

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
KATEDRA ZOOLOGIE



SOCIÁLNÍ ORGANIZACE NOČNÍCH PRIMÁTŮ
SOCIAL ORGANISATION IN NOCTURNAL PRIMATES

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Monika Papoušková

Školitel: Doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Konzultantka: RNDr. Milada Petřů, Ph.D.

Praha 2010

PODĚKOVÁNÍ

Na tomto místě bych ráda poděkovala Doc. RNDr. Danielu Fryntovi, Ph.D., RNDr. Miladě Petřů, Ph.D. a Mgr. Stanislavu Lhotovi, Ph.D. za jejich pomoc, cenné rady a za to, že mi umožnili se danému tématu věnovat.

ČESTNÉ PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma „Sociální organizace nočních primátů“ vypracovala samostatně, pouze s použitím uvedené literatury.

V Praze dne 27. 4. 2010

.....

Monika Papoušková

ABSTRAKT

Noční primáti byli dlouho popisováni jako samotářští, bez sociálních vztahů a s minimem přímého kontaktu mimo dobu páření. Byli nahlíženi jako homogenní skupina s uniformní a primitivní sociální organizací. Většina těchto primátů si sice hledá potravu o samotě, studie z poslední doby však ukazují, že řada druhů nočních primátů sociální je. Vytvářejí sítě sociálních vztahů a škála sociálních projevů se příliš neliší od té, kterou známe u denních primátů. Navíc zde existuje velká diverzita a variabilita mezi druhy. Tato práce shrnuje dosavadní poznatky o sociální organizaci u nočních primátů, věnuje se historii jejího výzkumu a také evolučním vlivům, které mohou na socialitu u nočních primátů působit.

Klíčová slova: socialita; noční primáti; *Tarsius*; radio-telemetrie, dispergovaná sociální organizace

ABSTRACT

Nocturnal primates have been described as solitary, without social networks and with minimum direct contact outside the mating season. They have been perceived as a homogenous group with uniform and primitive social organisation. Most of these primates forage solitarily, however recent studies have shown that a substantial number of nocturnal primate species is social. They possess social networks and the scale of their social interactions does not differ much from the one we know in diurnal primates. This work summarizes actual knowledge about social organisation in nocturnal primates, it focuses on the history of its research and also on the evolutionary forces that can influence sociality among nocturnal primates.

Keywords: sociality; nocturnal primates; *Tarsius*; radio-telemetry; dispersed social organisation

OBSAH

ÚVOD	6
CÍL PRÁCE.....	7
TAXONOMIE.....	8
POJMY A DEFINICE.....	10
Definice sociální organizace.....	10
Problém definice monogamie	11
Problém pojmu „samotářský“	12
METODOLOGIE.....	13
SOCIÁLNÍ ORGANIZACE	18
SOCIALITA.....	25
Historický vývoj pohledů na socialitu u nočních primátů	27
Současné poznatky	28
Lemuriformes.....	29
Lorisiformes	31
Diskuze	35
SOCIÁLNÍ ORGANIZACE U NÁRTOUNŮ (<i>TARSIUS</i>).....	37
<i>Tarsius bancanus</i>	37
Prostorový a rozmnožovací systém	37
Sociální systém	38
<i>Tarsius syrichta</i>	38
Prostorový a rozmnožovací systém	38
Sociální systém	41
<i>Tarsius lariang</i>	43
<i>Tarsius dentatus</i>	43
<i>Tarsius spectrum</i>	44
Prostorový a rozmnožovací systém	44
Sociální systém	46
LITERATURA.....	51

ÚVOD

Sociální organizace u primátů, její diverzita a evoluce, je jedním z předních témat v primatologii už po několik desetiletí (Clutton-Brock & Harvey, 1977; Crook & Gartlan, 1966; Di Fiore & Rendall, 1994; J. F. Eisenberg, Muckenhirn, & Rudran, 1972; Emlen & Oring, 1977; Charles-Dominique, 1978; Charles-Dominique & Martin, 1970; Janson, 2000; van Schaik & van Hooff, 1983). Pozornost při výzkumu však byla zpočátku věnována především denním primátům a také hypotézy týkající se evoluce sociálních organizací jsou silně ovlivněny denními druhy (van Schaik & van Hooff, 1983). Noční primáti zůstávali dlouho v pozadí. Jejich výzkum probíhal jen velmi omezeně, zejména kvůli výrazně zhoršeným podmínkám při sběru dat, a nedostatek informací způsobil, že do formulace hypotéz o sociální evoluci byli zahrnuti jen okrajově.

Zpočátku byla rozšířená představa nočních primátů jako homogenní skupiny s primitivními charakteristikami zahrnujícími zejména noční způsob života, malou velikost těla či samotářský způsob života ve spojení s polygynním nebo promiskuitním rozmnožovacím systémem (Bearder, 1987; Bearder & Doyle, 1974; Charles-Dominique, 1978; Kappeler, 1997a, 1997c). Dnes je díky řadě nových terénních studií nejrůznějších druhů nočních primátů jasné, že sociální organizace u nočních primátů není homogenní a najdeme zde velkou variabilitu u jednotlivých čeledí či dokonce druhů.

CÍL PRÁCE

Primátům se vždy dostávalo značné pozornosti a to nejen v zoologii. Na rozdíl od denních opic a lidoopů jsou však naše znalosti o nočních primátech až překvapivě nedostatečné, u řady druhů nulové. S každým rokem ale přibývá studií, které postupně odhalují obrovskou diverzitu druhů a také sociálních organizací. Cílem mé práce bylo shrnout dosavadní poznatky o sociální organizaci u nočních primátů a ukázat, jak zásadně studie v posledních několika málo letech změnily pohled na noční primáty. Původní paradigma představující většinu nočních primátů jako samotářské, bez rozvinuté sociality a navzájem se podobající ve své sociální organizaci, bylo nahrazeno paradigmatickým novým. Postupně se totiž ukazuje, že u řady nočních primátů se vyskytuje specifická forma dispergované sociality, se sítí sociálních vztahů, ale bez permanentního kontaktu, jak ho známe ze skupin denních primátů.

První část mé práce se věnuje sociální organizaci u nočních primátů, pod kterou jsem shrnula prostorové a rozmnožovací systémy (pro definice viz kapitola Pojmy a definice), neboť tyto dvě komponenty jsou značně provázány. Další část je celá věnována pouze sociálnímu systému neboli socialitě.

Zvláštní pozornost je v mé práci věnována nártounům, popis sociální organizace u jednotlivých druhů detailně rozebírá poslední z kapitol. Důvodem pro zařazení této části bylo zaměření mé diplomové práce, která by měla být věnována výzkumu domovských okrsků a sociální organizace u *Tarsius syrichta* na Filipínách. Daná část má za cíl shrnout dostupné informace o socialitě u nártounů, včetně hypotéz týkajících se možných vlivů na její formování, a zasadit nártouny do kontextu poznatků o sociální organizaci u ostatních nočních primátů.

TAXONOMIE

Pojem noční primáti zahrnuje jak zástupce podřádu Strepsirrhini, tak Haplorrhini. Do Strepsirrhini patří infrařády Lorisiformes a Lemuriformes, do Haplorrhini pak infrařády Tarsiiformes a Simiiformes. Celý infrařád Lorisiformes a část Lemuriformes je noční. Z Haplorrhini jsou kompletně noční Tarsiiformes, ze Simiiformes je noční pouze čeleď Aotidae.

O infrařádu Tarsiiformes se vedly spory a nártouni byli dlouho řazeni mezi poloopice (Prosimii) spolu s Lemuriformes a Lorisiformes, především kvůli svému způsobu života, který se neliší od nočních Strepsirrhini. Pro tuto hypotézu ale hovoří i některé jejich morfologické rysy (např. malá velikost těla nebo čistící dráp) a dokonce i některá molekulární data (např. Murphy, 2001). Širší podporu má ale druhá varianta, tj. Tarsiiformes jako součást podřádu Haplorrhini, jednak kvůli morfologickým podobnostem se Simiiformes (suché rhinarium, přítomnost fovea centralis v oku či pohyblivý horní ret) a jednak kvůli výsledkům většiny molekulárních studií (Koop, Tagle, Goodman, & Slightom, 1989; C. Ross, Williams, & Kay, 1998; Shoshani, Groves, Simons, & Gunnell, 1996; Schmitz, Ohme, & Zischler, 2001; Schmitz, Roos, & Zischler, 2005).

V následujícím taxonomickém přehledu jsou uvedeny pouze noční druhy primátů.

Strepsirrhini

Lorisiformes¹

Galagidae

Galagoides demidovii
G. thomasi
G. orinus
G. zanzibaricus
G. rondoensis
G. cocos
G. granti
G. nyasae
Galago moholi
G. gallarum
G. moholi
G. matschiei
Euoticus elegantulus
E. pallidus
Sciurocheirus alleni
S. gabonensis

Lemuriformes²

Cheirogalidae

Microcebus murinus
Microcebus rufus
Microcebus myoxinus
Microcebus ravelobensis
Microcebus tavaratra
Microcebus sambiranensis
Microcebus berthae
Microcebus griseorufus
Allocebus trichotis
Cheirogaleus major
Cheirogaleus crossleyi
Cheirogaleus ravis
Cheirogaleus minisculus
Cheirogaleus sibreei
Cheirogaleus medius
Cheirogaleus adapicaudatus

Otolemur garnettii
O. crassicaudatus
O. monteiri

Mirza coquereli
Phaner furcifer

Lorisidae

Perodicticus
potto potto
P. p. edwardsi
P. p. juju
P. p. faustus
P. p. ibeanus
Arctocebus aureus
A. calabarensis
Loris lydekkerianus
lydekkerianus
L. l. malabaricus
L. l. nordicus
L. l. grandis
L. tardigradus
tardigradus
L. t. nycticeboides
Nycticebus bengalensis
N. coucang
N. javanicus
N. menagensis
N. pygmaeus

Lepilemuridae

Lepilemur mustelinus
Lepilemur microdon
Lepilemur leucopus
Lepilemur ruficaudatus
Lepilemur edwardsi
Lepilemur dorsalis
Lepilemur septentrionalis

Daubentoniidae

Daubentonia madagascariensis

Indriidae

Avahi laniger
Avahi occidentalis
Avahi unicolor

Haplorrhini

Tarsiiformes³

Tarsiidae

Tarsius bancanus
bancanus
T. b. borneanus
T. b. saltator
T. b. natunensis
T. syrichta syrichta
T. s. carbonarius
T. s. fraterculus
T. spectrum
T. sangirnesis
T. pumilus
T. dentatus
T. pelengensis
T. lariang
T. tumpara

Simiiformes⁴

Aotidae

Aotus azarai azarai
A. a. boliviensis
A. a. infulatus
A. brumbacki
A. griseimembra
A. lemurinus
A. miconax
A. nancymaeae
A. nigriceps
A. trivirgatus
A. vociferans
A. zonalis

¹ Podle Nekaris & Bearder (2007).

² Podle Gould & Sauther (2007)

³ Podle Shekelle (2008a)

⁴ Podle Fernandez-Duque (2007)

Další použitá literatura: Brandon-Jones et al.(2004); Groves (2001);Groves (2005) Grubb et al. (2003); Nekaris & Jayewardene (2004); Osman-Hill (1953) Rasmussen & Nekaris (1998); Rasoloarison,Goodman, & Ganzhorn (2000); Roos (2003)

POJMY A DEFINICE

Definice sociální organizace

Sociální organizace u primátů a její komponenty byly popisovány různě. Dlouho chyběly jasné definice, autoři jednotlivé složky kategorizovali rozdílně a studie byly tak vzájemně obtížně porovnatelné. Bylo proto navrženo několik kategorizací (např. Clutton-Brock 1989; Kappler, 2002), v současné době je nejrozšířenější kategorizace sociální organizace podle Sterling (1993). Autorka definovala tři součásti sociální organizace: sociální systém (social system), prostorový systém (spacing system) a rozmnožovací systém (mating system).

Sociální systém zahrnuje chování a vztahy ve skupině. U obtížně pozorovatelných nočních samotářských primátů jsou při jeho popisování nejvíce nápomocny asociace zvířat na místech sloužících ke spánku. Prostorový systém popisuje časoprostorové rozložení jedinců. Zjišťuje se sledováním domovských okrsků jednotlivých zvířat. Reprodukční systém popisuje reprodukční vztahy mezi jedinci. Přesně může být zjištěn pomocí testů paternity, nepřímo se odvozuje z velikosti těla a hmotnosti varlat v poměru k hmotnosti těla.

Müller & Thalman (2000) definovali typy sociální organizace savců tak, aby byly aplikovatelné i na noční primáty, hledající si potravu osamoceně – „solitary foragers“ (Bearder, 1987). Vytvořili klasifikaci, v níž jsou rozdíly v sociální organizaci popisovány pomocí prostorového systému a také tří zavedených pojmů, referujících o stupni sociality: společenský (gregarious), dispergovaný (dispersed - zvířata osaměle si hledající potravu, ovšem se sítí sociálních vztahů) a samotářský (solitary - žádný sociální kontakt kromě doby páření). Pokud se domovské okrsky samce a samice shodují, socialita je popisována jako společenská rodinná skupina nebo společenská monogamie (gregarious family

group/monogamy) u soudržných skupin, dispergovaná rodinná skupina/monogamie (dispersed family group/monogamy) u savců tvořících sociální sítě a prostorová monogamie (spatial monogamy) u samotářských savců. Pokud domovský okrsek samce překrývá několik domovských okrsků samic a naopak, socialita je popisována u soudržných skupin jako společenská skupina s více samci/více samicemi (gregarious multi male/multi female group), neboli společenská polygynandrie (gregarious polygynandry). U savců se sociální sítě nacházíme dispergovaný systém s více samci/více samicemi (dispersed multi-male/multi-female system) neboli dispergovanou polygynandrii. A u samotářských zvířat byl pro tento typ uspořádání domovských okrsků použit pojem promiskuita (promiscuity). Pokud domovský okrsek samce překrývá několik domovských okrsků samic, socialitu popisují pojmy: společenský harém nebo společenská polygynie – gregarious harem/polygyny, dispergovaný harém/polygynie – dispersed harem/polygyny a prostorový harém/polygynie – spatial harem/polygyny. Pokud domovský okrsek samice překrývá několik domovských okrsků samců, pro popis sociality nacházíme pojmy: společenská, dispergovaná a prostorová polyandrie (polyandry).

Problém definice monogamie

Jak ukáže následující kapitola, monogamie je u nočních primátů poměrně častá. Pokud však chceme hovořit o monogamii, je třeba si definovat, co je pod tímto pojmem myšleno.

Tento problém je předmětem častých diskuzí. Tradiční koncept monogamie je definován jako „Dlouhodobé spojení a zcela exkluzivní rozmnožovací vztah mezi jedním samcem a jednou samicí“ (Wittenberger & Tilson, 1980).

Nová terénní a genetická data však ukázala, že u velké většiny savců původně popisovaných jako monogamní se vyskytuje i nějaké procento mimopárových kopulací (extrapair copulations, EPC) či „extrapair paternity“ (EPP), tzn. otcem mláďete je jiný samec než ten, který žije v páru s matkou. EPC bylo prokázáno u skupin dříve uváděných jako striktně monogamní - gibbonů (Palombit, 1994), tamarinů (Huck, Loettker, Boehle, & Heymann, 2005), kosmanů (Nievergelt, Digby, Ramakrishnan, & Woodruff, 2000), dále u lemurů (Fietz et al., 2000; Schülke, Kappeler, & Zischler, 2004) i u dalších monogamních savců, např. psů hyenovitých (*Lycaon pictus*) (Girman, Mills, Geffen, & Wayne, 1997), klokanů společenských (*Petrogale assimilis*) (Spencer, Horsup, & Marsh, 1998) nebo svišťů

horských (*Marmota marmota*) (Goossens et al., 1998). Naopak exkluzivní páření, a tedy nepřítomnost EPC či EPP, je zcela výjimečné – např. u dikdiků (*Madoqua kirkii*) (Brotherton, Pemberton, Komers, & Malarky, 1997) nebo u křečků velkých (*Hypogeomys antimena*) (S. Sommer & Tichy, 1999) – pokud vůbec existuje (Morino, 2009).

Protože se ukázalo, že termín monogamie v sobě skrývá více rozmnožovacích strategií a tedy neodpovídá původní hypotéze, někteří autoři navrhovali upustit od termínu monogamie pro popis sociální organizace a tento termín používat pouze pro rozmnožovací systém (Fuentes, 1999; Kappeler & van Schaik, 2002; Sommer & Reichard, 2000). Pro popis stavby skupiny pak navrhovali alternativní pojmy jako pair-living species (druh žijící v páru) (Kappeler & van Schaik, 2002) nebo primarily two adult group (skupina o dvou dospělých jedincích) (Fuentes, 1999).

Takto striktní definice monogamie, ačkoli zcela korektní po formální stránce, je ovšem po praktické stránce značně nevýhodná, neboť omezuje termín monogamie na geneticky exkluzivní vztahy trvající po celý život, což pro většinu druhů neplatí, pokud vůbec pro nějaké (Morino, 2009).

Proto se v současné době většina autorů přiklání k používání termínu monogamie při popisu sociální organizace (Fietz et al., 2000; Morino, 2009; Muller & Thalmann, 2000; Nekaris & Bearder, 2007; Reichard, 2003), je ovšem kladen důraz na odlišení tří jejích komponent – sociální monogamie (neboli monogamní sociální systém; dospělý samec a samice sdílí teritorium a případně sociální vazbu), sexuální monogamie (neboli monogamní rozmnožovací systém; dospělý samec a samice se exkluzivně páří) a genetická monogamie (dospělý samec a samice sdílí rodičovství všech potomků) (Morino, 2009; Reichard, 2003). Tento koncept rozdělení na tři komponenty sleduje i má práce.

Problém pojmu „samotářský“

V současné době je v publikacích věnujících se nočním primátům problémem nejednotné používání pojmu „samotářský“. Noční primáti byli dlouho shodně charakterizováni jako samotářští, tj. postrádající sociální vazby a setkávající se jen v době páření (např. Eisenberg et al. 1972; Clutton-Brock & Harvey 1977). Nicméně už Charles-Dominique (1978) ve své práci zdůrazňoval rozlišení termínů „sociální“ (social) a „společenský“ (gregarious) a konstatoval, že termín „samotářský“ (solitary) není opakem termínu „sociální“. I přesto se tradiční používání termínu „solitary“ ve smyslu asociální

udrželo i nadále, například van Schaik a van Hoof (1983) užívají termín solitary s tím, že tato zvířata mohou být vyjmuta z dalších úvah při vývoji sociobiologických hypotéz.

Nutno dodat, že daný termín se hojně používá i v dnešní době (Dammhahn & Kappeler, 2009; Kappeler, 1997a, 1999; Kappeler & van Schaik, 2002; Schulke & Kappeler, 2003; Zinner, Hilgartner, Kappeler, Pietsch, & Ganzhorn, 2003), přestože s mírně změněným obsahem (přiznává nočním primátům jistou formu sociality). Pronikl i do neprimatologických textů, jako jsou např. publikace týkající se klasické sociobiologie (Krebs & Davies, 1993) nebo antropologie (Rodman, 1999). Nutno říci, že tento způsob použití je poněkud matoucí, protože situace neznalý čtenář si ho snadno spojí s tradiční definicí, tj. samotářský ve smyslu asociální. Řada autorů proto doporučuje používat pro tyto society termín dispergovaný místo solitérní (Bearder, 1999; Muller & Thalmann, 2000; Nekaris, 2006; Pimley, Bearder, & Dixon, 2005b; Radespiel, 2000; Sterling & Richard, 1995).

METODOLOGIE

V počátcích výzkumu chování nočních primátů pocházela data pouze od zvířat chovaných v zajetí (Pournelle, 1955; Wharton, 1950), případně ze vzácných anekdotických pozorování ve volné přírodě (Elliot & Elliot, 1967). První dlouhodobá terénní studie, věnovaná nočním primátům, probíhala v Gabonu od roku 1965 na kombách a potech (Charles-Dominique, 1977; Charles-Dominique & Bearder, 1979), po ní už v rychlém sledu následovaly další (např. Petter, Schilling et al. 1971; Beader & Doyle 1974).

