

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Zhodnocení vlivu socioekologických rozdílů na
osobnostní rysy u drápkatých opic**

Bakalářská práce

Tamara Pejchová

Školitel: Mgr. Martina Konečná, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Michaela Másílková

České Budějovice, 2017

Pejchová T., 2017: Zhodnocení vlivu socioekologických rozdílů na osobnostní rysy u drápkatých opic [Evaluation of the effect of socio-ecological differences in Callitrichidae., Bc. Thesis, in Czech] 46 p., Faculty of Science, University of South Bohemia in České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

This work focuses on socio-ecological differences among genera of Callitrichidae and its influence on the personality traits of these primates. The main output of this work is a database build upon available literature, showing in which features do the genera differ the most (home range and the number of offsprings per year) and on the other hand what features were common for most genera (way of obtaining food and the size of the litter).

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

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

V Českých Budějovicích 12.12.2017.

.....
Tamara Pejchová

Poděkování:

V první řadě děkuji své školitelce Martině Konečné, zejména za její ochotu a trpělivé opravování textu a za čas, který mi věnovala, jakož i za dobré rady, kterých nebylo málo. Dále děkuji Míše Másílkové, která se podílela na opravování textu a poskytovala mi cenné připomínky a metodickou pomoc.

1	ÚVOD.....	1
2	OSOBNOST	2
2.1	ÚVOD DO STUDIA OSOBNOSTI U ZVÍŘAT	2
2.2	KOMPARATIVNÍ STUDIE	4
2.3	OSOBNOST U DRÁPKATÝCH OPIČEK	6
3	CHARAKTERISTIKA SKUPINY DRÁPKATÝCH OPIČEK.....	11
3.1	FYLOGENEZE	12
3.2	ROZŠÍŘENÍ A TYPY HABITATŮ	15
3.3	POTRAVNÍ EKOLOGIE.....	16
3.4	SOCIÁLNÍ ORGANIZACE A PÁŘICÍ SYSTÉMY	17
3.5	REPRODUKCE A PÉČE O MLÁĎATA	19
3.6	ETOLOGIE.....	21
4	POTENCIÁLNÍ VLIV SOCIOEKOLOGICKÝCH PARAMETRŮ NA STRUKTURU OSOBNOSTI U DRÁPKATÝCH OPIČEK.....	22
4.1	KOMPARATIVNÍ STUDIE A EVOLUCE OSOBNOSTI.....	22
4.2	OSOBNOST A FYLOGENEZE	23
4.3	SOCIÁLNÍ USPOŘÁDÁNÍ A OSOBNOST	24
4.4	REPRODUKCE	25
4.5	EKOLOGICKÉ PARAMETRY A OSOBNOST	25
4.6	HABITAT A POTRAVA.....	25
5	ZÁVĚR	27
6	SEZNAM LITERATURY.....	28
7	PŘÍLOHA.....	35

1 Úvod

Osobnost, neboli stabilní individuální rozdíly v chování, je v současnosti populární a intenzivně studovaný koncept v behaviorálních vědách. Zvířecí osobnost je studována u širokého spektra druhů. Celá řada studií byla provedena u primátů, a to zejména kvůli jejich blízkému fylogenetickému postavení vůči člověku. Studium osobnosti primátů tak může objasnit evoluční původ osobnosti u člověka. S touto snahou souvisí potřeba studia širokého spektra druhů a jejich přímého porovnání. U primátů byly do nedávna studovány hlavně starosvětské opice (zejména makaci) a lidoopi (Freeman et al., 2011).

Drápkaté opičky patří mezi usilovně studované druhy primátů, a to zejména v oblasti reprodukce. Slouží však i jako modelové druhy v oblasti neurověd a evoluční antropologie. Důvodem studia této skupiny primátů jsou nejen jejich specifické vlastnosti, jako například kooperativní péče o mláďata a s ní související reprodukční a sociální systém, ale i relativně snadný chov a dostupnost v zajetí (Digby et al., 2006; Goldizen, 1990; Rylands, 1996). Osobnost u drápkatých opiček však nebyla zatím (kromě jednoho druhu) prakticky zkoumána.

Hlavním cílem této bakalářské práce je na základě literární rešerše zhodnotit, jak se jednotlivé rody drápkatých opiček liší v několika socioekologických parametrech. Následně pak na základě dostupných komparativních studií zvířecí osobnosti navrhnout, jak by tyto odlišnosti mohly souviset s případnými rozdíly v chování a osobnosti.

Tato práce by tak měla přinést poznatky o evoluci osobnosti u primátů na základě komparativního přístupu.

Cíle práce:

1. Na základě literatury shrnout dostupné informace o drápkatých opičkách v rámci vybraných socioekologických parametrů.
2. Zhodnotit rozdíly v socioekologii jednotlivých rodů drápkatých opiček.
3. Navrhnout, které socioekologické faktory mohou mít vliv na evoluci rozdílů v osobnosti u daných rodů.
4. Na základě komparativních studií navrhnout potenciální rozdíly v osobnostních rysech u drápkatých opiček.

2 Osobnost

2.1 Úvod do studia osobnosti u zvířat

Osobnost lze charakterizovat jako individuální rozdíly v chování, které jsou stabilní napříč časem a různými kontexty (Gosling, 2001). V literatuře se kromě pojmu osobnost objevují i další označení, jako behaviorální syndromy (Sih et al., 2004), coping styles (Koolhaas et al., 1999) nebo temperament (Réale et al., 2007). Ne všichni autoři považují tyto termíny za rovnocenné, i když jsou tak často vnímány.

Osobnost byla zkoumána u řady druhů, jak u bezobratlých, tak i u obratlovců (shrnutí v Gosling, 2001; Kralj-Fišer & Schuett, 2014). Ukázalo se, že studie na zvířatech nám poskytují jedinečnou příležitost zkoumat biologické, genetické a environmentální základy osobnosti a změny v osobnosti (Gosling, 2001). Osobnostní rysy jsou v řadě případů dědičné (Pettelle et al., 2015), ovlivňují fitness a reprodukční úspěch (Both et al., 2005) a souvisí i s úspěšností v kognitivních úlohách a v sociálním učení (Morton et al., 2013). Díky konceptu osobnosti můžeme vysvětlit některé typy chování, jako je např. nepřiměřená aktivita jedince v přítomnosti predátora, které byly dříve považovány za suboptimální (Sih et al., 2004). Výsledky studií o osobnosti zvířat nám přinášejí určitý vhled do psychologie zvířat, behaviorální genetiky, nebo mohou být uplatněny v chovu a welfare zvířat (Coleman, 2012).

V současné době není pochyb o existenci osobnosti u zvířat (Weiss et al., 2012). Výzkum se posunul od popisných studií ke zkoumání například evoluce osobnosti (Réale et al., 2007) a osobnostní rozdíly jsou dnes zkoumány nejen u zvířat chovaných v zajetí, ale i žijících ve volné přírodě.

Vzhledem k tomu, že osobnost byla v minulosti tradičně studována v rámci lidské psychologie, byla a je značná pozornost v tomto ohledu věnována primátům, především pak starosvětským opicím a lidoopům (Freeman & Gosling, 2010). Díky blízkému fylogenetickému postavení primátů a lidí mohou totiž tyto studie objasnit evoluční původ osobnosti u člověka (Weiss et al., 2011). Nejčastěji studovanými druhy jsou mezi primáty makak rhesus a šimpanz učenlivý, a to zejména z důvodu jejich snadné dostupnosti v zajetí (Freeman & Gosling, 2010). Z novosvětských primátů byla popsána osobnost u malp hnědých *Cebus apella* a kapucínských *Cebus capucinus* (Robinson et al., 2016), kotulů veverovitých *Saimiri sciureus* (Baker et al., 2015) a kosmanů bělovousých *Callithrix jacchus* (Iwanicki & Lehmann, 2015). Na úrovni

jednotlivých dimenzí (rysů) pak byly provedeny studie i u některých dalších druhů drápkatých opiček (Addressi et al., 2007; Day et al., 2003).

Existují dvě základní metody, které se používají k hodnocení osobnosti. První je záznam prvků chování (behavioral coding); hodnocení vlastností (trait ratings) je druhou metodou (Freeman et al., 2011; Vazire et al., 2007). První možný přístup ke studiu osobnosti je typický spíše pro behaviorální ekologii a zkoumá široké spektrum druhů živočichů. Jeho základem je záznam prvků chování, tedy klasické pozorování. To se může týkat testových situací, v nichž jsou vyvolávány reakce na různé podněty, jako např. podání potravy či neznámého předmětu, změna sociální situace, domnělý útok predátora (Clarke & Mason, 1988; Day et al., 2003; Herrmann et al., 2011; Santillán-Doherty et al., 2010), nebo běžného chování (Konečná et al., 2008). Testové situace jsou často zaměřené jen na určitou oblast osobnosti (komponenty či dimenze), jakou např. neofilie. Hlavní výhodou této metody je objektivita, a naopak největší její nevýhodou je časová náročnost (Freeman et al., 2011).

Druhý přístup, tedy hodnocení vlastností, je metoda založená na dotaznících (respondenty dotazníků bývají u druhů chovaných v zajetí chovatelé nebo jiné osoby, které chované jedince dobře znají; u druhů žijících volně pak přímo badatelé, sledující vybraná zvířata), obsahujících zpravidla pěti- až sedmibodovou stupnici jednotlivých charakteristik osobnosti; z těchto hodnot se pak vypočítává tzv. skóre (Eckardt et al., 2015; Iwanicki & Lehmann, 2015; Robinson et al., 2016). Předpokládá se, že pozorovatel dané zvíře dobře zná a má zkušenosti s jeho chováním. Oproti prvnímu přístupu badatel zpravidla hodnotí osobnost na širokém spektru znaků a neomezuje se tak jen na její výsek. Nevýhodou této metody však je subjektivita a často nedostatek zkušených hodnotitelů (Freeman et al., 2011; Gosling, 2001).

Při studiu osobnosti primátů se častěji používá dotazníková metoda, která umožňuje tzv. modelový přístup ke studiu osobnosti, který je typický zejména pro lidskou psychologii (Nettle, 2006) - viz níže. Tento přístup klade důraz na komplexní popis struktury osobnosti v nejširším slova smyslu v různých kontextech a situacích (Koski, 2011). Osobnost se zde nestuduje pouze jako jednotlivé výseče chování, jako například neofilie, aktivita, explorace atd. Převažující metodou studia je pak hodnocení jedinců prostřednictvím dotazníků (Baker, 2012; Eckardt et al., 2015), ale objevují se i studie založené na záznamu širokého spektra prvků chování (Iwanicki & Lehmann, 2015; Konečná et al., 2008).

V lidské psychologii se nejčastěji používá pětifaktorový hierarchický model, tzv. Velká pětka (the Five Factor Model, FFM), do níž patří: extroverze (Extraversion) – aktivita, asertivita, sociabilita; přívětivost (Agreeableness) – důvěra, kooperace; svědomitost

(Conscientiousness) – rozvážnost, sebeovládání; emocionální stabilita (Neuroticism) – strach, úzkost, pocit viny; a otevřenost vůči nové zkušenosti (Openness) – umělecká tvořivost, zvědavost (Nettle, 2006). Tento model sloužil jako inspirace pro studium osobnosti u řady druhů primátů a slouží i jako základ, s kterým jsou jednotlivé studie porovnávány (Gosling & John, 1999). Sociabilita-družnost (Sociability), agresivita (Aggression) a strach (Fearfulness) jsou nejčastěji popisované dimenze u primátů (Freeman & Gosling, 2010). Dominance a aktivita se u primátů vyčleňují jako samostatné komponenty, kdežto u člověka se řadí do extroverze (Weiss et al., 2011).

2.2 Komparativní studie

Většina studií se zaměřuje na rozdíly v osobnosti mezi jedinci. Můžeme však srovnávat i osobnost na druhové úrovni. Takové studie nám pak mohou objasnit evoluci jednotlivých osobnostních rysů, a jaké selekční tlaky hrají při jejich utváření roli, mohou to být např. ekologie nebo socialita (Adams et al., 2015; Mettke-Hofmann et al., 2002). Z tohoto důvodu je zajímavé zabývat se jak blízkými příbuznými druhy (Adams et al., 2015; Robinson et al., 2016), tak i druhy méně příbuznými (Adams et al., 2015; Morton et al., 2013; Alexander Weiss et al., 2011). Experimentálně byla porovnávána např. agresivita u tří druhů makaků (*Macaca mulatta*, *M. radiata* a *M. fascicularis*). Autoři zjistili, že *M. fascicularis* byl více bojácný oproti *M. mulatta*. Jedinci *M. radiata* byly v průměru méně nepřátelští i méně bojácní (Clarke & Mason, 1988). Srovnáním reakce na nový předmět chápanů středoamerických a makaků medvědíh (výzkum pomocí experimentu) dospěli autoři studie k závěru, že chápani jsou více aktivní, impulzivní a odvážnější než makaci. U obou naposledy zmíněných druhů jsou samci vynalézavější v hledání potravy než samice (Santillán-Doherty et al., 2010).

Porovnání výsledků různých studií má několik úskalí - tím hlavním je nejednotná metodika (různé druhy dotazníků, různé typy chování), což komplikuje interpretaci zjištěných rozdílů či podobností mezi jednotlivými druhy. Proto se v této části práce budu věnovat jen studiím, které porovnávaly více druhů primátů.

Pokud budeme ke studiu osobnosti používat modelový přístup, pak při mezidruhovém porovnání mohou nastat dva různé scénáře: Prvním takovým scénářem je, že struktura osobnosti může být mezidruhově stejná a dané druhy se mohou lišit pouze průměrným skóre v daných dimenzích. Jinými slovy, jde o stejný model osobnosti (stejný počet srovnatelných dimenzí), ale jednotlivé druhy se liší průměrným skóre, v těchto dimenzích dosaženým. Např. ve studii, v níž autoři srovnávali osobnostní rysy u 240 jedinců divokých malp kapucínských

se 100 jedinci v zajetí žijících malp hnědých, byly u obou druhů odhaleny tři osobnostní dimenze: asertivita (Assertiveness), otevřenost vůči novým zkušenostem (Openness) a neuroticismus (Neuroticism), což naznačuje, že tyto rysy se vyvinuly u společného předka (Robinson et al., 2016). Podobně komparativní studie tří druhů makaků (makak rhesus - *Macaca mulatta*, makak jávský - *M. fascicularis* a makak vepří - *M. nemestrina*) také došla k závěru, že model osobnosti má stejnou strukturu pro všechny druhy a že sestává ze čtyř dimenzí: 1. přátelskost k lidem (Sociability towards humans), 2. opatrnost (Cautiousness), 3. agresivita (Aggressiveness) a 4. bázlivost (Fearfulness). Přičemž jedinci druhu makak rhesus byli hodnoceni jako více agresivní a nepřátelští vůči lidem, makaci jávští jako opatrnější a bázlivější a makaci vepří jako přátelštější k lidem a méně agresivní v porovnání s oběma dříve jmenovanými druhy (Sussman et al., 2012). Je zde tedy stejný počet dimenzí, ale průměrné skóre v daných dimenzích se liší v rámci druhu.

Druhým scénářem, který může nastat, jsou rozdílné modely osobnosti. Struktura osobnosti může být i kompletně odlišná nejen z hlediska počtu dimenzí, ale i chování nebo vlastností, jež tyto dimenze tvoří. Takový výsledek lze s větší pravděpodobností očekávat při srovnání vzdáleněji příbuzných druhů. Příkladem může být porovnávání osobnosti malp hnědých s již známou osobnostní strukturou u šimpanzů, orangutanů a makaků (Morton et al., 2013). Výsledky studie ukázaly, že struktura osobnosti malp se více překrývá s osobnostním modelem lidoopů než makaků rhesus.

Odlišnou strukturu osobnosti však můžeme nalézt též u fylogeneticky blízkých druhů, jak naznačují výsledky diplomové práce studující osobnost tamarína picího - *Saguinus oedipus* a tamarína žltorukého - *Saguinus midas* v zajetí (Másílková, 2013). Tato práce prokázala, že osobnostní modely těchto dvou blízce příbuzných druhů se významně liší a komponenty (tj. aktivita a sebejistota u tamarína pinčího a sociální aktivita, nervozita a asertivita u tamarína žltorukého) vyjadřují něco jiného, tzn., že chování jsou spolu jinak provázána.

Stejně tak k odlišným modelům osobnosti dospěla další studie, která zkoumala tři druhy primátů: makak chocholatý - *Macaca nigra*, makak magot - *Macaca sylvanus* a kotul veverovitý - *Saimiri sciureus* (Baker et al., 2015). Dimenze jednotlivých druhů byly označeny takto: u makaka chocholatého dominance (Dominance), sociabilita (Sociability) a emocionalita (Emocionality), u makaka magota sociabilita (Sociability), dominance (Dominance), lidská-zvířecí sociabilita (Human-Animal sociability) a emocionalita (Emocionality), u kotula veverovitého dominance (Dominance), sociabilita-družnost (Sociability) a opatrnost

(Cautiousness). Podle autorů učené studie měly dva druhy makaků navzájem více podobnou osobnostní strukturu než při porovnání s kotuly (Baker et al., 2015).

Jednotlivé osobnostní dimenze, nikoli však komplexní model osobnosti, byly pomocí experimentů studovány také u drápkatých opic. Bylo zjištěno, že lvíčci (r. *Leontopithecus*) jsou úspěšnější v řešení nových potravních úloh a mají kratší latenci přístupu než kosmani (r. *Callithrix*) a tamaríni (r. *Saguinus*, resp. *Callimico*), a to v práci, která se zabývala neofilií a inovativností u drápkatých opiček (Day et al., 2003). Sledována byla též reakce na novou potravu u kosmana bělovousého (*Callithrix jacchus*) a kalimika (*Callimico goeldii*) a sociální vlivy v tlupě na průzkumné chování. Kalimika se projevila jako opatrnější nežli kosmani. Odlišné chování těchto druhů by podle autorů mohlo být ovlivněno rozdíly ve velikosti domovského okrsku (Addessi et al., 2007). Hardie s kolegy (Hardie & Buchanan-Smith, 2000) testovali schopnost reakce na nové objekty u dvou druhů tamarínů chovaných v zajetí, přičemž objekty byly umístěny ve dvou různých výškových úrovních. Reakce tamarínů bělohubých (*Saguinus labiatus*) byla podstatně rychlejší, pokud byly objekty umístěny ve vyšší úrovni, kdežto tamaríni sedloví (*Saguinus fuscicollis*) reagovali rychleji na objekty umístěné níže (Hardie & Buchanan-Smith, 2000). Rozdíl autoři studie vysvětlují odlišností ekologických nik obou druhů; každý z nich totiž obývá jiné stromové patro.

Díky těmto komparativním studiím můžeme usuzovat, jak se osobnostní rysy různých druhů primátů shodují a rozcházejí, nepochybně v důsledku rozdílných selekčních tlaků, které na jednotlivé druhy působily.

2.3 Osobnost u drápkatých opiček

Studium osobnosti u drápkatých opiček může rozšířit etologické poznatky o této skupině primátů a perspektivu srovnávacího výzkumu osobnosti. V této podkapitole shrnu výsledky několika prací, které se věnovaly právě osobnostní struktuře u drápkatých opiček. Zaměřím se hlavně na to, jak se tyto práce liší v metodách a výsledcích.

