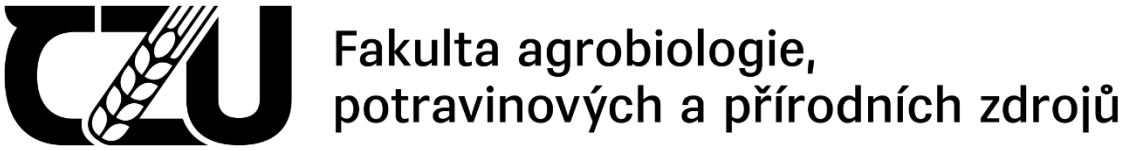
Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



Laboratorní chov Makaků (Rod: *Macaca*)
Bakalářská práce

Jaroměřská Anna

Chov exotických zvířat

Ing. Michal Hradec, Ph.D.

© 2024 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Laboratorní chov Makaků (Rod: *Macaca*)" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 26. 4. 2024 _____

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala svému vedoucímu práce Ing. Michalu Hradcovi, Ph.D. za odborné vedení práce, poskytnutí vědecké literatury, věcné připomínky a vstřícnost při konzultacích. Dále mé poděkování patří mé rodině, partnerovi a přátelům, kteří mi byli oporou po celou dobu studia.

Laboratorní chov Makaků (Rod: *Macaca*)

Souhrn

Tato bakalářská práce shrnuje poznatky o laboratorním chovu makaků (*Macaca* spp.) se zaměřením na makaka rhesa (*Macaca mulatta*). Práce se v její první polovině nejprve zabývá biologií druhu a popisuje zejména anatomii a fyziologii, kde je zmíněn i Rh faktor. Dále se věnuje specifickým projevům chování rodu makak. Druhá část práce se zaměřuje na samotný chov makaků v lidské péči, kteří patří mezi nejpoužívanější druhy primátů ve vědecko-výzkumných studiích. Tato část popisuje historii chovu až po současnost. V práci jsou charakterizovány tři typy ustájení, a to individuální, párové a skupinové. Individuální se z hlediska míry abnormálního chování a sebepoškozování chovanců zdá být nejméně vhodným a studie ukazují, že nejvíce se sebepoškozují jedinci, kteří byli individuálně ustájeni jako mláďata. Párový a skupinový chov je na rozdíl od individuálního vhodnějším z hlediska uspokojení potřeby sociální společnosti. Práce se dále mimo jiné zabývá také welfare a s tím souvisejícím enrichmentem. Ten je rozdělen na sociální, fyzický, potravní a kognitivní. Zmíněn je i trénink pozitivním posilováním, díky kterému je usnadněna manipulace s primáty například při lékařských úkonech.

Klíčová slova: subhumánní primáti, chov, makak rhesus, laboratorní podmínky, welfare

Breeding the Macaque (Macaca genus) in a laboratory environment

Summary

This bachelor's thesis summarizes the knowledge on laboratory rearing of macaques (*Macaca* spp.) with a focus on the rhesus macaque (*Macaca mulatta*). In the first half of the thesis, the biology of the species is first discussed and the anatomy and physiology are described, where the Rh factor is also mentioned. It then discusses the specific behavioural manifestations of the macaque genus. The second part of the thesis focuses on the actual breeding of macaques in captive care, which are among the most widely used primate species in scientific research. This part describes the history of breeding up to the present. Three types of housing are characterized in the thesis, namely individual, pair and group housing. The individual seems to be the least appropriate in terms of rates of abnormal behaviour and self-harm in captive animals, and studies show that individuals that were individually housed as juveniles self-harm the most. Pair and group rearing, as opposed to individual rearing, is more appropriate in terms of meeting the need for social companionship. The thesis also discusses, among other things, welfare and related enrichment. This is divided into social, physical, nutritional and cognitive. Positive reinforcement training is also mentioned, which facilitates the handling of primates, for example in medical procedures.

Keywords: nonhuman primates, breeding, rhesus macaque, laboratory conditions, welfare

Obsah

1 Úvod 8

2 Cíl práce 9

3 Definice řádu primát 10

3.1 Primáti Starého světa 10

3.1.1 Obecná charakteristika starosvětských primátů 10

3.1.2 Rozšíření kočkodanovitých 11

4 Rod Makak (*Macaca* sp.) 12

4.1 Taxonomie a rozšíření 12

4.2 Morfologie těla rodu makak (*Macaca* sp.) 15

4.3 Anatomie a fyziologie rodu makak (*Macaca* sp.) 16

4.3.1 Kosterní soustava 16

4.3.1.1 Lebka 16

4.3.1.2 Zuby 17

4.3.1.3 Hrudní končetiny 18

4.3.1.4 Pánevní končetiny 18

4.3.2 Mozek 19

4.3.3 Krev 20

4.3.3.1 Rh systém 20

4.3.3.2 Krevní skupiny 20

4.3.4 Samičí pohlavní soustava 21

4.3.5 Samčí pohlavní soustava 22

4.3.6 Gastrointestinální trakt 22

4.3.7 Dýchací soustava 23

4.4 Lokomoce a lokomoční chování 24

4.5 Potrava a potravní chování 25

4.6 Sociální struktura a chování 26

4.6.1 Komunikace ve skupině 26

4.6.1.1 Vokální rejstřík makaků 27

4.6.2 Sexuální chování 28

4.6.2.1 Strategie páření u druhu makak rhesus (*Macaca mulatta*) 29

4.6.3 Rodičovské chování 30

4.6.3.1 Březost, porod a mateřská péče u druhu makak rhesus (*Macaca mulatta*) 30

4.6.4 Agonistické chování 31

4.6.5 Afiliativní chování a grooming 32

5 Chov makaků v lidské péči 33
5.1 Historie chovu primátů 33
5.1.1 První chovné stanice primátů 33
5.1.1.1 Sovětský ústav experminetální patologie a lékařství 33
5.1.1.2 Laboratoř primátů, Institut psychobiologie Yale 34
5.1.1.3 Cayo Santiago a karibské centrum pro výzkum primátů 34
5.2 Historie laboratorního chovu makaka rhesa (*Macaca mulatta*) 35
5.3 Legislativa chovu primátů jako laboratorních zvířat 36
5.3.1 Evropská unie 36
5.3.1.1 Česká republika 38
5.4 Chov primátů v laboratorních podmínkách 40
5.4.1 Individuální chov 40
5.4.2 Chov v párech 42
5.4.3 Chov ve skupině 43
5.5 Výživa a krmení laboratorních primátů 46
5.6 Manipulace s laboratorními primáty 49
5.7 Behaviorální management – welfare a enrichment v laboratorních chovech primátů 51
5.7.1 Sociální enrichment 52
5.7.2 Potravní enrichment 52
5.7.3 Fyzický enrichment 52
5.7.4 Smyslový enrichment 53
5.7.5 Kognitivní enrichment 54
5.7.6 Trénink pozitivním posilováním 54
5.8 Zoonózy primátů 56

6 Závěr 58

7 Literatura 60

1 Úvod

Makakové patří do řádu primáti (Primates) a čeledi kočkodanovitých (Cercopithecidae) (Ankel-Simons 2007; Mittermeier 2013). Jsou to středně velcí primáti s hmotností pohybující se od 2 do 17 kilogramů (Redmond 2010). Jejich hlavní složka potravy je tvořena převážně z ovoce, méně také semen, listů, květů rostlin či menších obratlovců. Ve volné přírodě vytvářeji skupiny až o 50 jedincích v mnohosamco-samicové sociální struktuře (Fleagle 2013).

Makakové patří mezi jedny z nejvýznamnějších výzkumných zvířat (Honess 2015). Například v USA tvoří 65 % výzkumných subjektů makakové rhesus (*Macaca mulatta* Zimmermann, 1780) (Cooper et al. 2022). Jejich chov pro biomedicínské účely započal už v 80. letech 19. století při experimentech způsobujících recidivující horečku (Wilson 2012). Modelovým organismem pro srovnání s člověkem se makak rhesus stal pravděpodobně už ve 20. letech 20. století (Hanson 2004).

Dle legislativy na území Evropy se do laboratorně využívaných primátů řadí makak rhesus a dále také například makak jávský (*Macaca fascicularis* Raffles, 1821) (Směrnice Evropského parlamentu a Rady 2010/63/EU). V České republice chov laboratorních zvířat upravuje Zákon č. 246/1992 Sb. na ochranu zvířat proti týrání a dále též Vyhláška č. 419/2012 Sb. o ochraně pokusných zvířat.

V laboratorních podmínkách se makakové chovají ve třech typech ustájení: individuální, párové a skupinové (Lutz & Novak 2005a). Individuální chov je z hlediska welfare a umožnění zvířeti projevovat typické chování méně vhodným a často vede k vysoké míře sebepoškozování a projevech abnormálního chování. Párový chov naopak umožňuje primátům více projevovat přirozené vzorce chování. Například u makaků rhesus byla pozorována silná preference vzájemné blízkosti a po testovacím párování z 21 párů od sebe musely být odděleny jen tři. Chov ve skupině má sice příznivý vliv na psychickou pohodu zvířat, záleží ale, zdali má laboratoř dostatečně velké prostory na ustájení větších skupin (Tardif et al. 2013).

K zajištění co největší pohody zvířat se v laboratorních chovech primátů využívá různých forem enrichmentu. Jeho cílem je zvýšit kvalitu péče o zvířata chovaná v zajetí a snažit se zajistit co nejlepší psychickou i fyziologickou pohodu (Coleman et al. 2012). S tím souvisí i snaha o snížení stresu při vykonávání zejména lékařských úkonů (Schapiro et al. 2014). Výcvikem primátů pomocí pozitivního posilování se stres minimalizuje a zajišťuje se tak bezpečná manipulace s nimi (Reinhardt 2005). Určitým způsobem se jedná též o způsob obohacení, protože primátům je poskytnuta možnost se učit a činit rozhodnutí (Schapiro et al. 2014).

2 Cíl práce

Cílem práce bylo shrnout na základě literární rešerše chov makaků (*Macaca* spp.) v laboratorních podmínkách se zaměřením na makaka rhesa (*Macaca mulatta*).

3 Definice řádu primát

Primáti (Primates Linnaeus, 1758) jsou arboreálně adaptovanou skupinou vyskytující se téměř na všech suchozemských stanovištích na Zemi včetně pouští a polárních oblastí (Wolfensohn & Honess 2005).

Druhy primátů se liší zejména v chování, potravě a biotopech, které obývají. Většina druhů primátů se vyskytuje v lesních biotopech, jiné žijí v oblasti savan. Existují i druhy v aridních částech světa. Mnoho primátů je listožravých a plodožravých, méně z nich se živí nektarem nebo rostlinnými exudáty. Někteří se živí hmyzem, drobnými živočichy, jiní loví velké savce včetně jiných druhů primátů (Redmond 2010).

Ačkoli se jedná o velmi rozmanitou skupinu savců, lze ji až na výjimky charakterizovat následujícími znaky. Na první pohled viditelným znakem je velmi zkrácené rostrum. Čichový smysl je redukovaný. Hlavním smyslovým orgánem je zrak. Oči primátů směřují dopředu a umožňují tak binokulární vidění (Cowlishaw & Dunbar 2000). To umožňuje trojrozměrné vidění, které je pro primáty důležité k odhadu vzdálenosti (Redmond 2010). Velikost je u primátů nejvariabilnějším znakem ze všech řádů savců. Může se pohybovat od nejdrobnějších druhů s hmotností menší než sto gramů až po dvouset kilové jedince (Fleagle 2013). Až na pár výjimek mají pět prstů na hrudních i pánevních končetinách s pohyblivými protistojnými palci (Wolfensohn & Honess 2005), které umožňují dokonalou schopnost držení a manipulace s předměty (Redmond 2010). Na prstech jsou u většiny primátů vyvinuty nehty. Přítomnost vysokého množství Meissnerových tělísek v epidermis prstů přispívá k velmi citlivému hmatu. Nejvyšší význam primátů spočívá ve velikosti mozku k poměru jejich tělesné hmostnosti. To jim umožňuje rozvoj komplexního sociálního chování, sociálních vztahů a dále také expanzi v oblasti manipulace a vnímání (Wolfensohn & Honess 2005).

Charakteristickým znakem samic je placenta, jejíž intimnost spojení se stěnou dělohy zajišťuje získávání živin k vývoji plodu přímo z krevního oběhu matky (Cowlishaw & Dunbar 2000).

3.1 Primáti Starého světa

Primáti Starého světa jsou rozmanitou skupinou primátů vyskytujících se po celé Africe a Asii. Ve srovnání s ostatními skupinami primátů jsou taxonomicky velmi různorodí a obývají vyšší zeměpisné šířky i nadmořské výšky (vyjma lidí). V současnosti se rozlišuje přibližně 20 rodů rozdělených do dvou podčeledí: kočkodani (Cercopithecinae) a hulmani (Colobinae) (Frost et al. 2011).

3.1.1 Obecná charakteristika starosvětských primátů

Úzkonosí primáti (Cercopithecoidea) se vyznačují četnými anatomickými specializacemi, které je odlišují od primátů ploskonosých (Platyrrhini). Jejich název je odvozen od stavby nosní přepážky, která je úzká s nozdrami směřujícími dolů (Fleagle 2013).

Dalším patrným znakem úzkonosých, který je odlišuje od lidí a lidoopů je stavba zubů. V dutině ústní se v každém kvadrantu vyskytují dva třenové zuby a zubní vzorec je 2.1.2.3/2.1.2.3. Stoličky těchto primátů vytvářejí dva hrbolky, přední a zadní, které jsou zarovnány tak, že tvoří dva hřebeny. Takováto stavba zubů se nazývá bilofodontní (Fleagle 2013). Tento tvar zubů může být adaptací na vysoký podíl tuhých listů v potravě (Redmond 2010).

V dutině ústní mají lícní vaky sloužící k uchovávání potravy. Toto anatomické uzpůsobení vzniklo kvůli metodě, díky které si tito primáti shánějí potravu. Tu vyhledávájí zejména na zemi, kde se vyskytují jejich přirození predátoři (například orli opičí, leopardi či krajty). Z tohoto důvodu se primátům Starého světa vyvinuly lícní vaky, aby mohly nastřádat co nejvíce potravy za co nejkratší čas a poté se odebrat do bezpečí (Redmond 2010).

Druhy kočkodanovitých se od sebe liší různými variabilními znaky, například barvou srsti, délkou a hustotou srsti nebo přítomností vousů či chomáčů. Obličej je obvykle ochlupený s výjimkou bolastí kolem očí, nosu a úst, kde je kůže holá (Ankel-Simons 2007).

3.1.2 Rozšíření kočkodanovitých

Kočkodanovití primáti obývají širokou škálu biotopů včetně tropických a mírných lesů, savan a pouští. Většina druhů se vyskytuje v Africe. Výjimkou je rod makak (*Macaca* sp.), který svým areálem rozšíření zasahuje do Gibraltaru, Japonska a vzdálených ostrovů jihovýchodní Asie (Frost et al. 2011).

4 Rod Makak (*Macaca* sp.)

4.1 Taxonomie a rozšíření

Řád: Primáti (Primates)

Infrařád: Úzkonosí primáti (Catarrhini)

Nadčeleď: Úzkonosé opice (Cercopithecoidea)

Čeleď: Kočkodanovití (Cercopithecidae)

Podčeleď: Kočkodani (Cercopithecinae)

Tribus: Paviáni (Papionini)

Rod: Makak (*Macaca*)

(Ankel-Simons 2007; Mittermeier 2013)

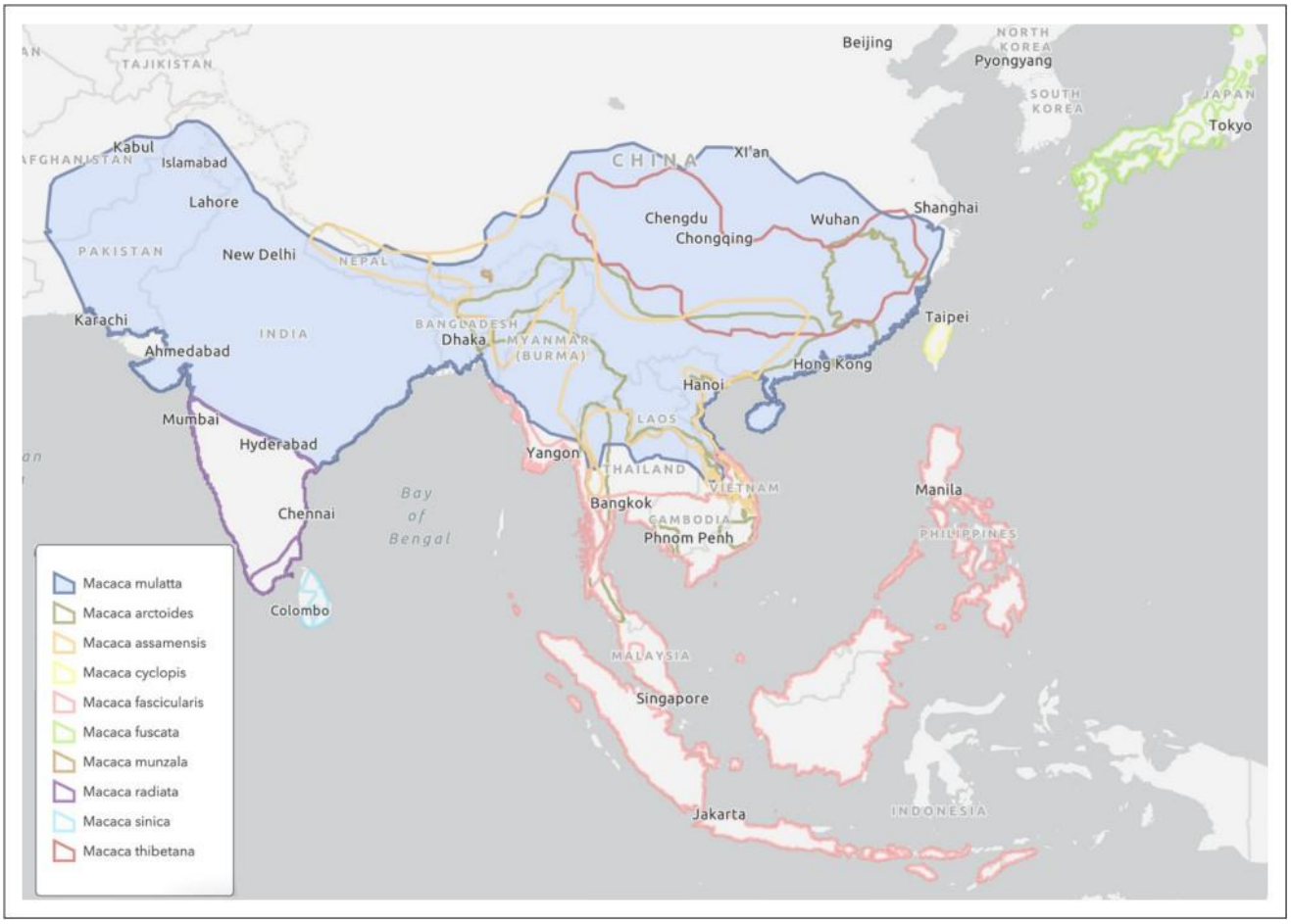
Makakové patří do skupiny takzvaných subhumánních primátů (Nakamura et al. 2021), v této práci bude nadále používán výraz „primát“.

Makakové patří mezi nejúspěšnější rod primátů na světě (Redmond 2010). V současnosti je rozeznáváno 23 druhů makaků (Nakamura et al. 2021). Jejich rozšíření sahá od severní Afriky po Himaláje, Japonsko a jichovýchodní Asii. Vyskytují se také na ostrovech Srí Lanka, Tchaj-wan, Sulawesi, Boreno, Sumatra či Filipíny. Areál rozšíření dokonce zasahuje až na evropský kontinent, kde je jediným volně žijícím zástupcem primáta v Evropě (Redmond 2010).

Makakové se obecně dělí do sedmi skupin příbuzných druhů (uvedeny v tabulce 1), jejichž areál rozšíření se často překrývá (obrázek 1) (Fleagle 2013).

Tabulka 1: Rozdělení druhů makaků do skupin dle Fleagla (2013)

SKUPINA	DRUH
SYLVANUS	Magot bezocasý (*Macaca sylvanus* Linnaeus, 1758)
SILENUS	Makak indočínský (*Macaca leonina* Blyth, 1863)
	Makak vepří (*Macaca nemestrina* Linnaeus, 1766)
	Makak jihomentawajský (*Macaca pagensis* Miller, 1903)
	Makak siberutský (*Macaca siberu* Fuentes & Olson, 1995)
	Makak lví (*Macaca silenus* Linnaeus 1758)
SULAWESI	Makak Heckův (*Macaca hecki* Matschie, 1901)
	Makak tmavý (*Macaca maurus* Schinz, 1825)
	Makak chocholatý (*Macaca nigra* Desmarest, 1822)
	Makak gorontolský (*Macaca nigrescens* Temminck, 1849)
	Makak šedoramenný (*Macaca ochreata* Ogilby, 1841)
	Makak tonkeánský (*Macaca tonkeana* Meyer, 1899)
SINICA	Makak asámský (*Macaca asamensis* M'Clelland, 1840)
	Makak munzala (*Macaca munzala* Sinha, Datta, Madhusudan & Mishra, 2005)
	Makak kápový (*Macaca radiata* É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1812)
	Makak bandar (*Macaca sinica* Linnaeus, 1771)
	Makak tibetský (*Macaca thibetana* A. Milne-Edwards, 1870)
FASCICULARIS	Makak jávský (*Macaca fascicularis* Raffles, 1821)
MULATTA	Makak formoský (*Macaca cyclopis* Swinhoe, 1863)
	Makak červenolící (*Macaca fuscata* Blyth, 1875)
	Makak rhesus (*Macaca mulatta* Zimmermann, 1780)
ARCTOIDES	Makak medvědí (*Macaca arctoides* I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1831)



Obrázek 1: Mapa rozšíření rodu makak (Macaca sp.) v jižní a jihovýchodní Asii (Cooper et al. 2022)

4.2 Morfologie těla rodu makak (*Macaca* sp.)

Makakové jsou středně velcí primáti s pevnou a podsaditou stavbou těla. Hmotnost se pohybuje přibližně od 2 do 17 kilogramů (Redmond 2010), kdy samice mají kolem 3 až 11 kilogramů, u samců se tělesná hmotnost nejčastěji pohybuje od 5 až do 18 kilogramů. U jednotlivých druhů ale existuje výrazná variabilita v tělesné hmotnosti (Roos & Zinner 2015).

