

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

Sezónnost agonistického chování u samců lemurů

Diplomová práce

Autor práce: Bc. Jana Nedvědová

Obor studia: Zájmové chovy zvířat

Vedoucí práce: Ing. Petra Bolechová, Ph.D.

© 2024 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Sezónnost agonistického chování u samců lemurů" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 15.04.2024

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucí mé diplomové práce paní Ing. Petře Bolechové, Ph.D. za vstřícný přístup a zpětnou vazbu, za poskytnutí odborných rad a cenných zdrojů. Mnohokrát děkuji také zoologům, chovatelům a zoologickým zahradám za umožnění nasbírání dat potřebných ke studii.

Sezónnost agonistického chování u samců lemurů

Souhrn

Diplomová práce Sezónnost agonistického chování u samců lemurů se zaměřuje na agonistické a afiliativní chování. Literární rešerše zahrnuje základní biologii, etologii a komunikaci s větším zaměřením k taxonům lemur kata (*Lemur catta*) a lemur vari (*Varecia variegata*). Lemuři mezi sebou vykazují řadu interspecifických interakcí. V této studii se hlavně analyzovala kontaktní agrese, bezkontaktní agrese, grooming a shlukování. Následně se zkoumalo, zda četnost těchto faktorů ovlivňuje teplota, délka světelného dne, potrava, pohlaví, druh a chovné zařízení. Praktická část pozorování se uskutečnila v časovém rozpětí od června 2023 do prosince 2023. Každý chov v zoologických zahradách byl navštíven minimálně 5x a pozorování probíhalo vždy alespoň 2 hodiny ve stejném časovém rozpětí (continual sampling). Výsledkem této studie bylo potvrzení sezónnosti agonistického chování, zjištění navyšujících faktorů a možnosti eliminace. V chladném období, byl zaznamenán signifikantní rozdíl v agresi, oproti teplému období. Z pozorování bylo očividné, že projevovaná agrese souvisela s obdobím reprodukce, které je u lemurů v chovu v lidské péči právě v zimě. Testování agrese v závislosti na podání potravy prokázalo, že hodnoty četnosti se vždy rapidně zvýšily. V bakalářských skupinách byla četnost agonistického chování výrazně vyšší, oproti reprodukčním skupinám. Nejčastějším typem afiliativního chování byl grooming, který se zvyšoval v období reprodukce. V rámci mezidruhového porovnání, lemur kata vykazoval nejvíce interakcí. Při porovnání jednotlivých interakcí v závislosti na zoo bylo zjištěno, že chovné prostředí či způsob chovu pravděpodobně neovlivňuje míru projevovaného chování.

Klíčová slova: lemur, sezónnost, agonistické chování, afiliativní chování, zoo

Seasonality of agonistic behaviour in male lemurs

Summary

Diploma thesis Seasonality of agonistic behavior in male lemurs focuses on agonistic and affiliative behavior. The literature search includes basic biology, ethology and communication with a greater focus on the taxa *lemur catta* (*Lemur catta*) and *lemur variegata* (*Varecia variegata*). Lemurs show a number of interspecific interactions among themselves. Contact aggression, non-contact aggression, grooming and crowding were mainly analyzed in this study. Subsequently, it was investigated whether the frequency of these factors is affected by temperature, length of daylight, feeding, sex, species and breeding facility. The practical part of the observation took place in the time span from June 2023 to December 2023. Each breeding in the zoos was visited at least 5 times and the observation always took place for at least 2 hours in the same time span (continuous sampling). The result of this study was the confirmation of the seasonality of agonistic behavior, the discovery of increasing factors and the possibility of elimination. In the cold season, a significant difference in aggression was recorded, compared to the warm season. From the observations, it was obvious that the displayed aggression was related to the period of reproduction, which for lemurs in breeding under human care is precisely in winter. Aggression testing as a function of food administration showed that frequency values always increased rapidly. In bachelor groups, the frequency of agonistic behavior was significantly higher than in reproductive groups. The most common type of affiliative behavior was grooming, which increased during the reproductive period. In the cross-species comparison, the ring-tailed lemur showed the most interactions. When comparing individual interactions depending on the zoo, it was found that the breeding environment or the breeding method probably does not affect the level of behavior displayed.

Keywords: lemur, seasonality, agonistic behavior, affiliative behavior, zoo

Obsah

1	Úvod	8
2	Vědecká hypotéza a cíle práce	9
3	Literární řešerše	10
3.1	Charakteristika lemurů	10
3.2	Madagaskar	11
3.3	Sezónnost a aktivita	12
3.4	Etologie	13
3.5	Komunikace	15
3.6	Sociální struktura	16
3.7	Reprodukce	16
3.8	Potrava	17
3.9	Lemur kata	18
3.10	Lemur vari	20
3.11	Chovatelské prostředí a stres	21
4	Metodika	22
4.1	Popis chovného zařízení	23
4.1.1	Zoo Plzeň	23
4.1.2	Zoo Olomouc	24
4.1.3	Zoo Hodonín	26
4.1.4	Zoo Ostrava	27
4.2	Sběr dat	27
4.3	Statistická analýza	28
5	Výsledky	29
5.1	Sezónnost afiliativního chování	29
5.1.1	Grooming	29
5.1.2	Shlukování	30
5.2	Sezónnost agonistického chování	31
5.2.1	Bezkontaktní agrese	31
5.2.2	Kontaktní agrese	32
5.3	Četnost agonistického chování v bakalářských a reprodukčních skupinách	33
5.3.2	Bezkontaktní agrese	33
5.3.3	Kontaktní agrese	34
5.4	Závislost četnosti na typ skupiny	34
5.4.1	Bezkontaktní agrese	34
5.4.2	Kontaktní agrese	35
5.5	Závislost četnosti na potravě	35
5.5.1	Grooming	35

5.5.2	Shlukování	36
5.5.3	Bezkontaktní agrese	36
5.5.4	Kontaktní agrese	37
5.6	Závislost četnosti na pohlaví	37
5.6.1	Grooming	37
5.6.2	Shlukování	38
5.6.3	Bezkontaktní agrese	38
5.6.4	Kontaktní agrese	39
5.7	Závislost četnosti na druh	39
5.7.1	Grooming	39
5.7.2	Shlukování	40
5.7.3	Bezkontaktní agrese	40
5.7.4	Kontaktní agrese	41
5.8	Závislost četnosti na zoo	41
5.8.1	Grooming	41
5.8.2	Shlukování	42
5.8.3	Bezkontaktní agrese	42
5.8.4	Kontaktní agrese	43
6	Diskuze	44
7	Závěr	47
8	Literatura	49
9	Samostatné přílohy	I

1 Úvod

Lemuři jsou v průběhu ročního cyklu vystaveni výrazným výkyvům podnebí, včetně změn fotoperiody, okolní teploty a dostupnosti potravy (Stevenson et al., 2017). V důsledku toho si většina zvířat vyvinula širokou škálu fyziologických a behaviorálních adaptací v reakci na sezónní změny v jejich prostředí, včetně změn energetické rovnováhy, imunitních funkcí, reprodukce a sociálního chování (Nelson et al., 2002).

Agrese je nejlépe prozkoumaným nereprodukčním sociálním chováním, které bylo zkoumáno v sezónním kontextu. Agresivní chování se projevuje napříč živočišným taxonům a umožňuje jednotlivcům soutěžit o přístup k omezeným zdrojům v jejich prostředí (Nelson, 2006). Agresi lze dále klasifikovat na základě sociálního kontextu, ve kterém se projevuje. Některé z nejrozsáhleji zkoumaných podtypů agrese zahrnují samčí agresi, teritoriální obranu, a mateřskou agresi. Agresivní setkání jsou nákladnou investicí s ohledem na energii, riziko predace a fyzické zranění. V důsledku toho mnoho druhů vykazuje vysokou úroveň agrese během období rozmnožování, kdy je konkurence o přístup ke zdrojům značná. Schopnost získat partnera a aktivně bránit území je rozhodující pro zvýšení šancí jedince na reprodukční úspěch. Většina sezónně se rozmnožujících zvířat využívá fotoperiodu k předvídání změn v ročním cyklu a podle toho mění svou fyziologii a chování (Brain, 1979).

2 Vědecká hypotéza a cíle práce

Cílem této práce bylo z vlastního pozorování zjistit faktory navyšující agonistické chování v samčích skupinách lemurů chovaných v zoologických zahradách. Potvrdit či vyvrátit sezónnost tohoto chování a tím zodpovědět, zda a jak je možné toto chování v bakalářských skupinách eliminovat.

Hypotézy

H1: Agonistické chování u samců lemurů vykazuje sezónnost.

H2: Agonistické chování bude častější v bakalářských skupinách, oproti reprodukčním skupinám lemurů.

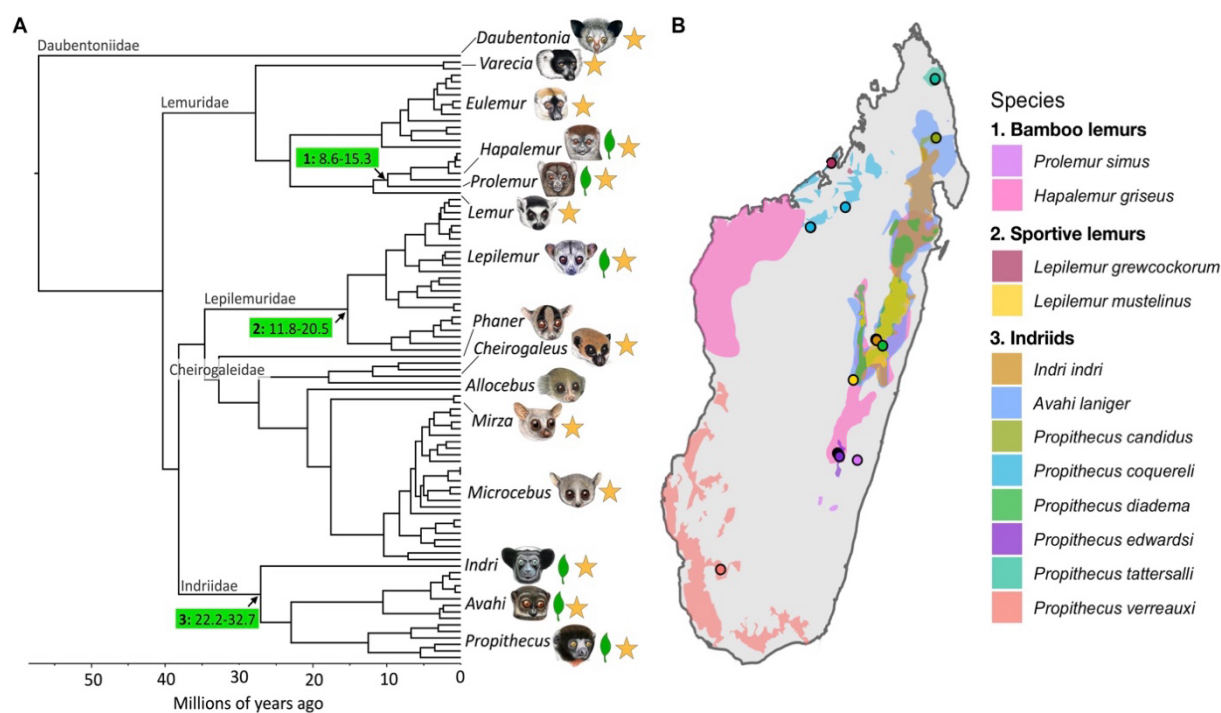
H3: Afiliativní chování se bude vyskytovat častěji ve skupinách lemurů než agonistické chování.

3 Literární rešerše

3.1 Charakteristika lemurů

Lemuriformes (Gray, 1821) jsou primárním infrařádem, který pochází z Madagaskaru (Mellor et al., 2020), oblíbeným druhem chovaný v zoologických zahradách a zároveň jsou nejohroženější skupinou savců na Zemi (LaFleur et al., 2017). Tvoří více než 15 % žijících druhů primátů, ačkoli se vyskytují na méně než 0,4 % zemského povrchu (Yoder, 2007).

Podle Mittermeier et al. (2008) existuje téměř 100 druhů a poddruhů lemurů, rozdělených do pěti čeledí a patnácti rodů (viz Obrázek 1). Genetická data naznačují, že nedávno vyhynulí subfosilní lemuři byli blízce příbuzní žijícím lemurům (Karanth, 2005), tedy lze do celkového počtu zahrnout dalších osm rodů (Gommery et al., 2009). Toto tvrzení však Tattersall (2007) označil za taxonomickou inflaci.



Obrázek 1 Fylogeneze lemurů a jejich rozmístění na ostrove Madagaskar (převzato z dos Reis et al., 2018; Stephen 2020).

Lemuři si vyvinuli jedinečné kombinace neobvyklých vlastností, aby se vyrovnali s drsným sezónním klimatem Madagaskaru. Mezi tyto vlastnosti patří sezónní ukládání tuků, strnulost, hibernace (zimní spánek), tvoření menších skupin, nízká encefalizace (relativní velikost mozku), katemerálnost (aktivita ve dne i v noci) a krátká doba rozmnožování (Gould & Sauther 2006). Předpokládá se, že extrémní omezení zdrojů a sezónní rozmnožování dala vzniku třem dalším relativně běžným rysům lemurů: sociální dominance samic, pohlavní dimorfismus (označení pro odlišný vzhled samce a samice) a agonistické chování (Dunham & Rudolf 2009).

Žijí v biotopech, které sdílejí s řadou různých druhů vykazujících podobné vzorce aktivity a alespoň jedním druhem patřícím do stejné čeledi (Rakotonirina et al., 2017). Liší se také ve vzorcích aktivity, včetně denních, katemerálních a nočních druhů (Santini et al., 2015). Aktivita může ovlivnit vývoj vizuálních signálů u nočních či katemerálních druhů, jako adaptace na noční prostředí. Vzorce aktivity se také shodují se sociální organizací a morfologií, přičemž noční druhy jsou solitérní, nebo žijící v páru, ale také menší a kryptický s největší pravděpodobností jako adaptace na predční tlak (Fichtel, 2016). Lemuři obývají různé typy lesů, od suchých po vlhké lesy, s otevřenou nebo uzavřenou strukturou lesa, která více či méně ovlivňuje přenos signalizace (Muldoon & Goodman 2020). A co je nejdůležitější, lemuři vykazují rozmanitost ve vokalizacích, která je u primátů jedinečná, přičemž některé druhy produkují zvuky, které dosahují až do ultrazvukového rozsahu. Kromě toho lemuři vykazují jedinečnou rozmanitost čichových signálů a používají různé zdroje k vytváření pachových stop, od slin, výkalů a moči až po různé specializované žlázy (Drea, 2020).

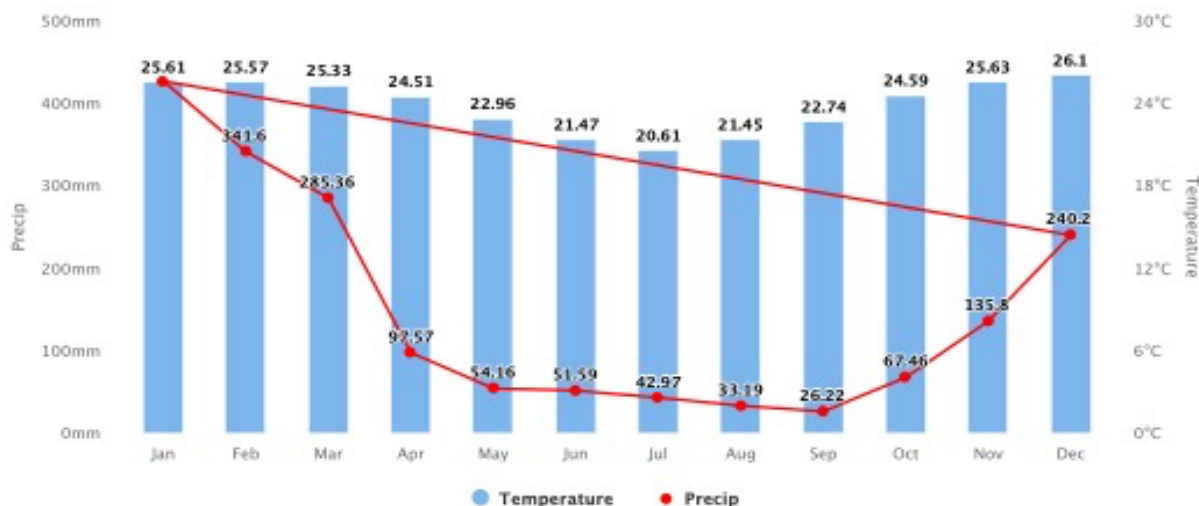
U lemurů je typická nízká bazální rychlost metabolismu, která jim napomáhá spořit energii v období sucha, nedostatku vody a potravy (Sussman, 2003). Tyto jedinci dokážou optimalizovat spotřebu energie snížením rychlosti metabolismu až na 20 %. Jsou to jediní primáti, u kterých bylo toto chování zaznamenáno. Typické behaviorální adaptace jako je slunění, skupinové choulení a sdílení odpočinkových stanovišť se vyskytují pro minimální tepelné ztráty a šetření energie (Schmid & Stephenson 2003). Lemuři před suchým zimním obdobím shromažďují zásoby tuku v zadních končetinách a v kořenu ocasu (Mittermeier et al., 2006). V samotném období nedostatku potravy a vody mohou vykazovat strnulost (stav snížené fyziologické aktivity) a to ve formě denní, která představuje méně než 24 hodin spánku či prodloužené, která trvá průměrně dva týdny a může naznačovat hibernaci (Schmid & Stephenson 2003).

3.2 Madagaskar

Madagaskar je podle mnoha názorů jediným hotspotem biologické rozmanitosti na světě s nejvyšší prioritou. Je to čtvrtý největší ostrov na světě (po Grónsku, Nové Guineji a Borneu) a největší oceánský ostrov. Oddělení od pevninské Afriky došlo pravděpodobně před 130 milionů let. Výsledkem je, že velká část evoluce, která se odehrála na Madagaskaru, byla izolovaná, což vedlo k endemismu na úrovni druhů, rodů a čeledí. Diverzita je zde na velmi vysoké úrovni a to znamená, že na Madagaskaru se nenachází pouze rody lemurů, ale celé linie a velmi významné části evoluční historie. Bohužel, jak bylo v posledních dvou desetiletích rozsáhle zdokumentováno, Madagaskar je také jedním z nejméně zasažených území na světě, pokud jde o ztrátu přirozeného prostředí, přičemž některé odhady naznačují, že až 90 % původní přirozené vegetace již bylo zničeno a většina toho, co zbývá, je vážně fragmentováno (Mittermeier et al., 2013).

Madagaskar nejenže zahrnuje dvě nekompromisní odlišné klimatické zóny, deštné pralesy na východě ostrova a suché oblasti na západě, ale rovněž kolísání teploty (viz Graf 1). Tyto klimatické prvky, sezónnost potravy či složitý ekosystém vedly k evoluci morfologické a behaviorální různorodosti lemurů (Sussman, 2003). Lemuři jsou tedy vystaveni extrémům, který musí být schopni přežít (Jolly & Sussman 2006). Výsledkem těchto častých klimatických

změn je, že se lemuři často vyskytují v antropogenních lokalitách, jako jsou skalní kaňony, savany, listnaté lesy, galeriové lesy a keře (Goodman et al., 2006). Řeky nejsou limitujícím faktorem pro distribuci lemurů a zdá se, že je dokonce využívají jako rozptylové koridory (Goodman et al., 2006). Domovské areály lemurů se pohybují od 6 do 30 ha se sezónním rozšířením a hustota se pohybuje od 90 do 350 jedinců/km² v závislosti na okolí zdrojů (Sussman, 1991).



Graf 1 Klima na Madagaskaru v průběhu roku (převzato z weatherandclimate.com).

Mnoho druhů lemurů je na samém pokraji vyhynutí a 91 % všech taxonů lemurů (druhů a poddruhů) jsou nyní klasifikovány jako kriticky ohrožené, ohrožené nebo zranitelné na Červeném seznamu ohrožených druhů IUCN. Lemuři jsou nepochybně nejohroženější skupinu savců na Zemi (Mittermeier et al., 2013).

Pravděpodobně nejdůležitější faktor, který způsobuje rapidní snižování počtu lemurů (z hlediska druhové diverzity a celkového počtu) je ztráta stanovišť. Všichni lemuři potřebují k potravě neporušené lesní ekosystémy, dokonce i převážně zemský *Lemur catta* (Linné, 1758) spoléhají na nedotčené lesy, jako zdroje potravy a místa na odpočinek (Mittermeier et al., 2013).

