

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů

Stresové chování primátů chovaných v zajetí

Diplomová práce

Bc. Jana Morová

Zájmové chovy zvířat

RNDr. PhDr. Tereza Nekovářová, Ph. D.

Ing. Michal Hradec, Ph. D.

2024 ČZU v Praze

Čestné prohlášení:

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

V Praze dne 19. 4. 2024

Poděkování:

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucí práce RNDr. PhDr. Tereze Nekovářové, Ph. D., která mi umožnila realizovat studii ve výzkumné stáji České zemědělské univerzity (ČZU), uvedla mě do provozu stáje a představila mi výzkumnou skupinu primátů i kolektiv ošetřovatelů. Také bych chtěla poděkovat mému konzultantovi Ing. Michalu Hradcovi, Ph. D., který se podílel na samotné studii vokalizace, poskytl odbornou konzultaci a instaloval vokalizační techniku do prostor laboratoře. Jeho odborné znalosti v dané problematice ochotně poskytl i při vyhodnocování dat. Na chodu výzkumu se podílel celý tým ošetřovatelů včetně odbornice na chování primátů v zajetí Mgr. Markéty Lukavské, která se mnou sdílela své odborné znalosti a podílela se na nahrávání záznamů v prostorách stáje. Součástí týmu byla vedoucí výzkumné stáje paní Ing. Ivana Gardiánová, Ph. D., ošetřovatelka zvířat Ing. Martina Bendová a další kolegové výzkumného týmu, kterým bych také chtěla tímto poděkovat za jejich skvěle odvedenou práci a ochotu během výzkumu.

Stresové chování primátů chovaných v zajetí

Souhrn

Mezi primáty je makak rhesus (*Macaca mulatta*) nejčastěji používaným druhem v laboratorním výzkumu. V této práci jsem se snažila popsat základní informace o tomto druhu, jeho anatomii, fyziologii, způsobu života a hierarchii ve skupině. Součástí práce bylo následné popsání vlivů a změn v důsledku zařazení do výzkumu a chovu v zajetí. Tyto informace byly zpracovány na základě rešeršní práce a každodenní péče o výzkumnou skupinu tří dospělých samců makak rhesus a jejich pravidelný monitoring chování a vokalizace. Na základě tohoto pozorování byl sestaven a podrobně popsán repertoár chování a následně byly jednotlivé projevy rozděleny do kategorií a v chování byly vytipovány možné stereotypie. V repertoáru bylo zjištěno několik typů chování přirozeně netypických pro tento druh, a tedy ovlivněných prostředím. U identifikace vokálních záznamů jsme se zaměřovali na izolování typů vokálů a měřili u nich jednotlivé parametry v podobě frekvence a doby trvání (duration). Pomocí statistického šetření a popisné analýzy jsme zjistili znatelný rozdíl v počtu výskytu jednotlivých vokálů a byla zjištěna nejvyšší frekvence a nejdelší doba trvání u typu B (food call). Byla také sledována a popsána dvě mimická gesta v souvislosti s vokálním rejstříkem. I přesto, že se jedná o malou skupinu složenou výhradně z dospělých samců, je užitečné sestavit repertoár chování, protože to umožňuje vytipovat možné abnormální prvky, a předcházet tak stresu u zvířat a přispívat k jejich welfare.

Klíčová slova: etogram; makak; rhesus; stres; vokalizace

Stress behaviour in captive primates

Summary

Among non-human primates, the rhesus macaque (*Macaca mulatta*) is the most commonly used species in laboratory research. In this thesis I have tried to describe the basic information about this species, its anatomy, physiology, way of life and group hierarchy. This work included a subsequent description of the effects and changes due to inclusion in research and captive breeding. This information was compiled through research and daily care of a research group of three adult male rhesus macaques and regular monitoring of their behaviour and vocalisations. Based on this observation, a behavioural repertoire was compiled and described in detail, and then the individual displays were categorised and possible stereotypes in behaviour were identified. Several behaviours in the repertoire were found to be naturally uncharacteristic of the species and thus influenced by the environment. For the identification of the vocal recordings, we focused on isolating the vocal types and measured individual parameters in the form of frequency and duration. Using statistical investigation and descriptive analysis, we found a noticeable difference in the number of occurrences of each vocal type, and the highest frequency and longest duration were found for type B (food call). Two mimic gestures were also observed and described in relation to the vocal register. Despite the fact that this is a small group composed exclusively of adult males, it is useful to compile a repertoire of behaviours, as this makes it possible to pick out possible abnormal elements, thus preventing stress in the animals and contributing to their welfare.

Keywords: ethogram; macaque; rhesus; stress; vocalization

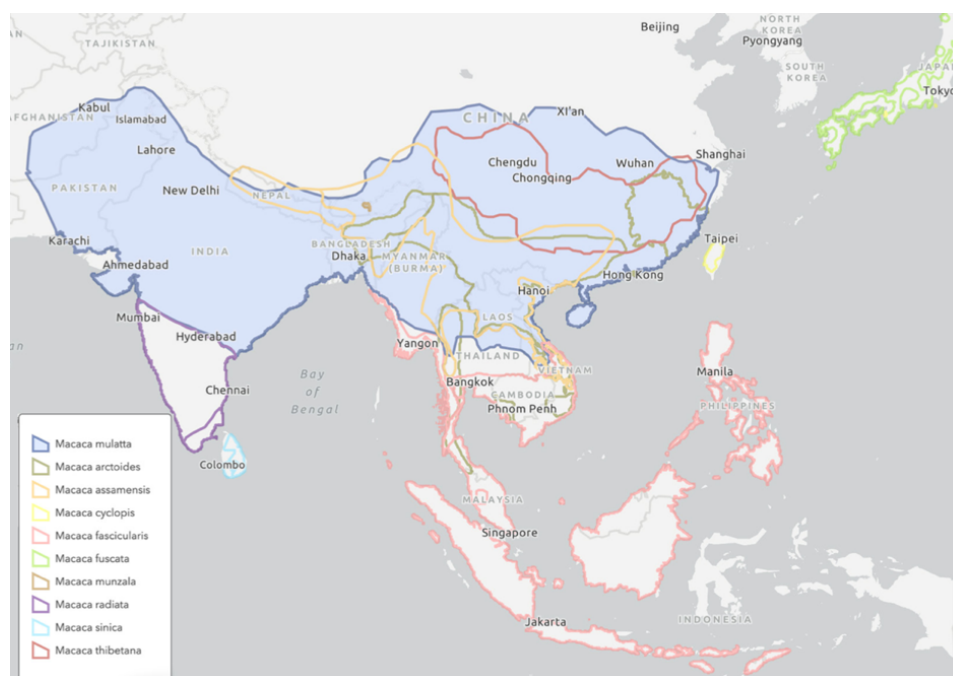
Obsah

1	ÚVOD	1
2	VĚDECKÁ HYPOTÉZA A CÍLE PRÁCE	3
3	LITERÁRNÍ REŠERŠE	4
3.1	POPIS DRUHU	4
3.2	SKUPINOVÉ CHOVÁNÍ A HIERARCHIE VE SKUPINĚ	6
3.3	REPRODUKCE	7
3.4	CHOV V ZAJETÍ	9
3.5	UBIKACE A ROZLOŽENÍ VÝBĚHŮ	12
3.5.1	<i>Jednotlivé ustájení</i>	13
3.5.2	<i>Párové ustájení</i>	14
3.5.3	<i>Skupinové ustájení</i>	15
3.6	VOKALIZACE	16
4	VÝZKUMNÁ ČÁST	22
4.1	VÝZKUMNÉ SUBJEKTY DRUHU MAKAK RHESUS	22
4.2	PROSTORY VÝZKUMU	24
4.3	SBĚR DAT	28
4.3.1	<i>Nahrávání behaviorálních prvků</i>	28
4.3.2	<i>Nahrávání vokalizace</i>	28
4.4	ANALÝZA DAT	28
4.4.1	<i>Chování</i>	28
4.4.2	<i>Vokalizace</i>	28
4.4.3	<i>Predikce</i>	29
4.4.4	<i>Výzkumná otázka</i>	29
5	VÝSLEDKY	30
5.1	REPERTOÁR CHOVÁNÍ-DESKRIPCE	30
5.1.1	<i>Individuální</i>	33
5.1.2	<i>Potravní</i>	36
5.1.3	<i>Sociální</i>	36
5.1.4	<i>Abnormality</i>	39
5.1.5	<i>Vyhodnocení vokálního rejstříku</i>	44
6	DISKUSE	46
7	ZÁVĚR	48
8	LITERATURA	49
8.1	SEZNAM POUŽITÝCH ZKRATEK A SYMBOLŮ	64
8.2	SEZNAM OBRÁZKŮ, GRAFŮ A TABULEK	65

1 Úvod

Makakové rhesus jsou relativně snadno chovatelný druh sub humánních primátů v zajetí a v 19.-20. století byli poměrně dostupní prostřednictvím vývozu z koloniální Indie. To vedlo ke zvýšenému zájmu o využití makaků rhesus ve výzkumu (Wilson 2012). Dnes tvoří makakové rhesus 65 % subjektů výzkumu primátů (Feister 2018) a jsou pravděpodobně celosvětově nejvíce studovanými sub humánními primáty.

Mnoho populací makaků rhesus v jejich přirozeném areálu rozšíření prosperují díky zásahu člověka a zemědělským a městským změnám krajiny za posledních 100 let. Tento fakt poukazuje na adaptabilitu druhu a schopnost využívat lidské zdroje či žít v blízkosti člověka (Feister 2018).



Obrázek 1: Geografické rozšíření makaků rhesus (*Macaca mulatta*) vystínované modrou barvou na základě červeného seznamu ICUN (Cooper et al. 2022).

Makakové rhesus, relativně nový druh s mnoha blízkými příbuznými poddruhy, úspěšně osídlili obrovský areál na více než 6000 km² v 11 zemích pevninské Asie (viz Obrázek 1). Velikost čínských a indických populací makaka rhesus se odhaduje na 240 000 a 17 000 jedinců. (Hernandez et al. 2007). Navzdory tomu, že toto území představuje pouze část celkového počtu zmíněného druhu, mají makakové rhesus podstatně větší populaci než jiné blízké příbuzné druhy makaků v Asii (Marmi et al. 2004; Bonhomme et al. 2009). Vysoká početnost makaků rhesus nepochybně souvisí s rozsáhlou geografickou oblastí, kterou zabírají, což je druhý největší areál výskytu ze všech druhů primátů kromě člověka.

Makakové rhesus přežijí v pozoruhodné řadě prostředí: jejich nika zahrnuje tropické i mírné podnebí, různé nadmořské výšky dosahující až 4000 metrů nad mořem a zalesněné, polopouštní i bažinaté biotopy (Neville 1968; Lindburg 1971; Goldstein & Richard 1989;

Richard a kol. 1989; Liu a kol. 2018). Tato flexibilita je velmi neobvyklá u subhumánních druhů primátů, kteří často zaujímají úzké oblasti výskytu. Ačkoli jsou schopni prospívat za různých podmínek, makakové rhesus se nacházejí v nejvyšších hustotách v nezalesněném prostředí (Fooden 2000), což naznačuje, že jejich preferovaným habitatem je otevřené prostranství s řídkým stromovým porostem (Richard et al. 1989). Je to pravděpodobně důsledek toho, že se vyvíjely spolu s častými změnami krajiny, které vedly k tomu, že si makakové rhesus vytvořili své místo v „narušených biotopech“ – v prostředích s pouze částečným nebo sekundárním růstem lesů a během poslední doby v urbanizovaných oblastech (Saraswat et al. 2015).

2 Vědecká hypotéza a cíle práce

Stres je zásadním faktorem, který může ovlivňovat jak momentální fungování, tak dlouhodobé nastavení jedince v určitých situacích. Stres může aktivovat HPA osu („osa hypotalamus-hypofýza-nadledviny“), a skrze ni ovlivňovat i některé mozkové oblasti, především hippocampus, amygdalu a frontální kortex, což ovlivňuje chování, afektivní prožívání i kognici. Zachování welfare je klíčovým aspektem chovu primátů v zajetí (ať už v zájmových či v laboratorních chovech). To, jak zvíře prožívá určité situace v umělém prostředí, se může lišit mezi druhy i mezi jednotlivci a může to být ovlivněno řadou faktorů jako je věk, personalita, fyzický stav nebo předchozí zkušenosti jedince. Může být obtížné jednoznačně postihnout a vyhodnotit psychický stav daného individua. Je tedy klíčové rozpoznat projevy chování, včetně vokálních projevů, které mohou signalizovat stres, aby mohl být tento stres minimalizován.

Cílem práce bylo vytvoření kritického review behaviorálních projevů stresu u primátů, včetně vokálních projevů, na základě zpracování dat získaných z pozorování dospělých primátů druhu makak rhesus.

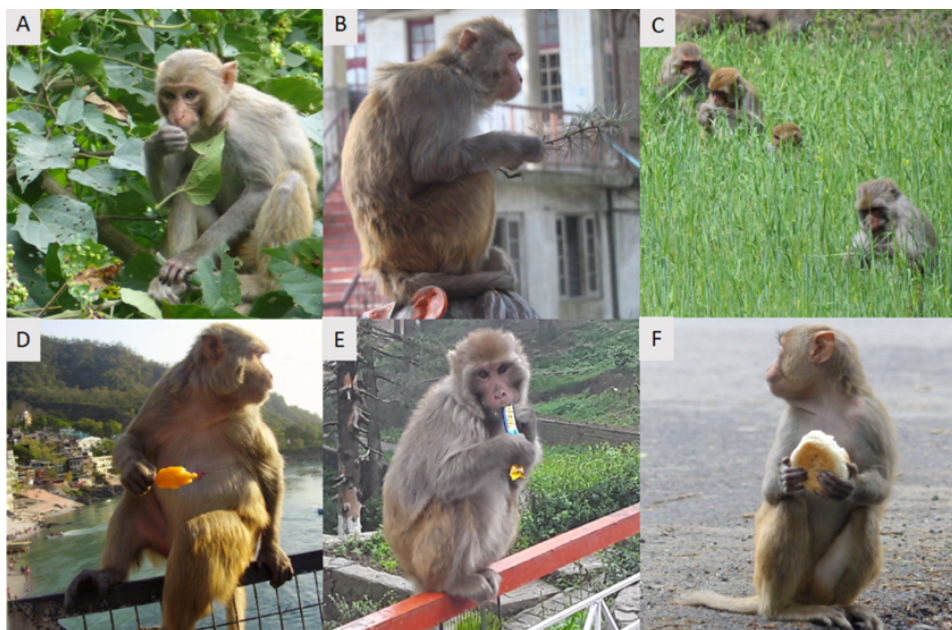
Zároveň bylo cílem vytvořit a popsat repertoár přirozeného i stresového chování v různých situacích a vokální repertoár. Jedná se o deskriptivní etologickou studii, nikoliv experiment v úzkém slova smyslu, nebyla tedy stanovena experimentální hypotéza. Dílčí výzkumnou hypotézou bylo, zda existuje rozdíl v akustických parametrech jednotlivých vokálních signálů.

3 Literární rešerše

3.1 Popis druhu

Makakové rhesus dosahují v dospělosti délky 40–60 cm a hmotnosti 4–10 kg (Fooden 2000). Mezi druhy makaků mají nízký až střední stupeň sexuálního dimorfismu ve velikosti těla, přičemž dospělí samci jsou v průměru o 51 % větší než dospělé samice (Turcotte et al. 2021). V souladu s Bergmannovým pravidlem, které říká, že organismy ve vyšší zeměpisné šířce by měly být větší, aby si uchovaly teplo, v rámci druhu makaka rhesus se velikost těla zvětšuje se zeměpisnou šířkou. V jejich přirozeném rozsahu se zvyšuje průměrná velikost těla samců o 100 % a průměrné tělo samice je větší až o 75 % od nejnižnějšího bodu (15° j. š.) k nejsevernějšímu bodu (35° s. š.) jejich rozsahu (Fooden 2000). Zbarvení srsti je z velké části šedé až hnědé mimo vnitřních stran končetin a břicha, které mají světle béžovou až bílou barvu. Každý prst na tlapách i chodidlech má nehet. Dlaně a chodidla nejsou osrstěná s viditelnými epidermálními hřebeny (Lewis AD; Prongay K 2015). V obličejové části je velmi málo chlupů, a proto má obličej tohoto druhu typicky narůžovělou barvu.

Makakové rhesus jsou omnivorní generalisté a mají velmi rozmanitou a flexibilní stravu (viz Obrázek 2).

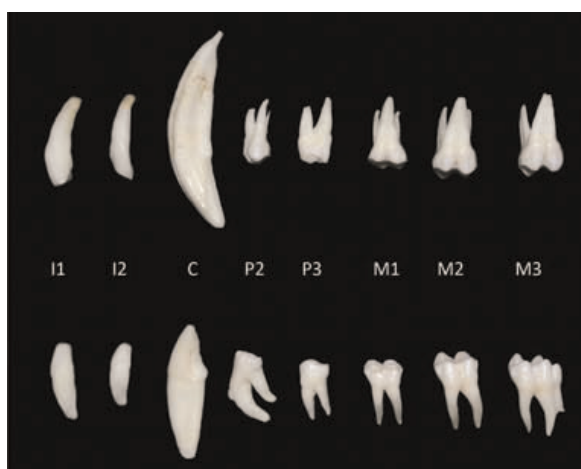


Obrázek 2: Na obrázku jsou makakové rhesus, kteří se živí (A) listím listnatých stromů, (B) jehličím, (C) pšenicí v zemědělské oblasti, (D) nanukem v osídlené oblasti, (E) tyčinkou v osídlené oblasti, (F) čajovou houskou v osídlené oblasti (Photos taken by Suresh Roy (A, F), Shaurabh Anand (C), Rishabh Bharadwaj (D), and Stefano Kaburu (B, E) (Cooper et al. 2022).

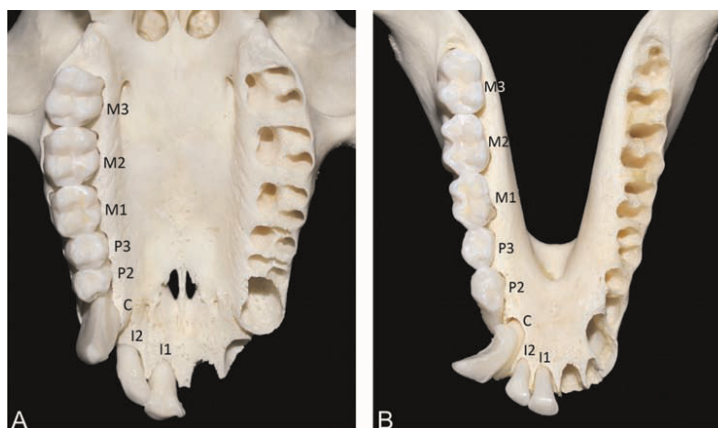
Jsou sice primárně herbivorní, nicméně jejich strava obvykle zahrnuje jakékoli zdroje potravy, které v jejich prostředí převládají (Lindburg 1971; Tang et al. 2016; Zhou et al. 2014). V tropických a subtropických lesích bylo zjištěno, že makakové rhesus jsou primárně plodožraví, zatímco ve vápencových lesích mírného pásu byli popsáni jako herbivorní (Lindburg 1977; Richard et al. 1989; Sengupta & Radhakrishna 2016; Tang et al. 2016). Konzumují také larvy a dospělý hmyz, stejně jako pavouky, ryby, kraby, ptačí vejce a plástve

(Lindburg 1971; Fooden 2000). Geofagie (požívání půdy nebo jílu) je u některých populací běžná, potenciálně jako prevence gastrointestinálních poruch a jako minerální doplněk výživy (Fooden 2000; Mahaney et al. 1995). Obecně platí, že makakové rhesus dávají přednost potravě, kterou lze snadno získat a konzumovat, ale v případě potřeby se snadno přeorientují na méně atraktivní nebo dostupné zdroje potravy (Sengupta & Radhakrishna 2015; Tang et al. 2016).

Chrup opice makaka rhesus je velmi podobný chrupu člověka, uzpůsobený ke konzumaci již zmíněných typů potravy. Má 32 zubů, z toho dva řezáky, jeden špičák, dva premoláry a tři moláry v každém kvadrantu (viz obrázek 3). Zuby jsou brachyodontního typu, tedy s omezeným růstem s typickými korunkami a kořeny. Špičáky jsou u samců ve srovnání se samicemi opice rhesus výraznější (viz Obrázek 4 A, B).



Obrázek 3: Kompletní chrup makak rhesus (Christophe & Bakker 2021).



Obrázek 4: Ventrální pohled na pravou horní čelist (A) a dorzální pohled na pravou spodní čelist (B) makak rhesus (Christophe & Bakker 2021).

Tomuto druhu makaka se daří i na zdevastované půdě, a proto přesunul svůj zájem na pěstované plodiny (Anand et al. 2018; Pirta et al. 1997; Rao et al. 2002). Blíže městským oblastem je značná část stravy makaka rhesus buď lidem kradena, nebo je lidmi záměrně poskytována. (Sengupta & Radhakrishna 2020; Sarker et al. 2008; Teas et al. 1980). Primáti žijící blízko lidských obydlí si pravděpodobně vyvinuli preference pro antropogenní potraviny,

protože jsou bohaté na kalorie, snadno stravitelné a hojně a předvídatelně dostupné (Sengupta & Radhakrishna 2018).

Makakové rhesus žijí ve smíšených skupinách s polygynandrickým systémem páření. Ve skupině převládají samice; v průměru připadá jeden dospělý samec na tři dospělé samice (Fooden 2000). Samci makaků rhesus se v době, kdy dosáhnou pohlavní dospělosti, oddělí od své rodné skupiny a připojí se k sousední. Samice se obvykle nepřesouvají, takže sociální skupiny jsou stabilně složeny z linií po matce (tj. rodiny samic příbuzných prostřednictvím jedné dominantní samice; Neville 1968; Lindburg 1971; Sade 1972; Teas a kol. 1980; Maestripieri & Hoffman 2012). Členství ve skupině samců není v dospělosti pevně dané, protože samci se pravidelně přesouvají, aby se připojili k jiné skupině (Lindburg 1969; Boelkins & Wilson 1972; Drickamer & Vessey 1973).

