

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra mikrobiologie, výživy a dietetiky



**Zařazení okusu do krmné dávky primátů s ohledem na
fyziologii trávení jednotlivých druhů**

Bakalářská práce

Autor práce: Jakub Petr

Vedoucí práce: Ing. Vladimír Plachý, Ph.D.

© 2015 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Zařazení okusu do krmné dávky primátů s ohledem na fyziologii trávení jednotlivých druhů" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 15.4.2015

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval vedoucímu práce panu Ing. Vladimíru Plachému, PhD. a konzultantce paní Ing. Petře Bolechové za cenné rady a pomoc při zpracování bakalářské práce. A také rodině a přítelkyni Soně za jejich podporu a trpělivost.

Zařazení okusu do krmné dávky primátů s ohledem na fyziologii trávení jednotlivých druhů

Souhrn

Tato práce se zabývá důležitostí okusu, jako zdroje výživných látek (zejména vlákniny), pro zvířata a jeho zařazení do krmné dávky. Konkrétně do krmné dávky primátů.

Samozřejmě záleží na druhu zvířete, jeho fyziologii trávicího systému a typu potravy, který přijímá. Tato práce tudíž obsahuje i kapitolu, která je zaměřena na rozdělení primátů dle přijímané potravy, kde jsou popsány základní potravní adaptace. Větší důraz je kladen na folivorní primáty, což jsou tzv. listožravé druhy, u nichž může špatné podání stravy způsobit vážné zdravotní potíže.

Dále je posouzen vliv vlákniny a antinutričních látek obsažených v okusu na trávicí systém primátů a na jejich celkový zdravotní stav.

Klíčová slova: primáti, výživa, okus, folivorie

Inclusion of browsing to the diet of primates with regard to the physiology of digestion of each species

Summary

This work focuses on the importance of browsing as a source of nutrients for animals and its inclusion in the diet. Specifically, to the diet of primates. It depends on the type of animal, the physiology of the digestive system and the type of food it receives. This work therefore includes a chapter that focuses on the distribution of primates according to eating, which describes the basic dietary adaptation. Greater emphasis is placed on folivory primates, which are called leaf-eating species, for which the poor administration of diets cause serious health problems.

It is also assessment of the influence of fiber and anti-nutritional substances contained in browsing on the digestive system of primates and their overall health.

Keywords: primates, nutrition, browsing, folivory

Obsah

1 Úvod.....	7
2 Cíl práce.....	8
3 Literární rešerše.....	9
3.1 Okus.....	9
3.2 Látky obsažené v okusu a jejich vliv na organismus zvířete.....	13
3.2.1 Rostlinná buněčná stěna.....	13
3.2.2 Polysacharidy.....	13
3.2.3 Vlákna.....	14
3.2.3.1 Celulóza.....	15
3.2.3.2 Hemicelulóza.....	15
3.2.3.3 Pektin.....	16
3.2.3.4 Lignin.....	16
3.2.4 Anti-nutriční látky obsažené v rostlinách.....	16
3.2.4.1 Glykosidy.....	17
3.2.4.2 Polyfenolické látky - taniny.....	17
3.3 Rozdělení primátů podle fyziologie trávení a druhu potravy.....	18
3.3.1 Trávicí systém savců.....	19
3.3.2 Potravní adaptace primátů.....	19
3.3.2.1 Faunivorie.....	20
3.3.2.2 Frugivorie.....	23
3.3.2.3 Folivorie.....	29
3.3.2.4 Gumivorie.....	33
3.4 Vliv okusu na trávení a celkové zdraví organismu.....	34
3.4.1 Vliv vlákniny na trávení živin a celkové zdraví zvířat.....	34
3.4.2 Vliv sekundárních metabolitů na trávení a celkové zdraví zvířat.....	35
4 Závěr.....	37
5 Seznam literatury.....	38
6 Přílohy.....	51

1 Úvod

Strava je nejdůležitějším prvkem v životě každého organismu na Zemi. Je zdrojem energie a živin potřebných k rozmnožování a celkové záchově organismu.

Okus jako zdroj vlákniny by měl být základní složkou stravy všech savců. A to nejen těch primárně herbivorních, u nichž tvoří rostlinná složka největší část stravy, ale i těch, kteří se primárně živí jinou než rostlinnou stravou. Vlákna má tudíž pro organismus významné nutriční vlastnosti.

Pro primáty je okus také důležitá součást stravy. Primáti jsou většinou omnivorní. Tudíž je jejich strava složena z více částí, ale rostliny jsou většinou složka základní. Vlákna, která je v rostlinách obsažena, hraje významnou roli ve stravě každého primáta. Ať už jsou to folivorní opice, které konzumují striktně anebo primárně listovou stravu, nebo frugivorní, jejichž stravu tvoří z převážné části ovoce. Nakonec i primáti faunivorní, jejichž základní složkou potravy je živočišná složka, doplňují tuto stravu o listy, ovoce nebo jiné části rostliny.

Okus, ale může obsahovat i látky, které jsou méně prospěšné a působí spíše anti-nutričně. Jsou to sekundární metabolity rostlin, hlavně taniny. S těmito látkami se ale zvířata již naučila nakládat. Buď se rostlině s vyšším obsahem anti-nutričních látek úplně vyhýbají, anebo jejich trávicí trakt obsahuje mechanismy, které se s nimi umí vypořádat.

Zařazení okusu do krmné dávky primátů chovaných v lidské péči by mělo být základem pro úspěšný chov těchto druhů.

2 Cíl práce

Cílem práce je, na základě vyhledané literatury, posoudit vliv a vhodnost zařazení okusu do krmných dávek primátů.

3 Literární řešerše

3.1 Okus

Koncentrace vlákniny v potravě může být navýšena nabízením okusu (Edwards, 1997). Okus je obecný termín pro všechny dřevité části stromů a keřů (včetně listů a pupenů), které se používají jako krmivo (Nijboer et al., 2012). Okus (keře a listy stromů) hraje významnou roli v zajišťování krmiva pro býložravce v mnoha částech světa. Stromový materiál je obecně bohatší na proteiny a minerály a je používán jako doplněk k méně kvalitní stravě (Tolera et al., 1997). Navíc se používání okusu, jako přirozené stravy, stává stále více populární. Množství zkrmovaného okusu se mění v závislosti na místních přírodních podmínkách a ekonomické stránce zoologické zahrady (Edwards, 1997).

Při užívání okusu jako zdroje potravy musí být stanovena určitá opatření. Hlavně zvážení nutričních příspěvků do celkové stravy, pak vliv sezónní variability, hnojení a používání pesticidů, které by mohly zvířeti uškodit. Navíc se v těchto rostlinách můžou nacházet různé inhibující látky, jakými jsou sekundární metabolity rostlin, kam patří hlavně taniny (trísloviny), alkaloidy a saponiny (Edwards, 1997). Přítomnost velkého množství tríslovin a dalších fenolických látek v nutričně významných keřích a stromech mnohdy brání jejich využití jako krmiva pro zvířata. Obecně platí, že fenolické látky v okusu snižují stravitelnost a dostupnost bílkovin, snižují chutnost potravy a celkový její příjem. Vliv taninů na trávení je hlavně v jejich bakteriostatických a bakteriocidních účincích na mikroorganismy, vyskytující se trávicím systémem, a také inaktivaci mikrobiálních enzymů. (Tolera et al., 1997). Existuje spousta druhů, které mohou způsobit zdravotní potíže. Proto je nutné znát toxicitu a množství toxických látek před podáním okusu (Nijboer et al., 2012). Při použití nevhodných plodin tudíž může docházet i k úmrtí primátů (Edwards, 1997). Může to být dáno i tím, že primáti narození v lidské péči, nemají při výběru stravy stejnou zkušenost jako volně žijící zástupci, tudíž se primárně nevyhýbají potenciálně nebezpečným látkám. Zatím nebylo dokázáno, že jsou tato zvířata schopna rozeznat koncentraci živin nebo toxických látek ve stravě. V tomhle případě by měl tuhle funkci plnit člověk, a při sestavování krmné dávky určit jak bude ta určitá složka nutričně prospěšná anebo jaké množství toxických látek obsahuje (Committee on Animal Nutrition, 2003).

Většina druhů rostlin používaných jako okus, má tu výhodu, že si udržují čerstvost a nutriční hodnoty po celou dobu sucha, kdy trávy vysychají a klesá jejich kvalita i kvantita (Tolera et al., 1997). Před podáním okusu je nutné znát jeho kvalitu, druh rostliny a typ použití (Nijboer et al., 2012).

Pokud je rostlina nabízená zvířeti spolu s jeho přirozenou stravou, může krmení okusem v lidské péči také ukazovat přirozené chování zvířat a tudíž zlepšit vzdělávací hodnotu expozice. Navíc to přispívá ke zlepšení welfare zvířete. Dodávka okusu v zoologických zahradách je často nepravidelná a liší se mezi druhy. Takže je často obtížné rozhodnout, pro které zvíře je okus vhodný a jaké množství by se mělo podávat (Nijboer et al., 2012).

Před podáním okusu je nutné znát jeho kvalitu, druh rostliny a typ použití. Okus by měl být co nejčerstvější. Kontrola kvality zahrnuje hlavně kontrolu listů, neměly by být ovadlé a špatně zbarvené. Důležitá je také čistota okusu, nežádoucí jsou kousky hlíny nebo výkaly. Plesnivé listy mohou způsobit zdravotní problémy. Významným faktorem při podávání okusu je to, jakým druhem rostliny se bude krmit. Je důležité vést si záznam, který by měl zahrnovat typ zkrmeného okusu a také reakci zvířete na daný okus (Nijboer et al., 2012).

Pupeny, listy, semena a kůra stromů a keřů téměř vždy obsahují látky, které tyto rostliny chrání před nadměrným poškozením způsobeným savci anebo hmyzem. Tyto látky mají často negativní vliv na chuť a jsou často toxické. Avšak koncentrace toxických látek je často velmi nízká a nemívá na organismus takový vliv. Ale i tak je vždy důležité, aby rostliny používané jako okus měli škodlivé účinky v žádné nebo v té nejmenší míře. Zvířata, která konzumují okus v přírodě, dokázali nalézt mechanismy, které je před těmito škodlivými účinky mohou ochránit. Aby se zabránilo nadměrnému vystavení jednomu jedovatému zástupci, není vhodné krmit ve velkém množství jedním druhem okusu po delší dobu. V případě, že se větší část stravy skládá z okusu, je ideální krmit čtyřmi nebo více druhy (Nijboer et al., 2012).

Důležité je také ideální dávkování okusu. Trávení listů trvá delší dobu, takže je nutné velikost dávky správně vyměřit. Samozřejmě záleží na velikosti zvířete. Pro herbivory s trávicím aparátem přizpůsobeným k trávení rostlinné stravy je vhodné, aby 15 % denní dávky tvořil okus. Pro ostatní zvířata, která v přírodě také konzumují listy nebo jiné části rostliny, není okus podstatný, ale může tvořit hodnotnou část krmné dávky. Navíc okus může obohatit expozici a působit jako enrichment (Nijboer et al., 2012).

Rostlinné druhy používané jako okus jsou variabilní. Od rostlin, které tvoří původní stravu zvířete a jsou hůře pěstovatelné, po různé snadno pěstovatelné tropické rostliny (Edwards, 1997). Ve většině případech okus zahrnuje rostlinné druhy vyskytující se v geografické lokalitě, kde daní primáti sídlí. Většina institucí vyvíjí co největší úsilí, aby

primátům poskytla jejich přirozenou stravu. Seznam rostlin nejčastěji používaných ke krmení primátů chovaných v lidské péči viz tabulka 1 (Committee on Animal Nutrition, 2003).

Tab. 1. Seznam rostlin používaných ke krmení primátů chovaných v lidské péči (Committee on Animal Nutrition, 2003)

Bambus (<i>Pseudosasa</i> spp., <i>Phyllostachys</i> spp.)	Ořechovec (<i>Carya ovalis</i>)
Borovice kadidlová (<i>Pinus taeda</i>)	Osladič (<i>Polypodium polyploides</i>)
Brusnice (<i>Vaccinium arboreum</i>)	Ostružina (<i>Rubus betutifolius</i>)
Břestovec (<i>Celtis laevigata</i> , <i>C. occidentalis georgiana</i>)	Palma (<i>Sabal palmetto</i>)
Buk (<i>Fagus</i> spp.)	Pimentovník myrtolistý (<i>Syzygium paniculatum</i>)
Cesmína (<i>Ilex opaca</i> , <i>I. vomitoria</i>)	Puerarie (<i>Pueraria hirsuta</i>)
Dřínovec květnatý (<i>Cornus florida</i>)	Rákosovec (<i>Arundinaria gigantea</i>)
Dub (<i>Quercus</i> spp.)	Réva (<i>Vitis</i> spp.)
Fíkovník (<i>Ficus carica</i> , <i>F. glomerata</i> , <i>F. macrophylla</i> , <i>F. nittida</i> , <i>F. retusa</i> , <i>F. rubiginosa</i> , <i>F. rumphii</i> , <i>F. thonningii</i>)	Řešetlák (<i>Bumelia tena</i>)
Fíkus malolistý (<i>Ficus benjamina</i>)	Slivoň (<i>Prunus caroliniana</i>)
Hruškovec (<i>Persea borbonia</i>)	Šácholan velkokvětý (<i>Magnolia grandiflora</i>)
Ibišek (<i>Hibiscus rosa-sinensis</i>)	Tamel (<i>Diospyros virginiana</i>)
Jalovec (<i>Juniperus silicicild</i>)	Tilandsie provazkovitá (<i>Tillandsia usneoides</i>)
Javor (<i>Acer</i> spp.)	Tolice setá (<i>Medicago sativa</i>)
Kořenovník (<i>Rhizophora</i> spp.)	Voskovník obecný (<i>Myrica cerifera</i>)
Lilek černý (<i>Solanum nigrum</i>)	Vrba (<i>Salix</i> spp.)
Loubinec pětिलistý (<i>Parthenocissus quinquefolia</i>)	Zederach hladký (<i>Melia azedarach</i>)
Merlík (<i>Chenopodium ambrosiodes</i>)	Žlutodřev (<i>Zanthoxylum clava-herculis</i>)
Morušovník (<i>Morus</i> spp.)	<i>Solandra guttata</i>
Olše (<i>Alnus</i> spp.)	<i>Phoradendron flavescens</i>

Čerstvý okus je v Evropě dostupný od května do října. Po zbytek roku je nutno okus nějakým způsobem uskladnit a zároveň zachovat jeho kvalitu. Sklizené větve a listy by neměly být moc mokré ani moc suché, plesnivé, kontaminované hlinou nebo ptačím trusem, a už vůbec by neměly být nositeli nakažlivé nemoci. Okus by měl být co nejdříve svázán a konzervován k uskladnění. Konzervačních metod je několik. Sušení okusu na vzduchu závisí hlavně na klimatických podmínkách, hlavně na teplotě a vlhkosti. Nejlepší způsob je umístit okus do dobře větrané stodoly. Sušený okus není dobré skladovat na přímém slunci nebo ho vystavovat škůdcům, jako jsou hlodavci a ptáci. Je samozřejmé, že z důvodu sušení, ať už přirozeného nebo umělého, dochází ke ztrátě objemu krmiva (Nijboer et al., 2012).