V této době byla nejčastěji využívána jednoduchá metoda vyhledávání zvířat pomocí čelové lampy s bílým nebo červeným světlem. Stejně jako řada dalších savců, má většina nočních primátů v oku odrazovou vrstvu *tapetum lucidum*, jejíž odraz je například u *Lorisiformes* za dobrých podmínek viditelný až na 100 a více metrů (Charles-Dominique & Bearder, 1979). Tato skutečnost významně ulehčuje sledování většiny nočních primátů. To bohužel neplatí pro nártouny, kteří *tapetum lucidum* nemají, a jejich sledování v terénu je proto mnohem obtížnější. Zpočátku byli tedy pozorováni v polopřírodních podmínkách (Niemitz, 1979) nebo lokalizováni pomocí svých hlasových projevů a následně sledováni ve světle lampy (MacKinnon & MacKinnon, 1980).

Přestože sledování pomocí lampy je hojně využíváno i dnes, vzhledem k obtížným podmínkám výzkumu (nedostatečná viditelnost, hustý porost, často velmi rychlý a obratný pohyb zvířete, kterému výzkumník prostě nestačí) je jasné, že samo o sobě nemůže poskytnout úplná data nejen o chování, ale zejména o sociální struktuře dané populace.

A tak zatímco u denních primátů se dá sociální struktura odhalit samotným pozorováním, u nočních primátů se ve výzkumu sociální organizace staly klíčovými odhady domovských okrsků a jejich překryvu. Před nástupem radio-telemetrie bylo nejčastější metodou odhadu domovského okrsku chytání zvířat do pastí (trapping) a případně jejich následné označování (marking) (Atsalis, 2000; Bearder & Martin, 1980a, 1980b; Fietz, 1999a, 1999b; Harcourt & Nash, 1986; Charles-Dominique, 1977; Muller, 1998, 1999b; Nash & Harcourt, 1986; Radespiel, 2000; Schwab, 2000). Při odchytu zvířat jsou pasti rozmístěny po studované ploše, v ideálním případě rovnoměrně ve stejných vzdálenostech, a jsou pravidelně kontrolovány. Pro každé zvíře jsou zaznamenána všechna místa, na kterých bylo odchyceno, a tato data jsou následně zanesena do mapy studované plochy a použita k odhadu domovského okrsku. Takto získané odhady jsou ale většinou nepřesné a často se od skutečných domovských okrsků značně liší (Crompton & Andau, 1987; Sterling, Nguyen, & Fashing, 2000). Například u *Galagoides cocos* byly při srovnání dat získaných z odchytů a z radio-trackingu domovské okrsky u dat z trappingu až o několik řádů menší než u dat z radio-trackingu (Harcourt & Nash, 1986).

Další používanou metodou je lokalizace spacích míst. Lokalizace spacích míst se často používá při celonočním sledování pomocí radio-trackingu, na spacích místech totiž obvykle sledování začíná, některé studie však tyto lokalizace použily i k odhadu domovských okrsků (Bearder & Martin, 1980b; Crompton & Andau, 1987; Harcourt & Nash, 1986; Schwab, 2000). Při srovnání s daty z přímých pozorování byla rovněž odhalena značná nepřesnost, odhady vypočítané z lokalizací spacích míst byly 5-29 krát menší než data získaná přímým pozorováním (Crompton & Andau, 1987).

Protože z výše uvedeného vyplývá, že sledování nočních primátů je velice obtížné a výpočty domovských okrsků na základě odhadů poměrně nepřesné, velkou změnu v metodice výzkumu přineslo použití radio-telemetrie. Radio-tracking byl u nočních primátů poprvé použit ve studii Charles-Dominique (1977) a ukázal se jako nedocenitelný, jak při studiu domovských okrsků, tak při vyhledávání zvířat pro behaviorální pozorování. Zvíře je při něm opatřeno vysílačkou, která vysílá signál o určité unikátní frekvenci. Signál je pak zachycen přijímačem s anténou a výzkumník pak může zvíře lokalizovat, případně sledovat. K tomu se používají dvě metody: 1. kontinuální sledování (homing), kdy se sleduje signál z vysílačky,

dokud výzkumník zvíře neuvidí; a 2. simultánní triangulace. Triangulace spočívá v zaměření vysílačky ze dvou a více míst v terénu. Poloha zvířete je bod, kde se zaměřené směry protínají (White & Garrott, 1990). Přesnost určení konkrétní polohy záleží na přesnosti zaměření směru, vzdálenosti přijímače od vysílačky a úhlu, pod kterým se dvě zaměření směru protnou (White & Garrott, 1990) či charakteru terénu, při zaměření tak mohou snadno vznikat chyby. I když je metoda triangulace v určování polohy zvířete mnohdy nepřesná, protože poskytuje spíše odhad než konkrétní určení polohy, (Sterling et al., 2000) přesto je jednou z doporučovaných metod při výzkumu překryvu domovských okrsků (Sterling et al., 2000). Jednou z jejích výhod je i to, že umožňuje sbírat data pro několik zvířat najednou (White & Garrott, 1990).

Pro získání detailnějších informací, případně při sbírání dat týkajících se behaviorálních projevů zvířete je nejjednodušším postupem celonoční sledování (all-night follow). Záznamy polohy jsou získávány buď intervalovým samplingem, kdy je poloha zvířete je zaznamenávána v pravidelných časových nebo prostorových intervalech nebo kontinuálním monitoringem, při němž se pohyby zvířete zaznamenávají kontinuálně (Kenward, 2001). Místa, na kterých bylo zvíře zaznamenáno, jsou následně zanesena do mapy oblasti (někdy se používají také letecké fotografie (Charles-Dominique & Bearder, 1979)). Velmi nápomocná je souřadnicová síť v podobě systému pravidelných cest, na základě které se dají záznamy polohy zvířete velmi přesně zanášet do mapy. Tu si často musí výzkumníci sami vytvořit, problémem bývá nerovný terén a hustá vegetace (Fietz, 1999b; Charles-Dominique & Bearder, 1979; Sterling et al., 2000; Warren & Crompton, 1997).

Dalším způsobem je označování míst, kudy se zvíře během pozorování pohybuje, páskou. Výzkumník se následně za denního světla vrátí a pohyb zvířete zaznamená do mapy (Bearder & Martin, 1980b; Crompton & Andau, 1987; Gursky, 1998b; Sterling, 1993; Warren & Crompton, 1997). V současné době se začíná hojně využívat systém GPS, v hustém porostu ale nemusí zařízení vždy spolehlivě fungovat (Neri-Arboleda, Stott, & Arboleda, 2002).

Získaná data o poloze zvířete jsou následně analyzována. Pro analýzu domovských okrsků se u nočních primátů nejčastěji používá metoda minimum convex polygon, případně minimum concave polygon, kvadrátová analýza (quadrat analysis) a nejnověji také Kernelova analýza (kernel analysis).

Minimum convex polygon (MCP) je nejstarší a nejčastěji používanou metodou (Harris et al., 1990; White & Garrott, 1990). Spočívá v propojení bodů, zobrazujících nejvíce okrajové záznamy polohy zvířete, tak, aby se vytvořil konvexní polygon. MCP se dá jednoduše sestavit a spočítat a díky jeho častému používání je možné srovnání dat z různých

studií (Harris et al., 1990). Jedním z problémů této metody ovšem je, že obvykle nadhodnocuje velikost domovského okrsku, protože do polygonu mohou být zahrnuty i případy, kdy zvíře výjimečně opustilo svůj obvyklý domovský okrsek a hledalo potravu vně své normální oblasti pohybu. Tento vně ležící bod může značně změnit celkový výsledek odhadu domovského okrsku (Sterling et al., 2000).

Minimum concave polygon spočívá v sestavení polygonů spojením všech bodů, na kterých bylo zvíře lokalizováno tak, aby se vytvořil konkávní polygon (White & Garrott, 1990). Tato metoda není příliš častá – zatím byla použita jen v práci Gursky (1998) - a navíc zatím neexistuje přesný postup sestavování polygonu, proto nejsou jednotlivé studie srovnatelné (Sterling et al., 2000).

Kvadrátová analýza (známá také pod názvem „grid cell analysis“) popisuje tvar a velikost domovského okrsku pomocí jednotného souřadnicového systému buněk, do nichž se zaznamenává poloha zvířete (Adams & Davis, 1967). Systém buněk odpovídá souřadnicovému systému, vytvořenému výzkumníky na dané studované ploše. Výhodou této metody je, že zaznamenává i frekvenci výskytu zvířete, tj. kolikrát navštívilo určitou souřadnicovou buňku. Velikost domovského okrsku je pak vypočítána jako počet buněk navštívených zvířetem alespoň jednou, vynásobený plochou buněk.

Jako velmi vhodná k popisu domovských okrsků se ukazuje *Kernelova analýza* (Worton, 1989), která dává odhad hustoty rozložení na základě vzorku bodů, v našem případě záznamů výskytu zvířete (Seaman D.E., Griffith B., & Powell R. A., 1998). Například 95% Kernelova analýza nám udává oblast, kde je 95% šance nalezení zvířete (Schulke & Kappeler, 2003). Její výhodou je, že zahrne pouze oblasti skutečně zvířetem navštívené (ty jsou indikovány vysokou hustotou odchytů) a vyloučí okrajové body, oblasti zřídka zvířetem využívané (Pimley, Bearder, & Dixon, 2005a). Kromě toho ukáže i centra aktivity. Podle Pimley et al. (2005a) dává Kernelova analýza oproti MCP přesnější obraz nejčastěji využívaných míst a je realističtější v odhadu velikosti domovského okrsku.

Většina autorů používá pouze jednu metodu, nejčastěji právě MCP (např. Hartcourt & Nash 1986; Fietz 1999; Radespiel 2000, Sterling 1993). Obecně se ale doporučuje provést kromě MCP ještě jiný druh analýzy (Harris et al., 1990; Pimley et al., 2005a; Sterling et al., 2000).

Je zřejmé, že vzhledem ke své obtížnosti závisí u nočních primátů výzkum sociální organizace a kvalita získaných dat především na technice zkoumání. S pokrokem v metodologii se tak postupně měnil i pohled na socialitu nočních primátů a výsledky novějších studií mnohdy vedly i k přehodnocení přístupu k socialitě daného druhu (např.

Nekaris, 2006; Pimley, 2005b) (viz další kapitoly). Ovšem i dnes, s použitím radio-telemetrie, nemusejí být výsledky výzkumu úplné a procento sociality zvířete může být značně podhodnocené. I pokud totiž výzkumník zahrne do své studie fokální pozorování, při sledování jednoho zvířete nemusí postřehnout ostatní členy skupiny, i kdyby byli v značné blízkosti. Ideální je tedy zahrnout fokální pozorování obou (případně všech) dospělých příslušníků sociální skupiny (Gursky, 2005a).

Také stupeň sociality může být posuzován různě. Někteří autoři hodnotí jako sociální vzdálenost 3-5 m od jiného příslušníka druhu (Crompton & Andau, 1987; Neri-Arboleda et al., 2002). V poslední době je ale nejčastěji využíván méně striktní přístup k hodnocení sociality. Byl použit pro popis sociality například u komb (Bearder, Nekaris, & Curtis, 2006), loriů (Nekaris, 2006) outloňů (Wiens & Zitzmann, 2003), potů (Pimley et al., 2005b) a maki (Schulke & Kappeler, 2003). Bylo zjištěno, že tito primáti se navzájem poznají a jsou schopni vizuálně (případně olfaktoricky) komunikovat na vzdálenost nejméně 20 m (Bearder et al., 2006). Proto byly interakce mezi jedinci do vzdálenosti 20 metrů hodnoceny jako afiliativní. Následně byl použit Coleův index asociace (Cole, 1949): $a = 2N/(n_1 + n_2)$, kde N je číslo popisující kolikrát byli jedinci viděni pohromadě do vzdálenosti 20 m a $n_1 + n_2$ představuje, kolikrát byla zvířata 1 a 2 pozorována v průběhu studie. Tak byl zjištěn stupeň kontaktu mezi zvířaty. Autoři daných studií konstatují, že u méně sociálně aktivních zvířat může být i stupeň kontaktu, při němž jsou zvířata pouze v blízkosti, nikoli v přímém kontaktu, hodnocen jako socialita (Nekaris, 2006; Pimley et al., 2005b).

Popis sociální organizace by samozřejmě nebyl úplný bez dat týkajících se behaviorálních projevů. U řady nočních primátů se tato komponenta sociální organizace sleduje velmi obtížně, pokud však podmínky umožňují sběr dat pomocí přímého pozorování zvířete, používá se nejčastěji focal animal sampling – kontinuálně se zaznamenává výskyt vybraných druhů chování po předem určenou časovou jednotku, případně ad libitum sampling – záznam dle libosti, kdykoli se chování vyskytne u kteréhokoli zvířete ve skupině, případně all occurrences sampling – záznam jednoho druhu chování u kteréhokoli ze zvířat ve skupině, pokud se hledá určitý typ chování (např. u rozmnožovacího chování) (Altmann, 1974).

K analýze rozmnožovacího systému se pak používají genetické metody, tedy určování paternity. Ty jsou velmi nápomocné zvláště v případech, kde není vzorec sociální organizace zcela vyjasněný (např. Driller et al., 2009; Fietz, 2000; Schulke et al., 2003) a mohou hodně vypovědět o struktuře populace, disperzi apod. (Di Fiore, 2003).

SOCIÁLNÍ ORGANIZACE

Jak již bylo řečeno, podle prvotních představ byli noční primáti vnímáni jako skupina se samotářským způsobem života, charakterizovaná polygynním nebo promiskuitním rozmnožovacím systémem (Bearder, 1987; Bearder & Doyle, 1974; Charles-Dominique, 1978; Kappeler, 1997a, 1997c). Tato představa vznikla na základě poznatků o madagaskarských maki a afrických kombách (Charles-Dominique, 1977; Charles-Dominique & Martin, 1970). U nich se předpokládal polygynní systém, a protože tyto primáti sdílejí společně, a pravděpodobně také s vyhynulými předky, některá morfologická a ekologická přizpůsobení (viz další kapitola), soudilo se, že harémový systém neboli polygynie je původním (ancestrálním) vzorcem sociální organizace (Martin, 1979) a že je všem nočním primátům společný (J. F. Eisenberg et al., 1972). Současné výzkumy ukazují, že sociální organizace není homogenní, naopak je značně diverzifikovaná. Diverzitu sociálních organizací ilustruje Tabulka I. (uvedeny jsou pouze druhy, u nichž jsou informace o sociální organizaci dostupné). Protože se má práce věnuje především nočním poloopicím a nártounům, kteří s nimi sdílí ekologická i některá morfologická přizpůsobení, není v tabulce uveden rod *Aotus*. Druhy patřící do tohoto rodu jsou společenské a mají monogamní sociální organizaci (Fernandez-Duque, 2007).

Při bližším pohledu na Tabulku I. je zřejmé, že polygynie není převládajícím systémem u nočních primátů. Častější je tzv. multi-male multi-female systém či monogamie. Četné zastoupení monogamie je poměrně překvapivé. Monogamie je totiž častá u ptáků (Wittenberger & Tilson, 1980), u savců je ale považována za vzácnou a zatím byla popsána jen u 3-5% savčích druhů (Kleiman, 1977). Na tomto místě je třeba dodat, že uvedená čísla jsou ovlivněna hlavně studii na denních družích, přičemž se zdá, že u nočních savců je procento monogamie větší – např. Fietz (1999), Sommer & Tichy (1999), Ribble (1991). U primátů se vždy předpokládal o něco vyšší výskyt monogamie – až 15% (Rutberg, 1983), nicméně tento předpoklad opět zahrnoval pouze denní primáty. Podle van Schaik & van Hooff (1983) se totiž život v párech vyvinul sekundárně ze života ve skupinách a je omezen jen na denní druhy. Ovšem nejnovější výzkumy tuto myšlenku vyvracejí a ukazují, že monogamie je velmi častou sociální organizací u nočních primátů.

Pokud hovoříme o vysokém zastoupení monogamie u nočních primátů, je třeba zmínit i případy, kdy některé skupiny u druhu, jinak tvořícího páry, obsahují dvě samice. Nedá se zde hovořit o harémovém systému jako v případě denních harémových opic, protože tyto

Tabulka I. Sociální organizace jednotlivých druhů nočních primátů (DO = domovský okrsek)

TAXONOMIE	SOCIÁLNÍ ORGANIZACE	DETAILY	REFERENCE
Galagidae			
<i>Galagoides demidovii</i>	dispergovaný multi-male multi- female systém	matriarcháty – samice ze skupiny jsou si příbuzné, mají překrývající se domovské okrsky a spí pohromadě; centrální A samci – jsou větší, jejich DO překrývá DO jedné nebo více samic a žádného jiného A samce; centrální B samci – menší, nemají kontakt se samicemi, ale jsou tolerování A samci; periferní samci – velikostí mezi A a B samci, asociují s jinými periferními samci, zřejmě se také páří se samicemi	Charles-Dominique (1977)
<i>Galagoides cocos</i>	dispergovaná monogamie	domovský okrsek samice se shoduje s domovským okrskem jedné nebo dvou samic; druhá samice je pravděpodobně potomkem páru; zřejmě se páří s okolními samci	Harcourt & Nash (1986)
<i>Galago moholi</i>	dispergovaný multi-male multi-female systém	skupina 1-3 samic; matriarchát – příbuzné samice, spí pohromadě s A samcem; A samec – větší, starší, předností přístup k samicím (90% kopulací); B samec – mladší, menší, tolerování A samci; DO jednoho A samce překrývá více skupin samic a samice kopulují s více samci	Bearder & Martin (1980), Bearder (1987), Pullen et al. (2000)

TAXONOMIE	SOCIÁLNÍ ORGANIZACE	DETAILY	REFERENCE
<i>Sciurocheirus gabonensis</i>	dispergovaný harém/ dispergovaný multi-male multi-female systém	skupina 6-8 samic (matriarchát); okrsek 1 samce překrývá několik skupin samic; nevyrovnaný poměr pohlaví – málo samců; to by hovořilo pro dispergovaný harém, ale samci nemají výrazný sexuální dimorfismus a v dané studii zřejmě nebyli odchyceni všichni samci, takže soc.org. není zcela jasná	Charles-Dominique (1977)
<i>Otolemur garnetii</i>	dispergovaný multi-male multi-female systém	matriarchát - starší samice sdílí DO s mladšími samicemi; DO samic stejného věku se překrývají minimálně; DO dospělých samců se stejného věku minimálně překrývají, ale mladší samci jsou tolerováni; DO dospělého samce překrývá okrsek pouze jedné skupiny samic, ale samice jsou v kontaktu i s jinými samci	Nash & Harcourt (1986)
<i>Otolemur crassicaudatus</i>	dispergovaný multi-male multi-female systém	DO obou pohlaví a všech věkových kategorií se vzájemně překrývají, ale dospělí jedinci pravděpodobně vylučují dospělé jedince stejného pohlaví ze svého okrsku; samice jsou v kontaktu s více než jedním samcem	Bearder (1987), Clark (1985)

TAXONOMIE	SOCIÁLNÍ ORGANIZACE	DETAILY	REFERENCE
Lorisidae			
<i>Loris lydekerianus</i> <i>lydekerianus</i>	dispergováný multi-male multi female systém	spací skupinu tvoří 1 dospělá samice, 1 nebo více dospělých samců a případně subadultní jedinci a mláďata; DO samic se překrývají jen omezeně a samice jsou navzájem agresivní; DO samců podstatně větší než DO samic; DO samců překrývají více DO samic a naopak; samec sdílí DO se 2-3 dalšími samci	Nekaris (2003b), Radhakrishna & Singh (2002a)
<i>Perodicticus potto</i> <i>edwardsi</i>	dispergovaná monogamie	tvoří páry; spí o samotě, případně v páru; překryv DO samce a samice z páru je signifikantně větší než překryv DO mezi nespárovanými samci a samicemi (68% vs. 37%) a členové páru interagují převážně spolu; okrsky samců a samic jsou stejně velké; absence sexuálního dimorfismu; malá varlata	Pimley et al. (2005a,b)
<i>Nycticebus coucang</i>	dispergovaná monogamie	rodinná skupina – dospělý samce, samice a potomek; extenzivní překryv DO mezi členy skupiny; překryv okrsků mezi jednotlivými skupinami téměř nulový; malá varlata	Wiens (2002), Wiens & Zitzmann, (2003)