Fooden a kol. (2000) publikovali studie z devíti zemí napříč řadou typů stanovišť, které zahrnovaly 1188 skupin makaků rhesus, a zjistili, že průměrná velikost skupiny makaků rhesus byla 32 a maximální zaznamenané množství bylo 250 jedinců. Poskytování potravy divokým populacím má za následek podstatné zvýšení velikosti skupiny, s průměrem 77 a maximem 1045 jedinců (Fooden 2000).

Co se týče stanovišť, domovské okrsky se překrývají a zřídka dochází k rozpadu skupin po mateřské linii (Lindburg 1971; Widdig et al. 2006; Sueur et al. 2010).

3.2 Skupinové chování a hierarchie ve skupině

Makakové rhesus se vyznačují vysokou frekvencí a intenzitou agrese a jsou schopni způsobit těžká zranění během bojů, proto musí být socializace pečlivě řízena, aby se v co největší míře zabránilo zranění zvířat a následné léčbě. Ve skupinách tohoto druhu každý konflikt upevňuje postavení jedinců, a to vede k silně organizované hierarchii ve skupině (Thierry 2007). Hierarchie je stanovena zvlášť pro samice a zvlášť pro samce (Datta 1988; Missakian 1972). Samci se s příchodem do nové skupiny zařadí na konec hierarchického stromu a postupem času stoupají v žebříčku hodnot, takže doba strávená v jedné skupině je hlavním ukazatelem samčí hodnosti (Manson 1998; Maestripieri & Hoffman 2012; Higham & Maestripieri 2014). Nedochozí tu k boji s hierarchicky nejvýše postaveným samcem, jako je tomu u jiných druhů makaků (např.: makak chocholatý, makak lví) (Marty et al. 2016; Kumar et al. 2001). Příležitostně se objeví pozorování samců druhu makak rhesus, kteří se v rámci koaliční agrese dostali do dominantního postavení, ale tyto případy jsou velmi vzácné (Higham & Maestripieri 2010). Předpokládá se, že převaha strmých lineárních hierarchií v dominanci u makaků rhesus souvisí s řadou dalších složek sociální interakce v rámci druhu, včetně sociálních vazeb s příbuznými jedinci a vlivem mateřské péče (Sueur et al. 2011; Thierry 2007; Thierry et al. 2008). Antagonistické interakce jsou zcela běžné jak v rámci jednoho pohlaví, tak mezi pohlavími a jejich výsledkem je zpravidla „vítěz“, který prosazuje svou dominanci agresivním chováním (kousání, výpady, pronásledování) a „poražený“, který reaguje podřízeným typem chování (krčením, strachovým výrazem, útekem) (Blomquist et al. 2011; Missakian 1972; Sade 1967). Jakmile je hierarchie jednou utvořena, další agonistické interakce jen posilují vztah mezi dvěma jedinci. Jak u samic, tak u samců je dominantní postavení

důležitým faktorem ovlivňujícím životní styl a fitness jedince. U samic je vyšší dominance spojena s vyšší roční plodností, přežíváním a dřívějším dospíváním (až o půl roku) (Drickamer 1974; Bercovitch & Berard 1993; Blomquist 2009; Blomquist et al. 2011). U samců dominantní pozice úzce koreluje s pářením a reprodukčním úspěchem, ten však může být v jednotlivých populacích a letech velmi variabilní (Manson 1992; Bercovitch & Nurnberg 1997; Berard 1999; Widdig et al. 2004; Dubuc et al. 2011; Dubuc et al. 2014 b).

U makaků rhesus je také mimořádně časté afiliační sociální chování, které tvoří základní složku sociálního života. Sociální grooming neboli allogrooming, kdy jeden jedinec odstraňuje nečistoty a kožní parazity z druhého jedince je u tohoto druhu základem pro tvorbu silných sociálních vazeb. Jedinci, kteří tráví velké množství času v těsné blízkosti a vzájemně se ošetřují, jsou obvykle charakterizováni jako jedinci se silnou sociální vazbou (Maestripiere & Hoffman 2012). Bylo prokázáno, že silné sociální vazby mají vliv na zdraví a kondici jedince a ovlivňují celou řadu biologických procesů včetně sympatického nervového systému, počtu bílých krvinek a koncentraci glukokortikoidů v těle (Capitanio & Cole 2015; Pavez-Fox et al. 2021; Brent et al. 2011). Stejně jako u jiných druhů primátů je afiliace pozitivně spojena s reprodukcí a mírou přežití (Brent et al. 2013; Ellis et al. 2019; Brent et al. 2017 a). Sociální vazby také mohou poskytovat jisté výhody, jako je získání podpory při napadení jiným členem skupiny (Kulik et al. 2012; O'Hearn et al. 2022).

Prostředí v raném věku a zejména to negativní, může být klíčové pro budoucí socializaci, zdraví a kondici jedince v dospělosti. Nepřízeň prostředí ovlivňuje vývoj proměnných, od míry agrese, přes fyziologické ukazatele spojené se zdravím, včetně dysregulace hypotalamo-hypofyzálně nadledvinové osy (Barr et al. 2003; Dettmer et al. 2017), až k profilu metylace DNA (Massart et al. 2016). Rozmanitý a rozsáhlý vliv sociálních faktorů na biologii makaků rhesus poskytuje vynikající systém pro pochopení základní evoluční ekologie (Capitanio & Cole 2015; Cavigelli & Caruso 2015; Hawkey & Capitanio 2015; Kappeler et al. 2015; Nunn et al. 2015).

3.3 Reprodukce

Rozmnožování, které zahrnuje reprodukci i výživu potomků, je určováno energetickými zdroji. Způsob, jakým je energie alokována u makaků rhesus v reprodukčním úsilí samic, lze charakterizovat na škále od „kapitálových“ samic, kde dostatečná zásoba energie „kapitál“ pohání reprodukci, až po „přímé“, kde je reprodukční úspěch závislý spíše na přímém toku energie během reprodukce než na zásobách (Brockman 2005; Jönsson & Jonsson 1997).

Endogenní podmínky, jako je tělesná hmotnost, hrají určitou roli při reprodukční úspěšnosti (Brockman 2005; Tian et al. 2013). Makakové rhesus jsou sezónně polyestrická zvířata a časují porod a kojení na měsíce v roce, kdy je nejvyšší dostupnost potravy, protože v tomto období potřebují nejvyšší energetický příjem. K páření tedy dochází přibližně na podzim a v zimě a období porodů přichází na jaře a v létě (Fooden 2000).

V období páření (podzim-začátek zimy) je kůže obličejové a genitální samic (pohlavní zbarvení kůže) charakteristicky červená a/nebo oteklá. Sex skin je typický sekundární pohlavní znak a odráží estrogenní aktivitu samic. Kolísá zpravidla v rozsahu během ročních období velmi nepravidelným způsobem. U starších samic je sex skin méně výrazná a zarudnutí může

přetrvávat delší dobu. Kromě toho je pohlavní zbarvení viditelné po celou dobu březosti a několik týdnů po porodu. Sex skin zahrnuje kůži na hýždích, bocích a bázi ocasu, ale zbarvení a zduření se může v červených skvrnách šířit i dolů po nohách, přes lýtka až k patám. Skvrny jsou často pokryty zrohovatělou kůží, což je typické pro opice Starého světa, a to jak pro samce, tak i pro samice (viz Obrázek 5) (Casteleyn & Bakker 2021).



Obrázek 5: Samice během březosti s výraznými sedacími výběžky pokrytými zrohovatělou kůží (Christophe & Bakker 2021).

Zajímavým příkladem sezónnosti je skupina makaků na ostrově Cayo Santiago. Tato skupina ztratila sezónnost při převozu do Německého centra pro primáty v Göttingenu, kde byla umístěna v kontrolovaných teplotních a fotoperiodických podmínkách. V následujících letech, kdy byla skupina vypuštěna do venkovní ubikace se sezónnost vrátila (Kaumanns et al. 2013).

Kombinace velké velikosti skupiny a sezónnosti vede k synchronizaci reprodukčních cyklů samic a je hnací silou při nedostatečné konkurenci samců, např.: prostřednictvím boje mezi samci nebo pohlavním výběrem samic (Gogarten & Koenig 2013; Kutsukake & Nuun 2009; Ostner a kol. 2008). Synchronizace fertlní fáze samic znemožňuje samcům ovládnout celý harém a vytváří slabé konkurenční prostředí. Výsledkem je úspěšnost většího počtu samců, a to zvyšuje rozdíly ve velikosti těla, špičáků a varlat ve skupině (Dubuc et al. 2014 b; Dubuc et al. 2014 a). U makaků rhesus je prokázán přímý výběr partnera samicemi, které aktivně usilují o preferovaného samce (Maestripieri & Hoffman 2012; Bercovitch 1997). Samice dávají přednost páření s novými samci (tj. těmi, kteří se nedávno připojili k sociální skupině), samci středního věku a samci s tmavší červenou barvou ve tváři (Maestripieri & Hoffman 2012; Dubuc et al. 2014 a). Vzhledem k tomu, že nejvýše postavení samci sociální skupiny mívají dlouhou dobu působení a bývají starší, výběr samic zvyšuje úspěšnost samců nižšího řádu a umožňuje změnu hierarchického uskupení (Bercovitch 1997).

Samice obvykle projdou během období páření několika ovariálními cykly, z nichž každý trvá 30 dní. Mezi plodnou samicí a partnerským samcem vzniká pouto a dochází k několikadennímu soužití. Pár zůstává v těsné blízkosti a během této doby dochází ke kopulaci s více samci (Bercovitch 1997; Higham et al. 2011). Samice mívají v průměru tři až čtyři kopulační partnery během plodného období (Manson 1992; Lindburg 1971; Bercovitch 1997).

Samci s vyšším dominantním postavením se standartně zapojují do dlouhotrvajících párů, zatímco samci s nižším postavením do krátkodobých nebo se uchylují k „plíživému páření“ (vstupují do již probíhající kopulace) (Bercovitch 1997).

Ve skupinách s dostatečnými zdroji potravy (v zajetí i volné přírodě) mají samice první mládě ve věku 3-5 let a porodí jedno mládě ročně, dokud je reprodukce v důsledku stárnutí nezpomalí, obvykle okolo 17. roku života (Lee et al. 2021; Pittet et al. 2017; Wilson et al. 1983).

Jedna studie divoce žijících makaků rhesus v čínské provincii prokázala, že průměrný věk prvního porodu divoké samice bez příkrmu je 4,9 roku, což je zhruba o rok později než samice v zajetí s přídatkem potravy (Tian et al. 2013).

Délka březosti u makaků je zhruba 166 dní a poměr pohlaví se výrazně neliší 1:1 (Fooden 2000; Tian et al. 2015). Roční porodnost je do značné míry ovlivněna biotopem. U volně žijících populací se roční porodnost na jednu samici pohybuje v rozmezí 0,43-0,91 (Fooden 2000), přičemž čím blíže severnímu okraji přirozeného areálu výskytu, tím je porodnost nižší (Wenyuan et al. 1993).

Bylo také prokázáno že narušení prostředí značně ovlivňuje plodnost samic makaků rhesus. Např.: V populaci makaků na ostrově Cyao Santiago se reprodukční výkon samic snížil v době, kdy ostrov zasáhl hurikán (Morcillo et al. 2020).

Kromě toho se ukázalo, že svržení vůdčí samice jinou, níže postavenou samicí (vzácná událost ve společenstvích makaků rhesus), má za následek výrazný úbytek potomků v daném roce jak u svržených, tak u útočících samic (Ehardt & Bernstein 1986; Dettmer a kol. 2015).

3.4 Chov v zajetí

Dosáhnout sociálního ustájení způsobem, který je prospěšný pro zvířata a zároveň slučitelný s výzkumnými cíli může být poměrně obtížné. Rozhodnutí o ustájení makaků rhesus představují rovnováhu mezi zájmy welfare a experimentálními potřebami výzkumu. Tato rozhodnutí jsou rovněž omezena předpisy, dostupným prostorem, klimatem a časem, který má personál k dispozici na sledování a řízení chovných párů. Vzhledem k přirozeně vysoké agresivitě daného druhu je na řízení kladen velký důraz a socializace představuje nejlepší dostupnou formu obohacení prostředí pro laboratorní subhumánní primáty (NHP) (Lutz & Novak 2005 a).

Zatímco venkovní skupinové ustájení je považováno za zlatý standard pro chov makaků v zajetí, ve skutečnosti v chladnějším podnebí, městských oblastech a pro některé studie nemusí být takové venkovní ustájení udržitelné a dostačující.

Zvířata jako výzkumný subjekt jsou běžně chována uvnitř, typicky v malých skupinách nebo párech (Baker 2007). Ačkoli páry samec-samice jsou často jednodušší, páry jsou obvykle stejného pohlaví, aby se zabránilo nekontrolovanému rozmnožování (Baker et al. 2007). Páry mohou být umístěny společně po dlouhou dobu nebo mohou být sociální partneři obměňováni s určitou frekvencí na základě zdraví, temperamentu, párové kompatibility, dostupných zdrojů nebo výzkumných protokolů schválených americkou asociací pro péči a využití laboratorních zvířat (IACUC) (Baker et al. 2012; Baker a kol. 2014 a; Baker a kol. 2014 b). Stejně podmínky pro ustájení a chov NHP platí i v Evropské unii (EU) a jejích dílčích

státech. Konkrétně v České republice vydává nařízení a podmínky pro ustájení a chov savců v zajetí ústřední komise pro ochranu zvířat (ÚKOZ) v plném znění „Podmínky chovu savců volně žijících druhů v zajetí“ dle zákona 246/1992 Sb. Dokument byl zároveň projednán s Unií českých a slovenských zoologických zahrad (UCSZ) a Unií stanic pro záchranu živočichů (Waza 2005). Odborná část dokumentu uvádí podmínky pro jednotlivé skupiny živočichů a konkrétní druhy. Pro chov primátů je určený odstavec VII. část 5.4., která popisuje podmínky chovu makaků. Jsou zde popsány parametry výběhů, ohraničení, zařízení výběhů, klimatu, sociální struktury a výživy (Ministerstvo zemědělství České republiky 2006).

Ve srovnání s mnoha jinými živočišnými druhy je u primátů typická K-strategie charakterizovaná řadou vyvinutých adaptací pro pomalé dospívání a reprodukci s jednočetnými porody, prodlouženou investicí rodičů do péče o potomky a dlouhou mírou dožití (Harvey & Clutton-Brock 1985; Stearns 1992; Charnov & Berrigan 1993; Lee 1996). Z těchto důvodů vyžaduje druh komplexní řízení pro udržení chovných kolonií s vhodnými sociálními partnery. Nelze tedy NHP chovat primárně v reakci na okamžité potřeby výzkumu; potřebují čas, aby vyrostli, dospěli a v dospělosti mohli plnit zásadní sociální pozice (např. alfa samec, alfa samice, konfliktní policista, submisivní jedinec atd.), což omezuje jejich použití v projektech (Stearns 1992).

Obecně mají NHP dobré, dokonce optimální welfare, když mají zdravou tělesnou kondici a kvalitu srsti (poměr hmotnosti k výšce, který odpovídá rozložení tuku a srsti, která rovnoměrně pokrývá kůži), jsou bez zranění nebo nemoci, vykazují druhově typické chování, mají nízký výskyt abnormálního, úzkostného, depresivního či agresivního chování (Keeling & Wolf 1975; Capitanio 1986). Mezi abnormální chování se řadí hned několik typů chování, od úzkostných stavů (třes, škrábání, zívání) až po abnormální odchylky z repertoáru přirozeného chování (motorické stereotypy, malování výkaly, vytrhávání srsti) (Doyle et al. 2008). Abnormální projevy se obvykle používají ke sledování klesajícího blahobytu populací v zajetí a k identifikaci a hodnocení metod pro jeho zlepšení. Zatímco některé stavy jasně představují špatné životní podmínky, pokud nejsou léčeny (např. sebepoškozující chování, vážná nemoc), mnoho jiných je v šedé zóně změn směrem k nebo od optimálního welfare (Coleman et al. 2012).

Primáti jsou kritickým zdrojem pro výzkum v oblasti zdraví, protože mají úzký evoluční vztah k člověku (Phillips et al. 2014). Makakové mají nejen podobnou biologii jako lidé, ale také komplexní repertoár sociálního a afektivního chování (Fooden 2000). Zatímco jejich podobnosti s lidmi z nich dělají jedny z nejlepších zvířecích modelů pro výzkum lidského zdraví a nemoci, taková sociální složitost také představuje výzvy pro management (Lutz & Novak 2005 a). Sociální ustájení přispívá dobrému welfare a jeho absence má za následek škodlivé dopady na zvířata přirozeně žijící ve skupinách (Novak & Suomi 1988). Sociální ustájení vyžaduje také zákon a agentury, které akreditují a kontrolují výzkumná zařízení (NC3Rs 2006; Doporučení Komise 2007; Směrnice Evropského parlamentu 2010; Národní rada pro výzkum 2011; Ministerstvo zemědělství Spojených států 2013; Association for Assessment and Accreditation of Laboratory Animal Care International 2015 b; Úřad pro dobré životní podmínky laboratorních zvířat 2015). K výjimkám z požadavků na sociální ustájení však dochází, pokud jsou vědecky odůvodněny a schváleny institucionálním kontrolním

výborem (Úřad pro dobré životní podmínky laboratorních zvířat 2015, dále jen v USA) pro projekt nebo když snahy o socializaci zvířete nejsou úspěšné. Tyto výjimky uděluje v ČR odborná komise pro zajištění dobrých životních podmínek pokusných zvířat v souladu se zákonem proti týrání zvířat 246/1992 Sb. a konkrétní vyhláškou č. 419/2012 Sb.). Důvody výjimky musí být uvedeny již při podávání žádosti o výzkum, které schvaluje MZe (Ministerstvo zemědělství) (Ministerstvo zemědělství 2006).

Společenský život je tak zásadní, že u makaků rhesus chovaných v zajetí v prostředí s žádnou nebo omezenou sociální interakcí se často vyvine abnormální chování a následně i změny v oblasti fyziologie (Harlow et al. 1965; Suomi a kol. 1971; Anderson & Chamove 1980; Capitanio 1986; Eaton a kol. 1994; Lutz a kol. 2003; Novák 2003; Lutz a kol. 2007; Rommeck a kol. 2011; Vandeleest a kol. 2011; Gottlieb a kol. 2013). Zatímco mírnější odchylky se mohou projevovat jako abnormální opakující se chování (např. přecházení, překlápění atd.) nebo nezraňující chování (např. sebe ukájení), extrémní formy mohou mít však závažné dopady a zahrnují sebepoškozování (Lutz et al. 2003; Novák 2003; Lutz a kol. 2007; Rommeck a kol. 2009 a; Gottlieb a kol. 2013). Jedinci, u kterých se vyvinulo takové chování, ohrozili welfare a ty s nejmenší socializací měli nejhorší výsledky (Harlow & Harlow 1962; Bayne a kol. 1992; Mason & Latham 2004; Rommeck a kol. 2009 b; Baker a kol. 2012 a). Kromě obav o welfare je péče o takto abnormální NHP finančně nákladná, protože jejich stavy vyžadují dodatečný enrichment, monitoring a veterinární léčbu, která je při absenci socializace nebo venkovního výběhu minimálně účinná (Bayne et al. 1995; Lutz et al. 2003; Novak 2003; Lutz et al. 2004; Gottlieb et al. 2011). Abnormální fyziologie následně omezuje využitelnost jedince pro výzkum (Coe et al. 1989; Capitanio 2011; Rommeck et al. 2011).

Splnění zvýšených standardů pro socializaci laboratorních makaků, zejména makaků rhesus, je náročné z několika důvodů. Makakové rhesus patří k nejdespotičtějším druhům makaků a své sociální systémy regulují častější a závažnější agresivitou než většina ostatních makaků (Thierry 2004). Agrese ve skupinách makaků rhesus se může pohybovat od mírných stavových interakcí (včetně sociální signalizace a minimálního kontaktu) až po těžké kousnutí způsobující trauma, které vyžaduje lékařské ošetření a v extrémních případech dokonce smrt jedince (Bernstein & Mason 1963). Určité množství traumatu způsobeného sociální agresí je pro makaky rhesus přirozené a nevyhnutelné, ať už ve volné přírodě nebo v zajetí. I přes míru agresivity je oddělení od skupiny nebo izolace velmi stresující vjem (DiVincenti & Wyatt 2011). Hromadící se studie také naznačují, že změny ve skupině nebo změny prostředí způsobují i nežádoucí fyziologické změny v organismu vyvolané stresem (Gust et al. 1994; Baker et al. 2012 b; Capitanio & Cole 2015). Takové změny v organismu mohou závažně ovlivnit výsledky výzkumu (Suomi et al. 1971; Gust et al. 1994). Pro blaho NHP, i pro vědu, v níž jsou využívány je důležité, aby jim bylo poskytnuto odpovídající sociální prostředí, a aby vědci (ošetřovatelé) plně chápali důsledky změn sociálního uspořádání pro své výzkumné projekty.

Ačkoliv se už dlouho uznává důležitost sociálního soužití skupin NHP, standardy se změnilo až v poslední době (National Research Council 2011). Sociální soužití je dnes považováno za natolik zásadní, že „Úřad pro dobré životní podmínky zvířat (2015)“ ve

Spojených státech uvedl v platnost všeobecná pravidla pro chov, kontrolována dozorovými orgány.

NHP musí být umístěni v sociálních zařízeních.

Ustájení je nyní skupinové nebo samostatné.

Samostatný typ ustájení je povolen pouze při doložených obtížích (nenalezení vhodného partnera, vědecky odůvodněná výjimka schválená výborem IACUC (Instituční výbory pro péči o zvířata).

