

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

Agonistické chování a sezónní reprodukce u lemurů

Bakalářská práce

Autor práce: Aneta Nováková

Obor: Chovatelství

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

© 2024 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Agonistické chování a sezónní reprodukce u lemurů" 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 neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 26.04.2024

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucí práce Ing. Petře Bolechové, Ph.D. za vedení mé bakalářské práce. Chtěla bych jí velice poděkovat za její trpělivý a vstřícný přístup a za všechny její cenné rady, pomoc a podporu. Dále pak své rodině za veškerou podporu v průběhu mého studia.

Agonistické chování a sezónní reprodukce u lemurů

Souhrn

Lemuři zahrnují velmi početnou skupinu primátů v chovech v lidské péči. Znalost sociálního systému, reprodukce i chování je základem pro sestavování chovných skupin a jejich úspěšný chov. Na základě vědeckých poznatků byla sestavena literární rešerše shrnující informace především o rozmnožování, agonistickém chování a sociální struktuře těchto primátů z čeledi Lemuridae. Tyto poznatky byli shrnuty z volné přírody na Madagaskaru, a srovnány s poznatky v lidské péči. Jak z této práce vyplývá, agonistické chování se výrazně zvyšuje v období reprodukce, a především v zoologických zahradách ho často ovlivňuje složení sociální skupiny. Reprodukce v lidské péči je stejně jako ve volné přírodě sezónní. Bylo ukázáno, že sezónnost těchto lemurů ovlivňuje především fotoperioda a teplota. Výsledky tohoto porovnání a pochopení těchto faktorů mohou zlepšit management chovu těchto primátů.

Klíčová slova: lemur, agonistické chování, sociální systém, reprodukce

Agonist behavior and seasonal reproduction in lemurs

Summary

Lemurs comprise a very large group of primates in captivity. Knowledge of the social system, reproduction and behaviour is essential for the formation of breeding groups and their successful breeding. Based on scientific knowledge, a literature search was compiled summarizing information mainly on reproduction, agonistic behaviour and social structure of these primates of the family Lemuridae. These findings were summarized from the wild in Madagascar, and compared with those in human care. As this work shows, agonistic behaviour increases markedly during the reproductive period, and, particularly in zoos, is often influenced by social group composition. Reproduction in human care, as in the wild, is seasonal. It has been shown that seasonality in these lemurs is primarily influenced by photoperiod and temperature. The results of this comparison and an understanding of these factors can improve the management of these primates.

Keywords: lemur, agonistic behaviour, social system, reproduction

Obsah

1 Úvod	8
2 Cíl práce	9
3 Literární rešerše	10
3.1 Charakteristika poloopic (Strepsirhini)	10
3.1.1 Taxonomické zařazení poloopic	10
3.1.2 Popis poloopic	11
3.1.3 Chování a sociální systém poloopic.....	12
3.2 Taxonomie a charakteristika denních lemurů (Lemuridae)	12
3.2.1 Taxonomie denních lemurů	12
3.2.2 Charakteristika denních lemurů.....	13
3.3 Biologie rodu <i>Eulemur</i>	13
3.3.1 Charakteristika	13
3.3.2 Výskyt.....	17
3.3.3 Sociální systém	18
3.3.4 Reprodukce	18
3.3.5 Agonistické chování.....	19
3.3.6 Komunikace.....	20
3.4 Biologie rodu <i>Lemur</i>.....	20
3.4.1 Charakteristika	20
3.4.2 Výskyt.....	21
3.4.3 Sociální systém	21
3.4.4 Reprodukce	22
3.4.5 Agonistické chování	23
3.4.6 Komunikace.....	24
3.5 Biologie rodu <i>Hapalemur</i>	24
3.5.1 Charakteristika	24
3.5.2 Výskyt.....	25
3.5.3 Sociální systém	25
3.5.4 Reprodukce	26
3.5.5 Agonistické chování	27
3.5.6 Komunikace.....	27
3.6 Biologie rodu <i>Prolemur</i>	28
3.6.1 Charakteristika	28
3.6.2 Výskyt.....	29
3.6.3 Sociální systém	29

3.6.4	Reprodukce	29
3.6.5	Agonistické chování.....	29
3.6.6	Komunikace	30
3.7	Biologie rodu <i>Varecia</i>	30
3.7.1	Charakteristika	30
3.7.2	Výskyt	31
3.7.3	Sociální systém.....	31
3.7.4	Reprodukce.....	31
3.7.5	Agonistické chování.....	33
3.7.6	Komunikace	33
3.8	Reprodukce u vybraných druhů chovaných v zoologických zahradách.....	34
3.8.1	Lemur kata	34
3.8.1.1	Sociální struktura	34
3.8.1.2	Reprodukce.....	34
3.8.1.3	Agonistické chování.....	36
3.8.2	Vari černobílý	37
3.8.2.1	Sociální struktura	37
3.8.2.2	Reprodukce.....	37
3.8.2.3	Agonistické chování.....	38
3.8.3	Lemur tmavý	39
3.8.3.1	Sociální struktura	39
3.8.3.2	Reprodukce.....	39
3.8.3.3	Agonistické chování.....	40
3.8.4	Lemur korunkatý	41
3.8.4.1	Sociální struktura	41
3.8.4.2	Reprodukce.....	41
3.8.4.3	Agonistické chování.....	42
4	Závěr	43
5	Literatura	46

1 Úvod

Lemuři jsou endemická skupina primátů, vyskytující se pouze na ostrově Madagaskar a vyznačují se jedinečným sociálním a reprodukčním chováním (Mittermeier et al. 2010). Lemurů je více než 100 druhů a vyznačují se širokou morfologickou, behaviorální a ekologickou rozmanitostí. Mnoho druhů lemurů však v současné době čelí hrozbám, jako je ztráta stanovišť, fragmentace, lov a změna klimatu, což z jejich ochrany činí naléhavý problém (Mittermeier et al. 2010).

Programy chovu v zoologických zahradách byly zavedeny jako důležitý nástroj ochrany přírody, který nejenže poskytuje záchrannou síť pro ohrožené druhy, ale také zvyšuje genetickou rozmanitost populací v zajetí a usnadňuje reintrodukcii do volné přírody. Zoologické zahrady poskytují také cenné poznatky o reprodukční biologii a sociálním chování lemurů. Mnoho studií se zaměřilo na agonistické chování a sociální systémy lemurů v lidské péči. Agonistické chování neboli agresivní interakce mezi jedinci jsou důležitým aspektem sociálního chování lemurů, které ovlivňuje sociální strukturu, výběr partnera a reprodukční úspěch (Schwitzer et al. 2013; Richard et al. 2002).

Agonistické chování je ovlivněno různými faktory, včetně dostupnosti zdrojů, teritoriality a sociální hierarchie. Toto chování je pozorováno především v období páření, kdy samci soupeří o přístup k samicím a v rámci skupin se vytváří hierarchie dominance (Sauther et al. 1999; Richard et al. 2002).

Úspěšnost chovu lemurů v zoologických zahradách velice ovlivňuje sociální struktura. Lemuři vykazují celou řadu sociálních systémů, od samotářských až po vysoce sociální. Některé druhy tvoří velké, soudržné skupiny se složitou sociální hierarchií, zatímco jiné žijí v párech nebo malých rodinných skupinách. Pochopení sociální dynamiky druhu je pro úspěšný chov klíčové (Ichino et al. 2015).

2 Cíl práce

Cílem bakalářské práce je shrnutí poznatků o lemurech z čeledi Lemuridae s důrazem na popis sociálního systému, agonistického chování a reprodukce ve volné přírodě a srovnat je s poznatky z chovu v zoologických zahradách u vybraných druhů lemurů. Výsledky z tohoto porovnání by měly ukázat potenciální hlavní faktory, jejichž pochopení může zlepšit management chovu těchto primátů.

3 Literární rešerše

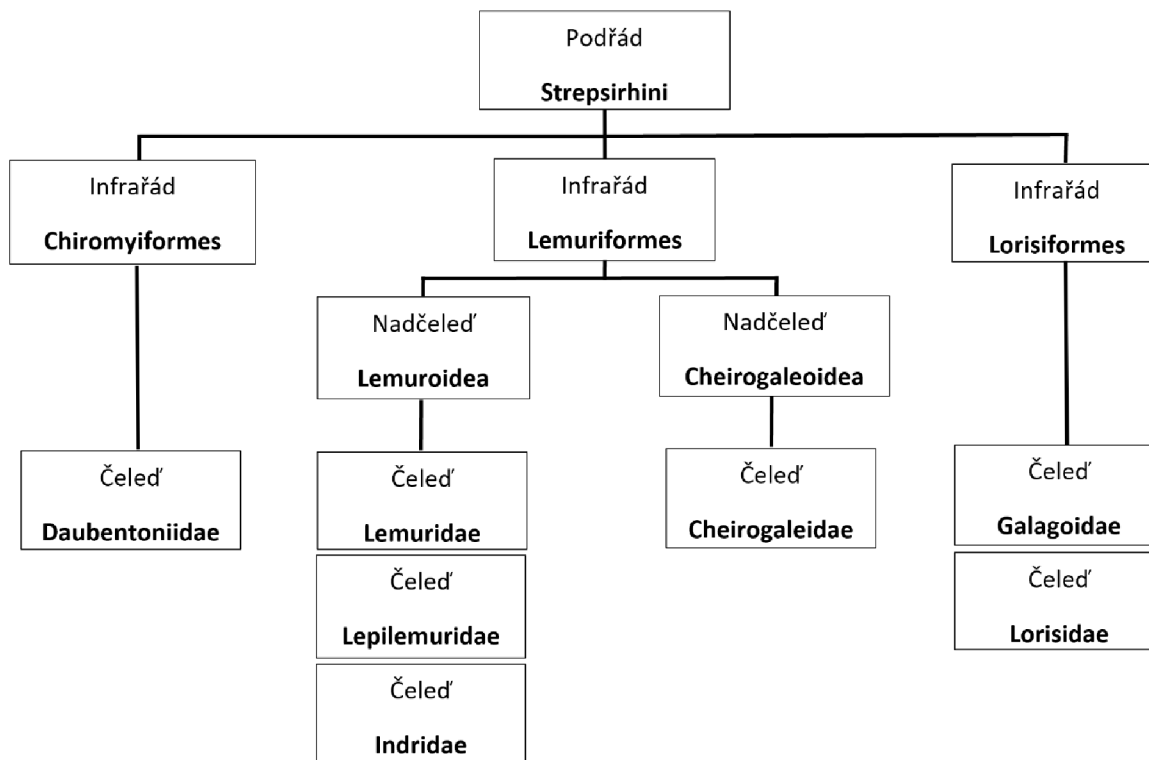
3.1 Charakteristika poloopic (Strepsirhini)

3.1.1 Taxonomické zařazení poloopic

Poloopice (Strepsirhini; Saint-Hilaire 1812) jsou podřádem primátů a zahrnují tři infrařády. Prvním z nich je infrařád Chiromyiformes (Anthony & Couplin 1931), obsahující jediný žijící druh a tím je ksukol ocasatý (*Daubentonia madagascariensis*; Gmelin 1788). Další dva infrařády jsou Lemuriformes (Gregory 1915), popsány níže a Lorisiformes (Gregory 1915) zahrnující dvě čeledi a to: kombovití (Galagonidae; Gray 1825) a outloňovití (Lorisidae; Gray 1821) (Petter & Desbordes 2013).

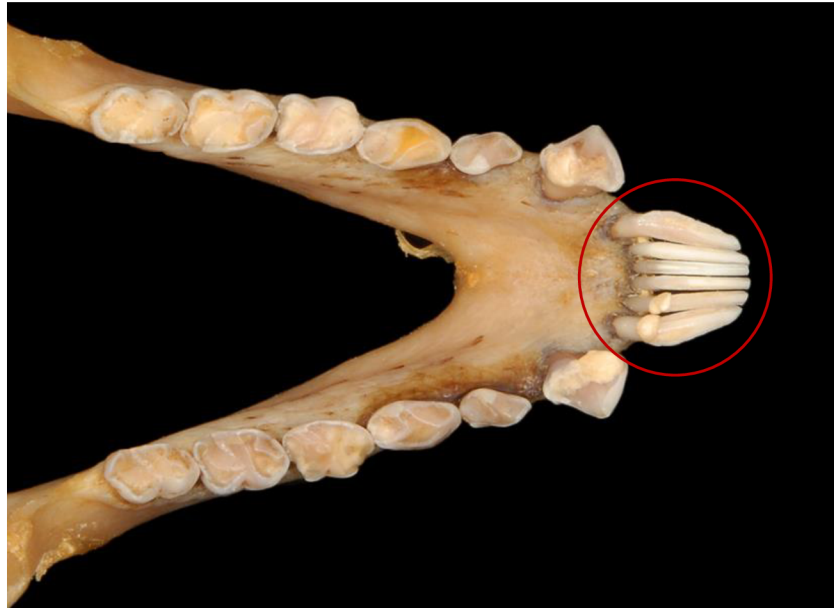
Infrařád Lemuriformes se dále dělí na dvě nadčeledi. První z nich je nadčeď Lemuroidea (Mivart 1864), obsahující čeledi indriovití (Indridae; Burnett 1828), lemurovití denní (Lemuridae; Gray 1821) a lemurovití noční (Lepilemuridae; Gray 1870). Druhou nadčedí je poté Cheirogaleoidea (Gray 1872) zahrnující jedinou čeď makiovití (Cheirogaleidae; Gray 1873) (Petter & Desbordes 2013).

Názorné vyobrazení taxonomického zařazení podřádu poloopic můžeme vidět níže na obrázku 1.



3.1.2 Popis poloopice

Poloopice mají menší, slabě gyrifikovaný mozek než srovnatelně stejně velké opice. Jejich oči obsahují reflexní vrstvu za sítnicí oka, tzv. *tapetum lucidum*, tvořenou krystalky riboflavinu, která zlepšuje vidění za tmy. Je pro ně charakteristický zubní hřebínek, specializovaná sada zubů vepředu dolní čelisti, který se většinou používá k pročesávání srsti a péči o ni (obr. 2). Vypadané chlupy, které se hromadí mezi zuby hřebínku, jsou odstraňovány podjazykem (Ankel-Simons 2008; Nowak & Walker 1999).



Obrázek 2: Zubní hřebínek charakteristický pro poloopice (Myers 2014)

Poloopice mají dlouhý čenich, který je zakončen vlhkým a na dotek citlivým rhinariem, podobně jako u psů. Rhinarium je obklopeno vibrisami, které jsou rovněž citlivé na dotek (Ankel-Simons 2008).

Většina poloopic má dvě mléčné žlázy, ale počet a umístění se u jednotlivých druhů liší. Outloňovití (Lorisidae; Gray 1821) mají dva páry, zatímco jiní, jako například lemur kata (*Lemur catta*; Linnaeus 1758), má jeden pár na hrudi. Ksukol ocasatý má také dvě mléčné žlázy, ale jsou umístěny v blízkosti třísel (Petter & Desbordes 2013).

Poloopice jsou převážně stromové pouze lemur kata tráví značnou část času na zemi. Většina druhů se pohybuje na stromech kvadrupedně neboli po čtyřech nohách. Indriové (Indridae; Burnett 1828) jsou vysoce specializovaní na vertikální šplhání a skákání. Loriové (*Loris*; Geoffroy 1796) se pohybují pomalu a rozvážně (Covert 2002).

Rozmnožování u většiny druhů Strepsirhini je sezónní, a to zejména u lemurů. Mezi klíčové faktory, které ovlivňují jejich rozmnožování, patří délka období dešťů, následná dostupnost potravy a doba dospívání daného druhu. Na rozdíl od opic některé poloopice rodí

dva nebo tři potomky, i když některé pouze jediné mládě. Ti, kteří rodí více mláďat, mají tendenci stavět hnízda. Mláďata jsou po narození prekociální, relativně vyspělá a pohyblivá (Ankel-Simons 2008).

3.1.3 Chování a sociální systém poloopic

Přibližně tři čtvrtiny všech druhů poloopic jsou noční, přes den spí v hnízdech z listů nebo v dutinách stromů (Ankel-Simons 2008). Lemuři z Madagaskaru jsou ve svých cyklech aktivity variabilnější. Avahiové (*Avahi*; Jourdan 1834), makiové (Cheirogaleidae; Gray 1873) a lepilemuři (*Lepilemur*; Geoffroy 1851) jsou striktně noční, zatímco lemuři kata a většina jejich příbuzných jako jsou sifakové (*Propithecus*; Bennett 1832) a indriové jsou denní (Covert 2002). Eulemuři (*Eulemur*; Simons & Rumpler 1988) mohou být aktivní ve dne i v noci, v závislosti na faktorech, jako je teplota a predace (Petter & Desbordes 2013).

Denní poloopice žijí ve skupinách složených z více samců a samic, což je srovnatelné s většinou vyšších primátů. Velikost skupin poloopic je však menší než u vyšších primátů a liší se i struktura společenství (Petter 1962; Petter & Desbordes 2013). Dominance samic, která je u vyšších primátů vzácná, je u poloopic poměrně běžná (Overdorff & Tecot 2006).

Noční poloopice žijí spíše jako samotáři, ale mnozí z nich vykazují složitou a rozmanitou sociální strukturu. Často se překrývají jejich domovské okruhy a přes den sdílejí společná místa ke spaní (Petter 1962; Ankel-Simons 2008).