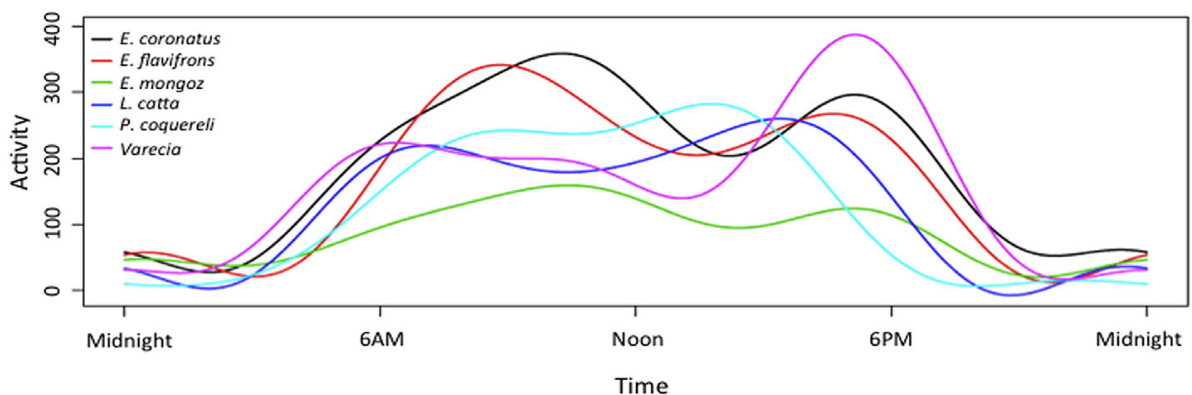
3.3 Sezónnost a aktivita

Sezónnost může ovlivňovat načasování fyziologických procesů, jako je reprodukce (Brockam & van Schaik 2005).

Podle nedávné studie (Rea et al., 2014) všechny druhy lemurů vykazovaly značné rozdíly v aktivitě v průběhu dvaceti čtyř hodinového světelného cyklu, zejména před východem slunce se aktivita rapidně zvýšila (viz Obrázek 2). Chovné prostředí posouvá katemérální lemury do obecně denního vzoru v důsledku lidské činnosti během dne. Různé variace v množství aktivity

vykazované během dvaceti čtyř hodinového cyklu lze připsat odlišným endogenním cirkadiálními rytmy.

Vývoj katemerality u lemurů je spojen s klimatickou nepředvídatelností Madagaskaru (Donati & Borgognini-Tarli 2006) a hypervariabilními vzory srážek (Dewar & Richard 2007). Konkrétně se předpokládá, že katemerální chování poskytuje termoregulační výhodu, aby se zabránilo jak extrémnímu horku, tak extrémnímu chladu (Mutschler, 2002), taktéž poskytuje ekologické výhody, jako je snížené riziko predace (Rasmussen, 2005), snížená konkurence sympatrických druhů (Curtis et al., 1999) a zvýšená metabolická účinnost související s potravou bohatou na vlákninu (Donati et al., 2009). Alternativně hypotéza evoluční nerovnováhy předpokládá, že katemerální chování představuje přechodný stav mezi noční a denní aktivitou způsobenou vyhynutím velkých predátorů po příchodu lidí na Madagaskar (Kappeler & Erkert 2003).



Obrázek 2 Vzorec průměrné cirkadiální aktivity lemurů v průběhu 24hodinového cyklu (převzato z Bray et al., 2017).

3.4 Etologie

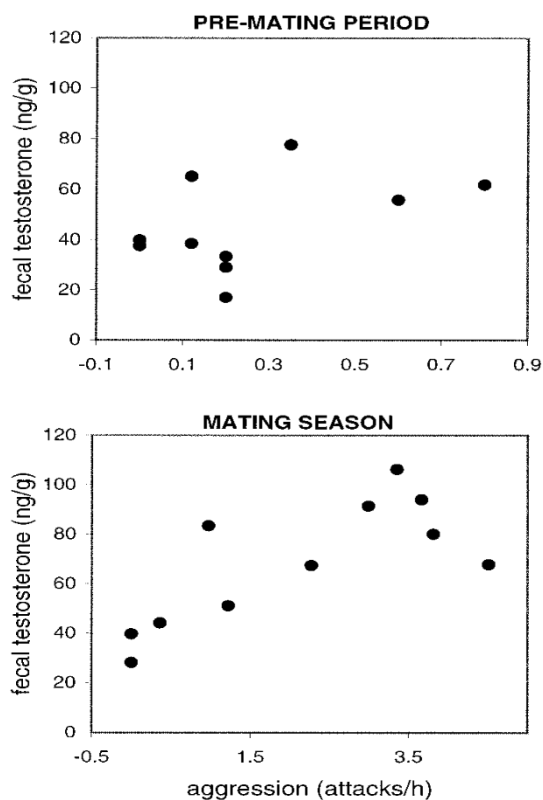
Sociální termoregulace je behaviorální uchování energie mechanismu, které se velmi často vyskytuje u lemurů (Kauffman et al., 2003). Shlukování způsobuje vyšší a stabilnější tělesné teploty než osamělý odpočinek (Gilbert et al., 2010) a je typickou behaviorální reakcí na tepelný stres (Canals & Bozinovic, 2011). Sociální vazby mají přímý vliv na termoregulaci, přičemž jednotlivci ve velkých sociálních skupinách, kteří udržují vícero afilčních vztahů, mají zlepšenou termoregulaci (McFarland et al., 2015). Grooming (vzájemná péče o srst) do 60 minut předchází či následuje shlukování, většinou představuje funkční a sociální výhody pro oba zúčastněné jedince (McFarland et al., 2016).

Všeobecně se uznává, že sociálně dominantní jedinci využívají výhody související s postavením (Silk, 2007). Tyto výhody mohou zahrnovat privilegovaný přístup ke zdrojům, jako je potrava, pářící partneři (Alberts et al., 2006). Konečným důsledkem sociální dominance vede k většímu reprodukčnímu úspěchu (Ostner et al., 2008).

U lemurů žijících v přirozených podmínkách podíl agonistických interakcí samců a samic v týdnech před a v období říje jsou relativně stabilní (Jolly, 1966). V experimentální studii (Evans & Goy 1968) se uvádí, že průměrná agresivita se zvyšuje v období rozmnožování a poté

se snižuje. V chovu v lidské péči, zejména v období mezi říjnem a březnem byly zaznamenávány zvýšené aspekty agonistického chování a afiliativní chování. Frekvence vzorců groomingu v období říje se mezi samci výrazně zvyšuje. Oproti tomu samice v této době vykazují zvýšené vzorce agonistických interakcí. Také v úspěšných smíšených skupinách samci projevují mnohem menší agonistické interakce vůči samicím než v neúspěšných skupinách (Kappeler, 1989).

Wingfield et al., 1990 přišel s hypotézou o agonistickém chování, aby vysvětlil variabilitu, která se často vyskytuje ve vztahu mezi androgeny a agresivitou u dospělých samců. Na základě předchozích studií výzkumníci předpokládali, že androgeny a agrese jsou spolu nejtěsněji spojeny v kontextu intenzivní reprodukční agrese. Konkrétně navrhli, že hladiny testosteronu budou nejtěsněji spojeny s agresí v kontextu sociální nestability, jako když se samci navzájem vyzývají k přístupu k samicím (viz Obrázek 3). Výhodou tohoto vztahu v období rozmnožování může být to, že testosteron pomáhá podporovat soutěživost po delší dobu (Wingfield, 1994).



Obrázek 3 Hodnoty testosteronu u dospělých samců lemuru ve vztahu k míře agrese během období před pářením a v období páření (převzato z Cavigelli & Pereira, 2000).

Kromě pochopení behaviorálních aspektů vnitroskupinové agrese je nutné chápat základní fyziologické stavy savců, které mohou být ovlivněny chováním a sociálním prostředím, konkrétně uvolňování glukokortikoidů. Když savec prochází stresem, přední hypofýza vylučuje adrenokortikotropní hormon, který stimuluje kůru nadledvin k uvolňování glukokortikoidů. Když se glukokortikoidy uvolní, podporují syntézu glukózy, což má za následek vytvoření potřebné energie pro zvládnutí akutního stresu (Hadley, 2000). Po delší době může mít prodloužené uvolňování glukokortikoidů negativní účinky na zdraví, což nakonec vede ke kratší životnosti (Sapolsky et al., 2000).

Agrese u volně žijících populací lemurů a v chovech v lidské péči byly zaznamenány vysoké, poškozující a někdy až fatální události spojené s cílenou agresí a zabíjením mláďat (Kittler & Dietzel 2016). Agresivita mezi samci lemurů se také stává intenzivní během období rozmnožování (Cavigelli & Pereira 2000). Jejich agonistické chování zahrnuje bezkontaktní agresi, jako je přímý pohled, plivání, výpady, pronásledování, přemístění a kontaktní agresi, jako je uchopení a kousání (Roeder et al., 2002).

Afiliativní chování včetně usmiřovacího chování posiluje vazby, usnadňuje nápravu vztahů a snižuje další konflikty (Koyama, 2001). Postkonfliktní afiliativní chování je dokumentováno jako dvoufázový proces (Rolland & Roeder 2000) se zvýšenou blízkostí, 10 minut po agonistické události, s afiliativními interakcemi vůči oběti během následující hodiny (Palagi et al., 2005). Afiliativní chování, které lemur kata (*Lemur catta* Linné, 1758) a Vari černobílý (*Varecia variegata* Kerr, 1792) projevují, zahrnuje choulení se, pozdrav, grooming a čichové zkoumání/čichání genitálií (Pereira & Kappeler 1997).

3.5 Komunikace

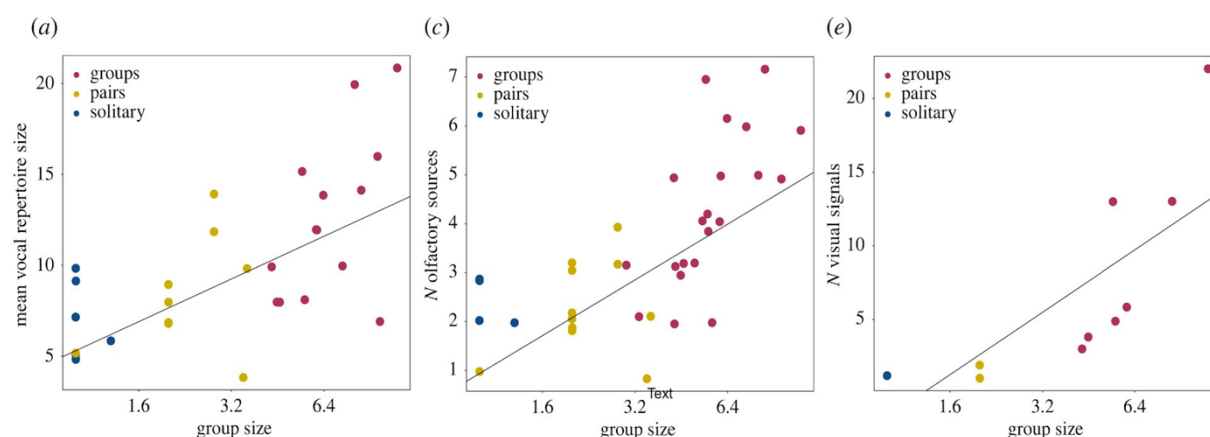
Lemuři jsou vysoce socializovaní primáti, kteří široce využívají čichové podněty pro mezidruhovou a vnitrodruhovou signalizaci (Gould & Overdorff 2002), umožňuje jim sdělovat informace o věku, pohlaví, reprodukčním stavu ale i rozhraní teritoria dalšího jedince (Sterling & McCreless 2006). Většina nočních druhů, například lemur severní (*Lepilemur septentrionalis* Rumpler & Albignac, 1975) značkují svá teritoria močí, zatímco denní druhů, například vari červený (*Varecia rubra* Geoffroy, 1812) používají pachové žlázy, které mají umístěné na zápěstích, loktech a genitálií (Ankel-Simons, 2007). Pachové značení je často spojováno s ritualizovaným a přehnaným chováním, při kterém hraje důležitou roli držení ocasu a těla (Palagi & Norscia 2009). Lemuři převážně spoléhají na svůj čich kvůli nízké vizuální orientaci (Ross & Kay 2004) a někteří jedinci lemura korunkatého (*Eulemur coronatus* Gray, 1842) jsou navíc schopny pomocí čichu zhodnotit kvalitu potravy (Rushmore et al., 2012). Lemuři žijící ve větších skupinách, například lemur hnědý (*Eulemur fulvus* Geoffroy, 1796) používají k vytváření pachových značek více zdrojů. Typ biotopu ovlivní typ a počet zdrojů, přičemž druhy vyskytující se na polootevřených stanovištích, například lemur kata, vykazují vyšší početnost (Fichtel & Kappeler 2022).

Kappeler (1990) zaznamenal významnou pozitivní korelaci mezi dominancí a frekvencí všech typů pachových značek mezi skupinami lemurů kata v chovech lidské péči.

Dalším druhem komunikace u lemurů je vokalizace. Nejčastějším typem vokalizace v přirozených podmínkách je upozornění na predátora. Lemuři nereagují pouze na poplašné volání mezi svým druhem, ale i na vokalizaci jiného druhu. Některé druhy, jako je lemur kata mají dokonce i různé druhy poplašných volání a reakcí na různé druhy predátorů (Sussman,

2003). Samci směřují specifická volání směrem k samicím, aby získali sexuální přístup. Volání směřované od samců k ostatním samcům často slouží k udržení dominance či získání potravy (Snowdon, 2004). Průměrná velikost vokálního repertoáru pozitivně koreluje s velikostí skupiny, ale ne s typem stanoviště nebo počtem sympatrických druhů se stejným vzorem aktivity či ze stejného rodu (Fichtel & Kappeler 2022). Lemuři žijící ve větších skupinách si vyvinuli větší vokální repertoáry (viz Obrázek 4).

Mezi vizuální komunikaci patří hlavně mimika, vyceňování zubů a postavení těla, který často stanovuje dominanci či podřízenost v agonistických interakcích. Hmatovou komunikaci lemuři používají v podobě groomingu, shlukování a dotyků (Bayart & Simmen 2005).



Obrázek 4 Vztah mezi vokalizací a sociálním složením skupiny. (A) Průměrná velikost repertoáru skupiny. (C) Počet zdrojů čichových signálů skupiny. (E) Počet vizuálních signálů skupiny (Fichtel & Kappeler 2022).

3.6 Sociální struktura

Lemuři jsou společnější a žijí ve skupinách, které obvykle zahrnují méně než 15 členů. Pozorované sociální systémy zahrnují fission-fusion (vari červený), následně páry (*Indri indri* Gmelin, 1788) a jednopohlavní skupiny (*Propithecus edwardsi* Grandidier, 1871). Noční lemuři (*Lepilemur otto* Craul et al., 2007) jsou většinou solitérní, přes noc shánějí potravu samostatně, ale přes den obvykle hnízdí společně. Rozsah socializace se liší podle věku, druhu, pohlaví a ročního období. Přítomnost samičí dominance odlišuje lemury od většiny ostatních primátů (Sussman, 2003).

Sociální nestabilita způsobená změnou struktury či změnou v hierarchii může zároveň vést ke stresové reakci (Bergman et al., 2005).

3.7 Reprodukce

Většina lemurů se rozmnožuje sezónně s velmi krátkou dobu páření (Sussman, 2003). Doba březosti se u lemurů liší, v rozmezí od 9 týdnů u čeledi makiovití (*Cheirogaleidae* Gray, 1873) až po 18-24 týdnů u ostatních lemurů (lemur kata), ale samičí vulva se otevírá

k samotnému páření pouze během několika hodin v době estru (Ankel-Simons, 2007). Tato omezená doba samotného páření souvisí jednak s rychlým dospíváním, ale také s vysokými energetickými náklady na reprodukci pro samici (Sussman, 2003). Lemuři mají synchronizovanou dobu porodů a odstavů s dobou nejvyšší dostupnosti potravy (Ankel-Simons, 2007). Alloparenting (skupinové rodičovství) bylo zaznamenáno u mnoha druhů lemurů, kromě nočních lemurů (Lepilemuridae Gray, 1870) (Patel, 2007).

V některých zařízeních jsou lemuři chováni odděleně a k sobě se připustí pouze v den říje, kdy se očekává, že dojde k úspěšné kopulaci. Není však překvapivé, že tato technika je často neúspěšná, protože zanedbává potřebu zvířat pro sociální synchronizaci, která začíná dlouho před obdobím páření (Rasmussen, 1985).

Na Madagaskaru probíhá rozmnožování mezi květnem a červencem, nicméně protože je jejich období rozmnožování primárně závislé na fotoperiodě, na severní polokouli v chovech v lidské péči nastává od října do dubna (Brockman et al., 1987).

Zatímco je samice (lemura kata) v říji, páří se s více samci, přičemž dává přednost páření nenatálních samců. Také se páří se skupinovými samci a nejméně se páří s natálními samci ze své sociální skupiny (Bolt, 2013).

3.8 Potrava

Lemuří potrava je velmi variabilní, přesto největší podíl tvoří rostlinná složka. Nejmenší druhy lemurů převážně konzumují ovoce a hmyz, zatímco větší druhy jsou převážně býložravé, například avahi vlnatý (*Avahi laniger* Gmelin, 1788). Mezi jednotlivé složky patří listy, dřeviny, bylinky, semena, ovoce, míza, nektar a bezobratlí. Je možné tedy označit například lemury kata jako oportunistické všežravce (Sussman, 2003). Plodožravý jedinci vari bělopásý (*Varecia variegata subcineta* Smith, 1833) v době nedostatku ovoce konzumují převážně listy, v důsledku čehož dochází ke ztrátě hmotnosti (Wright, 2006).

Analýza potravy lemurů vyskytující se ve volné přírodě ukazuje, že obsahuje pouze malé množství nestrukturálních sacharidů a vysoké úrovně neutrální detergentní vlákniny, zatímco lemuři v chovu v lidské péči často mají mnohem větší koncentrace nestrukturálních sacharidů, zejména cukr a také nižší hladiny vlákniny (Dempsey et al., 2002). Více než 75 % potravy primátů v chovu v lidské péči se skládá z nejméně 50 % ovoce a zeleniny (Kaumanns et al. 2000). Zeleninová složka často obsahuje velkou část škrobu, jako je tuřín a sladké brambory (Mowry & Campbell 2001). Nevhodná výživa způsobuje u primátů řadu zdravotních problémů jako je obezita, cukrovka, srdeční choroby (Kuhar et. al., 2013).

Vysoce postavení samci se častěji dostávají ke krmení a přijímají větší množství atraktivnější potravy (White et al., 2007).

V přirozených podmínkách mají lemuři omezené zdroje potravy způsobené sezónním podnebím na Madagaskaru (Lewis & Rakotondranaivo 2011). Kromě toho se kvalita potravy dostupná v oblastech chovu a ve volné přírodě pravděpodobně liší. Zejména komerční ovoce je bohatší na energii, načež dochází k nadměrné tělesné hmotnosti pozorované u některých lemurů chovaných v lidské péči (Goodchild & Schwitzer 2008).

Přítomnost potravy v ubikaci a její distribuce chovatelem může ovlivnit vztahy uvnitř skupiny, a to mnohokrát vede ke zvýšené agresi mezi jedinci (Law, 2018). Dlouhotrvající a intenzivní agrese v chovech v lidské péči kvůli konkurenci zdrojů může vést k chronickému stresu, který ohrožuje fyzické i psychické zdraví (Kutsukake & Castle 2001).

3.9 Lemur kata

Výrazná ekologická flexibilita umožňuje tomuto rodu kolonizovat rozmanitou škálu stanoviště na jihu, jihozápadě a středního Madagaskaru, včetně galerijního, přímořského a suchého listnatého lesu, křovin a skalní vegetace. V horní části svého rozsahu nadmořské výšky se tento rod vyskytuje v zóně nad hranicí lesa a v obrovské rozloze vertikálních skal (Goodman et al., 2006). Lemuři kata jsou katemerální a mohou být aktivní v kteroukoli denní nebo noční dobu, i když se zdá, že se noční aktivity vyhýbají, když jsou noční teploty příliš nízké (Donati et al., 2013). Tento rod je loven člověkem pro potravu a často chován jako domácí mazlíček (LaFleur et al., 2015).

Ztráta stanovišť, lov a živé odchyty pro nelegální obchod se zvířaty jsou v zdejší zemi největší příčinou snižování počtu jedinců. Lemur kata dává velkou přednost galerijních lesů, ale nadále se jeho populace zmenšuje kvůli každoročnímu vypalování, které napomáhají vytvářet nové pastviny pro hospodářská zvířata. Následně populaci ovlivňuje nadměrné spásání pastvin hospodářskou zvěří, sklizeň a kácení stromů pro produkce dřevěného uhlí (LaFleur & Gould 2020).

