

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

**Sociální postavení u samic paviána pláštíkového
(*Papio hamadryas*)**

Diplomová práce

Autor práce: Bc. Anna Chmelařová

Obor: Zájmové chovy zvířat

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

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Sociální postavení u samic paviána pláštíkového (*Papio hamadryas*)" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 11. dubna 2023

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala především vedoucí mé diplomové práce Ing. Petře Bolechové, Ph.D. za cenné rady, trpělivost, nesmírnou ochotu a vstřícný přístup nejen při psaní této práce. Dále bych ráda poděkovala Ing. Haně Vostře Vydrové, Ph.D. za pomoc při statistickém vyhodnocení. Poděkování také patří ošetřovatelům ze zoologické zahrady Liberec za jejich ochotu, především Soně Drápalíkové za pomoc při identifikaci jedinců a poskytnutí dalších nezbytných informací pro tuto práci. V neposlední řadě patří velké poděkování mé rodině a mému příteli za neutuchající podporu po dobu mého studia.

Sociální postavení u samic paviána pláštíkového (*Papio hamadryas*)

Souhrn

Tato diplomová práce je pilotní studií v hlubším poznání vztahů mezi samicemi paviána pláštíkového (*Papio hamadryas*) chovaných v lidské péči. Literární rešerže shrnuje dosavadní poznatky o sociálním chování samic jak z volné přírody, tak z lidské péče. Z kompilace těchto poznatků vyplývá, že toto téma nebylo stále dostatečně prostudované. Vliv příbuznosti byl podrobněji prozkoumán mezi samci nikoliv mezi samicemi.

Samice mezi sebou provozují řadu afiliativního chování. Pozornost při této studii byla zaměřena na vzájemný grooming a sociální blízkost při odpočinku, kde byl hodnocen kontakt do 10 cm a vzdálenost nad 10 cm.

Výsledky této studie potvrdily, že příbuzné samice se signifikantně častěji groomovaly než nepříbuzné samice. Při vyhodnocení sociální blízkosti při odpočinku se nepotvrdil předpoklad, že příbuzné samicemi budou udržovat bližší vzdálenost (<10 cm) než nepříbuzné samice (>10 cm). Při podrobnějším hodnocení bylo zjištěno, že delší vzdálenost (>10 cm) byla statisticky významná u méně příbuzných (12,5 %) samic než u nepříbuzných či více příbuzných (50 %) samic. Analýza třetí hypotézy předpokládala, že samice, které jsou více opečovávány (grooming) budou mít od samce kratší vzdálenost (<10 cm) při odpočinku než samice, které budou méně opečovávány, vzdálenost těchto samic bude při odpočinku od samce delší (>10 cm). Tato hypotéza nebyla statisticky významná.

Získané poznatky mohou zlepšit management chovu s pozitivním dopadem na welfare tohoto chovaného druhu primáta.

Klíčová slova: pavián pláštíkový, sociální systém, sociální blízkost, grooming, odpočinek, příbuznost

Social status in female Hamadryas baboons (*Papio hamadryas*)

Summary

This thesis is a pilot study in a deeper understanding of the relationship between Hamadryas baboons females (*Papio hamadryas*) kept in human care. The literature search summarizes the current knowledge about social behavior of females from the wild and human care. The compilation of these findings shows that this topic has still not been sufficiently studied. The influence of kinship has been examined in more detail among males rather than females.

Females engage in a variety of affiliative behaviors among themselves. The focus in this study was on grooming and social proximity during rest, where contact up to 10 cm and distance over 10 cm was assessed.

The results of this study confirmed that related females groomed themselves significantly more often than unrelated females. When evaluating social proximity during rest, the prediction that related females would maintain a close distance (<10 cm) than unrelated females (>10 cm) was not confirmed. In more detailed evaluation, it was found that a longer distance (>10 cm) was statistically significant for less related (12,5 %) females than for unrelated or more related (50 %) females. The analysis of the third hypothesis predicted that females that are more groomed, would have shorter distance (<10 cm) from male at rest than females that will be groomed less, the distance of these females would be longer (>10 cm) from the male at rest. This hypothesis was not statistically significant.

This finding may improve management with a positive impact on the welfare of this primate in human care.

Keywords: Hamadryas baboons, social system, social proximity, rest, kinship

Obsah

1	Úvod	8
2	Vědecká hypotéza a cíle práce	9
3	Literární rešerše	10
3.1	Charakteristika rodu <i>Papio</i>	10
3.2	Obecná charakteristika druhu <i>Papio hamadryas</i>	14
3.2.1	Popis.....	14
3.2.2	Rozšíření.....	15
3.2.3	Stupeň ohroženosti.....	15
3.3	Sociální systém	16
3.3.1	Samičí disperze	18
3.4	Sociální chování samic	19
3.4.1	Sociální vazby mezi samicemi	19
3.4.2	Agonistické chování	22
3.4.3	Řešení konfliktů a strategie snižování napětí	22
3.4.3.1	Grooming.....	23
3.5	Reprodukční chování	25
3.6	Spánek a odpočinkové chování	25
3.7	Chov v lidské péči	27
3.7.1	Management chovu	28
4	Metodika	30
4.1	Chovatelská expozice	31
4.2	Sběr dat	31
4.3	Statistická analýza	34
5	Výsledky	34
5.1	Grooming	34
5.2	Sociální blízkost při odpočinku do 10 cm a nad 10 cm	37
5.2.1	Odpočinek do 10 cm	37
5.2.2	Odpočinek nad 10 cm	39
5.3	Vzdálenost od samce	41
6	Diskuze	44
6.1	Grooming	44
6.2	Sociální blízkost při odpočinku	47
6.3	Vzdálenost od samce	48
7	Závěr	50

8 Literatura.....	52
9 Samostatné přílohy	I

1 Úvod

Sociální prostředí hraje neodmyslitelně důležitou roli ve welfare zvířat chovaných v lidské péči. Zejména u druhů chovaných ve víceúrovňových societách, jako jsou paviáni pláštíkoví. V posledních letech věnovaly zoologické zahrady velkou péči zlepšování standardu managementu chovu a welfare chovaných druhů. Zoologické zahrady dbají na sociální složení skupiny, design expozic a enrichment, který má zvířatům umožnit projevit druhově typické chování.

Paviáni pláštíkoví (*Papio hamadryas* Linnaeus, 1758) se liší svojí specifickou víceúrovňovou sociální strukturou od ostatních druhů paviánů (Fischer et al. 2019; Grueter et al. 2020). Přes podrobná data z dlouholetých pozorování těchto paviánů ve volné přírodě však zůstává otevřenou otázkou důkladnější poznání hierarchických vztahů v rámci samic sdílející "samčí jednotku".

Vzhledem k tomu, že populace paviánů pláštíkových v lidské péči je nadměrná, je současně snaha zlepšit i management jejich chovu (Kappelhof & Windig 2021). Je také žádoucí respektovat jejich unikátnost v sociálním systému charakterizovanou vzájemným afiliativním chováním příbuzných samců, a tedy pro zachování genetické variability vyměňovat větší počet samic najednou v dílčí samčí jednotce. Neznalost vzájemných vztahů v rámci samic by mohla být úskalím pro aplikaci této chovatelské strategie.

2 Vědecká hypotéza a cíle práce

Cílem této práce bylo vyhodnocení sociálních vazeb jak mezi samcem a samicemi, tak především v rámci samic. Inter individuální vzdálenost při odpočinku vůči členům v jednotce a intenzita groomingu bude ukazatelem sociálního statusu a vazeb u jednotlivých samic.

Hypotézy

H₁: Příbuzné samice se budou opečovávat (grooming) častěji než nepříbuzné samice.

H₂: Příbuzné samice budou u sebe odpočívat v úzkém kontaktu (do 10 cm) častěji než nepříbuzné samice (nad 10 cm).

H₃: U samic, které jsou častěji opečovávány (grooming), bude vzdálenost od samce při odpočinku kratší než vzdálenost méně opečovávaných (grooming) samic.

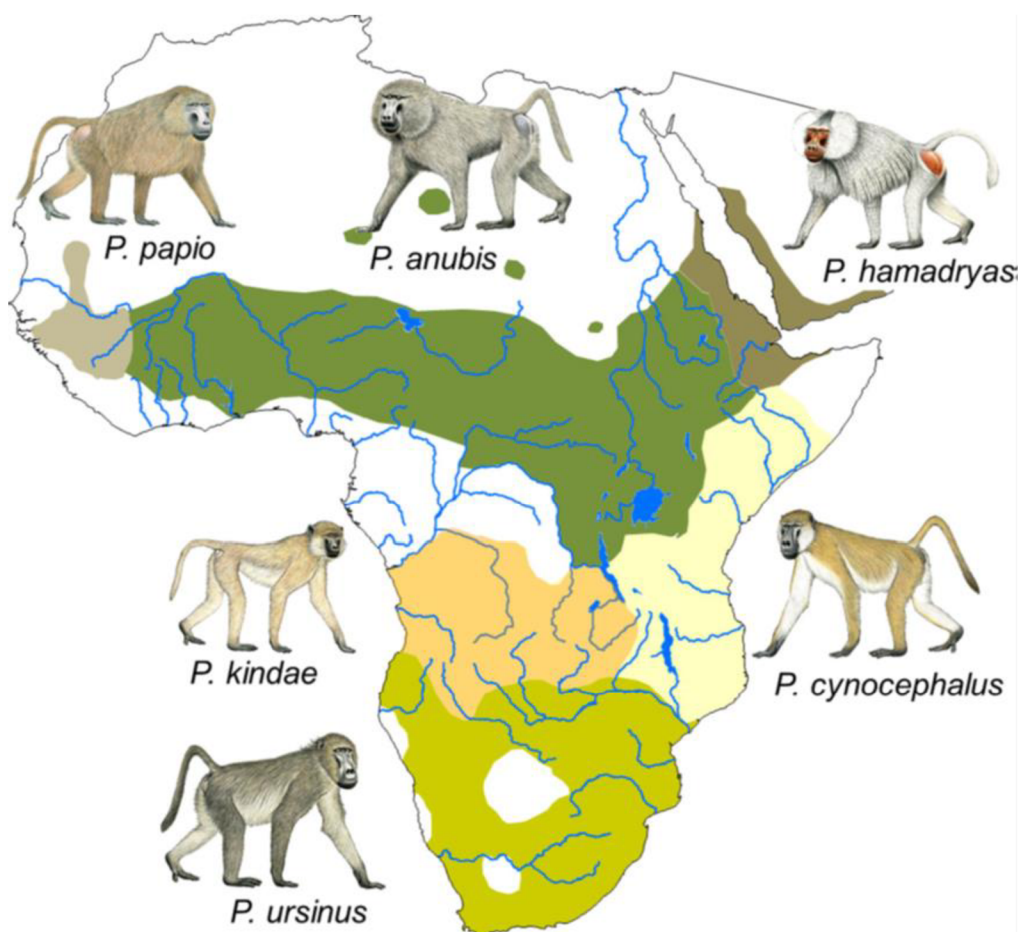
3 Literární rešerše

3.1 Charakteristika rodu Papio

Rod Papio je součástí řádu Primáti (*Primates* Linnæus, 1755). Rod je součástí tribusu Papionini (*Papionini* Burnett, 1828) v rámci čeledi kočkodanovití (*Cercopithecidae* Gray, 1821). Rod paviáni (*Papio* Erxleben, 1777) zahrnuje šest druhů, kteří jsou si blízce příbuzní a jsou rozšíření v celé subsaharské Africe a jihozápadní Arábii (Obrázek 1). U paviánů je pozorovatelná větší ekologická flexibilita a širší škála sociálních systémů, než u mnoha jiných druhů primátů (Fischer et al. 2019).

V současné době je popisováno šest druhů:

- pavián čakma (*Papio ursinus* Kerr, 1792)
- pavián babuin (*Papio cynocephalus* Linnaeus, 1766)
- pavián kinda (*Papio kindae* Lönnberg, 1919)
- pavián anubi (*Papio anubis* Lesson, 1827)
- pavián guinejský (*Papio papio* Desmarest, 1820)
- pavián pláštíkovaný (*Papio hamadryas* Linnaeus, 1758) (Fischer et al. 2019).



Obrázek 1: Mapa rozmístění paviánů (Fischer et al. 2019)

Fosilní záznamy a fylogeografické analýzy předpokládají, že původ rodu *Papio* je v jižní Africe a zvířata se rozšířila během období Pleistocénu, což je starší období čtvrtohor (Wildman et al. 2004; Zinner et al. 2013). Počáteční okamžik, kdy došlo k oddělení dvou hlavních linií na severní a jižní, je odhadováno na 1,5- 2,1 miliónů let př.n.l. (Frost et al. 2003; Newman et al. 2004; Dunn et al. 2013). Genetické testy poskytly důkazy o složité evoluci rodu *Papio*. Srovnání sekvencí celého genomu, potvrdilo taxonomii o šesti druzích paviána. Počáteční evoluční divergence oddělila jižní linii, která zahrnuje paviána čakmu, paviána kinda a paviána babuina, od severní linie, která zahrnuje paviána guinejského, paviána anubiho a paviána pláštíkoveho (Rogers et al. 2019).

Ačkoliv identifikace těchto šesti druhů paviánů je založeno na letitých výzkumech o jejich biologických vlastnostech, stále přetrvává diskuse o taxonomickém rozdělení paviánů. Podle konceptu biologických druhů byly považovány za jeden polytypický druh *Papio hamadryas*. Jelikož druhy se ve volné přírodě mohou mezi sebou volně křížit a produkovat životaschopné a plodné hybridní potomstvo. Vzhledem k tomu, že se taxony výrazně odlišují vzhledem, chováním a charakteristiky jejich societ, lze tyto taxony označovat jako koncept fylogenetických druhů. Tento koncept lze zobecnit na všechny druhy paviánů (mimo paviánů pláštíkových). Tyto druhy jsou obecně nazýváni jako „savanoví paviáni“, podle prostředí, v němž se nacházejí. Pavián pláštíkový je označen jako „pouštní pavián“, což vypovídá o biotopu v němž se nachází tj. semiaridní a pouštní podobné oblasti (Fischer et al. 2019).

V místech, kde se druhy překrývají, dochází ke vzniku i dlouhotrvajících hybridních zón (Alberts & Altmann 2001; Zinner et al. 2009; Zinner et al. 2011). I navzdory druhovým rozdíům ve velikosti těla, sekundárních pohlavních znacích a sociálních systémech, jsou hybridi schopni zplodit potomstvo (Rogers et al. 2019).

Jednotlivé druhy paviánů se od sebe podstatně liší v sociální struktuře. Sociální systémy paviánů jsou jedny z nejvíce studovaných sociálních systémů u primátů. Paviáni pláštíkoví žijí ve víceúrovňových societách, které jsou založené na OMU (one male unit) neboli jednotce s jedním samcem (Barton et al. 1996; Patzelt et al. 2011; Fischer et al. 2019). Někteří autoři nepoužívají výraz OMU, ale preferují jeho synonymum harém (Kummer 1984). Savanoví paviáni žijí ve skupině o více samcích a samicích, neboli multimale- multifemale groups (MMU) založené na příbuznosti samic. Příbuzné samice savanových paviánů představují jádro MMU a jejich vztahy jsou nejsilnější. Mezi samicemi existuje stabilní hierarchie a dominance (Barton et al. 1996; Patzelt et al. 2011). Samice jsou filopatrické a samci rodnou skupinu opouští. Jejich systém páření je postaven na polygamii, což znamená, že více samic kopuluje s více samci. Reprodukční úspěch je zkreslen ve prospěch vysoce postavených samců (Hausfater 1975; Packer 1979; Alberts et al. 2006). Asociace mezi samci a samicemi je z pravidla omezená na období reprodukce. V této době samci zůstávají v těsné blízkosti samic, které jsou v říji. Samice po porodu mláďete navazují afiliativní vztahy s konkrétními samci. U tohoto chování se

předpokládá, že přítomnost samce samici chrání před obtěžováním či napadáním jinými samci a před infanticidou jejího mláděte (Lemasson et al. 2008; Palombit 2009).

Pavián kinda je ze všech druhů paviánu nejméně prozkoumaný druh. Dříve byl považován za poddruh paviána babuina, proto jeho sociální struktura není dostatečně zdokumentována (Phillips-Conroy et al. 2009; Weyher et al. 2014). Získaná genetická data naznačují, že samice jsou filopatrické a samci rodnou skupinu opouští (Jolly et al. 2011). Paviáni kinda má menší a méně robustní tělesný rámec než ostatní druhy. Jejich tělo je nejméně sexuálně dimorfní ze všech druhů paviánů (Weyher & Chiou 2013). Pozorování chování naznačuje, že zde jsou významné rozdíly ve srovnání s ostatními druhy paviánů. Stejně jako ostatní savanoví paviáni žijí ve skupině o více samcích a samicích a nevytváří prostorově odlišné OMU. Dospělí samci udržují vztahy se samicemi ve všech reprodukčních stádiích. Nejvíce udržují vztahy v období, kdy má samice novorozené mládě. Mezi samci a samicemi častěji probíhá grooming. Vztahy mezi paviány kinda jsou tedy odlišné od paviánů babuinů, paviánů anubi a paviánů čakma. Studie naznačují, že paviáni kinda mají další svoji specifickou variantu sociálního systému (Phillips-Conroy et al. 2009; Weyher & Chiou 2013; Weyher et al. 2014).

Novější studie také naznačují, že pavián guinejský se svým sociálním chováním vymyká, a nelze ho zařadit mezi savanové paviány ani paviány pláštikové. (Patzelt et al. 2011; Fischer et al. 2017; Zinner et al. 2021). Sociální struktura se od paviánů pláštikových značně liší, konkrétně z hlediska nízké agresivity mezi samci a vysoké nezávislosti samic. Studie Fisher et al. (2017) ukázala, že paviáni guinejští žijí ve víceúrovňové societě. Samice udržují exkluzivní sociální a reprodukční vztahy vždy s jedním samcem. Samci mohou být přidružení k proměnlivému počtu samic. Počet samic na samce se pohyboval mezi jednou až pěti. Někteří samci neměli žádnou samici. Stabilita ve vztahu samce se samicí se značně odlišuje. Vztah je relativně uvolněný s vysokou prostorovou tolerancí. Tolerance je patrná i u potravního chování. Agonistické interakce byly občasné. Někteří samci udržovali vztahy s ostatními samci i několik let. Tyto vztahy nebyly primárně založené na příbuznosti, na rozdíl od samců paviánů pláštikových. Mezi samci byly pozorovány propracovanější pozdravné rituály (Patzelt et al. 2014).

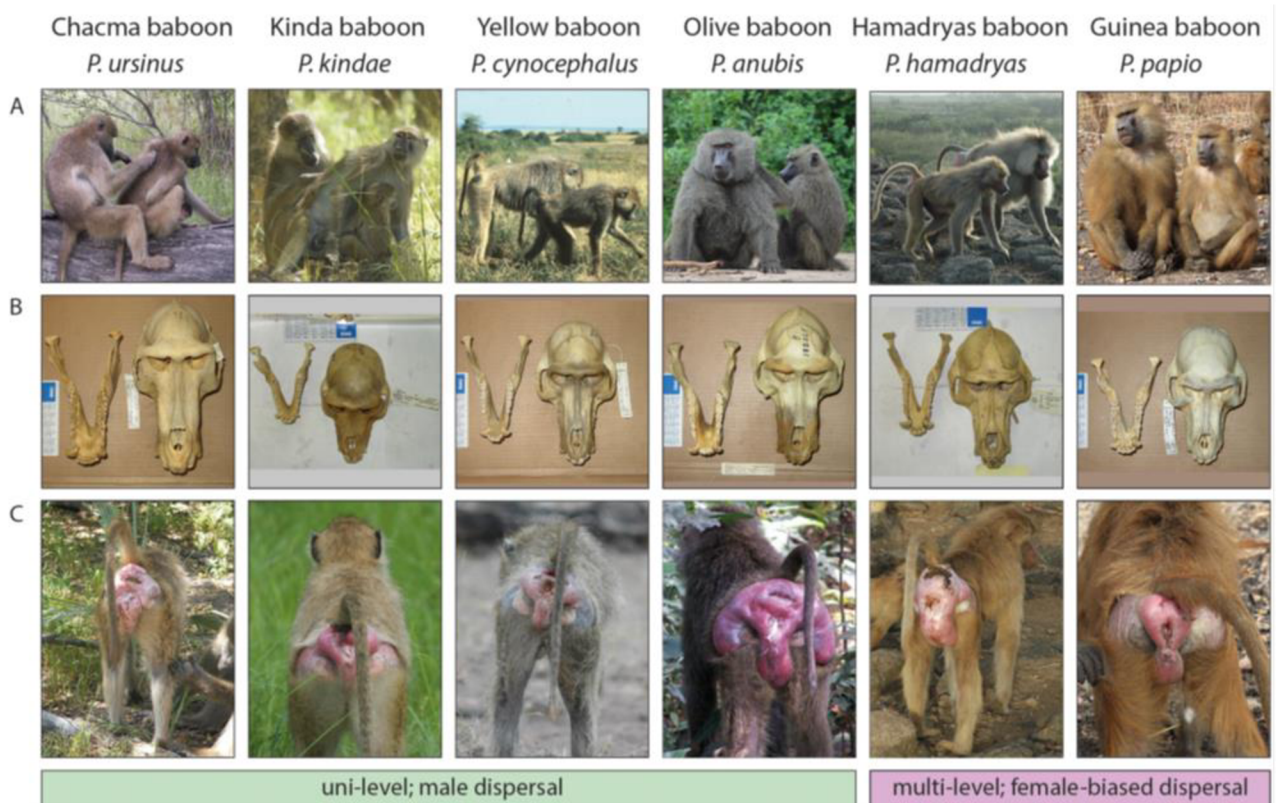
Velikost skupiny je různá nejen mezi druhy, ale i uvnitř druhu. U paviánů čakma, babuin a anubi se velikost skupiny pohybuje mezi dvanácti až po zhruba sto zvířat (Markham et al. 2015). Proměnlivost skupiny, neboli „Fission- fusion“ záleží především na stanovištních podmínkách jako je dostupnost potravy či predační riziko. Savanoví paviáni jsou obvykle stabilní, ale mohou se krátkou dobu rozdělit, například za hledáním potravy. Zatímco paviáni pláštikoví a paviáni guinejští se dočasně seskupují do skupin po několika stovkách jedinců (Patzelt et al. 2011). Savanoví paviáni, kteří formují vícečlenné samco-samičí society, příbuzné samice tvoří stabilní jádro, zatímco samci rodnou skupinu opouští. Na rozdíl od savanových paviánů, pavián pláštikový se vyznačuje filopatrií samců, což znamená, že samice opouští rodnou skupinu po dosažení pohlavní dospělosti (Silk et al. 2010, 2017).