Stejně jako ploskonosý primáti (Platyrrhini; Geoffroy 1812) i poloopice se při komunikaci z velké části spoléhají na pachové značky. Toto značení spočívá v roztírání sekretu z epidermálních pachových žláz na větve stromů spolu s močí a výkaly. V některých případech se poloopice také mohou močí potírat, čemuž se říká „parfemace“. Ke komunikaci používají také řeč těla formou postojů a gest, protože nemají pořádně vyvinutou mimiku. Co se týče vokalizace, používají především volání na krátkou vzdálenost (Short-range calls), volání na dlouhou vzdálenost (long-range calls) a poplašné volání (alarm calls). Noční druhy používají volání na dlouhou vzdálenost (long-range calls), aby si nárokovaly své teritorium (Petter & Desbordes 2013).

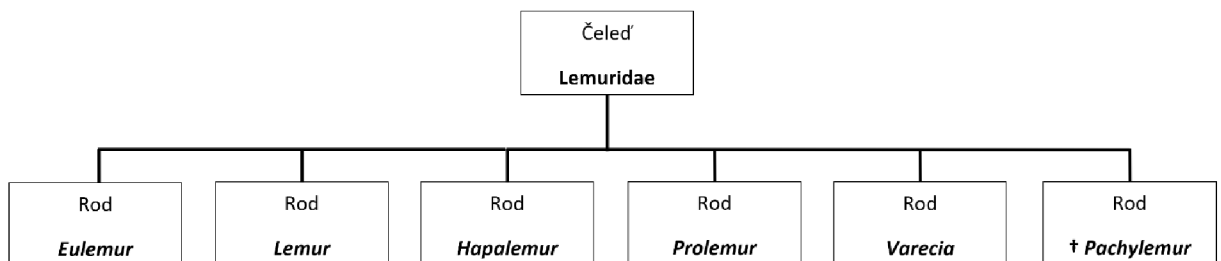
3.2 Taxonomie a charakteristika denních lemurů (Lemuridae)

3.2.1 Taxonomie denních lemurů

Čeleď Lemuridae (Gray 1821) zahrnuje 21 žijících druhů v pěti rodech (obr. 3): *Lemur* (Linnaeus 1758), *Eulemur* (Simons & Rumpler 1988), *Varecia* (Gray 1863), *Hapalemur* (Geoffroy 1851), *Prolemur* (Gray 1870) a vymřelý rod *Pachylemur* (Lamberton 1946) (Mittermeier et al. 2008).

Tato čeleď byla kdysi rozdělena na dvě podčeledi, Hapalemurinae (lemuři bambusoví a větší bambusoví lemuři) a Lemurinae (zbytek čeledi), ale molekulární důkazy a podobnost pachových žláz posléze zařadily všechny lemury pouze do čeledi (Mittermeier et al. 2010).

Rod *Lemur* obsahuje pouze jednoho zástupce lemur kata (*Lemur catta*). Monotypický je také rod *Prolemur*, který obsahuje druh lemur širokonosý (*Prolemur simus*; Gray 1878). *Hapalemur*, neboli bambusoví lemuři obsahují 5 druhů. Rod *Eulemur* je nejvíce zastoupený a je popsáno 12 druhů. Největší rod *Varecia* (lemur vari) v současné době zahrnuje pouze 2 druhy, a to vari červený (*V. rubra*; Geoffroy 1812) a vari černobílý (*V. variegata*; Kerr 1792) (Mittermeier et al. 2010).



Obrázek 3: Taxonomické rozdělení čeledi Lemuridae (Nováková 2023)

3.2.2 Charakteristika denních lemurů

Tělesná hmotnost lemurů se pohybuje od 700 g do 5 kg. Mají dlouhý huňatý ocas a měkkou vlnitou srst různého zbarvení. Přední končetiny jsou o něco kratší než končetiny zadní. To značí, že mezi jejich typické pohybové vzorce patří kvadrupedismus a v menší míře skoky a zavěšování se za končetiny (Mittermeier et al. 2008).

Potrava lemurů je velice různorodá. Objevuje se mezi nimi frugivorie, granivorie, folivorie, insektivorie, omnivorie a gumnivorie (Cuozzo & Sauther 2015).

U většiny lemurů rodí matka jedno nebo dvě mláďata po březosti trvající mezi 120 a 140 dny, v závislosti na druhu. Lemuři vari (*Varecia*; Gray 1863) jsou jediní lemuři, kteří mají vrhy, skládající se ze dvou až tří mláďat. Jsou to obecně společenská zvířata, která žijí ve skupinách (Petter & Desbordes 2013).

3.3 Biologie rodu *Eulemur*

3.3.1 Charakteristika

Všechny druhy rodu *Eulemur* (Rumpler 1988) jsou středně velké s tělesnou hmotností od 1 do 3 kg a jejich aktivita je denní i noční. S výjimkou druhu lemur hnědý (*Eulemur fulvus*; Geoffroy Saint-Hilaire 1796) se u všech vyskytuje také pohlavní dichromatismus (Petter & Desbordes 2013).

Lemur tmavý (*Eulemur macaco*; Linnaeus 1766): samci tohoto druhu jsou zcela černí, samice mají tmavou srst na hřbetě, která na bocích zesvětluje do tmavě rezavé nebo hnědé barvy (obr. 4). Hlava, končetiny a často i ocas samic jsou tmavě zbarvené. Uši jsou bohatě porostlé dlouhými chlupy a obě pohlaví mají rezavé až hnědé oči (Randriatahina & Rabarivola 2004; Mittermeier et al. 2010).

Lemur Sclaterův (*Eulemur flavifrons*; Gray 1867) se od lemura tmavého odlišuje šedavými až modrými očima a nemá dlouhou srst na uších u obou pohlaví. Samice mají charakteristické bílé čelo a bývají také světleji zbarvené než samice lemura tmavého (obr. 5) (Mittermeier et al. 2008; Petter & Desbordes 2013).



Obrázek 5: Vyobrazení druhu lemur Sclaterův (Duke Lemur Center 2023)

Lemur hnědý (*Eulemur fulvus*; Geoffroy 1796) (obr. 6) je jediným členem rodu, u kterého jsou samci v podstatě neodlišitelní od samic. Obě pohlaví jsou hnědá až šedohnědá, mají světlé vousy a tmavé obličej (Mittermeier et al. 2008).

Lemur Sanfordův (*Eulemur sanfordi*; Archbold 1932) (obr. 7): Nejnápadnějšími znaky druhu jsou světlé ušní boltce a vousy, které dohromady vytvářejí dojem hřívy, která je výrazná u samců. Samice tohoto lemura mohou být obtížně odlišitelné od samic lemura běločelého (*Eulemur albifrons*; Tattersall 1982) (Petter & Desbordes 2013; Garbutt 2007).

Lemur běločelý (*Eulemur albifrons*; Geoffroy 1769) (obr. 8) má dvě odlišné barevné formy u samců. Jedna forma je s bujným bílým nebo krémovým zbarvením čela a druhá forma je bez nápadného zbarvení. Samice tohoto lemura nemají výrazné bílé čelo a na základě



Obrázek 4: Vyobrazení druhu lemur tmavý (Trumpey 2004)



Obrázek 6: Vyobrazení druhu lemur hnědý (Trumpey 2004)

zbarvení je obtížné je odlišit od samic lemuru hnědých nebo lemuru Sanfordových (Petter & Desbordes 2013; Tattersall 1982).



Obrázek 7: Vyobrazení druhu lemuru Sanfordův (Oxford 2012)



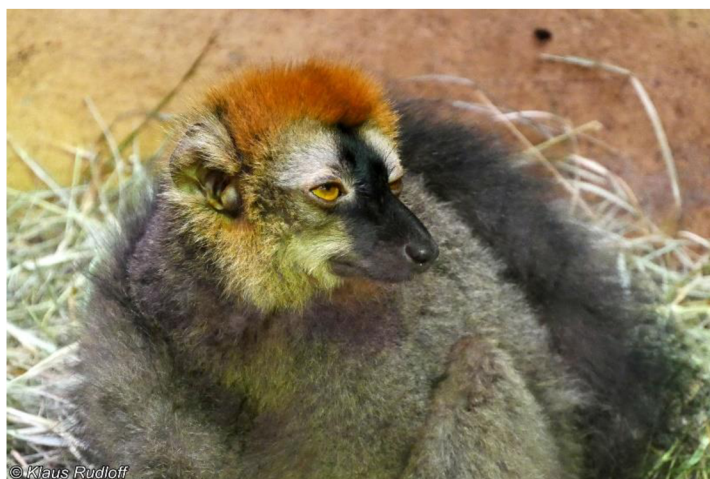
Obrázek 8: Vyobrazení druhu lemuru běločelý (Artush 2019)



Obrázek 9: Vyobrazení druhu lemuru červenavý (Wothe 2014)

Samci druhu **lemur červenavý** (*Eulemur rufus*; Audebert 1799) (obr. 9) mají šedý až šedohnědý hřbet a jejich spodní část těla je krémově šedá. Obličej a tlama jsou černé. Jejich tváře jsou bílé a výrazně huňaté a mají také bílé skvrny na obočí. U samců tohoto druhu existují také značné rozdíly ve velikosti varlat, neboť někteří jedinci mají objem varlat dvakrát až sedmkrát větší než jiní. Samice mají šedohnědou až červenooranžovou hřbetní část těla a stejně jako u samců mají černý obličej s bílými znaky na obočí a tvářích, které mají méně huňaté (Garbutt 2007; Glander et al. 1992; Tattersall 1976).

Lemur rudočelý (*Eulemur rufifrons*; Bennett 1833) (obr. 10): U obou pohlaví jsou čenich a střed čela černé, obočí a tváře bílé. Samci mají přední část hlavy červenou, samice černou (Wilson & Reeder 2005).



Obrázek 10: Vyobrazení druhu lemuru rudočelý (Rudolff 2019)

Samci **lemura límcového** (*Eulemur collaris*; Geoffroy 1817) (obr. 11) se vyznačují hustými, protáhlými, krémovými až rezavými vousy. Samice mají rovněž načervenalé vousy, ale jsou výrazně kratší než u samců (Mittermeier et al. 2008; Mittermeier et al. 2010).



Obrázek 11: Vyobrazení druhu lemur límcový (Chalupa 2019)

Obě pohlaví druhu **lemur korunkatý** (*Eulemur coronatus*; Gray 1842) (obr. 12) mají na hlavě znak ve tvaru písmene V směřující dopředu. U samic je oranžový a u většiny samců je černý (Mittermeier et al. 2008).



Obrázek 12: Vyobrazení druhu lemur korunkatý (Trumpey 2004)

Srst **lemura červenobřichého** (*Eulemur rubriventer*; Geoffroy 1850) (obr. 13) je hustá, dlouhá a sytě kaštanově hnědá. Uši jsou ve většině případů skryty pod srstí. Obličej je tmavý a na kousku holé kůže pod každým okem je patrná světlá slzička, která je zvláště výrazná u samců (Mittermeier et al. 2010; Wilson & Reeder 2005).

Lemur šedohlavý (*Eulemur cinereiceps* Geandidier & Milne-Edwards 1890) (obr. 15) vyniká velice nápadným pohlavním dichromatismem. Samci mají hřbet šedohnědý, temeno hlavy, obličej, ocas a zadní nohy jsou tmavší a břicho je světle šedé. Tváře jsou porostlé bujnými bílými vousy. Naopak samice mají červenější srst, na hřbetě červenohnědou a na břiše světle hnědou. Horní část hlavy s obličejem jsou šedé. Vousy má méně huňaté než samci a jejich barva je červenohnědá (Mittermeier et al. 2008; Wilson & Reeder 2005).

Lemur mongoz (*Eulemur mongoz* (Linnaeus 1766) (obr. 14) má velice hustou srst. Samci a samice jsou odlišeny pohlavním dichromatismem. Samec má svrchní část srsti šedohnědou, spodní část světle šedou, vousy a hrdlo jsou oranžově červené. Samice jsou o něco světlejší. Na hřbetě je jejich srst šedá a na břiše světle šedá až béžová, vousy a hrdlo jsou bělavé. Duhovka u obou pohlaví je oranžová (Mittermeier et al. 2008; Garbutt 2007).



Obrázek 13: Vyobrazení druhu lemur červenobřichý (Trumpey 2004)



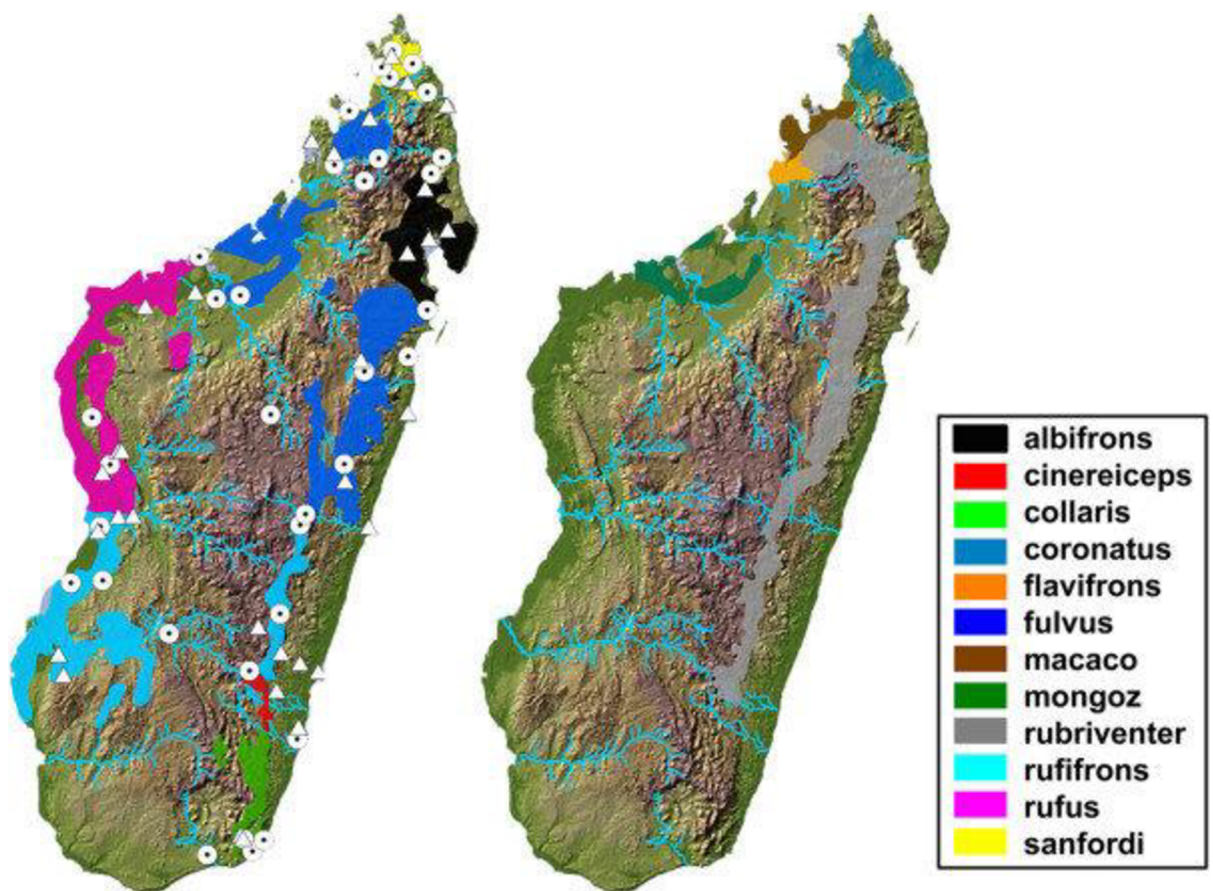
Obrázek 14: Vyobrazení druhu lemur mongoz (Trumpey 2004)



Obrázek 15: Vyobrazení druhu lemur šedohlavý (Julian 2019)

3.3.2 Výskyt

Eulemur spp. se vyskytuje téměř ve všech lesnatých oblastech Madagaskaru s výjimkou trnitých lesů na jihu (obr. 16). Jeho výskyt je velice variabilní, protože je závislý na jednotlivém druhu (Mittermeier et. al. 2008).



Obrázek 16: Mapa zobrazující výskyt jednotlivých druhů rodu *Eulemur* (Markolf et al. 2013)

3.3.3 Sociální systém

Sociální systém u rodu *Eulemur* je velice rozmanitý. Zatímco některé druhy tvoří velké skupiny, jiné druhy vytváří menší rodinné skupinky o počtu kolem pěti jedinců. Dominantní jsou ve většině případů samice (Bayart & Simmen 2005).

Lemur hnědý vytváří více samčí – více samičí skupiny o počtu dokonce až čtyřiceti jedinců. V průměru jsou to ovšem skupiny o velikosti kolem dvaceti zvířat. Na rozdíl od většiny ostatních lemurů, zástupci tohoto druhu nevykazují známky výrazné samičí dominance (Nowak 1999).

Středně velké skupiny mají např. druhy lemur korunkatý o velikosti pěti až patnácti jedinců se samičí dominancí, lemur tmavý vytvářející skupiny pěti až patnácti jedinců s převahou samců, také se samičí dominancí anebo například lemur červenavý, který žije ve skupinách o počtu pěti až osmnácti jedinců. Jeho skupiny často obsahují centrálního samce se skupinou. Samci ve věku tří až čtyř a půl let často migrují do nových skupin. U tohoto druhu nedominují samice, ale i tak mají právo potravní priority a jsou zodpovědné za směřování skupiny ke zdrojům (Overdorff 1996; Kappeler & Erkert 2003; Erhart & Overdorff 2008).