Podobně se změnilo i předpisy v EU uvádějící, že sociální zařízení by mělo být normou pro druhy žijící přirozeně ve skupině (Směrnice Evropského parlamentu 2010). Na základě výsledků studií mají NHP v chráněném kontaktu podobné projevy abnormálního chování jako jedinci chováni odděleně (Baker et al. 2012 b), proto směrnice nepovažují chráněný kontrakt za odlišný od samostatného ustájení (National research council 2011; Association of Primate Veterinarians Scientific Advisory Committee) Z tohoto důvodu se dostalo chráněné ustájení přes mříž či síťovou stěnu pod zvýšenou kontrolu regulačních orgánů. Ústřední komise pro ochranu zvířat České republiky však popisuje vizuální zábrany jako povinnou součást výběhů při chovu více než dvou primátů. Z výkladu českých směrnic je jasně popsáno pouze jednotlivé ustájení a chráněný kontakt není definován (Ministerstvo zemědělství 2006).

Situaci a zátěž chovu v zajetí a ve výzkumu dále komplikuje skutečnost, že USDA (Americké ministerstvo zemědělství) nedávno změnilo předpisy týkající se úpravy zubů NHP za účelem prevence zranění. Úpravy zubů je nyní možné provádět pouze z terapeutických důvodů, nikoli za účelem prevence (Animal Plant and Health Inspection Service 2011), což je shodné s výkladem českých směrnic o nedovolených úpravách považovaných za týrání zvířat (Zákon 246/1992 Sb.). Tím se zvýšilo riziko i závažnost poranění způsobené při socializaci a skupinovém ustájení (Hannibal et al. 2014). Současně se zvýšilo vymáhání množství přípustných zranění nebo traumat vyplývajících ze sociálního ustájení zvířat či jejich oddělení od skupiny. Typy zranění, které jsou tolerovány v rámci procesu zřizování a socializace zvířat nejsou přesně definovány a jsou do značné míry ponechány na výkladu inspektorů USDA a MZe (Association for assessment and Accretation of Laboratory Animals 2015; Ministerstvo zemědělství české republiky 2006). Kombinace těchto konkurenčních poznatků nabízí nové výzvy pro naplnění potřeb welfare laboratorních NHP a otevírá výzkum v oblasti metod párování (Capitanio et al. 2015). Mezi hlavní ukazatele pro párování patří stabilita a jistota vztahu dominance (Lynch 1998), osobnost a temperament subjektu (Capitanio et al. 2015), výskyt škodlivé agrese (Crockett et al. 1994), typ ustájení (Schapiro et al. 2000) a předchozí sociální zkušenosti zvířat (Reinhardt et al. 1999).

3.5 Ubikace a rozložení výběhů

Při výběru nejvhodnějšího typu ustájení pro NHP je třeba zvážit mnoho faktorů. Mezi tyto faktory patří například: Jaké budou požadavky na výzkum? Jak často se bude s NHP manipulovat? Jak musí být subjekt přístupný ošetřovateli? Jak kompatibilní jsou jedinci? Jaké jsou zdravotní predispozice pro volbu typu ustájení? Jak dlouho bude NHP v objektu?

Obecně lze laboratorní ustájení rozdělit do tří základních kategorií, a to jednotlivé, párové a skupinové. Ke každému typu existuje ještě několik přechodných možností. Příkladem je přerušovaný kontakt, kdy jsou jedinci odděleni na určitou část dne (noc), po dobu podávání stravy nebo po čas odebrání vzorků (Schapiro et al. 2000). Kompatibilní subjekty mohou být ve dvojicích, zatímco jiní (nekompatibilní) vyžadují oddělený prostor. Ačkoli zde uvádím pouze několik možností, ukazují složitost volby umístění NHP a jejich potencionální dopad na chování, pohodu a zdraví zvířat. Proto je vhodné do tohoto aspektu zařadit konzultaci s behavioristou a veterinárním lékařem, aby určili nejlepší možnost umístění, která bude vyhovovat jak zvířatům, tak potřebám výzkumu.

3.5.1 Jednotlivé ustájení

Jedná se o ustájení jednoho NHP v samostatném prostoru, který nesdílí s dalším jedincem. Výhodou tohoto typu ustájení může být snadný přístup ke zvířeti, omezení přenosu nemocí a eliminace zranění při konfliktu s dalším jedincem. Samostatné ustájení také usnadňuje odběr vzorků (moče, výkalů). Může s sebou však přinášet vyšší náklady na chov spojené s obohacením prostoru či zdravotním stavem odděleného jedince, který má odlišné imunitní reakce, než jedinci ustájení ve skupině (Schapiro et al. 2000).

Vzhledem k tomu, že jsou primáti společenská zvířata, vykazují jedinci v samostatném ustájení jen omezený repertoár druhově specifického chování a mohou postrádat strategie zvládnání stresového prostředí. Tyto dopady jsou podrobně definovány právě u tohoto druhu makaků (Novak & Suomi 1991). U makaků v samostatném ustájení je také větší riziko, že budou vykazovat abnormální chování a potencionálně způsobí zranění (Lutz et al. 2003). Izolace má největší dopad na mláďata opic. U mláďat vyvolává syndrom přikrčení, sevření, sání a kolébání, zejména při stresu (Harlow & Harlow 1962; Mason & Sponholz 1963) a čím větší je ranná sociální deprivace, tím větší je pravděpodobnost, že budou jedinci vykazovat bázlivé a uzavřené chování v dospělosti (Sackett 1967).

Ačkoliv se individuální chov standartně nepoužívá, v laboratorních podmínkách není takové ustájení dospělých jedinců neobvyklé. Stejně jako samostatné ustájení mláďat má i ustájení dospělých jedinců negativní dopady na vzorce chování. Bylo prokázáno, že samostatné ustájení v raném věku nebo po delší dobu zvyšuje pravděpodobnost výskytu nežádoucího chování, jako je motorická stereotypie, šťouchání do očí, tahání za chlupy, kousání a sebepoškozující chování (Lutz et al. 2003; Vandeleest et al. 2011).

Chráněné nebo kontaktní klece jsou jistou obohacenou formou samostatného ustájení, které umožňují jistý fyzický kontakt prostřednictvím širokých mříží, které zvířata oddělují. Opice spolu mohou fyzicky komunikovat, ale nemohou si vstupovat do klece (osobního teritoria). Výhodou tohoto ustájení je, že umožňuje individuální krmení a sběr vzorků a zároveň ponechává zvýšený sociální kontakt, přirozené chování a individuální volbu či kontrolu (Crockett et al. 1997), i když nenaplnuje všechny potřeby sociálního ustájení za všech okolností nebo u všech jedinců (Baker; Crockett et al. 2012).

Zdá se, že kontaktní páry provádějící grooming jsou nejkompatibilnější, pokud je pár opačného pohlaví. Například ve studii Crocketta bylo 100 % kompatibilních párů makaka

rhesus samice/samice nebo samice/samec. Zatímco páry samec/samec byli úspěšné pouze z 89 % (Crockett et al. 1997).

3.5.2 Párové ustájení

Je definováno jako ustájení dvou jedinců ve sdíleném prostoru. Vzhledem k historii primátů hraje sociální interakce klíčovou roli a ustájení v páru je nejučinnější formou obohacení pro laboratorní makaky rhesus, kteří nejsou chováni ve skupině (Lutz & Novak 2005).

Ustájení v páru umožňuje projevy typického chování pro daný druh jako je péče o tělo a sociální hra (Crockett et al. 1994; Eaton et al. 1994; Schapiro & Bloomsith 1994). Sociální stimulace je proměnlivá a nepředvídatelná, je tedy méně pravděpodobné, že povede k habituaci než jiné neživé formy obohacení (předměty). Po více než jednom roce stráveném v párovém ustájení strávili makakové rhesus více času spolu než v přítomnosti dalších objektů, což ukazuje na nedostatek habituace v prostoru (Reinhardt 1990).

Bylo také zjištěno, že párové ustájení makaků rhesus výrazně snižuje míru abnormálního chování jedinců chovaných v zajetí (Baker; Bloomsith a kol. 2012; Eaton a kol. 1994; Reinhardt 1999; Weed a kol. 2003) a kompatibilní sociální partner může napomáhat snižování stresu (Baker; Bloomsith a kol. 2012; Doyle a kol. 2008; Gilbert & Baker 2011).

Další studie uvádí, že mláďata makaků rhesus v páru podstoupila méně klinické léčby a terapie než v jakémkoliv jiném typu ustájení (Schapiro & Bushong 1994). Pokud jde o párování během výzkumu, z odebraných vzorků pro výzkum během párování kompatibilních párů se neprokázal žádný vliv na výsledky potřebné pro výzkum (Roberts & Platt 2005). U testování operantního chování může mít doba párování vliv na chování jedinců, a tudíž zkreslit některé parametry výzkumu. To je třeba zvážit při plánování experimentu (Hotchkiss & Paule 2003).

Ne všechny páry jsou úspěšné, ale již před společným ustájením se dají u některých páru predikovat pozitivní výsledky. Například samičí páry bývají úspěšnější než samčí (86-100 % vs. 51-92 % úspěšnosti) (Abney et al. 2011; Crockett et al. 1994; Eaton et al. 1994; Reinhardt 2002). Pokud byly páry shledány nekompatibilní, bylo to zpravidla kvůli neustávajícím bojům, zraňování nebo monopolizaci potravy vůdčím jedincem (Baker; Bloomsith et al. 2012). V tomto případě je vždy důležité zvážit náklady a přínosy pro každý pár. Například pro mladá zvířata, která by byla ustájena společně po delší dobu, by párování bylo velmi výhodné. Pokud se však jedná o dospělé nebo starší samce makaků rhesus, nemusí výhody párování převážit rizika zranění.

Párování opic, které předtím nebyly v sociálním chovu, je složitý a zdlouhavý proces, který vyžaduje strukturovaný plán a osoby znalé druhu a jednotlivých zvířat, aby byl úspěšný. IACUC by si měl být vědom složitosti tohoto procesu při posuzování plánů na umístění NHP. Výbor IACUC by si měl být rovněž vědom široké škály druhově specifických sociálních faktorů, které ovlivní rozhodnutí o umístění různých druhů opic (Association for Assessment and Accreditation of Laboratory Animal Care International 2015).

3.5.3 Skupinové ustájení

Skupinové ustájení je definováno jako sociální skupina tří a více jedinců obývajících společný prostor. V závislosti na dostupných prostorách a na potřebách managementu mohou být skupiny různě velké. Typy skupinového ustájení se také mohou lišit podle složení skupiny (např.: rodina, skupina mladých jedinců, samice, samci) a prostředí (např.: uvnitř nebo venku či obojí).

Metody používané pro ustájení skupin jsou omezeny rozdíly mezi druhy, zařízením pro ustájení a potřebami výzkumu. Například malé druhy primátů (tamarín, kotul), které žijí v rodinných skupinách, mohou být umístěny uvnitř v menším prostoru, zatímco středně velké harémové druhy opic (jeden samec, více samců) vyžadují více prostoru buď uvnitř nebo venku, a větší tlupy makaků nebo pavíánů mohou být i pouze ve venkovním ustájení (Schapiro et al. 1996).

Postupy používané při vytváření skupin se liší podle druhu, počtu a podmínek ustájení. Mohou se pohybovat od postupného vytváření skupiny po etapách (Westergaard et al. 1999), přes přidávání členů prostřednictvím porodů (Bernstein 1991), až po současné přivádění neznámých jedinců najednou (Bernstein 1991; Westergaard et al. 1999).

Umístění NHP v sociálních skupinách nejvěrněji kopíruje sociální interakce, které zvířata zažívají ve volné přírodě, což dále podporuje chování typické pro daný druh a psychickou pohodu. Zvířata chována ve skupinách například tráví více času společnou péčí, pohybem a průzkumem prostředí (Kessel & Brent 2001; Schapiro et al. 1996; Spring et al. 1997) a méně času vykazují abnormální chování (Bayne et al. 1992; Kessel & Brent 2001; Schapiro et al. 1996; Spring et al. 1997). Není překvapivé, že výhody sociálního ustájení výrazně převažují nad výhodami pouhého obohacení (Schapiro et al. 1996; Spring et al. 1997). S těmito výhodami však přicházejí i náklady. Jedním z možných nákladů skupinového ustájení je, že zvířata jsou méně přístupná, pokud jsou umístěna ve větších sociálních skupinách. Tento problém lze překonat vhodnou konstrukcí klece a/ nebo výcvikem zvířat. Zvířata chována ve skupinách lze například vycvičit k tomu, aby vstupovala do menších výběhů, přenosných boxů nebo skluzavek pro oddělení a individuální přístup (Schlabritz-Loutsevitch et al. 2004), a implantované mikročipy lze použít k identifikaci jedinců, kteří mají přístup k předmětům, jako je krmivo z dávkovače granulí (Wilson et al. 2008).

Dalším nákladem sociálního bydlení je vnitroskupinová agrese. Ve skupinách může docházet k závažným výbuchům agrese, které mohou mít za následek zranění nebo dokonce smrt (Judge et al. 1994; Samuels & Henrickson 1983). Ve velkých chovných skupinách může k agresi dojít při svržení dominantní samičí linie (Oates-O'Brien et al. 2010). Lze však zavést postupy, které dopad agrese zmírní. V závažných situacích lze například dotyčného jedince, skupinu nebo celou linii odstranit (Judge et al. 1994). Přidání dospělého samce ke skupině samic výrazně snižuje rozsah agrese mezi samicemi a v případech, kdy není žádoucí březost, lze použít vasektomovaného samce (Erwin 1977). Alternativou je použití výběhu s vizuálními bariérami, které umožňují vizuální nebo sociální oddělení, což pomáhá snížit počet zranění ve skupinách (Westergaard et al. 1999). Průběžné sledování chování je však nezbytné pro řízení sociálních skupin a pro rychlý zásah v případě zjevné agrese.

3.6 Vokalizace

Na základě minulých studií víme, že vokalizace u primátů je primárně vrozená a geneticky fixovaná, na rozdíl od lidské řeči (Hammerschmidt 2000, Fitch and Hauser 1995). I přes tento fakt se objevuje flexibilita (např.: frekvence, duration – doba trvání) ve vokálním vzoru, která je vázaná na kontext (Rowell & Hinde 1962.). Změny ve struktuře vokalizace mohou být také vztahovány k morfologicko-fyziologickým aspektům (tj., růst těla a hormonální sekrece), které následně ovlivňují struktury vokálního aparátu (např.: hlasivky) a mají dopad na produkci vokálního signálu (Barelli et al. 2013).

Makak rhesus patří mezi malou skupinu primátů, u které je známý vokální rejstřík. Vokální signál, který vydává makak rhesus se dělí do dvou hlavních skupin, na Harsh noises (drsné/svíravé zvuky) a Clear calls (jasné volání). Jedná se o 12 popsanych typů volání a zvuky Clear calls uvedené v případných situacích (Rowell & Hinde 1962). Volání poskytují informace o mnoha důležitých vlastnostech jeho interpreta, včetně pohlaví, velikosti, věku, reprodukční zdatnosti i momentálním emocionálním stavu (Peters 1983; Harvey 1985).

Uvádíme podrobně rozepsaný vokální rejstřík podle studie Rowella & Hinde z roku 1962. První skupina harsh noises (drsných zvuků) obsahuje širokou škálu frekvencí s podobnou intenzitou. Spektrogramy se v rámci této skupiny nijak zvlášť neliší, ale tyto zvuky jsou jasně identifikovatelné sluchem. Do skupiny patří vokály spojené s agonistickým chováním.

1) Bark (štěkání), který je téměř vždy doprovázený výhrůžným postojem směrem k nepříteli (cizinci, ošetřovateli nebo jinému jedinci stejného druhu). Tento typ hrozby většinou pramení ze strachu a nenásleduje po něm útok.

2) Pant-treath (výhrůžný útok), rychlá série po sobě jdoucích štěkání (tři nebo pět štěkání dohromady), které se liší intenzitou i hlasitostí. Hlasitost může v průběhu stoupat i klesat nebo znít jakoby šeptem (viz Obrázek 6 b). Tento zvuk, často doprovázený trhnutím hlavou nebo výpadem, je s velkou pravděpodobností spojen s následným útokem.

3) Roar (řev), další typ volání v této skupině, je podobný štěkotu, ale trvá 3 - 4x déle. Jedinec vydávající tento typ volání do zvuku dává celý svůj výdech a pauza mezi intervaly slouží pouze na nadechnutí. Řev můžeme zaznamenat při chráněném útoku přes mřížku nebo při útoku v rámci jedné hierarchické skupiny. Je spojen s vysokou mírou agresivity a zvíře vydávající tento zvuk nemá strach a je si zcela jisté výhrou. Řev také mobilizuje ostatní členy skupiny, aby se k útoku připojili.

4) Dalším typem této skupiny je growl (vrčení). Liší se od štěkotu rozdělením do tří fází. Obvykle bývá tišší a intenzita se v jednotlivých fázích neliší. Vrčení je vydáváno méně sebejistým (často submisivním) členem skupiny a plyne ze strachu.

5) Shriillbark je typ volání vydávaný v extrémních případech. Je spojením velmi pronikavého štěku a vrčení. Tento šum funguje jako poplašný výkřik, vydávaný v reakci na nečekaný pohyb např.: když vidí člověka zvedat ruce nebo brát do ruky předmět (uspávací pušku, síť). Skupina na něj reaguje velmi silně a okamžitě se spěchají podívat, co se děje a hrozí

„nepříteli“). Zvíře produkující tento zvuk upřeně hledí na nepřítele s doširoka otevřenými očima a naježenou srstí.

6) Squeaks (pískání). Jedná se o velmi vysoké, krátké zvuky. Obvykle jsou vydávány v sérii s dlouhými pauzami. Napadené zvíře tak dává najevo, že není schopno úniku nebo boje. Je spojen se strachovou grimasou.

7) Gecker (série výkřiků). V zásadě se jedná o zvuk mláděte. Série se skládá s krátkých zvuků po deseti. Mládě je vydává, když se matka snaží odejít od kojení nebo když neteče mléko. Volání je spojeno s prudkými, křečovitými pohyby, po nichž následuje těsné přilnutí.

8) Screech. Dva až tři výkřiky spojené dohromady od velmi nízké frekvence se stoupající tendencí. Obvykle mu předchází jedno nebo více volání. Při vráskotu jsou ústa široce otevřená a jsou vidět zuby. Vokál je slyšitelný po ukončení stresové reakce při ústupu strachu.

9) Food bark (potravní štěkot) je ve srovnání s běžným štěkotem delší a pomalejší. Frekvence jsou mnohem tišší. Rty jsou posunuty dopředu. Jsou úzce spojené s pohledem na potravu.

10) Long growl (dlouhé vrčení) je velmi dlouhý a hluboký tón vykazující souvislost se zvuky potěšení. Většinou tento zvuk vydávají samci při skupinovém groomingu (skupinové drbání).

11) Girning (děvčátko). Jedná se o nosové chrčení, což je velmi složitý a proměnlivý zvuk a je obtížné ho zaznamenat z důvodu nízké frekvence. Produkují ho samice při radosti. Většinou když jsou vypuštěny z klece do venkovního výběhu, „zazpívají“. Jde o mimořádně složitou zvukovou strukturu.

12) Explosive cough (výbušný kašel) má velmi náhlý a nejasný začátek. Při každém zakašlání se strhne celé tělo a také se zavrtí ocas. Jsou vydávány v sérii s velmi nízkou frekvencí i délkou. Vydávají ho samice, když vidí jinou samici s mládětem, které začíná sát. Obvykle sociálně blízká samice matky mláděte.

Druhá skupina vokálů „Clear calls“ jsou spíše zvučné zvuky, které se skládají z několika frekvenčních pásem. Ve spektrogramech je pak mezi těmito zvuky vidět patrný rozdíl. Špatně se však rozlišují pouhým sluchem. Clear calls se ozývá skoro ve všech 4-5 hlavních situacích, které u primátů často nastávají, proto uvedeme pouze příklady volání.

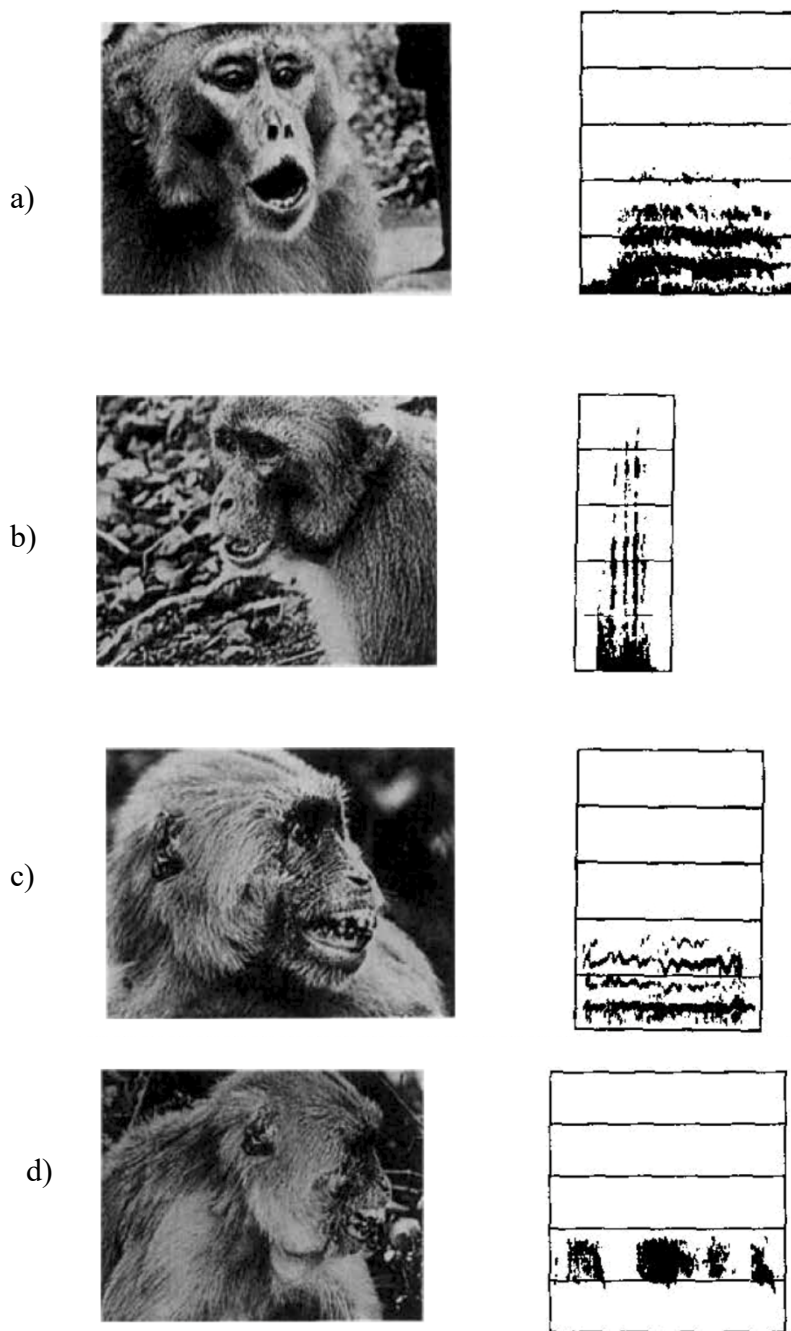
(a) Novements (změny). Ohlášení, že jiná zvířata jdou dovnitř nebo ven, lidé, kteří se blíží nebo opouštějí prostor jsou vždy ohlašováni jasným voláním. Občas se objeví ve volání ostrý tón jako poplach pohybu. Volání označující lidi je kratší než označení jedinců stejného druhu.