Dosud významně převažujícím druhem drápkatých opiček, studovaným z hlediska osobnosti (ale i jiných aspektů), je kosman bělovousý (*Callithrix jacchus*), na něhož bylo zaměřeno několik výzkumů používajících různé metody hodnocení osobnosti.

Suzanne Iwanickiová a Julia Lehmannová (Iwanicki & Lehmann, 2015) hodnotily 63 jedinců v zajetí chovaných kosmanů bělovousých prostřednictvím dotazníků i záznamu prvků chování. Podle výsledků zjištěných na základě dotazníků došly autorky této práce k závěru, že u kosmana bělovousého lze charakterizovat čtyři hlavní komponenty osobnosti, jmenovitě

extroverzi (Extraversion), přívětivost (Agreeableness), svědomitost (Conscientiousness) a otevřenost (Openness). Díky záznamu prvků chování autorky zmíněné práce formulovaly tři hlavní osobnostní komponenty kosmanů bělovousých, jež označily jako přívětivost (Agreeableness), emocionální stabilitu (Neuroticism) a citlivost vnímání (Perceptual Sensitivity), přičemž každá z těchto komponent se skládala z tří až pěti prvků chování. Autorky považují Citlivost vnímání za verzi Svědomitosti, úzce související s bdělostí/ostražitostí (Vigilance) a dále s pozorností a schopností detekovat podněty z okolí. Z ptnácti prvků chování jich devět korelovalo s alespoň jednou komponentou, získanou pomocí dotazníku. Výsledky obou metod byly tedy velice podobné. Osobnostní dimenze u tohoto druhu kosmana do jisté míry připomínají FFM („Velkou pětku“), tj. lidský pětifaktorový model (Iwanicki & Lehmann, 2015).

Výzkum Sonji Koskiové a Judith Burkartové (Koski & Burkart, 2015), prováděný na 17 jedincích kosmanů bělovousých žijících v zajetí ve čtyřech rodinných skupinách, ukázal, že osobnost těchto kosmanů je značně ovlivněna dlouhodobě i krátkodobě působícím sociálním prostředím. U těchto kosmanů bělovousých byla pozorována tzv. „skupinová osobnost“ neboli skupinová podobnost v chování, tzn., že jedinci z dané sociální skupiny si byli v osobnostních rysech podobnější než jedinci napříč skupinami. Autorky studie vycházely z předpokladu, že podobnost osobností různých jedinců téhož druhu může mít tři různé příčiny: zaprvé - genetické faktory (uplatní se v případě sledování příbuzných jedinců, přičemž podobnost je tím větší, čím jsou si jedinci blíže příbuzní); zadruhé - dlouhodobé sociální vlivy v rané fázi ontogeneze jedince, anebo po jeho příchodu do skupiny, a to prostřednictvím naučených vzorců chování (jedinci by v tomto případě měli vykazovat konzistentní behaviorální podobnost nezávisle na přítomnosti či absenci ostatních členů skupiny); zatřetí - krátkodobé sociální vlivy na vysoce plastické vlastnosti, jako např. kooperaci (jedinci by v tomto případě měli vykazovat konzistentní behaviorální podobnost pouze v přítomnosti ostatních členů skupiny, nikoli však při individuálním testování). V rámci tohoto výzkumu byly provedeny základní skupinové experimenty se zmíněnými čtyřmi skupinami kosmanů, doplnkově pak i testy individuální. Osobnost zkoumaných kosmanů bělovousých byla autorkami popsána prostřednictvím dvou dimenzí, a to odvážnost (Boldness) a průzkumná tendence (Exploratory Tendency). V případě Odvážnosti výsledky experimentů vedou k závěru, že v této dimenzi se výsledky pro jednotlivé kosmany neliší, bez ohledu na to, zda byli testováni skupinově či soliterně. Odvážnost je tedy méně ovlivnitelná krátkodobými sociálními vlivy. V případě Průzkumné tendence byla prokázána vyšší konzistence v sociálních podmínkách, kdežto při individuálním testování

nastala značná rozmanitosť, čo svedčí pro podmínenosť této dimenze spíše krátkodobými sociálnimi vlivy (jde o plastičtější osobnostní dimenzi). Zatím nelze rozhodnout, zda v případě příchodu nového zvířete do skupiny přizpůsobil tento jedinec své chování reprodukční (vůdčí) samici, anebo nějakému skupinovému průměru. Autorky práce navrhuji dvě hypotézy pro vznik „skupinové osobnosti“: 1) je důležitá pro kooperaci členů skupiny, např. v péči o potomky a koordinaci jejich dalších aktivit, 2) je následkem (vedlejším produktem) společného osvojování naučených vzorců chování členů skupiny napodobováním (jde tudíž o konvergentní vznik tohoto fenoménu). Připouštějí však, že je možné postulovat i jiné hypotézy vysvětlující existenci „skupinové osobnosti“, včetně hypotéz hledajících původ „skupinové osobnosti“ v genetických faktorech (Koski & Burkart, 2015).

Ve výzkumu, který provedli Vedrana Šlipogorová a její kolegyně (Šlipogor et al., 2016), byla použita metoda záznamu prvků chování v pěti standardizovaných testech osobnosti. Autoři této studie testovali 21 jedinců v zajetí chovaných kosmanů bělovousých (ve třech rodinných skupinách), a to jednotlivě, nikoli v celé skupině. Studie přinesla odhalení čtyř osobnostních dimenzí: odvážnost-plachost při hledání potravy (Boldness-Shyness in Foraging), odvážnost-plachost při predaci (Boldness-Shyness in Predation), stresová aktivita (Stress-Activity) a průzkum-vyhýbání se (Exploration-Avoidance). Nebyly zjištěny žádné rozdíly související s věkem či pohlavím testovaných zvířat, avšak byly zaznamenány rozdíly pramenící z příslušnosti kosmanů k rodinným skupinám, a to v dimenzi průzkum-vyhýbání se. Autoři se domnívají, že podobnost v chování v rámci skupiny může být ovlivněna částečně genetickými vlivy a částečně sociálním prostředím zvířat, tj. jejich příslušností k dané skupině. Autoři z toho vyvozují, že podobnost chování kosmanů v důsledku jejich dlouhodobého pobytu v určité skupině vede k větší sociální soudržnosti a kooperativnosti členů skupiny (Šlipogor et al., 2016).

Srovnání výsledků těchto tří studií stejného druhu ukazuje, jak komplikované je porovnávat studie, které používají jiné metody k určení osobnosti. První práce (Iwanicki & Lehmann, 2015) došla k závěru, že osobnostní model kosmanů bělovousých je do určité míry podobný osobnostnímu modelu člověka. Druhá práce (Koski & Burkart, 2015) odhalila dvě hlavní dimenze u kosmanů bělovousých, jimiž jsou odvážnost (Boldness) a průzkumná tendence (Exploratory Tendency). A třetí studie (Šlipogor et al., 2016) objevila čtyři hlavní dimenze u těchto kosmanů: odvážnost-plachost při hledání potravy (Boldness-Shyness in Foraging), odvážnost-plachost při predaci (Boldness-Shyness in Predation), stresová aktivita (Stress-Activity) a průzkum-vyhýbání se (Exploration-Avoidance). Dvě poslední studie se

shodují v nalezení shodných dimenzí - odvahy a explorace - a došly tedy k podobným výsledkům. Tento výsledek může být dán právě metodikou, která byla ve studiích použita. V první studii (Iwanicki & Lehmann, 2015) byly použity obě metody, kdežto v druhé a třetí práci (Koski & Burkart, 2015) a (Šlipogor et al., 2016) byla použita pouze metoda standardizovaných testů a na základě jejich výsledků byly stanoveny osobnostní dimenze. Slabinou druhé a třetí práce je nízký počet sledovaných jedinců. Všechna pozorování byla prováděna pouze na zvířatech chovaných v zajetí, a nelze tedy porovnat takto dosažené výsledky s volně žijícími jedinci. Bude proto třeba dalších výzkumů, aby bylo možné jejich výsledky generalizovat na celý druh. Z výsledků uvedených tří studií (Iwanicki & Lehmann, 2015; Koski & Burkart, 2015; Šlipogor et al., 2016), se dá vyvodit, že obecně platné pro popis osobnosti u kosmanů bělovousých budou dimenze spojené s přívětivostí (Agreeableness), emocionální stabilitou (Neuroticism), odvahou (Boldness) a explorací (Exploration).

Cílem diplomové práce Michaely Másílkové (Másílková, 2013) bylo zhodnotit rozdíly v chování jiných dvou druhů drápkatých opiček, a to tamarína pinčího (*Saguinus oedipus*) a tamarína žltorukého (*Saguinus midas*), a vytvořit osobnostní modely pro tyto dva druhy primátů. Autorka použila metodu záznamu prvků chování a zaznamenávala běžné každodenní chování. U tamarína pinčího byly prokázány dvě komponenty, z nichž jedna byla nazvána Aktivita a druhá Sebejistota. Jedinci s vysokými hodnotami (skóre) aktivity vykazovali velkou rozmanitost různých činností, např. lokomoci, čištění srsti (a to jako sociálního projevu, tedy v interakci s jiným příslušníkem chovné skupiny, stejně jako projevu vlastního komfortního chování), aktivní sledování a exploraci okolí, her (opět buď jako sociálního projevu v součinnosti s některými z ostatních sledovaných jedinců, anebo jako solitérního prvku chování). Jedinci, kteří dosahovali vysokých hodnot (skóre) v komponentě Sebejistota, vykazovali velkou rozmanitost ve využívání substrátů a také u nich byla častěji zaznamenána kontaktní agrese, kdežto méně sebejistí jedinci se omezovali na hrozby a využívali menší počet substrátů. U tamarinů žltorukých autorka na základě svého pozorování stanovila tři komponenty osobnostního modelu. První byla nazvána Sociální aktivita a zahrnovala frekvenci a dobu trvání vzájemného čištění srsti i čištění vlastní srsti a dále také kontaktní agresi. Druhá komponenta byla označena jako Nervozita: jedinci dosahující v ní vysokých hodnot častěji než jiní značkují teritorium pachovými značkami a zkoumají značky jiných jedinců ve skupině, rovněž využívají menší počet substrátů. Charakteristickým prvkem chování jedinců s vysokým skóre v komponentě Nervozita jsou grimasy (úšklebky), jež pravděpodobně vyjadřují úzkost či strach. Třetí komponenta, pojmenovaná Asertivita, souvisí s časem, který jedinec strávil

sociálními kontakty s ostatními členy tlupy, zejména formou pasivní péče o srst (jedinci s vysokým skóre v této komponentě jsou déle čištěni a mají více partnerů, kteří je čistí), významný je tu i index zkoumání (explorace) a diverzity aktivit. Charakteristickými prvky chování ostatních jedinců k jedincům s vysokým skóre v této komponentě je vyhýbání se jim a odnášení potravy z jejich blízkosti, což lze vyložit jako prevenci možných konfliktů o prostor a potravu. Výsledky práce ukázaly, že osobnostní modely u dvou blízce příbuzných druhů drápkatých opic se výrazně liší a zdánlivě si podobné komponenty obsahují různé prvky chování. Např. Sebejistota a Asertivita jsou tvořeny jinými behaviorálními indexy. Jediným společným indexem obou komponent byl čas strávený v blízkosti dalších členů tlupy nebo v kontaktu s nimi, ať už pasivním či aktivním způsobem. Rozdíl mezi osobnostními modely obou druhů lze vysvětlit odlišnými ekologickými a sociálními podmínkami, v nichž tamaríni pinčí a tamaríni žlutoručí v přírodě žijí, nebo odlišnou reprodukční strategií a rodičovskou investicí obou druhů. Příčinou rozdílu mohou být i odlišnosti ve způsobu chovu a složení skupin sledovaných tamarínů (Másílková, 2013).

Výzkum Másílkové je cenný právě z důvodu porovnání osobnostních modelů dvou fylogeneticky velmi blízkých druhů primátů, což umožnilo formulovat závěr, že osobnostní modely (přinejmenším u drápkatých opiček) mohou být formovány do značné míry rozdílnými socioekologickými faktory. Práce Másílkové tak vhodně doplňuje předchozí studie (Iwanicki & Lehmann, 2015; Koski & Burkart, 2015; Šlipogor et al., 2016) v oblasti posuzování různých vlivů na utváření osobnosti.

3 Charakteristika skupiny drápkatých opiček

Drápkaté opičky se vyznačují celou řadou unikátních znaků společných pro téměř všechny rody. Mezi tyto znaky patří malá velikost těla, přítomnost drápků na všech prstech kromě palce u nohy, absence třetího moláru, kooperativní péče o mláďata, reprodukční asymetrie nebo například porody dvojčat (Digby et al. 2006). Ačkoli se tato skupina může zdát na první pohled uniformní, jednotlivé rody jsou fylogeneticky velmi staré a existují mezi nimi rozdíly na úrovni ekologie, sociality i chování.

Hlavním cílem této práce bylo na základě dostupných údajů z literatury vytvořit tabulku shrnující rozdíly mezi jednotlivými rody drápkatých opic v řadě socioekologických parametrů (Tab. 1). Tato tabulka vychází z dat nashromážděných z příslušných literárních zdrojů pro jednotlivé druhy (Tab. 2, Příloha). Pro účely rodové tabulky byly údaje dostupné pro jednotlivé druhy zprůměrovány. Pro některé rody nebyly dostupné všechny údaje, chybějící údaje jsou v tabulce označeny zkratkou NA.

Tab. 1. Rozdíly v socioekologických parametrech mezi jednotlivými rody drápkatých opic

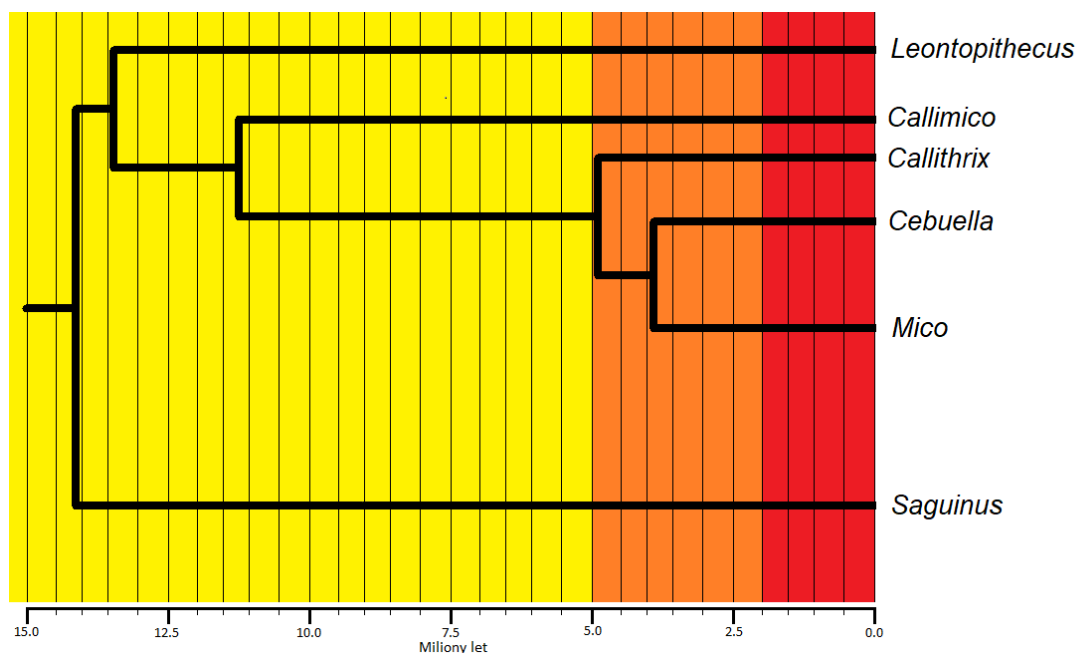
		<i>Leontopithecus</i>	<i>Saguinus</i>	<i>Cebuella</i>	<i>Callimico</i>	<i>Callithrix</i>	<i>Mico</i>
Potrava	hlavní typ	frugivorie- insectivorie	frugivorie- insectivorie	gumivorie	insectivorie	gumivorie- insectivorie	gumivorie- insectivorie
	potrava v období sucha	nektar	míza	nektar	houby	plody	plody
	typ vyhledávání	manipulativní	vizuální	vizuální	vizuální	vizuální	vizuální
	potravní aktivita (%)	12,6-16,5	21,3-21,8	NA	12	9,7-11,9	3
	aktivní nabízení potravy	ano	ne	ano	NA	ne	NA
Habitat	typ habitatu	primární a sekundární lesy	primární a sekundární lesy	bambusové lesy	bambusové lesy	sekundární lesy	primární a sekundární lesy
	velikost domovského okrsku pro největší skupiny (ha)	70,6	31,4	1,5	50	21,2	30,3
	délka denní trasy (m)	1494,5-2180	1403,8-1950,5	280-300	2000	1336,8	724,6-1980
	preferované patro lesa (m)	16,3-21,3	8,6-13,9	7-13,6	5,8	4,6-21	NA
Socialita	vícedruhové skupiny	ano	ano	NA	ano	ano	NA
	počet jedinců ve skupině	3-9	3-9	2-9	5-16	4-12	8-11
	počet dospělých samců ve skupině	1-3	1-6	1-2	1-3	2-4	2-3
	počet dospělých samic ve skupině	1-3	1-2	1-2	1-3	1-3	2-3

		<i>Leontopithecus</i>	<i>Saguinus</i>	<i>Cebuella</i>	<i>Callimico</i>	<i>Callithrix</i>	<i>Mico</i>
Reprodukce	pářící systém	M/PG	M/PA	M	M/PA/PG	M/PG	M/PA
	počet vrhů (rok)	1	1	2	1	2	2
	doba ovulačního cyklu (den)	21	24,6	28,6	23,9	27,5	NA
	velikost vrhu	dvojčata	dvojčata	dvojčata	jedno mládě	dvojčata	dvojčata
	průměrná doba březosti (den)	125-132	164,5	141,9	152	142,5	NA
	samičí pohlavní dospělost (měsíc)	17,3	18,2	16	10,7	13,2	NA
	samčí pohlavní dospělost (měsíc)	24	18,6	NA	16,6	16,7	NA
	délka meziporodního intervalu (týden)	30	37,1	24	36	27,1	NA
	postpartum estrus (den)	17,3	20	15,6	22,5	14,3	NA
Hmotnost	samci (g)	522,3-668	413-465,8	130	366	318,5-356	283,3-383
	samice (g)	488,3-661,5	454,5-480,8	126	355	304,6-322,3	293,3-393,3

3.1 Fylogeneze

Drápkaté opičky podle některých autorů tvoří samostatnou čeleď Callitrichidae (Rylands et al., 2009), kdežto podle jiných podčeleď Callitrichinae čeledi malpovití - Cebidae, a to spolu s podčeleděmi mirikinovití - Aotinae a malpovití - Cebinae (Rosenberger & Coimbra-Filho, 1984; Rylands et al., 2000).