Lemur červenobřichý žije ve skupinách o velikosti pěti nebo méně jedinců, které se skládají z rodičovského páru s potomky. Samice jsou dominantní nad samci a vedou skupinu při shánění potravy. Samice mají přednostní přístup k potravě a vybírají si také své partnery (Nowak 1999; Overdorff & Tecot 2006).

3.3.4 Reprodukce

Druhy rodu *Eulemur* mají rozmanitý způsob rozmnožování. Lemur červenobřichý vytváří dominantní reprodukční páry, které tvoří jádro celé skupiny. Skupina se tedy skládá z rodičovského páru a jejich potomků (Nowak 1999). Například druhy lemur korunkatý a lemur červenavý jsou polygynní, což znamená, že ve skupině je více rozmnožujících se samic a méně samců (Garbutt 2007; Overdorff 1998). Lemur tmavý má složitý systém promiskuitního páření. Samci si samice při páření označují svým pachem. V období rozmnožování také samci opouštějí svou rodinu a vydávají se za samicemi z jiných rodin. Samice si poté mohou vybírat, zda se budou pářit s dominantními, podřízenými nebo toulavými samci s jiných skupin. Samice odmítají samce pomocí agonistického chování a také si překrývají své pohlavní orgány ocasem (Bayart & Simmen 2005).

U většiny dochází k páření v průběhu června a července. To můžeme pozorovat například u lemurů hnědých, červenavých anebo například u lemurů červenobřichých (Schmid & Smolker 1998; Nowak 1999). Lemur Sanfordův se rozmnožuje již na konci května (Garbutt 2007). U lemura tmavého dochází k období rozmnožování ještě dříve, a to již od dubna do května (Bayart & Simmen 2005).

Doba březosti se pohybuje v průměru od 120 do 130 dní. Porod mláďat samozřejmě závisí na době rozmnožování. Většina druhů (např. lemur hnědý, lemur červenavý, lemur korunkatý) rodí svá mláďata na podzim, mezi zářím a listopadem (Garbutt 2007; Nowak 1999). Lemur tmavý rodí svá mláďata od konce srpna do listopadu (Garbutt 2007).

Velice variabilní je počet mláďat ve vrhu a jejich následná péče. Zatímco u některých druhů se vyskytuje striktně pouze jeden potomek, u některých druhů nejsou dvojčata žádnou výjimkou. Pouze jedno mládě ročně se vyskytuje u lemura hnědého, kde se poté o mládě stará jen matka (Garbutt 2007; Nowak 1999). Stejně tomu je u lemura tmavého nebo například u lemura červenavého, kde se dokonce matka s mládětem odděluje od skupiny (Ostner & Kappeler 1999; Overdorff 1998; Garbutt 2007). Naopak je tomu u lemura korunkatého, kde se dvojčata rodí stejně často jako jeden potomek. U lemura červenobřichého se ve většině případů rodí jedno mládě, ale v občasných případech se narodí i dvojčata. Zde se o mláďata starají rodiče stejnou měrou. Po pěti týdnech věku mláděte, matka své potomky často odmítá a nechává otce, aby se o ně staral (Schmid & Smolker 1998; Nowak 1999). Pohlavní dospělosti mláďata rodu *Eulemur* dosahují nejčastěji mezi druhým a třetím rokem života (Garbutt 2007; Overdorff 1998).

3.3.5 Agonistické chování

Agonistické chování u rodu *Eulemur* označuje různé formy agrese a soupeření, které se vyskytují mezi jedinci tohoto rodu poloopice. Toto chování může zahrnovat fyzické potyčky, hlasové projevy a vyhrožování. Toto chování může být obzvláště intenzivní v období rozmnožování, kdy jedinci soupeří o partnery a zdroje, které jsou nezbytné pro úspěšné rozmnožování (Randriatahina & Rabarivola 2004).

U tohoto rodu lemura je agonistické chování ve volné přírodě ovlivněno řadou faktorů. Výzkumy ukazují, že k tomuto chování ve volné přírodě dochází hlavně pokud soupeří o potravní zdroje a vodu, poté v období páření (Pereira & Kappeler 1997). Studie u lemura tmavého na Madagaskaru zjistila, že samci se častěji zapojují do agresivní interakce než samice, a že takové chování je nejintenzivnější v období páření (Dubuc et al. 2012).

Kromě role při určování dominance a řešení konfliktů slouží agonistické interakce také jako forma komunikace. Například hlasové projevy, jako je „vrčení“ a „štěkání“, mohou signalizovat agresivní záměry jedince nebo prokázat jeho dominanci, zatímco fyzické projevy, jako jsou agresivní postoje těla, mohou sloužit k zastrašení nebo odstrašení protivníka (Randriatahina & Rabarivola 2004).

3.3.6 Komunikace

Komunikace probíhá pomocí čichu, ale také vokalizace. Čichová komunikace probíhá především přes pachové žlázy. Díky sekretu si předávají informace o fyziologickém stavu, poloze a rozpoznávají díky ní jedince skupiny (Garbutt 2007; Gould & Overdorff 2002). Zvuky, které používají, byly částečně detekovány. Používají je především při udržování soudržnosti skupiny, udržení teritoria a k poplachu při hrozícím nebezpečí (Fichtel 2004). Kromě těchto forem komunikace využívají také řeč těla. „Grooming“ neboli „čištění“ je pro lemury způsob, jak navazovat a udržovat sociální vazby. Pomocí zubního hřebínku upravují srst ostatním členům skupiny (Garbutt 2007; Gould & Overdorff 2002).

3.4 Biologie rodu *Lemur*

Rod *Lemur*, jak ho původně navrhl Linnaeus v 10. vydání svého *Systema Naturae* (1758), obsahoval 3 druhy: lemur kata (*Lemur catta*), lori štíhlí (*L. tardigradus*, dnes člen čeledi Lorisidae) a letucha filipínská (*Cynocephalus volans*, člen čeledi Cynocephalidae). Do konce 80. let 20. století zahrnoval rod *Lemur* 6 druhů: lemur kata (*Lemur catta*), lemur korunkatý (*Eulemur coronatus*), lemur hnědý (*Eulemur fulvus*), lemur tmavý (*Eulemur macaco*), lemur mongoz (*Eulemur mongoz*) a lemur červenobřichý (*Eulemur rubriventer*). Analýzy provedené Simonsem a Rumplerem (1988) a Grovesem s Eaglenem (1988) však stanovily lemura katu jako monofyletický rod (Mittermeier et al. 2008).

3.4.1 Charakteristika

Lemur kata je bezesporu nejznámějším a nejintenzivněji studovaným lemurem. Zároveň je také nejsnáze identifikovatelný, a to především díky nápadným černobílým pruhům po celé délce dlouhého ocasu (obr. 17). Je to středně velký druh s tělesnou hmotností dospělého jedince kolem dvou kilogramů. Hřbet je šedý až růžovohnědý, končetiny jsou šedé, temeno a krk tmavě šedé. Spodní strana těla je bílá. Obličej je bílý s výjimkou tmavých očních skvrn a černého nosu. Uši jsou hranaté s bílými chlupy na vrcholu (Mittermeier et al. 2008). Mezi samci a samicemi není zřejmý rozdíl ve zbarvení srsti, ale mezi jednotlivými jedinci mohou existovat ve zbarvení rozdíly. Ocas je delší než tělo a jeho špička je černá. Tmavě černá kůže je viditelná na nose, rukou, nohou, genitáliích, na očních víčkách a rtech (Wilson & Hanlon 2010).



Obrázek 17: Vyobrazení druhu *Lemur catta* (Maděrová: Zoo Praha 2022)

Tento druh lemura je ze všech lemurů nejvíce terestrický. Přední končetiny jsou vybaveny dlouhými, štíhlými a obratnými prsty s nehty. Zadní končetiny mají na druhém prstě rohovinový dráp, který slouží k péči o

tělo. Další pomůckou pro péči o srst je hřebínek, který je tvořen vyčnívajícími dolními řezáky a špičáky (Wilson & Hanlon 2010).

Obě pohlaví mají nad zápěstím výrazné předpažní žlázy, které slouží k pachovému značení. U samců jsou žlázy překryty zrohovatělou ostruhou. Kromě toho je zde také objemná mazová brachiální žláza, podobně jako u rodu *Hapalemur* (Wilson & Hanlon 2010).

Samice se zřídka dožívají 16 let a nejstarší známé volně žijící samici bylo mezi 18 a 20 lety (Gould et al. 2003). V lidské péči je maximální délka života 27 let (Jolly 2003).

Lemur kata se živí především ovocem, ale hojně se živí i listy (Garbutt 2007; Petter & Desbordes 2013). Vzhledem k tomu, že samice jsou oproti samcům dominantní, mají samice možnost vybrat si kvalitnější potravu a jejich potravní strategie se může sezónně lišit (Rasamimanana 1999).

3.4.2 Výskyt

Lemuři kata žijí v nejrůznějších biotopech na jihu a jihozápadě Madagaskaru. Jejich areál se rozprostírá západně od Fort Dauphin, ležícího poblíž jižního cípu ostrova, až k severu asi 60 km jižně od Morondavy na středozápadním pobřeží (Goodman & Raselimanana 2003; Sussman et al. 2003; Zinner et al. 2001; Goodman & Ganzhorn 2004).

3.4.3 Sociální systém

Velikost tlupy je poměrně proměnlivá a je tvořena zhruba 15-25 jedinci (Ichino & Koyama 2006). Základní sociální struktura zahrnuje skupinu samic a samců, kteří migrují mezi skupinami. V tlupě je pouze jedna dominantní samice (Sauther & Sussman 1993). Samice zřídka opouštějí skupinu, ve které se narodily. Samci zauímají spíše okrajové postavení. Často je můžeme vidět se pohybovat na okraji tlupy (Dugmore et al. 1984; Wilson & Hanlon 2010).

Vztahy dominance se vytvářejí brzy, a ve věku 4-5 měsíců se mezi vrstevníky ustálí hierarchie. Vztahy s vrstevníky a ostatními členy skupiny zůstávají stabilní od odstavení mláďete od matky až do puberty. Dospělí a dospívající jedinci obou pohlaví dominují nad všemi mladými jedinci a ti dominují nad mláďaty. Puberta nastává přibližně v 16 měsících. Stejně jako většina ostatních lemurů jsou samice dominantní nad samci a často jsou vůči nim agonistické (Wilson & Hanlon 2010; Budnitz & Dainis 1975).

Úzce příbuzná zvířata tráví více času vzájemným ošetřováním a setrvávají v těsné blízkosti více než vzdáleně příbuzní nebo nepříbuzní jedinci. Snad nejdůležitější je skutečnost, že nedochází ke kopulaci v rámci příbuzných zvířat, což vede k udržení outbreedingu (Taylor & Sussman 1985; Koyama et al. 2006).

Lemur kata by neměl být považován za striktně teritoriálního. Jedinci mají překrývající se domovské okrsky, které se mění v závislosti na ročním období a stanovišti (Sauther & Sussman 1977). Domovské okrsky tlup jsou silně ovlivněny typem vegetace, jednotlivými druhy preferované potravy a blízkostí vody (Koyama et al. 2006). Nicméně teritoriální hranice mohou zůstat relativně stabilní po dobu až 25 let (Budnitz & Dainis 1975; Mertl-Millhollen 2000).

3.4.4 Reprodukce

Lemur kata má striktní sezónní reprodukci. Na Madagaskaru nastává období rozmnožování v květnu a trvá pouze 7 až 21 dní. Doba březosti se pohybuje v rozmezí přibližně mezi 130 až 145 dny a doba porodu je v září (Wilson & Hanlon 2010).



Obrázek 18: Mládě lemura katy (Garbutt 2022)

Vzhled vnějších samicích pohlavních orgánů se během krátkého období rozmnožování mění. Vulva se zvětšuje a mění barvu z černé na jasně růžovou. Změny v oblasti vulvy jsou nejvíce výrazné u alfa samic. Během 2 dnů po páření se vulva zmenšuje a vrací se její normální barva. U některých samců lemuru může dojít ke změně velikosti varlat, která se rovněž shoduje s reprodukčním obdobím (Wilson & Hanlon 2010).

Ve většině případů samice rodí pouze jednoho potomka (obr. 18). Vícečetné porody jsou vzácné. Koyama et al. 2001 zdokumentovali ve volné přírodě 240 porodů tohoto lemura byli zaznamenány pouze tři porody dvojčat a jeden porod trojčat.

Přibližně 10 dní před porodem můžeme sledovat stejné změny na vnějších pohlavních orgánech, které se projevují během období reprodukce. Vulva mění velikost a zbarvuje se na jasně růžovou. Porod trvá něco mezi 60 a 90 minutami (Wilson & Hanlon 2010).

Porod lze rozdělit do čtyř fází. První fáze začíná kontrakcemi, dále zahrnuje prasknutí plodového vaku a končí objevením hlavičky mláděte. Druhá fáze neboli vypuzovací fáze, zahrnuje proces vypuzení mláděte. Poporodní fáze trvá od porodu až po vypuzení placenty. Fáze čtvrtá se poté může označit jako doba pozření placenty (Sauther 1991). Porod u primátů obvykle probíhá v noci nebo velmi brzy ráno, ale lemur kata často rodí během dne (Takahata et al. 2001). Dalším zajímavým rozdílem je, že matky, které při porodu nebo těsně po něm přišly o mláďata, byly pozorovány, jak kradou mláďata ostatním samicím ve skupině a snaží se je adoptovat (Koyama et al. 2001).

Poměr pohlaví je při narození stejný (Koyama et al. 2001). Novorozenci měří přibližně 10 cm na délku a mají zbarvení podobné dospělcům a váží mezi padesáti a sedmdesáti gramy (Benirschke & Miller 1981).

Mrtvá nebo umírající mláďata, která se nemohou přichytit k matce, jsou nakonec opuštěna v době, kdy se tlupa přesouvá dál. Před odchodem však mládě několikrát navštíví, což zahrnuje očíhávání, olizování a dotýkání. Matky také vydávají charakteristické vokalizační volání směrem k mláďatům, a to jak před odchodem i po něm (Nakamichi et al. 1996).

Mláďata lemuru kata se během prvních čtyř měsíců rychle vyvíjejí, a to jak fyzicky, tak i psychicky. V neustálém kontaktu se svou matkou zůstávají mláďata asi 2 až 3 týdny. Po uplynutí této doby začínají prozkoumávat své okolí a tráví méně času s matkou, která také snižuje frekvenci jejich péče. Ve volné přírodě dosahují subadultní jedinci tělesné dospělosti ve věku 1,5 roku, ale pohlavní dospělosti dosahují až ve věku 2,5 let (Wilson & Hanlon 2010; Benirschke & Miller 1981).

U lemuru kata je běžná péče o mláďata jinými členy tlupy neboli pomocníky (helpers) než matkou. Tato péče zahrnuje jak hry, tak nošení mláďat až po jejich péči. Pomocník může být jedinec všech věkových kategorií a jakéhokoliv pohlaví, dokonce i dospělí samci. Toto chování může dospělým samcům umožnit lepší centrální postavení v tlupě, což jim poskytuje lepší ochranu před predátory, a také příležitost k navázání vztahu se samicemi (Gould 1996).

3.4.5 Agonistické chování

V období rozmnožování se jedinci tohoto druhu chovají agonisticky, což znamená chování, které má agresivní nebo soupeřivý charakter. Toto chování hraje klíčovou roli při soutěžení o partnery, v teritoriálních sporech a při vytváření hierarchie mezi jedinci stejného druhu (Starling et al. 2010).

Studie provedená na volně žijících populacích lemuru kata na jihozápadě Madagaskaru uvádí, že četnost agonistického chování se zvyšuje během období reprodukce. Toto chování spočívalo v pronásledování konkurentů, náznacích útoků a fyzických konfrontací mezi jedinci. Agonistické chování bylo realizováno především samci. To může být způsobeno polygynním systémem páření u tohoto rodu lemura, v němž samci soutěží o přístup k více samicím (Gould & Ziegler 2007; Parga 2008).

Při agonistických setkáních samců bylo pozorováno, že si svůj ocas před jeho vztyčením označují. Zvíře použije svůj vlastní ocas jako podklad pro pachové značení a později jej použije k promyšlenému zastrašování, což je agresivní projev, který může přerůst v pachový boj (Wyatt 2020).

Bylo také zjištěno, že agonistické chování je ovlivněno sociálním postavením a hierarchií. Například jedinci, kteří v hierarchii zaujímají vyšší postavení, se chovají méně agonisticky než jedinci s nižším postavením. To může být způsobeno tím, že výše postavení jedinci mají větší přístup ke zdrojům a příležitostem k páření. To snižuje jejich potřebu zapojit se do konkurenčního nebo agresivního chování (Kappeler & Van Schaik 2002).

3.4.6 Komunikace

Lemur kata má širokou škálu vokalizace skládající se z nejméně 22 různých volání dospělých jedinců a dalších 6 odlišných volání mláďat (Wilson & Hanlon 2010).

Typy volání dospělých jedinců můžeme zařadit do tří kategorií a to afiliativní, agonistické a poplašné. Vokalizaci mláďat poté můžeme zařadit do dvou kategorií, a to afiliativní a poplašné (Wilson & Hanlon 2010).

„Sténání“ a „kvílení“ (známé také jako „mňoukání“) jsou často vydávána před pohybem skupin (Wilson & Hanlon 2010). „Mňoukací“ volání závisí na blízkosti ostatních jedinců v tlupě. Pokud ostatní jedinci nejsou nablízku, je volání vydáváno rychleji a s vyšší frekvencí, což pravděpodobně napomáhá nalezení volajícího jedince (Oda 1996).

