskytuje nejčastěji ve spodních patrech pralesa, využívá zejména velké vertikální kmene. Využití vertikálních substrátů je spojeno se specializovanou lokomací – lpěním (clinging), časté jsou také skoky z kmene na kmen (Garber & Leigh, 2001; Norconk, 1990). Ostatní druhy tamarínů se pohybují ve vyšších patrech a v korunách stromů na úzkých šikmých a horizontálních větvích a liánách (Buchanan-Smith, 1999; Norconk, 1990). K překonání mezer mezi korunami stromů používají nejčastěji akrobatické skoky (Garber & Leigh, 2001). Výšky, ve kterých se pohybuje kalimiko mu umožňují více používat své typické pozice a postoje jako lpění (clinging) na vertikálně podpěře, skákání z kmene na kmen. Pro kalimika specifický zvláštní typ přeskoků (bounding hop), u kterého převažují zadní končetiny (Garber & Leigh, 2001).

### 5.7.3 Rozdíly v lovu kořisti

Hmyz je důležitým zdrojem proteinů pro drápkaté opičky. Jednotlivé druhy se významně liší ve způsobu vyhledávání potravy, morfologie ruky a v typu mikrohabitátů, ze kterých potravu získávají.

Tamarín sedlový svým specifickým způsobem vyhledávání kořisti tvoří výjimku mezi tamaríny. Tento typ vyhledávání kořisti se vyskytuje častěji u lvíčků (*Leontopithecus*), jedná se o manipulativní vyhledávání skryté kořisti, prohledávání kůry (44,7 %), listí (39,4 %), štěrbin a děr (13,2 %) a epifytů (2,6 %) (Buchanan-Smith *et al.*, 2000).

Tamarín bělohubý, tamarín vousatý a tamarín bělovousý vyhledávají a loví hmyz podobně, pomocí zraku nejčastěji z povrchu listů (Buchanan-Smith *et al.*, 2000). Tamarín bělovousý lovil hmyz nejčastěji na periferii korun stromů (47 % v porovnání s tamarínem sedlovým, který lovil v korunách jen 10,2% případů), na kmenech lovil zřídka (4,0 %) a v oblasti pod korunami lovil v 21,7% z celkového času věnovaného vyhledávání potravy (Garber, 1988).

#### 5.7.4 Velikost těla

Heymann (1997) zjistil, že velikost těla ovlivňuje intenzitu mezidruhové kompetice a proto může určovat, které příbuzné druhy spolu mohou koexistovat. Vypočítal poměr velikosti a váhy těla mezi tamaríny a zjistili, že tento poměr je největší pro tamarína bělovousého/tamarína sedlového (1,17), střední pro tamarína bělohubého/tamarína sedlového a nejnižší pro tamarína vousatého/tamarína sedlového (1,08). Tato variabilita koreluje s variabilitou ve stabilitě vícedruhových skupin. Pro druhy, které netvoří asociace se hodnoty pohybují mezi 1,01 pro tamarína sedlového/tamarína zlatohřbetého a tamarína sedlového/tamarína tmavohřbetého až po 1,04 pro tamarína sedlového/tamarína Graellova (*S. nigricollis graellsii*). Poměry asociujících druhů jsou vyšší než poměry neasociujících druhů. Odchytky ve velikosti těla jsou důležitým faktorem, který souvisí s tím, jestli druhy tvoří nebo netvoří vícedruhové skupiny. Druhy, které se ve velikosti těla liší přinejmenším v 8% asociují, druhy s menším rozdílem neasociují.

### 5.8 **Výhody**

Výhody a nevýhody, které přináší asociace, nemusí být pro všechny zúčastněné druhy rovnoměrné. Ale jelikož tamaríni aktivně mezidruhové skupiny vytvářejí, zisky musí nutně alespoň vyrovnat či převážit náklady. Konkrétní výhody a nevýhody mohou být ovlivněny rozdíly v predčním tlaku, velikostí a kohezí tlupy, dostupností a distribucí zdrojů potravy (Bicca-Marques & Garber, 2003) a mohou se měnit v závislosti na sezónních změnách.

Nejlepší způsob, jak studovat výhody a nevýhody smíšených skupin, je porovnat chování druhu ve smíšené skupině a v jednodruhové skupině na stejném místě. Tím lze zjistit, jestli a jak ovlivňuje přítomnost asociujícího druhu chování. Alternativní metodou je porovnat data jednodruhových a vícedruhových skupin z jiných oblastí. Toto porovnání nemusí být ale už tak přesné. V úvahu se musí brát rozdíly v kvalitě habitatu, distribuci zdrojů, populačních hustotách, predčním tlaku a přítomnosti dalších potravních kompetitorů (Buchanan-Smith & Hardie, 1997). Studovat některé druhy tamarínů v jednodruhových skupinách je extrémně obtížné, protože jen zřídka se nachází mimo asociace.

Otázkou je, proč tamaríni raději nevytváří větší jednodruhové skupiny. Vysvětlení lze najít v jejich typickém rozmnožovacím systému, kdy se rozmnožuje jen jedna samice. Zvětšení jednodruhové skupiny tedy nepřináší příležitosti k rozmnožování

členům skupiny, ale se zvětšením skupiny narostou sociosexuální konflikty. Asociací s jiným druhem tedy skupina získá všechny výhody, které přináší velká skupina a zároveň sníží kompetici o rozmnožování (Buchanan-Smith & Hardie, 1997).

Mezi výhody, které tamarinům přináší účast ve smíšených skupinách patří efektivnější detekce a vyhnutí se predátorovi, účinnější vyhledávání potravy díky sdílení informací o zdrojích potravy. Druh v asociaci získává přístup ke zdrojům potravy, které by v jednodruhové skupině nevyužíval. Smíšená skupina také lépe uhájí společné zdroje před sousedními skupinami. Výhodu asociujícím druhům může přinášet také sociální učení (Prescott *et al.*, 2005)

#### 5.8.1 Antipredační výhody

Drápkaté opičky jsou kvůli malé velikosti těla snadným cílem celé řady predátorů. Využívají strategie detekce a včasné vyhnutí se predátorovi spíše než odstrašení. Predátory lze rozdělit do dvou kategorií. Dravci, ti představují riziko shora a predátoři terestričtí, kteří se pohybují v nižších výškách než tamarini.

Dravci, v důsledku techniky lovu, jsou vůbec nejčastější a nejvážnější hrozbou. Sedí tiše v korunách stromů a v nestřeženém okamžiku zaútočí. Během 731 hodin pozorování pozoroval Peres (1993) 9 neúspěšných útoků dravců na skupinu tamarinů. Vasquez & Heymann (2001) zaznamenal úspěšné ulovení mláděte tamarína sedlového a tamarína bělovousého ptačím predátorem. Reakce tamarinů na výstražné volání nebo na útok dravce jsou poměrně dramatické, nejčastější je rychlý úprk směrem k zemi, respektive do úkrytů nebo pád na zem z výšek až 30 m. Peres (1993) se zabýval změnami v chování tamarína sedlového a tamarína bělovousého po útoku dravce. Okamžitě po útoku tamarini vydávali výstražné volání, které bylo s přibývajícím časem po útoku méně časté, celkově se však chovali velmi tiše a ostražitě. Vzdálenost mezi nejbližšími jedinci obou druhů se po útoku nezměnila.

Ze savců představují riziko zejména zvířata, která umí šplhat po stromech, jako kuna brazilská (*Eira barbara*) nebo malé kočkovité šelmy (Porter, 2001). Reakce na terestrického predátora jsou různé, od výstražného volání až po mobbing (většinou z výšek 7-15 metrů). Peres (1993) zaznamenal 4 případy mobbingu tamarína sedlového a tamarína bělovousého – dvakrát se tamarini snažili zastrašit malou skupinu kun brazilských a dvakrát poměrně velkou skupinu nosála červeného (*Nasua nasua*).

Významné nebezpečí představují také hadi. Tello *et al.* (2002) zdokumentoval útok hroznýše královského (*Boa constrictor*) na subadultního samce tamarína

bělovousého a úspěšnou obranu vícedruhové skupiny, had nakonec tamarína pustil. Bartecki & Heymann (1987) pozorovali úspěšný mobbing skupiny tamarína sedlového na psohlavce (*Corallus enydris*).

Smíšená skupina díky většímu počtu jedinců lépe čelí predáčnímu riziku. Drápkaté opice se vzhledem ke své malé velikosti těla nemohou spolehnout na zastrašení predátora, ale spíše na včasný útěk do bezpečí a včasnou detekci predátora. Ta je ve vícedruhové skupině zajištěna především rozdělením prostorů, které tamaríni sledují.

Díky většímu rozptylu zvířat v prostoru může tlupa rychleji detekovat predátora. Tamarín sedlový reagoval na 88,4 % podnětů vycházejících z nižších výšek a tamarín bělovousý na 89,4 % vzdušných nebo arboreálních podnětů. Obecně tedy druh, který se vyskytuje v nižších patrech pralesa, jako tamarín sedlový, detekuje terrestrického predátora a druh, který se vyskytuje ve vyšších patrech, jako tamarín bělovousý, tamarín bělohubý nebo tamarín vousatý, detekuje pravděpodobněji predátora ze vzduchu (Peres, 1993; Stojan-Dolar & Heymann, 2009). Úroveň individuální ostražitosti ve smíšené skupině klesá, což dovoluje tamarínům věnovat více času jiným činnostem, ale celkově je detekce predátora smíšené skupiny účinnější (více uší, více očí) (Heymann & Buchanan-Smith, 2000). Buchanan-Smith & Hardie (1997) zaznamenali pokles ostražitosti ve smíšené skupině tamarína sedlového a tamarína bělohubého. Pokud se druhy vyskytovaly v jednodruhových skupinách strávily sledováním 51 a 53,8 % času, ve vícedruhové skupině strávily ostražitostí 45,5 a 48,8 % času. Tamarín sedlový získává z asociace možná větší antipredační výhody než tamarín bělohubý, protože v jednodruhové skupině sledoval prostor nad sebou signifikantně víc. Porter (2001) zjistila, že kalimiko je vysoce ostražitý bez ohledu na to, jestli je součástí vícedruhové skupiny nebo není (ve výšce 0-5 m). Tvorba smíšených skupin s kalimikem je tedy pro tamaríny výhodná i z toho důvodu, že kalimiko má obecně zvýšenou schopnost detekovat terrestrické predátory.

Aby bylo varování před predátorem účinné, musí být varovná signalizace jasně a dobře přenášena k oběma druhům ve skupině. Okamžité reakce na reálné i mylné hrozby, které zaznamenal během svého pozorování Peres (1993), naznačují, že tamaríni jakmile detekují podnět, nemají dostatečný čas na to, aby identifikovali reálné nebezpečí, proto často riskují i zranění při úniku při pádu na zem. Ale 9 neúspěšných reálných pokusů o útok naznačuje, že reakce skupiny jsou efektivní.

### 5.8.2 Potravní výhody

Účinnější vyhledávání potravy je další možnou výhodou, kterou přináší vytváření smíšených skupin. Druhy, které mají větší domovské okrsky, mohou využívat asociující druhy k nalezení potravního zdroje. Druhy s menšími domovskými okrsky mají totiž detailnější informace o lokalizaci potravních zdrojů. Tento vztah zdokumentovala Porter (2001) u smíšených skupin kalimika a tamarínů. Potravní účinnost kalimika byla během období dešťů ve vícedruhové skupině větší (13 %) než v jednodruhové skupině (2 %). Během období sucha v potravní účinnosti nebyl takový rozdíl. Ve vícedruhové skupině kalimiko následuje skupinu tamarína bělohubého a je tedy možné, že využívá tamaríny jako průvodce, navigátory ke zdrojům ovoce v koruně. Proto se kalimiko ve smíšených skupinách pohybuje ve vyšších výškách. Bicca-Marques & Garber (2003) navrhuje, že podobný scénář je možný i u smíšených skupin tamarína vousatého a tamarína sedlového. Z pokusu s potravními stanicemi vyplývá, že potravní účinnost tamarína vousatého se ve smíšené skupině zvýšila. Tamarín vousatý zřejmě využívá tamarína sedlového jako průvodce k experimentálním potravním stanicím a z těchto stanic je jako dominantnější druh poté vyžene. Využívání asociujícího druhu jako průvodce je užitečné i z toho hlediska, že skupina se vyhne potravním místům, které asociující druh již předtím vyčerpá.

