

Univerzita Karlova v Praze
Fakulta humanitních studií
Katedra obecné antropologie



Vliv velikosti skupiny na sociální čištění u lemura vari

František Tymr

Vedoucí práce: Mgr. Stanislav Lhota

Magisterská diplomová práce
2007

PODĚKOVÁNÍ

Především bych chtěl poděkovat Mgr. Stanislavu Lhotovi, který mi nabídl prst při hledání tématu diplomové práce a přišel málem o celou ruku. Bez jeho osobního přístupu, zvučného jména, které otevřelo nejedny dveře, a neúnavné sisyfovské snahy přetavit salónního ornitologa v terénního primatologa (v podmínkách lidské péče), by tato práce nevznikla.

Podobně velký dík a obdiv náleží Mgr. Aleši Kuběnovi, za jeho erudici, nasazení, trpělivost ve chvílích, kdy jsem neměl co říct.

Dále děkuji Mgr. Marku Halbichovi a Mgr. Janu Havlíčkovi, PhD za vstřícný přístup a možnost zpracovat primatologické téma v rámci studia obecné antropologie na FHS UK.

Za pomoc při zpracování dat děkuji Michalu Štastnému a Radku Miřáckému, který pomáhal i při úmorné finální fázi.

V neposlední řadě děkuji vedení a zaměstnancům následujících zoologických zahrad nejen za střechu nad hlavou, ale hlavně za vstřícnost, pochopení a pomoc při sběru dat: ZOO Jihlava, ZOO Lešná, ZOO Olomouc, ZOO Ostrava, ZOO Plzeň, ZOO Praha a ZOO Ústí nad Labem.

V neposlední řadě děkuji těm, kterým se tato práce věnuje, i když si jí nikdy nepřečtou (přestože by měli). Bylo mi s Vámi dobře.

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracoval samostatně, pouze s použitím uvedené literatury.

V Kralupech nad Vltavou dne 9. 9. 2007

OBSAH

1. ÚVOD	1
2. PŘEHLED LITERATURY	5
2.1. Charakteristika rodu <i>Varecia</i>	5
2.2. Čištění srsti u řádu Primates	7
2.2.1. Hygienická funkce sociálního čištění	7
2.2.2. Sociální funkce čištění	8
2.3. Sociální čištění v sociobiologických teoriích	11
2.3.1. Teorie recipročního altruismu	11
2.3.2. Seyfarthův model	12
2.3.3. Model biologického trhu	13
2.4. Čištění srsti u poloopic (Strepsirrhini)	15
2.4.1. Zubní hřebínek a toaletní dráp	15
2.4.2. Podoba a význam sociálního čištění u poloopic	19
3. METODIKA	26
3.1. Sledované skupiny	26
3.2. Sběr dat	28
3.2.1. Zaznamenávané projevy	28
3.2.2. Technika záznamu chování	29
3.3 Statistické zpracování	31
3.3.1. Délka trvání jednostranného čištění	31
3.3.2. Korelace parametrů Weibullova rozdělení a charakteristik skupin	32
4. VÝSLEDKY	33
4.1. Popis dat	33
4.2. Délka trvání jednostranného čištění	36
4.3. Korelace parametrů Weibullova rozdělení a charakteristik složení skupin	40
5. DISKUSE	42
5.1. Podíl vzájemného a jednostranného čištění	42
5.2. Trvání jednostranného čištění	43
6. SHRUTÍ	46
7. POUŽITÁ LITERATURA	47

1. ÚVOD

V souvislosti s antropologií má primatologie pomoci osvětlit původ člověka a jeho chování na základě srovnání morfologických a behaviorálních znaků současných i fosilních primátů a lidí. Krom paleoprimatologie je to především výzkum chování a ekologie žijících primátů. Ani Lévi-Strauss nepochyboval o významu srovnávacího studia primátů, jehož význam pro antropologii viděl v přiblížení dějů, které mohly určovat vývoj člověka před miliony let (Lévi-Strauss 1968, cit. in Rodman, 1999). Pro antropologa by měla být znalost člověka příbuzných druhů z řádu Primáti (Primates) stejně důležitá, jako znalost řádu Blanokřídli (Hymenoptera) pro každého, kdo studuje některý z druhů sociálního hmyzu (Rodman, 1999).

Jedním z frekventovaných témat nejen primatologie, ale většiny oborů zabývajících se studiem chování živočichů od hmyzu po člověka, je péče o povrch vlastního těla, který poskytuje ochranu před vnějším prostředím. Tato péče může mít nejrůznější podobu a mnoho funkcí. Všichni živočichové udržují svůj povrch těla v co možná nejlepší kondici a objevují se u nich různé projevy chování jako upravování srsti, peří a jiných částí povrchu těla, odstraňování cizích objektů, špíny, mazu či parazitů, aplikace různých substancí (např. z mazových žláz) a smyslová stimulace kůže. (Spruijt *et al.* 1992). Krom toho, že jde o jeden z nejnápadnějších a nejčastějších projevů chování, je pro primatology zásadní nápadným přechodem od původní hygienické k druhotné sociální funkci. Podle Dunbara je běžné tzv. zachycení (capture) projevu určitého chování ve zcela jiném chování a dochází k němu např. ritualizací (Dunbar, 1991). Čištění směřované k jinému jedinci se tak stalo častým projevem sociality, jejíž vysoká míra je jedním ze základních rysů řádu Primates člověka nevyjímaje. Sociální čištění a jeho distribuce mezi jedinci úzce souvisí s ustavováním a udržováním vztahů mezi primáty. Čím více vztahů je třeba navazovat, tím více sociálního čištění musí jedinci provádět. A to stojí čas, u některých druhů je to až 20 % času (Dunbar 1996, cit. in Bickerton 1996).

Se složitým sociálním životem primátů souvisí také mimořádný rozvoj jejich mozku, především neokortexu. Jeho velikost zpravidla pozitivně koreluje s velikostí sociální jednotky. Tento vztah bývá interpretován tak, že kognitivní kapacita této části mozku je využívána ke zpracovávání informací potřebných k existenci ve stabilních soudržných skupinách s ostatními jedinci stejného druhu. Tato vlivná teorie, podle níž tlaky, které působily na selekci velkého mozku, byly spíše sociální než ekologické, se nazývá teorií sociálního mozku (Barton 1996, Kudo & Dunbar 2001). Podle této teorie lze velikostí neocortexu predikovat velikost a strukturu sociální jednotky a u sociálně žijících primátů se vyvinuly schopnosti manipulovat se sociálním prostředím k vlastnímu prospěchu. Vyspělejší kognitivní a paměťové schopnosti umožňují vyšší počet sociálních kontaktů a existenci větších societ. A určují nejen jejich velikost, ale také podobu dominantní hierarchie nebo komplexnost sociálních schopností jakými jsou vytváření koalic či reciprokace zdrojů a služeb.

Stejně jako opice a lidoopi (s výjimkou orangutanů) vytvářejí i některé z poloopic kohezní sociální skupiny, tlupy. Ty však nikdy nedosahují takových velikostí, jaké známe u řady opic. Tlupy lemurů většinou zahrnují pouze 1 – 5 dospělých samic a zhruba stejný počet samců, což je mnohem méně než je tomu u makaků, paviánů a řady jiných opic. Samice v jedné tlupě lemurů nejčastěji náleží jediné mateřské linii, zatímco v tlupě opic bývá často takových matrilií několik (Kappeler 1999). Navíc mají poloopice mnohem

méně komplexní sociální dovednosti a jejich sociální systém se zdá jednodušší a volnější než těsně provázané skupiny antropoidních primátů (Kudo & Dunbar 2001). Doposud není uspokojivě vysvětleno, proč poloopice oproti opicím vytvářejí menší a jednodušší organizované skupiny. Vysvětlení může ležet např. v ekologických faktorech (ostrovní ekosystém Madagaskaru nemusí umožňovat život ve velkých skupinách), v roli pachové komunikace (u poloopic může nahrazovat některé formy sociální komunikace, které známe u opic), ale také možná v omezenějších kognitivních schopnostech poloopic (Kappeler 1999). Je možné, že relativně menší neokortex poloopic neumožňuje operovat s velkým počtem odlišných sociálních interakcí a že si tím pádem poloopice nedovedou vytvořit individualizované sociální vztahy s tolika partnery, jako opice. Vzhledem k relativně malé velikosti svého neokortexu vytvářejí poloopice poměrně početné okruhy primárních sociálních partnerů, téměř početnější než by při shodné relativní velikosti tvořili antropoidní primáti. Je tedy možné, že náročnost života v ještě větších sociálních skupinách by již přesahovala kognitivní schopnosti těchto primátů (Kudo & Dunbar 2001).

Jedním ze sociálních projevů, při němž mohou primáti dobře využít svoje kognitivní a paměťové schopnosti je právě sociální čištění. Vzhledem k tomu, že si zvíře samo nedokáže udržovat v čistotě některá nedostupná místa vlastního těla, přichází ke slovu sociální čištění. Podle řady autorů je výměna sociálního čištění mezi partnery založena na principu modelu biologického trhu, kdy mezi partnery dochází ke směně jedné biologické komodity za druhou. V nejjednodušším případě se může jednat o reciprocitu, kdy je čištění srsti směňováno za stejnou protislužbu (Hemelrijk & Ek 1991). Ačkoli model biologického trhu nepředpokládá u zvířat rozumovou úvahu, založenou na kalkulaci nákladů a zisků, určité kognitivní procesy jsou přesto nutné k tomu, aby směna založená na reciprocitě přinášela výhody oběma partnerům a mohla se tak vyvinout jako evolučně stabilní strategie chování. Zvíře by si mělo pamatovat identitu svých předchozích partnerů a věnovat během čištění více pozornosti těm, které i jemu poskytovaly stejnou službu.

Způsob čištění srsti u poloopic se liší od způsobu čištění u antropoidních primátů (opice a lidoopů). Opice a lidoopi používají k čištění především ruce, zatímco poloopice se čistí primárně pomocí zubního hřebínku ve své spodní čelisti (Barton 1987). Čištění u antropoidních primátů je zaznamenáváno často v situaci zvýšeného sociálního napjetí a s vymezenými rolemi čištěného a čistícího, což podle Bartona (1987) neplatí pro poloopice. Avšak rozdíl, kterému se budeme věnovat důkladněji, se týká povahy reciprocitativního čištění. U opic a lidoopů převládá sociální čištění jednostranné (jedno zvíře čistí, druhé je čištěno) s reciprocitou někdy okamžitou, ale někdy až po několika hodinách nebo i dnech (Matheson & Bernstein 2000). Naproti tomu málo zkoumané čištění u poloopic (*Strepsirrhini*) je v typickém případě vzájemné, kdy obě zvířata ve stejnou chvíli čistí i jsou čištěna a reciprocita je tedy bezprostřední (Barton 1987).

Ve srovnání s řadou publikovaných prací o čištění srsti u opic zaznamenal Nakamura (2003) vysoký podíl simultánního vzájemného čištění srsti u šimpanzů (*Pan troglodytes*). Tento rozdíl interpretoval komplexnějšími kognitivními schopnostmi šimpanzů, kteří oproti opicím dovedou snáze monitorovat dvojí sociální roli (já čistím partnera a zároveň partner čistí mě). Převládající vzájemné probírání u poloopic ale nemusí mít stejný charakter jako vzájemné probírání šimpanzů, naopak může z kognitivního hlediska představovat zjednodušení situace. Zatímco antropoidní primáti

ve vysoké míře užívají sociální čištění jako nástroje manipulace sociálním prostředím, ve významné míře u nich byla doložena směna sociálního čištění za jiné užitky (Hemelrijk & Ek 1991, de Waal 1997, Henzi & Barrett 2002), u poloopic nebyla směna sociálního čištění za jiné užitky doložena a v typickém případě u nich pravděpodobně dochází k jednoduché formě reciprokace čištění za čištění. Kognitivně nejméně náročným způsobem zajištění reciprocitu směny čištění za čištění je právě okamžitá vzájemná reciprokace, která nevyžaduje operování s informacemi o předchozích interakcích. Tímto způsobem je sociální čištění distribuováno u kopytníků (Mooring *et al.* 2004) nebo šelem (Steward & Macdonald 2003, Kays & Gittleman 2001) a podobný průběh lze očekávat i u primátů s jednoduššími kognitivními schopnostmi.

V této práci se pokusíme na základě popisu průběhu sociálního čištění u jednoho druhu lemura zodpovědět otázku, zda velikost skupiny ovlivní podobu sociálních interakcí způsobem, který by naznačoval omezené sociálně kognitivní schopnosti těchto zvířat. Vycházíme z ústřední hypotézy, podle které **větší velikost skupiny bude znamenat vyšší preferenci vzájemného čištění oproti jednostrannému**. Se zvyšující se velikostí skupiny lze u lemurů očekávat menší schopnost regulace chování (např. reciprokace čištění) na základě minulých interakcí a tím pádem i vyšší preference vzájemného sociálního čištění spíše než jednostranného. Jinými slovy, čím vyšší tlupa, tím kratší doby by měl být lemur ochoten čistit svého partnera bez toho, že se partner rovněž zapojí a zahájí tak interakci vzájemného čištění. Za modelový taxon jsme zvolili dva blízké příbuzné druhy lemurů vari (*Varecia variegata* a *Varecia rubra*) v podmínkách lidské péče. Výzkum v zajetí umožňuje sledovat tyto lemury nejen v rodinných skupinách, jejichž struktura zřejmě připomíná situaci ve volné přírodě (Vasey, 2007), ale i v mnohem větších skupinách, které jsou uměle sestavené a které se ve volné přírodě pravděpodobně nevyskytují. Úspěšná reprodukce lemurů vari v předchozích letech totiž přivedla chovatele k nutnosti sestavování větších, obvykle jednopohlavních, nereprodukčních skupin těchto lemurů. V ČR jsou lemuri vari jedni z nejčastěji chovaných primátů a v několika zoologických zahradách tak máme možnost studovat skupiny různé velikosti a různého složení. Tato práce vychází z pozorování 9 skupin lemurů vari v českých zoo.

Sociální čištění je v případě lemurů dyadická interakce a jeho délka je určována oběma partnery (a navíc i rušivými vnějšími vlivy). Pokud nás zajímá délka trvání jednostranného čištění (jak dlouho jedinec A v čištění jedince B vytrvá bez toho, aby jedinec B zahájil vzájemné čištění), představuje zahájení vzájemného čištění přerušeno měřeného projevu (nevíme, jak dlouho by byl jedinec A ochoten pokračovat). Pro zpracování dat jsme proto zvolili analýzu přežívání (survival analysis), která umožňuje pracovat s daty (trváním času), která kromě úplných trvání zahrnuje i trvání nedokončených (cenzurovaných) projevů, jako je například jednostranné čištění přerušeno zahájením vzájemného čištění nebo jakýmkoli vnějším rušivým vlivem. Funkce poměru rizika (hazard ratio), která je jedním z výstupů analýzy přežívání, může být popsána dvěma parametry Weibullova rozdělení: k (shape) a λ (scale). Jak bude detailně popsáno v kapitole 3.3.2., vyšší investice do jednostranného čištění je popisována nižší hodnotou parametru k a vyšší hodnotou parametru λ . Efekt velikosti skupiny lze proto ověřit testem pro korelaci mezi velikostí skupiny a těmito dvěma parametry.