3.5 Biologie rodu *Haplemur*

3.5.1 Charakteristika

Lemuři rodu *Haplemur* (Geoffroy 1851) mají obvykle kulatou hlavu, krátkou tlamu a malé uši skryté pod srstí. Dávají přednost svislé poloze při odpočinku. Ruce a nohy jsou krátké a široké s velkými polštářky pod konečky prstů a na nohou. Všechny zuby mají zoubkované břity, s výjimkou stoliček. Předpokládá se, že tyto řezáky jsou adaptací na hrubou bambusovou potravu (Mittermeier et al. 2006).

Zástupce druhu **lemur zlatý** (*Haplemur aureus*; Meier et al. 1987) (obr. 19) lze od ostatních druhů těchto lemurů snadno odlišit podle světle zlaté srsti na břicho, vnitřní straně končetin, tvářích, hrdle a v okolí očí (Mittermeier et al. 2006).

Lemur šedý (*Haplemur griseus*; Link 1795) (obr. 20) je malý až středně velký lemur. Je převážně šedý s olivovými tóny, tmavě šedým ocasem a světlejší šedou srstí podél břicha. Má velké uši, které jsou většinou skryté v srsti, a jeho ocas je delší než hlava a tělo dohromady (Nowak 1999; Rakotomalala et al. 2017).



Obrázek 19: Vyobrazení druhu lemur zlatý (Garbutt 2022)

Lemuři rákosový (*Hapalemur alaotrensis*; Rumper 1975) (obr. 21) jsou pokryti hustou vlnitou srstí, která částečně zakrývá jejich velké uši. Mají velké, načervenalé oči a krátký čumák. Jejich hustá srst je na hřbetě červenohnědá a na obličeji a podbřišku přechází do tlumené šedé. Samci jsou o něco větší než samice (Quinlan 2022).

Lemur bambusový (*Hapalemur occidentalis*; Rumper 1975) (obr. 22) je podobně velký jako lemur šedý. Zdá se, že vykazuje výrazný stupeň pohlavního dimorfismu, pokud jde o hmotnost, přičemž samci dosahují v průměru 846 g, ale samice až 1188 g. Má jednotnější šedohnědou barvu srsti než lemur šedý a jeho obličej je světlejší než u ostatních zástupců rodu (Nowak 1999; Martinez 2008; Schmid & Smolker 1998).



Obrázek 20: Vyobrazení druhu lemur šedý (Camacho 2018)



Obrázek 21: Vyobrazení druhu lemur rákosový (Bernard 2020)



Obrázek 22: Vyobrazení druhu lemur bambusový (Bernard 2020)

3.5.2 Výskyt

Lemur šedý je nejrozšířenější ze všech druhů rodu *Hapalemur*. Vyskytuje se v celé východní zóně deštného pralesa s výjimkou jeho nejjižnější části. Lemur rákosový se vyskytuje pouze v okolí jezera Alaotra, kde žije v rákosinách a na plovoucích rákosových ostrovech (Ralainasolo et al. 2006). Lemur bambusový žije jen v malé oblasti deštných lesů na severozápadě Madagaskaru. Lemur zlatý obývá jižní a centrální část východního Madagaskaru. Žije v nadmořských výškách od 800 do 1 300 m. Jeho typickým stanovištěm jsou vlhké lesy a bažiny s bambusovými porosty (Irwin et al. 2005; Mutscher & Tan 2003; Goodman & Ganzhorn 2004).

3.5.3 Sociální systém

Lemur zlatý žije v malých skupinách, které často nepřesahují čtyři jedince. Skupinu obvykle tvoří monogamní pár a jejich potomci (Mittermeier et al. 2006; Garbutt 1999).

Podobně s velikostí skupiny je na tom lemur šedý, jehož průměrná velikost skupiny je také přibližně okolo čtyř jedinců. Skupiny jsou teritoriální a samci brání území své skupiny před potenciálními soupeři. Teritoriální chování zahrnuje pachové značky, pronásledování, vokalizaci, a tělesná komunikace. Spory mezi skupinami obvykle vznikají kvůli překrývání teritorií. Ačkoli ochranu skupiny zajišťují především samci, dominantní postavení ve skupině mají samice. Jakmile samice dosáhnou subadultního věku, buď opustí, nebo zůstanou ve své rodné skupině. Samci opouští svou skupinu po dosažení dospělosti, která nastává kolem třetího roku života. Lemuři šedý praktikují latrinové chování, kdy se všichni členové skupiny vyprazdňují na jednom místě (Pacifi et al. 2013; Mittermeier et al. 2006).

Stejně chování vykazuje i lemur rákosový, žijící v malých skupinách, které často tvoří monogamní pár a jejich potomci. Skupiny však může tvořit i více dospělých jedinců obou pohlaví. Samice ve skupině jsou obvykle příbuzné, zatímco samci, s výjimkou otce a jeho synů, jsou obvykle nepříbuzní. Typická velikost skupiny se pohybuje od dvou do devíti jedinců. Jsou velmi teritoriální. Stejně jako u mnoha jiných druhů lemurů jsou dominantní samice. Samci jsou zodpovědní za obranu svého teritoria před konkurenčními skupinami. Tyto střety jsou však jen zřídka násilné (Quinlan 2022).

Stejný sociální systém můžeme vidět i u lemura bambusového, jenž žije ve skupinách po šesti jedincích (Martinez 2008).

3.5.4 Reprodukce

Páření u lemura zlatého probíhá v červenci až v srpnu. Velikost samčích varlat se před obdobím rozmnožování zvětšuje. Březost trvá přibližně 138 dní a rodí obvykle jediné mládě. Altriciální mláďata se rodí v od října do února a vyžadují několikaměsíční péči matky. Na rozdíl od ostatních druhů rodu *Hapalemur* hnízdí samice s mláďaty prvních 10 až 14 dní v odlehlých oblastech husté vegetace. K odstavení dochází, když je mláděti 6 až 8 měsíců. Mláďata samice přenáší v tlamě a matky odkládají a opouští svá mláďata při shánění potravy. Nebyla pozorována žádná otcovské péče. Naopak bylo pozorováno, že o mláďata pečují sourozenci (Yamashita et al. 2009; Glandur et al. 1992).

U lemura šedého je rozmnožování většinou monogamní, může však být i polygynní. Polygynní skupiny mají tendenci mít více potomků. Mnoho skupin zahrnuje také subadultní jedince. Období páření probíhá od června do července a k porodům dochází v říjnu a listopadu. Lemur šedý rodí pouze jedno mládě a jen zřídka má dvojčata. Březost trvá zhruba 140 dní a většina mláďat je zcela odstavena do dvaceti týdnů věku. Většina samic je pohlavně dospělá ve dvou letech a většina samců ve třech letech. Matka v případě potřeby přenáší mládě v tlamě asi dva týdny, dokud není dostatečně silné, aby se udrželo matky. Mláďata se poté drží matky, dokud nejsou o něco větší. Někdy mládě dokonce přenáší otec nebo sourozenec. Mláďata jsou nošena přibližně 3 měsíce, ale jakmile trochu povyroste, zůstávají na stromě, zatímco matka hledá potravu. Mláďata jsou schopna přijímat pevnou potravu do šesti týdnů

věku, ale stále jsou závislá na matce, která je kojí (Rakotomalala et al. 2017; Glandur et al. 1992).

Lemur rákosový je rovněž většinou monogamní, ale polygynní vztahy nejsou neobvyklé. Mláďata se rodí od září do února po březosti trvající přibližně 140 dní. Dvojčata jsou sice vzácná, ale nikoliv výjimečná (Quinlan 2022).

U lemura bambusového je období porodu v říjnu až lednu, po březosti trvající 137-140 dní (Martinez 2008).

3.5.5 Agonistické chování

Agonistické chování u rodu *Hapalemur* označuje různé fyzické a hlasové interakce mezi jedinci ve skupině. Studie ukázaly, že k agonistickému chování dochází nejčastěji v období rozmnožování, kdy samci soupeří o přístup k říjným samicím. Toto chování může zahrnovat projevy dominance, jako je zírání, výhružné vokalizace a fyzické konfrontace (Mutschler et al. 1999; Reibelt & Waeber 2018).

Reprodukční chování lemura šedého v přírodě je takové, že se samci v období rozmnožování často zapojují do agonistických střetů, přičemž většina konfliktů se soustředí na přístup k říjným samicím. Toto platí pro všechny zástupce rodu (Reibelt & Waeber 2018).

Tito lemuři si svou pozici v hierarchii upevňují skrze agonistické projevy. Toto chování zahrnuje agresivní i vokalizační interakce a také vzájemnou péči o srst neboli „grooming“. To má klíčový význam pro vytvoření a udržování sociální struktury. Ve skupině samice mnohem častěji vykazují agonistické chování než samci, a to zejména při potyčkách o potravu (Foreit 2016; Dolado & Beltran 2011).

3.5.6 Komunikace

Lemur zlatý je velmi hlasitý, má nejméně dvě odlišná volání. První zvuk slouží jako kontaktní volání mezi členy rodinné skupiny, protože na něj ostatní někdy odpovídají a opakují ho. Další volání je popsáno jako hlasité, ostré, hrdelní zatroubení, jehož hlasitost se při opakování snižuje. Toto druhé volání má teritoriální funkci (Irwin et al. 2005).

Lemur šedý a ostatní druhy mají pachové žlázy, které jim pomáhají v čichové komunikaci se členy skupiny a soupeři. Při značkování jedinci poškrábou zuby listy papýru a buď otírají kousek papýru o pachové žlázy, nebo na něj močí. Lemur šedý provádí pachové značkování také ocasem, a to tak, že při pozorování upřeně hledícího soupeře tře pachové žlázy předloktí po celé délce ocasu (Martinez 2008; Pacifi et al. 2013). Hlasová komunikace probíhá prostřednictvím různých druhů vrčení, cvakání, skřehotání, třesení, skřípání zuby a mručení. Mláďata často vrní, když je matka olizuje, a při odloučení od matky vydávají vysoké tóny. Při

opětovném setkání s mláďaty vydávají matky zvuky podobné vrčení. Lemur šedý také vydává pářící volání, poplašné volání nízké intenzity, poplašné volání vysoké intenzity a zastrašovací volání (Pacifi et al. 2013; Ralainasolo et al. 2006).

3.6 Biologie rodu *Prolemur*

Tattersall (1982) synonymizoval rod *Prolemur* s rodem *Hapalemur* ale Groves (2006) poukázal na dlouhý seznam rozdílů ve znacích, původně prezentovaných Vuillaume-Randriamanantena et al. (1985), které podle něj postačují k zařazení rodu *Prolemur* jako samostatného rodu. Cytogenetické údaje, které poskytli Rumpler a Dutrillaux (1978), tento názor zjevně podporují, stejně jako behaviorální údaje od Stanger-Hall (1997) a Macedonia a Stanger (1994), které ukazují, že *Prolemur* je méně příbuzný s rodem *Hapalemur* nebo s rodem *Lemur* než *Hapalemur* a *Lemur* navzájem. Proto řadíme rod *Prolemur* do monofyletického rodu zahrnující jeden druh lemura širokonosého (*Prolemur simus*; Gray 1878) (Mittermeier et al. 2008).

3.6.1 Charakteristika

Zástupci druhu lemura širokonosého mají hlavu a tělo dlouhé 40–45 cm a ocas dlouhý 43–48 cm. Jejich ocasy a zadní nohy jsou poměrně dlouhé. Hmotnost samic je až 2,1 kg, zatímco samců až 2,4 kg (Andrianandrasana et al. 2013).

Zbarvení jejich srsti se pohybuje od červenošedé po olivově hnědou (obr. 23). Výrazným znakem tohoto druhu je přítomnost chomáček bílé srsti u uší. Tito lemuři mají tupý čenich, který jim dodává zaoblený vzhled obličeje a odlišuje je od ostatních zástupců jejich čeledi (Andrianandrasana et al. 2013).



Obrázek 23: Vyobrazení druhu lemura širokonosého (Mantei 2011)

3.6.2 Výskyt

Tento lemur obývá lesy východního Madagaskaru v oblastech národního parku Andringitra, národního parku Ranomafana a v koridoru mezi dvěma parky v Karianga, severozápadně od Manombo (Sterling & Ramarason 1996).

3.6.3 Sociální systém

Lemur širokonosý žije ve skupinách o čtyřech až sedmi jedincích, byly však pozorovány i skupiny až dvanácti jedinců. Typická sociální struktura skupin lemurů je nejasná. Předpokládá se, že samci těchto lemurů jsou dominantní nad samicemi, což je mezi lemury neobvyklé (Andriaholinirina et al. 2004; Mittermeier et al. 2006; Mittermeier et al. 2010).

3.6.4 Reprodukce

O páření tohoto druhu je k dispozici jen málo informací. Z toho, co je známo, tak jsou zřejmě polygynní. Páření probíhá od května do června a rodí v přechodném období sucha a dešťů v listopadu. Průměrná doba březosti je 142 až 149 dní (Dolch et al. 2015; Mittermeier et al. 2010).

Každá samice rodí pouze jedno mládě, které při porodu váží kolem 80 g (obr. 24). Mláďata jsou odstavena přibližně po osmi měsících a samčí potomci odcházejí ze své rodné sociální skupiny mezi třetím a čtvrtým rokem života. Matky těchto lemurů se starají o mláďata a zůstávají s nimi až do jejich pěti týdnů života. Mezi sedmým a osmým týdnem věku se mláďe kojí méně a začíná prozkoumávat oblasti vzdálenější od matky (Dolch et al. 2015).



Obrázek 24: Samice lemura širokonosého s mláďetem (Mentei 2012)

3.6.5 Agonistické chování

Výskyt agonistického chování u lemura širokonosého je ovlivněn několika faktory, a to dostupností potravy, reprodukčního cyklu a sociálního postavení ve skupině. Potrava je obzvláště důležitým faktorem při vytváření agonistického chování a střetů u lemura širokonosého. V situacích s omezeným množstvím potravy je pozorováno častější agresivní chování jedinců při krmení, které se projevuje formou strkání a kousání ostatních členů skupiny, zejména pokud je potravy málo (Pereira & Kappeler 1997; Sauther 1998).

Kromě potravy používá lemur širokonosý agonistické chování při reprodukci. To se projevuje agresivními zápasy, honěním ostatních jedinců skupiny a vokalizací (Pereira & Kappeler 1997).

Hierarchie je také důležitým faktorem, který ovlivňuje agonistické chování u tohoto lemura. Agresivní chování častěji iniciují jedinci s vyšším postavením. Podřízení jedinci poté častěji ustupují a vyhýbají se konfliktům (Pereira & Kappeler 1997; Sauther 1998).

3.6.6 Komunikace

Lemur širokonosý používá dvě komunikační volání: „kontaktní volání“ a „poplašné volání“. „Kontaktní volání“ je silný ječivý zvuk, který slouží jako signál pro soudržnost skupiny. Jeho intenzita rychle stoupá a klesá s postupem volání. „Poplašné volání“ se ozývá, když jsou jednotliví lemuři vyrušeni nebo vyplašeni jinými zvířaty v lese a slouží k upozornění skupiny na hrozící nebezpečí. Začíná jako tichý řev, jehož intenzita klesá s délkou trvání (Mittermeier et al. 2010; Pacifi et al. 2013).

3.7 Biologie rodu *Varecia*

Lemur vari (*Varecia*; Gray 1863) je největší žijící lemur z čeledi lemurovití denní (*Lemuridae*). Dříve byl tento rod považován za monofyletický, dnes jsou uznávány dva druhy, a to vari červený (*Varecia rubra*; Geoffroy 1812) a vari černobílý (*Varecia variegata*; Kerr 1792) se třemi poddruhy (Mittermeier et al. 2010).

3.7.1 Charakteristika

Lemuři vari mají celkovou délku 100 až 120 cm. Jejich hmotnost se pohybuje od 3 do 4,5 kg. Silný chlupatý ocas je delší než tělo a v průměru měří 60 až 65 cm a slouží především k udržení rovnováhy při pohybu mezi stromy. Vari nevykazují pohlavní dimorfismus. Samice mají tři páry mléčných žláz (Mittermeier et al. 2010; Sussman 1999).

Obličej je převážně černý s dlouhou a hustou srstí táhnoucí se od uší až ke krku. V závislosti na druhu jsou tyto chlupy buď bílé u druhu vari černobílý (*V. variegata*) (obr. 25), nebo sytě červeno-zrzavé u druhu vari červený (*V. rubra*) (Mittermeier et al. 2010).

Lemuři vari jsou považováni za stromové, přičemž nejčastějším typem pohybu je kvadrupedalismus. V korunách stromů se běžně vyskytuje také skákání a zavěšování za zadní končetiny (obr. 26) (Sussman 1999; Mittermeier et al. 2010).

Obecně se říká, že sociální systém lemura vari je tvořen vícesamčí-vícesamičí skupinou s fission-fusion komunitou (Pereira & Kappeler 1997).



Obrázek 25: Vari černobílý (Appel 2015)

Tito lemuři jsou silně frugivorní a konzumují v průměru 74-90 % ovoce. Dále konzumují také nektar, mladé a zralé listy, květy a v některých případech i semena (Sussman 1999).