Další potenciální výhodou pro tamaríny ve smíšené skupině je možnost chytat hmyz, který asociující druh vyplaší. Hmyz poté může přeskočit nebo přelétnout na jinou úroveň pralesa, kde ho může daný druh chytit (Heymann & Buchanan-Smith, 2000).

### 5.9 **Nevýhody**

Nevýhody vytváření smíšených skupin by měly být obecně menší a nebo by měly být převážené výhodami alespoň pro jeden druh, pro druhý může být vztah neutrální, jinak by tyto asociace nevznikaly. Každý druh čelí nějakým nevýhodám a každý druh se s nimi vyrovnává jiným způsobem. Nejvíce diskutovaná je potravní kompetice, které čelí zejména menší a submisivní tamarín sedlový, kterého z malých potravních zdrojů vyženou větší dominantní druhy. Tamarín sedlový se proto snaží dostat k potravním zdrojům jako první (Bicca-Marques & Garber, 2003). Pokud je kalimiko součástí vícedruhové skupiny, urazí za den delší trasu (14 % pozorování), než když je mimo asociaci (11 % pozorování). Ač je tento rozdíl nesignifikantní, mohou být delší uražené trasy důsledkem zvýšené potravní kompetice (Porter, 2001). Norconk (1990) porovnávala populační hustoty tamarína sedlového ve vícedruhových skupinách a mimo

skupiny a zjistila, že populační hustoty jsou větší, pokud se tamarín sedlový vyskytuje sympatricky s jiným druhem tamarínů, tzn. že je možné, že kompetice není tak závažná. Potravní kompetice podle Porter (2001) v třídruhových skupinách je v důsledku nízké agrese v asociaci minimální. Ale pokud se druhy vyskytují ve stejné oblasti a využívají stejné nebo podobné potravní zdroje, z dlouhodobého časového hlediska by se kompetice měla nějakým způsobem projevit.

Mezi další potenciální nevýhody života smíšených skupin patří náklady druhů na udržování asociace a větší pravděpodobnost, že vícedruhovou skupinu detekuje predátor, v důsledku většího počtu jedinců, jak bylo diskutováno dříve.

### **5.10 Závěr**

Vytváření vícedruhových skupin je u některých druhů tamarínů a kalimika častý fenomén a jednotlivé druhy pokud mají možnost, tak asociují s jiným druhem tamarínů a málokdy se pak vyskytují jako jednodruhové skupiny. Proto je také méně studií o jednodruhových skupinách tamarínů u druhů, které mají tendenci k vytváření asociací.

Smíšené skupiny tamarínů a kalimika jsou stabilní a dlouhotrvající skupiny. Asociující druhy se aktivně vyhledávají a iniciují asociace nejčastěji pomocí vokalizace (Heymann, 1990). Druhy mají různé tendence spolu asociovat a to se odráží i v času stráveném ve vícedruhové skupině. Druhy ve vícedruhové skupině mají zkoordinované aktivity a pohybují se jako kohezní jednotka, ačkoli si mezi sebou udržují odstup. Druhy, které tvoří smíšené skupiny se liší ve stratifikaci v prostoru, využití substrátů, alternativními zdroji při nedostatku ovoce a technikách vyhledávání kořisti.

Život ve vícedruhových skupinách by měl alespoň jednomu asociujícímu druhu přinášet výhody, které by měly převážet nevýhody. Mezi výhody patří: stratifikace ostražitosti při detekci predátora, účinnější vyhledávání potravy, sociální učení, lepší obrana před sousedními tlupami a nebo může druh ve vícedruhové skupině získat přístup ke zdrojům, které by jinak nevyužíval.

Z evolučního hlediska je možné, že život ve skupině umožňuje například rozdílná velikost těla (Heymann, 1997). Vytváření vícedruhových skupin možná umožňují i rozdílné ekologické nároky druhů. Zajímavou otázkou, kterou se zabývá následující kapitola je, jestli život ve vícedruhových skupinách také nesouvisí s rozdíly v chování jednotlivých druhů.

## 6 ROZDÍLY V CHOVÁNÍ

### 6.1 Agrese

Pro drápkaté opičky je charakteristická kooperativní péče o potomstvo. O mláďata se starají rodiče, starší sourozenci i nepříbuzní členové skupiny, mláďata nosí a dělí se s nimi o potravu. V důsledku toho je agrese u těchto primátů většinou mírná a agonistické interakce nejsou tak časté. U drápkatých opiček v zajetí i v přírodě bylo pozorováno jen několik případů infanticidy. Herrera a spolupracovníci (2000) zaznamenali infanticidu u skupiny tamarínů sedlových v přírodě, kdy matka zabila své mládě, které mělo nízkou šanci na přežití, první den po porodu.

Agresivní projevy zahrnují jednak vyhnání a ústup a jednak přímé agresivní chování jako hrozby, honičky a útok (Heymann, 1996). Agrese uvnitř skupiny drápkatých opiček je také často připisována reprodukční kompetici. Mezidruhové agresivní interakce ve vícedruhových skupinách jsou většinou také mírné povahy, fyzický kontakt není častý, tzn. že riziko zranění je nízké. Agresivní interakce mezi druhy i mezi jedinci nastávají nejčastěji u potravních zdrojů, zejména malých nebo monopolizovatelných (Heymann, 1990; Heymann, 1996; Norconk, 1990; Rehg, 2006), kdy dominantní druh nebo jedinec většinou vyžene submisivní (Bicca-Marques & Garber, 2003) a při obraně teritoria před sousední tlupou (Garber *et al.*, 1993).

#### 6.1.1 Agresivní chování druhů, které tvoří vícedruhové skupiny (tamarína bělovousého a sedlového)

Ve studii tamarína bělovousého Heymanna (1996) nebyla agrese častá. Během 417 a 345 hodin pozorování dvou skupin v přírodě bylo zaznamenáno 38 a 35 agresivních interakcí. Většina agresivních interakcí zahrnovala samce a samici, přičemž samec měl dominantní převahu. Mezi samci bylo minimum agresivních interakcí. Garber a spolupracovníci (1993) nepozorovali žádnou agresivní kompetici o přístup k reprodukční samici. Ve studii Heymanna (1996) se agrese vyskytovala zejména v potravních kontextech (29 % a 63 %) a během setkání se sousedními skupinami (50 % a 20 %). Garber *et al.* (1993) změřili, že agresivní teritoriální setkání zodpovídají za 5 % denní aktivity. Jedno setkání trvá průměrně 25,2 min, je charakterizované vizuálním kontaktem, výstražným voláním, hrozbami, rychlými honičkami a ústupy. Fyzická konfrontace byla pozorována jen v jednom případě. Podle Garbera *et al.* (1993) má na intenzitu agresivních interakcí signifikantní vliv páření.

Odlišný vzorec interakcí pozoroval Goldizen (1989) u jednodruhové skupiny tamarína sedlového (*S. fuscicollis weddelli*). Během 587 hodin pozorování zaznamenali 17 agresivních incidentů mezi samci, z toho 14 z nich bylo v kontextu reprodukční kompetice. Agresivní interakce mezi samcem a samicí byly oproti tamarínu bělovousému velmi vzácné, zejména v potravním kontextu (kompetice o hmyz a ještěrky) nebo z důvodu péče o mládě. U tohoto druhu, stejně jako u tamarína bělovousého, autoři pozorovali, jak samec pronásleduje a hlídá samici ze své skupiny při teritoriálním setkání se sousední tlupou.

#### 6.1.2 Mezidruhové agresivní chování ve vícedruhových skupinách

Ve vícedruhové tlupě tamarína sedlového a tamarína bělovousého pozoroval Heymann (1990) 112 mezidruhových interakcí (0,2 za hodinu pozorování) z nichž 108 bylo agresivních aktů (hrozba, útok, honička) nebo vyhnutí se. Neagonistické mezidruhové interakce byly extrémně vzácné. Tamarín bělovousý inicioval 65 agresivních střetů, všechny ústupy krom jednoho byly záležitostí tamarína sedlového. Větší tamarín bělovousý byl obvykle dominantní, dokonce i když bylo jedno zvíře konfrontováno několika tamaríny sedlovými.

Mezidruhové agresivní interakce ve vícedruhové tlupě tamarína bělohubého, tamarína sedlového a kalimika byly velmi vzácné a tvořily méně než 1 % veškeré aktivity. Tamarín bělohubý vyhnal kalimika v šesti případech a hrozil mu v dalších dvou. Kalimiko hrozil a vyhnal tamarína bělohubého a sedlového ve 4 případech (Porter & Garber, 2007). Porter (2001) nezaznamenala žádnou přímou agresi mezi kalimikem, tamarínem sedlovým a tamarínem bělohubým.

#### 6.1.3 Agresivní chování druhů, které netvoří vícedruhové skupiny (tamarína pinčího a žlutorukého)

Průměrné množství závažných kontaktních agresivních střetů - rvaček během 20 let pozorování 37 rodin tamarína pinčího v zajetí na jednu rodinu za rok je 0,467. Za 20 let pozorování tamarína pinčího v zajetí bylo 64 rvaček natolik vážných, že donutily chovatele přesunout nejméně 1 zvíře ze skupiny. Během této doby na následky agrese uhynulo jen jedno zvíře. K agresi mezi tamaríny také často vedla introdukce nepříbuzných zvířat. Co se týče kontaktních agresivních interakcí, tak dvě třetiny rvaček se odehrály mezi stejným pohlavím, většinou mezi samci (72,1%) a méně mezi samicemi (27,9%) a jedna třetina rvaček se odehrála mezi samcem a samicí. Agrese



mezi samicemi se zvyšovala ve větších skupinách, což neplatilo pro samce. To znamená, že samice jsou agresivní až při větší velikosti skupiny. Z celkového počtu rvaček, kdy byli oba aktéři identifikováni, 61 % rvaček bylo mezi sourozenci, 22,1 % se odehrálo mezi rodičem a mládětem a 16,9 % mezi reprodukčním párem. Významný byl také signifikantní rozdíl mezi věkem agresora a oběti. Autoři se domnívají, že starší zvířata se nejspíš pokouší zvýšit šanci na to, že zdědí reprodukční pozici tím, že napadají mladší a snaží se je odstranit jako budoucí kompetitory. Významný podíl agresivních interakcí byl zaznamenán během šesti týdnů od narození mláděte. Rvačky mezi stejným pohlavím možná odráží proces, který by vedl v přírodě k disperzi zvířat (Snowdown & Pickhard, 1999)

Moura (2003) zaznamenal 138 agonistických interakcí u 3 skupin tamarína žltorukého (*S. midas midas*) v zajetí (v průměru 1,16 agresivního aktu za hodinu na skupinu). Většina agresivních interakcí se odehrála mezi sourozenci (90/138). Agrese mezi bratry a sestrami byla častější než agrese mezi bratry. Samci byli obecně agresivnější než samice. Autor nezaznamenal žádnou agresi mezi reprodukčními páry. Agrese mezi rodiči a mláďaty nebyla častá (17/138), většinou ze strany matky. Mladší zvířata byla signifikantně agresivnější ke starším než naopak. Existuje i signifikantní rozdíl v agresi dané a přijaté ve spojitosti s věkem. Přijatá agrese je na věku lineárně závislá, tzn. že starší mláďata byla častěji terčem agresivních interakcí. Výsledky této studie jsou zcela opačné než v předchozím případě. V agresi mezi staršími a mladšími sourozenci mohou hrát roli dvě protichůdné věci. Snaha starších zvířat u tamarína pinčího zvýšit šanci na zdědění reprodukční pozice tím, že napadají mladší zvířata a snaží se je odstranit jako budoucí kompetitory a puberta, která zvyšuje agresi mladších sourozenců u tamarína žltorukého.

#### 6.1.4 Usmíření po konfliktu

Agrese má většinou negativní důsledky na sociální vztahy. Usmíření (reconciliation) po agresivním konfliktu je opětovné přátelské sjednocení oponentů, které zmírňuje napětí mezi zvířaty a redukuje pravděpodobnost dalšího konfliktu. Usmíření nastává v případě, kdy konflikt narušil sociální vztahy mezi zvířaty do takové míry, že musí být nějakým způsobem napraveny.