Podle Gould et al. (2003) volně žijící jedinci mohou dosáhnout věku 18-20 let, přičemž samice se dožívají delšího věku, než samci. Mezi samcem a samicí existuje pouze mírný pohlavní dimorfismus (Drea, 2007). Nicméně, všichni lemuři jsou sexuálně monomorfní, pokud jde o tělesnou hmotnost (Kappeler, 1990) a obě pohlaví dosahují v dospělosti podobné velikosti (Drea, 2007). Lemur kata má mezi Lemuridae (Gray, 1821) jedinečné rysy, jako je dlouhý, černobílý prstencový ocas a dlouhé protažené rostrum (Eaglen & Groves 1988). Barva se liší od šedé po světle červenohnědou (Mittermeier et al., 2008). Většinou mají bílou spodní stranu těla, krk, temeno, kyčle a končetiny jsou tmavě šedé (Mittermeier et al., 2008).

Samice i samci dosahují pohlavní dospělosti ve stejném věku. K prvnímu páření dochází obvykle ve věku 2,5-3 let a jejich systém páření je promiskuitní (Drea, 2007). Samice je březí cca 135 dní (Starling et al., 2010) a to v období sucha, kdy je dostupnost potravy nízká (Cavigelli et al., 2003). Porody začínají během přechodu ze suchého do vlhkého období (Cavigelli et al., 2003), kdy je dostatek potravy (Sauther et al., 1999). Laktace mláďat probíhá v období nadbytku potravy a samotnou potravu začínají přijímat od 6. týdne života (Sauther et al., 1999).

Vzhledem k častým klimatickým změnám na ostrově je lemur kata přizpůsoben rozmanité potravě (Goodman et al., 2006) a byl popsán jako oportunistický všežravec s větším podílem frugivorie a folivorie (Simmen et al., 2006). Podle Sauther et al. (1999) se jejich potrava skládá z listů, plodů, květů, pavouků, ptáků a housenek, z 30-60 % ovoce, 30-51 % bylin a listů, 5-12 % květů a méně než 3 % hmyzu (Sauther et al., 1999).

Lemur kata netráví většinu času na stromech jako ostatní lemuři, ale více se vyskytuje při zemi (Sauther et al., 1999). Vzhledem k tomu, že ostrov nemůže zajistit pravidelný přísun sladké

vody, můžou jedinci využít vodu nacházející se v dutinách stromů (Sauther et al., 1999) z noční rosy, a dokonce i z konzumované potravy (Goodman et al., 2006).

Lemuři kata mají jednu z nejsložitějších sociálních organizací (Scordato & Drea 2007). Samci a samice žijí ve společných strukturách, kde jsou samice bez ohledu na hierarchické postavení dominantní nad samci (Drea, 2007) a samci nevykazují rodičovskou péči o mláďata (Cavigelli & Pereira 2000). Ve volné přírodě se skupiny obvykle skládají z 10-20 členů (Sussman, 1991), což je považována za optimální velikost skupiny pro volně žijící lemury kata (Pride, 2005). Stejný autor zkoumal vztah mezi velikostí skupiny a hladinami kortizolu (hormon stresu) u volně se žijících lemurů a zjistil, že samice v malých skupinách (5 zvířat) a ve velkých skupinách (26 zvířat) měly vyšší hladiny kortizolu než samice středních skupin. Samci vykazovali zvýšené hladiny kortizolu během sezóny sexuální ochoty a při kompetici (Pride, 2005). Při dostatku potravy se všichni jedinci ve skupině krmí ve stejnou dobu, ale pokud jsou zdroje omezené, jednotlivci čekají, až na ně přijde řada podle postavení v hierarchii (Sauther et al., 1999).

Samci migrují do jiných skupin, když pohlavně dospějí ve věku kolem 3-4 let, přičemž složení skupiny se mění každých cca 3,5 roku. Hlavními důvody migrace samců jsou pravděpodobně vyšší možnosti reprodukce a omezení příbuzenské plemenitby. Několik faktorů určuje, jak si samec vybere novou skupinu, například blízkost (mají tendenci si vybírat sousední skupiny), počet partnerů a počet natálních jedinců v nové skupině. Samci se často rozptýlí do nové skupiny společně s jinými samci a tím se snaží snížit možné negativní dopady, jako je hladovění, predace a útoky od jiných samců (Gould, 2006).

Samice zůstávají ve své původní skupině (Sauther et al., 1999). Dospělé samice, jejich potomci a někdy i sestry tvoří malé skupiny (Cavigelli et al., 2003), které tvoří střed hlavní skupiny (Sauther et al., 1999). Ve skupině může být několik takových matrilií (mateřská linie) a když se skupiny stanou příliš velkými, mohou se navzájem vypudit (Sauther et al., 1999). Studie Ichino & Koyama (2006) ukázala, že samice byly vytlačeny ze skupiny, když se nacházelo ve skupině 16 nebo více členů a celkem 7 nebo více samic. Když lemuři kata spí a odpočívají, tak obvykle v párech či v rodinných skupinách (Scheumann et al., 2007). Zvířata, která jsou vysoko ve hierarchii, dostávají více péče od ostatních jedinců, zatímco zvířata nízko postavená v hierarchii iniciují více dotyků (Hosey & Thompson 1985). Studie Rasamimanana et al. (2006) prokázala, že lemuři kata tráví téměř 50 % svého času odpočinkem, přibližně 25 % času sháněním potravy, téměř 20 % pohybem a cestováním, přibližně 5 % sluněním, 2 % spánkem a 2 % péčí. Slunění je často pozorováno v dopoledních hodinách a předpokládá se, že snižuje prevalenci ektoparazitů (Loudon et al., 2006).

Agrese je důležitým prvkem v sociálním chování všech primátů a může se objevit v různých kontextech, například vnitrodruhová (interakce dominance nad partnery a potravou), u predátorů, mezidruhová obrana zdrojů, ale také může být řízena sama sebou, jako je sebepoškozování (Honeiss & Marin 2006a). Kvůli promiskuitnímu reprodukčnímu systému jsou samci nuceni účastnit se agonistické kompetice mezi sebou při soupeření o samice. Častým výsledkem jsou změny v pozici dominance (Cavigelli & Pereira 2000). Podle Jolly (1998) jsou vztahy mezi dvěma lemury buď afiliativní nebo agonistické. Když jsou samice březí, úroveň agrese jsou na nejnižší úrovni, ale když přijde období porodu, agrese stoupá. Cílení na agresi je jedinečné chování lemurů obou pohlaví, kdy jedinec často útočí na konkrétního člena téhož pohlaví, a to může mít za následek zranění, vystěhování ze skupiny nebo dokonce úhyn cílového jedince (Jolly, 1998). Ze všech členů čeledi Lemuridae je lemur kata nejhojnější v zoologických zahradách (Dishman et al., 2009).

3.10 Lemur vari

Lemuři rodu vari tráví více času na stromech, než na zemi (Mittermeier et al., 2006). Při chůzi po zemi je hlava typicky skloněna směrem k zemi a ocas je držen vysoko. Existují značné rozdíly v barvě srsti, ale téměř vždy je srst černá na místech ocasu, končetin a hlavy. Uši mají bohatě chlupaté s dlouhou hustou bílou srstí. Srst může být odlišná na pravé a levé straně zvířete, ale většinou je černý obličej, ramena, ruce, nohy a ocas (Wilson et al., 1993). U některých jedinců je bílá srst mírně nažloutlá, nebo rovnoměrně nahnědlá (Vasey & Tattersall 2002).

Jedinci tohoto rodu se vyskytují pouze v primárních a sekundárních deštných pralesích, které obývají od nížin do střední nadmořské výšky (1200 m) východních deštných pralesů. Rozložení populace je velmi nerovnoměrné (Lehmann et al., 2006). Délka života se ve volné přírodě odhaduje na 15-20 let (Weigl, 2005).

Lemuři ve volné přírodě konzumují listy, plody, nektar a květy z různých stromů (Ratsimbazafy, 2006), z 74–90 % tvoří jejich potrava ovoce, jako jsou fíky, z 4–21 % nektar, z 3–6 % květy a z 1 % listy (Vasey, 2003). Samice konzumují více listů, než samci a méně květů v období sucha (Vasey, 2002). Pokud jde o výběr ovocného stromu, dostupnost ovoce je důležitější faktor, než samotný druh stromu (Balko & Underwood 2005).

Během březosti a laktace samice lemurů vari zkonzumují více květů a listů v pozdních odpoledních hodinách. Tato potrava s vysokým obsahem bílkovin kompenzuje vysoké energetické náklady reprodukce. Na některých místech lemuři sestupují ze stromů a konzumují půdu, jako zdroj minerálů. Ročně lemuři tráví v průměru 28 % svého času krměním a 53 % odpočinkem (Vasey, 2004).

Lemuři vari jsou převážně soumráční (nejaktivnější za úsvitu a soumraku). Přes den spí v dutinách stromů, stočení do klubíčka. Svě území si označují vokalizací a pachem, otírají se o listy, větve nebo ovoce (McGillivray, 2007).

Lemuři vari vykazují sezónní polygamní systém páření. Ve volné přírodě dochází k páření s členy své skupiny, tak ale i s členy z jiných skupin. Často se také samec nebo samice páří s více než jedním partnerem v jedné reprodukční sezóně. Páření nastává v chladném období dešťů, mezi květnem a červencem (Vasey, 2007). Porody probíhají během horkého období sucha od listopadu a jsou vysoce synchronizované (Vasey, 1997a). V chovu v lidské péči jsou pozorovány odlišné doby porodů, a to v období března–dubna (Brockman et al., 1987). Těsně před a během říje vykazují samice otoky pohlavního ústrojí, vrcholící kolem poloviny říje (Vasey, 2007). Dle údajů z chovů v lidské péči průměrný estrální cyklus trvá 14 dnů (Brockman et al., 1987). Před kopulací samec upoutá pozornost samice, přichází směrem k ní, a přitom skloní hlavu a začne vokalizovat. Následuje olizování či očichávání samičích genitálií, submisivní vokalizace, nasedání a pachové značení. V chovu v lidské péči je zaznamenávána březost průměrně okolo 102 dnů a z volné přírody jsou údaje o něco delší, kolem 106 dnů s intervalem mezi porody jeden rok (Vasey, 2007). Reprodukční dospělost v chovu je dosažena u obou pohlaví kolem 18-20 měsíců věku (Porton, 1989). Ve volné přírodě je dosažena později, přičemž samice přicházejí do říje až ve věku 3 let a samci nejeví známky reprodukční dospělosti do věku alespoň 5 let (Morland, 1991a). Reprodukční aktivita v chovu u samic může trvat až do 23. roku života (Weigler et al., 1994). Na rozdíl od většiny ostatních lemurů jsou jejich mláďata nejprve ponechána v hnízdech (Jolly et al., 1984), později je nosí matka v tlamě a ukládá do skrytého hnízda, zatímco shání potravu.

Sociální struktura je popsána jako sociální organizace fission-fusion. Základní sociální skupiny interagují s jinými základními skupinami, avšak jejich interakce je omezena během chladného období dešťů, období březosti a páření (Vasey, 2006). V tomto období se tvoří malé podskupiny a ty se pohybují v oblastech v rámci domovského areálu (Morland, 1991b). Často se tyto podskupiny skládají ze samce, samice a jejich potomků, nebo dokonce jen z dospělé samice a samce. Tyto dvojice mohou být často nesprávně chápány jako monogamní pár (White, 1989). Samice jsou téměř vždy dominantní nad samci, vyhrávají s nimi téměř všechna agonistická setkání a jen zřídka vůči nim projevují submisivní chování (Overdorff et al., 2005).

3.11 Chovatelské prostředí a stres

Teplota prostředí v chovu by měla být nastavena na 18-26 °C a taktéž by měla kolísat, aby se podpořilo přirozené chování, jako je odpočinek během horkých dnů a shlukování během chladných nocí (Honest & Marin 2006a). Vlhkost by se měla pohybovat v rozmezí 55-70 % (Wallach a Boever 1983). Většina primátů pocházejí z tropických oblastí a pro napodobení délky dne by světlo mělo být poskytováno v cyklu 12 hodin světlo a 12 hodin tma s fázovými přechody k napodobení svítání a soumraku (Honest & Marin 2006a).

Podle Honest a Marin (2006) biologické reakce, kterými zvíře reaguje na stresory lze rozdělit do čtyř sfér: imunologické, neuroendokrinní, autonomní a behaviorální. Různí jedinci mohou reagovat různými způsoby na stejný podnět. Měření stresu u zvířat byla tradičně kvantifikována prostřednictvím hladiny kortizolu ve slinách, plazmě, moči, výkalech nebo sledováním změn krevního tlaku, popřípadě srdeční frekvence (Honest & Marin 2006). Existuje mnoho faktorů odpovědných za vyvolání stresových reakcí u zvířat v zoologických zahradách. Například nestimulující prostředí, blízkost ubikace jiného druhu, nevhodné skupinové složení. Bylo prokázáno, že stres může způsobit změny ve funkci mozku zvířat a imunitní reakci (Honest & Marin 2006). Předchozí studie ukázaly, že samci savců na nižších pozicích zažívají více stresu než vysoce postavení samci. Nicméně novější studie o skupinovém životě volně se pohybujících savců prokázaly, že vysoce postavené samice zažívají více stresu než samice s nižším postavením (Cavigelli et al., 2003). U zvířat v chovu v lidské péči, kterým není umožněno projevit přirozené chování, může dojít k projevům abnormálního chování. Stereotypní chování jsou opakující se vzorce chování, které nemají zřejmý cíl nebo funkci. Lze je rozdělit do tří kategorií: lokomoční chování (přecházení), apetitivní chování (kousání, olizování částí ubikace) a sebepoškozující chování. Příčinou stereotypního lokomočního chování je většinou neumožnění rozvinutí pátrací potravního chování či nedostatek prostoru v ubikaci. Mnoho stereotypního chování souvisí s rutinou krmení (Tarou et al., 2005). Lemuři kata vykazují výrazné snížené afiliativní chování a zvýšené aktivity agrese, když jsou návštěvníci přítomni ve velké míře a v jejich blízkosti (Tarou et al., 2005).

4 Metodika

Objektem pozorování byly vybrané rody lemurů, které jsou chovány v zoologických zahradách Plzeň, Olomouc, Ostrava a Hodonín (viz Tabulka 1). Vlastní studie probíhala v odlišných teplotních podmínkách, a to v období od června 2023 do prosince 2023. Každý chov v zoologických zahradách byl navštíven minimálně 5x a pozorování probíhalo vždy alespoň 2 hodiny ve stejném časovém rozpětí (continual sampling). Celkem byl každý chov tedy pozorován nejméně 10 hodin. V této studii byly použity nahrávací přístroje, jako je diktafon, mobilní telefon a také stopky pro určení doby trvání pozorovaného jevu.

Tabulka 1 Přehledová tabulka pozorovaných jedinců.

zoologická zahrada	rod	datum narození	ID zvířete	pohlaví
Plzeň	<i>Lemur catta</i>	13.04.2014	300528	samec
Plzeň	<i>Lemur catta</i>	25.02.2004	300502	samice
Plzeň	<i>Lemur catta</i>	19.03.2013	300517	samice
Plzeň	<i>Lemur catta</i>	09.04.2017	300526	samice
Plzeň	<i>Lemur catta</i>	15.06.2021	300527	samice
Plzeň	<i>Varecia variegata subcincta</i>	01.04.2015	315605	samec
Plzeň	<i>Varecia variegata subcincta</i>	24.03.2021	315609	samec
Olomouc	<i>Lemur catta</i> *	01.04.1997	8214	samec
Olomouc	<i>Lemur catta</i>	02.02.2014	8118	samice
Olomouc	<i>Lemur catta</i>	03.04.2021	9450	samec
Olomouc	<i>Lemur catta</i>	30.06.2023	9916	samice
Olomouc	<i>Varecia variegata</i>	24.04.2023	9867	samec
Olomouc	<i>Varecia variegata</i>	25.04.2011	7907	samice
Olomouc	<i>Varecia variegata</i>	21.03.2020	9257	samec
Olomouc	<i>Varecia variegata</i>	23.04.2019	9078	samice
Ostrava	<i>Lemur catta</i>	26.03.2014	209841	samec
Ostrava	<i>Lemur catta</i>	23.03.2013	209844	samec
Ostrava	<i>Lemur catta</i>	15.04.2007	209845	samec
Hodonín	<i>Varecia rubra</i>	30.03.1997	MVR002	samec
Hodonín	<i>Varecia rubra</i>	09.04.2003	MVR001	samec
Hodonín	<i>Varecia rubra</i>	20.06.2014	MVR003	samec

*úhyn 15.09.2023

4.1 Popis chovného zařízení

4.1.1 Zoo Plzeň

Chov v Plzni druhu lemur kata má vnitřní a venkovní expozici. Venkovní expozice je postavena na ploše, která je ohraničená vodním tokem a proti úniku lemurům brání hrazení ve výšce jednoho metru. Povrch tvoří písek, přírodní porost a menší kamínky. Místo na odpočinek a slunění lemuři využívají větší kameny, které jsou umístěné uprostřed ostrova, spolu s keřem (viz Obrázek 5 a 6). Na ostrově se nachází strom, který jedincům poskytuje stinné místo. Lemuři mají možnost vstupovat do vnitřní expozice přes menší okno, které je stále pro ně průchodné. Vnitřní expozice je o poznání menší a nachází se k v obchodě se suvenýry, kde si návštěvníci mohou lemury prohlédnout i v zimním období. Vnitřní expozice je ohraničená sklem a zdi jsou tvořeny do podoby umělého kamene. Kameny mají různé tvary a lemuři se mohou po nich pohybovat. Na jedné straně zdi se nachází velké okno s výhledem do zoo, tudíž mají dostatek přirozeného světla. Povrch je tvořen pískem. Ve středu expozice se nachází konstrukce z větví, vystavěná do tvaru pyramidy. Konstrukce poskytuje lemurům mnoho možností skoků a lezení. Lemuři mají potravu a vodu v miskách na dřevěné konstrukci a na zemi. Chovatel má přístup do vnitřní expozice přes dveře, které se nachází na straně expozice.



Obrázek 5 a 6 Venkovní expozice druhu lemur kata v Zoo Plzeň (Nedvědová, 2023).

Chov rodu vari má také vnitřní a venkovní expozici. Vnitřní část expozice je ohraničená speciálním ochranným sklem, které končí půl metru nad stropem. Na tento konec navazuje klecová struktura, která vede až ke stropu. Jednu stranu skla lze klíčem otevřít a vstoupit do ubikace. Tohoto vstupu využívají chovatelé k podávání potravy. V dolní části na sklo navazuje dřevěná police, která je podél celé přední strany. Povrch je tvořen pískem. Uprostřed expozice se nacházejí dvě dřevěné větve, které dosahují až ke stropu. K těmto dvou pilířovým větvím jsou přidělané další menší větve, které směřují jak vertikálně, tak i horizontálně. Celé

to tvoří hrazdu po lezení a skákání (viz Obrázek 7 a 8). K větvím jsou také přidělané misky, jedna na podání zeleniny, druhá pro nektar. Miska s vodou se nachází na zemi. Na pravé straně ve výšce jednoho metru je ke zdi přidělaná dřevěná boudička. V místnosti nejsou okna, tudíž je expozice osvětlena umělým světlem. V zadní části expozice je menší otvor pro průchod do venkovní expozice. Na průchod je napojený tunel z pletiva, který vede jedince do hlavní části venkovní expozice, která je společná pro samce a samice. Po většinu studie samci neměli možnost pohybovat se až do hlavní venkovní expozice. V jejich tunelu se nacházel šubr, který k tomu bránil. Venkovní část je tvořena z uzavřené klece a ve vnitřku se opět nachází několik větví k lezení.



Obrázek 7 a 8 Vnitřní expozice rodu vari v Zoo Plzeň (Nedvědová, 2023).

4.1.2 Zoo Olomouc

Lemuři v Olomouci rodu vari využívají venkovní a vnitřní expozici. Venkovní expozice je vysoký, prosklený, uvařený prostor. Horní část je zakončena z mříže, aby mohlo docházet k ventilaci vzduchu. Povrch je vystlán směsí z kůry a nachází se na něm i větší kameny. Dominantním prvkem je bambusová konstrukce, která směřuje tři metry vysoko a tím je jedincům poskytnuto mnoho možností k pohybu, lezení a skákání. Na bambusech jsou zavěšeny dvě sítě z lan, taktéž hamaka z hasičských hadic a bambusové plošiny pro odpočinek. Na pravé straně je zavěšený žebřík z lan a dřívce, na levé straně zase samostatné lano (viz Obrázek 9). V zadní horní části lemuři mohou přejít průchodem do vnitřní expozice. V přední straně expozice se nachází ochranné sklo, které odděluje návštěvníky od lemurů. Na spodní část skla navazuje zděný výstupek, na který chovatelé často podávají větve s listím. Povrch je opět vystlán kůrou a pilinami. Ze strany má expozice skleněná neprůhledná okna. U levé strany se nachází dřevěný žebřík, který je pevně připevněný ke zděnému výstupku. U pravé strany leží větší větev, která je připevněná k výstupku. Pod výstupkem visí síť z lana a pletený koš, který

je připevněn také lanem. Na výstupku je umístěna boudička. V zadní části se opět nachází neprůhledné okno a u stropu jsou zavěšeny lana (viz Obrázek 10). Lemuři mají tak opět několik možností k pohybu, lezení a skokům. Misky se nachází na zemi a dvě jsou připevněné k dřevěným větvím ve výšce. Chovatel má přístup do expozice přes zadní dveře.