V závislosti na druhu, se tělesná hmotnost u samců pohybuje mezi 17-30 kg a u samic mezi 10-16 kg (Tab. 1), což ukazuje na výrazný sexuální dimorfismus (Fisher et al. 2017; Fisher et al. 2019; Rogers et al. 2019). Druhy se různí barvou, velikostí těla a sekundárními pohlavními znaky, jako je typický plášťík, který lze charakterizovat jako hustou hřívu (Příloha I). Nejvíce výrazný plášťík mají samci paviána plášťíkového a paviána guinejského, ale přítomen je také u paviána anubiho (Fischer et al. 2019).

Tabulka 1: Přehledová tabulka druhů rodu *Papio* (Rogers et al. 2019)

Druh	Hmotnost v dospělosti (kg)	Zbarvení	Sociální struktura
pavián anubi	M= 22,8 F=12,5	tmavě šedá až olivově hnědá, mláďata černá	více samců a samic
pavián babuin	M= 22,5 F=12,4	žlutohnědá se světlejším břichem, mláďata černá	více samců a samic
pavián kinda	M= 16,0 F=10,3	žlutohnědá, většina mláďat bílá	více samců a samic
pavián plášťíkový	M= 20,9 F=12,0	samice hnědošedé, samec šedohnědý až šedobílý, růžový obličej, mláďata černá	víceúrovňová, základní jednotka je jednosamčí skupina
pavián čakma	M= 28,1 F= 15,9	světlehnědá do šedohnědé až do velice tmavé, mláďata černá	Většinou více samců a samic, ale někdy jednosamčí základní skupina
pavián guinejský	M= 28,1 F=11,8	načervenalé hnědá s narůžovělou tváří, mláďata černá	víceúrovňová struktura s jednosamčí základní skupinou

Samice paviánů mají jedny z největších anogenitálních otoků ze všech primátů. Během reprodukčního cyklu dochází ke zduření (turgescenci), což odpovídá folikulární fázi ovariálního cyklu, zatímco útlum (deturgescence) odpovídá luteální fázi. Maximální otok se obvykle shoduje s obdobím ovulace. Velikost a tvar otoků (Obr. 3) se u každého druhu liší (Higham et al. 2008; Petersdorf et al. 2019; Fischer et al. 2019).



Obrázek 3: Porovnání anogenitálních otoků samic (C) u jednotlivých druhů paviánů (Fischer et al. 2019)

3.2 Obecná charakteristika druhu *Papio hamadryas*

Staří Egypťané paviána pláštíkového považovali za potomka boha Totha, který je zodpovědný za vážení a posuzování duší mrtvých, proto se mu též přezdívá pavián posvátný. Již od těchto dob paviáni pláštíkoví patřili mezi druhy, kteří byli na první pohled atraktivní nejen kvůli majestátné hřívě. Stejně jako mnoho jiných druhů, paviáni pláštíkoví byli často chováni jako domácí mazlíčci a staří Egypťané je vysoce uznávali. Například hrobku krále Tuta zdobí nástěnná mozaika paviána pláštíkového. Pavián pláštíkový byl též považován za jednu ze smrtelných inkarnací, vedle ptáka ibise (Swedell 2006).

3.2.1 Popis

Paviáni pláštíkoví jsou velmi dobře anatomicky i morfologicky přizpůsobeni terestrickému způsobu života. Jejich tlamy lze přirovnat k tlamě psů (Příloha II). Samci mají oproti samicím navíc velké špičáky (Příloha I). Tělesná hmotnost se u samců pohybuje okolo 20 kilogramů a u samic 12 kilogramů, můžeme je zařadit mezi středně velké opice. U samců paviánů lze pozorovat výrazný sekundární znak v podobě typického stříbrného pláštíku, který lze charakterizovat jako hustou hřívu, jež je u paviánů pláštíkových nejvýraznější (Fischer et al. 2019). Tento pláštík se u nich vyvíjí okolo desátého roku života. Zatímco samice jsou bez

pláštíku a mají nevýraznou hnědou barvu. Obě pohlaví mají vysoce vyvinuté ischiální mozoly, které mají jasně červenou barvu.

Kvůli jejich širokému rozšíření napříč mnoha ekotony a schopnosti přizpůsobit se člověkem modifikovanému prostředí a široké škále využívané potravní nabídky, jsou paviáni často označováni jako ekologičtí generalisté (Fuchs et al. 2018). Stejně jako vysoká flexibilita prostředí, je i jejich potrava různorodá. Jejich potravní skladbu tvoří především rostliny, včetně plodů, semen, listů a kořenů. Živí se také hmyzem a jinými členovci, vejci, ořechy a příležitostně mohou zabíjet malé antilopy, zajíce, hlodavce, ptáky, či menší opice (Swedell et al. 2008).

Paviáni pláštíkoví se rozmnožují po celý rok a po březosti, která trvá přibližně 180 dní, porodí samice jedno mládě. Mládě se rodí černé a zůstává černé přibližně do sedmi měsíců věku. Okolo sedmého měsíce se mláďatům začíná srst přebarvovat do hnědé. Mláďata mohou být považována za kojence do třinácti měsíců věku, poté se z nich stávají juvenilní jedinci. V tomto věku se jim prodlužuje čenich a jejich hlava začíná připomínat psí. Mladí paviáni se osamostatňují okolo dvou let a samice pohlavně dospívají ve čtyřech letech. Ve volné přírodě rodí samice mládě každý druhý rok po dosažení pohlavní dospělosti. Estrální cyklus trvá přibližně 30 dní a během říje mají samice výrazně zdužené anogenitální oblasti. Samci pohlavně dospívají okolo čtvrtého až šestého roku (Sigg et al. 1982; Birrell et al. 1996).

3.2.2 Rozšíření

Pavián pláštíkový obývá Africký roh neboli Somálský poloostrov, kde se nachází ve státech Etiopie, Súdán, Somálsko, Džibutsko, Eritrea, dále v jihozápadním rohu Arabského poloostrova v Jemenu a Saudské Arábii (Zinner et al. 2001; Winney et al. 2004; Swedell 2006; Gippoliti 2016; Fischer et al. 2019). Pavián pláštíkový obývá habitaty jako jsou skalnaté oblasti, například vnitrozemské útesy, či horské vrcholy, také obývá stepi, savany, lesy a travnaté pláně. Jejich rozšíření je limitováno dostupností napajedel a vhodných skal ke spánku (Gippoliti 2016; Fuchs et al. 2018). Dle Zinnera et al. (2001) paviáni pláštíkoví v Eritrei obývají území s nadmořskou výškou od moře až do téměř 3000 metrů nad mořem, kde se průměr pohyboval okolo 1515 metrů nad mořem (Zinner et al. 2001; Swedell 2006; Gippoliti 2016; Fischer et al. 2019).

3.2.3 Stupeň ohroženosti

Pavián pláštíkový je od roku 2016 dle Red List IUCN klasifikován jako málo dotčený druh neboli least concern (LC). V roce 1996 byl ještě hodnocen jako téměř ohrožený neboli near threatened (NT), kvůli omezenému výskytu na severovýchodě Afriky a jihozápadu Arábie. V dnešní době je rozšířený a neexistují pro tento druh žádné velké hrozby, které by mohly způsobit významný pokles populace. Za hlavního predátora je považován levhart (*Panthera pardus* Linnaeus, 1758) Jediné nebezpečí pro ně představuje ztráta přirozeného prostředí

v důsledku zemědělské expanze, odlesňování a těžení opuncí (*Opuntia Ficus indica*), či akácií (*Acacia* spp.) a vzniku osad. Z toho vyplývá vznik konfliktu mezi paviány a místními farmáři. Paviáni mohou působit jako významní škůdci plodin. Místním farmářům mohou způsobovat škody kvůli predaci menších hospodářských zvířat (Gippoliti 2016; Abdela 2020; Kifle & Bekele 2021).

3.3 Sociální systém

Sociální potřeby zvířat reflektují souhru přitažlivých a odpudivých sil jako je příležitost k rozmnožování, spolupráci, ochraně a zisku informací. Tyto aspekty jsou vyvažovány kompeticí a zranitelností vůči predátorům a patogenům. Jedním z výsledků této souhry je vznik sociálního systému s více úrovněmi neboli víceúrovňová společnost „multilevel society“ (MLS), která se skládá ze základních jednotek. Tyto jednotky se organizují do stále více inkluzivních celků. MLS, známe také jako hierarchické či modulární společnosti, charakterizují širokou šálu savců a řádu primátů (Schreier & Swedell 2009; Swedell & Plummer 2012; Städele et al. 2015; Grueter et al. 2020).

U primátů se víceúrovňové společnosti často vyskytují v extrémních podmínkách, nebo v okrajových biotopech, kde dostupnost zdrojů v sezóně prudce klesá. Také pravděpodobně slouží jako adaptace na nehostinné prostředí. Například langur Bietův (*Rhinopithecus bieti* Milne-Edwards, 1897) obývá vysoce položené horské oblasti Číny, dželada (*Theropithecus gelada* Rüppell, 1835) vysokohorské náhorní plošiny Siemen v Etiopii a pavián pláštík obývá aridní a polopouštní oblasti v Africkém rohu a Arabském poloostrově. Víceúrovňový sociální systém v těchto biotopech umožňuje, aby se skupiny oddělovaly pro efektivnější shánění potravy a spojovaly za účelem ochrany před predátory či ochranou zdrojů (Swedell & Plummer 2012).

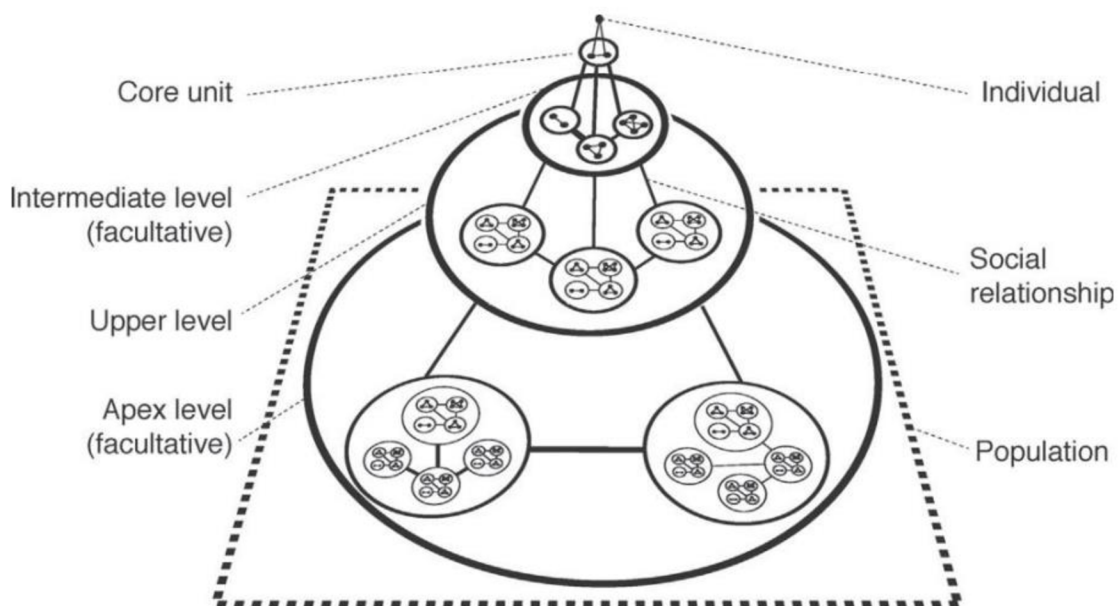
MLS sociální systémy jsou charakterizované propojenými sociálními entitami, které se skládají z minimálně ze dvou stupňů sociální integrace mezi jednotlivcem a populací. Termíny popisující tyto propojené sociální úrovně jsou u různých živočišných druhů nejednotné. U nehumánních primátů jsou primárními jednotkami malé základní jednotky, které se skládají z jednoho reprodukčního samce a více samic, nazývané jednosamčí jednotky neboli „one-male unit“ dále jako OMU. U ostatních savců je variabilita větší, například u slona afrického (*Loxodonta africana* Blumenbach, 1797) či vorvaně (*Physeter* Linnaeus, 1758) se základní jednotky skládají z úzce propojených pohlavně dospělých samic a jejich mláďat s příležitostně připojenými samci. Základní jednotky jsou obvykle vysoce stabilní a soudržné. Jedinci obvykle vykazují sociopozitivní interakce mezi členy uvnitř jedné jednotky než mezi členy v ostatních jednotkách (Sigg 1980; Swedell & Plummer 2012).

MLS se dají označit za „molekulární“, jelikož se štěpí vysoce předvídatelnými způsoby podle ustáleného členství v jedné nebo více podjednotkách, které často zahrnují příbuzné vztahy. Víceúrovňové společnosti tak umožňují existenci různě velkých sociálních jednotek, které se diferencují podle ekologických a sociálních podmínek (Schreier & Swedell 2009; Swedell & Plummer 2012; Grueter et al. 2020).

Vzorci štěpení a spojování MLS mohou záviset na poměru nákladů a benefitů na příjem potravy a vzájemné konkurenci, což může být výhodnější v menší skupině. Oproti tomu větší skupina bude výhodnější v koordinaci ohledně obrany zdrojů nebo ochrany před predátory. Taková to flexibilita může být pravděpodobně výhodná pro obě pohlaví (Swedell & Plummer 2012).

Organizační složitost MLS nejlépe charakterizuje právě pavián pláštík, a to svojí jedinečností mezi primáty i ostatními druhy paviánů, jak v sociálním systému, tak v extrémní samčí dominanci vůči samicím (Swedell 2006; Fischer et al. 2019; Grueter et al. 2020). MLS paviána pláštík vykazují čtyři sociální úrovně (Kummer & Kurt 1963; Kummer 1968, 1984; Schreier & Swedell 2009a; Swedell & Plummer 2012; Swedell 2006; Grueter et al. 2020). Jádro tvoří základní jednotky nazývané OMU nebo harémy, které se skládají z jednoho vůdčího, reprodukčního samce a několik reprodukčních samic a příležitostně připojených nerozmnožujících se samců. Jejich mezistupněm je klan, který se skládá ze dvou a více OMU a osamělých připojených samců, které jsou těsně spojené. Klany se dále spojují do skupin což je prostorově nejviditelnější úroveň. Dočasnou agregací dvou a více skupin vzniká vrcholová úroveň nazývaná se tlupa (Obr. 5). Ke spojení tlupy dochází kvůli ochraně před predátory. Většinou se potkávají na skalnatých útesech, kdy se zvířata shromažďují v době soumraku (Grueter et al. 2020). Tlupa může čítat až stovky jedinců, ale nefungují jako jednotná sociální skupina. Paviáni pláštík koordinují svůj pohyb a denní aktivitu tak, aby se tlupa opět sešla na jednom stejném místě, které je bezpečné pro společný spánek (Schreier & Swedell 2009).

Proximální mechanismy, které jsou základem MLS u paviána pláštík, se značně liší od jiných druhů již na mikroúrovni. Například dželady základní jednotku staví na příbuzných vazbách mezi samicemi, zatímco u paviána pláštík je stabilita základních jednotek založena na párových vazbách mezi dominantním samcem a jeho samicemi. Samice dželad jsou filopatrické, zatímco u paviána pláštík to jsou samci (Grueter et al. 2020). Samci, kteří nemají vlastní OMU, mají tendenci se držet svých rodných klanů, tyto samci často mezi sebou inklinují k afiliativnímu chování, které se může vyznačovat vzájemným groomingem.



Obrázek 5: Struktura MLS (Grueter et al. 2020)

Soudržnost OMU je založena na agresivním chování dominantních samců, kteří hrozí a napadají samice, proto aby je prostorově a sociálně oddělili od zbytku skupiny. Tímto chováním si samec zajišťuje exkluzivní sexuální přístup k samicím v jeho jednotce. Na rozdíl od jiných pavíánů, samci pavíána pláštíkového zřídka kdy napadají říjné samice nebo se nepokoušejí kopulovat či interagovat se samice jiného samce, zdá se, že samci respektují vazbu mezi dalším samcem a jeho samicemi bez ohledu na relativní dominance mezi dvěma samci. Pokud dojde u samce ke ztrátě samic, samice často získá mladší samec, který byl ke skupině připojený (Kummer 1968).

Těsný kontakt a časté interakce mezi dominantním samcem a jeho samicemi ukazují protivníkům jejich párové pouto. Toto chování předchází pokusům o převzetí samic dalšími samci. Tato inhibice se však může uvolnit, když samec zestárne, či se zraní (Kummer 1968, 1975; Pines et al. 2011; Pines & Swedell 2011).

3.3.1 Samičí disperze

U většiny primátů a dalších savců se alespoň jedno pohlaví vzdálí od své rodné skupiny ve které se narodilo, zatímco druhé pohlaví zůstává ve skupině. Disperzi můžeme označovat za sociální, kdy jedinci opustí rodnou skupinu, nebo lokální, kdy jedinci opustí známou oblast. Náklady na sociální disperzi mohou zahrnovat agresii od nepříbuzných jedinců, ztráty sociálních vazeb vyšší reprodukční náklady na příležitost páření se a ztrátu energie a času na navazování nových vazeb. Náklady na lokální disperzi mohou zahrnovat ztrátu znalosti umístění potravních zdrojů a zvýšené riziko predace. Tyto potencionální náklady na disperzi mohou být převáženy benefity jako je vyhýbání se inbreedingu (příbuzenská plemenitba) a možnosti lepší

reprodukční příležitosti (Alberts & Altmann 1995, 2001; Pusey & Wolf 1996; Swedell et al. 2011).

U většiny druhů dochází k samičí filopatrii, tudíž samci jsou nuceni opustit rodnou skupinu. Samičí disperze se objevuje spíše u druhů se samčí filopatrií nebo polygynních druhů s dlouhým reprodukčním obdobím. U samic těchto druhů by mohlo docházet k příbuzenskému páření, tedy se svými otci, pokud by neopustily rodnou skupinu. Například samičí disperze se vyskytuje u šimpanzů (*Pan troglodytes* Blumenbach, 1775) (Swedell et al. 2011) a chápanů (*Atelinae* Gray, 1825), guerézy zanzibarské (*Procolobus kirkii* Gray, 1868) a guerézy zelené (*Procolobus verus* Van Beneden, 1838). U goril nížinných (*Gorilla gorilla* Savage & Wyman, 1847) se pravidelně vyskytuje samčí i samičí disperze (Harcourt 1978; Pusey 1980), též u hulmanů rudolících (*Semnopithecus vetulus* Erxleben, 1777) (Rudran 1973).

Pavián pláštík byl klasifikován jako druh u kterého je charakteristická samčí filopatrie a samičí disperze (Stammach 1978; Swedell et al. 2011). Samičí disperze u paviánů pláštíkových probíhá odlišně než u většiny primátů. Prvotním důvodem může být neochota samic dobrovolně opustit OMU. Pokud dojde k jejich přesunu, většinou je důvodem samec, který samici vyžene za pomoci fyzické agrese (Kummer & Kurt 1963; Schreier & Swedell 2009a; Swedell 2006). Druhým důvodem může být složitost sociálního systému: u většiny druhů, kde probíhá disperze, se jednotlivci přemísťují mezi sociálními skupinami, tlupy, či stády. Pavián pláštík má ale čtyřstupňový sociální systém a jednotlivci mohou přecházet mezi sociálními jednotkami na kterékoliv úrovni (Schreier & Swedell 2009a; Swedell et al. 2011; Swedell 2006). Nejčastěji transfer probíhá na úrovni OMU v rámci klanů, kdy byly samice násilně vyhnány samci (Swedell 2006).

3.4 Sociální chování samic

3.4.1 Sociální vazby mezi samicemi

Většina raného výzkumu volně žijících paviánů pláštíkových naznačuje, že samičí strategie páření a sociální vazby mezi samicemi hrají v životě těchto paviánů jen zanedbatelnou roli. Obecně se předpokládalo, že samičí chování je při určování vzorců asociací a interakcí relativně nedůležité, jelikož samci vykazovali tak silné despotické chování vůči samicím, že samice neměly téměř žádnou příležitost k vyjádření svých strategií. Dřívější výzkumy se navíc zaměřovaly pouze na samce, nikoliv na samotné samice; pouze Sigg (1980) svoji pozornost zaměřil na celou skupinu. Novější výzkumy paviánů pláštíkových chovaných v lidské péči, které byly zaměřené na samice, ukázaly, že konkurence a vzájemné vztahy hrají v sociální organizaci jistou roli, minimálně u zvířat chovaných v lidské péči. Na rozdíl od dřívějších studií týkajících se divoké populace, se ukázalo, že samice mezi sebou vykazují jak soutěživé, tak pečující vztahy.

První výzkumy ve volné přírodě, tak v lidské péči zformovaly sociogram ve tvaru hvězdy, kde každá samice má mnohem silnější pouto se svým vůdčím samcem než s kterýmkoliv dospělým členem jednotky. V tomto modelu existují pouze dvě hlavní sociální vrstvy členů skupiny a to jediný dominantní jedinec a relativně nediferencované samice, kde k interakcím dochází především mezi dominantním jedincem a podřízenými samicemi než mezi podřízenými samicemi (Kummer 1968). Pokud byl experimentálně v lidské péči odebrán dominantní samec, stalo se to, že jedna samice převzala dominantní roli a všechny ostatní samice zůstaly podřízeny. Většina sociálních interakcí se odehrávala mezi dominantní samicí a každou další samicí. Vědci došli k závěru, že samice mají tendenci vytvářet orientované sociální jednotky kolem jediného centrálního jedince (Stammbach 1978; Coelho et al. 1983). Tento typ sociálních vztahů se také označuje jako „crossbonding“ neboli křížová vazba mezi pohlavím, kdy intersexuální vazba je silnější než vazba intrasexuální, která se spíše vyskytuje u pavíánů pláštíkových. U většiny populace savanových pavíánů byly popisovány převládající silnější vazby mezi samicemi (Seyfarth 1976).

Typ vazby lze vysvětlit determinanty jako je distribuce potravy a predace, které jsou označovány za primární determinanty struktury vztahů mezi samicemi primátů. Pokud je potrava nerovnoměrně rozptýlená a obhajitelná, bude docházet k podpoře soutěže o potravu v rámci skupiny. Samice spíše zůstanou ve svých rodných skupinách a budou tvořit diferencované na příbuznosti založené afiliativní a agonistické vztahy. Takto uzpůsobené determinanty budou tedy podporovat vznik vazeb mezi samicemi. V případě, že potrava bude rovnoměrněji rozptýlena a nebude tedy nutné o potravu soutěžit a samice by z tvorby aliancí neměly prospěch. Tyto samice budou opouštět rodné skupiny a vytvářet jen slabé vazby s jinými samicemi, či žádné. Savanoví pavíáni jsou tradičně řazeni do první skupiny, zatímco pavíáni pláštíkoví jsou řazeni do druhé skupiny (Isbell 1991; Barton et al. 1996).

Studie z volné přírody z devadesátých let označovaly vztahy mezi samicemi pavíána pláštíkového jako relativně nevyvinuté a nediferencované, ale žádná z nich nebyla přímo zaměřená na sociální interakce mezi samicemi (Kummer 1968). Samice v lidské péči byly studované rozsáhleji, kde vykazovaly dominanci, grooming, ale většina pozorování probíhala experimentálně bez přítomnosti samce (Stammbach & Kummer 1982; Coelho et al. 1983).