Tendence se usmířit byly doloženy u tamarína pinčího v zajetí, kdy oponenti po agresivní interakci vykazovali afiliativní chování. Konflikty v pozorovaných skupinách se odehrávaly nejčastěji mezi samci (59,6 % pozorování). Autoři se domnívají, že

vztahy mezi samci jsou důležité pro společnou výchovu potomků, tudíž usmíření mezi samci hraje důležitou roli. Usmíření po agresivních interakcích mezi samci a samicemi nebylo doloženo. Autoři si vysvětlují tento rozdíl tím, že je možné, že u druhů s kooperativní péčí o potomstvo, s pohlavními rozdíly v péči o potomstvo, v mechanismu suprese reprodukce a s fakultativním reprodukčním systémem, se jednotlivá pohlaví liší ve způsobu řešení konfliktů (Peñate *et al.*, 2009).

U tamarína bělohubého v zajetí naopak žádný důkaz o usmíření po konfliktu nalezen nebyl. Potravní konflikty sice narušily vztahy, ale zvířata se sobě po konfliktu vyhýbala a neměla tendence se usmiřovat. Konflikty jiného charakteru vztahy nenarušily, nebyl nalezen žádný statistický důkaz poklesu tolerance mezi jedinci. Autoři si to vysvětlují tím, že usmiřování není nutné, protože mírná každodenní agrese mezi jedinci ze stejné rodinné skupiny nenaruší vztahy do takové míry, že by bylo nutné je napravit (Schaffner *et al.*, 2005).

**Tab. 6.** Porovnání počtu konfliktů za hodinu ve skupině tamarinů.

<b>Druh</b>	<b>Konfliktů/hod</b>	<b>Velikost skupiny</b>	<b>Délka pozorování</b>	<b>Reference</b>
<i>Saguinus oedipus</i> (v zajetí)	0,2	19 zvířat, 3 skupiny	8-11 měsíců, 4-5 dní za týden, 1 hod	Peñate <i>et al.</i> , 2009
<i>Saguinus midas</i> (v zajetí)	1,16	29 zvířat, 3 skupiny	11 měsíců	Moura, 2003
<i>Saguinus mystax</i> <i>mystax</i> (v přírodě)	0,09 0,10	3 3-4	417 hod pozorování 345 hod pozorování	Heymann, 1996
<i>Saguinus fuscicollis</i> (v přírodě) (jen pro samce)	0,03	2 dospělí samci, 1 samice 4 mlád'ata	587 hod pozorování	Goldizen, 1989

#### 6.1.5 Závěr

Vzhledem k povaze sociálního systému a potřeby helpřů k péči o mlád'ata, není agrese u drápkatých opiček častá a když už se vyskytuje, tak je mírná. Na základě

tabulky (Tab.6) lze zhruba předpokládat a do budoucna pracovat s hypotézou, že druhy, které netvoří vícedruhové skupiny by mohly být agresivnější než druhy, které je tvoří. Frekvence konfliktů u tamarína pinčího byla 2x větší (Peñate *et al.*, 2009) než u tamarína bělovousého (Heymann, 1996). Samozřejmě toto porovnání je pouze orientační, vzhledem k rozdílné metodice záznamu chování, velikosti skupiny a délky pozorování. Větší frekvence konfliktů u tamarína sedlového může být ovlivněna tím, že chování bylo pozorováno v zajetí a celkově větší velikostí skupin, přesná doba pozorování však nebyla uvedena. Další fakt, který může podpořit tuto hypotézu je tendence samců tamarínů pinčích usmířovat se po konfliktech (Peñate *et al.*, 2009) v porovnání s tamaríny bělohubými. Což naznačuje, že agrese má větší důsledky a je vážnější u tamarína pinčího. Navíc u tamarína pinčího měli chovatelé problémy s introdukcí nepříbuzných zvířat do skupiny a to dávali do souvislosti s častými agresivními reakcemi tamarínů pinčích na cizí jedince v přírodě (Snowdown & Pickhard, 1999). V literatuře, která se týká druhů vytvářejících vícedruhové skupiny, nebyla zmínka o tom, že by migrace zvířat mezi skupinami byla problematická (Buchanan-Smith, 1991; Garber *et al.*, 1993).

Rozdíly v povaze agresivních interakcí lze nalézt i mezi druhy, které vytváří vícedruhové skupiny. U tamarína bělovousého byla většina agresivních interakcí mezi samcem a samicí (Heymann, 1996), zatímco u tamarína sedlového byla častější agrese mezi samci (Goldizen, 1989). V obou případech se jednalo o polyandrické skupiny. Ve vícedruhových skupinách obecně agresivní interakce vyhrávají větší dominantní druhy, zatímco menší submisivní tamarín sedlový trpí agresí nejvíce. Dominantní druhy také nejčastěji agresivní interakce iniciují (Heymann, 1990).

Do budoucna by bylo zajímavé tedy porovnat agrese druhů, které tvoří a druhů, které netvoří vícedruhové asociace, zejména u tamarína zlatohřbetého (*Saguinus tripartitus*) a tamarína tmavohřbetého (*Saguinus nigricollis*), kteří žijí sympatricky s tamarínem sedlovým a vícedruhové asociace nevytváří. Bohužel o těchto dvou druzích je k dispozici jen velmi málo dostupné literatury. Agresi u druhů jako tamarín pinčí a tamarín žltoruký, které jsou často chovanými zvířaty v zoologických zahradách, je mimojiné důležité studovat z toho důvodu, aby nedošlo k nechtěným zraněním zvířat při spojování druhů do smíšených skupin. Chovatelé při vytváření vícedruhových skupin by měli brát ohled na to, zda daný druh v přírodě vytváří vícedruhové skupiny a v případě tamarína pinčího a tamarína žltorukého, kteří nežijí sympatricky s tamarínem sedlovým a tudíž nemají ani šanci vícedruhové skupiny tvořit, i na rozdíly v chování.

## 6.2 Afiliativní chování - sociabilita

Sociální interakce zahrnuje nejméně dvě zvířata ze skupiny. Fyzický kontakt není předpokladem, ale je často součástí (Vogt, 1978). Sociální chování zahrnuje jednak agresi, které byla věnována předchozí kapitola (kapitola 6.1) a jednak afiliativní chování. Sociální interakce vedou k utváření sociálních vztahů mezi zvířaty. Drápkaté opičky jsou primáti se silnými sociálními pouty, jednak mezi reprodukčními jedinci, ale i mezi dalšími členy ve skupině, kteří se podílejí na péči o mláďata. O tom, že drápkaté opičky jsou velmi sociální zvířata, svědčí i sdílení potravy s mláďaty a vytváření vícedruhových skupin a kohezních jednodruhových skupin. V takových skupinách udržují jedinci mezi sebou relativně krátké vzdálenosti, u samic tamarína sedlového bylo do vzdálenosti 2 metrů 1,41 dalšího jedince, u samců 1,32 (Goldizen, 1989). Tamaríni odstavují mláďata přibližně ve 3 měsících věku a přibližně do 1 roku jsou mláďata závislá na příjmu potravy od ostatních členů skupiny (Heymann, 1996).

Jelikož tamaríni žijí ve složitém sociálním systému, často interagují se sousedními skupinami a tvoří mezidruhové asociace, je pro ně do jisté míry důležitá schopnost udržet informaci o genetických a sociálních vztazích. Epple & Nibbick (1997) zkoumali reakce tamarína sedlového (*S. fuscicollis illigeri*) v zajetí na nepříbuzná neznámá zvířata a na příbuzné dřívější členy skupiny a zjistili, že tamarín sedlový je schopný poznat svého příbuzného po dlouhé době separace. Tamaríni byli signifikantně častěji v neagresivním kontaktu s dřívějšími členy skupiny než s nepříbuznými neznámými členy, více na ně vyplazovali jazyk (tongue display).

Sociální interakce jsou obecně mnohem častější v jednodruhových skupinách než mezi druhy. Mezidruhové sociální interakce mohou zahrnovat sociální kontakt, sociální hru nebo čištění srsti. Jsou častější v zajetí (Heymann & Valdez, 1988).

### 6.2.1 Popis afiliativního sociálního chování u druhů, které vytváří vícedruhové skupiny (tamarína sedlového a tamarína bělovousého)

Ve studii tamarína sedlového v zajetí byl sociální kontakt intenzivnější v reprodukčním páru po narození mláďete a celkově ve skupině při přítomnosti mláďete. Sociální hra jako hravá honička a hravý zápas, zodpovídala za 7,7 % celkového chování. Toto chování je charakteristické pro mladší zvířata ve věku 4-20 měsíců. Reprodukční pár si hrál jen zřídka, když už tak s mladšími zvířaty. Mláďata si hrají s ostatními stejně starými mláďaty (Vogt, 1978). Dokonce i interakce mezi samci

v polyandrické skupině v přírodě byly spíše afiliativní povahy, samci se navzájem čistili a sdíleli potravu. Agresivní interakce byly velmi vzácné, samci se nesnažili přerušit kopulaci (Goldizen, 1989). Co se týká poskytování potravy mláďatům, tak živočišnou potravu mláďata přijímala více od samce než od samice a druhého samce, ovoce přijímala od všech stejně. Dospělí mladším mláďatům potravu poskytují dobrovolně, starší mláďata si potravu od dospělých berou. Heymann (1996) pozoroval u tamarinů bělovousých (*S. mystax mystax*) v přírodě jiný vzorec poskytování potravy mláďatům. Mláďě preferovalo potravu od dospělé samice spíše než od samců, a to i v tom případě, že byl samec blíž k mláděti.

### 6.2.2 Čištění srsti (Grooming)

Čištění srsti je nejčastější afiliativní chování u primátů a zodpovídá za hlavní část času stráveného v sociálních interakcích. Může nepřímo ovlivnit fitness zvířete ovlivněním partnerova budoucího chování. Trvání a frekvence čištění srsti by mohly posloužit jako indikátor sociability.

Tamarin sedlový věnuje čištění srsti poměrně velké procento času, jak ukazují hodnoty z přírody (9,1 % aktivit, Goldizen 1989) i ze zajetí (10,2 % interakcí, Vogt, 1978). Obecně mladší zvířata byla více čištěna, zatímco starší zvířata spíše čistila. Více než polovina čištění srsti se odehrála v reprodukčním páru, samice byla zahrnutá ve většině interakcí ve skupině, všichni členové skupiny se s ní často čistili. Méně čištění pak bylo zaznamenáno mezi rodiči a potomky. Celkově byl ale samec více čištěn než samice a samice aktivně čistila více než samec (Vogt, 1978). Goldizen (1989) pozoroval, že v přírodě samci čistili více než samice a samice byla více čištěna. Samci také čistili mláďata častěji než je čistila samice.

Löttker a spolupracovníci (2007) pozorovali 2 skupiny tamarinů bělovousých v přírodě a spočítali, že čištění srsti zodpovídá za 3,2 % celkové aktivity. V době březosti samice zvířata strávila čištěním srsti více času (6,8 %). Reprodukční fáze tak významně ovlivňuje množství času strávené čištěním srsti. Samice během březosti čistí své partnery déle než jindy a také přijímají více čištění než v jakýchkoli jiných fázích. Samice v pozorovaných skupinách udržovaly intenzivní vztahy v čištění srsti s ostatními zvířaty, zaujímaly centrální roli. V období závislosti mláďat na dospělých zvířatech bylo čištění srsti méně časté. Autoři se domnívají, že samice mohou užívat čištění srsti jako prostředek, kterým se pokouší udržet ostatní tamaríny ve skupině, aby pomáhali s péčí o mláďata. Heymann (1996) pozoroval u polyandrické skupiny silně

asymetrický vztah čištění srsti mezi zvířaty. Samice a mláďata přijaly více čištění než poskytly a dospělí samci signifikantně více čištění poskytli než přijali. Intenzivní čištění srsti může být strategie dospělých jak posílit svazky se samicí a zajistit si k ní sexuální přístup, zejména když je v říji.