3.7.2 Výskyt

Vari je vázán na tropické deštné lesy na východě ostrova. Dnes má lemur černobílý mnohem větší areál než lemur červený. Sahá od mírně severozápadní Maroantsetry v Antongilském zálivu na severu po pobřeží až k řece Mananara u Vangaindranu na jihu (Mittermeier et al. 2010; Goodman & Ganzhorn 2004).

3.7.3 Sociální systém

Lemuři vari žijí ve skupinách tvořených více samci a samicemi a mají složitou a flexibilní sociální strukturu, která je popisována jako fission-fusion. Jsou velmi hlasití a mají hlasité, chraplavé volání (Sussman 1999).

Samice jsou ve skupinách přátelské a spolupracují, naopak setkání samců jsou často agonistická. V obdobích, kdy je ovoce dostatek, jsou skupiny větší, zatímco na jeho nedostatek reagují více samotářským chováním. Z hlediska dominance není sociální struktura lemurů vari tak jednoznačná jako u jiných lemurů, kde je dominance samic normou (Meyer et al. 1999; Sussman 1999).

Existují také sociální rozdíly mezi samci a samicemi. Samice mají obvykle silné vazby s ostatními samicemi, samci jsou naproti tomu více samotářští, komunikují pouze s několika jedinci, mají slabé sociální vazby (Mittermeier et al. 2010).

Během agonistických střetů mezi společenstvy lze pozorovat pachové značení, volání a občasné fyzický kontakt (Pereira & Kappeler 1997).

3.7.4 Reprodukce

Krátce před začátkem období páření se u samic projevuje zduření vnějších pohlavních orgánů, které dosahuje vrcholu přibližně v polovině jejich estrálního cyklu, který je dlouhý zhruba 14 dní. U samců se v období páření zvětšuje objem varlat. V období páření se také zvyšuje agresivita, a to jak mezi příslušníky stejného pohlaví, tak ze strany samice vůči samci, který se s ní pokouší pářit (Sussman 1999). Bylo pozorováno, že samice během kopulace samce chytají a koušou (Santos 2005).



Obrázek 26: Vari červený visící za zadní končetiny (Ballmer 2012)

Období páření trvá od května do července, v chladném a deštivém období, takže porod a vrchol laktace se shodují s obdobím, kdy je nejvíce plodů, tedy v listopadu (Reuter et al. 2016). Doba březosti lemuru vari je nejkratší z čeledi lemuru denních (Lemuridae). V průměru je dlouhá 106 dní ve volné přírodě a 102 dní v lidské péči (Mittermeier et al. 2010).

Kromě abnormálně krátké doby březosti, mají také největší vrhy z denních lemuru (Sussman 1999). Vrh obvykle zahrnují dvě nebo tři mláďata, i když bylo zaznamenáno až pět mláďat (obr. 27). Mláďata lemuru vari jsou altriciální (Sussman 1999) a rodí se s otevřenými očima a plně osrstění (Mittermeier et al. 2010).



Obrázek 27: Trojčata vari červeného (Ferguson 2011)

Lemuři vari jsou jediní známí primáti, kteří si staví na stromech hnízda, která používají výhradně pro porod a první týdny života mláďat. Od tří týdnů před porodem začíná samice stavět hnízdo z větvíček, větví, listů a lián a umísťuje je ve výšce 10 až 25 metrů nad zemí. Hnízda mají pouze jeden vstupní otvor, jsou mělká a miskovitá. Během prvních týdnů je matka převážně samotářská a nevzdaluje se od hnízda, s novorozеныmi mláďaty tráví až 90 % času (Santos 2005; Reuter et al. 2016). Aby našla potravu, nechává mláďata v hnízdě samotná nebo je nosí v tlamě a schovává je na skrytých místech v korunách stromů (Mittermeier et al. 2010).

Na rodičovské péči se podílejí všichni členové skupiny. Matky například schovávají své potomky u jiných matek, nebo je nechávají hlídat ostatními členy, včetně mladých jedinců obou pohlaví (Sussman 1999).

Samice lemuru vari produkují v porovnání s ostatními lemury poměrně bohaté mléko, a proto se jejich mláďata vyvíjejí rychleji než mláďata jiných lemuru (Sussman 1999). Mláďata ve věku čtyř měsíců dosahují přibližně 70-75 % hmotnosti dospělého jedince (Santos 2005). Ve věku jednoho měsíce začínají šplhat, ve dvou až třech měsících samostatně následují svou

matku a členy skupiny v korunách stromů ve výšce 50 až 100 metrů. Plné pohyblivosti dospělých jedinců dosahují ve třech až čtyřech měsících věku (Mittermeier et al. 2010).

3.7.5 Agonistické chování

Agonistické chování u rodu *Varecia* je možné nejčastěji pozorovat během příjmu potravy. Spory kvůli potravě jsou u tohoto rodu intenzivní, protože jedinci musí konzumovat velké množství plodů, aby si udrželi energetickou hladinu a reprodukční úspěšnost (Pereira & Kappeler 1997). Agonistické interakce mezi jedinci během konzumace potravy zahrnují chování, jako je vzájemné pronásledování jedinců, syčení, kousání, cenění zubů a stahování ocasu mezi nohy (Turner & Harrenstien 1985).

Kromě soupeření o potravu bylo agonistické chování pozorováno také při reprodukci a obraně teritoria. Samci soupeří o přístup k říjným samicím formou vokalizace a fyzické agrese (Pereira & Kappeler 1997). Samci i samice rodu *Varecia* si brání svá teritoria prostřednictvím výhružných volání a fyzických projevů těla, aby zastrašili potenciální vetřelce, který by se snažil vniknout do jejich prostředí (Pereira et al. 1988; Overdorff et al. 2005).

Dalším zdrojem agonistického chování je hierarchie. Hierarchie je ovlivněn řadou faktorů. Svou roli hraje věk, pohlaví a zkušenosti jedince (Reuter et al. 2016). Ta se vytváří již na počátku života těchto lemurů a obecně platí, že starší jedinci zauímají vyšší sociální postavení, zatímco mladší jedinci zauímají postavení nižší. To ovlivňuje přístup ke zdrojům, kdy dominantní jedinci mají snadnější přístup k potravě a možnosti páření než ti mladší (Morland 1991; Vasey 2006).

3.7.6 Komunikace

Stejně jako u všech poloopic je i u lemurů vari hojně využívána čichová komunikace a pachové značení při obraně teritoria a ve sporech. Dále také jako pozdravné projevy samic (Mittermeier et al. 2010). Pachy sdělují pohlaví, polohu a identitu jejich majitele (Pereira & Kappeler 1997).

Samice pachově značkují převážně anogenitálními pachovými žlázami, a to tak, že si dřepnou a otírají anogenitální oblast o vodorovné povrchy, jako jsou například větve stromů. Samci naopak upřednostňují používání žláz na krku, tlamě a hrudi, a to tak, že objímají vodorovné a svislé povrchy a otírají se o ně (Pereira et al. 1988).

Při pozdravech samic lemura vari, přeskakují jedna přes druhou, a přitom si značkují záda druhého jedince (Mittermeier et al. 2010; Pereira & Kappeler 1997).

Vari komunikují také prostřednictvím vokalizace. Volání se také může lišit podle ročního období. Tato hlasitá volání lze slyšet až na vzdálenost 1 km (Pereira & Kappeler 1997).

Vari používají poplašná volání, která rozlišují mezi pozemními a vzdušnými predátory, například náhlý řev nebo „fučení“ upozorňuje skupinu na ptačího predátora a „pulzující skřehotání“ nebo „vrčení“ oznamuje existenci pozemního predátora (Pereira et al. 1988). Při vydávání těchto volání, jako je například „pulzující skřehotání“ je dospělí jedinci směřují na predátora poté, co se přesunou na bezpečnou pozici (Macedonia & Taylor 1985).

3.8 Reprodukce u vybraných druhů chovaných v zoologických zahradách

3.8.1 Lemur kata

3.8.1.1 Sociální struktura

Hlavní rozdíl mezi populacemi lemurů kata v lidské péči a volně žijícími jedinci spočívá ve velikosti a složení sociálních skupin. V lidské péči jsou sociální skupiny těchto lemurů obvykle menší a skládají se pouze z několika jedinců, na rozdíl od větších skupin ve volné přírodě (Sauther & Sussman 1993; Palagi E & Norscia I 2015).

Toto složení skupiny v lidské péči může zásadně ovlivnit sociální chování. V menších, uměle vytvořených sociálních skupinách mohou jedinci vykazovat abnormální chování což zahrnuje zvýšenou agresivitu a snížené sociální interakce (Palagi E & Norscia I 2015). To může mít za následek snížení reprodukční úspěšnosti (Dugmore et al. 1984).

Aby se tyto dopady zmírnily, snaží se v zoologických zahradách napodobit přirozenou sociální strukturu volně žijících populací vytvářením větších sociálních skupin a také obohacováním prostředí, které podporuje přirozené sociální chování (Reuter et al. 2016).

Sociální struktura a velikost skupiny ovlivňuje ve velké míře reprodukční úspěšnost. Studie Fernandez-Duque et al. 2018 zkoumala vliv složení sociální skupiny na úspěšnost rozmnožování u populace lemurů kata v lidské péči ve Velké Británii a zjistila, že samice umístěné ve smíšených pohlavních skupinách (neboli skupinách, které zahrnovaly jak samce, tak samice) vykazovaly vyšší míru reprodukční úspěšnosti ve srovnání se samicemi umístěnými v čistě samičích skupinách (Fernandez-Duque et al. 2018).

3.8.1.2 Reprodukce

Reprodukce u lemurů kata byla podrobně studována jak u volně žijících, tak u populací žijících v zoologických zahradách. Zatímco ve volné přírodě je porodnost těchto lemurů velmi nízká a to okolo 8,7 procent (Starling et al. 2010; Ichino et al. 2015), u populací lemurů v lidské péči je daleko vyšší míra reprodukční úspěšnosti. V zoologických zahradách samice rodí více potomků, kteří mají rovněž vyšší šanci na přežití do dospělého věku (Kappeler et al. 2022; Bornbusch et al. 2022). Toto zvýšení reprodukční úspěšnosti může být způsobeno absencí

stresových faktorů a predátorů, kteří mohou reprodukční úspěšnost ve volné přírodě snižovat. Také je to způsobeno dostupností potravy (Palagi et al. 2004).

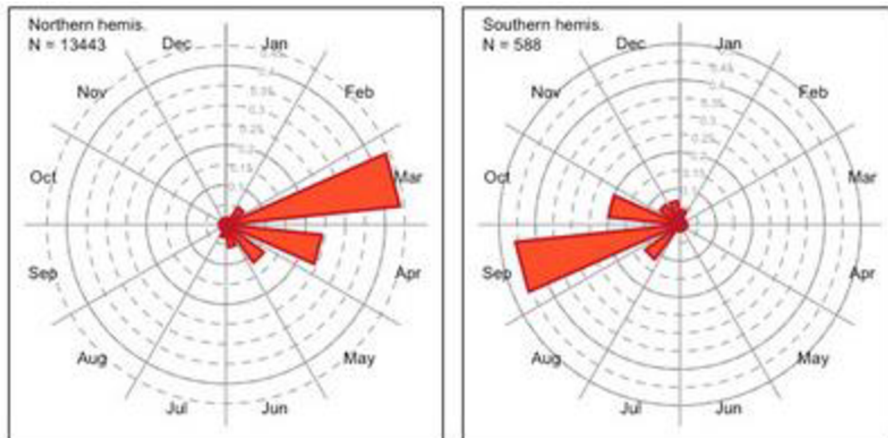
Reprodukce lemuru kata v zoologických zahradách čelí několika problémům. Jedním z nejvýznamnějších problémů je nedostatečná genetická rozmanitost, která může vést k příbuzenské plemenitbě a snížení genetického základu (Palagi et al. 2004). Příbuzenské křížení těchto lemuru chovaných v zoologických zahradách může vést k negativním důsledkům, jako je snížená plodnost, snížená míra přežití novorozenců a zvýšená náchylnost k nemocem a genetickým poruchám (Caselli et al. 2022).

Aby se zmírnily účinky příbuzenské plemenitby, zoologické zahrady často zavádějí programy kooperativního chovu a managementu, jako je „Species Survival Plan“ (SSP) a „Association of Zoos and Aquariums“ (AZA). Tyto programy mají za cíl zachovat geneticky různorodé populace a minimalizovat rizika spojená s inbreedingem (Wilson & Hanlon 2010).

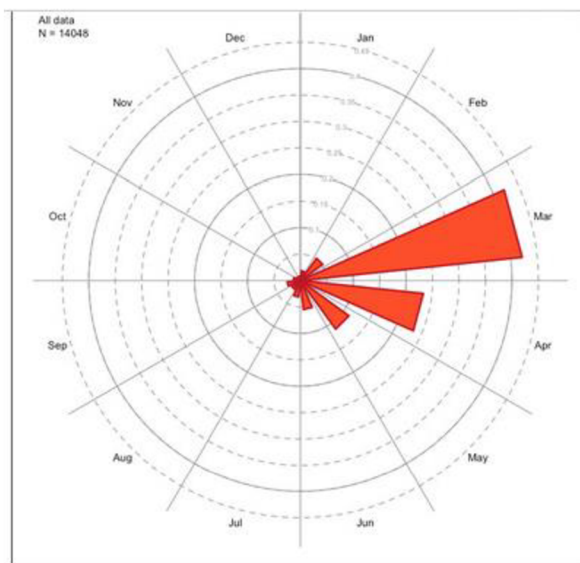
Studie Fernandez-Duque et al. 2002 zkoumala sezónnost rozmnožování lemuru kata v zoologické zahradě ve Španělsku a zjistila, že reprodukční sezónnost v lidské péči probíhá podobně jako na Madagaskaru (obr. 28; 29), kdy v lidské péči začátek reprodukční sezóny nastává na podzim a vrcholí v zimě. K porodům poté dochází od března do začátku května. Období rozmnožování u lemuru v jednotlivých zoologických zahradách se však může lišit v závislosti na lokalitě a způsobu řízení chovu (Fernandez-Duque et al., 2002; ZIMS 2023).

Klíčovou roli při ovlivňování reprodukce lemuru kata v zoologických zahradách hraje také obohacování prostředí. Obohacení může pomoci snížit stres a chování související s ním a tím zlepšit celkovou reprodukci (Palagi et al. 2004; Starling et al. 2010; Caselli et al. 2022).

Nástup reprodukce u lemura katy je ovlivněno několika faktory. Fotoperioda a teplota významně ovlivňují sezónnost lemuru kata v zoologických zahradách (Palagi et al. 2004; Wilson & Hanlon 2010). Fotoperioda reguluje a ovlivňuje mnoho aspektů reprodukční fyziologie a chování. Například ovlivňuje hladinu pohlavních hormonů. Snižování délky dne stimuluje nástup říje a rozmnožovací sezóny (Wilson & Hanlon 2010; Mandl et al. 2018). U populace v lidské péči, která byla vystavena cyklu 14 hodin světlo a 10 hodin tma, se sezóna rozmnožování posunula o 6 měsíců později než u volně žijících madagaskarských populací (Mandl et al. 2018). S tím souvisí i teplota v průběhu roku. Interakce mezi stejnými druhy jsou výrazně vyšší při snižování teploty což zvyšuje také reprodukční aktivitu v lidské péči (Davies et al. 2013).



Obrázek 28: Graf ukazující období porodů lemura katy v lidské péči na severní (vlevo) a jižní (vpravo) polokouli (ZIMS 2023)



Obrázek 29: Graf ukazující celkové shrnutí období porodů lemura katy v lidské péči (ZIMS 2023)

3.8.1.3 Agonistické chování

V přírodě je agonistické chování důležité pro vytváření a udržování hierarchie a pro řešení konfliktů o zdroje, jako je potrava a dostatek partnerů pro reprodukci (Kappeler & Van Schaik 2002). V populacích v lidské péči však může být toto chování ovlivněno chovatelským prostředím, což vede k abnormální nebo zvýšené míře agrese (Reuter et al. 2016; Laméris et al. 2021).

Pro snížení abnormálního chování je potřeba napodobit přirozenou sociální strukturu volně žijících populací. Kromě toho se v programech chovu často používají také techniky řízeného chování, které mají snížit úroveň agrese (Reuter et al. 2016; Collins et al. 2017).

U samic umístěných v samičích skupinách, se v období rozmnožování projevují mnohem vyšší známky agonistického chování a agrese, na rozdíl od samic žijících ve smíšených skupinách (Fernandez-Duque et al. 2018). Naopak je tomu u samců umístěných v bakalářských skupinách, kde samci vykazují nižší míru vzájemné agrese v období rozmnožování ve srovnání

se samci umístěnými ve smíšených skupinách (Reuter et al. 2016; Fernandez-Duque et al. 2018).