Pohlavní dimorfismus u makaků není na první pohled jasně viditelný na rozdíl od příbuzných paviánů nebo mandrilů (Roos & Zinner 2015). Nejnápadnějším znakem pohlavního dimorfismu je velikost těla. Velké rozdíly jsou i v morfologii chrupu, a to zejména ve velikosti špičáků. Horní a dolní čelist samců je rozšířena tak, že jejich obličejová část je více prognátní než u samic (Turnquist & Minugh-Purvis 2012). Mají vyčnívající tupě zakončenou rostrální část obličeje, která je téměř neochlupená (Ankel-Simons 2007).

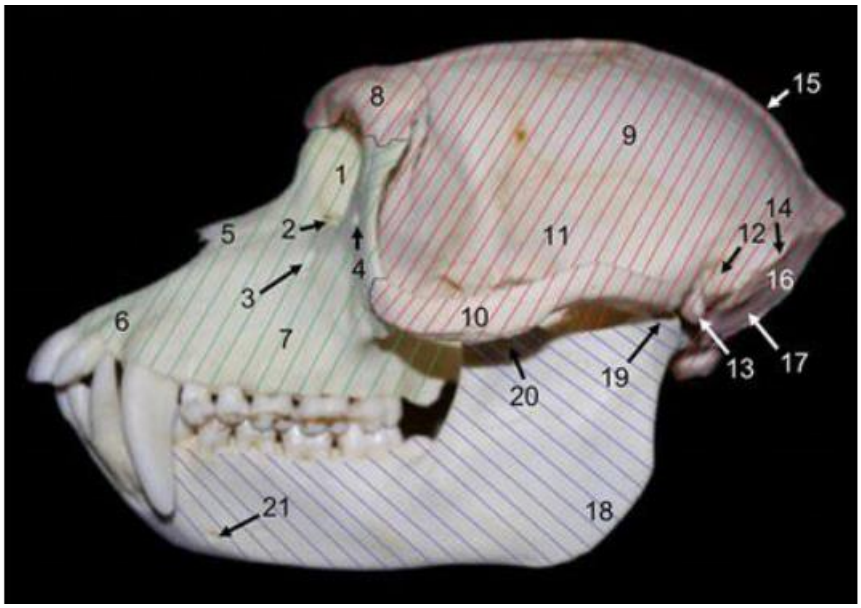
Makakové jsou především arboreálním druhem primátů, ale několik druhů si vytvořilo řadu anatomických adaptací pro semiterestrialitu. Arboreální druhy mají delší pánevní končetiny a delší ocas usnadňující balancování ve větvích, zatímco terestriálnější druhy mají hrudní i pánevní končetiny přibližně stejné délky, což umožňuje energeticky úspornější pohyb po zemi (Roos & Zinner 2015). Mají protistojné palce umožňující pevné uchopování (Ankel-Simons 2007) a na distálních koncích prstů jsou nehty (Lewis & Prongay 2015).

4.3 Anatomie a fyziologie rodu makak (*Macaca* sp.)

4.3.1 Kosterní soustava

4.3.1.1 Lebka

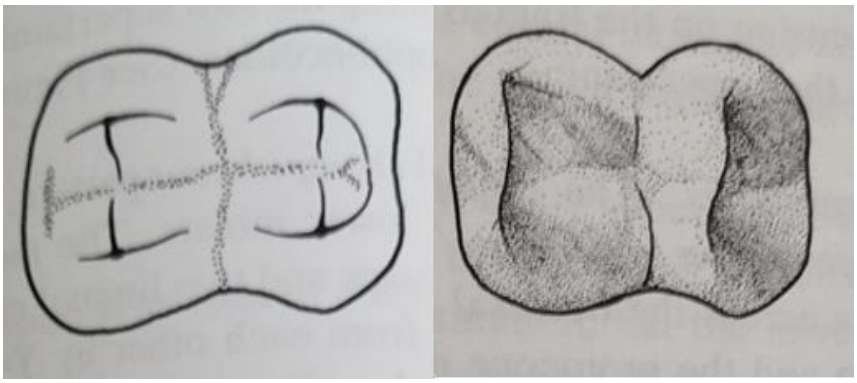
Lebku primátů můžeme rodělit do dvou částí: neurocranium (mozková část) a splanchnocranium (obličejová část) (Fleagle 2013). Neurocranium obsahuje lebeční dutinu v níž se nachází mozek, jež chrání. Splanchnocranium je poměrně velké ale krátké s kuželovitými očnicemi, které jsou téměř úplně postorbitálně uzavřené (Casteleyn & Bakker 2021). Mimo ochranu mozku je mozkovna místem, kam se upínají velké žvýkací svaly a svaly zajišťující pohyb hlavy a krku. Neurocranium je tvořeno čtyřmi kostmi. Horní a boční část tvoří tři párové ploché kosti: čelní, temenní a spánková. Zadní a spodní plocha mozkovny je tvořena týlní kostí. Splanchnocranium je tvořeno čelistní a předčelistní kostí. Ty obsahují horní zuby, kost jařmovou, očnici a kost nosní. Dolní čelist obsahuje dolní zuby. Přechod mezi neurocraniem a splanchnocraniem tvoří kost klínová (Fleagle 2013). Detailnější popis lebky makaka rhesus je uveden v popisu obrázku 2 níže.



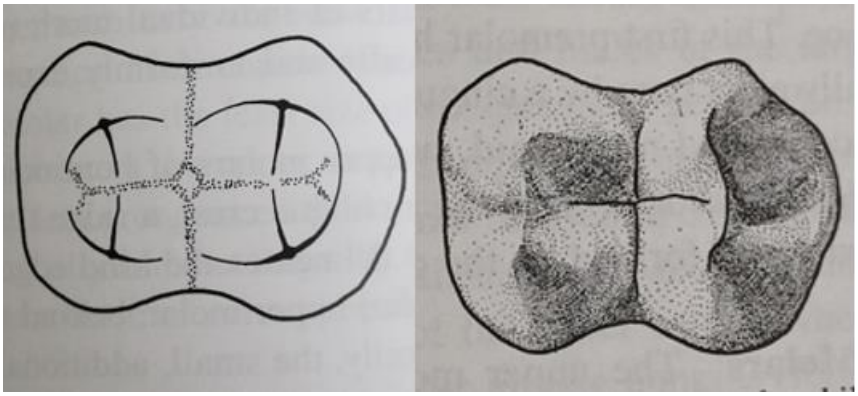
Obrázek 2: Laterální pohled na lebku dospělého jedince makaka rhesa (Macaca mulatta). Červeně – neurocranium, zeleně – splanchnocranium, modře – dolní čelist. ***1. očnice*** *(orbita),* ***2. slzný kanálek*** *(canalis lacrimalis),* ***3. podočnicový prostor*** *(foramen infraorbitale),* ***4. otvor na lícní straně odkud vystupuje nerv zygomaticofacialis*** *(foramen zygomaticofaciale),* ***5. kost nosní*** *(os nasale),* ***6. kost řezáková*** *(os incisivum),* ***7. horní čelist*** *(maxila),* ***8. kost čelní*** *(os frontale),* ***9. kost temenní*** *(os parietale),* ***10. jařmový oblouk*** *(arcus zygomaticus),* ***11. jáma spánková*** *(fossa temporalis),* ***12. začátek zevního zvukovodu*** *(porus acusticus externus),* ***13. bodcovitý výběžek*** *(processus styloideus),* ***14. šíjový hřeben*** *(crista nuchae),* ***15. spánková čára*** *(linea temporalis),* ***16. místo úponu šíjových a hlubokých zádových svalů*** *(planum nuchale),* ***17. velký týlní otvor*** *(foramen magnum),* ***18. lat. úhel dolní čelisti*** *(angulus mandibulae),* ***19. kondylární výběžek*** *(processus condylaris),* ***20. koronoidní výběžek*** *(processus coronoideus),* ***21. bradový otvor*** *(foramen mentale) (Casteleyn & Bakker 2021).*

4.3.1.2 Zuby

Zuby všech primátů, včetně makaků, jsou bilaterálně symetrické, to znamená, že zuby na jedné straně jsou zrcadlovým odrazem zubů na druhé. Typy zubů jsou stejné jako u člověka, tedy řezáky, špičáky, třenové zuby a stoličky. Jak již bylo zmíněno v kapitole „Obecná charakteristika starosvětských primátů“, zubní vzorec je stejný jako u člověka, tedy 2.1.2.3./2.1.2.3. (Fleagle 2013). Zvláštním znakem je specifická stavba stoliček. Jejich hrbolky jsou umístěny přímo proti sobě jako v rozích čtverce a jsou často výrazné ve výšce korunky. V přední části meziálního hřebene se nachází malý žlábek a distálně od něj větší žlábek. Tato charakteristická stavba stoliček se nazývá bilofodontní a vyskytuje se dále například u prasat, tapírů, nosorožců nebo některých druhů vačnatců. U kočkodanovitých se bilofodontní vzor vysyktuje u tří horních stoliček a u první a druhé dolní stoličky (schéma horní stoličky je na obrázku 3 a schéma dolní stoličky na obrázku 4) (Ankel-Simons 2007).



Obrázek 3: Schéma horní bilofodontní stoličky kočkodanovitých primátů (Ankel-Simons 2007)



Obrázek 4: Schéma dolní bilofodontní stoličky kočkodanovitých primátů (Ankel-Simons 2007)

Horní řezáky jsou lopatkovitého tvaru a hrana středního páru řezáků je širší než u postranního páru. Jejich postavení není příčně rovné, ale spíše se sklánějící dopředu. Z vnitřní strany řezáků se nachází centrální rýha a sklovina je zde ztluštělá. Dolní řezáky jsou implantovány rovně a nahoru. Řezná hrana středních řezáků je rovná, postranní řezáky mají

hrany mírně se svažující distálně (obrácené směrem po zubním oblouku). Vnitřní strana je mírně konkávní a má trojúhelníkovitý obrys (Ankel-Simons 2007).

Horní špičáky jsou výrazně silnější než spodní a jsou zahnuté dozadu. Průřez je trojůhelníkovitý a kratší strana špičáku má po celé délce mediální rýhu. Vnější strana je konvexní a směřuje distálně dovnitř. Při pohybu čelistí se společně horní a dolní špičák s prvním dolním třenovým zubem neustále obrušují a vytváří tak velmi ostré řezné hrany. Průřez dolního špičáku je spíše vejčitý a vnější strana zubu je zaoblená (Ankel-Simons 2007).

Třenové zuby kočkodanovitých primátů mají dva hlavní hrboly, které jsou spojeny příčným hřebenem. Okluzní plocha je u druhého premoláru obvykle větší ale výška korunky obou zubů je více méně stejná. Horní třenáky mají běžně tři kořeny, zatímco dolní jen dva. První dolní premolár je pokryt sklovinou, která vytváří ostrou hranu a přední kořen zubu je výrazně kratší než zadní (Ankel-Simons 2007).

4.3.1.3 Hrudní končetiny

Hrudní končetina primátů se skládá z lopatky, pažní kosti, vřetenní kosti, loketní kosti a kostí ruky. S hrudníkem jsou spojeny pomocí svalů a klíční kosti (Casteleyn & Bakker 2021), což je jeden z primitivních kosterních znaků všech primátů (Fleagle 2013).

Klíční kost je připojena k rukojeti hrudní kosti a vzadu k lopatce. S pažní kostí je spojena velmi pohyblivým kulovitým kloubem. Svaly zodpovědné za ohýbání a natahování lokte vycházejí z pažní kosti (Fleagle 2013). Loketní kloub je tvořen pažní, vřetenní a loketní kostí (Casteleyn & Bakker 2021). Vřetenní a loketní kost jsou umístěny rovnoběžně vedle sebe. Když dlaň směřuje vzhůru a palec směřuje do strany nazývá se toto postavení předloktí supinace a loketní kost směřuje mediálně. Pokud dlaň směřuje dolů a palec leží mediálně nazývá se tato poloha pronace. Při pronaci se vřetenní kost kříží s loketní. Tento velký rotační rozsah předloktí má význam pro arborelání druhy primátů (Ankel-Simons 2007).

Ruce primátů se skládají ze tří částí: zápěstí, záprstí a články prstů. Zápěstí je složené z osmi až devíti kostí uspořádaných ve dvou řadách, mezi nimiž je střední karpální kloub. Záprstní kosti jsou spojeny s prstními kostmi a umožňují jejich pohyb. Klouby mezi záprstními kostmi a proximálními články prstů umožňují flexi (ohnutí), extenzi (natažení) a omezený pohyb do stran. Každý prst se skládá ze tří článků, kromě prvního prstu (palce), který postrádá střední článek. Dlaňové plochy rukou a nohou primátů jsou pokryty třecími polštářky a potními žlázami. U většiny žijících primátů mají špičky distálních článků prstů zploštělé nehty (Fleagle 2013).

4.3.1.4 Pánevní končetiny

Pánevní končetina primátů se skládá z pánevního pletence, stehenní kosti, holenní kosti, lýtkové kosti a kostí chodidla. Pánevní pletenec je tvořen kyčelní kostí, sedací kostí a kostí stydkou. Pánev plní důležitou funkci ochrany orgánů, jako je například močový měchýř, samičí pohlavní orgány či spodní úsek trávicího traktu. Také hraje důležitou roli při lokomoci a spojuje trup s pánevními končetinami. Kyčelní kost je největší kostí pánevního pletence a

svaly jí obklopující jsou zodpovědné za pohyby kyčelního kloubu. Na hrbolku sedací kosti se upínají šlachy, které zajišťují natahování kyčelního kloubu a ohýbání kolena. U primátů Starého světa se na sedací kosti vyskytují sedací hrboly, což jsou tuhé mozolovité útvary bez srsti. Stydká kost je obklopena svaly, které addukují (přitahují) kyčelní kloub (Fleagle 2013).

Jedinou kostí stehna je kost stehenní. Její kulatá hlavice se kloubí s pánví. Dystální kondyly se kloubí s holenní kostí a vytváří tak kolenní kloub. Čtyřhlavé stehenní svaly stehna jsou zodpovědné za extenzi kolene a na šlachy, které jsou součástí tohoto souboru svalů, je připojena čéška (Fleagle 2013).

Dolní část končetiny tvoří větší holenní kost a štíhlejší lýtková kost. Holenní kost utváří distálně hlavní kloub s kotníkem. Lýtková kost vytváří laterální stranu hlezenního kloubu. Z holenní, lýtkové a také nejdelší části stehenní kosti vycházejí velké svaly, které jsou zodpovědné za pohyby kotníku a také za ohýbání a natahování prstů (Fleagle 2013). U kočkodanovitých primátů je typická přibližně stejná délka stehenní a holenní kosti. Tyto dvě kosti jsou také obvykle kratší než délka kosterního trupu (Ankel-Simons 2007).

Noha primátů se skládá ze tří částí: zánártí, nártu a článků prstů. Součástí zánártí je hlezno, které se kloubí s člunkovitou kostí, a kost patní, která vytváří patní výběžek, na něž se upíná Achillova šlacha. Kosti prstů jsou poměrně dlouhé a každý z nich má tři články. Chodidla mají třecí polštářky a nehty na distálních článcích prstů (Fleagle 2013).

4.3.2 Mozek

Mozek primátů je relativně velký v poměru k ostatním živočichům stejné tělesné velikosti a obsahuje složitější strukturální modifikace (Turnquist & Minugh-Purvis 2012). Godfreyová (2005), která popisuje primáty jako inteligentní savce zároveň zmiňuje problematiku v hodnocení inteligence primátů na základě velikosti mozku. Vztah velikosti mozku a kognitivních schopností je složitý a je často ovlivněn dalšími proměnnými. Godfreyová (2005) dále popisuje existenci indexů encefalizace. Jeden z nich hodnotí poměr „pozorované" mozkové kapacity ku „očekávané", který je odvozený z regresní analýzy mozku a těla u řádu hmyzožravců. Hodnoty tohoto indexu ukazují, o kolik je mozek daného druhu větší či menší, než by se dalo očekávat u stejně velkého jedince, příslušníka rodu hmyzožravců. Dle tohoto indexu je ale ukazatel lebeční kapacity až příliš variabilní a například gorila má index nižší než ksukol ocasatý (*Daubentonia madagascariensis* Gmelin, 1788) nebo malpa hnědá (*Sapajus apella* Linnaeus, 1758) (Godfrey 2005).

Mozek lze rozlišit na několik hlavních částí: přední mozek, koncový mozek a jeho další část mezimozek, střední mozek, zadní mozek a jeho části prodloužená mícha a mozeček. Nejkaudálnější část mozku je prodloužená mícha dále navazující na páteřní míchu. Z prodloužené míchy odstupuje VII až XII kraniální nerv. Další částí zadního mozku je ještě Varolův most, ze kerého odstupuje V a VI kraniální nerv. Střední mozek se nachází mezi mezimozkem a mostem a jeho jedinou částí jsou takzvané mozkové stopky skládající se z motorických vláken. Vlastní mozek se skládá ze dvou hemisfér rozdělených podélnou štěrbinou. Na dně štěrbiny jsou obě hemisféry spojeny několika komisurami a kalózním

tělesem. U starosvětských primátů je čichová oblast mozku redukovaná. Naopak oblasti zraku jsou vysoce vyvinuté a zajišťují tak trojrozměrné vidění (Ankel-Simons 2007).

U primátů se objevuje také lateralizace mozku. To znamená, že levá hemisféra ovládá pravou polovinu těla a pravá hemisféra naopak levou polovinu těla (Ankel-Simons 2007). U člověka mezi fuknce těla, které jsou lateralizované patří například preference ruky, řeč, rozpoznávání obličejů, mimika a pocity deprese či euforie (Falk 1987).

4.3.3 Krev

4.3.3.1 Rh systém

Studium antigenů červených krvinek primátů začalo již v roce 1925 Karlem Landsteinerem a Philipem C. Millerem. O 15 let později Landsteiner společně s Alexanderem Weinerem zjistili, že imunizace laboratorních zvířat červenými krvinkami primátů vede k produkci protilátek, které definují novou alogenní vlastnost lidských erytrocytů (Socha & Moor-Jankowski 1986). V pokusu imunizovali králíky a morčata krvinkami z makaka rhesa. Výsledkem bylo sérum, které aglutinovalo u 85 % lidských vzorků červených krvinek a určující činitel byl nazván Rh faktor. Původně se předpokládalo, že živočišné a lidské protilátky identifikují stejný Rh faktor na povrchu jak erytrocytů makaka rhesa, tak i člověka (Avent & Reid 2000). V roce 1942 byl ale prokázán rozdíl mezi lidskou a živočišnou protilátkou (anti-Rh) (Nardozza et al. 2010), a heteroprotilátka byla poté přejmenována na anti-LW (na počest Landsteinera a Weinera) a lidská aloprotilátka byla přejmenována na anti-D (Avent & Reid 2000).

Rh faktor je z krevních skupin nejvíce polymorfní a imunogenní systém. V současné době je známo více než 40 antigenů. Rozlišuje se pět hlavních antigenů: D, C, c, E, e; které jsou zopovědné za většinu klinicky významných protilátek. Pojmy Rh pozitivní (Rh+) a Rh negativní (Rh-) se vtahují k přítomnosti či nepřítomnosti antigenu D, přičemž oba exprimují antigeny C, c a E, e. C je antigenem c a E je antigenem e. Geny C nebo E se nachází na každém chromozomu. Antigeny se nacházejí ve dvou proteinech exprimovaných v membráně erytrocytů a jejich prekurzorů, jedná se o RhD a RhCE, které nesou antigeny D, C, c, E, e a mohou se objevovat v různých kombinacích (CE, Ce, cE, ec) (Nardozza et al. 2010).

4.3.3.2 Krevní skupiny

O objev systému krevních skupin se v roce 1900 zasloužil opět Karl Landsteiner. Výzkum Landsteinera definoval existenci tří skupin: A, B a O. O něco později Jan Janský popsal navíc čtvrtou, AB. Krevní skupina je termín, který označuje systém krevních skupin zahrnující antigeny červených krvinek a označuje specifický vzorec reakce na testovací antiséra. Krevní skupina A obsahuje v séru protilátky proti krevní skupině B a naopak, zatímco krevní skupina O neobsahuje žádný antigen A nebo B, ale obě jejich protilátky v séru (Mitra et al. 2014).

Makakové rhesus exprimují antigeny skupiny A, B, O. Ty nejsou (na rozdíl od člověka) u makaků exprimovány na erytrocytech, ale na endotelu, v epiteliálních buňkách a v sekretech

exokrinních žláz (Lewis & Prongay 2015). V tabulce 2 je vypsána přítomnost jednotlivých druhů krevních skupin makaka rhesa a makaka jávského. U stejných druhů jsou poté v tabulce 3 uvedeny normální hematologické parametry.