Dalším způsobem konzervace okusu je sušení mrazem. Ke zmrazení okusu by mělo dojít co nejrychleji, a to proto, aby nedošlo k rapidnímu snížení kvality. Optimální teplota pro tento typ uskladnění by se měla nacházet mezi -20° a -23°C . Ventilátor v mrazícím zařízení stimuluje sušení tím, že produkuje konstantní studený proud vzduchu. Aby sušení probíhalo v pořádku je potřeba, aby větve nebyly naskládány příliš těsně u sebe. Nejlepší způsob jak dosáhnout kvalitního vysušení je zabalit okus do vzduchotěsného plastového obalu. Rozmrazování by mělo být provedeno rychle. Největší problém při rozmrazování může nastat, když je zmrazený okus vystaven velkému rozdílu teplot, v tomhle případě může dojít ke zčernání listů, což má negativní vliv na příjem krmiva. Rozmrazené větve by měly být zkrmeny do 8 hodin, aby nedošlo k jejich zplesnivění a tím klesající chutnosti. Tato konzervační metoda je nejspíše nejlepší možností jak okus vysušit a zachovat jeho kvalitu, ale je také tou nejdražší (Nijboer et al., 2012).

Třetí metodou je silážování. Je to anaerobní proces (bez přístupu kyslíku), při kterém je zachována šťavnatost krmiva. Okus nebo tráva jsou nasekány a stlačeny do nějakého prostoru (nejčastěji pod plachtu nebo do barelů) bez přístupu vzduchu a světla. Při silážování dochází ke vzniku anaerobních bakterií, které produkují kyselinu mléčnou a tím snižují hodnotu pH. Jakmile je dosaženo nízkého pH (4,5 až 5,5), bakterie zahynou a siláž zůstane zachována. Při špatném procesu silážování může dojít ke zvýšení hodnoty pH, tvorbě kyseliny máselné a vývoji bakterií, které mohou mít škodlivý vliv na zdraví zvířat a mohou být příčinou sníženého příjmu krmiva (Nijboer et al., 2012).

3.2 Látky obsažené v okusu a jejich vliv na organismus zvířete

3.2.1 Rostlinná buněčná stěna

Buněčné stěny jsou materiály, jejichž konstrukce, funkce a vlastnosti ukazují širokou a komplexní biologickou variabilitu (Jarvis, 2011). Primární rostlinná stěna u vyšších rostlin převážně obsahuje vodu, celulózu, hemicelulózu a pektin, a v menší míře strukturální glykoproteiny, fenolové estery a iontově a kovalentně vázané minerály a estery (Sila et al., 2009). Primární stěny rostlinných buněk tvoří velkou část vlákniny. Jejich vlastnosti jsou závislé na polysacharidech, které obsahují, ale také na způsobu, kterým jsou vzájemně propojeny do trojrozměrné struktury. Na úrovni tkání, orgánů a druhů dochází v buněčné stěně k různým variacím. Mechanické vlastnosti jsou ovlivněny propojením stavebních polymerů kovalentními, iontovými a vodíkovými vazbami. Stabilita propojení polymerů následně pak určuje, jak moc bude při trávení buněčná stěna narušena a jak velká bude nutriční hodnota vlákniny (Jarvis, 2011).

Sekundární buněčné stěny jsou ve vláknině zastoupeny v menší míře. Jsou uloženy v již existujících primárních stěnách, které vyžadují větší mechanickou pevnost. Na rozdíl od primárních stěn nerostou. Buňky sekundární stěny jsou obvykle silnější a mají větší polymerní hmotnost na jednotku objemu (Jarvis, 2011).

3.2.2 Polysacharidy

Nejhojnějšími látkami v živých rostlinách kromě vody jsou sacharidy. Slouží jako hlavní úložiště fotosyntetické energie. Jsou jak v nadzemních (stonek, listy, květy, plody, semena), tak i v podzemních (kořeny a hlízy) částech rostlin. Tvoří 50 - 80 % z celkové sušiny a obecně poskytují více než 40 % z metabolizovatelné energie v jídelníčku primátů (Committee on animal nutrition, 2003).

Dlouhé komplexy monosacharidových jednotek tvoří polysacharidy. Ty mohou být rozděleny do dvou kategorií, škrob a škrobu podobné sloučeniny, ty mohou savci přímo strávit, a neškrobové polysacharidy. Neškrobové polysacharidy lze dále rozdělit do dvou subkategorií, na nerozpustné neškrobové polysacharidy (NPS), označovány také jako nerozpustná vláknina, a rozpustné neškrobové polysacharidy také nazývána jako rozpustná vláknina (Committee on animal nutrition, 2003).

Škrob je polymer glukózy a v rostlině, kde tvoří zásobu energie, se nachází ve formě granulí. Je složen z podjednotek amylopektinu a amylozy. Obě podjednotky jsou tvořeny glukózovými podjednotkami, ale liší se strukturou. Amylóza je tvořena rovným řetězcem

glukózových jednotek spojených 1 → 4 glykosidickou vazbou. Amylopektin je tvořen řetězcem rozvětveným, jednotky glukózy jsou spojeny 1 → 4 a 1 → 6 glykosidickou vazbou (Committee on animal nutrition, 2003).

Trávení škrobu začíná v dutině ústní, kde se štěpí za pomoci enzymu α -amylázy, který je obsažen ve slinách. Amyláza štěpí škrob na maltózu, maltotriózu, malé množství glukózy a limitně taky na dextrin. Další trávení na glukózu probíhá ve střevním epitelu pomocí enzymu maltázy. Maltóza je štěpena na dvě molekuly glukózy, které jsou následně difúzí přeneseny do krve (Committee on animal nutrition, 2003).

Koncentrace škrobu v krmné dávce primátů chovaných v lidské péči jsou vyšší než u primátů ve volné přírodě. Vysoký obsah škrobu může být problémem, jelikož příliš častá fermentace škrobu může vést k zažívacím potížím. Zvláště pokud jsou zvířata krmena stravou s nízkým obsahem vlákniny (Committee on animal nutrition, 2003).

3.2.3 Vlákna

Vlákna je komplexní směs sacharidových polymerů (celulóza, hemicelulóza), ke kterým je přidružena spousta nesacharidových komponent. Převážně se nachází v buněčné stěně rostlin a tam spolu s ligninem, proteiny, mastnými kyselinami, vosky atd. tvoří základní stavební jednotky buněčné stěny (Knudsen, 2001).

Vlákninu můžeme rozdělit na hrubou vlákninu (crude fiber), kam řadíme celulózu, a potravinovou vlákninu (total dietary fiber), kam patří ještě hemicelulóza, lignin a pektin. Vlákna se dále dělí na neutrodetergentní vlákninu (NDF), acidodetergentní vlákninu (ADF) a acidodetergentní lignin (ADL). Do NDF se počítá všechna nerozpustná vlákna v rostlinné buňce, takže celulóza, hemicelulóza a lignin. Do ADF zase jen celulóza a lignin. Různé frakce vláken také mohou obsahovat třísloviny, vosky (kutin a suberin) a latexy (Committee on animal nutrition, 2003; Nijboer, 2006).

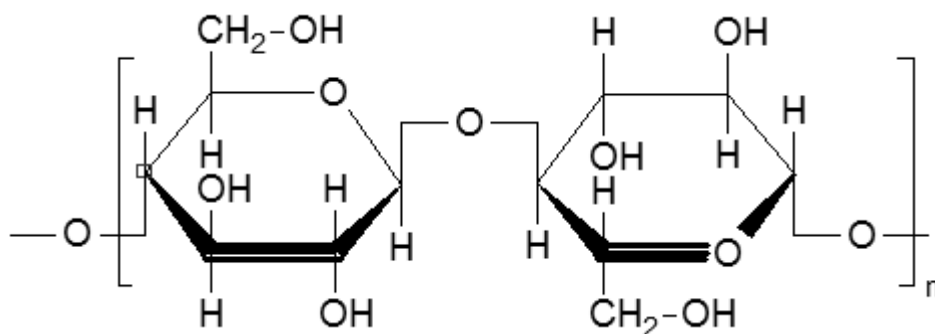
Instituce, kterým se daří dlouhodobě odchovávat folivorní opice jsou ty, které v první řadě řeší specializované potřeby těchto druhů. Chovatelské postupy by hlavně měly podporovat tvorbu zdravé mikrobiální populace v jejich trávicím traktu. Základní součástí této strategie je dodání přiměřeného množství rostlinné vlákniny k udržení normální mikrobiální fermentace. Existují tři základní způsoby jak zvýšit množství vlákniny v krmné dávce zvířat:

- (1) použití krmiv s vyšším obsahem vlákniny (jako jsou právě části rostlin obsahující vysoké množství vlákniny)
- (2) nepoužívat krmiva, která obsahují snadno fermentované sacharidy
- (3) začlenění okusu do krmné dávky (Edwards, 1997).

3.2.3.1 Celulóza

Celulóza je hlavní konstrukční prvek zelených rostlin, tudíž je to nejhojnější organický polymer na zemi. Navzdory množství, ve kterém se na zemi vyskytuje, není mnoho zvířat, která jsou schopna využívat celulózu jako zdroj energie. Chybí jim enzym potřebný k hydrolýze vazby, která celulózu tvoří. Zvířata, jako jsou přežvýkaví (krávy, ovce, aj.) a nepřežvýkaví (do této skupiny patří i listožravé opice) býložravci, mohou celulózu trávit, jelikož se v jejich gastrointestinálním traktu nachází symbiotické bakterie, které obsahují nezbytné enzymy pro trávení celulózy (Ruffell, 2006).

Struktura celulózy je složena z opakujících se jednotek dvou po sobě jdoucích jednotek anhydridu celobiózy. Celulóza je polymer ve tvaru přímého řetězce, který je tvořen β (1-4) glykosidickými vazbami (viz. obr 1). Na rozdíl od β (1-4) glykosidické vazby, která se nachází ve škrobu a jiných sacharidech, dává β (1-6) glykosidická vazba celulóze pevný tvar. Celulóza je také ve vodě nerozpustná. Je to dáno díky tomu, že každý glukózový zbytek je se sousední molekulou v trans konformaci. Tato orientace má za následek, že vodíkové vazby mezi hydroxylovými skupinami a kyslíkem tvoří lineární řetězce s vysokou pevností v tahu. Další vodíkové vazby mezi molekulami celulózy vedou k vytvoření paralelních svazků 40 -70 řetězců celulózy, které se nazývají mikrofibrily. Mikrofibrily jsou v buněčné stěně sestaveny ve vrstvách (nebo lamelách) s rozestupy 20-40 nm, spojeny jsou pomocí hemicelulóz (Ruffell, 2006).



Obr. 1 - Struktura celulózy (Ruffell, 2006)

3.2.3.2 Hemicelulóza

Hemicelulóza je polysacharid a skládá se z mnoha různých monomerů sacharidů. Tyto monomery mohou být jak pentózy (arabinóza, xylóza) tak i hexózy (galaktóza, glukóza a manóza) a na rozdíl od lineární struktury celulózy tvoří rozvětvený polymer. V největším množství se vyskytuje xylóza. Polymer hemicelulózy je tvořen kratšími řetězci než je tomu u celulózy (Ruffell, 2006).

3.2.3.3 Pektin

Pektin představuje velmi složitý komplex polysacharidů, které hrají důležitou roli v růstu a celkovém vývoji rostliny. Specifické konstrukční prvky pektinu jsou umístěny ve specifických oblastech rostlinné buněčné stěny, což naznačuje, že mají určité biologické funkce. U dvouděložných rostlin je hlavní složka střední lamely, což je spojeno s vlivem na pórovitost buněčné stěny a řízení iontového prostředí buněčné stěny (Sila et al., 2009).

3.2.3.4 Lignin

Lignin je materiál, který vyplňuje vlákna celulózy a poskytuje tím ochranu před fyzickým a hlavně enzymatickým útokem (Ruffell, 2006). Lignin nemůže být hydrolyzován enzymatickými procesy, s výjimkou určitých druhů hub (Nijboer, 2006). Po celulóze je to druhá nejhojněji se vyskytující látka v přírodě a většinou se vyskytuje v sekundární buněčné stěně, které uděluje odolnost, nepropustnost a strukturální podporu. Sloučenina ligninu je polymer složený z fenolických jednotek (Baurhoo et al, 2008).

3.2.4 Anti-nutriční látky obsažené v rostlinách

Anti-nutriční faktory se obecně považují za látky, které v malém množství nejsou pro organismus smrtelné. Mohou ale způsobit snížení produktivity zvířat nebo problémy s trávením (Kumar, 1992). A hlavně ovlivňují nutriční hodnotu krmiva (Njidda, 2010). Citlivost zvířete na toxické činidlo závisí na druhu rostliny, na druhu krmeného zvířete, na množství přijatého okusu a někdy na ročním období, jelikož se množství látek v rostlině může měnit. Citlivost může být u každého zvířete individuální. Záleží na jeho zdravotním stavu (Nijboer et al., 2012).

Anti-nutriční látky neboli anti-nutriční faktory jsou látky rostlinného původu, které představují pro organismy potencionální nebezpečí (Njidda, 2010). Jelikož se jedná o sloučeniny, které nejsou zahrnuty do primárního metabolismu, jako je rozmnožování a růst, a jsou tvořeny až sekundárně z důvodu obrany, nazýváme je sekundárními metabolity. Tyto sloučeniny spadají do dvou kategorií. Inhibitory trávení, které narušují účinnost, se kterou zvířata získávají živiny, a toxiny, které jsou pro zvířata škodlivé a narušují jejich fyziologii (Lambert, 1998). Anti-nutriční látky se projevují až v závislosti na tom v jakém typu trávicího traktu se vyskytují. Např. látky, které mohou být nežádoucí pro zvířata s jednoduchým žaludkem, jsou u zvířat se složitým žaludkem degradovány. (Kumar, 1992). Mnoho druhů okusu obsahuje látky, které negativně ovlivňují jejich příjem nebo jsou dokonce jedovaté. Vzhledem k tomu, že jedy a jejich protilátky jsou účinné pouze po jejich požití, patří

tyto rostliny k těm nejbezpečnějším. Toxické látky v rostlinách se liší svou toxicitou a účinností. U zvířat se vyvinula spousta strategií pro boj s negativními účinky jedu. Některá zvířata jsou schopna neutralizovat jed v trávicím traktu. Například přežvýkaví býložravci eliminují jed efektivněji než býložravci nepřežvýkaví (Nijboer et al., 2012).

Využitelnost rostlinných částí jako krmiva jsou většinou omezena přítomností těchto látek. Rostliny obsahují tisíce sloučenin, které v závislosti na situaci mohou mít pozitivní anebo škodlivé účinky. Tyto látky jsou většinou používány jako mechanismus obrany rozmnožovacích prvků rostliny nebo její celé struktury (Kumar, 1992).

Anti-nutriční látky zahrnují neproteinové aminokyseliny, glykosidy (kyanovodíky a saponiny), fytohemaglutininy, polyfenoly, alkaloidy, triterpeny a kyselinu šťavelovou, přičemž polyfenolické látky (taniny) se vyskytují ve všech cévnatých rostlinách (Kumar, 1992).

3.2.4.1 Glykosidy

Mezi glykosidy patří dikyany. Dikyany jsou tvořeny ze sacharidů a nesacharidových zbytků obsahujících kyanid. Pro přežvýkavé býložravce je nebezpečný, protože dochází k uvolnění kyanovodíku v bachoru díky hydrolytické reakci, která probíhá pomocí mikrobiální aktivity. Nadbytek kyanidových iontů inhibuje cytochrom oxidázy, díky čemuž dojde k zastavení tvorby ATP a tím pádem k nedostatku energie pro tkáň. Může docházet i k úhynu. Riziko toxicity může snížit uvadnutí listů po sklizni. Dikyany se vyskytují v akáciích rodu *Vachellia*, v bambusu (*Bambusa bambos*) a v mainoku jedlém (*Manihot esculenta*) (Kumar, 1992). Glykosidy způsobují toxicitu listů u třešně (*Prunus* spp.) (Nijboer et al., 2012).