Skupina drápkatých opiček zahrnuje několik tradičně uznávaných rodů: *Callimico* (kalimiko), *Callithrix* (atlantští kosmani), *Leontopithecus* (lvičci) a *Saguinus* (tamaríni). Nedávné taxonomické revize rozlišují nově též rody *Cebuella*, zahrnující zakrslé kosmany, *Mico*, sdružující amazonské kosmany (Buckner et al., 2015) a nově popsany monotypický rod *Callibella* (Rylands et al., 2012). Fylogenetické vztahy mezi jednotlivými rody (vyjma rodu *Callibella*, u kterého fylogenetická příbuznost není zatím známá) jsou znázorněny na obrázku 1.



Obr. 1. Fylogenetické vztahy mezi recentními rody drápkatých opiček podle nové revize (Buckner et al., 2015). Barvy v pozadí rozlišují geologická časová období: žlutá – miocén, oranžová – pliocén a červená – pleistocén.

K bazálnímu oddělení rodu *Saguinus* od ostatních drápkatých opiček došlo asi před 14 milióny let. Tamaríni se v dalším průběhu evoluce (asi před 9,1 milionu let) rozdělili do dvou skupin, které se liší velikostí těla i chováním. Tyto rozdíly mezi oběma skupinami opravňují podle autorů (Buckner et al., 2015) rozdělit rod *Saguinus* do dvou rodů: r. *Leontocebus* zahrnující malé tamaríny (např. *Saguinus fuscicollis* a *Saguinus tripartitus*) a r. *Saguinus* zahrnující velké tamaríny (např. *Saguinus imperator* a *Saguinus oedipus*). Nicméně tyto dva

nové rody zatím nejsou všeobecně přijímány, proto se jimi v této práci nebudu detailněji zabývat. Rod *Leontopithecus* se oddělil od kosmanů a kalimika před 13,4 milionu let. Ačkoli postavení rodu *Callimico* bylo v minulosti problematické v důsledku unikátních znaků tohoto rodu (přítomnost 3. moláru v dentici, porody jednoho mláděte místo dvojčat), v současné době je tento rod považovaný za sesterský ke kosmanům. K oddělení atlantských kosmanů od amazonských potom došlo před 5,4 miliony let. Vytváření říčního systému Amazonky a jejích přítoků a zalesňování Amazonské pánve vedlo k izolaci jednotlivých populací a k současné druhové rozmanitosti drápkatých opiček (Buckner et al., 2015).

3.2 Rozšíření a typy habitatů

Skupina drápkatých opiček je rozšířena v rozsáhlém území Jižní Ameriky. Na severu zasahuje jejich rozšíření do všech tří (bývalých) Guayan a Panamy, na západě k Andám do Ekvádoru, Peru a Bolívie a na východě sahá až k Atlantskému oceánu, přičemž areály řady druhů se alespoň částečně překrývají. Rod *Saguinus* je rozšířen v Amazonské nížině, kde se některé druhy vyskytují sympatricky s rodem *Cebuella* a *Callimico* a odděleně od hlavního území rozšíření drápkatých opiček v severozápadní Kolumbii a na Panamské šíji (Garber et al., 1993). Na jih od Amazonky v Amazonské nížině je rozšířen rod *Mico*. V Atlantském pralese se v oddělených areálech vyskytují lvíci. Rozšíření rodu *Callithrix* zasahuje do brazilských savan Cerrado a Caatinga (Buckner et al., 2015).

Drápkaté opičky se vyskytují v několika odlišných biomech v deštných lesích i v brazilských savanách a v celé řadě habitatů – od primárních a sekundárních lesů s preferencí pro okrajové habitaty až po habitaty narušené lidskou činností. Typ habitatů je částečně ovlivněn potravní ekologií daného rodu. Zástupci rodu *Callithrix*, jejichž hlavní složku potravy tvoří rostlinné pryskyřice, které jsou dostupné během celého roku, mohou přežívat i v biotopech chudých na jiné zdroje potravy, jako jsou právě brazilské savany, kde by tamaríni, kteří jsou potravně závislí na plodech a hmyzu, nemohli přežít (Ferrari et al., 1993). Některé druhy drápkatých opic bychom mohli označit za synantropní: např. *Callithrix jacchus* a *C. penicillata* obývají městské a příměstské parky, farmy a kokosové plantáže (Rylands & de Faria, 1993), zástupci rodu *Callibella* preferují narušené lesy poblíž lidských osídlení (van Roosmalen & van Roosmalen, 2003).

Domovské okrsky (*home range*) jednotlivých skupin drápkatých opic kolísají plošným rozsahem od cca 1,5 ha u druhů *Callithrix jacchus* a *C. penicillata*, přes cca 35 ha u většiny kosmanů až po více než 100 ha u rodů *Leontopithecus* a *Saguinus* (Digby et al., 2006). Tato variabilita velikosti domácích okrsků je často vysvětlována rozdílnou úživností biotopů, která

závisí na sezónním výskytu potravy (Ferrari, 1993). S rozdíly v potravní ekologii souvisí částečně také délka denní trasy skupiny. Nejkratší denní trasa je u kosmanů zakrslých (290 m), u nichž je skupina potravně závislá často na míze jednoho stromu, který obhájí jako teritorium (Heymann & Soini, 1999). Naopak lvíčci, jejichž potrava je tvořena zejména plody a hmyzem, v rámci svého domovského okrsku ujdou denně trasu až 3.398 metrů (Ruiz-Miranda et al., 1999).

U jednotlivých rodů pozorované rozdíly v typech habitatů i dalších parametrech, které souvisejí s využíváním habitatu, jako je preferované patro lesa, ve kterém se druh vyskytuje, velikost domovského okrsku, délka trasy, kterou skupina pošla za jeden den, a populační hustota, ukazuje Tabulka 1. Rody *Callithrix*, *Leontopithecus*, *Saguinus* obývají primární i sekundární lesy, rod *Mico* spíše lesy sekundární, kdežto rody *Callimico* a *Cebuella* žijí v bambusových lesích. Vyšší patra lesa preferují rody *Leontopithecus* a *Callithrix*, střední patra rody *Saguinus* a *Cebuella* a nejnižší patra rod *Callimico*. Nejrozsáhlejší domovský okrsek a zároveň nejdelší denní trasa se vyskytují u rodu *Leontopithecus* a naopak nejmenší domovský okrsek a nejkratší denní trasa u rodu *Cebuella*.

3.3 Potravní ekologie

Mezi jednotlivými rody existují i rozdíly v potravní ekologii. Hlavní složku potravy kosmanů rodu *Cebuella*, *Callithrix* a méně u rodu *Mico* tvoří rostlinné pryskyřice (Porter, 2001a). Kosmani jsou k získávání a trávení exudátů morfologicky přizpůsobeni. Přizpůsobením rozumíme dlátovitě prodloužené řezáky dolní čelisti, jimiž tyto drápkaté opičky narušují kůru stromů a podporují tak tok mízy (HersHKovitz, 1977; Vinyard et al., 2003; Vinyard et al., 2001). Dalším přizpůsobením je zvětšené slepé střevo, jež usnadňuje mikrobiální fermentaci polysacharidů obsažených v míze (Ferrari et al., 1993), která je i významným zdrojem bílkovin a minerálů (Garber, 1984).

Kromě mízy využívají drápkaté opičky i další rostlinné zdroje, vyhýbají se pouze nereprodukčním částem, jako jsou listy a kůra. Plody tvoří významnou složku potravy zejména u rodů *Saguinus*, *Leontopithecus* a *Callimico*. Drápkaté opičky se živí zralými plody rostoucími hlavně v nižších stromových patrech v okrajových habitatech (Digby et al., 2006) a hrají významnou roli při šíření semen (Garber, 1986). Plody mohou u lvíčků zlatých (*Leontopithecus rosalia*) tvořit až 36-38 % potravy v období dešťů (Dietz et al., 1997). U tohoto druhu bylo zjištěno, že se krmí plody až 57 různých druhů rostlin (Lapenta et al., 2003). Nektar a květy jsou rostlinné zdroje, které využívají drápkaté opičky nejčastěji v období sucha (Digby et al., 2006).

Významnou složku potravy většiny kosmanovitých tvoří živočišná potrava: z bezobratlých zejména členovci, z obratlovců ještěrky, žáby a ptačí mláďata. Strategie lovu kořisti se liší podle druhu. Většina drápkatých opiček vyhledává kořist vizuálně - číháním a následným rychlým chycením (Ferrari, 1993; Porter, 2001b; Rylands & de Faria, 1993; Soini, 1988). Lvíčci a jeden druh tamarínů (*Saguinus fuscicollis*) vyhledávají kořist manipulativně - prsty končetin prohledávají stromové štěrbinu a další možné úkryty lovených živočichů (Day et al., 2003; Gibson, 1986). Mezi rody existují rozdíly i v typu potravy využívané v období sucha, tj. období kritického nedostatku potravy, které se týká zejména převážně frugivorních druhů. Při kritickém nedostatku ovoce přecházejí tamaríni (*Saguinus*) na květový nektar, naskýtá se ovšem otázka, zda ho vzhledem k velikosti svého těla dokážou přijmout dostatečné množství (Terborgh & Goldizen, 1985). Alternativním zdrojem potravy pro kalimika (*Callimico*) jsou houby, přičemž sympatricky žijící tamaríni (*Saguinus fuscicollis* a *S. labiatus*) tento zdroj nevyužívají (Porter, 2001b). Kalimika, lvíčci a tamaríni se v období nedostatku potravy mohou živit také rostlinnými pryskyřicemi. Tyto rody však postrádají výše uvedené morfologické přizpůsobení kosmanů, a jsou tak odkázány na přirozené výrony pryskyřic vyvolané poškozením rostlin z jiných příčin, např. z větví zlomených větrem, otvorů vyhloubených hmyzem či kosmany (Soini, 1988). Protože tyto rody postrádají adaptace trávicího traktu potřebné k účinnějšímu trávení exudátů, jsou exudáty jako zdroj potravy využívány až v odpoledních hodinách, aby jejich trávicí systém měl přes noc dost času polysacharidy rozštěpit (Heymann & Smith, 1999).

Na základě údajů o potravní ekologii jednotlivých druhů drápkatých opic, obsažených v tabulce (Tab. 1), se rozdíly v potravních strategiích dají shrnout takto: rody *Leontopithecus* a *Saguinus* jsou převážně frugivorní, rody *Cebuella* a *Callithrix* jsou gumivorní (živí se rostlinnými exudáty), rod *Mico* je frugivorní-gumivorní a zároveň méně gumivorní než *Callithrix* a poslední rod *Callimico* je insektivorní. Rod *Callimico* je odlišný i tím, že se v době sucha živí převážně houbami, kdežto ostatní rody *Leontopithecus*, *Saguinus*, *Cebuella*, *Callithrix* a *Mico* se v období sucha živí převážně nektarem, květy, exudáty, plody nebo semeny. *Leontopithecus* je jako jediný rod charakterizován manipulativním vyhledáváním potravy, ostatní rody vyhledávají potravu vizuálně, i když u druhu *Saguinus fuscicollis* bylo také popsáno manipulativní vyhledávání (Tab. 2).

3.4 Sociální organizace a pářicí systémy

Velikost tlup kosmanovitých kolísá od striktně rodinných (tj. samec se samicí a jejich potomci) až po více než dvacetí (r. *Mico* a *Callithrix* - Soini 1982, 1988, de la Torre et al. 2000) nebo

třiceti (r. *Callibella* - van Roosmalen & van Roosmalen, 2003) zvířat. Byli zaznamenáni i soliterně se pohybující jedinci (Sussman & Garber 1987). Velikost skupin je velmi variabilní mezi druhy i mezi jednotlivými populacemi. Skupiny jsou složené z příbuzných i nepříbuzných jedinců a často obsahují více dospělých samců i samic. Někteří jedinci mohou odkládat svou reprodukci a zůstat ve skupině i v dospělosti, nicméně emigrace ze skupiny a příchod nových jedinců je součástí dynamiky skupiny. U lvíčků zlatých (*L. rosalia*, Baker et al. 2002) a tamarinů Weddelových (*S. weddelli*, Garber et al. 2016) často sourozenci ze stejného vrhu odcházejí ze skupiny společně. U lvíčků zlatých bylo zjištěno, že do věku tří let opustí rodičovskou tlupu asi 60 % potomků a do věku čtyř let asi 90 %. Strategie jednotlivých pohlaví se mohou lišit. Mladí samci se většinou zařadí do jiné tlupy, mladé samičky buď vytvoří novou tlupu s jinými samci, nebo se přidruží k osamělým nepříbuzným samcům, anebo setrvají v původní tlupě, pokud do ní vstoupil nepříbuzný samec (Baker et al., 2002).

Zajímavým jevem jsou vícedruhové smíšené tlupy, jež byly pozorovány u tamarinů druhů *Saguinus fuscicollis*, *S. mystax*, *S. imperator*, *S. labiatus* a méně často u *Mico emiliae*. Některé druhy tamarinů tvoří smíšené tlupy i s kalimiky. Vícedruhové skupiny drápkatých opiček patří k jedněm z nejstabilnějších. Druhy spolu tráví hodně času, společně se pohybují pralesem, sdílí společný domovský okrsek, společně brání teritorium a koordinují své aktivity. Dynamiku vícedruhových skupin a možné výhody a nevýhody tvorby těchto skupin diskutuje článek (Heymann & Buchanan-Smith, 2000).

Pářící systémy drápkatých opiček jsou velmi variabilní a flexibilní (mezi rody, druhy i v rámci populace), od monogamie přes polyandrii, polygynii po polygynandrii (shrnuto v Baker et al., 2002; Garber, 1997; Goldizen, 2003; Saltzman, 2003). Většina informací o typech pářícího systému však pochází z údajů pozorovaného demografického složení skupiny a není podložena genetickými analýzami, s výjimkou několika málo prací (Díaz-Muñoz, 2011; Garber et al., 2016; Löttker et al, 2005; Löttker et al., 2004; Nievergelt et al, 2001). Původní představa o monogamii drápkatých opic často vychází z pozorování těchto primátů v zajetí, studie z přírody často přinášejí jiné výsledky. U rodů *Saguinus* (Goldizen, 1989) a *Leontopithecus* (Dietz & Baker, 1993) jsou časté polyandrické a polygynandrické skupiny. Ve skupinách, kde se páří s dominantní samicí dva samci, si bývají tito samci často příbuzní (Soini, 1987). Výskyt agrese je mezi samci minimální (vyplývá z pozorování tamarinů druhů *Saguinus mystax*, *S. tripartitus*, a *S. fuscicollis*) a jeden ze samců je většinou sexuálně aktivnější (připadá na něho až 94 % všech páření u *Leontopithecus rosalia*). U rodů *Callithrix* a *Mico* je polyandrie a polygynandrie řídkým jevem (Lazaro-Perea et al., 2000) a u rodu *Callimico* nebyly zaznamenány vůbec (Soini, 1988). Polygynie byla zjištěna u rodů *Callithrix*, *Saguinus* a

Leontopithecus a pravděpodobně též u rodu *Cebuella*, naopak nebyla prokázána u rodu *Mico*. V některých případech nálezů dvou kojících samic v jedné tlupě se nepodařilo zdokumentovat, zda obě byly oplozeny v této tlupě, anebo zda se jedna z nich začlenila do tlupy již gravidní (Goldizen et al., 1996).

V tabulce (Tab. 1) jsou shrnuty rozdíly v sociální organizaci drápkatých opic. Největší počet jedinců ve skupině byl zjištěn u rodu *Callimico*, a naopak nejnižší u rodu *Cebuella*. Nejvyšší a zároveň nejnižší počet dospělých samců ve skupině/tlupě u rodu *Saguinus*, nejnižší u rodu *Callimico*, *Cebuella*, *Leontopithecus*; nejvyšší počet dospělých samic u rodu *Callithrix*, *Callimico*, *Mico* a *Leontopithecus* a nejnižší u rodu *Callithrix*, *Callimico*, *Cebuella*, *Leontopithecus* a *Saguinus*. Vícedruhové smíšené tlupy byly pozorovány zejména u tamarinů a kalimika. Co se týče pářících systémů, polygynie se často vyskytuje u rodu *Callithrix* a *Leontopithecus*, polyandrie nejčastěji u rodu *Callimico*, *Mico* a *Saguinus* a sociální monogamie u rodu *Cebuella*.

3.5 Reprodukce a péče o mláďata

Drápkaté opičky se vyznačují celou řadou unikátních reprodukčních vlastností, mezi které patří porody dvojčat, postpartum estrus, reprodukce omezená na dominantní pár, suprese reprodukce podřízených jedinců a kooperativní péče o mláďata (Digby et al., 2006).

Samice kosmanovitých mívají zpravidla dvě mláďata (dvojčata, s výjimkou rodu *Callimico*), méně často potom jedno mládě, trojčata a výjimečně čtyřčata. Z vícečetných vrhů přežívají většinou jen dvě mláďata (Tardif et al., 2003). Rody *Callimico*, *Leontopithecus* a *Saguinus*, mají jeden vrh do roka, kdežto rody *Callithrix*, *Cebuella* a *Mico* mívají dva vrhy ročně. Variabilita v délce meziprodních intervalů je pravděpodobně daná rozdíly v potravní ekologii. Druhy, které nejsou omezeny sezónním nedostatkem potravy, mají kratší meziprodních intervaly (Ferrari, 1993). Reprodukce drápkatých opiček je pro samice velmi náročná. Doba březosti se u drápkatých opiček pohybuje od 125 do 165 dní. Protože u drápkatých opiček chybí laktační amenorea, mohou samice zabřeznout již do měsíce po porodu (Digby, et al. 2006).

Reprodukční chování je v tlupách kosmanovitých výsadou dominantních jedinců. Reprodukce podřízených jedinců je potlačena, a to buď behaviorálně anebo fyziologicky, patrně v důsledku inhibice sekrece luteinizačního hormonu z předního laloku hypofýzy (Abbott et al., 1997). Tento mechanismus není zcela vysvětlen, zdá se, že jeho spouštěčem je sociální chování členů tlupy (vztahy dominance a submise). Mechanismus potlačení reprodukce se liší mezi jednotlivými pohlavími i jednotlivými rody. Reprodukce u podřízených samců drápkatých opiček je nejčastěji potlačena behaviorálně, zatímco u samic fyziologicky (Hubrecht, 1984).

Nejstriktnější suprese reprodukce podřízených samic byla popsána u rodu *Saguinus*, u kterého bylo zjištěno, že dcery žijící v rodných skupinách v zajetí neovulují (Epple & Katz, 1984; French et al., 1984). Méně striktní suprese byla popsána u rodu *Callimico* a *Leontopithecus*, u kterých podřízené samice podstupují ovulační cyklus a často i zabřeznou, ale patrně následkem častých potratů mláďata nedonosí (Dietz & Baker 1993; Porter, 2001b). Oproti ostatním rodům, je reprodukční suprese minimální u podřízených samic rodů *Callithrix* a *Mico* (Digby, & Saltzman, 2009). Ve skupinách kosmanů se často vyskytuje více březích samic, zpravidla je však dominantní samice reprodukčně úspěšnější: má více vrhů, početnější vrhy nebo ze stejné početných vrhů odchová více mláďat (Digby, 1995a). U druhů, u kterých suprese samic není natolik striktní, mohou dominantní samice využívat i jiné způsoby kontroly reprodukce podřízených jedinců, jako je infanticida, která byla pozorována u *Callithrix jacchus* (Digby, 1995a; Mělo et al., 2003) a *Saguinus fuscicollis* (Herrera et al., 2000). Podřízené samice, které takto přišly o svá mláďata, se poté zapojily do péče o mláďata dominantní samice (Digby, 1995a).