Tabulka 2: Přítomnost krevních skupin u druhů makak rhesus a makak jávský (Fortman et al. 2000)

Druh	**A**	**AB**	**B**	**O**
Makak rhesus (*M. mulatta)*	Vzácná	Vzácná	Obvyklá	Pravděpodobně přítomna
Makak jávský (*M. fascicularis*)	Vyskytuje se	Vyskytuje se	Vyskytuje se	Vyskytuje se

Tabulka 3: Normální hematologické parametry makaka rhesa a makaka jávského (Fortman et al. 2000)

Parametr	**Makak rhesus (*M. mulatta*)**	**Makak jávský (*M. fascicularis*)**
Hematokrit (%)	37-40	33,1-37,5
Erytrocyty (*10^6/ml)	5,1-5,6	5,3-6,3
Leukocyty (*10^6/ml)	4,2-8,1	6,1-12,5
Hemoglobin (g/dl)	12-13,1	11-12,4
Neutrofily (%)	26-52	35-61
Lymfocyty (%)	39-72	34-56
Eozinofily (%)	0-4	1,3-9,1
Bazofily (%)	0-0,4	0-0,2
Monocyty (%)	1-4	0,4-3
Trombocyty (*10^3)	260-361	300-512

4.3.4 Samičí pohlavní soustava

Samičí pohlavní soustava zahrnuje párové vaječníky, vejcovody a dělohu. Vaječníky jsou oválného tvaru a leží na zadní vrstvě širokého vazu. Během vývoje pohlavní orgány projdou značnou migrací. U dospělé negravidní samice jsou uloženy kaudálně v pánvi, kde leží kaudálně od peritoneálního vaku. Děloha se rozděluje na fundus, tělo a děložní čípek a je uložená vertikálněji vůči pochvě než u člověka. Děložní hrdlo vystupuje do dorzální části pochvy (Turnquist & Minugh-Purvis 2012).

Ovariální cyklus není celoroční, mnoho primátů se rozmnožuje sezónně. U makaků jávských trvá přibližně 30 dní, u makaků rhesus se délka cyklu pohybuje přibližně od 23 do 34 dní (Lewis & Prongay 2015). Zpětná vazba estrogenů na hypotalamus během folikulární fáze způsobuje potlačení uvolňování gonadotropiny uvolňujícího hormonu (GnHR), což následně tlumí uvolňování luteinizačního (LH) a folikulostimulačního (FSH) hormonu. V periovulační fázi se zpětná vazba estrogenů změní na opačný účinek a vyvolá tím zvýšené uvolňování LH a FSH, čímž vznikne pozitivní zpětnovazební smyčka zvýšeného množství estrogenů a dalšího

zvýšení LH a FSH vedoucího k ovulaci. Po ovulaci dochází k rychlému poklesu estrogenu a k tvorbě progesteronu. Po poklesu tvorby progesteronu a involuci žlutého tělíska se vaječník vrací do folikulární fáze. Po dvou až čtyřech dnech nastává menstruace a obnoví se tvorba folikulů (Wayne 2015).

Při placentaci u makaků proniká blastocysta do endometria a interaguje s protějším endometriem při tvorbě bidiskoidní placenty. Placenta makaka tvoří lakunární stadium před vytvořením vilózního ukotvení a mateřské krevní komunikace. U makaků rhesus je placenta obvykle bidiskoidní, ačkoli výskyt diskoidní placety není neobvyklý. Placentární krevní oběh je hemochoriální (Lewis & Prongay 2015).

U primátů dochází při absenci březosti ke snížení sekrece LH a následné luteolýze. Hormon choriogonadotropin (CG) zajišťuje pokračující funkci žlutého tělíska a zajišťuje tak udržení březosti. Pro udržení březosti je také důležitý progesteron, který produkuje placenta. Ve folikulu dochází k tvorbě androgenů, které poté granulózní buňky přeměňují na estrogeny rovněž napomáhající udržení březosti (Wayne 2015).

4.3.5 Samčí pohlavní soustava

Vnějším pohlavním orgánem samců je penis s cévní složkou tvořenou topořivým tělesem a necévní erektilní složkou tvořenou pyjovou kostí. Nadvarlata jsou poloměsíčitého tvaru a připojená na varlata z posterolaterálního okraje (Prakash et al. 2009).

Sekrece hormonů u makaků je regulována osou hypotalamus-hypofýza-gonáda. Vývoj gonád závisí na FSH a LH, které regulují spermatogenezi a tvorbu testosteronu. Nástup spermatogeneze úzce souvisí s věkem při nástupu puberty, kdy dochází ke zvýšení tvorby gonadotropinů a zvýšení hmotnosti varlat. V časném pubertálním období je počáteční vývoj varlat charakterizován proliferací a diferencicací Sertoliho buněk. Varlata sestupují při narození, po narození opět stoupají do tříselného kanálu a s rostoucí velikostí opět sestupují do šourku v pozdní pubertě (Wei et al. 2021). Spermatogenze probíhá v několika stádiích diferenciace zárodečných buněk. Ke zrání spermií dochází při průchodu nadvarletem (Lewis & Prongay 2015).

V měsících mimo rozmnožovací období dochází k degeneraci testikulárních tkání a ke zkracování průměru semenných kanálků. Zároveň dochází ke snížení počtu spermatogenních buněk a objem Leydigových buněk. Z toho důvodu je ovlivněna syntéza androgenů, což nakonec vede ke snížení sekrece testosteronu a hypofyzárních gonadotropinů (Wei et al. 2021).

4.3.6 Gastrointestinální trakt

Primáti mají na sliznicích v dutině ústní pokrývající tvrdé patro příčné rýhy, které slouží k udržení potravy v ústech. Velké slinné žlázy se nacházejí po stranách dutiny ústní a pod jazykem. Potravní specializací makaků jsou lícní vaky, které slouží k dočasnému uložení potravy (Godfrey 2005).

Žaludek se skládá ze 4 částí: kardie, fundus, corpus a pylorus (Lewis & Prongay 2015). V lumen žaludku či v žaludečních žlázách se přirozeně vyskytují různé druhy mikroorganismů, například *Helicobacter* spp., *Sarcina* spp., trichomonády nebo askomycetní kvasinky (Johnson et al. 2022). Pylorickou část žaludku uzavírá svěrač a odděluje ji od tenkého střeva (Godfrey 2005). Nejkratším úsekem tenkého střeva je dvanáctník. Lačník obsahuje poměrně krátké klky a je přibližně stejné délky jako kyčelník. Mezi přechodem z tenkého střeva do střeva tlustého se nachází ileocekální chlopeň. Slepé střevo je připojeno k pravé kraniolaterální břišní stěně a je uloženo kaudálně v pravém dolním kvadrantu břicha. Tračník je rozdělen na tři části, vzestupný, příčný a sestupný. Vzestupný tračník je nejkratším úsekem a nachází se v horním kvadrantu břicha. Příčný tračník je naopak nejdelším segmentem tlustého střeva a prochází napříč horní částí břicha na levou stranu, kde směřuje kaudálně k pánvi a zpět kraniálně do levého horního kvadrantu. Příčný a sestupný tračních odděluje slezinné ohbí. Poslední segment střevního traktu je konečník zakončený svěračem (Johnson et al. 2022).

Sliny v lícních vacích obsahhují amylázu, která napomáhá při trávení potravy obsahující škroby. K hlavnímu trávení potravy, zejména bílkovin, dochází v žaludku a ve střevech. Tenké střevo je hlavním místem trávení lipidů a probíhá zde většina vstřebávání živin. Trávení složitých sacharidů probíhá především v cékokolické oblasti a je podporováno mikrobiální činností a fermentací. Vstřebávání vody a ukládání odpadních látek pro vyprazdňování probíhá v sestupném tračníku (Lewis & Prongay 2015).

4.3.7 Dýchací soustava

Horní cesty dýchací zahrnují nosní dutinu, vedlejší nosní dutiny, nosohltan, hltan, hrtan, průdušnici a průdušky. Funkce horních cest dýchacích je výměna a filtrace vzduchu, oddělování potravy a tekutin od proudu vzduchu při vstupu do tracheobronchiálního stromu, vokalizace a podílejí se také na chuti a čichu (Lowenstine & Osborn 2012).

Nosní dutiny jsou kostěné dýchací cesty rozdělené nosní přepážkou a zahrnují kostěné a chrupavčité struktury, tzv. turbináty. Sliznice nosní dutiny je vystlána několika epitely: vrstevnatý dlaždicový epitel, přechodný epitel, řasinkový pseudostratifikovaný respirační epitel a čichový epitel. Nosní sliznice slouží k ohřívání a zvlhčování vdechovaného vzduchu, protože má velký povrch a rozsáhlé podslizniční cévní pleteně, zejména v oblasti turbinátů a nosní přepážky (Lowenstine & Osborn 2012). Hltan a hrtan zajišťují blokování přístupu potravy a tekutin do průdušnice. Vomeronazální orgán u makaků chybí (Lewis & Prongay 2015). Průdušnice a průdušky jsou vystlány pseudostratifikovaným respiračním epitelem. Sliznice průdušnice a průdušek obsahuje také lymfocyty, globulární leukocyty a intraepiteliální nervová vlákna (Lowenstine & Osborn 2012).

Dolní cesty dýchací tvoří plíce. Stejně jako u člověka se u makaků dělí plíce v místě rozdvojení průdušnice na pravou a levou. U makaků rhesus se levá plíce dělí na dva samostatné laloky a pravá je rozdělena na čtyři laloky. Charakteristickým rysem anatomie dýchacích cest pro primáty je symetrické větvení horních intralobárních dýchacích cest, které přechází do alveolárních oblastí prostřednictvím několika generací tenkostěnných bronchiolů, které obsahují vývody alveolů (Miller et al. 2017).

Hmotnost plic je u makaků rhesus asi 8 % z celkové hmotnosti těla. Objem plic je poměrně velký což zajišťuje větší celkovou kapacitu plic. U samců je dechová frekvence asi 38 dechů za minutu, u samic to je přibližně 40 dechů za minutu (Singh et al. 2021).

4.4 Lokomoce a lokomoční chování

Lokomoce makaků je zcela kvadrupední ale téměř bez skoků či zavěšování. Makakové se mohou efektivně pohybovat jak v korunách stromů, tak i na zemi. Obecně jsou to velmi obratní živočichové. Některé druhy makaků preferují pohyb ve vyšších patrech stromů, jiní naopak pohyb po zemi. Například makak jávský upřednostňuje nížinné oblasti s hustými lesy. Makak vepří (*Macaca nemestrina*) se naopak více vyskytuje v kopcovitých oblastech s řídkým porostem (Fleagle 2013).

Kvadrupedii jako takovou můžeme rozdělit na dva typy – arboreální a terestriální. Arboreální kvadrupedie využívá pohybu všech čtyř končetin na relativně malé podpěře (například větev stromu) (Schmidt 2011). Při této chůzi jsou hrudní končetiny v loktech pokrčeny, čímž se sníží těžiště a pohyb po větvích se tak stává více stabilním. Lehce přikrčená poloha těla může také usnadnit náhlé změny směru (Campbell et al. 2011). Terestriální typ lokomoce není tak rozšířený jako arboreální, vyskytuje se pouze u větších zástupců kočkodanovitých primátů nebo paviánů (Schmidt 2011). Končetiny terestriálních primátů jsou blíže tělu a lokty jsou při pohybu natažené. Reakční síly jsou díky tomu rovnoměrně rozvrženy mezi hrudními a pánevními končetinami (Campbell et al. 2011).

Kvadrupední zvířata používají různé způsoby lokomoce. Asymetrická chůze se objevuje během ustálené lokomoce, která je provázena pravidelnými cykly pohyhu končetin. Tělo je při pohybu vpřed téměř rovnoměrné s povrchem. U asymetrické chůze se objevuje fáze, kdy v určitý okamžik nedochází ke kontaktu končetin s povrchem a rychlost pohybu se tímto zvyšuje. Jako nejrychlejší typ lokomoce primáti využívají cválání či skákání. Tento typ lokomoce, na rozdíl od klasické symetrické chůze, zahrnuje výrazné pohyby těla nahoru a dolů (Schmidt 2011).

Lokomoční chování je jednoduše řečeno přesun z jednoho místa na místo druhé. Dle Fleagla (1980) můžeme do lokomočního chování zařadit aktivity spojené s přemísťováním. Například, pokud zvíře překračuje velkou vzdálenost mezi místem odpočinku a potravním zdrojem, dá se tento typ lokomoce považovat za cestovní typ lokomoce („locomotion during travel“). Naopak pokud se jedná o kratší vzdálenost, často jen mezi dvěma potravními zdroji v místě odpočinku, jedná se o lokomoci související s krmením („locomotion during feeding“).

4.5 Potrava a potravní chování

Ve volné přírodě je sběr potravy hlavní činností primátů. Na základě dlouhodobého pozorování chování ve volné přírodě bylo prokázáno, že této činnosti je věnováno více času než jakékoli jiné. Volně se pohybující primáti tráví spoustu času sběrem a konzumací potravy, a to nejen proto, aby uspokojili své fyziologické potřeby, ale také proto, že tyto aktivity hrají důležitou roli v sociálním životě těchto zvířat (Wolfensohn & Honess 2005).

Potravní rozmanitost u primátů závisí na přístupnosti ke zdrojům potravy či její hojnosti. Složení se poté může měnit napříč ročními obdobími. Přirozená strava se skládá zejména z rostlin, méně poté z hmyzu, semen a příležitostně drobných savců. Hlavními složkami stravy jsou sacharidy, bílkoviny a až poté lipidy. Nejvíce energie je bráno z rostlinných sacharidů (Lewis & Prongay 2015).

Většina druhů makaků je fruktivorní, ale v jejich jídelníčku lze také najít různé druhy semen, listů, květů nebo celých rostlin a dále některé obratlovce (Fleagle 2013). Ekologicky se jedná o velice nenáročný druh primáta. Je tomu tak z toho důvodu, že dokáží využít jakýkoli druh potravy vyskytující se v jejich domovském okrsku a podle její hojnosti tak přizpůsobit své chování (Nila et al. 2014).

Tropické oblasti jsou, co se týče výskytu rostlin a jejich plodů, bohatější. Primáti obývající tyto oblasti mají proto složení potravy velmi rozmanité. Naproti tomu produktivita rostlin je v mírných zeměpisných šířkách nižší a primáti díky tomu museli přizpůsobit složení stravy okolním podmínkám. Stejné druhy tedy mohou vykazovat různé preference při hledání potravy v různých klimatických pásmech. Příkladem může být makak asámský (*Macaca assamensis*), který v tropických oblastech shání více ovoce a v lesích mírného pásma je naopak více listožravý (Li et al. 2022).

Potravní chování lze definovat jako veškerou aktivitu spojenou se sháněním potravy. Do těchto aktivit lze zahrnout vybírání, manipulaci, žvýkání či mechanické úkony, například vkládání potravy do úst a podobně (Nila et al. 2014).

4.6 Sociální struktura a chování

„Chování primátů je adaptivní schopností a je klíčovým prvkem v evolučním procesu, který zajišťuje přežití druhu. Jejich sociální chování je výsledkem celkové skupinové dynamiky, která je nezbytná k optimalizaci přežití. Na rozdíl od většiny ostatních savců je chování primátů naučené, a nikoli instinktivní, primáti jsou tedy přizpůsobivější na různá prostředí“ (Fortman et al. 2000).

Makakové vytvářejí tlupy přibližně o 50 či více jedincích. Během dne se skupina rozděluje na menší, které shánějí potravu. Domovské okrsky jsou velikostně variabilní. Samci často během života migrují (Fleagle 2013).

Primáti mají složitou stavbu sociální struktury. Sociální jednotky můžeme rozdělit na čytři typy: solitérní, mnohosamco-samicové skupiny, jednosamco-samicové skupiny a rodinné skupiny (Fortman et al. 2000).

Makakové vytváří mnohosamco-samicové sociální skupiny (Campbell et al. 2011). Tento typ sociální jednotky je tvořen několika samci, mnoha samicemi a různým počtem mláďat (Maestripieri & Hoffman 2012). Mezi samci existuje hierarchie založená na metodě dominance, to znamená, že ve skupině se vyskytuje jeden dominantní samec, který toleruje ostatní samce. Samice tvoří trvalé jádro skupiny. Sociální zařazení samic je určeno postavením matky mláděte a je inverzní k pořadí narození. To znamená, že mladší samice mají obykle vyšší postavení než jejich starší sestry. U samců toto postavení trvá až do puberty, kdy opouštějí skupinu (Fortman et al. 2000). Podle Deng a Zhao (1987) jsou vztahy mezi dospělými samci méně stabilní než mezi dospělými samicemi. Pozice jedince většinou není trvalá a hierarchie se může v průběhu života jednotlivce měnit. To mohou způsobovat různé faktory, například neschopnost si dominantní postavení udržet, fyzická kondice jedince či neschopnost vytvářet spojenectví (Deng & Zhao 1987).

U makaků rhesus tlupě dominuje alfa samec s alfa samicí. U samců platí, že první boj mezi dvěma jednotlivci může nastolit stabilní vztah dominance. Podřízený jedinec se poté dominantnímu vyhýbá a své postavení projevuje submisivními signály. Dominantí člen skupiny čas od času submisivního jedince napadne (nejčastěji se jedná o ritualizované hrozby), aby udržel své hierarchické postavení. Samice si udržují stabilní pozici ve skupině po celý život narozdíl od samců, kteří v pubertě skupinu nakonec opouštějí (Maestripieri & Hoffman 2012).

Síla sociální vazby mezi jednotlivci je úzce spjata s příbuzností mezi jedinci, pohlavím a věkem jedince. Mezi měřítka síly sociální vazby patří například množství stráveného času v těsné blízkosti nebo zapojení do groomingu. Nejsilnější pouto vzniká zpravidla mezi matkou a mládětem (Maestripieri & Hoffman 2012).

4.6.1 Komunikace ve skupině

Komunikace je nedílnou součástí života všech zvířat a souvisí například s projevem nálad, pocitů nebo je výrazem sociálního postavení (Redmond 2010). Primáti nejčastěji komunikují prostřednictvím vokalizace a mimiky. Výrazy obličeje jako takové tvoří u primátů

důležitou roli v kategorii vizuálních signálů (Shepherd & Freiwald 2018). Vokalizace je často součástí behaviorálního komplexu, který vzniká během sociální interakce s vizuálním kontaktem (Leinonen et al. 1991). U některých se proto vyvinuly specifické rysy (například barva srsti, chomáče chlupů na různých částech těla nebo kostěné výrůstky), které vizuální komunikaci zdůrazňují (Redmond 2010).

Makakové používají ke vzájemné komunikaci různé formy mimiky. Jejich exprese může být prováděna v různých intenzitách a kontextech a mezi jedinci se může vyskytnout variabilní škála individuálních rozdílů ve vzhledu mimických výrazů obličeje. Zhruba jedna třetina této komunikace je poté doprovázena vokalizací (National Centre for the Replacement, Refinement and Reduction of Animals in Research 2010).

Nejvýznamější formy mimiky můžeme rozdělit do několika druhů výrazů (National Centre for the Replacement, Refinement and Reduction of Animals in Research 2010).

Neutrální výraz se vyskytuje při klidném sociálním kontextu nebo odpočinku osamotě. Charakteristickými znaky klidného výrazu je přirozené postavení uší, oči uvolněně otevřené, zavřená ústa a relaxované obočí (National Centre for the Replacement, Refinement and Reduction of Animals in Research 2010).

Dále se objevuje výraz afiliativní. Ten souvisí se submisivním projevem chování či vyjádřením strachu. Typickými znaky afiliativního výrazu jsou klopené uši dozadu, upřený výraz a často také zvednuté obočí. Objevuje se takzvaný „lipsmacking“ (National Centre for the Replacement, Refinement and Reduction of Animals in Research 2010), což je rapidní otevírání a zavírání úst, které je často doprovázeno posunutím koutků úst dopředu a periodickým vyčníváním jazyka s mlaskavým zvukem. Tomuto typickému mlaskání rtů může předcházet pozdrav, kopulace či grooming. Může se objevit i takzvaný výraz strachu (bared teeth), kdy jsou koutky úst společně se rty zataženy, čímž se obnaží zuby s dásněmi (Blis-Moreau & Moadab 2017). Maestripieri (1997) popisuje, že je mnohem menší pravděpodobnost napadení druhým, pokud jedinec projevuje tento signál. Dle Blis-Moreauové a Moadabové (2017) ale nedávné studie ukazují, že výraz „bared teeth“ nesouvisí vždy jen s vyjádřením strachu a jeho význam je regulován na základě kontextu, v němž se vyskytuje. Příkladem může být makak vepří, u kterého byl pozorován výskyt tohoto výrazu jak při konfliktu s agresivním jedincem, tak i při mírumilovném setkání. U makaků rhesus byl tento výraz pozorován při konfliktu nebo sexuálním kontextu (například při orgasmu).

Při pocitu ohrožení dochází k expresi výhružného výrazu. Ten je doprovázen sklopenýma ušima, doširoka otevřenýma očima, zvednutým obočím a otevřenými ústy bez ukázání zubů. Míra projevu těchto signálů se zesiluje či zeslabuje v závislosti na míře ohrožení. Typickým kontextem pro tento výraz je konkurence nebo agrese, vyskytující se zejména při krmení nebo páření (Maestripieri 1997).