Jednotlivé sledované skupiny lemuru vari se ale neliší jen počtem jedinců, ale i složením. Lze očekávat, že vedle vlivu velikosti skupiny budou působit i jiné charakteristiky skupin, jako je příbuznost a familiarita jedinců. Např. v rodinných skupinách s vysokou průměrnou příbuzností může být tlak na okamžitou reciprokaci a vyrovnaný poměr přijatého a poskytnutého čištění nižší. Podobně ve skupinách s vyšší familiaritou, tj. dobou po kterou se jedinci znají, můžeme předpokládat menší tlak na okamžitou reciprokaci čištění. Malý počet studovaných skupin ($n = 9$) neumožňuje zohlednit všechny tyto faktory ve společném modelu. Série jednoduchých paralelních testů však může alespoň naznačit, které z těchto charakteristik nejlépe vysvětlí variabilitu mezi skupinami v parametrech funkce poměru rizik, kterou je možné získat pomocí analýzy přežívání. Tab. 1.1 uvádí naše výchozí predikce.

Tab. 1.1 – Předpokládané výsledky korelací charakterů skupin s parametry odhadu funkce poměru rizika (hazard ratio)

charakteristika	k (shape)	λ (scale)
Příbuznost	negativní korelace	pozitivní korelace
Familiarita	negativní korelace	pozitivní korelace
Velikost skupiny	pozitivní korelace	negativní korelace

Pokud je to velikost skupiny, která nejlépe vysvětlí variabilitu mezi skupinami v investici do jednostranného čištění, podporovala by naše data hypotézu o omezení velikosti skupiny kognitivními schopnostmi lemuru. To by dále mohlo pomoci objasnit otázku, proč lemuři ve volné přírodě žijí většinou v malých, méně než desetičlenných skupinkách a téměř nikdy netvoří tlupy s několika desítkami jedinců, jaké známe u některých opic.

2. PŘEHLED LITERATURY

2.1. Charakteristika rodu *Varecia*

Řád: primáti, Primates

Podřád: poloopice, Strepsirrhini

Nadčeleď: Lemuroidea

Čeleď: lemurovití, Lemuridae

Rod: vari *Varecia* (Gray, 1863)

Druhy: vari černobílý, *V. variegata* (Kerr 1792)
vari červený, *V. rubra* (Geoffroy 1812)

Do nedávné doby jediný druh rodu *Varecia* s několika poddruhy (Garbutt 1999) je nyní rozdělen na dva druhy (Groves in Wilson & Reeder 2005) – monotypický *Varecia rubra* (Geoffroy 1812) a *Varecia variegata* (Kerr 1792) se třemi doposud popsány poddruhy, *variegata*, *subcincta* (Smith, 1833) a *editorium* (Hill, 1953).

Lemuři rodu *Varecia* jsou největšími příslušníky čeledě Lemuridae s délkou těla 1100 – 1200 mm a hmotností 3 - 4,5 kg. Pro svou velikost a nápadné zbarvení jsou nezaměnitelní se všemi sympatricky se vyskytujícími druhy lemuru, jako jsou např. lemur hnědý (*Eulemur fulvus*) nebo lemur rudobřichý (*Eulemur rubriventer*). Dlouhý ocas a horizontální držení těla ho odlišuje od podobně černobílého indriho (*Indri indri*) (Harcourt & Thornback 1990).

Oblast rozšíření se rozkládá ve východní části ostrova Madagaskar, ale přesné rozšíření není stále dokonale známé, především jeho severní hranice. Pravděpodobný areál *Varecia variegata* sahá od řek Manakana a Mananara na jihu po řeku Antainambalana na severu (White *et al.* 1995).

Rozšíření druhu *Varecia rubra* je omezeno na poloostrov Masoala na severovýchodě ostrova Madagaskar. Západní hranicí rozšíření je řeka Antainambalana, která ho odděluje od druhu *Varecia variegata*, kde se však vyskytuje jen sporadicky. Severní hranice rozšíření tohoto druhu je také téměř neznámá, obvykle je jako hranice uváděna řeka Ankavanna. Ale existují pozorování z pralesa Besariaka jihovýchodně od Andapy, kde se tedy tento druh vyskytoval sympatricky s indrim (*Indri indri*) a sifakou hedvábným (*Propithecus candidus*). Tento druh je na svém omezeném areálu velmi vzácný, v severních a významněji narušených oblastech pravděpodobně vymizel (Vasey 1997).

Je to obyvatel primárních i sekundárních deštných lesů v nížinách a středních polohách. Podobně jako ostatní místní druhy je ohrožován ničením přirozeného prostředí, např. selektivní těžbou. Jako specializovaný frugivor a jeden z největších druhů je závislý na velkých a starých plodících stromech a je tak vnímavější k ohrožujícím faktorům jako je těžba dřeva než menší a folivorní druhy (White *et al.* 1995).

Oba druhy jsou téměř výhradně denní s nevyšší aktivitou po svítání a v pozdním odpolední až večeru. Příležitostně byla zaznamenána i noční aktivita. Přes den se pohybují vysoko v korunách stromů obvykle ve výšce nad 20 m. V přírodě se živí převážně zralými plody a nektarem z květů s malým množstvím listů a semen několika desítek druhů rostlin. (Morland 1991, cit. in White *et al.* 1995). V některých oblastech či obdobích roku však může většinu potravních nároků pokrývat jen několik druhů rostlin. Např. nektar z květů mají k dispozici jen po omezenou dobu kdy jsou rostliny v květu, ale

tuto dobu se nektar stává hlavní složkou jejich potravy. Dále bylo zaznamenáno, že v dubnu představovalo krmení nektarem z květů 74 % veškerého potravního chování. Nektar získávají hlavně ze 3 druhů – *Ravenala madagascariensis*, *Labramia costata* a *Mammea* sp. Lemuři květy neničí, k nektaru se dostávají díky své dlouhé tlamě a jazyku a stávají se tak významnými opylovači těchto rostlin. Vzhledem k selektivě lemuru při výběru potravy v době květu ravenal, způsobu, jakým nektar z květů získávají i samotnému tvaru květů se v případě ravenaly uvažuje o koevoluci těchto dvou druhů, což je podpořeno i překrýváním se areálů rozšíření obou druhů. K získávání plodů a květů z koncových částí terminálních větví si lemuři vari osvojili specifické poziční projevy, kdy se zavěšují za končetiny za končetiny hlavou dolů (Pereira *et al.* 1988).

Sociální uspořádání tohoto druhu je podle dostupných informací z přírody i lidské péče velmi variabilní. Přehled předpokládaných podob sociální struktury podala White (1991). Zpočátku byly popisovány monogamní páry a rodinné skupiny (Petter *et al.* 1977, cit in. White 1991) a to potvrzovala i první pozorování z lidské péče. Naopak Pereira *et al.* (1988) nebo Vasey (2007) u *Varecia rubra* považovali sociální uspořádání lemuru vari za fission-fusion strukturu podobnou šimpanzům nebo chápanům. S tímto závěrem nesouhlasila White (1991) s tím, že jedinci nejsou organizováni v soudržných jednotkách uvnitř rozsáhlejší sociální formace. Předpokládala tedy, že sociální systém těchto druhů má podobu vícesamčí a vícesamičí skupiny, která je tvořena jádrovými skupinami a díky své plasticitě se může měnit v závislosti na rozdílech prostředí v nichž lemuři žijí, např. kvalitě potravních zdrojů. V NP Ranamafana dosahují teritoria rodinných skupin rozlohy 200 ha a zvířata denně překonají vzdálenost před 1 000 m.

2.2. Čištění srsti u řádu Primates

Chování spojené s péčí o povrch těla se u různých skupin živočichů liší, jiné je u hmyzu a jiné např. u savců. U savců má nejrůznější podobu probírání srsti, drbání, okusování a olizování, otírání se či koupání v bahně, vodě nebo prachu. Toto chování slouží primárně k odstraňování ektoparazitů a nečistot, napomáhá správné termoregulaci, chemické komunikaci a antibakteriální působení slin může napomáhat léčení ran. Čištění vlastního těla je také signálem ostatním jedincům ve skupině o klidovém stavu jedince (Spruijt *et al.* 1992).

V anglické terminologii se používá název *grooming*, v češtině pak nejčastěji čištění srsti (pokud jde o savce). V této práci bude tento termín používán, protože primáti se starají především o srst a přesto, že slovo čištění zdánlivě omezuje význam tohoto chování na hygienickou funkci. Primárně se jedinec stará o povrch vlastního těla (autogrooming) a funkce takového chování je především hygienická. Stejné chování, ale může být směřováno i na jiné jedince, v takovém případě ale vstupuje do hry i rozměr sociální (Cooper & Bernstein 2000). Sociální čištění bylo v menší či větší míře popsáno u většiny skupin savců od šelem (Steward & Macdonald 2003; Kays & Gittleman 2001) po kopytníky (Mooring *et al.* 2004).

V případě primátů (Primates) jde nejčastěji o úpravu srsti, popř. holých částí těla. Uvnitř řádu primátů se liší způsob provedení mezi poloopicemi (Strepsirrhini) a vyššími primáty (Anthropoidea). U vyšších primátů je většina pobírání srsti vykonávána prsty rukou, což vedlo i k teoriím, podle nichž vývoj precizních pohybů rukou u vyšších primátů a člověka byly ve velké míře stimulovány právě čištěním srsti (Dunbar 1988, cit. in Spruijt *et al.* 1992). Čištění u primátů v sociálním kontextu neuniklo pozornosti už prvních badatelů, zabývali se jím např. Watson již v roce 1908 (cit. in Hutchins & Barash 1976) nebo R. M. Yerkes v roce 1933 (cit. in Spruijt *et al.* 1992). Právě u primátů je nejčastěji vedle hygienické funkce čištění jiného jedince zdůrazňována i funkce sociální.

Sociální čištění se u primátů vyskytuje v mnohem vyšší míře než by bylo potřeba k pouhému udržování povrchu těla v čistotě (Rowell *et al.* 1991). Např. u divoce žijících bonobů je sociální čištění nejčastější sociální aktivitou, kterou tráví 5,7 % denní aktivity. V lidské péči je tato hodnota ještě vyšší – 13,6 % a tento nárůst odpovídá i pozorováním u jiných druhů primátů (Franz 1999). Péče věnovaná jinému jedinci může být považována za náklad ve formě ztráty pozornosti a času, který mohl věnovat např. čištění vlastního těla, shánění potravy nebo odpočinku. Aby se výhodnost takového chování projevila u obou zúčastněných jedinců, musí dojít k reciprokcí takového chování (Manson *et al.* 2004).

2.2.1. Hygienická funkce sociálního čištění

Alexander (1974, cit. in Franz 1999) uvádí hygienickou funkci sociálního čištění jako původní a jeho sociální rozměr až jako druhotný. Sociální čištění může výrazně ovlivnit zdravotní stav volně žijících primátů. Např. samci lemurů kata (*Lemur catta*) vykazují v přírodě vyšší stupeň napadení ektoparazity a celkově horší zdravotní stav než samice (Sauter *et al.* 2002). Lemuři si dokáží odstranit parazity z celého těla s výjimkou vlastního obličejce a proto se ve velké míře věnují sociálnímu čištění. Samci však migrují do jiných tlup a ztrácí tak kontakt s blízkými příbuznými. To je v mechanismu sociálního

čištění znevýhodňuje oproti samicím, které zůstávají ve své rodné skupině. Nově příchozí samec si musí vytvořit takové vztahy ve skupině, které mu zajistí přístup k sociálnímu čištění. Jeden z marginalizovaných samců měl na obličej 18 klíšťat. Klíšťata s sebou nesou jen nepohodlí, ale mohou vést i k poškození a atrofii očí se smrtelnými následky. Primáti často věci nalezené během probírání srsti jiného jedince polykají a čištění tak může být i zdrojem živin (např. sůl, živočišné bílkoviny) pro poskytovatele čištění. To by také vysvětlovalo zájem jedince poskytovat čištění jinému jedinci, ale množství takových živin je tak malé, že určitě hraje jen okrajovou roli (Spruijt *et al.*, 1992).

Pro podporu převládající hygienické funkce čištění by měla hovořit výrazná selekce čištěných míst. Sociální čištění by se mělo primárně zaměřovat na místa vlastnímu jedinci nedostupná nebo mimo jeho optickou kontrolu. Hutchins a Barash (1976) našli v podmínkách lidské péče u makaků lvích (*Macaca silenus*) a makaků tmavých (*Macaca nigra*) signifikantní rozdíly mezi místy na těle odpovídající výše zmíněné hypotéze. Podobně např. u volně žijících gibbonů lar (*Hylobates lar*) se v sociálním čištění uplatňují převážně nedostupná místa jako hlava, ramena a horní část trupu (Reichard & Sommer 1994). Barton (1983) analyzoval čištěná místa na těle při sociálním čištění u 19 druhů primátů a došel k závěru, že má čistě užitkovou (hygienickou) funkci. Uznal sice ovlivnění čištění sociálním kontextem a předchozími interakcemi, ale tento kontext neviděl jako dostatečný např. k podpoře teorie o sociálním čištění jako nástroji snižování napětí ve skupině. U mangabejů rudohlavých (*Cercocebus torquatus*) je nedostupným místem mimo optickou kontrolu a také nejčastěji čištěným místem anogenitální oblast (Pérez & Veà 2000), u šimpanzů bonobo (*Pan paniscus*) naopak pro oblast hlavy a obličej (Franz, 1999).