Saponiny jsou látky, které jsou charakteristické svými pěnicími vlastnostmi. Kvůli hořké chuti snižují příjem krmiva (Nijboer et al., 2012; Kumar, 1992).

3.2.4.2 Polyfenolické látky - taniny

Taniny neboli třísloviny jsou heterogenní skupina polyfenolických polymerů s různou molekulovou hmotností a složitostí struktury a patří mezi sekundární metabolity rostlin. Fenoly rostlin a taniny jsou syntetizovány pro fyziologický účel, ale také jako odpověď na biotický a abiotický stres (Bullitta et al, 2013). Je to skupina látek se schopností vázat bílkoviny ve vodném roztoku (Makkar, 2003).

Taniny jsou děleny do dvou podskupin, jako kondenzované a hydrolyzovatelné (Bullitta et al, 2013). Obě skupiny jsou v těle považovány za nežádoucí, ale mají i příznivé

účinky, které záleží na jejich koncentraci, na druhu a fyziologii trávení zvířete a na složení stravy (Makkar, 2003).

Kondenzované taniny jsou nejběžnějším typem tříslovin v keřích a stromech. Jsou to komplexy oligomerů a polymerů flavonoidních jednotek (tj. flavan-3-olů, flavan-3,4-diolů a biflavanů) spojených pomocí vazby uhlík - uhlík (Attwood et al, 2003). Kondenzované taniny mají větší účinek snižovat stravitelnost krmiva (Kumar, 1992). Býložravci dokáží taninům odolávat, ale pokud se ve stravě vyskytují ve větším množství, tak se jí začnou vyhýbat (Nijboer et al., 2012).

Hydrolyzovatelné taniny obsahují jako centrální molekulu sacharid (D-glukózu). Hydroxylové skupiny těchto sacharidů jsou esterifikovány fenolickými skupinami, jako jsou kyselina gallová a ellagová. Hydrolyzovatelné taniny se vyskytují hlavně v ovocných luscích a na rozdíl od kondenzovaných taninů jsou produkty jejich degradace absorbovány v tenkém střevě zvířat. Na rozdíl od kondenzovaných taninů se hydrolyzovatelné v krmivech vyskytují jen zřídka. Nicméně i tento typ taninů se vyskytuje ve stromech a keřích užívaných jako okus (Attwood et al, 2003).

Pravidlem je, že čím starší listy jsou, tím větší množství taninů obsahují. Např. obsah taninů v podzimních listech dubu může být až desetinásobný oproti jarním listům. Zejména žaludy obsahují velké množství taninů a mohou být až smrtelně jedovaté (Nijboer et al., 2012).

3.3 Rozdělení primátů podle fyziologie trávení a druhu potravy

Potrava je velmi důležitá pro život. Poskytuje živiny pro růst, záchovu a rozmnožování a je zdrojem energie, která pohání chemické reakce v každé buňce. Nicméně většina potravy není do těla dodána ve formě vhodné pro přímé vstřebání. Musí být tedy nejprve rozdělena na menší části, které je možno přepravit skrz buněčnou stěnu. Rozklad molekul stravy, prostřednictvím systému mechanických a chemických procesů, tak aby byly využitelné pro tělo, se nazývá trávení (Lambert, 1998).

Primární funkcí trávicí soustavy je extrahovat energii a nezbytné živiny z prostředí, potřebné pro podporu metabolických procesů. Tyto procesy sestávají z řady fyzikálních a chemických procesů, které se vztahují k anatomii trávicího systému. Specializované struktury trávicího systému se podílejí na získávání potravy, jejího požití, maceraci, spolknutí a trávení. Sekret ze slinných žláz, žaludku, slinivky břišní, jater a střevního traktu zajišťuje dostatečnou lubrikaci a ve vodním prostředí mění hodnotu pH, která je optimální pro trávení. Symbiotické mikroorganismy v žaludku nebo střevním traktu některých živočichů poskytují energii a

živiny tím, že za pomoci enzymů degradují sacharidy a syntetizují aminokyseliny a vitamíny, které jsou pro jejich hostitele nezbytné (Committee on animal nutrition, 2003).

3.3.1 Trávicí systém savců

Gastrointestinální trakt je v podstatě kontinuální trubice skrz dutinu ventrální části těla a sahá od úst až do konečníku. Gastrointestinální systém zpracovává potravu přes čtyři hlavní aktivity:

- (1) Požití, což znamená, že je opatřená potravu nejdříve požitá
- (2) Trávení, ve kterém je potravu rozložena za pomoci chemických a mechanických procesů (včetně žvýkání)
- (3) Absorpce, v níž je rozštěpená potravu vstřebána a transportována do buněk
- (4) Defekace, ve které jsou nestravitelné součásti potravu vyloučeny z těla (Lambert, 1998).

Savci živící se hlavně živočišnou stravou mají jednoduchý žaludek, tlusté střevo a dlouhé tenké střevo. Zatímco folivorní druhy (druhy živící se z velké části rostlinami) mají složitý žaludek a rozšířené slepé a tlusté střevo. Savci živící se převážně ovocem mají přechodnou morfologii trávicí soustavy. Závisí to hlavně na druhu ovoce a na tom, jestli ovocnou stravou doplňují o živočišnou či rostlinnou stravou (Hladik and Chivers, 1980). Je běžné, že různé řády savců mají rozdílné specializace gastrointestinálního traktu, ale primáti jsou jedineční v tom, že mají rozdílné uspořádání trávicího traktu v rámci jednoho druhu (Committee on animal nutrition, 2003).

3.3.2 Potravní adaptace primátů

Různé druhy primátů pokrývají všechny možné trofické niky – od folivorie a frugivorie, přes insektivorii, gumivorii až po omnivorii (Bernard et al., 2011; Committee on animal nutrition, 2003).

Napříč všemi druhy primátů se ukazuje řada různorodých adaptací trávicího systému, a to včetně anatomické specializace žaludku, slepého a tlustého střeva a také s tím spojená schopnost spotřebovat různé typy potravu. Největší adaptací je schopnost spotřebovat potravu, která obsahuje velké množství strukturálních sacharidů (vláknina) a v různé míře detoxikovat rostlinné sekundární metabolity (Lambert, 1998).

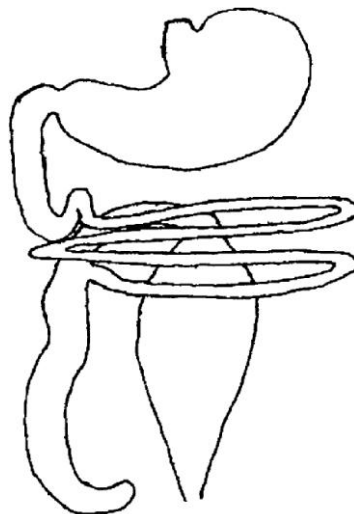
Potrava primátů je složena ze tří hlavních nutričních skupin: proteiny, lipidy a sacharidy. Obecně platí, že základní chemická role žaludku je trávení proteinů, při němž dochází k rozštěpení molekul za pomoci enzymů pepsinu, trypsinu a chymotrypsinu. Lipidy jsou tráveny v tenkém střevě. Gastrointestinální adaptace u primátů a jiných savců se

vyskytuje zejména v žaludku a tlustém střevě, a to z důvodu trávení komplexních sacharidů. Monosacharidy (jednoduché sacharidy), jako je glukóza a fruktóza jsou snadno absorbovány v těle a jsou použity přímo v běžných metabolických drahách. Disacharidy, jakými jsou sacharóza nebo laktóza, předtím než mohou být absorbovány, musí být hydrolyzovány v tenkém střevě na jednoduché cukry. Mnoho druhů rostlin ukládá své energetické rezervy ve formě polysacharidu škrobu, který je tráven za pomoci enzymu amylázy (Lambert, 1998).

Potravní adaptace trávicího traktu u primátů můžeme zjednodušeně rozdělit na faunivorii, folivorii a frugivorii. Většina primátů je omnivorní, což znamená, že se jejich potrava neskládá striktně z jedné složky, ale ve většině případů je strava tvořena jednou základní složkou (živočišnou, ovocnou, listovou anebo rostlinnými exudáty (gumou a pryskyřicí)) a doplněna složkami vedlejšími (Hladik and Chivers, 1980; Committee on animal nutrition, 2003).

3.3.2.1 Faunivorie

Trávicí systém primátů, jejichž základní složku potravy tvoří z větší části živočišná hmota, je obvykle jednodušší a kratší než trávicí trakt býložravých druhů. Základní gastrointestinální trakt faunivorů se skládá z kulovitého žaludku, klikatého tenkého střeva, krátkého kuželovitého slepého střeva a jednoduchého tlustého střeva (viz. obr. 2 - trávicí trakt nártouna (*Tarsius* spp.)) (Committee on animal nutrition, 2003). Většina živočišné složky, kterou primáti konzumují, se soustředí na dva kmeny bezobratlých, a to na měkkýše (*Mollusca*) a členovce (*Arthropoda*). Z druhého jmenovaného je to především hmyz (*Insecta*) a to zejména řády brouci (*Coleoptera*), blanokřídlí (*Hymenoptera*), termiti (*Isoptera*), motýli (*Lepidoptera*) a rovnokřídlí (*Orthoptera*) (McGrew, 2013).



Obr. 2 - Trávicí trakt nártouna (*Tarsius* spp.) (Committee on animal nutrition, 2003)

Měkkýši se vyznačují mechanickou obranou před predátory, ať už je to vápenatá skořápka anebo vytrvalá přilnavost k substrátu. Některé druhy opic se naučily získávat tyto typy kořistí pomocí různých druhů kamenných nástrojů. Japonští makaci (*Macaca fuscata*) se naučili oddělovat přílipkovce (*Pattelidae*) od podkladu. Oblíbenější kořistí jsou spíš plži mobilní než přisedlí. Např. základní částí živočišné složky stravy malpy (*Cebus olivaceus*) jsou šneci (McGrew, 2013).

Faunivoři jsou většinou malí s noční aktivitou. Potrava se skládá převážně z bezobratlých živočichů doplněných o rostlinnou složku. Např. potrava pota bezocasého (*Arctocebus calabarensis*) se skládá z 85 % živočišné složky a z 15 % ovoce. (Committee on animal nutrition, 2003).

Bezobratlími se živí především zástupci čeledi outloňovití (*Loridae*), konkrétně podčeď *Arctocebus* a *Loris*, a nártounovití (*Tarsiidae*) (Hladik and Chivers, 1980).

Většina velkých lidoopů, jako např. orangutani (*Pongo* spp.) a šimpanzi (*Pan* spp.) konzumuje i ryby (Russon et al., 2014).

3.3.2.1.1 Insektivorie

Obligátní hmyzožravci jsou malé hmotnosti, obvykle váží méně než 1 kg, jelikož pouze malí primáti se mohou spolehnout na hmyz jako hlavní zdroj potravy, protože je energeticky náročná na sběr a obvykle nejsou k dispozici ve velkém množství. Mezi tyto menší primáty patří hlavně nártounovití (*Tarsiidae*), kteří se živí striktně hmyzem (Rothman et al., 2014). Nartouni (*Tarsius* spp.) jsou obligátně faunivorní tudíž se jejich strava skládá převážně z hmyzu. Ale může být doplněna o prakticky jakoukoliv volně žijící kořist, kterou může nártoun chytit a sníst, včetně hadů, ptáků, netopýrů a dalších (Dahang et al., 2008).

Další druhy menších primátů, kteří konzumují převážně hmyz jsou kombovití (*Galagonidae*), konkrétně komba malá (*Galagoides demidovii*), komba Thomasova (*Galagoides thomasi*) a komba zanzibarská (*Galagoides zanzibaricus*). Komby doplňují hmyz ve stravě z větší části o ovoce, pak gumu a listy (Rovero, 2009; Committee on animal nutrition, 2003). Ze 70 % je hmyz zastoupen ve stravě u makiho chvostouchého (*Allocebus trichotis*) z čeledi makiovití (*Cheirogaleidae*) (Committee on animal nutrition, 2003). Z čeledi outloňovití (*Lorisidae*) konzumují hmyz ve větším množství (až 80 % z potravy) poto zlatý (*Arctocebus aureus*) a poto bezocasý (*Arctocebus calabarensis*). Potrava loriho (*Loris tartigradus*) se skládá skoro výhradně jen z hmyzu, který doplňuje o minimální množství mladých listů a ovoce (Nekaris, 2005; Rothman et al., 2014; Committee on animal nutrition, 2003). K detekci kořisti používají poloopice různé senzorické metody (Dominy et al., 2001).

Ať už je to sluch, jako u nártounovitých (*Tarsiidae*) a kombovitých (*Galagonidae*), kteří poslouchají šumění hmyzích křídel, nebo zrak, jako maki trpasličí (*Microcebus murinus*) (Rothman et al., 2014). Ksukol ocasatý (*Daubentonia madagascariensis*) používá pro hledání larev ve dřevě speciální typ echolokace (Erickson, 1991).

Z ploskonosých opic (*Platyrrhini*) jsou to kosmanovití (*Callitrichinae*). V potravě kosmanů *Callithrix argentata*, *aurita*, *geoffroyi*, *humeralifer*, *kuhlii*, *mausesi* a *nigriceps* tvoří hmyz cca 50 %, v podobném poměru je zastoupeno ovoce, strava je pak doplněna o gumu. Naopak kosmani *Callithrix jacchus*, *flaviceps*, *pennicillata* a *pygmaea* konzumují hmyz jako doplněk, jelikož základní složkou jejich potravy je guma (Addessi et al., 2007; Committee on animal nutrition, 2003). A kotulové (*Saimiriinae*), u kterých může hmyz tvořit mezi 47-100 % stravy (záleží na sezóně), zbytek doplňuje ovoce (Rothman et al., 2014; Committee on animal nutrition, 2003). Z čeledi malpovití (*Cebidae*) preferuje hmyz v potravě kalimiko (*Callimico goeldii*), který ho doplňuje o ovoce a v suchém období o houby (Porter and Garber, 2004; Addessi et al., 2007), a také tamaríni (*Saguinus* spp.), kteří ve stravě míchají hmyz s ovocem a doplňují je o exudáty, nektary a mladé listy (cca 45 % hmyzu a 35 % ovoce) (Peres, 1993; Smith, 2000; Committee on animal nutrition, 2003).

Další skupinou insektivorních primátů jsou příležitostní konzumenti hmyzu, s hmotností nad 1 kg. Sem patří afričtí kočkodani (*Cercopithecus* spp.), a to kočkodan diadémový (*Cercopithecus mitis*) a kočkodan černolící (*Cercopithecus ascanius*) a chvostani (*Chiropotes* spp.). Na rozdíl od menších insektivorů tyto primáty hledají hmyzí kořist striktně pomocí zraku (Rothman et al., 2014). Např. malpa kapucínská (*Cebus capucinus*) je schopná lépe vyhledávat hmyz, který je zakamuflovaný anebo je schovaný ve stínech. Je to dané tím, že má dichromatické (černobílé) vidění (Melin et al., 2007). Potrava asijských gibonů (*Hylobatidae*) je tvořena z 20 % hmyzem (McGrew, 2014).