4.6.1.1 Vokální rejstřík makaků

První podrobná analýza hlasového repertoáru byla u makaků provedena již v roce 1962 Rowellem a Hindem. Ti při svém výzkumu pozorovali celkem 24 makaků rhesus. Zvuky, které

makakové vydávaly poté rozdělili do dvou hlavních skupin; „harsh noises“ a „clear calls“. „Harsh noises“ popsali jako zvuky se širokou škálou frekvencí s podobnou intenzitou. „Clear noises“ vylíčili spíše jako zvuky skládající se z jednoho nebo více úzkých frekvenčních pásem. Rowell a Hinde (1962) řadí „harsh noises“ mezi zvuky související s agonistickým chováním. Jako první zmiňují takzvaný „bark“. Ten popisují jako jediný krátký zvuk se širokým frekvenčním rozsahem. Obvykle ho doprovází výhružný postoj s otevřenými ústy směrem k nepříteli. Dalším popsaným zvukem je „pant-threat“, který se projevuje jako rychlá série tří nebo pěti „barks“ dohromady tvořící jednu frázi. „Barks“ v sérii nejsou stejně hlasité a jejich intenzita může v průběhu fráze stoupat nebo klesat. Při „pant-threat“ dochází k výpadu celého těla směrem k nepříteli. Obdobným zvukem jako je „bark“ je dle Rowella a Hindeho „roar“. Ten popisují až čtyřikrát delším než „bark“ s úplným výdechem. „Roar“ je vydáván při útoku a je spojen s velmi vysokou mírou agresivity. „Clear calls“ Rowell a Hinde pouze vztahují na pět situací, při kterých nejčastěji docházelo k vokalizaci. Mezi ty například řadí vokalizaci při pohybu, separaci mláděte od matky nebo vokalizaci související s krmením (Rowell & Hinde 1962).

Mezi běžnou vokalizaci makaků se řadí také takzvané „grunts“ a „girneys“. „Grunts“ nejčastěji vydávají samice v souvislosti s interakcemi s ostatními členy skupiny a zejména při projevování zájmu o mláďata jiných samic. Dále se také objevují v kontextu krmení, přiblížení se k druhému jedinci, při páření nebo usmíření po konfliktu. „Girneys“ je popsáno jako tiché nosové „kňučení“ a často se vyskytuje společně s „grunts“ například v kontextu při manipulaci s mláďaty. Oba tyto typy vokalizace hrají roli také při groomingu, v průběhu navazování přátelských vztahů nebo při pohybu ve skupině. U makaků medvědích (*Macaca arctoides*) byla pozorována situace, kdy dospělí jedinci, kteří vydávali „grunts“ a projevovali zájem o cizí mláďata byli méně často vystaveni agresi matky mláděte, než když nevokalizovali. U makaků rhesus bylo zjištěno, že ze strany samic docházelo k mnohem šetrnější manipulaci s mláďaty, pokud byla doprovázena vokalizací „grunt“ nebo „girney“ (Whitham et al. 2007).

„Geckers“ jsou nejčastější vokalizací mláďat. U makaků rhesus byly pozorovány u mláďat, která byla odstavována, ignorována nebo odmítána matkou. „Geckers“ jsou popisovány jako hlasité, explozivní výrazně znějící výkřiky doprovázené křečovitým škubáním tělem (Patel & Owren 2007).

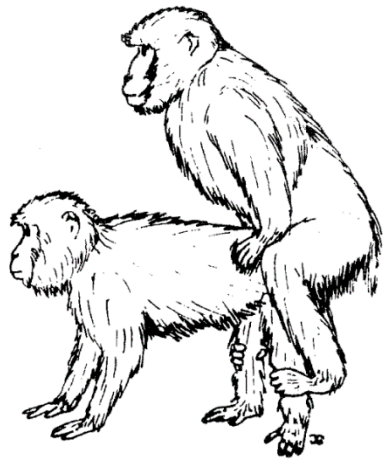
4.6.2 Sexuální chování

Sexualita primátů zahrnuje veškeré chování a soubor strategií, které primáti používají k dosažení reprodukce. Je ovlivněna biologickými a ekologickými omezeními, systémy páření a sociální dynamikou (Camperio Ciani 2017).

Samice primátů Starého světa se v závislosti na distribuci zdrojů shlukují do skupin. Samci si poté jednotlivé skupiny hlídají a zabraňují vniknutí jiných samců do tlupy. Čím větší je tlupa, tím obtížnější je jí uhlídat a tím pádem je vpuštěno více nových samců. To má za následek soupeření mezi samci o možnost páření se se samicemi a utváření nového hierarchického postavení (Camperio Ciani 2017). Camperio Ciani (2017) také uvádí, že vztah

mezi dominantním postavením samce a úspěšností páření závisí na úrovni konkurence, které samci ve skupině čelí. Jinými slovy, čím dominantnější samec, tím méně konkurence a větší reprodukční úspěch. Během období páření se tvoří takzvaná konsorcia. Po dobu této fáze se vytváří páry, které o sebe navzájem pečují, groomingují se a udržují se v těsné blízkosti.

Primáti obecně kopulují dorzoventrálně s výjimkou orangutanů a šimpanzů bonobo. Samčí penis je vybaven pyjovou kostí (bakulum), která usnadňuje intromisi během erekce. Obvyklá poloha při páření makaků je samice stojící s mírně prohnutým hřbetem, ocasem odkloněným na stranu a mírně prohnutými lokty. Samec má položené dlaně na křížové kosti samice a pánevními končetinami se přidržuje pánevních končetin samice (obrázek 5) (Wolfe 1978).



Obrázek 5: Normální kopulační poloha makaků (Wolfe 1978)

4.6.2.1 Strategie páření u druhu makak rhesus (*Macaca mulatta*)

Během období páření mají samice říji přibližne pět až deset dní (Maestripieri & Hoffman 2012). K příznakům říje dospělých samic patří silný otok zevních pohlavních orgánů a v anogenitální oblasti (Hasanah et al. 2022). Výrazné jsou také změny v chování, kdy samice vybízejí samce ke kopulaci. Během tohoto období se vytvářejí konsortní páry na několik hodin až dní. Samice nastavuje k samci svou anogenitální oblast a samec reaguje nasedáním. Během tohoto dočasně monogamního stavu dominantní samec hlídá svou samici před ostatními. V rámci celé říje se samice spáří s několika samci (Maestripieri & Hoffman 2012).

Maestripieri & Hoffmanová (2012) také popisují, že ani samice ani samci nejsou nijak sexuálně přitahování ke geneticky příbuzným jedincům, k jedincům, se kterými mají silný afiliativní vztah, k příliš mladým či naopak příliš starým, nebo k jedincům žijícím ve skupině déle než 4 roky. Mladí samci jsou přitahování samicemi z jiných skupin, a proto také svou nativní skupinu později opouštějí. Tato přitažlivost k novým jedincům a nechuť k páření s příbuznými nebo známými je behaviorální adaptací k minimalizaci inbreedingu ve skupině.

4.6.3 Rodičovské chování

Rodičovské chování zahrnuje péči o mládě, která zvyšuje fitness potomka, jako je například kojení nebo grooming (Saito 2015).

Podle Maestripieriho (2001) u makaků existuje variabilita v mateřském chování, která se týká dvou rozměrů: ochranářství a odmítání. Jinými slovy, mateřské chování, které odráží ochranu a kontrolu nad chováním potomka mají tendenci spolu korelovat a lišit se nezávisle na chování, jako je například přerušení kontaktu mezi matkou a mládětem, odmítání pokusů mláděte o navázání kontaktu a kojení. Rozdíly mezi mírou ochrany a odmítání mohou vyústit ve čtyři různé typy výchovných stylů: Kontrolující, s vysokým stupněm protektivity i odmítání; ochranný, s vysokým stupněm protektivity a nízkým stupněm odmítání; odmítající, s nízkým stupněm protektivity a vysokým stupněm odmítání a takzvaný Laissez-Faire, s nízkým stupněm protektivity i odmítání (Maestripieri 2001). Ačkoli se četnost těchto projevů chování mění v závislosti na vývoji mláděte nebo zkušenosti s porodem, samotný styl mateřského chování zůstává konzistentní po celý život samice. Mateřské chování je ovlivněno vlastní rodičovskou zkušeností samice, jejím sociálním postavením ve skupině nebo vlastnostmi potomka (Saito 2015).

U primátů Starého světa byla variabilita výchovného stylu zkoumána porovnáváním jedinců ve stejné sociální skupině, populaci nebo jiné populaci stejného druhu a také u blízce příbuzných jedinců. Studie, které zkoumaly individuální rozdíly ve výchovných stylech ukázaly, do jaké míry je sociální prostředí pro matku zdrojem stresu nebo podpory, což je důležitým faktorem určující variabilitu výchovného stylu zejména v odvětví protektivity. Srovnávací studie poté ukázaly některé mezidruhové rozdíly mezi makaky. Například protektivní a kontrolující výchovný styl u makaka vepřího a makaka rhesa je úzce spjat s relativně vysokým rizikem výskytu obtěžování a únosů mláďat těchto druhů. Naopak u makaků kápových (*Macaca radiata*) a makaků medvědích byl pozorován uvolněnější výchovný styl s mírnějšími interakcemi mezi mláďaty i ostatními členy skupiny (Maestripieri 2001).

4.6.3.1 Březost, porod a mateřská péče u druhu makak rhesus (*Macaca mulatta*)

Makak rhesus je sezónně se rozmnožující druh primáta. Ve volné přírodě dochází k ovariálnímu cyklu převážně na podzim a v zimě. Na jaře a v létě nastává anovulační období s nepravidelnou menstruací. Mláďata se poté rodí převážně na jaře a začátkem léta (Lewis & Prongay 2015).

Nástup puberty u samic je ve věku dvou až čtyř let. Primipara může mít prvního potomka už okolo třetího roku života. Nejvyšší plodnost se objevuje mezi sedmi a deseti lety, poté celková plodnost klesá (Lewis & Prongay 2015).

Březost u makaků rhesus trvá přibližně pět a půl měsíce (Maestripieri & Hoffman 2012) a rozmezí se u normální březosti pohybuje kolem 165-175 dnů. K porodu dochází většinou v noci (Lewis & Prongay 2015). Samice obvykle rodí jedno mládě, dvojčata jsou poměrně

vzácná a pravděpodobnost jejich přežití je nízká (Maestripieri & Hoffman 2012). Další fyziologické údaje týkající se reprodukce jsou shrnuty v tabulce 4.

Péči o mládě zajišťuje pouze matka. Novorozené potomky samice nosí na hrudi, kde jsou i kojeni. Během prvních měsíců po narození jsou mláďata nošena buď ventrálně či dorzálně. Během chvil odpočinku tráví více času mimo fyzický kontakt s matkou, ale stále v její bezprostřední blízkosti. Mláďata začínají již v prvních měsících života jíst pevnou stravu a obvykle jsou odstavena do jednoho roku. Tomu se potomci silně brání, reagují křikem a záchvaty vzteku. Rovněž mohou narušovat snahu matky pářit se se samci. Vysoce postavené samice mohou rodit každý rok, zatímco níže postavené rodí přibližně každý druhý. Tato skutečnost může být důsledkem rozdílů v chování matek vůči svým potomkům, kdy sociálně výše postavené matky obvykle odmítají své potomky dříve a mnohem intenzivněji na rozdíl od nízko postavených samic (Maestripieri & Hoffman 2012).

Tabulka 4: Normativní reprodukční fyziologická a biologická data u druhu makak rhesus a makak jávský (Fortman et al. 2000)

Parametr	**Makak rhesus (*M. mulatta*)**	**Makak jávský (*M. fascicularis*)**
Pohlavní dospělost: (roky) Samice Samec	 2,6-3,5 3-4	 3-3,4 3-4
Sezónní rozmnožování	Ano	Ne
Délka menstruačního cyklu (dny)	26-30	28-32
Délka menstruace (dny)	Ø 4,6	1-5
Gestační období (dny)	165-178	155-165
Průměrná porodní váha (gramy)	475	345
Začátek přijímání pevné stravy u mláďat (měsíce)	1,5-3	1
Věk při odstavu (měsíce)	7-14	12-18
Interval mezi březostmi (roky)	1	1,1

4.6.4 Agonistické chování

Agonistické chování je běžným typem chování u všech živočichů. Lze jej popsat jako soubor sociálního chování souvisejícího s jakoukoli formou agresivního nebo bojového jednání, které se vyskytuje mezi dvěma nebo více jedinci téhož druhu, a vylučuje tedy interakce mezi predátorem a kořistí. Toto chování lze rozdělit do tří hlavních složek: ohrožení, agrese a podřízení se. Všechny tři spolu vzájemně souvisí a mohou se vyskytovat v kombinaci či samostatně. Nejčastěji se agonistické chování vyskytuje v souvislosti s přístupem k určitému zdroji, jako je například potrava, úkryt, teritorium, nebo přístup k sexuálnímu partnerovi (Young 2022). Agresivita je obecně spojena s hierarchií skupiny a nejčastěji se těchto interakcí účastní dominantní jedinci. Agonismus má zásadní význam pro

formování a udržení skupin. Hlavním ekologickým faktorem pro nárůst agonistického chování je potravní konkurence (Silva Lima et al. 2022).

U makaků rhesus využívá každá skupina svůj domovský okrsek (který částečně sdílí s jinými primáty) a vyhýbá se těsné blízkosti okolních skupin. Setkání mezi tlupami poté může eskalovat od minimálního agonismu až po velmi agresivní setkání provázené bojem a honičkami. Úroveň agonismu poté závisí na předchozí historii skupin, na známosti mezi členy, celkovém postavení skupiny a na místě střetnutí (Camperio Ciani 1986).

4.6.5 Afiliativní chování a grooming

U zvířat má afiliativní sociální chování mnoho výhod souvisejících se zdravím a fitness jedince a je důležité pro udržení sociální struktury skupiny (Balasubramaniam et al. 2020). Mechanismus vytváření vazeb používaný u většiny druhů primátů se nazývá grooming, což je časově náročná činnost, která může u některých druhů zabrat až 20 % celého dne (Lehmann et al. 2007).

U primátů je sociální grooming (nebo také allogrooming) jednou z nejčastěji pozorovaných forem afiliativního chování. Výhody, které grooming přináší souvisí se změnami ve fyziologii (jako je například zvládání stresu nebo změny v termoregulaci), či odstraňování parazitů. Dále je grooming důležitý v navazování a udržování dlouhodobých sociálních vazeb, podporuje sociální skupinu jako takovou nebo zvyšuje pravděpodobnost páření s druhým jedincem. Rozdíly v groomingu a formě afiliativního chování mohou být ovlivněny ekologickými podmínkami nebo sociálním prostředím, příkladem může být velikost sociální skupiny nebo dominantní postavení jedince (Balasubramaniam et al. 2020).

Dle Lehmanna (2007) čas, který primáti investují do groomingu úměrně roste s velikostí skupiny. Pokud se však skupina rozroste příliš, jednotlivci si nebudou moci dovolit trávit potřebný čas groomingem (kvůli nárokům na jiné základní činnosti, jako je například shánění potravy) a soudržnost skupiny klesne, což nakonec může vést k rozpadu celé skupiny.

Studie předpokládají, že množství času investovaného do groomingu u sociálních partnerů slouží k posouzení síly vztahu a poskytuje prostředek, pomocí něhož mohou jednotlivci v budoucnosti posoudit pravděpodobnost koaliční podpory. V tomto pojetí je grooming chápán jako index vztahu, který existuje mimo groomingovou vazbu a výhody groomingu jsou vyměněny za výhody podpory během konkurenčních interakcí. Další možností je, že spíše než směnným prostředkem, je grooming testem vztahu a mohl by sloužit k vytvoření atmosféry důvěry mezi jedinci, načež by do budoucna vzrostla pravděpodobnost pomoci v konkurenčních interakcích. I přes to, že existuje málo důkazů o tom, že by byl grooming vyměňován za koaliční podporu, dá se obecně považovat za odměnu jako takovou. Jinými slovy jedinci vytváří reciproční groomingové vztahy pouze kvůli výhodám, které grooming nabízí (Henzi & Barrett 1999).

5 Chov makaků v lidské péči

Primáti jsou jedno z nejvýznamnějších zvířat používaných pro výzkum. Vzhledem k jejich evoluční blízkosti k lidem jsou nejlepšími predikotry a modelovými jedinci. Systematické studie na primátech začaly ve 20. století. Díky nim se masivně zvýšila poptávka po primátech jakožto výzkumných subjektech a došlo téměř k vyhynutí některých důležitých volně žijících populací. Tato skutečnost vedla k rozvoji účelového in situ chovu pro biomedicínský výzkum (Honess 2015).

5.1 Historie chovu primátů

Primáti se pro člověka poprvé stali cennými před 5000 lety v Egyptě, kdy se s nimi začalo obchodovat, a jsou také nejstaršími zaznamenanými zvířecími subjekty pro vědecký výzkum. Využívání pro lékařské účely přišlo o něco později a začalo docházet k prvním anatomickým studiím na primátech (Galén, Vesalius). Opice a lidoopi byli studováni již od starověku a jejich zkoumání trvalo až po středověk (Aristoteles, Plinius) (Johnsen et al. 2012).

V červnu 1875 byla ve Spojeném království zřízena Královská komise pro vivisekci a v roce 1886 byly na základě dvou soukromých poslaneckých návrhů zákonů přijaty rozsáhlé předpisy zaměřené na kontrolu výzkumu na zvířatech. V letech 1907-1912 vydala Královská komise šest zpráv, v nichž zkoumala povahu výzkumu na zvířatech a jeho regulaci. Jejich součástí byla podrobná analýza úlohy, kterou výzkum na zvířatech sehrál v tehdejším lékařském pokroku (Weatherall 2006).

Darwin se díky svému výzkum evoluce a zejména poznámkám o chování goril stal jako jeden z prvních pozorovacích primatologů. Také koncem 19. století provedl britský lékař David Ferrier srovnávací neuroanatomické studie lidoopů a opic. Ve stejném časovém období Pasteur zjistil, že průchod viru vztekliny primáty způsobil, že ztratil virulenci pro psy a asi o 20 let později byl izolován poliovirus intraperitoneální inokulací míšního materiálu do primátů. Primatologické znalosti, které byly vytvořeny, pocházely převážně od relativně malého počtu behaviorálních a biomedicínských výzkumníků pracujících nezávisle. S institucionalizací výzkumu primátů byla možná převratná změna (Johnsen et al. 2012).

5.1.1 První chovné stanice primátů

5.1.1.1 Sovětský ústav experminetální patologie a lékařství

V roce 1923 byla v SSSR díky průkopníkovi moderní sovětské experimentální primatologie Mečnikova založena chovná stanice primátů. Nacházela se ve městě Suchumi na pobřeží Černého moře v tehdejší Gruzínské sovětské socialistické republice. Sloužit měla jako karanténní a chovné centrum pro primáty a také podporovat síť 50 lékařských a biomedicínských výzkumných institucí. Provoz zahájila v roce 1927, kdy obdržela první zásilku paviánů pláštíkových (*Papio hamadryas,* Linné 1758) a šimpanzů učenlivých (*Pan troglodytes,* Blumenbach 1775) z Afriky. Chov v zajetí byl zpočátku neúspěšný, později však došlo ke zlepšení díky nabytí zkušeností s chovem primátů (Johnsen et al. 2012).

V roce 1957 pod záštitou Akademie lékařských věd SSSR se stanice stala Ústavem experimentální patologie a lékařství jako uznání jejího statutu plnohodnotné výzkumné instituce. V roce 1990 se zde vyskytovalo více než 7000 zvířat zahrnující převážně paviány a makaky a výzkumné programy zaměřené na onkologii, fyziologii, biochemii, infekční choroby a biologii primátů. Ústav sloužil i jako hlavní zdroj primátů pro Virologický institut v Moskvě a ruský kosmický program (Johnsen et al. 2012).

5.1.1.2 Laboratoř primátů, Institut psychobiologie Yale

Robert Yerkes, uznávaný srovnávací psycholog, založil v roce 1930 Laboratoř primátů Institutu psychobiologie v Orange Parku na Floridě. Jeho plánem bylo založit a rozvinout ústav srovnávací psychobiologie, v němž by se zdroje různých přírodních věd měly efektivně využívat k řešení různých životních problémů. Již v roce 1919 navrhl myšlenku zřízení výzkumného ústavu pro systematické studium základních instinktů a sociálních vztahů primátů. Yerkes dostal z chovného zařízení Rosalia Abreu na Kubě 13 šimpanzů jako počáteční dar. Laboratorní studie byly multikategoriální, zahrnovaly neurofyziologii, anatomii, patologii, výživu, růst a vývoj. Orange Park byl první organizací svého druhu na západní polokouli. V roce 1965 byly laboratoře v Orange Parku přesunuty do Atlanty ve státě Georgia a zvířata byla nově chována v novém Yerkes Regional Primate Research Center Emory University (Johnsen et al. 2012).

5.1.1.3 Cayo Santiago a karibské centrum pro výzkum primátů

Jeden z nejtrvalejších úspěchů uznávaného primatologa Clarence Raye Carpentera, mimo jiné studenta Roberta Yerkse, je založení kolonie makaků rhesus na ostrově Cayo Santiago. Carpenter formuloval plány na založení populace gibonů i makaků rhesus na počátku 30. let 20. století. Základem těchto plánů byla možnost provádět behaviorální i biomedicínský výzkum na ostrovní kolonii. Carpenter se v roce 1938 vydal do Indočíny a Indie, kde se věnoval odchytu makaků. Koncem téhož roku vypustil na ostrov Cayo Santiago 409 makaků rhesus, 14 gibonů a 3 makaky vepří. V roce 1956 bylo Cayo Santiago začleněno do Laboratoře perinatální fyziologie Neurologického ústavu komunikačních poruch a mrtvice. Práce laboratoře se zaměřovala na hledání příčiny a léčbu novorozenecké asfyxie za použití makaků rhesus jako výzkumných modelů. Kolonie zůstala místem pro přírodovědný behaviorální a neinvazivní biomedicínský výzkum po téměř 70 let (Johnsen et al. 2012).

Dnes se populace udržuje přibližně na 1500 jedincích. I přes to, že se jedná o relativně malou populaci jedinců neexistují žádné důkazy o inbrední depresi. Všechna zvířata na ostrově jsou označena ušními zářezy nebo tetováními umožňující individuální identifikaci. Od roku 1956 se jedinci také denně sčítají a veškeré záznamy o narození a úmrtí jsou zaznamenávány (Cooper et al. 2022).