### 6.2.3 Mezidruhové čištění srsti ve vícedruhové skupině

Mezidruhové čištění srsti je ve vícedruhové skupině velmi vzácné. Jedno z mála pozorování pochází ze zajetí, kde ho zaznamenali Heymann & Valdez (1988) u smíšené skupiny tamarína sedlového (*S. fuscicollis nigrifrons*) a tamarína bělovousého (*S. mystax mystax*). Autoři zaznamenali celkem 76 mezidruhových interakcí čištění srsti, většinou mezi samicemi. V čištění srsti byla značná asymetrie, ve všech případech dominantní tamarín bělovousý čistil tamarína sedlového. Tamarín sedlový nikdy čištění neopětoval. Vybídnutí k čištění bylo pozorováno v 57 případech, kdy tamarín sedlový vybízel tamarína bělovousého, ve zbylých případech tamarín bělovousý začal čistit bez vybízení. Autoři na mezidruhové úrovni pozorovali také příležitostně sociální hru a velmi vzácně pokus o páření.

**Tab. 7.** Čas strávený čištěním srsti.

<b>Druh</b>	<b>Celková aktivita</b>	<b>Zajetí vs. příroda</b>	<b>Velikost skupiny</b>	<b>Délka pozorování</b>	<b>Reference</b>
<i>S. fuscicollis</i>	9,1 %	Příroda	Několik skupin		Goldizen, 1989
<i>S. fuscicollis</i>	10,2%	Zajetí	4-7	14 měsíců	Vogt, 1978
<i>S. mystax</i>	3,2 %	příroda	-	330 dní 351 dní	Löttker <i>et al.</i> 2007

### 6.2.4 Závěr

Kvůli nedostatku informací dostupných o sociálním chování druhů, které netvoří vícedruhové skupiny jsem nemohla detailně porovnat rozdíly v tomto chování. Rozdíly mezi množstvím času stráveným čištěním srsti naznačují, že tamarín sedlový tráví poměrně více času čištěním srsti než tamarín bělovousý (viz Tab.7). Tento rozdíl může být ale také dán tím, že se tamarín bělovousý pohybuje obecně výš než tamarín sedlový a autoři nemuseli zachytit všechny interakce. Protože všechny druhy potřebují helpy na

výchovu potomků a sociální vztahy jsou důležité, neočekávám výrazné rozdíly mezi druhy, které tvoří a druhy, které netvoří vícedruhové skupiny. Toto však nelze tvrdit s určitostí, dokud nebude sociální chování porovnáno u všech druhů. Je možné, že druhy, které tvoří vícedruhové skupiny budou sociálnější než druhy, které je netvoří, protože tolerují přítomnost asociujícího druhu. Je třeba provést systematické pozorování, aby se zjistilo, jestli rozdíly v sociabilitě u drápkatých opiček existují.

### **6.3 Explorace, inovace, neofilie a bázlivost**

Díky dostupnosti druhů drápkatých opiček v zoologických zahradách a u soukromých chovatelů byla provedena řada experimentů týkajících se inovace, neofilie/neofobie a explorace. Poznatky ze zkoumání bázlivosti mají praktické využití např. při ochraně zvířat, jelikož drápkaté opičky se musí vyrovnávat s odlesňováním přirozených habitatů, v rámci veterinární péče nebo při reintrodukcii zvířat. Inovace je vynalezení nového nebo využití starého chování v novém kontextu. Je důležitá zejména pro druhy, které se musí přizpůsobit změnám v prostředí. Explorace a neofilie jsou prekursory inovace, protože spolu s učením umožňují zvířatům získávat informace o prostředí a vyvíjet nová chování nebo nové způsoby jak zkoumat prostředí. V experimentech je neofilie měřena nejčastěji jako čas, jak rychle zvířata přistoupí a prozkoumávají nový objekt (Day *et al.*, 2003), explorace jako latence a frekvence manipulace s úkolem a pozornost věnovaná neznámému předmětu a inovace je schopnost zvířete úspěšně vyřešit neznámý úkol (Kendal *et al.*, 2005). Odpovědi zvířat na novinky ovlivňuje celá řada faktorů jako vlastnosti samotného nového objektu, způsob života zvířat, dřívější zkušenost, kognitivní schopnosti a sociální struktura. Jednou z výhod asociace tamarinů je možnost využívat znalosti druhého druhu např. o zdrojích potravy nebo se mohou druhy učit z odpovědí asociujícího druhu na nové situace (Hardie & Buchanan-Smith, 2000).

#### **6.3.1 Porovnání bázlivosti mezi rody drápkatých opiček**

Day a spolupracovníci (2003) porovnávali latenci přístupu k předmětu mezi rody a zjistili, že lvíčci (*Leontopithecus chrysomelas*, *L. rosalia*, *L. chrysopygus*) měli kratší latence než kosmani (*Callithrix argentata*, *C. geoffroyi*) a tamariní (*S. imperator*, *S. oedipus*) a kosmani kratší latence než tamariní. Autoři také našli signifikantní rozdíly v počtu úspěšných a neúspěšných manipulací, nejvyšší u lvíčků a nejnižší u tamarinů. Zjištěné výsledky se shodují s hypotézou, že manipulativní a extraktivní vyhledávání

potravy charakteristické pro lvičky (*Leontopithecus*), souvisí s tendencemi být méně neofobický a více inovativní. Výsledky jsou ale předběžné a nelze je vztahovat na všechny zástupce daného rodu.

Kendal a spolupracovníci (2005) porovnávali reakce na nový předmět v ubikaci u tamarinů (*S. imperator*, *S. oedipus*), lvičků (*Leontopithecus*) a kosmanů (*Callithrix*) a zjistili, že dospělá zvířata byla první, která úspěšně vyřešila úkol signifikantně častěji než mladá zvířata. Autoři našli pozitivní korelaci mezi věkem a počtem úspěšných manipulací – měřítkem inovace. Latence první úspěšné manipulace byla signifikantně kratší u starších zvířat. Z hlediska neofílie, měřené jako první kontakt s novým předmětem, nebyl nalezený žádný signifikantní věkový rozdíl. Mladá zvířata měla více neúspěšných manipulací s předmětem než úspěšných. Pozitivní korelace explorace a inovace (nikoli neofílie) s věkem možná odráží větší manipulativní zručnost dospělých.

### 6.3.2 Bázlivost u tamarinů

Hardie & Buchanan-Smith (2000) umisťovali nové objekty do různých výšek v ubikaci a zkoumali odpovědi tamarína sedlového a tamarína bělohubého a porovnávali je pokud byl druh v jednodruhové nebo vícedruhové skupině. Ačkoli v jednodruhových skupinách tamarin bělohubý přistoupil k méně objektům než tamarin sedlový, přistoupil k nim mnohem rychleji. Co se týče prvního doteku nového objektu, rychlejší byl tamarin sedlový. Tamarin bělohubý měl signifikantně kratší čas doteků předmětu v horní oblasti obývaného prostoru než tamarin sedlový a tamarin sedlový měl zase rychlejší čas přístupu a doteku předmětu na zemi. Tamarin bělohubý byl váhavější ve zkoumání předmětu umístěného na podlaze. Tamarin sedlový přistoupil k 95% objektů na zemi, kdežto tamarin bělohubý jen k 17%. Tamarin bělohubý ve vícedruhové skupině přistoupil k 90% objektů umístěných na zemi, tento fakt je v kontrastu s výsledky jednodruhové skupiny. Oproti jednodruhové skupině byl tamarin bělohubý ve vícedruhové skupině signifikantně aktivnější a tamarin sedlový měl kratší latence přístupu k předmětům na zemi. Tamarin bělohubý přistupoval k objektům na podlaze jen po tom, co k nim přistoupil tamarin sedlový, což podporuje predikci, že tamarin bělohubý má výhodu z toho, že je součástí vícedruhové skupiny – výměna informací. Kontakt objektu byl rychlejší u tamarína sedlového, což možná vysvětluje manipulativní vyhledávání potravy, kdežto tamarin bělohubý analyzoval předmět delší dobu vizuálně. Box a spolupracovníci (1995) však nenalezli žádné signifikantní rozdíly mezi tamarínem bělohubým, tamarínem pinčím a tamarínem sedlovým ve frekvenci a



času stráveným zkoumáním nového objektu a úspěšnými a neúspěšnými pokusy získat potravu. Autoři však našli rozdíly v pohlaví. Samice přistupovaly k úkolům častěji než samci, delší dobu se je pokusily vyřešit a potravu získaly častěji než samci.

Při pokusech s novou potravou Addessi *et al.* (2007) zjistili, že ačkoli se latence k exploraci mezi druhy nelišila, kalimiko byl velmi opatrný druh v porovnání s kosmanem bělovousým (*Callithrix jacchus*), většinu nové potravu nezkonzumoval. Kalimiko je podle autorů tak neofobický druh, že přítomnost ostatních členů skupiny ovlivnila pouze explorační chování, nikoli konzumaci.

### 6.3.3 Závěr

Výsledky studie Day *et al.* (2003) potvrzují hypotézu, že druhy závislé na manipulativním a explorativním vyhledávání potravu, mají tendence být více pozorné, inovativní a neofilní než jiné druhy. Autoři porovnávali lvíčky (*Leontopithecus*), kteří vyhledávají potravu manipulativně s tamaríny, kteří ji vyhledávají vizuálně. Výjimkou mezi tamaríny je tamarín sedlový, který vyhledává potravu také manipulativně. Box a spolupracovníci (1995) nenalezli žádné rozdíly mezi tamaríny. Kalimiko jako vysoce kryptický druh byl v porovnání s kosmanem více neofobický (Addessi *et al.*, 2007), pravděpodobně bude i neofobičtější než tamaríni. Toto tvrzení je však třeba doložit dalšími experimenty. Zdá se, že neofobie není překážkou k vytvoření mezidruhových asociací a vlastnosti týkající se inovace a explorační budou u jednotlivých druhů závislé spíše na potravní ekologii než na (ne)vytváření asociací.

## 6.4 Aktivita

### 6.4.1 Jak měřit aktivitu

Porovnávání celkové aktivity mezi druhy bude samozřejmě ovlivněno zvoleným měřítkem. Vzhledem k tomu, že jsem nenalezla studii drápkatých opiček, která by se aktivitě systematicky věnovala, zmiňuji v této části několik různých možností, jak lze celkovou aktivitu měřit a zda jsou navrhované možnosti vhodné pro navazující magisterskou práci. Aktivitu můžeme měřit jako podíl jednotlivých typů aktivit, kterým se druhy věnují za daný čas. Například aktivita se dá měřit i jako množství času stráveného odpočinkem (viz Tab.8), nebo přesunem skupiny (viz. Tab.9) a nebo jako trasa, kterou druhy urazí za den (viz Tab.10).

Aktivitu je také možné měřit pomocí indexu diverzity jednotlivých typů aktivity (Konečná, 2005). Toto měřítko nám přibližuje jak velkému spektru chování se druhy

věnují a také jak často. Stejně tak je možné na aktivitu nahlížet skrze využívání dostupných typů substrátu (Konečná, 2005). Takové informace však nejsou pro porovnávání druhů k dispozici.