Skupinou insektivorů, kterou je nutno také zmínit jsou primáty, kteří používají pro usnadnění konzumace většinou sociálního hmyzu nástroje (Rothman et al., 2014). Sociálním hmyzem jsou míněny mravenci (*Formicidae*), včely (*Apinae*) a vosy (*Vespoidea*). Jako jednotlivci jsou malí, ale celá kolonie má vysokou hodnotu biomasy a proto na ně cílí hlavně velcí primáty. Primáty spíše konzumují bezkřídlé formy hmyzu. Spíše než na včely, se primáty zaměřují na med, který je bohatý na energii. Včelí med ale bývá obvykle špatně dostupný. Jako nejvýhodnější potrava se zdají termity (*Isopthera*). A to hlavně ze dvou příčin. Zaprvé, že kolonie zůstává dlouho na jednom místě a zadruhé mají největší hodnotu kolektivní biomasy. Největším problémem jsou termityště, které působí jako nedobytná pevnost. Může ale následně působit jako sezónní zdroj potravy (McGrew, 2014). Krom velkých lidoopů se

naučila získávat termity pomocí nástrojů (sond) i malpa zlatá (*Cebus queirozi*) (Soutu et al., 2011). Šimpanzi (*Pan troglodytes*) používají širokou škálu nástrojů pro získávání termitů (O'Malley and Power, 2014; McGrew, 1974; Sanz and Morgan, 2011). Orangutani (*Pongo* spp.) také k získání hmyzu používají nástroje (Nakamichi, 2004). Gorily (*Gorilla* spp.) konzumují hmyz pouze vzácně a bez používání nástrojů (McGrew, 2014). Malpa kapucínská (*Cebus capucinus*) používá pro vykopání hmyzu ze země větvičky (Rothman et al., 2014).

Někteří primáti se specializují spíše na nevyvinuté formy hmyzu (housenky a larvy), spíše než na dospělé hmyz. Důvodem je nutriční hodnota, hlavně vyšší obsah tuku a bílkovin (Committee on animal nutrition, 2003; McGrew, 2014). Např. lori (*Loris tardigradus*) preferuje larvální stádium před dospělcem (Rothman et al., 2014).

V rámci insektivorie je nutno zmínit, že velcí afričtí lidoopi pomocí hlíny z termištů ve směsi se slinami regulují účinky některých sekundárních rostlinných metabolitů, např. taninů (McGrew, 2014). Nakonec i malpy (*Cebus* spp.) si aplikují rozdrcený hmyz do kůže. Což může být možná forma sebe-léčení (Alfaro et al., 2011). A u malpy hnědé (*Cebus apella*) bylo zjištěno vtírání rozdrcených mravenců (*Camponotus rufipes*) do kožichu. Kyselina mravenčí působí jako ochrana proti ektoparazitům, hlavně klíšťatům (Verderane et al., 2007).

3.3.2.2 Frugivorie

Základní složkou většiny zástupců z řádu primátů je ovoce, ale žádný z nich nepřežívá pouze na ovoci. Ovoce sice tvoří většinu potravy, ale zpravidla bývá doplněno o různé množství živočišné, či jiné rostlinné potravy. I přes konzumaci listů ale nemají žádnou výraznější strukturální specializaci ve střevě. Ale i tak dochází mezi druhy ke značným rozdílům v morfologii trávicího traktu (Hladik and Chivers, 1980).

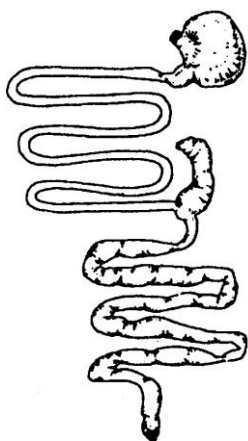
Základní frugivorní žaludek je jednoduchý a kulovitý, mezidruhově se ale liší. Chápáni (*Ateles* spp.), kteří jsou plně frugivorním druhem, mají zvětšený žaludek zakřivený do tvaru písmena J. Žaludek kosmanů (*Callithrix* spp.) má více prodloužený fundus (kraniální a nejširší úsek žaludku), zatímco žaludek malp (*Cebidae*) je tvořen kulovitým fundem, kónickým tělem a válcovitým pylorem (pylorus je distální a nejužší úsek žaludku) (Hladik and Chivers, 1980). Potravu vřešťanů (*Alouattiane*) tvoří ze 40 % listy a jejich žaludek je složitý, je tvořen prostorným kulovitým vakem, který se zužuje směrem k trubcovitému pyloru, který je vyztužen silnými pilíři. Primáti starého světa (*Haplorrhini*), kromě hulmanů (*Colobinae*), mají jednoduchý a kulovitý žaludek. Gibonovití (*Hylobatidae*) mají zaoblenější žaludek, který se podobá žaludku člověka. Kulovitý žaludek se vyskytuje i u goril (*Gorilla*

gorilla spp.), protáhlý je např. u orangutanů (*Pongo* spp.) (trávicí trakt orangutana viz obr. 7) a šimpanzů (*Pan* spp.) (trávicí trakt šimpanze viz obr. 8) (Hladik and Chivers, 1980).

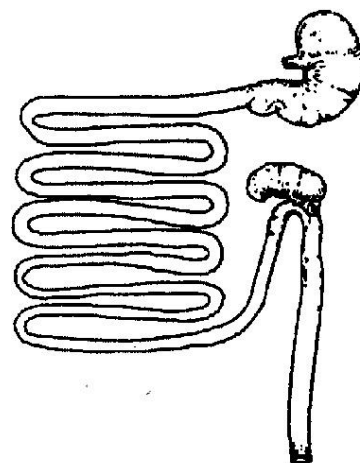
Dvanáctník bývá u primátů obvykle zakřiven do tvaru písmene C. Naopak tomu je u ostatních savců, kde je prodloužený do tvaru písmene U. U některých malp (*Cebinae*) a u všech opic starého světa (*Haplorrhini*) je dvanáctník retroperitoneální (tzn. nacházející se v retroperitoneu, což je prostor mezi zadní břišní stěnou a pobřišnicí) (Hladik and Chivers, 1980).

Slepé střevo je u frugivorních poloopic (*Prosimiae*) velké, naopak je tomu kosmanů (*Callitrichinae*), kteří ho mají krátké a široké a u malp (*Cebinae*), kde je hákovitě vytvarován. U opic starého světa (*Haplorrhini*) má slepé střevo zakulacenou základnu, krátké a obsáhlé tělo a tupý a kuželovitý vrchol (Hladik and Chivers, 1980). Slepé střevo kočkodanovitých (*Cercopithecidae*), krom hulmanů (*Colobinae*), je ve třech úsecích typicky vyklenuté, což podporuje mikrobiální rozklad rostlinné hmoty. Tyto druhy mají také lícni vaky, kam si mohou dočasně uložit sklizenou potravu. Komba velká (*Galago crassicaudatus*) a vari černobílý (*Varecia variegata*) jsou poloopice (*Prosimiae*), které mají nápadné a vyčnívající slepé střevo, ale slepé střevo variho (*Varecia variegata*) je větší a více komplexní (trávicí trakt komby viz obr. 3) (Committee on animal nutrition, 2003). Tlusté střevo je u malp (*Cebinae*) a kotulů (*Saimiri* spp.) jednoduché a rovné (trávicí trakt kotulů viz obr. 4), u mirikin (*Aotus* spp.) je příčné (trávicí trakt mirikiny viz obr. 5) a u titiů (*Callicebus* spp.), uakariů (*Cacajao* spp.) a chvostanů (*Pithecia* spp.) se vyskytuje pravé (vzestupné) tlusté střevo. Chápani rodu *Lagothrix* a všechny opice starého světa (*Haplorrhini*) mají tlusté střevo prodloužené (trávicí trakt chápana vlnatého viz obr. 6) (Hladik and Chivers, 1980). Zvětšení slepého a tlustého střeva u gibonů (*Hylobates* spp.), makaka rhesuse (*Macaca mulatta*), kočkodana diadémového (*Cercopithecus mitis*) a kočkodana obecného (*Cercopithecus aethiops*) je spojeno s bakteriální fermentací rostlinného materiálu, který je obsažen v jejich stravě (Committee on animal nutrition, 2003).

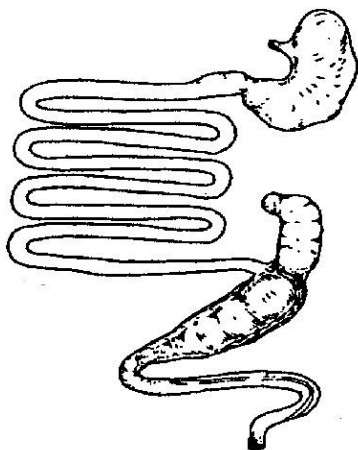
Kosmanovití (*Callitrichidae*), se stejně jako kotulové (*Saimiriinae*) a mirikiny (*Aotinae*) ve volné přírodě živí obdobnou potravou. Převážnou část jejich potravy tvoří ovoce, které je doplněno o bezobratlé. Naproti tomu chápani (rody *Lagothrix* a *Ateles*) doplňují ovoce o různé množství listů a semen (Committee on animal nutrition, 2003).



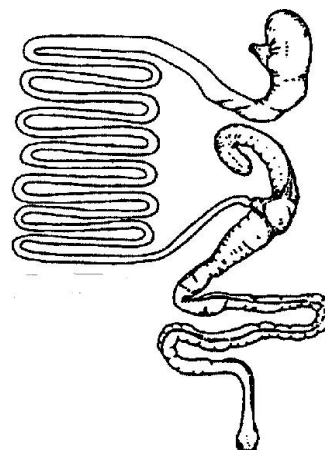
Obr. 3 - Trávicí trakt komy
(Committee on animal nutrition, 2003)



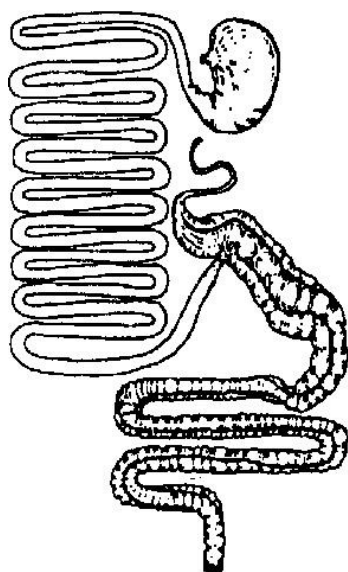
Obr. 4 - Trávicí trakt kotula
(Committee on animal nutrition, 2003)



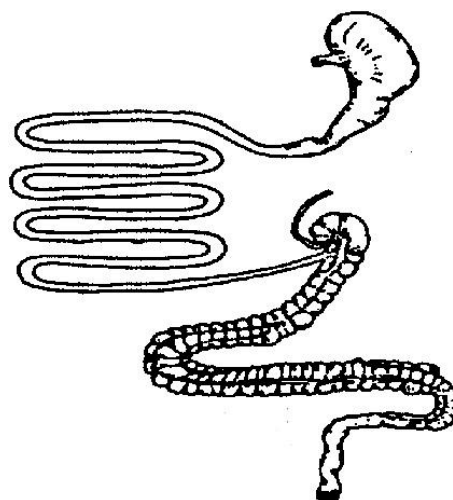
Obr. 5 - Trávicí trakt mirikiny
(Committee on animal nutrition, 2003)



Obr. 6 - Trávicí trakt chápana vlnatého
(Committee on animal nutrition, 2003)



Obr. 7 - Trávicí trakt orangutana
(Committee on animal nutrition, 2003)



Obr. 8 - Trávicí trakt šimpanze
(Committee on animal nutrition, 2003)

3.3.2.2.1 Frugivoři a omnivoři konzumující převážně ovoce

Některé poloopice (*Prosimiae*) patří k omnivorním primátům, u nichž základní složku stravy tvoří ovoce. Z čeledi makiovití (*Cheirogaleidae*) jsou to maki velký (*Cheirogaleus major*) a maki velkoocasý (*Cheirogaleus medius*), jejichž strava je převážně tvořena ovocem, květinami a nektarem a doplněna z malé části o hmyz. Mezi oblíbený druh ovoce patří figy (*Ficus* spp.) (Shanahan et al., 2001). Tyto madagaskarské druhy jsou striktně noční a liší se pouze v rozdílném typu sociálního života (Hladik et al., 1980; Müller and Thalmann, 2002; Committee on animal nutrition, 2003). Dále jsou to maki žlutohnědý (*Microcebus coquereli*), maki trpasličí (*Microcebus murimus*), maki černý (*Microcebus rufus*) a *Microcebus myoximus*. Tyto druhy makiů, žijící také nočním životem a vyskytující se na Madagaskaru, patří k nejmenším primátům v celém řádu a živí se z větší části ovocem, doplněným o hmyz (Hladik et al., 1980; Atsalis, 2000; Committee on animal nutrition, 2003). Z čeledi *Lemuridae* (denní lemuři) konzumují převážně ovoce zástupci rodu *Eulemur* (*E. coronatus*, *fulvus*, *macaco*, *mongoz* a *rubriventer*). Ovoce ve stravě doplňují o listy, květiny a malé míře i o hmyz. V období sucha, kdy dochází k nedostatku ovoce, se živí nektarem (Sato, 2012; Dew and Wright, 1998; Committee on animal nutrition, 2003). Lemur kata (*Lemur catta*) se také živí převážně ovocem (cca 55%), menší část tvoří listy a květiny (Committee on animal nutrition, 2003). 25 % z celkového příjmu ovoce tvoří plody tamarindu (*Tamarind indicus*) (Sauther and Cuozzo, 2009). Plody tamarindu jsou ale tvrdé a způsobují vážná poškození chrupu lemurů (Yamashita et al., 2012). Lemur vari (*Varecia variegatta*) je vysoce frugivorní druh madagaskarské poloopice. Zralé ovoce tvoří až 74 % z celkové stravy, zbytek je tvořen listy (Vasey, 2005; Committee on animal nutrition, 2003; Dew and Wright, 1998). Z čeledi outloňovití (*Loridae*) jsou převážně frugivorní outloň váhavý (*Nycticebus coucang*) a potto velký (*Perodicticus potto*). Z čeledi kombovití (*Galagonidae*) jsou frugivorní omnivoři komba tmavá (*Galago alleni*), komba žlutohá (*Galago gallarum*) a komba hnědá (*Galago matschei*). Ovoce ve stravě doplňují o živočišnou složku (Committee on animal nutrition, 2003).