5.2 Historie laboratorního chovu makaka rhesa (*Macaca mulatta*)

Využití primátů, včetně makaků rhesus, jakožto subjektů pro pro lékařský výzkum se datuje již do 80. let 19. století. Ukrajinský biolog Elie Metchnikoff, který se zajímal o problematiku infekčních chorob, používal primáty jako modely onemocnění pro humánní imunologii. V roce 1886 provedl svůj první experiment, který měl způsobovat recidivující horečku u makaků rhesus (Wilson 2012).

Laboratorní výzkumy byly na primátech prováděny již zpočátku 20. století. Většinou se jednalo o menší studie zaměřující se zejména na krátkodobá vyšetřování infekčních chorob a patologie. Jedním z nejslavnějších výzkumů v tomto období učinil Karl Landsteiner, který v roce 1908 izoloval poliovirus u makaků. O 8 let později primatolog Robert Yerkes popsal potřebu a výhodu využívání primátů chovaných v zajetí pro lékařský a behaviorální vědecký výzkum (Wilson 2012). Fundamentální práce byla provedena s chovnou populací makaků už ve 20. letech 20. století na embryologickém oddělení Carnegie Institiution of Washington (CIW). Právě zde se dle Hansonové (2004) díky cílevědomé snaze podařilo rozvinout použití makaka rhesa jako modelový organismus pro srovnání s člověkem. Snaha udržet si kontrolu nad množstvím i kvalitou výzkumného materiálu motivovala k zakládání chovných kolonií pro výzkum. To vyžadovalo velké investice do infrastruktury. Kvůli nákladům na chov, relativně dlouhé době březosti a jednočetným porodům postupně docházelo ke stále vyšší míře výskytu inbreedingu a množství geneticky kvalitních jedinců nebylo dostatečné. CIW proto musela tuto skutečnost kompenzovat občasnými nákupy zvířat od obchodníků.

V roce 1935 byla založena slavná porodnická kolonie provozovaná Gertrudou van Wagenenovou (Wilson 2012), členkou katedry Porodnictví a gynekologie lékařské fakulty Yaelovy univerzity (Johnsen et al. 2012). Johnsen et al. (2012) také popisuje, že právě ona byla zřejmě první, kdo založil laboratorní chovnou stanici makaků rhesus v zajetí. Během své kariéry Wagenenová nasbírala podrobné informace o všech 1261 jedincích, kteří v kolonii žili a její publikace poskytly množství cenných informací o reprodukci makaků rhesus.

V 50.-60. letech 20. století, kdy se zjistilo, že makak rhesus je klíčovým laboratorním subjektem k vývoji vakcíny proti dětské obrně, se začal tento druh masivně vyvážet z Indie do USA, kde výzkum probíhal. Ročně došlo k vývozu téměř 200 000 zvířat a pro vývoj vakcíny bylo použito až 1,5 milionu jedinců (Johnsen et al. 2012; CABI 2019). Indická vláda byla dlouho znepokojena vývozem jejich zvířat, a tak v roce 1955 uzavřela s USA dohodu, která omezovala použití vyvážených makaků pouze na biomedicínský výzkum související s výrobou vakcín. V roce 1973 docházelo ke stále většímu ubytku populace. Indická vláda proto stanovila kvótu 30 000 jedinců na vývoz. O rok později kvótu snížila na 20 000 jedinců (Johnsen et al. 2012). Kvůli nadměrnému využívání volně žijících populací nakonec hrozilo lokální až národní vyhubení a důsledkem toho bylo v Indii roku 1978 uvaleno vývozní embargo (Honess 2015).

V 60.-70. letech se populace makaků rhesus společně s kočkodany husarskými (*Erythrocebus patas* Schreber, 1775) dostala z ostrovů Cueva a Guyacán na pevninskou část Portorika. Oba druhy se na pevnině usadily a rozšířily natolik, že začaly napadat místní úrodu

a způsobovat rozsáhlé zemědělské škody. Z toho důvodu byl v roce 2008 zahájen projekt na likvidaci populací pomocí eutanazie (Engeman et al. 2010) a do roku 2014 bylo utraceno přes 3000 zvířat (CABI 2019).

Dle Cooperové et al. (2022) dnes tvoří makakové rhesus téměř 65 % subjektů používaných k výzkumu v USA a jsou pravděpodobně nejvíce studovanými primáty na světě.

5.3 Legislativa chovu primátů jako laboratorních zvířat

5.3.1 Evropská unie

V roce 1986 Evropský parlament poprvé přijal právní předpisy zaměřené na ochranu zvířat používaných pro pokusné a jiné vědecké účely. Tato směrnice (86/609) obsahovala ustanovení o péči o laboratorní zvířata a jejich umístění, o způsobilosti osob podílejících se o péči a o jejich používání, o používání alternativních metod, včetně těch, které mohou zabránit tomu, aby zvířata trpěla bolestí. Rada Evropy téhož roku schválila předpisy o ochraně obratlovců používaných pro pokusné a jiné vědecké účely (Zuthpen 2007).

Nyní se na použití zvířat pro vědecké účely v Evropě vztahují dva právní nástroje. Prvním je Evropská úmluva o ochraně obratlovců používaných pro pokusné a jiné vědecké účely (také známá pod označením ETS 123), druhým je Směrnice Rady Evropské unie o sbližování zákonů, nařízení a správních předpisů členských států týkajících se ochrany zvířat používaných pro pokusné a jiné účely (Bayne & Morris 2012). ETS 123 obsahuje 38 článků rozdělených do 12 částí a dvou příloh, A a B. Příloha A byla v roce 2006 revidována, což zajistilo uplatnění některých důležitých předpisů týkajících se welfare laboratorních zvířat (například zvětšení minimální velikosti klecí), a proto je také jedním z nejdůležitějších dokumentů evropského rámce. Tato příloha obsahuje obecné požadavky na ustájení a péči o zvířata, dále také doporučení pro jednotlivé druhy týkající se prostředí, zdraví, ustájení, enrichmentu a péče (Guillén et al. 2018).

Během procesu revize přílohy A byla také zahájena revize směrnice 86/609, která se měla více zaměřovat na vylepšení životních podmínek zvířat a výslovné zavedení zásad tří R. Revize byla dokončena zveřejněním nové směrnice 2010/63/EU (Guillén et al. 2018).

Dle seznamu v Příloze II dle směrnice 2010/63/EU patří do laboratorně využívaných subhumánních primátů například kosman bělovousý (*Callithrix jacchus* Linné, 1758), makak jávský nebo makak rhesus. Ustanovení o používání zvířat k postupům u primátů definuje jejich použití k následujícím účelům (Směrnice Evropského parlamentu a Rady 2010/63/EU):

- „Zabránit a předejít chorobě, špatnému zdravotnímu stavu nebo jiným anomáliím nebo jejich následkům u lidí, zvířat nebo rostlin a je diagnostikovat nebo léčit a provádí se s cílem zabránit nebo předcházet klinickým stavům, které oslabují člověka nebo které mohou ohrozit lidský život, nebo takové stavy diagnostikovat či léčit.“
- „Posoudit, zjistit, regulovat nebo upravit fyziologické předpoklady lidí, zvířat nebo rostlin.“

- „Zlepšit životní podmínky a podmínky produkce zvířat chovaných k zemědělským účelům.“
- „Je vědecky doloženo, že účelu postupu nelze dosáhnout za použití jiných živočišných druhů než subhumánních primátů.“
- Základní výzkum nebo výzkum zaměřený na zachování druhů

Příloha III definuje požadavky na zařízení, péči a umístění zvířat. Jsou zde uvedeny obecné nároky na chovné nebo provozní prostory jednotlivých druhů zvířat, například osvětlení, hluk nebo péče o zvířata týkající se krmení, napájení či manipulace. U subhumánních primátů musí dle směrnice 2010/63/EU platit následující:

- „Prostředí musí subhumánním primátům umožňovat vykonávat kompletní program denních činností. Uzavřený prostor musí subhumánním primátům umožňovat ve velké míře uspokojovat jejich etologické potřeby a poskytovat jim pocit bezpečí a dostatečně rozmanité prostředí, v němž mohou zvířata běhat, chodit, šplhat a skákat.“
- „V případě makaků a kočkodanů se mláďata od matky smějí oddělit nejdříve ve věku osmi měsíců.“

U makaků a kočkodanů zde můžeme také najít minimální rozměry uzavřeného prostoru na obrázku 6 níže.

	Minimální plocha uzavřeného prostoru (m^2)	Minimální objem uzavřeného prostoru (m^3)	Minimální objem prostoru na jedno zvíře (m^3)	Minimální výška uzavřeného prostoru (m)	Datum uvedené v čl. 33 odst. 2
Zvířata mladší tří let ([*2])	2,0	3,6	1,0	1,8	ze dne 1. ledna 2017
Zvířata starší tří let ([*3])	2,0	3,6	1,8	1,8	
Zvířata držená pro chovné účely ([*4])			3,5	2,0	

([*1]) Zvířata smějí být držena samostatně pouze za výjimečných okolností.

([*2]) V uzavřeném prostoru s minimálními rozměry mohou být umístěna nejvýše tři zvířata.

([*3]) V uzavřeném prostoru s minimálními rozměry mohou být umístěna nejvýše dvě zvířata.

([*4]) V chovných populacích není vyžadována dodatečná plocha/prostor pro mláďata do dvou let umístěná spolu s matkou.

Obrázek 6: Požadavky na chovné prostory u druhů makak a kočkodan dle směrnice Evropského parlamentu a Rady 2010/63/EU

V článku 16 jsou uvedeny podmínky povoleného opětovného použití zvířat v postupech. V příloze VIII jsou poté postupy klasifikovány podle závažnosti na následující (Směrnice Evropského parlamentu a Rady 2010/63/EU):

- **Při nichž již zvíře nenabude vědomí** – „postupy, které se provádějí v celkové anestezii, po jejichž provedení již zvíře nenabude vědomí“

- **Mírné** – „postupy prováděné na zvířatech, v jejichž důsledku zvířata pravděpodobně pocítí krátkodobou mírnou bolest, utrpení či strach, jakož i postupy, které výrazně nezhoršují dobré životní podmínky nebo celkový stav zvířat“
- **Střední** – „postupy prováděné na zvířatech, v jejichž důsledku zvířata pravděpodobně pocítí krátkodobou středně intenzivní bolest, utrpení či strach, nebo dlouhodobou mírnou bolest, utrpení či strach, jakož i postupy, které pravděpodobně způsobí středně závažné zhoršení dobrých životních podmínek nebo celkového stavu zvířat“
- **Závažné** – „postupy prováděné na zvířatech, v jejichž důsledku zvířata pravděpodobně pocítí značnou bolest, utrpení či strach, nebo dlouhodobou středně intenzivní bolest, utrpení či strach, jakož i postupy, které pravděpodobně způsobí značné zhoršení dobrých životních podmínek nebo celkového stavu zvířat“

Na primáty se vztahuje opakované použití v případě, že první postup byl klasifikován jako mírný nebo středně těžký a po prokázání veterinárním lékařem může být znovu použito pro další postupy klasifikované jako mírné, středně těžké a při kterých již nenabude vědomí. Za výjimečných okolností může být povoleno opětovné použití zvířete, pokud nebylo použito více než jednou v postupu klasifikovaném jako závažný (Guillén et al. 2018).

Příloha IV se věnuje eutanazii zvířat používaných v postupech. Mezi důvody použití eutanazie může patřit například ukončení pokusu, kdy není potřeba zvíře nadále chovat v laboratorních podmínkách a nepřipadá v úvahu jejich opětovné použití, odebrání tkání pro další analýzu nebo pokud je třeba ukončit bolest či utrpení zvířete. K eutanazii může také dojít, pokud zvíře nevyhovuje svým genotypem, fenotypem nebo pohlavím (Guillén et al. 2018). V tomto případě je dle Guilléna et al. (2018) vhodnější použití pojmu humánní utracení či humánní usmrcení. U primátů může dle směrnice Evropského parlamentu a Rady 2010/63/EU dojiít k usmrcení pouze předávkováním anestetikem. K dalším metodám používaných u jiných druhů zvířat patří například tupý úder do hlavy, oddělení hlavy od trupu, dislokace krční páteře, udušení oxidem uhličitým nebo omráčení elektrickým proudem.

5.3.1.1 Česká republika

Pokusným zvířatům se v české legislativě věnuje Zákon č. 246/1992 Sb. na ochranu zvířat proti týrání, a to konkrétně část pátá (§ 15-§ 18h). Podle tohoto zákona pokusným zvířetem je (Zákon č. 246/1992 Sb. na ochranu zvířat proti týrání):

- **1.** „živý obratlovec, který je nebo má být použit k pokusům, s výjimkou člověka, včetně samostatně se živících larválních forem a plodů savců od poslední třetiny jejich běžného vývoje,“
- **2.** „živý hlavonožec, který je nebo má být použit k pokusům.“

Dále je uvedeno, že:

- „za pokusné zvíře se považuje také zvíře, které je v ranějším stadiu vývoje, než je stadium uvedené v bodě 1, pokud má být zvířeti umožněno žít nad rámec tohoto stadia vývoje a v důsledku prováděných pokusů je pravděpodobné, že po dosažení tohoto stadia vývoje je postihne bolest, utrpení, strach nebo trvalé poškození.“

Dále se v České republice věnuje chovu zvířat v laboratorních podmínkách Vyhláška č. 419/2012 Sb. o ochraně pokusných zvířat. Ta obsahuje deset paragrafů, které mimo jiné obsahují například obecné požadavky na chovné prostory, prostředí a jeho kontrolu (větrání, teplota, osvětlení, hluk), požadavky týkající se péče a umístění ve vztahu k jednotlivým druhům pokusných zvířat, konstrukci uzavřených prostor, krmení, napájení a konstrukci a vybavení pro odpočinek a spánek a manipulaci s pokusnými zvířaty či metody usmrcování jednotlivých druhů zvířat. Vzhledem k tomu, že tato vyhláška zpracovává příslušné předpisy Evropské unie (popsány v kapitole týkající se legislativy Evropské unie), jsou konkrétní požadavky na chov a další náležitosti u primátů stejné (Vyhláška č. 419/2012 o ochraně pokusných zvířat).

5.4 Chov primátů v laboratorních podmínkách

Vytvoření vhodného prostředí pro chov primátů v laboratořích je tématem mnoha diskuzí. Při ustájení těchto zvířat se musí zohledňovat více faktorů, včetně fyzické a psychické pohody. Existují různá kritéria pro hodnocení pohody laboratorně chovaných primátů. Důležitými měřítky je fyzické zdraví zvířete, rozsah chování typického pro daný druh, fyziologické reakce na stres, schopnost vyrovnat se s výzvami prostředí či reprodukční úspěšnost a kvalita rodičovské péče. Od chovu v zajetí by mělo být očekáváno umožnění primátům projevovat přirozené chování, tedy to, co by bylo typické v přírodě. Ne všechny druhy chování jsou ale při chovu v zajetí žádoucí. Cílem by proto měla být podpora projevu druhově specifického chování pro dané podmínky a eliminace abnormálních projevů (Lutz & Novak 2005a).

Pro dosažení tohoto cíle existují dva přístupy: homologický a analogický. Homolgický přístup usiluje o vytvoření podmínek prosředí, které kopíruje zkušenosti z volné přírody. Analogický přístup přizpůsobuje zkušenosti z volné přírody laboratornímu prostředí. Homologický přístup je považován za „naturalistický“. Příkladem může být snaha zajistit primátům žít v druhově vhodných skupinách ve venkovním prostředí, tak jako to běžně bývá v zoologických zahradách. Vzhledem k omezeným prostorovým a finančním možnostem laboratorních zařízení tento typ chovu ale často není uskutečnitelný. Analogický přístup se snaží vytvořit podmínky, které zvířeti umožní projevovat typické chování a tím uspokojit jeho behaviorální potřeby. Toho lze dosáhnout různými způsoby, například pro uspokojení potravního chování lze předložit rozmanité druhy enrichmentu, které zařídí vynaložení úsilí k získání potravy (Lutz & Novak 2005a).

Důležitým aspektem pro zachování psychické pohody je u primátů sociální společnost, z toho dále vyplívají typy ustájení odvozené z těchto potřeb (Lutz & Novak 2005a).

5.4.1 Individuální chov

Individuální chov zahrnuje jednoho jedince využívajícího jeden prostor. Ačkoli má tento typ ustájení určité praktické výhody (například snadný přístup ke zvířeti, omezení přenosu nemocí mezi jedinci, eliminace zranění při souboji, odběr vzorků), potýká se také se závažnými riziky týkající se výskytu abnormálního chování či sebepoškozování. Škodlivý účinek tohoto typu ustájení je nejvíce patrný u mláďat (Tardif et al. 2013). Dle Lutz a Novak (2005a) je vývoj abnormálního chování u makaků rhesus nejvíce ovlivněm věkem, ve kterém dojde k individuálnímu ustájení. Nejvíce se sebepoškozování dopouštějí jedinci mladší jednoho roku oproti těm, kteří byli takto ustájeni již jako adolescenti nebo dospělí. Úplná izolace byla dříve podmínkou laboratorních chovů. Mládě bylo ihned po narození odděleno od matky a umístěno do samostatné klece. Po vyjmutí z izolace a umístění k dalším jedincům mláďata projevovala vysokou úroveň strachu a nepřátelství (Lutz & Novak 2005a). Mezi vzorce chování těchto zvířat dále patří motorická stereotypie, sebepoškozováni ve formě kousání, vytrhávání srsti nebo vypichování očí. Ačkoli se individuální chov mláďat

nepoužívá jako standardní postup, v laboratorních zařízeních není ustájení starších zvířat v individuálních klecích neobvyklé (Tardif et al. 2013).

Laboratorní primáti mohou být chováni i v částečně izolovaném prostředí. V tomto případě je jedinec umístěn v samostatné kleci, kde má vizuální a sluchový (nikoli fyzický) kontakt s jedinci ustájenými ve vedlejších ubikacích. Tento postup lze využít například u mláďat, která matka odmítla. Ačkoli se jedná o zdánlivě méně invazivní způsob chovu, přesto je spojen s výskytem abnormálního chování včetně různých forem stereotypního chování a sebepoškozování. Částečná izolace má dopad i na sociální chování. Takto chovaní primáti projevovali méně lokomoce, nevykazovali obvyklé sexuální chování a březí samice poté byly špatnými matkami. Obecně ale byly behaviorální účinky částečné izolace méně závažné než účinky způsobené chovem v úplné izolaci (Lutz & Novak 2005a).

Formou individuálního ustájení jsou také takzavné kontaktní klece. Jedinci jsou umístěni jednotlivě v ubikacích, mezi kterými jsou mříže s většími otvory. Takto je zajištěn omezený fyzický a sociální kontakt a může docházet například ke vzájemnému groomingu (obrázky 7 a 8). Zároveň umožňuje snadnější odběr vzorků a možnost individuálního krmení (Tardif et al. 2013).

Weatherall (2006) přímo navrhuje, aby se v chovech laboratorních primátů vysloveně vyvarovalo samostatnému ustájení, pokud to není nezbytně nutné. Z hlediska welfare může v určitých případech dojít k dočasnému individuálnímu ustájení (například při začleňování do nové sociální skupiny), z toho důvodu by ale měla být poskytnuta dostatečná stimulace a uspořádání klecí tak, aby si i přes to mohla zvířata vytvořit sociální hierarchii.

Obrázek 7: Kontaktní klec u dvou individuálně chovaných makaků vepřích (M. nemestrina) (Coleman et al. 2012)

Obrázek 8: Grooming makaků v kontaktních klecích (Reinhardt & Reinhardt 2008)

5.4.2 Chov v párech

Párové ustájení je definováno jako ustájení dvou zvířat v jednom prostoru. Jedná se o nejúčinnější formu obohacení pro laboratorní makaky mimo chovu ve skupině (Tardif et al. 2013). Chov makaků ve velkých sociálních skupinách je často pro biomedicínský výzkum nepraktický a párový systém je proto vhodný také z důvodu možnosti chovu ve standartních vnitřních klecích (Truelove et al. 2015).

Párové ustájení umožňuje větší projevy chování typické pro daný druh (Tardif et al. 2013). Tardif et al. (2013) také po pozorování páru makaků rhesus uvádí, že spolu po více než roce společného ustájení trávil více času jeden s druhým (než s neživým předmětem), a docházelo tak k nízké míře habituace (Tardif et al. 2013). Habituace je definována jako forma neasociativního učení, při které dochází k úbytku reakce na opakovaný podnět (Liang et al. 2019). Tento typ ustájení u makaků snižuje výskyt abnormálního chování a sociální partner může také napomáhat snižování stresu (Tardif et al. 2013). Lutz a Novak (2005a) uvadí, že při testovacím párování samic makaků rhesus musely být z 21 párů od sebe odděleny pouze tři. U úspěšně spárovaných byla poté zjištěna výrazná preference vzájemné blízkosti, velmi často se samice věnovaly vzájemnému groomingu a společné hře.

Při výběru potencionálních partnerů v chovu je nutné vzít v potaz individuální charakteristiky obou jedinců. První charakteristikou, která je zvažována při výběru partnera je pohlaví. V laboratorních chovech je reprodukce často nežádoucí, a proto normou bývají jedinci stejného pohlaví. Pokud je požadováno ustájení samice se samcem, může být řešením antikoncepce (vasektomie, podvázání vejcovodů či chemické metody). V tomto případě se ale musejí brát v úvahu veškeré potencionálně nežádoucí účinky, které by mohly ohrozit probíhající studie. Do výzkumů je nejčastěji žádoucí zařadit zvířata podobného věku i hmotnosti. Z důvodu vysokých nákladů některých léků nebo protilátek je vhodné mít mladší jedince s nízkou tělesnou hmotností. Vysokou úspěšnost dále mají páry složené z dospělého a juvenilního jedince či přímo mláděte. Důvodem může být potlačování agrese dospělých vůči mláďatům. Ovlivnit párování může i temperament. Hodnocení temperamentu se dá provést například měřením reakce na předložení nové potravy, předmětu nebo čistě jen reakcí na člověka a výsledek se poté porovnává s podobným hodnocením u potencionálních partnerů. Makakové rhesus obecně dávají přednost jednicům s podobným temperamentem a výsledkem je menší četnost agresivních interakcí a navázání více afiliačních vztahů (Truelove et al. 2015).