- (b) Separation (odloučení) vydávají zvířata oddělená od skupiny v kleci, i když jsou ve stejné části ohrady, jsou z odloučení nesvá. Volání jsou krátká s důrazem na konci. Na tento typ volání skupina neodpovídá a zvíře přestane vokalizovat, jakmile se vrátí do společnosti skupiny.
- (c) Conversation (konverzace) jsou produkována zvířaty ve skupině bez zjevného důvodu. Jiné zvíře často vzhledne směrem k volajícímu a odpoví. Taková „konverzace“ může sloužit k udržení kontaktu v rámci kolonie.
- (d) Shut out vydává skupina, pokud je jí po delší dobu znemožněn průchod z venku dovnitř a naopak. Vokál je složen ze dvou typů volání, tichého a ostrého. Oba jsou dlouhé. Tyto zvuky jsou obvykle vydávány ve dvojicích, kdy po nízkém drsném volání jednoho zvířete následuje vysoké volání druhého.
- (e) Food call (potravní volání) v reakci na výskyt potravy nebo náznak výskytu se ozývá nepřeborné množství zvuků. Variabilita plyne ze skupinové hierarchie, která je nejvíce patrná v době krmení a u krmítek je striktně dané pořadí. Pro některá zvířata znamená vhození potravy do krmítka okamžitou dostupnost a pro ostatní různě dlouhé čekání i možnost, že se cennější potrava vyčerpá, než na ně přijde řada.
- (f) Baby calls (dětská volání) Jedním z nich je série volání, když mládě opustí matka. Jedná se o vysoká, stoupající volání, která se s rostoucí intenzitou prodlužují a zesilují. Stejný typ volání používají i odrostlá mláďata (8 - 9měsíční), když je čas krmení a ona se neodvážejí přijít pro nabízenou potravu. Třetí typickou situací pro tento typ volání je, když se cítí mládě skutečně opuštěné, vydává dlouhé, vysoké volání se zakulacenými, dopředu posunutými rty. Toto volání působí na dospělé samice a nutí je, jít mláděti dělat „matku“.

Nejběžněji pozorovaným typem volání je „coo“, které může být produkováno v různém kontextu (Hauser 1992, Rendall 1996). Zvířata však vydávala i další, například agresivní „pant-threats“ a „pant-bark“ (Hauser et al. 1993), když se na ně neznámý pozorovatel díval tváří v tvář nebo na ně dlouho zíral. Tento druh vokalizace byl pozorován s téměř úplně zavřenými ústy a bez ochrany rtů (tz. „tense-mouth face“ van Hoofa 1967). Hroživé volání je krátké, hlučné, kašlavé volání (viz Obrázek 6) a byly sledovány i další typy volání jako „kokrhání“, „štěkání“, „kopulační výkřiky“, „vrčení“ a další ve vztahu k mimickým gestům s nimi spojených (Hauser et al. 1993).

V rámci této kapitoly a úvodu do základních typů volání a mimických gest uvádí studie (D. K. Hauser; C. S. Evans & P. Marler 1993) stručný přehled akustických modelů zvukové produkce s grafickým vyobrazením.

Hauser a kol. 1993 Soubor mimických gest v souvislosti s vokály primátů rodu makak rhesus



Obrázek 6: Akustické modely zvukové produkce s grafickým vyobrazením (přejato z Hauser et al. 1993) – část první

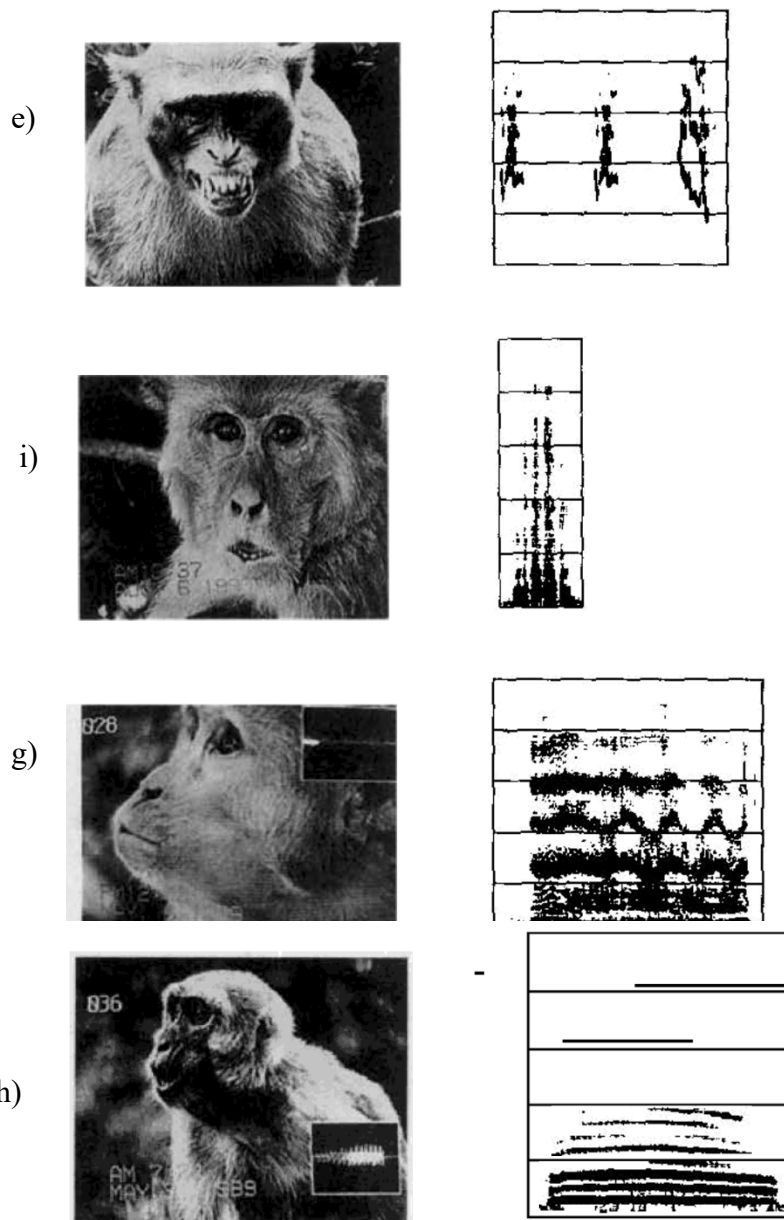
Na obrázku 6 jsou vyobrazeny spektrogramy a odpovídající mimické vzorce osmi typů vokálů v repertoáru primátů rodu makak rhesus:

a) Štěkání, b) „Pant-threats“, c) vlnivé výkřiky, d) hlučivé výkřiky (např.: řev, pískání nebo screech).

Štěkání (a) vydávají většinou dominantní agresivní jedinci a je spojeno s fyzickou agresí. Hrozba spodní čelisti (b) je také vydávána agresivním jedincem bez fyzického kontaktu.

U obou typů volání jsou rty mírně vystrčené a maximálně roztažené. Při vydávání štěkotu (c) je dolní čelist ve své nejnižší možné poloze.

Vlnivé a hlučivé zvuky (c, d) vydávají jedinci ohroženi dominantním členem skupiny (Gouzoules et al. 1984) Hlučivé výkřiky jsou spojeny s fyzickým útokem. Při obou typech vokálů jsou rty zatažené, čímž se odhalují zuby.



Obrázek 7: Akustické modely zvukové produkce s grafickým vyobrazením (přejato z Hauser et al. 1993) – část druhá

Kopulační výkřiky (e) vydávají pouze reprodukčně zralí samci během kopulace. Rty jsou stažené jako při produkci vlnivých či hlučivých výkřiků, ale zuby jsou sevřené. Během

afiliativních interakcí se ozývají zvuky jako „vrčení“, „děvčátko“ a „kuňkání“ (i, g, h) v rejstříku vokálů označené jako 10 a 11.

Primáti používají k dorozumívání i nehlasné zvuky. Typickým příkladem této skupiny zvuků jsou skoky, údery do předmětů, kopání, mlaskání, či otřesy. Vydávané zvuky se používají například při ohrožení/napadení soupeřů (Rowell & Hinde 1962).

U makaků rhesus jsou známé i příklady vokální mimiky, kterou používají při produkci různých vokálních vzorů. Výsledky ukazují, že různé typy volání jsou spojeny s postavením rtů a dolní čelisti zvířete (Hauser et al. 1993).

Schopnost rozpoznávat a přesně interpretovat výrazy obličeje je pro primáty, kteří se při sociální komunikaci spoléhají na tyto neverbální signály, nesmírně důležitá (Rowell & Hinde 1962). U těchto druhů včetně druhu makaka rhesus byly popsány čtyři typické výrazy obličeje, výraz s obnaženými zuby (A), křik (B), hrozba s otevřenými ústy (C) a „play face“ (D) (neboli obličej na hraní), opakující se u mnoha typů vokálů (van Hooff 1972). Tyto výrazy se v probíhajícím chování vyskytují s vysokou frekvencí a lze je snadno zachytit pomocí fotografie.

Na základě předchozí studie víme, že rozeznávání mimických vzorců je popsáno ve dvou kombinacích (Parr & Heintz 2009). Jedna kombinace představuje tvar úst, roztažená otevřená ústa versus nálevkovitá ústa, zatímco druhá kombinace představuje stažení rtů a otevření úst. Tyto rysy však samy o sobě nemohou vysvětlit celkový význam a naznačují, že opice se při rozlišování mezi různými výrazy nespolehají pouze na charakteristické rysy, ale i na vokální projev s nimi spojený (Parr & Heintz 2009).



Obrázek 8: Čtyři základní výrazy obličeje, výraz s obnaženými zuby (A), křik (B), hrozba (C) a „play face“ (D) (van Hooff 1972).

4 Výzkumná část

Výzkum probíhal ve výzkumné stáji v prostorách České zemědělské univerzity v Praze. Součástí byla péče o zvířata, krmení, úklid prostor a sledování jednotlivých parametrů.

Každý den ve dvousměnném provozu probíhala kontrola zvířat, krmení granulemi pro primáty, ovocem a zeleninou. Nedílnou součástí byla výměna vody, která se zvířatům poskytovala ad libitum. Spotřeba vody byla denně zapisována, protože žíznivost může být indikátorem zdravotních obtíží. Během výzkumu bylo kontrolováno klima ve stáji (teplota), která byla ideálně okolo 20 °C a každý den se čistily prostory vysokým tlakem vody a čistícími prostředky určenými pro výběhy zvířat. Výběhy určené pro zvířata ve výzkumu mají složitější konstrukci a jednotlivé klece se dají od sebe oddělovat včetně venkovní části, která se dá úplně zavřít. To přináší velkou výhodu při manipulaci se zvířaty a vytváření etologických podnětů, které jsme se snažili v této práci pozorovat a podrobně popsat. Mohli jsme oddělovat jednotlivé subjekty od sebe, a tak simulovat situace odloučení a následného shledání, které jsou přirozené pro skupinové primáty tohoto druhu. Odloučení od skupiny je pro ně velmi silný stimul, a tedy i reakce na tuto situaci jsou velmi silné a doprovázené vokalizací, kterou jsme se snažili zaznamenat.

4.1 Výzkumné subjekty druhu makak rhesus

Výzkumná skupina byla tvořena třemi samci stejného druhu. Všechny subjekty se narodily v zajetí. Pochází z chovné kolonie v ČR, nikoliv z volné přírody. Skupina výzkumných primátů není kontaktní. Výzkum probíhal v rámci pozorování bez přímého kontaktu ošetřovatele s jedinci. Při nutném kontaktu (veterinární prohlídka, aplikace léčiv, převoz) se musí jedincům aplikovat anestetika po dobu zákroku.

Attila

Datum narození: 18.3. 2002

Pohlaví: samec

Nejdominantnější člen výzkumné skupiny.



Obrázek 9: Attila, jeden ze tří samců výzkumné skupiny primátů makak rhesus (vytvořeno autorkou 2024).

Puck

Datum narození: 12.6.2002

Pohlaví: samec

Puck je od začátku ve společném ustájení s dominantním samcem Attilou, je vůči Attilovi submisivní a jejich vztah je upevňován opakovanými hrozbami ze strany Attily. Naopak je přístupnější výzkumu ze strany experimentátorů.



Obrázek 10: Puck, jeden ze tří samců výzkumné skupiny primátů makak rhesus (vytvořeno autorkou 2024).

Vergilius

Datum narození: 2.9.2008

Pohlaví: samec

Vergilius je nejmladší člen výzkumné skupiny. Kvůli vysokému riziku agrese při kontaktu s ostatními je umístěn do samostatné ubikace s chráněným kontaktem. Na ostatní členy vidí, slyší je a ve venkovní voliére může dojít i ke chráněnému kontaktu přes klec.

U tohoto jedince jsme občas mohli pozorovat stereotypní chování.



Obrázek 11: Vergilius, jeden ze tří samců výzkumné skupiny primátů makak rhesus (vytvořeno autorkou 2024).

4.2 Prostory výzkumu

Výzkumná laboratoř je tvořena vnitřní a venkovní částí. Zvířata se mohou volně pohybovat celým prostorem. Jednotlivé úseky se dají v průběhu výzkumu oddělit kovovými zářkami. Ošetřovatel má tak snazší přístup ke zvířatům, může je oddělovat v době krmení, vyšetření či zavřít přístup ven během noci.

Vnitřní část je tvořena dvěma místnostmi. Přední z nich je určena primárně pro provádění behaviorálních studií a tréninku zvířat. Je tvořena komplexem propojených voliér. Voliéry obsahují dřevěné vyvýšené poličky určené k odpočinku nebo přemísťování se v prostoru. Nedílnou součástí jsou také kovové misky na krmení v podobě granulí, ovoce a zeleniny a závěsné napáječky na vodu v přední i zadní části klece. Obě části obsahují odtokový kanál pro usnadnění čištění prostor a odtok moči. V zadní místnosti se nachází vstup do venkovních výběhů. Venkovní prostory jsou vybaveny dalším enrichmentem v podobě stromových konstrukcí, houpaček z pneumatik, zavěšených lan a dalších předmětů. V rámci venkovního prostoru je i pozorovatelná pro ošetřovatele, aby mohl snáze pozorovat chování zvířat.

Zvířata jsou umístěna ve dvou oddělených prostorách. První skupinu tvoří dva samci s jasně danou hierarchií ve skupině. Třetí samec je v samostatné ubikaci s chráněným kontaktem. Samci na sebe vzájemně vidí, slyší svou vokalizaci a v určených místech na sebe i dosáhnou přes klec. Samec je oddělený z důvodu nevyřešeného hierarchického postavení ve skupině a z toho plynoucí agresivity.

Experimentální místnost má celkovou výměru 14,6 m² a je určena primárně pro provádění experimentů a sledování zvířat. Je k dispozici stůl s počítačem a nahrávacím zařízením propojeným se systémem kamer v prostorách laboratoře, vybavení pro údržbu hygieny, čisticí pomůcky i prostředky, lednice s potravinami a barel s granulí pro zvířata. Nedílnou součástí je pitná tekoucí voda, koše, venkovní kontejner na exkrementy a zásoba čisté dřevěné slámy. V této místnosti se také nachází veškeré vypínače, regulace teploty a automatická klimatizace (viz Obrázek 12).

Experimentální (přední) místnost obsahuje tři voliéry přístupné z chovné místnosti. Mají zděnou základnu a jsou umístěny po obou stranách místnosti pro dva oddělené výběhy. Pro skupinu dvou samců je celková výměra přední dvojklece 3,7 m² (A) a obsahuje čtyři dřevěné plochy. Pro samce ustájeného samostatně je výměra přední klece 2,3 m² (B) vybavena dvěma dřevěnými plochami (viz obrázky 13 a 14). Voliéry v této místnosti mají jednu či dvě strany tvořeny plexisklem, ve kterém je matice otvorů. Tyto otvory slouží k tomu, aby mohli primáti manipulovat v rámci tréninku a experimentů s objekty či aparaturami, které se nacházejí vně voliér, tak, aby k nim měl přístup experimentátor.



Obrázek 12: Experimentální místnost. Výzkumná stáj České zemědělské univerzity v Praze (vytvořeno autorkou 2023).



Obrázek 13: Vpravo klec A v experimentální místnosti. Výzkumná stáj České zemědělské univerzity v Praze (vytvořeno autorkou 2023).

Obrázek 14: Vlevo klec B v experimentální místnosti. Výzkumná stáj České zemědělské univerzity v Praze (vytvořeno autorkou 2023).

Ustájovací část se skládá z vnitřní ubikace určené pro ustájení primátů. Obsahuje čtyřdílnou klec, vždy dvě klece po obou stranách pro dvě oddělené skupiny zvířat. Výměra pro dvoučlennou skupinu činí 5,6 m² (A) + 2,3 m² (B) a pro samostatně ustájeného samce 5,6 m² (C) + 2,2 m² (D). Klec A a B je největší z vnitřního systému klecí a z ní je možný přístup do venkovních voliér přes spojovací tunely (viz obrázky 15 a 16).

Prostory A, B, C a D jsou určeny k ustájení zvířat a lze je propojit či uzavřít spojovacími otvory v případě ošetření nebo experimentu. V této místnosti je také automatická klimatizace.



Obrázek 15: Vpravo klec A v ustájovací místnosti. Výzkumná stáj České zemědělské univerzity v Praze (vytvořeno autorkou 2023).

Obrázek 16: Vlevo klec B v ustájovací místnosti. Výzkumná stáj České zemědělské univerzity v Praze (vytvořeno autorkou 2023).

Venkovní voliéry je možné zpřístupňovat zvířatům podle potřeby, počasí a denního režimu. Jsou vzájemně propojeny dveřmi a přechodovými otvory pro primáty. Zvířata mají možnost projít z poslední klece vnitřního komplexu přes kovový tunel do venkovních prostor. Díky kovové mříži mají rozhled a mohou sledovat venkovní dění i sebe navzájem v rámci tří částí, které jsou od sebe oddělené. Venku je také možné pozorovat více typů chování jako např. allogrooming a skupinová péče o tělo. Z tohoto důvodu je součástí oddílu „pozorovatelná“ přístupná z vnějšku voliéry vyobrazena na obrázku č. 19. Umožňuje vstup pracovníků kvůli kontrole zvířat nebo provádění experimentů.

Výměra tří částí voliéry: 14.3 m² (E), 14.4 m² (F), 11.9 m² (G) (viz Obrázky 17, 18 a



19).

Obrázek 17: Vpravo klec E ve venkovní voliére. Výzkumná stáj České zemědělské univerzity v Praze (vytvořeno autorkou 2024).

Obrázek 18: Vlevo klec F ve venkovní voliére. Výzkumná stáj České zemědělské univerzity v Praze (vytvořeno autorkou 2024).



Obrázek 19: Klec G s pozorovatelnou ve venkovní voliére. Výzkumná stáj České zemědělské univerzity v Praze (vytvořeno autorkou 2024).

4.3 Sběr dat

4.3.1 Nahrávání behaviorálních prvků

Jednotlivé reakce zvířat jsme zaznamenali na kamerový systém, který byl zapnutý kontinuálně 24 hodin denně. Systém byl složen ze šesti jednotlivých kamer. Každá zaznamenávala určitý úsek výběhu. Tři kamery byly umístěny v experimentální místnosti a tři v ustájovací části. Z důvodu dosahu elektrického vedení a možné obsluhy kamer byly kamery pouze ve vnitřní části ubikací. Venkovní voliéry tedy nebyly zahrnuty do výzkumu. Výzkumná skupina však během doby nahrávání (převážně v zimních měsících) nestrávila venku příliš mnoho času, což jsme popsali ve výsledcích a následné diskuzi. Měli jsme možnost zaznamenat nejen jednotlivé reakce, ale i přirozené cirkadiánní rytmy, přirozené chování zvířat ve skupině, v/i bez přítomnosti ošetřovatele nebo stereotypní druhy chování v závislosti na chovu v zajetí. Zaznamenávání dat probíhalo od 8.11.2023 do 20.3.2024.

4.3.2 Nahrávání vokalizace

Kamerový záznam byl bez zvukové stopy, kterou jsme nahrávali odděleně na song meter, který byl umístěn nad dveře mezi experimentální a ustájovací místností. Detekoval jednotlivé typy volání během stresových situací i přirozených komunikačních drah zvířat. Výstup dat ze song meteru byl v podobě hlasového záznamu MP3 a spektrogramů, které jsme nahrávali v izolovaných týdnech souběžně s nahráváním obrazu.