U vyšších primátů je ovoce až na pár výjimek (folivorní nebo insektivorní primáti) základní složkou stravy všech čeledí. Jedná se buď o primárně nebo přednostně frugivorní, nebo omnivorní primáty, kteří konzumují větší množství ovoce (Committee on animal nutrition, 2003). Z kosmanovitých (*Calitrichidae*) se převážně ovocem živí, největší zástupci této čeledi, lvičci (*Leontopithecus* spp.). Vyskytují se v jihovýchodní Brazílii a ovoce doplňují o hmyz či dokonce malé obratlovce (Dietz et al., 1997). V čeledi malpovití (*Cebidae*) jsou zastoupení primáti, kteří jsou primárně konzumenti ovoce, jako jsou chápani (*Ateles* spp.),

mirikiny (*Aotus* spp.), titiové (*Callicebus* spp.) a malpy (*Cebus* spp.) (Committee on animal nutrition, 2003). Chápani jsou striktně frugivorní, což znamená, že pokud nedojde k nedostatku, z důvodu sucha, živí se pouze ovocem, zralým i nezralým. Jejich potravu může tvořit až několik set druhů plodin (Link et al., 2012). Např. chápan středoamerický (*Ateles geoffroyi*) se ale zaměřuje pouze na plody rostlin rodu *Moraceae* a *Fabaceae* (González-Zamora et al., 2009). Chápan chamek (černolící) (*Ateles chamek*) zase preferuje větší kusy ovoce před menšími (Wallace, 2006). Mirikiny (*Aotus nigriceps* a *Aotus trivirgatus*) primárně konzumují ovoce, ale sezónně jej doplňují o listí a hmyz (Fernandez-Duque, 2012; Committee on animal nutrition, 2003). Mirikiny jsou noční tvorové a při hledání kořisti se spoléhají na měsíční svit (Bicca-Marques and Garber, 2004). Titiové (*Callicebus* spp.) doplňují ovoce semeny a listím nebo hmyzem (Deluycker, 2012). Při nedostatku zdrojů zvýší konzumaci bambusu (Committee on animal nutrition, 2003; Fernandez-Duque, 2012). Malpy (*Cebus albifrons*, *apella*, *capucinus*, *olivaceus*) jsou sice primárně frugivorní, ale v období sucha mohou ovoce nahradit hmyzem (Panger et al., 2002; Committee on animal nutrition, 2003). Malpa hnědá (*Cebus apella*) se živí ořechy, které rozbíjí pomocí kamenů (Pouydebat et al., 2006). Další skupina primátů konzumuje ovoce, ale ve stejném množství také semena (u podčeledi *Pithecia* většinou nezralá). Patří sem uakari (*Cacajao* spp.), chvostani (*Chiropotes* spp. a *Pithecia* spp.) a chápani rodu *Lagothrix*, kteří konzumují semena spíše příležitostně, hlavně při nedostatku ovoce (Committee on animal nutrition, 2003). Další velkou skupinou omnivorů konzumujících převážně ovoce jsou kočkodanovití (*Cercopithecidae*). Mezi výjimky patří podčeleď hulmani (*Colobinae*), kde jsou všichni zástupci foliovní, a také tři zástupci makaků. Makak rhesus (*Macaca mulatta*), jehož strava se převážně skládá z listů (kolem 47 %), doplněna o ovoce, květiny. Dál makak magot (*Macaca sylvanus*), který má podobnou skladbu stravy jako makak rhesus, ale velkou složku potravy tvoří žaludy, cedrové jehlice a šišky (Ménard et al., 2014). A nakonec makak tibetský (*Macaca thibetana*), který se živí listy a ostatními částmi rostliny, ať už reprodukčními či vegetativními (Committee on animal nutrition, 2003). Strava ostatních makaků je více či méně podobná, tvořena hlavně ovocem, doplněna v určitých poměrech o listy, květiny, výhonky anebo o živočišnou složku. Důležité je také území, na kterém se makakové vyskytují. Jejich strava je variabilní a přizpůsobuje se dostatku či nedostatku ovoce v lokalitě výskytu (Huang et al., 2015). Makak červenolící (*Macaca fuscata*), vyskytující se v Japonsku se živí také ovocem, které doplňuje listy, kůrou a jinými částmi rostlin. Množství listové a ovocné složky se může sezónně měnit (Committee on animal nutrition, 2003; Hill, 1997). Makak jávský (*Macaca fascicularis*) při nedostatku ovoce zvýší konzumaci malých živočichů, jakými jsou např. korýši, různí červi a

žáby (Gumert and Malaivijtnond, 2012). Kočkodan Allenův (*Allenopithecus nigroviridis*) se jako většina kočkodanů živí převážně ovocem (až 81 %), zbytek tvoří živočišná složka a malé míře i výhonky, květiny a nektar (Committee on animal nutrition, 2003). Mezi kočkodany živící se převážně ovocem a semeny dále patří zástupci rodu *Cercopithecus*, *Chlorocebus aethiops* a *Miopithecus talapoin* (Committee on animal nutrition, 2003). Kočkodan *Cercopithecus lhoesti* ovoce a semena doplňuje různými bylinami, protože žije převážně na zemi (Kaplin and Moermond, 2000). I když jsou kočkodani převážně frugivorní primáti, důležitou složkou jejich potravy tvoří i živočišná složka, která je tvořena bezobratlými. Stupeň insektivorie u kočkodanů se mění podle habitatů, ve kterých se nacházejí (Jeffery et al., 2009). Mangabejové rodu *Lophocebus* preferují jako ovoce hlavně fíky. Ovocnou složku doplňují hlavně o živočišnou kořist. Naopak tomu je u mangabejů rodu *Cercocebus*, kteří konzumují více listů (Committee on animal nutrition, 2003). Jednu z hlavních složek potravy mangabeje chocholatého (*Cercocebus galeritus*) tvoří datlovník (*Phoenix reclinata*) (Wieczkowski and Kinnaird, 2008). Do čeledi kočkodanovití patří i zástupci rodu *Mandrillus*. A to mandril (*Mandrillus sphinx*) a dril (*Mandrillus leucophaeus*). Oba druhy ovoce doplňují o listy, květiny, trávu, houby nebo kořinky (Committee on animal nutrition, 2003; Rogers et al., 1996). Paviáni (*Papio* spp.) mají pestrou stravu. Ovoce a semena (cca 45 % stravy) doplňují bylinami, hlízkami nebo kořinkami, květinami, listy a živočišnou složkou (Committee on animal nutrition, 2003; Bentley-Condit, 2009). Paviáni konzumují plody nebo semena od 74 druhů rostlin (Kunz and Linsenmair, 2010). V rámci čeledi gibbonovitých (*Hylobatidae*) se živí převážně ovocem většina primátů. Výjimku tvoří gibbon černý (*Hylobates concolor*), u kterého tvoří ovoce jen cca 21 % z celkové stravy, větší podíl je tvořen listovými pupeny a výhonky (Changcheng et al., 2007; Ni et al., 2014), a siamang (*Hylobates syndactylus*), u něhož je strava tvořena z větší části listy (Committee on animal nutrition, 2003). Strava ostatních gibbonů se skládá z převážné části z ovoce a je doplněna o listy, či jiné rostlinné části, květiny a z malé části i živočišnou složkou (Committee on animal nutrition, 2003; Dillis et al., 2015). Většinu konzumovaného ovoce tvoří fíky. U gibona stříbrného (*Hylobates moloch*) se o fíky nejedná (Kim et al., 2012; Kim et al., 2011).

Z lidoopů (*Hominidae*) jsou silně frugivorní hlavně orangutani (*Pongo* spp.). Preferují hlavně čerstvé a šťavnaté ovoce. Při jeho nedostatku nepohrdnou nezralým ovocem, kůrou a podstatně tvrdšími částmi rostlin (Taylor, 2006). Z goril (*Gorilla gorilla* spp.) se ovocem ve větší míře živí jen gorila nížinná (*Gorilla gorilla gorilla*). Preferuje také ovoce šťavnaté a čerstvé. Doplnuje ho o listy, výhonky, kůru, květiny, ale i živočišnou složku (hmyz) (Committee on animal nutrition, 2003; Doran and McNeilage, 1998). Při nedostatku ovoce

přechází gorila na stravu více rostlinnou a vyhledává plody s vyšším obsahem vlákniny (Remis, 1997; Remis et al., 2000). V tomto období také musí vynakládat větší porci energie na hledání potravy (Masi et al., 2009). Šimpanzi (*Pan spp.*) jsou primárně frugivorní (Tweheyo and Lye, 2005). Stravu doplňují o listy, suchozemské byliny a živočišnou složku (Committee on animal nutrition, 2003). Velkou část ovocné složky stravy šimpanze bonobo (*Pan paniscus*) tvoří bobovitá rostlina rodu *Dalium* (Beaune et al., 2013).

3.3.2.3 Folivorie

Primáti jsou také zastoupeni téměř ve všech typech býložravého trávení (Bernard et al., 2011). Trávicí systém folivorních primátů obsahuje celou řadu morfologických úprav, které podporují mikrobiální fermentaci a ostatní mechanismy potřebné k degradaci strukturální a chemické obrany rostlin. Dvě základní adaptace zahrnují rozšíření žaludku (u žaludečních fermentátorů) anebo střev (u střevních fermentátorů). Tyto úpravy následně umožňují lepší životní prostředí pro mikroorganismy, které se starají o degradaci rostlinných látek. Z hlediska modifikací žaludku vykazují evoluční příbuznost s přežvýkavci (Committee on animal nutrition, 2003). Dokonce u druhu kahau nosatý (*Nasalis larvatus*) byl pozorován i určitý druh přežvykování potravy (Bernard et al., 2011). Rozsah modifikace gastrointestinálního traktu se vztahuje k velikosti rostlinných částí, které jsou zvířaty konzumovány (Committee on animal nutrition, 2003).

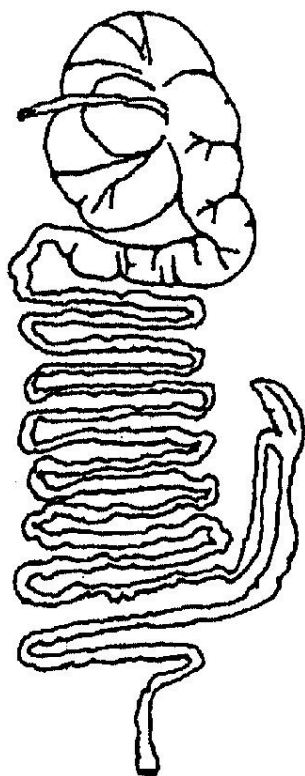
Žaludeční fermentátoři jsou omezeni množstvím přijaté potravy, a to z následujícího důvodu. Vysoký příjem potravy je obvykle spojován s kratším časem trávení ve střevě, což může ohrozit účinnost mikrobiálního trávení vlákniny. To není problém u střevní fermentace, kde jsou snadno stravitelné živiny nejprve štěpeny v tenkém střevě pomocí enzymů hostitele a následně je vláknina štěpena pomocí symbiotických mikroorganismů v tlustém a slepém střevě. Tato část trávení může být buď vysoce efektivní (nízký příjem potravy, dlouhý čas trávení) anebo méně efektivní (vysoký příjem, krátký čas trávení). Při fermentaci v žaludku tráví mikroorganismy oboje, vlákninu i živiny, které by potenciálně mohly trávit enzymy hostitele, a to předtím než trávenina dosáhne tenkého střeva, kde automaticky dochází k enzymatickému trávení. Trávení nevlákninového substrátu mikroby je mnohem rychlejší, ale pro hostitele energeticky méně efektivní. Dochází k tomu, že vláknina je štěpena jen částečně z důvodu nedostatečného času stráveného v žaludku. Toto omezení by mohlo být zmírněno snížením velikosti trávených částic, aby potrava mohla být trávena rychleji (Bernard et al., 2011).

Hulmani (*Colobinae*) mají prostorný a morfologicky upravený žaludek poskytující primární místo pro mikrobiální aktivitu. Zástupce podčeledě *Colobinae* lze dále dělit do dvou skupin na základě přítomnosti nebo nepřítomnosti slepého vaku v žaludku (presaccus), který může působit jako prozatímní skladovací komora před hlavní oblastí fermentace (saccus) (Committee on animal nutrition, 2003). Žaludek je rozdělen na čtyři části. Na dva velké vaky (presaccus a saccus) navazuje dlouhá trubicovitá část (tubus gastricus) a krátký pylorus (pars pylorica) (Edwards, 1997). Toto uspořádání umožňuje rozprostření tráveniny mezi rozdílná prostředí, neutrální, alkalické (zásadité) anebo acidické (kyselé) a tím zajistí podporu trávicí funkce mikrobiálních symbiontů. Prostedí v žaludku se u langurů (*Pygatrix* spp.) vyznačuje pH mezi 5,0 a 6,7 u gueréz (*Colobus* spp.) pH 7,0. (Edwards, 1997).

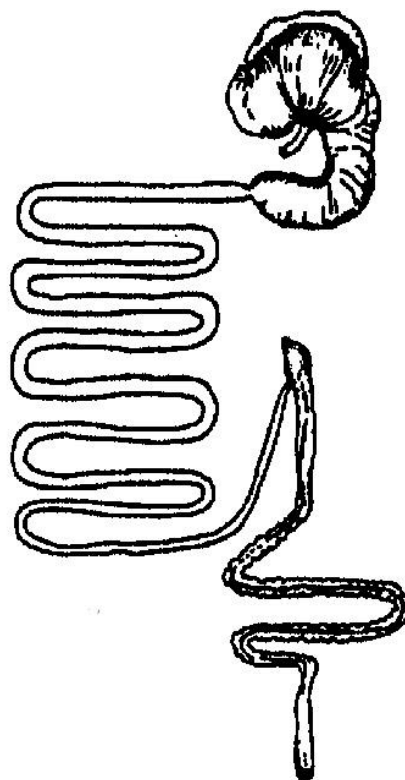
Anaerobní celulolytické bakterie a ostatní mikroorganismy v těle žaludku produkují enzymy, které slouží k degradaci rostlinné buněčné stěny a umožňují přístup k buněčnému obsahu. Tyto pro organismus příznivé mikroorganismy tráví rostlinnou vlákninu (zejména celulózu a hemicelulózu) s použitím enzymů, které v hostitelském zvířeti chybí. Fermentace rostlinné vlákniny a dalších sloučenin vede k produkci několika konečných produktů kvašení, včetně těkavých mastných kyselin, které mohou být absorbovány a následně využity jako zdroj energie. Počet druhů mikrobiálních populací je ovlivněna substrátem (tj. požitou potravou). Pokud jsou primáti v chovech krmeni jinou potravou, než tou, na kterou jsou adaptovaní ve volné přírodě, může docházet k negativní změně typů a počtu bakterií v rámci fermentačních míst. Tyto změny postupně vedou ke změně pH v trávicím traktu a následně k oslabení zvířete (Edwards, 1997).

Žaludek vřešťa pláštikového (*Alouatta palliata*) vykazuje také značnou složitost (ve srovnání s ostatními zástupci čeledi malpovití (*Cebidae*)), přesto u něj mikrobiální fermentace požitého rostlinného materiálu v žaludku nebyla potvrzena. Primární místa mikrobiální fermentace u vřešťanů (*Alouattinae*) se ale vyskytují v zadní části gastrointestinálního systému a to ve vakovitém slepém střevě a jednoduchém tlustém střevě (Edwards, 1997).

Důležité je také zmínit, že u hulmanů (*Colobinae*) se vyskytuje značná fermentace i v tlustém a slepém střevě (Edwards, 1997). Tenké a tlusté střevo asijských druhů hulmanů (*Colobinae*) (*Presbytis* spp. a *Pygathrix* spp.) je osmkrát, popř. dvakrát delší než je délka těla. Slepé střevo, které slouží jako sekundární místo fermentace, je dlouhé jako jedna čtvrtina délky těla (trávicí trakt langura duka viz obr. 9). Přestože je gastrointestinální trakt afrických druhů hulmanů (*Colobinae*), jako jsou guerézy rodu *Colobus* a *Procolobus*, obecně podobný jako u asijských druhů, tenké a tlusté střevo je kratší a tenké střevo je i huře vyvinuté (trávicí trakt guerézy pláštikové viz obr. 10) (Committee on animal nutrition, 2003).



Obr. 9 - Trávicí trakt langura duka
(Committee on animal nutrition, 2003)



Obr. 10 - Trávicí trakt guerézy
(Committee on animal nutrition, 2003)

U několika druhů primátů se primárně vyskytuje fermentace v zadní části trávicího traktu (střevní fermentace). V tomhle případě symbiotické mikroorganismy zaujímají místo ve zvětšené oblasti distálně od žaludku (tlusté a slepé střevo). Kvantitativní obnova živin vyprodukovaných fermentací není tak vysoká jako u žaludečních fermentátorů. Tlusté střevo je rozšířeno u poloopic (*Prosimiae*), které se živé listím nebo pryskyřicí. Slepé střevo je prodlouženo u lemurů (*Lepilemur spp.*), makiů (*Phaner spp.*), komb (*Euoticus spp.*) a Indriho (*Indri indri*). Potrava nočních lemurů rodu *Lepilemur* se skládá z listí a květín, tento druh praktikuje koprofagii (požívání výkalů), což zvyšuje využití živin z relativně nestavitelné stravy (Committee on animal nutrition, 2003).