Po vybrání vhodného sociálního partnera je nutné zvolit vhodnou metodu představení těchto dvou jedinců. Existují různé techniky, které Truelove et al. (2015) shrnuje (uvedeny v tabulce 5) a uvádí i výhody a nevýhody těchto metod. U metody postupného omezeného kontaktu (GS) se například využívá kombinace jemných a širších mříží, kdy se postupně zvyšuje množství fyzického kontaktu až do úplného spárování. U metody „cage-run-cage“ (CRC) dochází k přechodu do plně kontaktního ustájení, ale je navíc poskytnut prostor, kam může zvíře uniknout v případě náznaku agrese nebo boje. U metody rychlého seznamování (RS) dochází po vizuálním kontaktu ihned k přímému ustájení. Při způsobu seznámení dvou jedinců za použití přepravního boxu se využívá stresu spojeného s přepravou. Oba jedinci

vynakládají více energie na vyrovnání se změnami prostředí a tím pádem ji nesměřují jeden k druhému. Posledním způsobem párování je použití anestezie u obou jedinců. Jedná se o relativně rychlou metodu a používá se například u dospělých samců, u kterých je seznamování obtížnější.

Úspěšné spárování makaků se projevuje vzájemným groomingem, objímáním, sdílením potravy nebo společnou obrannou vokalizací vůči pozorovateli či ostatním přítomným jedincům. Mohou následovat další submisivní znaky chování jako nastavování anogenitální oblasti, výraz strachu či mlaskání rty (lipsmacking). Neobvyklý není ani projev agrese dominatnějšího z jedinců a menší souboj. Vztahy mezi zvířaty se také v průběhu času mohou měnit, a proto by mělo docházet k průběžné kontrole (Carlson 2008).

5.4.3 Chov ve skupině

Chovem ve skupině se rozumí ustájení tří a více jedinců ve stejném prostoru (příklad struktury klece je na obrázku 9). Velikost se může dostat až na sto jedinců, záleží ale na prostorových možnostech laboratoří. Sociální složení může být variabilní od rodinných skupin po skupinu pouze mladších zvířat, a to buď ve vnitřních nebo venkovních výběžích. Umístění makaků do sociálních skupin napodobujících složení ve volné přírodě pozitivně ovlivňuje typické chování a psychickou pohodu zvířat. Tento typ ustájení má také příznivý vliv na množství času stráveného groomingem či lokomocí a méně se objevuje abnormální chování. Ačkoli chov ve skupině pozitivně koreluje s psychickou i fyzickou pohodou zvířat, v laboratorním prostředí s sebou nese i řadu nevýhod. Obtížnější je například přístup k jednotlivcům jako takovým a častěji se objevuje i agresivní chování, které svými následky může způsobit i smrt jedince. Řešením tohoto problému je například čipování a výcvik zvířat. Lze kupříkladu vycvičit jedince k oddělení a vstupování do menších výběhů nebo přepravních boxů pro lepší přístup. Ke snížení agrese lze přidat do skupiny dospělého samce, který výrazně sníží míru agresivity mezi samicemi či dotyčného jedince úplně odstranit. Další alternativou může být výběh, který je konstruován tak, aby došlo buď k vizuálnímu nebo sociálnímu oddělení (Tardif et al. 2013).

Makakové rhesus jsou obecně velmi reaktivní na neznámé jedince, a proto může být vytváření skupin obtížnou záležitostí. Podmínkou je opatrný postup. Lutz a Novak (2005a) popisují dvě strategie vytváření skupin. První spočívá v postupném seznamování, při níž jsou menší skupiny představovány pozvolně po dobu několika týdnů. Druhá strategie je rychlá a zakládá se na spojení nováčků a skupiny dohromady najednou. I přesto, že rychlejší postup měl za následek vyšší míru poranění po souboji, pozvolný postup zase nebyl účinný u všech jedinců. Například u 13 starších makaků, kteří byli chováni samostatně déle než 10 let a poté postupně seznamováni došlo u 10 z nich ke zranění a u jednoho až k úhynu. Po rozdělení na výše hierarchicky postavené jedince a níže postavené nakonec došlo k nižší celkové agresivitě. Věk je obecně podstatným měřítkem při spojování skupin a zdá se, že nejúspěšnějším složením je více samců a samic, pokud jsou mezi nimi mladší samice a starší samci.

McCowan et al. (2017) se ve své studii zaměřovali na důvody nestability ve skupině vedoucí ke škodlivé agresi, která na rozdíl od běžné agrese neslouží k regulaci sociálních vztahů. Tento typ agrese popisují jako nejproblematičtějším chováním u laboratorně chovaných makaků, které může vystupňovat přes vážná fyzická poranění až k rozpadu celé skupiny a snížení psychické pohody zvířat. Ve své práci, kde pozorovali chování u 20 skupin makaků rhesus, se zaměřili na hlavní důvody vedoucí k nestabilitě. Jedním z nich byla přítomnost natálních samců, tedy samců, kteří se ve skupině narodili a v dospělosti nebyli odděleni (ve volné přírodě po dosažení pohlavní dopělosti obykle migrují). Jejich přítomnost ovlivňovala individuální postavení jiných samců prostřednictvím častějšího vytváření příbuzenských aliancí. Tím dosahovali vyššího postavení a často využívali intenzivní agresi vůči ostatním. Když tyto samce ze skupin odstranili, míra agrese se snížila přibližně o 4-14 % v každé skupině. Jak McCowan et al. (2017) sama ve své práci uvádí, odstraňování těchto samců vede pravděpodobně ke zlepšení stability sociální skupiny přinejmenším u makaků rhesus a pravděpodobně i u dalších druhů.

Obrázek 9: Příklad struktury klece u skupinového ustájení (Reinhardt & Reinhardt 2008)

Tabulka 5: Srovnání metodik párování při seznamování makaků (Truelove et al. 2015)

Metoda introdukce	Kroky introdukce	Místo introdukce	Potenciální výhody	Potenciální nevýhody
Postupný omezený kontakt (GS- „gradual steps“)	1. Vizuální kontakt 2. Chráněný kontakt 3. Úplný kontakt	Domovská klec	Minimalizace rizika zranění obou jedinců; postupné posuzování kompatibility; u některých jedinců může zvýšit důvěru.	Časová náročnost sledování jednotlivých kroků; některé projevy chování (včetně agrese) se mohou projevit až po úplném kontaktu; problémy s chováním z důvodu opožděného úplného kontaktu. Doba trvání se v jednotlivých zařízeních značně liší.
„Cage-run-cage“ (CRC)	1. Vizuální kontakt 2. Chráněný kontakt 3. Úplný kontakt	Domovská klec pro první kroky, výběh nebo větší klec pro plný kontakt	Minimalizace rizika poranění jedinců; postupné hodnocení kompatibility; u některých jedinců může zvýšit důvěru; dodatečný únikový prostor pro velké makaky.	Časová náročnost sledování jednotlivých kroků; některé projevy chování (včetně agrese) se mohou projevit až po úplném kontaktu; problémy s chováním z důvodu opožděného úplného kontaktu. Doba trvání je přibližně 10 dní.
Rychlé seznamování (RS- „rapid steps“)	1. Vizuální kontakt 2. Úplný kontakt	Domovská klec	Rychlé (1 den); určité postupné hodnocení kompatibility; ve srovnání s předchozími metodami je zapotřebí méně času.	Zvýšený krátkodobý stres jednotlivců; méně času stráveného pozorováním sociálních interakcí.
Použití přepravního boxu	Přepravní box pro úplný kontakt	Nová klec	Rychlé (1 den); potenciálně méně poranění při zavádění ve srovnání s jinými metodami.	Zvýšená kumulativní zátěž mezi přepravními a zaváděcími procedurami.
Použití anestezie	Úplný kontakt při zotavení po anestezii	Domovská klec	Rychlé (1 den); potenciálně méně poranění při zavádění ve srovnání s jinými metodami.	Nebezpečí může představovat rozdílná rychlost zotavení po anestezii.

5.5 Výživa a krmení laboratorních primátů

Komerční diety pro laboratorní primáty jsou obvykle uzavřené patentované receptury a poměr jednotlivých složek není přímo uváděn (příklad složení krmných dávek od různých výrobců je uveden v tabulce 6). Pro specifické výzkumné studie lze ale s dodavateli spolupracovat a vytvořit tak experimentální diety pro výzkum. Méně častější je použití diet s otevřeným složením. U těchto receptur je uvedeno zařazení každé suroviny a identita každé složky, což je vhodné pro lepší interpretaci výsledků v rámci studie (Schultz 2017).

Krmivo je obvykle podáváno v zásobnících připevněných ke kleci. Primáti jsou schopni krmítka často oddělit od klece, proto je důležité hledět na pevné přimontování. Krmítka by měla mít hladký povrch, aby nedošlo k případnému poranění. Většina primátů manipuluje s potravou tak, že jí po jejím uchopení obvykle nejdříve upustí na zem. Z toho důvodu se komerčně vyráběné krmivo dělá například ve formě větších sucharů, aby se zamezilo propadávání mřížemi. U skupinového chovu by mělo být přístupných více krmných míst, aby se zamezilo situaci, kdy dominantnější jedinci brání přístupu ostatních ke krmivu. Krmná dávka by měla být podávána v odpovídajícím množství ustájených jedinců, aby nedocházelo k plýtvání a zbytečnému kažení potravy (Kelley & Crockett 2012).

Krmiva pro primáty jsou obvykle připravována extruzí nebo peletováním. Extrudované diety jsou zpravidla chutnější a lépe stravitelné, ale při jejich výrobě dochází k ničení některých důležitých vitamínů (například vitamínu C, A, D nebo kyselině listové) (Wolfensohn & Honess 2005). U všech primátů by měl být právě vitamín C přítomen v krmné dávce (Fortman et al. 2000) vzhledem k absenci enzymu v buňách, který zajišťuje tvorbu kyseliny L-askorbové (Ratterree et al. 1990). Primáti si vybírají potravu na základě barvy, vůně a chuti a většina z nich dává přednost právě sladké stravě. Často je problém příliš tvrdé krmivo nebo nadměrně velké kusy. Vždy by velikost pelet měla být úměrná schopnosti primáta s ní pohodlně manipulovat (Wolfensohn & Honess 2005).

Obecně platí, že základní krmná dávka by měla tvořit přibližně 75 % příjmu sušiny a energie. U zvířat chovaných v zajetí jsou energetické nároky obvykle nižší než u volně žijících zvířat, zejména z důvodu omezené fyzické aktivity. Energetický obsah potravy lze vyjádřit jako brutto energii, stravitelnou energii nebo nejčastěji metabolizovatelnou energii. Výpočtem s použitím těchto hodnot se dá zjistit skutečné množství energie, kterou může daný druh z potravy získat (Power et al. 2012). Bourne (1975) například uvádí, že u makaků rhesus (s hmotností od čtyř do dvanácti kilogramů) při příjmu 320kcal denně zůstavala hmotnost stabilní a u makaků ve věku od jednoho roku do tří let byla udržena stabilní hmotnost příjmem 100kcal denně. Dle Wolfensohn & Honess (2005) jsou orientační energetické potřeby (odvozené z komerčně složené krmné směsi) u primátů pro dospělého jedince 100kcal/kg/den, u březích samic 125kcal/kg/den, u kojících samic 150kcal/kg/den a pro rostoucí mláďata 200kcal/kg/den.

Hlavním zdrojem energie v potravě primátů jsou sacharidy a tvoří přibližně 65-75 % metabolizovatlené energie. V komerčně vyráběné stravě primátů je hlavním zdrojem škrob, který působí jako pojivo při výrobě pelet a extrudovaných sušenek. Mezi další typické zdroje

sacharidů se řadí například kukuřice, pšenice, rýže, řepné řízky nebo vojtěška. Jednou z důležitých složek sacharidové potravy primátů je vláknina. Její jednotlivé složky jsou sice odolné vůči trávicím enzymům primátů, makakové ale vlákninu tráví v oblasti tlustého střeva fermentací pomocí symbiotických střevních mikrobů. Po fermentaci vznikají mastné kyseliny, které tlusté střevo vstřebává svým epitelem a dochází ke stimulaci průtoku krve tlustým střevem a zvyšuje se vstřebávání tekutin a elektrolytů (Power et al. 2012).

Důležitým zdrojem aminokyselin jsou bílkoviny. Laboratorní primáti je nejčastěji získávají z obilovin, moučky z luštěnin nebo živočišné moučky, například vaječné či rybí (Power et al. 2012). Potřeba bílkovin u většiny dospělých primátů je méně než 3 g/kg tělesné hmotnosti, což je asi 4,6-7,5 % metabolizovatelné energie (Wolfensohn & Honess 2005). Potřeba bílkovin se zvyšuje u mladých, rostoucích zvířat a u březích a kojících samic (Power et al. 2012). Se snižující se kvalitou bílkovin klesá jejich účinnost využití a nutriční kvalita závisí hlavně na složení aminokyselin, proto by se neměly používat bílkoviny pouze z jednoho zdroje a mělo by docházet ke kombinaci obilného a luštěninového typu bílkoviny (Wolfensohn & Honess 2005).

Z vitamínů rozpustných ve vodě je důležitý vitamín C, který si primáti neumí sami syntetizovat. Dříve se vzhledem k výrobním procesům, které degradovaly jeho množství v kompletním krmivu musel dodávat ve formě doplňkových krmiv. Nyní jsou ale kompletní krmné směsi, co se týče obsahu vitamínu C, ustálenější a není tedy potřeba ho dodatečně podávat. Z vitamínů rozpustných v tucích je důležitý například vitamín A, kdy při jeho nedostatku byly u makaků rhesus pozorovány příznaky slabosti, ztráty chuti k jídlu, průjmu a u chronického nedostatku až patologie očí (Power et al. 2012).

Minerály plní v organismu mnoho důležitých funkcí, jako například udržování osmotického tlaku, acidobazické rovnováhy a ovlivňování propustnosti membrán (Power et al. 2012). Přesné požadavky nejsou dle Wolfensohn a Honess (2005) u různých druhů primátů konkrétně definovány, ale je zmíněna alespoň potřeba těch nejdůležitějších: vápníku, fosforu, hořčíku, draslíku, sodíku, chloru, síry, železa, mědi, manganu, zinku, jódu, selenu, chromu a kobaltu. Power et al. (2012) kupříkladu zmiňuje použití makaků rhesus a makaků kápových jako modelu nedostatku zinku u lidí, který se projevuje hubnutím až anorexií, apatií, dermatitidou a ovlivňuje embryogenezi a vývoj plodu. Dále také popisuje deficienci mědi u mláďat makaků rhesus, kde byla pozorována alopecie, depigmentace srsti a celková tělesná slabost.

Voda je laboratorním primátům obvykle dodávána prostřednictvím automatických napáječek jejichž výhodou je například snazší udržování hygieny a menší plýtvání. Poskytování pitné vody v nádobách nebo korytech je méně žádoucí z důvodu možnosti kontaminace (Kelley & Crockett 2012). Důležité také je pravidelně kontrolovat funkci těchto zařízení a u čerstvě odstavených, nově přijatých nebo nemocných zvířat je nezbytné posoudit jejich schopnost tyto systémy napájení používat (Fortman et al. 2000).

Tabulka 6: Příklady složení běžně používaných diet pro laboratorní primáty Starého světa (Schultz 2017)

Dieta	Výrobce	Složky (sestupně dle hmotnosti)
5049	**LabDiet (Purina)**	Mletá kukuřice, loupaný sójový šrot, mleté sójové slupky, mletý oves, kukuřičná lepková moučka, mletá pšenice, vepřový živočišný tuk, dehydrovaná vojtěšková moučka, sacharóza, dikalcium fosfát, dihydrogenfosforečnan vápenatý, sušená syrovátka, rybí moučka, uhličitan vápenatý, sušené pivovarské kvasnice, sůl, L-askorbyl-2-polyfosfát, pyridoxin hydrochlorid, menadion, dimethylpyrimidinol-bisulfit, cholekalciferol, DL-methionin, cholin chlorid, acetát vitamínu A, kyselina listová, pantotenát vápenatý, síran železnatý, DL-α-tokoferyl acetát, doplněk vitamínu B12, biotin, thiamin mononitrát, kyselina nikotinová, riboflavin, oxid zinečnatý, síran měďnatý, L-lysin, oxid manganatý, uhličitan železnatý, síran zinečnatý, jodičnan vápenatý, uhličitan kobaltnatý, seleničitan sodný.
2050	**Teklad (Envigo)**	Mletá kukuřice, sójové slupky, pšeničná krupice, loupaný sójový šrot, kukuřičná glutenová moučka, kukuřičná lepková moučka, mletá pšenice, dehydrovaná vojtěšková moučka, sušená syrovátka, rybí moučka, sacharóza, dikalcium fosfát, sójový olej, vepřový živočišný tuk, uhličitan vápenatý, jodidovaná sůl, sušené pivovarské kvasnice, L-askorbyl-2-polyfosfát, cholin chlorid, propionát vápenatý, kaolin, síran železnatý, acetát vitamínu E, oxid manganatý, niacin, menadion-bisulfit sodný komplex (zdroj aktivity vitamínu K), oxid zinečnatý, síran měďnatý, pantotenát vápenatý, acetát vitamínu A, kyselina listová, pyridoxin hydrochlorid, thiamin mononitrát, riboflavin, doplněk vitamínu D3, uhličitan kobaltnatý, doplněk vitamínu B12, ethylendiamin dihydriodid, biotin.
OWM	**Special Diet Services**	Pšenice, pšeničné krmivo, loupaná extrahovaná pražená sója, kukuřice, sójový olej, sušená syrovátka, makrominerály, kvasnice, vitamíny, mikrominerály, aminokyseliny.

5.6 Manipulace s laboratorními primáty

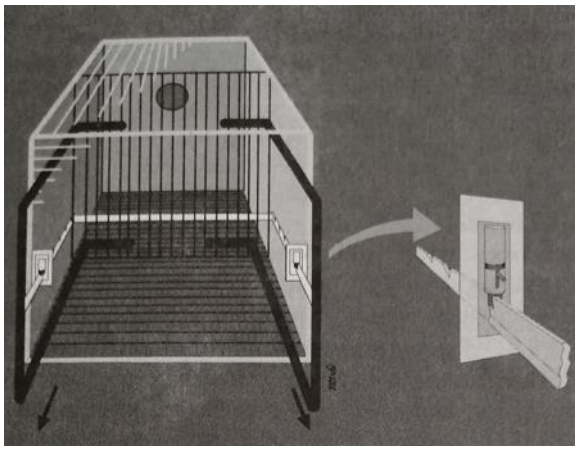
Manipulace obecně je v laboratorních chovech primátů velmi důležitým prvkem při provádění různých vyšetření (např. fyzikální, diagnostická) či odběrů (např. odběr krve, moči a dalších tělních tekutin) a jejím cílem je, aby úkon proběhl co nejbezpečnějším způsobem jak pro chovatele, tak pro chovance. Před zahájením jakékoli restrikce je třeba brát v úvahu některé vlastnosti zvířete, které mohou manipulaci chovateli ztížit, anebo by samotný úkon mohl zvířeti nějak ublížit. Mezi ně patří například velikost jedince, temperament, síla, věk, pohlaví, celkový zdravotní a reprodukční stav. Vzhledem k obtížnosti a míře nebezpečnosti při manipulaci s primáty existují různé typy restrikce vedoucí k bezpečnějšímu zacházení (Wolf & White 2012).

Pracovníci manipulující s primáty by měli být patřičně vybaveni ochrannými prvky. Mezi minimální ochranné pomůcky patří maska, ochranné brýle, jednorázové rukavice a plášť s dlouhými rukávy. Při práci s makaky je doporučováno použít dvoje rukavice a při zhehybňování bdělých jedinců je pro maximalizování ochrany důležité použít i kožené rukavice v kombinaci s návleky na paže. Kožené rukavice sice snižují možnost poranění, ale pro ostré špičáky makaků by mohly být nedostatečné, proto jako další ochranné prvky lze využít rukavice z nerezové siťoviny nebo kevlaru (Fortman et al. 2000).

Před zahájením restrikce vždy předchází odchycení. Skupinově chovaní primáti ve větších klecích mohou být odchyceni buď po vstupu přímo do ubikace nebo pomocí tunelového systému připojeného ke kleci. Ten zajišťuje přesun primáta do samostatných prostor (například přepravního boxu) a je tím sníženo riziko zranění ošetřovatele. K usnadnění tohoto procesu je vhodné mít jedince vycvičené pomocí pozitivního posilování (více popsáno v kapitole o behaviorálním managementu níže), které zajišťuje minimalizaci stresu při různých úkonech. Dalším zařízením usnadňujícím odchyt jednotlivce jsou takzvané „squeeze-back“ klece (schéma je uvedeno na obrázku 10). Ty mohou být rovněž napojeny na skupinové klece (Wolf & White 2012) a jsou navženy tak, aby zvíře bylo pomocí pohyblivého panelu nuceno přejít do přední části ubikace. To vše je ovládáno pomocí ruční kliky, kterou používá ošetřovatel zvenku a po „nahnání“ jedince do přední části se pohyblivý panel uzamkne. Idelální fixační poloha, ve které by měl být primát znehybněn, je bokem k přední části klece. Při používání tohoto typu restrikce je důležité dbát zvýšené opatrnosti na zvíře, protože by mohlo dojít ke skřípnutí ocasu či prstů končetin mezi podlahu klece a spodní okraj panelu (Fortman et al. 2000). Menší jedince lze bez problému chytat ručně, anebo za využití sítí. Po odchytu obvykle následuje podání anestetik nebo sedativ. Je možné využít i foukací pistole s anestetickými šipkami (Wolf & White 2012).