Drápkaté opičky jsou jediní primáti s kooperativní (aloparentální) péčí o mláďata, tj. systémem, kdy o mláďata kromě matky pečují i otcové a ostatní příbuzní i nepříbuzní členové skupiny. Aloparentální péče zahrnuje nošení mláďat, sdílení potravy, sociální hru, čištění srsti anebo hlídání mláďat (Snowdon, 1996). U drápkatých opiček byly popsány dva typy sdílení potravy: pasivní sdílení potravy, kdy jedinec toleruje žebrající mládě a přenechává mu svou potravu, a aktivní sdílení potravy, kdy jedinec aktivně nabízí mláděti potravu. Aktivní sdílení bylo registrováno u lvíčků (Brown & Mack, 1978; Ruiz-Miranda et al., 1999) a tamarinů *Saguinus oedipus*, zejména v případech, kdy je nabízená potrava pro mládě nová nebo vzácná (Price, 1992). Nabízení potravy bývá často doprovázeno specifickou vokalizací, která má za úkol upozornit mládě na daný typ potravy, nebo například na místo, kde se potrava nachází (Roush & Snowdon, 2001). Mezi jednotlivými rody existuje variabilita v načasování a distribuci aloparentální péče. V tlupách lvíčků a kalimiků pečují o mláďata do věku tří týdnů výhradně matky (Schradin & Anzenberger, 2001; Tardif et al., 2002), kdežto u tamarinů a kosmanů (*Callithrix*, *Mico* a *Cebuella*) nosí dospělí samci a další členové tlupy mláďata již první den po narození (Tab. 1). U některých druhů tamarinů dokonce otcové přebírají od matek větší díl péče o potomky (Goldizen, 1987; Savage et al., 1996). Aloparentální péči se snaží vysvětlit několik hypotéz, které jsou shrnuty v článcích (Erb & Porter, 2017).

Na základě údajů zaznamenaných v tabulce (Tab. 1), je možno rozdíly v reprodukci a péči o mláďata u drápkatých opiček shrnout takto: *Callimico* jako jediný rod mívá jedenkrát do

roka jedno mládě, ostatní rody rodí typicky dvojčata, a to buď jednou (rody *Leontopithecus*, *Saguinus*, *Callimico*) či dvakrát ročně (rody *Mico*, *Callithrix*, *Cebuella*). Nejkratší doba ovulačního cyklu a zároveň doba březosti byla zaznamenána u rodu *Leontopithecus*. Nejdelší doba ovulačního cyklu je u rodu *Cebuella* a nejdelší doba březosti u rodu *Saguinus*. Nejdříve pohlavně dospívají samice u rodů *Callimico* a *Callithrix*, nejpozději u rodu *Saguinus*. Rody *Callimico* a *Callithrix* mají nejdříve pohlavně dospělé samce a naopak samci lvíčků (*Leontopithecus*) dospívají nejpozději. Nejdelší mezipородní interval byl zaznamenán u rodu *Saguinus* a nejkratší u rodu *Cebuella*. Samice po porodu přichází do estru nejdéle u rodu *Callimico* a nejrychleji u rodu *Callithrix*. Aktivní nabízení potravy bylo nalezeno zejména u rodu *Leontopithecus* dále i u rodu *Cebuella*.

3.6 Etologie

V rámci jedné tlupy žijí drápkaté opičky povětšinou nekonfliktně, v těsném fyzickém kontaktu, jehož kvantitativně nejčastějším projevem je vzájemná péče o srst (Alonso & Langguth, 1989; Digby, 1995b; Ferrari, 1988). Ta může být buď symetrická, při níž obě nebo všechna zúčastněná zvířata si ji poskytují navzájem ve shodné intenzitě, anebo asymetrická, kterou zpravidla zvíře podřízené poskytuje zvířeti nadřízenému (Digby, 1995b; Goldizen, 1989; Heymann, 1996). Agonistické chování, jež zahrnuje hrozby, hlasové projevy a honičky, je u drápkatých opiček málo časté a bývá vyvoláno například zájmem o nalezenou potravu (Dietz & Baker, 1993; Digby, 1995b; Goldizen, 1989). Fyzické útoky a vážnou agresi může způsobit příchod cizího zvířete, nebo konflikt o reprodukční postavení ve skupině (Anzenberger, 1993; Caine, 1993). Intersexuální agrese bývá vzácnější (Digby, 1995b; Kostrub, 2003) než intrasexuální (boj o dominantní postavení v rámci pohlaví) a byla zjištěna jen v případě odhánění samců samicemi od nalezené potravy (Baker & Dietz 1996).

Stejně jako u jiných primátů byly i u drápkatých opiček pozorovány interakce mezi jednotlivými sousedními tlupami (např. Alba-Mejia et al., 2013). Toto chování zahrnuje hlasové projevy, vzájemné honičky a vzácně i přímou kontaktní agresi a je pokládáno za projevy teritoriality (Peres, 1989), jejímž cílem je obrana území a potravních zdrojů před konkurenty. Současně tyto interakce mezi skupinami téhož druhu slouží jako příležitost ohodnotit příležitosti k páření v sousední skupině (Ferrari & Diego, 1992; Ferrari & Digby, 1992; Schaffner & French, 1997).

4 Potenciální vliv socioekologických parametrů na strukturu osobnosti u drápkatých opiček

4.1 Komparativní studie a evoluce osobnosti

Lidé a zvířata mají některé podobné anatomické a fyziologické vlastnosti, o nichž se domníváme, že jsou předmětem evolučních procesů. Nyní se k těmto vlastnostem řadí i osobnostní rysy nebo kognitivní chování a emoce (Gosling, 2001).

Jedním ze způsobů, jak získat vhled do evoluce osobnosti, je porovnání osobnostní struktury u různě příbuzných druhů (Robinson et al., 2016). Zkoumáním podobností a odlišností u těchto druhů můžeme zjistit, zda vlastnosti vznikly jako adaptace (konvergentní evolucí), anebo byly zděděny od předků (Gosling, 2001).

Porozumět evoluci osobnosti zvířat však vyžaduje změnu v přístupu k osobnosti. Behaviorální ekologové často studují konkrétní izolované dimenze osobnosti (např. agresivitu). Při zkoumání evoluce osobnosti je ale třeba zaujmout komplexní přístup a zkoumat celé osobnostní modely, neboť chceme porozumět, jak a proč jsou jednotlivé vlastnosti (rysy) korelovány.

Informace ohledně evoluce osobnosti můžeme získat právě díky mezidruhovým porovnáním. Mezidruhová porovnání nám pomáhají stanovit hypotézy selekčních tlaků, které hrají roli v evoluci osobnosti a v konečném důsledku též v původu lidského osobnostního modelu. Každý další studovaný druh pomáhá rozkrývat složitý historický příběh evoluce osobnosti (Weiss et al., 2011).

Mezi důvody mezidruhových podobností a odlišností jsou často zmiňovány například fylogenetická příbuznost, sociální systém (Adams et al., 2015; Eckardt et al., 2015), potravní preference nebo habitat (Mettke-Hofmann et al., 2002). V následujících kapitolách se společně se shrnutím literatury týkající se těchto faktorů pokusím nastínit, zda a jakou roli by mohly tyto faktory hrát v evoluci osobnosti u drápkatých opiček. Protože relevantní osobnostní studie u většiny zástupců této skupiny zatím chybí, k ohodnocení jednotlivých zdrojů podobností a odlišností využiji rozdíly, které jsem popsala v tabulce (Tab. 1), a propojím je s informacemi o roli jednotlivých faktorů z osobnostních studií ostatních druhů primátů.

4.2 Osobnost a fylogeneze

Konvergentní evoluce, tedy vznik rysu nezávisle u nepříbuzných taxonů jako reakce na změny prostředí, stojí v kontrastu s děděním konkrétního rysu od společného předka. Ve studii Alexandera Weisse a jeho spolupracovníků (Weiss et al., 2011) jsou popsány podobnosti lidského pětifaktorového modelu (FFM) s osobnostními modely šimpanzů, orangutanů a makaků rhesus. Autor však zdůrazňuje, že srovnávání mezi druhy je omezeno použitím různých dotazníků. Studie identifikovala několik hlavních komponent osobnosti makaka rhesus označené jako sebedůvěra (Confidence), přátelství (Friendliness), dominance (Dominance), úzkost (Anxiety), otevřenost vůči nové zkušenosti (Openness) a aktivita (Activity). Přítomnost otevřenosti vůči nové zkušenosti u makaků je interpretována tak, že tato dimenze mohla být přítomna již u předka všech opic Starého světa nebo se vyvinula několikrát nezávisle. Naopak absence svědomitosti u makaků a orangutanů naznačuje, že jde o odvozenou vlastnost u afrických lidoopů (Weiss et al., 2011).

Srovnávací výzkum osobnosti byl proveden také na dvou druzích malp: hnědé - *Sapajus apella* a kapucínské - *Cebus capucinus* (Robinson et al., 2016). U obou druhů byly popsány tři osobnostní dimenze označené jako asertivita (Assertiveness), otevřenost (Openness) a emocionální stabilita (Neuroticism), což naznačuje, že tyto rysy pocházejí od společného předka. Naproti tomu u malp hnědých byla navíc nalezena přívětivost (Agreeableness) a u malp kapucínských excentricita (Eccentricity). Emocionální stabilita byla nalezena u řady dalších studovaných primátů napříč taxony, proto musela být podle autorů přítomna u společného předka všech primátů. Zato otevřenost vůči nové zkušenosti byla zjištěna jen u některých druhů, což naznačuje, že se vyvinula několikrát nezávisle (Robinson et al., 2016).

Srovnávací studie šesti druhů makaků odhalila u většiny druhů přítomnost dimenze přátelství (Friendliness), která se zdá být unikátní dimenzí makaků a dále dimenzi otevřenost vůči nové zkušenosti (Openness), která je přítomná u řady primátů, včetně lidí. Ostatní dimenze osobnosti se u jednotlivých druhů do určité míry lišily (Adams et al., 2015).

Existují tedy osobnostní studie, kde relativně blízká fylogenetická příbuznost sledovaných primátů vede k velmi podobným, ale i odlišným výsledkům. (Adams et al., 2015; Másílková, 2013; Robinson et al., 2016; Weiss et al., 2011). U makaků byla nalezena dimenze přátelství, která se zatím u žádných jiných primátů nevyskytuje. Naproti tomu dimenze otevřenost vůči nové zkušenosti a agresivita byla popsána jak u makaků a orangutanů, tak i u malp. Na základě současných poznatků lze říci, že fylogenetická příbuznost není hlavním a jediným faktorem

vysvětlujícím rozdíly v osobnosti. Pouze z příbuzenských vztahů drápkatých opiček (viz obr. 1), tak nelze vyvodit, jak by se měla osobnost jednotlivých zástupců lišit nebo být podobná.

4.3 Sociální uspořádání a osobnost

Jedním z hlavních důvodů rozdílů v osobnosti napříč druhy primátů je podle některých autorů odlišné sociální uspořádání (Adams et al., 2015; Eckardt et al., 2015).

Souvislost mezi osobností a sociálním prostředím byla pozorována u druhů s tzv. *fission-fusion* strukturou. Ta je definována jako proměnlivý společenský systém, v němž se mění individuální členství ve skupině v průběhu času (Aureli et al., 2008). U druhů s *fission-fusion* strukturou dobře vyvinutou, jako jsou lidé a šimpanzi, se očekává vznik přívětivosti (Agreeableness) a extroverze (Extraversion) v rolích nezávislých dimenzí (Aureli et al., 2008). Nezávislost těchto dvou dimenzí nabízí více behaviorálních strategií, jak reagovat zejména na dynamické sociální prostředí, ovlivňující život ve skupinách.

Výzkum makaků (Adams et al., 2015) si kladl za cíl zhodnotit, zda přítomnost nebo nepřítomnost určitých osobnostních rysů souvisí se sociálním uspořádáním, a to zejména těch dimenzí, které se uplatňují v interakci se sociálními partnery: dominance (Dominance), oportunistus (Opportunism) a přátelství (Friendliness), které byly nalezeny u makaků rhesus a magotů. Autoři práce zjistili, že není možné postulovat závěr, zda je sociální uspořádání jediným prekurzorem druhových rozdílů v osobnostních rysech, a uzavírají, že diverzifikace osobnosti souvisí jak se společenským uspořádáním, tak s fylogenezí (Adams et al., 2015).

U drápkatých opiček nalezneme řadu typů sociálního uspořádání i značnou vnitrodruhovou flexibilitu (krátkodobé a rychlé změny v demografii skupin a v ekologických podmínkách, v nichž skupiny žijí). Průměrný počet jedinců v rodinných skupinách je 5-8 (Sussman & Kinzey, 1984). Na zástupce rodů, které mají početnější skupiny s volnějším sociálním uspořádáním (*Callimico*, *Callithrix* a *Mico*), mohly působit jiné selekční tlaky, než na ty druhy, jež se drží v malých sevřenějších skupinkách (*Cebuella*, *Leontopithecus* a *Saguinus*). Mezi těmito dvěma skupinami rodů by tedy bylo možné očekávat případné rozdíly, a naopak v rámci nich pak spíše podobnosti. Protože druhy žijících v malých skupinách budou mít vlastnosti vztahující se k sociálním interakcím a aktivitě jinak uspořádané než druhy z větších a volnějších skupin. Lze tak očekávat rozdíly v dimenzích spojených s agresivitou, asertivitou či dominancí, ale i v některých aspektech afiliativního chování a s ním související sociabilitou jako osobnostním rysem. Rozdílná sociabilita může mít i ekologické důsledky, např. v menších

skupinách je horší antipredační ochrana, proto se předpokládá, že jedinci těchto druhů budou více neurotičtí nebo ostražití a naopak méně extroverzní (Eckardt et al., 2015).

4.4 Reprodukce

Parametry související s reprodukcí mohou skrze sociální uspořádání či péči o potomstvo mít také vliv na osobnost. U drápkatých opic je reprodukce velice náročná kvůli poměru velikosti těla matky a mláděť (Harris et al., 2014). To může být výrazným selekčním tlakem pro vlastnosti související s kooperací a sociálními interakcemi a v těchto vlastnostech lze očekávat rozdíly mezi kalimikem a ostatními drápkatými opicemi. Druh kalimiko (*Callimico goeldii*) je totiž mezi drápkatými opičkami unikátní v tom, že samice rodí převážně jedno mládě, a nikoli dvojčata (Porter et al., 2001). Nicméně i u ostatních drápkatých opiček lze najít rozdíly v náročnosti reprodukce. Díaz-Muñoz (2016) odhaduje ekologické a fyziologické rozdíly v péči o potomky mezi jednotlivými rody vzestupně v pořadí: *Cebuella*, *Callithrix*, *Mico*, *Callimico*, *Saguinus* a *Leontopithecus*. V tom se mimo jiné odrážejí počty vrhů za rok: rody *Callithrix*, *Cebuella* a *Mico* rodí dvakrát do roka, kdežto rody *Callimico*, *Leontopithecus* a *Saguinus* pouze jednou do roka. Různě vysoké náklady alopentální péče mohou mít tedy vliv na odlišné vlastnosti související s kooperací a sociálními interakcemi. Největší rozdíly v osobnostních rysech souvisejících s těmito projevy by tedy bylo možné očekávat mezi rodem *Callimico* a ostatními rody drápkatých opiček, následně pak mezi rody, u nichž se rodí dvojčata dvakrát ročně, a rody, u nichž nastává porod jen jednou do roka.

4.5 Ekologické parametry a osobnost

Ekologické parametry do jisté míry ovlivňují osobnostní strukturu druhu, a to nejen u primátů. Každý autor však dává jinou váhu různým parametrům. Baker (Baker et al., 2015) naznačuje, že struktura osobnosti primátů je spíše ovlivněna ekologií než fylogenezí, a dospívá k závěru, že přítomnost dimenze opatrnosti (Conscientiousness) u kotulů je zřejmě následkem predančního tlaku.

4.6 Habitat a potrava

Některé druhy drápkatých opiček obývají i vysoce neprediktabilní prostředí, jako jsou okrajové a sekundární habitaty, a možná i proto jsou ve svém chování značně flexibilní.

Explorace (průzkumné chování) hraje důležitou roli při shromažďování informací o okolí. Studie, jež zkoumala exploraci a neofobii u 61 druhů papoušků, zjistila, že druhy, které obývají komplexní habitaty (např. okraje lesů) nebo které se živí pupeny, a také ostrovní druhy více

explorují. Příčinou je zřejmě skutečnost, že tyto druhy musí intenzivně prozkoumávat a sledovat změny ve svém okolí, aby mohly najít nejvhodnější prostředí s danou potravou. Naproti tomu druhy, jejichž potravní specializace je zaměřena převážně na semena, explorují méně, protože semena se snadno lokalizují oproti pupenům, proto tyto druhy nemusejí potravu intenzivně vyhledávat (Mettke-Hofmann et al., 2002). Neofobie byla pozitivně spojena s insektivorií a negativně s folivorií (Mettke-Hofmann et al., 2002). Greenberg navrhl předpoklad, že nízký stupeň neofobie souvisí s větší ekologickou plasticitou druhu, kterou měřil jako diverzitu habitatu, tj. jako rozmanitost stanovišť používaných daným druhem (Greenberg, 1990). Díky tomuto výzkumu mohla vzniknout hypotéza, že explorace a neofobie souvisí s ekologickými parametry druhu. Na základě výsledků Greenbergovy studie lze předpokládat, že ty rody drápkatých opiček, jako jsou *Saguinus* a *Leontopithecus*, jež musejí potravu intenzivně vyhledávat, budou mít větší tendence k exploraci než druhy s prediktabilní potravou, jako jsou *Callithrix*, *Cebuella* a *Mico*. Větší explorace zjištěná u zástupců rodu *Leontopithecus* oproti zástupcům rodů *Saguinus* a *Callithrix* je částečně v souladu s hypotézou, že druhy s manipulativním vyhledáváním potravy bývají méně neofobní a více inovativnější než jiné druhy (Day et al., 2003). Poznotek, že zástupci rodu *Callithrix* jsou méně neofobní než zástupci rodu *Saguinus* je však v rozporu s hypotézou, že neofobie je spojena s vyhledáváním potravy. Proto se dá předpokládat, že neofobie může být ovlivněna i dalšími parametry.

5 Závěr

Cílem této práce bylo zhodnotit rozdíly v socioekologii jednotlivých rodů drápkatých opiček. Na základě popsaných rozdílů a publikovaných osobnostních studií navrhnout, jaké socioekologické faktory mohou mít vliv na evoluci rozdílů v osobnosti daných rodů. Z dostupných informací o jednotlivých druzích drápkatých opiček (Tab. 2, Příloha) jsem sestavila tabulku (Tab. 1, str. 12-13), obsahující přehled rozdílů v socioekologických parametrech mezi šesti rody těchto primátů. Při porovnání zmíněných rozdílů lze konstatovat, že rody drápkatých opiček se významně liší ve velikosti domovského okrsku, která se napříč rody pohybuje od 1,5 do 70,6 ha. Dále se liší v počtu vrhů za rok, přičemž samice tří rodů (*Callimico*, *Leontopithecus* a *Saguinus*) rodí jednou do roka, kdežto samice dalších tří rodů (*Callithrix*, *Cebuella* a *Mico*) dvakrát do roka. Z hlediska strategie získávání potravy se liší pouze rod *Leontopithecus* (manipulativní vyhledávání), z hlediska rodičovské investice do potomků pak rod *Callimico*, jehož samice jako jediné u drápkatých opiček nerodí dvojčata.