3.8.2 Vari černobílý

3.8.2.1 Sociální struktura

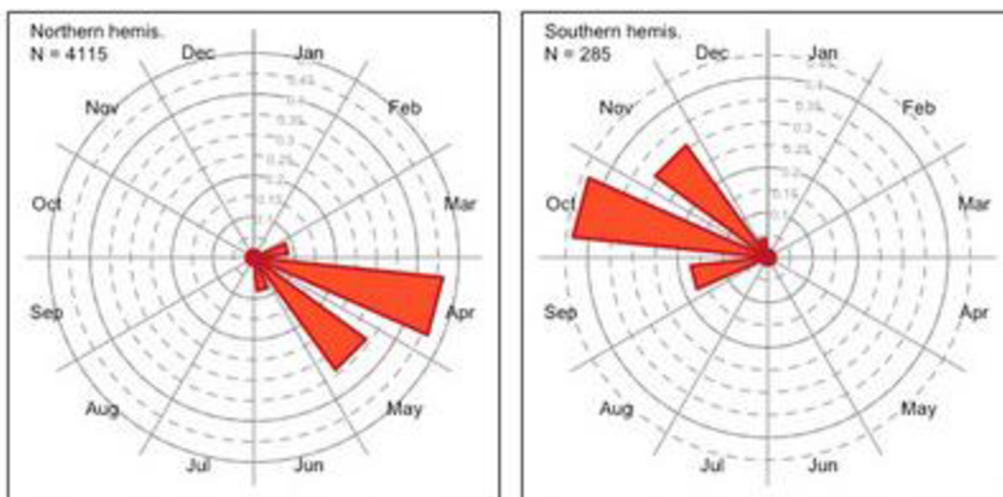
V zoologických zahradách jsou skupiny druhu Vari černobílý složeny z jednoho nebo více chovných párů, jejich potomků a někdy i nepříbuzných jedinců. Konkrétně se tedy sociální skupina obvykle skládá zhruba z pěti jedinců (Kerridge 2005). Udržování sociální skupiny je důležité pro zdraví a psychickou pohodu. Vzájemná péče o srst, vokalizace a hry jsou důležité pro vytváření sociálních vazeb a snižování stresu (Birckelbaw 2021).

V lidské péči se dominance projevuje podobně jako ve volné přírodě. Dominantní jedince tvoří ve skupině samice a ty mají přednostní přístup k partnerům, potravě a také přednostní přístup do preferovaných částí expozice nebo na preferovaná odpočívadla (Birckelbaw 2021; Cherevko & Shapet'ko 2014; Kerridge 2005).

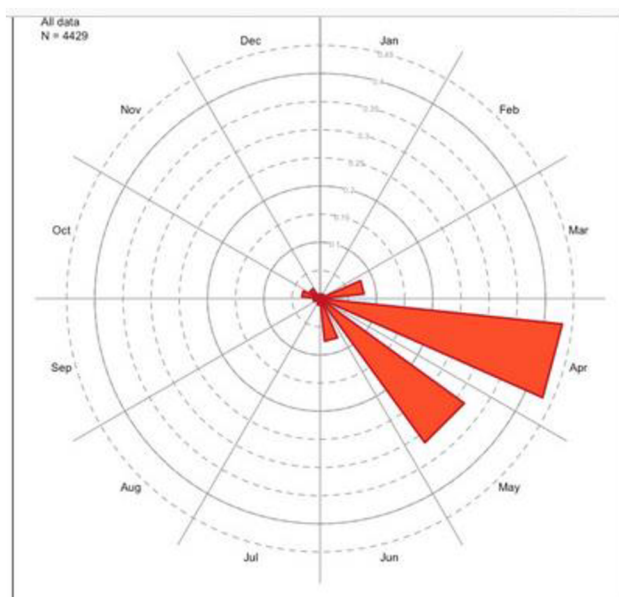
3.8.2.2 Reprodukce

V lidské péči nastává období rozmnožování na severní polokouli obvykle od ledna do února a období porodů nastává od dubna do května. V severoamerických zoologických zahradách probíhá období rozmnožování v prosinci a lednu. Na jižní polokouli začíná sezóna rozmnožování od června do srpna a období porodů je poté od konce září do listopadu (obr. 30; 31) (Brockman 1987; ZIMS 2023).

Velkou roli při nástupu období rozmnožování hraje fotoperioda. Zkrácená délka dne a prodloužená délka noci v zimních měsících na severní polokouli stimuluje reprodukční aktivitu u tohoto lemura v lidské péči (Randrianambinina et al. 2003; Vasey 2005). Související a stejně důležitým podnětem při sezónním rozmnožování je teplota. Ukázalo se, že snížení teploty v období rozmnožování vede k reprodukční aktivitě (Vasey 2005).



Obrázek 30: Graf ukazující období porodů vari černobílého v lidské péči na severní (vlevo) a jižní (vpravo) polokouli (ZIMS 2023)



Obrázek 31: Graf ukazující celkové shnutí období porodů vari černobílého v lidské péči (ZIMS 2023)

3.8.2.3 Agonistické chování

Agonistické chování je u tohoto druhu přirozenou součástí reprodukční strategie, slouží k nastolení sociálního řádu, řešení konfliktů a usnadňuje úspěšné rozmnožování (Foerg 1982). V zoologických zahradách mohou být tyto faktory umocněny umělým prostředím a sociálním seskupením jedinců, kteří nejsou příbuzní (Cherevko & Shapet'ko 2014).

V období rozmnožování se agresivita mezi jedinci zvyšuje. Agresivní interakce zahrnují střety mezi jedinci, kteří soupeří o příležitost k páření a upevňují si svou dominanci. Během rozmnožování vykazují vůči sobě samci zvýšenou agresivitu a to přibližně 6 týdnů před pohlavním stykem. Tato zvýšená agresivita souvisí se změnami velikosti varlat a slouží jako předehra k páření (Cherevko & Shapet'ko 2014; Foerg 1982). Toto chování může zahrnovat

agresivní projevy, jako jsou výhrušné vokalizace a řeč těla, ale i skutečné fyzické souboje mezi jedinci (Cherevko & Shapet'ko 2014).

3.8.3 Lemur tmavý

3.8.3.1 Sociální struktura

V lidské péči může být vytvoření a udržení sociální organizace náročnější. Většina zoologických zahrad tvoří sociální skupiny s dominantní samicí a několika samci a samicemi, podobně jako v přírodě (Williams et al. 2018; Overdorff 1996).

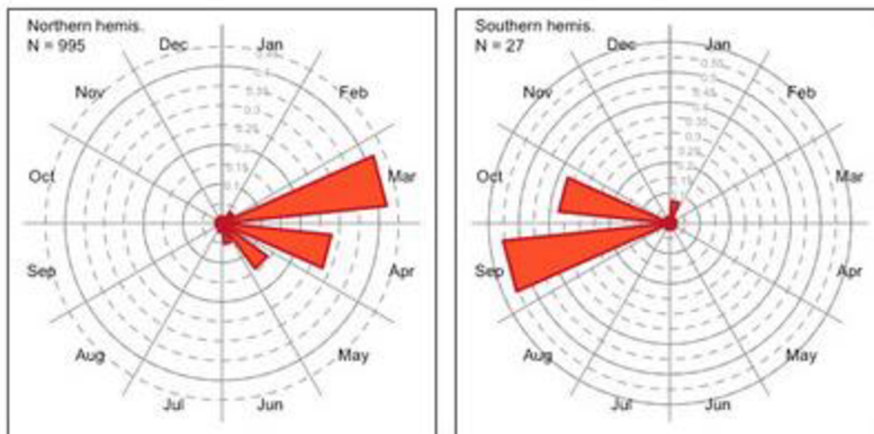
Sociální skupina druhu *E. macaco* v zoologických zahradách se obvykle skládá ze čtyř až patnácti jedinců zahrnujících několika samců a samic. Průměrná velikost skupiny však obvykle čítá kolem sedmi jedinců. V amerických zoologických zahradách bývá velikost skupin v průměru kolem deseti jedinců. V evropských bývají skupiny o něco menší v průměru od kolem šesti až sedmi jedinců (Kappeler et al. 2022; Norman et al. 2023).

Složení sociální skupiny u lemura tmavého může ovlivnit reprodukční úspěšnost. Skupiny s jedním samcem a více samicemi, mají v lidské péči výrazně zvyšují reprodukční úspěšnost, zatímco umístění ve skupinách stejného pohlaví nebo ve smíšených skupinách s více než jedním samcem, reprodukční úspěšnost snižuje (Norman et al. 2023).

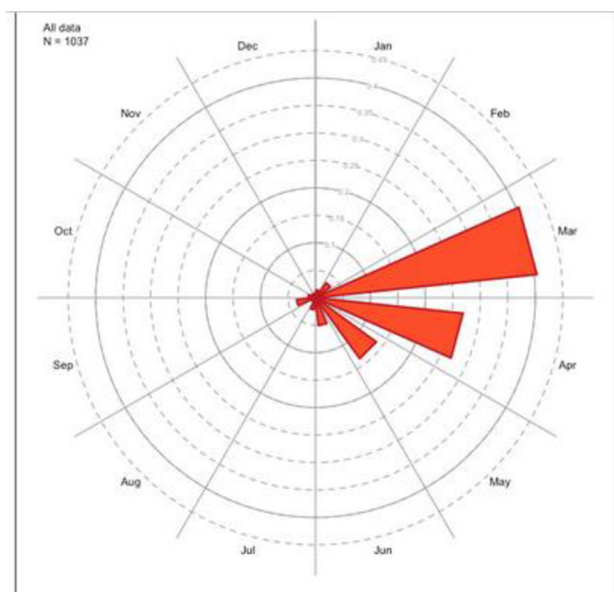
3.8.3.2 Reprodukce

Období rozmnožování v lidské péči se může lišit v závislosti na lokalitě a způsobu řízení chovu. K rozmnožování druhu *E. macaco* v zoologických zahradách obvykle dochází v reakci na environmentální podněty, jako je fotoperioda a teplota. Porody nastávají při zvyšující se teplotě a při prodloužení dne. V severoamerických i v evropských zoologických zahradách je toto období podobné, ale může se lišit odchylkami klimatu, což vede k mírným rozdílům. V evropských zoologických zahradách tak dochází k reprodukci o něco dříve (Spiezio et al. 2022; AZA 2013).

V Evropě rozmnožovací aktivita začíná krátce po podzimní rovnodennosti a končí kolem zimního slunovratu. K porodům poté dochází od konce března až do konce května, kdy se zvyšuje teplota a prodlužuje se délka dne. Podobně je tomu i v severoamerických zoologických zahradách, kde probíhá období rozmnožování obvykle od prosince do března (obr. 32; 33) (AZA 2013; Spiezio et al. 2022; ZIMS 2023).



Obrázek 32: Graf ukazující období porodů lemura tmavého v lidské péči na severní (vlevo) a jižní (vpravo) polokouli (ZIMS 2023)



Obrázek 33: Graf ukazující celkové shrnutí období porodů lemura tmavého v lidské péči (ZIMS 2023)

3.8.3.3 Agonistické chování

Agresivitu v populacích lemurů tmavých v lidské péči, ovlivňuje především složení skupiny a nástup reprodukčního období. Toto chování může být však ovlivněno i jinými faktory jako je velikost expozice nebo přítomnost jiných druhů. Příchod nových jedinců do zavedené sociální skupiny může také často vést k agresivnímu chování a narušení sociálních vazeb ve skupině (Mullin 1998; Randriatahina & Rabarivola 2004).

K snižování agonistického chování mohou velice napomáhat bakalářské skupiny, které mimo období rozmnožování snižují agresivitu mezi jedinci. V období rozmnožování se však agresivita zvyšuje bez ohledu na složení skupiny, i když u bakalářských skupin je o něco snížena (Randriatahina & Rabarivola 2004).

3.8.4 Lemur korunkatý

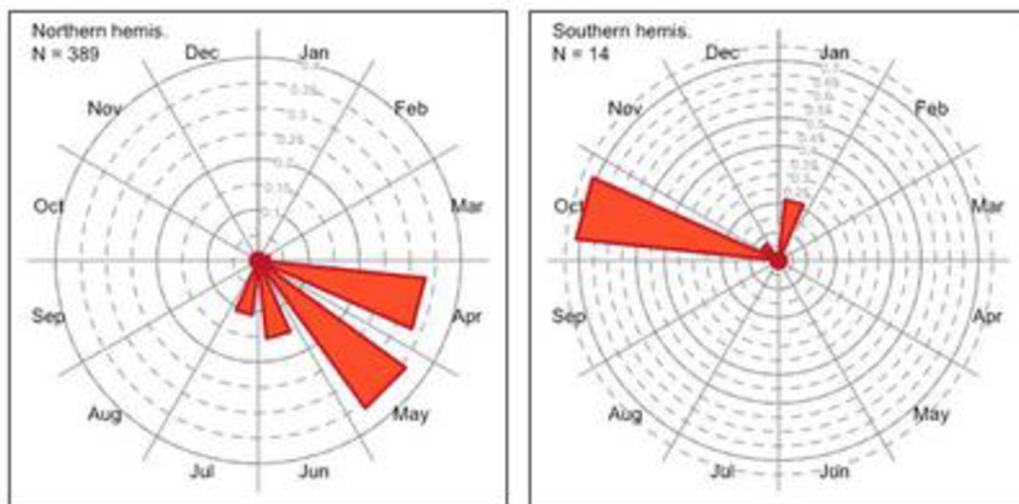
3.8.4.1 Sociální struktura

V zoologických zahradách je sociální struktura lemuru korunkatého obvykle uspořádána do skupin složených z více jedinců obou pohlaví, přičemž v sociální hierarchii dominují samice. Velikost skupiny se může lišit v závislosti na konkrétní zoologické zahradě a strategii managementu, přičemž některé skupiny se skládají jen z několika jedinců a jiné mají až 20 jedinců (AZA 2013).

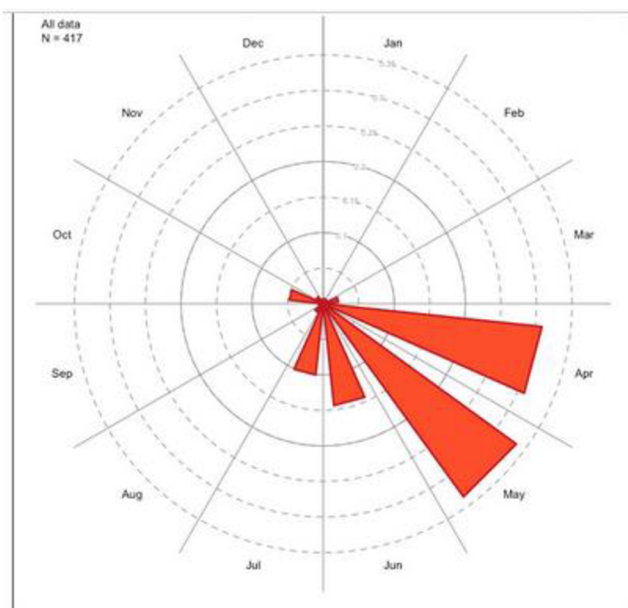
3.8.4.2 Reprodukce

Období rozmnožování lemura korunkatého v lidské péči se může lišit v závislosti na lokalitě, klimatu a způsobu řízení zoologické zahrady nebo instituce. Obecně však platí, že období rozmnožování probíhá v zimních měsících, od prosince do března na severní polokouli a od června do září na jižní polokouli (ZIMS 2023; AZA 2013). Na základě doby březosti, která trvá přibližně 125 dní, dochází k porodům mezi dubnem a červnem (obr. 34; 35) (ZIMS 2023).

Fotoperioda a teplota jsou jedním z nejdůležitějších faktorů, které ovlivňují sezónní rozmnožování u lemura korunkatého v lidské péči. Období rozmnožování nastává s postupně zvyšující se délkou světla (Brockman & van Schaik 2005). Při vystavení světelnému cyklu severní polokoule je tak období rozmnožování o 6 měsíců opačné než na jižní polokouli. Rozmnožovací období tedy nastává na severní polokouli s pomalu prodlužující se délkou dne ke konci zimních měsíců a začátku jara (Schmid et al. 2012; ZIMS 2023). S tím souvisí i teplota, která je také velice důležitým faktorem v sezónnosti těchto lemuru. Nízké zimní teploty totiž zvyšují aktivitu při reprodukci (delBarco-Trillo et al. 2012).



Obrázek 34: Graf ukazující období porodů lemura korunkatého v lidské péči na severní (vlevo) a jižní (vpravo) polokouli (ZIMS 2023)



Obrázek 34: Graf ukazující celkové shrnutí období porodů lemura korunkatého v lidské péči (ZIMS 2023)

3.8.4.3 Agonistické chování

Agonistické chování v zoologických zahradách u lemurů korunkatých lze pozorovat prostřednictvím různých projevů a interakcí. Nejčastěji jsou pozorovány projevy agrese (kousání a honění ostatních jedinců), projevy podřízenosti (přikrčení, útěk, lehání si na záda), zastrašování ostatních jedinců (zírání, hlasové projevy) a nakonec souboje o zdroje (potravu, vodu, místa k odpočinku, reprodukci). Tato agrese se nejčastěji projevuje v období reprodukce (Marolf et al. 2007; AZA 2013). Výskyt agonistického chování může ovlivnit také sociální hierarchie ve skupině, kdy výše postavení jedinci často vykazují méně agrese než níže postavení (AZA 2013).

Zoologické zahrady mohou výskyt agonistického chování značně ovlivňovat. Pro snížení agresivity je důležité poskytnutí dostatečných zdrojů pro celou skupinu a členitého prostoru, který zahrnuje přirozené vizuální bariéry (AZA 2013; Marolf et al. 2007). Důležité je tak obohacení prostředí, které zahrnuje úkryty a bariéry, ale také obohacení formou schovávání potravy nebo přidávání nových předmětů do výběhu. To snižuje nudu a frustraci jedinců, což také může vést k agresi (AZA 2013; Brereton 2020).