Swedell (2002) v Etiopii pozorovala volně žijící pavíány pláštíkové a zaměřila se na vztahy mezi samicemi. Úroveň sociální interakce mezi samicemi kontrastují s předchozími studiiemi volně žijících samic pavíánů pláštíkových (Kummer 1968). Zatímco samice daleko více interagovaly s dominantními samci než s jinými samicemi, samice ze studie v Etiopii se interagovaly se samicemi přinejmenším jako s dominantními samci. Průměrný počet samic na jednu OMU byl u Kummera (1968) nižší oproti studii Swedell (2002). Ve větších jednotkách samice více interagují mezi sebou než samice v menších jednotkách, což byl nejsilnější pozorovaný faktor. Pravděpodobnost zapojení do společného groomingu nebyla ovlivněná věkem či paritou samic. Dominantní samci trávili 40 % svého času sezením o samotě z času věnovanému

sociálním interakcím. Samci 59 % času seděli či se groomovali se samicemi. Samice trávily v průměru 38 % času o samotě a asi 63 % svého času trávily sezením v blízkém kontaktu či groomingem s dalším jedincem. V průměru interakce s dominantním samcem trvaly 24,5 % z jejich času a 25 % v blízkosti dalších samic. Se subadultním samcem či připojeným samcem interakce trvaly 6 % času a 4 % času se věnovaly groomingu s mladistvými či kojenci.

Samičí chování je mnohem méně zřejmé než u samců a interakce mezi samicemi mohou být velice snadno přehlédnutelné, pokud nejsou cílem pozorování. Rozdíly v afiliativním chování samic též mohou být vysvětleny dostupností potravy, avšak paviáni pláštíkoví kvůli rozptýleným zdrojům potravy nemusí soutěžit o potravní zdroje. Kromě velikosti jednotky, samice mohou mít větší vnitřní motivaci k rozvoji dyád než ostatní samice. Rozdíly mezi dyádami mohly být definované příbuzenskými vztahy (Swedell 2002). U populací savanových paviánů tráví příbuzné samice více času vzájemným groomingem než samice nepříbuzné (Silk et al. 1999). Stejně jako samice goril horských (*Gorilla beringei* Matschie, 1903), tak i samice paviánů pláštíkových, žijí ve skupinách jednoho samce a dochází k samičímu transferu mezi jednotkami, mateřsky příbuzné samice mezi sebou interagují mnohem více afiliativně a méně často agresivně než nepříbuzné samice (Watts 1994). Genetická data ukazují mnohem vyšší vnitrodruhovou příbuznost a nižší stupeň rozptýlení, než se předpokládalo. Samice, které tvoří dyády, mohou být nevlastní sourozenci, nebo páry matka-dcera. Příbuzné samice mohou skončit ve stejné jednotce prostřednictvím vyjádřené samičí volby při transferu mezi jednotlivými OMU (Swedell 2002).

Tyto vztahy, zejména založené na příbuznosti, mohou být i dostatečně silné, aby vydržely i období odloučení a mohly pokračovat po znovu shledání ve stejné jednotce i po delším časovém úseku. Pokud samice nezůstanou v jedné OMU, mohou i překračovat hranice jednotek a společně interagovat. Toto tvrzení může podpořit důležitost samičích vazeb, které převládá potencionální riziko agrese ze strany dominantního samce bez ohledu na to, zda jsou založené na příbuznosti (Swedell 2002).

Bez ohledu na příbuznost mohou sociální vazby mezi samicemi přinášet určité benefity. Modely sociálních vztahů naznačují, že grooming může vést k posílení vazeb. Tyto vazby nebo koalice mohou být užitečné ve formě podpory proti jiným samicím či samcům (Seyfarth 1977). Pozitivní vazby mezi nepříbuznými jedinci mohou být pravděpodobně prospěšné, pokud jedinci sdílí podobné cíle, jako je například poražení silnějšího protivníka (Goldberg & Wrangham 1997). Avšak toto může platit u druhů, kde samice mezi sebou soupeří. Samice paviána pláštíkového obvykle spolu nesoupeří a ani netvoří koalice proti dalším jedincům (Kummer 1968; Sigg 1980; Swedell 2006). U samic paviánů pláštíkových je grooming pravděpodobně reciproční platidlo, protože většinou mezi samicemi nebývá rozdíl ve vlastní síle, tudíž ani jedna samice nemůže nabídnout nic jiného než grooming na oplátku (Swedell 2006).

3.4.2 Agonistické chování

Hierarchii mezi samci a mezi samicemi lze rozeznat na základě agresivních gest včetně hrozeb, pronásledování a fyzické agrese. Obdobně lze rozeznat gesta značící podřízení jedince druhému. Agrese mezi samicemi se značně odlišuje mezi druhy. Příbuzné samice často zauímají podobné místo v hierarchii. Pro samice paviána čakma, paviána babuina a paviána anubiho, tvoří příbuzné samice nejdůležitějšího sociálního partnera (Silk et al. 2010, 2017). U paviánů kinda jsou samci nejvýznamnějšími partnery pro grooming samic (Petersdorf et al. 2019).

Dominantní samci jsou nejagresivnější ve skupině paviánů pláštíkových, zvláště u jedinců chovaných v lidské péči. Samicím vládnou despoticky, to se projevuje typickým naháněním samice zakončené zakousnutím do krku. Usmiřování poté probíhá groomingem, který samice nabízí samcům. Uklidnění samců může také snížit výskyt bojů mezi samci, které by mohly mít negativní dopad na samotné samice (Judge et al. 2006).

Interakce mezi samicemi jsou zvláště ovlivněné říjí samice. Samice v říjí mohou dočasně přeskočit samce v postavení a stát se alfa samicí ve skupině, když jsou jejich anogenitální oblasti v tugescenci. V této době bývají agresivnější a dostává se jim více pozornosti od samce a dochází k častějším agonistickým reakcím ve skupině (Plowman et al. 2005).

U samic paviána pláštíkového nedochází k častým agonistickým reakcím. Hlavní příčina agonistického chování byla kvůli přístupu k dominantnímu samci a možnosti groomingu ve stejný čas. Tyto samice na sebe mohou vyhrožovat pohledem, zvedáním obočí, chytáním končetin druhé samice, nebo jedna druhou může udeřit, zatímco druhou rukou pokračují v groomingu samce. Tyto agonistické reakce zpravidla nemají dlouhé trvání a samice se věnují samci každá z jiné strany. Po této reakci žádná samice neprojevovala podřízená gesta. Toto chování může být pravděpodobně charakterizováno jako souboj o přístup k ochraně jež přítomnost dominantního samce nabízí (Kummer 1968; Sigg et al. 1982).

3.4.3 Řešení konfliktů a strategie snižování napětí

U primátů se vyvinuly mechanismy chování, které zvířatům umožňují zvládnutí konfliktů uvnitř jejich skupiny, aby se snížily náklady na agresivní kompetici o zdroje a získaly výhody, které přináší život ve skupině (Aureli et al. 2002; Judge et al. 2006). Usmíření využívají oponenti po boji, kdy protivníkovi nabídnou přátelské gesto. Toto slouží k zlepšení narušené rovnováhy ve vztahu, ke snížení pokračující agrese a snížení napětí způsobené konfliktem (Aureli et al. 2002). Primáti také mohou přijmout proaktivní opatření ke snížení rizika agrese. Studie například prokázaly, že grooming a jiné formy smířlivého chování, snižují sociální napětí v době bezprostředně před pravidelným krmením u primátů chovaných v lidské péči. Tito autoři došli

k závěru, že zvířata očekávala agresivní chování ze strany konkurentů a tak se snažila předejít konfliktu při krmení (Mayagoitia et al. 1993; Koyama & Dunbar 1996).

Podobné studie byly provedeny za účelem posouzení reakcí na zvládnání přeplněného prostředí a zjistily, že zvířata zřejmě používají různé strategie chování při konfliktu. Strategii lze definovat jako specifický vzorec změny v chování, které implikují určitou funkci. Například zvýšení četnosti groomingu a podřízenosti se nerovná zvýšení četnosti agrese. U šimpanzů byla popsána strategie „snížování napětí“, ve které zvířata uplatňují proaktivní opatření ke snížení sociálního napětí. Sledování probíhalo u skupiny šimpanzů, kteří během zimních měsíců měli přístup pouze do vnitřních prostor expozice. Mírné formy agrese, jako výhružky, se objevovaly častěji při vyšší hustotě zvířat, zatímco těžké formy agrese, jako kousání či nahánění, se jejich četnost nezvýšila. V těchto podmínkách též došlo k nárůstu groomingu (Nieuwenhuijsen & de Waal 1982).

Při experimentální redukci prostoru u makaků rhesus (*Macaca mulatta* Zimmermann, 1780), mírně vzrostla agrese do podoby vyhrožování, ale nedošlo k žádnému těžkému konfliktu. Zvířata se navzájem častěji vyhýbala a častěji cenila zuby jakožto submisivní projev. Také zvýšili četnost agregačního chování se svými příbuznými jedinci. Ve finále, na rozdíl od strategie snížování napětí, sociální grooming významně klesl během shlukování. Zvířata se pravděpodobně během shlukování vyhýbala jakékoliv jiné interakci, aby zamezila vzniku konfliktu (Nieuwenhuijsen & de Waal 1982; Judge & de Waal 1993). Prakticky stejné vzorce změny chování byly zaznamenány u makaků jávských (*Macaca fascicularis* Raffles, 1821) během podobného experimentu (Aureli et al. 1995). Tyto strategie zmiňují změny chování, které museli primáti učinit v přeplněném prostředí, aby eliminovali možné konflikty. Popsané vyhýbací a inhibiční strategie byly pouze spjaté s reakcí na nově přeplněné prostředí. Tyto nově nastavené podmínky neodrážely podmínky, ve kterých žijí po mnoho let či generací. Při krátkodobém shlukování nemusí mít zvířata dostatek času k vytvoření aktivních strategií zvládnání napětí a místo toho rovnou volí vyhnout se konfliktům tím, že volí inhibiční strategii (de Waal 1989; Judge et al. 2006).

Téměř totožná studie proběhla u paviána plástíkového. V malém prostoru se samice více shlucovaly s ostatními samicemi, podobné reakce byly zaznamenány i v předešlých studiích (Judge & de Waal 1993; Aureli et al. 1995). Takovéto zvýšení přátelského chování ve vypjatých situacích může napomoci uvolnění sociálního napětí (de Waal 1989). Samice se též výrazně častěji opečovávaly (Judge et al. 2006).

3.4.3.1 Grooming

Vzájemná péče neboli grooming je důležitá sociální měna u starosvětských primátů (*Catarrhini* Geoffroy, 1812). Grooming je součástí nejběžnějšího afiliativního chování a často je vyměňován mezi dospělými primáty. U lemů (*Lemur* Linnaeus, 1758) a novosvětských

primátů (*Platyrrhini* Geoffroy, 1812) se zdá, že slouží hlavně k hygienickým účelům, protože zvířata mají tendenci se soustředit na části těla, kam si jedinec nedosáhne a také se zdá, že doba groomingu koreluje s velikostí těla (Dunbar 1991). U většiny primátů, jako u paviánů, makaků a šimpanzů je frekvence groomingu příliš vysoká, aby se dala vysvětlit pouze utilitárními potřebami zvířete. Čas věnovaný sociálnímu groomingu koreluje s velikostí skupiny, namísto s velikostí těla (Dunbar 1991). U většiny matrilineárně zaměřených druhů paviánů a makaků je grooming soustředěn okolo matky a jejich potomků a to zejména v dyádě s matkou (Missakian 1974).

Ke groomingu dochází i u nepříbuzných jedinců. Pro opečovávaného jedince to znamená vynaložit určité úsilí (náklady) a pro příjemce získat určité benefity. Grooming je proto považován za akt altruismu. Tyto altruistické činy mohou fungovat pouze tehdy, kdy příjemce chování do jisté míry opětuje. Grooming také přispívá ke snížení sociálního napětí ve skupině a má uklidňující účinek (Aureli et al. 1995).

Mnoho výzkumů o sociálním významu groomingu u primátů bylo inspirováno modelem „grooming výměnou za podporu“. Seyfarthův model je založen na předpokladu, že grooming je vyměňován za podporu při agonistických střetech (Seyfarth 1977, 1980).

Samice paviána pláštikového se pravděpodobně opečávají (grooming) recipročně, protože mezi samicemi obvykle není rozdíl v jejich síle, a tudíž si na oplátku nemohou vyměnit jinou komoditu, než je grooming. Pravděpodobně je grooming vyměňován pro jeho okamžitý přínos jako je odstraňování úlomků kůže, ektoparazitů či uvolňování endogenních opioidů jako mohou být endorfiny. Socialita může být pro samice adaptabilně výhodná (Keverne et al. 1989). Sikl et al. (2003) zjistili, že samice paviána babuina, které trávily více času v těsné blízkosti a vzájemným groomingem, měly větší krátkodobý reprodukční úspěch z hlediska přežití mláďat do jednoho roku než samice, které byly méně sociálně aktivní. Výsledky studie naznačují, že sociální kontakt snižuje hladinu stresu. Nižší hladiny stresových hormonů mají vliv na imunitní systém, který může lépe reagovat. Tyto faktory přináší zdravotní benefity, které mají vliv na reprodukci.

Obecně se předpokládá, že grooming je indikátor pokročilého a přátelského vztahu. Experimentální studie u dželad ukázala, že vztah mezi dvěma neznámými jedinci se rozvíjel čtyřmi po sobě jdoucími fázemi, v nichž grooming figuroval jako poslední. Stejnou experimentální studií toto bylo potvrzeno i u paviánů pláštikových (Kummer 1975; Stambach & Kummer 1982). Grooming tedy lze označit za známku pokročilejšího vztahu (Stambach & Kummer 1982).

3.5 Reprodukční chování

Samice paviána pláštíkového se do reprodukce zapojují dříve než další druhy paviánů. První říje se objevuje okolo čtvrtého roku, zatímco u samic savanových paviánů říje nastupuje okolo čtvrtého a pátého roku (Sigg et al. 1982; Alberts & Altmann 2001). V lidské péči říje u samic obecně nastupuje dříve, než je tomu ve volné přírodě. První říje byly zaznamenány okolo třetího roku. Časné pohlavní dospívání a krátké meziporodní intervaly v chovech jsou nepochybně výsledkem neomezeného přístupu k potravě a tedy větší tělesné hmotnosti (Kaumanns 1987). První zabřeznutí probíhá v průměru rok po první říji. Sigg et al. (1982) uvádějí, že první přeživší mládě samice porodí ve věku šesti let.

U paviánů typicky estrální cyklus trvá 30 až 40 dní. Ve volné přírodě je průměrná délka estru delší než v lidské péči/chovu (Swedell 2006). V době říje je samice více přitažlivá pro samce, a její chování lze označit za sexuální. Samice v tomto období tráví více času s dominantním samcem. Swedell (2006) pozorovala, že samice, která nebyla v říji, trávila alespoň část času více než 10 metrů od samce. Pokud byla samice v říji, dostávalo se jí mnohem více péče v podobě groomingu ve srovnání s ostatními neříjícími samicemi. Samice pravděpodobněji groomovaly samici, která v říji nebyla než říjící samici. Pokud se jedna samice nacházela v říji a druhá samice byla březí či kojila, první samice dostávala více pozornosti od dominantního samce.

Samotný porod má vliv na blízký kontakt či grooming mezi samicemi. Samice po porodu trávily více času s dalšími samicemi po porodu než při březosti. Tento efekt lze vysvětlit obecným zájmem o novorozené mládě ze strany všech věkových skupin. Stejně jako u ostatních druhů, samice paviána pláštíkového se často přibližují k novým matkám, aby se na mládě podívaly, či se ho dotkly nebo očichaly. Tento zájem může motivovat i samice z jiné OMU i přes riziko agrese od svého vůdčího samce (Manson 1999; Silk 1999; Frank & Silk 2009). Kummer (1968) uvedl, že mezi samicemi z jiných jednotek dočasně mohou vzniknout krátké vztahy motivované zájmem o novorozeného jedince. První měsíc po porodu měly samice vyšší tendence se držet dominantního samce. Toto chování poukazuje na reprodukční strategie jak samců, tak samic: dominantní samec si hlídá samici v neplodnějším období a samice zůstává u samce v době, kdy je její mládě nejzranitelnější.

3.6 Spánek a odpočinkové chování

Vzhledem k tomu, že primáti tráví přibližně polovinu svého života na spacích místech, je důležitá znalost spánkového chování a analýzy faktorů ovlivňující výběr místa. Důraz by měl být kladen na faktory jako je pocit bezpečí před predátory, fyzické pohodlí, sociální složení skupiny a psychofyziologii spánku. Stejně jako porozumění chování ve volné přírodě a znalosti

chování souvisejícího se spánkem, lze aplikovat u zvířat chovaných v lidské péči s cílem zlepšení jejich prostředí (Anderson 1998).

Ve volné přírodě se paviáni shromažďují na úrovni tlupy, a ke spánku využívají skalnaté římsy (Grueter et al. 2020; Henriquez et al. 2021). V biotopu, kde se nachází paviáni pláštíkovi je jen málo stromů, které by byly vhodné ke spánku. Z tohoto důvodu, jako ochranu před predátory, volí ke spánku skalnaté útesy (Obr. 6).



Obrázek 6: Skalnatý útes využívaný ke spánku (Swedell 2002).

Ve studii Samson & Shumaker (2015) prováděné v lidské péči spali paviáni guinejští nejvíce ve vzpřímené poloze (jejich hmotnost spočívala na sedacích mozolech), která jim umožňovala vyšší ostražitost. Paviáni nikdy nepoužili žádný materiál jako je dřevitá vlna, sláma, či deka, kterým by vylepšili své spací místo, na rozdíl od orangutana (*Pongo spp.* Lacépède, 1799), který plně využíval nabídnutý materiál. Způsob spánku odpovídal záznamům z volné přírody, kdy paviáni spali tak, že jejich hmotnost spočívala na sedacích mozolech (Obr. 7). Tento způsob spánku pravděpodobně umožňuje větší bdělost a možnost rychleji reagovat na vnitřní potřeby, jako je termoregulace, a na vnější faktory, jako je riziko predace, či sociální interakce. V této pozici zvířata ale přijdou o hluboký spánek, který je efektivnější.

Spánkové chování je též úzce spjato se sociálním postavením jednotlivých zvířat. Studie provedené v lidské péči na skupině deseti jedinců dželad zkoumala dvě hypotézy. U první hypotézy bylo očekávané, že dominantnější zvířata budou mít intenzivnější spánek a menší fragmentaci, za předpokladu, že dominantnější zvíře se může cítit méně ohrožené predací, ve srovnání s níže postavenými jedinci. Druhá hypotéza očekávala, že dominantnější zvíře bude

mít spánek kratší, méně intenzivní a více fragmentovaný, jelikož vysoce postavená zvířata mohou být v noci více ostražitá než nízko postavení jedinci, kvůli rychlejší reakce na nebezpečí. Výsledky ukázaly, že u mláďat a mladších jedinců délka spánku negativně korelovala s jejich věkem, tudíž délka spánku byla u mláďat nejdelší. U dospělých jedinců uvolněný spánek nekoreloval s věkem, ale významně se zvýšil s klesající postavením v hierarchii u samců i samic. U samců též bylo pozorováno, že přechodný spánek klesal s klesající pozicí. U samic tento účinek zjištěn nebyl. Vzájemný vztah spánku a sociálního chování byl pozorovatelnější u samců. Dle pozorování byla potvrzena druhá hypotéza, kdy dominantní zvířata trávila méně času spánkem a klidovým držením těla než submisivní zvířata (Noser et al. 2003).



Obrázek 7: Typická poloha pro odpočinek u paviána plástíkového (Chmelařová 2022).

3.7 Chov v lidské péči

Management chovu by měl co nejvíce reflektovat potřeby daného druhu. Design expozice by měl splňovat fyzické, sociální a behaviorální potřeby druhu. Zvířata by měla být prezentována takovým způsobem, aby odrážela koncept moderních zoologických zahrad. Je potřeba zvířatům zařídit vhodné abiotické i biotické podmínky v pohodě vyhovujících teplot, krmení a sociálního uskupení, které ideálně nejvíce odpovídá podmínkám ve volné přírodě. Zvířata musí být chráněna před povětrnostními vlivy a nepříznivými podmínkami počasí. Přirozený areál výskytu paviánů je primárně Etiopie, Somálsko, Súdán, Jemen a Saudská Arábie, kde se v kombinaci s rovníkovým počasím průměrná denní teplota pohybuje okolo 22–27 °C. Tyto teploty můžeme tedy označit za optimální pro jejich chov. Vnitřní ubikace by měly vyhovovat tomuto optimu. Ačkoli jsou paviáni otužilí, přesto při vystavení extrémním

podmínkám, může dojít k podchlazení či vyčerpání z horka (AZA Baboon Species Survival Plan 2020).

Paviáni pláštíkoví jsou zruční v lezení po skalnatých stěnách, proto se v jejich expozicích doporučují skalní stěny či římsy s výběžky, v takovém provedení, aby jim byl umožněn odpočinek a spánek. Potřebný prostor bude určovat velikost skupiny. Skupina skládající se ze dvou samců a čtyř a více samic bude potřebovat více prostoru než skupina složená z jednoho samce a pěti samic. Jednosamčí jednotky by měly mít možnost se od sebe vzdálit tak, aby mezi sebou neměly vizuální kontakt. Menší prostory mohou vést k napjatým reakcím samce, jelikož stálá přítomnost dalšího samce může značit neustálou konkurenci o samice (AZA Baboon Species Survival Plan 2020).

Chov paviánů pláštíkových byl tradičně založen chovu jednoho samce, jedné a více samic a jejich potomky. Tento způsob chovu byl podporován kvůli tomu, že většina konfliktů potencionálně vzniká mezi samci při získávání samic a jejich následné obraně. Předpokládalo se, že chov více samců by vedl k častějším vznikům zranění. Wiley et al. (2017) zaznamenávali během roku v sedmi zahradách výskyt zranění, a nenašli žádný rozdíl mezi mírou zranění a typem skupiny či pohlavním složením skupiny. Tyto záznamy poskytly důkaz, že chov více OMU či bakalářských skupin nemá negativní dopad na welfare chovaných jedinců. Proto v posledních letech začalo být usilováno o chov více OMU v jedné expozici, aby chov v lidské péči více odrážel sociální strukturu ve volné přírodě. Také dochází ke vzniku bakalářských skupin složených pouze z nadbytečných samců. Skupina by měla být složena z minimálně šesti jedinců, z toho dva až tři samci a tři až čtyři samice, ale realističtější je chov deseti až dvaceti jedinců. Je velice důležité, aby bylo více dospělých samic než samců. Vícegenerační skupiny jsou přirozené a nejvíce kopírují jejich přirozenou sociální strukturu.