TAXONOMIE	SOCIÁLNÍ ORGANIZACE	DETAILY	REFERENCE
Cheirogaleidae			
<i>Cheirogaleus medius</i>	dispergovaná monogamie	obvyklé složení skupin: dospělý pár a mládě; stabilita skupin po několik let; obligátní paternální péče; absence sexuálního dimorfismu; malá varlata	Fietz (1999, 2003), Muller (1998, 1999)
<i>Cheirogaleus major</i>	dispergovaná monogamie	rodinné skupiny – dospělý pár a pravděpodobní potomci; téměř shodné domovské okrsky (DO) samce, samice a dalších členů skupiny (78 – 94%); mezi jednotlivými skupinami překryv DO téměř nulový; chybí sexuální dimorfismus	Lahann (2007)
<i>Allocebus trichotis</i>	dispergovaný mutli-male multi-female systém?	smíšené spací skupiny o 2 až 6 jedincích; DO samců překrývají DO 2-4 samic; DO samic překrývají DO 1-2 samců; DO stejných pohlaví se rovněž překrývají; absence sex. dimorfismu; v rámci skupin se mohou tvořit páry samec/samice s větším překryvem DO – podle autora by struktura mohla být i monogamní s více páry sdílejícími DO	Biebouw (2009), Biebouw et al. (2009)
<i>Mirza coquereli</i>	dispergovaný multi-male multi-female systém	DO samic se vzájemně překrývají a jsou stabilní; DO samců se zvětšuje během doby páření; během doby páření překrývá DO samce několik DO samic a každá samice má přístup k několika samcům; velká varlata	Kappeler (1997c), Kappeler et al. (2002)

TAXONOMIE	SOCIÁLNÍ ORGANIZACE	DETAILY	REFERENCE
<i>Microcebus murinus</i>	dispergovaný multi-male multi-female systém	samice vytvářejí spací skupiny o velkém počtu jedinců a sdílejí DO, oproti jiné skupině samic téměř exkluzivní; DO samic mají podstatný překryv i s DO samců; DO samců jsou větší než DO samic; velká varlata	Fietz (1999a), Eberle & Kappeler (2004), Radespiel et al. (1998), Radespiel (2000)
<i>Microcebus ravelobensis</i>	dispergovaný multi-male multi-female systém	vytváří spací skupiny s různým počtem samců a samic (např. 1 samec a 3 samice, 3 samci a 1 samice); vysoký intra- i intersexuální překryv DO; jedinci obou pohlaví mají přístup k více než jednomu jedinci opačného pohlaví; velká varlata	Braune et al. (2005), Radespiel et al. (2003), Schmelting et al. (2000), Weidt et al. (2004)
<i>Microcebus berthae</i>	dispergovaný multi-male multi-female systém	spací skupiny (samice/samice, samec/samec, samice a až 4 samci); velký intra- i intersexuální překryv DO; samci mají větší okrsky; nevyvážený poměr pohlaví – přibližně 2 samci na samici; absence sexuálního dimorfismu; velká varlata	Dammhahn & Kappeler (2005), Schwab (2000), Schwab & Ganzhorn (2004),
<i>Phaner furcifer</i>	dispergovaný multi-male multi-female systém	tvoří páry, stabilní po několik let; DO páru se téměř zcela překrývají a jen okrajově překrývají DO sousedních párů; na překryvech DO sousedních párů byly pozorovány přátelské interakce mezi samicemi ze sousedních skupin; samci reagují agonisticky na samce i samice ze sousedních párů	Schulke (2002, 2005) Schulke & Kappeler (2003), Schulke et al. (2004)

TAXONOMIE	SOCIÁLNÍ ORGANIZACE	DETAILY	REFERENCE
Lepilemuridae			
<i>Lepilemur edwardsi</i>	dispergovaná monogamie	spací skupiny: dospělý samec a samice; široký překryv DO; DO využíván téměř exkluzivně, bez překryvu s jinými páry; pár brání svůj DO vokálními projevy	Rasoloharijaona et al. (2003, 2006), Thalmann (2002)
<i>Lepilemur ruficaudatus</i>	dispergovaná monogamie	tvoří páry, samec a samice spí pohromadě; extenzivní překryv DO samce a samice; okrsky sousedních párů se téměř nepřekrývají; ve 2 případech překrýval DO samce DO dvou samic – podle autorů je to pravděpodobně pár matka-dcera	Hilgartner (2006), Zinner et al. (2003)
Daubentoniidae			
<i>Daubentonia madagascariensis</i>	dispergovaný multi-male multi-female systém	velké DO samců se vzájemně překrývají a také překrývají DO několika samic; dospělé samice mají exkluzivní DO; samice se páří s několika samci; samci interagují častěji spolu než se samicemi; mezi samicemi není žádný kontakt	Sterling (1993), Sterling & Richard (1995)
Indriidae			
<i>Avahi occidentalis</i>	společenská monogamie	společenská rodinná skupina – pár a jejich potomek; nikdy nebyly pozorovány skupiny se dvěma samicemi; není obligátní paternální péče	Thalmann (2001), Warren & Crompton (1997)
<i>Avahi laniger</i>	společenská monogamie	společenská rodinná skupina tvořená párem a potomky; téměř úplný překryv domovských okrsků	Norscia & Borgognini-Tarli (2008)

bigamní skupiny jednak nejsou pravidlem a jednak nebyl pozorován větší počet samic v skupině než dvě (Muller & Thalmann, 2000). Navíc u těchto primátů obvykle není patrný sexuální dimorfismus (Harcourt & Nash, 1986), typický pro druhy s harémovým uspořádáním (Plavcan, 2001). Druh je v tomto případě charakterizován jako fakultativně monogamní/polygynní (Clutton-Brock, 1989; Kleiman, 1977), tedy takový, který v závislosti na podmínkách může přecházet z páru na polygynii (např. pokud je samec schopen monopolizovat si více samic) (van Schaik & Kappeler, 2003). Na základě tohoto konceptu byl například *Tarsius spectrum* charakterizován jako fakultativně polygynní, protože 4 ze 33 zkoumaných skupin obsahovaly dvě samice (Gursky, 1995).

Ačkoli takováto flexibilita v sociální organizaci (nejen polygynní vzorec, ale i změna na polyandrické nebo multi-male, multi-female uspořádání) byla u savců zaznamenána – např. seraů (*Capricornis crispus*) (Kishimoto & Kawamichi, 1996) či psounů (*Cynomys gunnisoni*) (Travis, Slobodchikoff, & Keim, 1995), je třeba při posuzování sociální organizace velmi pečlivě zvážit všechny možnosti skladby skupin. Složení skupin z více dospělých jedinců (např. dvou samic a samce), nemusí nutně znamenat polygynní rozmnožovací systém, protože díky filopatrii, která se u primátů často vyskytuje, mohou v teritoriu rodičů zůstat i dospělí potomci páru (nebo jednoho z rodičů), kteří zatím nedispergovali. Toto tvrzení dokládá například genetická studie provedená na *Cheirogaleus medius*, v níž jedna ze skupin obsahovala dvě samice (ostatní tvořily páry). Jedna ze samic se však ukázala být potomkem páru, navíc tento rodičovský pár byl stabilní po několik let (Fietz et al., 2000). V další studii rovněž na *Cheirogaleus medius* byla přímo pozorována disperze jedné z dospělých samic ze skupiny dvě samice-samec do nového teritoria (Fietz, 1999b). Rovněž ve dvou případech skupiny o dvou samicích u jinak v párech žijícího *Lepilemur ruficaudatus* autoři předpokládají, že druhá samice je dospělým potomkem páru (jedna z nich byla zaznamenána i jako juvenil) (Zinner et al., 2003). Také u *Galago zanzibaricus* byly některé z dospělých samic z bigamních skupin zaznamenány v daném okrsku už jako juvenilové (Harcourt & Nash, 1986). I studie na jiných skupinách savců, např. *Lycaon pictus* (Girman et al., 1997) a *Marmota marmota* (Goossens et al., 1998) ukázaly genetickou nepříbuznost rozmnožujícího se páru, zatímco ostatní příslušníci dané skupiny byli potomky jednoho nebo obou členů páru.

U řady studií bylo, tak jako ve studii provedené na *T. spectrum* (Gursky, 1995), usuzováno na rozmnožovací systém především ze skladby skupiny, takže jedině budoucí genetické studie mohou definitivně osvětlit skladbu skupin u fakultativně monogamních/polygynních primátů a rozhodnout, zda se v daném případě jedná o stabilní

fakultativně polygynní strategii či o artefakt metodiky výzkumu. V takovém případě by bylo zastoupení monogamie u nočních primátů ještě vyšší.

Jak už bylo řečeno, monogamie (zejména ta sociální) je poměrně frekventovaná, dokonce natolik, že někteří autoři uvažovali o této sociální organizaci jako o ancestrálním vzorci sociální organizace u primátů (Jolly, 1998; Muller & Thalmann, 2000). Fietz (1999) konstatovala, že monogamie je převládajícím vzorcem sociální organizace u nočních lemurů, Jolly (1998) předpokládá páry jako ancestrální vzorec u denních lemurů a Mutschler et al. (2000) navrhl monogamii jako původní vzorec přinejmenším u společenských lemurů.

I přes vysoké zastoupení monogamie je však jednoznačně nejčastější sociální organizací u nočních primátů multi-male multi female systém. Pokud budeme vycházet z předpokladu, že ancestrální vzorec je takový, který se vyskytuje u největšího počtu druhů nočních primátů, musíme konstatovat, že právě tento systém nejspíše představuje původní sociální organizaci. Pro tuto domněnku hovoří kromě výskytu u největšího počtu druhů také struktura sociální organizace u „primitivních“ savců, u kterých se předpokládá, že jsou příbuzní předkům primátů. U většiny hmyzožravců, vačnatců a ptakořitných byl zaznamenán rozmnožovací systém s více samci a samicemi, v tomto případě charakterizovaný jako promiskuita, protože se zde na rozdíl od primátů nevyskytují dlouhodobé sociální vazby (viz další kapitola) (Muller & Thalmann, 2000).

Muller & Thalmann (2000) proto předpokládají, že je to ancestrální vzorec savčí organizace. Z něj se pak vyvinul dispergovaný multi-male multi-female systém, převažující u nočních primátů. Dispergovaný multi-male multi-female systém pak dal vznik dispergované monogamii. S přechodem k dennímu způsobu života dispergovaný multi-male multi-female systém vedl k vývoji společenského multi-male multi-female systému a ten dal vznik gregarióznímu harému a monogamii.

SOCIALITA

Historický vývoj pohledů na socialitu u nočních primátů

Noční primáti jsou často charakterizováni jako nižší, primitivní, samotářští. Tato značná misinterpretace jejich biologie a sociálního chování má své počátky v 60. letech, kdy vyšla první studie zabývající se detailněji sociální organizací u primátů (Crook & Gartlan, 1966). Všechny noční druhy primátů zde byly shrnuty do jediného „stupně“ (grade) a charakterizovány jako solitérní, inaktivní, lesní a teritoriální. Tato kategorizace byla v souladu s tehdejšími pohledy na noční primáty. Zájem o poloopice byl spojen především se snahami o nalezení cesty, kterou se evoluce u primátů ubírala a vědci se u nočních primátů zaměřovali zejména na hledání primitivních znaků a podobností s jinými rovněž „primitivními“ nočními skupinami (Charles-Dominique, 1977; Charles-Dominique & Martin, 1970). Zvláště africké komby a madagaskarští lemuři čeledi Cheirogaleidae se podobají stavbou zadních končetin a malou velikostí vyhynulým primátům (Martin, 1979). Protože mezi nimi byly nalezeny značné podobnosti co do velikosti, habitatu, jídelníčku či vokalizací, soudilo se, že právě tyto skupiny představují model pro popis raných vývojových stupňů primátů. Noční způsob života byl pak viděn jako konzervativní síla, která spojuje noční primáty s dalšími skupinami nočních savců, stejně nebo ještě více primitivními ve své sociální organizaci (Charles-Dominique, 1977). Jako síly ovlivňující sociální strukturu u primátů byly spatřovány spíše příčiny evoluční než ekologické, a tak byli noční primáti vnímáni jako sociálně homogenní skupina, která dokazuje konzervativní sociální evoluci a jejíž sociální systém připomíná ten, přítomný u raných ancestrálních forem primátů. Až přechod k životu za denního světla podle tohoto pohledu otevřel cestu k dalším evolučním možnostem, jako je diferenciace sociální struktury či komplexita sociálního chování (Charles-Dominique, 1977; van Schaik & van Hooff, 1983). Obraz nočních primátů jako asociálních, primitivních, s konzervativními, navzájem podobnými sociálními systémy skvěle zapadal do klasické představy o evoluci sociální struktury u primátů. Ale jako každé paradigma, i tato elegantní a jasně strukturovaná představa začala zvolna dostávat trhliny.

Průkopnické práce v terénu během 70. let přinášely první důkazy toho, že noční primáti zřejmě nejsou zcela asociální a existuje u nich jistá forma sociálních vztahů (např. Bearder and Doyle, 1974; Charles-Dominique, 1977). Charles-Dominique (1978) následně ve své práci kladl důraz na rozlišení termínů „sociální“ (social) a „společenský“ (gregarious) a

zdůraznil, že termín „samotářský“ (solitary) není opakem termínu „sociální“. A dodává, že všechny do té doby studované druhy jsou sociální.

V průběhu 80. let vzniklo několik mimořádných prací, založených na terénním výzkumu (např. Clark 1985; Harcourt and Nash 1986; MacKinnon and MacKinnon 1980), které měnily pohled na socialitu u nočních primátů (zejména některých, jako *Otolemur crassicaudatus* nebo *Tarsius spectrum*). Ukázaly totiž, že noční primáti nejenže nejsou zcela nespolečenšší, ale vytvářejí jasné sociální sítě, tráví den na spacích místech často ve skupinách (u některých i poměrně velkých), kde lze pozorovat také různé formy sociálního chování a některé druhy se potkávají poměrně často i během noci (viz další text).

Na základě předchozích poznatků Bearder (1987) navrhl termín „solitary foragers“, který popisuje noční primáty jako živočichy, kteří obvykle nejsou viděni ve skupinách, protože si hledají potravu osamoceně, jinak je ovšem jejich sociální organizace komplexní. Vyšší stupeň sociality a komplexní sociální struktura byly postupně odhalovány u dalších nočních primátů, především díky zvyšující se detailnosti studií a novým technikám výzkumu. Tento trend pokračuje až do současnosti, kdy se téměř s každou další studií objevují nové skutečnosti dokazující socialitu a značně sofistikovanou úroveň sociálních interakcí u nočních primátů.

Současné poznatky

Pokud si máme přiblížit současné poznatky o socialitě u nočních primátů, je třeba říci, že ani termín „solitary foragers“ už dnes neplatí pro všechny noční primáty. Kromě mirikin (*Aotus*), jediných nočních opic, které jsou považovány za značně společenské (např. Wolovich & Evans 2007), jsou dnes mezi gregariózní primáty řazeni i lemuři *Avahi*, kteří tráví většinu noci pohromadě (Warren & Crompton, 1997) a zřejmě také *T. spectrum*, kteří sice nejsou tak gregariózní jako výše zmíněné druhy, ale rovněž tráví značné procento času v blízkosti příslušníků svého druhu (Gursky, 2005a). Je možné, že tyto společenské druhy spojuje odlišný průběh vývoje sociální organizace během evoluce ve srovnání s ostatními nočními primáty. Obecně je uznáváno, že mirikiny jsou sekundárně noční živočichové (Dominy, Ross, & Smith, 2004; Osman-Hill, 1953; Takai, Nishimura, Shigehara, & Setoguchi, 2009) a je možné, že tento předpoklad platí i pro lemury *Avahi* (Muller & Thalmann, 2000) a nártouny (Fleagle, 1999; Kay, Ross, & Williams, 1997; Ravosa & Dagosto, 2007; C. F. Ross, 2004). Jejich společenská sociální organizace se tak vyvinula spíše

z gregariózní sociální organizace denních primátů než dispergované sociality primátů nočních. Nártouni pak zřejmě šli ve své readaptaci na noční život ještě dále, zpět k dispergovanému sociálnímu systému nočních primátů (Muller & Thalmann, 2000).

Pokud jde o ostatní noční primáty, procento sociality je oproti výše zmíněným případům zřejmě o něco nižší, přesto se ale převážná většina druhů setkává i mimo období rozmnožování, existují mezi nimi sociální vztahy a široká škála sociálních behaviorálních projevů. Diverzitu sociálních projevů a množství sociality u jednotlivých druhů (s výjimkou nártounů, kterým je věnována další kapitola) ilustruje následující přehled.

Lemuriformes

Co se týče lemurů, zatím u žádného druhu zřejmě nebylo potvrzeno, že by byl zcela asociální mimo období rozmnožování, ačkoli stupně sociality se mohou být u různých druhů lišit. Například čeled' Cheirogaleidae zahrnuje jak druh *Mirza coquereli*, který se zdá být poměrně samotářský, tak druh *Cheirogaleus medius*, který je značně sociální.

U *Mirza coquereli* nenašel Kappeler (1997) žádné známky sociálních vazeb mezi pohlavími a afiliativní chování bylo pozorováno jen velmi zřídka. Ovšem například Andrianarivo (1981, citováno v Muller & Thalmann, 2000) pozoroval 6-8 jedinců, obývajících hnízda blízko sebe, přičemž 2 jedinci vždy spali pohromadě v jednom hnízdě. Otázka stupně sociality zde tedy není ještě zcela vyřešena.

Cheirogaleus medius tvoří stálé rodiny, jejichž členové (samec, samice a jejich potomek z jedné nebo více rozmnožovacích sezón) spí pravidelně ve společném hnízdě. Dospělý pár spolu zůstává po více než jednu sezónu (Fietz, 1999b, 2003; Fietz et al., 2000; Muller, 1998, 1999a, 1999b). Podle Fietz (2003) se u nich vytvářejí celoživotní vazby a pár se rozděluje, jen když jeden z jedinců zemře. Navíc se u nich vyskytuje paternální péče, kdy samci střídavě se samicemi hlídají hnízdo s potomkem. Tato péče je zřejmě obligátní, neboť bez pomoci samce není samice schopna potomka vychovat (Fietz, 1999b, 2003).

Cheirogaleus major tvoří rodinné skupiny, jejichž členové spí pohromadě. Procento jejich sociality je nezanedbatelné, během 50% pozorování bylo zaznamenáno 2 - 5 členů skupiny ve vzdálenosti méně než 10 m od druhého jedince (Lahann, 2007).

Příslušníci druhu *Allocebus trichotis* mohou spát sami, ale ve většině případů (64%) spí po smíšených skupinách o 2-6 jedincích. Bylo u nich pozorováno například čištění srsti.

Nejčastěji se potkávají páry samec/samice s nejvíce se překrývajícími okrsky (Biebouw et al., 2009).

Microcebus murinus je také poměrně sociální. Jedinci, především samice, tvoří spací skupiny, které jsou časově stálé (složení skupiny se nemění, ani pokud se změní spací místo) (Radespiel 2000). Radespiel (2000) dodává, že samice ze spací skupiny zůstávají v relativní vzájemné blízkosti i během dne. 5,4% času tvořila přímá setkání, především mezi jedinci stejného pohlaví. 29% tvořilo agonistické chování, zbytek zahrnoval neagonistické chování jako kontakt a vzájemnou blízkost. U *Microcebus murinus* byl také pozorován případ kooperativního mobbingu, kdy dva jedinci (samec a samice) opakovaně útočili na hroznýše psohlavého (*Sanzinia madagascariensis*) obtočeného okolo samce *Microcebus murinus*. Vokalizovali, skákali na větve v těsné blízkosti hada a kousali ho tak dlouho, dokud nemohl samec makiho uniknout (Eberle & Kappeler, 2008). Podobné chování bylo pozorováno i u *Phaner furcifer* (Schuelke, 2001) nebo *Tarsius spectrum* (Gursky, 2005b).