**Tab. 8.** Množství času strávené odpočinkem u druhů, které vytváří vícedruhové skupiny.

<b>Druhy</b>	<b>Procento času</b>	<b>Zajetí vs. příroda</b>	<b>Velikost skupiny</b>	<b>Pozorování [hod]</b>	<b>Reference</b>
<i>S. labiatus</i>	46	Příroda*	4-10	323	Porter, 2004
<i>S. fuscicollis</i>	54	Příroda*	5-10	434	Porter, 2004
	32	Příroda	6	416	Soini, 1987
<i>Callimico</i>	66	Příroda*	2-7	957	Porter, 2004
<i>goeldii</i>	48	Příroda <sup>1)</sup>	4	1375	Porter <i>et al.</i> , 2007
	61	Příroda <sup>2)</sup>	4	1375	Porter <i>et al.</i> , 2007

Poznámky: 1) období dešťů 2) období sucha \* ve vícedruhové skupině

**Tab. 9.** Množství času strávené přesunem.

<b>Druhy</b>	<b>Procento času</b>	<b>Zajetí vs. příroda</b>	<b>Velikost skupiny</b>	<b>Pozorování [hod]</b>	<b>Reference</b>
<i>S. labiatus</i>	31	Příroda*	4-10	323	Porter, 2004
<i>S. fuscicollis</i>	22	Příroda*	5-10	434	Porter, 2004
	6	Příroda	6	416	Soini, 1987
<i>Callimico</i>	17	Příroda*	2-7	957	Porter, 2004
<i>goeldii</i>	38	Příroda <sup>1)</sup>	4	1375	Porter <i>et al.</i> , 2007
	29	Příroda <sup>2)</sup>	4	1375	Porter <i>et al.</i> , 2007

Poznámky: 1) období dešťů 2) období sucha \* ve vícedruhové skupině

**Tab. 10.** Velikost teritoria a trasa ураžená za den.

<b>Druh</b>	<b>Velikost teritoria</b>	<b>Trasa [m] ураžená za den</b>	<b>Reference</b>
<i>Callimico goeldii</i>	30-150	2000	Digby <i>et al.</i> , 2007
	114	925	Porter <i>et al.</i> , 2007
<i>Saguinus fuscicollis</i>	30-100	1222	Digby <i>et al.</i> , 2007
	40	1849	Digby <i>et al.</i> , 2007
	149	1150-2700	Digby <i>et al.</i> , 2007
<i>Saguinus imperator</i>	30-100	1420	Digby <i>et al.</i> , 2007
<i>Saguinus mystax</i>	40	1946	Garber, 1987
	41-45	1500-1720	Digby <i>et al.</i> , 2007
<i>Saguinus labiatus</i>	19	1487	Buchanan-Smith, 1991
<i>Saguinu midas</i>	31,1-42,5	-	Day & Elwood, 1999
<i>Saguinus tripartitus</i>	16-21	500-2300	Digby <i>et al.</i> , 2007

#### 6.4.2 Závěr

Z důvodu nedostatku dostupné literatury o aktivitě tamarinů, které netvoří vícedruhové skupiny, jsem nemohla porovnat aktivitu mezi druhy, které vytváří a mezi druhy, které nevytváří vícedruhové skupiny. Ale lze očekávat, že ve vícedruhových skupinách by mohla být delší doba odpočinku, protože asociující druhy účinněji vyhledávají potravu, vyhýbají se již využitým místům, navíc individuální ostražitost ve vícedruhové skupině v důsledku vyššího počtu jedinců je nižší (viz kapitola 5.8.1. Antipredační výhody), a to druhům umožňuje věnovat více času odpočinku.

Lze předpokládat, že ураžená denní vzdálenost a čas strávený přesunem skupiny bude u druhů ve vícedruhových skupinách delší v důsledku většího počtu jedinců a zvýšené potravní kompetice než u druhů, které se ve vícedruhových skupinách nevyskytují, údaje z tabulky (viz. Tab. 9, Tab. 10) však není možné porovnat. Toto nemusí platit absolutně. Pokud mají druhy ve vícedruhových skupinách výhodu ze sdílení informací o distribuci potravy (viz kapitola 5.8.2 Potravní výhody), bude čas věnovaný přesunu kratší a u druhů, které netvoří vícedruhové skupiny a tím pádem nesdílí informace bude delší, protože musí po potravě více pátrat.

Protože v plánované magisterské práci bude zaznamenáváno chování u druhů dostupných v zajetí, nebude možné porovnávat čas strávený přesunem skupiny ani trasou uraženou za den. Aktivita bude měřena jako podíl a diverzita jednotlivých aktivit, kterým se jedinci daného druhu věnovali (Konečná, 2005).

## 7 NÁVRH METODIKY SBĚRU DAT PRO DIPLOMOVOU PRÁCI

V rámci plánované magisterské práce bude provedeno pozorování chování několika druhů tamarinů a kalimika, které jsem navrhla v této práci (viz Tab. 2., str. 14). Pozorovat budu druhy, které jsou dostupné v zajetí v zoologických zahradách nebo u chovatelů.

Než proběhne samotné pozorování budou pro jedince v každé skupině zjištěny základní charakteristiky jako věk, pohlaví, reprodukční pozice, historie a příbuzenské vztahy ve skupině. Do studie budou zahrnuty pouze skupiny o třech a více jedincích.

Pozorování a záznam chování proběhne na základě etogramu, který byl sestaven v rámci této bakalářské práce (viz. Příloha 2). V etogramu je 68 položek, které jsou rozříděné podle jednotlivých kategorií chování. Před samotným pozorováním každé skupiny proběhne předběžné sledování s cílem seznámit se se zvířaty, individuálně je rozlišovat, popřípadě upravit definice prvků chování z etogramu.

Pozorování bude provedeno metodou kontinuálního fokálního záznamu, minutkovým snímkováním a doplněno *ad libitum* (Martin & Bateson, 1993). Fokální jedinci budou každý den vybíráni pomocí předem připraveného seznamu. Délka fokální periody na jednoho jedince byla stanovena na 30 minut. Každé zvíře ze skupiny bude pozorované jednou za den, přičemž celkově bude brán ohled na to, aby pozorování byla pro každého jedince rovnoměrně rozložena do různých částí dne. Mezi jednotlivými pozorováními fokálních jedinců budou přestávky, aby se obnovila schopnost koncentrace pozorovatele. Chování fokálního jedince bude zaznamenáváno minutkovým snímkováním (*instantaneous sampling*). Ve 30ti minutové fokální periodě bude 16 snímků rozložených po 2 minutách, ve kterých bude zaznamenávána aktivita jedince, typ substrátu a partner fokálního jedince. Fokální záznam může být příležitostně doplňován pozorováním vzácných prvků chování metodou *ad libitum* v přestávkách nebo během fokálního záznamu jiných jedinců. Záznam bude prováděn písemně nebo pomocí diktafonu.

Cílem je získat vyrovnaný počet pozorování pro jednotlivé druhy, který bude záležet na velikosti skupin jednotlivých druhů. V plánu je získat přibližně 10 hodin pozorování na 1 zvíře.

## 8 ZÁVĚR

V této bakalářské práci jsem zhodnotila výhody a nevýhody života v mezidruhových asociacích a to jak na obecné úrovni tak ve specifickém případě drápkatých opiček. Pro několik druhů těchto primátů je tvorba mezidruhových asociací charakteristická, jiné naopak takové asociace netvoří. Život v mezidruhové skupině může vytvářet specifický selekční tlak na druhy, které se jich účastní, a vést k rozdílům oproti druhům, které asociace netvoří. Proto jsem porovnála rozdíly v chování mezi jednotlivými druhy a to v rámci konceptu behaviorálních syndromů. V rámci této práce byla také vypracována metodika sběru dat a etogram pro rod *Saguinus* pro navazující magisterskou práci, která se bude zabývat analýzou behaviorálních syndromů konkrétních druhů tamarinů a kalimika v zajetí.

Tamariní, kteří se vyskytují sympatricky s tamarínem sedlovým vytváří stabilní vícedruhové asociace. Tyto druhy tráví ve vícedruhové skupině většinu času a v jednodruhových skupinách se pohybují pouze minimálně. Druhy, které vytváří vícedruhové skupiny se liší v některých aspektech ekologie a velikostech těla, což jim umožňuje asociace s jiným druhem a minimalizaci kompetice. Výjimku tvoří tamarin tmavohřbetý a tamarin zlatohřbetý, kteří ačkoli se vyskytují sympatricky s tamarínem sedlovým a mají možnost s ním asociovat, vícedruhové skupiny netvoří. Důvodem může být ekologická podobnost nebo podobná velikost těla.

Behaviorální syndromy vysvětlují individuální rozdíly v chování mezi jedinci v rámci druhu i mezi jednotlivými druhy. Na základě literární rešerše byly nalezeny mezidruhové rozdíly v chování mezi druhy, které asociují i mezi asociujícími a neasociujícími druhy. Tyto rozdíly by bylo možné vysvětlit s pomocí konceptu behaviorálních syndromů. Za předpokladu, že koncept behaviorálních syndromů aplikujeme na mezidruhové úrovni, by si druhy z vícedruhových skupin mohly být v některých aspektech podobnější než druhy, které je netvoří a zároveň se druhy v rámci vícedruhových skupin mohou od sebe v určitých ohledech lišit, aby byla umožněna asociace druhů. Mezidruhové asociace mohou vytvářet selekční tlak na to, aby se druh posunul v určitém typu chování.

## 9 SEZNAM LITERATURY

Addressi, E., Chiarotti, F., Visalberghi, E., Anzenberger, G. 2007. Response to Novel Food and the Role of Social Influences in Common Marmosets (*Callithrix jacchus*) and Goeldi's Monkeys (*Callimico goeldii*). *American Journal of Primatology* 69: 1210-1222.

Au, D. W. 1991. Polyspecific Nature of Tuna Schools: Shark, Dolphin, and Seabird Associates. *Fishery Bulletin* 89: 343-354.

Bartecki, U., Heymann, E. W. 1987. Field observation of Snake-Mobbing in a group of Saddle-Back Tamarins, *Saguinus fuscicollis nigrifrons*. *Folia primatologica* 48: 199-202.

Bicca-Marques, J. C., Garber, P. A. 2003. Experimental Field Study of the Relative Costs and Benefits to Wild Tamarins (*Saguinus imperator* and *S. fuscicollis*) of Exploiting Contestable Food Patches as Single- and Mixed-Species Troops. *American Journal of Primatology* 60: 139-153.

Boon, A. K., Réale, D., Boutin, S. 2008. Personality, habitat use, and their consequences for survival in North American red squirrels *Tamiasciurus hudsonicus*. *Oikos* 117: 1321-1328.

Box, H. O., Röhrhuber, B., Smith, P. 1995. Female tamarins (*Saguinus*-*Callitrichidae*) feed more successfully than males in unfamiliar foraging tasks. *Behavioural Processes* 34: 3-12.

Bshary, R., Noë, R. 1997. Red colobus and Diana monkeys provide mutual protection against predators. *Animal Behaviour* 54: 1461-1474.

Buchanan-Smith, H. M. 1991. A Field Study on the Red-Bellied Tamarin, *Saguinus l. labiatus*, in Bolivia. *International Journal of Primatology* 12: 259-276.

- Buchanan-Smith, H. M. 1999. Tamarin Polyspecific Associations: Forest Utilization and Stability of Mixed-species Groups. *Primates* 40: 233-247.
- Buchanan-Smith, H. M., Hardie, S. M., Caceres, C., Prescott, M. J. 2000. Distribution and Forest Utilization of *Saguinus* and Other Primates of the Pando Department, Northern Bolivia. *International Journal of Primatology* 21: 353-379.
- Buchanan-Smith, H. M., Hardie, S. M. 1997. Tamarin Mixed-Species Groups: An Evaluation of a Combined Captive and Field Approach. *Folia Primatologica* 68: 272-286.
- Clarke, A. S., Mason, W. A., Moberg, G. P. 1988. Differential Behavioral and Adrenocortical Responses to Stress Among Three Macaque Species. *American Journal of Primatology* 14: 37-52.
- Dalton, R., Buchanan-Smith, H. M. 2005. A mixed-species exhibit for Goeldi's monkeys and Pygmy marmosets *Callimico goeldii* and *Callithrix pygmaea* at Edinburgh Zoo. *Int. Zoo Yb.* 39: 176-184.
- Day, R. L., Coe, R. L., Kendal, J. R., Laland, K. N. 2003. Neophilia, innovation and social learning: a study of intergeneric differences in callitrichid monkeys. *Animal Behaviour* 65: 559-571.
- Day, R. T., Elwood, R. W. 1999. Sleeping Site Selection by the Golden-handed Tamarin *Saguinus midas midas*: The Role of Predation Risk, Proximity to Feeding Sites, and Territorial Defence. *Ethology* 105: 1035-1051.
- Digby, L. J., Ferrari, S. F, Saltzman, W. 2007. Callitrichines – The Role of Competition in Cooperatively Breeding Species. *Primates in Perspective* pp. 85-105. Oxford University Press 2007.
- Dingemanse, N. J. *et al.* 2004. Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceeding of Royal Society London B.* 271: 847-852.