3.7.1 Management chovu

Na konci 20. století v roce 1992 byla založena Evropská asociace zoologických zahrad a akvárií (EAZA). S cílem vyvinout stabilní a soběstačné populace zvířat v lidské péči, aby bylo zajištěno jejich budoucí přežití. Od svého založení je hlavní prioritou asociace udržování geneticky zdravých populací chovaných v zoologických zahradách (Moreno Rivas et al. 2018). V současné době existuje více než 400 EAZA ex-situ programů (EEP) spravovanými zoologickými zahradami.

Genetický management je nezbytný pro všechny programy, aby byla zachována genetická diverzita z dlouhodobého hlediska. Míra příbuzné plemenitby by měla být minimální a efektivní velikost populace maximální. Ve většině populací chovaných v lidské péči je snaha o udržení inbreedingu (příbuzenské plemenitby) pod 1 %. Tato hodnota je maximální doporučená Organizací pro výživu a zemědělství (FAO).

V současnosti je management populací v zoo založen na mean kinship v překladu „střední příbuznosti“ jednotlivců, který je definován jako průměr příbuznosti, který má jedinec se všemi jednotlivci (včetně sebe) v rámci populace. Je snaha párovat zvířata, která jsou si relativně nepříbuzná a každý z nich má nízkou hodnotu mean kinship. Pokud má jedinec v populaci relativně málo příbuzných, je pravděpodobnější, že bude nositel vzácných alel. Používáním těchto přístupů lze minimalizovat příbuzenskou plemenitbu a ztrátu genetické diverzity. I přes pozitiva má tato metoda své omezení, a to, že platí například pro zvířata, která žijí v sociálních skupinách se složitou hierarchií, nebo pro druhy, které žijí ve velkých skupinách a jedince je obtížné identifikovat. Tato omezení se vztahují i na evropskou populaci paviánů pláštíkových v lidské péči. Takovéto případy v lidské péči tvoří kontinuum bez kontroly nad pářením a nejsou zde informace o příbuznosti či chybí jiné údaje. Identifikace jedinců může proběhnout, ale přiřazení rodičů může být již obtížné. Pokud je nad chovem plná kontrola, jak nad pářením, tak jsou dostupné kompletní informace o vztazích, je genetický management na základě mean kinship (Mucha & Komen 2016).

V populaci paviánů pláštíkových se v roce 2017 nacházelo dle dat ze ZIMS (Zoo Aquarium Animal Management Software) 1162 jedinců v různých skupinách ve 34 EAZA zoologických zahradách. Z těchto jedinců má pouze 9,1 % známé rodiče. Informace o původu nemusí být spolehlivé (Kappelhof & Windig 2021). Evropský ex-situ program (EEP) byl pro paviány pláštíkové založen v roce 2019 (EAZA TAG reports 2019). Populace s dominantní samčí hierarchií mohou mít mnohem větší míru příbuzenské plemenitby ve srovnání s populacemi, kde si jedinci předávají geny mnohem více rovnocenně (Mucha & Komen 2016).

Existuje několik typů genetického managementu. Jeden z nich je tzv. „chovatelský cyklus“ (breeding cycle), kdy se například vyměňují samci kruhovým způsobem. Znamená to, že zoo 1 poskytne samce pro zoo 2, zoo 2 poskytne samce do zoo 3 a zoo 3 poskytne samce pro zoo 1. Tento management může fungovat i bez rodokmenů chovaných zvířat. Toto nastavení přináší i praktické výhody, neboť chovatelský cyklus lze konstruovat tak, aby vzdálenost mezi institucemi byla co nejkratší. Ačkoliv se tento management ukázal úspěšný u zvýšení velikosti efektivní populace u hospodářských zvířat, literatury je k tomuto tématu stále málo (Mucha & Komen 2016; Windig et al. 2019).

Dle Kappelhof & Windig (2021) by aplikace tohoto typu managementu snížila úroveň inbreedingu ve srovnání se situací bez výměny zvířat, zatímco genetická diverzita by zůstala téměř stejná. Autoři navrhuje mezi zoologickými zahradami vyměňovat mladé samice, které ještě nebyly do reprodukce zapojeny.

4 Metodika

Objektem pozorování byli paviáni pláštíkoví v zoologické zahradě Liberec. Zoo Liberec chová tento druh již od roku 1956.

Vlastní studie probíhala v období od května 2022 do října 2022. V době pozorování se zde nacházely dvě OMU čítající 22-23 jedinců ve složení 3 samci, 11 samic a 8-9 mláďat různého stáří (Tab. 2). Od 9. července do 12. září bylo ve skupině 9 mláďat.

První jednotkou OMU byla skupina, kde byl dominantní samec Dittrich (Příloha IX) a druhá OMU (příloha X) byla jeho nevlastního bratra samce Guntera. Třetí mladý samec v době pozorování neměl vlastní OMU. Byl tolerován oběma samci. Na začátku pozorování OMU samce Dittricha zahrnovala sedm adultních samic. V druhé OMU samce Guntera se nacházely čtyři adultní samice. Hlavním předmětem studie bylo 11 adultních samic a 3 adultní samci.

Tabulka č. 2: Přehledová tabulka chovaných jedinců v zoo Liberec.

číslo	pohlaví	Datum narození	Místo narození	Jméno	Otec x matka
190	F	01.01.1995	Zoo Liberec	Čtverylka	124 x
193	F	01.01.1995	Zoo Liberec	Mystika	124 x
195	F	01.01.1996	Zoo Liberec	Nakina	124 x
247	F	02.06.2006	Zoo Liberec	Niky	163 x 195
250	F	08.09.2006	Zoo Liberec	Arwen	163 x 190
253	F	09.03.2007	Zoo Liberec	Cora	163 x 178
255	F	19.08.2012	Zoo Liberec	Kesťa	163 x 247
256	M	01.01.2011	Wildland Zoo Emmen	Dittrich	X
257	M	01.01.2011	Wildland Zoo Emmen	Gunter	X
261	F	01.07.2017	Zoo Liberec	Asmara	257 x 255
262	M	10.09.2017	Zoo Liberec	Helmut	256 x 247
264	F	18.06.2014	Wildland Zoo Emmen	Nelly	X
265	F	19.04.2014	Wildland Zoo Emmen	Logan	X
266	F	29.05.2014	Wildland Zoo Emmen	Keren	X
270	M	27.07.2019	Zoo Liberec	Aldo	265 x 247
274	F	10.09.2019	Zoo Liberec	Zula	256 x 253
278	F	23.06.2020	Zoo Liberec	Berta	257 x 264
281	M	23.11.2020	Zoo Liberec	Lupin	257 x 265
282	F	15.12.2020	Zoo Liberec	Lor	256 x 253
285	M	23.09.2021	Zoo Liberec	Bruce	257 x 264
287	M	04.12.2021	Zoo Liberec	Willis	256 x 253
288	F	29.01.2022	Zoo Liberec	Lea	257 x 265
290	F	09.07.2022	Zoo Liberec	X *	257 x 255
291	F	10.10.2022	Zoo Liberec		257 x 264

* úhyn 12.09.2022

4.1 Chovatelská expozice

Expozice paviánů plástíkových zahrnuje venkovní expoziční výběh klecového typu a vnitřní chovatelské prostory v podobě 2 propojených klecových boxů. Venkovní část ve tvaru krychle je ohraničena mříží s oky (Příloha XI). Jedna boční stěna je prosklená s krytou vyhlídkou a zprostředkovává návštěvníkům lepší možnost pozorování paviánů plástíkových (Příloha XII). Kvůli bezpečnosti zvířat, tak návštěvníků, je expozice lemována zábradlím půl metru od klece. Celá venkovní expozice je tvořena jednodílným omyvatelným povrchem. V přední části se nacházejí tři nosné kmeny tvořící základ pro dřevěnou konstrukci, která umožňuje zavěšení pletených provazů z hasičských hadic, či hamak. Konstrukce zvířatům nabízí jak lezení, tak místo pro odpočinek. Provazy nabízí možnost šplhání, skákání, či lezení, hamaka nabízí místo pro odpočinek, či mláďatům místo pro hru. Střední část expozice zabírá umělá skála se sedacími hrboly, tento prvek zabírá největší část. V zadní části se nachází stěna připomínající skalní stěnu, která se patrovitě zvedá až k vrcholu ubikace. Jedna třetina horní části je zastřešená, a tak poskytuje zvířatům ochranu před sluncem a deštěm. Napáječka je pevně připevněna z boku expozice. Vstupy do vnitřní ubikace se nachází na bocích zadní stěny expozice, každý z jedné strany.

Vnitřní, návštěvníkům nepřístupná ubikace je tvořena dvěma oddělenými jednotkami. V tomto prostoru jsou stěny a podlaha tvořeny omyvatelnou dlažbou (Příloha XIII). Přední část je tvořena mřížemi, kde spodní část je tvořena vyklápěcím žlabem, sloužící pro podání krmení. Vedle žlabu se nachází vyjímatelná napáječka. Vstup pro ošetřovatele je jištěn mechanicky. Obě jednotky jsou situovány stejně a jsou vzájemně propojené dvěma uzavíratelnými průlezy. V obou jednotkách, v horní části po stranách jsou dřevěné police, které paviáni využívají k odpočinku, spánku, či při krmení. Uprostřed jednotky se nachází železná konstrukce se čtyřmi sedáky. Na zadní stěně je menší police, která usnadňuje výlez do venkovní ubikace. Vnitřní ubikace je vytápěna k zajištění teplotního komfortu.

4.2 Sběr dat

Vhodnější pozorovací podmínky byly ve venkovní expozici, tudíž pozorování probíhalo v těchto prostorech v teplejších měsících roku (květen–říjen), kdy paviáni plástíkoví tráví většinu času venku. Celkem byla zvířata pozorována 31 dní. Převážně se jednalo o dopolední časy pozorování (74 %), některé záznamy proběhly v odpoledních časech (26 %). Pro pozorování byly vybrány pracovní dny v týdnu, kvůli předpokládané nižší frekvenci návštěvníků. Sběr dat probíhal mimo činnosti ošetřovatele s průměrem půl hodiny od posledního krmení, kde byl předpoklad vyšší tendence výskytu pozorovaného chování groomingu (Obr. 8), a sociální blízkosti během odpočinku.

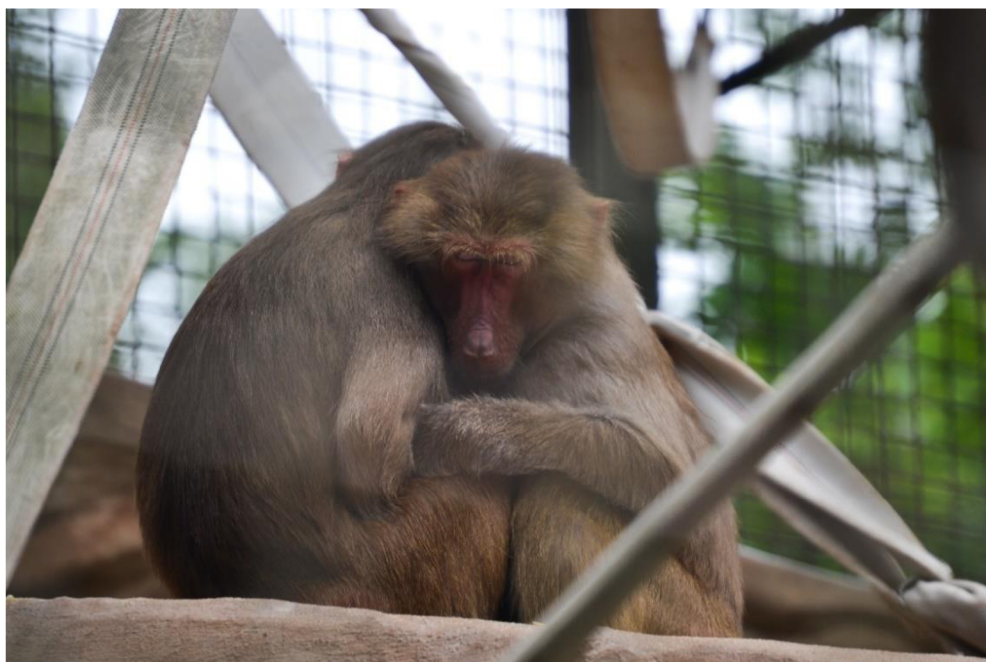
Monitoring byl zaměřen na dospělé samce (3 jedinci) a samice (11 jedinců), chování mláďat či interakce s nimi nebyly zaznamenávány. Záznamy chování byly zaznamenány do protokolu a také byl použit diktafon pro odečet času, který zvířata trávila ve společné blízkosti.

Zaznamenány byly dva typy chování: grooming a sociální blízkost při odpočinku. Grooming byl definován jako sociální interakce zahrnující péči o srst, či pokožku druhého jedince (Příloha VII, VIII). Předmětem monitoringu bylo i který jedinec toto chování provádí a kdo ho přijímá. Sociální blízkost lze definovat jako afiliativní chování, které může reflektovat přátelské vztahy (Příloha III, IV). Termín sociální blízkost lze vysvětlit anglickým termínem „social proximity“ či „friendly proximity“.

Sociální blízkost při odpočinku byla rozdělena na těsný a vzdálený kontakt. Za těsný kontakt (Obr. 9) bylo označeno, když jedinec A bude sedět či ležet v kontaktu do 10 cm od jedince B a bude se dotýkat trupem, končetinou, či hlavou, kromě ocasu a nebude probíhat žádné jiné chování. Vzdálený kontakt byl definován, kdy jedinec sedí dál než 10 cm od jakéhokoliv dalšího jedince bez sociální interakce. Toto bylo podmíněné odpočinkovým chováním, kdy jedinec bude sedět na sedacích mozolech v uvolněné pozici, či ležet a nebude probíhat jiné chování. Bylo též zaznamenáno, kdy jedinec odpočíval samostatně a nebylo možné určit žádného jedince, který by splňoval kritéria pro těsný či vzdálený kontakt (Příloha V, VI). Tento záznam byl též podmíněn podmínky pro odpočinkové chování. Vzdálenost byla více než 1 metr, při této vzdálenosti zvířata spolu zřídka kdy interagovala.

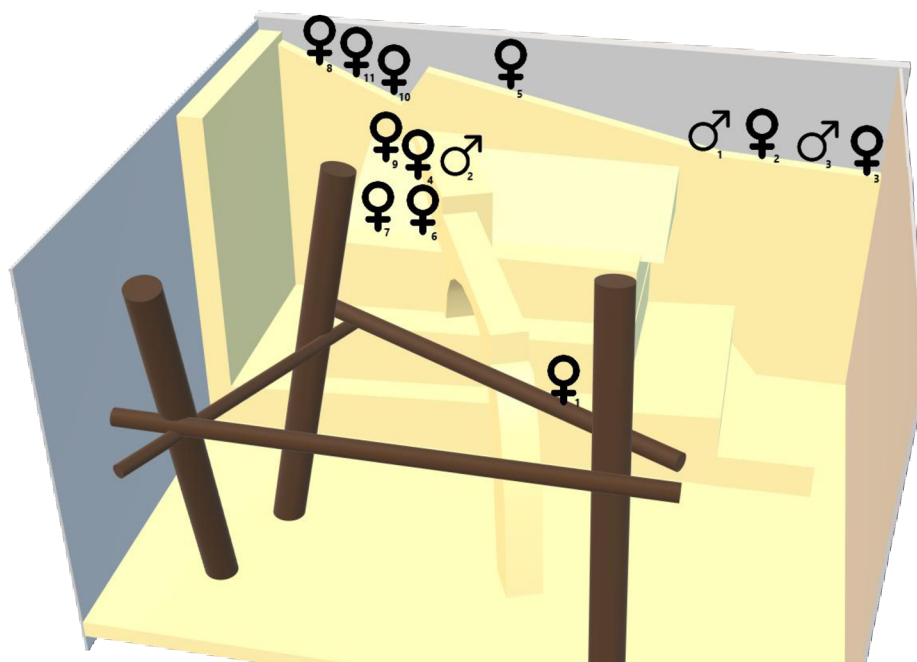


Obrázek 8: Grooming dospělých samic (Chmelařová 2022).



Obrázek 9: Těsný kontakt (Chmelařová 2022).

Ke sběru dat byla navíc přidána pozice zvířat v expozici (Obr. 10). Záznam probíhal vždy ve stejný čas pro všechna zvířata. K zákresu byl vybírán vždy čas, kdy se všichni jedinci věnovali určité formě odpočinku či groomingu. V tomto čase se žádný dospělý jedinec nekrmil a neprojevoval jiné chování. Pro lepší orientaci byla zvířatům přiřazena čísla. Samci byli označeni ♂₁- Gunter, ♂₂- Dittrich, ♂₃- Helmut. Samice byly označeny ♀₁- Keren, ♀₂- Logan, ♀₃- Nelly, ♀₄- Kešťa, ♀₅- Asmara, ♀₆- Niky, ♀₇- Cora, ♀₈- Arwen, ♀₉- Čtverylka, ♀₁₀- Mystika, ♀₁₁- Nakina.



Obrázek 10: Záznam preferovaných míst v průběhu pozorování; průměr ze všech pozorování (Chmelařová 2022).

4.3 Statistická analýza

Všechna data byla analyzována ve statistickém programu Statistica verze 12.

Při hodnocení první hypotézy H_1 byly zahrnuty všechny dospělé samice (5–27 let). Získaná data byla vyhodnocována pomocí zobecněného lineárního modelu (GLM, Generalized Linear Model). Do modelu byly zahrnuty fixní faktory, které by mohly ovlivnit četnost groomingu mezi samicemi (Tab. 3). Jednalo se o vzájemnou příbuznost, říji a zda samice měla mládě. Příbuznost byla zakódována do čtyř skupin: 0- příbuznost 0 %, 1- příbuznost 12,5 %, 2- příbuznost 25 %, 3- příbuznost 50 %.

Získaná data pro druhou hypotézu H_2 byla vyhodnocena pomocí GLM. Do modelu byly zahrnuty fixní faktory, které by mohly ovlivnit četnost společného odpočinku u samic. Byl zvolen faktor příbuznosti a zda samice měla u sebe mládě. Příbuznost byla taktéž zakódována do čtyř skupin: 0- příbuznost 0 %, 1- příbuznost 12,5 %, 2- příbuznost 25 %, 3- příbuznost 50 %.

Třetí hypotéza H_3 byla vyhodnocena pomocí GML, tentokrát bylo opakování vztaženo na jedince. Jako závislá proměnná byl označen celkový počet groomingu, který byl samicí věnován v průběhu sledování do ostatních jedinců. Za nezávislé proměnné byla označena říje a vzdálenost samce při odpočinku. Opět rozdělená vzdálenost do 10 cm a nad 10 cm.

5 Výsledky

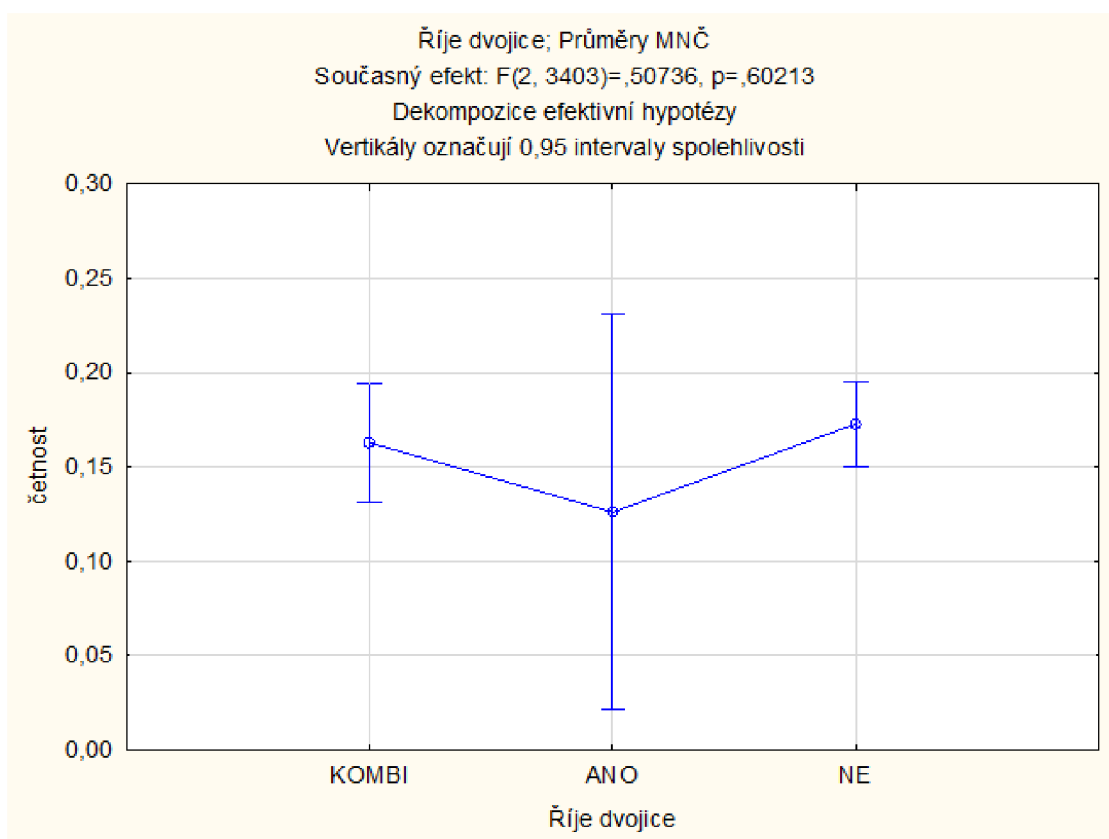
5.1 Grooming

Při testování hypotézy H_1 bylo zjišťováno, zda existuje statisticky významný rozdíl mezi příbuzností a četností groomingu u samic paviána plástíkového. Fixní faktory říje (viz Graf 1) a přítomnost mládě nejsou statisticky průkazné (Graf 2). Neexistuje staticky významný rozdíl mezi říjí, či přítomností mláděte a četností groomingu. Ovšem spojnicový graf ukazuje, že přítomnost mláděte lehce vedla ke zvýšení četnosti groomingu (Graf 2). Fixní faktor příbuznosti je statisticky významný ($p=0,000000<\alpha$) viz tabulka (3) a graf (3). Z podrobnějšího vyhodnocení faktoru příbuznosti je i ze spojnicového grafu (3) patrné, že 50 % příbuznost je signifikantně vyšší než u ostatních skupin. Hypotézu H_1 tedy nelze zamítnout.