Selektivita vzhledem k čištěným místům však nemusí souviset jen hygienickou funkcí. Při sociálním čištění dochází k blízkému kontaktu dvou zvířat, často odlišných postavení v hierarchii skupiny. Podřízená zvířata si při poskytování sociálního čištění dominantnímu zvířeti vybírají na jeho těle taková místa, při jejichž čištění jsou v bezpečí před jeho případným útokem. Např. u hulmanů posvátných (*Semnopithecus entellus*) McKenna (1978) vypožoroval v kontextu agonistických interakcí 69% ventrodorsálního čištění a jen 23 % ventroventrálního čištění. Ke stejnému závěru u makaků rhesus (*Macaca mulatta*) došla Boccia (1989, cit. in Reichard & Sommer 1994). Podobné ovlivnění výběru místa na těle partnera k sociálnímu čištění se potvrdilo i u makaků jávských (*Macaca fascicularis*), kde měl největší vliv pohlaví jedinců v interakci a četnost těchto interakcí (Moser *et al.* 1991). Dvojice složené ze samců a nepravidelní partneri v čištění se navzájem nečistili na obličej a ventrální části trupu, ale preferovali záda a ocas. Vyhýbali se také očnímu kontaktu. Jedinci s nižším postavením si nechali od výše postavených jedinců čistit jen dorzální část těla, výše postavení si od podřízených nechali čistit i obličej a ventrální část trupu. U výše zmíněných párů je tedy tendence odvracet se a vyhýbat se případnému útoku na citlivější části těla. U šimpanzů naopak oční kontakt během sociálního čištění snižuje napětí mezi jedinci (Watts 2002).

2.2.2. Sociální funkce čištění

Čištění srsti se ve své sociální funkci uplatňuje ve velkém množství situací a u různých druhů se setkáváme s různým stupněm manipulace sociálním prostředím pomocí čištění. Množství poskytovaného a přijatého sociálního čištění má vztah k příbuzenství,

věku, ranku v dominantní hierarchii nebo reprodukčnímu statutu a často je výzkumníky používáno k poměřování intenzity vztahů mezi jedinci ve skupině (Seyfarth 1980).

Jednou ze základních funkcí sociálního čištění má být vytváření a udržování sociálních vazeb mezi jedinci. Už nejrozšířenější a nejpůvodnější forma sociálního čištění - mateřská péče – tvoří vedle vlastní péče o zdraví mláděte i hlavní stavební kámen vztahu mezi matkou a mládětem (Ahumada 1992). O'Brien (1993) zaznamenal u divoce žijících malp plačtivých (*Cebus olivaceus*) vysokou míru čištění, které poskytují juvenilní jedinci dospělým. Jde o významnou investici, pomocí níž se mohou integrovat do sociální sítě dospělých. Juvenilní jedinci poskytují dospělým a tedy výše postaveným jedincům čištění a starají se o jejich mláďata a tak si vytvářejí sociální vztahy především se samicemi, které tvoří jádro skupiny. Také u vřešťanů rezavých (*Alouatta seniculus*) v přírodě mladé samice v době, kdy dosahují pohlavní dospělosti a hrozí jim, že budou vyhnány nebo se dostanou na periferii skupiny, poskytují zvýšené množství čištění samcům a dospělým samicím ve skupině, kteří by mohli být v budoucnu jejich spojenci nebo pro ně naopak hrozbou (Sánchez-Villagra *et al.* 1998). Přesto, že dochází k vytváření takových vztahů pro budoucnost, nedokáží vřešťani sociálním čištěním zabránit okamžité agresi a ani se neuplatňuje v postkonfliktním usmiřování jako u jiných druhů, především starosvětských primátů (Palagi *et al.* 2005).

Matheson a Bernstein (2000) shledali rozdíl mezi sociálním čištěním u makaků rhesus (*Macaca mulatta*) mezi příbuznými či známými jedinci, u kterých má posilovat již existující vzájemná pouta, a mezi nepříbuznými jedinci, u kterých slouží ke snížení napětí v procesu ustavování nového vztahu. U makaků se při iniciování sociálního čištění hlavně mezi nepříbuznými jedinci objevuje ritualizovaná signalizace tohoto pozitivního úmyslu (mlaskání, lip smacking). Posilování vztahů mezi dvěma jedinci vzájemným sociálním čištěním posiluje celou skupinu. Např. u kočkodanů diadémových (*Cercopithecus mitis*) byla celá skupina díky vysoké míře reciprocit čištění velmi koherentní a tak se celá skupina udržovala odděleně od jiných skupin. Celá skupina jedinců společně bránila teritorium a další dělení uvnitř skupiny by jen snižovalo efektivitu činnosti skupiny (Rowell *et al.* 1991).

Sociální čištění bylo u primátů (pozorováním) i hlodavců (pokusně) doloženo jako prostředek snižování hladin stresových hormonů (Goosen 1981, cit. in Spruijt *et al.* 1992). U sociálně žijících druhů je sociální čištění ještě důležitější jako reakce na takovou situaci. Afiliativní a usmiřovací interakce se vyskytují po agresi jak mezi účastníky konfliktu, tak mezi ostatními členy skupiny. Sociální čištění bývá na úrovni „přátelské služby“ ve vítané společnosti, snad jako připomínka rané zkušenosti s příjemným a zklidňujícím efektem mateřského čištění. Je to silné puzení proč se nechat čistit někým jiným. Naopak především u jedinců poražených v agonistických interakcích pozorujeme vyšší míru drbání a čištění vlastního těla. Také čištění vlastního těla a škrábání bylo dáváno do souvislosti s tenzí jedince – pokud se vyskytuje ve větší míře, má indikovat stres a napětí, např. z přítomnosti výše postaveného jedince. Manson a Perry (2000) zkoumali na sebe orientované chování u malpy kapucínské (*Cebus capuchinus*) a podobnou závislost nenašli. Pokud jedinci vykazovali vyšší míru tohoto chování v blízkosti jiného jedince, bylo to pravděpodobně způsobeno předchozím sociálním čištěním.

U šimpanzů (*Pan troglodytes*) pomáhá sociální čištění partnerům vytvořit si familiární vztah a důvěru a předává informace o ochotě zapojit se i do jiných

sociopozitivních interakcí (Watts 2002). Je tak zároveň investicí do vztahu a signálem ochoty pokračovat v investicích a zvyšovat jejich objem. V dobách napětí a sociální nejistoty používají šimpanzi sociální čištění k testování nálad a postojů ostatních jedinců, i když v takovém testu často následuje agresivní odpověď. A konečně šimpanzi používají sociální čištění ve velké míře během usmířování.

Významnou roli hraje sociální čištění jako komodita umožňující zvířeti získat přístup k žádaným zdrojům. Henzi a Barrett (2002) doložili u paviánů čakma (*Papio ursinus*) a Muroyama (1994) u kočkodanů husarských (*Erythrocebus patas*), že mláďata slouží jako komodita na biologickém trhu a přístup k nim je směňován právě za sociální čištění.

Čištěním výše postaveného jedince si níže postavené zvíře nemusí zajišťovat přímo jeho koaliční podporu, ale postačuje i okamžitá tolerance – pokud ho čistí, chrání se před jeho agresí (Silk 1982, cit. in Hemelrijk 1991). U šimpanzů v lidské péči byl zaznamenán vyšší výskyt sociálního čištění ve fázi před krmením. Sociální čištění v této situaci pozitivně korelovalo s kontaktním sezením a tolerancí během krmení a autoři vyvozují, že sociální čištění funguje i v jiných situacích, kdy dochází ke konfliktům zájmů více jedinců (Palagi *et al.* 2004). Směna sociálního čištění za přístup a toleranci u cenného zdroje (napajedlo) byla doložena také např. u makaků rhesus (*Macaca mulatta*) (Kapsalis & Berman 1996, cit. in Henzi & Barrett 2002).

Hygienická a sociální funkce čištění se v žádném případě nevyklučují a většina autorů připouští u jednotlivých druhů různé kombinace důsledků tohoto chování (Seyfarth 1977; Franz 1999). Např. Dunbar (1991) předpokládal větší význam sociální funkce čištění jiného jedince u starosvětských opic a lidoopů (Catarrhini) zatímco u novosvětských primátů (Platyrrhini), u nichž je celkově výskyt sociálního čištění podstatně nižší, plní převážně funkci hygienickou. U této skupiny má být totiž velká část sociálních funkcí naplňována vokalizací (Snowdon 1993 cit. in Schino 2001). Ale Brockett *et al.* (2000) považují funkci sociálního čištění u vřešťana mono (*Alouatta pigra*) v přírodě spíš za sociální než hygienickou. Doložili ji jako prostředek manipulace (a dle vzniklých škoda až podvádění) dospělých i juvenilních samců dospělými samicemi za účelem přístupu ke zdrojům (sex, členství ve skupině, přístup k potravě a mláďatům).

2.3. Sociální čištění v sociobiologických teoriích

V sociobiologickém smyslu je čištění jiného jedince altruistickým aktem představujícím náklad ze strany čistícího a zisk pro čištěného a jako takový je předmětem počtu vysvětlujících hypotéz.

2.3.1. Teorie recipročního altruismu

V případě, kdy spolupráce neprobíhá mezi příbuznými jedinci, stává se takové chování vzájemně výhodným ve chvíli, kdy se role obrátí a jedinci, který prvně poskytoval se investice vrátí od předchozího příjemce. To je základ Triversovy teorie recipročního altruismu (Trivers 1971, cit. in Hemelrijk & Ek, 1991). Při spolupráci dvou jedinců, kde se role poskytovatele a příjemce sociopozitivních aktů pravidelně střídají. Krom prvního aktu, závisí v ideálním případě každý další projev nynějšího poskytovatele na předchozím aktu nynějšího příjemce (de Waal, 1997).

Např. u kočkodanů diadémových (*Cercopithecus mitis*) z Kakamega Forest v Keni, bylo 36 % sekvencí čištění reciprokovaných (Rowell *et al.* 1991). Čím delší byly sekvence, tím vyšší byla pravděpodobnost, že budou reciprokované. Sekvence kratší než 3 minuty byly většinou jednostranné, delší než 5 minut byly naopak většinou reciprokované. Nejdelší sekvence obvykle obsahovaly pravidelné střídání rolí čistícího a čištěného. Míra přijatého a poskytnutého čištění byly ve většině dvojic vyrovnané a reciprocita čištění byla nejnápadnějším rysem této skupiny.

Hypotézu recipročního altruismu dále rozvíjí řada specifických teoreticky modelovaných strategií, podle kterých se mohou jedinci při reciprokaci řídit. Např. jednoduchá strategie půjčka za oplátku (tit for tat) navržená Alxelrodem a Hamiltonem (1981, cit. in Manson *et al.*, 2004) se řídí pravidlem spolupráce po první interakci a ve všech následujících se kopíruje předchozí krok partnera. Jedinec v každém kroku poskytne jen tolik, kolik v předchozím přijal. Pokročilejší modely se většinou snaží řešit problém rizika „podvádění“ a způsob minimalizace investic pro případ, že chování nebude reciprováno. Jen některé z těchto teoretických strategií však byly testovány oproti empirickým datům na čištění srsti u zvířat.

Velmi jednoduchou strategií jak zajistit reciprocitu čištění srsti je strategie po dílech (parcelling model) navržená Connorem (1995, cit. in Manson *et al.* 2004). V jejím rámci jedinec nabídne co nejmenší množství požadovaného zdroje a čeká zda dojde k reciprokaci než poskytne víc. Jedinci se střídají a každý dostane jen to co přijme. Tento model odpovídá distribuci sociálního čištění především u kopytníků a hlodavců (Manson *et al.* 2004).

Z podobného principu vychází i strategie zvyšování sázek (raise the stakes) podle Robertse a Sherratta (1998, cit. in Manson *et al.* 2004), kdy oba partneři začínají jen s malými investicemi. Avšak každý jedinec po první reciprokaci nabídne víc než minule a očekává, že také více obdrží zpět. Partneři se opět střídají a s přibývajícím délkou interakce poskytují a stále přijímají víc, přitom je však zajištěna rovnoměrná investice obou partnerů. Pokusy aplikovat tuto strategii na reciprocitu sociálního čištění u primátů však nebyly úspěšné např. u malp kapucínských (*Cebus capuchinus*) ani makaků kápočných (*Macaca radiata*), kde byly trvání jednotlivých čištění pozitivně korelovány a s delší dobou poskytovaného čištění se zvyšovala pravděpodobnost, že bude reciprováno

(Manson *et al.* 2004). Podobně samice paviánů čakma (*Papio ursinus*) jen dorovnávaly příspěvek partnera v rámci jedné sekvence čištění a to bez ohledu na míru předchozí spolupráce. Mezi trváním poskytnutého a přijatého čištění byla vzájemná pozitivní korelace, jejich trvání byla shodná (time-matched). Místo zvyšování sázek sledovaly spíše strategii dáš co dostaneš (as good as you get). Tato strategie je sice pasivnější, při počítačových simulacích se vyrovnala strategii zvyšování sázek (Barrett *et al.* 2000).

2.3.2. Seyfarthův model

V případě reciprocity čištění dochází zpravidla k oplácení opět čištěním. V případech kdy není opláceno čištěním, ale jinou službou, mluvíme o směně (Hemelrijk & Ek, 1991). De Waal (1997) se např. zabýval směnou sociálního čištění za dělení se o potravu u šimpanzů (*Pan troglodytes*). Mezi mírou sdílení potravy a předchozím čištěním našel pozitivní korelaci, ale pouze pokud ten kdo přijímá potravu předtím poskytoval čištění a ne naopak. Pravděpodobnost dělení potravy se zvyšovala po předchozím přijetí čištění, naopak k dělení nedocházelo mezi jedinci, kteří spolu vůbec netvořili vzájemně se čistící páry (de Waal 1997).

Velmi vlivným modelem operujícím se směnou čištění za koaliční podporu v agonistických interakcích byl Seyfarthův model sociálního čištění (Seyfarth, 1977). Tento model nabídl vysvětlení distribuce sociálního čištění mezi dospělými samicemi primátů s lineární dominantní hierarchií, které vykazovalo napříč několika studovanými starosvětských opic dva shodné rysy: výše postavení jedinci přijímali více sociálního čištění a většina sociálního čištění se mezi jedinci s podobným sociálním rankem. Podobnou strukturu sociálního čištění, jaká byla doložena na těchto empirických datech, Seyfarth získal z teoretického modelu, postaveného na dvou předpokladech:

- 1) atraktivita jednotlivých samic bude odvozena od množství výhod, které mohou nabídnout a ty jsou v přímém vztahu s jejich rankem; samice se proto budou snažit maximalizovat čas strávený čištěním vysoko postavených jedinců
- 2) vzhledem k tomu, že cíle všech samic (čistit nejvýše postavené jedince) se shodují, nutně musí docházet ke kompetici o partnery a u některých jedinců ke kompromisům; to je opět funkcí dominantního ranku, takže vysoko postavené samice si své partnery přednostně oproti jedincům níže postaveným.

V praxi by být nejvýše postavené samice čištěny především samicemi, které jsou v hierarchii blízko pod nimi, protože níže postavené samice neobstojí v kompetici o partnery. Je tedy predikováno čištění převážně nahoru po hierarchii, ovšem v rámci samic s dostatečně blízkým rankem. Krom toho Seyfarth předpokládá krátkodobou pozitivní změnu v atraktivitě těch samic, které se staly matkami mláďat.