U všech velkých lidoopů (*Hominidae*) se vyskytuje střevní fermentace. Tlusté střevo šimpanzů (*Pan spp.*) a orangutanů (*Pongo spp.*) je rozšířeno po celé délce až k slepému střevu, které je tvořeno jen malým výrůstkem (apendix). Trávicí trakt goril (*Gorilla gorilla spp.*) je podobný šimpanzům (*Pan spp.*), ačkoliv tenké střevo je relativně dlouhé a tlusté střevo objemnější, což svědčí o býložravé povaze jejich potravy (Committee on animal nutrition, 2003).

3.3.2.3.1 Folivoři a omnivoři s převahou listové části ve stravě

Většina poloopic (*Prosimiae*) se živí z větší části ovocem nebo živočišnou složkou. Jsou ale i druhy, které konzumují převážně listy anebo jiné rostlinné části (Committee on animal nutrition, 2003). Noční lemuři rodu *Lepilemuri* se živí primárně listy a doplňuje je o ovoce, květiny a semena. Lemur bělonohý (*Lepilemur leucopus*) se živí striktně folivorně, což znamená, že až 100 % stravy tvoří listy (Dröscher and Kappeler, 2014). Podobně nočním životem žije avahi vlnatý (*Avahi laniger*), u něhož se sezónně může strava skládat až z 90 % z listů (Committee on animal nutrition, 2003). Dalšími folivorními zástupci z čeledi indriovití (*Indridae*) je indri (*Indri indri*) a sifaky (*Propithecus* spp.) (Lehman and Mayor, 2004). Oba rody ve stravě míchají listy s ovocem (Simen et al., 2014; Committee on animal nutrition, 2003). Více jak 88 % z celkové potravy lemurů rodu *Hapalemur*, konkrétně *H. aureus*, *H. griseus* a *H. simus*, vyskytujících se v severovýchodní části Madagaskaru (v národním parku Ranomafana), tvoří bambus (*Cathariostachys madagascariensis*) a trávy rodu *Poaceae*. Z rostliny bambusu, která tvoří 72-95 % potravy, konzumují řapíky mladých listů a mladé výhonky. *Hapalemur simus* konzumuje i mladou dřev této rostliny (Tan, 1999).

Z čeledi malpovitých (*Cebidae*) se primárně folivorně živí jen vřešt'ani (*Alouatta* spp.) a chápani rodu *Brachyteles*, např. chápan pavoučí (*Brachyteles arachnoides*) (Committee on animal nutrition, 2003). I když je jsou vřešt'ani primárně folivorní, podstatnou část jejich potravy tvoří ovoce (Julliot, 1996) a většinu ovocné složky v potravě tvoří fíky (*Ficus* spp.) (Cristóbal-Azkarate and Arroyo-Rodríguez, 2007). Listová složka stravy je tvořena z větší části mladými listy (Amato and Garber, 2014). Chápani rodu *Brachyteles* také konzumují ve větším množství ovoce (Iurck et al., 2012).

V podčeledi hulmanů (*Colobinae*) se nachází primáti striktně folivorní, primárně folivorní, kteří doplňují stravu o větší či menší množství semen, a nakonec druhy, které můžeme nazvat jako folivorně-frugivorní, což znamená, že konzumují listy a ovoce zhruba v poměru 50 na 50. Ale listová složka vždy převažuje. Do první skupiny patří gueréza pláštíková (*Colobus guereza*) a gueréza límcová (*Colobus vellerosus*). Většinu stravy guerézy pláštíkové tvoří mladé listy a pupeny (Committee on animal nutrition, 2003). Složení stravy guerézy límcové je shodné se stravou guerézy pláštíkové, je založeno na velkém množství listové složky (Teichroeb and Sicotte, 2009). Do druhé skupiny patří guerézy *Colobus angolensis*, *polykomos* a *satanas*, které doplňují listy o velké množství semen, a guerézy rodu *Procolobus*, které semena konzumují méně. Gueréza černá (*Colobus satanas*) se zaměřuje na mladé listy poměrně vzácných rostlin. Jelikož jich nenalezne při hledání potravy tolik, doplňuje stravu o velké množství semen (McKey et al., 1981). Třetí skupinu, folivorně-

frugivorních primátů tvoří kahau *Nasalis larvatus* a *Nasalis concolor*, pak hulmani rodu *Presbytis* (Davies et al., 1988), *Semnopithecus* a *Trachypithecus* a languři (*Pygatrix* spp.) (Committee on animal nutrition, 2003). Hulman posvátný (*Semnopithecus entellus*) je přizpůsoben životu ve vysokých nadmořských výškách, kde se nevyskytuje dostatek výživné stravy, která je tvořena převážně listy a ovocem. V těchto nepříznivých podmínkách hulmani přechází na stravu tvořenou šiškami a kůrou (Committee on animal nutrition, 2003; Koenig et al., 1996). Kahau nosatý (*Nasalis larvatus*) preferuje ve stravě mladé listy, jelikož obsahují více proteinů a méně vlákniny. Při nedostatku ovoce je schopen přejít na listovou stravu, a naopak (Yeager et al., 1997).

Strava dvou druhů goril obsahuje z převážné části listovou složku nebo jiné rostlinné části. V případě gorily horské (*Gorilla gorilla beringei*) se jedná o dřeň, výhonky, listy a stonky různých bylin a keřů a u gorily východní (*Gorilla gorilla graueri*) tvoří většinu stravy listy (Committee on animal nutrition, 2003; Doran and McNeilage, 1998).

3.3.2.4 Gumivorie

Gumivorie je u savců poměrně neobvyklý typ stravování (Viguiet, 2004). Guma je tvořena komplexními polysacharidy a stejně jako zeleň potřebuje být v trávicím traktu degradována fermentací. Tudíž se i u gumivorních primátů vyskytuje určitá specializace v trávicí soustavě. Guma může být také významným zdroje minerálů, především vápníku (Nash, 1986). Guma převažuje ve stravě u kosmanů *Callithrix jacchus*, *flaviceps*, *pennicillata* a *pygmaea* (až 70 % z celkové stravy) a je doplněna o hmyz a v menší míře i o ovoce (Committee on animal nutrition, 2003; Pupe et al., 2011). Z čeledi kosmanovití (*Galagonidae*) se rostlinnými exudáty živí komba ušatá (*Galago senegalensis*) a komba jižní (*Galago moholi*), přičemž oba druhy preferují gumu z akácie, kterou doplňují hmyzem (cca 50 % guma, 50 % hmyz) (Caton et al., 2000; Committee on animal nutrition, 2003). Dále to jsou komba krátkouchá (*Euoticus elegantulus*) a komba rezavá (*Euoticus pallidus*), u kterých je guma (cca 55 %) ve stravě doplněna o hmyz (cca 35 %) a ovoce (cca 12 %) (Committee on animal nutrition, 2003; Pimley, 2009). Strava komby velké (*Otolemur crassicaudatus*) se skládá ze 44 % z gumy a je doplněna o ovoce a v menší míře o živočišnou složku. Pro získání exudátu z rostliny mají přizpůsobeny zuby a drápy (Committee on animal nutrition, 2003; Burrows et al., 2005). Z čeledi makiovití (*Cheirogaleidae*) gumu primárně konzumuje maki kočičí (*Phaner furcifer*) (Hladik et al., 1980; Schülke and Kappeler, 2003; Committee on animal nutrition, 2003; Schülke and Ostner, 2005). Dříve se předpokládalo, že strava outloně malého (*Nycticebus pygmaeus*) je podobná stravě outloně váhavého (*Nycticebus coucang*). Ale

není tomu tak. Na rozdíl od outloně váhavého, jehož strava je tvořena převážně ovocem, je outloň malý obligátní gumivor, tudíž se živí převážně gumou (Starr and Nekaris, 2013).

Kosmani rodu *Callithrix* mají speciální zubní vzorec. Jejich spodní špičáky jsou incisiformní, tudíž mají tvar řezáků, a jsou o něco delší než přilehlé řezáky. Takový chrup umožňuje těmto druhům vytvářet díry do kůry a čerpat z rostlin mizu a pryskyřici (Committee on animal nutrition, 2003).

3.4 Vliv okusu na trávení a celkové zdraví organismu

3.4.1 Vliv vlákniny na trávení živin a celkové zdraví zvířat

U savců spotřeba vlákniny obvykle usnadňuje fermentaci a prodlužují retenční čas, tudíž dlouhodoběji zachovává tráveninu ve střevě (Remis and Dierenfeld, 2004). Vlákna je obecně považována za část stravy s nízkým obsahem energie. Vlákna ovlivňuje transitní čas potravy tím, že ho snižuje v horní a naopak zvyšuje v dolní části trávicího traktu, a proto snižuje stravitelnost téměř všech živin a energie. Na druhou stranu zvyšuje mikrobiální růst v gastrointestinálním traktu zvířete (Wenk, 2001). Vysoký příjem rychle kvasících sacharidů může vést k poklesu pH v žaludku, což vede ke zpomalení fermentace. Proto lze předpokládat, že strava listožravých primátů, např. hulmanovitých (*Colobinae*), by měla být vyrovnaná, pokud se jedná o vlákninu a snadno stravitelné sacharidy (Nijboer, 2006). Pro efektivní využití všech látek, strava s vysokým obsahem vlákniny požaduje kvašení a delší retenční dobu (Norconk et al., 2002).

Když do krmné dávky frugivorních primátů zařadíme stravu, která obsahuje vyšší obsah vlákniny, lze pozorovat relativně nízkou stravitelnost sušiny. Naznačuje to, že u těchto druhů chybí specifické gastrointestinální adaptace s cílem maximalizovat energii získanou ze substrátu (celulóza), stejně jako živiny ve stravě obsažené. U frugivorních primátů chovaných v lidské péči je také možné pozorovat koprofágní chování, které jim umožňuje znovu požit konečné produkty mikrobiální fermentace, jakož jsou mikrobiální proteiny, vitamíny a jiné látky syntetizované mikroorganismy. Tyto látky byly ztraceny ve výkalech z důvodu omezené absorpce v slepém a tlustém střevě. Vysoká míra průchodu tráveniny naznačuje, že limitované trávení nerozpustného rostlinného materiálu vyžaduje zvýšený obrat trávicího systému (Edwards and Ullrey, 1999a).

Spousta frugivorních opic mění stravu v závislosti na její dostupnosti, takže dochází ke změně příjmu množství vlákniny. Nutriční výzkumy stravy volně žijících zvířat a stravy zvířat v chovu ukazují, že zvýšení podílu vlákniny ve stravě může zlepšit zdraví zvířete, vést

ke zvýšení jejich spokojenosti a pocitu sytosti a potenciálně i snížit výskyt poruch trávicího traktu (Remis and Dierenfeld, 2004).

U foliových primátů může docházet k výskytu gastrointestinálních poruch z důvodu nedostatku vlákniny ve stravě. Týká se to hlavně zvířat chovaných v zoologických zahradách, kde i přes přísná doporučení, bývá krmivo stravou s nízkým obsahem vlákniny a vysokým obsahem bílkovin a vody. Tento problém také souvisí s chybnou představou o přirozené stravě zvířete a následným nabízením ovoce a zeleniny z místní produkce, které se liší v obsahu vlákniny a rychle zkvasitelných sacharidů. Tyto poruchy trávení se projevují méně konzistentní až vodnatou stolicí (Nijboer, 2006; Edwards and Ullrey, 1999b).

3.4.2 Vliv sekundárních metabolitů na trávení a celkové zdraví zvířat

Mechanismus působení taninů lze chápat skrze jejich schopnosti tvořit komplexy s proteiny. Díky tomu mohou vázat a inhibovat endogenní proteiny, jak například trávicí enzymy (Kumar, 1992). Nejvíce je snížena stravitelnost proteinů, ale ovlivňuje to i trávení sacharidů, škrobu a celkově všech látek v buněčné stěně rostlin (Mueller-Harvey, 2006).

Sekundární rostlinné metabolity jako jsou taniny a fenoly, jsou u primátů stravitelné obvykle jen do určité míry. Je to díky faktu, že sekundární metabolity mohou zasahovat do trávení živin a příjmu železa, jelikož se vážou na rostlinné bílkoviny a zabraňují jejich vstřebávání. A navíc rostliny, které obsahují vysoké množství sekundárních metabolitů, jsou obvykle chuťově nepoživatelné a odrazují býložravce od jejich konzumace. Primáti se obvykle vyhýbají potravě se středním až vysokým obsahem těchto látek (Balestri et al., 2014).

Sliny některých primátů (včetně člověka) obsahují proteiny bohaté na prolin, známé jako taniny-vázající slinné proteiny. Tyto proteiny mají vyšší afinitu k vazbě s taniny, takže umožňují trávení rostlinných proteinů i za přítomnosti taninů (Lamber, 1998).

Stravu lemura kata (*Lemur catta*) tvoří z větší části plody tamarindu (*Tamarindus indica*), které obsahují velké množství taninů. Taniny následně snižují lubrikační vlastnosti slin, čímž zvyšují tření mezi zuby a ty se tak odírají. Dá se tedy říci, že taniny z velké míry přispívají k opotřebením zubů u lemuru kata a následně k jejich ztrátě (Cuzzo et al., 2008).

Na druhé straně však ne všechny sekundární metabolity ovlivňují bílkoviny stejným způsobem, v některých případech mohou zvýšit rychlost hydrolýzy bílkovin. To může vysvětlit, proč se některé druhy zvířat nevyhýbají konzumaci rostlin bohatých na fenoly (Balestri et al., 2014). I přes antinutriční vlastnosti taninů bylo sledováno, že samičky sifak (*Propithecus verreauxi verreauxi*) během březosti a během laktace zvyšují příjem stravy s vyšším obsahem taninů. Vyšší spotřeba taninů může být spojena s nárůstem hmotnosti a

stimulací sekrece mléka (Carrai, et al., 2003). Podobný výskyt zvýšené spotřeby rostlin s vyšším obsahem sekundárních metabolitů během období reprodukce byl vysledován také u lemuru kata (*Lemur catta*). Je tedy možné, že lemuři kata mohou mít nějaké fyziologické adaptace. A navíc, samice lemuru mají obvykle nižší energetické nároky než ostatní primáti. To může být důvodem konzumace potravy s vyšším obsahem sekundárních metabolitů, které zřejmě nejsou pro poloopice žádný problém (Balestri et al., 2014).

Nejenže jsou taniny zodpovědné za výrazné snížení chutnosti stravy, ale pokud jsou konzumovány ve velkém množství, mohou poškodit střeva a ledviny (Nijboer et al., 2012).

Obsah taninů v rostlinách bývá jedním z faktorů preference stravy. Šimpanzi (*Pan troglodytes schweinfurthii*) preferují plody s nižším obsahem taninů a nekonzumuje semena plodů, která obsahují velké množství taninů (Reynolds et al., 1998).

Toxické sloučeniny, jako jsou alkaloidy a dikyany, jsou absorbovány gastrointestinálním traktem a mají specificky toxický efekt na konzumenta. Existují dva způsoby, jakými se může zvíře vyrovnat s toxicitou sekundárních metabolitů. Je to mikrobiální aktivita a enzymy tvořené mikroorganismy v trávicím traktu. Většina býložravých savců se specializovaným žaludkem, z primátů např. hulmani (*Colobinae*), dokáže pomocí bakteriální a protozoální mikroflóry tyto látky degradovat. Dá se říct, že jsou rostlinné sekundární metabolity degradovány během fermentace, předtím než jsou absorbovány (Freeland and Janzen, 1974; Lambert, 1998).