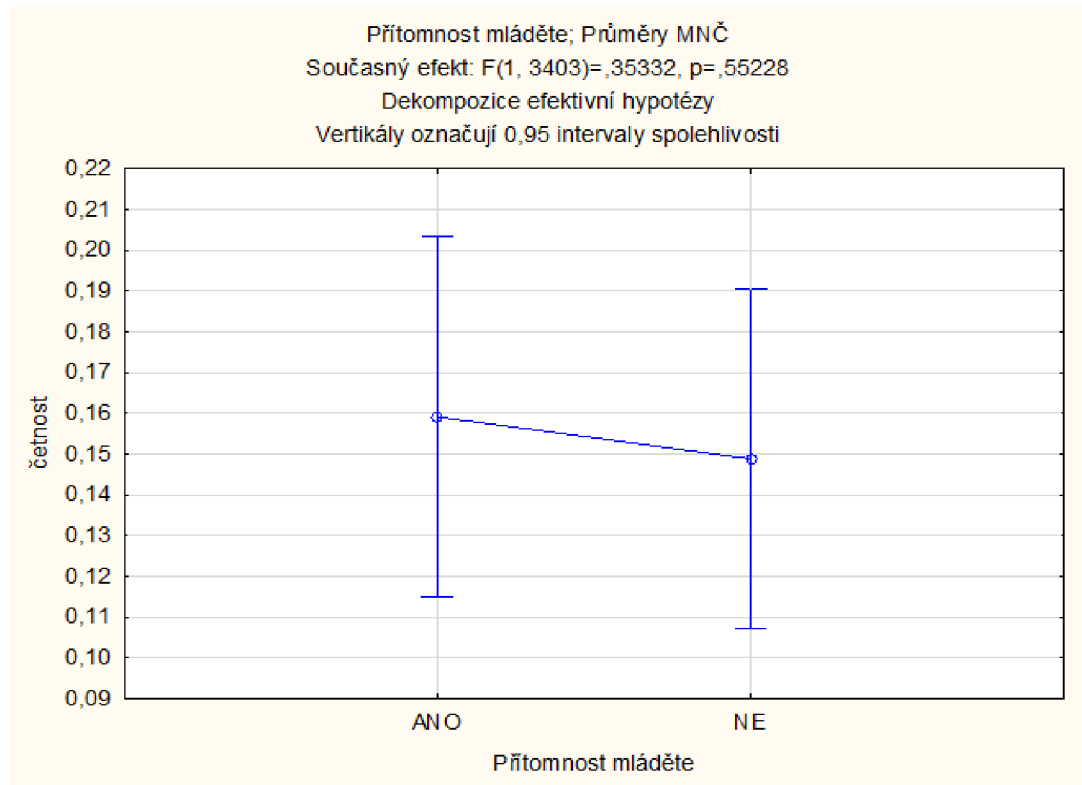
Tabulka 3: Statistické vyhodnocení fixních faktorů (říje, mládě, příbuznost) na četnost groomingu

Efekt	Jednorozměrné testy významnosti pro četnost Sigma-omezená parametrizace Dekompozice efektivní hypotézy				
	SČ	Stupně volnosti	PČ	F	p
Abs. člen	11,8921	1	11,89214	58,63736	0,000000
Říje dvojice	0,2058	2	0,10290	0,50736	0,602126
Přítomnost mláděte	0,0717	1	0,07166	0,35332	0,552279
Příbuznost	31,0369	3	10,34563	51,01191	0,000000
Chyba	690,1562	3403	0,20281		

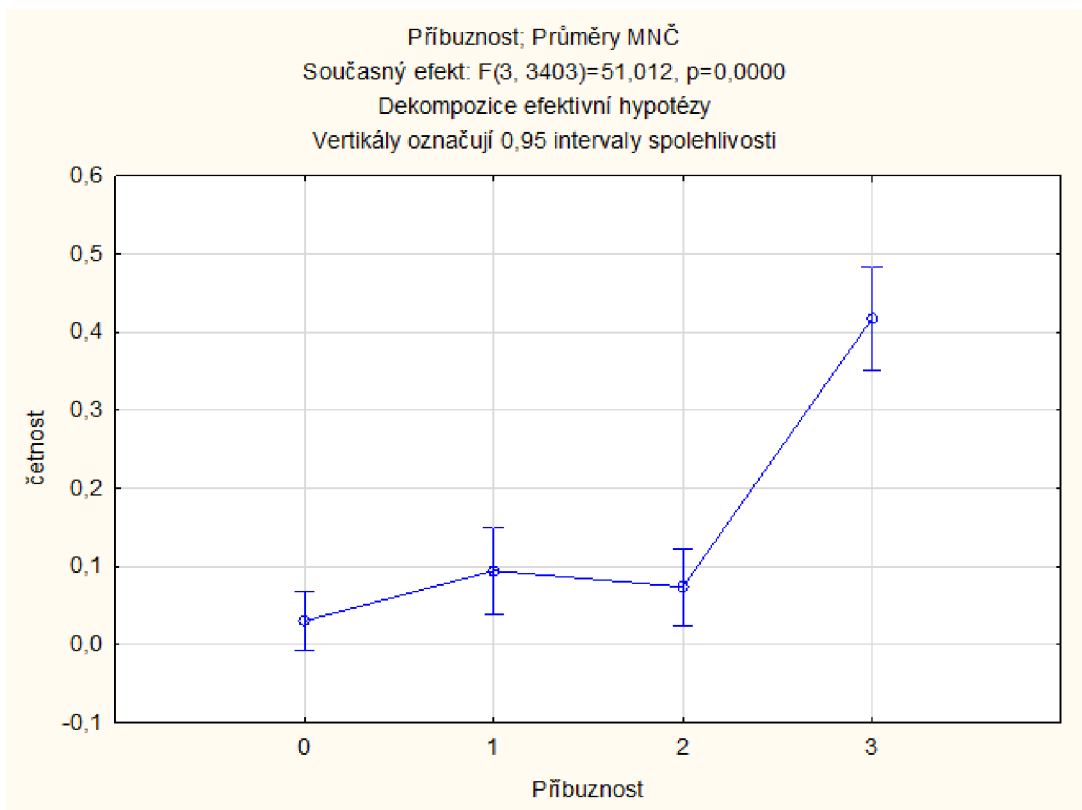
Graf 1: Spojnicový graf vlivu říje a četnosti groomingu



Graf 2: Spojnicový graf vlivu přítomnosti mláděte a četnosti groomingu



Graf 3: Spojnicový graf vlivu příbuznosti na grooming



Tabulka 4: Párové porovnání skupin příbuznosti

Č. buňky	Scheffeho test; proměnná četnost Pravděpodobnosti pro post-hoc testy Chyba: Between MSE = ,20281, sv = 3403,0				
	Příbuznost skupina	1 ,04696	2 ,10599	3 ,08871	4 ,43145
1	0		0,103251	0,249323	0,00
2	1	0,103251		0,945163	0,00
3	2	0,249323	0,945163		0,00
4	3	0,000000	0,000000	0,000000	

5.2 Sociální blízkost při odpočinku do 10 cm a nad 10 cm

Při vyhodnocení H_2 bylo zjišťováno, zda existuje staticky významný rozdíl ve vzdálenosti při odpočinku a příbuznosti samic paviánů plástíkových. K vyhodnocení byl připojen faktor vlivu přítomnosti mláděte u matky.

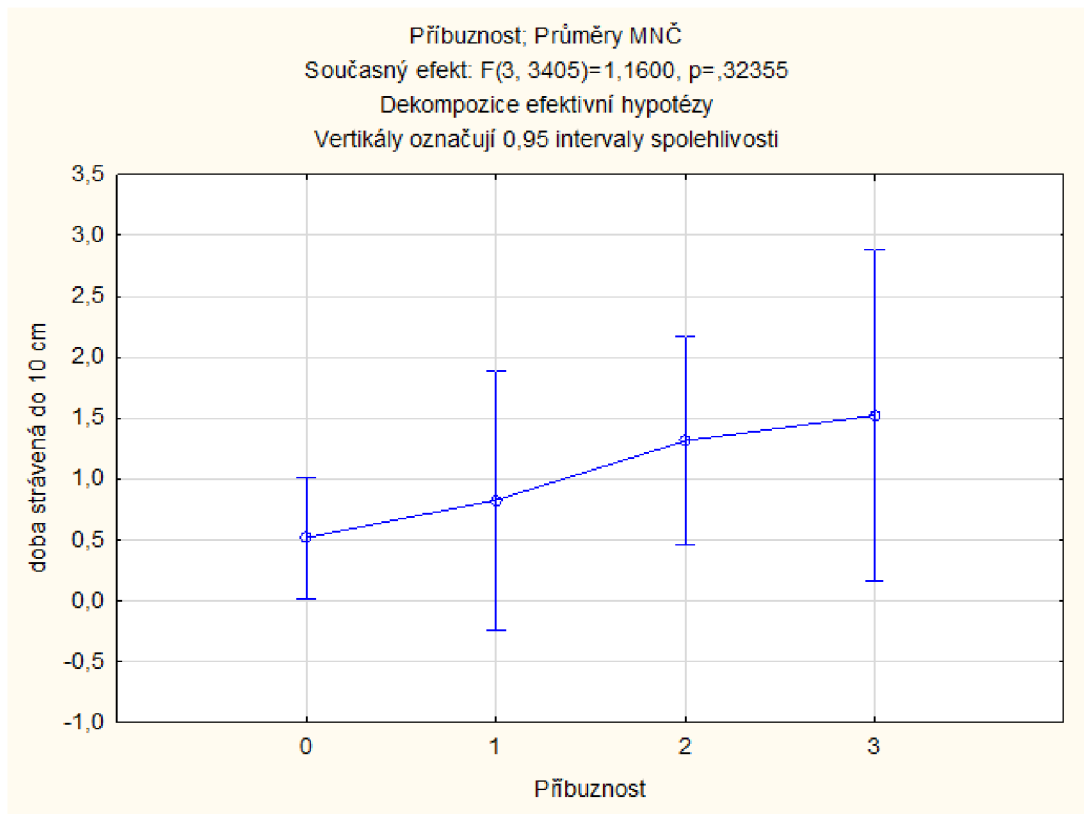
5.2.1 Odpočinek do 10 cm

Při vyhodnocení společného odpočinku do 10 cm nebyl zjištěn statisticky významný rozdíl ($p=0,323546 > \alpha$) mezi dobou odpočinku a příbuzností (Tab. 4; Graf 4). Ovšem spojnicový graf doby strávené v kontaktu do 10 cm a příbuznosti ukazuje, že se stoupající mírou příbuznosti, stoupala mírně i doba strávená ve společné blízkosti. Není statisticky významný rozdíl mezi samicí s mládětem a bez mláděte (Tab. 4; Graf 5). Hypotézu H_2 tedy nelze přijmout a je zamítnuta.

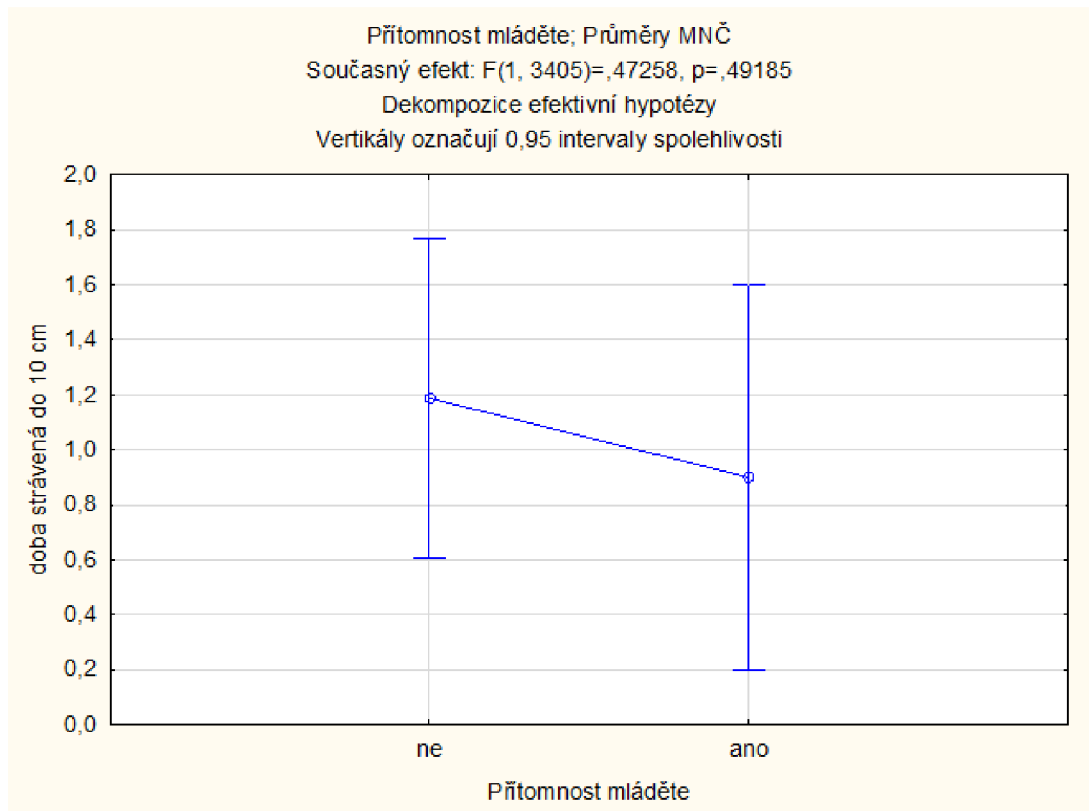
Tabulka 4: Jednorozměrný test pro vyhodnocení faktorů (příbuznost, přítomnost mláděte) pro sociální blízkost při odpočinku do 10 cm

Efekt	Jednorozměrné testy významnosti pro dobu strávenou do 10 cm Sigma-omezená parametrizace Dekompozice efektivní hypotézy				
	SČ	Stupně volnosti	PČ	F	p
Abs. člen	1997,3	1	1997,253	16,89626	0,000040
Příbuznost	411,3	3	137,115	1,15996	0,323546
Přítomnost mláděte	55,9	1	55,862	0,47258	0,491851
Chyba	402494,3	3405	118,207		

Graf 4: graf popisující závislost délky sociální blízkosti při odpočinku do 10 cm a míry příbuznosti



Graf 5: Spojnicový graf popisující závislost délky sociální blízkosti při odpočinku do 10 cm a přítomnosti mláďete



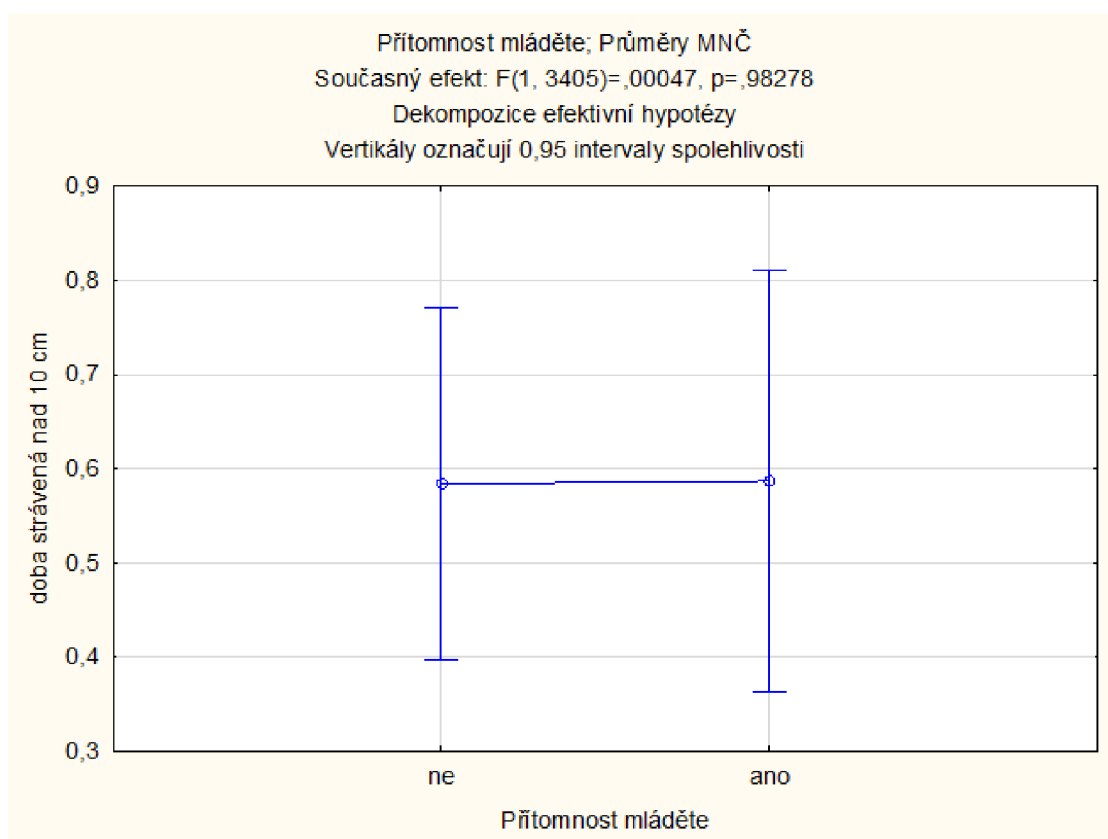
5.2.2 Odpočinek nad 10 cm

Při testování, zda existuje statisticky významný rozdíl mezi dobou odpočinku nad 10 cm a příbuzností mezi samicemi bylo zjištěno, že statisticky významný rozdíl existuje ($p=0,008465 < \alpha$) (Tab. 5). Při podrobnějším vyhodnocení byl zjištěn staticky významný rozdíl mezi nepříbuznými samicemi a příbuznými samicemi ze skupiny 1 (příbuznost 12,5 %) ($p=0,011037 < \alpha$) (Tab. 6; Graf 7). Druhý faktor přítomnosti mláděte není statisticky významný ($p > \alpha$) (Graf 6).

Tabulka 5: Jednorozměrný test pro vyhodnocení faktorů (přítomnost mláděte, příbuznost) na sociální blízkost při odpočinku nad 10 cm

Efekt	Jednorozměrné testy významnosti pro dobu strávenou nad 10 cm Sigma-omezená parametrizace Dekompozice efektivní hypotézy				
	SČ	Stupně volnosti	PČ	F	p
Abs. člen	629,02	1	629,0151	52,10161	0,000000
Přítomnost mláděte	0,01	1	0,0056	0,00047	0,982781
Příbuznost	141,54	3	47,1789	3,90785	0,008465
Chyba	41108,06	3405	12,0729		

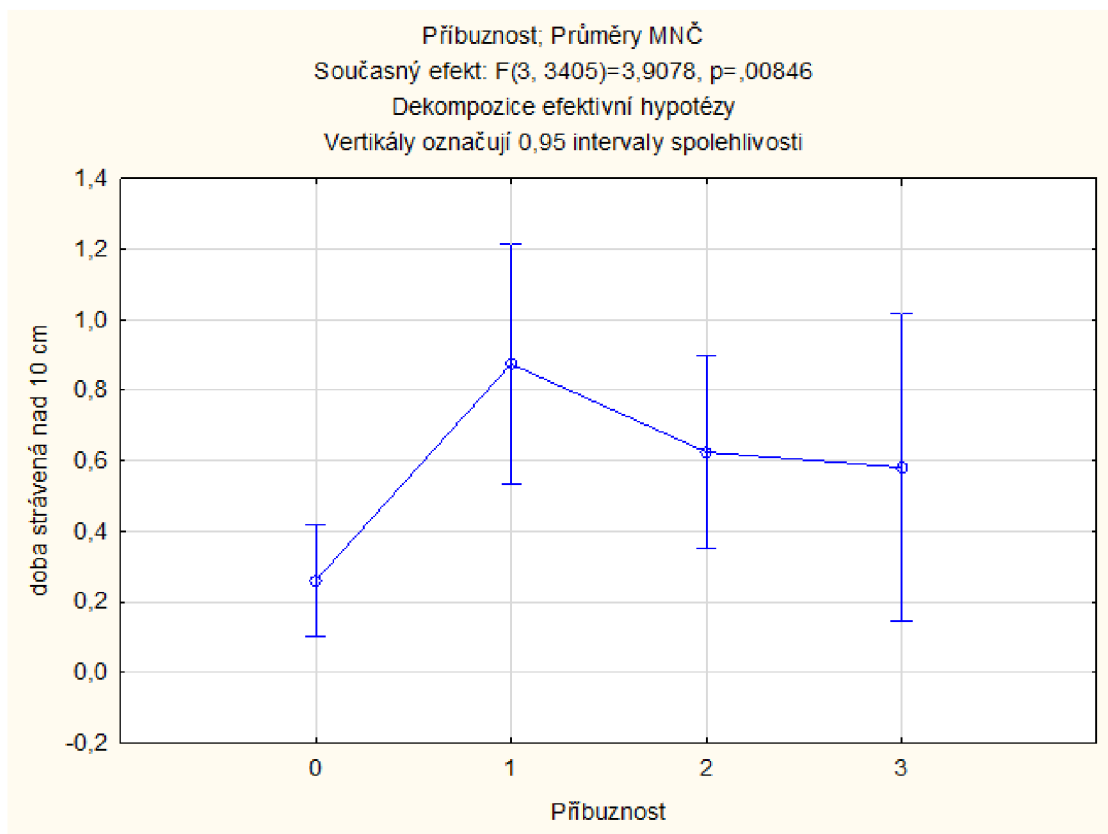
Graf 6: Spojnicový graf popisující závislost délky sociální blízkosti při odpočinku nad 10 cm a přítomnost mláděte



Tabulka 6: Párové porovnání skupin příbuznosti

Č. buňky	Scheffeho test; proměnná pro dobu strávenou nad 10 cm Pravděpodobnosti pro post-hoc testy Chyba: Between MSE = 12,073, sv = 3405,0				
	Příbuznost skupina	1 ,26212	2 ,87364	3 ,62459	4 ,58087
1	0		0,011037	0,157019	0,600442
2	1	0,011037		0,726401	0,772142
3	2	0,157019	0,726401		0,998761
4	3	0,600442	0,772142	0,998761	

Graf 7: graf popisující závislost délky sociální blízkosti při odpočinku nad 10 cm a míry příbuznosti



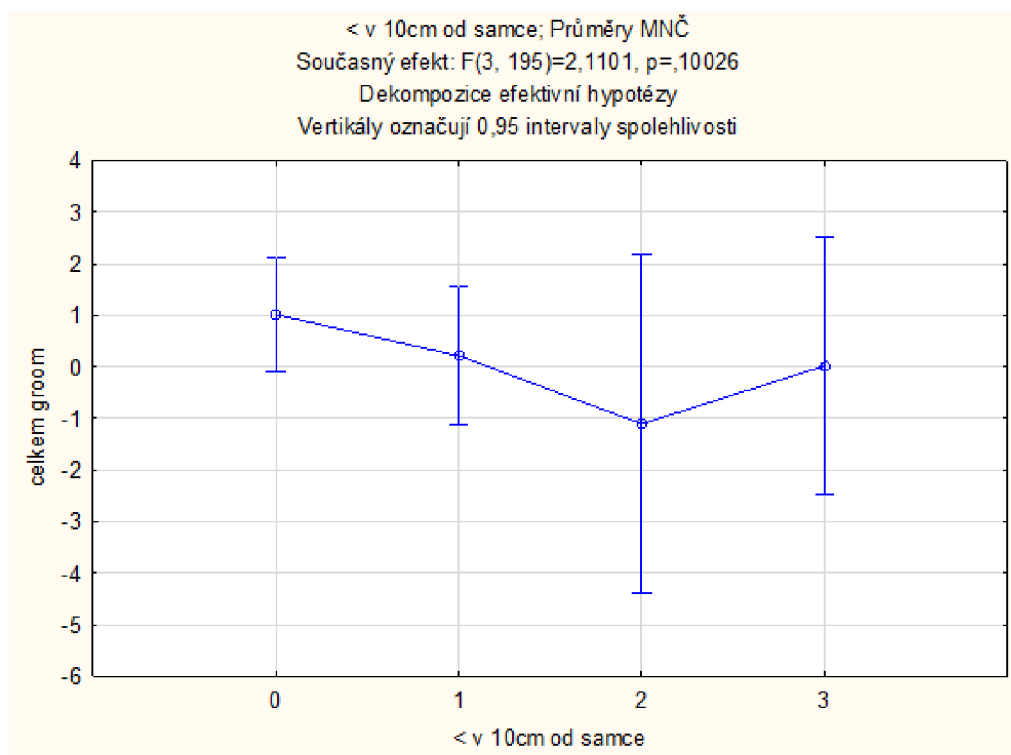
5.3 Vzdálenost od samce

Při hodnocení H_3 bylo hodnoceno, zda existuje staticky významný rozdíl mezi četností groomingu, který samice získala v průběhu sledování a její vzdáleností od samce. Četnost groomingu a četnost vzdálenosti samice od samce při odpočinku do 10 cm není staticky významná, což je i patrné z tabulky (Tab. 7) a grafu (Graf 8). Avšak statisticky průkazný rozdíl byl zjištěn u nezávislé proměnné nad 10 cm od samce ($p=0,004184 < \alpha$) (Graf 9). Z tabulky (Tab. 8) je parné, že staticky významný rozdíl je mezi kódem 0 a 1. Faktor říje nebyl staticky významný (Graf 10).