Microcebus ravelobensis vytváří spací skupiny s 2 – 4 jedinci, které jsou stabilní po několik týdnů až měsíců. Během noci bylo pozorováno znané množství sociálních setkání (frekvence 1,7 sociálního setkání za hodinu). S jinými jedinci se častěji setkávají samci. Většina setkání byla charakterizována jako pozitivní nebo neutrální. Při těchto setkáních se zvířata buď pohybovala v blízkosti druhého jedince (do 5 m) nebo seděla v těsném kontaktu až po dobu 20 minut. Agonistické chování zahrnovalo pronásledování a útěk, tyto projevy měly krátké trvání a probíhaly mezi jedinci, kteří se navzájem neznali, nebo v době páření (Weidt et al., 2004).

Jedinci druhu *Microcebus berthae* spí pohromadě s dalším jedincem každý druhý den. V 15% pozorování byli samci a samice zaznamenáni ve vzdálenosti 10 a méně metrů od druhého jedince. Nejčastěji se potkávali samci a samice, časté byli také vzájemné interakce 2-3 samců. Samci obecně interagovali s dalšími jedinci častěji než samice. Sociální chování bylo zaznamenáno v 5% pozorování. Součástí afiliativních interakcí bylo čištění srsti nebo choulení se jeden k druhému. To mohlo trvat až půl hodiny, většina interakcí ale trvala jen několik minut. Agonistické chování bylo výjimečné (Dammhahn & Kappeler, 2005).

Další druh z čeledi Cheirogaleidae, *Phaner furcifer*, tvoří páry, které sdílí spací místo, obvykle dutinu ve stromě. Během doby aktivity navíc udržují stálý vokální kontakt (Schulke & Kappeler, 2003). Ve studii Schulke a Kappeler (2003) trávili maki kočičí 9,4% v těsné blízkosti druhého jedince a 23% času 25m od druhého člena páru. Afiliativní chování zahrnovalo čištění srsti (80% interakcí), těsný kontakt nebo sezení v blízkosti. Častější však

bylo chování agonistické (0,22 afiliativní interakce za hodinu oproti 0,48 agonistické interakce za hodinu).

Co se týče čeledi *Lepilemuridae*, *Lepilemur edwardsi* tvoří opět rodinné skupiny, které spolu sdílejí spací místo (Rasoloharijaona, Rakotosamimanana, Randrianambinina, & Zimmermann, 2003; Warren & Crompton, 1997), i když některé páry ve studii Rasoloharijaona et al. (2003) spali jedinci větší část času osamoceně. Také u těchto lemurů bylo pozorováno nezanedbatelné množství sociálních interakcí. Kromě časté vokální komunikace se jedinci pohybovali v blízkosti jeden druhého i po několik hodin. Během období sucha, kdy bylo listoví stromů, kterými se tito lemuři živí, řidší, byli často pozorováni i tři až čtyři jedinci, krmící se na jednom stromě. Pozorovány byly také dlouhé časové úseky vzájemného čištění srsti mezi dvěma až třemi zvířaty a jeden případ hry (Warren & Crompton, 1997).

Lepilemur ruficaudatus rovněž tvoří páry, které spolu ovšem spí v dutinách stromů jen každý 3.- 4. den. Přestože partneři trávili čas v blízkosti jeden druhého (25, 7% ve vzdálenosti 10m od druhého jedince v době rozmnožování a 8,8% mimo dobu rozmnožování), interakce mezi nimi byly buď agonistické (47,3%) nebo neutrální. Nebylo pozorováno žádné afiliativní chování, kromě kontaktu během páření (Hilgartner, 2006; Zinner et al., 2003).

Daubentonia madagascariensis je naopak značně samotářská, jedinci spolu nesdílejí spací místo a potravu si shánějí osamoceně (Sterling, 1993), ačkoli podle Sterling a Richard (1995) mezi nimi bylo pozorováno větší procento setkání na stromech, kde si hledali potravu, než by bylo očekáváno v případě náhody.

Lorisiformes

Další čeledi nočních primátů, *Lorisidae* a *Galagidae*, byly s oblibou uváděny jako příklad samotářských nočních primátů (např. Eisenberg et al 1972; Krebs & Davies 1993; Pellis & Iwaniuk 1999). Vzhledem k už zmíněné podobnosti s vyhynulými primáty (Martin, 1979) a některým „primitivním“ znakům jejich anatomie, jako je například jednoduchá stavba ruky, která neumožňuje jemnou motoriku (Bishop, 1964; Hladik, 1979), se předpokládalo, že stejně jednoduchá, primitivní a nevariabilní (Clutton-Brock & Harvey, 1977) je i jejich sociální organizace. A proto právě u nich ukazují současné výzkumy zřejmě nejpřekvapivější výsledky.

Komby (Galagidae) byly mezi prvními nočními primáty, u nichž byla prokázána značná socialita (např. Clark 1985). Vzhledem k obrovskému množství druhů v této čeledi (Bearder, 1999; Bearder, Honess, & Ambrose, 1995; Groves, 2001), u většiny z nichž navíc není socialita zatím popsána, se zaměřím jen na vybrané zástupce.

U *Galagoides cocos* ve studii Hartcourt and Nash (1986) byla přímá pozorování chování vzácná. Samec a samice (1-2), druhá samice byla ale zřejmě potomek z předchozích let) ale spali pravidelně pohromadě. Během aktivní fáze pak udržují pravidelný vokální kontakt (Bearder, 1987).

Také u *Otolemur garnettii* byla přímá pozorování chování vzácná (což ovšem autoři přikládají především špatným pozorovacím podmínkám, které znemožňovaly detailní behaviorální pozorování), nicméně bylo několikrát pozorováno čištění srsti a hra, především mezi samcem a samic nebo mezi samicemi. Také bylo pozorováno společné krmení se na jednom stromě a jedinci rovněž často vokalizovali. Samec a samice spali část nocí pohromadě nebo v blízkosti do 25 m (Nash & Harcourt, 1986).

U *Otolemur crassicaudatus* bylo pozorováno značné množství sociálního chování. Den tráví ve skupinách na spacích stromech. Sociální chování během doby aktivity probíhá mezi jedinci obou pohlaví a všech věkových skupin, především na překryvu domovských okrsků a stromech s potravou nebo preferovaných spacích místech (Clark, 1985). 69% interakcí v dané studii tvořilo chování afiliativní. To také trvalo obvykle déle než chování agonistické. Zahrnovalo vzájemné čištění srsti (42% interakcí), další důležitou složkou byla hra (22%), nejen mezi juvenilny, ale i subadultními a dospělými jedinci. Agonistické interakce (boj, pronásledování) byly obvykle krátké a nezpůsobovaly zranění (Clark, 1985). Podle Clark (1985) jedinci během noci aktivně vyhledávali kontakt s dalšími příslušníky druhu.

Informace o dalších třech druzích – *Galagoides demidovii*, *Sciurocheirus gabonensis* a *Euoticus elegantulus*, jsou staršího data a neposkytují proto tak komplexní obraz jako předchozí případ.

Galagoides demidovii podle studie Charles-Dominique (1977) spí ve skupinách, tvořených samicemi, zatímco samci spí sami. U *Sciurocheirus gabonensis* jedinci obvykle spí sami, jen samice někdy sdílejí spací dutinu. *Euoticus elegantulus* spí po skupinách dvou až sedmi jedinců (samic, samců a mláďat) (Charles-Dominique 1977). Bylo pozorováno čištění srsti, zvláště během pobytu na spacích místech. Autor pozoroval u *Euoticus elegantulus* a *Galagoides demidovii* na spacích místech další zajímavý druh kontaktu – skupinu až sedmi

jedinců přitisknutých pevně k sobě, s končetinami propletenými tak, že vytvářeli klubko (Charles-Dominique 1977).

Příslušníci čeledi Lorisidae byli dlouho považováni za jedny z nejméně samotářských primátů, s kontakty pouze v období rozmnožování a mezi matkou a mládětem, přičemž tyto interakce tvořily pouze 2% všech pozorování (Elliot & Elliot, 1967; Charles-Dominique, 1977). Jako jeden z důvodů jejich nízké sociality byl uváděn jejich specifický pomalý způsob pohybu (Osman-Hill, 1953) spojený s kryptickým způsobem života (Charles-Dominique, 1977). Podle této domněnky nejsou tito primáti kvůli svému pohybu schopni urazit během noci velké vzdálenosti, což také limituje množství jejich setkání s příslušníky druhu, protože jsou zkrátka příliš pomalí na to, aby se během noci často setkávali nebo se vraceli na společná spací místa (Charles-Dominique, 1977; van Schaik & van Hooff, 1983). I další skutečnosti, jako je například absence tzv. loud calls, tj. hlasitého volání, kterým řada nočních primátů komunikuje na delší vzdálenosti, a spoléhání se z velké části na pachovou komunikaci, hovořily pro obraz čeledi Lorisidae jako samotářských zvířat (Charles-Dominique, 1977). Současné výzkumy však přinášejí odlišné výsledky. Zejména u některých druhů bylo prokázáno překvapivé množství sociality. Zdá se, že ani původní domněnka o limitaci pomalým způsobem pohybu neplatí. Outloňovití, například loriové (Nekaris, 2003b; Nekaris & Stevens, 2007) či outloni (Dykyj 1980; pers. obs.) jsou schopni pohybovat se velmi svižně a pomalý pohyb se u nich objevuje jako kryptická reakce na predátora nebo při lovu kořisti (tzv. stalking) (Nekaris, 2001, 2003b). Rovněž „loud calls“ u outloňovitých existují (Zimmermann, 1995b), zejména loriové je používají ve značné míře (Nekaris, 2003b). Pokud se blíže podíváme na jednotlivé řády, zvláště studie provedené v posledních letech na loriích přinášejí překvapivé výsledky. Podle nich jsou loriové na noční primáty velmi sociální.

Loris tardigradus spí ve skupinách až čtyř zvířat a během noci byli tito loriové, pokud zahrneme i mláďe, zaznamenáni pohromadě ve 44% pozorování (Nekaris & Bearder, 2007). *Loris lydekkerianus nordicus* utváří spací skupiny s až 6 jedinci a během noci tráví v blízkosti příslušníků svého druhu 50% času (Nekaris, 2003a). *Loris lydekkerianus lydekkerianus* trávil průměrně 38% svého aktivního času v blízkosti jednoho nebo více dospělých jedinců svého druhu. Afiliativní chování tvořilo 61% času. Součástí afiliativního chování tvořila hra, vzájemné čištění srsti, těsný kontakt (choulení se jeden k druhému) a spánek v těsném kontaktu, hledání potravy a krmení se ve dvou nebo ve třech (Nekaris, 2006; Radhakrishna & Singh, 2002b). Sociální chování bylo nepatrně častější u samců, i když to nebylo statisticky významné. Pokud spí více jedinců pohromadě, téměř vždy vytvářejí klubko jedinců,

přitisknutých k sobě, s vzájemně propletenými končetinami (podobný způsob byl pozorován také u komb (viz výše) (Nekaris, 2003b).

Nycticebus coucang byl pozorován, jak spí sám (79% času) nebo ve dvojicích či trojicích (22% času, u trojic je vždy součástí mláďe). Ve vzdálenosti méně než 20 m od jednoho nebo více příslušníků svého druhu tráví 8% aktivního času. Během sociálních setkání v době aktivity bylo zaznamenáno čištění srsti, společný pohyb (pohyb ve vzdálenosti do 5 m od druhého jedince, stejným směrem a stejným tempem) a společné krmení (Wiens, 2002; Wiens & Zitzmann, 2003). To bylo několikrát zaznamenáno i u *Nycticebus coucang menagensis*, kdy byla pozorována 2-3 zvířata, jak se společně krmí na jednom stromě (Nekaris, Blackham, & Nijman, 2008). Přesto se zdají být outloni oproti loriům méně sociální. To ne zcela koresponduje s výsledky ze zajetí, kde jsou outloni značně sociální (Ehrlich & Musicant 1977; Newell 1971; Zimmermann et al 1979; pers.obs.) a sociálními interakcemi tráví prakticky stejný čas jako loriové. Zajímavé je, že u loriů čas strávený v kontaktu s jiným jedincem ve volné přírodě odpovídá času strávenému sociálními interakcemi u druhu *Loris* v zajetí (Nekaris & Rasmussen, 2003). Budoucí studie snad ukáží, zda také u outloňů socialita v zajetí odpovídá socialitě ve volné přírodě nebo naopak jaké vlivy způsobují rozdíl mezi socialitou v přírodě a v zajetí.

Dokonce ani *Perodicticus potto*, který byl často uváděn jako příklad zcela samotářského nočního primáta (např. Hartcourt and Nash 1986; Sterling 1993), charakterizovaného naprostou ztrátou přímých interakcí mezi jedinci (Kappeler, 1997a), není tak málo sociální, jak se původně předpokládalo. Tato domněnka pochází z práce Charles-Dominiqua (1977) v Gabonu, kde byli potové pozorováni téměř stále o samotě. V nedávné době pokroky v technice výzkumu umožnily detailnější sběr dat, takže současné výzkumy popisují *Perodicticus potto* jako poměrně sociální druh. *Perodicticus potto edwardsi* byl zaznamenán ve vzdálenosti do 20 m od druhého jedince ve 21,8% všech pozorování. Většinu z toho tvořilo chování neutrální (83,5%) nebo afiliativní (27,9% - z toho většina v sociálním, nikoli sexuálním kontextu). Nejběžnějším typem afiliativního chování byla prostorová blízkost, dále obličejový kontakt a allogrooming. Spali většinou sami, výjimečně v páru (Pimley et al., 2005b).

Diskuze

U nočních primátů, stejně jako u ostatní noční samotářských savců, se předpokládalo, že se setkávají pouze v době páření nebo při agresivních interakcích během obrany teritoria (Eisenberg, 1966). Jak je vidět z předchozího výčtu, není tomu tak. U většiny nočních primátů existují ve větším či menším množství různé druhy sociálního chování, které navíc nejsou omezeny jen na období rozmnožování. Rovněž jejich sociální organizace je charakterizována vysokým stupněm překryvu domovských okrsků (viz předchozí kapitola) a jejich časovou stabilitou. To vše hovoří proti klasické představě nočních primátů jako samotářských zvířat. Výčet argumentů měnících původní pohled na socialitu nočních primátů ale ještě není úplný.

Samotná přítomnost sociality je zřejmá, sociální interakce mezi jedinci u většiny nočních primátů v čase opakují a mají jistý obsah (afiliativní, agonistický) a tudíž se mohou vytvářet vztahy (Lee, 1994). Pokud navíc definujeme sociální skupinu jako komplex jedinců, kteří pravidelně interagují a setkávají se častěji s příslušníky své skupiny než s příslušníky jiných skupin (Struhsaker, 1969), můžeme konstatovat, že většina nočních primátů tvoří jasné sociální jednotky. Na základě této definice totiž není úzká a permanentní blízkost, známá u primátů tvořících skupiny, nutně předpokladem sociální jednotky (Radespiel 2000).

K rozlišení nočních „samotářských“ a denních, skupinových, primátů se často užívá také argument, že na rozdíl od primátů žijících ve skupině, u těch solitérních nenajdeme synchronizaci pohybu a aktivit (Dammhahn & Kappeler, 2009; Charles-Dominique, 1977; Kappeler & van Schaik, 2002). Jak ale dodává Radespiel (2000), takováto synchronizace může být dosažena i pomocí vokální, případně olfaktorické komunikace – nejčastějších způsobů, kterými komunikují noční primáti- a periodických přímých sociálních interakcí. Takováto koordinace (přinejmenším vokální) je známa například u komb (Bearder et al., 2003; Bearder et al., 1995) či nártounů (Gursky, 2002b).

Dále je zdůrazňován časově posunutý charakter komunikace (zejména olfaktorické) u nočních primátů v kontrastu s přímou sociální komunikací u primátů ve skupinách. Dnes je ovšem jasné, že velmi důležitou roli v komunikaci nočních primátů hraje i vokalizace (Bearder et al., 1995; Zimmermann, 1995a) a rovněž se začíná ukazovat, že ani vizuální komunikace není u nočních primátů zanedbatelná. Například komby jsou, jak ukázaly pokusy se zrcadlem, schopny rozpoznat příslušníka svého druhu pouze na základě vizuálního vjemu (Becker, Watson, & Ward, 1999). Nejnovější výzkumy také ukazují, že komby a loriové s příslušníky svého druhu komunikují na kratší vzdálenosti vizuálně (Bearder et al., 2006). Například loriové v dané studii se během setkání navzájem pozorovali, přičemž setkání se

členem skupiny nevyvolalo žádnou reakci, zatímco příslušník jiné skupiny vyvolal agresivní vokalizaci. Zdá se, že loriové jsou schopni se rozpoznat až na 50 m (Bearder et al., 2006). Co se týče komunikace pomocí výrazů v obličeji, většina poloopic na ni nemá dostatečnou mimiku, protože jim chybí potřebné obličejové svaly (Andrew, 1964). To zcela neplatí pro nártouny a je možné, že u nich je mimika do jisté míry používána (MacKinnon & MacKinnon, 1980; Niemitz, 1979).

U nočních primátů se vyskytuje i posturální komunikace, příkladem může být výzva ke hře u outloňů, kdy se jedinec zavěsí za chodidla s rukama sepnutýma nad hlavou a otevřenými ústy a třese tělem (Ehrlich & Musicant 1977).

A konečně, existují u nich již zmíněné přímé formy sociálního chování jako je vzájemné čištění srsti, hra, kontakt, čichová explorace, pachové značkování druhého jedince a podobně. Je třeba zdůraznit, že všechny tyto formy neprobíhají jen mezi matkou a mládětem, ale i dospělými jedinci a vyskytují se i mimo sexuální kontext, což svědčí o udržování sociálních vazeb. Sociální interakce jsou mezi jednotlivé členy skupiny rozmístěny nerovnoměrně a lze vyzorovat preferované sociální partnery (Clark, 1985; Ehrlich & Musicant, 1977; Nekaris, 2006; Radespiel, 2000). Pokud se partneři často potkávají a mohou být rozlišeny preference partnerů, je velmi pravděpodobné, že se individuálně rozpoznávají (Radespiel, 2000). Toto individuální rozpoznávání je pravděpodobně u řady druhů (Lorisidae, Cheirogaleidae) kromě olfaktorického, vokálního a taktilního kontaktu podpořeno také kontrastními obličejovými maskami (Bearder et al., 2006; Pariente, 1979), které jsou zřejmě analogické barevným obličejovým vzorům denních primátů (Bearder et al., 2006).

Na základě předchozího textu nezbývá než konstatovat, že noční primáti vytvářejí komplexní síť individualizovaných sociálních vztahů a svými sociálními interakcemi se krom nižší frekvence příliš neliší se od denních primátů (Nekaris & Bearder, 2007).

Kromě komplexity by bylo dobré zdůraznit i obrovskou variabilitu a to nejen mezi jednotlivými čeledmi (všimněme si například vysokého procenta afiliativního chování u většiny Lorisiformes oproti vyššímu procentu agresivity u některých lemurů), ale i mezi druhy, což je fakt, který byl původně poněkud přehlížen, protože se soudilo, že podobně vypadající druhy se podobají i svým sociálním chováním (Bearder, 1999).

A konečně, předchozí výčet také ukázal, jak málo se dosud ví o sociálním chování u nočních primátů. Na vině je zejména náročnost noční terénní práce, některé excelentní studie (Gursky, 2000; Nekaris, 2006) však ukázaly, že výzkum tohoto druhu není nemožný. Pokud bychom popsali celé kontinuum sociality, od zcela samotářských druhů až po ty ve stálých skupinách a porozuměli silám, které formují socialitu u nočních primátů, tedy proč

jsou v některých situacích společenšší, kdežto v jiných samotářšší, mohlo by nám to pomoci porozumět evoluci permanentních společenských sociálních skupin, nejen u primátů (Kays & Gittleman, 2001).