Většina primátů má jednoduchý žaludek vyplněný kyselinou a nebylo zatím dokázáno, že by v kyselině docházelo k mikrobiální detoxikaci. Nicméně sekundární metabolity jsou všudypřítomné a primáti by měli být schopni detoxikace. Například lemur zlatý (*Hapalemur aureus*), který se živí bambusem, dokáže spotřebovat až čtyřnásobnou smrtící dávku dikyanu. Využívají pro detoxikaci systém, který je založený na mikrozomální enzymatické aktivitě, který se ale nevyskytuje se v žaludku. Mikrobiální enzymy jsou umístěny na endoplasmatickém retikulu hepatocytů (jaterních buněk), a jejich hlavní funkcí je degradace cizích molekul (Glander et al., 1989). Bylo zaznamenáno, že dlouhý retenční čas trávení u některých primátů (např. kočkodanovití (*Cercopithecidae*)), usnadňuje detoxikaci sekundárních metabolitů. Dlouhý retenční čas umožňuje vícenásobnou výměnu krve mezi střevy a játry (Lambert, 1998).

4 Závěr

I přes to, že v zoologické odborné literatuře, bohužel pro nás většinou pouze v anglickém jazyce, je popisována důležitost potravní adaptace listožravých primátů, se stále často stává, že se jim nedostává stravy, která má optimální obsah vlákniny. Většinou je to dáno tím, že jsou krmeni stejnou stravou, jakou dostávají ostatní druhy primátů, takže není brán ohled na jejich potravní specializaci. To může u primátů v lidské péči vést k vysokému výskytu chorob zažívacího systému. Z toho i plyne, že se dodržení dostatečného množství vlákniny ve stravě jeví jako zásadní pro správný průběh trávení, udržení zdravotního stavu zvířete a tím pádem i udržení chovu. U striktně listožravých primátů, jakými jsou např. hulmani, kde je okus vlastně jedinou složkou potravy, může při špatném podání docházet k velice závažným zdravotním potížím. Při zapojení okusu do krmné dávky je nutné sledovat reakci zvířete na každou rostlinu, která mu je podána. S tím samozřejmě souvisí, že ošetřovatelé musí být dostatečně zkušený v problematice okusu. Vzhledem k tomu, že v České republice dosud nebyla vydána odborná literatura zabývající se problematikou okusu ve výživě primátů, neexistuje zatím jednotný a ucelený pohled na zařazení okusu do jejich krmné dávky.

Zkušenosti ze sledování chování, strategie stravování a složení stravy zvířat žijících ve volné přírodě by měly být správně aplikovány do programu chovu primátů v lidské péči. Pro listožravé opice to znamená omezit rychle zkvasitelné sacharidy, zvýšit příjem vlákniny a krmnou dávku dělit do menších porcí a krmit vícekrát denně (více než 3 x denně). Většina primátů tráví větší část dne hledáním potravy, to znamená, že podáním pečlivě vybrané stravy vícekrát za den můžeme v lidské péči simulovat i tento aspekt přirozeného chování. Navíc to podporuje stabilní rychlost trávení.

Je samozřejmé, že ne každá instituce chovající primáty je schopna pěstovat rostliny rostoucí v původním prostředí zvířete. Existuje ale spousta rostlin, kterými je lze nahradit. Každé zařízení zabývající se chovem zvířat by měla být schopna zajistit takové množství okusu, aby pokryly potřeby všech. A to nejen v letních měsících, kdy by se měl okus podávat co nejčerstvější, ale i v zimě. Je tedy důležité před zimou zajistit dostatečné množství okusu a správně jej zakonzervovat, aby nedošlo ke snížení nutriční hodnoty.

5 Seznam literatury

- Addessi, E., Chiarotti, F., Visalberghi, E., Anzenberger, G. 2007. Response to Novel Food and the Role of Social Influences in Common Marmosets (*Callithrix jacchus*) and Goeldi's Monkeys (*Callimico goeldii*). *American Journal of Primatology*. 2007 (69). 1210-1222.
- Alfaro, J. W. L., Matthews, L., Boyette, A. H., MacFarlan, S. J., Phillips, K. A., Falotico, T., Ottoni, E., Verderane, M., Izar, P., Shulte, M., Melin, A., Fedigan L., Janson, Ch., Alfaro, M. E. 2011. Anointing variation across wild capuchin populations: A review of material preferences, bout frequency and anointing sociality in *Cebus* and *Sapajus*. *American Journal of Primatology*. 2001 (73). 1-16.
- Amato, K. R., Garber, P. A. 2014. Nutrition and Foraging Strategies of the Black Howler Monkey (*Alouatta pigra*) in Palenque National Park, Mexico. *American Journal of Primatology*. 2014 (76). 774-787.
- Atsalis, S. 2000. Spatial Distribution and Population Composition of the Brown Mouse Lemur (*Microcebus rufus*) in Ranomafana National Park, Madagascar, and its Implications for Social Organization. *American Journal of Primatology*. 2000 (51). 61-78.
- Attwood, G.T., Barry, T.N., McNabb, W.C., Min, B.R. 2003. The effect of condensed tannins on the nutrition and health of ruminants fed fresh temperate forages: a review. *Animal Feed Science and Technology*. 2003 (106). 3–19.
- Balestri, M., Campera, M., Serra, V., Barresi, M., Ramanamanjato, J-B., Donati, G. 2014. Possible role of secondary compounds in determining feeding choices of collared brown lemur females (*Eulemur collaris*): avoidance, self-medication or just availability? *Lemur News* 2014 (18). 24 – 26.
- Baurhoo, B., Ruiz-Feria C. A., Zhao, X. 2008. Purified lignin: Nutritional and health impacts on farm animals - A review. *Animal Feed Science and Technology*. 2008 (144). 175–184.

- Beaune, D., Bretagnolle, F., Bollache, L., Hohmann, G., Surbeck, M., Bourson, Ch., Fruth, B. 2013. The Bonobo-*Dialium* Positive Interactions: Seed Dispersal Mutualism. *American Journal of Primatology*. 2013 (75). 394-403.
- Bentley-Condit, V. K. 2009. Food Choices and Habitat Use by Tana River Yellow Baboons (*Papio cynocephalus*): A Preliminary Report on Five Years of Data. *American Journal of Primatology*. 2009 (71). 432-436.
- Bernard, H., Clauss, M., Higashi, S., Matsuda, I., Murai, T., Tuuga, A., Yamada, T. 2011. Regurgitation and remastication in the foregut-fermenting proboscis monkey (*Nasalis larvatus*). *Biology letters*. 2011 (7). 786-789.
- Bicca-Marques, J. C., Garber, P. A. 2004. Use of Spatial, Visual, and Olfactory Information During Foraging in Wild Nocturnal and Diurnal Anthropoids: A Field Experiment Comparing *Aotus*, *Callicebus* and *Saguinus*. *American Journal of Primatology*. 2004 (62). 171-187.
- Bullitta, S., Piluzza, G., Sulas, L. 2013. Tannins in forage plants and their role in animal husbandry and environmental sustainability: a review. *Grass and forage science*. 2013 (69). 32-48.
- Burrows, A. M., Smith, T. D. 2005. Three-Dimensional Analysis of Mandibular Morphology in Ootemur. *American Journal of Physical Anthropology*. 2005 (127). 219-230.
- Carrai, V., Borgognini-Tarli, S. M., Huffman, M. A., Bardi, M. 2003. Increase in Tannin Consumption by Sifaka (*Propithecus verreauxi verreauxi*) Females During the Birth Season: A Case for Self-medication in Prosimians. *Primates*. 2003 (44). 61-66.
- Caton, J. M., Lawes, M., Cunningham, C. 2000. Digestive strategy of the south-east African lesser bushbaby, *Galago moholi*. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 2000 (127). 39-48.
- Committee on animal nutrition. 2003. Nutrient requirements of nonhuman primates. National Academies Press. Washington D. C. 308 p. ISBN: 0-309-51524-6. 8-26; 186-188.

- Changcheng, T., Xuelong, J., Hua, P., Pegfei, F., Shoubiao, Z. 2007. Tree species diversity and structure characters in the habitats of black-crested gibbons (*Nomascus concolor*). *Acta Ecologica Sinica*. 27 (10). 4002-4010.
- Cristóbal-Azkarate, J., Arroyo-Rodríguez, V. 2007. Diet and Activity Pattern of Howler Monkeys (*Allouata palliata*) in Los Tuxtlas, Mexico: Effects of Habitat Fragmentation and Implications for Conservation. *American Journal of Primatology*. 2007 (69). 1013-1029.
- Cuzzo, F. P., Sauther, M. L., Yamashita, N., Lawler, R. R., Brockman, D. K., Laurie, R. G., Gould, L., Youssouf, I. A. J., Lent, Ch., Ratsirarson, J., Richard, A. F., Scott, J. R., Sussman, R. W., Villers, L. M., Weber, M. A., Willis, G. 2008. A Comparison of Salivary pH in Sympatric Wild Lemurs (*Lemur Catta* and *Propithecus verreaux*) at Beza Mahafaly Special Reserve, Madagascar. *American Journal of Primatology*. 2008 (70). 363-371.
- Dahang, D., Severn, K., Shekelle, M. 2008. Eastern Tarsiers in Captivity, Part II: A Preliminary Assessment of Diet. *Primates of the Oriental Night*. LIPI Press. 91-96.
- Davies, A. G., Bennett, E. L., Waterman, P. G. 1988. Food selection by two South-east Asian colobine monkeys (*Presbytis rubicunda* and *Presbytis melaphos*) in relation to plant chemistry. *Biological Journal of the Linnean Society*. 34 (1). 33-56.
- Deluycker, A. M. 2012. Insect Prey Foraging Strategies in *Callicebus oenanthe* in Northern Peru. *American Journal of Primatolog*. 2012 (74). 450-461.
- Dew, J. L., Wright, P. 1998. Frugivory and Seed Dispersal by Four Species of Primate in Madagascar's Eastern Rain Forest. *Biotropica*. 30 (3). 425-437.
- Dietz, J. M., Peres, C. A., Pinder, L. 1997. Foraging Ecology and Use of Space in Wild Golden Lion Tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology*. 1997 (41). 289-305.

- Dillis, Ch., Beudrot, L., Fellen, K. L., Clink, D. J., Wittmer, H. U., Marschall, A. J. 2015. Modeling the Ecological and Phenological Predictors of Fruit Consumption by Gibbons (*Hylobates albibarbis*). *Biotropica*. 47 (1). 85-93.
- Dominy, N. J., Lucas, P. W., Osorio, D., Yamashita, N., 2001. The sensory ecology of primate food perception. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 10 (5). 171-186.
- Doran, D. M., McNeilage, A. 1998. Gorilla ecology and behavior. *Evolutionary Anthropology*. 6 (4). 120-131.
- Dröscher, I., Kappeler, P. M. 2014. Competition for Food in a Solitarily Foraging Folivorous Primate (*Lepilemur leucopus*)? *American Journal of Primatology*. 2014 (76). 842-854.
- Edwards, M. S. 1997. Leaf-eating primates: nutrition and dietary husbandry. *Nutrition advisory group handbook*. 1997 (007). 1-7.
- Edwards, M. S., Ullrey, D. E. 1999. Effect of Dietary Fiber Concentration on Apparent Digestibility and Digesta Passage in Non-human Primates. I. Ruffed Lemurs (*Varecia variegata variegata* and *V. v. rubra*). *Zoo Biology*. 1999 (18). 529-536.
- Edwards, M. S., Ullrey, D. E. 1999. Effect of Dietary Fiber Concentration on Apparent Digestibility and Digesta Passage in Non-human Primates. II. Hindgut- and Foregut-Fermenting Folivores. *Zoo Biology*. 1999 (18). 537-549.
- Erickson, C. J. 1991. Percussive foraging in the aye-aye, *Daubentonia madagascariensis*. *Animal Behaviour*. 41 (5). 793-801.
- Fernandez-Duque, E. 2012. Owl monkey *Aotus* spp in the wild and in captivity. *International Zoo Yearbook*. 2012 (48). 80-94.
- Freeland, W. J., Janzen, D. H. 1974. Strategies in Herbivory by Mammals: The Role of Plant Secondary Compounds. *The American Naturalist*. 108 (961). 269-289.

- Glander, K. E., Wright, P. C., Seigler, D. S., Randrianasolo, V., Randrianasolo, B. 1989. Consumption of Cyanogenic Bamboo by a Newly Discovered Species of Bamboo Lemur. *American Journal of Primatology*. 19 (2). 119-124.
- González-Zamora, A., Arroyo-Rodríguez, V., Chaves, O. M., Sánchez-López, S., Stoner, K. E., Riba- Hernández, P. 2009. Diet of Spider Monkey (*Ateles geoffroy*) in Mesoamerica: Current Knowledge and Future Directions. *American Journal of Primatology*. 2009 (71). 8-20.
- Gumert, M. D., Malivijitnond, S. 2012. Marine Prey Processed With Stone Tools by Burmese Long-Tailed Macaques (*Macaca fascicularis aurea*) in Intertidal Habitats. *American Journal of Physical Anthropology*. 2012 (149). 447-457.
- Hill, D. A. 1997. Seasonal Variation in the Feeding Behavior and Diet of Japanese Macaques (*Macaca fuscata yakui*) in Lowland Forest of Yakushima. *American Journal of Primatology*. 1997 (43). 305-322.
- Hladik, C. M., Charles-Dominique, P., Petter, J. J. 1980. Feeding Strategies of Five Nocturnal Prosimians in the Dry Forest of the West Coast of Madagascar. *Nocturnal Malagasy Primates. Ecology, Physiology, and Behavior*. Academic Press, New York. 41-73.
- Hladik, C. M., Chivers, D. J. 1980. Morphology of the gastrointestinal tract in primates: Comparisons with other mammals in relation to diet. *Journal of Morphology*. 1980 (166). 337-386.
- Huang, Z., Huang, Ch., Tang, Ch., Huang, L., Tang, H., Ma, G., Zhou, Q. 2015. Dietary Adaptations of Assamese Macaques (*Macaca assamensis*) in Limestone Forests in Southwest China. *American Journal of Primatology*. 2015 (77). 171-185.
- Iurck, M. F., Nowak, M. G., Costa, L. C. M., Mendes, S. L., Ford, S. M., Strier, K. B. 2013. Feeding and Resting Postures of Wild Northern Muriquis. *American Journal of Primatology*. 2013 (75). 74-87.
- Jarvis, M. C. 2011. Plant cell walls: Supramolecular assemblies. *Food Hydrocolloids*. 2011 (25). 257-262.