Obrázek 9 a 10 *Venkovní a vnitřní expozice rodu vari v Zoo Olomouc (Nedvědová, 2023).*

Lemuři kata využívají hlavně vnitřní expozici a ta je ohraničená speciálním ochranným sklem, tím mají jedinci zajištěno dostatek přirozeného světla. U spodní části skla je navázaný betonový výstupek. Pravá strana zdi je obložena napodobeninou kamene a podél zdi je umístěn kmen stromu, který je asi tři metry vysoký. Větve jsou rozloženy horizontálně i vertikálně. Na jejich vrcholku se nachází boudička, na které jedinci často odpočívají a shlukují se (viz Obrázek 11). Ve spodní části kmene je umístěná miska, v které se nachází nektar. U zadní levé stěny se taktéž nachází stěna obložená napodobeninou kamene a k ní je připevněný další kmen a další miska. Jeho větve jsou propletené s větvemi prvního kmene, a to dává lemurům mnoha možností pohybu, lezení a skoků. Z horní větve je zpuštěná takzvaná bužírka, která je zapletená z hasičských hadic. Chovatele do ní často umisťují krmivo, jako potravní enrichment. Na přední větvi je umístěné lano, na kterém je připevněno několik dřevěných oválů. U zadní stěny leží další boudička, která je vhodná pro odpočinek jedinců. Povrch je vystlán pilinami a taktéž je zde umístěna další miska. Chovatel má přístup do expozice přes dveře, které jsou umístěné na zadní straně zdi. Venkovní expozice je otevřený areál, který je ohraničený skleněným zábradlím, který je asi metr vysoký (viz Obrázek 12). Podél zábradlí se nachází menší kamínky a střed je tvořen přírodním porostem. Dominantním prvkem je dřevěná konstrukce, na které se nachází několik plošin a připevněná lana. Zadní část expozice tvoří zeď, která je také pokryta napodobeninou kamene. Chovatelé mají přístup do expozice přes dveře, které jsou u zadní stěny.



Obrázek 11 a 12 Vnitřní a venkovní expozice druhu lemur kata v Zoo Olomouc (Nedvědová, 2023).

4.1.3 Zoo Hodonín

Chov v Hodoníně rodu vari má taktéž vnitřní a venkovní expozici. Vnitřní expozice je ze dvou stran ohraničená speciálním ochranným sklem. Na pravé straně se nachází dřevěné větve, které jsou stavěny horizontálně a vertikálně. Větve spolu tvoří menší konstrukci pro lezení. Na spodní větvi je volně zavěšený žebřík z lan a bambusů. Na další větvi jsou volně zavěšeny skořápky od kokosů a taktéž je zde zavěšená jedna miska. K celé dřevěné konstrukci jsou pak připevněna lana (viz Obrázek 13), která vedou od stropu a následně jsou přidělena k různým částem expozice. Lemuři tak mají velké možnosti pohybu. Na levé straně zdi se nachází žebřík, který vede k hornímu výklenku, kde lemuři mohou odpočívat. U výklenku se nachází průchod do venkovní části expozice. V horních částech zdi jsou připevněny menší police. Povrch je tvořen z betonu a celá expozice je uměle osvětlená. Chovatel má přístup do expozice přes dveře, které se nachází v zadní části. Venkovní expozice je většího rozměru, než vnitřní a je tvořena z uzavřené klece (viz Obrázek 14). Jako substrát je zde použita kůra a hlína, taktéž se na zemi nachází přírodní porost. Dominantním prvkem jsou opět dřevěné větve, které se větví přes většinu expozice až k horním částem klece. Uprostřed dřevěné konstrukce je zavěšen proutěný koš. Následně z každého koutu klece vedou lana, která jsou různě po expozici připevněna a v některých místech i volně svěšená. Na přední stěně klece se nachází menší boudička a na zemi několik špalků dřeva. Vršek klece není zastřešen proti dešti či silnému slunečnímu záření a zadní stěna kece navazuje na expozici dalšího druhu.



Obrázek 13 a 14 *Venkovní a vnitřní expozice rodu vari v Zoo Hodonín (Nedvědová, 2023).*

4.1.4 Zoo Ostrava

Pozorovaní jedinci druhu lemur kata se nacházeli v Ostravě na odchovně, kam návštěvníci nemají přístup. Ovšem nebyl to jediný chov lemurů v dané zoo. Vnitřní ubikace je tvořena z uzavřené klece se zadní zděnou stěnou. Na zadní stěně, která je do půlky obložena dlaždicemi, se nachází dvě police a dvě větší větve, které jsou horizontálně připevněné ke zdi a kleci. Dále se na této zdi nachází průchod do venkovní ubikace a topení, které je v dolní části stěny. Ke stropu a podlaze je připevněna jedna kovová tyč, po které lemuři šplhají. Podlaha je tvořena ze směsi pilin a nachází se zde menší kmen od stromu. Po pravé straně je okno s parapetem, tudíž se nachází v ubikaci dostatek přirozeného světla. Venkovní ubikace je větších rozměrů, než vnitřní a je tvořena taktéž z uzavřené klece. V kleci se nachází tři velké větve, které jsou horizontálně připevněné ke stěnám klece. Strop klece není ničím zastíněný a zem je tvořena přírodním porostem.

4.2 Sběr dat

Do etogramů byly zaznamenávány dva typy chování: afiliativní a agonistické. V rámci afiliativního chování bylo zaznamenáváno shlukování, grooming, čichání a hra. Shlukování bylo definováno jako odpočívání ve shrbené poloze s ocasem staženým kolem těla a zároveň udržující kontakt s jedním nebo více jedinci. Grooming byl definován jako péče o srst jedince jiným jedincem, za účelem čištění. Čichání bylo definováno jako přiložení nosu jedincem k tělu jiného jedince, očichání. Hra byla definována jako neagresivní interakce zahrnující pronásledování. V rámci agonistického chování bylo zaznamenávána kontaktní agrese, která byla definována jako chytání, uchopování, kousání, zápas či vyceněné zuby. A bezkontaktní

agrese, která byla definována jako pronásledování, výpady, doprovázené hrozivým výrazem obličeje, jako jsou vyceněné zuby a vokalizace.

4.3 Statistická analýza

Všechna data byla zpracována ve statistickém programu Statistica 12.

Prvně byla stanovena H_0 : Neexistuje statisticky významný rozdíl v sezónnosti agonistického chování. Hladina významnosti $\alpha = 0,05$. Pro porovnání dvou rozptylů byl zvolen F test. Test významnosti $P 0,00 < \alpha 0,05$ = nulová hypotéza lze zamítnout. Následně byla stanovena H_1 : Existuje statisticky významný rozdíl v sezónnosti agonistického chování u samců lemurů, faktor do 15°C a nad 15°C, délka světelného dne do 12 hodin a nad 12 hodin.

U druhé hypotézy byla prvně stanovena H_0 : Neexistuje statisticky významný rozdíl v četnosti agonistického chování v bakalářských skupinách lemurů oproti reprodukční skupinám lemurů. Hladina významnosti $\alpha = 0,05$. Pro porovnání dvou rozptylů byl zvolen F test. Test významnosti $P 0,00 < \alpha 0,05$ = nulová hypotéza lze zamítnout. Následně byla stanovena H_2 : Existuje statisticky významný rozdíl v četnosti agonistického chování v bakalářských skupinách lemurů oproti reprodukčním skupinám lemurů.

U třetí hypotézy byla prvně stanovena H_0 : Neexistuje statisticky významný rozdíl v četnosti afiliativního chování oproti agonistickému chování. Hladina významnosti $\alpha = 0,05$. Pro porovnání dvou rozptylů byl zvolen F test. Test významnosti $P 0,00 < \alpha 0,05$ = nulová hypotéza lze zamítnout. Následně byla stanovena H_3 : Existuje statisticky významný rozdíl v četnosti afiliativního chování oproti agonistickému chování.

5 Výsledky

5.1 Sezónnost afiliativního chování

5.1.1 Grooming

Při testování hypotézy H1 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl mezi teplotou dne a četností groomingu u lemurů. Výsledek prokázal, že H0 se zamítá, existuje alespoň jeden statistický rozdíl mezi teplotou dne a četností groomingu (viz Tabulka 2). Pro určení, mezi kterou teplotní hodnotou existuje statisticky významný rozdíl, byl zvolen Scheffeho test (viz Tabulka 3). Dle výsledků existují statisticky průkazné rozdíly mezi jednotlivými skupinami.

Tabulka 2 *Statistické vyhodnocení faktoru teplota dne na četnost groomingu.*

Efekt	Jednorozměrné testy významnosti pro grooming Sigma-omezená parametrizace Dekompozice efektivní hypotézy				
	SČ	Stupně volnosti	PČ	F	p
Abs. člen	0,521307	1	0,521307	418,8735	0,000000
teplota	0,015336	1	0,015336	12,3226	0,000534
Chyba	0,299935	241	0,001245		

Tabulka 3 *Statistické porovnání teploty dne na četnost groomingu.*

Č. buňky	Scheffeho test; proměnná grooming Pravděpodobnosti pro post-hoc testy Chyba: meziskup. PČ = ,00124, sv = 241,00		
	teplota	1	2
1	nad 15°C	0,05427	0,03838
2	do 15°C	0,000534	

Při testování hypotézy H1 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl mezi délkou světelného dne a četností groomingu u lemurů. Výsledek prokázal, že H0 se zamítá, existuje alespoň jeden statistický rozdíl mezi délkou světelného dne a četností groomingu (viz Tabulka 4). Pro určení, mezi kterou délkou světelného dne existuje statisticky významný rozdíl, byl zvolen Scheffeho test (viz Tabulka 5). Dle výsledků existují statisticky průkazné rozdíly mezi jednotlivými skupinami.

Tabulka 4 *Statistické vyhodnocení faktoru délka světelného dne na četnost groomingu.*

Efekt	Jednorozměrné testy významnosti pro grooming Sigma-omezená parametrizace Dekompozice efektivní hypotézy				
	SČ	Stupně volnosti	PČ	F	p
Abs. člen	0,534907	1	0,534907	452,2008	0,000000
délka svět. dne	0,030193	1	0,030193	25,5244	0,000001
Chyba	0,285078	241	0,001183		

Tabulka 5 *Statistické porovnání délky světelného dne na četnost groomingu.*

Č. buňky	Scheffeho test; proměnná grooming Pravděpodobnosti pro post-hoc testy Chyba: meziskup. PČ = ,00118, sv = 241,00		
	délka svět. dne	1	2
1	nad 12 h	0,06384	0,03933
2	do 12 h	0,000001	0,000001

5.1.2 Shlukování

Při testování hypotézy H1 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl mezi teplotou dne a četností shlukování u lemuru. Výsledek prokázal, že H0 se zamítá, existuje alespoň jeden statistický rozdíl mezi teplotou dne a četností shlukování (viz Tabulka 6). Pro určení, mezi kterou teplotní hodnotou existuje statisticky významný rozdíl, byl zvolen Scheffeho test (viz Tabulka 7). Dle výsledků existují statisticky průkazné rozdíly mezi jednotlivými skupinami.

Tabulka 6 *Statistické vyhodnocení faktoru teplota dne na četnost shlukování.*

Efekt	Jednorozměrné testy významnosti pro shlukování Sigma-omezená parametrizace Dekompozice efektivní hypotézy				
	SČ	Stupně volnosti	PČ	F	p
Abs. člen	6,773260	1	6,773260	191,0633	0,000000
teplota	0,203835	1	0,203835	5,7499	0,017227
Chyba	8,827138	249	0,035450		

Tabulka 7 Statistické porovnání teploty dne na četnost shlukování.

Č. buňky	Scheffeho test; proměnná shlukování Pravděpodobnosti pro post-hoc testy Chyba: meziskup. PČ = ,03545, sv = 249,00		
	teplota	1	2
1	nad 15°C	0,13997	0,19873
2	do 15°C	0,017227	0,017227

Při testování hypotézy H1 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl mezi délkou světelného dne a četností shlukování u lemurů. Výsledek prokázal, že H0 se zamítá, existuje alespoň jeden statistický rozdíl mezi délkou světelného dne a četností shlukování (viz Tabulka 8). Pro určení, mezi kterou délkou světelného dne existuje statisticky významný rozdíl, byl zvolen Scheffeho test (viz Tabulka 9). Dle výsledků existují statisticky průkazné rozdíly mezi jednotlivými skupinami.

Tabulka 8 Statistické vyhodnocení faktoru délka světelného dne na četnost shlukování.

Efekt	Jednorozměrné testy významnosti pro shlukování Sigma-omezená parametrizace Dekompozice efektivní hypotézy				
	SČ	Stupně volnosti	PČ	F	p
Abs. člen	5,753943	1	5,753943	161,8335	0,000000
délka svět. dne	0,177849	1	0,177849	5,0021	0,026202
Chyba	8,853124	249	0,035555		

Tabulka 9 Statistické porovnání délky světelného dne na četnost shlukování.

Č. buňky	Scheffeho test; proměnná shlukování Pravděpodobnosti pro post-hoc testy Chyba: meziskup. PČ = ,03555, sv = 249,00		
	délka svět. dne	1	2
1	nad 12 h	0,12839	0,18316
2	do 12 h	0,026202	0,026202

5.2 Sezónnost agonistického chování

5.2.1 Bezkontaktní agrese

Při testování hypotézy H1 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl mezi teplotou dne a četností bezkontaktní agrese u lemurů. Výsledek prokázal, že H0 se zamítá, existuje alespoň jeden statistický rozdíl mezi teplotou dne a četností bezkontaktní agrese (viz Tabulka 10). Pro určení, mezi kterou teplotní hodnotou existuje statisticky významný rozdíl,

byl zvolen Scheffého test (viz Tabulka 11). Dle výsledků existují statisticky průkazné rozdíly mezi jednotlivými skupinami.

Tabulka 10 *Statistické vyhodnocení faktoru teplota dne na bezkontaktní agrese.*

Efekt	Jednorozměrné testy významnosti pro bezkontaktní agrese Sigma-omezená parametrizace Dekompozice efektivní hypotézy				
	SČ	Stupně volnosti	PČ	F	p
Abs. člen	0,021603	1	0,021603	142,7885	0,000000
teplota	0,000982	1	0,000982	6,4894	0,013305
Chyba	0,009531	63	0,000151		

Tabulka 11 *Statistické porovnání teploty dne na četnost groomingu.*

Č. buňky	Scheffého test; proměnná bezkontaktní agrese Pravděpodobnosti pro post-hoc testy Chyba: meziskup. PČ = ,00015, sv = 63,000		
	teplota	1	2
1	nad 15°C	0,01436	0,02214
2	do 15°C	0,013305	0,013305

Při testování hypotézy H1 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl mezi délkou světelného dne a četností bezkontaktní agrese u lemurů. Výsledek prokázal, že H0 nelze zamítnout, neexistuje statisticky významný rozdíl mezi délkou světelného dne a četností bezkontaktní agrese (viz Tabulka 12).

Tabulka 12 *Statistické vyhodnocení faktoru délka světelného dne na četnost bezkontaktní agrese.*

Efekt	Jednorozměrné testy významnosti pro bezkontaktní agrese Sigma-omezená parametrizace Dekompozice efektivní hypotézy				
	SČ	Stupně volnosti	PČ	F	p
Abs. člen	0,015318	1	0,015318	91,85254	0,000000
délka svět. dne	0,000007	1	0,000007	0,04286	0,836659
Chyba	0,010506	63	0,000167		

5.2.2 Kontaktní agrese

Při testování hypotézy H1 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl mezi teplotou dne a četností kontaktní agrese u lemurů. Výsledek prokázal, že H0 nelze zamítnout, neexistuje statisticky významný rozdíl mezi délkou světelného dne a četností kontaktní agrese (viz Tabulka 13).

Tabulka 13 *Statistické vyhodnocení faktoru délka světelného dne na četnost kontaktní agrese.*

Efekt	Jednorozměrné testy významnosti pro kontaktní agrese Sigma-omezená parametrizace Dekompozice efektivní hypotézy				
	SČ	Stupně volnosti	PČ	F	p
Abs. člen	0,006324	1	0,006324	49,20862	0,000000
teplota	0,000406	1	0,000406	3,15950	0,089315
Chyba	0,002827	22	0,000129		

5.3 Četnost agonistického chování v bakalářských a reprodukčních skupinách

5.3.2 Bezkontaktní agrese

Při testování hypotézy H2 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl v četnostech bezkontaktní agrese mezi bakalářských a reprodukčních skupinách lemurů. Výsledek prokázal, že H0 se zamítá, existuje alespoň jeden statistický rozdíl mezi četnostech bezkontaktní agrese ve skupinách (viz Tabulka 14). Pro určení, mezi kterou skupinou existuje statisticky významný rozdíl, byl zvolen Scheffeho test (viz Tabulka 15). Dle výsledků existují statisticky průkazné rozdíly mezi jednotlivými skupinami.

Tabulka 14 *Statistické vyhodnocení faktoru typ skupiny na četnost bezkontaktní agrese.*

Efekt	Jednorozměrné testy významnosti pro bezkontaktní agrese Sigma-omezená parametrizace Dekompozice efektivní hypotézy				
	SČ	Stupně volnosti	PČ	F	p
Abs. člen	0,023575	1	0,023575	164,9836	0,000000
typ skupiny	0,001511	1	0,001511	10,5729	0,001845
Chyba	0,009002	63	0,000143		

Tabulka 15 *Statistické porovnání skupin na četnost bezkontaktní agrese.*

Č. buňky	Scheffeho test; proměnná bezkontaktní agrese Pravděpodobnosti pro post-hoc testy Chyba: meziskup. PČ = ,00014, sv = 63,000		
	typ skupiny	1 0,02453	2 0,01462
1	reprodukční		0,001845
2	bakalářská	0,001845	

5.3.3 Kontaktní agrese

Při testování hypotézy H2 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl v četnosti kontaktní agrese mezi bakalářských a reprodukčních skupinách. Výsledek prokázal, že H0 nelze zamítnout, neexistuje statisticky významný rozdíl mezi skupinami a četností kontaktní agrese (viz Tabulka 16).

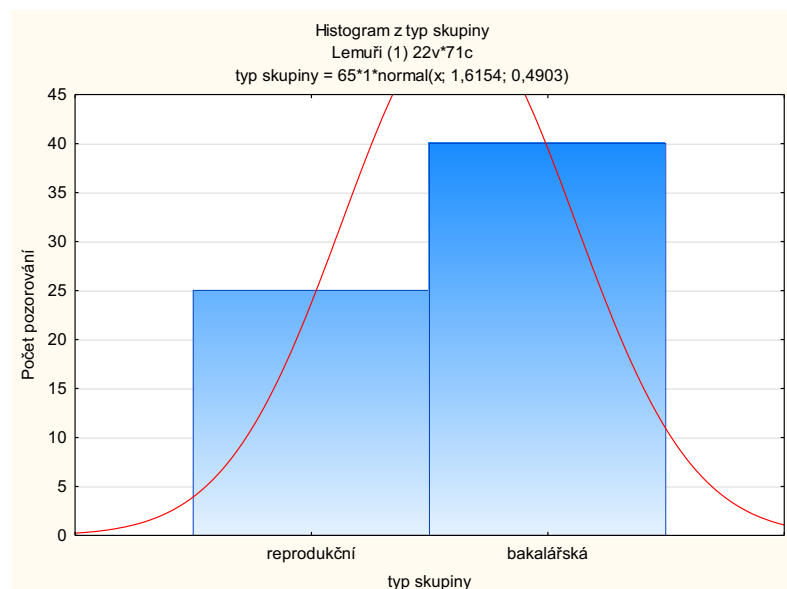
Tabulka 16 *Statistické vyhodnocení faktoru typ skupiny na četnost kontaktní agrese.*

Efekt	Jednorozměrné testy významnosti pro kont. agrese (m:s) (Lemuři (1)) Sigma-omezená parametrizace Dekompozice efektivní hypotézy				
	SČ	Stupně volnosti	PČ	F	p
Abs. člen	0,005906	1	0,005906	41,01409	0,000002
typ skupiny	0,000066	1	0,000066	0,45590	0,506580
Chyba	0,003168	22	0,000144		

5.4 Závislost četnosti na typ skupiny

5.4.1 Bezkontaktní agrese

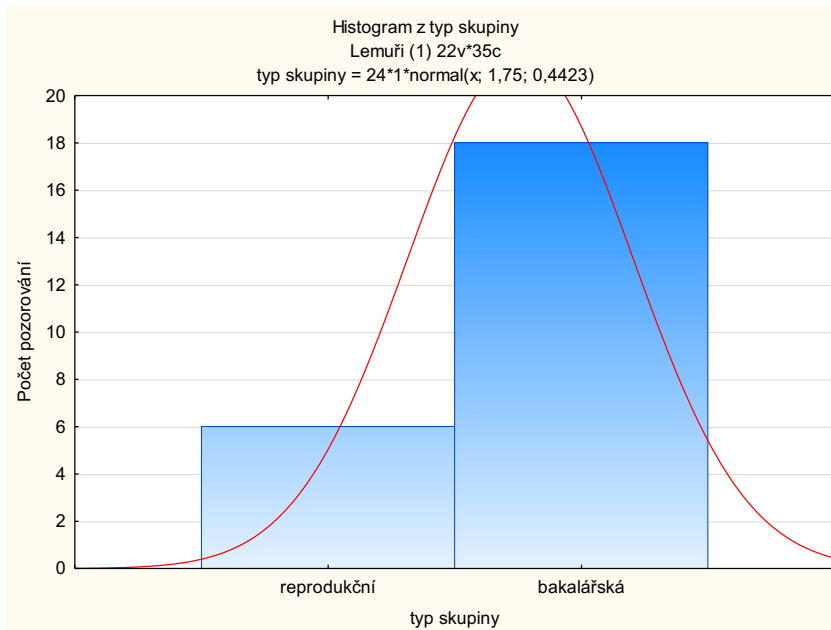
Při testování hypotézy H2 a H3 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl v četnosti bezkontaktní agrese v závislosti na typ skupiny. Výsledek prokázal, že existuje statisticky významný rozdíl (viz Graf 2).