Literární rešerše komparativních osobnostních studií potvrdila, že hlavními faktory ovlivňujícími evoluci osobnosti drápkatých opiček jsou fylogenetické vztahy a faktory ekologické, především habitat, dostupnost potravy a možnosti jejího získávání, a také sociální uspořádání v rámci skupin/tlup. Na základě dosud známých informací o těchto faktorech u drápkatých opiček jsem dospěla k následujícím návrhům možných rozdílů v jejich osobnostních rysech:

1. U rodů, jejichž zástupci žijí v početnějších skupinách (*Callimico*, *Callithrix*, *Mico*), lze očekávat kvantitativně významnější projevy sociálního chování, ať již afiliativního, nebo agresivního, než u rodů *Leontopithecus*, *Saguinus* a *Cebuella* s méně početnými tlupami. Totéž lze očekávat u rodů *Callithrix* a *Mico*, popř. *Cebuella*, s náročnější reprodukční strategií (dva vrhy do roka a současně porod dvojčat, popř. trojčat a čtyřčat) oproti zbývajícím třem rodům.
2. Rody, jež žijí v nestabilním prostředí z hlediska potravy, jako rody *Leontopithecus* a *Saguinus*, by mohly být explorativnější a zároveň méně neofóbní než rody obývající stabilnější prostředí. Svou roli může hrát i způsob vyhledávání potravy (zástupci rodu *Leontopithecus*, kteří musejí intenzivně vyhledávat potravu, budou více explorovat a mohou být inovativnější v řešení problémů).
3. Pouze z příbuzenských vztahů drápkatých opiček nelze odvodit, jak by se měla osobnost jednotlivých zástupců lišit, nebo v čem by měla být totožná.

6 Seznam literary

- Abbott, D. H., Saltzman, W., Schultz-Darken, N. J., & Smith, T. E. (1997). Specific neuroendocrine mechanisms not involving generalized stress mediate social regulation of female reproduction in cooperatively breeding marmoset monkeys. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 807, 219–238.
- Adams, M. J., Majolo, B., Östner, J., Schülke, O., De Marco, A., Thierry, B., Weiss, A. (2015). Personality structure and social style in macaques. *Journal of Personality and Social Psychology*, 109(2), 338–353.
- Addressi, E., Chiarotti, F., & Visalberghi, E. (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*, 1222(11), 1210–1222.
- Alba-Mejia, L., Caillaud, D., Montenegro, O. L., Sánchez-Palomino, P., & Crofoot, M. C. (2013). Spatiotemporal Interactions Among Three Neighboring Groups of Free-Ranging White-Footed Tamarins (*Saguinus leucopus*) in Colombia. *International Journal of Primatology*, 34(6), 1281–1297.
- Alonso, C., & Langguth, A. (1989). Ecologia e comportamento de *Callithrix jacchus* (Primates: Callitrichidae) numa ilha de foresta Atlântica. *Revista Nordestina de Biologia*, 6(107–137).
- Anzenberger, A. (1993). Social conflict in two monogamous New World primates: pairs and rivals. In W. A. Mason & S. P. Mendoza (eds.), *Primate Social Conflict*. (pp. 291–329). New York: State University of New York Press.
- Aureli, F., Schaffner, C. M., Boesch, C., Bearder, S. K., Call, J., Chapman, C. A., Schaik, C. P. (2008). Fission-Fusion Dynamics. *Current Anthropology*, 49(4), 627–654.
- Baker, A. J., Bales, K., & Dietz, J. M. (2002). Mating system and group dynamics in lion tamarins. In D. G. Kleiman & A. B. Rylands (eds.), *Lion Tamarins: Biology and Conservation*. (pp. 188–212). Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Baker, A. J., & Dietz, J. M. (1996). Immigration in Wild Groups of Golden Lion Tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology*, 38, 47–56.
- Baker, K. (2012). Personality assessment of three species of captive monkey *Macaca nigra*, *Macaca sylvanus*, and *Saimiri sciureus*: Cross-species comparisons of personality and implications for captive management. University of Exeter, United Kingdom. Bardi.
- Baker, K. R., Lea, S. E. G., & Melfi, V. A. (2015). Comparative Personality Assessment of Three Captive Primate Species: *Macaca nigra*, *Macaca sylvanus*, and *Saimiri sciureus*. *International Journal of Primatology*, 36(3), 625–646.
- Bergvall, U. A., Schäpers, A., Kjellander, P., & Weiss, A. (2011). Personality and foraging decisions in fallow deer, *Dama dama*. *Animal Behaviour*, 81(1), 101–112.
- Both, C., Dingemanse, N. J., Piet, J. D., & Tinbergen, M. J. (2005). Pairs of extreme avian personalities have highest reproductive success. *Journal of Animal Ecology*, 74(4), 667–674.
- Brown, K., & Mack, D. S. (1978). Food Sharing among Captive *Leontopithecus rosalia*. *Folia Primatologica*, 29, 268–290.
- Buckner, J. C., Lynch Alfaro, J. W., Rylands, A. B., & Alfaro, M. E. (2015). Biogeography of the marmosets and tamarins (Callitrichidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82(PB), 413–425.
- Caine, N. G. (1993). Flexibility and cooperation as unifying themes in *Saguinus* social organization and behaviour: the role of predation pressures. In A. B. Rylands (Ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour, and Ecology*. (pp. 200–219). Oxford: Oxford University Press.

- Clarke, A. S., & Mason, W. A. (1988). Differences among three macaque species in responsiveness to an observer. *International Journal of Primatology*, 9(4), 347–364.
- Coleman, K. (2012). Individual differences in temperament and behavioral management practices for nonhuman primates. *Applied Animal Behaviour Science*, 137, 106–113.
- 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(3), 559–571.
- de la Torre, S., Snowdon, C. T., & Bejarana, M. (2000). Effects of human activities on wild pygmy marmosets in Ecuadorian Amazonia. *Biological Conservation*, 94, 153–163.
- Díaz-Muñoz, S. L. (2011). Paternity and relatedness in a polyandrous nonhuman primate: Testing adaptive hypotheses of male reproductive cooperation. *Animal Behaviour*, 82(3), 563–571.
- Díaz-Muñoz, S. L. (2016). Complex cooperative breeders: Using infant care costs to explain variability in callitrichine social and reproductive behavior. *American Journal of Primatology*, 78(3), 372–387.
- Dietz, J. M., & Baker, A. J. (1993). Polygyny and female reproductive success in golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. *Animal Behaviour*.
- Dietz, J. M., Peres, C. A., & Pinder, L. (1997). Foraging ecology and use of space in wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology*, 41(4), 289–305.
- Digby, L.J., Ferrari, S.F., Saltzman, W. (2006). *Callitrichines: The Role of Competition in Cooperatively Breeding Species. Primates in Perspective*, (1984), 85–106.
- Digby, L. J. (1995a). Infant care, infanticide, and female reproductive strategies in polygynous groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37, 51–61.
- Digby, L. J. (1995b). Social organization in a wild population of (*Callithrix jacchus*): II. Intragroup social behavior. *Primates*, 36(3), 361–375.
- Digby, L. J., Digby, L., & Saltzman, W. (2009). The Smallest Anthropoids, (January 2009).
- Eckardt, W., Steklis, H. D., Steklis, N. G., Fletcher, A. W., Stoinski, T. S., Gorillas, M., Weiss, A. (2015). Personality Dimensions and Their Behavioral Correlates in Wild Virunga Mountain Gorillas (Gorilla Beringei Personality Dimensions and Their Behavioral Correlates in Wild Virunga). *Journal of Comparative Psychology*, 129(1), 26–41.
- Epple, G., & Katz, Y. (1984). Social influences on estrogen excretion and ovarian cyclicity in saddle-back tamarind (*Saguinus fuscicollis*). *American Journal of Primatology*, 6, 215–227.
- Erb, W. M., & Porter, L. M. (2017). Mother's little helpers: What we know (and don't know) about cooperative infant care in callitrichines. *Evolutionary Anthropology*, 26(1), 25–37.
- Ferrari, S. F. (1988). The Behaviour and Ecology of the Buffy-Headed Marmoset, (*Callithrix flaviceps*), 1988, 451.
- Ferrari, S. F. (1993). Ecological differentiation in the Callitrichidae. In A. B. Rylands (Ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Ecology and Behaviour*. (University, pp. 314–328).
- Ferrari, S. F., & Diego, V. H. (1992). Long-Term Changes in a Wild Marmoset Group. *Folia Primatologica*, 58, 215–218.
- Ferrari, S. F., & Digby, L. J. (1992). Wild Callithrix groups: Stable extended families? In Abstracts of the XIVth Congress of the International Primatological Society (pp. 125). Strasbourg.
- Ferrari, S. F., Lopes, M. A., & Krause, E. A. K. (1993). Gut morphology of (*Callithrix nigriceps*) and (*Saguinus labiatus*) from western Brazilian Amazonia. *American Journal of Physical Anthropology*, 90, 487–493.

- Freeman, H. D., & Gosling, S. D. (2010). Personality in nonhuman primates: A review and evaluation of past research. *American Journal of Primatology*, 72(8), 653–671.
- Freeman, H., Gosling, S. D., & Schapiro, S. J. (2011). Comparison of Methods for Assessing Personality in Nonhuman Primates. In A. Weiss, J. E. King, & L. Murray (eds.), *Personality and Temperament in Nonhuman Primates*. Developments in Primatology: Progress and Prospects.
- French, J. A., Abbot, D. H., & Snowdown, C. T. (1984). The effect of social environment on estrogen excretion, scent marking, and sociosexual behavior in tamarins (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 6, 155–167.
- Garber, P. A. (1984). Proposed nutritional importance of plant exudates in the diet of the Panamanian tamarin, (*Saguinus oedipus* and *Saguinus geoffroyi*). *International Journal of Primatology*, 5, 1–15.
- Garber, P. A. (1986). The Ecology of Seed Dispersal in Two Species of Callitrichid Primates (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*). *American Journal of Primatology*, 10, 155–170.
- Garber, P. A. (1997). One for all and breeding for one: cooperation and competition as a tamarin reproductive strategy. *Evolutionary Anthropology*, 5, 187–222.
- Garber, P. A., Ön, F. E., Moya, L., & Pruetz, J. D. (1993). Demographic and reproductive patterns in moustached tamarin monkeys (*Saguinus mystax*): Implications for reconstructing platyrrhine mating systems. *American Journal of Primatology*, 29(4), 235–254.
- Garber, P. A., Porter, L. M., Spross, J., & Di Fiore, A. (2016). Tamarins: Insights into monogamous and non-monogamous single female social and breeding systems. *American Journal of Primatology*, 78(3), 298–314.
- Gibson, K. R. (1986). Cognition, brain size, and the extraction of embedded food resources. In J. G. Else & P. C. Lee (Eds.), *Primate Ontogeny, Cognition, and Social Behavior*. (Cambridge, pp. 93–103).
- Goldizen, A. W. (1987). Tamarins and marmosets: communal care of offspring. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, & T. T. Struhsaker (eds.), *Primate Societies* (pp. 34–43). Chicago: University of Chicago Press.
- Goldizen, A. W. (1989). Social relationships in a cooperatively Social relationships group polyandrous of tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24(2), 79–89.
- Goldizen, A. W. (1990). A Comparative Perspective on the Evolution of Tamarin and Marmoset Social Systems. *International Journal of Primatology*, 11, 63–83.
- Goldizen, A. W. (2003). Social monogamy and its variations in callitrichids do these relate to the costs of infant care. In *Monogamy: Mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals*. (pp. 232–247). Cambridge University Press.
- Goldizen, A. W., Mendelson, J., Vlaardingen, M. van, & Terborgh, J. (1996). Saddle-Back Tamarin (*Saguinus fuscicollis*) Reproductive Strategies : Evidence From a Thirteen Year Study of a Marked Population. *American Journal of Primatology*, 83, 57–83.
- Gosling, S. D. (2001). From mice to men: What can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*, 127(1), 45–86.
- Gosling, S. D., & John, O. P. (1999). Personality Dimensions in Nonhuman Animals. *Current Directions in Psychological Science*, 8(3), 69–75.
- Greenberg, R. (1990). Feeding neophobia and ecological plasticity: a test of the hypothesis with captive sparrows. *Animal Behaviour*, 39, 375–379.
- 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(4), 629–648.

- Harris, R. A., Tardif, S. D., & Vinar, T. (2014). Evolutionary genetics and implications of small size and twinning in callitrichine primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*, 1467–1472.
- 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*(2), 153–157.
- Herrmann, E., Hare, B., Cissewski, J., & Tomasello, M. (2011). A comparison of temperament in nonhuman apes and human infants. *Developmental Science*, *14*(6), 1393–1405.
- Hershkovitz, P. (1977). *Living New World Monkeys (Platyrrhini)*, with an Introduction to Primates. Chicago university Press, Chicago.
- 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*(1), 101–113.
- Heymann, E. W., & Buchanan-Smith, H. M. (2000). The behavioural ecology of mixed-species troops of callitrichine primates. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, *75*(2), 169–190.
- 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., & Soini, P. (1999). Offspring number in pygmy marmosets, (*Cebuella pygmaea*), in relation to group size and the number of adult males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *46*(6), 400–404.
- Hubrecht, R. C. (1984). Field observations on group size and composition of the common marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*), at Tapacura, Brazil. *Primates*, *25*(1), 13–21.
- Huck, M., Löttker, P., Böhle, U. R., & Heymann, E. W. (2005). Paternity and kinship patterns in polyandrous moustached tamarins (*Saguinus mystax*). *American Journal of Physical Anthropology*, *127*(4), 449–464.
- Iwanicki, S., & Lehmann, J. (2015). Behavioral and trait rating assessments of personality in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Journal of Comparative Psychology*, *129*(3), 205–217.
- Konečná, M., Lhota, S., Weiss, A., Urbánek, T., Adamová, T., & Pluháček, J. (2008). Personality in Free-Ranging Hanuman Langur (*Semnopithecus entellus*) Males: Subjective Ratings and Recorded Behavior. *Journal of Comparative Psychology*, *122*(4), 379–389.
- Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., ... Blokhuis, H. J. (1999). Coping styles in animals: current in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *23*(99), 925–935.
- Koski, S. E. (2011). Social personality traits in chimpanzees: Temporal stability and structure of behaviourally assessed personality traits in three captive populations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *65*(11), 2161–2174.
- Koski, S. E., & Burkart, J. M. (2015). Common marmosets show social plasticity and group-level similarity in personality. *Scientific Reports*, *5*(1), 8878.
- Kostrub, C. E. (2003). The social organization and behavior of golden-mantled tamarins, (*Saguinus tripartitus*), in eastern Ecuador. University of California, Davis.
- Kralj-Fišer, S., & Schuett, W. (2014). Studying personality variation in invertebrates: why bother? *Animal Behaviour*, *91*, 41–52.
- Lapenta, M. J., Procópio De Oliveira, P., Kierluff, M. C. M., & Motta-Junior, J. C. (2003). Fruit exploitation by Golden Lion Tamarins (*Leontopithecus rosalia*) in the União Biological Reserve, Rio das Ostras, RJ - Brazil. *Mammalia*, *67*, 41–46.
- Lazaro-Perea, C., Castro, C. S. S., Harrison, R., Araujo, A., Arruda, M. F., & Snowdon, C. T. (2000). Behavioral and demographic changes following the loss of the breeding female in cooperatively breeding marmosets. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *48*, 137–146.

- Löttker, P., Huck, M., & Heymann, E. W. (2004). Demographic parameters and events in wild moustached tamarins (*Saguinus mystax*). *American Journal of Primatology*, 64(4), 425–449.
- Másílková, B. M. (2013). Mezidruhové rozdíly v chování u tamarína pinčího (*Saguinus oedipus*) a tamarína žltorukého (*Saguinus midas*).
- Melo, L., Mendes Pontes, A. R., & Monteiro da Cruz, M. A. O. (2003). Infanticide and cannibalism in marmosets. *Folia Primatologica*, 74, 1–15.
- Mettke-Hofmann, C., Winkler, H., & Leisler, B. (2002). The significance of ecological factors for exploration and neophobia in parrots. *Ethology*, 108(3), 249–272.
- Morton, F. B., Lee, P. C., Buchanan-Smith, H. M., Brosnan, S. F., Thierry, B., Paukner, A., ... Weiss, A. (2013). Personality structure in brown capuchin monkeys (*Sapajus apella*): Comparisons with chimpanzees (*Pan troglodytes*), orangutans (*Pongo spp.*), and rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Journal of Comparative Psychology*, 127(3), 282–298.
- Nettle, D. (2006). The evolution of personality variation in humans and other animals. *American Psychologist*, 61(6), 622–631.
- Nievergelt, C. M., Digby, L. J., Ramakrishnan, U., & Woodruff, D. S. (2001). Genetic analysis of group composition and breeding system in a wild common marmoset (*Callithrix jacchus*) population. *International Journal of Primatology*, 21, 1–20.
- Peres, C. A. (1989). Costs and benefits of territorial defense in wild golden lion tamarins, (*Leontopithecus rosalia*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25(3), 227–233.
- Pettelle, M. B., Martin, J. G. A., & Blumstein, D. T. (2015). Heritability and genetic correlations of personality traits in a wild population of yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Journal of Evolutionary Biology*, 28(10), 1840–1848.
- Porter, L. M. (2001a). Dietary differences among sympatric callitrichinae in northern Bolivia: (*Callimico goeldii*, *Saguinus fuscicollis* and *S. labiatus*). *International Journal of Primatology*, 22(6), 961–992.
- Porter, L. M. (2001b). Social organization, reproduction and rearing strategies of (*Callimico goeldii*): New clues from the wild. *Folia Primatologica*, 72(2), 69–79.
- Porter, L. M., Hanson, A. M., & Becerra, E. N. (2001). Group demographics and dispersal in a wild group of Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*). *Folia Primatologica*, 72(2), 108–110.
- Price, E. C. (1992). Contributions to infant care in captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*): The influence of age, sex, and reproductive status. *International Journal of Primatology*, 13(2), 125–141.
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82(2), 291–318.
- Robinson, L. M., Morton, F. B., Gartner, M. C., Widness, J., Paukner, A., Essler, J. L., ... Weiss, A. (2016). Divergent personality structures of brown (*Sapajus apella*) and white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *Journal of Comparative Psychology*, 130(4), 305–312.
- Rosenberger, A. L., & Coimbra-Filho, A. F. (1984). Morphology, taxonomic status and affinities of the lion tamarins, *Leontopithecus* (Callitrichinae, Cebidae). *Folia Primatologica*, 42, 149–179.
- Roush, R. S., & Snowdon, C. T. (2001). Food transfer and development of feeding behavior and food-associated vocalizations in cotton-top tamarins. *Ethology*, 107(5), 415–429.
- Ruiz-Miranda, C. R., Kleiman, D. G., Dietz, J. M., Moraes, E., Grativol, A. D., Baker, A. J., & Beck, B. B. (1999). Food transfers in wild and reintroduced golden lion tamarins, (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology*, 48(4), 305–320.
- Rylands, A. B. (1996). Habitat and the Evolution of Social and Reproductive Behavior in Callitrichidae. *American Journal of Primatology*, 38, 5–18.
- Rylands, A. B., Coimbra-Filho, A. F., & Mittermeier, R. A. (2009). *The Smallest Anthropoids*.