4.4 Analýza dat

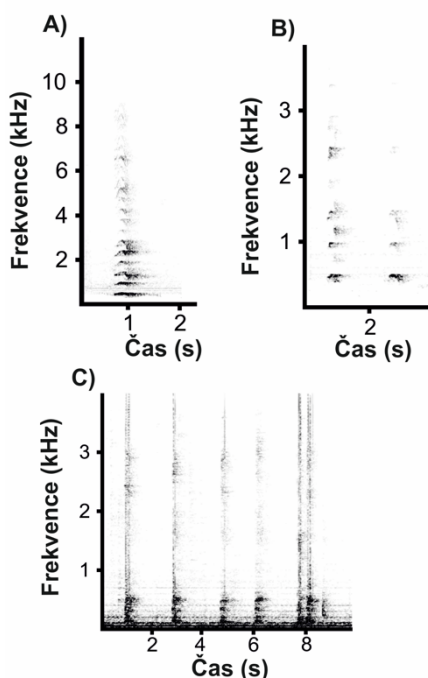
4.4.1 Chování

Kamery nahrávaly v časových intervalech po 30 minutách. Nahrávání bylo izolováno na jednotlivé týdny (celkem 4), jak je tomu běžně u etologických typů pozorování (Fooden 2000). Pravidelně jsme prováděli zálohování dat na pevný disk. Z disku se snaže dala data přehrát a zaznamenat každou akci a situaci v průběhu dne/noci. Celkový objem dat činil 700 záznamů za každý izolovaný týden, celkem tedy 2800 videí. Zápis jednotlivých reakcí a činností následně vytvořil etogram zkoumaného druhu.

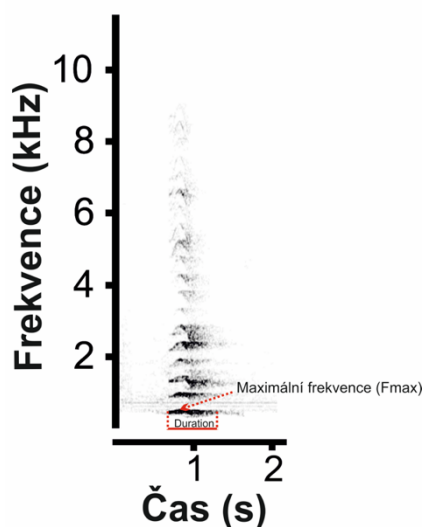
4.4.2 Vokalizace

Ze záznamu byly rozpoznány 3 typy volání o různé frekvenci a byla zkoumána i délka trvání jednotlivých vokálů. Na základě těchto dat byl vytvořen data soubor pro statistické šetření, kde jsme porovnávali jednotlivé typy volání a dva zkoumané faktory. Použili jsme jednocestnou ANOVU pro porovnání středních hodnot jednotlivých skupin (A, B, C) typů volání a zkoumali četnost výskytu a nezávislé kategoriální proměnné (faktory) v podobě frekvence a „duration“. Tři izolované typy volání jsme také graficky vyobrazili v podobě spektrogramů a popsali ve vizuální rovině.

Graf 1



Graf 2



Graf 1: Reprezentativní spektrogramy typů volání: A „coo“, B „food call“ a C „bark call“ (tvorba spektrogramů Dr. Michal Hradec 2024)

Graf 2: Reprezentativní spektrogram ukazuje akustické parametry, které byly analyzovány: Duration = časové trvání vokalizace a Fmax = maximální frekvence vokalizace (tvorba spektrogramů Dr. Michal Hradec 2024).

Spektrogramy – obrazové vyjádření vokalizace prostřednictvím dvou os: x-osa = čas (s) a y-osa = frekvence (kHz). Po kontrole záznamů jsme našli tři typy volání, které jsou viditelné na grafu č. 1: A) coo call někdy nazýván clear call; B) food call; C) bark call.

Na druhém grafu č. 2 je reprezentativní spektrogram, který ukazuje, jaké aspekty jsme u všech těchto typů volání měřili. Bohužel z důvodu hluku ve vnitřní ubikaci jsme se rozhodli pouze pro dvě proměnné: „duration“ = časové trvání a maximální frekvenci.

4.4.3 Predikce

V rámci chování jsme očekávali vyšší aktivitu během dne oproti noci, Také skupinové interakce jako grooming a allogrooming v nepřítomnosti ošetřovatelů. Naopak stresové chování a hrozby v době, kdy je ošetřovatel v prostorách přítomen. Stresové situace nebyly vytvářeny uměle, mohly však vznikat při manipulaci se zvířaty, například při jejich oddělování kvůli čištění voliér a podobně. Přitom jsme sledovali chování primátů a jejich vokalizaci. Při vyhodnocování dat jsme předpokládali rozdílné rozptyly mezi jednotlivými typy volání a jejich možnou souvislost a potvrzení nebo vyvrácení shodnosti chování s ostatními publikacemi uvedenými v rešeršní části této studie.

4.4.4 Výzkumná otázka

Jak se liší charakteristiky jednotlivých vokálních vzorů, které vydávají jedinci v této konkrétní výzkumné skupině?

5 Výsledky

5.1 Repertoár chování-deskripce

Tabulka zobrazuje jednotlivé projevy zvířat v daných situacích. Rozdělili jsme je do třech základních skupin, a to „individuální, „potravní“ a „sociální.

Skupina „individuálního“ chování zahrnuje buď aktivity prováděné v úplném osamění bez reakce na podněty, v reakci na nepotravní objekt, který vyvolal u jedince konkrétní reakci nebo manipulaci s vlastním tělem a sebepečí, kdy zvíře v rámci dané aktivity pečuje o svůj zevnějšek (např.: srst, drápy, tlapy). Druhá skupina „potravního“ chování obsahuje veškeré aktivity spojené s vyhledáváním, konzumací potravy a potravní strategií. Poslední námi popsána skupina „sociálního“ chování doplňuje souvislosti interakcí v rámci druhu mezi jedinci. Jedná se buď o nekontaktní reakce, kdy na sebe jedinci reagují a komunikují přes klec nebo z různých míst, kontaktní, kdy jsou jedinci v jednom výběhu nebo přímo vedle sebe a tato kategorie zahrnuje primárně hierarchické typy chování. Návazná kategorie, která se v přirozeném prostředí nevyskytuje je interakce s ošetřovatelem. Zvířata pochopitelně reagují i na osoby pohybující se v prostorách laboratoře, ať už při úklidu, poskytování potravy či pouhého pohybu v jejich blízkosti. Vzhledem ke skutečnosti, že naše výzkumná skupina na ČZU byla narozena a odchována v zajetí, je jejich práh tolerance značně posunut a jsou více tolerantní než jedinci z volné přírody, bez kontaktního chovu s ošetřovateli.

Tabulka 1: Repertoár chování druhu makak rhesus (vytvořeno autorkou 2024).

Základní skupiny (3)	Aktivita
Individuální	
•	Otáčení dokola na jednom místě
	Spánek
	Sed s předními tlapami přes sebe
	Sed s koleny pod bradou
	Spaní se svěšenou hlavou
•	Zaklánění se v sedě
	Přikrčení v širokém sedu
	Rozhlížení
	Zaujmutí pozice v průchodu mezi výběhem 1 a 2
•	Stavění se na zadní nohy na stupínku ve výběhu 1
	Sklon z poličky dolů
	Pozice 1 tlapy v otvoru + pohled pod ní
	Chůze po podlaze a hledání
	Běh po zemi a pohled do kanálu
	Oklepání se
	Gesto tlapy na hrudi
	Zívání
	Typ sedu-loket opřený o koleno
	Chůze s ocasem svěšeným dolů
Δ	Chůze s ocasem ve výšce těla

	Sed s nohama svěšenýma dolů z police
	Sed v průchodu výběh A + zavěšení na kovové kleci
	Kálení v sedě/ve stoje
	Sed s tlapami na sobě
	Sed s nataženou zadní tlapou
	Močení na zemi
	Pohled s vyplazeným jazykem
•	Skokové přesuny z místa na místo
	Kýchání
S nepotravním objektem	
•	Pokládání hlavy do otvoru v plexiskle
	Okusování klece
	Olizování klece
	Čichání k podložce
	Otírání tlap o dřevěné police
	Tření tlapy o dřevěnou poličku + konzumace nepotravního objektu
	Pojídání dřevité slámy
	Olizování plexiskla
•	Přehazování dřevité slámy
Δ	Cloumání plexisklem
	Olizování dřevěných polic
Manipulace se svým tělem a sebedě	
	Olizování srsti
	Vytrhávání chlupů
	Škrábání se přední tlapou (drápy)
	Kousání drápů
	Drbání se nohou
	Oklepání se v sedě
	Čichání k tlapám
	Oklepání/třepání přední nohou
	Rychlé, opakované otírání tlamy a nozder hřbetem tlapy
	Drbání tlap
	Olizování prstů bez návaznosti na potravu
	Otírání hlavy o plexisklo
	Kousání se do srsti
	Sed v širokém dřepu + probírání srsti
	Drbání na břicho
	Drbání se na čele
	Drbání se v podbřišku
	Trhání chlupů + pojídání
	Strkání si prstu do nosu
	Zkoumání prstů
	Ohlížení se za zádi

Potravní	
	Posun sousta z lící torby
	Olizování tlap či prstů po konzumaci potravy
	Pití z napáječek
	Přežvykování
	Pití v sedě
	Otevření tlamy ze široka
	Pohyb jazykem s otevřenou tlamou
♥	Potravní pořadí
	Nahlížení do prázdné krmné misky
♥	Potravní strategie
	Mlaskání
Sociální	
S jiným jedince (nekontaktní)	Pohled na jiného jedince do protější klece s tlapou ven
Δ	Cenění zubů
	Přikrčený pohled na jedince v protější kleci (bez zubů)
	Předklon-rychlé změny poloh těla nahoru a dolu
	Leknutí
	Pokyn hlavou – gesto
	Chůze + opakování gesta
	Vyhlížení přes roh
	Pohyb ušima
♥	Vzájemné pozorování
Δ	Vyhlížení + cenění zubů
Δ	Zírání s viditelnými zuby
	Zírání s otevřenou tlamou (bez zubů)
	Pohyb spodní čelistí
•	Pohyb rty (pysky)
	Pohyb s výskokem
Δ	Zavěšení na klec + otevření tlamy
Δ	Zježení chlupů na hlavě
•	Pohyb hlavy ze strany na stranu
♥	Mlaskání
S jiným jedincem kontaktní	
	Útěk v rámci hierarchie
Δ	Vykálení se po útoku na dané místo
	Přesun na zem při střetu dvou samců
Δ	Hrozba
Δ	Vyhnání člena skupiny dominantním samcem
♥	Sezení společně na jedné poličce
♥	Společný odpočinek (grooming)

Jiný jedinec (ošetřovatel/cizí člověk)	
Δ	Cenění zubů
	Předklon-rychlé změny poloh těla nahoru a dolu
•	Pohyb hlavou ze strany na stranu
	Pokyn hlavou – gesto
•	Chůze + opakování gesta
	Pohyb ušima
Δ	Vyhlížení + cenění zubů
Δ	Zírání s viditelnými zuby
	Zírání s otevřenou tlamou (bez zubů)
Δ	Pohyb spodní čelisti
	Pohyb s výskokem
Δ	Zavěšení na klec + otevření tlamy
•	Skokové přesuny z místa na místo
	Vokalizace v reakci na ošetřovatele

• Symbol označuje projevy chování, které byly pozorovány u této konkrétní skupiny tří samců makak rhesus, a které mají repetitivní charakter. Opakování gest a aktivit může značit projev stereotypie (Lutz 2003).

Δ Symbol označuje pozorované typy chování, které jsem vyhodnotila jako projevy agrese. Vzhledem k přirozeně zvýšené agresivitě druhu nemůžeme s jistotou říct, zda jde v konkrétních situacích skutečně o projev mezidruhové agrese nebo pouze přirozené komunikační dráhy.

♥ Tímto symbolem jsou označeny kooperace v rámci výzkumné skupiny. Jsou to typy skupinového chování, grooming a skupinové interakce bez negativního kontextu.

5.1.1 Individuální

Otáčení se na jednom místě na stupínku (výběh 1) – Subjekt se otáčí kolem vlastní osy na vyvýšeném místě.

Spánek – vsedě s hlavou mezi kolena. V klubíčku.

Sed s překříženými předními tlapami přes sebe.

Sed s kolena pod bradou – brada položená na kolenou, tlapy svěšené podél těla.

Spaní se svěšenou hlavou – Subjekt se opírá o přední tlapy vsedě a hlava je volně svěšená do prostoru směrem dolů.

Zaklánění se vsedě – V pozici vsedě se subjekt drží opěrného bodu (otvoru v plexiskle/kraje poličky) a opakovaně zaklání hlavu dozadu s pohledem vzhůru.

Přikrčení v širokém sedu – vsedě s nohama od sebe a hlavou přikrčenou k podložce.

Rozhlížení – Subjekt se při určité činnosti zastaví a začne se rozhlížet po místnosti/výběhu.

Zaujmutí pozice v místě přechodu mezi výběhem 1 a 2 – Subjekt zaujímá strategickou polohu v místě s nejlepším výhledem do všech částí výběhu. Sedí v meziprostoru a tím i zabraňuje chovateli oddělit výběh 1 a 2.

Stavění se na zadní nohy na stupínku ve výběhu 1 – Jedinec zaujme vzpřímenou pozici a postaví se na zadní nohy. Tlapami se opírá o otvory v plexiskle a končetiny od zápěstí visí ven z klece

směrem dolů. V této poloze se rozhlíží. Tato aktivita byla pozorována i opakovaně bez reakce na podnět z okolí (Vergilius).

Sklon z poličky dolů – Jedinec se opírá o kraj poličky předními tlapami. Zadek je namířen vzhůru a hlava je naopak pod úroveň poličky.

Pozice jedna tlapa v otvoru a pohled pod ní – V pozici vsedě a tlapou prostrčenou skrz otvor v plexiskle se subjekt dívá ven z klece.

Chůze po podlaze a hledání.

Běh po podlaze + pohled do kanálu – Jedinec běhá po zemi a kouká do odtokového kanálu v podlaze. Po pohledu následuje útěk.

Oklepání se – v pozici ve stoje.

Gesto tlapy na hrudi – Vsedě si subjekt přejede tlapou po hrudi pouze 1x. Nejde o drbání.

Zívání – K této aktivitě dochází z velké části v sedě, kdy subjekt zívá s otevřenou tlamou a viditelnými zuby. Tato aktivita není projevem agrese či reakce na jiný subjekt. Jedná se o reflexní děj. V některých případech může jít i o projev úzkosti (Doyle et al. 2008).

Typ sedu loket opřený o koleno – Subjekt zaujímá pozici vsedě a přední tlapu (vždy pouze jednu) si opírá v oblasti lokte o koleno.

Chůze s ocasem svěšeným dolů – Přírozený typ chůze pro tento druh bez hlubšího významu.

Chůze s ocasem ve výšce těla – Tento typ chůze obsahuje hlubší význam. Zvíře aplikuje tento typ chůze ve stavu nervozity, stresu či jako hrozbu jinému jedinci.

Sed s nohama dolů – subjekt sedí s tlapami svěšenými dolů z police.

Sed v průchodu (výběh A) zavěšený na kovové konstrukci klece – subjekt sedí na kovové konstrukci klece a předními tlapami visí na kovové konstrukci.

Kálení – vsedě nebo ve stoje (pouze vykonání potřeby).

Sed s tlapami na sobě – Subjekt má položené přední tlapy na podložce jednu na druhé.

Sed s nataženou zadní tlapou – Subjekt se vsedě drží předními tlapami poličky, jednu nohu má pokrčenou a druhou nataženou směrem před sebe do prostoru.

Močení na zemi – Subjekt sedí na policičce a následně se přesune na zem za účelem vykonání potřeby.

Pohled s vyplazeným jazykem – bez zjevné reakce na podnět.

Skokové přesuny z místa na místo – bez předchozího impulzu. Možné vnímat jako projev stereotypie (Lutz 2003).

Kýchání – s kýchnutím dojde k předklonu.

S nepotravním objektem

Pokládání hlavy do otvoru v plexiskle – V pozici vsedě subjekt pokládá hlavu (bradu) do otvoru v plexiskle bez další aktivity a setrvává tak několik sekund až minut. Tuto pozici několikrát opakuje.

Okusování klece – Subjekt okusuje kovovou mříž.

Olizování klece – Subjekt bez předchozího zjevného podnětu olizuje kovové konstrukce klece.

Čichání k podložce – v pozici na všech čtyřech končetinách, ohnuté přední nohy + snížená hlava, ocas rovně v úrovni těla.

Otírání tlapou o dřevěnou policičku – Otírá tlapu o dřevěnou plochu a následně si ji přikládá k tlamě.

Tření tlapy o dřevěnou polici + konzumace nepotravního objektu – subjekt tře tlapou o dřevěnou polici a vkládá si něco do tlamy (ne jídlo). Následně si tlapu oklepe o sebe a očistí od zbytků.

Pojídání dřevité slámy.

Olizování plexiskla – bez zjevného důvodu. Dvě možné příčiny. Buď kvůli zbytkům potravy/pachu nebo jako projev stereotypie (Lutz 2003).

Přehazování dřevité slámy – podle pozorování v ní něco hledal (potravu).

Cloumání plexisklem – V pozici vsedě nebo ve stoje se subjekt drží otvoru v plexiskle a silou lomcuje sklem. Vyhodnocené v rámci pozorování jako projev agrese.

Olizování dřevěných polic – vrchní police výběh v experimentální části (Vergilius).

Manipulace se svým tělem a sebedpěče

Olizování srsti – Subjekt zaujímá pozici vsedě a olizuje si různé části těla. Zvýšená aktivita během období výměny srsti.

Vytrhávání chlupů (bez pojidání) – Subjekt si záměrně a vědomě vytrhává silou chlupy z různých partií těla. Může jít o abnormální odchylku od přirozeného chování (Doyle et al. 2008).

Škrábání se přední tlapou (drápy) – Subjekt se záměrně podrbe tlapou v místě impulsu. Následuje vizuální ohledání místa.

Kousání drápů – Subjekt si většinou v sedě prohlíží tlapu a následně si začne okusovat drápy a tím si je zkracuje nebo brousí. Jedná se o zevní úpravu.

Drbání se nohou – K tomuto typu drbání dochází ve stoje na hůře dostupných místech (záda, oblast za hlavou) nebo pro zvýšení intenzity drbání.

Oklepání se vsedě – Subjekt zaujímá polohu vsedě a k oklepání dojde bez vnějšího podnětu z prostředí. Nejde tedy o reakci na podnět ale vnitřní reflexivní impuls.

Čichání k tlapám – K tomuto typu chování dochází většinou vsedě, kdy je subjekt v klidu bez další aktivity. Může k němu také dojít v návaznosti na předchozí podrábání či vytržení chlupů.

Třepání přední nohou – Subjekt v pozici vsedě nebo stoje klepe přední nohou.

Rychlé opakované otírání tlamy a nozder – Subjekt si otírá nozdry a tlamu hřbetem přední tlapy. K této aktivitě dochází po krmení nebo v důsledku reakce na pach.

Drbání tlap – subjekt si drbe tlapu mezi prsty třením tlap o sebe.

Olizování prstů bez návaznosti na potravu – subjekt si olizuje prsty jeden po druhém vkládáním do tlamy.

Otírání hlavy o plexisklo – Subjekt si vsedě otírá hlavu o plexisklo.

Kousání se do srsti – Subjekt si zuby kouše do chlupů na paži. Ve výzkumném prostředí u tohoto druhu definováno veterinárním lékařem jako reakce na vlhkost a výměnu srsti.

Sed v širokém dřepu s nohama od sebe – Subjekt sedí v širokém dřepu otočený směrem k ocasu a probírá si srst.

Drbání na břicho – V pozici vsedě s hlavou předkloněnou směrem k břichu se subjekt drbe na břicho tlapou.

Drbání se na čele – při pohledu na podnět (zamyšlení).

Drbání se v podbřišku – v pozici vsedě bez následného vzrušení.

Trhání vlastních chlupů + pojidání – Subjekt si bez zjevné příčiny silou vytrhává chlupy z různých částí těla a následně je pojídá (zvýšené v době obměny srsti). Může být i projev stereotypie (Doyle et al. 2008).

Strká si prst do nosu + následně si ho prohlíží.

Zkoumání prstů – subjekt si v sedě mne prsty o sebe a prohlíží si je (bez příjmu potravy).

Ohlížení se za zádi – Subjekt v pozici na všech čtyřech se drží u kořene ocasu, otočený směrem za sebe si prohlíží vlastní zád'.

5.1.2 Potravní

Posun sousta z lícní torby – Subjekt si hřbetem tlapy otírá jednu či druhou stranu krku v místě torby a tím posouvá uložené zásoby potravy zpět do dutiny ústní.

Olizování tlap či prstů po konzumaci potravy – Subjekt si v pozici vsedě prohlíží tlapy a olizuje si je od potravy či jiných zbytků. Dochází i k vložení prstů do tlamy.

Pití z napáječek – Subjekt se drží všemi 4 tlapami konstrukce klece a je zavěšen do konstrukce pod napáječkou.

Přežvykování – reflexní děj pozorovaný s otevřenými i zavřenými ústy.

Pití v sedě s jednou nohou na mříži – Subjekt sedí na dřevěné polici, jednou nohou zavěšený na kovové konstrukci klece a u toho pije z napáječky.

Otevření tlamy ze široka – v návaznosti na posun sousta z lícní torby.

Pohyb jazykem s otevřenou tlamou – posun jazykem směrem ven z tlamy (přežvykování).

Potravní pořadí – Attila na polici u krmení, Puck pod ním na zemi čeká.

Nahlížení do prázdné krmné misky – v nepřítomnosti ošetřovatele, tedy po uplynutí delšího intervalu od posledního krmení.

Potravní strategie – Puck sní jen část své krmné dávky. Zbytek nechá Attilovi (dominantnímu samci (úplatek).

Mlaskání – při nebo bezprostředně po konzumaci potravy.