Graf 2 *Histogram popisující četnost bezkontaktní agrese v závislosti na typ skupiny.*

5.4.2 Kontaktní agrese

Při testování hypotézy H2 a H3 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl v četnosti kontaktní agrese v závislosti na typ skupiny. Výsledek prokázal, že existuje statisticky významný rozdíl (viz Graf 3).

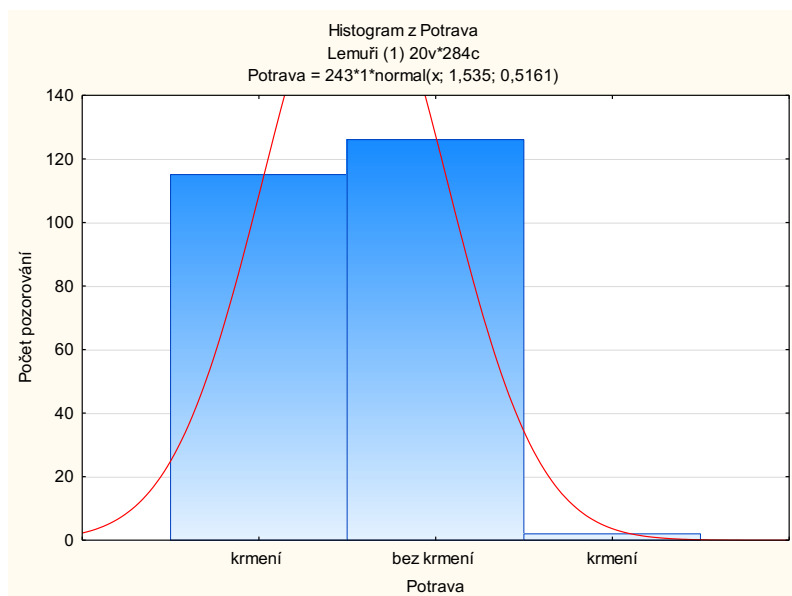


Graf 3 Histogram popisující četnost kontaktní agrese v závislosti na typ skupiny.

5.5 Závislost četnosti na potravě

5.5.1 Grooming

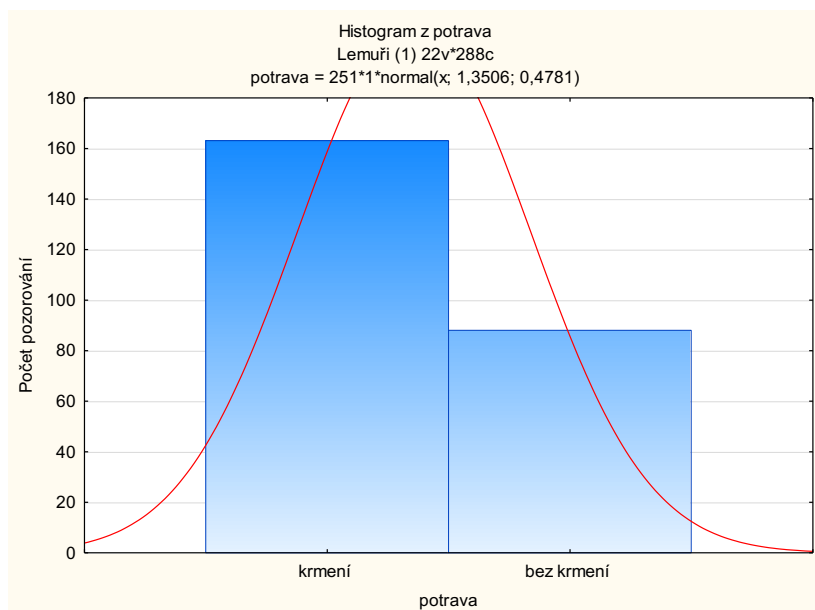
Při testování hypotézy H1 a H3 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl v četnosti groomingu při podání potravu a bez potravu. Výsledek prokázal, že neexistuje statisticky významný rozdíl (viz Graf 4).



Graf 4 Histogram popisující četnost groomingu při podání potravy a bez potravy.

5.5.2 Shlukování

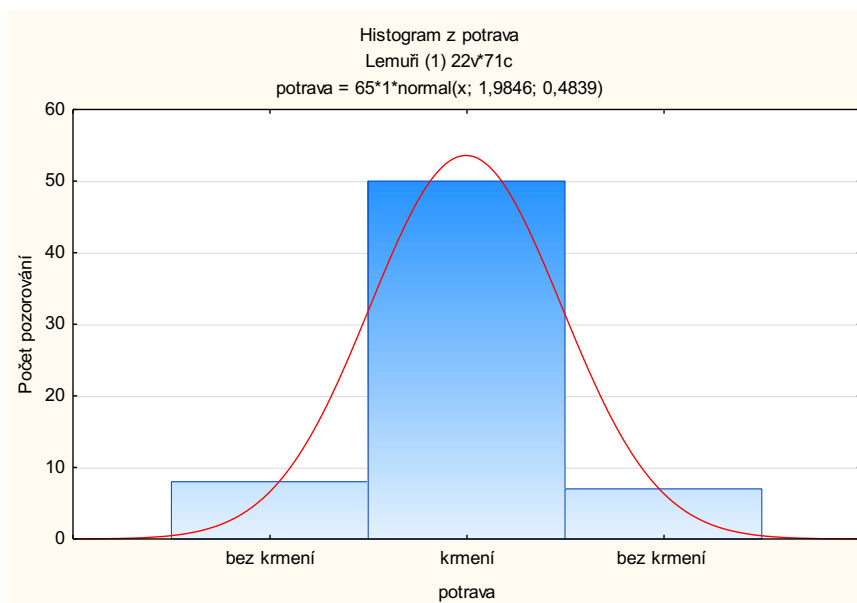
Při testování hypotézy H1 a H3 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl v četnosti shlukování při podání potravy a bez potravy. Výsledek prokázal, že neexistuje statisticky významný rozdíl (viz Graf 5).



Graf 5 Histogram popisující četnost shlukování při podání potravy a bez potravy.

5.5.3 Bezkontaktní agrese

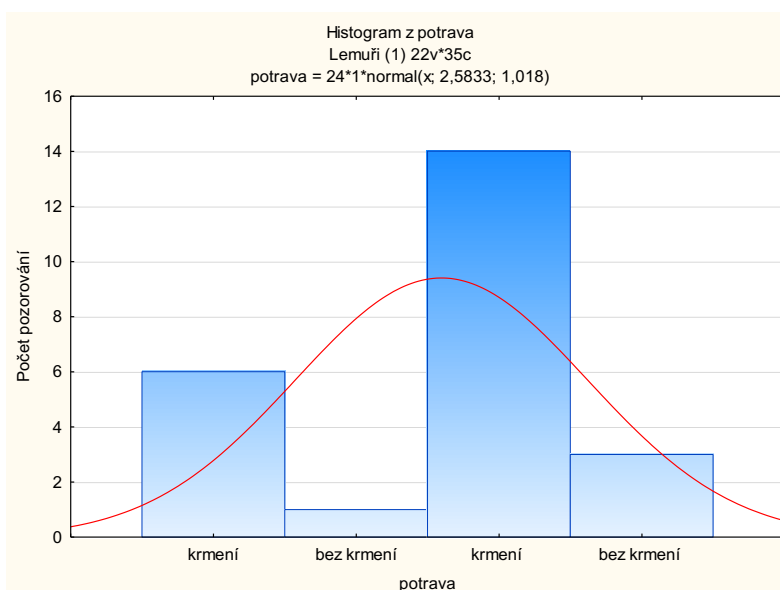
Při testování hypotézy H1 a H3 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl v četnosti bezkontaktní agrese při podání potravy a bez potravy. Výsledek prokázal, že existuje statisticky významný rozdíl (viz Graf 6).



Graf 6 Histogram popisující četnost bezkontaktní agrese při podání potravy a bez potravy.

5.5.4 Kontaktní agrese

Při testování hypotézy H1 a H3 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl v četnosti kontaktní agrese při podání potravy a bez potravy. Výsledek prokázal, že existuje statisticky významný rozdíl (viz Graf 7).

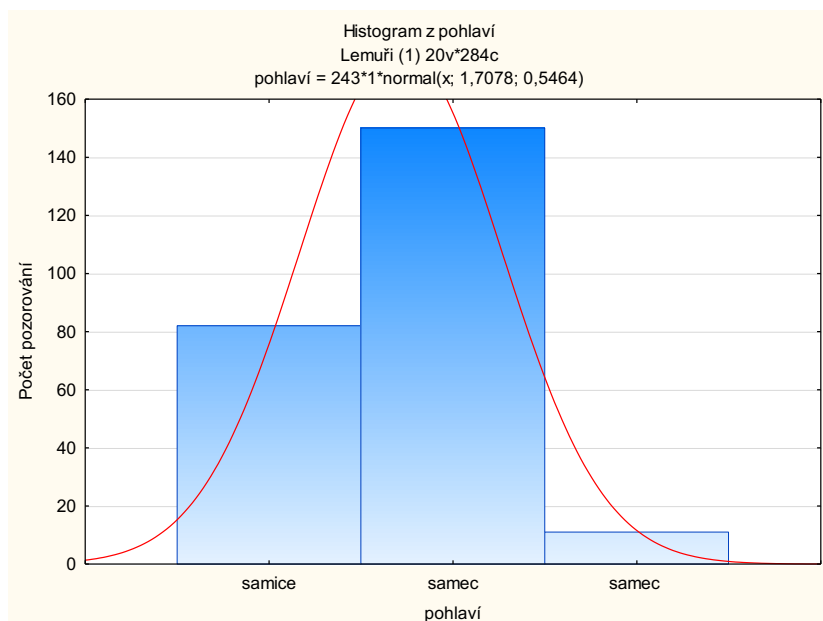


Graf 7 Histogram popisující četnost kontaktní agrese při podání potravy a bez potravy.

5.6 Závislost četnosti na pohlaví

5.6.1 Grooming

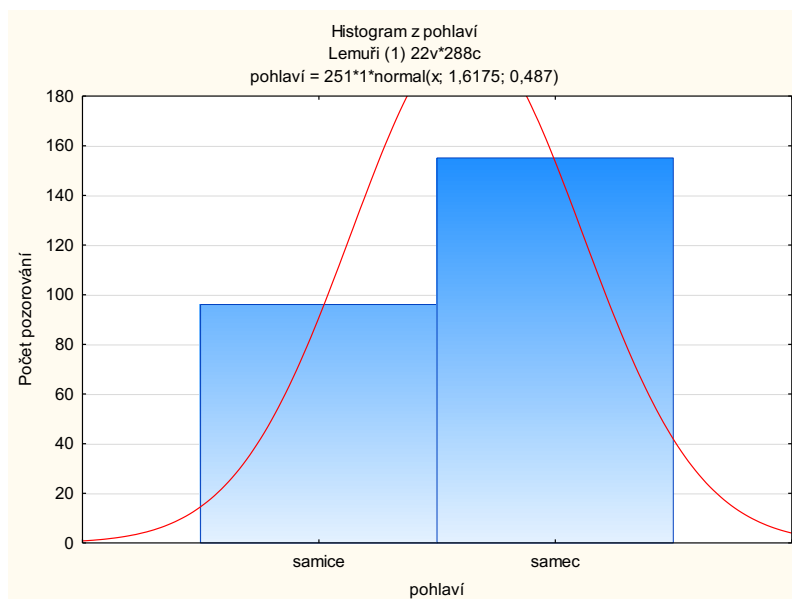
Při testování hypotézy H1 a H3 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl v četnosti groomingu v závislosti na pohlaví. Výsledek prokázal, že neexistuje statisticky významný rozdíl (viz Graf 8).



Graf 8 Histogram popisující četnost groomingu v závislosti na pohlaví.

5.6.2 Shlukování

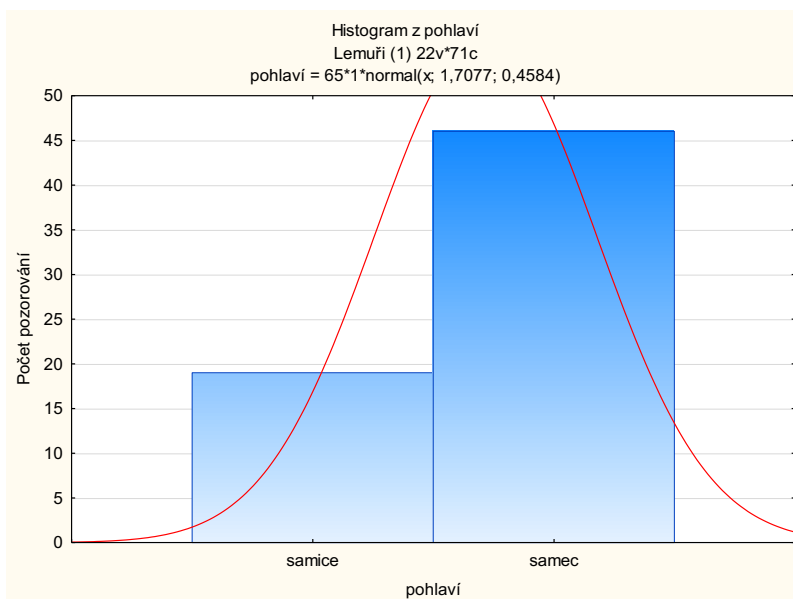
Při testování hypotézy H1 a H3 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl v četnosti shlukování v závislosti na pohlaví. Výsledek prokázal, že existuje statisticky významný rozdíl (viz Graf 9).



Graf 9 Histogram popisující četnost shlukování v závislosti na pohlaví.

5.6.3 Bezkontaktní agrese

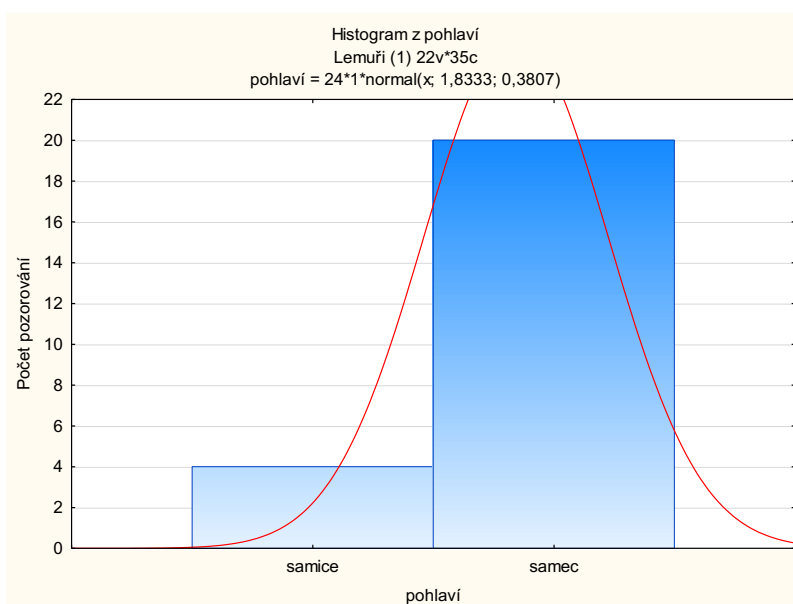
Při testování hypotézy H1 a H3 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl v četnosti bezkontaktní agrese v závislosti na pohlaví. Výsledek prokázal, že existuje statisticky významný rozdíl (viz Graf 10).



Graf 10 Histogram popisující četnost bezkontaktní agrese v závislosti na pohlaví.

5.6.4 Kontaktní agrese

Při testování hypotézy H1 a H3 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl v četnosti kontaktní agrese v závislosti na pohlaví. Výsledek prokázal, že existuje statisticky významný rozdíl (viz Graf 11).

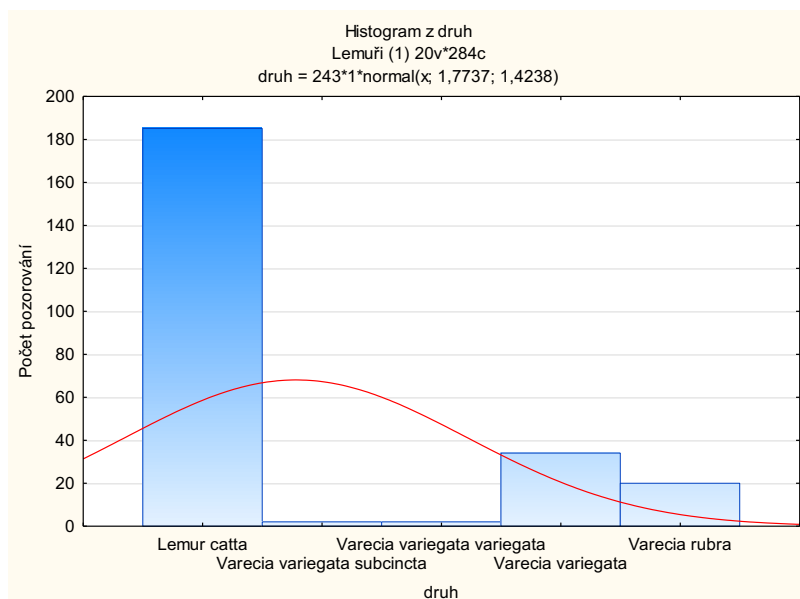


Graf 11 Histogram popisující četnost kontaktní agrese v závislosti na pohlaví.

5.7 Závislost četnosti na druh

5.7.1 Grooming

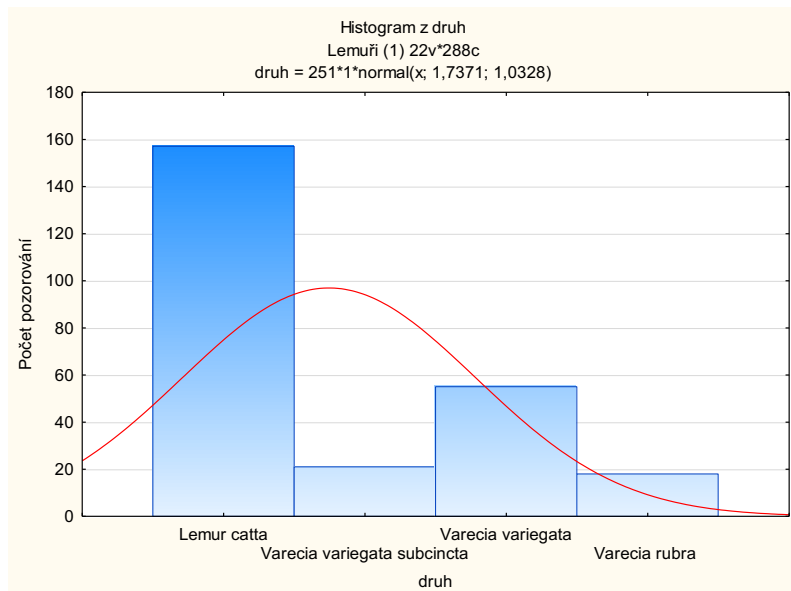
Při testování hypotézy H1 a H3 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl v četnosti groomingu v závislosti na druh. Výsledek prokázal, že existuje statisticky významný rozdíl (viz Graf 12).



Graf 12 Histogram popisující četnost groomingu v závislosti na druh.