- Rylands, A. B., & de Faria, D. S. (1993). Habitats, feeding ecology, and home range size in the genus *Callithrix*. In A. B. Rylands (ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour, and Ecology*. (pp. 262–272). Oxford University Press, Oxford.
- Rylands, A. B., Mittermeier, R. A., & Silva, J. S. (2012). Neotropical primates: Taxonomy and recently described species and subspecies. *International Zoo Yearbook*, 46(1), 11–24.
- Rylands, A. B., Schnieder, H., Langguth, A., Mittermeier, R. A., Groves, C. P., & Rodriguez-Luna, E. (2000). An assessment of the diversity of the New World primates. *Neotropical Primates*, 8, 61–93.
- Saltzman, W. (2003). Reproductive competition among female common marmosets (*Callithrix jacchus*): proximate and ultimate causes. In C. Jones (ed.), *Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions*. (pp. 197–229). Norman, OK: American Society of Primatologist.
- Santillán-Doherty, A. M., Cortés-Sotres, J., Arenas-Rosas, R. V., Márquez-Arias, A., Cruz, C., Medellín, A., ... Díaz, J. L. (2010). Novelty-seeking temperament in captive stump-tail macaques (*Macaca arctoides*) and spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Journal of Comparative Psychology*, 124(2), 211–218.
- Savage, A., Snowdon, C. T., Giraldo, L. H., & Soto, L. H. (1996). Parental care patterns and vigilance in wild cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*, 187–199.
- Schaffner, C. M., & French, J. A. (1997). Group size and aggression: “Recruitment incentives” in a cooperatively breeding primate. *Animal Behaviour*, 54: 171–180.
- Schradin, C., & Anzenberger, G. (2001). Schradin, Anzenberger - 2001 - Infant Carrying in Family Groups of Goeldi’s Monkeys (*Callimico goeldii*). *American Journal of Primatology* 53:57–67.
- Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(7), 372–378.
- Snowdon, C. T. (1996). Infant Care in Cooperatively Breeding Species. *Advances in the Study of Behavior*, 25, 643–688.
- Soini, P. (1982). Ecology and population dynamics of the pygmy marmoset, (*Cebuella pygmaea*). *Folia Primatologica*.
- Soini, P. (1987). Sociosexual behavior of a free-ranging (*Cebuella pygmaea*) (Callitrichidae, platyrrhini) troop during postpartum estrus of its reproductive female. *American Journal of Primatology*, 13(3), 223–230.
- Soini, P. (1988). The pygmy marmoset, genus *Cebuella*. In R. A. Mittermeier, A. B. Rylands, A. F. Coimbra-Filho, & G. A. B. da Fonseca (eds.), *Ecology and Behavior of Neotropical Primates* (vol. 2, pp. 79–129). Washington DC: World Wildlife Fund.
- Sussman, A. F., Ha, J. C., Bentson, K. L., & Crockett, C. M. (2012). Temperament in Rhesus, Long-Tailed, and Pigtailed Macaques Varies by Species and Sex. *American Journal of Primatology*, 75(4), 303–313.
- Sussman, R. W., & Garber, P. A. (1987). A new interpretation of the social organization and mating system of the Callitrichidae. *International Journal of Primatology*, 8(1), 73–92.
- Sussman, R. W., & Kinzey, W. G. (1984). The ecological role of the Callitrichidae: A review. *American Journal of Physical Anthropology*, 64(4), 419–449.
- Šlipogor, V., Gunhold-de Oliveira, T., Tadić, Z., Massen, J. J. M., & Bugnyar, T. (2016). Consistent inter-individual differences in common marmosets (*Callithrix jacchus*) in Boldness-Shyness, Stress-Activity, and Exploration-Avoidance. *American Journal of Primatology*, 78(9), 961–973.
- Tardif, S. D., Santos, C. V., Baker, A. J., Van Elsacker, L., Feistner, A. T. C., Kleiman, D. G., ... De Vleeschouwer, K. (2002). Infant care in lion tamarins. In: *Lion tamarins: biology and conservation*. In D. G. Kleiman & A. B. Rylands (eds.) (Washington, pp. 213–232).

- Tardif, S. D., Smucny, D. A., Abbott, D. H., Mansfield, K., Schultz-Darken, N., & Yamamoto, M. E. (2003). Reproduction in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Comparative Medicine*, *53*(4), 364–368.
- Terborgh, J., & Goldizen, A. W. (1985). On the mating system of the cooperatively breeding saddle-backed tamarin (*Saguinus fuscicollis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *16*, 293–299.
- van Roosmalen, M. G. M., & van Roosmalen, T. (2003). The description of a new marmoset genus, *Callibella* (Callitrichinae, Primates), including its molecular phylogenetic status. *Neotropical Primates*, *11*(1), 1–10.
- Vazire, S., Gosling, S. D., & Dickey, A. S. (2007). Measuring personality in nonhuman animals. In R. W. Robins, R. C. Fraley, & R. F. Krueger (eds.), *Handbook of research methods in personality psychology*. New York: Guilford Press.
- Vinyard, C. J., Wall, C. E., Williams, S. H., & Hylander, W. L. (2003). Comparative function of skull morphology of tree-gouging primates. *American Journal of Physical Anthropology*, *120*, 153–170.
- Vinyard, C. J., Wall, C. E., Williams, S. H., Schmitt, D., & Hylander, W. L. (2001). A preliminary report on the jaw mechanics during tree gouging in common marmosets (*Callithrix jacchus*). In A. Brook (ed.), *Dental Morphology: 12th International Symposium on Dental Morphology*. Sheffield: Scheffield Academic Press. pp. 283–297
- Weiss, A., Adams, M. J., Widdig, A., & Gerald, M. S. (2011). Rhesus macaques (*Macaca mulatta*) as living fossils of hominoid personality and subjective well-being. *Journal of Comparative Psychology*, *125*(1), 72–83.
- Weiss, A., Inoue-Murayama, M., King, J. E., Adams, M. J., & Matsuzawa, T. (2012). All too human? Chimpanzee and orangutan personalities are not anthropomorphic projections. *Animal Behaviour*, *83*, 1355–1365.

7 Příloha

Tab. 2. Rozdíly v socioekologických parametrech mezi jednotlivými druhy drápkatých opiček.

	Potrava					Habitat			
	hlavní typ	potrava v období sucha	typ vyhledávání	potravní aktivita (%)	aktivní nabízení potravy	typ habitatu	velikost domovského okrsku pro největší skupiny (ha)	délka denní trasy (m)	preferované patro lesa (m)
Leontopithecus									
<i>caissara</i>	frugivorie-insectivorie ³⁷		manipulativní ²⁵		ano ¹³	primární a sekundární lesy ⁹⁶	125-300 ¹¹⁴	1082-3398 ¹¹⁴	40 ⁹⁶
<i>chrysolomas</i>	frugivorie-insectivorie ¹¹⁹	nektar, míza ⁹⁸	manipulativní ²⁵	21,5; 29,2 ¹⁸	ano ^{13,43}	nížinné lesy ⁹⁸	81 ^{63,35,119}	1684-2044 ^{34,119}	12-20 ¹²⁰
<i>chrysopygus</i>	frugivorie-insectivorie ^{3,143}	nektar, míza ⁹⁸	manipulativní ²⁵	6-10; 14,2 ⁸⁴	ano ^{13,43}	suché lesy ³	64 ^{3,107,142}	1164-3103 ^{35,84,107,142}	8-15 ⁸²
<i>rosalia</i>	frugivorie-insectivorie ^{88,35}	nektar ⁹⁸	manipulativní ²⁵	18,5; 10,4 ³⁵	ano ¹²²	primární a sekundární lesy ⁹⁸	67 ^{35,65,84}	1339-1533 ^{98,124}	5-10 ⁹⁸
Saguinus									
<i>bicolor</i>	frugivorie-insectivorie ^{98,39,87}	semena ³⁸	visuální ⁵⁷	14,3 ³⁸	ne 1% je sdílené ^{38,117}	sekundární lesy ⁹⁸	12 ^{38,98}		10-12 ³⁸
<i>fuscicollis</i>	frugivorie-insectivorie ^{21,59}	nektar ⁹⁸	manipulativní ⁵⁷	12,9 ^{57,90}		primární a sekundární lesy ^{58,98}	40 ^{57,62,138}	1150-2700 ^{57,62,90,138}	>15 ¹⁴
<i>geoffroyi</i>	frugivorie-insectivorie ^{98,59}	nektar, pupeny ⁹⁸	visuální ⁵⁷	14 ⁶⁸		primární a sekundární lesy ⁹⁸	43 ⁵⁹	2061 ⁵⁹	1-5 ⁵⁹
<i>imperator</i>	frugivorie ^{98,135}	nektar, míza ⁹⁸	visuální ⁵⁷			primární lesy ⁹⁸	30 ^{62,135,138}	1420 ^{62,138}	≥15 ⁹⁸
<i>inustus</i>	frugivorie-insectivorie ⁸⁷	míza ⁹⁸	visuální ⁵⁷			primární a sekundární lesy ¹⁰³	35 ¹⁰³	961 ¹⁰³	
<i>labiatus</i>	frugivorie-insectivorie ^{14,98}	nektar, míza ⁹⁸	visuální ⁵⁷			primární a sekundární lesy ⁹⁸	47 ^{2,14,59}	1487-1946 ^{2,14}	10 ⁹⁸
<i>leucopus</i>	frugivorie ¹¹³	míza ⁹⁸	visuální ⁵⁷	9 ⁵⁷		primární a sekundární lesy ⁹⁸	17,7 ¹¹³	783-2387 ¹¹³	
<i>midas</i>	insectivorie-frugivorie ¹⁰²	semena ⁹⁸	visuální ⁵⁷	72,7 ²⁶		primární a sekundární lesy ⁹⁸	42 ²⁴	1321-1923 ²⁴	10-30 ⁸³
<i>mystax</i>	frugivorie-insectivorie ⁵⁹	míza ⁹⁸	visuální ⁵⁷	13,1 ⁵⁷		primární a sekundární lesy ⁹⁸	45 ^{57,59,73,76}	2063 ^{57,59,73,76}	
<i>niger</i>	frugivorie-insectivorie ^{87,127}	míza ⁹⁸	visuální ⁵⁷	17,6 ¹⁴⁵		primární a sekundární lesy ¹⁰¹	35 ¹⁴⁵	1946 ⁵⁹	
<i>oedipus</i>	frugivorie ⁴⁴	semena, míza ⁹⁸	visuální ⁵⁷		ano ¹¹⁵	sekundární lesy ⁹⁸	10 ⁵⁹	1750 ⁵⁹	
<i>tripartitus</i>	frugivorie-insectivorie ^{71,98}	míza ⁹⁸	visuální ⁵⁷			primární a sekundární lesy ⁹⁸	21 ⁸⁵	500-2300 ⁸⁵	4-10 ⁸⁵
Cebuella									
<i>pygmaea</i>	gumivorie-insectivorie ⁸¹	nektar ⁹⁸	visuální ⁸¹		ano ⁷²	sekundární bambusové lesy, liány ⁸¹	0,3-2 ¹³²	290-300 ^{74,132}	18; 0-20; 2-3 ¹³⁵
Callimico									
<i>goeldii</i>	insectivorie ⁶⁶	houby ⁹⁸	visuální ¹⁵⁰	15; 9 ^{110,111,112}		bambusové lesy ¹⁴	50 ^{109,110}	2000 ^{109,110,112}	>5 ⁹⁸
Callithrix									
<i>aurita</i>	frugivorie-insectivorie ⁷¹		visuální ¹⁰⁵	17; 6 ^{19,93}		smíšené lesy ⁹⁸	35,3 ^{46,92,98}	986 ^{46,92}	>5 ⁹²
<i>flaviceps</i>	gumivorie-insectivorie ^{19,98}	houby ⁹⁸	visuální ¹⁰⁵	6,6 ⁷⁷	ano ^{48,115}	smíšené lesy ⁹⁸	35,5 ^{45,46}	1200 ⁹⁸	>3 ⁹⁸
<i>geoffroyi</i>	gumivorie-frugivorie ^{19,98,105}		visuální ¹⁰⁵	14 ^{104,105}		sekundární lesy ⁹⁸	2,3-9,5 ⁹⁸		
<i>jacchus</i>	gumivorie-frugivorie ¹⁷	plody ⁹⁸	visuální ¹⁰⁵	15 ⁵		sekundární lesy ¹⁷	5 ^{5,46,91,108}	2000 ^{5,17,36,91}	
<i>kuhlii</i>	gumivorie-frugivorie ¹⁹		visuální ¹⁰⁵	7 ^{123,19}		sekundární lesy ¹¹⁸	39 ^{118,123}	1498 ^{118,123}	6-13 ¹²³
<i>penicillata</i>	gumivorie-frugivorie ¹⁴⁷		visuální ¹⁰⁵			nížinné lesy ⁹⁸	6,5 ^{27,147}	1000 ⁹⁸	
Mico									
<i>argentatus</i>	gumivorie-frugivorie ¹⁴⁶		visuální ⁹⁸			primární a sekundární lesy ¹⁴⁶	35 ⁴	630-1710 ¹⁴⁶	
<i>humeralifer</i>	gumivorie-frugivorie ⁹⁸	plody ⁹⁸	visuální ⁹⁸	3 ¹⁵³		primární lesy ⁹⁸	28 ¹⁵³	772-2115 ¹⁵³	
<i>intermedius</i>	gumivorie-frugivorie ¹⁴⁶		visuální ⁹⁸			sekundární lesy ¹⁵³	28 ¹⁵³	772-2,115 ¹⁵³	

	Socialita				Reprodukce				
	vícedruhové skupiny	počet jedinců ve skupině	počet dospělých samců ve skupině	počet dospělých samic ve skupině	páříci systém	počet vrhů (rok)	doba ovulačního cyklu (den)	velikost vrhu	doba březosti (den)
Leontopithecus									
<i>caissara</i>		4-7 ¹¹⁴			M ¹¹⁴	1x ³²		dvojčata ³²	
<i>chrysomelas</i>	ano (<i>C. kuhlii</i>) ¹⁰⁰	3-10 ^{10,34,119}	1-3 ^{10,34,119}	1-3 ^{10,34,119}	M/PG ^{10,34,119}	1x ³²	21,5 ^{8,24}	dvojčata ³²	125 ^{8,24}
<i>chrysopygus</i>		2-7 ^{84,106}	0-2 ^{84,106}	0-2 ^{84,106}		1x ³²	23,5 ¹⁴⁸	dvojčata ³²	125-132 ^{54,148}
<i>rosalia</i>		2-11 ^{9,33}	0-5 ^{9,33}	0-4 ^{9,33}	M/PG/PA ^{9,33}	2x ³³	18,5 ^{11,34,51,53,54,94}	dvojčata ³²	125 ^{11,34,51,53,54,94}
Saguinus									
<i>bicolor</i>		8 ⁶²			PA ⁶²	1x ³⁸		dvojčata ⁶²	195 ^{71,98}
<i>fuscicollis</i>	ano (<i>S. imperator</i> , <i>S. mystax</i> , <i>S. labiatus</i> , <i>C. goeldii</i> , <i>M. emiliae</i>) ⁷⁶	2-10 ^{57,62,110}	1-4 ^{57,62,110}	1-2 ^{57,62,110}	M/PA ^{57,62,110}	1x ³²	25,7 ^{41,62,70,86,136}	dvojčata ³²	149,8 ^{41,62,70,86,136}
<i>geoffroyi</i>		3-7 ⁹⁸			M ⁹⁸	1x ³²		dvojčata ³²	150 ⁹⁸
<i>imperator</i>	ano (<i>S. fuscicollis</i>) ⁷⁶	4; 1-3 ^{98,135,145}			M ¹³⁵	1x ³²		dvojčata ³²	140-145 ⁹⁸
<i>inustus</i>	ne ¹⁰³	3-6 ¹⁰³			M ¹⁰³	1x ³²		dvojčata ³²	
<i>labiatus</i>	ano (<i>S. fuscicollis</i> , <i>C. goeldii</i>) ¹¹¹	5-10 ^{14,15,61}	2 ¹⁴	2 ^{14,15,61}	PA ¹⁴	2x ¹⁴		dvojčata ³²	160 ¹⁴
<i>leucopus</i>		5-10 ²			PA ⁹⁸	2x ⁹⁸		dvojčata ³²	130-150 ⁹⁸
<i>midas</i>	ne ²⁶	2-12 ²⁶	1-3 ²⁶	1 ²⁶	M ⁹⁸	1x ⁹⁸		dvojčata ³²	140-169 ^{69,98}
<i>mystax</i>	ano (<i>S. fuscicollis</i>) ⁷⁶	6-10; 3-11 ^{22,57,60,78,130}	1-4 ^{60,78}	1-4 ^{22,57,60,76,78,130}	M/PG ^{57,76,130}	1x ⁵⁷		dvojčata ³²	140-150 ⁹⁸
<i>niger</i>		5-7 ^{99,128}	2 ¹²⁸	1 ^{99,128}	M ⁹⁹	1x ⁹⁹		dvojčata ³²	
<i>oedipus</i>		3-14; 2-10 ^{97,125}	1 ¹²⁵	1 ¹²⁵	M/PG ¹²⁵	1x ³²	23,6 ^{11,52,126,151}	dvojčata ³²	183,7 ^{11,52,126,151}
<i>tripartitus</i>		2-9 ^{75,85}	1-4 ^{75,85}	1-2 ^{75,85}	PA ^{75,85}	1x ³²		dvojčata ³²	
Cebuella									
<i>pygmaea</i>		2-9 ¹³²	1-2 ¹³²	1-2 ¹³²	M ^{28,74,132}	2x ⁷⁴	28,6 ^{16,133,152}	dvojčata ¹³²	141,9 ^{16,133,152}
Callimico									
<i>goeldii</i>	ano (<i>S. fuscicollis</i> , <i>S. labiatus</i> , <i>S. mystax</i>) ⁷⁶	7-8; 4-12 ^{14,110}	1-3 ¹¹⁰	1-3 ¹¹⁰	M/PG/PA ¹¹⁰	1x ¹¹⁰	23,9 ^{30,31,109}	jedno mládě ³²	152 ^{30,31,109}
Callithrix									
<i>aurita</i>		4-11 ^{46,93}	1-3 ^{46,93}	2-3 ^{46,93}	M/PG ^{46,93}	1x ⁹³		dvojčata ³²	138-170 ^{71,124}
<i>flaviceps</i>		5-20 ^{20,45,46,64}	3-5 ^{20,46,47,64}	1-4; 4-6 ^{20,47,64}	M/PG ^{20,47,64}	2x ³²		dvojčata ⁴⁸	150 ⁹⁸
<i>geoffroyi</i>		2-8 ^{79,104,116}	2 ^{79,104,116}	1 ^{79,104,116}	M ³²	2x ³²	29 ⁹⁵	dvojčata ⁴⁸	145-157 ⁹⁵
<i>jacchus</i>	ano (<i>C. penicillata</i>) ¹⁴¹	3-16; 10-15 ^{12,36,42,46,89,108}	2-7 ^{12,27,36}	3-4 ^{12,36,42,46,89}	M/PG/PA ^{7,12,36,42,89}	2x ¹³¹	28,6 ^{1,36,67,89,136,139}	dvojčata ¹⁰⁸	144 ^{1,36,67,89,136,139}
<i>kuhlii</i>	ano (<i>L. chrysomelas</i>) ¹⁰⁰	5 ¹²³	2 ¹²³	1 ¹²³	M ³²	2x ³²	24,9 ^{55,129}	dvojčata ⁴⁸	143 ⁹⁸
<i>penicillata</i>	ano (<i>C. jacchus</i>) ¹⁴¹	3-13; 10-14 ^{27,147}	3-4 ^{27,46}	2 ²⁷	M ³²	2x ³²		dvojčata ³²	
Mico									
<i>argentatus</i>		6-10 ^{4,137}	1-3 ^{4,137}	1-2 ^{4,137}		2x ³²		dvojčata ³²	
<i>humeralifer</i>		9 ¹⁵³	3 ¹⁵³	3 ¹⁵³	M ³²	2x ³²		dvojčata ⁴⁸	
<i>intermedius</i>		9-15 ¹⁵³	2-3 ¹⁵³	2-5 ¹⁵³	M/PA ¹⁵³	2x ³²		dvojčata ³²	