SOCIÁLNÍ ORGANIZACE U NÁRTOUNŮ (*TARSIUS*)

Do dnešního dne bylo popsáno devět druhů nártounů. Některé druhy byly objeveny poměrně nedávno (*T. lariang*, *T. tumpara*) (Merker & Groves, 2006; Shekelle, Groves, Merker, & Supriatna, 2008), jiné, ačkoliv popsané již před mnoha lety, dlouho unikaly pozornosti vědců (*T. pumilus*) (Shekelle, 2008b). Informace o všech druzích proto zdaleka nejsou kompletní. O některých víme poměrně mnoho, o jiných méně, o některých téměř nic. Proto se ve výčtu informací o nártounech držím konceptu rozdělení sociální organizace na prostorový, rozmnožovací a sociální systém jen u druhů, o kterých máme dostatek informací. U ostatních shrnuji všechny dostupné informace o tomto tématu. Druhy, o jejichž sociální organizaci zatím není známo, nejsou uvedeny.

Tarsius bancanus

Prostorový a rozmnožovací systém

Sociální organizace u *T. bancanus* není dodnes zcela jasná. Tomuto druhu se věnovalo jen několik málo studií (Niemitz 1979, Crompton & Andau 1987, Yustian, 2007) a závěry týkající se jejich sociálního systému se liší. Zatímco Niemitz (1979) na základě opakovaných odchytů označovaných jedinců navrhl jako sociální jednotku páry a druh označil jako monogamní.

Podle studie, kterou provedli Crompton a Andau (1987) se zdá, že *T. bancanus* charakterizuje multi-male multi-female systém. Tato studie na rozdíl od předchozí už používala radio-telemetrii. Označena byla ovšem pouze čtyři zvířata, u dvou (samec, samice) se domovské okrsky překrývaly, u dalších dvou nikoliv. V okrsku samice ovšem byl nalezen další samec a juvenil. Naopak v okrsku první samice byli kromě označeného samce odchyceni ještě další 3 dospělí samci, což podle autorů hovoří pro multi-male multi-female systém.

Nejnovější studie, provedená na *T. bancanus saltator* na ostrově Bangka zřejmě potvrzuje předchozí předpoklad o multi-male multi-female systému u *T. bancanus*. Samice v dané studii se mohly setkávat s více samci a domovský okrsek samce překrýval domovské okrsky více než jedné samice (Yustian, 2007). Nicméně je zde patrný zajímavý fenomén, totiž že některé „páry“ samec/samice mají vysoký stupeň překryvu domovských okrsků a s ostatními jedinci se jejich domovské okrsky překrývají méně. Podobná stavba domovských okrsků byla pozorována také u *Allocebus trichotis*, tam byl však překryv domovských okrsků s dalšími jedinci výraznější (Biebouw, 2009).

Sociální systém

Co se týče sociality, zdá se, že *T. bancanus* je značně samotářský. Jedinci nikdy nespí pohromadě, ačkoli občas spali méně než 50 m od sebe (Crompton). V dané studii nebyli za celých 120 hodin pozorování zaznamenáni dva jedinci pohromadě. Fyzický kontakt byl vzácný i u nártounů chovaných v polopřirodním prostředí. Obvykle měl sexuální podtext, i když čistě sociální komponenty byly také přítomny, např. držení ocasu, sezení v kontaktu (Niemitz, 1979). Také v zajetí byli nártouni západosundští za stejných podmínek méně sociální než nártouni filipínské. Přesto u nich ale bylo pozorováno čištění srsti, hra, čichová explorace apod. (Haring, Wright, & Simons, 1985). I přes řídký výskyt kontaktu u *T. bancanus* se Niemitz (1979) domnívá, že páry těchto nártounů mají silnou vzájemnou sociální vazbu a poukazuje na případ ze zajetí, kdy samec *T. bancanus* zemřel a samice, která s ním žila v páru, se začala chovat abnormálně - přestala zcela projevovat teritoriální chování a její denní rytmus se zcela změnil.

Naopak Crompton and Andau (1987) se domnívají, že pokud není mezi jedinci žádný přímý kontakt (tak, jak to bylo pozorováno v dané studii), je nepravděpodobné, že by existovaly sociální vazby.

Tarsius syrichta

Prostorový a rozmnožovací systém

Sociální organizace u *T. syrichta* zůstávala až do nedávné doby zcela nepopsána. První výzkum provedený na *T. syrichta* ve volné přírodě byl zaměřen na výzkum domovských

okrsků, nikoli však sociální organizace, a sledování byli pouze 4 samci (Dagosto, Gebo, & Dolino, 2001).

V další studii na filipínském ostrově Bohol bylo sledováno pomocí radio-telemetrie 11 zvířat (4 dospělí samci, 6 dospělých samic a jeden subadultní samec) (Neri-Arboleda et al., 2002). Autoři na základě získaných dat usuzují, že *T. syrichta* je polygynní.

Domovské okrsky samců se překrývaly s domovskými okrsky samic, jejichž okrsky se také překrývaly, i když minimálně. Průměrné procento překryvu domovských okrsků (vypočítaných pomocí analýzy Kernel 95%) bylo 38% pro páry a 14% pro samce s druhou samicí, pro samici s jinými samicemi pak 3,45%, pro samce s jinými samci 2,71%. Také velikost domovských okrsků se lišila mezi samci a samicemi. Průměrná plocha domovského okrsku byla 6,86 ha pro samce a 2,76 ha pro samice při použití metody MCP (minimum convex polygon).

Jako další fakt, podporující teorii o polygynii, autorka uvádí sexuální dimorfismus. Ten je považován za jeden ze znaků polygynie (Krebs & Davies, 1993). Samci v této studii byli signifikantně těžší než samice (průměrná váha samců = 135,5 g, průměrná váha samic = 120 g).

A konečně, protože všech šest samic porodilo během studie mládě, autoři se snažili zaznamenat i podíl samce a samice na péči o mládě. Rodičovská péče byla pozorována pouze u samice, samci nebyli nikdy viděni při transportu mláděte. Paternální péče je obecně spojována s monogamií, její nepřítomnost tak může ukazovat na jiný systém, jako polygynie či promiskuita (Emlen & Oring, 1977).

Na tomto místě by bylo dobré uvést k dané studii několik poznámek. Z vizualizace překryvu domovských okrsků pomocí MCP v daném článku je patrné, že pouze jeden samec měl domovský okrsek překrývající se se dvěma samicemi ve větší míře. Dále je zde jeden pár, s překrývajícími se okrsky, i když překryv nebyl zdaleka úplný. Zbytek zvířat (5) jsou jednotlivci, u kterých se nepodařilo označit zbývající členy sociální jednotky. Z vizualizace domovských okrsků v diskutované studii je rovněž jasně patrné, že nebyla označena zdaleka všechna zvířata na dané ploše, nejen proto, že u pěti jedinců chyběla s nimi sousedící zvířata, ale také proto, že domovské okrsky jednotlivých skupin jsou od sebe značně vzdáleny. To není obvyklý vzorec, protože okrsky zvířat stejného druhu na zkoumaném území spolu většinou těsně sousedí nejen u nočních primátů (Muller, 1999b; Radhakrishna & Singh, 2002a; Schulke, 2002), včetně nártounů (Merker, 2006), ale i u jiných savců (Kays R.W. & Gittleman J.L., 2001; Munshi-South, Emmons, & Bernard, 2007).

Metoda MCP navíc může do domovského okrsku zahrnout i vně ležící body, zaznamenané v případě, kdy zvíře mimořádně opustilo svůj domovský okrsek. Tyto body mohou výsledný tvar domovského okrsku pozměnit (Sterling et al., 2000). U částečných, okrajových překryvů domovských okrsků může být toto zkreslení rozhodující, protože skutečné okrsky se vůbec překrývají nemusejí a zdánlivý překryv může být výsledkem náhodného výskytu zvířete mimo jeho obvyklý okrsek.

U dalších studií by bylo tedy vhodné provést ještě jiný druh analýzy (osvědčila se např. Kernelova analýza – viz kapitola Metodologie). Autoři diskutovaného článku použili Kernelovu analýzu k propočtu center aktivity a procent překryvu domovských okrsků, vizualizaci překryvu okrsků, jak je běžné u jiných studií, však neuvádějí (Hilgartner, 2006, Pimley, 2005b; Schulke & Kappeler, 2003).

Pro polygynii by skutečně mohl hovořit zjištěný sexuální dimorfismus. Kromě většího vzorku by však byla přínosná i delší doba studie, aby se porovnaly případné změny váhy. Častou praxí je také zjišťování velikosti varlat, kdy se pomocí zjištěné délky a šířky jednoho varlete vypočítá objem podle vzorce objemu sférického elipsoidu (Kappeler, 1997b). Někteří autoři (Fietz, 1999b; Pimley et al., 2005b; Wiens & Zitzmann, 2003) pak použili set dat uvádějící velikosti varlat a těla pro různé druhy primátů z článku Kappeler (1997b) k propočtu očekávané hodnoty objemu varlat pro daný druh a porovnali s ní svá data. Například u monogamních druhů je zjištěný objem varlat výrazně pod hodnotou očekávanou pro tento druh.

Zajímavé také je, že v podstatě stejný signifikantní rozdíl ve váze mezi samci a samicemi byl zjištěn i u *Nycticebus coucang* (*N. coucang*: samci o 16% těžší než samice; *T. syrichta* v dané studii: samci o 13% těžší než samice), u kterého do této doby zjištěná data ukazují pravděpodobně na monogamii (Wiens, 2002; Wiens & Zitzmann, 2003).

Jako další argument pro polygynii autoři uvádějí nepřítomnost paternální péče. Fylogenetická analýza vztahu rozmnožovacích systémů a paternální péče u primátů však ukázala, že monogamie a paternální péče spolu souvisejí jen slabě. U monogamních druhů přítomna být nemusí a naopak některé polygynní druhy ji mají. Podle autorů dané studie se dokonce monogamie vyvinula signifikantně víckrát bez paternální péče než s ní (Komers & Brotherton, 1997).

Sociální systém

O socialitě u *Tarsius syrichta* se ví jen velmi málo. Existuje několik záznamů o sociálním chování, ty však pocházejí především ze zajetí a jsou převážně staršího data. Například Wharton (1950) dokumentuje značné množství sociálního chování, například objímání druhého jedince rukama a otírání se o jeho srst. Také při sběru jedinců ve volné přírodě během dané studie byli odchyceni březí samice a samec společně na jednom stromě a rovněž tři jedinci, dvě samice a samec, byli nalezeni pohromadě v dutině stromu. Také ve studii Ulmer (1963), provedené v zajetí, spali nártouni pohromadě, přitisknutí jeden k druhému. Podle Niemitz (1979) si dospělé páry *T.syrichta* v zajetí vůbec neudržují odstup, na rozdíl od *T.bancanus*, a byl zaznamenán i fyzický kontakt s propletenými ocasy. Niemitz (1979) se domnívá, že *T.syrichta* má daleko komplexnější sociální interakce než *T.bancanus* a zjevně je schopen tvořit skupiny. U *T. syrichta* v zajetí bylo rovněž pozorováno čištění srsti a hra. Páry *T.syrichta* a *T.bancanus* byli sledováni v zajetí po 18 měsících a bylo zjištěno, že navzdory stejným podmínkám, ve kterých byly chovány, zde byly značné rozdíly mezi druhy. Obě pohlaví *T.syrichta* se vzájemně čistily, hrály si, vzájemně se značkovaly pachem a očichávaly se signifikantně častěji než *T.bancanus* (Haring et al., 1985).

Je možné, že tato zvýšená socialita je pouze produktem života v zajetí. Zdá se totiž, že socialita se v zajetí u málo společenských druhů zvyšuje (např. Frederick, 1998). Příkladem mohou být třeba *Perodicticus potto* či *Nycticebus spp.*, u nichž bylo pozorováno značné množství sociálního chování v zajetí (Ehrlich & Musicant, 1977; Frederick, 1998; Zimmermann et al., 1979), přestože v přírodě se setkávají poměrně málo (Charles-Dominique, 1977; Wiens & Zitzmann, 2003) (zde ovšem opět vyvstává otázka metodiky výzkumu ve volné přírodě, neboť v posledních letech s přibývajícím detailností studií odhady míry jejich sociality rostou). Důsledkem zajetí je samozřejmě blízkost, která může podporovat sociální chování, případně vyvolávat sociální plasticitu jako mechanismus vyrovnání se se situací u druhů, které jsou toho schopny. Společenské chování tak nahrazuje jiné aktivity, typické pro daný druh, jako je například shánění potravy či teritoriální chování (Frederick, 1998).

Nicméně, jistá míra sociálního chování u *T.syrichta* existovat musí, pokud byla dokumentována v zajetí. Také by bylo dobré zmínit, že u *T.bancanus*, ač v zajetí, zdaleka tolik sociálního chování pozorováno nebylo a jedinci si od sebe stále udržovali odstup, kromě rozmnožování (Niemitz, 1979) Je tedy možné, že jistý rozdíl v socialitě obou druhů existuje.

Co se týče dat z volné přírody, nártouni filipínští spí převážně sami, byl ale zaznamenán i pár, který spal pohromadě tři z osmi nocí (Dagosto et al., 2001). Také u nártounů chovaných v polootevřené voliére (mezi nimiž a okolním prostředím mohou zvířata volně přecházet) sdílela skupina v několika případech jedno spací místo a spali jen několik centimetrů od sebe, v jednom případě dokonce po dva měsíce (Jachowski & Pizzaras, 2005). Nicméně, i když byla ve volné přírodě pozorována i blízkost, většina nártounů filipínských nebyla nikdy zaznamenána ve vzdálenosti méně než 3 metry od jiného jedince (Dagosto et al., 2001; Neri-Arboleda et al., 2002).

Obě dvě studie provedené na *T. syrigha* ve volné přírodě nebyly zaměřené primárně na výzkum sociality, takže tento problém zatím není vyřešen.

Ať už bude v budoucnu větší stupeň sociality u *T. syrigha* potvrzen nebo ne, nabízejí se další otázky týkající se sociality. Jedním z často diskutovaných témat je otázka původu *T. syrigha* na Filipínách. Někteří se domnívali, že *T. syrigha* se na Filipíny dostal ze Sulawesi, nikoli z Bornea (Crompton, 1989; Niemitz, 1979), ač mezi Borneem a Mindanaem by to byla, díky výrazně nižší hladině moře v Pleistocénu, snazší cesta (Nijman & Meijaard, 2008). Svědčit o tom má fakt jednak fakt, že nártouni ze Sulawesi jsou primitivnější než ostatní druhy (Crompton, 1989; Groves, 1976; Niemitz, 1979), takže jsou zřejmě původní formou, a jednak skutečnost, že nártouni se v současnosti vyskytují mezi Mindanaem a Sulawesi na oblouku ostrovů Sangihe a nikoli na ostrovech Sulu mezi Mindanaem a Borneem (Crompton, 1989).

Dnes se ovšem většina autorů shoduje, že daleko pravděpodobnější variantou je rozšíření nártounů filipínských z Bornea, zejména proto, že *T. syrigha* a *T. bancanus* jsou si feneticky a kladisticky podobnější než *T. syrigha* a *T. spectrum* a rovněž u většiny další fauny na Filipínách se předpokládá, že pochází z Bornea (Dagosto, Gebo, & Dolino, 2003; Groves, 1998; Musser & Dagosto, 1987; Shekelle, 2008a). Nepřítomnost nártounů na Sulu je vysvětlována vyhynutím (Dagosto et al., 2003). Pokud je tato teorie správná a pokud připustíme, že stupeň sociality u *T. syrigha* je o něco vyšší než u *T. bancanus*, jaké evoluční vlivy na tento rozdíl působily?

Předek nártounů přišel pravděpodobně z Asie (Shekelle, 2008a). Podle Musser & Dagosto (1987) mohlo následně dojít k ranné disperzi primitivní formy nártouna z Bornea na Sulawesi (která pak zůstala izolována) a později také pokročilejší formy z Bornea na Filipíny. Protože *T. bancanus* má ze všech tří forem nejvíce odvozenou stavbu těla (největší oči, nejdelší končetiny), je možné, že jeho specializace po disperzi *T. syrigha* dále probíhala nebo naopak *T. syrigha*, který se zdá být morfologicky primitivnější, prošel po své disperzi na

Filipíny zpětným vývojem. Jedna z těchto dvou možností by mohla vysvětlovat i rozdíl v socialitě mezi *T. syrichta* a *T. bancanus*, tj. *T. syrichta* si mohl udržet primitivnější rysy sociality (více podobné *T. spectrum*, viz další kapitola) - a tedy zůstat o něco více sociální, případně mohl projít zpětným vývojem z nižšího stupně sociality, typického pro *T. bancanus*, na stupeň o něco vyšší. Zmíněný rozdíl v socialitě však může být zapříčiněn také ekologickými vlivy. Možné příčiny rozdílů v socialitě a možné vlivy působící na sociální systém u nártounů jsou rozebrány v další části.

Tarsius lariang

T. lariang byl popsán teprve nedávno (Merker & Groves, 2006). Žije v malých skupinách a jeho sociální a teritoriální chování - včetně sdílených spacích míst a pravidelných duetových volání - se podobá *T. spectrum*. Nártouni lariangové jsou s velkou pravděpodobností monogamní. 10 z 11 skupin v populaci zkoumané ve studii Driller et al. (2009) obsahovalo 1 samce, 1 samici a případně jejich potomka. U poslední skupiny se nepodařilo popsat strukturu – obsahovala subadultního jedince, 3 mláďata a zřejmě ještě nějaké další členy (zaznamenán byl ale jen jeden dospělý samec a samice). U nártounů v dané studii byly provedeny i genetické testy. Signifikantní počet mláďat byl potomky dospělých jedinců své skupiny. 60% mláďat bylo určeno jako potomek svého sociálního otce. Vyskytovali se zde i jedinci, kteří měli jiného otce než samce, který s nimi žil ve skupině – tzv. extrapair young (EPY). Zajímavé je, že v dané studii byla přítomnost EPY potvrzena pouze ve skupinách, ve kterých si byli dospělí jedinci, považovaní za sociální rodiče, blízcí příbuzní. Naopak v ostatních skupinách, bez EPY, si nebyli dospělí jedinci příbuzní vůbec. Autoři se proto domnívají, že mimopárové kopulace mohou v daném případě zabraňovat inbreedingu.

Tarsius dentatus

Již několik studií se věnovalo analýze domovských okrsků u *T. dentatus* (Merker, 2006; Merker & Yustian, 2008; Merker, Yustian, & Muehlenberg, 2005), ovšem tyto studie nebyly zaměřeny přímo na sociální organizaci.

T. dentatus tvoří rodinné skupiny. Domovské okrsky samce a samice se extenzivně překrývají a jedinci z jedné skupiny spí pohromadě. 2 z 22 skupin obsahovaly 2 samice

(Merker, 2006). Z uvedených dat se dá usuzovat na monogamii, případně fakultativní polygynii.

Tarsius spectrum

Prostorový a rozmnožovací systém

Nártoun celebeský je z hlediska sociálního systému a chování nejvíce prozkoumaným druhem nártouna. První dlouhodobá studie proběhla již v roce 1980 a podle jejích autorů jsou nártouni celebeští pravděpodobně monogamní (MacKinnon & MacKinnon, 1980). Autoři v dané studii nepoužívali telemetrii, nicméně *Tarsius spectrum* je oproti ostatním nočním primátům snadněji vyhledatelný v terénu, protože jedinci obvykle spí v rodinných skupinách na společném spacím stanovišti. Pro *T. spectrum* jsou také typické vokální projevy v podobě duetů, pomocí nichž příslušníci rodinné jednotky komunikují. Ty rovněž usnadňují vyhledávání v terénu.