5.7.2 Shlukování

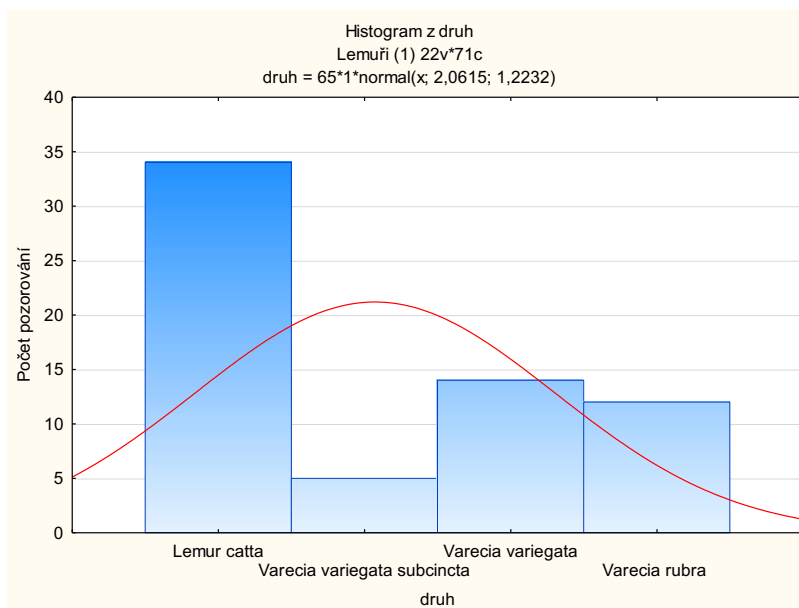
Při testování hypotézy H1 a H3 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl v četnosti shlukování v závislosti na druh. Výsledek prokázal, že existuje statisticky významný rozdíl (viz Graf 13).



Graf 13 Histogram popisující četnost shlukování v závislosti na druh.

5.7.3 Bezkontaktní agrese

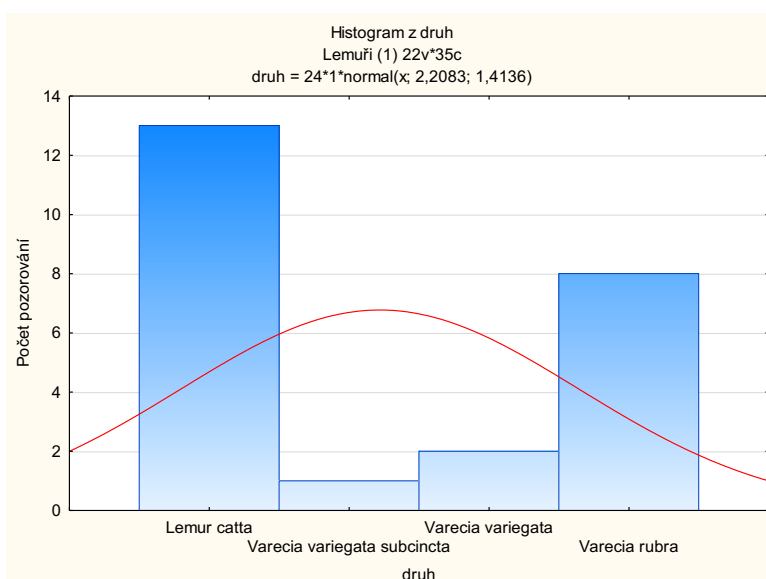
Při testování hypotézy H1 a H3 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl v četnosti bezkontaktní agrese v závislosti na druh. Výsledek prokázal, že existuje statisticky významný rozdíl (viz Graf 14).



Graf 14 Histogram popisující četnost bezkontaktní agrese v závislosti na druh.

5.7.4 Kontaktní agrese

Při testování hypotézy H1 a H3 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl v četnosti kontaktní agrese v závislosti na druh. Výsledek prokázal, že existuje statisticky významný rozdíl (viz Graf 15).

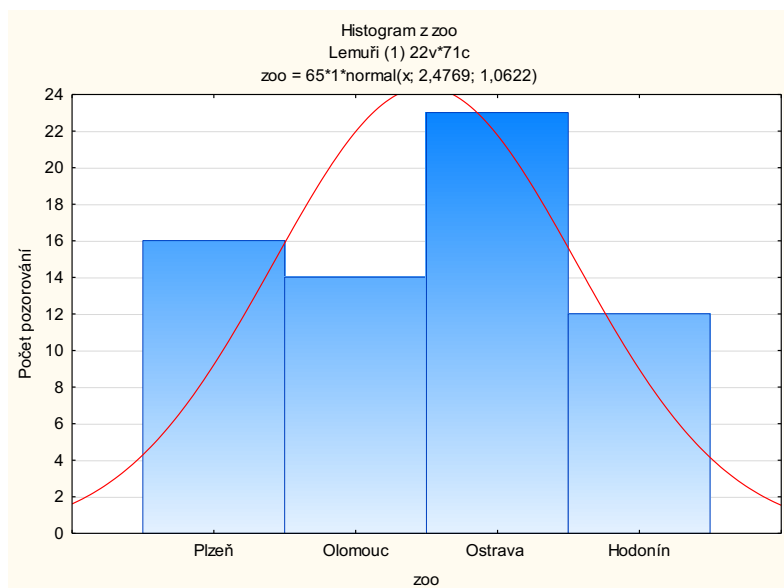


Graf 15 Histogram popisující četnost kontaktní agrese v závislosti na druh.

5.8 Závislost četnosti na zoo

5.8.1 Grooming

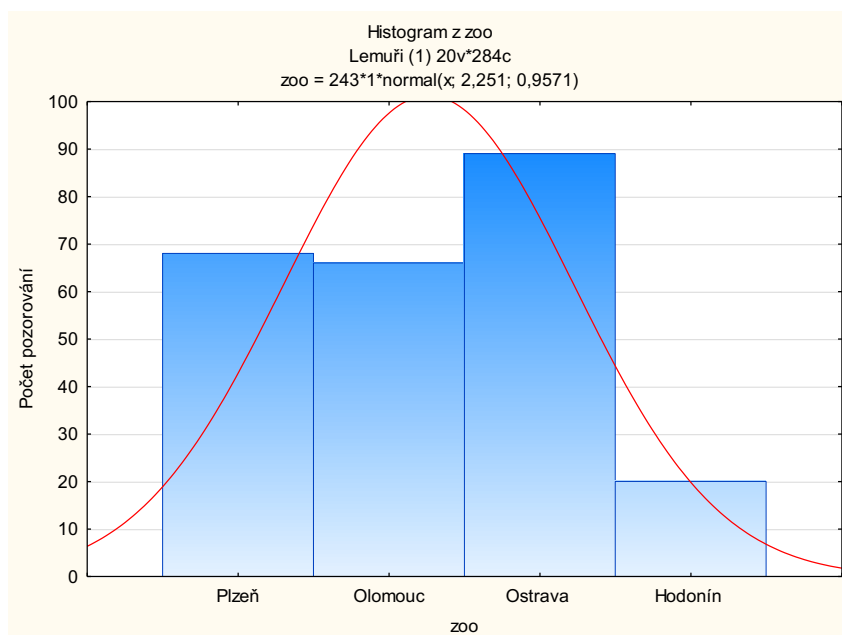
Při testování hypotézy H1 a H3 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl v četnosti groomingu v závislosti na zoo. Výsledek prokázal, že neexistuje statisticky významný rozdíl (viz Graf 16).



Graf 16 Histogram popisující četnost groomingu v závislosti na zoo.

5.8.2 Shlukování

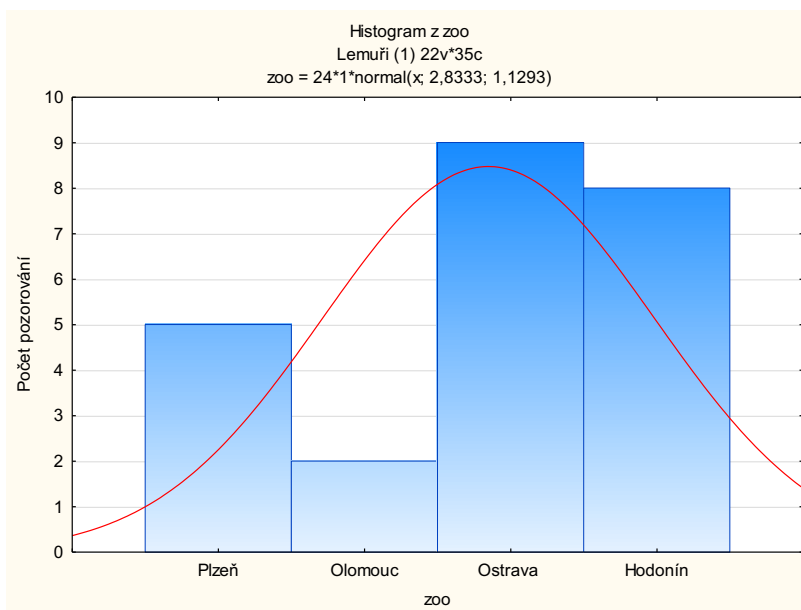
Při testování hypotézy H1 a H3 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl v četnosti shlukování v závislosti na zoo. Výsledek prokázal, že neexistuje statisticky významný rozdíl (viz Graf 17).



Graf 17 Histogram popisující četnost shlukování v závislosti na zoo.

5.8.3 Bezkontaktní agrese

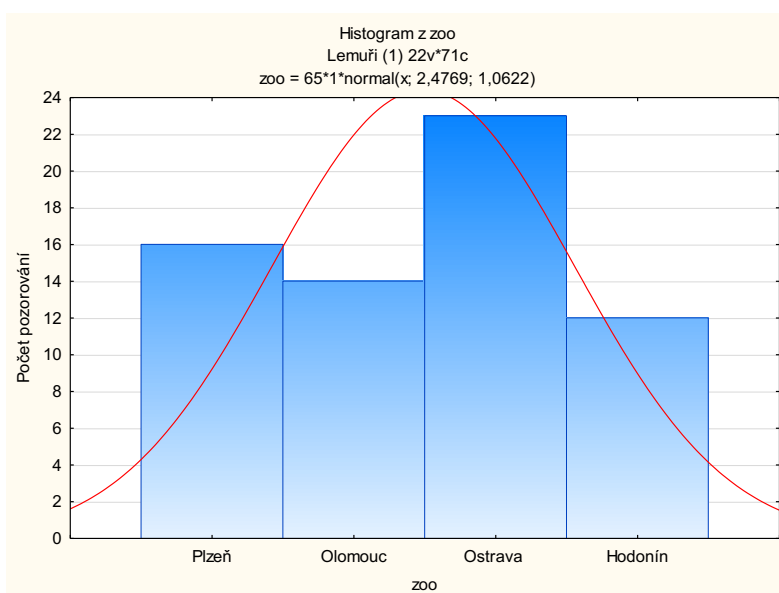
Při testování hypotézy H1 a H3 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl v četnosti bezkontaktní agrese v závislosti na zoo. Výsledek prokázal, že neexistuje statisticky významný rozdíl (viz Graf 18).



Graf 18 Histogram popisující četnost bezkontaktní agrese v závislosti na zoo.

5.8.4 Kontaktní agrese

Při testování hypotézy H1 a H3 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl v četnosti kontaktní agrese v závislosti na zoo. Výsledek prokázal, že neexistuje statisticky významný rozdíl (viz Graf 19).



Graf 19 Histogram popisující četnost kontaktní agrese v závislosti na zoo.

6 Diskuze

Tato studie potvrdila předpoklad, že agonistické chování lemuru vykazuje sezónnost. Celkově byly pozorovány agonistické interakce méně často než afiliativní interakce. Bezkontaktní agrese se vyskytovala ve skupinách častěji než kontaktní agrese, a i z hlediska trvání byl mezi nimi významný rozdíl. Nejčastěji byl však zaznamenán grooming, a to jak četností, tak i délkou trvání. Grooming vede ke snížení sociálního napětí a má upokojující účinek (Aureli et al., 1995). Četnost bezkontaktní a kontaktní agrese byla pozorována častěji v bakalářských skupinách a četnost bezkontaktní agrese se vyskytovala ve větší míře než kontaktní agrese. Výsledky testování potvrdily i předpoklad, že afiliativní chování se vyskytovalo častěji ve skupinách lemuru než agonistické chování. Tento výsledek je v souladu se studií Law et al. (2021).

Během této studie byla pozorována větší frekvence groomingu v teplém období, které bylo definováno nad 15°C, oproti chladnému období pod 15°C. Další zvýšená frekvence byla zaznamenána v období, kdy délka světelného dne byla kratší než 12 hodin. Na ostrově Madagaskar v místech, kde se lemuři přirozeně vykytují, se teploty pohybují okolo 20°C, ale délka světelného dne je po většinu roku delší než 12 hodin. Tyto výsledky naznačují, že lemuři vykazují sezónnost ve frekvenci groomingu a shodují se tak se studií (Rea et al., 2014), která uvádí, že chovné prostředí často posouvá katemerální lemury do obecně jiného vzoru chování, a to v důsledku reakce na lidskou aktivitu během denních hodin. Je tedy možné říct, že u pozorovaných jedinců byl zaznamenán odlišný vzor aktivity, než který vykazují v přirozených podmínkách.

Dále byla pozorována zvýšená četnost shlukování v chladnějším období pod 15°C, oproti teplejšímu období nad 15°C. Tento výsledek koreluje s teorií, že lemuři jsou přirozeně vystaveni sezónně zhoršeným klimatickým podmínkám a jejich termoregulaci ovlivňují prostřednictvím společného shlukování (Gould & Sauther 2006). Curtis et al. (1999) uvádějí, že zvířata si posouvají období aktivity, aby se vyhnula tepelnému stresu. Sociální vazby mají přímý vliv na termoregulaci, přičemž jednotlivci ve velkých sociálních skupinách, kteří udržují více afiliativních vztahů, mají zlepšenou termoregulaci (McFarland et al., 2015). Při většině pozorování, shlukování předcházelo groomingu. Výše uvedenou informaci lze najít i ve studii podle McFarland et al. (2016). Četnost shlukování ovlivňovala i délka světelného dne. Při délce do 12 hodin lemuři vykazovali shlukování ve mnohem větší míře než s délkou světelného dne nad 12 hodin.

Teplota měla značný vliv na sezónnost agonistického chování, kdy větší interakce byly zaznamenány v chladném teplotním období do 15°C. Podle Kappelera (1989) v chovu v lidské péči, zejména v období mezi říjnem a březnem, se vyskytují zvýšené aspekty agonistického chování. Tedy i v tomto případě výsledek souvisí s obdobím rozmnožování, ke kterému dochází u lemuru chovaných v Evropě v chladném období. Samice v této době pravidelně vykazují zvýšené vzorce agonistických interakcí a samci ve smíšených skupinách projevují mnohem menší agonistické interakce vůči samicím (Kappeler, 1989). Agresivita mezi samci lemuru se také stává intenzivní během období rozmnožování (Cavigelli & Pereira 2000). Při testování délka světelného dne nebyla signifikantní.

Výsledky analýzy agonistického chování v bakalářských a reprodukčních skupinách jasně prokázaly, že agrese se více vyskytuje v bakalářských skupinách. K jiným závěrům však došla studie od Gould et al. (2005) uvádějící, že konflikt v bakalářských skupinách je méně intenzivní. U skupin primátů by se měla očekávat určitá agrese, protože se jedná o metodu

používanou k ustavení hierarchie dominance a udržení sociální dynamiky (Britt, 1998). Albers et al. (2002) uvádí, že frekvence agonistických interakcí se v období reprodukce zvyšují. Podle Cavigelli & Pereira (2000) jsou agonistické interakce v reprodukčních skupinách v týdnech před říjí relativně stabilní, zatímco údaje z bakalářských skupin v chovu v lidské péči naznačily, že jejich průměrná agresivita byla vyšší během období rozmnožování a poté se snížila (Roeder et al., 2002).

Při testování závislosti četnosti groomingu na podání potravy, byl výsledek nevýznamný. Je tedy možné říci, že přítomnost či nepřítomnost potravy neovlivňuje grooming. Nicméně shlukování bylo výrazně ovlivněno, ale je nutné brát v potaz, že se často v chovném prostředí vyskytovalo méně misek, než bylo jedinců, a to mohlo testování závislosti četnosti shlukování na podání potravy signifikantně ovlivnit. Největší rozdíl byl pozorován u kontaktní a bezkontaktní agrese. Při podání potravy se vždy četnost agrese zvýšila, což naznačuje, že konkurence o potravu byla značně velká. Taktéž bylo pozorováno, že dominantní jedinci měli první přístup k podané potravě a nejvíce iniciovali agonistické interakce. Podle Silk (2007) sociálně dominantní jedinci využívají výhody související s postavením, jako je právě privilegovaný přístup k potravě. Dále bylo pozorováno, že každý chov lemurů dostával lehce rozdílné složení potravy a míra projevované agrese s potravou korelovala. Vzhledem k teorii (Bellisle, 2004) která říká, že se vyskytuje souvislost mezi vysokými hladinami nestrukturálních sacharidů a zvýšené prevalenci nežádoucího chování, je možné, že složení potravy ovlivňuje do určité míry agonistické chování. Studie na lidech (Bellisle, 2004) přišla s výsledkem, že vysazení sacharózy ze potravy způsobilo zlepšení chování a opětovné zavedení zaznamenalo pokles a větší míru agrese. Vzhledem k tomu, že primáti mají mnoho podobností s lidmi, nadbytek cukru v potravě může mít podobné důsledky. Podle Roberts et al. (2001) lze předpokládat, že u primátů chovaných v lidské péči, kteří dostávají potravu s vyšším obsahem cukru, se může vyskytovat zvýšená agrese. Reinhardt (1993) zkoumal vliv odstranění ovoce z potravy lemurů chovaných v zoo na chování zvířat, zejména na agresivitu. Projevovaná agrese se do určité míry snížila. Novější studie (Britt et al., 2015) přišla ke stejným výsledkům.

Výsledky testování závislosti četnosti afiliativního a agonistického chování na pohlaví prokázaly, že nejčastějším iniciátorem byl vždy samec druhu lemur kata, a to většinou mladší jedinci proti starším. Největší rozdíl byl však zaznamenán u kontaktní agrese, kdy samec projevoval agresi vůči dalšímu samci, a to hlavně v období rozmnožování. Agrese od samce vůči samici byla zaznamenána minimálně. K rozdílnému výsledku došla studie (Kappeler, 1999) která tvrdí, že samice jsou více agonistické než samci. Avšak v této studii byly samičí agonistické interakce spíše interpretovány jako samičí dominance, která je s lemury spjatá. Dále tato studie předkládá teorii, že relativně vysoký počet samců ve skupinách poskytuje reprodukční výhody pro obě pohlaví. Zatímco pro udržení a rozvoj skupinové sociální dynamiky lze očekávat určitou míru agrese, v chovu v lidské péči může být často problematičtější než ve volné přírodě. Nadměrná agresivita ve skupinách má negativní dopad na reprodukční úspěch samic (Ha et al., 2011). Hierarchie dominance u všech pozorovaných rodů v bakalářských skupinách zůstávala relativně stabilní s výjimkou období reprodukce. Podle (Gould et al., 2005) je konflikt mezi samci v nepřítomnosti samic méně intenzivní. Podobné projevy byly zdokumentovány ve skupinách goril (Stoinski et al., 2001).

Frekvence četností v závislosti na druhu byla zcela jednoznačná. Lemur kata měl nejvíce četností groomingu, shlukování, kontaktní agrese a bezkontaktní agrese. S druhou nejčastější četností byl zaznamenán vari černobílý, následně vari červený a s nejmenší četností vari bělopásý. U všech nejvíce dominoval faktor kontaktní agrese. K rozdílnému výsledku došli i v předchozích studiích (Evans & Goy 1968; Jolly, 1966), které uvádějí, že lemur kata je v rámci

agonistických interakcí mimo dobu rozmnožování relativně stabilní a vyšší v období reprodukce, zatímco vari černobílý vykazuje agonistické interakce po celou dobu.

Poslední testování srovnávalo jednotlivé zoo vůči vybranému faktoru. Největší četnost afiliativního a agonistického chování probíhala v Zoo Ostrava. Při faktoru grooming, shlukování a kontaktní agrese, zoo byly v následujícím pořadí: Ostrava, Plzeň, Olomouc, Hodonín. Pouze u faktoru bezkontaktní agrese bylo pořadí jiné: Ostrava, Hodonín, Plzeň a Olomouc. Z tohoto výsledku je možné říct, že způsob chovu či chovné prostředí pravděpodobně neovlivňuje chování lemuru. Při pozorování bylo u jednoho jedince zaznamenáno abnormální chování, které je pro daný druh atypické a často se považuje za indikátor špatného welfare. Abnormální chování bylo projeveno ve formě stereotypie, v opakovaných pohybech stále dokola. V rámci prevence či zlepšení se většinou aplikuje enrichment. V tomto případě nebylo pozorováno, že by enrichment byl aplikován. Ale například Marty (2016) uvádí, že častokrát zavedení rozsáhlejšího enrichmentu vede k vyšší míře agrese mezi jednotlivci, a to hlavně v období reprodukce.