Předpoklady tohoto modelu se Seyfarth pokusil potvrdit u kočkodanů zelených (*Chlorocebus aethiops*) (Seyfarth, 1980). Atraktivita partnerů k sociálnímu čištění šla vzhůru po dominantní hierarchii a nejvýše postavené samice přijímaly nejvíce čištění. Většina samic poskytovala největší podíl čištění samicím sousedních ranků a v několika případech se potvrdilo i zvýšení atraktivity po dobu osmi týdnů po narození mláďete. Tyto výsledky, ale přehodnotila Hemelrijk (1990, cit. in Hemelrijk & Ek, 1991), která došla k závěru, že v tomto případě byla zdánlivá směna čištění za podporu spíš vedlejším

produktem korelací obou těchto proměnných s rankem. V odpověď na tuto námitku Seyfarth (1991 cit. in Vervaecke *et al.* 2000) uvedl, že není nutné vysvětlovat vztah uvnitř směny jen jako falešný vedlejší produkt pokud se jedná o dva nezávislé procesy. I pokud není tato korelace jedinečná proto, že koreluje s jinými faktory, může jít o platný směnný vztah. Čištěním výše postaveného jedince si zajistí, že pokud ho čistí, chrání se před jeho agresí (Silk 1982, cit. in Hemelrijk & Ek 1991). Směna čištění za toleranci na tomto principu byla doložena u šimpanzích samic (Hemelrijk & Ek 1991).

Předpoklady Seyfarthova modelu nemohli potvrdit ani Matheson a Bernstein (2000) u makaků rhesus (*Macaca mulatta*) ani u makaků asámských (*Macaca assamensis*) (Cooper & Bernstein 2000). Podle Seyfarthova modelu zkoumala Franz (1999) chování šimpanzů bonobo (*Pan paniscus*) v lidské péči. Modelu odpovídalo zjištění, že dominantní zvířata (dospělé samice) přijímaly signifikantně více allogroomingu a iniciací k čištění než ostatní jedinci ve skupině. Situace pouze mezi dospělými samicemi ale modelu neodpovídala – mezi samice s různým rankem signifikantní rozdíly nebyly. A také nebyla zaznamenána přímá (agonistická) kompetice mezi níže postavenými jedinci o přístup k výše postaveným a nejatraktivnějšími jedinci pro čištění nebyli ti nejvýše postavení, ale ti uprostřed dominantní hierarchie (Franz 1999). A konečně Schino (2001) provedl kritickou metaanalýzu 27 prací týkajících se sociálního čištění, kompetice a dominance různých druhů primátů využívajících Seyfarthova modelu. Podle této kritiky model nezohlednil vliv příbuznosti a možnost ovlivnění chování druhých jedinců. Revize doložila, že výše postavená zvířata přijímali signifikantně více sociálního čištění než níže postavená a samice směřovaly více čištění výše postaveným zvířatům. Zároveň samice primátů vykazovaly při výběru partnera pro čištění výraznou preferenci příbuzných. Vztah mezi preferencí výše postavených jedinců a příbuzenstvím se ale nepodařilo objasnit. Při vyloučení vlivu příbuznosti se nepotvrdil předpoklad Seyfarthova modelu, o vyšší míře čištění mezi blízkými ranky.

2.3.3. Model biologického trhu

Novějším, obecněji formulovaným, ale v základní myšlence prakticky totožným přístupem k analýze sociálních interakcí je model biologického trhu (biological market) (Noë a Hammerstein, 1994). Podle tohoto modelu altruistické chování řízené tržními mechanismy nabídky a poptávky, které stanovují aktuální hodnoty jednotlivých komodit (objektů nebo služeb). Jedinci operující na biologickém trhu nebojují přímo o přístup ke komoditám agonistickým chováním, ale soupeří nabídkami vlastních komodit, na jejichž základě se druhá strana rozhoduje. Jedná se o takové komodity, které si druhá strana nemůže vymoci násilím, ačkoli dochází ke směně často mezi různými kategoriemi jedinců (samci – samice, matky – samice bez mlád'at, vysoko postavení – nízko postavení jedinci) jde o směnu uvnitř partnerství.

Henzi a Barrett (2002) se zabývali směnou sociálního čištění za přístup k mlád'atům. Mlád'ata a spolu s nimi i jejich matky se u mnoha druhů primátů těší velké pozornosti. S mlád'aty je často s oblibou manipulováno a jejich matky jsou atraktivními partnery pro sociální čištění. V této práci doložili, že mlád'ata jsou komoditou na biologickém trhu. Podle Boccia (1987, cit. in Henzi & Barrett 2002) snižuje probírání stres matky a ta je ochotnější dát mládě z ruky. Autoři této práce však přichází s vysvětlením, které lépe zohledňuje nerovný vztah mezi vysokým rankem matky a nízkým rankem samice bez

mláděte, která chce mládě půjčit. Nejde o snížení stresu, ale o cenu, kterou si matka nechá zaplatit, než mládě půjčí (Henzi & Barrett 2002). Muroyama (1994) doložil souvislost mezi tetičkovským chováním (manipulace s cizím mládětem) a sociálním čištěním u volně žijících kočkodanů husarských (*Erythrocebus patas*) v Kamerunu. Čištění a tetičkovské chování souvisely i časově – více tetičkovského chování následovalo po poskytování čištění než po jeho přijímání. Samice bez mlád'at poskytovaly více čištění matkám. Zájem o poskytování tetičkovského chování bývá vysvětlován potřebou získat zkušenosti (Hrdy 1976, cit. in Muroyama 1994), ale v této studii zkušené matky poskytovaly více tetičkovského chování než nedospělá zvířata. Do hry vstupuje i efekt dominance, kdy níže postavená zvířata čistila častěji výše postavená než naopak. Oba typy chování slouží k navazování sociálních kontaktů, přičemž tetičkovské chování je z obou druhů to efektivnější. Jasnější jsou náklady a výhody, plynoucí z tetičkovského chování pro matky samotné – nákladem je odmítnutí, špatné zacházení nebo zranění a smrt mláděte. Výhodou naopak ochrana mláděte v případě útěku a ulehčení od starostí o mládě (zvláště u tohoto druhu, který se za potravou vydává na velké vzdálenosti).

Podle Henziho a Barrett (2002) lze mezi samicemi paviánů čakma (*Papio ursinus*) doložit používání sociálního čištění jako komodity především ve skupinách s vyšší mírou kompetice o zdroje a strmějším gradientem dominance. Samice s mlád'aty jsou atraktivnějšími partnery k sociálnímu čištění a v situaci, kdy je mlád'at méně, poskytují zájemci jejich matkám větší objem čištění. Takové čištění bylo zpravidla nereciprované. Délka čištění negativně korelovala s postavením samice, tzn. od níže postavených samice požadovala matka mláděte vyšší cenu. Henzi a Barrett navrhují zakomponování dominance jako možného ovlivnění trhu. Vliv dominance podporuje i Watts (2002) s tím, že mezi šimpanzi je běžné vynucování si čištění, např. vysoko postavenými samci po subadultních jedincích, bez následné recipokace nebo podpory. Silk (1982, cit. in. Butovskaya & Kozintsev 1996) o podobném vlivu dominance hovoří jako o hypotéze vynucování (extortion hypothesis), která předpokládá, že k samicím s vyšším postavením je směřováno větší množství sociálního čištění, ale samy se dokáží vyhnout tomu, aby níže postaveným poskytovaly čištění.

Podle Barrett *et al.* (2003) měly procesy popisované modelem biologického trhu vliv na evoluci sociality primátů a také jejich kognitivní schopnosti. Složitost sociální struktury představuje vlastně složitost sociálního trhu, která je např. u fission-fusion sociální struktury, v níž žije řada hominoidů, náročnější než u tlup opic. Teorie sociálního mozku se soustředila převážně na celkovou složitost sociální struktury, ale nevysvětlovala propojenost jednotlivých rysů sociální struktury s kognitivními schopnostmi druhu. Tyto nedostatky by měla pomoci překonat právě aplikace teoretického rámce biologického trhu, podle níž se jedinci snaží maximalizovat svůj profit ve smyslu fitness výběrem sociálních partnerů, kteří nabízí nejlepší hodnotu a nejlepší poměr směny dle nabídky a poptávky po dané komoditě. Jak z pohledu teorie sociálního mozku či machavellské inteligence, tak z pohledu biologického trhu se musí jedinci v sociálním prostředí flexibilně vypořádávat s okamžitou situací a chovat se způsobem, který jim přinese největší zisk i na úkor ostatních.

2.4. Čištění srsti u poloopic (Strepsirrhini)

2.4.1. Zubní hřebínek a toaletní dráp

V morfologii poloopic nacházíme 2 znaky týkající se více či méně čištění srsti. Těmito znaky, které jsou zároveň jedním z charakteristických znaků celého podřádu Strepsirrhini, jsou tzv. toaletní dráp a zubní hřebínek (Radhakrishna 2004).¹

Toaletní či čistící dráp (toilet/grooming claw) se u všech příslušníků podřádu Strepsirrhini nachází na druhém prstu zadní končetiny a jak jeho název napovídá, slouží k drbání v srsti. Na první pohled se liší od plochých nehtů na ostatních prstech všech čtyř končetin a stejně tak se ale liší od typických drápů známých u mnoha savčích řádů. Je sice také ze stran zploštělý a podélně zahnutý, ale liší se tvarem i vnitřní strukturou. Někteří autoři ho považují za specializovaný nehet (Martin 1972). Soligo a Müller (1999) se přiklání spíše ke specializovanému drápu když tvrdí, že poslední společný předek obou větví primátů měl na druhém prstu zadní nohy toaletní dráp a na ostatních prstech nehty. V linii vedoucí k antropoidním opicím mělo dojít ke ztrátě tohoto drápu nejspíše v souvislosti se zavedením manuálního probírání srsti podřádem Anthropoidea. K čistící funkci má být adaptován celý druhý prst zadní končetiny, protože není nepostradatelný v uchopovací schopnosti nohy a hlavní síla je vyvíjena mezi prvním (palec), třetím a pátým prstem (Martin 1972).

Druhým znakem je „zubní hřebínek“ ze ztenčených předních zubů ve spodní čelisti. Vždy ho tvoří 4 řezáky a s výjimkou indriovitých (*Indriidae*) se k nim přidávají i spodní špičáky, které se řezákům tvarově připodobnily. U většiny poloopic přední třenový zub funkčně nahrazuje špičák, který i tvarem připomíná (kaninimorfni premolár) a proto se, na rozdíl od pravých špičáků, nachází až za horními špičáky (Maier 1992). Všechny zuby tvořící zubní hřebínek jsou prodloužené a z obou stran zploštělé do podoby tenkých zoubků. Korunky zubů míří od kořenů dopředu téměř horizontálně (Martin 2003).

K existenci zubního hřebínku se váže i přítomnost speciálního podjazykového orgánu (sublingua), který slouží právě k čištění zubního hřebínku. Rudiment tohoto útvaru můžeme najít i u člověka (Ceska *et al.* 1992).

¹ Stukturu podobnou zubnímu hřebínku poloopic nacházíme ještě u dalších dvou recentních řádů. U tan (Scadentia), kde ho u některých druhů může tvořit i všech 6 spodních řezáků, ale bez zapojení špičáků (Martin 1981). Tany ho používají stejně jako poloopice k probírání srsti a to jak na vlastním těle, tak při sociálním čištění (Hasler & Sorenson 1974; Sprankel *et al.* 1978). A podobnou strukturu mají letuchy (Dermaptera), jejichž 4 spodní řezáky mají vroubkované korunky a fungují jako samostatné hřebínky s až 15 hroty. Letuchám slouží primárně k příjmu potravy, ale chybná informace o tom, že ho používají k probírání srsti se v literatuře objevuje stále (Rose *et al.* 1981). Podle Martina (1981) jde u obou zmíněných řádů o příklad konvergentního vývoje.

Původ a použití zubního hřebínku

Použití zubního hřebínku při čištění srsti bylo u poloopic známo již v dobách Cuviera a Saint Hilaire (1829, cit. in Russell Stein 1936), ale jako chování „relativně nedůležité pro přežití jedince“, nebylo shledáváno dostatečným impulsem pro tak pozoruhodné adaptace. Původ vzniku tohoto útvaru byl hledán v potravním chování (Russell Stein 1936). Avis (1961, cit. in Sauther et al. 2002) na zubní hřebínek (a redukované horní řezáky např. u rodů *Hapalemur* a *Lepilemur*) nahlížel jako na funkční součást adaptačního komplexu k ukusování vegetace jako je tomu u kopytníků a hmyzožravců. Použití zubního hřebínku při péči o srst pak považoval za nedůležité nebo dokonce nedoložené. Podle Simonse (1971) ale u poloopic nejprve během vývoje došlo k tomu, že přední zuby nebyly tolik využívány k uchopování potravy, protože tuto funkci převzaly přední končetiny. Uvolněné řezáky a spodní špičáky se proto specializovaly pro čištění srsti. Proti “potravní teorii” hovořila především nápadná křehkost této struktury u malých druhů poloopic jako jsou komby, makiové nebo loriové. Reakcí na tuto námitku byl tedy odklon od ukusování potravy a příklon k loupání měkkých plodů a hlavně specializaci pro gumivorii (Martin 1981). Martin (1972) jmenuje 4 podmínky, které umožnily modifikaci spodních řezáků předků poloopic:

- raný vývoj manuálních schopností předních končetin přenesl uchopovací funkci z přední části chrupu na ruce;
- částečný přechod na rostlinnou stravu snížil závislost na chytání drobné kořisti přední částí chrupu;
- rozvoj cévnatých rostlin poskytoval vedle listů a plodů i možnost živit se exudáty. Olizování exudátů mohlo předcházet adaptacím pro jejich seškrabávání;
- malí savci byli méně závislí na použití špičáků při obraně proti predátorům, protože se mohli spoléhat spíše na rychlý útěk.

Tento směr prosazoval spíše název Tooth Scraper (zubní škrabka) a ho lze označit jako Tooth Scraper či Dietary Hypothesis (Rosenberger & Strasser 1985).