	Reprodukce					Váha	
	samič pohlavní dospělost měsíc	samčí pohlavní dospělost (měsíc)	délka mezipородního inervalu (týden)	postpartum (den)	období maximální porodnosti	samci (g)	samice (g)
Leontopithecus							
<i>caissara</i>	18 ¹¹⁴				září-březen ⁴⁹	572 ⁹⁸	572 ⁹⁸
<i>chrysomelas</i>	17 ^{8,24}		22-39 ^{8,24}	17,3 ^{8,24}	říjen-duben ^{8,24}	540-700 ⁹⁸	480-590 ⁹⁸
<i>chrysopterus</i>			34,5 ^{54,148}		září-březen ⁹⁸	540-690 ⁹⁸	540-690 ⁹⁸
<i>rosalia</i>	12-17, 24 ^{11,34,51,53,54,94}	24 ⁹⁸	20-30 ^{11,34,51,53,54,94}		září-listopad ^{11,34,51,53,54,94}	437-710 ⁹⁸	361-794 ⁹⁸
Saguinus							
<i>bicolor</i>	18 ⁶²		24 ⁶²		březen-květen ⁶²	430 ⁹⁸	430 ⁹⁸
<i>fuscicollis</i>	13 ^{41,62,70,86,136}		26,4 ^{41,62,70,86,136}	17 ^{41,62,70,86,136}	listopad-únor ^{41,62,70,86,136}	387 ⁹⁸	403 ^{58,98}
<i>geoffroyi</i>	24 ⁹⁸			17,45 ⁹⁸	duben-červen ⁹⁸	488 ^{23,98}	450-544 ^{58,98}
<i>imperator</i>			43,2 ¹³⁵			430-450 ⁹⁸	430-450 ⁹⁸
<i>inustus</i>						535 ¹⁴⁴	522 ¹⁴⁴
<i>labiatus</i>					říjen-prosinec ¹⁴	460 ¹⁴	455 ¹⁴
<i>leucopus</i>	12-18 ⁹⁸				květen-červen; říjen-listopad ⁹⁸	494 ⁹⁸	490 ⁹⁸
<i>midas</i>	20 ⁹⁸	20 ⁹⁸	36 ⁹⁸			492 ^{50,102}	492 ⁵⁰
<i>mystax</i>	15-17 ⁹⁸	17-18 ⁹⁸	44-80 ⁹⁸		listopad-únor ⁹⁸	491-643 ⁹⁸	525-650 ⁵⁸
<i>niger</i>						413 ⁹⁸	
<i>oedipus</i>	15-17; 18 ^{11,52,126,151}	18 ⁵²	34-38 ^{52,126}	16-30 ^{11,52,126,151}	březen-červen ^{11,52,126,151}	411 ⁹⁸	400-450 ^{58,98}
<i>tripartitus</i>						387 ⁷³	403 ⁷³
Cebuella							
<i>pygmaea</i>	15-17 ^{16,98,133,152}		20-28 ^{16,132,133,152}	15,6 ^{16,133,152}	květen-červen; říjen-leden ^{16,133,152}	130 ^{53,98}	126 ^{53,98}
Callimico							
<i>goeldii</i>	8,5; 13 ^{30,31,98,109}	16,5 ⁹⁸	24-48 ⁹⁸	22-23 ^{30,31,109}	září-listopad ^{30,31,109}	366 ⁴⁰	355 ⁴⁰
Callithrix							
<i>aurita</i>						400-450 ⁹⁸	400-450 ⁹⁸
<i>flaviceps</i>			36 ⁴⁸			406 ⁹⁸	406 ⁹⁸
<i>geoffroyi</i>						230-350 ⁹⁸	190 ⁹⁸
<i>jacchus</i>	13 ^{1,36,67,89,136,139}	16,7 ^{1,36,67,89,136,139}	23 ^{1,36,67,89,136,139}	10-20 ^{1,36,67,89,136,139}	říjen-únor ⁹⁸	300 ¹	300 ¹
<i>kuhlii</i>	12-15 ⁹⁸		22,3 ^{55,129}	13,6 ^{55,129}		350-406 ⁹⁸	350-406 ⁹⁸
<i>penicillata</i>						225 ⁹⁸	182 ⁹⁸
Mico							
<i>argentatus</i>						170-420 ⁹⁸	170-420 ⁹⁸
<i>humeralifer</i>						280 ⁹⁸	310 ⁹⁸
<i>intermedius</i>						400-450 ⁹⁸	400-450 ⁹⁸

Zkratky: M = monogamie, PG = polygynie; PA = polyandrie.

Seznam literatury použité k sestavení Tabulky 2

1. Abbott, D. H., & Hearn, J. P., 1978. Physical, hormonal and behavioural aspects of sexual development in the marmoset monkey, *Callithrix jacchus*. *Journal of Reproduction and fertility* 53:155–166.
2. Alba-Mejia, L., D. Caillaud, O. L. Montenegro, P. Sánchez-Palomino, & M. C. Crofoot. 2013. Spatiotemporal Interactions Among Three Neighboring Groups of Free-Ranging White-Footed Tamarins (*Saguinus leucopus*) in Colombia. *International Journal of Primatology* 34:1281–1297.
3. Albernaz, A. L. K. M. 1997. Home Range Size & Habitat Use in the Black Lion Tamarin (*Leontopithecus chrysopygus*). *International Journal of Primatology* 18:877–887.
4. Albernaz A. L., & Magnusson W. E., 1999 Home-range size of the bare-ear marmoset (*Callithrix argentata*) at Alter do Chão, Central Amazonia, Brazil. *International Journal of Primatology* 20(5):665–677.
5. Alonso, C. & Langguth, A., 1989, Ecologia e comportamento de (*Callithrix jacchus*) (Callitrichidae, Primates) numa ilha de floresta Atlantica, *Revista Nordestina de Biologia*. 6: 105-137
6. Anzenberger, G., & Falk, B., 2012. Monogamy and family life in callitrichid monkeys: Deviations, social dynamics and captive management. *International Zoo Yearbook* 46:109–122.
7. Arruda, M. F., Arújo, A., Sousa, M. B. C., Albuquerque, F. C., Albuquerque, A. C. S. R., & Yamamoto, M. E., 2005. Two Breeding Females within Free-Living Groups May Not Always. *Folia Primatologica* 76:10–20
8. Bach, A., Raboy, B., & Dietz, J. (2001). Birth seasonality in wild golden-headed lion tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*) in Una Reserve, Bahia state, Brazil. *American Journal of Primatology* 54:69.
9. Dietz J. M., & Baker A. J., 1993. Polygyny and female reproductive success in golden lion tamarins, (*Leontopithecus rosalia*). *Animal Behaviour* 46:1067–1078
10. Baker A. J., Bales K., & Dietz J. M., 2002. Mating system and group dynamics in lion tamarins. In: Kleiman DG, Rylands AB, editors. *Lion tamarins: biology and conservation*. Washington DC: *Smithsonian Institution Press*. pp, 188–212
11. Baker, A. J., & Woods, F. (1992). Reproduction of the emperor tamarin (*Saguinus imperator*) in captivity, with comparisons to cotton-top and golden lion tamarins. *American Journal of Primatology* 26:1– 10.
12. Digby, L. J., & Barreto, C. E., 1996. Activity and ranging patterns in common marmosets (*Callithrix jacchus*). Implications for Reproductive Strategies. *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*:173–185.
13. Brown, K., & Mack, D. S., 1978. Food Sharing among Captive (*Leontopithecus rosalia*). *Folia Primatologica* 29:268–290.
14. Buchanan-Smith, H. M. 1991. A field study on the red-bellied tamarin, (*Saguinus labiatus*), in Bolivia. *International Journal of Primatology* 12:259–276.
15. 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.
16. Carlson A. A., Ziegler T. E., & Snowdon C. T., 1997. Ovarian function of pygmy marmoset daughters (*Cebuella pygmaea*) in intact and motherless families. *American Journal of Primatology* 43:347–355.
17. Castro, C. S. S. De, & Araújo, A., 2006. Diet and feeding behaviour of marmoset (*Callithrix jacchus*). *Revista Brasileira de Ecologia* 7:14-19.

18. Catenacci, L. S., Pessoa, M. S., Nogueira-Filho, S. L. G., & De Vleeschouwer, K. M. (2016). Diet and Feeding Behavior of (*Leontopithecus chrysomelas*) Callitrichidae in Degraded Areas of the Atlantic Forest of South-Bahia, Brazil. *International Journal of Primatology*, 37(2), 136–157.
19. Corrêa, H. K. M., Coutinho, P. E. G., & Ferrari, S. F., 2000. Between-year differences in the feeding ecology of highland marmosets (*Callithrix aurita* and *Callithrix faveiceps*) in southeastern Brazil. *Journal of Zoology*, 252:421–427.
20. Coutinho, P. E. G., & H. K. M. Corrêa. 1995. Polygyny in a free-ranging group of buffy-tufted-ear marmosets, (*Callithrix aurita*). *Folia Primatologica* 65:25–29.
21. Crandlemiresacco, J., 1988. an Ecological Comparison of 2 Sympatric Primates – (*Saguinus fuscicollis* and *Callicebus moloch*) of Amazonian Peru. *Primates* 29:465–475.
22. Culot, L., Y. Lledo-Ferrer, O. Hoelscher, F. J. Lazo, J. M., Huynen, M. C., & Heymann, E. W., 2011. Reproductive failure, possible maternal infanticide, and cannibalism in wild moustached tamarins (*Saguinus mystax*). *Primates* 52:179–186.
23. Dawson, G., 1976. Behavioral ecology of the Panamanian tamarin (*Saguinus oedipus*) (Callitrichidae, Primates). Ph.D. thesis, Michigan State University.
24. 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.
25. 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.
26. Day, R., 1997. Behavioural Ecology of The Tamarin (*Saguinus midas midas*), in a Guianese Primate Community. Bsc. Thesis, The Queen’s University of Belfast.
27. Faria, D. S., 1986. Tamanho, composição de um grupo social e a área de vivência (home-range) do sagüi (*Callithrix jacchus penicillata*) na Mata Ciliar do córrego Capetinga. In: Mello, M. T. (ed.). *A Primatologia no Brasil*. Sociedade Brasileira de Primatologia, Brasília: 87-105.
28. Rylands, A. B., C. Matauschek, R. Aquino, F. Encarnación, E. W. Heymann, S. de la Torre, & R. A. Mittermeier. 2011. The range of the golden-mantle tamarin (*Saguinus tripartitus*) (Milne Edwards, 1878): Distributions and sympatry of four tamarin species in Colombia, Ecuador, and northern Peru. *Primates* 52:25–39.
29. De Vleeschouwer, K., K. Leus, & L. Van Elsacker. 2003. Characteristics of reproductive biology and proximate factors regulating seasonal breeding in captive golden-headed lion tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*). *American Journal of Primatology* 60:123–137.
30. Dettling, A. C. 2002. Reproduction and Development in Goeldi’s Monkey (*Callimico goeldii*). *Evolutionary Anthropology* 11:207–210.
31. Dettling, A., & C. R. Pryce. 1999. Hormonal monitoring of age at sexual maturation in female Goeldi’s monkeys (*Callimico goeldii*) in their family groups. *American Journal of Primatology* 48:77–83.
32. Díaz-Muñoz, S. L. 2016. Complex cooperative breeders: Using infant care costs to explain variability in callitrichine social and reproductive behavior. *American Journal of Primatology* 78:372–387.
33. Dietz, J. M., & A. J. Baker. 1993. Polygyny and female reproductive success in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *Animal Behaviour* 46:1067-1078.
34. Dietz, J. M., A. J. Baker, & D. Miglioretti. 1994. Seasonal variation in reproduction, juvenile growth, and adult body mass in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology* 34:115–132.
35. Dietz, J. M., C. A. Peres, & L. Pinder. 1997. Foraging ecology and use of space in wild

- golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology* 41:289–305.
36. Digby L. J., 1999. Sexual behavior and extragroup copulations in a wild population of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologica* 70:136–145.
 37. Digby, L.J., Ferrari, S.F., & Saltzman, W. 2006. Callitrichines: The Role of Competition in Cooperatively Breeding Species. *Primates in Perspective*:85–106.
 38. Egler, S. G. 1992. Feeding ecology of (*Saguinus bicolor bicolor*) (Callitrichidae: Primates) in a relict forest in Manaus, Brazilian Amazonia. *Folia Primatologica* 59:61–76.
 39. Emmons, L. H., 1980. Ecology and resource partitioning among nine species of African rain forest squirrels. *Ecological Monographs* 50: 31-54.
 40. Encarnación, F., & Heymann, E. W., 1998. Body mass of wild (*Callimico goeldii*). *International journal of primatology* 69:368–371.
 41. Epple, G., & Katz, Y., 1984. Social influences on estrogen excretion and ovarian cyclicity in saddle back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *American Journal of Primatology* 6:215–227.
 42. Faulkes C. G., Arruda M. F., & Monteiro da Cruz M. A. O., 2003. Matrilineal genetic structure within and among populations of the cooperatively breeding common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Molecular Ecology* 12:1101–1108.
 43. Feistner, A. T. C., & Price, E. C., 2000. Food sharing in black lion tamarins (*Leontopithecus chrysopygus*). *American Journal of Primatology* 52:47–54.
 44. Feistner, A. T. C., and Price, E. C., 1990. Food-Sharing in Cotton-Top Tamarins (*Saguinus oedipus*). *Folia Primatologica* 54:34–35.
 45. Ferrari, S. F., 1988. The Behaviour and Ecology of the Buffy-Headed Marmoset (*Callithrix flaviceps*). Thesis The Department of Anthropology Of University College London.
 46. Ferrari, S. F., & Digby, L. J., 1996. Wild (*Callithrix groups*): Stable extended families? *American Journal of Primatology* 38:19–27.
 47. Ferrari, S. F., & Diego, V. H., 1992. Long-Term Changes in a Wild Marmoset Group. *Folia Primatologica* 58:215–218.
 48. Ferrari, S. F. 1992. The care of infants in a wild marmoset (*Callithrix flaviceps*) group. *American Journal of Primatology* 26:109–118.
 49. Valladares-Padua C, & Prado F. 1996. Notes on the natural history of the black-faced lion tamarin (*Leontopithecus caissara*). *The Dodo: Journal of the Jersey Wildlife Preservation Trust* 32:123–125.
 50. Fleagle, J. G., & Mittermeier, R. A., 1980. Locomotor behavior, body size, and comparative ecology of seven Surinam monkeys. *American Journal of Physical Anthropology* 52:301–314.
 51. French, J. A. & Stribley, J. A. 1985. Patterns of urinary oestrogen excretion in female golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *Journal of Reproduction and Fertility*, 75, 537–546.
 52. French, J. A., 1983. Lactation and fertility: an examination of nursing and interbirth intervals in cotton-top tamarins (*Saguinus o. oedipus*). *Folia Primatologica* 40, 276e282
 53. French, J. A., Inglett, B. J., & Dethlefs, T. M., 1989. The reproductive status of nonbreeding group members in captive golden lion tamarin social groups. *American Journal of Primatology* 18:73–86.
 54. Bales, K., French, J. A., & Dietz, J. M., 2002. Explaining variation in maternal care in a cooperatively breeding mammal. *Animal Behaviour* 63:453–461.
 55. French, J. A., Brewer, K. J., Schaffner, C. M., Schalley, J., Hightower-Merritt, D., Smith, T. E., & Bell, S. M. (1996). Urinary steroid and gonadotropin excretion across the

- reproductive cycle in female Wied's black tufted-ear marmosets (*Callithrix kuhli*). *American Journal of Primatology*, 40(3), 231–245
56. French, J. A., Pissinatti, A., & Coimbra-Filho, A. F., 1996. Reproduction in captive lion tamarins (*Leontopithecus*): seasonality, infant survival, and sex ratios. *American Journal of Primatology* 39:17–33.
 57. Garber, P. A., 1988. Foraging Decisions During Nectar Feeding by Tamarin Monkeys (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*, Callitrichidae, Primates) in Amazonian Peru. *The Association for Tropical Biology and Conservation Stabl. The Association for Tropical Biology and Conservation* 20:100–106.
 58. Garber, P. A. 1991. A comparative study of positional behavior in three species of tamarin monkeys. *Primates* 32:219–230.
 59. Garber, P. A. 1993. Feeding ecology and behaviour of the genus *Saguinus*: in Rylands, A. B. (eds.): *Marmosets and Tamarins: Systematic? Behaviour and Ecology*. London, OUP, 273-295
 60. Garber, P. A., Moya, L., Pruetz, J. D., & Ique, C., 1996. Social and seasonal influences on reproductive biology in male moustached tamarins (*Saguinus mystax*). *American Journal of Primatology* 38:29–46.
 61. Garber, P. A., & Leigh, S. R., 1997. Ontogenetic variation in small-bodied new world primates: Implications for patterns of reproduction and infant care. *Folia Primatologica* 68:1–22.
 62. Goldizen, A. W., J. Mendelson, M. van Vlaardingen, & J. Terborgh. 1996. Saddle- Back Tam a r i n (*Saguinus fuscicollis*) Reproductive Strategies : Evidence From a Thirteen-Year Study of a Marked Population. *American Journal of Primatology* 83:57–83.
 63. Guidorizzi, C. E. 2007. Ecology and Behaviour of Golden-Headed Lion Tamarin (*Leontopithecus chrysomelas*) in a Mesophytic Forest in Southern Bahia, *Brazil*:1–24.
 64. Guimarães A., 1998 Ecology and social behavior of buffy-headed marmosets (*Callithrix flaviceps*). *Neotropical Primates* 6(2):51–52
 65. Hankerson, S. J., & Dietz, J. M., 2014. Predation rate and future reproductive potential explain home range size in golden lion tamarins. *Animal Behaviour* 96:87–95.
 66. Hanson, A. M., Hall, M. B., Porter, L. M., & Lintzenich, B., 2006. Composition and nutritional characteristics of fungi consumed by (*Callimico goeldii*) in Pando, Bolivia. *International Journal of Primatology* 27:323–346.
 67. Harlow, C. R., Gems, S., Hodges, J. K., & Hearn, J. P., 1983. The relationship between plasma progesterone and the timing of ovulation and early embryonic development in the marmoset monkey (Callitrichidae). *Journal of Zoology* 201:273–282
 68. Harrison, M. L., & Tardif, S. D., 1994. Social implications of gummivory in marmosets. *American Journal of Physical Anthropology* 95:399–408.
 69. Harvey P. H., Martin R. D., & Clutton-Brock T. H., 1987 Life histories in comparative perspective Primate societies. University of Chicago Press, Chicago, pp 181–196.
 70. Heistermann, M., & Hodges, J. K., 1995. Endocrine monitoring of the ovarian cycle and pregnancy in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) by measurement of steroid conjugates in urine. *American Journal of Primatology*. 35:117–127.
 71. Hershkovitz P., 1977. Living New World monkeys (platyrrhini) with an introduction to primates. University of Chicago Press, Chicago.
 72. 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.
 73. Oversluijs Vasquez, M. R., & Heymann, E. W., 2001. Crested eagle (*Morphnus guianensis*) predation on infant tamarins (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*, callitrichinae). *Folia Primatologica* 72:301–303.