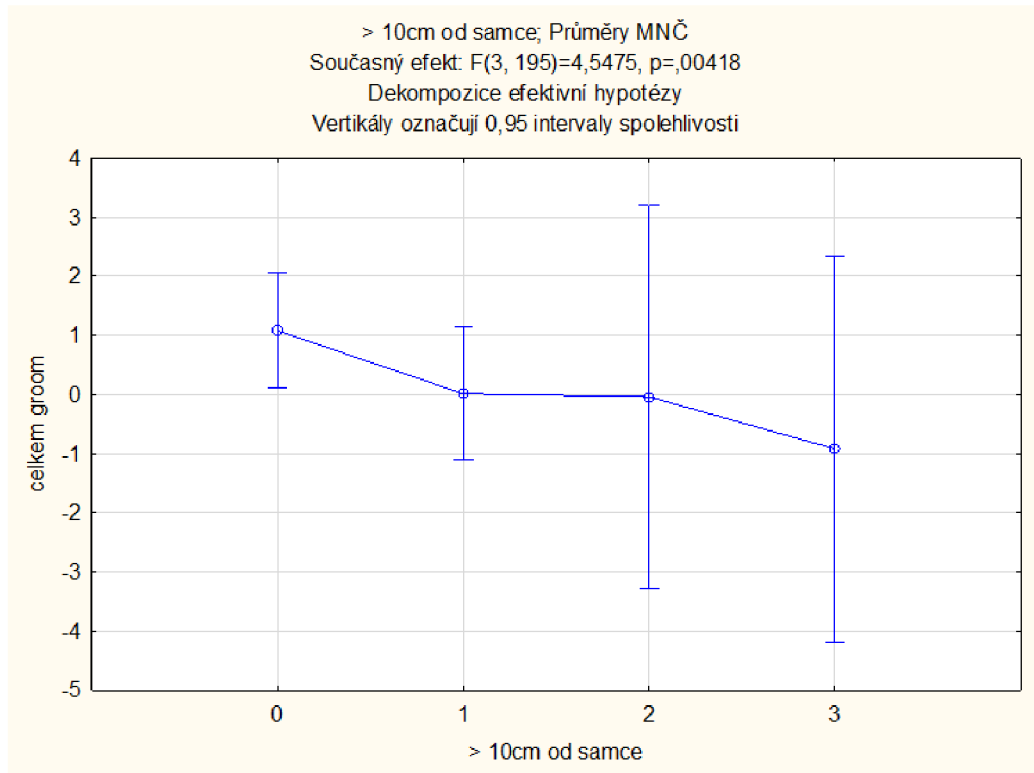
Tabulka 7: Jednorozměrný test porovnání celkového groomingu a nezávislých proměnných (říje, vzdálenost od samce do 10 cm, vzdálenost od samce nad 10 cm).

Efekt	Jednorozměrné testy významnosti pro celkový grooming Sigma-omezená parametrizace Dekompozice efektivní hypotézy				
	SČ	Stupně volnosti	PČ	F	p
Abs. člen	0,0053	1	0,00533	0,002175	0,962850
říje	0,3789	1	0,37887	0,154697	0,694516
< v 10cm od samce	15,5036	3	5,16785	2,110074	0,100256
> 10 cm od samce	33,4126	3	11,13755	4,547548	0,004184

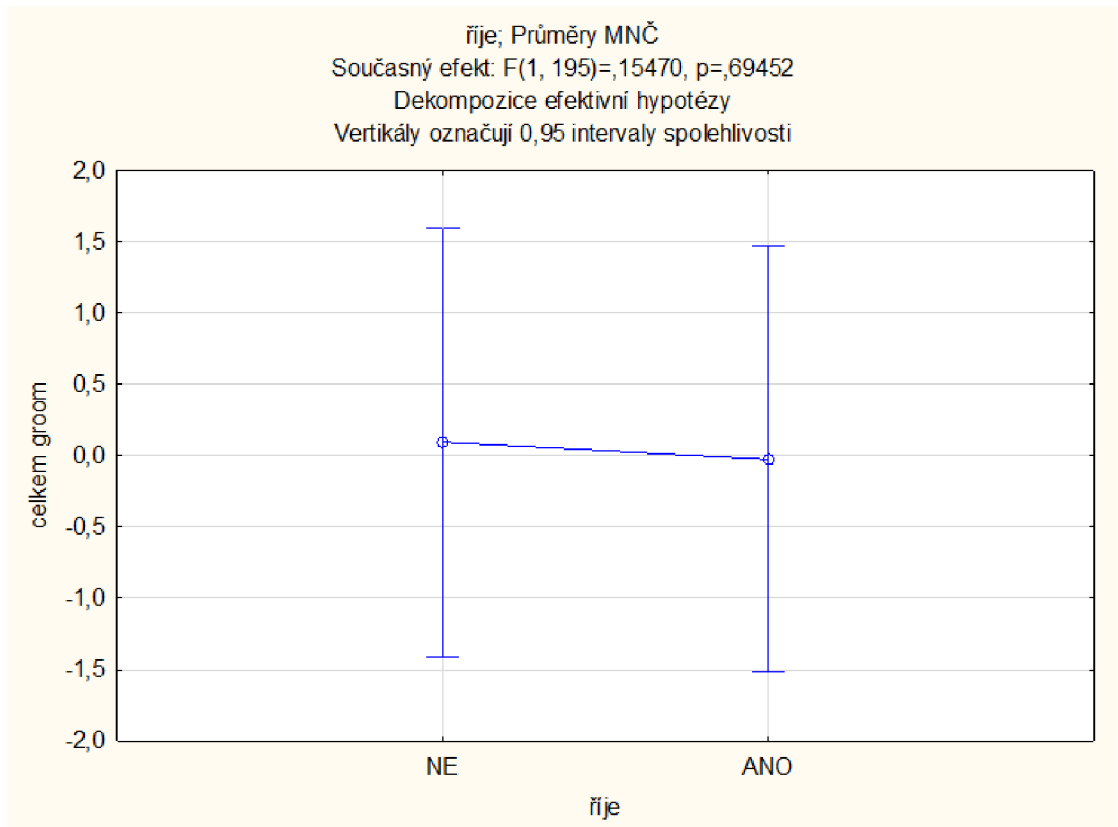
Graf 8: Spojnicový graf popisující celkovou četnost groomingu a vzdálenost od samce při odpočinku do 10 cm.



Graf 9: Spojnicový graf popisující celkovou četnost groomingu a vzdálenost od samce při odpočinku nad 10 cm



Graf 10: Spojnicový graf popisující celkovou četnost groomingu a říjí samice



Tabulka 8: Párové porovnání četnosti groomingu a četnosti vzdálenosti od samce nad 10 cm.

Č. buňky	Scheffeho test; proměnná celkem grooming Pravděpodobnosti pro post-hoc testy Chyba: Between MSE = 2,4491, sv = 195,00				
	>10 cm od samce	1 2,0000	2 1,0000	3 1,0000	4 0,0000
1	0		0,013373	0,938892	0,654629
2	1	0,013373		1,000000	0,940955
3	2	0,938892	1,000000		0,976848
4	3	0,654629	0,940955	0,976848	

6 Diskuze

Získané výsledky potvrdily předpoklad první hypotézy, že četnost groomingu souvisí se vzájemnou příbuzností jednotlivých samic. Více příbuzné samice tráví více času vzájemným opečováváním. Další zahrnuté faktory jako přítomnost mláděte u matky či říje jedné nebo obou samic neměly na četnost groomingu signifikantní vliv.

Druhá část pozorování byla zaměřena na sociální blízkost, která je typická v době odpočinku. Zde výsledky nepotvrdily predikci, že příbuznější samice budou odpočívat blízko sebe (do 10 cm). Faktor vlivu přítomnosti mláděte nebyl též staticky významný. Naopak, v případě odpočinku samic nad 10 cm byl potvrzen staticky významný rozdíl. Ze tří kategorií příbuznosti byl zjištěn signifikantní rozdíl u příbuznosti samic 12,5 %. Přítomnost mláděte též neměla vliv na následnou vzdálenost při odpočinek (nad 10 cm).

Třetí hypotéza hodnotila, zda samice, které jsou více groomovány, budou mít kratší vzdálenost (<10 cm) od samce, než samice které budou méně groomované. Tato hypotéza se ukázala jako statisticky nevýznamná. Naopak, samice, které byly více groomované od ostatních samic měly vzdálenost při odpočinku vyšší (>10 cm). Další zahrnutý faktor říje u samice neměl signifikantní vliv na četnost groomingu a vzdálenosti od samce při odpočinku.

6.1 Grooming

O vlivu příbuznosti na sociální vztahy mezi samicemi paviána pláštíkoveho bylo doposud provedeno málo studií. První hypotéza byla stanovena za předpokladu, že více příbuzné samice budou mít mezi sebou více afiliativní vztahy, které můžeme pozorovat pomocí sociálního chování jako je grooming.

Přátelské vazby založené na příbuznosti mezi samicemi můžeme pozorovat u mnoha živočišných druhů. Převážně u druhů, kde jsou vazby mezi samicemi silnější, například u savanových paviánů (Swedell 2002).

Výsledky této studie prokazují, že jisté vazby založené na příbuznosti mezi samicemi paviána pláštíkoveho existují. Starší studie označily vztahy mezi samicemi za relativně nevyvinuté a nediferencované (Kummer 1968), což je v rozporu s výsledky této studie. Naopak novější studie (Swedell 2002) se již na tyto vazby zaměřují a naznačují, že některé samice měly vnitřní motivaci k udržení sociálního vztahu s konkrétní samicí než s ostatními, jak poukazují i výsledky této studie.

Podporu pro výše uvedenou predikci lze najít i v dalších studiích zabývajících se ostatními druhy paviánů, kdy vyšší četnost groomingu byla pozorována mezi příbuznými samicemi (Walters 1981; Silk et al. 1999). U Goril horských (*Gorilla beringei* Matschie, 1903), které stejně jako paviáni pláštíkovi žijí ve stejné organizované sociální struktuře, příbuzné samice interagují

více afiliativně a méně agonisticky než nepříbuzné samice (Watts 1994). Také Silk (1982) pozoroval u makaků kápoých (*Macaca radiata* Geoffroy, 1812) v lidské péči jak příbuznost a pozice ve skupině ovlivňuje distribuci a míru groomingu a vytváření vztahů. Samice používaly reciproční grooming častěji u příbuzné samice než u nepříbuzné samice podobného postavení, což je ve shodě s výsledky této studie.

K jiným závěrům došla studie Leinfender et al. (2001). Dle nich je v lidské péči nejdůležitější faktor vzájemná důvěra a loajalita. Dle této studie můžou být vztahy v OMU ovlivněné dominancí a strategiemi snižující napětí, tudíž příbuznost bude méně důležitá při vzájemném groomingu. To je v rozporu s touto studií, kde vzájemná příbuznost má vliv na vzájemný grooming.

Během této studie byly pozorovány vztahy, které překračovaly hranice jednotlivých OMU (one male unit). Samice Kestá v OMU samce Güntera interagovala se samicemi Asmarou a Niky, které se nacházely v OMU samce Ditricha. Oba vztahy byly podpořeny blízkou příbuzností matka-dcera a dcera-matka. Mezi těmito příbuznými samicemi byly pozorované afiliativní interakce, jako je grooming či společný odpočinek. Jednalo se o jediný opakovaný kontakt mezi samicemi z rozdílných jednotek. Podobně motivované interakce, které přesahovaly hranice jednotlivých OMU, byly pozorované také ve volné přírodě (Swedell 2006).

Ačkoliv se příbuznost mezi samicemi paviánů pláštíkových nepovažovala za důležitou, některé studie zmiňují vliv příbuznosti při transferu samic mezi jednotlivými OMU (Swedell 2000). Transfer mohl být iniciován samicí z různých důvodů, jako například smrt vůdčího samce, ztráta zájmu o samice ze strany samce kvůli nemoci, či samec postupně ztratil samice kvůli pokročilejšímu věku, a tudíž neschopnosti samice bránit. Za těchto okolností mohou být samice schopné a motivované vybrat si OMU podle toho, zda neobsahuje příbuzné samice. Některé transfery mohou být tedy dobrovolné. Samice tedy dokáží rozeznat mateřskou příbuznost (Städele et al. 2016). Jeden takovýto transfer proběhl i během této studie. Transfer proběhl do skupiny, kde byla většina samic příbuzných ze skupiny, kde si nebyla příbuzná žádná samice. Je tedy možné, že přesun byl též motivovaný příbuzností a nebyl pouze iniciován samcem. Afiliativními vztahy, byly udržovány i když se samice nacházely v jiné jednotce.

Dle Swedell (2002) byl nejsilnější pozorovaný faktor počet samic v OMU. Průměrně se v samčí jednotce nacházelo 2,6 samic. Ve starší studii Kummer (1968) byl průměrný počet samic na OMU 2,2, tudíž nižší. Tato studie označila vztahy mezi samicemi za relativně nevyvinuté a nediferencované, což mohlo být způsobené faktorem, že samice neměly k dispozici jiné sociální partnery. Tvzení o faktoru velikosti skupiny může být v souladu s touto studií. Průměr ve dvou OMU byl 5,5 samice na jednotku. Tudíž samice mohou teoreticky mít na výběr více sociálních partnerů. Například samice, která je jediná v OMU bude mít teoreticky k dispozici pouze jednoho partnera pro sociální interakce, tedy dominantního samce.

Ve volné přírodě jsou paviáni pláštíkovi řazeni do modelu, který označuje vazbu mezi samicemi za slabší a spíše silnější křížovou vazbu mezi opačným pohlavím. To znamená, že samice by neměly prospěch z utváření samičích vazeb, jelikož se nacházejí v prostředí, které nepodporuje soutěž o potravní zdroje (Wrangham 1980; Byrne et al. 1989; Isbell 1991; Barton et al. 1996). Je potřeba vzít v potaz, že v lidské péči jsou zvířata nucena se vyrovnat s odlišně nastavenými podmínkami. Potrava je zde shlukována tudíž i obhájitelná. Při takovýchto podmínkách je pro samice výhodné tvořit vazby mezi samicemi, které budou založené na příbuznosti.

Do statistického modelu byly zahrnuty i případné vedlejší faktory, které by mohly ovlivnit intenzitu groomingu a to přítomnost mláděte (kojenec) a říje samice.

V případě prvního faktoru, přítomnost mláděte, nebyl tento efekt staticky potvrzen, nicméně grafické znázornění (Graf 2) vykazuje určitý trend, že četnost groomingu se lehce zvedla při přítomnosti mláděte. Novorození primáti jsou extrémně atraktivní pro další členy skupiny, zejména po subadultní samice a adultní samice (Maestripieri 1994; Manson 1999; Silk 1999; Frank & Silk 2009). Samice paviánů se vytrvale snaží dotýkat, očichávat, či prohlížet novorozená mláďata. Matky z pravidla toto chování tolerují, ale samy ho neinicují. Z pravidla, čím je mládě mladší, tím je větší zájem jak o jeho matku, tak o mládě samotné. S rostoucím věkem mláděte tento zájem upadá (Silk et al. 2003). Lze říci, že i výsledky této studie naznačují podobné závěry, dle pozorování čtyř samic s kojennými mláďaty. Například samice Kestřa měla novorozené mládě, o které projevovaly zájem jí nepříbuzné samice ze stejné OMU, tak příbuzné samice z druhé OMU. S tímto zájmem byl spojený i zvýšený zájem o samici.

Druhým faktorem zahrnutým do statistického modelu byla říje u samic. Říji samice lze z behaviorálního hlediska definovat, jako stav, kdy jsou samice více atraktivní a také vnímavější. Říje je také je charakterizována zvýšením sexuálního chování (Rooker & Gavrilets 2020). Swedell (2006) pozorovala ve volné přírodě u samic paviána pláštíkového chování v době říje. Většina samic se od samce nevzdálila na více než 10 metrů. V této době bylo pozorováno změna v četnosti groomingu. Samec věnoval samici zvýšenou pozornost ve srovnání se samicemi, které v říji nebyly. Grooming mezi samicemi byl v době říje signifikantně nižší. Toto tvrzení je v souladu s výsledky této studie, ačkoliv nejsou staticky průkazné. Z grafu (Graf 1) je patrné, že četnost vzájemného groomingu mezi samicemi byla nejnižší v době, kdy byly v říji obě samice. Nejvyšší četnost groomingu mezi samicemi byla zaznamenána, pokud obě samice v říji nebyly. Pokud byl efekt kombinovaný (v době kdy jedna samice byla v říji a druhá ne) byla četnost nižší, než pokud samice v říji nebyly. Toto může být vysvětleno velikostí jednotky, neboť v případě říje u více než jedné samice ve stejný čas samec nevěnoval plnou pozornost pouze jedné samici.

6.2 Sociální blízkost při odpočinku

V rámci druhé hypotézy se předpokládalo, že těsný kontakt do 10 cm bude pozitivně korelovat s mírou příbuznosti u chovaných samic. Tento efekt nebyl staticky prokázán. Grafické znázornění výsledků (Graf 4) naznačuje mírný trend závislosti doby strávené společným odpočinkem a příbuzností samic. To může být vysvětleno efektem velikosti skupiny, kde ve větší skupině se nachází i více samic, které jsou si více příbuzné.

Vyhledávání blízkého kontaktu je jeden z afiliativního chování napříč různými druhy živočichů. Sezení blízko u sebe je často proloženo groomingem a může být dobrým nástrojem pro charakterizování jednotlivých dyád. U jiných druhů primátů, například makaků jávských se ukázalo, že těsná prostorová blízkost je platným měřítkem sociálních vztahů a také může fungovat jako usmiřující chování po konfliktu (Cords 1993).

Obecně u druhů, kde je sociální struktura víceúrovňová je patrné, že členové OMU si udržují vzdálenost od sebe výrazně kratší než od členů jiných jednotek. To bylo pozorováno i u langura čínského (*Rhinopithecus roxellana* Milne-Edwards, 1870), který má též sociální strukturu složenou z jednotlivých OMU (Qi et al. 2004), obdobně jako u paviánů pláštíkových v této studii.

U vzájemného odpočinku samic ve vzdálenosti nad 10 cm se předpokládalo, že bude častější u nepříbuzných samic než příbuzných. Statistické vyhodnocení ukázalo, že významný rozdíl byl u skupiny s nižší hodnotou příbuznosti, tedy 12,5 %. Tento efekt může být vysvětlen určitou prostorovou soudružností, kdy se OMU z pravidla zdržují na podobných místech expozice. Všechny příbuzné samice se nacházely ve větší jednotce samce Dittricha. V druhé jednotce samce Güntera se nacházejí všechny vzájemně si nepříbuzné samice. Tento výsledek může též odrážet nevhodně zvolenou vzdálenost při vyhodnocování sociální blízkosti pro tento druh. Ačkoliv Swedell (2002) využívala takto nastavenou metodiku (vzdálenost do 10 cm a nad 10 cm) u paviánů pláštíkových ve volné přírodě, jakožto ukazatel vzájemných vazeb. U jiných druhů primátů pro vyhodnocení vzájemných vazeb mezi jedinci se zaznamenávala vzdálenost při sezení do 50 cm. Tuto vzdálenost používal například Cords (1993) u makaků jávských při vyhodnocování usmiřovacího chování, které mělo odrážet přátelské vztahy. Těsná sociální a prostorová blízkost je tedy platné měřítko pro určení sociálních vztahů a také může fungovat jako usmiřovací chování po konfliktu.

U langurů čínských studie naznačila, že koeficient pro shlukování je nízký. Toto naznačuje, že smrt či jiné odstranění jakéhokoliv jedince by významně nenarušilo sociální strukturu. Výsledky též naznačily, že vzájemná blízkost se vyskytuje běžně mezi členy jednotky, ale může také nastat mezi samicemi různých OMU. Langurové čínští mají tedy uvolněný sociální systém nikoli rigidní založený na samičích vazbách (Zhang et al. 2012). Toto zjištění může být běžný

trend pro druhy, které žijí ve víceúrovňových societách, obdobně jako je tomu v případě zde monitorovaných pavíánů pláštíkových.

Do statistického modelu byl zahrnut i případný vedlejší faktor, který by mohl ovlivnit sociální blízkost, a to přítomnost mláděte (kojenec). Avšak přítomnost mláděte nebyla statisticky významná u žádné vzdálenosti společného odpočinku. Na grafickém vyhodnocení je patrné (graf 5), že těsný odpočinek (do 10 cm) byl častější, pokud samice mládě neměla. To je možné vysvětlit dvěma způsoby. Mláďata byla různého staří a novorozené mládě nebylo přítomno během celého pozorování. Na začátku pozorování byla přítomna tři mláďata ve věku čtyři, pět a osm měsíců věku. V tomto věku už o mládě nemusel být takový zájem jako o novorozené mládě (Silk et al. 2003). Druhá možnost, proč společný odpočinek negativně ovlivnila přítomnost mláděte, může být taková, že samice si naopak své mládě hlídala a neměla tendence iniciovat společný kontakt s dalšími samicemi.