5.1.3 Sociální

S jiným jedincem (nekontaktní)

Pohled na jiného jedince do protější klece s tlapou ven – Subjekt 1 se dívá směrem do protější klece na subjekt 2 v relaxační pozici s tlapou vysunutou ven skrz otvor v plexiskle. Pouze vzájemné pozorování bez známek agrese.

Cenění zubů – V reakci na jiného jedince (ošetřovatel či jiné zvíře ze skupiny). Ve stoje spojené s pohledem na daný podnět.

Příkrčení, pohled na jedince v protější kleci (bez zubů) – Přejít z pozice ve stoje do příkrčení, kdy má subjekt pokrčené přední nohy a hlavu v nižší poloze.

Předklon – Zrychlené změny poloh předních nohou a hlavy nahoru a dolu. V reakci na jedince, který ho sleduje (ošetřovatel, jiné zvíře ze skupiny).

Leknutí – Z pozice vsedě vyskočí rychle na všechny čtyři a zůstane přikrčený k podložce. Rozhlíží se a následně pokračuje v přerušené aktivitě.

Pokyn hlavy – prudký pohyb hlavou nahoru v pozici ve stoje (výrazný).

Chůze + opakování gesta – v průběhu chůze subjekt opakuje gesto tlapou. Příkladá si ji k bradě a následně natahuje dopředu před sebe.

Vyhlížení přes roh – V pozici vsedě ve výběhu C za rohem s náklonem vyhlíží skrze průchod do klece B v experimentální části.

Pohyb ušima – Typický pohyb uší směrem za zdrojem zvuku.

Vzájemné pozorování – V rámci jednoho výběhu jeden člen skupiny pozoruje druhého z opačného konce výběhu.

Vyhlížení + cenění zubů – Subjekt vyhlíží na jiného jedince mimo klec a opakovaně cení zuby.

Zírání s viditelnými zuby – Při sledování podnětu delší dobu, subjekt opakovaně odhaluje zuby (špičáky).

Zírání s otevřenou tlamou – Jedinec sleduje podnět (jedince) s otevřenou tlamou bez viditelných zubů.

Pohyb spodní čelistí – Subjekt pohybuje spodní čelistí nahoru a dolů, bez konzumace potravy (nejde o přežvykování). V tomto případě jde o hrozbu či strachovou reakci (Hauser a kol. 1993).

Pohyb rty (pysky) – v rychlém tempu (cvakání) při pohledu z klece ven.

Pohyb s výskokem – prudké vyskočení ze sedu na všechny čtyři končetiny v reakci na jiného jedince/ošetřovatele.

Zavěšení na klec + otevření tlamy – v reakci na příchod jedince/ošetřovatele do stejné místnosti.

Zježení chlupů na hlavě – spojené s hrozbou na jiného jedince.

Pohyb hlavy ze strany na stranu – subjekt v pozici vsedě pohybuje hlavou ze strany na stranu v reakci na jiného jedince.

Mlaskání – projev afiliativního chování.

S jiným jedincem (kontaktní)

Útěk v rámci hierarchie – před dalším členem skupiny (A+P).

A- Příchod s ocasem nahoru vzpřímeným.

P-útěk po zemi – podřízený.

Vykálení se po útoku na dané místo – Akce bezprostředně po kontaktu (projev dominance).

Značení teritoria.

Přesun na zem – Při střetu dvou samců v jedné kleci submisivní samec projevuje podřízenost sestupem na zem.

Hrozba – Subjekt v pozici ve stoje se prudce zvedá a zvedá hlavu vzhůru (zaklání se).

Vyhánění druhého člena skupiny – Subjekt vstoupí do prostoru, kde se nachází jiný člen skupiny a hrozbami (rychlými pohyby vpřed) proti němu ho donutí k přesunu.

Sezení společně na jedné poličce – Dva členové skupiny sdílí jednu poličku k sezení bez zjevné agrese či negativní interakce.

Společný odpočinek – Dva jedinci spí na jedné poličce. Jedná se o grooming (Maestripiieri & Hoffman 2012).

S jiným jedincem (Ošetřovatelem/cizí osobou)

Cenění zubů – V reakci na ošetřovatele či jiné zvíře ze skupiny. Ve stoje spojené s pohledem na daný podnět.

Předklon – Zrychlené změny poloh předních nohou a hlavy nahoru a dolů. V reakci na podnět, který ho sleduje (ošetřovatel, jiné zvíře ze skupiny).

Pohyb hlavy ze strany na stranu – subjekt v pozici vsedě pohybuje hlavou ze strany na stranu v reakci na jiného jedince/ošetřovatele.

Pokyn hlavy – prudký pohyb hlavou nahoru v pozici ve stoje (výrazný).

Chůze + opakování gesta – v průběhu chůze subjekt opakuje gesto tlapou. Příkladá si ji k bradě a následně natahuje dopředu před sebe. V reakci na příchod ošetřovatele.

Pohyb ušima – Typický pohyb uší směrem za zdrojem zvuku.

Vyhlížení + cenění zubů – subjekt při pozorování objektu mimo klec opakovaně cení zuby.

Zírání s viditelnými zuby – Při sledování podnětu subjekt opakovaně odhaluje zuby (špičáky).

Zírání s otevřenou tlamou – Subjekt sleduje podnět s otevřenou tlamou bez viditelných zubů.

Pohyb spodní čelistí – Subjekt pohybuje spodní čelistí nahoru a dolů, bez konzumace potravy (Nejde o přežvykování). V tomto případě se jedná o hrozbu či strachovou reakci (Hauser a kol. 1993).

Pohyb s výskokem – prudké vyskočení ze sedu na všechny čtyři končetiny v reakci na jiného jedince/ošetřovatele.

Zavěšení na klec + otevření tlamy – v reakci na příchod jedince/ošetřovatele do stejné místnosti.

Skokové přesuny z místa na místo – v reakci na příchod ošetřovatele do experimentální místnosti nebo v době čekání na jídlo.

Vokalizace v reakci na ošetřovatele – viditelný pohyb hrudníku a postoj s otevřenou tlamou (zapojení hrudních a břišních svalů).

5.1.4 Abnormality

Z repertoáru byly vybrány typy chování, které byly z pozice ošetřovatele (jakožto způsobilé osoby, která zná subjekty výzkumu), vyhodnoceny jako abnormální. Abnormální chování je u zvířat definováno jako jakékoliv chování, které zvíře přirozeně nevykazuje ve volné přírodě. Jsou to například reakce na neobvyklé podmínky, které se běžně v přírodě nevyskytují, na ošetřovatele (z pohledu narušitele) nebo postupné rozvinutí stereotypního chování v důsledku chovu v zajetí (Lutz 2003; Doyle et al. 2008).

Měření bylo prováděno v zimních měsících, kdy byl subjektům zamezen přístup ven během větší části dne. V takovém případě se abnormální projevy můžou stupňovat jak ve frekvenci, tak v intenzitě. Konkrétní záznamy popsané v této studii odhalili několik abnormalit, které byly pozorovány v konkrétních návazných situacích.

- Otáčení se na jednom místě – Jedná se o aktivitu konkrétního samce (Vergília), který je chován odděleně v chráněném kontaktu. Dané chování vykazoval hlavně v noci nebo v době, kdy ostatní samci odpočívali. Na základě pozorování definujeme aktivitu jako projev stereotypie, při nedostatečné aktivitě či pocitu samoty.
- Zaklánění se v sedě – Bez definované příčiny. Sledováno v pozitivním kontextu radosti i v době osamění.
- Skokové přesuny z místa na místo – Pozorováno především během krmení, při nervozitě a těšení se na potravu.
- Trhání chlupů + požívání – Opět vykazoval oddělený samec, z možného důvodu snížené imunity v důsledku izolace (Doyle et al. 2008). Sledováno v zimních měsících během výměny srsti.
- Pokládání hlavy do otvoru v plexiskle – V době odpočinku či v noci, bez návaznosti na další aktivitu. Může jít pouze o uměle vytvořené místo pohodlí, na které je jedinec zvyklý. Druhou variantou vysvětlení může být nedostatečná aktivita a pocit „nudy“ v případě opakování projevu (Vergilius).
- Okusování/olizování klece – Okusování nebo olizování kovových konstrukcí vykazují většinou jedinci s nedostatkem minerálních prvků v potravě (Mahaney et al. 1995). Vzhledem ke kontrolované krmné dávce jsme tuto variantu vyloučili, ale ulpívání potravy na tlapách, kterými se zvířata dotýkají klecí a následně olizování by tuto aktivitu vysvětlovali.
- Tření tlapy o dřevěnou poličku + následná konzumace nepotravního objektu – Může vysvětlovat nedostatek minerálů (Mahaney et al. 1995) nebo zaplnění časového okna v době odpočinku („nudy“).
- Požívání dřevité slámy – V malé míře přirozené. Zvířata to dělají kvůli mechanickému zaplnění žaludku. Ve větším měřítku či opakovaně během dne však vyhodnoceno jako abnormální.
- Olizování plexiskla – Tuto aktivitu jsem pozorovala u dominantního samce Attily, který v rámci vlastního abnormálního chování roztírá potravu (i výkaly) po stěnách a následně ji olizuje (popsáno i ve studii Doyle et al. 2008).
- Přehazování dřevité slámy – Tento typ aktivity je velmi diskutabilní. Zvířata tohoto druhu mohou přehazovat slámu z více důvodů. Mohou v ní něco hledat či pouze

přesouvat na odpočinek či z místa, kde si chtějí zrovna sednout. Opakované přehazování z místa na místo už může naznačovat stereotypii a nedostatečnou aktivitu jedince.

Tabulka 2: Zařazení aktivit do skupin přirozených či abnormálních pro konkrétní zkoumaný druh makak rhesus (vytvořeno autorkou 2024).

Přirozené	Spánek
	Sed s předními tlapami přes sebe
	Sed s koleny pod bradou
	Spaní se svěšenou hlavou
	Přikrčení v širokém sedu
	Rozhlížení se
	Zaujmutí pozice v průchodu mezi výběhem 1 a 2
	Stavění se na zadní nohy na stupínku ve výběhu 1
	Sklon z políčky dolů
	Pozice 1 tlapy v otvoru + pohled pod ní
	Chůze po podlaze a hledání
	Běh po zemi a pohled do kanálu
	Oklepání se
	Gesto tlapy na hrudi
	Zívání
	Typ sedu-loket opřený o koleno
	Chůze s ocasem svěšeným dolů
	Chůze s ocasem ve výšce těla
	Sed s nohama svěšenýma dolů z police
	Sed v průchodu výběh A + zavěšení na kovové kleci
	Kálení vsedě/ve stoje
	Sed s tlapami na sobě
	Sed s nataženou zadní tlapou
	Močení na zemi
	Ohlížení se za zádi
	Pohled s vyplazeným jazykem
	Kýchání
	Drbání se na čele
	Drbání se v podbřišku
	Pohyb spodní čelistí
	Strkání si prstu do nosu
	Čichání k podložce
	Zkoumání prstů
	Olizování srsti
	Škrábání se přední tlapou (drápy)
	Kousání drápů
	Drbání se nohou
	Oklepání se v sedě
	Čichání k tlapám

	Oklepání/třepání přední nohou
	Rychlé, opakované otírání tlamy a nozder hřbetem tlapy
	Drbání tlap
	Olizování prstů
	Otírání hlavy o plexisklo
	Drbání se na břicho
	Sed v širokém dřepu + probírání srsti
	Olizování tlap
	Pití z napáječek
	Přežvykování
	Olizování prstů po konzumaci potravy
	Pití v sedě
	Otevření tlamy ze široka
	Pohyb jazykem s otevřenou tlamou
	Potravní pořadí
	Nahlížení do prázdné krmné misky
	Potravní strategie
	Mlaskání
	Pohled na jiného jedince do protější klece s tlapou ven
	Příkrčený pohled na jedince v protější kleci (bez zubů)
	Leknutí
	Pokyn hlavou – gesto
	Vyhlížení přes roh
	Pohyb ušima
	Vzájemné pozorování
	Zírání s viditelnými zuby
	Pohyb spodní čelistí
	Pohyb s výskokem
	Zavěšení na klec + otevření tlamy
	Útěk v rámci hierarchie
	Vykálení se bezprostředně po útoku na dané místo
	Přesun na zem při střetu dvou samců
	Hrozba
	Vyhnání člena skupiny dominantním samcem
	Sezení společně na jedné polici
	Společný odpočinek (grooming)
	Cenění zubů
	Předklon-rychlé změny poloh těla nahoru a dolu
	Pohyb hlavou ze strany na stranu
	Vyhlížení + cenění zubů
	Zírání s otevřenou tlamou (bez zubů)

	Zavěšení na klec + otevření tlamy
	Skokové přesuny z místa na místo
	Vokalizace v reakci na ošetřovatele
	Otírání tlapy o dřevěné police
	Vytrhávání chlupů
	Zježení chlupů na hlavě
	Chůze + opakování gesta
Abnormální	Otáčení se na jednom místě
	Zaklánění se v sedě
	Skokové přesuny z místa na místo
	Trhání chlupů + požívání
	Pokládání hlavy do otvoru v plexiskle
	Okusování klece
	Tření tlapy o dřevěnou policičku + konzumace nepotravního objektu
	Požívání dřevité slámy
	Olizování plexiskla
	Přehazování dřevité slámy
	Olizování kovové konstrukce klece

Během výzkumu a detekce typů chování jsem zaznamenala dva tyto výrazy tváře i u sledované chovné skupiny samců druhu makak rhesus. První vyfocenou grimasou byla popsána tvář křiku (Parr & Heintz 2009) v souvislosti s ošetřovatelem.



Obrázek 20: Křik (pořízeno autorkou 2024).

Z fotky je patrný první mimický vzorec v kombinaci otevřených úst a odhalených zubů (Parr & Heintz 2009). Bývá spojený s hrozbou přes mříž nebo strachovým podnětem.

Druhý námi pozorovaný mimický vzorec hrozby byl zaznamenán během oddělení chovné dvojce samců do jednotlivých místností. Po oddělení začal jeden samec vokalizovat s výrazem hrozby a zaujmoutím pozice v průchodu a další se přidali.



Obrázek 21: Výraz hrozby s otevřenými ústy (pořízeno autorkou 2024).

U druhého výrazu bylo viditelné postavení sevřených rtů a otevřených úst. Třetí zachycená fotografie vyobrazuje zívání samce, která v popisu základních mimických vzorců od Parr & Heintze z roku 2009 není popsána. Studie od Doyle et al. z roku 2008 však popisuje zívání jako možný projev úzkosti viz kapitola „Chov v zajetí“.



Obrázek 22: Zívání dominantního samce Attily (pořízeno autorkou 2024).

Samec má spodní čelist v nejnižší možné pozici s otevřenými ústy. Během zívání nebyly viděny odhalené zuby a zvíře nevykazovalo žádné známky reakce na podněty z okolí.

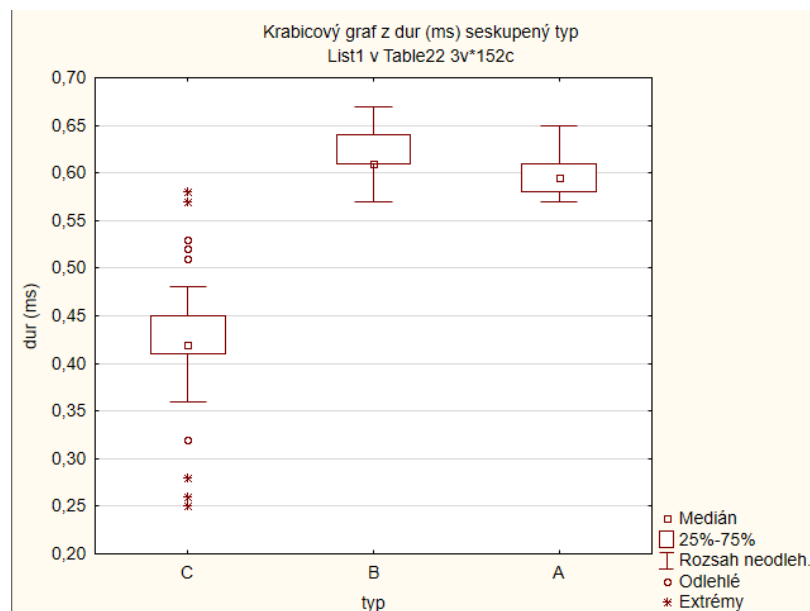
5.1.5 Vyhodnocení vokálního rejstříku

Tabulka 3: Porovnání středních hodnot jednotlivých typů volání pro faktor „duration“ (vytvořeno autorkou 2024).

typ; Průměry MNČ (List1 v Table22) Současný efekt: F(2, 149)=199,38, p=0,0000 Dekompozice efektivní hypotézy						
Č. buňky	typ	dur (ms) Průměr	dur (ms) Sm.Ch.	dur (ms) -95,00%	dur (ms) +95,00%	N
1	C	0,413765	0,006542	0,400838	0,426692	85
2	B	0,621613	0,010833	0,600208	0,643018	31
3	A	0,600000	0,010052	0,580137	0,619863	36

Tabulka 4: Porovnání středních hodnot jednotlivých typů volání pro faktor „frekvence“ v základních jednotkách Hz (vytvořeno autorkou 2024).

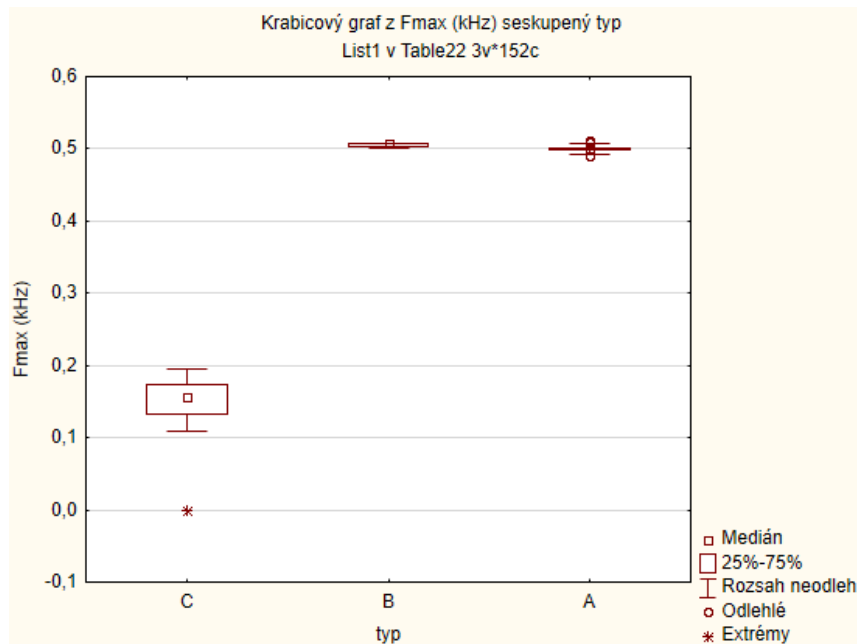
typ; Průměry MNČ (List1 v Table22) Současný efekt: F(2, 149)=6064,9, p=0,0000 Dekompozice efektivní hypotézy						
Č. buňky	typ	Fmax (Hz) Průměr	Fmax (Hz) Sm.Ch.	Fmax (Hz) -95,00%	Fmax (Hz) +95,00%	N
1	C	154,5529	2,096479	150,4103	158,6956	85
2	B	505,1613	3,471516	498,3015	512,0211	31
3	A	499,8611	3,221430	493,4955	506,2267	36



Graf 3: Grafické znázornění doby trvání (duration) pro jednotlivé typy volání (vytvořeno autorkou 2024).

Graf 3 zobrazuje trvání jednotlivých typů volání (A–, „coo“, B–, „food call“ a C–, „bark call“) pomocí krabicového grafu, který zobrazuje rozdílné rozptyly a průměry rozptylů každé

zkoumané skupiny. Statistická analýza ukazuje výsledné hodnoty (One-way ANOVA, $F=199,4$, $p=0,05$). Zvolený typ testování prokázal statisticky významný rozdíl v době trvání u jednotlivých typů volání (A, B, C). Z grafu je patrné, že vokál s nejdelší dobou trvání byl potvrzen typ B, tedy „food call“. K největším časovým odchylkám docházelo u typu C „bark call“, který je typický pro hrozby a agonistické chování druhu makak rhesus. Extrémní hodnoty jsou v grafu označeny hvězdičkou a kolečkem „*“.



Graf 4: Grafické znázornění frekvencí pro jednotlivé typy volání (vytvořeno autorkou 2024).

Graf číslo 4 porovnával druhou kategoriální proměnnou (frekvenci) pro shodné skupiny s grafem 3. Pro lepší porovnání výsledků jsme převedli jednotky frekvence (Hz) do jednotek kHz. Analýza této proměnné potvrdila rozdíly mezi frekvencemi (One-way ANOVA, $F=6064,9$, $p=0,05$). Zvolený test pro porovnání hodnot frekvence potvrdil statisticky významný rozdíl mezi skupinami A, B, C. Graf ukazuje nejvyšší naměřenou hodnotu u typu B „food call“ a největší výkyvy frekvence u typu C „bark call“, stejně jako u faktoru duration.

6 Diskuse

V této práci jsem se zaměřila na sestavení kompletního rejstříku chování u konkrétní skupiny tří samců. Pozorovala jsem jednotlivé reakce na podněty, individuální i skupinové chování i reakce na ošetřovatele. Dále jsem se zaměřila na detailnější analýzu vokálních signálů samců této skupiny.

Skupina byla umístěna ve výzkumném zařízení České zemědělské univerzity (ČZU). Chov v tomto zařízení je akreditován a řídí se doporučeními pro chov primátů v zajetí podle zákona 246/1992 Sb., viz uvedeno výše. Z důvodu nevyřešeného hierarchického postavení ve skupině byly ve výzkumu použity dva typy ustájení, jak skupinové, tak jednotlivé. I přesto je ale zajištěn co nejlepší welfare zvířat a jejich enrichment. Měli jsme možnost sledovat výhody i nevýhody obou typů zároveň, jak je popsáno v kapitole „Ubikace a rozložení výběhů“.