4 Závěr

Znalost sociálního systému a sezónnosti daných druhů lemurů je nezbytně nutná pro zajištění úspěšného odchovu a spokojenosti zvířat chovaných v lidské péči. Ve volné přírodě lemuři z čeledi lemurovití denní (Lemuridae) žijí ve složitých sociálních systémech s různou velikostí skupin. Velké skupiny okolo třiceti jedinců vytváří lemuři hnědý a lemuři kata. Středně velké skupiny pohybující se od pěti do patnácti jedinců vytváří například lemur korunkatý, tmavý a červenavý. Lemur širokonosý může vytvářet skupiny až dvanácti jedinců, i když většinou se pohybuje do sedmi jedinců. Malé skupiny obsahují ve většině případů pouze rodičovský pár a jejich potomky. Tuto strukturu můžeme vidět například u lemura červenobřichého, zlatého, šedého nebo rákosového. U lemurů jsou dominantní samice, ale samozřejmě existují výjimky, kde nedominují samice. U lemura hnědého a červenavého jsou skupiny s nevýraznou samičí dominancí. Dominance samců byla prokázána u lemura širokonosého.

V lidské péči jsou však sociální skupiny často menší oproti skupinám ve volné přírodě. V nepřírodních sociálních skupinách mohou jedinci vykazovat abnormální chování jako je zvýšené agonistické chování a snížené sociální chování. To může mít za následek snížení reprodukční úspěšnosti.

Agonistické chování je v přírodě důležité pro vytváření a udržování hierarchie a pro řešení konfliktů o zdroje, jako je potrava a dostatek partnerů pro reprodukci. Chovatelské prostředí v lidské péči však může mít za následek nadměrnou agresi. Tomuto se snaží zoologické zahrady předcházet napodobováním přirozené sociální struktury. Agonistické chování se v období rozmnožování mezi jedinci značně zvyšuje. Zejména samci lemurů jsou vůči sobě agresivnější, protože soupeří o přístup k samicím. Toto soupeření může zahrnovat agresivní projevy jako výhruzné vokalizace a řeč těla, ale může docházet i ke skutečným fyzickým soubojům. K snížení agonistického chování mohou velice napomáhat tzv. bakalářské skupiny. V období mimo rozmnožování výrazně snižují vzájemnou agresivitu mezi samci. V období rozmnožování se však agresivita zvyšuje bez ohledu na složení skupiny.

Reprodukce u lemurů je sezónní. Ve volné přírodě začíná období rozmnožování lemurů na jaře a vrcholí v létě. Porody jsou v závislosti na druhu a délce březosti většinou na podzim a občasné v zimě. Délka březosti se v průměru pohybuje okolo 130 až 140 dní. Nejdelší březost o délce 150 dní u lemura širokonosého. Naopak nejkratší březost mají lemuři rodu *Varecia*, která se pohybuje okolo 100 až 110 dní. V lidské péči si lemuři stejně jako ve volné přírodě udržují sezónnost. Na jižní polokouli je období rozmnožování a porodů přibližně stejné jako ve volné přírodě, jak shrnuje Tabulka 1.

Tabulka 1: Výsledky porovnání období rozmnožování v lidské péči na jižní polokouli a na Madagaskaru (Nováková 2023)

Výsledky porovnání období rozmnožování v lidské péči na jižní polokouli a ve volné přírodě				
druh	Jižní polokoule		Madagaskar	
	rozmnožování	porody	rozmnožování	porody
lemur kata	květen–červen	srpen–říjen	květen	srpen–září
vari černobílý	červen–červenec	září–listopad	květen–červen	září–říjen
lemur tmavý	duben–květen	září–říjen	duben–květen	září–říjen
lemur korunkatý	červen a srpen	říjen a leden	květen–červen	září–říjen

Na severní polokouli je sezónnost lemuru více striktní a probíhá zrcadlově než na Madagaskaru. Období rozmnožování nastává na podzim a vrcholí v zimě. K porodům poté dochází na jaře a na začátku léta, jak shrnuje tabulka 2.

Tabulka 2: Výsledky porovnání období rozmnožování v lidské péči na severní polokouli a na Madagaskaru (Nováková 2023)

Výsledky porovnání období rozmnožování v lidské péči na severní polokouli a ve volné přírodě				
druh	Severní polokoule		Madagaskar	
	rozmnožování	porody	rozmnožování	porody
lemur kata	září–listopad	březen–květen	květen	srpen–září
vari černobílý	leden–únor	duben–květen	květen–červen	září–říjen
lemur tmavý	září–leden	březen–květen	duben–květen	září–říjen
lemur korunkatý	prosinec–březen	duben–červen	květen–červen	září–říjen

Toto období se však v zoologických zahradách může lišit v závislosti na řízení chovu. U lemura katy na reprodukční období na severní polokouli nastává na konci září, pokračuje v říjnu a končí začátkem listopadu. Nejvíce porodů je v březnu a poté pokračuje v dubnu a končí začátkem května. Od září do ledna se rozmnožuje lemur tmavý s porody od konce března do konce května. Pozdější rozmnožování nastává u lemura korunkatého, který se rozmnožuje od prosince do března a rodí mezi dubnem a červenem. Vari černobílý vzhledem ke své krátké březosti se rozmnožuje od ledna do února a rodí svá mláďata od dubna do května.

Z těchto údajů vyplývá, že si lemuři na severní polokouli v lidské péči zachovávají striktní sezónnost a kopírují reverzibilně období na Madagaskaru, tedy ho zrcadlí. Hlavními faktory,

které ovlivňují nástup rozmnožovacího období u lemurů je fotoperioda a teplota. Na Madagaskaru nastává období rozmnožování od jara do léta, kdy toto období doprovází mírné zkracování délky dne a snižování teploty. Porody jsou poté na podzim, kdy se teploty naopak zvyšují. Tyto faktory ovlivňují sezónnost také na severní polokouli, kdy období rozmnožování nastává na podzim a vrcholí v zimě. Toto období doprovází stejně jako na Madagaskaru zkracování délky dne a snižování teplot. K porodům na severní polokouli dochází při zvyšujících se teplotách na jaře.

5 Literatura

Andriaholinirina N, Rabarivola C, Rumpler Y. 2004. Limites de la zone de répartition de *Propithecus diadema diadema* et *Propithecus diadema edwardsi*. *Lemur News*. **9**: 18–19. Dostupné z: https://aeecf.org/wp-content/uploads/2020/03/lemurnews2004_9.pdf#page=20

Andrianandrasana ZA, Rasolofoharivelo T, Chamberlan C, Ratsimbazafy J, King T. 2013. Etude préliminaire de *Prolemur simus* (Ramaimbangy) dans la forêt de basse altitude de Vohibe, bassin versant Nosivolo, Madagascar, et implications pour sa conservation. *Lemur News* **17**: 43-49. Dostupné z: https://www.academia.edu/download/47191387/Etude_prliminaire_de_Prolemur_simus_Ram20160712-26341-copkck.pdf.

Ankel-Simons F. 2008. *Primate Anatomy: An Introduction*. ed. 3. Dostupné z ISBN 0-12-372576-3

AZA Prosimian Taxon Advisory Group (2013). *Eulemur Care Manual*. Silver Spring, MD: Association of Zoos and Aquariums. Dostupné z: https://assets.speakcdn.com/assets/2332/eulemur_care_manual.pdf

Bayart F, Simmen B. 2005. Demography, Range Use and Behavior in Black Lemurs (*Eulemur macaco macaco*) at Ampasikely, Northwest Madagascar. *American Journal of Primatology*. **3**: 299–312. Dostupné z DOI: 10.1002/ajp.20186

Benirschke K, Miller CJ. 1981. Weights and neonatal growth of ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) and ruffed lemurs (*Lemur variegatus*). *Journal of Zoo Animal Medicine*. **12**: 107–111. Dostupné z DOI: 10.2307/20094537

Bornbusch SL, Greene LK, Rahobilalaina S, Calkins S, Rothman RS, Clarke TA, Drea CM. 2022. Gut microbiota of ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) vary across natural and captive populations and correlate with environmental microbiota. *Animal Microbiome*. **4**(1): 29. Dostupné z DOI: 10.1186/s42523-022-00176-x

Brereton JE. 2020. Challenges and directions in zoo and aquarium food presentation research: A review. *Journal of Zoological and Botanical Gardens*, **1**(1): 2. Dostupné z DOI: 10.3390/jzbg1010002

Brockman DK, van Schaik CP. 2005. 10 Seasonality and reproductive function. This page intentionally left blank, 269. Dostupné z ISBN: 978-0-511-12914-8

Brockman DK, Willis MS, Karesh WB. 1987. Management and husbandry of ruffed lemurs, *Varecia variegata*, at the San Diego Zoo. II. Reproduction, pregnancy, parturition, litter size, infant care, and reintroduction of hand-raised infants. *Zoo biology*, **6**(4): 349-363. Dostupné z DOI: 10.1002/zoo.1430060409

- Birckelbaw JE. 2021. Dominance or Leverage? An Analysis of Female Power in Captive *Varecia* (Master's thesis, Northern Illinois University). Dostupné z: <https://huskiecommons.lib.niu.edu/allgraduate-thesesdissertations/6862/>
- Budnitz N, Dainis K. 1975. Lemur catta: ecology and behavior. *Lemur biology*. 219–235. Dostupné z ISBN: 978-1-4684-2123-1
- Caselli M, Messeri P, Dessì-Fulgheri F, Bandoli F. 2022. Enriching zoo-housed ring-tailed lemurs (*Lemur catta*): Assessing the influence of three types of environmental enrichment on behavior. *Animals*. **12**(20): 2836. Dostupné z DOI: 10.3390/ani12202836
- Collins C, Corkery I, Haigh A, McKeown S, Quirke T, O’Riordan RM. 2017. The effects of environmental and visitor variables on the behavior of free-ranging ring-tailed lemurs (*lemur catta*) in captivity. *Zoo Biology*. **36**(4): 250-260. Dostupné z DOI: 10.1002/zoo.21370
- Covert HH. 2002. The earliest fossil primates and the evolution of prosimians: introduction. *The primate fossil record*. Dostupné z: <https://cir.nii.ac.jp/crid/1571698600539472384>
- Cuozzo FP, Sauter ML. 2015. Patterns of dental macrowear in subfossil *Lemur catta* from Ankilitelô Cave, Madagascar: indications of ecology and habitat use over time. *Folia Primatologica*. **86**: 140-149. Dostupné z DOI: 10.1159/000369900
- Davies N, Johnson S, Louis EE, Mittermeier RA, Nash SD, Rajaobelina S, Schwitzer C. 2013. Lemurs of Madagascar: a strategy for their conservation 2013-2016. Bristol, UK: IUCN SSC Primate Specialist Group, Bristol Conservation and Science Foundation, and Conservation International. 185 pp. Dostupné z: <https://policycommons.net/artifacts/1374508/lemurs-of-madagascar/1988753/>
- delBarco-Trillo J, Sacha CR, Dubay GR, Drea CM. 2012. Eulemur, me lemur: the evolution of scent-signal complexity in a primate clade. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **367**(1597): 1909-1922. Dostupné z DOI: 10.1098/rstb.2011.0225
- Dolado R, Beltran FS. 2011. Dominance hierarchy and spatial distribution in captive red-capped mangabeys (*Cercocebus torquatus torquatus*): testing Hemelrijk’s agent-based model. *Interaction Studies*. **12**(3): 461-473. Dostupné z DOI: 10.1075/is.12.3.05dol
- Dolch R, Ndriamiary JN, Ratolojanahary T, Randrianasolo M, Ramanantenasoa IA. 2015. Improving livelihoods, training para-ecologists, enthralling children: Earning trust for effective community-based biodiversity conservation in Andasibe, eastern Madagascar. *Madagascar Conservation & Development* **10**: 21-28. Dostupné z DOI: 10.4314/mcd.v10i1.S4
- Dubuc C, Winters S, Allen WL, Brent LJ, Higham JP. 2012. Is male rhesus macaque red color ornamentation attractive to females?. *Behavioral Ecology*. **23**(4): 767-774. Dostupné z DOI: 10.1007/s00265-014-1732-9

Dugmore SJ, Bailey K, Evans CS. 1984. Discrimination by male ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) between the scent marks of male and those of female conspecifics. *International Journal of Primatology*. **5**: 235–245. Dostupné z DOI: 10.1007/BF02735759

Fernandez-Duque E, Spence-Aizenberg A, Kimball BA, Williams LE. 2018. Chemical composition of glandular secretions from a pair-living monogamous primate: Sex, age, and gland differences in captive and wild owl monkeys (*Aotus* spp.). *American Journal of Primatology*. **80**(2): e22730. Dostupné z DOI: 10.1002/ajp.22730

Fichtel C. 2004. Reciprocal recognition of sifaka (*Propithecus verreauxi verreauxi*) and redfronted lemur (*Eulemur flavus rufus*) alarm calls. *Animal Cognition*. **7**: 45–52. Dostupné z DOI: 10.1007/s10071-003-0180-0

Foerg R. 1982. Reproductive behavior in *Varecia variegata*. *Folia Primatologica*, **38**(1-2): 108-121. Dostupné z DOI: 10.1159/000156047

Foreit K. 2016. Leading behavior, positioning, and group spacing as indicators of dominance in *Hapalemur griseus*. Northern Illinois University. Dostupné z: <https://www.proquest.com/openview/779bc537b9c3aa360b8a084897da1c0f/1?pq-origsite=gscholar&cbl=18750>

Garbutt N. 2007. *Mammals of Madagascar: A Complete Guide*. New Haven: Yale University Press. NENI

Glander K, Wright P, Daniels P, Merenlender A. 1992. Morphometrics and testicle size of rain forest lemur species from southeastern Madagascar. *Journal of Human Evolution*. **22**: 1-17. Dostupné z DOI: 10.1016/0047-2484(92)90025-5

Goodman SM, Ganzhorn JU. 2004. Biogeography of lemurs in the humid forests of Madagascar: The role of elevational distribution and rivers. *Journal of Biogeography*. **31**: 47–55. Dostupné z DOI: 10.1111/j.1365-2699.2004.00953.x

Goodman SM, Raselimanana A. 2003. Hunting of wild animals by Sakalava of the Menabe region: a field report from Kirindy-Mite. *Lemur News*. **8**: 4-6.

Gould L. 1996. Male–female affiliative relationships in naturally occurring ringtailed lemurs (*Lemur catta*) at the Beza-Mahafaly Reserve, Madagascar. *American Journal of Primatology*. **39**: 63–78. Dostupné z DOI: 10.1002/(SICI)1098-2345(1996)39:1<63::AID-AJP5>3.0.CO;2-Q

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

Gould L, Sussman W, Sauther ML. 2003. Demographic and life-history patterns in a population of ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) at Beza Mahafaly Reserve, Madagascar: a 15-year

perspective. *American Journal of Physical Anthropology*. **120**: 182–194. Dostupné z DOI: 10.1002/ajpa.10151

Gould L, Ziegler TE. 2007. Variation in fecal testosterone levels, inter-male aggression, dominance rank and age during mating and post-mating periods in wild adult male ring-tailed lemurs (*lemur catta*). *American Journal of Primatology*, **69**(12): 1325-1339. Dostupné z DOI: 10.1002/ajp.20438

Groves CP. 2006. Red-fronted lemurs are not the same as red lemurs. *Australasian Primatology*. **18**(1): 23

Cherevko LS, Shapet'ko EV. 2014. Hierarchy, aggressive and affiliative behavior of ruffed lemur (*Varecia variegata variegata*, *Varecia variegata rubra*) in captivity. *Zoologichesky zhurnal*, **93**(2): 297-304.

Ichino S, Koyama N. 2006. Social changes in a wild population of ringtailed lemurs (*Lemur catta*) at Berenty, Madagascar. *Ringtailed lemur biology*. 233-244. Dostupné z DOI: 10.1007/978-0-387-34126-2_14

Ichino S, Soma T, Miyamoto N, Chatani K, Sato H, Koyama N, Takahata Y. 2015. Lifespan and reproductive senescence in a free-ranging ring-tailed lemur (*Lemur catta*) population at Berenty, Madagascar. *Folia Primatologica*, **86**(1-2): 134-139. Dostupné z DOI: 10.1159/000368670

Irwin MT, Johnson SE, Wright PC. 2005. The state of lemur conservation in south-eastern Madagascar: Population and habitat assessments for diurnal and cathemeral lemurs using surveys, satellite imagery and GIS. *Oryx*. **39**: 204–218. Dostupné z DOI: 10.1017/S0030605305000451

Jolly, A. 2003. *Lemur catta*, ring-tailed lemur, Maky. *The natural history of Madagascar*. Dostupné z: <https://cir.nii.ac.jp/crid/1571135650174700928>

Kappeler PM, Erkert H. 2003. On the move around the clock: correlates and determinants of cathemeral activity in wild redfronted lemurs (*Eulemur flavus rufus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **54**: 359–369. Dostupné z DOI: 10.1007/s00265-003-0652-x

Kappeler PM, Van Schaik CP. 2002. Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology*. **23**(6): 1045-1079. Dostupné z DOI: 10.1023/A:1015520830318

Kappeler PM, Pethig L, Prox L, Fichtel C. 2022. Reproductive senescence in two lemur lineages. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **10**: 894344. Dostupné z DOI: 10.3389/fevo.2022.894344

Kappeler PM, Fichtel C, Radespiel U. 2022. The island of female power? Intersexual dominance relationships in the lemurs of Madagascar. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **10**: 858859. Dostupné z DOI: 10.3389/fevo.2022.858859

Kerridge FJ. 2005. Environmental enrichment to address behavioral differences between wild and captive black-and-white ruffed lemurs (*Varecia variegata*). *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, **66**(1): 71-84. Dostupné z DOI: 10.1002/ajp.20128

Koyama N, Nakamichi M, Oda R, Miyamoto N, Takahata Y. 2001. A ten-year summary of reproductive parameters for ring-tailed lemurs at Berenty, Madagascar. *Primates*. **42**: 1–14. Dostupné z DOI: 10.1007/BF02640684

Koyama N, Soma T, Ichino S, Takahata Y. 2006. Home ranges of ringtailed lemur troops. In *Ringtailed lemur biology*. 86-101. Dostupné z DOI: 10.1007/978-0-387-34126-2_7

Laméris DW, Verspeek J, Depoortere A, Plessers L, Salas M. 2021. Effects of enclosure and environmental enrichment on the behaviour of ring-tailed lemurs (*lemur catta*). *Journal of Zoological and Botanical Gardens*, **2**(2): 164-173. Dostupné z DOI: 10.3390/jzbg2020012

Macedonia JM, Taylor LL. 1985. Subspecific Divergence in a Loud Call of the Ruffed Lemur (*Varecia variegata*). *American Journal of Primatology*. **9**(4): 295–304.