6.3 Vzdálenost od samce

V rámci třetí hypotézy bylo předpokládáno, že samice, které jsou nejvíce opečovávané (grooming), se budou zdržovat v kratší vzdálenosti (<10 cm) od dominantního samce, na rozdíl od samic, které jsou méně opečovávané (grooming). U těchto samic se předpokládalo, že jejich vzdálenost bude delší (>10 cm). Tato hypotéza však nebyla statisticky prokázána.

Udržování si silného pouta s dominantním samcem, je pravděpodobně hlavní faktor, který přispívá k reprodukčnímu úspěchu samic. Při udržování si krátké vzdálenosti od samce, se může jednat o strategii, která by měla zamezovat vážným zraněním způsobenými samci. K agresivnímu sexuálnímu chování může docházet i u dalších druhů primátů. U makaků a pavíánů bývají samci často agresivní vůči samicím, které se pokouší o kontakt či kopulaci s jinými samci (Berenstain & Wade 1983). U goril, orangutanů a také šimpanzů samci někdy napadají samice, které se s nimi odmítají pářit (Nadler 1988; Maggioncalda et al. 2002).

Podporu pro tento výsledek lze najít v předešlých dvou hypotézách. První hypotéza prokázala, že existuje statisticky významný rozdíl mezi četností groomingu a příbuzností samic. Druhá hypotéza nebyla potvrzena, ale statistické vyhodnocení ukázalo signifikantní rozdíl mezi příbuzností a odpočinkem nad 10 cm. Je tedy možné, že příbuzné samice budou mít větší motivaci trávit čas společným odpočinkem se samicemi, které jsou jim příbuzné než s dominantním samcem. S tímto faktorem může být spojen faktor věku, kdy 44 % samic se nacházelo v post-reprodukčním věku, jelikož obecně platí, že samci preferují samice vyššího postavení. Zároveň je zde předpoklad, že se budou pářit s co nekvalitnějšími samicemi. Tyto samice se většinou vyznačují vysokou vlastní fitness neboli biologickou zdatností, který vyjadřuje schopnost konkrétního jedince předat své geny do další generace.

Do statistického modelu byl zahrnut i faktor říje, který byl hodnocen jakožto statisticky nevýznamný, což ukazuje i graf (Graf 10). Avšak vliv říje hraje velkou roli při sociálních interakcích mezi samicemi a dominantními samci. Vyšší frekvence interakce s dominantním samcem bývá v době říje než mimo říji (Swedell 2006). Swedell (2006) pozorovala, že samice, které byly v říji, trávily čas v mnohem větší blízkosti od samce. Samice, které nebyly v říji naopak trávily část času i více než 10 m od samce. Tato studie byla provedena v lidské péči, kde se zvířata musí vypořádat s omezeným prostorem, na rozdíl od zmíněné studie, které proběhla ve volné přírodě. Je tedy možné, že v lidské péči nemusí být vzdálenost od samce při odpočinku tak důležitá jako ve volné přírodě.

Ve studii Swedell (2006) bylo pozorováno, že samice paviána pláštíkovoého, které strávily kratší dobu sociální interakce s dominantním samci neměly problém se zabřeznutím a následným porodem. Naopak samice, které strávily více času s dominantním samcem neměly následně mláďata. Podobná situace byla pozorována během této studie, kdy samice Niky trávila více času groomingem svého dominantního samce než ostatních samic. Tato samice měla problém se zabřeznutím či poté následoval samovolný potrat. Swedell (2006) dále uvádí, že samice, které byly v OMU kratší dobu, trávily více času v blízkosti dominantního samce. To může být podporou pro výsledky z této studie. Obě jednotky byly spolu delší časový úsek. Poslední samice se do skupiny přidaly v roce 2017. Během pozorování proběhl jeden přesun samice do druhé OMU jednotky. Po přesunu věnovala samice více času stráveného groomingem nového dominantního samce než vzájemné sociální blízkosti. Podobné situace byly pozorované ve volné přírodě (Swedell 2006). Ačkoliv studie zmiňuje, že samice si udržují blízký kontakt od svého dominantního samce, může být v lidské péči silnější ukazatel jiné chování, například vzájemný grooming.

Seyfathův model groomingu u starosvětských primátů předpokládá, že výše postavené samice budou více opečovávány (Seyfarth 1977, 1980). Tento model je aplikovatelný například pro makaka červenolícího (*Macaca fuscata* Blyth, 1875) (Schino et al. 2007), avšak není použitelný u paviánu čakma (Silk et al. 2004). Samci kočkodanů či makaků někdy preferují samice s vyšším postavením před samice s nižším postavením (Samuels et al. 1984; Keddy 1986). Tyto možné predikce se v této studii nepotvrdily. Samci paviánů pláštíkovoých si pravděpodobně nevybírají samice podle jejich postavení.

Dle Swedell (2002) byl nejsilnější pozorovaný faktor počet samic v OMU. Průměrně se v samčí jednotce nacházelo 2,6 samic. V této studii byl průměr ve dvou OMU 5,5 samice na jednotku. Tudiž samice mohou teoreticky mít na výběr více sociálních partnerů, což může ovlivňovat následnou vzdálenost, ve které se samice pohybuje. Ve větší jednotce bude moc být větší vzdálenost samic od samce, jelikož samec nebude věnovat stejnou pozornost všem samicím.

7 Závěr

Cílem této diplomové práce bylo hlubší poznání vztahů mezi samicemi paviána pláštikového chovaného v lidské péči. Z předešlých studií bylo patrné, že toto téma stále nebylo dostatečně prostudované. Při tvorbě jednotek nehraje roli pouze samec, ale i určité vyjádření samičí volby.

Statistická analýza potvrdila první hypotézu, která říkala, že četnost groomingu bude vyšší u příbuzných samic. Je tedy patrné, že nejbližší vztahy mezi samicemi v lidské péči jsou na úrovni matka-dcera. U méně příbuzných a nepříbuzných samic nebyl statisticky významný rozdíl. Další hodnocené faktory jako přítomnost mláďete či říje samic nebyly statisticky významné. Avšak grafické vyhodnocení u vlivu přítomnosti mláďete naznačuje určitý rozdíl. To mohlo být způsobeno faktem, že mláďata byla sice kojena, ale nejednalo se u většiny o čerstvě novorozená mláďata.

Druhá hypotéza, která říkala, že vzdálenost při odpočinku bude kratší (<10 cm) u příbuzných samic a delší (>10 cm) u nepříbuzných samic, nebyla potvrzena. Při podrobnějším hodnocení bylo zjištěno, že delší vzdálenost byla statisticky významná u méně příbuzných (12,5 %) samic než u nepříbuzných či více příbuzných (25 % či 50 %) samic. Toto zjištění může být vysvětleno tím, že všechny příbuzné samice se nacházely v jedné OMU a tudíž sdílely podobná místa při odpočinku jako většina jednotky, což bylo v souladu se záznamem těchto míst při odpočinku. V této kategorii (samice s příbuzností 12,5 %) byly z většiny nejstarší samice. Je tedy možné tyto samice, že měly dostatek času na formování vzájemných vztahů. Vliv mláďete nebyl významný, což může být vysvětleno věkem mláďat kdy již nemusely být pro ostatní natolik atraktivní.

Analýza třetí hypotézy předpokládala, že samice, které jsou více opečovávány (grooming), budou mít od samce kratší vzdálenost (<10 cm) při odpočinku. Na rozdíl od samic, které budou méně opečovávány a vzdálenost těchto samic bude při odpočinku od samce delší (>10 cm). Tato hypotéza nebyla statisticky významná. Další hodnocený vliv říje nebyl též statisticky významný. Avšak signifikantní rozdíl byl zjištěn mezi četností groomingu a vzdáleností (>10 cm) samce při odpočinku. Je tedy pravděpodobné, že samci si nevybírají samici podle jejího postavení ve skupině. Přispět k tomuto výsledku mohlo i věkové rozložení, kdy 44 % samic se nachází v post-reprodukčním věku, a tudíž pro samce je již neatraktivní. Tyto samice mohou více rozvíjet vztahy mezi sebou.

Výsledky této studie přinášejí pilotní data, která mohou posloužit jako model pro budoucí obdobné studie zaměřené na vzájemné vazby mezi samicemi primátů. Tato studie také přináší jako první ucelené poznatky o vzájemných vazbách mezi samicemi paviána pláštikového v chovech v lidské péči a získané poznatky umožní zlepšit management chovu s pozitivním dopadem na welfare tohoto chovaného druhu primáta, který byl doposud zaměřen pouze na sociální vazby mezi dominantním samcem a samicemi.

Doporučení pro další studie:

- vyhodnocení vzdáleností mezi jedinci při spánku, nikoliv jen při odpočinku přes den
- hlubší poznání preference partnera při tvorbě následných dyád
- porovnání s dalšími afiliativními typy chování (mrkání, špulení rtů,..)
- sestavování skupin, kde se bude dbát na příbuznost samic nikoliv pouze samců
- design expozic umožňující jedincům (skupinám) trávit odpočinek bez vizuálního kontaktu.

8 Literatura

- Abdela A. 2020. Hamadryas Baboon Population Size and Their Distribution in Community Forest in Gasera District of Bale Zone, Southeast Ethiopia. *American Journal of Life Sciences* **8**:157.
- Alberts SC, Altmann J. 1995. Balancing Costs and Opportunities: Dispersal in Male Baboons. *The American Naturalist* **145**:279–306.
- Alberts SC, Altmann J. 2001. Immigration and hybridization patterns of yellow and anubis baboons in and around Amboseli, Kenya. *American Journal of Primatology* **53**:139–154.
- Alberts SC, Buchan JC, Altmann J. 2006. Sexual selection in wild baboons: from mating opportunities to paternity success. *Animal Behaviour* **5**:1177–1196.
- Aureli F, Cords M, van Schaik CP. 2002. Conflict resolution following aggression in gregarious animals: a predictive framework. *Animal Behaviour* **64**:325–343.
- Aureli F, Van Panthaleon Van Eck CJ, Veenema HC. 1995. Long-tailed macaques avoid conflicts during short-term crowding. *Aggressive Behavior* **21**:113–122.
- AZA Baboon Species Survival Plan. 2020. Hamadryas Baboon Care Manual. AZA Baboon Species Survival plan.
- Barton RA, Byrne RW, Whiten A. 1996. Ecology, feeding competition and social structure in baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **38**:321–329.
- Berenstain L, Wade TD. 1983. Intrasexual selection and male mating strategies in baboons and macaques. *International Journal of Primatology* **4**:201–235.
- Birrell AM, Hennessy A, Gillin A, Horvath J, Tiller D. 1996. Reproductive and neonatal outcomes in captive bred baboons (*Papio hamadryas*). *Journal of Medical Primatology* **25**:287–293.
- Byrne RW, Whiten A, Henzi SP. 1989. Social relationships of mountain baboons: Leadership and affiliation in a non-female-bonded monkey. *American Journal of Primatology* **18**:191–207.
- Coelho AM, Turner SA, Bramblett CA. 1983. Allogrooming and social status: An assessment of the contributions of female behavior to the social organization of hamadryas baboons (*Papio hamadryas*). *Primates* **24**:184–197.

- Cords M. 1993. On operationally defining reconciliation. *American Journal of Primatology* **29**:255–267.
- de Waal FBM. 1989. The myth of a simple relation between space and aggression in captive primates. *Zoo Biology* **8**:141–148.
- Dunbar RIM. 1991. Functional Significance of Social Grooming in Primates. *Folia Primatologica* **57**:121–131.
- Dunn J, Cardini A, Elton S. 2013. Biogeographic variation in the baboon: dissecting the cline. *Journal of Anatomy* **223**:337–352.
- EAZA TAG reports (2019) 2019. European Association of Zoos and Aquarias: 36-38.
- Fischer J et al. 2017. Charting the neglected West: The social system of Guinea baboons. *American Journal of Physical Anthropology* **162**:15–31.
- Fischer J et al. 2019. Insights into the evolution of social systems and species from baboon studies. *eLife* **8**:e50989.
- Frank RE, Silk JB. 2009. Grooming Exchange between Mothers and Non-Mothers: The Price of Natal Attraction in Wild Baboons (*Papio anubis*). *Behaviour* **146**:889–906.
- Frost SR, Marcus LF, Bookstein FL, Reddy DP, Delson E. 2003. Cranial allometry, phylogeography, and systematics of large-bodied papionins (primates: *Cercopithecinae*) inferred from geometric morphometric analysis of landmark data. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology* **275A**:1048–1072.
- Fuchs AJ, Gilbert CC, Kamilar JM. 2018. Ecological niche modeling of the genus *Papio*. *American Journal of Physical Anthropology* **166**:812–823.
- Gippoliti S. 2016. IUCN Red List of Threatened Species: *Papio hamadryas*. IUCN Red List of Threatened Species. Available from <https://www.iucnredlist.org/en> (accessed October, 2022).
- Goldberg TL, Wrangham RW. 1997. Genetic correlates of social behaviour in wild chimpanzees: evidence from mitochondrial DNA. *Animal Behaviour* **54**:559–570.
- Grueter CC et al. 2020. Multilevel Organisation of Animal Sociality. *Trends in Ecology & Evolution* **35**:834–847.

- Harcourt AH. 1978. Strategies of Emigration and Transfer by Primates, with Particular Reference to Gorillas. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **48**:401–420.
- Hausfater G. 1975. Dominance and reproduction in Baboons (*Papio cynocephalus*). *Contributions to primatology* **7**:1–150.
- Henriquez MC, Amann A, Zimmerman D, Sanchez C, Murray S, McCann C, Tesfaye T, Swedell L. 2021. Home range, sleeping site use, and band fissioning in hamadryas baboons: Improved estimates using GPS collars. *American journal of primatology* **83**:e23248.
- Higham JP, MacLarnon AM, Ross C, Heistermann M, Semple S. 2008. Baboon sexual swellings: Information content of size and color. *Hormones and Behavior* **53**:452–462.
- Isbell LA. 1991. Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral ecology* **2**:143–155.
- Jolly C j., Burrell A s., Phillips-Conroy J e., Bergey C, Rogers J. 2011. Kinda baboons (*Papio kindae*) and grayfoot chacma baboons (*P. ursinus griseipes*) hybridize in the Kafue river valley, Zambia. *American Journal of Primatology* **73**:291–303.
- Judge P g., Griffaton N s., Fincke A m. 2006. Conflict management by hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) during crowding: a tension-reduction strategy. *American Journal of Primatology* **68**:993–1006.
- Judge PG, de Waal FBM. 1993. Conflict avoidance among rhesus monkeys: coping with short-term crowding. *Animal Behaviour* **46**:221–232.
- Kappelhof J, Windig JJ. 2021. Controlling inbreeding rate in the European zoo population of Hamadryas baboons *Papio hamadryas* with a breeding circle. *Journal of Zoo and Aquarium Research* **9**:26–34.
- Kaumanns W. 1987. Determinants of feeding behaviour of hamadryas baboons (*Papio hamadryas*) in captivity. *Primate Rep.* **17**:33–43.
- Keddy AC. 1986. Female mate choice in vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops sabaesus*). *American Journal of Primatology* **10**:125–134.
- Keverne EB, Martensz ND, Tuite B. 1989. Beta-endorphin concentrations in cerebrospinal fluid of monkeys are influenced by grooming relationships. *Psychoneuroendocrinology* **14**:155–161.

- Kifle Z, Bekele A. 2021. Human–hamadryas baboon (*Papio hamadryas*) conflict in the Wonchit Valley, South Wollo, Ethiopia. *African Journal of Ecology* **59**:29–36.
- Koyama NF, Dunbar RIM. 1996. Anticipation of conflict by chimpanzees. *Primates* **37**:79–86.
- Kummer H. 1968. Social organization of hamadryas baboons; a field study. University of Chicago Press.
- Kummer H. 1975. Rules of dyad and group formation among captive gelada baboons (*Theropithecus gelada*): 129–159.
- Kummer H. 1984. From laboratory to desert and back: A social system of hamadryas baboons. *Animal Behaviour* **32**:965–971.
- Kummer H, Kurt F. 1963. Social units of a free-living population of hamadryas baboons. *Folia Primatologica* **1**:4–19.
- Lemasson A, Palombit RA, Jubin R. 2008. Friendships between males and lactating females in a free-ranging group of olive baboons (*Papio hamadryas anubis*): evidence from playback experiments. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**:1027–1035.
- Maestnpiéri D. 1994. Influence of Infants on Female Social Relationships in Monkeys. *Folia Primatologica* **63**:192–202.
- Maggioncalda AN, Czekala NM, Sapolsky RM. 2002. Male orangutan subadulthood: A new twist on the relationship between chronic stress and developmental arrest. *American Journal of Physical Anthropology* **118**:25–32.
- Manson JH. 1999. Infant handling in wild *Cebus capucinus*: testing bonds between females? *Animal Behaviour* **4**:911–921.
- Markham AC, Gesquiere LR, Alberts SC, Altmann J. 2015. Optimal group size in a highly social mammal. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **112**:14882–14887.
- Mayagoitia L, Santillan-Doherty AM, Lopez-Vergara L, Mondragon-Ceballos R. 1993. Affiliation tactics prior to a period of competition in captive groups of stump-tail macaques. *Ethology Ecology & Evolution* **5**:435–446.
- Missakian EA. 1974. Mother-offspring grooming relations in rhesus monkeys. *Archives of Sexual Behavior* **3**:135–141.

- Moreno Rivas M, Rodríguez Teijeiro JD, Abelló MT. 2018. Genetic and demographic analysis of European Endangered Species Programme (EEP) and Species Survival Plan (SSP) Western lowland gorilla *Gorilla gorilla gorilla* populations. *International Zoo Yearbook* **52**:194–211.
- Mucha S, Komen J. 2016. Rates of inbreeding and genetic adaptation for populations managed as herds in zoos with a rotational mating system or with optimized contribution of parents. *Journal of Animal Breeding and Genetics* **133**:323–332.
- Nadler RD. 1988. Sexual aggression in the great apes. *Annals of the New York Academy of Sciences* **528**:154–162.
- Newman TK, Jolly CJ, Rogers J. 2004. Mitochondrial phylogeny and systematics of baboons (*Papio*). *American Journal of Physical Anthropology* **124**:17–27.
- Nieuwenhuijsen K, de Waal FBM. 1982. Effects of spatial crowding on social behavior in a chimpanzee colony. *Zoo Biology* **1**:5–28.
- Noser R, Gyax L, Tobler I. 2003. Sleep and social status in captive gelada baboons (*Theropithecus gelada*). *Behavioural Brain Research* **147**:9–15.
- Packer C. 1979. Male dominance and reproductive activity in *Papio anubis*. *Animal Behaviour* **27**:37–45.
- Palombit R. 2009. Friendship" with males: a female counterstrategy to infanticide in chacma baboons of the Okavango Delta. *Sexual coercion in primates and humans: An evolutionary perspective on male aggression against females*:377–409.
- Patzelt A, Kopp GH, Ndao I, Kalbitzer U, Zinner D, Fischer J. 2014. Male tolerance and male–male bonds in a multilevel primate society. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **111**:14740–14745.
- Patzelt A, Zinner D, Fickenscher G, Diedhiou S, Camara B, Stahl D, Fischer J. 2011. Group Composition of Guinea Baboons (*Papio papio*) at a Water Place Suggests a Fluid Social Organization. *International Journal of Primatology* **32**:652–668.
- Petersdorf M, Weyher AH, Kamilar JM, Dubuc C, Higham JP. 2019. Sexual selection in the Kinda baboon. *Journal of Human Evolution* **135**:102635.
- Phillips-Conroy J, Jolly CJ, Weyher AH. 2009. Observation of" kinda" baboons (*Papio cynocephalus kindae*) in Zambia: Adult males as the active partner in male- female grooming dyads. *American Journal of Primatology*: 65-65.

- Pines M, Saunders J, Swedell L. 2011. Alternative routes to the leader male role in a multi-level society: follower vs. solitary male strategies and outcomes in hamadryas baboons. *American Journal of Primatology* **7**:679–691.
- Pines M, Swedell L. 2011. Not without a fair fight: failed abductions of females in wild hamadryas baboons. *Primates* **52**:249–252.
- Plowman AB, Jordan NR, Anderson N, Condon E, Fraser O. 2005. Welfare implications of captive primate population management: behavioural and psycho-social effects of female-based contraception, oestrus and male removal in hamadryas baboons (*Papio hamadryas*). *Applied Animal Behaviour Science* **90**:155–165.
- Pusey A, Wolf M. 1996. Inbreeding avoidance in animals. *Trends in Ecology & Evolution* **11**:201–206.
- Pusey AE. 1980. Inbreeding avoidance in chimpanzees. *Animal Behaviour* **28**:543–552.
- Qi X, Li B, Tan CL, Gao Y. 2004. Spatial structure in a Sichuan golden snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*) group in Qinling Mountains while being in no-locomotion. *Acta zoologica Sinica* **50**:697–705.
- Rogers J et al. 2019. The comparative genomics and complex population history of *Papio* baboons. *Science Advances* **5**:eaau6947.
- Rooker K, Gavrillets S. 2020. On the evolution of sexual receptivity in female primates. *Scientific reports* **10**:11945.
- Rudran R. 1973. Adult Male Replacement in One-Male Troops of Purple-Faced Langurs (*Presbytis senex senex*) and its Effect on Population Structure. *Folia Primatologica* **19**:166–192.
- Samuels A, Silk JB, Rodman PS. 1984. Changes in the dominance rank and reproductive behaviour of male bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Animal Behaviour* **32**:994–1003.
- Schino G, di Sorrentino EP, Tiddi B. 2007. Grooming and coalitions in Japanese macaques (*Macaca fuscata*): Partner choice and the time frame reciprocation. *Journal of Comparative Psychology* **121**:181–188.