Popsala jsem rozsáhlý repertoár chování, rozdělený do tří hlavních odvětví a několika kategorií v rámci každé skupiny. Kategorie detailněji popisují charakter a povahu výše popsáných aktivit. V návaznosti na základní repertoár jsem uvedla možné typy abnormálního chování a jejich případné důvody výskytu. Při sestavování etogramu jsem vycházela z předchozích studií na toto téma (Erwin 1977; Lindburg 1971; Maestripiéri & Hoffman 2012; Marler 1992; Sade 1967; Thierry 2007). Všechny tyto studie se zabývají rozbořením chování druhu makak rhesus, jejich socializací, chováním ve skupině, hierarchií a abnormálními výkyvy chování.

V základních typech přirozeného chování se prezentovaný výzkum v mnohém shoduje s těmito studiemi. Následně je ale doplňuje o poznatky nové a dosud nepopsané v jiných studiích.

Příkladem nepopsaných reakcí jsou třeba gesta tlapou v návaznosti na ošetřovatele či jiného jedince stejného druhu, různé typy sedů, popsání potravní strategie nebo možné abnormality, které v omezeném množství popisoval i autor Lutz v roce 2003 ve své studii o projevech stereotypního chování (Lutz 2003).

V navazující části výzkumu zabývající se zvukovým projevem zvířat jsme izolovali pouze 3 typy volání. Důvodem byl nadměrný hluk a šum v ubikacích, izolovaná skupina tří samců bez přítomnosti samic a mláďat a stabilní hierarchické rozložení. Ostatní popsání studie v minulosti popisují repertoár až 12 typů volání, které se nám ale nepodařilo zaznamenat. Jak popisuje Rowell & Hinde v publikaci z roku 1962, mnoho typů vokálů produkují samice ve skupině, samice s mláďaty nebo pohlavně různorodé aktivní skupiny.

Vyhodnocování statistických dat nicméně prokázalo nejvyšší frekvenci a nejdélší dobu trvání u vokálu „food call“. Také jsme zaznamenali výrazné odchylky ve vokálu „bark call“, které se výrazně lišily napříč jednotlivými záznamy stejného volání. Z důvodu malého počtu izolovaných typů volání jsme nehledali souvislost mezi parametry frekvence a doby trvání. Dalším důvodem byla také odlišná struktura parametrů pro použití Post hoc analýzy.

Měli jsme možnost porovnat i souvislost konkrétní vokalizace s mimickými gesty tváře, které už byly v minulosti částečně popsány. Rowell & Hinde publikovali repertoár 12 typů volání s návazností na pozici rtů a pohyb spodní čelisti během vokalizace primátů, který jsem převzala do studie v kapitole „Vokalizace „. Tuto myšlenku následně rozvinuli Parr & Heintz v roce 2009 a rozšířili ji o základní repertoár mimických gest. Dosud jsou popsány 4 základní

grimasy tváře primátů, které se opakují u různých vokálů a situací. Během výzkumu jsem identifikovala dva typy mimických gest, které jsem popsala v kapitole „Výsledky“.

Limitací studie je oddělené nahrávání zvuku a obrazového záznamu, což zkomplikovalo identifikaci situací, ve kterých dochází ke konkrétní vokalizaci.

Další limitací studie je malá velikost sledované skupiny, a to, že je složena pouze z dospělých samců. Jsme si tedy vědomi, že existuje široký rejstřík chování, které zde vůbec nebylo možné zaznamenat. Přesto je cenné sestavit repertoár chování i v čistě samčí skupině, protože to umožňuje vytipovat možné abnormální prvky chování, což umožní předcházet stresu u zvířat a přispívat tak k jejich welfare.

7 Závěr

U sledované výzkumné skupiny tří dospělých samců druhu makak rhesus jsem, i přes omezený počet jedinců jednoho pohlaví, popsala spektrum chování, které může být využito k lepšímu welfare jedinců a v dalších studiích.

Bylo prokázáno více než 100 typů interakcí zasazených do kontextu prostředí. Druh zvolený v této studii komunikuje nejen na úrovni interakcí, ale i vokálních signálů, které jsme během studie zaznamenali a identifikovali. Pomocí jednocestné ANOVY jsem zaznamenala statisticky významné rozdíly, jak v jednotlivých vokálech, tak v parametrech frekvence a doby trvání vokálů. Tím jsem zodpověděla výzkumnou otázku, zda se liší jednotlivé charakteristiky vokálních vzorů. Ve vokalizaci primátů je důležitý i výraz tváře, který doplňuje informace o daném jedinci, který ho produkuje, i o celé situaci. Uvedla jsem zde dva ze čtyř typů pozorovaných mimických vzorců.

I přesto, že se jedná o malou skupinu složenou výhradně z dospělých samců, je užitečné sestavit repertoár chování, protože to umožňuje vytipovat možné abnormální prvky chování, a předcházet tak stresu u zvířat.

Možnost synchronního nahrávání zvukového záznamu a obrazu by umožnila ještě přesněji popsat jednotlivé elementy chování a v dalších studiích by byla přínosná. Další poznatky také může přinést analýza chování vázaná na konkrétní kontext či spojená s nahráváním venkovních prostor, kde je možné pozorovat více typů chování včetně skupinových interakcí (např.: grooming, allogrooming, hra).

8 Literatura

Abney DM, Poor LL, Reuther KJ. 2011. Socialization of adult male cynomolgus macaques: benefits vs. costs. *Am J Primatol* 73:41.

Anand S, Binoy VV, Radhakrishna S. 2018. The monkey is not always a God: Attitudinal differences toward crop-raiding macaques and why it matters for conflict mitigation. *Ambio* 47:711–720.

Animal Plant and Health Inspection Service. 2011. Animal Care and Policy Manual. United States Department of Agriculture.

Anderson JR, Chamove AS. 1980. Self-aggression and social aggression in laboratory-reared macaques. *Journal of Abnormal Psychology*. 89:539–550. [PubMed: 6772702]

Association for Assessment and Accreditation of Laboratory Animal Care International. 2015 b. Position Statements: Social.

Association of Primate Veterinarians Scientific Advisory Committee. n.d. Socialization guidelines for nonhuman primates in biomedical research. [Accessed: 2015].

Baker KC, Bloomsmith MA, Oettinger B, Neu K, Griffis C, Schoof V, Maloney M. 2012. Benefits of pair housing are consistent across a diverse population of rhesus macaques. *Appl Anim Behav Sci* 137:148–156.

Baker KC, Bloomsmith MA, Oettinger B, Neu K, Griffis C, Schoof VAM. 2014 a. Comparing options for pair housing rhesus macaques using behavioral welfare measures. *American Journal of Primatology*.; 76:30–42.

Baker, KC., Coleman, K., Bloomsmith, MA., McCowan, B., Truelove, MA. 2014 b. Pairing rhesus macaques (*Macaca mulatta*): Methodology and outcomes at four national primate research centers. *American Society of Primatologists*; Decatur, GA: p. 104

Baker KC, Crockett CM, Lee GH, Oettinger BC, Schoof V, Thom JP. 2012 b. Pair housing for female longtailed and rhesus macaques in the laboratory: Behavior in protected contact versus full contact. *J Appl Anim Welf Sci* 15:126–143.

Baker K. 2007. Enrichment and primate centers: Closing the gap between research and practice. *Journal of Applied Animal Welfare Science*. 10:49–54.

Baker KC, Weed JL, Crockett CM, Bloomsmith MA. 2007. Survey of environmental enhancement programs for laboratory primates. *American Journal of Primatology*. 69:377–394.

- Barr CS et al. 2003. The utility of the non-human primate; model for studying gene by environment interactions in behavioral research. *Genes, Brain, and Behavior* 2:336–340.
- Bayne K, Dexter S, Suomi S. 1992. A preliminary survey of the incidence of abnormal behavior in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) relative to housing condition. *Lab Anim Sci* 21:38–46.
- Bayne K, Haines M, Dexter S, Woodman D, Evans C. 1995. Nonhuman primate wounding prevalence: A retrospective analysis. *Lab Animal*. 24(4):40–44.
- Berard J. 1999. A four-year study of the association between male dominance rank, residency status, and reproductive activity in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Primates; Journal of Primatology* 40:159–175.
- Bercovitch FB, Berard JD. 1993. Life history costs and consequences of rapid reproductive maturation in female rhesus macaques. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32:103–109.
- Bercovitch FB, Nürnberg P. 1997. Genetic determination of paternity and variation in male reproductive success in two populations of rhesus macaques. *Electrophoresis* 18:1701–1705.
- Bernstein IS. 1991. Social housing of monkeys and apes: Group formations. *Lab Anim Sci* 41:329–333.
- Bernstein IS, Mason WA. 1963. Group formation by rhesus monkeys. *Animal Behaviour*. 11:28–31.
- Blomquist GE, Sade DS, Berard JD. 2011. Rank-related fitness differences and their demographic pathways in semi-free-ranging rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *International Journal of Primatology* 32:193–208.
- Blomquist GE. 2009. Environmental and genetic causes of maturational differences among rhesus macaque matriline. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:1345–1352.
- Boelkins RC, Wilson AP. 1972. Intergroup social dynamics of the Cayo Santiago rhesus (*Macaca mulatta*) with special reference to changes in group membership by males. *Primates; Journal of Primatology* 13:125–139.
- Bonhomme M, Cuartero S, Blancher A, Crouau-Roy B. 2009. Assessing natural introgression in 2 biomedical model species, the rhesus macaque (*Macaca mulatta*) and the long-tailed macaque (*Macaca fascicularis*). *The Journal of Heredity* 100:158–169.

Brent LNJ, Heilbronner SR, Horvath JE, Gonzalez-Martinez J, Ruiz-Lambides A, Robinson AG, Skene JHP, Platt ML. 2013. Genetic origins of social networks in rhesus macaques. *Scientific Reports* 3:1042.

Brent LNJ, Ruiz-Lambides A, Platt ML. 2017 a. Family network size and survival across the lifespan of female macaques. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284:20170515.

Brent LNJ, Semple S, Dubuc C, Heistermann M, Maclarnon A. 2011. Social capital and physiological stress levels in free-ranging adult female rhesus macaques. *Physiology & Behavior* 102:76–83.

Brockman DK. 2005. Seasonality in primate ecology, reproduction, and life-history: an overview. Brockman DK, Schaik C (Eds). *Seasonality in Primates: Studies of Living and Extinct Human and Non-Human Primates*. New York, NY: Cambridge University Press. p. 3–21.

Capitanio JP. 1986. Behavioral pathology. In: Mitchell, G., Erwin, J., editors. *Comparative 680 primate biology, vol 2, part A: Behavior, conservation, and ecology*. New York: Alan R. Liss; p. 411-454.

Capitanio JP, Cole SW. 2015. Social instability and immunity in rhesus monkeys: the role of the sympathetic nervous system. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 370:20140104.

Capitanio JP. 2011. Nonhuman Primate Personality and Immunity: Mechanisms of Health and Disease. 233–255.

Casteleyn Ch & Bakker J. 2021. *Anatomy of the Rhesus Monkey (Macaca mulatta): The Essentials for the Biomedical Researcher* 4-5.

Cavigelli SA, Caruso MJ. 2015. Sex, social status and physiological stress in primates: the importance of social and glucocorticoid dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 370:20140103.

Barelli C, Mundry R, Heistermann M, Hammerschmidt K (2013) Cues to Androgens and Quality in Male Gibbon Songs. *PLoS ONE* 8(12): e82748.

Coe CL, Lubach GR, Ershler WB, Klopp RG. 1989. Influence of early rearing on lymphocyte proliferation responses in juvenile rhesus monkeys. *Brain Behavior and Immunity*. 3:47–60.

Coleman, K., Bloomsmith, MA., Crockett, CM., Weed, JL., Schapiro, SJ. 2012. Behavioral Management, Enrichment, and Psychological Well-being of Laboratory Nonhuman Primates. In: Abee, CR.Mansfield, K.Tardif, S., Morris, T., editors.

Nonhuman Primates in Biomedical Research, Vol 1: Biology and Management. San Diego: Elsevier Academic Press Inc; p. 149-176.

Commission Recommendation. 2007. Commission recommendation of 18 June 2007 on guidelines for the accommodation and care of animals used for experimental and other scientific purposes. Official Journal of the European Union 3072007 L187/1-L197/88.

Crockett CM, Bellanca RU, Bowers CL, Bowden DM. 1997. Grooming-contact bars provide social contact for individually caged laboratory macaques. *Contemp Top Lab Anim Sci* 36:53–60.

Crockett CM, Bowers CL, Bowden DM, Sackett GP. 1994. Sex differences in compatibility of pair-housed adult longtailed macaques. *Am J Primatol* 32:73–94.

Datta S. 1988. The acquisition of dominance among free-ranging rhesus monkey siblings. *Animal Behaviour* 36:754–772.

Dettmer AM, Wooddell LJ, Rosenberg KL, Kaburu SSK, Novak MA, Meyer JS, Suomi SJ. 2017. Associations between early life experience, chronic HPA axis activity, and adult social rank in rhesus monkeys. *Social Neuroscience* 12:92–101.

Dettmer AM, Woodward RA, Suomi SJ. 2015. Reproductive consequences of a matrilineal overthrow in rhesus monkeys. *American Journal of Primatology* 77:346–352.

Directive of the European Parliament. 2010. Directive 2010/63/EU of the European Parliament and of the Council of 22 September 2010 on the protection of animals used for scientific purposes. Official Journal of the European Union 2010 L276/33 - L276/79.

DiVincenti L, Wyatt JD. 2011. Pair Housing of Macaques in Research Facilities: A Science-Based Review of Benefits and Risks. *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science*. 50:856–863. [PubMed: 22330777]

Doyle LA, Baker KC, Cox LD. 2008. Physiological and behavioral effects of social introduction on adult male rhesus macaques. *Am J Primatol* 70:542–550.

Drickamer LC, Vessey SH. 1973. Group changing in free-ranging male rhesus monkeys. *Primates* 14:359–368.

Drickamer LC. 1974. A ten-year summary of reproductive data for free-ranging *Macaca mulatta*. *Folia Primatologica* 21:61–80.

- Dubuc C, Muniz L, Heistermann M, Engelhardt A, Widdig A. 2011. Testing the priority-of-access model in a seasonally breeding primate species. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:1615–1627.
- Dubuc C, Ruiz-Lambides A, Widdig A. 2014 a. Variance in male lifetime reproductive success and estimation of the degree of polygyny in a primate. *Behavioral Ecology* 25:878–889.
- Dubuc C, Ruiz-Lambides A, Widdig A. 2014 b. Variance in male lifetime reproductive success and estimation of the degree of polygyny in a primate. *Behavioral Ecology* 25:878–889.
- Eaton GG, Kelley ST, Axthelm MK, Iliff-Sizemore SA, Shiigi SM. 1994. Psychological well-being in paired adult female rhesus (*Macaca mulatta*). *Am J Primatol* 33:89–99.
- Ehardt CL, Bernstein IS. 1986. Matrilineal overthrows in rhesus monkey groups. *International Journal of Primatology* 7:157–181.
- Ellis S, Snyder-Mackler N, Ruiz-Lambides A, Platt ML, Brent LNJ. 2019. Deconstructing sociality: the types of social connections that predict longevity in a group-living primate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286:20191991.
- Erwin J. 1977. Factors influencing aggressive behavior and risk of trauma in the pigtail macaque (*Macaca nemestrina*). *Lab Anim Sci* 27:541–547.
- Feister AJ. 2018. Nonhuman primate evaluation and analysis part 1: analysis of future demand and supply. *Primate Evaluation and Analysis Part 1: Analysis of Future Demand and Supply*.
- Fitch W. T. & Hauser M. D. 1995: Vocal production in nonhuman primates: acoustics, physiology, and functional constraints on 'honest' advertisement. *Am. J. Primatol.* 37, 191–219.
- Fooden J. 2000. Systematic Review of the Rhesus Macaque, *Macaca Mulatta* (Zimmermann, 1780). Chicago, IL: Field Museum of Natural History.
- Gilbert MH, Baker KC. 2011. Social buffering in adult male rhesus macaques (*Macaca mulatta*): Effects of stressful events in single vs. pair housing. *J Med Primatol* 40:71–78.
- Gogarten JF, Koenig A. 2013. Reproductive seasonality is a poor predictor of receptive synchrony and male reproductive skew among nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67:123–134.

- Goldstein SJ, Richard AF. 1989. Ecology of rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in northwest Pakistan. *International Journal of Primatology* 10:531–567.
- Gottlieb DH, Capitanio JP, McCowan B. 2013. Risk factors for stereotypic behavior and self-biting in rhesus macaques (*Macaca mulatta*): Animal's history, current environment, and personality. *American Journal of Primatology*. 75:995–1008. [PubMed: 23640705]
- Gottlieb DH, Ghirardo S, Minier DE, Sharpe N, Tatum L, McCowan B. 2011. Efficacy of 3 Types of Foraging Enrichment for Rhesus Macaques (*Macaca mulatta*). *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science*. 50:888–894. [PubMed: 22330782]
- Gouzoules, H., Gouzoules, S. & Marler, P. 1984. Rhesus monkey, *Macaca mulatta*, screams: representational signalling in the recruitment of agonistic acid. *Anim. Behav.*, 32, 182-193.
- Gust DA, Gordon TP, Brodie AR, McClure HM. 1994. Effect of a preferred companion in modulating stress in adult female rhesus monkeys. *Physiology & Behavior*. 55:681–684. [PubMed: 8190794]
- Harlow HF, Dodsworth RO, Harlow MK. 1965. Total social isolation in monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 54:90–97.
- Harlow HF, Harlow MK. 1962. The effect of rearing conditions on behavior. *Bull Menninger Clin* 26:213–224.
- Hauser M. D. 1992. Articulatory and social factors influence the acoustic structure of rhesus monkey vocalizations: a learned mode of production? *J. acoust. Sac. Am.*, 91, 2175-2179.
- Hauser M. D., Evans, C. S., and Marler, P. 1993. “The role of articulation in the production of rhesus monkey *Macaca mulatta* vocalizations,” *Animal Beh.* 45, 423–433.
- Hannibal DL., Beisner, B., Cital, S., Maness, A., Kashyap, N., McCowan, B., Sammak, R. 2014. Effect of Adult Male Canine Tooth Modification on Group Welfare in Rhesus Macaques. *American Association for Laboratory Animal Science National Meeting*; San Antonio, TX.
- Hammerschmidt K, Newman, J. D., Champoux, M. & Suomi, S. J. 2000: Changes in rhesus macaque 'coo' vocalizations during early development. *Ethology* 106, 873–886.

- Harvey PH, Clutton-Brock TH. 1985. Life history variation in primates. *Evolution*. 39:559–581.
- Hawkley LC, Capitanio JP. 2015. Perceived social isolation, evolutionary fitness and health outcomes: a lifespan approach. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 370:20140114.
- Hernandez RD et al. 2007. Demographic histories and patterns of linkage disequilibrium in Chinese and Indian rhesus macaques. *Science* 316:240–243.
- Higham JP, Maestripieri D. 2010. Revolutionary coalitions in male rhesus macaques. *Behaviour* 147:1889–1908.
- Higham JP, Maestripieri D. 2014. The costs of reproductive success in male rhesus macaques (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago. *International Journal of Primatology* 35:661–676.
- Hotchkiss CE, Paule MG. 2003. Effect of pair-housing on operant behavior task performance by rhesus monkeys. *Contemp Top Lab Anim Sci* 42:38–41.
- Charnov EL, Berrigan D. 1993. Why do female primates have such long lifespans and so few babies? Or life in the slow lane. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 1:191–194.
- Jönsson KI, Jonsson KI. 1997. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos* 78:57.
- Judge PG, deWaal FBM, Paul KS, Gordon TP. 1994. Removal of a trauma-inflicting alpha matriline from a group of rhesus macaques to control severe wounding. *Lab Anim Sci* 44:344–350.
- Kappeler PM, Cremer S, Nunn CL. 2015. Sociality and health: impacts of sociality on disease susceptibility and transmission in animal and human societies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 370:20140116.
- Kaumanns W, Singh M, Schwibbe M. 2013. Environmental change and housing conditions result in disappearance and return of reproductive seasonality in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Current Science* 105:517–521.
- Keeling, ME., Wolf, RH. 1975. Medical management of the rhesus monkey In: Bourne GH, editor *The rhesus monkey: Management, reproduction, and pathology*. New York, NY: Academic Press: p. 11-96.

- Kessel A, Brent L. 2001. The rehabilitation of captive baboons. *J Med Primatol* 30:71–80.
- Kulik L, Muniz L, Mundry R, Widdig A. 2012. Patterns of interventions and the effect of coalitions and sociality on male fitness. *Molecular Ecology* 21:699–714.
- Kumar M, Singh M, Kumara HN, Sharma AK, Bertsch C. 2001. Male migration in lion-tailed macaques. *Primate Report* 59:5–18.
- Kutsukake N, Nunn CL. 2009. The Causes and Consequences of Reproductive Skew in Male Primates. Hager R, Jones CB (Eds). *Reproductive Skew in Vertebrates: Proximate and Ultimate Causes*. New York, NY: Cambridge University Press. p. 165–195.
- Lee DS, Kang YHR, Ruiz-Lambides AV, Higham JP. 2021. The observed pattern and hidden process of female reproductive trajectories across the life span in a non-human primate. *The Journal of Animal Ecology* 90:2901–2914.
- Lee PC. 1996. The meanings of weaning: growth, lactation, and life history. *Evolutionary Anthropology*. 5:87–96.
- Lewis AD, Prongay K (2015). Basic physiology of *Macaca mulatta*. In: Bluemel J, Korte S, Schenck E, Weinbauer GF, editors. *The Nonhuman Primate in Nonclinical Drug Development and Safety Assessment*. London: Academic Press; 2015. p. 87-113.
- Lindburg DG. 1969. Rhesus monkeys: mating season mobility of adult males. *Science* 166:1176–1178.
- Lindburg DG. 1971. The Rhesus monkey in North India: an ecological and behavioral study. Rosenblum LA (Ed). *Primate Behavior: Developments in Field and Laboratory Research*. New York, NY: Academic Press. p. 1–106.
- Lindburg DG. 1977. Feeding Ecology and Diet Composition of Rhesus Macaques in a Siwalik forest in northern India. Clutton-Brock TH (Ed). *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes*. London: Academic Press. p. 223–249.
- Liu Z et al. 2018. Population genomics of wild Chinese rhesus macaques reveals a dynamic demographic history and local adaptation, with implications for biomedical research. *GigaScience* 7: giy106.
- Lutz C, Well A, Novak M. 2003. Stereotypic and self-injurious behavior in rhesus macaques: A survey and retrospective analysis of environment and early experience. *Am J Primatol* 60:1–15.