Markolf M, Rakotonirina H, Fichtel C, Grumbkow P, Brameier M, Kappeler PM. 2013. True lemurs...true species – species delimitation using multiple data sources in the brown lemur complex. *BMC Evolutionary Biology*. **13**: 1. Dostupné z DOI: 10.1002/ajp.1350090406

Mandl I, Holderied M, Schwitzer C. 2018. The effects of climate seasonality on behavior and sleeping site choice in Sahamalaza sportive lemurs, *Lepilemur sahamalaza*. *International Journal of Primatology*, **39**: 1039-1067. Dostupné z DOI: 10.1007/s10764-018-0059-1

Marolf B, McElligott AG, Müller A. 2007. Female social dominance in two eulemur species with different social organizations. *Zoo Biology*, **26**(3): 201-214. Dostupné z DOI: 10.1002/zoo.20135

Martinez B. 2008. Occurrence of bamboo lemurs, *Haplemur griseus occidentalis*, in an agricultural landscape on the Masoala peninsula. *Lemur News* **13**: 11-14.

Mertl-Millhollen AS. 2000. Tradition in Lemur *catta* behavior at Berenty Reserve, Madagascar. *International Journal of Primatology*. **21**: 287–297. Dostupné z DOI: 10.1023/A:1005429621566

- Meyer C, Gallo T, Schultz ST. 1999. Female dominance in captive red ruffed lemurs, *Varecia variegata rubra* (primates, lemuridae). *Folia Primatol* **70**(6):358-61. Dostupné z: <https://www.proquest.com/docview/219336299?pq-origsite=gscholar&fromopenview=true>
- Morland HS. 1991. Preliminary report on the social organization of ruffed lemurs (*Varecia variegata variegata*) in a northeast Madagascar rain forest. *Folia Primatol* **56**(3):157-61. Dostupné z DOI: 10.1159/000156540
- Mittermeier RA, Ganzhorn JU, Konstant WR, Glander K, Tattersall I, Groves CP, Rylands AB, Hapke A, Ratsimbazafy J, Mayor MI, Louis EE, Rumpler Y, Schwitzer Ch, Rasoloarison RM. 2008. Lemur Diversity in Madagascar. *International Journal of Primatology*. **29**(6): 1607-1656. Dostupné z DOI: 10.1007/s10764-008-9317-y
- Mittermeier RA, Louis EE, Richardson MJ, Schwitzer C, Langrand O, Rylands AB, MacKinnon J. 2010. Lemurs of madagascar. Dostupné z ISBN: 978-1-934151-23-5
- Mittermeier RA, Valladares-Pádua C, Rylands A, Eudey A, Butynski T, Ganzhorn J, Kormos R, Aguiar J, Walker S. 2006. Primates in Peril: The World's 25 Most Endangered Primates, 2004–2006. *Primate Conservation*, **21**: 1-28. Dostupné z DOI: 10.1896/0898-6207.20.1.1
- Mullin SJ. 1998. Inter-and intraspecific interaction rates of three species of lemurs (subfamily Lemurinae) in an enclosure at the Memphis Zoo and Aquarium. Dostupné z: <https://scholarworks.sfasu.edu/biology/118>
- Mutschler T, Nievergelt CM, Feistner ATC. 1999. Social organization of the alaotran gentle lemur (*haplemur griseus alaotrensis*). *American Journal of Primatology*. **50**(1): 9-24. Dostupné z DOI: 10.1002/(sici)1098-2345(200001)50:13.0.co;2-2
- Nakamichi M, Koyama N, Jolly A. 1996. Maternal responses to dead and dying infants in wild troops of ring-tailed lemurs at the Berenty Reserve, Madagascar. *International Journal of Primatology*. **17**: 505–523. Dostupné z DOI: 10.1007/BF02735189
- Norman M, Jones C, Watson K, Previdelli RL. 2023. Social Network Analysis as a Tool in the Care and Wellbeing of Zoo Animals: A Case Study of a Family Group of Black Lemurs (*Eulemur macaco*). *Animals*. **13**(22): 3501. Dostupné z DOI: 10.3390/ani13223501
- Nowak RM, Walker EP. 1999. Walker's Mammals of the World, Sixth edition. Hopkins University Press. Dostupné z ISBN: 0-8018-5789-9

Oda R. 1996. Effects of contextual and social variables on contact call production in free-ranging ringtailed lemurs (*Lemur catta*). *International Journal of Primatology*. **17**: 191–205. Dostupné z DOI: 10.1007/BF02735447

Ostner J. 2002. Social Thermoregulation in Redfronted Lemurs (*Eulemur flavus rufus*). *Folia Primatologica*. **73**: 175–180. Dostupné z DOI: 10.1159/000065425

Ostner J, Kappeler P. 1999. Central males instead of multiple pairs in redfronted lemurs, *Eulemur flavus rufus* (Primates, Lemuridae)? *Animal Behavior*. **58**: 1069–1078. Dostupné z DOI: 10.1006/anbe.1999.1222

Overdorff DJ. 1996. Ecological correlates to social structure in two lemur species in Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology*. **100**: 487–506. Dostupné z DOI: 10.1002/(SICI)1096-8644(199608)100:4<487::AID-AJPA4>3.0.CO;2-O

Overdorff DJ. 1998. Are *Eulemur* species pair-bonded? Social organization and mating strategies in *Eulemur flavus rufus* from 1988–1995 in southeast Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology*. **105**: 153–166. Dostupné z DOI: 10.1002/(SICI)1096-8644(199802)105:2<153::AID-AJPA4>3.0.CO;2-W

Overdorff DJ, Merenlender A, Talata P, Telo A, Forward Z. 1999. Life History of *Eulemur flavus rufus* From 1988–1998 in Southeastern Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology*. **108**: 295–310. Dostupné z DOI: 10.1002/(SICI)1096-8644(199903)108:3<295::AID-AJPA5>3.0.CO;2-Q

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

Overdorff DJ, Tecot SR. 2006. Social pair-bonding and resource defense in wild red-bellied lemurs (*Eulemur rubriventer*). *Lemurs*. 235-254. Dostupné z DOI: 10.1007/978-0-387-34586-4_11

Palagi E, Telara S, Borgogini-Taril SM. 2004. Reproductive strategies in *Lemur catta*: balance among sending, receiving, and countermarking scent signals. *International Journal of Primatology*. **25**: 1019–1031. Dostupné z DOI: 10.1023/B:IJOP.0000043349.23082.c0

Palagi E, Norscia I. 2015. The season for peace: reconciliation in a despotic species (*Lemur catta*). *PloS one*, **10**(11). Dostupné z DOI: 10.1371/journal.pone.0142150

Parga JA. 2008. Dominance rank reversals and rank instability among male lemur catta: the effects of female behavior and ejaculation. *American Journal of Physical Anthropology*, 138(3): 293-305. Dostupné z DOI: 10.1002/ajpa.20927

Petter JJ. 1962. Ecological and Behavioral Studies of Madagascar Lemurs in the Field. *Annals of the New York Academy of Sciences*. **102**(2): 267–281. Dostupné z DOI: 10.1111/j.1749-6632.1962.tb13645.x

Petter JJ, Desbordes F. 2013. *Primates of the world: An illustrated guide*. Princeton University Press.

Pereira ME, Kappeler PM. 1997. Divergent systems of agonistic behaviour in lemurid primates. *Behaviour*. **134**(3-4): 225-274. Dostupné z DOI: 10.1163/156853997X00467

Pereira ME, Seeligson ML, Macedonia JM. 1988. The behavioral repertoire of the black-and-white ruffed lemur, *Varecia variegata variegata* (Primates: Lemuridae). *Folia Primatologica*. **51**(1): 1–32. Dostupné z DOI: 10.1159/000156353

Rakotomalala JE, Proctor S, Rakotondravony D, Rakotondraparany F, Raharison JL, Irwin MT. 2017. Influence des caractéristiques forestières et des perturbations anthropogéniques sur la distribution des lémuriens de la Forêt Classée d'Ankadivory (Tsinjoarivo-Ambatolampy). *Malagasy Nature* **12**: 16-31. Dostupné z: https://www.sadabe.org/Irwin/articles/44_Rakotomalala%20et%20al%202017%20Ankadivory.pdf

Ralainasolo FB, Waeber PO, Ratsimbazafy J, Durbin J, Lewis R. 2006. The Alaotra gentle lemur: Population estimation and subsequent implications. *Madagascar Conservation & Development*. **1**(1):9-10. Dostupné z DOI: 10.4314/mcd.v1i1.44044

Randrianambinina B, Rakotondravony D, Radespiel U, Zimmermann E. 2003. Seasonal changes in general activity, body mass and reproduction of two small nocturnal primates: a comparison of the golden brown mouse lemur (*Microcebus ravelobensis*) in northwestern Madagascar and the brown mouse lemur (*Microcebus rufus*) in eastern Madagascar. *Primates*, **44**(4): 321-331. Dostupné z DOI: 10.1007/s10329-003-0046-8

Randriatahina GH, Rabarivola JC. 2004. Inventaire des lémuriens dans la partie nord-ouest de Madagascar et distribution d'*Eulemur macaco flavifrons*. *Lemur News*. **9**: 7–9. Dostupné z: <https://cir.nii.ac.jp/crid/1370567179850204161>

Rasamimanana H. 1999. Influence of social organization patterns on food intake of Lemur catta in the Berenty Reserve. In *New directions in lemur studies*. 173-188. Dostupné z DOI: 10.1007/978-1-4615-4705-1_10

Richard AF, Dewar RE, Schwartz M, Ratsirarson J, Sterling EJ. 2002. Life in the slow lane? Demography and life histories of male and female sifaka (*Propithecus verreauxi verreauxi*). *Journal of Zoology*. **256**(4): 421-436. Dostupné z DOI: 10.1017/S0952836902000468

Reibelt LM, Waeber PO. 2018. Approaching human dimensions in lemur conservation at lake alaoatra, madagascar. *Primates*. Dostupné z DOI: 10.5772/intechopen.73129

Reuter KE, Gilles H, Wills AR, Sewall BJ. 2016. Live capture and ownership of lemurs in Madagascar: extent and conservation implications. *Oryx* **50**(2): 344-354. Dostupné z DOI: 10.1017/S003060531400074X

Santos LR, Barnes JL, Mahajan N. 2005. Expectations about numerical events in four lemur species (*Eulemur fulvus*, *Eulemur mongoz*, *Lemur catta* and *Varecia rubra*). *Animal Cognition*. **8**(4): 253-262. Dostupné z DOI: 10.1007/s10071-005-0252-4

Sauther ML. 1991. Reproductive behavior of free-ranging Lemur catta at Beza Mahafaly Special Reserve, Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology*. **84**: 463-477. Dostupné z DOI: 10.1002/ajpa.1330840409

Sauther ML. 1998. Interplay of phenology and reproduction in ring-tailed lemurs: implications for ring-tailed lemur conservation. *Folia Primatologica*. **69**(7): 309-320. Dostupné z DOI: 10.1159/000052719

Sauther ML, Sussman RW. 1993. A new interpretation of the social organization and mating system of the ringtailed lemur (*Lemur catta*). *Lemur social systems and their ecological basis*. 111-121. Dostupné z DOI: 10.1007/978-1-4899-2412-4_8

Sauther ML, Sussman RW, Gould L. 1999. The socioecology of the ringtailed lemur: thirty-five years of research. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, **15**(4): 152-163. Dostupné z DOI: 10.1002/(SICI)1520-6505(1999)8:4<120::AID-EVAN3>3.0.CO;2-O

Schwitzer C, Mittermeier RA, Davies N, Johnson S, Ratsimbazafy J, Razafindramanana J, Ganzhorn JU. 2013. Lemurs of Madagascar: a strategy for their conservation 2013-2016. Bristol Zoological Society. Dostupné z DOI: <https://policycommons.net/artifacts/1374508/lemurs-of-madagascar/1988753/>

Starling AP, Charpentier MJ, Fitzpatrick C, Scordato ES, Drea CM. 2010. Seasonality, sociality, and reproduction: long-term stressors of ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Hormones and Behavior*. **57**(1): 76-85. Dostupné z DOI: 10.1016/j.yhbeh.2009.09.016

- Sterling E, Ramarason M. 1996. Rapid assessment of the primate fauna of the eastern slope of the Reserve Naturelle Integrale d'Andringitra, Madagascar. *Fieldiana Zoology*. **85**: 293–305. Dostupné z: https://www.academia.edu/download/46237529/Sterling_Ramarason_1996_Fieldiana_Zoology.pdf.
- Spiezio C, Regaiolli B, Savonitto M, Bruslund S, Vaglio S. 2022. Zoo-Led Initiatives and Their Role in Lemur Conservation In Situ. *Animals*, **12**(20): 2772. Dostupné z DOI: 10.3390/ani12202772
- Sussman RW. 1977. Feeding behaviour of Lemur catta and Lemur fulvus. *Primate ecology: Studies of feeding and ranging behavior in lemurs, monkey and apes*. 1-36. Dostupné z: <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/19781474334>
- Sussman RW. 1999. *Primate ecology and social structure*. Pearson Custom Pub.
- Sussman RW, Green GM, Porton I, Andrianasolondraibe OL, Ratsirarson J. 2003. A survey of the habitat of Lemur catta in southwestern and southern Madagascar. *Primate conservation*. **19**(19): 32-57. Dostupné z ISSN: 0898-6207
- Takahata Y, Koyama N, Miyamoto N, Okamoto M. 2001. Daytime deliveries observed for the ring-tailed lemurs of the Berenty Reserve, Madagascar. *Primates*. **42**: 267–271. Dostupné z DOI: 10.1007/BF02629642
- Tattersall I. 1976. Notes on the status of Lemur macaco and Lemur fulvus (Primates, Lemuriformes). *Anthropological Papers of the American Museum of Natural History*. **53**: 257–261. Dostupné z ISSN: 0065-9452
- Tattersall I. 1982. *The primates of Madagascar*. New York: Columbia University Press. Dostupné z ISBN: 0231047045
- Taylor L, Sussman RW. 1985. A preliminary study of kinship and social organization in a semi-free-ranging group of Lemur catta. *International Journal of Primatology*. **6**: 601–614. Dostupné z DOI: 10.1007/BF02692291
- Turner ME, Harrenstien L. 1985. Loud calls of the ruffed Lemur, *Varecia variegata*. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, **101**(1) 1–8. Dostupné z: <http://www.jstor.org/stable/24333535>
- Vasey N. 2005. Activity budgets and activity rhythms in red ruffed lemurs (*varecia rubra*) on the masoala peninsula, madagascar: seasonality and reproductive energetics. *American Journal of Primatology*, **66**(1): 23-44. Dostupné z DOI: 10.1002/ajp.20126

Vasey N. 2006. Impact of seasonality and reproduction on social structure, ranging patterns, and fission-fusion social organization in red ruffed lemurs. In: Gould L, Sauther ML, editors. Lemurs: ecology and adaptation. New York: Springer p 275-304. Dostupné z DOI: 10.1007/978-0-387-34586-4_13

Williams E, Bremner-Harrison S, Ward SJ. 2018. Can we meet the needs of social species in zoos? An overview of the impact of group housing on welfare in socially housed zoo mammals. Dostupné z ISBN: 9781536135350

Wilson DE, Hanlon E. 2010. Lemur catta (Primates: Lemuridae). Mammalian Species. **42**(854): 58-74. Dostupné z DOI: 10.1644/854.1

Wilson DE, Reeder DM. 2005. Mammal Species of the World – A Taxonomic and Geographic Reference. Johns Hopkins University Press. Dostupné z ISBN: 0801882214, 9780801882210

Wyatt TD. 2020. Pheromones: Stink Fights in Lemurs. Current Biology. **30**(22): 1373-1375. Dostupné z DOI: 10.1016/j.cub.2020.09.044

Yamashita N, Vineyard C, Tan C. 2009. Food mechanical properties in three sympatric species of Hapalemur in Ranomafana National Park, Madagascar. Am J Phys Anthropol. **139**: 368-381. Dostupné z DOI: 10.1002/ajpa.20992

ZIMS. 2023. ZIMS Species 360. Dostupné z: <https://zims.species360.org>

Zinner D, Ostner J, Dill A, Razafimanantsoa L, Rasoloarison R. 2001. Results of a reconnaissance expedition in the western dry forests between Morondava and Morombe. Lemur News. **6**: 16-18. Dostupné z: <https://publications.goettingen-research-online.de/handle/2/12551>