- Drent, P. J., Oers, K., Noordwijk, A. J. 2003. Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceeding of Royal Society London B*. 270: 45-51.
- Epple, G., Niblick, H. 1997. Social Memory in Saddle-Back Tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Folia Primatologica* 68: 265-271.
- Fitzgibbon, C. D. 1990. Mixed-species grouping in Thomson's and Grant's gazelles: the antipredator benefits. *Animal Behaviour* 39: 1116-1126.
- Frantzis, A., Herzing, D. L. 2002. Mixed-species associations of striped dolphins (*Stenella coeruleoalba*), short-beaked common dolphins (*Delphinus delphis*), and Risso's dolphins (*Grampus griseus*) in the Gulf of Corinth (Greece, Mediterranean Sea). *Aquatic Mammals* 28: 188-197.
- Garber, P. A. 1988. Diet, foraging patterns, and resource defense in a mixed species troop of *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis* in Amazonian Peru. *Behaviour* 105: 18-34.
- Garber, P. A. 1993. Seasonal Patterns of Diet and Ranging in Two Species of Tamarin Monkeys: Stability Versus Variability. *International Journal of Primatology* 14: 145 - 166.
- Garber, P. A., Leigh, S. R. 2001. Patterns of Positional Behavior in Mixed-Species Troops of *Callimico goeldii*, *Saguinus labiatus*, and *Saguinus fuscicollis* in Northwestern Brazil. *American Journal of Primatology* 54: 17-31.
- Garber, P. A., Pruett, J. D., Isaacson, J. 1993. Patterns of Range Use, Range Defense, and Intergroup Spacing in Moustached Tamarin Monkeys (*Saguinus mystax*). *Primates* 34: 11-25.
- Goldizen, A. W. 1989. Social relationships in a cooperatively polyandrous group of tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24: 79-89.

- Goodale, E., Kotagama, S. W. 2005. Alarm Calling in Sri Lankan Mixed-Species Bird Flocks. *The Auk* 122: 108-120.
- Gosling, S. D. 2001. From Mice to Men: What Can We Learn About Personality From Animal Research? *Psychological Bulletin* 127: 45-86.
- Hankerson, S. J., Dietz, L. M., Raboy, B. E. 2006. Associations Between Golden-Headed Lion Tamarins and the Bird Community in the Atlantic Forest of Southern Bahia. *International Journal of Primatology* 27: 487-495.
- Hardie, S. M., Buchanan-Smith, H. M. 2000. Responses of Captive Single- and Mixed-Species Groups of *Saguinus* to Novel Nonthreatening Objects. *International Journal of Primatology* 21: 629-648.
- Haugaasen, T., Peres, C. A. 2009. Interspecific primate associations in Amazonian flooded and unflooded forests. *Primates* 50: 239-251.
- Herrera, E. R. T., Knogge, C., Heymann, E. W. 2000. Infanticide in a Group of Wild Saddle-Back Tamarins, *Saguinus fuscicollis*. *American Journal of Primatology* 50: 153-157.
- Heymann, E. W. 1990. Interspecific Relations in a Mixed-Species Troop of Moustached Tamarins, *Saguinus mystax*, and Saddle-Back Tamarins, *Saguinus fuscicollis* (Platyrrhini: Callitrichidae), at the Río Blanco, Peruvian Amazonia. *American Journal of Primatology* 21: 115-127.
- Heymann, E. W. 1996. Social Behavior of Wild Moustached Tamarins, *Saguinus mystax*, at the Estación Biológica Quebrada Blanco, Peruvian Amazonia. *American Journal of Primatology* 38: 101-113.
- Heymann, E. W. 1997. The Relationship between Body Size and Mixed-Species Troops of Tamarins (*Saguinus* spp.). *Folia Primatologica* 68: 287-295.

- Heymann, E. W. 2000. Field Observations of the Golden-Mantled Tamarin, *Saguinus tripartitus*, on the Río Curaray, Peruvian Amazonia. *Folia Primatologica* 71: 392-398.
- Heymann, E. W., Buchanan-Smith, H. M. 2000. The behavioural ecology of mixed-species troops of callitrichine primates. *Biological Reviews* 75: 169 –190.
- Heymann, E. W., Knogge, C., Herrera, E. R. T. 2000. Vertebrate Predation by Sympatric Tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*. *American Journal of Primatology* 51: 153-158.
- Heymann, E. W., Smith, A. C. 1999. When to Feed on Gums: Temporal Patterns of Gummivory in Wild Tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis* (Callitrichinae). *Zoo Biology* 18: 459-471.
- Heymann, E. W., Valdez, L. A. S. 1988. Interspecific Social Grooming in a Mixed Troop of Tamarins, *Saguinus mystax* a *Saguinus fuscicollis* (Platyrrhini: Callitrichidae), in an Outdoor Enclosure. *Folia primatologica* 50: 221-225.
- Hollander, F. A., Overveld, T. V., Tokka, I. Matthysen, E. 2008. Personality and Nest Defence in the Great Tit (*Parus major*). *Ethology* 114: 405-412.
- Chapman, C. A., Chapman, L. J. 2000. Interdemic variation in mixed-species association patterns: common diurnal primates of Kibale National Park, Uganda. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 129-139.
- Kendal, R. L., Coe, R. L., Laland, K. N. 2005. Age Differences in Neophilia, Exploration, and Innovation in Family Groups of Callitrichid Monkeys. *American Journal of Primatology* 66: 167-188.
- King, A. J., Cowlishaw, G. 2009. Foraging opportunities drive interspecific associations between rock kestrels and desert baboons. *Journal of Zoology* 277: 111-118.
- Konečná, M. 2002. Osobnost u Nonhumánních Primátů: Metody Měření. Bakalářská práce Katedra zoologie, Biologická fakulta, Jihočeská univerzita.

Konečná, M. 2005. Hodnocení osobnosti u volně žijících hulmanů posvátných (*Semnopithecus entellus achates*). Magisterská diplomová práce. Biologická fakulta, Jihočeská univerzita. České Budějovice.

Kotagama, S. W., Goodale, E. 2004. The composition and spatial organisation of mixed-species flocks in a Sri Lankan rainforest. *Forktail* 20: 63-70.

Löttker, P., Huck, M., Zinner, D. P., Heymann, E. W. 2007. Grooming Relationships Between Breeding Females and Adult Group Members in Cooperatively Breeding Moustached Tamarins (*Saguinus mystax*). *American Journal of Primatology* 69: 1159-1172.

Martin, P., Bateson, P. Measuring behaviour. An introductory guide. Cambridge University Press, UK, 1993. Kapitoly 4-6.

Moura, A. C. 2003. Sibling Age and Intragroup Aggression in Captive *Saguinus midas midas*. *International Journal of Primatology* 24: 639-652.

Norconk, M. A. 1990. Mechanisms Promoting Stability in Mixed *Saguinus mystax* and *S. fuscicollis* Troops. *American Journal of Primatology* 21: 159-170.

Peñate, L., Peláez, F., Sánchez, S. 2009. Reconciliation in Captive Cotton-top Tamarins (*Saguinus oedipus*), a Cooperative Breeding Primate. *American Journal of Primatology* 71: 895-900.

Peres, C. A. 1992. Consequences of joint-territoriality in a mixed-species group of tamarin monkeys. *Behaviour* 123: 220-246.

Peres, C. A. 1993. Anti-Predation Benefits in a Mixed-Species Group of Amazonian Tamarins. *Folia Primatologica* 61: 61-76.

- Pook, A. G., Pook, G. 1982. Polyspecific Association between *Saguinus fuscicollis*, *Saguinus labiatus*, *Callimico goeldii* and Other Primates in North-Western Bolivia. *Folia primatologica* 38: 196-216.
- Porter, L. M. 2001. Benefits of Polyspecific Associations for the Goeldi's Monkey (*Callimico goeldii*). *American Journal of Primatology* 54: 143-158.
- Porter, L. M. 2004. Forest Use and Activity Patterns of *Callimico goeldii* in Comparison to Two Sympatric Tamarins, *Saguinus fuscicollis* and *Saguinus labiatus*. *American Journal of Physical Anthropology* 124: 139-153.
- Porter, L. M. 2006. Distribution and Density of *Callimico goeldii* in the Department of Pando, Bolivia. *American Journal of Primatology* 68: 235-243.
- Porter, L. M., Hanson, A. M., Becerra, E. N. 2001. Group Demographics and Dispersal in a Wild Group of Goeldi's Monkeys (*Callimico goeldii*). *Folia Primatologica* 72: 108-110.
- Porter, L. M., Garber, P. A. 2007. Niche Expansion of a Cryptic Primate, *Callimico goeldii*, While in Mixed Species Troops. *American Journal of Primatology* 69: 1340-1353.
- Porter, L. M., Garber, P. A., Nascimento, E. 2009. Exudates as a Fallback Food for *Callimico goeldii*. *American Journal of Primatology* 71: 120-129.
- Porter, L. M., Christen, A. 2002. Fungus and *Callimico goeldii*: New Insights Into *Callimico goeldii* Behavior and Ecology. *Evolutionary Anthropology* 1: 87-90.
- Porter, L. M., Sterr, S. M., Garber, P. A. 2007. Habitat Use and Ranging Behavior of *Callimico goeldii*. *International Journal of Primatology* 28: 1035-1058.
- Prescott, M. J., Buchanan-Smith, H. M., Smith, A. C. 2005. Social Interaction With Non-Averse Group Mates Modifies a Learned Food Aversion in Single- and Mixed-

Species Groups of Tamarins (*Saguinus fuscicollis* and *S. labiatus*). *American Journal of Primatology* 65: 313-326.

Quérouil, S. *et al.* 2008. Why Do Dolphins Form Mixed-Species Associations in the Azores? *Ethology* 114: 1183-1194.

Rehg, J. A. 2006. Seasonal Variation in Polyspecific Associations Among *Callimico goeldii*, *Saguinus labiatus*, and *S. fuscicollis* in Acre, Brazil. *International Journal of Primatology* 27: 1399-1428.

Roosmalen, M., Roosmalen, T., 2003. Geographic distribution of Amazonian Primates.

Rowe, N. (ed.) 1996. The Pictorial Guide to the Living Primates. Pogonias Press.

Rylands, A. B. 1996. Habitat and the Evolution of Social and Reproductive Behavior in Callitrichidae. *American Journal of Primatology* 38: 5-18.

Savage, A., Giraldo, L. H., Soto, L. H., Snowdown, C. T. 1996. Demography, Group Composition, and Dispersal in Wild Cotton-Top Tamarin (*Saguinus oedipus*) Groups. *American Journal of Primatology* 38: 85-100.

Semeniuk, C. A. D., Dill, L. M. 2006. Anti-Predator Benefits of Mixed-Species Groups of Cowtail Stingrays (*Pastinachus sephen*) and Whiprays (*Himantura uarnak*) at Rest. *Ethology* 112: 33-43.

Schaffner, C. M., Aureli, F., Caine, N. G. 2005. Following the Rules: Why Small Groups of Tamarins Do Not Reconcile Conflicts. *Folia Primatologica* 76: 67-76.

Sih, A., Bell, A., Johnson, J. C. 2004a. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *TRENDS in Ecology and Evolution* 19: 372-378.

Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., Ziemba, R. E. 2004b. Behavioral syndromes: an integrative overview. *The Quarterly Review of Biology* 79: 241-277.

- Silverman, E. D., Veit, R. R. 2001. Associations among Antarctic seabirds in mixed-species feeding flocks. *Ibis* 143: 51-62.
- Sinn, D. L., While, G. M., Wapstra, E. 2008. Maternal care in a social lizard: links between female aggression and offspring fitness. *Animal Behaviour* 76: 1249-1257.
- Smith, A. C. 2000. Interspecific differences in prey captures by associating saddleback (*Saguinus fuscicollis*) and moustached (*Saguinus mystax*) tamarins. *Journal of Zoology, London* 251: 315-324.
- Smith, A. C., Buchanan-Smith, H. M., Surridge, A. K., Mundy, N. I. 2003. Leaders of Progressions in Wild Mixed-Species Troops of Saddleback (*Saguinus fuscicollis*) and Moustached Tamarins (*S. mystax*), With Emphasis on Color Vision and Sex. *American Journal of Primatology* 61: 145-157.
- Smith, A. C., Buchanan-Smith, H. M., Surridge, A. K., Mundy, N. I. 2005. Factors Affecting Group Spread within Mixed-Species Troops of Saddleback and Mustached Tamarins. *International Journal of Primatology* 26: 337-354.
- Smith, B. R., Blumstein, D. T. 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology* 19: 448-455.
- Snowdown, C. T., Pickhard, J. J. 1999. Family Feuds: Severe Aggression among Cooperatively Breeding Cotton-Top Tamarins. *International Journal of Primatology* 20: 651-663.
- Soini, P. 1987. Ecology of the Saddle-Back Tamarin *Saguinus fuscicollis illigeri* on the Río Pacaya, Northeastern Peru. *Folia Primatologica* 49: 11-32.
- Stensland, E., Angerbjörn, A., Berggren, P. 2003. Mixed species groups in mammals. *Mammal Review* 33: 205-223.