- Lutz CK, Novak MA. 2005 a. Environmental enrichment for nonhuman primates: Theory and application. *ILAR J* 46:178–191.
- Lutz C, Tiefenbacher S, Meyer J, Novak M. 2004. Extinction deficits in male rhesus macaques with a history of self-injurious behavior. *American Journal of Primatology*. 63:41–48. [PubMed: 15195326]
- Maestriperi D, Hoffman CL. 2012. Behavior and Social Dynamics of Rhesus Macaques on Cayo Santiago. Wang Q (Ed). *Bones, Genetics, and Behavior of Rhesus Macaques*. New York, NY: Springer. p. 247–262.
- Mahaney WC, Stambolic A, Knezevich M, Hancock RGV, Aufreiter S, Sanmugas K, Kessler MJ, Grynopas MD. 1995. Geophagy amongst rhesus macaques on Cayo Santiago, Puerto Rico. *Primates* 36:323–333.
- Manson JH. 1992. Measuring female mate choice in Cayo Santiago rhesus macaques. *Animal Behaviour* 44:405–416.
- Manson JH. 1998. Evolved psychology in a novel environment: Male macaques and the “seniority rule.” *Human Nature* 9:97–117.
- Marler, P. 1992. Functions of arousal and emotion in primate communication: A semiotic approach. In: *Proceedings of the International Primatological Congress, Japan* (Ed. by T. Nishida), pp. 225–234. Tokyo: Tokyo University Press.
- Marmi J, Bertranpetit J, Terradas J, Takenaka O, Domingo-Roura X. 2004. Radiation and phylogeography in the Japanese macaque, *Macaca fuscata*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30:676–685.
- Marty PR, Hodges K, Agil M, Engelhardt A. 2016. Determinants of immigration strategies in male crested macaques (*Macaca nigra*). *Scientific Reports* 6:32028.
- Mason GJ, Latham NR. 2004 Can't stop, won't stop: is stereotyping a reliable animal welfare indicator? *Animal Welfare*. 13: S57–S69.
- Mason WA, Sponholz RR. 1963. Behavior of rhesus monkeys raised in isolation. *J Psych Res* 1:299–306.
- Massart R, Nemoda Z, Suderman MJ, Sutti S, Ruggiero AM, Dettmer AM, Suomi SJ, Szyf M. 2016. Early life adversity alters normal sex-dependent developmental dynamics of DNA methylation. *Development and Psychopathology* 28:1259–1272.
- Ministerstvo zemědělství České republiky. 2006. Podmínky chovu savců volně žijících druhů v zajetí. *Zákon 246/1992 Sb.*

- Missakian EA. 1972. Genealogical and cross-genealogical dominance relations in a group of free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago. *Primates; Journal of Primatology* 13:169–180.
- Morcillo DO, Steiner UK, Grayson KL, Ruiz-Lambides AV, Hernández-Pacheco R. 2020. Hurricane-induced demographic changes in a non-human primate population. *Royal Society Open Science* 7:200173.
- National Research Council. 2011. *Guide for the Care and Use of Laboratory Animals*. Washington, DC: The National Academies.
- NC3Rs. 2006. *Primate accommodations, care and use*. London.
- Neville MK. 1968. Ecology and activity of Himalayan foothill rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Ecology* 49:110–123.
- Novak MA, Suomi SJ. 1988. Psychological well-being of primates in captivity. *American Psychologist*. 43:765–773. [PubMed: 3195796]
- Novak MA, Suomi SJ. 1991. Social interaction in nonhuman primates: an underlying theme for primate research. *Lab Anim Sci* 41:308–314.
- Nunn CL, Craft ME, Gillespie TR, Schaller M, Kappeler PM. 2015. The sociality-health-fitness nexus: synthesis, conclusions and future directions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 370:20140115.
- O’Hearn WJ, Ruiz-Lambides A, Platt ML, Brent LJM. 2022. No evidence that grooming is exchanged for coalitionary support in the short-or long-term via direct or generalized reciprocity in unrelated rhesus macaques. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 76:53.
- Oates-O’Brien RS, Farver TB, Anderson-Vicino KC, McCowan B, Lerche NW. 2010. Predictors of matrilineal overthrows in large captive breeding groups of rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *JAALAS* 49:196–201.
- Ostner J, Nunn CL, Schülke O. 2008. Female reproductive synchrony predicts skewed paternity across primates. *Behavioral Ecology* 19:1150–1158.
- Parr & Heintz. 2009. Facial expression recognition in rhesus monkeys, macaca mulatta. 2:1-23.
- Pavez-Fox MA et al. Cayo Biobank Research Unit. 2021. Sociality predicts individual variation in the immunity of free-ranging rhesus macaques. *Physiology & Behavior* 241:113560.

- Pittet F, Johnson C, Hinde K. 2017. Age at reproductive debut: Developmental predictors and consequences for lactation, infant mass, and subsequent reproduction in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *American Journal of Physical Anthropology* 164:457–476.
- Pirta RS, Gadgil M, Kharshikar AV. 1997. Management of the rhesus monkey *Macaca mulatta* and Hanuman langur *Presbytis entellus* in Himachal Pradesh, India. *Biological Conservation* 79:97–106.
- Peters, R. H. 1983. *The Ecological Implications of Body Size?* Cambridge U. P., New York.
- Rao KS, Maikhuri RK, Nautiyal S, Saxena KG. 2002. Crop damage and livestock depredation by wildlife: a case study from Nanda Devi Biosphere Reserve, India. *Journal of Environmental Management* 66:317–327.
- Reinhardt V. 1990. Time budget of caged rhesus monkeys exposed to a companion, a PVC perch, and a piece of wood for an extended time. *Am J Primatol* 20:51–56.
- Reinhardt V. 1999. Pair-housing overcomes self-biting behavior in macaques. *Lab Primate Newsletter* 38:4–5.
- Reinhardt V. 2002. Addressing the social needs of macaques used for re-search. *Lab Primate Newsletter* 41:7–10.
- Rendall, C. A. 1996. “Social communication and vocal recognition in free-ranging rhesus monkeys [*Macaca mulatta*], Ph.D. thesis, University of California, Davis.
- Richard AF, Goldstein SJ, Dewar RE. 1989. Weed macaques: The evolutionary implications of macaque feeding ecology. *International Journal of Primatology* 10:569–594.
- Roberts SJ, Platt ML. 2005. Effects of isosexual pair-housing on biomedical implants and study participation in male macaques. *Contemp Top Lab Anim Sci* 44:13–18.
- Rommeck I, Anderson K, Heagerty A, Cameron A, McCowan B. 2009 a. Risk factors and remediation of self- injurious and self-abuse behavior in rhesus macaques. *Journal of Applied Animal Welfare Science*. 12:61–72. [PubMed: 19107665]
- Rommeck I, Capitanio J, Strand SC, McCowan B. 2011. Early social experience affects behavioral and physiological responsiveness to stressful conditions in infant rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *American Journal of Primatology*. 73:692–701. [PubMed: 21462233]

- Rommeck I, Gottlieb DH, Strand SC, McCowan B. 2009 b. The effects of four nursery rearing strategies on infant behavioral development in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science*. 48:395–401. [PubMed: 19653949]
- Rowell, T. E. & Hinde, R. A. 1962: Vocal communication by the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *Proc. Zool. Soc. London* 138, 279–294.
- Sackett GP. 1967. Some persistent effects of different rearing conditions on preadult social behavior of monkeys. *J Comp Physiol Psych* 64:363–365.
- Sade DS. 1967. Determinants of Dominance in a Group of Free-Ranging Rhesus Monkeys. Altmann SA (Ed). *Social Communication Among Primates*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Sade DS. 1972. Sociometrics of *Macaca mulatta*. I. Linkages and cliques in grooming matrices. *Folia Primatologica* 18:196–223.
- Samuels A, Henrickson RV. 1983. Outbreak of severe aggression in captive *Macaca mulatta*. *Am J Primatol* 5:277–281.
- Saraswat R, Sinha A, Radhakrishna S. 2015. A god becomes A pest? Human-rhesus macaque interactions in Himachal Pradesh, northern India. *European Journal of Wildlife Research* 61:435–443.
- Sarker G, Kabir M, Feeroz M, Hasan M. 2008. Food and feeding behaviour of rhesus macaque (*Macaca mulatta*) at Barmi, Gazipur, Bangladesh. *Bangladesh Journal of Life Sciences* 20:1–8.
- Sengupta A, Radhakrishna S. 2015. Fruit trait preference in rhesus macaques (*Macaca mulatta*) and its implications for seed dispersal. *International Journal of Primatology* 36:999–1013.
- Sengupta A, Radhakrishna S. 2016. Influence of fruit availability on fruit consumption in a generalist primate, the rhesus macaque *Macaca mulatta*. *International Journal of Primatology* 37:703–717.
- Sengupta A, Radhakrishna S. 2018. The hand that feeds the monkey: mutual influence of humans and rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in the context of provisioning. *International Journal of Primatology* 39:817–830.
- Sengupta A, Radhakrishna S. 2020. Factors predicting provisioning of macaques by humans at tourist sites. *International Journal of Primatology* 41:471–485.

- Schapiro SJ, Bloomsmith MA, Suarez SA, Porter LM. 1996. Effects of social and inanimate enrichment on the behavior of yearling rhesus monkeys. *Am J Primatol* 40:247–260.
- Schapiro SJ, Bloomsmith MA. 1994. Behavioral effects of enrichment on pair-housed juvenile rhesus monkeys. *Am J Primatol* 32:159–170.
- Schapiro SJ, Bushong D. 1994. Effects of enrichment on veterinary treatment of laboratory rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Anim Welf* 3:25–36.
- Schapiro SJ, Nehete PN, Perlman JE, Sastry KJ. 2000. A comparison of cell-mediated immune responses in rhesus macaques housed singly, in pairs, or in groups. *Appl Anim Behav Sci* 68:67–84.
- Schlabritz-Loutsevitch NE, Howell K, Rice K, Glover EJ, Nevill CH, Jenkins SL, Cummins LB, Frost PA, McDonald TJ, Nathanielsz PW. 2004. Development of a system for individual feeding of baboons maintained in an outdoor group social environment. *J Med Primatol* 33:117–126.
- Spring SE, Clifford JO, Tomko DL. 1997. Effect of environmental enrichment devices on behaviors of single- and group-housed squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Contemp Top Anim Sci* 36:72–75.
- Stearns, SC. 1992. *The evolution of life histories*. New York: Oxford University.
- Sueur C, Petit O, De Marco A, Jacobs AT, Watanabe K, Thierry B. 2011. A comparative network analysis of social style in macaques. *Animal Behaviour* 82:845–852.
- Sueur C, Petit O, Deneubourg JL. 2010. Short-term group fission processes in macaques: a social networking approach. *The Journal of Experimental Biology* 213:1338–1346.
- Suomi SJ, Harlow HF, Kimball SD. 1971. Behavioral effects of prolonged partial social isolation in rhesus monkey. *Psychological Reports*. 29:1171–1177. [PubMed: 5003142]
- Tang C, Huang L, Huang Z, Krzton A, Lu C, Zhou Q. 2016. Forest seasonality shapes diet of limestone-living rhesus macaques at Nonggang, China. *Primates* 57:83–92.
- Teas J, Richie T, Taylor H, Southwick C. 1980. Population patterns and behavioral ecology of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in Nepal. Teas J (Ed). *The Macaques: Studies in Ecology, Behavior, and Evolution*. New York: Van Nostrand Reinhold Co. p. 247–298.

- Thierry B, Aureli F, Nunn CL, Petit O, Abegg C, de Waal FBM. 2008. A comparative study of conflict resolution in macaques: insights into the nature of trait covariation. *Animal Behaviour* 75:847–860.
- Thierry B. 2007. Unity in diversity: Lessons from macaque societies. *Evolutionary Anthropology* 16:224–238.
- Thierry, BR. 2004. Social epigenesis. In: Thierry, BR.Singh, M., Kaumanns, W., editors. *Macaque societies: A model for the study of social organization*. New York: Cambridge Univ Press; p. 267-290.
- Tian J, Wang B, Wang Z, Liu J, Lu J. 2015. Effects of social and climatic factors on birth sex ratio in *Macaca mulatta* in Mount Taihangshan area. *Integrative Zoology* 10:199–206.
- Tian JD, Wang ZL, Lu JQ, Wang BS, Chen JR. 2013. Reproductive parameters of female *Macaca mulatta tcheliensis* in the temperate forest of Mount Taihangshan, Jiyuan, China. *American Journal of Primatology* 75:605–612.
- Turcotte CM et al. 2021. The ontogeny of sexual dimorphism in free-ranging rhesus macaques. *American Journal of Biological Anthropology* 177:314–327.
- United States Department of Agriculture. 2013. *Animal Welfare Act and Animal Welfare Regulations*. National Agricultural Library. p. 143.
- Vandeleest JJ, McCowan B, Capitanio JP. 2011. Early rearing interacts with temperament and housing to influence the risk for motor stereotypy in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Appl Anim Sci Behav* 132:81–89.
- van Hooff, J. A. R. A. M. 1967. “The facial displays of the Catarrhine monkeys and apes,” in *Primate Ethology*, edited by D. Morris [Weidenfeld and Nicolson, London].
- van Hooff, J. A. R. A. M. 1972. “A comparative approach to the phylogeny of laughter and smiling,” in *Nonverbal Communication*, edited by R. Hinde [Cambridge U. P., New York].
- WAZA. 2005. *Building a Future for Wildlife – The World Zoo and Aquarium Conservation Strategy*.
- Weed JL, Wagner PO, Byrum R, Parrish S, Knezevich M, Powell DA. 2003. Treatment of persistent self-injurious behavior in rhesus monkeys through socialization: A preliminary report. *Contemp Top Anim Sci* 42:21–23.

- Wenyuan Q, Yongzu Z, Manry D, Southwick CH. 1993. Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in the Taihang mountains, Jiyuan county, Henan, China. *International Journal of Primatology* 14:607–621.
- Westergaard GC, Izard MK, Drake JH, Suomi SJ, Higley JD. 1999. Rhesus macaque (*Macaca mulatta*) group formation and housing: Wounding and reproduction in a specific pathogen free (SPF) colony. *Am J Primatol* 49:339–347.
- Widdig A, Bercovitch FB, Streich WJ, Saueremann U, Nürnberg P, Krawczak M. 2004. A longitudinal analysis of reproductive skew in male rhesus macaques. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271:819–826.
- Widdig A, Nürnberg P, Bercovitch FB, Trefilov A, Berard JB, Kessler MJ, Schmidtke J, Streich WJ, Krawczak M. 2006. Consequences of group fission for the patterns of relatedness among rhesus macaques. *Molecular Ecology* 15:3825–3832.
- Wilson EK. 2012. Modeling man: the monkey colony at the Carnegie Institution of Washington's Department of Embryology, 1925-1971. *Journal of the History of Biology* 45:213–251.
- Wilson ME, Fisher J, Fischer A, Lee V, Harris RB, Bartness TJ. 2008. Quantifying food intake in socially housed monkeys: Social status effects on caloric consumption. *Physiol Behav* 94:586–594.
- Wilson ME, Walker ML, Gordon TP. 1983. Consequences of first pregnancy in rhesus monkeys. *American Journal of Physical Anthropology* 61:103–110.
- Zhou Q, Wei H, Tang H, Huang Z, Krzton A, Huang C. 2014. Niche separation of sympatric macaques, *Macaca assamensis* and *M. mulatta*, in limestone habitats of Nonggang, China. *Primates; Journal of Primatology* 55:125–137.

8.1 Seznam použitých zkratek a symbolů

°C – stupeň Celsia

A – Attila

a kol. – a kolektiv

ANOVA – analýza rozptylu

Cm – centimetr

Č. – číslo

ČR – Česká republika

ČZU – Česká zemědělská univerzita

DNA – deoxyribonukleová kyselina

et al. – a jiní

EU – Evropská unie

HPA – osa hypotalamus, amygdala a frontální kortex

Hz – hertz

IACUC – Instituční výbor pro péči a použití zvířat

j. š. – jižní šířka

Kg – kilogram

kHz – kilohertz

Km² – kilometr čtvereční

M² – metr čtvereční

MP3 – audio formát (moving picture expert group)

Ms – milisekunda

MZe – Ministerstvo zemědělství

např. – například

NHP – laboratorní subhumánní primáti (non-human primates)

P – Puck

S – sekunda

Sb. - sbírky

s. š. – severní šířka

tj. – to je

Tz. – to znamená

UCSZ – Unie českých a slovenských zoologických zahrad

ÚKOZ – Ústřední komise pro ochranu zvířat

USA – Spojené státy americké

USDA – Americké ministerstvo zemědělství

Viz – rozkazovací způsob slovesa „vidět“

Vs. – proti/oproti

8.2 Seznam obrázků, grafů a tabulek

Seznam obrázků

1. Obrázek 1: Geografické rozšíření makaků rhesus (*Macaca mulatta*) vystínované modrou barvou na základě červeného seznamu ICUN (Cooper et al. 2022).
2. Obrázek 2.: Na obrázku jsou makakové rhesus, kteří se živí (A) listím listnatých stromů, (B) jehličím, (C) pšenicí v zemědělské oblasti, (D) nanukem v osídlené oblasti, (E) tyčinkou v osídlené oblasti, (F) čajovou houskou v osídlené oblasti (Photos taken by Suresh Roy (A, F), Shaurabh Anand (C), Rishabh Bharadwaj (D), and Stefano Kaburu (B, E) (Cooper et al. 2022).
3. Obrázek 3. Kompletní chrup makak rhesus. The Essentials for the Biomedical Reseaecher.: (Christophe Casteleyn & Jaco Bakker 2021).
4. Obrázek 4: Ventrální pohled na pravou horní čelist (A) a dorzální pohled na pravou spodní čelist (B) makak rhesus. The Essentials for the Biomedical Reseaecher (Christophe Casteleyn & Jaco Bakker 2021).
5. Obrázek 5: Samice během březosti s výraznými sedacími výběžky pokrytými zrohovatělou kůží (Casteleyn & Bakker 2021).
6. Obrázek 6: Akustické modely zvukové produkce s grafickým vyobrazením – část první (Hauser et al. 1993).
7. Obrázek 7: Akustické modely zvukové produkce s grafickým vyobrazením – část druhá (Hauser et al. 1993).
8. Obrázek 8: Čtyři základní výrazy obličeje, výraz s obnaženými zuby (A), křik (B), hrozba (C) a „play face“ (D) (van Hooff 1972).
9. Obrázek 9: Atila, jeden ze tří samců výzkumné skupiny primátů makak rhesus (Jana Morová 2024).
10. Obrázek 10: Puck, jeden ze tří samců výzkumné skupiny primátů makak rhesus (Jana Morová 2024).
11. Obrázek 11: Vergilius, jeden ze tří samců výzkumné skupiny primátů makak rhesus (Jana Morová 2024).
12. Obrázek 12: Experimentální místnost. Výzkumná stáj České zemědělské univerzity v Praze (Jana Morová 2024).
13. Obrázek 13: Klec A v experimentální místnosti. Výzkumná stáj České zemědělské univerzity v Praze (Jana Morová 2023).

14. Obrázek 14: Klec B v experimentální místnosti. Výzkumná stáj České zemědělské univerzity v Praze (Jana Morová 2023).
15. Obrázek 15: Klec A v ustájovací místnosti. Výzkumná stáj České zemědělské univerzity v Praze (Jana Morová 2023).
16. Obrázek 16: Klec B v ustájovací místnosti. Výzkumná stáj České zemědělské univerzity v Praze (Jana Morová 2023).
17. Obrázek 17: Klec E ve venkovní voliére. Výzkumná stáj České zemědělské univerzity v Praze (Jana Morová 2024).
18. Obrázek 18: Klec F ve venkovní voliére. Výzkumná stáj České zemědělské univerzity v Praze (Jana Morová 2024).
19. Obrázek 19: Klec G s pozorovatelnou ve venkovní voliére. Výzkumná stáj České zemědělské univerzity v Praze (Jana Morová 2024).
20. Obrázek 20: Křik (Jana Morová 2024).
21. Obrázek 21: Výraz hrozby s otevřenými ústy (Jana Morová 2024).
22. Zívání dominantního samce Attily (Jana Morová 2024).

Seznam grafů

1. Graf 1: Reprezentativní spektrogramy typů volání: A „coo“, B „food call“ a C „bark call“ (Dr. Michal Hradec 2024)
2. Graf 2: Reprezentativní spektrogram ukazuje akustické parametry, které byly analyzovány: Duration = časové trvání vokalizace a Fmax = maximální frekvence vokalizace (Dr. Michal Hradec 2024).
3. Graf 3: Grafické znázornění doby trvání (duration) pro jednotlivé typy volání (Jana Morová 2024).
4. Graf 4: Grafické znázornění frekvencí pro jednotlivé typy volání (Jana Morová 2024).

Seznam Tabulek

1. Tabulka 1: Repertoár chování druhu makak rhesus (Jana Morová 2024).
2. Tabulka 2: Zařazení aktivit do skupin přirozených či abnormálních pro konkrétní zkoumaný druh makak rhesus (Jana Morová 2024).
3. Tabulka 3: Pozorování středních hodnot jednotlivých typů volání pro faktor „duration“ (Jana Morová 2024).
4. Tabulka 4: Pozorování středních hodnot jednotlivých typů volání pro faktor „frekvence“ v základních jednotkách Hz (Jana Morová 2024).