Pro znehybnění makaků rhesus se nejčastěji používají také speciální křesla (na obrázku 13), znehybňovací boxy nebo metoda „tyč“ a „obojek“ (Singh et al. 2021). Zádržný systém pomocí tyče a obojku (obrázek 12) slouží k manipulaci a přemístění při vědomí. K obojku jsou proti sobě připevněny dva kroužky, do kterých jsou nasazeny kovové tyče o délce dvou či tří metrů. Takto jsou poté zvířata přemístěna dvěma ošetřovateli z klece do znehybňovacího zařízení (Fortman et al. 2000). Jedinci s hmotností do pěti kilogramů mohou být znehybněni i

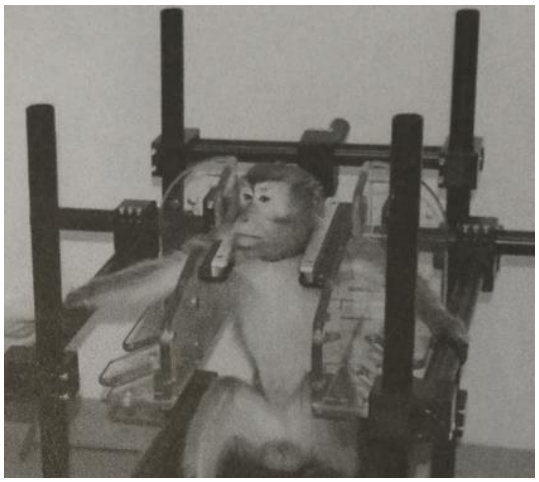
ručně (obrázek 11). Jejich hrudní končetiny jsou uchopeny za zády tak, aby se dotýkaly lokty. Pánevní končetiny jsou uchopeny za kotníky (Wolf & White 2012). Systém klecí „sqeeze-back“ je rovněž používán, ale nejčastěji pouze pro krátkodobou restrikci pro odběry vzorků nebo injekční aplikace. Pro dlouhodobé znehybnění je tu chemická metoda za použití ketamin hydrolchloridu (Singh et al. 2021).



Obrázek 10: Schématické vyobrazení "squeeze-back" klece pro makaky (Fortman et al. 2000)

Obrázek 11: Manuální restrikce jedince s hmotností do 5 kg (Wolf & White 2012).

Obrázek 12: Přesun mladého jedince paviána pomocí tyčí a obojku (Fortman et al. 2000)



Obrázek 13: Makak jávský ve znehybňovacím křesle (Fortman et al. 2000)

5.7 Behaviorální management – welfare a enrichment v laboratorních chovech primátů

„Behaviorální management je komplexní strategie managementu, která zahrnuje využívání enrichmentu (sociálního i nesociálního), trénink pozitivním posilováním, design a zařízení výběhů, pozitivní interakce mezi zaměstnanci a zvířaty a monitorování chování na podporu psychické pohody“ (Coleman et al. 2012). Cílem této strategie je umožnit zvířatům projevovat přirozené chování a snížit výskyt abnormálního chování tak, aby v chovech byli fyzicky i psychicky zdraví jedinci odolní vůči stresu (Coleman et al. 2012). Podstatným aspektem, který je stěžejní pro správné fungování behaviorálního managementu a pro optimální péči o laboratorní makaky je nutnost znát jejich přirozé chování. Jeho pochopení poté usnadňuje vytvoření vhodných podmínek prostředí pro chov (Bloomsmith 2017).

Termínem welfare se rozumí zajištění pohody zvířat jak z hlediska zdravotního stavu, tak zajištěním normálních biologických fukncí. K tomuto pojmu také neodmyslitelně patří zajištění takzvaných pěti svobod (Coleman et al. 2012):

- Svoboda od hladu, žízně a podvýživy
- Svoboda od strachu a stresu
- Svoboda od nepohodlí
- Svoboda od bolesti, zranění a onemocnění
- Svoboda projevit přirozené chování

Chování je při hodnocení welfare důležitým ukazatelem, který odkazuje na to, jak se zvířeti v zajetí daří. Stejně podstatná je také správná interpretace chování, pro kterou je zapotřebí zaměstnanců, kteří dobře znají historii jednotlivých primátů, jejich preference nebo způsoby reakce na různé události (Bloomsmith 2017). Bloomsmith (2017) také uvádí problematiku interpretace stereotypního chování. Ačkoli je toto chování obecně považováno za nežádoucí, bylo prokázáno, že pokud zvíře projevuje určité znaky stereotypie (jako například neustálé přecházení z místa na místo) vyrovnává se se stejným suboptimálním prostředím lépe než jedinci, kteří stereotypní chování neprojevují. Dle Bloomsmith (2017) stereotypní chování tedy může být způsobem, jak se vyrovnat s prostředím, které postrádá některé důležité vlastnosti. Dle Schapiro et al. (2014) porovnání primátů žijících v "standardních" podmínkách (menší sociální skupina, omezené možnosti získávání potravy) se zvířaty žijícími v "obohacených" podmínkách (větší sociální skupina, více možností získávání potravy, aktivní protokoly pro pozitivní posilování) může být dnes nejlepším způsobem, jak hodnotit účinky behaviorálních manipulací na welfare.

Pojem enrichment je dle Coleman et al. (2012) definován jako zásada chovu zvířat, která se snaží zvýšit kvalitu péče o zvířata v zajetí tím, že identifikuje a poskytuje podněty z prostředí nezbytné pro optimální psychickou a fyziologickou pohodu (Coleman et al. 2012). Enrichment také může zvířatům poskytnout možnost samostatného rozhodování a zároveň pomoci při předvídání situací a zvládání stresu (Tardif et al. 2013). lze ho rozdělit do pěti širokých kategorií: sociální enrichment a nesociální enrichment, kam spadá fyzická, potravní, smyslová a kognitivní složka (Coleman et al. 2012).

5.7.1 Sociální enrichment

Vzhledem k tomu, že většina primátů, včetně makaků, vytvářejí ve volné přírodě sociální skupiny, je tento typ enrichmentu jednou z nejlepších možností pro obochacení v zajeí. Sociální enrichment poskytuje nejen možnost zapojit se do druhově specifického sociálního chování, ale i příležitost rozvíjet kognitivní a sociální dovednosti pro skupinový život (Coleman et al. 2012). Společné ustájení zajišťuje možnost zapojení se do široké škály sociálního chování (například allogroomingu), při kterém nedochází k habituaci. Také napomáhá snížení stereotypního chování (Reinhardt 2005). Sociální enrichment může poskytnou nejen párové nebo skupinové ustájení, ale i interakce s člověkem. Pozitivní interakce při provádění běžných chovatelských činností a používání pozitivních posilovacích technik může dojít ke snížení stresu způsobeným rutinními postupy (Wolfensohn & Honess 2005).

5.7.2 Potravní enrichment

Cílem potravního enrichmentu je napodobení typického potravního chování ve volné přírodě. V laboratořích je tato potřeba často nenaplněna pravidelným podáváním krmných dávek, kdy zvířata nemusí vynaložit žádné úsilí k získání potravy (Reinhardt 2005). Tento způsob obohcení by měl zvířata rozptýlit, snížit napětí mezi nimi a omezit streotyp (Wolfensohn & Honess 2005).

Protože se často využívá substrát použitý ve výbězích jako součást enrichmentu, měl by být dostatečně manipulovatelný (například sláma, dřevěné štěpky, dřevitá vlna apod.). Úspěšné obohacující programy poskytují zvířatům nutnost pracovat na získání potravy a prodlužují dobu potřebnou ke zpracování (Wolfensohn & Honess 2005).

Nejjednodušším způsobem zajištění potravního enrichmentu u makaků je například prosté rozprostření potravy přímo do substrátu. To umožní vyvynout aktivitu při hledání a napomáhá ke zmírnění agresivity mezi jedinci z důvodu nižší soutěživosti mezi nimi. K potravnímu obohacení lze také dojít předložením sezónních plodů vcelku (Reinhardt 2005). Reinhardt (2005) například uvádí, že skupinově ustájení makakové rhesus, kteří jednou týdně dostávali celé kukuřičné klasy, strávili jejich konzumací téměř hodinu. K podávání potravy lze také využít kovové konstrukce, které jsou upevněny zvenku na mříže klece. To poskytuje nutnost obratného chování při získávání. Při předkládání různých hlavolamů Reinhardt (2005) popisuje, že u makaků rhesus došlo k prodloužení potravního chování z méně než jedné minuty na celých 42 minut a nedocházelo k jejímu hromadění. U makaků vepřích, u kterých byla podána potrava ve formě skládačky (nikoli v potravním boxu), došlo k prodloužení potravního chování z 5 na 22 minut.

5.7.3 Fyzický enrichment

Vedle potravního chování, kterým primáti ve volné přírodě tráví velkou část dne, je stejně důležité také fyzické vyžití ve formě skákání, houpání či plavání. Zařízení pro tento typ obohacení proto musí být vybaveno tak, aby tyto aktivity bylo možné uskutečnit i v zajetí a

odpovídalo potřebám jednotlivých druhů (Wolfensohn & Honess 2005). Fyzické obohacení představuje širokou škálu různých vylepšení, která u zvířat podněcují prozkoumávání a manipulaci (hračky, klády, větve) nebo přímo fyzickou aktivitu (různé kosntrukční prvky, hrazdy, houpačky, bazénky či vodní koryta). Možnosti tohoto typu enrichmentu poskytují laboratorním zvířatům šanci volby, kontroly nebo výzvy a mohou snižovat výskyt abnormálního chování. Časté střídaní těchto prvků také minimaluzuje pravděpodobnost habituace (Coleman et al. 2012).

Takovým zařízením může být například jen jednoduché vyvýšené odpočívadlo v kleci. Díky přítomnosti těchto míst se zvýší možnosti sociálního odstupu a může tak dojít k výraznému snížení agrese mezi jedinci. Důležitou vlastností tohoto vybavení je také umožnění vizuální kontroly nad děním v ubikaci. Zařízení poskytující fyzický enrichment by měla být instalována tak, aby se na nich dalo pohodlně odpočívat (nesmí být příliš blízko stropu) a prostor pod nimi se dal volně využívat. Například pozorovaní makakové rhesus upřednostňovali více vyvýšená odpočívadla než houpačky, ke kterým neprojevili přílišnou ochotu je používat (Reinhardt 2005). Další alternativou, jak dopřát primátům potřebnou fyzickou aktivitu, je vypuštění do větších strukturovaných výběhů či kotců. Reinhardt (2005) dále také uvádí situaci, kdy po vypuštění makaků červenolících (*Macaca fuscata*) do sedmkrát větší klece, než byla jejich domovská, došlo k poklesu času stráveného stereotypním chováním. U pozorovaných makaků rhesus vpuštěných do šestkát větších ohrad se snížilo procento stereotypního chování z 20 % v malých klecích na 7 % ve velkých výbězích. Obohacujícím prvkem také může být možnost přístupu k vodě. Ačkoli to není vždy vhodný způsob pro každý druh, u makaků se zdá být jako vhodným enrichmentem. Kupříkladu pozorovaní makakové rhesus, kteří měli po dobu deseti dnů přístup k vodnímu korytu, trávili asi 30 % stráveného času pitím, smáčením končetin, cákáním či zkoumáním koryta (Reinhardt 2005).

5.7.4 Smyslový enrichment

Rozdíl mezi smyslovými podněty, kterými jsou primáti vystaveny ve volné přírodě a těm v laboratorních podmínkách je značný. Rozmanitost těchto ponětů je v zajetí velmi omezena, a proto je smyslový enrichment způsob, jak jim to vynahradit (Coleman et al. 2012).

Sluchovými podněty mohou být zvuky přirozeného prostředí v přírodě, anebo dokonce hudba. Poskytnutím těchto podnětů může dojít nejen k obohacení, ale i ke krytí zvuků vyvolávajících stres (Coleman et al. 2012). Coleman et al. (2012) kupříkladu uvádí účinek hudby jako stimul snižující agresivitu u goril a šimpanů. Lutz a Novak (2005b) zmiňují existenci studie, kdy bylo makakům rhesus poskytnuto rádio po dobu několika týdnů. Četnost jeho používání se sice v jednotlivých týdnech lišila, rádio ale zapínali a vypínali až do 20. týdne studie. Doba, po kterou za den hrálo, byla stejně dlouhá jak v 1., tak i 20. týdnu projektu. V jiné studii zase hudba zvýšila úroveň afiliačního chování u skupinově chovaných makaků rhesus. Hudba tedy působí na každý druh individuálně a může mít vliv i na sociální chování.

Vizuální enrichment se objevuje v různých podobách, příkladem může být pouhý výhled z okna, spořič obrazovky počítače nebo pouštění videí (Coleman et al. 2012). Při použití vizuálního obohacení se uplatňují dva přístupy, při prvním se jedinci poskytne vizuální podnět a sleduje se jeho chování, u druhého přístupu musí jedinec pro vizuální signál nějakým způsobem pracovat (například stisknutí tlačítka) a sleduje se míra stisknutí tohoto tlačítka. Záleží také na tom, zdali jsou jedinci ustájeni individuálně nebo ve skupině. Lutz a Novak (2005b) uvádějí situaci, kdy byla skupinově chovaným makakům rhesus poskytnuta videokazeta. K jejímu sledování ale došlo pouze jen asi z 25 % času. Zároveň záleželo na míře expozice tomuto stimulu. U makaků rhesus byla pouštěna videokazeta po dobu 7,5 hodiny denně po dobu tří měsíců a úroveň jejího sledování byla 3,2 % času. Naopak při kratší expozici (maximálně 20-60 minut denně) makakové sledovali kazetu 25-42 % času.

5.7.5 Kognitivní enrichment

Volně žijící primáti jsou obecně velmi zvědavá zvířata a poskytnutím předmětů nebo činností k manipulaci jim toto přirozené chování v laboratorních podmínkách kompenzuje (Lutz & Novak 2005b). Kognitivním enrichmentem se tedy rozumí poskytnutí primátům mentální stimulace zahrnující kognitivní úkoly. S tímto typem enrichmentu úzce souvisí fyzické, potravní i smyslové obohacení (Coleman et al. 2012).

Kognitivní chování lze umožnit pomocí různých hraček (například gumové hračky pro psy, míčky, balící papíry nebo telefonní seznamy). Co u primátů obecně platí je, že čím lépe se dá objekt zničit, tím více je používanější. Záleží také na míře expozice těchto předmětů. Manipulace s hračkami je obvykle nejvyšší první den a v řádech hodin až dnů postupně klesá (Lutz & Novak 2005b). Lutz a Novak (2005b) přímo udávějí situaci, kdy byly makakům vepřím podány dvě hračky. Ty byly používány asi jen 16 % času ve 30minutovém pozorovacím období. Poté bylo poskytnuto větší množství manipulovatelných předmětů a jejich používání se zvýšilo na 27 %. Obecně tedy platí, že pro zvýšení zájmu by mělo docházet k jejich pravidelnému střídání a také předkládání větší škály předmětů.

Mezi kognitivní úlohy patří například využívání jednoduchých her na počítačích. Primátům je poskytnuta možnost manipulace pomocí joysticku pro pohyb kurzoru na obrazovce a při přemístění do určité části obrazovky je nabídnuta odměna. Tyto úkoly prokazatelně ovlivňují úroveň stereotypního chování u makaků rhesus a makaků kápových (Coleman et al. 2012).

5.7.6 Trénink pozitivním posilováním

Velmi užitečnou složkou behaviorálního managementu je trénink pozitivním posilováním. Díky němu je možné naučit laboratorní primáty doborovolně spolupracovat na lékařských úkonech (napřklad odběrech krve) bez použití anestezie nebo dalších ošetřovatelských činnostech (Schapiro et al. 2014). Úspěšný výcvik minimalizuje stres laboratorních primátů a také zvyšuje bezpečnost při manipulaci (Reinhardt 2005). Trénink se dá také považovat za typ kognitivního enrichmentu, který jim dodá příležitost určité

kontroly, možnost učit se a činit rozhodnutí (Schapiro et al. 2014). Reinhardt (2005) uvádí devět bodů, které jsou pro úspěšný výcvik klíčové:

1. Nutnost znát etologické vlastnosti zvířete, které cvičíme.
2. Navázat vztah založený na respektu a důvěře.
3. Neukončovat výcvik dříve, než je dosaženo cíle daného kroku při tréninku.
4. Sebevědomost, trpělivost, mírnost, důkladnost.
5. Rozdělit tréninkový program na menší kroky s konkrétními cíly.
6. Odměňovat cvičence pamlsky nebo pochvalou vždy, když splní požadovaný úkon.
7. Nikdy cvičence netrestat.
8. Pokud cvičenec nesplní úkon, odepřít mu odměnu.
9. Být konzistentní.

Podstatou tréninku pozitivním posilováním je odměňování (nikoli trest) zvířete za žádoucí chování. Jakmile se projeví, trenér jedince odmění a tím ono chování posílí a do budoucna pravděpodobně dojde k daleko rychlejší reakci od cvičence. Při tréninku se také často využívá podmíněný posilovač ve formě klikru. Před odměněním pamlskem se po správné reakci na daný úkon „klikne“. To má za následek spuštění dopaminové kaskády v mozku, zvýšenou aktivitu zvířete a lepší naučení se pokynu. Laboratorní primáti mohou při používání klikru více navazovat oční kontakt s trenérem, který by byl jinak pro primáty zneklidňující (Westlund 2015).

5.8 Zoonózy primátů

Mezi zoonózy se řadí nemoce a infekce, které v přírodě sdílí člověk s ostatními obratlovci a bylo jich popsáno již více než 150. Lidé a primáti jsou si blízce fylogeneticky příbuzní a sdílí vnímavost vůči mnoha druhově specifickým patogenům. Z toho důvodu jsou primáti důležitým modelem pro studium lidských infekčních onemocnění (Blanchard & Russel-Lodrigue 2012).

V současné době se interakce mezi primáty a lidmi zvýšily, došlo k narušení hranic mezi lidmi a zvířaty a zvýšilo se riziko přenosu zoonóz a vzniku pandemií. Problém nastává zejména v zemích, kde jsou tato zvířata jedním z příjmů masa a jejich lov a vývoz není nelegální. Zvýšené interakce mezi lidmi a primáty jsou také důsledkem ničení biotopů a změnám v ekosystémech, které člověk způsobil rozvojem zemědělských projektů a silnic. Díky nárůstu mezinárodního cestovního ruchu dále vzniká vysoké riziko šíření patogenů (Jiang et al. 2023).

U laboratorních primátů existuje vysoká možnost zoonotického přenosu na člověka. K přenosu může dojít při manipulaci s nimi samotnými, s tkáněmi či tekutinami nebo při manipulaci s nemocnými či uhynulými zvířaty (Singh et al. 2021), a to prostřednictvím vzdušných kapének, fekálně-orální kontaminací, kožním kontaktem, kousnutím nebo skrze vektory z řad členovců. K přenosu může docházet i oboustranně vzhledem k rozmanitosti a schopnosti patogenu infikovat hostitele (Jiang et al. 2023). Všichni primáti jsou považováni za silný zdroj zoonóz, a proto je důležité při práci s makaky dodržovat přísná bezpečnostní opatření, která zabraňují přenosu onemocnění na člověka (Singh et al. 2021). Nejčastější zoonózy přenášené makakem rhesus jsou uvedeny v tabulce 7.

Tabulka 7: Výběr zoonóz přenášených makaky rhesus (Singh et al. 2021)

Onemocnění		Způsob přenosu	Symptomy
Bakteriální	**Tuberkulóza**	aerosolem, infikovaným jedincem nebo tkáněmi	kašel, tvorba hlenu, hemoptýza
	Shigelóza	přímou či nepřímou fekálně-orální cestou	časným příznakem je krvavý průjem, horečka a žaludeční křeče
Virové	**Virová hepatitida B**	kousnutím či škrábnutím	bolesti svalstva, horečka, bolest hlavy, únava, až neurologické poruchy včetně ochrnutí
	Spalničky	kontaminovanými předměty, sekrety z nosní či ústní dutiny zvířat	horečka, zánět spojivek, rýma, kašel, Koplikovy skvrny v ústech
	Krvácivá horečka ebola	jehlou nebo injekční stříkačkou	horečka, bolest v krku, bolest hlavy, kloubů a svalů, slabost a později průjem, zvracení a bolesti žaludku; u některých pacientů se může objevit vyrážka, zarudlost očí, škytavka a vnitřní i vnější krvácení
	Virové onemocnění Marburg	kapkami tělních tekutin kontaminovanými infekční krví nebo tkáněmi	horečka, zimnice, bolest hlavy a svalů; na hrudi a na zádech se objevuje makulopapulózní vyrážka
	Hepatitida A	fekálně-orální cestou a kontaminovaným krmivem a vodou	horečka, malátnost, nechutenství, nevolnost a břišní potíže se žloutenkou

6 Závěr

Tato práce shrnuje poznatky o chovu laboratorních primátů se zaměřením na makaka rhesa. Zástupci rodu makak patří mezi nejpoužívanější druhy primátů ve vědecko-výzkumných studiích (Cooper et al. 2022). Co se týče jejich použití jako výzkumného modelu, právě makak rhesus byl klíčovým druhem ve výzkumu vakcíny proti dětské obrně (Johnsen et al. 2012; CABI 2019), Rh faktoru (Socha & Moor-Jankowski 1986; Avent & Reid 2000) nebo dětské asfyxie (Johnsen et al. 2012). Z tohoto důvodu byly zakládány výzkumné kolonie, které čítaly až tisícovky jedinců (Johnsen et al. 2012).