7 Závěr

Cílem této práce bylo z vlastního pozorování zjistit faktory navyšující agonistické chování v samčích skupinách lemuru chovaných v zoologických zahradách. Potvrdit či vyvrátit sezónnost tohoto chování a tím zodpovědět, zda a jak je možné toto chování v bakalářských skupinách eliminovat.

Statistická analýza potvrdila první hypotézu, která zněla, že agonistické chování u samců lemuru vykazuje sezónnost. V chladném období, byl zaznamenán signifikantní rozdíl v agresi, oproti teplému období. V této době byla zvýšena jak kontaktní agrese, tak i bezkontaktní agrese. Z pozorování bylo očividné, že projevovaná agrese souvisela s teplotou a obdobím reprodukce, které je u lemuru v chovu v lidské péči právě v zimě. Dále byla testována souvislost délky světelného dne a ta v rámci agonistických interakcí byla bezvýznamná. Následné testování agrese v závislosti na podání potravy prokázalo, že hodnoty četnosti se vždy rapidně zvýšily. Z tohoto výsledku je možné říct, že přítomnost potravy v ubikaci a její distribuce chovatelem může ovlivnit vztahy uvnitř skupiny, které mnohokrát vedou ke zvýšené agresi. Jedná se o přirozenou vnitrodruhovou kompetici z hlediska získání potravy, ale je vhodné pracovat i s teorií, že potrava lemuru, která se vyskytuje ve volné přírodě, obsahuje pouze malé množství nestrukturálních sacharidů a vysoké úrovně neutrální detergentní vlákniny, zatímco lemuři v chovu v lidské péči, dostávají často potravu, která má mnohem větší koncentrace nestrukturálních sacharidů, zejména cukr a také nižší hladiny vlákniny. Vysoká hladina těchto nestrukturálních sacharidů, která už byla v několika studiích zkoumaná, zvyšuje prevalenci agresivního chování. Výsledek četnosti agrese s tímto faktem koreluje a je tedy možné, že jednoduché změny ve složení potravy mohou mít významný vliv na chování, a to zejména na agonistické chování.

Druhá hypotéza byla taktéž potvrzená statistickou analýzou. Zněla, že agonistické chování bude častější v bakalářských skupinách, oproti reprodukčním skupinám lemuru. V bakalářských skupinách se vyskytovalo vícero agonistických interakcí, s převahou kousání, pronásledování, uchopování a vokalizací. Většina interakcí byla zesílena opět v období reprodukce. V reprodukčních skupinách většinu agrese inicioval samec, a to hlavně vůči ostatním samcům. Agrese od samce k samici byla směřována v momentě, když byl odmítnut. Zatímco samice byla iniciátorem pouze v období před pářením, a to v projevu vyceňování zubů v rámci bezkontaktní agrese. Taktéž bylo zpozorováno, že bakalářské skupiny, které měly umístěnou ubikaci v blízkosti samic, vykazovaly mnohem větší agonistické interakce.

Statistická analýza potvrdila i třetí hypotézu, který zněla, afiliativní chování se bude vyskytovat častěji ve skupinách lemuru než agonistické chování. Nejčastějším typem afiliativního chování byl grooming, který se zvyšoval v období reprodukce. V rámci mezidruhového porovnání, lemur kata vykazoval nejvíce interakcí. Při porovnání jednotlivých interakcí v závislosti na zoo bylo zjištěno, že chovné prostředí či způsob chovu pravděpodobně neovlivňuje míru projevovaného chování.

V závěru je možné říct, že agonistické interakce u lemurů nejsou vzácné. Po celou dobu pozorování však nebyla spatřena závažná agrese, která by vedla k úhynu zvířete. Mezi navyšující faktory agonistického chování jednoznačně patří chladnější období během reprodukce, bakalářská struktura skupin a podání potravy. Sezónnost agonistického chování se jasně u lemurů vyskytuje. Při řešení eliminace problémového chování primátů chovaných v lidské péči, by měla být vedle dalších chovatelských opatření zvažena i právě potrava, její nutriční skladba či technika krmení. Jako dalším eliminačním řešením by mohla být preference reprodukčních struktur skupin nad bakalářskými skupinami a v případě, že bakalářské skupiny jsou nutné v rámci zamezení reprodukce, měly by se ubikace oddělit do jiných budov. Velmi odlišné vzorce agonistických interakcí u blízce příbuzných druhů ukazují, že jsou zapotřebí ještě podrobnější studie. Budoucí výzkum v této oblasti by se měl zaměřit na větší vzorek jedinců pro přesnější výsledky, dále na nutriční skladbu potravy a na strukturu skupin lemurů.

8 Literatura

- Albers, H. E., Huhman, K. L., & Meisel, R. L., 2002. Hormonal basis of social conflict and communication. In D. W. Pfaff (Ed.), *Hormones, brain and behavior*. Academic Press. (1), 393-433. DOI:10.1016/B978-012532104-4/50008-1
- Alberts, S. C., Buchan, J. C. & Altmann, J., 2006. Sexual selection in wild baboons: From mating opportunities to paternity success. *Animal Behaviour*. (72), 1177-1196. DOI:10.1016/j.anbehav.2006.05.001
- Ankel-Simons, F., 2007. *Primate Anatomy*. Academic Press. (8), ISBN 978-0-12-372576-9.
- Aureli, F., Van Panthaleon Van Eck C. J & Veenema, H. C., 1995. Long-tailed macaques avoid conflicts during short-term crowding. *Aggressive Behavior*. (21), 113–122. DOI:/10.1002/1098-2337(1995)21:2<113::AID-AB2480210204>3.0.CO;2-I
- Balko E. A. & Underwood, H. B., 2005. Effects of forest structure and composition on food availability for *Varecia variegata* at Ranomafana National Park, Madagascar. *American Journal Primatology*. 66(1), 45-70. DOI:10.1002/ajp.20127
- Bayart, F. & Simmen, B., 2005. Demography, range use, and behaviour in black lemurs (*Eulemur macaco macaco*) at Ampasikely, Northwest Madagascar. *American Journal of Primatology*. 3(67), 299-312. DOI:10.1002/ajp.20186
- Bellisile, F., 2004. Effects of diet on behaviour and cognition in children. *British Journal of Nutrition* (92), 227–232. DOI: 10.1079/bjn20041171
- Bergman, T., Beehner, J., Cheney, D., SEYFARTH, R. & WHITTEN, P., 2005. Correlates of stress in free-ranging male chacma baboons, *Papio hamadryas ursinus*. *Animal Behaviour*. (70), 703–713. DOI:10.1016/j.anbehav.2004.12.017
- Bolt, L., 2013. The function of howling in the ring-tailed lemur (*Lemur catta*). *International Journal of Primatology*. (34), 157–169. DOI:10.1007/s10764-012-9654-8
- Brain, P. F. 1979. *Annual research reviews, volume 2: Hormones and aggression*. Eden Press.
- Bray, J., Samson, D. R. & Nunn, C. L., 2017. Activity patterns in seven captive lemur species: Evidence of cathemerality in *Varecia* and *Lemur catta*? *American Journal of Primatology*. DOI:10.1002/ajp.22648
- Britt, A., 1998. Encouraging natural feeding behavior in captive-bred black and white ruffed lemurs (*Varecia variegata variegata*). *Zoo Biology*. (17), 379–392. DOI:/10.1002/(SICI)1098-2361(1998)17:5<379::AID-ZOO3>3.0.CO;2-X
- Britt, S., Cowlard, K., Baker, K. & Plowman, A., 2015. Aggression and self-directed behaviour of captive lemurs (*Lemur catta*, *Varecia variegata*, *V. rubra* and *Eulemur coronatus*) is reduced by feeding fruit-free diets. *Journal of zoo and aquarium research*. DOI:/10.19227/jzar.v3i2.119

Brockam, D. K. & van Schaik, C. P., 2005. Seasonality in primates: Studies of living and extinct human and non-human primates. Cambridge University Press. DOI:10.1017/CBO9780511542343.011

Brockman, D. K., Willis, M. S. & Karesh, W. B., 1987. Management and Husbandry of Ruffed Lemurs, *Varecia variegata*, at the San Diego Zoo. II. Reproduction, Pregnancy, Parturition, Litter Size, Infant Care, and Reintroduction of Hand-Raised Infants. *Zoo biology*. 4(6), 349-363. DOI:10.1002/zoo.1430070307

Canals, M. & Bozinovic, F., 2011. Huddling behavior as critical phase transition triggered by low temperatures. *Complexity*. (17), 35-43. doi.org/10.1002/cplx.20370

Cavigelli, S. A. & Pereira, M. E., 2000. Mating season aggression and fecal testosterone levels in male ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Hormones and behavior*. 3(37), 246-255. DOI:10.1006/hbeh.2000.1585

Cavigelli, S., A., Dubovick, T., Levash, W., Jolly, A. & Pitts, A. 2003. Female dominance status and fecal corticoids in a cooperative breeder with low reproductive skew: ringtailed lemurs (*Lemur catta*). *Hormones and Behavior*. 43, 166-179. DOI: 10.1016/s0018-506x(02)00031-4

Curtis, D. J., Zaramody, A. & Martin, R. D., 1999. Cathemerality in the mongoose lemur, *Eulemur mongoz*. *American Journal of Primatology*. (47), 279-298. DOI: 10.1002/(SICI)1098-2345(1999)47:4<279::AID-AJP2>3.0.CO;2-U

Curtis, D. J., Zaramody, A. & Martin, R. D., 1999. Cathemerality in the mongoose lemur, *Eulemur mongoz*. *Am J Primatol* 47:279-298. DOI:10.1002/(SICI)1098-2345(1999)47:4<279::AID-AJP2>3.0.CO;2-U

Dempsey J. L., Britt A., Iambana B., Porton I., Schmidt D., et al., 2002. A survey of the nutrient content of plants consumed by *Varecia variegata variegata* in Betampona Natural Reserve. *American Journal of Primatology*. 57: 31.

Dewar, R. E. & Richard, A. F., 2007. Evolution in the hypervariable environment of Madagascar. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. (104), 13723-13727. DOI:10.1073/pnas.0704346104

Dishman, D., L., Thomson, D., M. & Karnovsky, N., J. 2009. Does simple feeding enrichment raise activity levels of captive ring-tailed lemurs (*Lemur catta*)? *Applied Animal Behaviour Science*. 116, 88-95. DOI:10.1016/j.applanim.2008.06.012

Donati, G. & Borgognini-Tarli, S. M., 2006. From darkness to daylight: Cathemeral activity in primates. *Journal of Anthropological Sciences*. (84), 7-32.

Donati, G., Baldi, N., Morelli, V., Ganzhorn, J. U. & Borgognini-Tarli, S. M., 2009. Proximate and ultimate determinants of cathemeral activity in brown lemurs. *Animal Behaviour*. (77), 317-325. DOI:10.1016/j.anbehav.2008.09.033

- Donati, G., Santini, L., Razafindramanana, J., Boitani, L. & Borgognini-Tarli, S. 2013. Unexpected nocturnal activity in “Diurnal” Lemur catta supports cathemerality as one of the key adaptations of the lemurid radiation. *American Journal of Physical Anthropology* 150(1): 99-106. DOI:10.1002/ajpa.22180
- Drea, C. M., 2020. Design, delivery and perception of condition-dependent chemical signals in strepsirrhine primates: implications for human olfactory communication. *Phil. Trans. R. Soc. (B 375)*. DOI:10.1098/rstb.2019.0264
- Drea, C., M. 2007. Sex and seasonal differences in aggression and steroid secretion in Lemur catta: Are socially dominant females hormonally “masculinized”? *Hormones and behavior*. 51, 555-567. DOI:10.1016/j.yhbeh.2007.02.006
- Dunham, A. E. & Rudolf, V. H. W., 2009. Evolution of sexual size monomorphism: the influence of passive mate guarding. *Journal of Evolutionary Biology*. 7(22), 1376–1386. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2009.01768.x
- Eaglen, R., H. & Groves, C., P. 1988. Systematics of the Lemuridae (Primates, Strepsirhini). *Journal of Human Evolution*. 17, 513-538. DOI:10.1016/0047-2484(88)90040-1
- Evans, C. S. & Goy, R. W., 1968. Social behavior and reproductive cycles in captive ring-tailed lemurs (Lemur catta). *Journal of Zoology*. (156), 181-197. DOI:10.1111/j.1469-7998.1968.tb05928.x
- Fichtel, C., 2016. Predation in the dark: Antipredator strategies of Cheirogaleidae and other nocturnal primates. *The Dwarf and Mouse Lemurs of Madagascar: Biology, Behavior and Conservation Biogeography of the Cheirogaleidae*. 366-380. Cambridge University Press. DOI:10.1017/CBO9781139871822.020
- Fichtel, C. & Kappeler, P. M., 2022. Coevolution of social and communicative complexity in lemurs. *Phil. Trans. R. Soc. (337)*. DOI:org/10.1098/rstb.2021.0297
- Gilbert, C., McCafferty, D., Le Maho, Y., Martrette, J. M., Giroud, S., Blanc, S. & Ancel, A., 2010. One for all and all for one: the energetic benefits of huddling in endotherms. *Biological Reviews*. (85), 545-569.
- Gommery, D., Ramanivosoa, B., Tombomiadana-Raveloson, S., Randrianantenaina, H. & Kerloc'h, P., 2009. A new species of giant subfossil lemur from the North-West of Madagascar (Palaeopropithecus kelyus, Primates). *Comptes Rendus Palevol*. 8(5), 471-480. DOI:10.1016/j.crpv.2009.02.001
- Goodchild, S. & Schwitzer, C., 2008. The problem of obesity in captive lemurs. *International Zoo News*. (55), 353–357.
- Goodman, S., M., Rakotoarisoa, S., V. & Wilmé, L. 2006. The distribution and biogeography of the ringtailed lemur (Lemur catta) in Madagascar. In: *Ringtailed lemur biology: Lemur catta in Madagascar*. (Eds. Jolly, A., Sussman, R., W., Koyama, N. & Rasamimanana, H.). Springer. Chicago. DOI:10.1007/978-0-387-34126-2_1

Gould L., Ziegler T. E. & Wittwer D. J., 2005. Effects of reproductive and social variables on fecal glucocorticoid levels in a sample of adult male ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) at the Beza Mahafaly Reserve, Madagascar. *American Journal of Primatology* 67: 5–23. DOI: 10.1002/ajp.20166

Gould, L. 2006. Male sociality and integration during the dispersal process in *Lemur catta*: A case study. In: *Ringtailed lemur biology: Lemur catta in Madagascar*. (Eds. Jolly, A., Sussman, R., W., Koyama, N. & Rasamimanana, H.). Springer. Chicago. DOI:10.1007/978-0-387-34126-2_17

Gould, L. & Overdorff, D. J., 2002. Adult male scent-marking in *Lemur catta* and *Eulemur fulvus rufus*. *International Journal of Primatology*. (23), 575–586. DOI:10.1023/A:1014921701106

Gould, L. & Sauther, M.L., 2006. *Lemurs: Ecology and Adaptation*. 1. Springer Science & Business Media. ISBN 0387345868.

Gould, L., Sussman, R., W. & Sauther, M., L. 2003. Demographic and Life-History Patterns in a Population of Ring-Tailed Lemurs (*Lemur catta*) at Beza Mahafaly Reserve, Madagascar: A 15 – Year Perspective. *American Journal of Physical Anthropology*. 120, 182-194. DOI: 10.1002/ajpa.10151

Ha, J. C., Alloway, H. & Sussman, A., 2011. Aggression in pigtailed macaque (*Macaca nemestrina*) breeding groups affects pregnancy outcome. *American Journal of Primatology* 73: 1169–1175. DOI:10.1002/ajp.20984

Hadley, M. E., 2000. *Endocrinology*. 5. Prentice Hall. ISBN 0130803561.

Honess, P., E. & Marin, C., M. 2006. Behavioural and physiological aspects of stress and aggression in nonhuman primates. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 30, 390-412. DOI: 10.1016/j.neubiorev.2005.04.003

Honess, P., E. & Marin, C., M. 2006. Enrichment and aggression in primates. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 30, 413–436. DOI: 10.1016/j.neubiorev.2005.05.002

Hosey, G., R. & Thompson, R., J. 1985. Grooming and touching behaviour in captive ringtailed lemurs (*Lemur catta* L.). *Primates*. 26, 95-98. doi.org/10.1007/BF02389051

Ichino, S. & Koyana, N. 2006. Social changes in a wild population of ringtailed lemurs (*Lemur catta*) at Berenty, Madagascar. In: *Ringtailed lemur biology: Lemur catta in Madagascar*. (Eds. Jolly, A., Sussman, R., W., Koyama, N. & Rasamimanana, H.). Springer. Chicago. ISBN 0387326693.

Jolly, A. 1998. Pair-bonding, female aggression and the evolution of lemur societies. *Folia Primatologica*. 69, 1-13. DOI: 10.1159/000052693

Jolly, A. & Sussman, R. W., 2006. Chapter 2: Notes on the History of Ecological Studies of Malagasy Lemurs. *Lemurs: Ecology and Adaptation*. 19-40. ISSN 978-0-387-34585-7.

- Jolly, A. R. A. & Petter, J. J., 1984. The lemurs. Pp. 183-202 in: Jolly, A., P. Oberle and R. Albignac (eds.), *Key Environments: Madagascar*. Pergamon Press, Oxford.
- Jolly, A., 1966. *Lemur Behavior: A Madagascar Field Study*. 1. University Of Chicago Press. DOI: 10.1126/science.157.3785.181
- Kappeler, P. M. 1990. The evolution of sexual size dimorphism in prosimian primates. *American Journal of Primatology*. 21, 210-214. DOI: 10.1002/ajp.1350210304
- Kappeler, P. M. & Erkert, H. G., 2003. On the move around the clock: Correlates and determinants of cathemeral activity in wild redfronted lemurs (*Eulemur fulvus rufus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. (54), 359–369. DOI:10.1007/s00265-003-0652-x
- Kappeler, P. M., 1989. Agonistic and grooming behavior of captive crowned lemurs (*Lemur coronatus*) during the breeding season. *Human Evolution*. (4), 207-215. DOI:10.1007/BF02435450
- Kappeler, P. M., 1990. Social status and scent marking behaviour in *Lemur catta*. *Animal Behaviour*. (40), 774–778. DOI:10.1016/S0003-3472(05)80706-7
- Kappeler, P., 1999. Convergence and divergence in primate social systems. In: Fleagle J, Janson C, Reed K (eds) *Primate communities*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 158–170. DOI:/10.1017/cbo9780511542381.010
- Karanth, K. P., Delefosse, T., Rakotosamimanana, B., Parsons, T. J. & Yoder, A. D., 2005. Ancient DNA from giant extinct lemurs confirms single origin of Malagasy primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 14(102), 5090-5095. DOI:10.1073/pnas.0408354102
- Kauffman, A. S., Paul, M. J. & Butler, M. P., 2003. Huddling, locomotor, and nest-building behaviors of furred and furless Siberian hamsters. *Physiology & Behavior*. (79), 247-256. doi.org/10.1016/S0031-9384(03)00115-X
- Kaumanns W., Hampe K., Schwitzer C. & Stahl D., 2000. Primate nutrition: towards an integrated approach. In: Nijboer J., Hatt J.M., Kaumanns W., Beijnen A., Ganslosser U. (eds). *Zoo Animal Nutrition*. Fürth, Germany: Filander Verlag.
- Kittler, K. & Dietzel, S., 2016. Female infanticide and female-directed lethal targeted aggression in a group of ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Primate Biology*. (3), 41–46. DOI:10.5194/pb-3-41-2016
- Koyama, N. F., 2001. The long-term effects of reconciliation in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Ethology*. (107), 975–987. DOI:10.1046/j.1439-0310.2001.00731.x
- Kuhar C. W., Fuller G. A. & Dennis P. M., 2013. A survey of diabetes prevalence in zoo-housed primates. *Zoo Biology* 32: 63–69. doi.org/10.1002/zoo.21038

Kutsukake, N. & Castle, D. L., 2001. Reconciliation and variation in post-conflict stress in Japanese macaques (*Macaca fuscata*): testing the integrated hypothesis. *Animal Cognition*. (4), 259–268. DOI:10.1007/s10071-001-0119-2

LaFleur, M. & Gould, L. 2020. *Lemur catta*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T11496A115565760. doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-2.RLTS.T11496A62260437.en

LaFleur, M. & Sauther, M., L. 2015. Seasonal feeding ecology of ring-tailed lemurs: a comparison of spiny and gallery forest habitats. *Folia Primatologica* 86: 25-34. DOI:10.1159/000369581

LaFleur, M., Clarke, A. T, Reuter, K. & Schaeffe, T., 2016. Rapid Decrease in Populations of Wild Ring-Tailed Lemurs (*Lemur catta*) in Madagascar. *Folia Primatologica*. (87), 320-330. DOI:10.1159/000455121

Law, S., 2018. An Assessment of the Suitability of Polyspecific Housing for Captive Ring-tailed Lemur (*Lemur catta*). PhD Thesis (Unpublished); University of Worcester.