Jedinci v dané studii byli pozorováni na spacích místech, část z nich pak byla odchycena a označena barevnými reflexními páskami pro usnadnění pozorování během noci. Nártouni podle této studie žijí v párech s pevnými vazbami. Většina skupin sestává pouze z rozmnožujícího se páru a případně nedospělých jedinců, pravděpodobně potomků. V dané studii mělo tuto strukturu 6 z 8 pozorovaných skupin. Podle autorů byly tyto vazby dlouhodobé a velmi stabilní a během 15 měsíců se udály jen minimální změny v rozmístění dospělců na studované ploše. Členové rodin se pohybovali blízko u sebe a udržovali příležitostný vokální a vizuální kontakt, svolávali se během ranních duetů (autoři zde odkazují na podobu se sociální organizací gibbonů) a potkávali se i během noci, kdy bylo možné zaznamenat různé formy sociálního chování. Mezi domovskými okrsky jednotlivých rodin byl překryv, ačkoli u většiny rodin se zdálo, že část svých okrsků využívají zcela exkluzivně. Dvě skupiny z osmi ovšem tvořily výjimku k navrženému monogamnímu vzorci. Jedna skupina obsahovala 3 samce, 3 samice a 2 juvenil, druhou skupinu tvořil 1 samec, 2 samice a 1 juvenil (MacKinnon & MacKinnon, 1980).

Také v dalších studiích se velikost skupin měnila (Gursky, 1995; Nietsch & Niemitz, 1992). Ze 33 skupin ve studii Gursky (1995) 4 (tj. 12%) obsahovaly 2 samice a 1 samce, zbytek tvořily páry. Všechny skupiny obsahovaly ještě nedospělé jedince, dvě z nich dokonce po třech (1 subadulta, 1 juvenila a 1 mládě), žádná ovšem neobsahovala více než jedno mládě.

Skupiny byly rovněž vyhledávány na základě vokálních projevů, na spacích stanovištích pak byl zaznamenáván počet jedinců, jejich pohlaví a věk.

Další studie (Gursky, 1998a) uvádí 14% skupin obsahujících 2 samice a 1 samce (2 skupiny ze 14). V jedné ze skupin s dvěma samicemi obě samice porodily v době studie mláďata. Použita byla stejná technika sběru dat jako v předchozím případě. V této studii bylo provedeno i telemetrické sledování zvířat, zobrazení domovských okrsků a jejich překryvů ale není uvedeno.

Na základě výše uvedených poznatků navrhla Gursky (1995, 1998) přehodnocení pohledu na rozmnožovací systém u *T. spectrum*. Autorka se opírá o definici monogamie, která předpokládá, že se pár – dospělý samec a dospělá samice – páří pouze mezi sebou po celé období páření či po celý život (Kleiman, 1977). Přítomnost více než jedné plodné samice ve skupině (plodnost může být indikována větším počtem mláďat ve skupině) podle Gursky naznačuje, že nártouni celebeští nejsou zcela monogamní. Gursky (1995) proto navrhuje termín fakultativní polygynie. Je ovšem třeba dodat, že bez testů paternity pomocí molekulárních metod není lze těžko dokázat, že obě plodné samice zplodily potomky s daným samcem ve skupině.

Podle MacKinnon a MacKinnon (1980) skupiny s více jedinci mohou být v době pozorování ve fázi vývoje, protože samice podle všeho zůstávají s rodiči až do dospělosti a skupiny se tak mohou zvětšovat. Například skupina se třemi samci a třemi samicemi se v průběhu studie MacKinnon and MacKinnon (1980) rozpadla na dvě se značným překryvem domovských okrsků. Zajímavá je v tomto ohledu také studie Gursky (2010), která sledovala disperzi u *T. spectrum*. Od roku 1994 do roku 2004 bylo ve třech etapách sledováno 33 skupin nártounů. Zhruba 15% skupin obsahovalo dvě samice. Při bližší pohledu si ale můžeme povšimnout, že ani v jednom případě nebyla druhá samice přítomna i při dalším, případně předchozím, sledování, tj. přítomnost dvou samic byla zaznamenána pokaždé u jiné skupiny (výjimkou byla skupina, která při prvním sledování obsahovala dvě samice, při dalším jednu a při třetím opět dvě). Jinak byly skupiny velmi stálé. Z toho můžeme vyvozovat, buď že zde existuje zajímavá sociální organizace v podobě jakési přechodné polygynie, kdy se skupina dočasně rozšiřuje o jinou samici a následně ji jedna ze samic opět opouští nebo tyto samice mohou být skutečně nedispergovanými potomky. Nicméně v dané studii bylo zjištěno, že samci i samice dispergují se stejnou pravděpodobností (ačkoli byla dohledána jen zhruba polovina z původně označených jedinců), což není zcela v souladu s domněnkou o druhé samici jako nedispergovaném potomkovi. Zajímavé je, že tento druh disperze je typický pro monogamní živočichy (Clobert, 2001).

Sociální systém

Nártouni celebeští jsou podle dosavadních poznatků nejvíce sociální ze všech nártounů. Původně byli, stejně jako ostatní noční primáti, považováni za asociální (Crook & Gartlan, 1966). Jak se ale prohlubovaly znalosti o těchto drobných tvorech, měnil se i pohled na socialitu, takže byli postupem času stejně jako ostatní noční primáti klasifikováni jako „solitary foragers“, tedy živočichové, u kterých existuje jistá sociální struktura a je možné u nich pozorovat společenské chování, zejména na spacích stanovištích, potravu si však hledají osamoceně (Bearder, 1987).

Podle Gursky (2000) je pak i tato klasifikace sporná, protože *T.spectrum* je značně společenský i mimo svá spací stanoviště.

Jak už bylo řečeno, nártouni celebeští žijí v rodinných skupinách. Zdá se, že tyto sociální skupiny jsou velmi stálé a neměnné po řadu let (Gursky, 2010; MacKinnon & MacKinnon, 1980). Příslušníci jedné sociální skupiny sdílejí spací stanoviště. I když zřídka spí ve fyzickém kontaktu (to platí pouze pro matky s mláďaty do 6 měsíců věku mláďate), různé formy sociálního chování tvoří nezanedbatelnou část času stráveného na spacím stanovišti. Z průměrných 11,4 hodin strávených na spacím stanovišti přibližně 9,2 hodiny strávili nártouni spánkem a zbývajících 2,2 hodiny bylo věnováno sociálnímu chování. Pozorována byla hra, vzájemné čištění srsti, těsný kontakt, vokalizace a pachové značkování. Největší podíl sociálního chování probíhal mezi matkou a mládětem, druhý největší podíl tvořilo sociální chování mezi dospělým samcem a samicí (Gursky, 2000). Nártouni celebeští mají i další zajímavé sociální projevy jako je sezení dvou jedinců vedle sebe s propletenými ocasy, držení ocasu druhého jedince, přeskokování tam a zpět přes druhého jedince nebo otírání se obličejem o jeho srst. Toto chování je zřejmě druhem olfaktorické komunikace a slouží k označení sociálního partnera (MacKinnon & MacKinnon, 1980).

Co se týče sociality mimo spací stanoviště u *T. spectrum*, členové sociálních skupin se značnou část noci pohybují blízko sebe, udržují vokální a někdy i vizuální kontakt (MacKinnon & MacKinnon, 1980). Skoro 40% noci trávili nártouni během studie Gursky (2000) ve vzdálenosti 20 nebo méně metrů od druhého jedince, 28% času bylo stráveno 10 nebo méně metrů od druhého jedince. Nártouni během noci také přímo interagují - 11% času tvořil přímý fyzický kontakt (Gursky 2000). Ten může zahrnovat sezení v těsném kontaktu (13% času ve studii Gursky, 2000), vzájemné čištění srsti, hru, pachové značkování, dělení se o potravu, případně kopulaci. Téměř 75% sociálního chování v dané studii proběhlo mezi

dospělým samcem a dospělou samicí. Frekvence nočních setkání byla v rozmezí od jednoho až do 24 setkání za noc a tato setkání mohla trvat až 3 hodiny (Gursky, 2000).

Jak je vidět z předchozího výčtu, nártouni celebeští jsou značně společenší i mimo svá spací stanoviště. Tento fakt je neobyčejně zajímavý, protože *T. spectrum* se v tomto ohledu vymyká klasické představě o nočních primátech.

Podle Beardera (1987) je totiž nespolečenský sociální systém u nočních primátů způsoben jejich malou velikostí a vysokým zastoupením hmyzu v potravě. Berader (1987) konstatuje, že hmyzožravost sama vyžaduje „solitary foraging“ (hledání si potravy o samotě), protože hmyz je po lese rozmístěn nerovnoměrně a pokud by skupina sháněla potravu pohromadě, jedinci by přímo kompetovali o stejný zdroj. Nártouni celebeští obě kritéria pro solitary foraging splňují, jsou malí a zcela masožraví (převážně hmyzožraví). Přesto pro *T. spectrum* tento předpoklad zcela neplatí.

Jaké mohou být důvody jejich zvýšené sociality? A proč jsou zřejmě více společenší než ostatní druhy nártounů?

Předpokládá se, že skupiny u živočichů se vytvářejí jen tehdy, pokud výhody společného žití převáží nevýhody (Krebs & Davies, 1993). Jako situace, při nichž je výhodné být společenský, se uvádí například zvýšený predáčnický tlak (Janson, 1992; Krebs & Davies, 1993) nebo infanticida (Kappeler, 1997a; van Schaik C & Kappeler, 1997).

U *T. spectrum* průměrná vzdálenost mezi dospělým samcem a dospělou samicí signifikantně variuje v závislosti na reprodukčním stavu samice. Průměrná vzdálenost se totiž zmenšila téměř na polovinu v době, kdy samice kojily (41,78 m oproti 26,34 m). Jedinci v dané studii tedy byli více sociální, pokud ve skupině bylo mládě, což by mohlo částečně podporovat hypotézu o předcházení infanticidě, protože páry se mohou snažit takto předcházet infanticidním útokům od cizích samců nebo samců ze sousedních skupin (Kappeler, 1997a).

Co se týče predace, nártouni byli původně považováni za nepříliš ovlivněné predáčnickým tlakem. Zdálo se, že na své potencionální predátory (např. cibetky, sovy, hady) téměř nereagují (MacKinnon & MacKinnon, 1980; Niemitz, 1979). Co se týče hadů, nártouni byli dokonce prokázáni jako jejich příležitostní predátoři (Niemitz, 1979).

V detailnějších studiích byl však vliv predace na nártouny dokázán, alespoň pro *Tarsius spectrum* (Gursky, 2002b, 2002c, 2006). Nártouni celebeští reagují zejména na hady, zvláště na velké škrtiče, jak ukázaly pokusy s plastovými modely, rozmístěnými po domovských okrcích jednotlivých skupin (Gursky, 2002b). Že škrtiči jsou predátoři nártounů, potvrzuje i pozorovaný případ predace nártouna celebeského krajtou *Python reticulatus* (Gursky, 2002c).

U *T. spectrum* byl dokonce pozorován mobbing a to v 60% nocí, kdy byl přítomen model predátora. Při mobbingu se obvykle celá skupina sdružovala, vokalizovala a zejména samci na hada útočili, ve třech případech ho dokonce kousali. Stejnou reakci vyvolávali i živí škrtiči, s nimiž se nártouni během pozorování setkali. Měnila se také průměrná vzdálenost mezi členy skupiny - za nocí, kdy byly rozmístěny modely, byla oproti zbylým nocím poloviční (20,3 m vs. 41,3 m) (Gursky, 2002b). Predace tak zřejmě socialitu u nártounů celebeských ovlivňuje. Pokud by byl predací tlak hlavní příčinou zvýšené společenskosti u *T. spectrum*, znamená to, že na další druhy nártounů a ostatní solitary foragers působí nižší predací tlak?

Také rozložení potravních zdrojů v prostoru je často uváděným determinantem sociality. Řada studií ukázala, že socialita, zvláště velikost skupiny, často odráží velikost místa využívaného pro sběr potravy (food patch size) (Chapman, Wrangham, & Chapman, 1995; Janson, 1992). Tento model je dobře využitelný zejména u frugivorů, pro insektivory však příliš nefunguje (Waser, 1981). Naopak časové rozložení zdrojů socialitu u insektivorů zřejmě vliv má a některé rozdíly v socialitě vysvětlovat může.

Gursky (2002) zjistila, že vzdálenost mezi členy skupiny u *T. spectrum* se měnila v závislosti na dostupnosti hmyzu a to jak během noci, tak v průběhu celého roku. V průběhu noci se spolu se změnou abundance měnila i průměrná vzdálenost mezi členy skupiny tak, že během hodin s vysokou početností hmyzu klesala téměř na polovinu (53,2 m vs. 26,5 m). Podobně se měnila i vzdálenost mezi jedinci v průběhu roku v návaznosti na množství hmyzu (54,5 m v období sucha, kdy bylo hmyzu málo, oproti 28,3 m v období dešťů). Časové změny v dostupnosti hmyzu tedy zřejmě vliv na socialitu u *T. spectrum* mají.

Rozložení zdrojů jako determinant sociality by mohlo zmíněné rozdíly v socialitě u nočních primátů vysvětlovat. Již zmíněný předpoklad nepravidelného rozložení zdrojů jako příčiny solitary foraging se totiž nemusí vztahovat pouze na hmyz. Řada jiných nočních primátů zařazuje kromě hmyzu do svého jídelníčku i ovoce, případně nektar, mízu či želatinu. Například *Nycticebus coucang* ve studii Wiens a Zitmann (2003) z velké části konzumoval květní nektar palmy *Eugeissona tristis*, u níž každý strom tvoří obnovitelný zdroj, který je dočasně vyčerpátný jedním outloněm, a jednotlivé stromy jsou od sebe značně vzdáleny. Stejně tak převážně frugivorní *Perodicticus potto* se živí především ovocem ze stromů (např. *Musanga cercopioides*), které jsou jednotlivě rozmístěny a stojí daleko od sebe. V takovém případě prostorové (případně i časové) zdroje mohou socialitu značně ovlivňovat a podporovat „solitary foraging“. Naopak *T. spectrum* může mít zdroje rozmístěny časově (případně i prostorově) pravidelněji.

Tento předpoklad by mohl vysvětlovat i rozdíly v socialitě jednotlivých druhů nártounů. Crompton (1989), navrhl, že příčinou odlišného stupně sociality u *T. spectrum* a *T. bancanus* by mohl být právě jejich rozdílný jídelníček. *T. bancanus* podle něj vybírá hlavně velkou kořist. V dané studii se jedinci živili zejména brouky a dále zástupci řádu Orthoptera jako jsou cvrčci a šváby. Tento druh kořisti je relativně vzácný a nepravidelně roztroušený po habitatu, což podle Cromptona vede k samotářskému chování nártounů západosundských. Naopak *T. spectrum* podle něj preferuje především létající hmyz a koloniální Hymenoptera, což by mohlo přispívat k většímu stupni sociality (Crompton, 1989). Konzumace koloniálního hmyzu může splňovat předpoklad o pravidelnosti rozmístění zdrojů, neboť tento zdroj se pravidelně obnovuje. Vliv rychlosti obnovy množství kořisti na socialitu byl potvrzen například u drobných karnivorů - tam, kde se kořist v podobě hmyzu obnovovala rychle, se spíše tvořily skupiny, protože cena za sociální toleranci je v takovém případě nízká. (Waser, 1981). Pro Cromptonovu teorii hovoří například výsledky studie MacKinnon a MacKinnon (1980), ve které se *T. spectrum* živili hlavně mûrami a termity a dále cvrčky, šváby a brouky. Rovněž Gursky (2000) dokumentuje Hymenoptera jako důležitou složku potravy u *T. spectrum*.

Stejné vysvětlení pro socialitu bylo použito například u druhu *Loris lydekkerianus lydekkerianus*. Ten je podle dosavadních poznatků rovněž značně společenský, zřejmě více než jeho příbuzní jako je poto (*Perodicticus potto*) nebo outloň (*Nycticebus* spp.). Lori je téměř úplně insektivorní a navíc konzumuje především hmyz žijící ve snadno obnovitelných koloniích (63% potravy tvořili mravenci a termity) (Nekaris, 2006; Nekaris & Rasmussen, 2003).

Další vysvětlení rozdílů v socialitě u jednotlivých druhů nártounů vycházející z teorie o rozložení zdrojů podává Gursky (2000, 2002b). Podle autorky může za odlišnostmi v socialitě stát nikoli rozdíl v typu konzumovaného hmyzu, ale rozdíl v habitatech různých druhů nártounů. Nártouni na Borneu a Filipínách žijí v lesích s převahou stromů z čeledi Dipterocarpaceae. O těch je známo, že nesou ovoce synchronně, v nepravidelných, nejčastěji sedmiletých cyklech (van Schaik, Terborgh, & Wright, 1993). Naopak na Sulawesi, alespoň podle závěrů autorky, jsou nejhojnějšími stromy fíkovníky, které plodí po celý rok. Protože početnost některých druhů hmyzu kolísá společně s početností květů a plodů, na které jsou vázány (Primack & Corlett, 2004), nepravidelné časové i prostorové rozložení hmyzu

v dipterokarpních lesích může podporovat nespolečenské chování u bornejských a filipínských nártounů (Gursky, 2000, 2002a).¹

Rozdíly v socialitě u nártounů však mohou také být odrazem rozdílné evoluční historie jednotlivých druhů. *T. spectrum* je nejméně morfologicky specializovaný a rozšířeným názorem je, že společný předek nártounů mohl připomínat právě *T. spectrum* (Groves, 1976, 1984; Musser & Dagosto, 1987; Niemitz, 1979). Groves (1998) dokonce konstatoval, že nártouni celebeští jsou natolik odlišní, že by měli představovat samostatný rod a navrhl jméno *Rabienus* (Gray 1821; citováno v Groves, 1998).

Muller & Thalmann (2000) navrhli, že vyšší společenskost nártounů *T. spectrum* oproti ostatním solitary foragers může pramenit z odlišné evoluční historie, protože u nártounů, jakožto sekundárně nočních živočichů, se mohla současná sociální organizace vyvinout druhotně z původně gregariozní sociální organizace typické pro denní primáty (viz kapitola Socialita) (Muller & Thalmann, 2000).

Jestliže je *T. spectrum* nejméně specializovaným druhem, je možné, že se u něj uchovala společenská struktura nejvíce podobná gregarioznímu dennímu předkovi, zatímco ostatní druhy pokročily, stejně jako v případě specializace morfologické, dále ve své adaptaci na noční život a solitary foraging.

¹ Na tomto místě by bylo dobré poznamenat, že tato teorie zřejmě dobře popisuje rozdíl mezi lesy na Borneu a Sulawesi, z něhož autorka pravděpodobně vycházela, není ovšem jisté, zda je stejně dobře aplikovatelná i na rozdíl mezi Sulawesi a Filipínami. Konkrétně ve studii Neri-Arboleda et al. (2002) byl proveden průzkum vegetace v místě výzkumu a zjištěno 15 nejčastějších stromů. Z nich ovšem ani jeden není z čeledi Dipterocarpaceae a dva jsou fíkovníky. Rovněž Dagosto et al. (2001) uvádí fíkovníky jako jeden ze tří nejčastějších stromů ve studované oblasti.