Stojan-Dolar, M., Heymann, E. W. 2009. Vigilance of moustached tamarins in single-species and mixed-species groups—the influence of group composition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1-11.

Tello, N. S., Huck. M., Heymann, E. W. 2002. *Boa constrictor* Attack and Successful Group Defence in Moustached Tamarins, *Saguinus mystax*. *Folia primatologica* 73: 146-148.

Vasquez, M. R. O., Heymann, E. W. 2001. Crested Eagle (*Morphnus guianensis*) Predation on Infant Tamarins (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*, Callitrichinae). *Folia Primatologica* 72: 301-303.

Vogt, J. L. 1978. The Social Behavior of a Marmoset (*Saguinus fuscicollis*) Group II: Behavior Patterns and Social Interaction. *Primates* 19: 287-300.

Windfelder, T. L. 2001. Interspecific communication in mixed-species groups of tamarins: evidence from playback experiments. *Animal Behaviour* 61: 1193 – 1201.

IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.1. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on 23 April 2010.

<http://gargoyle.arcadia.edu/biology/tamarin/Methods/Ethogram/ethogram.htm> - The Bicolored Tamarin Web Site - 15.4. 2010

Lincoln Park Zoo: <http://www.lpzoo.org/ethograms/ethoframes.html> - 15.4. 2010

Primate Info Net: <http://pin.primate.wisc.edu/callicam/ethogram.html> - 15.4. 2010



## 10 SEZNAM PŘÍLOH

**Příloha 1:** Tab. 1. Příklady vícedruhových skupin.

**Příloha 2:** Etogram pro rod *Saguinus*

**Příloha 3:** Obr. 2. Mapa výskytu vybraných druhů tamarinů (podle IUCN, Roosmalen & Roosmalen, 2003).

**Příloha 4:** Tab. 3. Vybrané ekologické charakteristiky sledovaných druhů tamarinů a kalimika.

## Příloha 1

Tab. 1. Příklady vícedruhových skupin.

Druhy	Funkce	Reference
<i>Gazella thomsoni</i> <i>Gazella granti</i>	Antipredační	Fitzgibbon, 1990
<i>Pastinachus sephen</i> <i>Himantura uarnak</i>	Antipredační	Semeniuk & Dill, 2006
<i>Stenella coeruleoalba</i> <i>Delphinus delphis</i> <i>Grampus griseus</i>	???	Frantzis & Herzing, 2002
<i>Delphinus delphis</i> <i>Tursiops truncatus</i> <i>Stenella coeruleoalba</i> <i>Stenella frontalis</i>	Potravní/ sociální	Quérouil <i>et al.</i> , 2008
<i>Falco rupicolus</i> <i>Papio ursinus</i>	Potravní	King & Cowlishaw, 2009
<i>Procolobus badius</i> <i>Cercopithecus diana</i>	Antipredační	Bshary & Noë, 1997
<i>Procolobus tephrosceles</i> <i>Cologus guereza</i> <i>Cercopithecus ascanius</i> <i>Cercopithecus mitis</i> <i>Lophocebus albigena</i>	Antipredační	Chapman & Chapman, 2000
<i>Saimiri ustus</i> <i>Cebus apella</i>	Potravní/Antipredační	Haugaasen & Peres, 2009
<i>Saimiri ustus</i> <i>Cebus albifrons versicolor</i>	Potravní	Haugaasen & Peres, 2009
<i>Pithecia albicans</i> <i>Saguinus spp.</i>	Antipredační	Haugaasen & Peres, 2009

## **Příloha 2**

### **ETOGRAM PRO ROD *SAGUINUS***

**Příchod (Approach)** – jedno zvíře se přiblíží k jinému zvířeti, na dosah druhého jedince, tj. do jeho blízkosti (viz níže)

**Následování (Follow)** – zvíře úmyslně následuje směr postupu jiného zvířete na určité místo, jako např. v ubikaci do budky, ve které spí

**Odchod (Departure)** – jedinec odchází pryč od místa, kde se vyskytuje jiný jedinec, se kterým byl předtím v blízkosti. Jedná se o klidné mírné vzdálení se.

**Vyhnutí se (Avoiding)** – jedinec se náhle vyhne ze směru cesty druhého jedince

**Blízkost (Proximity)** – zvířata jsou od sebe vzdálená na dosah paže, tzn. méně než 9 cm

**Odpočinek (Resting)** – zvíře může a nemusí být v kontaktu s jinými zvířaty, oči mohou být otevřené nebo zavřené. Zvíře může sedět, nejčastěji však leží s ocasem obtočeným kolem těla.

**Ostražitost (Vigilance)** – zvíře se pohybuje jen minimálně, nejčastěji sedí a tiše sleduje prostředí, může otáčet hlavou

**Vyplazování jazyka (Tongue Display)** – jedinec vyplazuje jazyk často až k nosu s ústy mírně pootevřenými, několikrát v rychlém sledu (agonistický nebo sexuální kontext)

**Hra s předmětem (Play with object)** – zvíře jakkoli manipuluje s objektem vyjma potravy, např. s listy, větvemi, kůrou, může je očichávat, žvýkat, uchopit, držet nebo do nich může kousat

**Hra (Self-play)** – zvíře si hraje například s vlastním ocasem, nezahrnuje hru s předmětem

**Pachové značení (Scent marking)** - jedinec otírá anogenitální, suprapubickou, hrudní nebo zádovou oblast o povrch substrátu nebo objektu, nejčastěji o větev nebo kmen. Podle typu značení zvíře může sedět, být rozvalené nebo v dorzální pozici. Často doprovázené značením pár kapkami moče.

**Očichávání objektů (Sniffing object)** – zvíře očichává objekty jako větve, různá místa nebo potravu, často potom následuje pachové značení stejným nebo jiným zvířetem

**Olizování povrchu (Licking surface)** – zvíře olizuje různé povrchy, např. listy

**Potravní chování:**

**Žraní (Feeding, Eating)** – manipulace s potravou, aktivní příjem potravy, zpracování potravy zuby a ústy, žvýkání

**Vyhledávání potravy (Foraging)** – aktivní vyhledávání rostlinné nebo živočišné potravy v koruně stromů nebo vyhledávání v určitých mikrohabitátech. Zahrnuje i manipulaci s listy, kůrou nebo větvemi, prohrabování substrátu na zemi, hledání hmyzu.

**Nabízení potravy (Offer food to other)** – jedinec, který konzumuje nebo vyhledává potravu nabídne kousek z ní jinému jedinci, který ji buď přijme nebo odmítne

**Ukradení potravy (Stealing food)** – jedno zvíře, obvykle kňučící mládě, ukradne potravu jinému zvířeti z tlamy nebo z ruky

**Pokus ukrást potravu (Attempt food steal)** – neúspěšný pokus o ukradení potravy z rukou nebo z úst jiného zvířete

**Společné žraní (Co-feeding)** – zvířata žerou současně z jedné misky, neberou si potravu z úst ani z rukou

**Pití (Drinking)** – příjem tekutin, v ubikaci v zajetí pití vody z misky nebo olíznutí předních končetin namočených v tekutině

### **Komfortní chování:**

**Čištění vlastní srsti (Self-Grooming)** – zvíře si rukama nebo ústy probírá vlastní srst, pohledem sleduje místo, které čistí. Zahrnuje také odstraňování částeček.

**Drbání čumáku (Muzzle rubbing)** – zvíře si otírá a drbe čumák o větev, často po žraní a pití

**Škrábání (Scratching)** – zvíře se pomocí drápků poškrábe na povrchu těla. Toto chování se vyznačuje velmi krátkým trváním, kdy se zvíře se nemusí vizuálně soustředit na dané místo. Škrábání svou délkou je odlišitelné od čištění srsti.

### **Lokomoce:**

**Kvadrupední chůze (Quadrupedal walking)** – zvíře pomalu postupuje, používá všechny 4 končetiny a střídá diagonální sekvence chůze

**Kvadrupední běh (Quadrupedal running)** - rychlejší forma diagonálního postupu, ve které zvíře používá všechny 4 končetiny. Tato forma lokomoce nezahrnuje fázi ve vzduchu – překročení, skoky.

**Skákání (Bounding)** – tento pohyb dost podobný kvadrupednímu běhu s tím rozdílem, že zahrnuje i fázi ve vzduchu, skoky. Jedná se o velmi rychlý asymetrický postup zvířete, s dominancí zadních končetin, přední končetiny slouží zajišťují stabilitu.

**Lezení (Climbing)** – jedinec postupuje podél souvislé podpory, která může být v různém úhlu, užívá 3 nebo více končetin, přichycení k substrátu

**Šplhání (Clinging)** – zvíře šplhá pomocí drápků po středně velkých nebo velkých vertikálních nebo ostře nakloněných substrátech, ventrální část těla je natočená směrem k substrátu

**Skoky (Leaping)** - zvíře pomocí skoku překonává mezery mezi substráty, např. skoky z kmene na kmen, z terminálních větvích v periferii koruny, z kmene na větev a naopak. Zahrnuje dlouhou fázi ve vzduchu.

### **Sociální chování:**

**Strkání čumákem (Nuzzling)** – jedno zvíře otírá čumák o druhé, může a nemusí být doprovázeno očicháváním, olizováním a jemným kousnutím, sociální pozdrav

**Očichávání (Sniffing)** – jedno zvíře očichává druhému obličej, tělo nebo anogenitální oblast. Nejčastěji samec očichává genitální oblast samice.

**Prezentace (Present)** – submisivní zvíře natočí zadek k dominantnímu zvířeti, které ho občas očichá

**Olizování moče (Urine taste)** – samec olízne jednu nebo více kapek moče samice

**Polibek (Kiss)** – vzájemná interakce 2 zvířat, jedna opice se dotýká tlamou tlamy druhé opice, může zahrnovat i vyplazování jazyka

**Obejmutí zezadu (Waist claspng)** – jedno zvíře přistoupí zezadu k jinému a uchopí ho předními končetinami za boky

**Kontaktu (Contact)** – 2 nebo více zvířat se dotýkají částmi těla – mohou se dotýkat boky, hlavami nebo zády

**Položení končetiny (Arm over)** – zvířata sedí vedle sebe a jedno položí paži přes ramena nebo záda druhého zvířete

**Choulení se (Huddling)** – zvířata přes sebe leží nebo sedí nebo leží s propletenými končetinami, vzájemný tělesný kontakt

### **Chování v souvislosti s péčí o mládě:**

**Vyšplhání mláděte na pečovatele (Climbing On)** – mládě se vyšplhá na jakoukoli část těla dospělého zvířete tak, že všechny 4 končetiny jsou na těle dospělého zvířete

**Mládě sleze (Climbing off)** – mládě dobrovolně sleze ze zvířete, které ho nosí

**Obtěžování mládětem (Bother)** – mládě (mladší než 6 měsíců) přistoupí k potenciálnímu pečovateli a snaží se na něj vyšplhat, dospělé zvíře o mládě nemá zájem, často doprovázené kňučením (squeals) mlád'at

**Shození mláděte (Dump)** – pečovatel se snaží zbavit se mláděte, které se na něj pokouší vylézt nebo je na něm přichycené, může mládě odstrčit, shodit nebo kousnout. Mládě obvykle kňučí (squeals).

**Převzetí mláděte (Taking infant)** – jedno zvíře převezme mládě od jiného zvířete, které se ho může a nemusí zbavovat, mládě se přichytí všemi 4 končetinami na tělo nového pečovatele

**Kojení (Nursing)** – samice má mládě ve ventrální poloze, což mu umožňuje přístup k bradavkám a sání mateřského mléka. Mládě má ústa na bradavce samice.

#### **Agresivní chování:**

**Honička (Chasing)** – zvíře pronásleduje jiné zvíře, které před ním utíká, snaží se vyhnout. Jedná se o rychlý pohyb.

**Rvačka (Fight)** – agresivní fyzická konfrontace zvířat. Jedná se o krátký zápas, který může zahrnovat fackování, bití, kopání, škrábání, kousání, často doprovázené agresivní vokalizací. Zvířata při zápase mohou spadnout na zem ze substrátu a pokrčovat ve rvačce.