V nedávné době se k těmto teoriím navrátila např. Sauther *et al.* (2002). Na základě detailní studie potravní ekologie lemuřů kata (*Lemur catta*) zjistila, že u tohoto druhu se zubní hřebínek vedle čištění srsti významně uplatňuje i při příjmu potravy. Ve volné přírodě lemuři kata trhají plody většinou tlamou a jen vzácně rukama. Především menší plody pak pravidelně uchopují do zubního hřebínku, horních řezáků a špičáků. Podobně listy často strhávají z větví tak, že je protahují přední částí tlamy. Podle Sauther tvoří drobné horní řezáky se zuby zubního hřebínku pevný skus a mohou tak sloužit k trhání plodů, jak naznačoval již v 60. letech Avis. Krom toho pozorovali zapojení zubního hřebínku při překusování pupeční šňůry novorozených mláďat a při každodenním požírání hlíny z termitích hnízd. Primární funkci zubního hřebínku jako nástroje pro čištění srsti prosazovali např. Buettner-Janusch a Andrew (1962, cit. in Sauther et al. 2002) a Szalay a Seligsohn (1977, cit. in Rosenberger *et al.* 1985). Zastávali tedy tzv. Grooming Hypothesis a pojmenování Tooth Comb (zubní hřebínek) a od té doby různí autoři přicházejí s důkazy podporujícími jednu nebo druhou teorii původu zubního hřebínku. Napříč podřádem Strepsirrhini se i míra využití tohoto nástroje pro příjem potravy nebo komfortní chování se u různých druhů liší stejně jako detailní podoba hřebínku.

Většina komb (*Galagonidae*) má stejně jako rod *Microcebus* volněji spojený zubní hřebínek s zřetelnými mezizubními prostory, který se lépe hodí k pročesávání srsti. Naproti tomu rody *Allocebus*, *Euoticus* a všichni příslušníci čeledi *Lorisiade* mají zubní hřebínek těsnější bez mezizubních prostor, což naznačuje, že primární funkcí předních zubů u těchto taxonů je, spíše než čištění srsti, dobývání zaschlých exudátů na povrchu kmenů stromů. U rodů *Allocebus* a *Euoticus*, kteří jsou specializovanými gumivory, je zubní hřebínek navíc prodloužený (Masters & Brothers 2002). Za stejným účelem, tedy primárně k získávání exudátů, užívají zubní hřebínek i rody *Microcebus* a *Phaner* (Martin 1981). Také lori štíhlý (*Loris lydekkerianus*) podle dostupných pozorování používá zubní hřebínek k překonávání tvrdé krusty na povrchu, aby se dostal k tekuté míze (Nekaris & Tab Rasmussen 2003). Ale jen jeden druh, outloň malý (*Nycticebus pygmaeus*), používá zubní hřebínek také k aktivnímu hloubení rýh do kůry stromů za účelem získání této potravy (Streicher 2004)².

Ale nejen specializovaní gumivoři používají zubní hřebínek k příjmu potravy. Při zpracování potravy ho používá např. indri (*Indri indri*) (Quinn *et al.* 2002) nebo lemuři hnědí (*Eulemur fulvus*) na ostrově Mayotte, kteří pomocí něho loupají plody stromu *Saba comorensis* (Tattersall, 1977, cit. in Ceska *et al.* 1999). Jolly (1966) pozorovala jak sifakové malí (*Propithecus verreauxi*) vydlabávali semena rostlin rodu *Albizia* z lusků zubním hřebínkem. Ostatní potravu ale zpracovávali špičáky a třenovými zuby a rychle ji posouvali ke stoličkám a zubní hřebínek používali již jen k probírání srsti.

Mimo pozorování komfortního chování poloopic bylo používání zubního hřebínku pro čištění srsti doloženo nepřímo rýhami na zubech způsobenými chlupy, které jsou viditelné pod elektronovým mikroskopem (Rose *et al.* 1981). Nejprve byly stejnou metodou prozkoumány zuby nejstaršího tehdy známého nositele zubního hřebínku mezi primáty *Nycticeboides simpsoni*. Rýhy na zubech se ukázaly být identické jako u současné komby velké (*Otolemur crassicaudatus*) a autoři studie výsledek interpretovali jako důkaz čištění srsti tímto způsobem již v pozdním miocénu. Později byly obdobné rýhy nalezeny na ještě starších fosiliích eocenního rodu *Karansia* (Seiffert *et al.* 2003). Tyto výsledky ale zpochybnila např. Sauter *et al.* (2002). Jako zastávce potravní teorie pochybuje zda lze odlišit mikroskopická poškození na fosilních zubech způsobená čištěním srsti a příjmem potravy.

Světlo do záhady vzniku zubního hřebínku nevněsly ani další práce výše zmíněného týmu. Zkoumali totiž i zuby nejstarších tehdy známých nositelů zubního hřebínku vůbec, saveců ze skupiny Condylarthra: cf. *Thryptacodon antiquus* a *Chriacus* z raného Eocénu Wyomingu a neurčeného druhu ze středního paleocénu Montany. Shodné rýhy na zubech všech uvedených fosilií způsobené opotřebením při čištění srsti sice posunuly doklad komfortního chování zubním hřebínkem o 40 milionů let před výše zmíněným *Nycticeboides simpsoni*, ale definitivní důkaz vzniku nedal. Přestože se zuby zformovaly u obou skupin do zubního hřebínku, u nejstaršího ze studovaných druhů (paleocén Montany) si zachovaly jednodílnou řeznou plochu, která například u sifaků rodu *Propithecus* prokazatelně slouží k škrábání kůry.

² Pro úplnost ještě zmíním, že jiný potravní specialista – ksukol ocasatý (*Daubentonia madagascariensis*) – jako jediný příslušník podřádu Strepsirrhini zubní hřebínek zcela postrádá (Quinn *et al.* 2004) a také toaletní drápy nejsou téměř k rozeznání od drápů, které u tohoto druhu nahradily nehty i na ostatních prstech všech končetin (Soligo & Müller 1999).

Korunky tohoto druhu byly také více opotřebované, což naznačuje jejich používání při získávání potravy. Nicméně zubní hřebínek mladších zástupců (cf. *Thryptacodon* a *Chriacus*) jednolitou řeznou plochu netvoří, jsou delší, tenčí a méně opotřebované. Tak i nejstarší známý zubní hřebínek mohl sloužit stejně dobře čištění srsti i získávání potravy, jeho role při čištění srsti se však mohla záhy stát primární rolí (Rose *et al.* 1981).

Za teorii čištění srsti se postavili i jiní autoři, kteří zkoumali vývoj horních řezáků u fosilních *Adapiformes* (Rosenberger *et al.*, 1985). Navrhli, že lemuří čenich se vyvíjel jako propojený systém fyziologie a chování sloužící k rozeznávání jedinců a při zapojení Jacobsonova orgánu sociosexuální komunikace pomocí feromonů. Zubní hřebínek byl do tohoto systému začleněn jako funkční propojení s vomeronasálním orgánem sloužící ke sběru feromonů. Tento přístup, který není v rozporu s teorií sociálního čištění dále rozvedl Asher (1998). Doložil, že sociálně žijící poloopice mají relativně širší mezeru mezi středními horními řezáky než jiní savci. Ale zda má tento rozdíl spojitost s fungováním vomeronasálního orgánu při častém sociálním čištění se zapojením zubního hřebínku je hypotéza, která bude muset být potvrzena behaviorálními daty. Faktem je, že již Schilling (1983, cit. in Ceska *et al.* 1992) uváděl sociální čištění jako jeden ze způsobů přenosu a příjmu pachových značek u *E. albifrons*.

2.4.2. Podoba a význam sociálního čištění u poloopic

Protože je čištění srsti u poloopic významným a hojně zastoupeným typem chování, je popisováno v mnoha pracích.

Lorisidae

Skupina výzkumníků, zabývajících se chováním outloňovitých (*Lorisidae*) v lidské péči (Fitch-Snyder *et al.* 2006), popsala 4 typy komfortního chování:

- Čištění vlastního těla (autogrooming) - lízání nebo probírání vlastní srsti zubním hřebínkem;
- Drbání se - drbání toaletním drápkem zadní nohy v srsti po těle;
- Otírání - otírání hlavy a obličeje o přední končetiny;
- Sociální čištění (allogrooming) - olizování obličeje nebo probírání srsti jiného jedince. Čistící při tom čištěného jedince často přidržuje předními končetinami.

Sociální čištění se často vyskytovalo v souvislosti se sociální hrou, která byla mnohdy přerušována právě sekvencemi vzájemného čištění (Fitch-Snyder *et al.* 2006). U loriů štíhlých (*Loris tardigradus*) v přírodě byly pozorovány až 2 hodiny trvající sekvence vzájemného sociálního čištění. Sociální čištění může být jednostranné nebo vzájemné, dominantní jedinec může ale nemusí recipkovat. V sociální čištění nebo sociální hru často vyúsťuje i agrese mezi dvěma jedinci, ačkoli by se dalo spíše očekávat, že se zvířata rozejdou. Sociální čištění a jiné afiliativní projevy (hra, hravý zápas) se v přírodě odehrávají brzy po setmění nebo před rozedněním (Nekaris 2001, 2002).

Radhakrishna & Singh (2002), kteří studovali sociální chování *Loris lydekkerianus* v oblasti Dindigul na jihu Indie, definují jen čištění vlastního těla a sociální čištění. V obou případech zvíře používá jazyk, zubní hřebínek, toaletní drápek a přední nebo zadní končetiny k drbání, olizování a upravování srsti své nebo jiného jedince. Čištění srsti je u tohoto druhu významnou součástí afiliativních projevů. Sekvence sociálního čištění se u různých jedinců lišily délkou (průměrně trvaly 16 min. v rozpětí 1 – 75 min.). Kratší sekvence obsahovaly jen několik olíznutí, delší byly přerušovány čištěním vlastního těla, lokomocí a sezením bok po boku a hravým zápasením. Při delších sekvencích byla k čištění nabízeny i žlázy na pažích.

Pozorování outloňů malých (*Nycticebus pygmaeus*) v lidské péči (Henton 2000), ukázala, že tráví o málo více času sociálním čištěním než čištěním vlastního těla (4,8 %, resp. 4,2 %). Ale v situaci, kdy byli pod větším stresem (přítomnost návštěvníků zoo) projevovali méně sociálního čištění než čištění vlastního těla (1 %, resp. 1,6 %). Dále bylo zjištěno, že samice ve vysokém stupni gravidity odmítá sociální čištění od svého partnera. V přírodě se tento druh živí lepkavými exudáty stromů a tato praxe vyžaduje vysoké množství soustředěného čištění vlastního těla (Streicher 2004).

Wiens & Zitzmann (2003) v etogramu outloňů váhavých (*Nycticebus coucang*) pozorovaných v západní Malajsii uvádějí jen sociální čištění. Ten definují jako „použití jazyka a zubního hřebínku na části těla jiné jedince v opakujících se čistících pohybech“. Toto chování zařazují mezi přátelské a přímé interakce mezi dospělými, subadultními jedinci nebo mláďaty v noci. Pozorováno bylo i souběžné čištění (mezi dospělou samicí a subadultním samcem). Outloni v přírodě trávili sociálním čištěním jen malou část své aktivity (max. 6,7 %), ale z podmínek v lidské péči jsou popisovány série sociálního

čištění u společně spících jedinců v době před východem a po západu slunce (Rasmussen 1986, cit. in Wiens & Zitzmann 2003) .

Wiens & Zitzmann (2003) vysvětlují sociální čištění potřebou odstraňování kožních parazitů z míst, na která zvíře samo nedosáhne. Jediný studovaný outloň, který nebyl členem žádné sociální skupiny a nepřicházel do styku s jinými jedinci měl neobvykle vysoký počet ektoparazitů (vši). Přestože má sociální čištění pro zvířata tento pozitivní efekt, autor studie ho odmítá jako příčinu vzniku nebo udržování sociálních skupin (nebo sdílení prostoru). Sociální čištění podle něj produktem života v societě a snižuje náklady s ním spojené, např. vyšší riziko postižení nemocemi přenášenými parazity.

Cheirogaleidae

Makiové trpasličí (*Microcebus cf. murinus*) se také často věnují sociálnímu čištění srsti za zapojení zubního hřebínku a jazyka. Ruce používají pouze k pevnějšímu uchopení partnera. U *Microcebus cf. murinus* chovaných v berlínské ZOO bylo pozorováno i čištění ve trojici. Jedna samička byla zároveň čištěna samcem na hlavě a jinou samicí na ocase. Prvky čištění byly u tohoto druhu pozorovány i jakou součástí herních projevů (Schultz 1987, cit. in Ceska *et al.* 1992).

Při sledování vztahu *Microcebus murinus* k nepříbuzným mládřatům ve volné přírodě v Kirindy bylo zjištěno, že samice ve společně hnízdní dutině rozeznají vlastní mládřata a jen ta přenáší, ale mohou čistit a starat se i o jiná mládřata ve skupině. V této studii byla za sekvenci sociálního čištění považována alespoň 3 olíznutí během 3 vteřin s pauzou mezi sekvencemi kratší než 5 vteřin. Podíl sociálního čištění mezi vlastními a cizími mládřaty bylo 70 %, resp. 30 % (Eberle *et al.* 2006). Martin (1972) zaznamenal, že u člověkem odchovaného mláděte maki trpasličího (*Microcebus murinus*) vyvolávalo sociální čištění vokalizaci podobnou předení.

U makiů tlustoocasých (*Cheirogaleus medius*) je sociální čištění také jedním z hlavních vysvětlení sociality, např. společného přespávání. Podle Müller (1998) snižuje sociální čištění riziko šíření chorob přenášených zevními parazity. U tohoto druhu se sociální čištění také soustřeďuje na nedostupná místa jako je hlava, uši a krk. Sociální čištění bylo pozorováno po opuštění spací dutiny a při setkání dvou jedinců během noci. Až na jednoho samce, u něhož byla dvakrát zjištěna klíšťata, nebyli na ostatních jedincích žádní ektoparaziti pozorováni.

Maki žlutohnědý (*Mirza coquereli*) byl studován na lokalitě Marosalaza Forest a z pozorování vyplynulo, že jedinci opouští svoje hnízda po setmění a první polovinu noci tráví krmením, čištěním vlastního těla a odpočinkem. Druhá polovina je věnována spíše sociálním aktivitám jako je sociální probírání srsti a hra (Pages 1978 a 1980, cit. in Harcourt & Thornback 1990).

U makiů kočičích (*Phaner furcifer*) v Kirindy představuje vzájemné čištění srsti přes 80% všech afiliativních interakcí mezi partnery. Sekvence sociálního čištění jsou u tohoto druhu poměrně krátké, trvají 1 – 2 minuty (průměr 82 vteřin). Sociální čištění jako redukce ektoparazitů je zde opět použito jako jeden z vysvětlujících faktorů sdílení společného prostoru mezi partnery. Přesto u tohoto druhu spolu partneři bojují více jak dvakrát častěji než se věnují čištění a jiným afiliativním interakcím (Schülke 2002).

Indriidae

Chování sifaky Edwardsova (*Propithecus edwardsi*) bylo zkoumáno v Ranomafana National Park na Madagaskaru (Pochron *et al.* 2003). Autoři studie používali následující kategorie čištění:

- Čištění (grooming) – opakované probírání srsti jiného jedince tlamou;
- Čištění vlastního těla (self-grooming) – zvíře probírá si probírá srst na vlastním těle;
- Sociální čištění souběžné (mutual grooming) – zvířata souběžně probírají srst jedno druhému.