LITERATURA

- Adams, L., & Davis, S. D. (1967). The internal anatomy of home range. *Journal of Mammalogy*, 48, 529-536.
- Altmann, J. (1974). Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour* 49,(3/4), 227-267
- Andrew, R. J. (1964). The displays of the primates. In *EVOLUTIONARY AND GENETIC BIOLOGY OF PRIMATES, VOL. 2* (pp. 227-309). New York: Academic Press.
- Atsalis, S. (2000). Spatial distribution and population composition of the brown mouse lemur (*Microcebus rufus*) in Ranomafana National Park, Madagascar, and its implications for social organization. *American Journal of Primatology*, 51(1), 61-78.
- Bearder, S. K. (1987). Lorises, bushbabies, and tarsiers: diverse societies in solitary foragers. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham & T. T. Struhsaker (Eds.), *Primate Societies* (pp. 11-24). Chicago: University of Chicago Press.
- Bearder, S. K. (1999). Physical and social diversity among nocturnal primates: A new view based on long term research. *Primates*, 40(1), 267-282.
- Bearder, S. K., Ambrose, L., Harcourt, C., Honess, P., Perkin, A., Pimley, E., et al. (2003). Species-typical patterns of infant contact, sleeping site use and social cohesion among nocturnal primates in Africa. *Folia Primatologica*, 74(5-6), 337-354.
- Bearder, S. K., & Doyle, G. A. (1974). Field and laboratory studies of social organization in bushbabies (*Galago senegalensis*). *Journal of Human Evolution*, 3, 37-50.
- Bearder, S. K., Honess, P. E., & Ambrose, L. (1995). Species diversity among galagos with special reference to mate recognition. In *CREATURES OF THE DARK: THE NOCTURNAL PROSIMIANS* (pp. 331-352). New York: Plenum Press.
- Bearder, S. K., & Martin, R. D. (1980a). Acacia gum and its use by bushbabies, *Galago senegalensis* (Primates: Lorisidae). *International Journal of Primatology*, 1, 103-128.
- Bearder, S. K., & Martin, R. D. (1980b). The social organization of a nocturnal primate revealed by radio tracking. In C. J. Amlaner, Jr. & D. W. Macdonald (Eds.), *A HANDBOOK OF BIOTELEMETRY AND RADIO TRACKING* (Vol. Abstract: Animal Behaviour Abstracts 9: #255-Y9, 1981., pp. 633-648). Oxford: Pergamon Press, Ltd.
- Bearder, S. K., Nekaris, K. A. I., & Curtis, D. J. (2006). A re-evaluation of the role of vision in the activity and communication of nocturnal primates. *Folia Primatologica*, 77(1-2), 50-71.
- Becker, M. L., Watson, S. L., & Ward, J. P. (1999). Mirror-directed social behaviors of Garnett's greater bush baby (*Otolemur garnettii*). *International Journal of Primatology*, 20(5), 633-650.
- Biebouw, K. (2009). Home range size and use in *Allocebus trichotis* in Analamazaotra Special Reserve, central eastern Madagascar. *International Journal of Primatology*, 30(2), 367-386.
- Biebouw, K., Bearder, S., & Nekaris, A. (2009). Tree hole utilisation by the hairy-eared dwarf lemur (*Allocebus trichotis*) in Analamazaotra Special Reserve. *Folia Primatologica*, 80(2), 89-103.

- Bishop, A. (1964). Use of the hand in the lower primates. In *EVOLUTIONARY AND GENETIC BIOLOGY OF PRIMATES, VOL. 2* (pp. Pp 133-225). New York: Academic Press.
- Brandon-Jones, D., Eudey, A. A., Geissmann, T., Groves, C. P., Melnick, D. J., Morales, J. C., et al. (2004). Asian primate classification. *International Journal of Primatology*, *25*(1), 97-164.
- Braune, P., Schmidt, S., & Zimmermann, E. (2005). Spacing and group coordination in a nocturnal primate, the golden brown mouse lemur (*Microcebus ravelobensis*): the role of olfactory and acoustic signals. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *58*(6), 587-596.
- Brotherton, P. N. M., Pemberton, J. M., Komers, P. E., & Malarky, G. (1997). Genetic and behavioural evidence of monogamy in a mammal, Kirk's dik-dik (*Madoqua kirkii*). *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*, *264*, 675-681.
- Clark, A. B. (1985). Sociality in a nocturnal "solitary" prosimian: *Galago crassicaudatus*. *International Journal of Primatology*, *6*(6), 581-600.
- Clobert, J. (2001). *Dispersal*: Oxford University Press.
- Clutton-Brock, T. H. (1989). Review Lecture: Mammalian Mating Systems. *Proceedings of the Royal Society of London. B. Biological Sciences*, *236*(1285), 339-372.
- Clutton-Brock, T. H., & Harvey, P. H. (1977). Primate ecology and social organization. *Journal of Zoology*, *183*, 1-39.
- Cole, L. C. (1949). The measurement of interspecific association. *Ecology*, *30*, 411-424.
- Crompton. (1989). Mechanisms for speciation in galago and *Tarsius*. *Humam Evolution*, *4*, 105-116.
- Crompton, & Andau, P. M. (1987). Ranging, activity rhythms, and sociality in free-ranging *Tarsius bancanus*: A preliminary report. *International Journal of Primatology*, *8*(1), 43-71.
- Crook, J. H., & Gartlan, J. S. (1966). Evolution of primate societies. *NATURE*, *210*, 1200-1203.
- Dagosto, M., Gebo, D. L., & Dolino, C. (2001). Positional behavior and social organization of the Philippine Tarsier (*Tarsius syrichta*). *Primates*, *42*(3), 233-243.
- Dagosto, M., Gebo, D. L., & Dolino, C. N. (2003). The natural history of the Philippine tarsier (*Tarsius syrichta*). In *TARSIERS: PAST, PRESENT, AND FUTURE* (pp. 237-259). New Brunswick: Rutgers Univ Press.
- Dammhahn, M., & Kappeler, P. M. (2005). Social system of *Microcebus berthae*, the world's smallest primate. *International Journal of Primatology*, *26*(2), 407-435.
- Dammhahn, M., & Kappeler, P. M. (2009). Females go where the food is: does the socio-ecological model explain variation in social organisation of solitary foragers? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *63*(6), 939-952.
- Di Fiore, A. (2003). Molecular genetic approaches to the study of primate behavior, social organization, and reproduction. *YEARBOOK OF PHYSICAL ANTHROPOLOGY*, *46*, 62-99.

- Di Fiore, A., & Rendall, D. (1994). Evolution of social organization: A reappraisal for primates by using phylogenetic methods. *PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF THE UNITED STATES OF AMERICA*, 91(21), 9941-9945.
- Dominy, N. J., Ross, C. F., & Smith, T. D. (2004). Evolution of the special senses in primates: past, present, and future. *ANATOMICAL RECORD*, 281A(1), 1078-1082.
- Driller, C., Perwitasari-Farajallah, D., Zischler, H., & Merker, S. (2009). The social system of lariang tarsiers (*Tarsius lariang*) as revealed by genetic analyses. *International Journal of Primatology*, 30(2), 267-281.
- Dykyj, D. (1980). Locomotion of the slow loris in a designed substrate context. *American Journal of Physical Anthropology*, 52, 577-586.
- Eberle, M., & Kappeler, P. M. (2004). Sex in the dark: determinants and consequences of mixed male mating tactics in *Microcebus murinus*, a small solitary nocturnal primate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57(1), 77-90.
- Eberle, M., & Kappeler, P. M. (2008). Mutualism, reciprocity, or kin selection? Cooperative rescue of a conspecific from a boa in a nocturnal solitary forager the gray mouse lemur. *American Journal of Primatology*, 70(4), 410-414.
- Ehrlich, A., & Musicant, A. (1977). Social and individual behaviors in captive slow lorises. *BEHAVIOUR*, 60, 195-220.
- Eisenberg. (1966). The social organization of mammals. In J. G. Helmcke, H. Lengerken, D. Starck & H. Wermuth (Eds.), *Handbuch der zoologie* (pp. 249-256). Berlin: Walter De Gruyter.
- Eisenberg, J. F., Muckenhirn, N. A., & Rudran, R. (1972). The relation between ecology and social structure in primates. *SCIENCE*, 176, 863-874.
- Elliot, O., & Elliot, M. (1967). Field notes on the slow loris in Malaya. *Journal of Mammalogy*, 48, 497-498.
- Emlen, S. T., & Oring, L. W. (1977). ECOLOGY, SEXUAL SELECTION, AND EVOLUTION OF MATING SYSTEMS. *SCIENCE*, 197(4300), 215-223.
- Fernandez-Duque, E. (2007). Aotinae: social monogamy in the only nocturnal haplorhines. In C. C. J. C. J. Campbell, A. A. F. A. Fuentes, K. K. C. M. K. C. MacKinnon, M. M. P. M. Panger & S. S. K. B. S. K. Bearder (Eds.), *PRIMATES IN PERSPECTIVE* (pp. 139-154). New York: Oxford Univ Press.
- Fietz, J. (1999a). Mating system of *Microcebus murinus*. *American Journal of Primatology*, 48(2), 127-133.
- Fietz, J. (1999b). Monogamy as a rule rather than exception in nocturnal lemurs: The case of the fat-tailed dwarf lemur, *Cheirogaleus medius*. *ETHOLOGY*, 105(3), 259-272.
- Fietz, J. (2003). Pair living and mating strategies in the fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogaleus medius*). In U. H. Reichard & C. Boesch (Eds.), *MONOGAMY: MATING STRATEGIES AND PARTNERSHIPS IN BIRDS, HUMANS AND OTHER MAMMALS* (pp. 214-231). Cambridge: Cambridge Univ Press.
- Fietz, J., Zischler, H., Schwiegl, C., Tomiuk, J., Dausmann, K. H., & Ganzhorn, J. U. (2000). High rates of extra-pair young in the pair-living fat-tailed dwarf lemur, *Cheirogaleus medius*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(1), 8-17.

- Fleagle, J. G. (1999). *PRIMATE ADAPTATION AND EVOLUTION. 2ND EDITION*. San Diego: Academic Press.
- Frederick, C. (1998). Observations of paternal care in *Perodicticus potto* at the Cincinnati Zoo and botanical garden. *Folia Primatologica*, 69, 312-317.
- Fuentes, A. (1999). Re-evaluating primate monogamy. *American Anthropologist*, 100, 890-907.
- Girman, D. J., Mills, M. G. L., Geffen, E., & Wayne, R. K. (1997). A molecular genetic analysis of social structure, dispersal, and interpack relationships of the African wild dog (*Lycaon pictus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40(3), 187-198.
- Goossens, B., Graziani, L., Waits, L. P., Farand, E., Magnolon, S., Coulon, J., et al. (1998). Extra-pair paternity in the monogamous Alpine marmot revealed by nuclear DNA microsatellite analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 43(4), 281-288.
- Gould, L., & Sauther, M. (2007). Lemuriformes. In C. C. J. C. J. Campbell, A. A. F. A. Fuentes, K. K. C. M. K. C. MacKinnon, M. M. P. M. Panger & S. S. K. B. S. K. Bearder (Eds.), *PRIMATES IN PERSPECTIVE* (pp. 46-72). New York: Oxford Univ Press.
- Groves. (1976). The origin of the mammalian fauna of Sulawesi (Celebes). *ZEITSCHRIFT FUER SAEUGETIERKUNDE*, 41, 201-216.
- Groves. (1984). Mammal faunas and the palaeogeography of the Indo-Australian region. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 69, 267-273.
- Groves. (1998). Systematics of tarsiers and lorises. *Primates*, 39(1), 13-27.
- Groves. (2001). *Primate Taxonomy*. Washington and London: Smithsonian Institute Press.
- Groves. (2005). Order Primates. In *MAMMAL SPECIES OF THE WORLD: A TAXONOMIC AND GEOGRAPHIC REFERENCE. 3RD EDITION* (pp. 111-184). Baltimore: Johns Hopkins Univ Press.
- Grubb, P., Butynski, T. M., Oates, J. F., Bearder, S. K., Disotell, T. R., Groves, C. P., et al. (2003). Assessment of the diversity of African primates. *International Journal of Primatology*, 24(6), 1301-1357.
- Gursky. (1995). Group size and composition in the spectral tarsier, *Tarsius spectrum*, Sulawesi, Indonesia: implications for social organisation. *Tropical Biodiversity*, 3(1), 57-62.
- Gursky. (1998a). Conservation status of the spectral tarsier *Tarsius spectrum*: Population density and home range size. *Folia Primatologica*, 69(Suppl 1), 191-203.
- Gursky. (1998b). Effects of radio transmitter weight on a small nocturnal primate. *American Journal of Primatology*, 46(2), 145-155.
- Gursky. (2000). Sociality in the spectral tarsier, *Tarsius spectrum*. *American Journal of Primatology*, 51(1), 89-101.
- Gursky. (2002a). The behavioral ecology of the spectral tarsier, *Tarsius spectrum*. *EVOLUTIONARY ANTHROPOLOGY*, 11(6), 226-234.
- Gursky. (2002b). Determinants of gregariousness in the spectral tarsier (Prosimian: *Tarsius spectrum*). *Journal of Zoology*, 256(3), 401-410.
- Gursky. (2002c). Predation on a wild spectral tarsier (*Tarsius spectrum*) by a snake. *Folia Primatologica*, 73(1), 60-62.

- Gursky. (2005a). Associations between adult spectral tarsiers. *American Journal of Physical Anthropology*, 128(1), 74-83.
- Gursky. (2005b). Predator mobbing in *Tarsius spectrum*. *International Journal of Primatology*, 26(1), 207-221.
- Gursky. (2006). Function of snake mobbing in spectral tarsiers. *American Journal of Physical Anthropology*, 129(4), 601-608.
- Gursky. (2010). Dispersal Patterns in *Tarsius spectrum*. *International Journal of Primatology*, 31(1), 117-131.
- Harcourt, C. S., & Nash, L. T. (1986). Social organization of galagos in Kenyan coastal forests: I. Galago zanzibaricus. *American Journal of Primatology*, 10(4), 339-355.
- Haring, D. M., Wright, P. C., & Simons, E. L. (1985). Social behaviors of *Tarsius syrichta* and *Tarsius bancanus*. *American Journal of Physical Anthropology*, 66(2), 179.
- Harris, S., Cresswell, W. J., Forde, P. G., Trehwella, W. J., Wollard, T., & Wrury, S. (1990). Home range analysis using radio-tracking data-a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review*, 20, 97-123.
- Hilgartner, R. (2006). *Living apart together: Pair-living in red-tailed sportive lemurs (Lepilemur ruficaudatus)*. Unpublished Doctoral Thesis, Universität Ulm, Ulm.
- Hladik, C. M. (1979). Diet and ecology of prosimians. In *THE STUDY OF PROSIMIAN BEHAVIOR* (pp. 307-357). New York: Academic Press.
- Huck, M., Loettker, P., Boehle, 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.
- Chapman, C. A., Wrangham, R. W., & Chapman, L. J. (1995). Ecological constraints on group size: An analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36(1), 59-70.
- Charles-Dominique, P. (1977). *Ecology and Behaviour of Nocturnal Primates*. New York: Columbia University Press.
- Charles-Dominique, P. (1978). Solitary and gregarious prosimians: Evolution of social structures in primates. In *RECENT ADVANCES IN PRIMATOLOGY, VOL. 3: EVOLUTION* (pp. 139-149). New York: Academic Press.
- Charles-Dominique, P., & Bearder, S. K. (1979). Field studies of lorid behavior: Methodological aspects. In *THE STUDY OF PROSIMIAN BEHAVIOR* (pp. 567-629). New York: Academic Press.
- Charles-Dominique, P., & Martin, R. D. (1970). Evolution of lorises and lemurs. *NATURE*, 227, 257-260.
- Jachowski, D. S., & Pizzaras, C. (2005). Introducing an innovative semi-captive environment for the Philippine tarsier (*Tarsius syrichta*). *ZOO BIOLOGY*, 24(1), 101-109.
- Janson, C. H. (1992). Evolutionary ecology of primate social structure. In *EVOLUTIONARY ECOLOGY AND HUMAN BEHAVIOR* (pp. 95-130). New York: Aldine de Gruyter.
- Janson, C. H. (2000). Primate socio-ecology: The end of a golden age. *EVOLUTIONARY ANTHROPOLOGY*, 9(2), 73-86.
- Jolly, A. (1998). Pair-bonding, female aggression and the evolution of lemur societies. *Folia Primatologica*, 69(Suppl 1), 1-13.

- Kappeler, P. M. (1997a). Determinants of primate social organization: Comparative evidence and new insights from Malagasy lemurs. *BIOLOGICAL REVIEWS OF THE CAMBRIDGE PHILOSOPHICAL SOCIETY*, 72(1), 111-151.
- Kappeler, P. M. (1997b). Intrasexual selection and testis size in strepsirhine primates. *BEHAVIORAL ECOLOGY*, 8(1), 10-19.
- Kappeler, P. M. (1997c). Intrasexual selection in *Mirza coquereli*: Evidence for scramble competition polygyny in a solitary primate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(2), 115-127.
- Kappeler, P. M. (1999). Convergence and divergence in primate social systems. In *PRIMATE COMMUNITIES* (pp. 158-170). Cambridge: Cambridge Univ Press.
- Kappeler, P. M., & van Schaik, C. P. (2002). Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology*, 23(4), 707-740.
- Kappeler, P. M., Wimmer, B., Zinner, D., & Tautz, D. (2002). The hidden matrilineal structure of a solitary lemur: Implications for primate social evolution. *PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY OF LONDON*, B269(1502), 1755-1763.
- Kay, R. F., Ross, C., & Williams, B. A. (1997). Anthropoid origins. *SCIENCE*, 275(5301), 797-804.
- Kays R.W., & Gittleman J.L. (2001). The social organization of the kinkajou (*Potos flavus*). *Journal of Zoology*, 253, 491-504.
- Kays, R. W., & Gittleman, J. L. (2001). The social organization of the kinkajou (*Potos flavus*). *Journal of Zoology*, 253, 491-504.
- Kenward, R. E. (2001). *A manual for wildlife radio tagging*. New York: Academic Press.
- Kishimoto, R., & Kawamichi, T. (1996). Territoriality and monogamous pairs in a solitary ungulate, the Japanese serow, *Capricornis crispus*. *Animal Behaviour*, 52(4), 673-682.
- Kleiman, D. G. (1977). Monogamy in mammals. *QUARTERLY REVIEW OF BIOLOGY*, 52, 39-69.
- Komers, P. E., & Brotherton, P. N. M. (1997). Female space use is the best predictor of monogamy in mammals. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 264, 1261-1270.
- Koop, B. F., Tagle, D. A., Goodman, M., & Slightom, J. L. (1989). A molecular view of primate phylogeny and important systematic and evolutionary questions. *MOLECULAR BIOLOGY AND EVOLUTION*, 6(6), 580-612.
- Krebs, J. R., & Davies, N. B. (1993). *An introduction to behavioral ecology*. Oxford: Blackwell.
- Lahann, P. (2007). Biology of *Cheirogaleus major* in a littoral rain forest in southeast Madagascar. *International Journal of Primatology*, 28(4), 895-905.
- Lee, P. C. (1994). Social structure and evolution. In *BEHAVIOUR AND EVOLUTION* (pp. 266-337). Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- MacKinnon, J., & MacKinnon, K. (1980). The behavior of wild spectral tarsiers. *International Journal of Primatology*, 1, 361-379.
- Martin, R. D. (1979). Phylogenetic aspects of prosimian behavior. In *THE STUDY OF PROSIMIAN BEHAVIOR* (pp. 45-77). New York: Academic Press.
- Merker, S. (2006). Habitat-specific ranging patterns of Dian's tarsiers (*Tarsius diana*) as revealed by radiotracking. *American Journal of Primatology*, 68(2), 111-125.