74. Heymann, E. W., & Soini, P., 1999. Offspring number in pygmy marmosets (*Cebuella pygmaea*), in relation to group size and the number of adult males. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46:400–404.
75. Shahuano Tello, N., Huck, M., & Heymann, E. W., 2002. Boa constrictor attack and group defense in moustached tamarins (*Saguinus mystax*). *Folia Primatologica* 73:146–148.
76. Heymann, E. W., & Buchanan-Smith, H. M., 2000. The behavioural ecology of mixed-species troops of *Callitrichine* primates. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 75:169–190.
77. Hilário, R. R., & Ferrari, S. F., 2010. Feeding ecology of a group of buffy-headed marmosets (*Callithrix flaviceps*): Fungi as a preferred resource. *American Journal of Primatology* 72:515–521.
78. Huck, M., Löttker, P., Böhle, U. R., & Heymann, E. W., 2005. Paternity and kinship patterns in polyandrous moustached tamarins (*Saguinus mystax*). *American Journal of Physical Anthropology* 127:449–464.
79. Chiarello, A. G., & de Melo, F. R., 2001. Primate population densities and sizes in Atlantic forest remnants of northern Espirito Santo, Brazil. *International Journal of Primatology* 22:379–396.
80. Christen A., 1999. Survey of Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*) in northern Bolivia. *Folia Primatologica* 70:107–111.
81. Jackson, C. P., 2011. The positional behavior of pygmy marmosets (*Cebuella pygmaea*) in northwestern Bolivia. *Primates* 52:171–178.
82. Keuroghlian, A., & Passos, F. C., 2001. Prey foraging behavior, seasonality and time-budgets in black lion tamarins, (*Leontopithecus chrysopygus*) (Mikan 1823) (Mammalia, Callitrichidae). *Brazilian journal of biology* 61:455–459.
83. Kessler, P., 1995. Preliminary Field Study of the Red Handed Tamarin, (*Saguinus midas*), in French Guiana. *Neotropical Primates*, 3(4), 184–185.
84. Kierulff M. C. M., Raboy B. B., de Oliveira P. P., Miller K. E., Passos F. C., & Prado F., 2002. Behavioral ecology of lion tamarins. In: Kleiman D. G., Rylands A. B., editors. *Lion tamarins: biology and conservation*. Washington/London: Smithsonian Institution Press. pp 157–187.
85. Kostrub C. E., 2003 The Social Organization and Behavior of Golden Mantled Tamarins (*Saguinus tripartitus*), in eastern Ecuador PhD Thesis. University of California Davis.
86. Kuederling, I., & Heistermann, M., 1997. Ultrasonographic and hormonal monitoring of pregnancy in the saddle back tamarin (*Saguinus fuscicollis*). *Journal of Medical Primatology* 26:299–306.
87. Kupsch, D., Waltert, M., & Heymann, E. W., 2014. Forest type affects prey foraging of saddleback tamarins (*Saguinus nigrifrons*). *Primates* 55:403–413.
88. Lapenta, M. J., Procópio, de Oliveira, P., Kierluff, M. C. M., & Motta-Junior, J. C., 2003. Fruit exploitation by Golden Lion Tamarins (*Leontopithecus rosalia*) in the União Biological Reserve, Rio das Ostras, RJ - Brazil. *Mammalia* 67:41–46.
89. Lazaro-Perea, C. 2001. Intergroup interactions in wild common marmosets (*Callithrix jacchus*): territorial defence and assessment of neighbours. *Animal Behaviour* 62:11–21.
90. Lopes, M. A., & Ferrari, S. F., 1994. Foraging behavior of a tamarin group (*Saguinus fuscicollis weddelli*) and interactions with marmosets (*Callithrix emiliae*). *International Journal of Primatology* 15:373–387.
91. Maier, W., Alonso, C., & Langguth, A. 1982. Field observations on (*Callithrix jacchus jacchus*). *L. Zeitschrift Saugetierkunde*, 47, 334–346.
92. Ferrari, S. F., & Martins, E. S., 1992. Gummivory and gut morphology in two sympatric callitrichids (*Callithrix emiliae* and *Saguinus fuscicollis weddelli*) from western Brazilian

- Amazonia. *American Journal of Physical Anthropology* 88:97–103.
93. Martins, M. M., & Setz, E. Z. F., 2000. Diet of buffy-tufted-eared marmosets (*Callithrix aurita*) in a forest fragment in South-eastern Brazil. *International Journal of Primatology* 21:467–476.
 94. Monfort, S. L., Bush, M. & Wildt, D. E., 1996. Natural and induced ovarian synchrony in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *Biology of Reproduction*, 55, 875–882.
 95. Mustoe, A. C., Jensen, H. A., & French, J. A., 2012. Describing Ovarian Cycles, Pregnancy Characteristics, and the Use of Contraception in Female White-Faced Marmosets (*Callithrix geoffroyi*). *American Journal of Primatology* 74:1044–1053.
 96. Nascimento, A. T. A., & Schmidlin, L. A. J., 2011. Habitat selection by, and carrying capacity for, the Critically Endangered black-faced lion tamarin (*Leontopithecus caissara*). *Primates* 45:288–295.
 97. Neyman, P. F. 1977. Aspects of the ecology and social organization of free-ranging cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) and the conservation status of the species. In D. G. Kleiman (eds): *The Biology and Conservation of Callitrichidae*. Washington, D.C.: Smithsonian Institute Press, pp. 39-71.
 98. Rowe, N. (ed.), 1996. The Pictorial Guide to the Living Primates. *Pogonias Press*.
 99. Oliveira, A. C. M., & Ferrari, S. F., 2008. Habitat exploitation by free-ranging (*Saguinus niger*) in eastern Amazonia. *International Journal of Primatology* 29:1499–1510.
 100. Oliveira, L. C., & Dietz, J. M. 2011. Predation Risk and the Interspecific Association of Two Brazilian Atlantic Forest Primates in Cabruca Agroforest. *American Journal of Primatology*, 73(9), 852–860.
 101. Oliveira, A. C. M., & Ferrari, S. F. 2000. Seed dispersal by black-handed tamarins (*Saguinus midas niger*) (Callitrichinae, Primates): Implications for the regeneration of degraded forest habitats in eastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 16, 709–716.
 102. Pack, K. S., Henry, O., & Sabatier, D., 1999. The insectivorous-frugivorous diet of the golden-handed tamarin (*Saguinus midas midas*) in French Guiana. *International journal of primatology* 70:1–7.
 103. Palacios, E., A. Rodriguez, & C. Castillo. 2004. Preliminary observations on the mottled-face tamarin (*Saguinus inustus*) on the lower Rio Caquetá, Colombian Amazonia. *Neotropical Primates* 12:123.
 104. Passamani, M., 1998. Activity Budget of Geoffroy's Marmoset (*Callithrix geoffroyi*) in an Atlantic Forest in Southeastern Brazil. *American Journal of Primatology* 340:333–340.
 105. Passamani, M., & Rylands, A. B., 2000. Feeding behavior of Geoffroy's marmoset (*Callithrix geoffroyi*) in an Atlantic forest fragment of South-eastern Brazil. *Primates* 41:27–38.
 106. Passos, F. C., 1994. Behavior of black lion tamarin (*Leontopithecus chrysopygus*), in different forest levels in the Caetetus Ecological Station, São Paulo, Brazil. *Neotropical Primates* 2 (Suppl.): 40-41.
 107. Passos, F. C., 1998. Ecology of the black lion tamarin. *Neotropical Primates* 6:128–129.
 108. Pontes, A. R. M., & Monteiro da Cruz, M. A. O., 1995. Home range, intergroup transfers, and reproductive status of common marmosets (*Callithrix jacchus*) in a forest fragment in North-Eastern Brazil. *Primates* 36:335–347.
 109. Pook A. G., & Pook G., 1981. A field study of the socio-ecology of the Goeldi's monkey (*Callimico goeldii*) in northern Bolivia. *Folia Primatologica* 35:288–312.
 110. Porter, L. M., 2001. Social organization, reproduction and rearing strategies of (*Callimico goeldii*): New clues from the wild. *Folia Primatologica* 72:69–79.
 111. Porter, L. M., & Garber, P. A., 2004. Goeldi's monkeys: A primate paradox? *Evolutionary Anthropology* 13:104–115.

112. 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.
113. Poveda, K., and Sánchez-Palomino, P., 2004. Habitat use by the white-footed tamarins (*Saguinus leucopus*): A comparison between a forest dwelling group and an urban group in Mariquita, Colombia. *Neotropical Primates* 12:6–9.
114. Prado, F., 1999. Ecology and behavior of black-faced lion tamarins. *Neotropical Primates* 7:137
115. Price, E. C., 1992. Contributions to infant care in captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*): The influence of age, sex, and reproductive status. *International Journal of Primatology* 13:125–141.
116. Sánchez, S., Peláez, F., & Gil-Bürmann, C., 2002. Why do cotton-top tamarin female helpers carry infants? A preliminary study. *American Journal of Primatology* 57:43–49.
117. Price, E. C., & Feistner, A. T. C., 2001. Food sharing in pied bare-faced tamarins (*Saguinus bicolor bicolor*): Development and individual differences. *International Journal of Primatology* 22:231–241.
118. Raboy, B. E., Canale, G. R., & Dietz, J. M., 2008. Ecology of (*Callithrix kuhlii*) and a review of eastern Brazilian marmosets. *International Journal of Primatology* 29:449–467.
119. Raboy, B. E., & Dietz, J. M., 2004. Diet, foraging, and use of space in wild golden-headed lion tamarins. *American Journal of Primatology* 63:1–15.
120. de Almeida Rocha, J. M., De Vleeschouwer, K. M., Reis, P. P., Carlos, C. E., & Oliveira, L. C., 2015. Do Habitat Use and Interspecific Association Reflect Predation Risk for the Golden-Headed Lion Tamarin (*Leontopithecus chrysomelas*)? *International Journal of Primatology* 36:1198–1215.
121. van Roosmalen, M. G. M., & van Roosmalen, T., 2003. The description of a new marmoset genus, *Callibella* (Callitrichinae, *Primates*), including its molecular phylogenetic status. *Neotropical Primates* 11:1–10.
122. Ruiz-Miranda, C. R., Kleiman, D. G., Dietz, J. M., Moraes, E., Grativol, A. D., Baker, A. J., & Beck, B. B., 1999. Food transfers in wild and reintroduced golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology* 48:305–320.
123. Rylands, A. B., 1989. Sympatric Brazilian callitrichids: The Black Tufted-Ear Marmoset (*Callithrix kuhli*), and the Golden-headed Lion Tamarin (*Leontopithecus chrysomelas*). *Journal of Human Evolution* 18:679–695.
124. Rylands A. B., 1993. The ecology of the lion tamarins (*Leontopithecus*): some intrageneric differences and comparisons with other callitrichids. In: *Marmosets and tamarins: systematics, behavior and ecology*. Oxford: Oxford University Press; 296–313.
125. Savage, A., Giraldo, L. H., Soto, L. H., & Snowdon C. T., 1996. Demography, Group composition and dispersal in Wild Cotton-Top tamarin (*Saguinus oedipus*) Groups. *American Journal Primatology* 38:85–100.
126. Savage, A., Shideler, S. E., Soto, L. H., Causado, J., Giraldo, L. H., Lasley, B. L., & Snowdon, C. T., 1997. Reproductive events of wild cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in Colombia. *American Journal of Primatology* 43:329–337.
127. Silva, S. do S. B. da, & Ferrari, S. F., 2007. Notes on the reproduction, behaviour and diet of *Saguinus niger* (Primates: Callitrichidae) in a forest remnant at the National Primate Centre, Ananindeua, Pará. *Biologia Geral e Experimental* 7:19–28.
128. Smith, A. C., Knogge, C., Huck, M., Löttker, P., Buchanan-Smith, H. M., & Heymann, E. W., 2007. Long-term patterns of sleeping site use in wild saddleback (*Saguinus fuscicollis*) and mustached tamarins (*S. mystax*): effects of foraging, thermoregulation, predation, and resource defense constraints. *American Journal of Physical Anthropology*, 134, 340–353.

129. Smith, T. E., Schaffner, C. M., & French, J. A., 1997. Social modulation of reproductive function in female black tufted-ear marmosets (*Callithrix kuhli*). *Hormones and Behaviors* 31:159–168.
130. Smith A. C., Tirado Herrera E. R., Buchanan-Smith H. M., & Heymann E. W., 2001. Multiple breeding females and allonursing in a wild group of moustached tamarins (*Saguinus mystax*). *Neotropical Primates* 9:67–69.
131. Snyder, P. A., 1974. Behavior of (*Leontopithecus rosalia*) Golden-lion marmoset and related species: A review. *Journal of Human Evolution* 3:109–122.
132. Soini, P. 1982. Ecology and population dynamics of the pygmy marmoset (*Cebuella pygmaea*). *Folia Primarologica* 39:1–21.
133. Spurlock, L. B., 2002. Reproductive suppression in the pygmy marmoset (*Cebuella pygmaea*). *Dissertation Abstract International*. B62:3872.
134. Sussman, R.W. & Garber, P.A., 1987. A new interpretation of the social organization and mating system of the Callitrichidae. *International Journal of Primatology* 8:73–92.
135. Sussman, R. W., & Kinzey, W. G., 1984. The ecological role of the Callitrichidae: A review. *American Journal of Physical Anthropology* 64:419–449.
136. Tardif, S. D., 1984. Social influences on sexual maturation of female *Saguinus oedipus oedipus*. *American Journal of Physical Anthropology* 6:199–210.
137. Tavares, L. I., & Ferrari, S. F., 2002. Diet of the silvery marmoset (*Callithrix argentata*) at CFPn: seasonal and longitudinal variation. In: Lisboa, P. L. B. (ed.), *Caxiuanã, Populações Tradicionais, Meio Físico e Diversidade Biológica*. Belém. pp. 707–719.
138. Terborgh, J., 1983. *Five New World Primates: A Study in Comparative Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
139. Torii, R., Koizumi, H., Tanioka, Y., Inaba, T., & Mori, J., 1987. Serum L. H, progesterone and estradiol-17 β levels throughout the ovarian cycle, during the early stage of pregnancy and after the parturition and the abortion in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Primates* 28:229–238.
140. de la Torre, S., Snowdon, C. T., & Bejarana, M., 2000. Effects of human activities on wild pygmy marmosets in Ecuadorian Amazonia. *Biological Conservation* 94:153–163.
141. Valença-Silva, G., Maciel, F., Zaganini, R., Lucindo, A., Caramaschi, S., & Paula, H., 2014. Reporting social behaviours of mixed-species troops formed by (*Callithrix jacchus* and *Callithrix penicillata*) (Primate, Callitrichidae). *Brazilian Journal of Biology*, 74(3), 607–611.
142. Valladares-Padua, C., 1993. The ecology, behavior and conservation of the black lion tamarin (*Leontopithecus chrysopygus*), Mikan, 1823 PhD thesis. University of Florida, Gainesville.
143. Valladares-Padua, C., & Cullen, L., 1994. Distribution, abundance and minimum viable metapopulation of the black lion tamarin (*Leontopithecus chrysopygus*). *The Dodo Journal of the Jersey Wildlife Preservation Trust* 30:80–88.
144. Valsecchi, J., Vieira, T., Silva, J., Muniz, I., & Avelar, A., 2010. New data on the ecology and geographic distribution of (*Saguinus inustus*) Schwarz, 1951 (Primates, Callitrichidae). *Brazilian Journal of Biology*, 70(2), 229–233.
145. Veracini, C., 2000. Dados preliminares sobre a ecologia de (*Saguinus niger*) na Estação Científica Ferreira Penna, Caxiuanã, Pará, Brasil. *Neotropical Primates* 8(3):108–113.
146. Liliana Cortés-Ortiz., 2009. The Smallest Anthropoids: The Marmoset/*Callimico* Radiation. In Susan M. Ford, Leila M. Porter, Lesa C. Davis (eds.) *Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer US. pp. 483–508.

147. Vilela, A. A., & Del-Claro, K., 2011. Feeding behavior of the black-tufted-ear Marmoset (*Callithrix penicillata*) (Primata, Callitrichidae) in a tropical cerrado savanna. *Sociobiology* 58:309–314.
148. Wormell, D., & Price, E., 2001. Reproduction and management of black lion tamarin (*Leontopithecus chrysopygus*) at Jersey Zoo. *The Dodo: Journal of the Jersey Wildlife Preservation Trust* 37:34–40.
149. Marshall A. J., & gham R. W., 2007. Evolutionary consequences of fallback foods. *International Journal of Primatology* 28:1219–1235.
150. Youlatos D., 2009. Locomotion, postures and habitat use by pygmy marmosets (*Cebuella pygmaea*). In: Ford S. M., Porter L. M., Davis L. C., (eds). *The smallest anthropoids: the marmoset Callimico radiation*. New York: Springer Science+ Business Media. pp. 279–300.
151. Ziegler, T. E., Bridson, W. E., Snowdon, C. T. & Eman, S., 1987. Urinary gonadotropin and estrogen excretion during the postpartum estrus, conception, and pregnancy in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*). *American Journal of Primatology* 12:127–140.
152. Ziegler T. E., Widowski T. M., Larson M. L., & Snowdon C. T., 1990. Nursing does affect the duration of the postpartum to ovulation interval in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Journal of Reproduction and Fertility* 90: 563–570.
153. Rylands, A. B., 1986. Ranging Behavior and Habitat Preference of a Wild Marmoset Group, (*Callithrix humeralifer*) (Callitrichidae, Primates). *Journal of Zoology* 210:489–514.