Chov primátů v laboratorních podmínkách a dodržení co nejlepšího welfare je obecně tématem mnoha diskuzí. Při chovu těchto primátů by měla být zohledněna řada faktorů a zároveň by mělo být umožněno chování, které co nejvíce napodobuje chování ve volné přírodě (Lutz & Novak 2005a). V kontrastu s touto skutečností je individuální způsob ustájení využívaného v laboratorním chovu. Makakové ve volné přírodě utvářejí tlupy o velikosti několika desítek jedinců (Fleagle 2013). Samostatné ustájení je pro ně tedy cosi nepřirozeného. Jejich izolace vede k abnormálním vzorcům chování a stereotypie vedoucí až k sebepoškozování ve formě kousání či vytrhávání srsti (Tardif et al. 2013). Nejzávažnější dopad má tato forma chovu hlavně na mláďata. Při jejich umístění z izolace k jinému jedinci projevovala mláďata vysokou míru strachu (Lutz & Novak 2005a). Ačkoli má tento způsob chovu laboratorních primátů negativní dopad na jejich chování, pro chod laboratoře disponuje určitými výhodami. Mezi ně patří například snadnější přístup a manipulace při odběrech vzorků, eliminace zranění mezi jedinci nebo omezení přenosů onemocnění (Tardif et al. 2013).

Druhým popsaným způsobem chovu primátů v laboratořích byl párový. Oproti individuálnímu ustájení je chov v párech z hlediska welfare vhodnější variantou (Tardif et al. 2013) a pro zařízení laboratoří není tolik náročný na prostor (Truelove et al. 2015). Hlavní výhodou je, že makakům je zajištěno sociální obohacení. Sociální partner má totiž příznivý vliv na snižování výskytu abnormálního chování a může také napomáhat redukovat stres (Tardif et al. 2013).

Třetím popsaným způsobem chovu bylo skupinové ustájení. Tím je umožněn projev přirozeného chování (kupříkladu grooming nebo lokomoční chování) a utvoření sociální skupiny. Skupinový chov s sebou nese určité nevýhody znesnadňující práci zaměstnanců laboratoře. Obtížnější je přístup k jednotlivcům, lze ho ale usnadnit pomocí výcviku, díky kterému se může makak naučit vstupovat do oddělených částí klece pro manipulaci. V takto uměle vytvořených skupinách je také velkým problémem výskyt nadměrně agresivního chování, které může vést k vážným fyzickým poraněním a až k rozpadu skupiny (Tardif et al. 2013).

Z hlediska enrichmentu je nejúčinnější formou obohacení sociální partner. Dalšími definovanými formami byl potravní, fyzický, smyslový a kognitivní enrichment. Všechny tyto typy obohacení se snaží zvýšit kvalitu života v zajetí a snížit míru stereotypního chování na minimum (Coleman et al. 2012). Na druhou stranu bylo zajímavým zjištěním, že ne ve všech případech je stereotypní chování zcela nežádoucí. Pokud totiž primát projevuje znaky

stereotypie, údajně se vyrovnává s uzavřeným prostředím lépe než jedinec, který stereotypní chování neprojevuje vůbec (Bloomsmith 2017).

7 Literatura

Ankel-Simons F. 2010. Primate Anatomy: An Introduction. B.m.: Elsevier. ISBN 978–0-08-046911-9.

Avent ND, Reid ME. 2000. The Rh blood group system: a review. Blood **95**:375-387.

Balasubramaniam KN, Marty PR, Arlet ME, Beisner BA, Kaburu SSK, Bliss-Moreau E, Kodandaramaiah U, McCowan B. 2020. Impact of anthropogenic factors on affiliative behaviors among bonnet macaques. American Journal of Physical Anthropology **171**:704-717.

Bayne K, Morris TH. 2012. Laws, Regulations and Policies Relating to the Care and Use of Nonhuman Primates in Biomedical Research. Pages 35-56 in Abee CHR, Mansfield K, Tardif S, Morris T, editors. Nonhuman Primates in Biomedical Research Volume 1: Biology and Management. Elsevier, San Diego.

Blanchard JL, Russel-Lodrigue KE. 2012. Biosafety in Laboratories using Nonhuman Primates. Pages 437-492 in Abee CHR, Mansfield K, Tardif S, Morris T, editors. Nonhuman Primates in Biomedical Research Volume 1: Biology and Management. Elsevier, San Diego.

Blis-Moreau E, Moadab G. 2017. The Faces Monkeys Make. Pages 153-172 in Russell JA, Fernandez Dols JM, editors. The Science of Facial Expression. University Press Scholarship, Oxford.

Bloomsmith MA. 2017. Behavioral Management of Laboratory Primates: Principles and Projections. Pages 497-513 in Schapiro SJ, editor. Handbook of Primate Behavioral Management. CRC Press, UK.

Bourne GH. 1975. Nutrition of the Rhesus Monkey. Pages 98-114 in Bourne GH, editor. The Resus Monkey Volume 2: Management, Reproduction, and Pathology. Academic Press, New York, London.

CABI. 2019. CABI Digital Library. CABI Compendium, Wallingford UK. Available from https://www.cabidigitallibrary.org/doi/10.1079/cabicompendium.76105#sec-28 (accessed November 2023).

Campbell CHJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Bearder SK, Stumpf RM. 2011. Primates in Perspective. Oxford University Press, New York.

Camperio Ciani AS. 1986. Intertroop Agonistic Behavior of a Feral Rhesus Macaque Troop Ranging in Town and Forest Areas in India. Aggressive Behavior **12**:433–439.

Camperio Ciani AS. 2017. Primate Sexuality. Pages 1-10 in Snackelford TK, Weekes-Snackelford VA, editors. Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science. Springer International Publishing.

Carlson J. 2008. Safe Pair Housing of Macaques. Animal Welfare Institute, USA.

Casteleyn C, Bakker J. 2021. Anatomy of the Rhesus Monkey (*Macaca mulatta*): The Essentials for the Biomedical Researcher. Pages 1-68 in Rutland CS, El-Gendy SAA, editors. Updates on Veterinary Anatomy and Physiology. IntechOpen, Rijeka.

Coleman K, Bloomsmith MA, Crockett CM, Weed JL, Schapiro SJ. 2012. Behavioral Management, Enrichment, and Psychological Well-being of Laboratory Nonhuman Primates. Pages 149-176 in Abee CHR, Mansfield K, Tardif S, Morris T, editors. Nonhuman Primates in Biomedical Research Volume 1: Biology and Management. Elsevier, San Diego.

Cooper EB, Brent LJN, Snyder-Mackler N, Singh M, Sengupta A, Khatiwada S, Malaivijitnond S, Qi-hai Z, Higham JP. 2022. The rhesus macaque as a success story of the Anthropocene. eLife (e78169) DOI: 10.7554/eLife.78169.

Cowlishaw G, Dunbar R. 2000. Primate Conservation Biology. The University of Chicago Press, Chicago.

Deng Z, Zhao Q. 1987. Social Structure in a Wild Group of *Macaca thibetana* at Mount Emei, China. Folia primatol **49**:1-10.

Engeman RM, Laborden JE, Constantin BU, Shwiff SA, Hall P, Duffiney A, Luciano F. 2010. The economic impacts to commercial farms from invasive monkeys in Puerto Rico. Crop Protection **29**:401-405.

Falk D. 1987. Brain Lateralization in Primates and Its Evolution in Hominids. Yearbook of Physical Anthropology **30**: 107-125.

Fleagle JG, 1980. Locomotion and posture. Pages 191-208 in Chivers DJ, editor. Malayan Forest Primates: Ten Years´ Study in Tropical Rain Forest. Springer, Boston Massachusetts.

Fleagle JG. 2013. Chapter 2 – The Primate Body. Pages 9-33 in Fleagle JG, editor. Primate Adaptation and Evolution (Third Edition). Academic Press, State University of New York Stony Brook USA.

Fleagle JG. 2013. Chapter 6 – Old World Monkeys. Pages 119-150 in Fleagle JG, editor. Primate Adaptation and Evolution (Third Edition). Academic Press, State University of New York Stony Brook USA.

Fortman JD, Hewett TA, Bennett BT. 2000. The Laboratory Nonhuman Primate. CRC Press LLC, Florida.

Frost SR, Rosenberger AL, Hartwig WC. 2011. Old World Monkeys. eLS. John Wiley & Sons, Ltd. DOI: 10.1002/9780470015902.a0001561.pub2

Godfrey LR. 2005. General Anatomy. Pages 29-45 in Wolfe-Coote S, editor. The Laboratory Primate – Handbook of Experimental Animals. Academic Press, London.

Guillén J, Prins JB, Howard B, Degryse AD, Gyger M. 2018. Chapter 5 – The European Framework on Research Animal Welfare Regulations and Guidelines. Pages 117-202 in Guillén J, editor. Laboratory Animals, Regulations and Recommendations for the Care and Use of Animals in Research. Academic Press.

Hanson E. 2004. How rhesus monkeys became laboratory animals. Pages 63-82 in Maienschein J, Glitz M, Allen GE, editors. Cenntenial History of the Carnegie Institution of Washington, Volume V, The Department of Embryology. Cambridge University Press, UK.

Hasanah R, Maulana VS, Iskandar E. 2022. Sexual Behaviour of Long-Tailed Macaques (*Macaca Fascicularis*) in Semi-Natural Captivity, Tinjil Island, Indonesia. Indonesian Journal of Primatology **1**:1-9.

Henzi SP, Barrett L. 1999. The Value of Grooming to Female Primates. Primate Socioecology **40**:47-59.

Honess P. 2015. A brief history of primate research: global health improvements and ethical challenges. Archives of Medical and Biomedical Research **2**:151-157.

Jiang X, Fan Z, Li S, Yin H. 2023. A Review on Zoonotic Pathogens Associated with Non-Human Primates: Understanding the Potential Threats to Humans. Microorganisms **11**:246.

Johnsen DO, Johnson DK, Whitney RA. 2012. History of the Use of Nonhuman Primates in Biomedical Research. Pages 1-33 in Abee CHR, Mansfield K, Tardif S, Morris T, editors. Nonhuman Primates in Biomedical Research Volume 1: Biology and Management. Elsevier, San Diego.

Johnson AL, Keesler RI, Lewis AD, Reader JR, Laing ST. 2022. Common and Not-So-Common Pathologic Findings of the Gastrointestinal Tract of Rhesus and Cynomolgus Macaques. Toxicologic Pathology **50**:638-659.

Kelley ST, Crockett CM. 2012. Laboratory Housing of Nonhuman Primates. Pages 251-268 in Abee CHR, Mansfield K, Tardif S, Morris T, editors. Nonhuman Primates in Biomedical Research Volume 1: Biology and Management. Elsevier, San Diego.

Lehmann J, Korstjens AH, Dunbar RIM. 2007. Group size, grooming and social cohesion in primates. Animal Behaviour **74**:1617-1629.

Leinonen L, Linnankoski I, Laakso ML, Aulanko R. 1991. Vocal Communication Between Species: Man and Macaque. Language & Communication **11**:241-262

Lewis AD, Prongay K, 2015. Basic Physiology of Macaca mulatta. Pages 87-113 in Bluemel J, Korte S, editors. The Nonhuman Primate in Nonclinical Drug Development and Safety Assessment. Academic Press, Oregon National Primate Research Center USA.

Liang JJH, Cole BE, Rankin CH. 2019. Habituation. Pages 411-422 in Chun Choe J, editor. Encyclopedia of Animal Behavior (Second Edition). Academic Press.

Li B, Li W, Liu Ch, Yang P, Li J. 2022. Diverse diets and low-fiber, low-tannin foraging preferences: Foraging criteria of Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at low altitude in Huangshan. Ecology and Evolution (e9338) DOI: 10.1002/ece3.9338.

Lowenstine LJ, Osborn KG. 2012. Respiratory System Diseases of Nonhuman Primates. Pages 413-455 in Abee CHR, Mansfield K, Tardif S, Morris T, editors. Nonhuman Primates in Biomedical Research Volume 2: Diseases. Elsevier, San Diego.

Lutz CK, Novak MA. 2005a. Primate Natural History and Social Behavior: Implications for Laboratory Housing. Pages 133-142 in Wolfe-Coote S, editor. The Laboratory Primate – Handbook of Experimental Animals. Academic Press, London.

Lutz CK, Novak MA. 2005b. Environmental enrichment for nonhuman primates: theory and application. ILAR Journal **46**:178-191.

Maestripieri D. 1997. Gestural Communication in Macaques: Usage and Meaning of Nonvocal Signals. Pages 193-222 in Maestripieri D, editor. Evolution of Communication. John Benjamins Publishing Company, Atlanta.

Maestripieri D. 2001. Intraspecifc Variability in Parenting Styles of Rhesus Macaques (*Macaca mulatta*): The Role of the Social Environment. Ethology **107**:237-248.

Maestripieri D, Hoffman CHL. 2012. Behavior and Social Dynamics of Rhesus Macaques on Cayo Santiago. Pages 247-262 in Wang Q, editor. Bones, Genetics, and Behavior of Rhesus Macaques. Developments in Primatology: Progress and Prospects. New York.

McCowan B, Beisner B, Hannibal D. 2017. Social management of laboratory rhesus macaques housed in large groups using a network approach: A review. Behavioural Processes **156**:77-82.

Miller LA, Royer CM, Pinkerton KE, Schelegle ES. 2017. Nonhuman Primate Models of Respiratory Disease: Past, Present, and Future. ILAR Journal **58**:269-280.

Mitra R, Mishra N, Rath GP. 2014. Blood groups systems. Indian Journal of Anaesthesia **58**:524-528.

Mittermeier RA, Rylands AB, Wilson DE. 2013. Handbook of the Mammals of the World. Vol. 3. Primates. Lynx Edicions, Barcelona.

Nakamura T, Fujiwara K, Saitou M, Tsukiyama T. 2021. Non-human primates as a model for human development. Stem Cell Reports **16**:1093-1103.

Nardozza LM, Szulman A, Barreto JA, Araujo E, Moron AF. 2010. The molecular basis of RH system and its applications in obstetrics and transfusion medicine. Revista da Associacao Medica Brasileira **56**:724-728.

National Centre for the Replacement, Refinement and Reduction of Animals in Research. 2010. The Macaque Website. Available from https://macaques.nc3rs.org.uk/about-macaques/behaviour?tab=expressions (accessed December 2022)

Nila S, Suryobroto B, Widayati KA. 2014. Dietary Variation of Long Tailed Macaques (*Macaca fascicularis*) in Telaga Warna, Bogor, West Java. Journal of Biosciences **21**:8-14.

Patel ER, Owren MJ. 2007. Acoustics and behavioral contexts of "gecker" vocalizations in young rhesus macaques (*Macaca mulatta*). Acoustical Society of America **121**:575-585.

Power ML, Toddes B, Koutsos L. 2012. Nutrient Requirements and Dietary Husbandry Principles for Captive Nonhuman Primates. Pages 269-286 in Abee CHR, Mansfield K, Tardif S, Morris T, editors. Nonhuman Primates in Biomedical Research Volume 1: Biology and Management. Elsevier, San Diego.

Prakash S, Suresh S, Prithiviraj E. 2009. Anatomical aspects of the male reproductive system in the bonnet monkey (*Macaca radiata*). Anatomical Science International **84**:53-60.

Ratterree M, Didier PJ, Blanchard JL, Clarke MR, Schaeffer D. 1990. Vitamin C Deficiency in Captive Nonhuman Primates Fed Commercial Primate Diet. Laboratory Animal Science **40**:165-168.

Redmond I. 2010. Primates of the World. New Holland Publishers, London.

Reinhardt V. 2005. Enviromental Enrichment and Refinement of Handling Procedures. Pages 209-227 in Wolfe-Coote S, editor. The Laboratory Primate – Handbook of Experimental Animals. Academic Press, London.

Reinhardt V, Reinhardt A. 2008. Environmental Enrichment and Refinement for Nonhuman Primates Kept in Research Laboratories: A Photographic Documentation and Literature Review (Third Edition). Animal Welfare Institute, USA.

Roos CH, Zinner D. 2015. Chapter 1 - Diversity and Evolutionary History of Macaques with Special Focus on Macaca mulatta and Macaca fascicularis. Pages 3-16 in Bluemel J, Korte S, Schenck E, Weinbauer GF, editors. The Nonhuman Primate in Nonclinical Drug Development and Safety Assessment. Academic Press, San Diego.

Rowell TE, Hinde RA. 1962. Vocal Communication by the Rhesus Monkey (*Macaca mulatta*). Proceedings of the Zoological Society of London **138**:279-294.

Saito A. 2015. The marmoset as a model for the study of primate parental behavior. Neuroscience Research **93**:99-109.

Shepherd SV, Freiwald WA. 2018. Functional Networks for Social Communication in the Macaque Monkey. Neuron **99**:413-420.

Schapiro SJ, Coleman K, Akinyi M, Koenig P, Hau J, Domaingue MC. 2014. Nonhuman Primate Welfare in the Research Environment. Pages 197-212 in Bayne K, Turner PV, editors. Laboratory Animal Welfare. Academic Press, Boston.

Schmidt M. 2011. Locomotion and postural behaviour. Advances in Science and Research **5**:23-39.

Schultz CL. 2017. Nutrition, Feeding and Behavioral Management. Pages 473-480 in Schapiro SJ, editor. Handbook of Primate Behavioral Management. CRC Press, UK.

Silva Lima DS, Paz EMF, El-Hani CHN, Jappyassú HF. 2022. A comparison between affiliative and agonistic behaviours in wild and captive *Sapajus libidinosus* (Spix, 1823) (Mammalia, Primates, Cebidae). Papéis Avulsos de Zoologia (e202262033) DOI: 10.11606/1807-0205/2022.62.033

Singh S, Roy BG, Ramachandra SG, Nagarajan P. 2021. Nonhuman Primates in Biomedical Research. Pages 313-341 in Nagarajan P, Ramachandra G, Srinivasan R, editors. Essentials of Laboratory Animal Science: Principles and Practices. Springer, Singapore.

Směrnice Evropského parlamentu a Rady 2010/63/EU o ochraně zvířat používaných pro vědecké účely. In *Zákony pro lidi* [online]. AION CS, 2010-2023 [cit. 2023-11-26]. Dostupné z: https://www.zakonyprolidi.cz/pravoeu/dokument?celex=32010L0063&date=20190626#Sum

Socha WW, Moor-Jankowski J. 1986. Blood Groups of Apes and Monkeys. Pages 921-932 in Benirschke K, editor. Primates. Springer, New York.

Tardif SD, Coleman K, Hobbs TR, Lutz C. 2013. IACUC Review of Nonhuman Primate Research. Institute for Laboratory Animal Research **54**:234-245.

Truelove MA, Martin AL, Perlman JE, Woods JS, Bloomsmith MA. 2015. Pair Housing of Macaques: A Review of Partner Selection, Introduction Techniques, Monitoring for Compatibility, and Methods for Long-Term Maintenance of Pairs. American Journal of Primatology **79**:1-15.

Turnquist JE, Minugh-Purvis N. 2012. Functional Morphology. Pages 87-129 in in Abee CHR, Mansfield K, Tardif S, Morris T, editors. Nonhuman Primates in Biomedical Research Volume 1: Biology and Management. Elsevier, San Diego.

Vyhláška č. 419/2012 Sb. o ochraně pokusných zvířat. In *Zákony pro lidi* [online]. AION CS, 2010-2024 [cit. 2024-1-25]. Dostupné z: https://www.zakonyprolidi.cz/cs/2012-419/zneni-20210415

Wayne BR. 2015. Comparative Physiology, Growth, and Development. Pages 135-171 Bluemel J, Korte S, editors. The Nonhuman Primate in Nonclinical Drug Development and Safety Assessment. Academic Press, Oregon National Primate Research Center USA.

Weatherall DJ. 2006. Academy of Medical Sciences (Great Britain). The use of non-human primates in research: A working group report. Academy of Medical Sciences, London.

Wei YL, She ZY, Huang T, Zhang HT, Wang XR. 2021. Male reproductive systems of Macaca mulatta: Gonadal development, spermatogenesis and applications in spermatogonia stem cell transplantation. Research in Veterinary Science **137**:127-137.

Westlund K. 2015. Training laboratory primates – benefits and techniques. Primate Biology **2**:119-132.

Whitham JC, Gerald MS, Maestripieri D. 2007. Intended Receivers and Functional Significance of Grunt and Girney Vocalizations in Free-Ranging Female Rhesus Macaques. Ethology **113**:862-874.

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.

Wolfensohn S, Honess P, 2005. Handbook of Primate Husbandry and Welfare. Blackwell Publishing Ltd.

Wolfe L. 1978. Age and Sexual Behavior of Japanese Macaques (*Macaca Fuscata*). Archives of Sexual Behavior **7**:55-68.

Wolf RF, White GL. 2012. Clinical Techniques used for Nonhuman Primates. Pages 323-337 in Abee CHR, Mansfield K, Tardif S, Morris T, editors. Nonhuman Primates in Biomedical Research Volume 1: Biology and Management. Elsevier, San Diego.

Young CH. 2022. Agonistic behavior. Pages 143-148 in Vonk J, Shackelford TK, editors. Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior. Springer International Publishing.

Zákon č. 246/1992 Sb. na ochranu zvířat proti týrání. In *Zákony pro lidi* [online]. AION CS, 2010-2024 [cit. 2024-1-25]. Dostupné z: https://www.zakonyprolidi.cz/cs/1992-246#cast5

Zutphen B. 2007. Legislation of animal use – Developments in Europe. Alternatives to Animal Testing and Experimentation **14**:805-809.