**Kousnutí (Biting)** – zvíře otevře tlamu, vycení zuby a kousne druhé zvíře, kousnuté zvíře často potom opouští danou oblast

**Falešné kousnutí (Mock bite)** - zvíře široce otevře tlamu a napodobuje nepřátelské kousnutí. Zuby mohou nebo nemusí proniknout kůží druhého zvířete. Obě zvířata zůstávají poté v blízkosti.

**Bití, postrkování (Beating)** – zvíře předními končetinami strčí do druhého zvířete, které může spadnout ze substrátu, může ho i škrábnout

**Popadnutí za srst (Grabbing)** – zvíře hrubě uchopí za srst jiné zvíře a obvykle vyškube chomáč srsti

**Příplácnutí (Swatting)** – jedno zvíře přitiskne agresivně jiné zvíře k substrátu

**Přitisknutí obličeje (Face pressing)** – zvíře uchopí hlavu druhého zvířete a tlačí otevřenou tlamu směrem k otevřené tlamě druhého zvířete

**Hrozba (Aggressive display)** – jedinec stojí na všech 4 končetinách, lokty a kolena jsou propnutá, jedinec má vyklenutá záda, zježenou srst, vokalizace namířené na jiného jedince. Často doprovázení nervózním máváním ocasem ze strany na stranu.

**Hrozba obličejem (Facial threat)** – zvíře zírá na jiné zvíře, sraští čelo a čumák a vyplazuje jazyk

**Hrozba zuby (Open mouth teeth exposed)** – jedinec otevře do široka tlamu a vycení všechny zuby, může při tom ječet (scream)

**Headshake teeth chatter** - jedinec pohybuje rychle hlavou ze strany na stranu, často doprovázené cvakáním zuby a skřípavou vokalizací, která je vydávána v krátkých po sobě jdoucích impulsech

**Vytěsnění (Displacement)** – jedinec odežene jiného jedince, nejčastěji od nějakého zdroje

**Úšklebek (Grimace)** - zuby přitisknuté k sobě, tlama stažená mírně dozadu, odhalené špičky špičáků

### **Afiliativní chování:**

**Sociální hra (Social play)** – je neagresivní chování, které zahrnuje vzájemnou interakci dvou nebo více zvířat. Zvířata mohou být ve fyzickém kontaktu, nejčastěji hravý zápas (jemné pošťuchování, přetahování předními končetinami) nebo kousání v kontextu hry nebo hravou honičku bez fyzického kontaktu. Zvířata jsou velmi aktivní.



**Čištění srsti (Allogrooming)** – jedno zvíře probírá srst nebo kůži jednou nebo oběma rukama a/nebo ústy a zuby druhému zvířeti, může a nemusí odstraňovat ze srsti částice

**Výzva k čištění srsti (Invite groom)** – jedno zvíře přistoupí k druhému a otočí se k němu zády a přikrčí se nebo se před ním rozvalí na bok, břicho nebo záda. Pohled je většinou odvrácený od potenciálního poskytovatele čištění. Pokud jedinec sedí a roluje ocas, jedná se o výzvu k čištění ocasu.

**Kopulace (Copulation)** – zvíře přistoupí k druhému zvířeti zezadu, uchopí ho za nohy nebo za pas, pánevní pohyby, často doprovázené vyplazováním jazyka jednoho nebo obou zvířat

**Pokrývání (Mounting)** – zvíře přistoupí k druhému zvířeti zezadu, uchopí ho za nohy nebo za pas, ovšem bez pánevních pohybů, často doprovázené vyplazováním jazyka jednoho nebo obou zvířat

**Typy substrátů:**

**Kmen (Trunk)** – vertikální kmen libovolného průměru

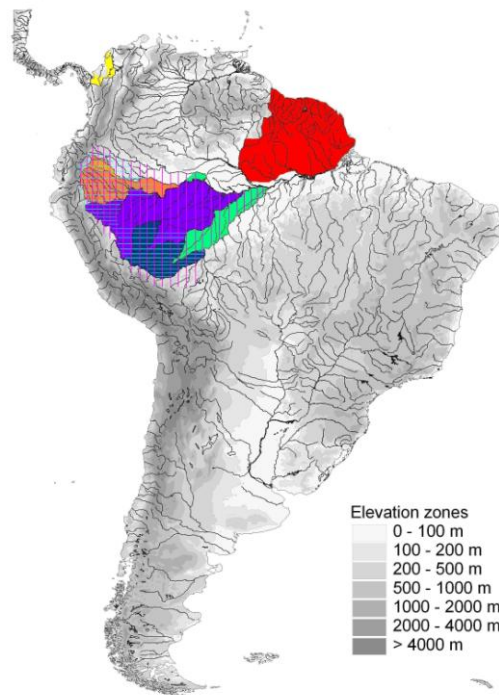
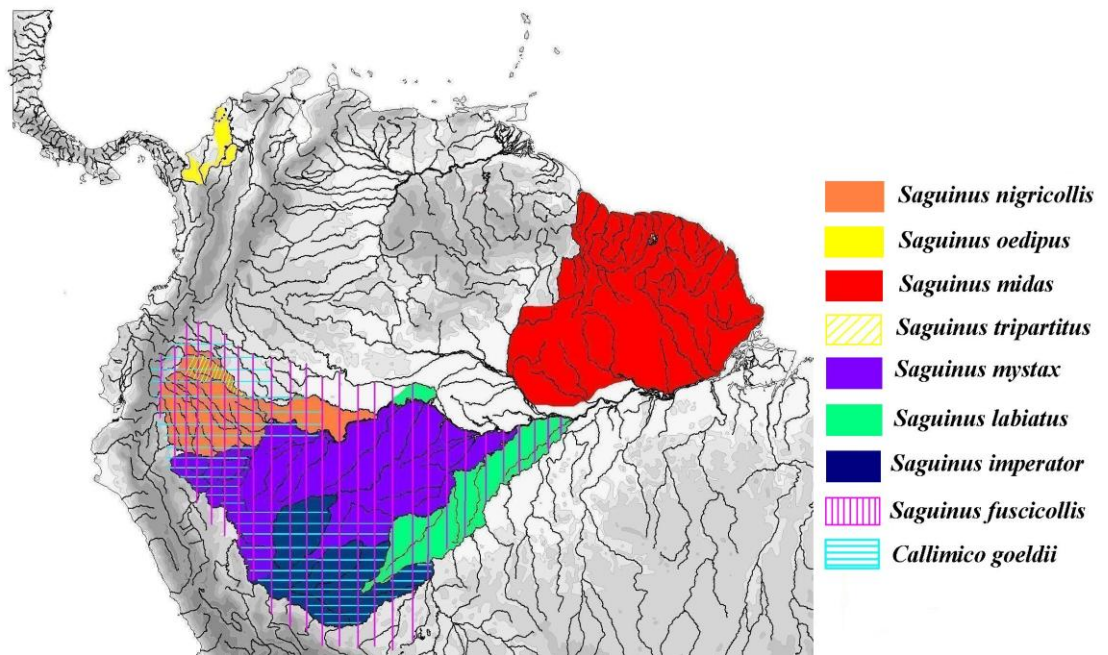
**Větev (Branch)** – větev stromu

**Zem (Ground)** – podlaha nebo zem ubikace

**Stěny ubikace** – stěny ubikace např. z pletiva, na kterých se mohou jedinci zachytit a pohybovat

**Jiný typ substrátu** – zahrnuje vybavení ubikace - police a provazy.

### Příloha 3



**Obr. 2.** Mapa výskytu vybraných druhů tamarínů (podle IUCN, Roosmalen & Roosmalen, 2003)

#### Příloha 4

**Tab. 3.** Vybrané ekologické charakteristiky sledovaných druhů tamarinů a kalimika.

	Hmotnost [g]	Velikost teritoria [ha]	Velikost skupiny	Reprodukční systém	Potrava	Délka březosti [dny]	Délka života
<i>Saguinus midas</i>	♀ 432 ♂ 586 <sup>14)</sup>	31,1 – 42,5 <sup>6)</sup>	4 - 8 <sup>6)</sup>	-	ovoce, semena, bezobratlí, obratlovci <sup>14)</sup>	140 - 168 <sup>14)</sup>	13,2 let <sup>14)</sup>
<i>Saguinus nigricollis</i>	♀ 480 ♂ 470 <sup>14)</sup>	30 - 50 <sup>14)</sup>	6,3 <sup>14)</sup>	-	ovoce, semena, bezobratlí, obratlovci, nektar, exudáty <sup>14)</sup>	-	13,9 let <sup>14)</sup>
<i>Saguinus oedipus</i>	♀ 430 ♂ 411 <sup>14)</sup>	7,8 - 10 <sup>14)</sup> 26 - 43 <sup>14)</sup>	Ø 5,8 (2-10) <sup>7)</sup> Ø 7,4 (3-13) <sup>14)</sup>	M <sup>7)</sup> , PG <sup>15)</sup>	ovoce, semena, exudáty, myši, ptáci, hmyz <sup>14)</sup>	140 <sup>14)</sup>	13,5 let <sup>14)</sup>
<i>Saguinus tripartitus</i>	-	16 - 21 <sup>15)</sup>	6,9 <sup>4)</sup>	PA <sup>15)</sup>	ovoce, hmyz, nektar, pryskyřice <sup>4)</sup> EF	-	6 let <sup>14)</sup>
<i>Saguinus fuscicollis</i>	358, 1 <sup>9)</sup> 411 <sup>11)</sup>	15,7 - 16,5 <sup>5)</sup>	Ø 6 (2-10) <sup>5)</sup>	M <sup>15)</sup> , PA <sup>8)</sup> , PG <sup>15)</sup> , PGA <sup>15)</sup>	ovoce, nektar, exudáty, bezobratlí, obratlovci <sup>14)</sup> EF	145 - 152 <sup>14)</sup>	-
<i>Saguinus imperator</i>	450 <sup>14)</sup>	30 - 40 <sup>14)</sup>	4 <sup>14)</sup>	-	ovoce, nektar, exudáty, bezobratlí, obratlovci <sup>14)</sup>	140 - 145 <sup>14)</sup>	17 let <sup>14)</sup>
<i>Saguinus labiatus</i>	485,6 <sup>9)</sup> 455 - 460 <sup>14)</sup>	19 <sup>13)</sup> 33,5 <sup>14)</sup>	Ø 6,3 (5-10) <sup>13)</sup>	-	ovoce, hmyz, exudáty, nektar <sup>14)</sup>	140 - 150 <sup>14)</sup>	-

<b><i>Saguinus mystax</i></b>	595 <sup>11)</sup> ♀ 508 - 640 <sup>14)</sup> ♂ 491 - 643 <sup>14)</sup>	25 - 35 <sup>14)</sup> 47,5 <sup>14)</sup>	Ø 5,3 (1-16) <sup>14)</sup>	M, PG <sup>15)</sup>	ovoce, hmyz, exudáty, obratlovci <sup>14)</sup>	140 - 150 <sup>14)</sup>	12 - 20 let <sup>14)</sup>
<b><i>Callimico goeldii</i></b>	535,6 <sup>9)</sup> 355 - 366 <sup>10)</sup> 525 <sup>12)</sup>	114 <sup>3)</sup>	2 - 7 <sup>1)</sup>	M <sup>1)</sup> , PA <sup>3)</sup> , PG <sup>15)</sup>	houby, ovoce, exudáty, bezobratlí, obratlovci <sup>3)</sup>	154 <sup>14)</sup>	17,9 let <sup>14)</sup>

Vysvětlivky:

EF (extractive foraging) – druhy, u kterých bylo popsáno manipulativní vyhledávání živočišné potravy

M – monogamie, PA – polyandrie, PG – polygynie, PGA - polygynandrie

1) Porter *et al.* 2001; 2) Porter 2006; 3) Porter *et al.* 2007; 4) Heymann 2000; 5) Soini, 1987; 6) Day & Elwood, 1999; 7) Savage *et al.* 1996; 8) Goldizen 1989; 9) Garber & Leigh 2001; 10) Porter & Christen 2002; 11) Garber 1988; 12) Porter *et al.* 2007; 13) Buchanan-Smith 1991; 14) Rowe 1996; 15) Digby *et al.* 2007