Law, S., Prankel, S., Schwitzer, CH. & Dutton, J., 2021. Inter-specific interactions involving *Lemur catta* housed in mixed-species exhibits in UK zoos. *Journal of Zoo and Aquarium Research*. 4(9). DOI:10.19227/jzar.v9i4.629

Lehmann, S. M., Rajaonson, A. & Day, S., 2006. Edge effects and their Influence on lemur density and distribution In Southeast Madagascar. *American journal of physical anthropology*. (129), 232-241.

Lewis, R. J. & Rakotonranaivo, F., 2011. The impact of Cyclone Fanele on sifaka body condition and reproduction in the tropical dry forest of western Madagascar. *Journal of Tropical Ecology*. (27), 429–432. DOI:10.1111/j.1744-7429.2011.00799.x

Loudon, J., E., Sauther, M., L., Fish, K., D., Hunter-Ishikawa, M. & Ibrahim, Y., J. 2006. One reserve, three primates: applying a holistic approach to understand the interconnections among ring-tailed lemurs (*Lemur catta*), Verreaux's sifaka (*Propithecus verreauxi*), and humans (*Homo sapiens*) at Beza Mahafaly Special Reserve, Madagascar. *Ecological and Environmental Anthropology*. 2, 53-74

Marty, A. N., 2016. Aggression Dynamics and Hormone Fluctuations in Black and White Ruffed Lemurs (*Varecia variegata*). Theses. 8. <https://irl.umsl.edu/thesis/8>

McFarland, R., Fuller, A., Hetem, R. S., Mitchell, D., Maloney, S. K., Henzi, S. P. & Barrett, L., 2015. Social integration confers thermal benefits in a gregarious primate. *Journal of Animal Ecology*. (84), 871-878. DOI:/10.1111/1365-2656.12329

McFarland, R., Henzi, S. P., Barrett, L., et al., 2016. Thermal consequences of increased pelt loft infer an additional utilitarian function for grooming. *American Journal of Primatology*. (78), 456-461. DOI:/10.1002/ajp.22519

- McGillivray, C., 2007. Husbandry Manual for Black and White Ruffed Lemur. Western Sydney Institute of TAFE, Richmond.
- Mellor, E. L., Cuthill, I. C., Schwitzer, CH., Mason, G. J. & Mendl, M., 2020. Large Lemurs: Ecological, Demographic and Environmental Risk Factors for Weight Gain in Captivity. *Animals*. 10(8), 1-33. DOI:10.3390/ani10081443
- Mittermeier, R. A., Ganzhorn, J. U., Konstant, W. R. et al., 2008. Lemur Diversity in Madagascar. *International Journal of Primatology*. 29, 1607–1656. DOI:10.1007/s10764-008-9317-y
- Mittermeier, R. A., Konstant, W. R., Hawkins, F. & Louis, E. E., 2006. Lemurs of Madagascar. 2. Conservation International. ISBN 1-881173-88-7.
- Mittermeier, R. A., Schwitzer, CH., Davies, N., Johnson, S., Ratsimbazafy, J., Razafindramanana, J., Louis Jr, E. E. & Rajaobelina, S., 2013. Lemurs of Madagascar A Strategy for Their Conservation 2013–2016. IUCN SSC Primate Specialist Group, Bristol Conservation and Science Foundation, and Conservation International.
- Morland, H. S., 1991a. Social organization and ecology of black and white ruffed lemurs (*Varecia variegata variegata*) in lowland rain forest, Nosy Mangabe, Madagascar. PhD dissertation, Yale University.
- Morland, H. S., 1991b. Preliminary report on the social organization of ruffed lemurs (*Varecia variegata variegata*) in a northeast Madagascar rain forest. *Folia Primatol* 56(3):157-61.
- Mowry C. B. & Campbell J. L., 2001. Ring-tailed Lemur (*Lemur catta*) Husbandry Manual. American Association of Zoos and Aquariums.
- Muldoon, K. M. & Goodman, S. M., 2020. Design, delivery and perception of condition-dependent chemical signals in strepsirrhine primates: implications for human olfactory communication. *Phil. Trans. R. Soc. (B 375)*. DOI:10.1098/rstb.2019.0264
- Mutschler, T., 2002. Alaotran gentle lemur: Some aspects of its behavioral ecology. *Evolutionary Anthropology*. (11), 101–104. DOI:10.1002/evan.10068
- Nelson, R. J., 2006. Biology of aggression. Oxford University Press.
- Nelson, R. J., Demas, G. E., Klein, S. L., & Kriegsfeld, L. J., 2002. Seasonal patterns of stress, immune function, and disease. Cambridge University Press. DOI:/10.1017/CBO9780511546341
- Ostner, J., Heistermann, M. & Schülke, O., 2008. Dominance, aggression and physiological stress in wild male Assamese macaques (*Macaca assamensis*). *Hormones and Behavior*. (54), 613-619. DOI:/10.1016/j.yhbeh.2008.05.020

Overdorff, D. J., Erhart, E. M. & Mutschler, T., 2005. Does female dominance facilitate feeding priority in black-and-white ruffed lemurs (*Varecia variegata*) in southeastern Madagascar? *Am J Primatol* 66(1):7-22. DOI:10.1002/ajp.20125

Palagi, E. & Norscia, I., 2009. Multimodal signaling in wild *Lemur catta*: economic design and territorial function of urine marking. *American journal of physical anthropology*. (139), 182–192. DOI:10.1002/ajpa.20971

Palagi, E., Paoli, T. & Borgognini Tarli, S., 2005. Aggression and reconciliation in two captive groups of *Lemur catta*. *International Journal of Primatology*. 2(26), 279–294. DOI:10.1007/s10764-005-2925-x

Patel, E. R., 2007. Non-maternal infant care in wild Silky Sifakas (*Propithecus candidus*). *Lemur News*. 12, 39-42.

Pereira, M. E. & Kappeler, P. A., 1997. Divergent systems of agonistic behaviour in lemuride primates. *Behaviour*. (134), 225–274. DOI:10.1163/156853997X00467

Porton I., 1989. *International studbook for the ruffed lemur *Varecia variegata**. St. Louis: St. Louis Zool Park.

Pride, R., E. 2005. Optimal group size and seasonal stress in ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Behavioral Ecology*. 550-560. DOI:10.1093/beheco/ari025

Rakotonirina, H., Kappeler, P. M. & Fichtel, C., 2017. Evolution of facial color pattern complexity in lemurs. *Sci Rep*. (7). DOI:10.1038/s41598-017-15393-7

Rasamimanana, H., Andrianome, V., N. Rambeloarivony, H & Pasquet, P. 2006. Male and Female Ringtailed Lemurs' Energetic Strategy Does Not Explain Female Dominance. In: *Ringtailed lemur biology: *Lemur catta* in Madagascar*. (Eds. Jolly, A., Sussman, R., W., Koyama, N. & Rasamimanana, H.). Springer. Chicago. DOI:10.1007/978-0-387-34126-2_16

Rasmussen, M. A., 2005. Seasonality in predation risk: Varying activity periods in lemurs and other primates. In D. K. Brockman, & C. P. van Schaik (Eds.). *Seasonality in primates: Studies of living and extinct human and non-human primates*. Cambridge University Press. 105–128. DOI:10.1017/CBO9780511542343

Rasmussen, T. D., 1985. A comparative study of breeding seasonality and litter size in eleven taxa of captive lemur (*Lemur* and *Varecia*). *International Journal of Primatology*. (6), 501-517. DOI:10.1007/BF02735573

Ratsimbazafy J., 2006. Diet composition, foraging, and feeding behavior in relation to habitat disturbance: implications for the adaptability of ruffed lemurs (*Varecia v. editorium*) in Manombo forest, Madagascar. In: Gould L, Sauther ML, editors. *Lemurs: ecology and adaptation*. New York: Springer p 403-422.

- Rea, M., Figueiro, M., Jones, G. & Glande, K., 2014. Daily Activity and Light Exposure Levels for Five Species of Lemurs at the Duke Lemur Center. *American journal of physical anthropology*. (153), 68-77. DOI:10.1002/ajpa.22409
- Reinhardt, V., 1993. Using the mesh ceiling as a food puzzle to encourage foraging behaviour in caged rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Animal Welfare* 2: 165–172. DOI:/10.1017/S0962728600015682
- Roberts, S. B., Pi-Sunyer, X., Kuller, L., Lane, M. A., Ellison, P., Prior, J. C. & Shapses, S., 2001. Physiologic effects of lowering calorific intake in non-human primates and non-obese humans. *Journal of Gerontology Series A* 56: 66–75. DOI: 10.1093/gerona/56.suppl_1.66
- Roeder, J., Fornasieri, I. & Gosset, D., 2002. Conflict and post conflict behaviour in two lemur species with different social organisations (*Eulemur fulvus* and *Eulemur macaco*): A study on captive groups. *Aggressive Behaviour*. (28), 62–74. DOI:10.1002/AB.90006
- Rolland, N. & Roeder, J. J., 2000. Do ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) reconcile in the hour post-conflict? A pilot study. *Aggressive Behaviour*. (28), 62–74. DOI: 10.1007/BF02557804
- Ross, C. F., & Kay, R. F., 2004. *Anthropoid Origins: New Visions*. 2. Springer. ISBN 978-0-306-48120-8.
- Rushmore, J., Leonhardt S. D. & Drea C. M., 2012. Sight or scent: lemur sensory reliance in detecting food quality varies with feeding ecology. *PLoS ONE*. 7(8). DOI: 10.1371/journal.pone.0041558
- Santini, L., Rojas, D. & Donati, G., 2015. Evolving through day and night: origin and diversification of activity pattern in modern primates. *Behavioral Ecology*. 3(23), 789–796. doi.org/10.1093/beheco/arv012
- Sapolsky, R. M., 2005. The influence of social hierarchy on primate health. *Science*. (308), 648-652. DOI: 10.1126/science.1106477
- Sapolsky, R. M., Romero, L. M. & Munck, A. U., 2000. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrine reviews*. 1(21), 55–89. DOI: 10.1210/edrv.21.1.0389
- Sauther, M., L., Sussman, R., W. & Gould, L. 1999. The Socioecology of the Ringtailed Lemur: Thirty-five Years of Research. *Evolutionary Anthropology*. 120-132. DOI:/10.1002/(SICI)1520-6505(1999)8:4<120::AID-EVAN3>3.0.CO;2-O
- Scordato, E., S. & Drea, C., M. 2007. Scents and sensibility: information content of olfactory signals in the ringtailed lemur, *Lemur catta*. *Animal Behaviour*. 73, 301-314. DOI:10.1016/j.anbehav.2006.08.006
- Scheumann, M., Rabesandratana, A. & Zimmermann, E. 2007. Predation, communication and cognition in lemurs. In: *Primate anti-predator strategies*. (Eds. Gursky, S., L. & Nekaris, K., A., I.). Springer US. DOI:10.1007/978-0-387-34810-0_5

Schmid, J. & Stephenson, P. J., 2003. Physiological Adaptations of Malagasy Mammals: Lemurs and Tenrecs Compared. *The Natural History of Madagascar*. 1198–1203.

Silk, J. B., 2007. The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. (362), 539-559. DOI:10.1098/rstb.2006.1994

Simmen, B., Sauther, M., L., Soma, T., Rasamimanana, H., Sussman, R., W., Jolly, A., Tarnaud, L. & Hladik, A. 2006. Plant species fed on by Lemur catta in gallery forests of the southern domain of Madagascar. In: *Ringtailed lemur biology: Lemur catta in Madagascar*. (Eds. Jolly, A., Sussman, R., W., Koyama, N. & Rasamimanana, H.). Springer. Chicago. DOI:10.1007/978-0-387-34126-2_5

Snowdon, C., 2004. Sexual selection and communication. In: Kappeler P, van Schaik C, editors. *Sexual selection in primates: new and comparative perspectives*. Cambridge University Press. 57–70. DOI:10.1002/evan.10023

Starling, A., P., Charpentier, M., J., E., Fitzpatrick, C., Scordato, E., S. & Drea, C., M. 2010. Seasonality, sociality and reproduction: Long-term stressors of ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Hormones and Behavior*. 57, 76-85. DOI:10.1016/j.yhbeh.2009.09.016

Sterling, E. J. & McCreless, E. E., 2006. Chapter 8: Adaptations in the Aye-aye: A Review. *Lemurs: Ecology and Adaptation*. 159-184. DOI:10.1007/978-0-387-34586-4_8

Stevenson, T. J., Prendergast, B. J., & Nelson, R. J., 2017. Mammalian seasonal rhythms: behavior and neuroendocrine substrates. In D. W. Pfaff, & M. Joëls (Eds.), *Hormones, Brain and Behavior* (Vol. 1, 3 ed., pp. 371–398). Academic Press. DOI:10.1016/B978-0-12-803592-4.00013-4

Stoinski, T. S., Hoff, M. P. & Maple, T. L., 2001. A preliminary behavioral comparison of two captive all-male gorilla groups. *Zoo biology*. 1(20). DOI:10.1002/zoo.1003

Sussman, R. W., 2003. *Primate Ecology and Social Structure*. 1. Pearson Custom Publishing. ISBN 978-0-536-74363-3.

Sussman, R., W. 1991. Demography and social organization of free-ranging Lemur catta in the Beza Mahafaly reserve, Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology*. 84, 43-58. DOI:10.1002/ajpa.1330840105

Tarou, L., R., Bloomsmith, M., A. & Maple, T., L. 2005. Survey of stereotypic behavior in prosimians. *American Journal of Primatology*. 65, 181-196. DOI: 10.1002/ajp.20107

Tattersall, I., 2007. Madagascar's Lemurs: Cryptic diversity or taxonomic inflation? *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 16(1), 12-23. DOI:10.1002/evan.20126

- Vasey, N. & Tattersall I., 2002. Do ruffed lemurs form a hybrid zone? Distribution and discovery of *Varecia*, with systematic and conservation implications. *Am Mus Novit* 3376(26):1-26. DOI:10.1206/0003-0082(2002)376<0001:DRLF&H>2.0.CO;2
- Vasey N., 2002. Niche separation in *Varecia variegata rubra* and *Eulemur fulvus albifrons*: II.intraspecific patterns. *Am J Phys Anth* 118(2):169-83. DOI:10.1002/ajpa.10054
- Vasey N., 2003. *Varecia*, ruffed lemurs. In: Goodman SM, Benstead JP, editors. The natural history of Madagascar. Chicago: Univ Chicago Pr. p 1332-6.
- Vasey N., 2004. Circadian rhythms in diet and habitat use in red ruffed lemurs (*Varecia rubra*) and white-fronted brown lemurs (*Eulemur fulvus albifrons*). *Am J Phys Anth* 124(4):353-63. DOI: 10.1002/ajpa.10357
- Vasey N., 2007. The breeding system of wild red ruffed lemurs (*Varecia rubra*): a preliminary report. *Primates* 48(1):41-54. DOI: 10.1007/s10329-006-0010-5
- Vasey N.,1997a. Community ecology and behavior of *Varecia variegata rubra* and *Lemur fulvus albifrons* on the Masoala peninsula, Madagascar. PhD dissertation, Washington University, St. Louis. DOI:10.7936/K7BP026R
- Wallach, J., D. & Boever, W., J. 1983. Diseases of exotic animals: Medical and surgical management. Saunders company. Philadelphia. ISBN 10:0721691056
- Weigl R., 2005. Longevity of mammals in captivity; from the living collections of the world. Stuttgart: E. Schweizerbartsche. 214p. ISBN 978-3-510-61379-3
- Weigler, B. J, Feeser, P. L., Grant, S. M. & Norris, C. A., 1994. Epidemiologic assessment of reproductive success and infant mortality in ruffed lemurs (*Varecia variegata*). *Zoo Biol* 13(6):527-36.
- White, F. J., 1989. Diet, ranging behavior, and social organization of the black and white ruffed lemur *Varecia variegata variegata* in Southeastern Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology* 78(2):323.
- White, F., Overdorff, D. & Keith-Lucas, T., 2007. Emale dominance and feeding priority in a prosimian primate: experimental manipulation of feeding competition. *American Journal of Primatology*. (69), 295–304. DOI:10.1002/ajp.20346
- Wilson, Don E., & DeeAnn M. Reeder, eds., 1993. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, 2nd ed., 3rd printing. Smithsonian Institution Press. Washington, DC, USA. xviii + 1207. ISBN: 1-56098-217-9.
- Wingfield, J. C., 1994. Control of territorial aggression in a chang-ing environment. *Psychoneuroendocrinology*. (19), 709–721. DOI:10.1016/0306-4530(94)90052-3
- Wingfield, J. C., Hegner, R. E., Dufty, A. M. & Ball, G. F., 1990. The "Challenge Hypothesis": Theoretical Implications for Patterns of Testosterone Secretion, Mating Systems, and Breeding Strategies. *The American Naturalist*. (136), 829–846. DOI:10.1086/285134

Wright, P. C., 2006. Chapter 18: Considering Climate Change Effects in Lemur Ecology. *Lemurs: Ecology and Adaptation*. 385–402. ISSN 978-0-387-34585-7.

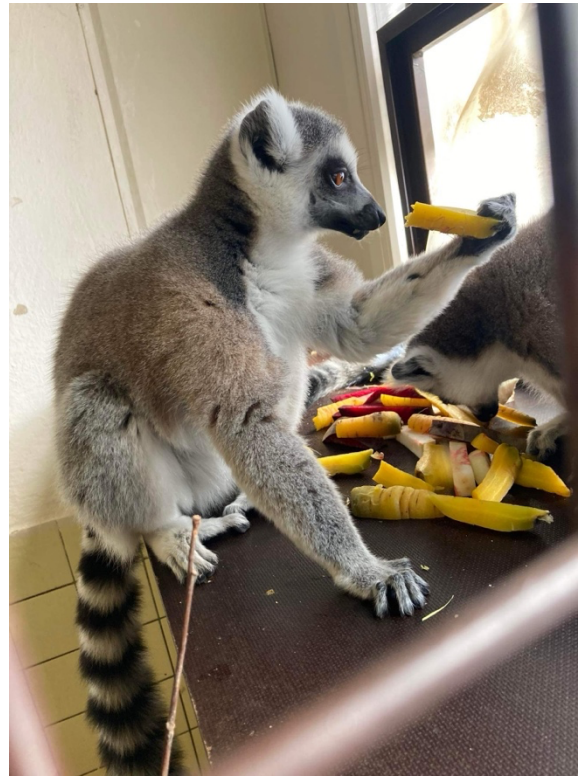
Yoder, A. D., 2007. Lemurs. *Current Biology*. 17, R866-R868. DOI: 10.1016/j.cub.2007.07.50

9 Samostatné přílohy

Příloha I: úchop samice ze strany samce.



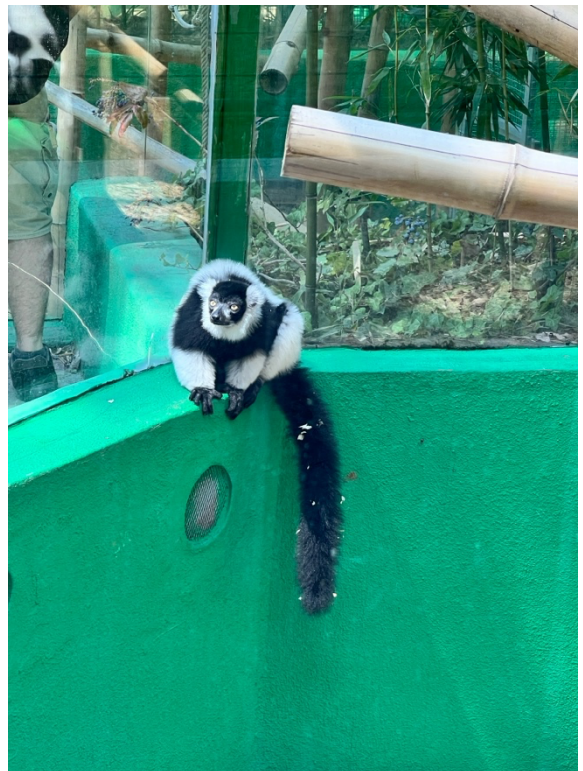
Příloha II: podání potravy-Zoo Ostrava.



Příloha III: podání potravy-Zoo Hodonín.



Příloha IV: samec lemura vari-Zoo Olomouc.



Příloha V: samice lemura katy-Zoo Plzeň.



Příloha VI: samci lemura katy-Zoo Ostrava.



Příloha VII: podání potravy-Zoo Olomouc.



Příloha VIII: samice lemura vari-Zoo Olomouc.



(autor: Jana Nedvědová, 2023)