V množství prováděného čištění vlastního těla nebyl nalezen rozdíl mezi samci a samicemi. A bylo pozorováno, že sociální čištění se může objevit po agonistickém chování, kdy napadený probírá srst útočnickovi. Ve studii, která se na stejné lokalitě zaměřila na infanticidní chování (Erhart & Overdorff 1998) bylo doloženo tzv. tetičkovské chování - sociální čištění mláděte jinou samicí než matkou. Ve sledované tlupě bylo během 77,5 hodin pozorování zaznamenáno 28 sekvencí jednostranného sociálního čištění a 6 sekvencí vzájemného čištění. V jiné studii (Wright 1995, cit. in Erhart & Overdorff 1998) bylo pozorováno, že samice odmítaly sociální čištění samci, který imigroval do skupiny a dopustil se infanticidy. Ale s rezidentním samcem spal nový samec na jednom stromě a často se vzájemně čistili.

Sociální čištění mezi matkou a jejím potomkem je nejčastějším případem sociálního čištění. U sifaků druhu *Propithecus coquereli* chovaných v Duke University Primate Center bylo toto chování pozorováno i u otců (Bastian & Brockman in press). Množství sociálního čištění manipulace a přenášení mláděte závisela na věku samce - starší a zkušenější samci se zapojovali více. Dále byla péče o mládě otcem vyšší u páru, kde byla větší harmonie mezi samcem a samicí a také v přítomnosti nedospělých jedinců z předchozích let.

Jolly (1966) podrobně popsala čištění srsti u sifaků malých (*Propithecus verreauxi*) v galeriových lesích u řeky Mandrary. Sekvence čištění mohly trvat i 20 minut a obsahovaly další afiliativní prvky chování jako pozdravy, hru nebo hravý zápas. Sekvence čištění zpravidla začínala příchodem a uchopením hlavy jednoho zvířete druhým. Pokud chtělo zvíře čištění přijmout natáhlo krk nebo naopak sklonilo hlavu a nabídlo k čištění šíji. Zvířata se v čištění střídala v intervalech od 10 vteřin po 1 minutu nebo se čistila vzájemně. Sekvence často končila hravým zápasem ve chvíli, kdy se některý z jedinců přiblížil k anogenitální oblasti toho druhého. Jolly také zaznamenala čtyřnásobné zvýšení přátelských interakcí po narození mláděte. Samci i samice se pokoušeli čistit mládě nebo alespoň jeho matku, což mohlo mít také za cíl odvedení její pozornosti. Reprodukčním chováním samic tohoto druhu sifaků se zabývala také Brockman (1999) v Beza Mahafaly. Dvě sledované skupiny se lišily množstvím afiliativních projevů kam patřily pozdravy, výzvy k čištění, sociální čištění a jeho recipkace a hra. Jedna ze skupin měla širší škálu těchto projevů a vyšší četnost mezi samicemi, ve druhé skupině se množství mezi jednopohlavními a smíšenými dvojicemi nelišilo. U obou skupin množství sociálního čištění ještě vyrostlo v době páření, kdy byly samice intenzivně čištěny nově příchozími samci.

U sifaků hedvábných (*Propithecus candidus*) z Marojeje National Park bylo sociální čištění analyzováno a porovnáváno jako ukazatel dyadických vztahů ve skupině (Kelley 2002). Ačkoliv se samčí a samičí členové skupiny obvykle nevyhledávali jako primární partneři pro čištění srsti, pozorované sekvence sociálního čištění odpovídaly 93,8 % afiliativních interakcí mezi samci a samicemi. Samci iniciovali signifikantně více sekvencí čištění se samicemi než naopak.

U indriho (*Indri indri*) v Perinetu (Madagaskar) předchází nočnímu odpočinku série čištění srsti v nichž se jedinci v čištění vzájemně střídají, ale nevytváří řetězce čistících se zvířat. Předpokládaná samičí dominance u indriho se projevuje i při čištění, kdy jsou dospělé samice oproti samcům častěji čištěny a méně čistí (Pollock 1979, cit. in Quinn & Wilson 2002).

Lepilemuridae

U lemura Milne-Edwardsova (*Lepilemur edwardsi*) z Réserve Forestière d'Ampijoroa bylo sociální čištění zaznamenáno jako základní afiliativní prvek chování (Rasoloharijaona *et al.* 2006). V jiné studii byla zaznamenána skupina 2 - 3 jedinců, kteří den trávili v jedné dutině a v noci se pohybovali po spolu a věnovali se dlouhým sekvencím sociálního čištění (Warren 1994 cit. in Zinner *et al.* 2003).

Ratsirarson a Rumpler (1988, cit. in. Zinner *et al.* 2003), kteří se věnovali lemům čilým (*Lepilemur mustelinus*) zaznamenali sociální čištění pouze mezi samicemi a mláďaty, nikdy mezi dospělými jedinci.

Lemuridae

U nejčastěji studovaného lemura kata (*Lemur catta*) jsou podoba a typy čištění popisovány podobně jako u předchozích druhů a publikované práce se zaměřují především na sociální kontext tohoto chování. Již první práce doložily udržování sociálních vztahů přátelskými interakcemi, mezi které se řadí i sociální čištění srsti. Sociální čištění jiné skupiny lemů kata v lidské péči bylo i předmětem srovnání se stejným chováním u makaků jávských (*Macaca fascicularis*) (Hoffman 1992). Sociální čištění u makaků bylo mezi dvojice jedinců distribuováno velmi nerovnoměrně. Buď se jeden partner delší dobu choval pasivně a nechal se čistit nebo byl jeden jedinec delší dobu čištěn větším počtem jiných příslušníků skupiny. U lemů kata se sociální čištění odehrávalo téměř vždy jen mezi dvěma zvířaty a aktivní čištění bylo u obou partnerů téměř vyrovnané. Nápadný rozdíl je samozřejmě také v tom, že lemuři používají při sociálním čištění výhradně zubní hřebínek nebo jazyk, zatímco makakové používají převážně ruce. Jolly (1966) pozorovala lemury kata na stejné lokalitě jako sifaky malé. Sekvence sociálního čištění lemů kata obsahovaly jak vzájemné tak jednostranné reciprokované čištění, ale sekvence byly celkově kratší než u sifaků. Narozdíl od sifaků také samci lemů kata ignorovali mláďata. Matky od mláďat odháněly nedospělé jedince a samice bez mláďat. Jen matky směly poskytovat sociální čištění mláďatům, ale na oplátku musely nechat čistit vlastní mláďě. Podle Bartona (1983) se sekvence čištění u lemů kata a dalších druhů poloopic vyskytují často v souvislosti s tělesným kontaktem a blízkostí, nejčastěji při schoulení a tisknutí se k sobě před spaním. Lemuři si vybírají oblíbené partnery pro spaní a tím pádem i pro čištění v této situaci. Soudě podle relaxovaných pozic a přivřených očí má čištění před spaním i uklidňující a uspávací funkci. Sussman (1974, cit. in Keith-Lucas *et al.* 1999), který studoval tento druh na lokalitě Antserananomby, nahlížel na čištění srsti jako na aktivitu (zvířata jí trávila 5 – 11 % času. Jiný názor měli Keith-Lucas *et al.* (1999), kteří v podmínkách lidské péče zařadili čištění spolu se sluněním do kategorie odpočinku. Práce na lemurech chovaných v lidské péči (Hosey *et al.* 1985) pak dokázaly, že sociální čištění není rovnoměrně rozdělený ve skupině. Naopak nejstarší a nejdominantnější zvíře iniciovalo a přijímalo nejvíce sociálního čištění které se tak vyskytovalo hlavně mezi staršími a výše postavenými zvířaty. Sociální vztahy mezi lemury kata jsou velmi ovlivňované přibuzenstvím, ale tento rys nacházíme spíše u vyšších primátů např. čeledi

Cercopithecidae. Projevuje se to např. tím, že tělesná blízkost a sociální čištění jsou častější mezi blízkce příbuznými samicemi (dvojice dcera – matka, sestry) než nepříbuznými samicemi. U lemuru kata rozhoduje dále pohlaví a postavení v sociální hierarchii. Podřízení jedinci projevují signifikantně více jednostranného sociálního čištění vůči výše postavenému jedinci než naopak a to platí pro všechny typy dvojic (samice – samice, samec – samice, samec – samec). V situaci, kdy všechny samice dominují všem samcům představuje 70 % veškerých kontaktů mezi pohlavími sociální čištění, v naprosté většině iniciované a prováděné samci (Nkamichi 1997).

Waeber & Hemelrijk (2003) studovali druh *Hapalemur alaotrensis* na lokalitě Andreba u Lac Alaotra a v jimi sestaveném etogramu je jednou z kategorií chování i čištění srsti. Používají však jen kategorii sociálního čištění (allogrooming), kdy „zvíře používá zubní hřebínek a jazyk k čištění obličeje, krku, uší a zad jiných členů skupiny a tedy na místech, které si nemohou čistit sami“. Při posuzování vztahu sociálního čištění a dominance tuto autoři zjistili, že samice byly častěji čištěny samci než naopak. Protože samice zaujímaly vyšší postavení než samci, vyplývá z toho, že výše postavení jedinci byli čištěni častěji. Jedinci, kteří prohrávali v soubojích trávili více času čištěním srsti jiných členů skupiny a sami byli méně čištěni. Jedinci, kteří se častěji čistili byli k sobě méně agresivní. Autoři studie to vysvětlují stejně jako u pavíánů nebo šimpanzů tím, že čištění představuje pro níže postaveného jedince ochranu před agresí výše postaveného jedince, protože čištění snižuje napětí.

V etogramu lemuru hnědých (*Eulemur fulvus*) chovaných v lidské péči (Vick & Coney 1976), bylo čištění srsti podrobně popsáno jako hlavní afiliativní chování. Následovalo často ihned po kontaktu dvou zvířat a “taktilním a vokálním pozdravem”. Zvířata k sobě přistupovala bokem s hlavami k zadní části těla druhého jedince. V této pozici pak jedno zvíře zpravidla uchopilo bližší přední končetinou hřbet či bok druhého zvířete, vzájemně se očíhají a následuje olizování nebo čištění srsti. Zpravidla při čištění postupují směrem od zadní části dopředu, ale mohou začít i od hlavy. Typy čištění jsou zde následující:

- Jednostranné čištění (allogrooming) – jedno zvíře provádí veškeré čištění v průběhu celé interakce;
- Vzájemné čištění (mutual grooming) – obě zvířata čistí ve stejnou chvíli.

Jednostranné reciproční čištění (reciprocal grooming) – v daný okamžik čistí jen jedno zvíře, ale v rámci celé interakce se oba partneři v čištění střídají.

Autoři etogramu pro průběh čištění srsti převzali definici Buettner-Janusche a Andrewa (1962, cit. in Vick & Coney 1976) – “probírání srsti se skládá z vzhůru směřujícího pročesávání zubním hřebínkem v dolní čelisti přerušované lízáním. Přední končetiny jsou používány spíše k přidržování čištěného místa než k rozdělování srsti”. Sociální čištění se často objevuje v péči matky o mládě, stejně tak čištění vlastních bradavek a anogenitální oblasti u kojících samic.

Ve studiích *Eulemur rufus* z Kirindy Forest na Madagaskaru (Ostner & Kappeler 1999) se čištění srsti objevuje také jako hlavní afiliativní prvek spolu s tělesným kontaktem. I zde je sociální čištění jedním z hlavních ukazatelů sociálních vztahů a zohledňuje především míru párových svazků, které jsou u tohoto druhu stále diskutabilní. Typicky se čištění srsti objevuje u obou pohlaví po kopulaci a to jak v podobě čištění vlastní anogenitální oblasti, tak krátkých sekvencí sociálního čištění na jiných částech těla.

V etogramu lemura mongoze (*Eulemur mongoz*) v lidské péči figuruje čištění srsti jako jediná položka v kategorii afiliativního chování. Použita je stejná definice od Buettner-Janusche a Andrewa (1962 cit. in Vick & Coney 1976). Rozlišují opět 4 typy čištění:

- Sociální čištění jednostranné (allogrooming) - jedno zvíře čistí druhé;
- Čištění vlastního těla (autogrooming) - jedinec čistí sám sebe;
- Sociální čištění vzájemné (mutual grooming) - dva jedinci se navzájem čistí současně;
- Sociální čištění reciproční (reciprocal grooming) - dva jedinci se navzájem čistí střídavě (Perry 1991).

Tattersal a Sussman (1975, cit. in Ceska *et al.* 1992) uvádí, že v rodinných skupinách *Eulemur mongoz* je jen málo času věnováno sociálnímu čištění.

Lemuři rudobříší (*Eulemur rubriventer*) mají např. ve srovnání s lemury kata (*Lemur catta*) žít více individuálně a poklidněji a také sociální čištění je u nich poměrně vzácné (Daue & Petter 1988, cit. in. Ceska *et al.* 1992).

Jolly (1966) uvádí případ lidmi odchovného lemura tmavého (*Eulemur macaco*), který měl silně imprintován na člověka a nikdy si plně neosvojil vzorce chování spojené se sociálním čištěním srsti. Toto tvrzení se ale liší od zkušenosti s uměle odchovanými jedinci lemura vari (*Varecia* sp.) z českých ZOO, jejichž komfortní chování se nelišilo od jedinců odchovaných rodiči.

Kress *et al.* (1978, cit. in Ceska *et al.* 1992) uvádí, že chování lemuru vari se liší od rodů *Lemur* a *Eulemur*, které jsou si navzájem příbuznější, a kteří jsou kvalitativně i kvantitativně více sociální než rod *Varecia*. Studie srovnávající sociální chování lemuru hnědých (*Eulemur fulvus*) a lemuru vari (*Varecia varecia* a kříženci *Varecia varecia* x *Varecia rubra*) potvrdila vyšší míru sociability u *Eulemur fulvus*, kdy jedním z hlavních ukazatelů byl poměr sociálního čištění k čištění vlastního těla. Z pozorování v ZOO Jersey (Pollard & Sim 1985) vyplynulo, že sledovaní lemuři vari věnovali více času čištění vlastního těla než sociálnímu čištění (77 %, resp. 23 % z celkového množství čištění). Lemuři rodu *Varecia* trávili dvakrát více času čištěním vlastního těla a o polovinu více času sociálním čištěním než lemuři kata ve stejné expozici. Přestože se u lemuru vari objevuje sociální čištění nejčastěji mezi samicí a jejími mláďaty, stále je tento objem nižší než u *Eulemur fulvus* a *Lemur catta*. Tento rozdíl je dán i způsobem péče o mláďata, kdy jsou matky lemuru hnědých a lemuru kata se svými mláďaty v častějším kontaktu než samice lemuru vari, které svá mláďata nechávají v hnízdech. Dominantní postavení samic u lemuru vari vedlo k udržování odstupu ostatními jedinci a omezovalo možnost sociálního čištění s vysoko postavenými samicemi. Naproti tomu u lemuru hnědých to bylo právě dominantní postavení samic, díky kterému jiní členové skupiny vyhledávali jejich blízkost a iniciovali sociální čištění (Pollard & Sim 1985). Sociální čištění ale i tohoto druhu slouží k posilování sociálních vazeb mezi jedinci (Dautenhahn 1999; Ulisa *et al.* 2004).