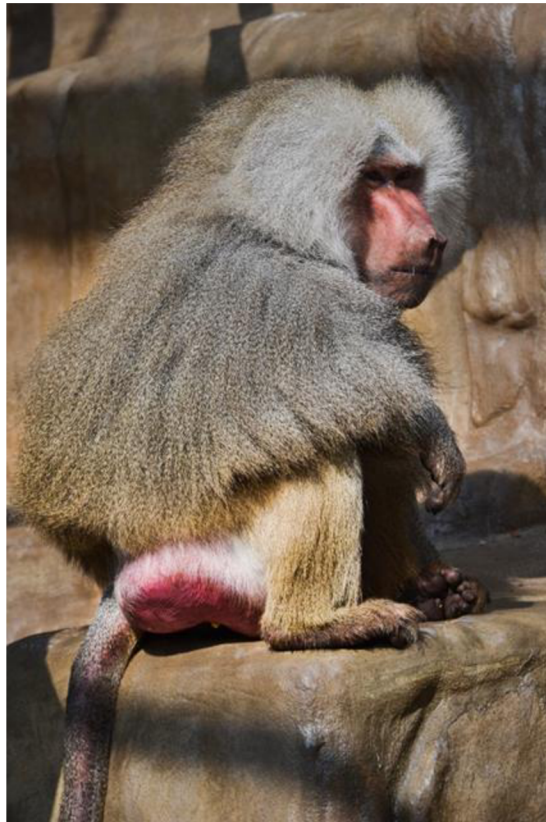
- Schreier AL, Swedell L. 2009. The fourth level of social structure in a multi-level society: ecological and social functions of clans in hamadryas baboons. *American Journal of Primatology* **71**:948–955.
- Seyfarth RM. 1976. Social relationships among adult female baboons. *Animal Behaviour* **24**:917–938.
- Seyfarth RM. 1977. A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of Theoretical Biology* **65**:671–698.
- Seyfarth RM. 1980. The distribution of grooming and related behaviours among adult female vervet monkeys. *Animal Behaviour* **28**:798–813.
- Sigg H. 1980. Differentiation of Female Positions in Hamadryas One-Male-Units. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **53**:265–302.
- Sigg H, Stolba A, Abegglen J-J, Dasser V. 1982. Life history of hamadryas baboons: Physical development, infant mortality, reproductive parameters and family relationships. *Primates* **23**:473–487.
- Silk J, Cheney D, Seyfarth R. 1999. The structure of social relationship among female savanna baboons in Moremi Reserve, Botswana. *Behaviour* **136**:679–703.
- Silk JB. 1982. Altruism Among Female *Macaca radiata*: Explanations and Analysis of Patterns of Grooming and Coalition Formation. *Behaviour* **79**:162–188.
- Silk JB. 1999. Why are infants so attractive to others? The form and function of infant handling in bonnet macaques. *Animal Behaviour* **57**:1021–1032.
- Silk JB, Alberts SC, Altmann J. 2004. Patterns of coalition formation by adult female baboons in Amboseli, Kenya. *Animal Behaviour* **67**:573–582.
- Silk JB, Beehner JC, Bergman TJ, Crockford C, Engh AL, Moscovice LR, Wittig RM, Seyfarth RM, Cheney DL. 2010. Strong and Consistent Social Bonds Enhance the Longevity of Female Baboons. *Current Biology* **20**:1359–1361.
- Silk JB, Rendall D, Cheney DL, Seyfarth RM. 2003. Natal Attraction in Adult Female Baboons (*Papio cynocephalus ursinus*) in the Moremi Reserve, Botswana. *Ethology* **109**:627–644.

- Silk JB, Roberts ER, Barrett BJ, Patterson SK, Strum SC. 2017. Female–male relationships influence the form of female–female relationships in olive baboons, *Papio anubis*. *Animal Behaviour* **131**:89–98.
- Städele V, Pines M, Swedell L, Vigilant L. 2016. The ties that bind: Maternal kin bias in a multilevel primate society despite natal dispersal by both sexes. *American Journal of Primatology* **7**:731–744.
- Städele V, Van Doren V, Pines M, Swedell L, Vigilant L. 2015. Fine-scale genetic assessment of sex-specific dispersal patterns in a multilevel primate society. *Journal of Human Evolution* **78**:103–113.
- Stammbach E. 1978. On Social Differentiation in Groups of Captive Female Hamadryas Baboons. *Behaviour* **67**:322–338.
- Stammbach E, Kummer H. 1982. Individual contributions to a dyadic interaction: An analysis of baboon grooming. *Animal Behaviour* **30**:964–971.
- Swedell L. 2000. Two Takeovers in Wild Hamadryas Baboons. *Folia Primatologica* **71**:169–172.
- Swedell L. 2002. Affiliation Among Females in Wild Hamadryas Baboons (*Papio hamadryas hamadryas*). *International Journal of Primatology* **23**:1205–1226.
- Swedell L. 2006. *Strategies of Sex and Survival in Female Hamadryas Baboons: Through a Female Lens*. Routledge, New York. ISBN: 9780131845480.
- Swedell L, Hailemeskel G, Schreier A. 2008. Composition and Seasonality of Diet in Wild Hamadryas Baboons: Preliminary Findings from Filoha. *Folia Primatologica* **79**:476–490.
- Swedell L, Plummer T. 2012. A Papionin Multilevel Society as a Model for Hominin Social Evolution. *International Journal of Primatology* **33**:1165–1193.
- Swedell L, Saunders J, Schreier A, Davis B, Tesfaye T, Pines M. 2011. Female “dispersal” in hamadryas baboons: Transfer among social units in a multilevel society. *American Journal of Physical Anthropology* **145**:360–370.
- Walters J. 1981. Inferring kinship from behaviour: Maternity determinations in yellow baboons. *Animal Behaviour* **29**:126–136. Elsevier Science, Netherlands.
- Watts DP. 1994. Agonistic relationships between female mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **34**:347–358.

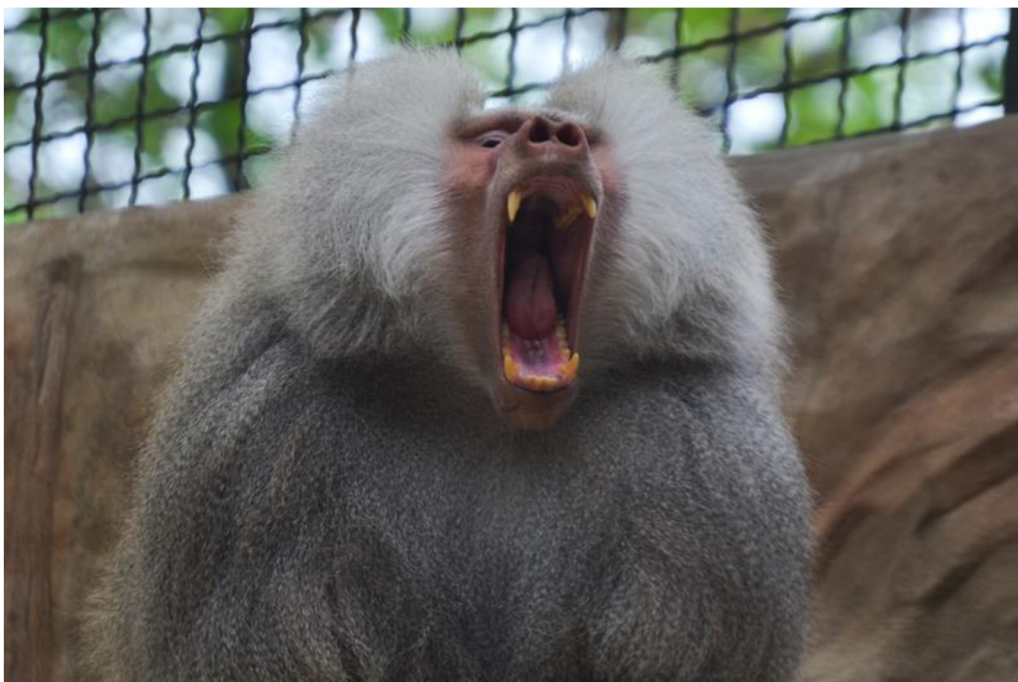
- Weyher AH, Chiou KL. 2013. Adult kinda baboon (*Papio kindae*) behavior: Preliminary results from a two year study. *American Journal of Physical Anthropology*: 289-289.
- Weyher AH, Phillips-Conroy JE, Fourrier MS, Jolly CJ. 2014. Male-Driven Grooming Bouts in Mixed-Sex Dyads of Kinda Baboons (*Papio kindae*). *Folia Primatologica* **85**:178–191.
- Wildman DE, Bergman TJ, al-Aghbari A, Sterner KN, Newman TK, Phillips-Conroy JE, Jolly CJ, Disotell TR. 2004. Mitochondrial evidence for the origin of hamadryas baboons. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **32**:287–296.
- Windig JJ, Verweij MJW, Oldenbroek JK. 2019. Reducing inbreeding rates with a breeding circle: Theory and practice in Veluws Heideschaap. *Journal of Animal Breeding and Genetics = Zeitschrift Fur Tierzuchtung Und Zuchtungsbiologie* **136**:51–62.
- Winney BJ, Hammond RL, Macasero W, Flores B, Boug A, Biquand V, Biquand S, Bruford MW. 2004. Crossing the Red Sea: phylogeography of the hamadryas baboon, *Papio hamadryas hamadryas*. *Molecular Ecology* **13**:2819–2827.
- Wrangham RW. 1980. An Ecological Model of Female-Bonded Primate Groups. *Behaviour* **75**:262–300.
- Zinner D, Klapproth M, Schell A, Ohrndorf L, Chala D, Ganzhorn JU, Fischer J. 2021. Comparative ecology of Guinea baboons (*Papio papio*). *Primate biology* **8**:19–35.
- Zinner D, Peláez F, Torkler F. 2001. Distribution and Habitat Associations of Baboons (*Papio hamadryas*) in Central Eritrea. *International Journal of Primatology* **22**:397–413.
- Zinner D, Wertheimer J, Liedigk R, Groeneveld LF, Roos C. 2013. Baboon phylogeny as inferred from complete mitochondrial genomes. *American Journal of Physical Anthropology* **150**:133–140.

9 Samostatné přílohy

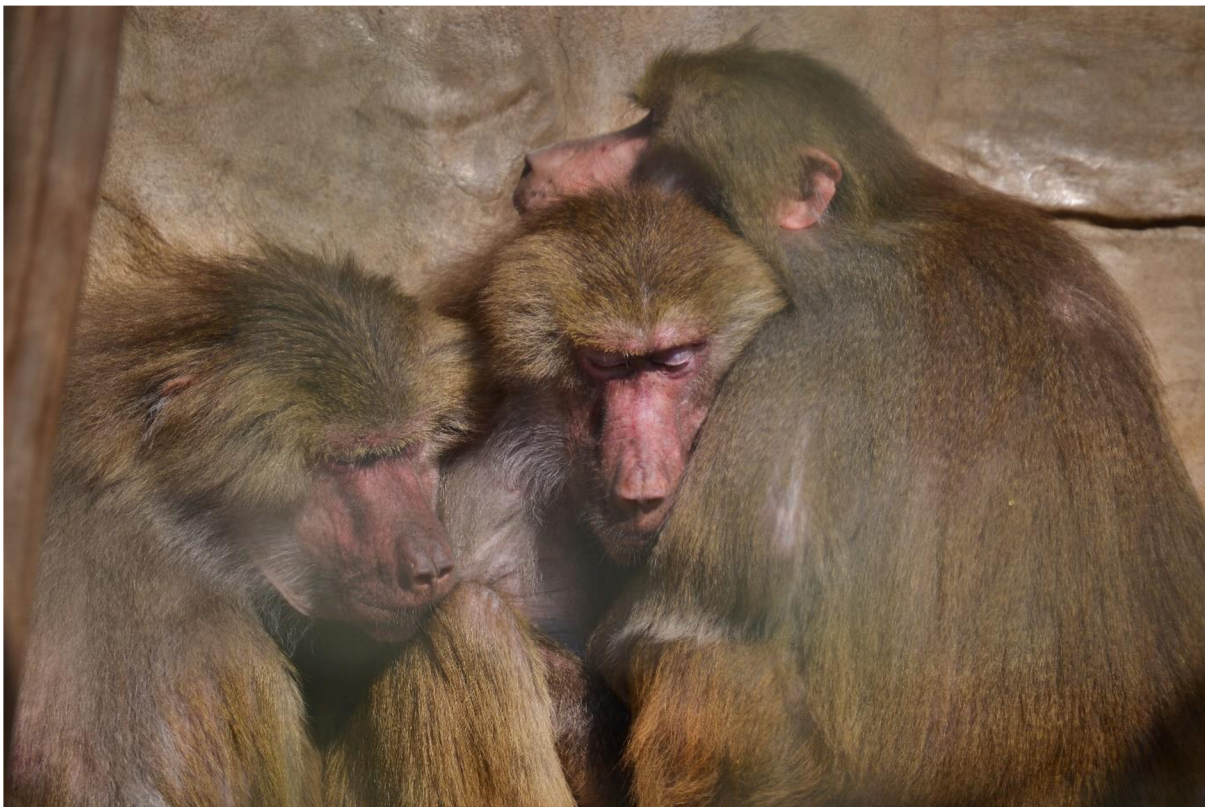
Příloha I: Typická pláštěnka u samce paviána plástíkového (Chmelařová 2022).



Příloha II: pohled na tlamu samce paviána plástíkového (Chmelařová 2022).



Příloha III: Sociální blízkost při odpočinku do 10 cm u samic (Chmelařová 2022).



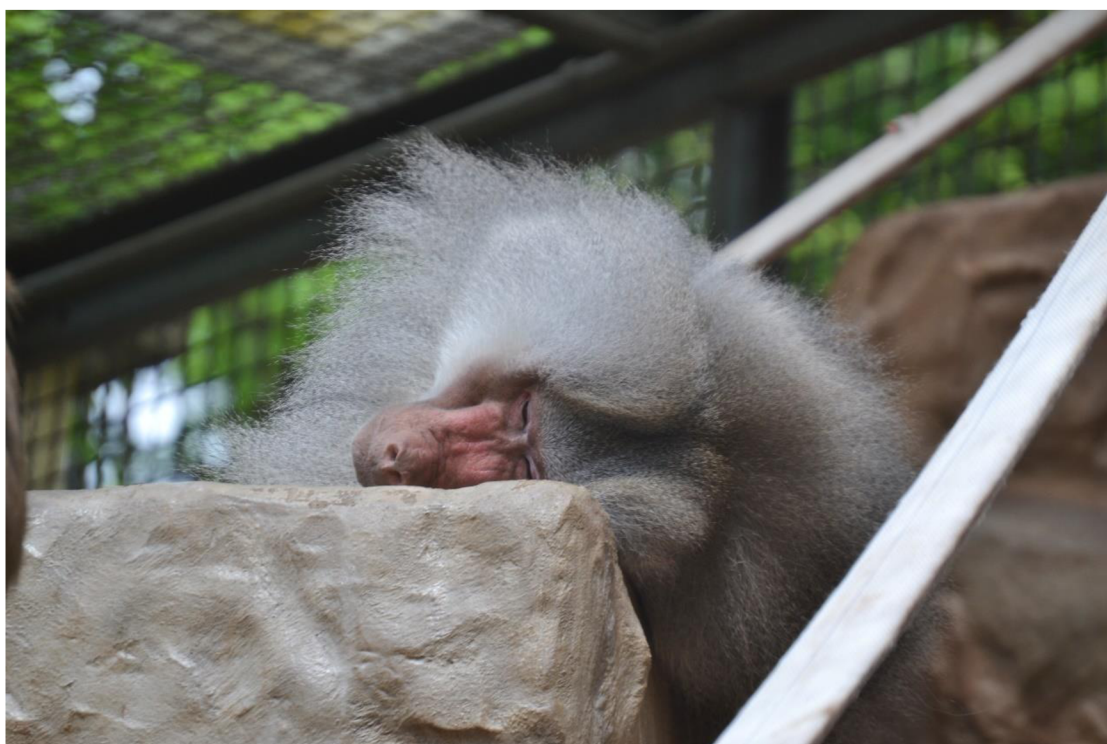
Příloha IV: Sociální blízkost samic při odpočinku (Chmelařová 2022).



Příloha V: Příklad odpočinkového chování u samce (Chmelařová 2022).



Příloha VI: Příklad odpočinkového chování u samce (Chmelařová 2022).



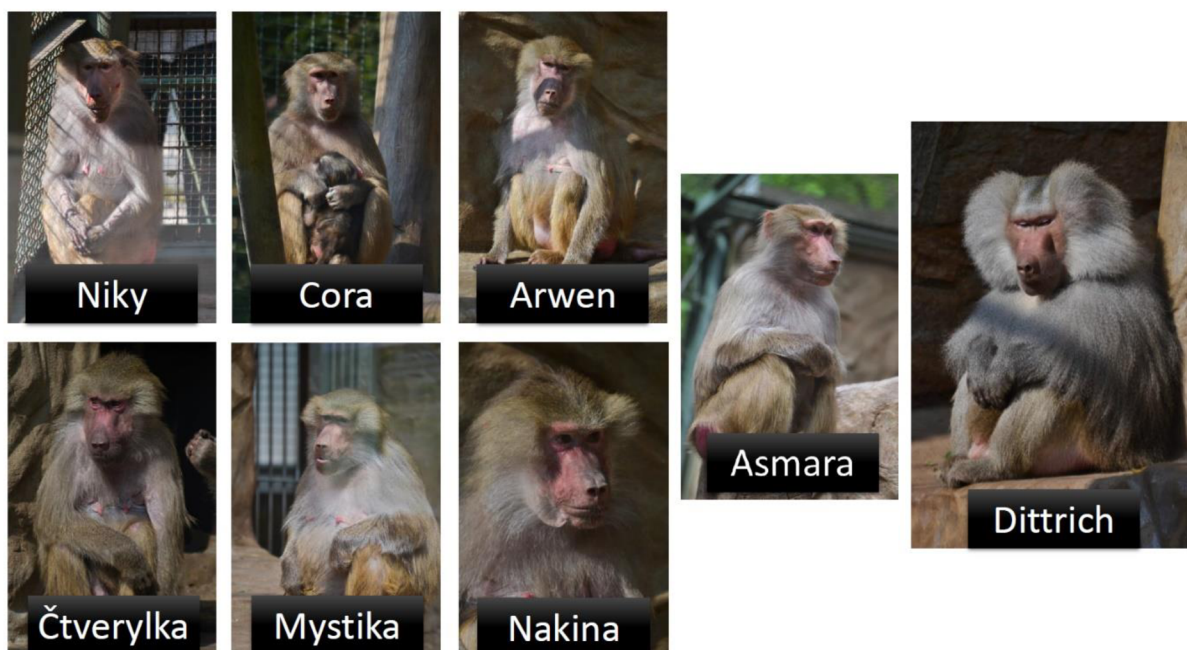
Příloha VII: Grooming a odpočinkové chování samic a mláďat (Chmelařová 2022)



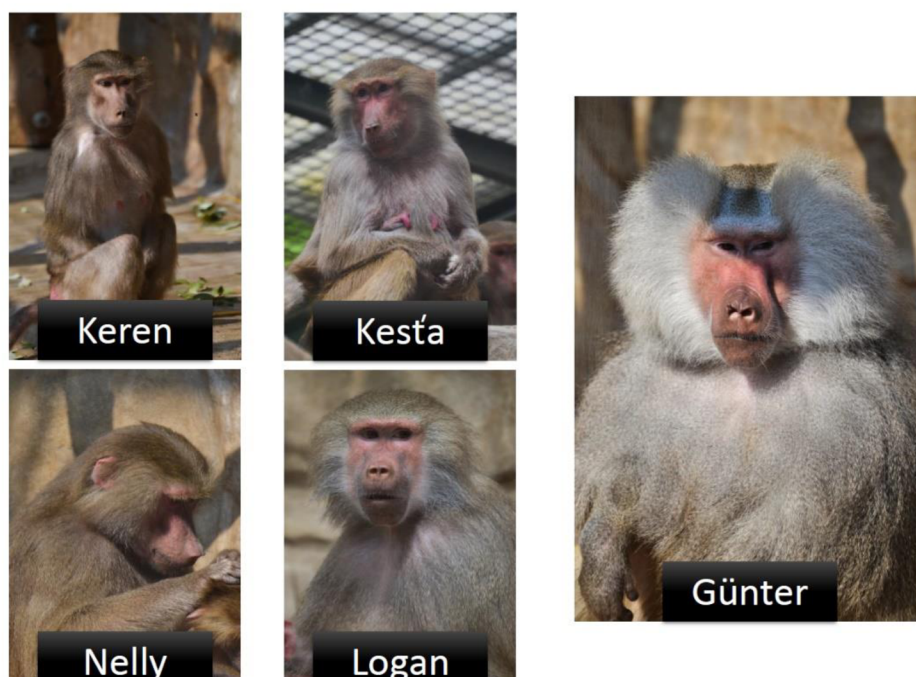
Příloha VIII: Grooming u dospělých samic (Chmelařová 2022)



Příloha IX: Fotografické rozpoznání jednotlivých členů OMU samce Dittricha (Chmelařová 2022).



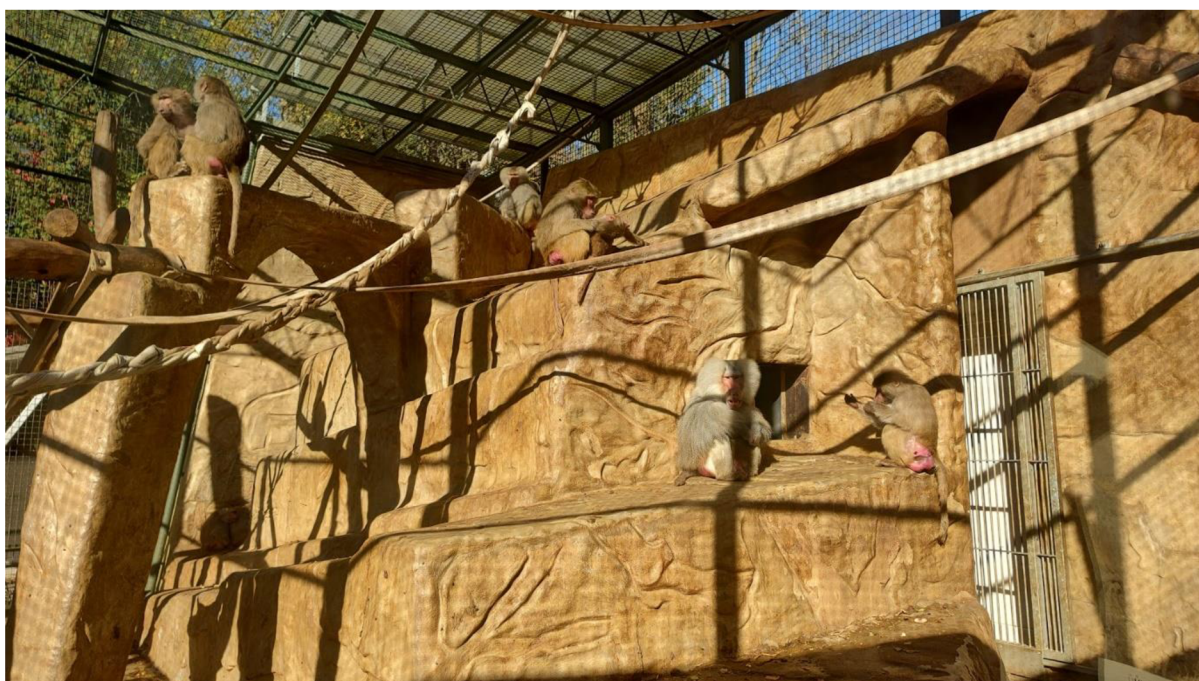
Příloha X: Fotografické rozpoznání jednotlivých členů OMU samce Guntera (Chmelařová 2022).



Příloha XI: Přední pohled na venkovní expozici paviána plástíkového (Chmelařová 2022).



Příloha XII: Boční pohled z prosklené vyhlídky na venkovní expozici (Chmelařová 2022).



Příloha XIII: Pohled do vnitřní ubikace (Chmelařová 2022).