- Jeffrey, K., Malsels, F., Barbry, T. 2009. *Cercopithecus nictitans* prey on air-borne termites in Gabon, Central Africa. *African Journal of Ecology*. 2009 (48). 563-565.
- Julliot, C. 1996. Fruit Choice by Red Howler Monkeys (*Alouatta seniculus*) in a Tropical Rain Forest. *American Journal of Primatology*. 1996 (40). 261-282.
- Kaplin, B. A., Moermond, T. C. 2000. Foraging Ecology of the Mountain Monkey (*Cercopithecus l'hoesti*): Implications for its Evolutionary History and Use of Distrubed Forest. *American Journal of Primatology*. 2000 (50). 227-246.
- Kim, S., Lappan, S., Choe, J. C. 2011. Diet and Raging Behavior of the Endangered Javan Gibbon (*Hylobates moloch*) in Submontane Tropical Rainforest. *American Journal of Primatology*. 2011 (73). 270-280.
- Kim, S., Lappan, S., Choe, J. C. 2012. Responses of Javan Gibbon (*Hylobates moloch*) Groups in Submontane Forest to Monthly Variation in Food Availabilitty: Evidence for Variation on a Fine Spatial Scale. *American Journal of Primatology*. 2012 (74). 1154-1167.
- Knudsen, K. E. B. 2001. The nutritional significance of „dietary fibre“ analysis. *Animal feed science and technology*. 2001 (90). 3-20.
- Koenig, A., Borries, C., Chalise, M. K., Winkler, P. 1997. Ecology, nutrition, and timing of reproductive events in an Asian primate, the Hanuman langur (*Presbytis entellus*). *Journal of Zoology*. 1997 (243). 215-235.
- Kumar, R. 1992. Anti-nutritional factors, the potential risks of toxicity and methods to alleviate them. In *Legume Trees and Other Fodder Trees as Protein Sources for Livestock*, 1992 (102). 145–160.
- Kunz, B. K., Linsenmair, K. E. 2010. Fruit Traits in Baboon Diet: A Comparision with Plant Species Characteristics in West Africa. *Biotropica*. 42 (3). 363-371.
- Lambert, J. E. 1998. Primate digestion: Interactions among anatomy, physiology and feeding ecology. *Evolutionary anthropology*. 1998 (7). 8-20.

- Link, A., Galvis, N., Marquez, M., Guerrero, J., Solano, C., Stevenson, P. R. 2012. Diet of the Critically Endangered Brown Spider Monkey (*Ateles hybridus*) in an Inter-Andean Lowland Rainforest in Colombia. *American Journal of Primatology*. 2012 (74). 1097-1105.
- Lehman, S. M., Mayor, M. A. 2004. Dietary Patterns in Perrier's Sifakas (*Propithecus diadema perrieri*): A Preliminary Study. *American Journal of Primatology*. 2004 (62). 115-122.
- Makkar, H.P.S. 2003. Effects and fate of tannins in ruminant animals, adaptation to tannins, and strategies to overcome detrimental effects of feeding tannin-rich feeds. *Small Ruminant Research*. 2003 (49). 241–256.
- Masi, S., Cipolletta, Ch., Robbins, M. M. 2009. Western Lowland Gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) Change Their Activity Patterns in Response to Frugivory. *American Journal of Primatology*. 2009 (71). 91-100.
- McGrew, W. C. 1974. Tool use by wild chimpanzees in feeding upon driver ants. *Journal of Human Evolution*. 3 (6). 501-504.
- McGrew, W. C. 2013. The 'other faunivory' revisited: Insectivory in human and non-human primates and the evolution of human diet. *Journal of Human Evolution*. 2013 (71). 4-11.
- McKey, D. B., Gartlan, J. S., Waterman, P. G., Choo, G. M. 1981. Food selection by black colobus monkeys (*Colobus satanas*) in relation to plant chemistry. *Biological Journal of the Linnean Society*. 16 (2). 115-146.
- Melin, A. D., Fedigan, L. M., Hiramatsu, C., Sendall, C. L., Kawamura, S., 2007. Effects of colour vision phenotype on insect capture by a free-ranging population of white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Animal Behaviour*. 73 (1). 205-214.
- Ménard, N., Motsch, P., Delahaye, A., Saintvanne, A., Le Flohic, G., Dupé, S., Vallet, D., Qarro, M., Tattou, M. I., Pierre, J. S. 2014. Effect of Habitat Quality on Diet Flexibility in Barbary Macaques. *American Journal of Primatology*. 2014 (76). 679-693.

- Mueller-Harvey, I. 2006. Unravelling the conundrum of tannins in animal nutrition and health. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 2006 (86). 2010–2037.
- Müller, A. E., Thalmann, U. 2002. Biology of the Fat-Tailed Dwarf Lemur (*Cheirogaleus Medius* E. Geoffroy 1812): New Results From the Field. *Evolutionary Anthropology*. 2002 (1). 79-82.
- Nakamichi, M. 2004. Tool-use and tool-making by captive, group-living orangutans (*Pongo pygmaeus abelii*) at an artificial termite mound. *Behavioural Processes*. 2004 (65). 87-93.
- Nash, L. T. 1986. Dietary, behavioral, and morphological aspects of gummivory in primates. *American Journal of Physical Anthropology*. 29 (7). 113-137.
- Nekaris, K. A. I. 2005. Foraging behaviour of the slender loris (*Loris lydekkerianus lydekkerianus*). *Journal of Human Evolution*. 2005 (45). 289-300.
- Ni, Q. Y., Huang, B., Liang, Z. L., Wang, X. W., Jiang, X. L. 2014. Dietary Variability in the Western Black Crested Gibbon (*Nomascus concolor*) Inhabiting an Isolated and Disturbed Forest Fragment in Southern Yunnan, China. *American Journal of Primatology*. 2014 (76). 217-229.
- Nijboer, J. 2006. Fibre intake and faeces quality in leaf-eating primates. Disertační práce. Utrecht University Repository. 176 p.
- Nijboer, J., Huisman, T., Fens, A. 2012. Harpij Browse Identification Book. Stichting De Harpij. Rotterdam. 98 p. ISBN: 978-90-816048-0-2.
- Njidda, A. A. 2010. Chemical Composition, Fibre Fraction and Anti-Nutritional Substances of Semi-arid Browse Forages of North-Eastern Nigeria. *Nigerian Journal of Basic and Applied Science*. 18 (2). 181-188.
- Norconk, M. A., Oftedal, O. T., Power, M. L., Jakubasz, M., Savage, A. 2002. Digesta Passage and Fiber Digestibility in Captive White-Faced Sakis (*Pithecia pithecia*). *American Journal of Primatology*. 2002 (58). 23-34.

- O'Malley, R. C., Power, M. L. 2014. The energetic and nutritional yields from insectivory for Kasekela chimpanzees. *Journal of Human Evolution*. 2014 (71). 46-58.
- Panger, M. A., Perry, S., Rose, L., Gros-Louis, J., Vogel, E., Mackinnon, K. C., Baker, M. 2002. Cross- Site Differences in Foraging Behavior of White-Faced Capuchins (*Cebus capucinus*). *American Journal of Primatology*. 2002 (119). 52-66.
- Peres, C. A. 1993. Diet and Feeding Ecology of Saddle-back (*Saguinus fuscicollis*) and moustached (*S. mystax*) Tamarins in an Amazonian *Terra Firme* Forest. *Journal of Zoology*. 230 (4). 567-592.
- Pimley, E. 2009. A survey of nocturnal primates (*Strepsirrhini: Galaginae, Perodictinae*) in southern Nigeria. *African Journal of Ecology*. 47 (4). 784-787.
- Porter, L. M., Garber, P. A. 2004. Goeldi's Monkeys: A Primate Paradox? *Evolutionary Anthropology*. 2004 (13). 104-115.
- Pouydebat, E., Gorce, P., Bels, V., Coppens, Y. 2006. Substrate Optimization in Nut Cracking by Capuchin Monkeys (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology*. 2006 (68). 1017-1024.
- Pupe, R., Tavares, M. C. H., Barros, M. 2011. Introduction of gum Arabic and guar to the diet of captive black-tufted ear marmosets. *Applied Animal Behaviour Science*. 2011 (133). 246-253.
- Remis, M. J. 1997. Western Lowland Gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) as Seasonal Frugivores: Use of Variable Resources. *American Journal of Primatology*. 1997 (43). 87-109.
- Remis, M. J., Dierenfeld, E. S., Mowry, C. B., Carroll, R. W. 2001. Nutritional Aspects of Western Lowland Gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) Diet During Seasons of Fruit Scarcity at Bai Hokou, Central African Republic. *International Journal of Primatology*. 22 (5). 807-836.

- Reynolds, V., Plumptre, A. J., Greenham, J., Harborne, J. 1998. Condensed Tannins and Sugars in the Diet of Chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Budongo Forest, Uganda. *Oecologia*. 1998 (115). 331-336.
- Rogers, M. E., Abernethy, K. A., Fontaine, B., Wickings, R. J., White, L. J. T., Tutin, C. E. G. 1996. Ten Days in the Life of a Mandrill Horde in the Lopé Reserve, Gabon. *American Journal of Primatology*. 1996 (40). 297-313.
- Rothman, J. M., Raubenheimer, D., Bryer, M. A. H., Takahashi, M., Gilbert, Ch. C. 2014. Nutritional contributions of insects to primate diets: Implications for primate evolution. *Journal of Human Evolution*. 2014 (71). 59-69.
- Rovero, F., Marschall, A. R., Jones, T., Perkin, A. 2009. The primates of the Udzungwa Mountains: diversity, ecology and conservation. *Journal of Anthropological Science*. 2009 (87). 93-126.
- Ruffell, J. A. 2006. Pretreatment and hydrolysis of recovered fiber for ethanol production. A thesis submitted in partial fulfillment of requirements for degree of master of applied science. M. A. Sc, The University of British Columbia, Vancouver, USA, 123 p.
- Russon, A. E., Compost, A., Kuncoro, P., Ferisa, A. 2014. Orangutan fish eating, primate aquatic fauna eating, and their implications for the origins of ancestral hominin fish eating. *Journal of Human Evolution*. 2014 (77). 50-63.
- Sanz, C. M., Morgan, D. B. 2011. Elemental variation in the termite fishing of wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Biology Letters*. 2011 (7). 634-637.
- Sato, H. 2012. Frugivory and Seed Dispersal by Brown Lemurs in Malagasy Tropical Dry Forest. *Biotropica*. 44 (4). 479-488.
- Sauther, M. L., Cuzzo, F. P. 2009. The Impact of Fallback Foods on Wild Ring-Tailed Lemur Biology: A Comparison of Intact and Anthropogenically Disturbed Habitats. *American Journal of Physical Anthropology*. 2009 (140). 671-686.

- Schülke, O., Kappeler P. M. 2003. So near and yet so far: territorial pairs but low cohesion between pair partners in a nocturnal lemur, *Phaner furcifer*. *Animal Behaviour*. 2003 (65). 331-343.
- Schülke, O., Ostner, J. 2005. Big Times for Dwarfs: Social Organization, Sexual Selection, and Cooperation in the Cheirogaleidae. *Evolutionary Anthropology*. 2005 (14). 170-185.
- Shanahan, M., So, S., Compton, S. G., Corlett, R. 2001. Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review. *Biol. Rev.* 2001 (76). 529-572.
- Sila, D. N., Van Buggenhout, S., Duvetter, T., Fraeye, I., De Roeck, A., Van Loey, A., Hendrickx, M. 2009. Pectins in Processed Fruits and Vegetables: Part II - Structure-Function Relationships. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*. 2009 (8). 86-104.
- Simmen, B., Tarnaud, L., Marez, A., Hladik, A. 2014. Leaf Chemistry as a Predictor in Primate Biomass and the Mediating Role of Food Selection: A Case Study in a Folivorous Lemur (*Propithecus verreauxi*). *American Journal of Primatology*. 2014 (76). 563-575.
- Smith, A. C. 2000. Interspecific differences in prey captured by associating saddleback (*Saguinus fuscicollis*) and moustached (*Saguinus mystax*) tamarins. *Journal of Zoology*. 2000 (251). 315-324.
- Souto, A., Bione, C. B. C., Bastos, M., Bezerra, B. M., Fragaszy, D., Schiel, N. 2011. Critically endangered capuchins fish for termites and use new techniques to accomplish the task. *Biology Letters*. 2001 (7). 532-535.
- Starr C., Nekaris, K. A. I. 2013. Obligate Exudativory Characterizes the Diet of the Pygmy Slow Loris *Nycticebus pygmaeus*. *American Journal of Primatology*. 2013 (75). 1054-1061.
- Tan, Ch. L. 1999. Group Composition, Home Range Size, and Diet of Three Sympatric Bamboo Lemur Species (Genus *Hapalemur*) in Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Primatology*. 20 (4). 547-566.

- Taylor, A. B. 2005. Feeding behavior, diet, and the functional consequences of jaw form in orangutans, with implications for evolution of *Pongo*. *Journal of Human Evolution*. 2006 (50). 377-393.
- Teichroeb, J. A., Sicotte P. E. 2009. Test of the Ecological-Constraints Model on Ursine Colobus Monkeys (*Colobus vellerosus*) in Ghana. *American Journal of Primatology*. 2009 (71). 49-59.
- Tolera, A., Khazaal, K., Ørskov, E. R. 1997. Nutritive evaluation of some browse species. *Animal Food Science Technology*. 1997 (67). 181-195.
- Tweheyo, M., Lye, K. A. 2005. Patterns of frugivory of the Budongo Forest chimpanzees, Uganda. *African Journal of Ecology*. 2005 (43). 282-290.
- Vasey, N. 2005. New Developments in the Behavioral Ecology and Conservation of Ruffed Lemurs (*Varecia*). *American Journal of Primatology*. 2005 (66). 1-6.
- Verderane, M. P., Falótico, T., Resende, B. D., Labruna, M. B., Izar, P., Ottoni, E. B. 2007. Anting in a Semifree-ranging Group of *Cebus apella*. *International Journal of Primatology*. 28 (1). 47-53.
- Viguier, B. 2004. Functional adaptations on the craniofacial morphology of Malagasy primates: shape variations associated with gummivory in the family Cheirogaleidae. *Annals of Anatomy*. 2004 (186). 495-501.
- Wallace, R. B. 2008. The Influence of Feeding Patch Size and Relative Fruit Density on the Foraging Behaviour of the Black Spider Monkey *Ateles chamek*. *Biotropica*. 40 (4). 501-506.
- Wenk, C. 2001. The role of dietary fiber in the digestive physiology of the pig. *Animal feed science and technology*. 2001 (90). 21-33.
- Wieczkowski, J., Kinnaird, M. 2008. Shifting Forest Composition and Primate Diets: A 13-Year Comparison of the Tana River Mangabey and its Habitat. *American Journal of Primatology*. 2008 (70). 339-348.

- Yamashita, N., Cuzzo, F. P., Sauter, M. L. 2012. Interpreting Food Processing Through Dietary Mechanical Properties: A Lemur Catta Case Study. *American Journal of Physical Anthropology*. 2012 (148). 206-214.
- Yeager, C. P., Silver, S. C., Dierenfeld, E. S. 1997. Mineral and Phytochemical Influences on Foliage Selection by the Proboscis Monkey (*Nasalis larvatus*). *American Journal of Primatology*. 1997 (41). 117-128.

6 Přílohy

Příloha I – porovnání stravy používané v zoologických zahradách (tržní produkty) a přirozené stravy u vřešťana rezavého (*Alouatta seniculus*) (Committee on animal nutrition, 2003)

Typ stravy	Sušina (%)	Hrubý protein (%)	Frakce vlákniny		
			NDF (%)	ADF (%)	ADL (%)
<u>Tržní produkty v krmné dávce primátů</u>					
Jablka	12,8	2,3	17,4	12,6	3,8
Zelené fazole	10,7	17,9	28,0	25,1	2,2
Zelí	8,9	14,7	20,6	21,9	1,7
Mrkev	12,2	7,7	15,2	16,5	1,5
Kapusta	12,3	32,5	19,3	24,7	4,6
<u>Přirozená strava vřešťana rezavého</u>					
Květiny	25,1	14,4	50,6	35,8	17,1
Ovoce	23,7	7,0	53,8	35,2	16,6
Zralé listy	36,5	16,6	57,2	40,5	20,4
Mladé listy	32,2	21,2	54,4	36,4	21,1

NDF – neutrodetergentní vláknina

ADF – acidodetergentní vláknina

ADL – acidodetergentní lignin