Nejdetailnější soupis chování lemuru *Varecia variegata* vypracovali na skupině z částečně volného chovu v Duke University Primate Center Pereira *et al.* (1988). Autoři studie použili pro popis probírání srsti opět definice Buettner-Janusche a Andrewa. (1962, cit. in Pereira *et al.* 1988). Dle pozorování předchází zpravidla sekvencím sociálního čištění pozdrav, který má podobu krátkého očichání či dotyku tlamy, čenichu, ramen

nebo podpaží jiného jedince. Pokud se jeden k druhému přibližují zezadu, může být čichání směřováno na záda. Tento pozdrav zpravidla vede k sociálnímu čištění. To začínají praktikovat lemuři vari od věku zhruba 5 měsíců. Vyskytuje se jak u samců tak samic a páry mohou být jednopohlavní nebo smíšené. Probírání je nepravidelně prokládáno olizováním srsti. Ruce jsou opět používány jen k přidržování čištěných míst. Dva čistící se lemuři obvykle stojí nebo sedí čelem k sobě a v této pozici si zpravidla čistí obličej, bradu, krk, ramena, hrud', přední končetiny a horní část hřbetu. Jinou běžnou pozicí je ta, kdy lemuři stojí nebo sedí bok po boku, dotýkají se boky a hlavy míří opačným směrem. Jedno nebo obě zvířata mají obvykle jednu přední končetinu položenou přes hřbet partnera. V této pozici si čistí boky, spodní část hřbetu a kořen ocasu občas i oblast boků a zadních končetin. Čas od času se nějaké zvíře přiblíží k druhému zezadu a probírá mu záda a boky aniž by se dotýkali jinou částí těla. Sociální čištění bylo pozorováno také v zavěšení za zadní nohy, kdy jedno zvíře čistilo srst na hrudi jiného. Hlavní místa na vlastním těle, kde se zvíře probírá jsou končetiny, trup, boky, anogenitální oblast a často ocas. Často si také olizují prsty a drbou se na hlavě, předních končetinách, trupu a uších toaletním drápkem. Čištění vlastního obličeje má podobu olizování pěsti a opakované otírání v okolí čenichu. Dále bylo pozorováno, jak jedna samice *Varecia rubra*, pokud byla napadena jiným členem tlupy, sklonila hlavu („ukázala světlou skvrnu na šíji“) a zastavila tak útok a situace přešla v sociální čištění (Pereira *et al.* 1988). Sociální čištění tak nezřídka následuje po agonistickém chování. Submisivní zvířata v této situaci zpravidla čistí ta dominantní. Příležitostně se může přiblížit i třetí zvíře a čistit submisivního jedince (Ceska *et al.* 1992). Čištění genitálií olizováním se pravidelně vyskytuje u obou pohlaví lemurů vari bezprostředně po kopulaci (Foerg 1982, cit. in Ceska *et al.* 1992).

U rodu *Varecia* bylo doloženo, že v podmínkách lidské péče může čištění srsti přerůst ve stereotypní chování (Rybiski Tarou *et al.* 2005)¹. Proto i v případě lemurů vari nastupuje tzv. enrichment – změny prostředí, které mají vést ke zvýšení prospěchu zvířat chovaných v lidské péči. Může jít např. o změny ve způsobu podávání potravy, které má zvýšit aktivitu zvířat a snížit negativní či nepřírozené projevy (Zimmermann *et al.* 1996). V případě studie v Sheldon ZOO se obohacením prostředí zvýšila celková aktivita zvířat a s ní i množství čištění srsti. U samců nebyla změna tak patrná (ze 16 % před obohacením na 20 % během obohacení) jako u samic, kde došlo k zdvojnásobení čištění vlastního těla i sociálního (ze 13 % na 26 %) (Hughes *et al.* 2000). Jiná pozorování *V. rubra* v lidské péči stanovila množství čištění na 6 % denní aktivity (Ursich 2004).

V podmínkách přirozeného prostředí však byla zaznamenána úplně jiná míra čištění srsti. Během 18 měsíců trvající studie (únor 1999 – červenec 2000) bylo zaznamenáno 1477 hodin pozorování. Lemuři vari trávili 68 % času odpočinkem, 25 % krmením, 6 % přesuny a pouze 1% sociálními interakcemi (sociální čištění a jiné) (Ratsimbazafy 2002).

¹ Stereotypní čištění srsti bylo doloženo i u rodu *Microcebus* (Rybiski Tarou *et al.* 2005).

3. METODIKA

3.1. Sledované skupiny

V době, kdy probíhal sběr dat, bylo v 9 zoologických zahradách ČR chováno přibližně 45 jedinců druhu *Varecia variegata* a 16 jedinců druhu *Varecia rubra* až ve 14 skupinách. V této práci jsou použita data získaná v 7 ZOO od 9 skupin s celkovým počtem 41 jedinců (32 *V. variegata* a 9 *V. rubra*). Zastoupeny tak byly všechny typy a velikosti skupin chované v ZOO ČR.

Sledovány byly tyto skupiny (základní údaje o nich shrnuje Tab. 3.1):

ZOO Plzeň. Sledován byl rodičovský pár s 3-letou dcerou. Skupina byla po celou dobu ve venkovní expozici na ostrově, pozorování probíhalo z návštěvnické komunikace.

ZOO Ústí n. L. - Sledovány byly tři skupiny:

Mladí - Skupina sestávala ze 4 jednoletých (subadultních) sourozenců *Varecia variegata* a podobně staré samice *Varecia rubra*. Ve sledovaném období obývali vnitřní expozici propojenou s venkovním výběhem. Ten zvířata pravidelně opouštěla a pohybovala se volně po celém areálu zahrady i mimo něj.

Červení - Šlo o chovný pár sledovaný po oddělení mláďat narozených v témž roce. K dispozici měl vnitřní expozici s přilehlou venkovní voliérou. Pozorování probíhalo z návštěvnických prostor buď uvnitř v pavilonu nebo před venkovní voliérou.

Černobílí - Šlo o druhý chovný pár. Podmínky chovu i sběru dat stejné jako u páru Červení.

ZOO Olomouc – Sledována byla rodinná skupina tvořená rodičovským párem a jejich jednoletými potomky. Obývali vnitřní expozici a navazující venkovním výběhu. Pozorování probíhalo z návštěvnického prostoru uvnitř pavilonu nebo před venkovní expozicí.

ZOO Ostrava – Sledována byla samčí skupina tvořená 12 jedinci *Varecia variegata* a 2 jedinci *Varecia rubra*. Skupina se skládala ze 4 zcela nepříbuzných zvířat (Pan, Gaskar, Uwe a Proton), 3 sourozenců (Mangoro, Kamoro, Antogilo), jejich o rok staršího bratra (Fady) a tří sourozeneckých párů (Adam a Alex, Plague a Pestilance, Jazz a Skiffle – poslední čtyři jmenovaní měli společné rodiče). Skupina obývala vnitřní expozici a venkovní ostrovy. Pozorování probíhalo z vnitřní expozice.

ZOO Praha – Data získána od 2 samců z nichž jedinec druhu *Varecia variegata* byl pozorován již v roce 2005 v Plzni (Zero). Umístění byli ve vnitřní ubikaci s venkovní voliérou, pozorování probíhalo uvnitř i venku.

ZOO Jihlava – Jde o pár *Varecia rubra*, který obýval pouze vnitřní expozici a pozorování probíhalo z návštěvnického prostoru před ní.

ZOO Lešná – Jde o samičí skupinu skládající se ze 6 jedinců *Varecia variegata* a jedné *Varecia rubra*. Mezi jedinci *V. variegata* byla 1 zcela nepříbuzná (Made), zbylých 5 mělo

společného otce (Nancy) a 4 společnou matku (Poly, Uta a sestry ze stejného vrhu Sara a Sylva). Samice obývaly 2 propojené vnitřní expozice a dvě venkovní voliéry. Venku se téměř nezdržovaly a tak většina pozorování probíhala uvnitř objektu.

Tab. 3.1: Sledované skupiny a jejich složení

Typ skupiny: **Pár (PR)** – skupina složená ze dvou dospělých nepříbuzných jedinců různého pohlaví. **Rodinná skupina (RS)** – skupina složená ze dvou nepříbuzných jedinců a alespoň jednoho jejich společného potomka. **Jednopohlavní skupina (JS)** – skupina složená ze dvou a více jedinců jednoho pohlaví. **Smíšená skupina (SS)** – nereprodukční skupina složená z více subadultních jedinců obou pohlaví.

Skupina a sledované období	Typ skupiny	Jméno	Pohlaví	Druh	Věk (let)	Ve skupině (měsíců)
Plzeň 13. - 16.7.05	RS	Zero	♂	variegata	12	61
		Claire	♀	variegata	10	61
		Bety	♀	variegata	3	38
Ústí n. L. – Mladí 12. - 15.7.06	SS	Bílý	♂	variegata	1	14
		Černý úzký	♂	variegata	1	14
		Černobílá	♀	variegata	1	14
		Černá huňatá	♀	variegata	1	14
		Červená	♀	rubra	1	6
Ústí n. L. – Červení 10. - 12. 12.06	PR	Ferel	♂	rubra	9	106
		Heidi	♀	rubra	9	106
Ústí n. L. – Černobílí 20. - 22.12.06	PR	Jack	♂	variegata	13	107
		Ducky	♀	variegata	10	107
Olomouc 24. - 27.7.06	RS	Asia	♂	variegata	13	117
		Ozy - Colie	♀	variegata	11	117
		Krpatej	♂	variegata	1	14
		Sestra	♀	variegata	1	14
Ostrava 17. - 26.8.06	JS	Pan	♂	variegata	15	19
		Gaskar II	♂	variegata	6	19
		Fady	♂	variegata	6	54
		Uwe	♂	variegata	6	54
		Kamoro	♂	variegata	5	62
		Mangoro	♂	variegata	5	62
		Antogilo	♂	variegata	5	62
		Pestilence	♂	variegata	10	124
		Plague	♂	variegata	10	124
		Skiffle	♂	variegata	7	88
		Jazz	♂	variegata	7	88
		Proton	♂	variegata	7	54
		Alex	♂	rubra	5	63
		Adam	♂	rubra	5	63

Praha 27.- 29.12.06	JS	Zero	♂	variegata	14	1
		Unbelievable	♂	rubra	13	1
Jihlava 19.- 22.1. 07	PR	Gira	♂	rubra	>11	116
		Iris	♀	rubra	24	116
Lešná 30. - 4.2.07	JS	Nancy	♀	variegata	14	73
		Polly	♀	variegata	10	73
		Sylva	♀	variegata	8	106
		Sara	♀	variegata	8	106
		Uta	♀	variegata	6	73
		Made	♀	variegata	8	69
		Cordí	♀	rubra	6	58
		Nancy	♀	variegata	14	73
		Polly	♀	variegata	10	73

3.2. Sběr dat

Veškerá prezentovaná data byla získána přímým pozorováním. Trvání prvků chování byla měřena digitálními stopkami Secco S ST136/BE a hodnoty zapisovány ručně do zápisníku. Sběr veškerých dat prováděl jeden pozorovatel. Pozorování probíhala od července 2005 do února 2007 obvykle od 7:00 do 21:00 v letním období a od 8:00 do 16:00 v zimním období. Snažil jsem se o pokrytí co největší části denní aktivity sledovaných zvířat, ale délka pozorování byla limitována nejen světelnými podmínkami, ale i provozními možnostmi jednotlivých ZOO. Záměrem bylo získat nejméně 10 hodin pozorování od každého sledovaného jedince.

Jedinci ve všech skupinách byli individuálně rozeznáváni (podle kresby na těle, v ZOO Ostrava i pomocí barevných obojků). Všichni jedinci byli následně určeni, popř. pojmenováni, ve spolupráci s chovateli nebo zoology (v ZOO Lešná pomocí implantovaných čipů). U pojmenovaných jedinců byla v záznamu použita jejich reálná jména, v případě, že jedinci jména neměli, byli provizorně pojmenováni jen pro potřeby této práce.

3.2.1. Zaznamenávané projevy

Po přípravných pozorováních tohoto druhu v ZOO Ústí nad Labem na jaře 2005 byla vytvořena pracovní verze etogramu lemura vari definující základní prvky chování. Při sběru dat bylo zaznamenáváno 9 detailně definovaných prvků komfortního chování (některé jen s nízkou četností výskytu), které ale byly před statistický zpracováním sloučeny v 6.

Sledované projevy:

i. Probírání sebe (PS) - Probírání srsti na všech přístupných místech na těle zubním hřebínkem, za použití nebo bez použití rukou. K této kategorii jsme dodatečně připojili i následující projev:

i.i. Olizování sebe - Olizování jazykem bez zapojení zubního hřebínku. Olizovanou přední končetinou mohli provádět mnutí očí.

ii. Drbání (D) - Zvíře se drbe zadní nohou s toaletním drápkem kdekoli na těle. Pro účely této práce bylo drbání zaznamenáváno pouze pokud se vyskytlo spolu s jinými prvky komfortního chování, tzn. žádná zaznamenaná sekvence se nemohla neskládat jen z podrbání se.

iii. Sociální čištění jednostranné (PJ) - Probírání srsti jiného zvířete (A čistí B). Změna rolí aktora a recipienta při čištění byla vždy zaznamenávána jako nový projev. K této kategorii jsme dodatečně připojili i následující projev:

iii.i. Sociální olizování – Olizování jiného jedince jazykem.

iv. Sociální čištění vzájemné (PV) – simultánně probíhající reciproční sociální čištění obou jedinců (A čistí B a B zároveň čistí A).

v. Pauza (P) Prodleva mezi dvěma akty sledovaných projevů. Minimální délka byla 1 sekunda, maximální 20 sekund.

vi. Konec sekvence (K) – od ukončení posledního aktu uběhlo více jak 20 sekund nečinnosti nebo projevů jiných než sledovaných. Bylo rozlišováno mezi násilným a nenásilným koncem sekvence:

vi.i Nenásilný konec sekvence – k ukončení posledního aktu a následné prodlevě delší než 20 sekund došlo bez rušivého vnějšího vlivu.

vi.ii Násilný konec sekvence – k ukončení posledního aktu a následné prodlevě došlo jedním z následujících rušivých vlivů:

- odchod čištěného jedince z dosahu čistícího;
- odmítnutí dalšího čištění čištěným jedincem;
- propuknutí skupinové vokalizace k níž se čistící připojil;
- vyrušení hlukem nebo činností jiných zvířat a osob (návštěvníci, personál zoo);
- změna v jiný typ projevu z popudu čištěného (hravý zápas, náznakové páření).