- Merker, S., & Groves, C. P. (2006). *Tarsius lariang*: a new primate species from western Central Sulawesi. *International Journal of Primatology*, 27(2), 465-485.
- Merker, S., & Yustian, I. (2008). Habitat use analysis of Dian's tarsier (*Tarsius diana*) in a mixed-species plantation in Sulawesi, Indonesia. *Primates*, 49(2), 161-164.
- Merker, S., Yustian, I., & Muehlenberg, M. (2005). Responding to forest degradation: altered habitat use by Dian's tarsier *Tarsius diana* in Sulawesi, Indonesia. *ORYX*, 39(2), 189-195.
- Morino, L. (2009). Monogamy in mammals: expanding the perspective on hylobatid mating systems. In *GIBBONS: NEW PERSPECTIVES ON SMALL APE SOCIOECOLOGY AND POPULATION BIOLOGY* (pp. 279-311). New York: Springer.
- Muller. (1998). A preliminary report on the social organisation of *Cheirogaleus medius* (Cheirogaleidae; Primates) in north-west Madagascar. *Folia Primatologica*, 69(3), 160-166.
- Muller. (1999a). Aspects of social life in the fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogaleus medius*): Inferences from body weights and trapping data. *American Journal of Primatology*, 49(3), 265-280.
- Muller. (1999b). Social organization of the fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogaleus medius*) in northwestern Madagascar. In Rakotosamimanana B., Rasamimanana H., Ganzhorn J.U. & Goodman S.M. (Eds.), *New directions in lemur studies* (pp. 139-158). New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers.
- Muller, & Thalmann, U. (2000). Origin and evolution of primate social organisation: A reconstruction. *BIOLOGICAL REVIEWS OF THE CAMBRIDGE PHILOSOPHICAL SOCIETY*, 75(3), 405-435.
- Munshi-South, J., Emmons, L. H., & Bernard, H. (2007). Behavioral monogamy and fruit availability in the large tree shrew (*Tupaia tana*) in Sabah, Malaysia. *Journal of Mammalogy*, 88(6), 1427-1438.
- Murphy, W. J., Eizirik, E., Johnson, W. E., Zhang, Y. P., Ryder, O. A., & O'Brien, S. J. (2001). Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *NATURE*, 409(6820)(WI 026608), 614-618.
- Musser, G. G., & Dagosto, M. (1987). The identity of *Tarsius pumilus*, a pygmy species endemic to the montane mossy forests of Central Sulawesi. *AMERICAN MUSEUM NOVITATES*, (2867), 1-53.
- Mutschler, T., Nievergelt, C. M., & Feistner, A. T. C. (2000). Social organization of the Alaotran gentle lemur (*Hapalemur griseus alaotrensis*). *American Journal of Primatology*, 50(1), 9-24.
- Nash, L. T., & Harcourt, C. S. (1986). Social organization of galagos in Kenyan coastal forests: II. *Galago garnettii*. *American Journal of Primatology*, 10(4), 357-369.
- Nekaris. (2001). Activity budget and positional behavior of the Mysore slender loris (*Loris tardigradus lydekkerianus*): Implications for slow climbing locomotion. *Folia Primatologica*, 72(4), 228-241.
- Nekaris. (2003a). Observations of mating, birthing and parental behaviour in three subspecies of slender loris (*Loris tardigradus* and *Loris lydekkerianus*) in India and Sri Lanka. *Folia Primatologica*, 74(5-6), 312-336.

- Nekaris. (2003b). Spacing system of the Mysore slender loris (*Loris lydekkerianus* lydekkerianus). *American Journal of Physical Anthropology*, 121(1), 86-96.
- Nekaris. (2006). Social lives of adult Mysore slender lorises (*Loris lydekkerianus* lydekkerianus). *American Journal of Primatology*, 68(12), 1171-1182.
- Nekaris, & Bearder, S. K. (2007). The lorisiform primates of Asia and mainland Africa: diversity shrouded in darkness. In *PRIMATES IN PERSPECTIVE* (pp. 24-45). New York: Oxford Univ Press.
- Nekaris, Blackham, G. V., & Nijman, V. (2008). Conservation implications of low encounter rates of five nocturnal primate species (*Nycticebus* spp.) in Asia. *Biodiversity and Conservation*, 17(4), 733-747.
- Nekaris, & Jayewardene, J. (2004). Survey of the slender loris (Primates, Lorisidae Gray, 1821: *Loris tardigradus* Linnaeus, 1758 and *Loris lydekkerianus* Cabrera, 1908) in Sri Lanka. *Journal of Zoology*, 262(4), 327-338.
- Nekaris, & Rasmussen, D. T. (2003). Diet and feeding behavior of Mysore slender lorises. *International Journal of Primatology*, 24(1), 33-46.
- Nekaris, & Stevens, N. J. (2007). Not all lorises are slow: rapid arboreal locomotion in *Loris tardigradus* of southwestern Sri Lanka. *American Journal of Primatology*, 69(1), 112-120.
- Neri-Arboleda, I., Stott, P., & Arboleda, N. P. (2002). Home ranges, spatial movements and habitat associations of the Philippine tarsier (*Tarsius syrichta*) in Corella, Bohol. *Journal of Zoology*, 257(3), 387-402.
- Newell, T. G. (1971). Social encounters in two prosimian species: *Galago crassicaudatus* and *Nycticebus coucang*. *Psychonomic Science*, 24, 128-130.
- Niemitz, C. (1979). Outline of the behavior of *Tarsius bancanus*. In *THE STUDY OF PROSIMIAN BEHAVIOR* (pp. 631-660). New York: Academic Press.
- Nietsch, A., & Niemitz, C. (1992). Indication for facultative polygamy in free-ranging *Tarsius spectrum* supported by morphometric data. In *XIVTH CONGRESS OF THE INTERNATIONAL PRIMATOLOGICAL SOCIETY* (pp. 318). Strasbourg: IPS.
- Nievergelt, C. M., Digby, L. J., Ramakrishnan, U., & Woodruff, D. S. (2000). Genetic analysis of group composition and breeding system in a wild common marmoset (*Callithrix jacchus*) population. *International Journal of Primatology*, 21(1), 1-20.
- Nijman, V., & Meijaard, E. (2008). Zoogeography of primates in insular Southeast Asia: species-area relationships and the effects of taxonomy. *Contributions to Zoology*, 77(2), 117-126.
- Norscia, I., & Borgognini-Tarli, S. M. (2008). Ranging behavior and possible correlates of pair-living in southeastern avahis (Madagascar). *International Journal of Primatology*, 29(1), 153-171.
- Osman-Hill, W. C. (1953). *Primates: A Comparative Anatomy and Taxonomy. I - Strepsirhini*. Edinburgh: Edinburgh University Press.
- Palombit, R. A. (1994). Extra-pair copulations in a monogamous ape. *Animal Behaviour*, 47(3), 721-723.
- Pariante, G. (1979). The role of vision in prosimian behavior. In *THE STUDY OF PROSIMIAN BEHAVIOR* (pp. 411-459). New York: Academic Press.

- Pellis, S. M., & Iwaniuk, A. N. (1999). The problem of adult play fighting: A comparative analysis of play and courtship in primates. *ETHOLOGY*, *105*(9), 783-806.
- Petter, J. J., Schilling, A., & Pariente, G. (1971). Observations éco-éthologiques sur deux lémuriens malagaches nocturnes: *Phaner furcifer* et *Microcebus coquereli*. *Terre et Vie*, *25*, 287-327.
- Pimley, E. R., Bearder, S. K., & Dixson, A. F. (2005a). Home range analysis of *Perodicticus potto edwardsi* and *Sciurocheirus cameronensis*. *International Journal of Primatology*, *26*(1), 191-206.
- Pimley, E. R., Bearder, S. K., & Dixson, A. F. (2005b). Social organization of the Milne-Edwards' potto. *American Journal of Primatology*, *66*(4), 317-330.
- Plavcan, J. M. (2001). Sexual dimorphism in primate evolution. *YEARBOOK OF PHYSICAL ANTHROPOLOGY*, *44*, 25-53.
- Pournelle, G. H. (1955). The Bashful Clown. *ZOONOOZ*, *28*(2), 23-25.
- Primack, R., & Corlett, R. (2004). *Tropical rainforests: an ecological and biogeographical comparison*. New York: Blackwell Sciences New York.
- Pullen, S. L., Bearder, S. K., & Dixson, A. F. (2000). Preliminary observations on sexual behavior and the mating system in free-ranging lesser galagos (*Galago moholi*). *American Journal of Primatology*, *51*(1), 79-88.
- Radespiel, U. (2000). Sociality in the gray mouse lemur (*Microcebus murinus*) in northwestern Madagascar. *American Journal of Primatology*, *51*(1), 21-40.
- Radespiel, U., Cepok, S., Zietemann, V., & Zimmermann, E. (1998). Sex-specific usage patterns of sleeping sites in grey mouse lemurs (*Microcebus murinus*) in northwestern Madagascar. *American Journal of Primatology*, *46*(1), 77-84.
- Radespiel, U., Ehresmann, P., & Zimmermann, E. (2003). Species-specific usage of sleeping sites in two sympatric mouse lemur species (*Microcebus murinus* and *M. ravelobensis*) in northwestern Madagascar. *American Journal of Primatology*, *59*(4), 139-151.
- Radhakrishna, S., & Singh, M. (2002a). Home range and ranging pattern in the slender loris (*Loris tardigradus lydekkerianus*). *Primates*, *43*(3), 237-248.
- Radhakrishna, S., & Singh, M. (2002b). Social behaviour of the slender loris (*Loris tardigradus lydekkerianus*). *Folia Primatologica*, *73*(4), 181-196.
- Rasmussen, D. T., & Nekaris, K. A. (1998). Evolutionary history of lorisiform primates. *Folia Primatologica*, *69*, 250-285.
- Rasoloarison, R. M., Goodman, S. M., & Ganzhorn, J. U. (2000). Taxonomic revision of mouse lemurs (*Microcebus*) in the western portions of Madagascar. *International Journal of Primatology*, *21*(6), 963-1019.
- Rasoloharijaona, S., Rakotosamimanana, B., Randrianambinina, B., & Zimmermann, E. (2003). Pair-specific usage of sleeping sites and their implications for social organization in a nocturnal Malagasy primate, the Milne Edwards' sportive lemur (*Lepilemur edwardsi*). *American Journal of Physical Anthropology*, *122*(3), 251-258.
- Ravosa, M. J., & Dagosto, M. (2007). *PRIMATE ORIGINS: ADAPTATIONS AND EVOLUTION*. New York: Springer.

- Reichard, U. (2003). Monogamy: past and present. In U. Reichard & C. Boesch (Eds.), *Monogamy: Mating Strategies and Partnerships in Birds, Humans, and Other Mammals* (pp. 190-213). Cambridge: Cambridge University Press.
- Ribble, D. O. (1991). The monogamous mating system of *Peromyscus californicus* as revealed by DNA fingerprinting. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29(3), 161-166.
- Rodman, P. S. (1999). Whither primatology? The place of primates in contemporary anthropology. *ANNUAL REVIEW OF ANTHROPOLOGY*, 28, 311-339.
- Roos, C. (2003). *Molekulare Phylogenie der Halbaffen, Schlankaffen, und Gibbons*. Unpublished Dissertation, University of Munich, Munich.
- Ross, C., Williams, B., & Kay, R. F. (1998). Phylogenetic analysis of anthropoid relationships. *Journal of Human Evolution*, 35(3), 221-306.
- Ross, C. F. (2004). The tarsier fovea: Functionless vestige or nocturnal adaptation? In C. F. Ross & R. F. Kay (Eds.), *ANTHROPOID ORIGINS: NEW VISIONS* (pp. 477-537). New York: Kluwer Academic/Plenum Publ.
- Rutberg, A. T. (1983). The evolution of monogamy in primates. *Journal of Theoretical Biology*, 104(1), 93-112.
- Seaman D.E., Griffith B., & Powell R. A. (1998). KERNELHR: A Program for Estimating Animal Home Ranges. *Wildlife Society Bulletin*, 26(1), 95-100.
- Shekelle, M. (2008a). Distribution and biogeography of tarsiers. In M. M. Shekelle, I. I. Maryanto, C. C. Groves, H. H. Schulze & H.-S. H. Fitch-Snyder (Eds.), *PRIMATES OF THE ORIENTAL NIGHT* (pp. 13-27). Bogor: LIPI Press.
- Shekelle, M. (2008b). The history and mystery of the mountain tarsier, *Tarsius pumilus*. *PRIMATE CONSERVATION*, 23, 121-124.
- Shekelle, M., Groves, C., Merker, S., & Supriatna, J. (2008). *Tarsius tumpara*: a new tarsier species from Siau Island, North Sulawesi. *PRIMATE CONSERVATION*, 23, 55-64.
- Shoshani, J., Groves, C. P., Simons, E. L., & Gunnell, G. F. (1996). Primate phylogeny: Morphological vs molecular results. *MOLECULAR PHYLOGENETICS AND EVOLUTION*, 5(1)(WI 021281), 102-154.
- Schmelting, B., Ehresmann, P., Lutermann, H., Randrianambinina, B., & Zimmermann, E. (2000). Reproduction of two sympatrically living mouse lemur species (*Microcebus murinus*, *M. ravelobensis*) in north-western Madagascar. First results of a long-term study. *Folia Primatologica*, 71(4), 241-242.
- Schmitz, J., Ohme, M., & Zischler, H. (2001). SINE insertions in cladistic analyses and the phylogenetic affiliations of *Tarsius bancanus* to other primates. *GENETICS*, 157(2)(WI 027192), 777-784.
- Schmitz, J., Roos, C., & Zischler, H. (2005). Primate phylogeny: molecular evidence from retroposons. *CYTOGENETIC AND GENOME RESEARCH*, 108(1-3), 26-37.
- Schuelke, O. (2001). Social anti-predator behaviour in a nocturnal lemur. *Folia Primatologica*, 72(6), 332-334.
- Schulke, O. (2002). *Living apart together - Patterns, ecological basis, and reproductive consequences of life in dispersed pairs of fork-marked lemurs (Phaner furcifer, Primates)*. Unpublished Doctoral Thesis, Julius-Maximilians-Universitaet, Wuerzburg.

- Schulke, O. (2005). Evolution of pair-living in *Phaner furcifer*. *International Journal of Primatology*, 26(4), 903-919.
- Schülke, O., Kappeler, P., & Zischler, H. (2004). Small testes size despite high extra-pair paternity in the pair-living nocturnal primate *Phaner furcifer*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55(3), 293-301.
- Schulke, O., & Kappeler, P. M. (2003). So near and yet so far: Territorial pairs but low cohesion between pair partners in a nocturnal lemur, *Phaner furcifer*. *Animal Behaviour*, 65(2), 331-343.
- Schwab, D. (2000). A preliminary study of spatial distribution and mating system of pygmy mouse lemurs (*Microcebus myoxinus*). *American Journal of Primatology*, 51(1), 41-60.
- Schwab, D., & Ganzhorn, J. U. (2004). Distribution, population structure and habitat use of *Microcebus berthae* compared to those of other sympatric cheirogalids. *International Journal of Primatology*, 25(2), 307-330.
- Sommer, & Reichard, U. (2000). Rethinking monogamy: The gibbon case. In P. M. Kappeler (Ed.), *PRIMATE MALES: CAUSES AND CONSEQUENCES OF VARIATION IN GROUP COMPOSITION* (pp. 159-168). Cambridge: Cambridge Univ Press.
- Sommer, S., & Tichy, H. (1999). Major histocompatibility complex (MHC) class II polymorphism and paternity in the monogamous *Hypogeomys antimena*, the endangered, largest endemic Malagasy rodent. *Molecular Ecology*, 8(8), 1259-1272.
- Spencer, P. B. S., Horsup, A. B., & Marsh, H. D. (1998). Enhancement of reproductive success through mate choice in a social rock-wallaby, *Petrogale assimilis* (Macropodidae) as revealed by microsatellite markers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 43(1), 1-9.
- Sterling, E. J. (1993). *Behavioral ecology of the aye-aye (Daubentonia madagascariensis) on Nosy Mangabe, Madagascar*. Unpublished Dissertation, Yale University.
- Sterling, E. J., Nguyen, N., & Fashing, P. J. (2000). Spatial patterning in nocturnal prosimians: A review of methods and relevance to studies of sociality. *American Journal of Primatology*, 51(1), 3-19.
- Sterling, E. J., & Richard, A. F. (1995). Social organization in the aye-aye (*Daubentonia madagascariensis*) and the perceived distinctiveness of nocturnal primates. In *CREATURES OF THE DARK: THE NOCTURNAL PROSIMIANS* (pp. 439-451). New York: Plenum Press.
- Struhsaker, T. T. (1969). Correlates of ecology and social organization among African cercopithecines. *Folia Primatologica*, 11, 80-118.
- Takai, M., Nishimura, T., Shigehara, N., & Setoguchi, T. (2009). Meaning of the canine sexual dimorphism in fossil owl monkey, *Aotus dindensis* from the middle Miocene of La Venta, Colombia. *FRONTIERS OF ORAL BIOLOGY*, 13, 55-59.
- Thalmann, U. (2001). Food resource characteristics in two nocturnal lemurs with different social behavior: *Avahi occidentalis* and *Lepilemur edwardsi*. *International Journal of Primatology*, 22(2), 287-324.
- Thalmann, U. (2002). Contrasts between two nocturnal leaf-eating lemurs. *EVOLUTIONARY ANTHROPOLOGY*, 11(Suppl 1), 105-107.

- Travis, S. E., Slobodchikoff, C. N., & Keim, P. (1995). Ecological and demographic effects on intraspecific variation in the social system of prairie dogs *Ecology*, *76*, 1794-1803.
- Ulmer, F. A., Jr. (1963). Observations on the tarsier in captivity. *ZOOLOGISCHE GARTEN*, *27*, 106-121.
- van Schaik, & Kappeler, P. M. (2003). The evolution of social monogamy in primates. In U. H. Reichard & C. Boesch (Eds.), *MONOGAMY: MATING STRATEGIES AND PARTNERSHIPS IN BIRDS, HUMANS AND OTHER MAMMALS* (pp. 59-80). Cambridge: Cambridge Univ Press.
- van Schaik, Terborgh, J. W., & Wright, S. J. (1993). The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* *24*, 353-377.
- van Schaik, & van Hooff, J. (1983). On the ultimate causes of primate social systems. *BEHAVIOUR*, *85*(1-2), 91-117.
- van Schaik C, P., & Kappeler, P. M. (1997). Infanticide risk and the evolution of male-female association in primates. *PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY OF LONDON*, *B264*(1388), 1687-1694.
- Warren, R. D., & Crompton, R. H. (1997). A comparative study of the ranging behaviour, activity rhythms and sociality of *Lepilemur edwardsi* (Primates, Lepilemuridae) and *Avahi occidentalis* (Primates, Indriidae) at Ampijoroa, Madagascar. *Journal of Zoology*, *243*(2), 397-415.
- Waser, P. (1981). Sociality or territorial defense? The influence of resource renewal. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *8*, 231-237.
- Weidt, A., Hagenah, N., Randrianambinina, B., Radespiel, U., & Zimmermann, E. (2004). Social organization of the golden brown mouse lemur (*Microcebus ravelobensis*). *American Journal of Physical Anthropology*, *123*(1), 40-51.
- Wharton, C. H. (1950). The tarsier in captivity. *Journal of Mammalogy*, *31*, 260-268.
- White, G. C., & Garrott, R. A. (1990). *Analysis of wildlife radio-tracking data*. San Diego: Academic Press.
- Wiens. (2002). *Behavior and ecology of wild slow lorises (Nycticebus coucang): social organization, infant care system, and diet*. Unpublished PhD Thesis, Universitat Bayreuth.
- Wiens, & Zitzmann, A. (2003). Social structure of the solitary slow loris *Nycticebus coucang* (Lorisidae). *Journal of Zoology*, *261*, 35-46.
- Wittenberger, J. F., & Tilson, R. L. (1980). The Evolution of Monogamy: Hypotheses and Evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *11*(1), 197-232.
- Wolovich, C. K., & Evans, S. (2007). The sociosexual behavior and chemical communication of *Aotus nancymae*. *International Journal of Primatology*, *28*(6), 1299-1313.
- Worton, B. J. (1989). Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. *Ecology*, *70*(1), 164-168.
- Yustian, I. (2007). *ECOLOGY AND CONSERVATION STATUS OF TARSIVUS BANCANUS SALTATOR ON BELITUNG ISLAND, INDONESIA. DISSERTATION*. Univ Goettingen, Goettingen.

- Zimmermann, E. (1995a). Acoustic communication in nocturnal prosimians. In *CREATURES OF THE DARK: THE NOCTURNAL PROSIMIANS* (pp. 311-330). New York: Plenum Press.
- Zimmermann, E. (1995b). Loud calls in nocturnal prosimians: Structure, evolution and ontogeny. In *CURRENT TOPICS IN PRIMATE VOCAL COMMUNICATION* (pp. 47-72). New York: Plenum Press.
- Zimmermann, E., Zimmermann, P., & Zimmermann, A. (1979). Soziale Kommunikation bei *Plumploris*. *ZEITSCHRIFT DES KOELNER ZOO*, 22, 25-36.
- Zinner, D., Hilgartner, R. D., Kappeler, P. M., Pietsch, T., & Ganzhorn, J. U. (2003). Social organization of *Lepilemur ruficaudatus*. *International Journal of Primatology*, 24(4), 869-888.