3.2.2. Technika záznamu chování

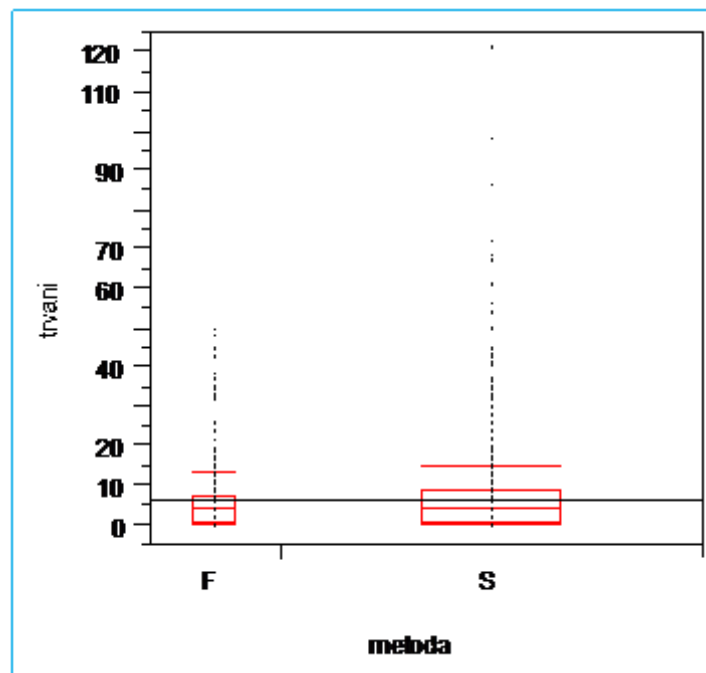
První sledovaná skupina v ZOO Plzeň byla v červenci 2005 pozorována metodou fokálního záznamu (focal animal sampling), kdy se zaznamenávají veškeré výskyty vybraných projevů (akty) jen od předem určeného jedince během stanované časové periody (Altmann, 1974). Fokální perioda u jednoho jedince byla 30 minut a pro další periodu po desetiminutové přestávce bylo zvoleno jiné zvíře náhodným výběrem (losováním). V průběhu periody bylo zaznamenáváno veškeré chování, polohy těla a lokomoce daného jedince a s přesností na sekundy na sekundy měřena trvání vybraných projevů.

Po zhodnocení dat získaných ze ZOO Plzeň bylo zřejmé, že zvolená metoda není optimální. Protože byly ignorovány všechny projevy jiných než fokálních jedinců, byl takto zaznamenáván jen malý objem dat. Proto byla zvolena alternativní metoda záznamu sekvencí (sequence sampling), kdy se pozornost zaměřuje nikoli na jednoho jedince, ale na celou skupinu (Altmann, 1974). V jednu chvíli byla zaznamenána jen jediná sekvence čištění, a to ta, jejíž začátek byl zachycen jako první po zahájení pozorování. Pro tuto

sekvenci se potom zaznamenávala identita jedinců a trvání jednotlivých aktů. Veškeré další sekvence čištění u dalších jedinců ve skupině, které již v této chvíli probíhaly, byly ignorovány. Po skončení zaznamenávané sekvence záznam pokračoval nejbližším začátkem nové sekvence čištění u kteréhokoliv z jedinců ve skupině. Dodržením tohoto postupu je dosaženo reprezentativnosti získaných dat, přičemž se velmi zvýšila frekvence zaznamenaných výskytů vybraných prvků.

Sekvence čištění tedy byly zaznamenávány podle jejich výskytu u kteréhokoli z jedinců ve skupině. Ale především ve skupinách s větším počtem jedinců nebo těch, které žily v expozicích s oddělenými částmi (vnitřní ubikace a venkovní výběh) se mohli jedinci rozdělovat do menších podskupin a mizet mimo zorné pole pozorovatele. Aby byla dodržena kontinuita v pozorování těchto podskupin, byl každý den losováním vybrán jeden jedinec, který byl celý den následován, jinak řečeno byla vždy následována podskupina v níž se nacházel tento jedinec. V pozorováních tak byli zastoupeni jedinci z různých podskupin nebo s různými preferencemi míst v expozici.

Před výše uvedenou změnou techniky pozorování bylo nutné obě pozorovací metody porovnat. Při sběru dat od skupiny Ústí n. L. (mladí) byly obě metody střídány tak, že získaná data pocházela ze 2 dní záznamu metodou fokálního záznamu a dalších 2 dní metodou záznamu sekvencí. Za účelem dosažení testovatelného objemu dat byla délky trvání všech zaznamenaných projevů sloučeny do jediného souboru. Data získaná použitím dvou odlišných technik záznamu byla následně srovnána pomocí Mann-Whitneyova testu, který nedoložil průkazný rozdíl mezi oběma technikami ($Z = -1,63$ $P = 0,10$) (Obr. 3.1).



Obr. 3. 1 – Srovnání dat získaných dvěma různými technikami záznamu v zoo Ústí nad Labem. Boxy představují percentily: 10, 25, 50, 75 a 90 % dat.

3.3 Statistické zpracování

Statistické zpracování bylo provedeno ve spolupráci s Mgr. Alešem Kuběnou za použití statistických programů: SPSS 12.0 (© SPSS Inc. 1989 – 2003), Statgraphics Plus for Windows 3.0 (© Statgraphics Corp. 1994 – 1997), Matlab R2006b 7.3.0.267 (© Math Works Inc. 1984 – 2006) a JMP (© SAS Institute Inc. 199 – 1997).

Pro účely deskriptivní statistiky a sestavení přechodové matice byla data pro všechny sledované skupiny lemuru vari sloučena do jednoho souboru. Pro všechny následující analýzy byla data tříděna podle jednotlivých skupin, identita jednotlivých zvířat však nebyla zohledňována.

3.3.1. Délka trvání jednostranného čištění

K testování rozdílů mezi různými skupinami lemuru vari v délce trvání jednostranného čištění jsme použili analýzu přežívání (survival analysis). Tato analýza umožňuje zohlednit censoring, kterým rozumíme ukončení trvání aktu vlivem vnějšího zásahu. V takovém případě považujeme změřenou délku trvání za minimální délku trvání neukončeného aktu. Provedli jsme tři varianty analýzy přežívání. Ve Variantě I. jsme za censoring považovali pouze reciprokaci čištění, jinými slovy, přechod jednostranného sociálního čištění ve vzájemné. Reciprokace je považována za censoring proto, že je důsledkem chování recipienta, zatímco nás zajímá jak dlouho setrvává v jednostranném čištění aktér.

Ve Variantě II. byla dále censoringem reciprokace čištění a navíc ta jednostranná čištění, která skončila násilně vnějším zásahem. V případě, že zvíře neukončilo akt jednostranného čištění z vlastní vůle, ale násilně vinnou takového vnějšího vlivu, opět je změřená délka považována za minimální možnou.

A konečně ve Variantě III. Byly za censoring považovány obě předešlé možnosti a navíc i pauza mezi dvěma akty v sekvenci. Naše zkušenost s pozorování naznačila, že ve velkém množství případů byla pauza jen letmým (1 – 3 sekundy) odpoutáním pozornosti od prováděné činnosti k inspekci okolí nebo ke změně čištěného místa. Po takové pauze pak zvíře nejčastěji pokračovalo stejným typem chování. Nutnost takových pauz uvnitř sekvencí komfortního chování lemuru je dána způsobem provedení, tzn. tlamou za použití zubního hřebínku, kdy dost dobře nelze souběžně sledovat okolí. Po zpracování přechodové matice aktů (Tab. 3.2) přecházejících v pauzu a v další akt jsme zjistili, že opravdu všechny sledované akty po pauze nejčastěji pokračovaly stejným projevem. Proto takovou pauzu nepovažujeme za nutný definitivní konec sledovaného pokusu a je pro nás opět censoringem.

Tab. 3.2 – Přejchodová matice projevů před a po pauze v čištění.

Před pauzou	Po pauze				
	D	PJ	PV	PS	Celkem
D	161 19,2 %	23 2,7 %	15 1,8 %	641 76,3 %	840 100 %
PJ	25 2,7 %	590 64,2 %	185 20,1 %	119 12,9 %	919 100 %
PV	6 1,6 %	181 48,7 %	168 45,2 %	17 4,6 %	372 100 %
PS	844 18,8 %	161 3,6 %	55 1,2 %	3439 76,4 %	4499 100 %
Celkem	1036 15,6 %	955 14,4 %	423 6,4 %	4216 63,6 %	6630 100 %

K odhadu parametrů funkce poměru rizika (hazard ratio) všech tří variant jsme použili aproximaci Weibullovým rozdělením. Rozdíl mezi skupinami byl testován neparametrickým Logrank testem. Tato analýza neumožňuje párová porovnání a porovnání jednotlivých skupin byla proto provedena pouze orientační inspekcí grafů funkce poměru rizika.

3.3.2. Korelace parametrů Weibullova rozdělení a charakteristik skupin

Weibullovo rozdělení je popsáno dvěma parametry – k (shape) a λ (scale). Parametr k (shape) je vyjádřením tendence funkce v jejím průběhu ($k = 1$ odpovídá exponenciálnímu rozdělení délek trvání, nižší hodnoty popisují zmenšování pravděpodobnosti ukončení s délkou trvání, vyšší hodnoty popisují zvyšování pravděpodobnosti ukončení s délkou trvání). Parametr λ (scale) je úměrný střední hodnotě, vyšší hodnoty tedy charakterizují delší časy trvání. Abychom vysvětlili rozdíly v průběhu funkcí poměru rizik (hazard ratio) mezi sledovanými skupinami lemurů vari, sledovali jsme, zda tyto dva parametry korelují s některou z charakteristik složení sledovaných skupin.

Pro popis složení skupin jsme zvolili tři kvantitativní charakteristiky: průměrný koeficient příbuznosti, průměrná familiarita a velikost skupiny. Průměrný koeficient příbuznosti byl vypočten z koeficientů příbuznosti všech dvojic ve skupině (nepříbuzní: 0; rodiče a potomci: 0,5; sourozenci (po obou rodičích): 0,5; sourozenci (s jedním společným rodičem): 0,25). Průměrný koeficient familiarity byl vypočten na základě doby, kterou členové skupiny strávili společně v této nebo jiné skupině. Tato doba (v měsících) byla stanovena pro každou dvojici ve skupině a následně zprůměrována pro celou skupinu. Velikost skupiny představuje počet všech jejích členů v době pozorování.

K posouzení korelací mezi parametry Weibullova rozdělení a charakteristikami složení skupin byl použit Kendallův korelační koeficient. Vzhledem k malému počtu pozorování ($n = 9$ skupin) jsme použili jednostranný test. K tomu nás opravňuje *a priori* formulace jednotlivých hypotéz. Podle těchto hypotéz by měl parametr k (shape) korelovat negativně s průměrným koeficientem příbuznosti a průměrnou familiaritou a pozitivně s velikostí skupiny. Naproti tomu parametr λ (scale) by měl korelovat pozitivně s průměrným koeficientem příbuznosti a familiaritou a negativně s velikostí skupiny.

4. VÝSLEDKY

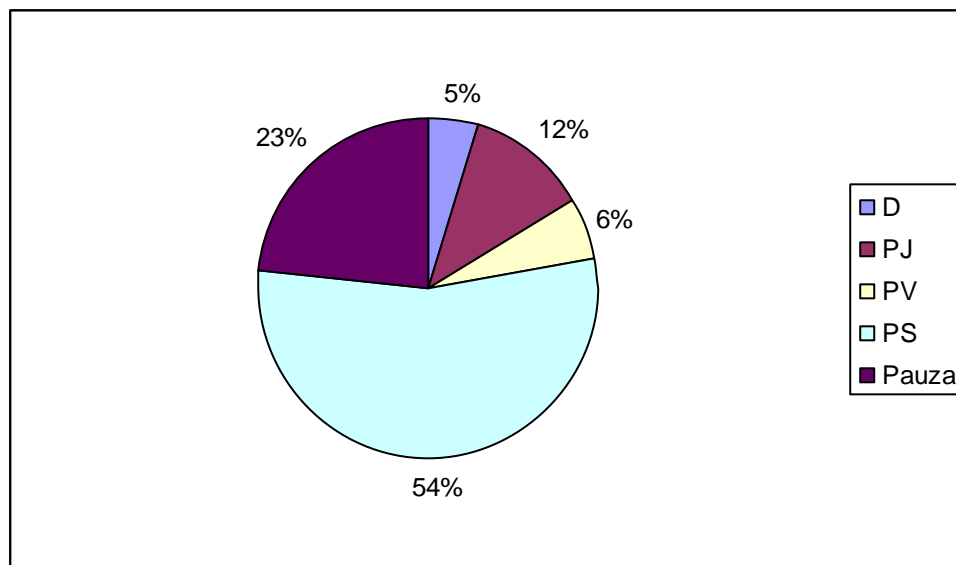
4.1. Popis dat

Během pozorování všech skupin bylo zaznamenáno celkem 325 hodin záznamu. Zaznamenáno bylo 4736 sekvencí čištění (celkem 19093 zaznamenaných aktů). Nejčastěji se vyskytujícím prvkem chování ve všech sekvencích bylo probírání či olizování sebe (PS), dále jednostranné sociální čištění (PJ), drbání (D) a nejméně zastoupené bylo vzájemné sociální čištění (PV)(Tab. 4.1). Podíl jednotlivých projevů na celkovém čase zaznamenaného čištění znázorňuje Obr. 4.1.

Tab. 4.1 - Popis pozorovaných projevů ve všech sledovaných skupinách

D – drbání; PJ - jednostranné sociální čištění; PV - vzájemné sociální čištění; PS - probírání sebe.

Projev	Počet aktů	Poměrné zastoupení aktů (%)	Podíl celkového trvání (%)	Délka trvání (s)			
				Průměr	Směrodatná odchylka	Medián	Mezikvart. rozpětí
D	1478	7,8	4,9	7,44	10,74	4	4
PJ	1716	9,0	11,6	16,73	22,95	6	7
PV	871	4,5	5,8	16,22	17,38	12	10
PS	8383	43,9	54,5	15,07	21,92	3	7
Pauza	6645	34,8	23,2	8,40	11,45	5	8
celkem	19093	100,0	100,0				

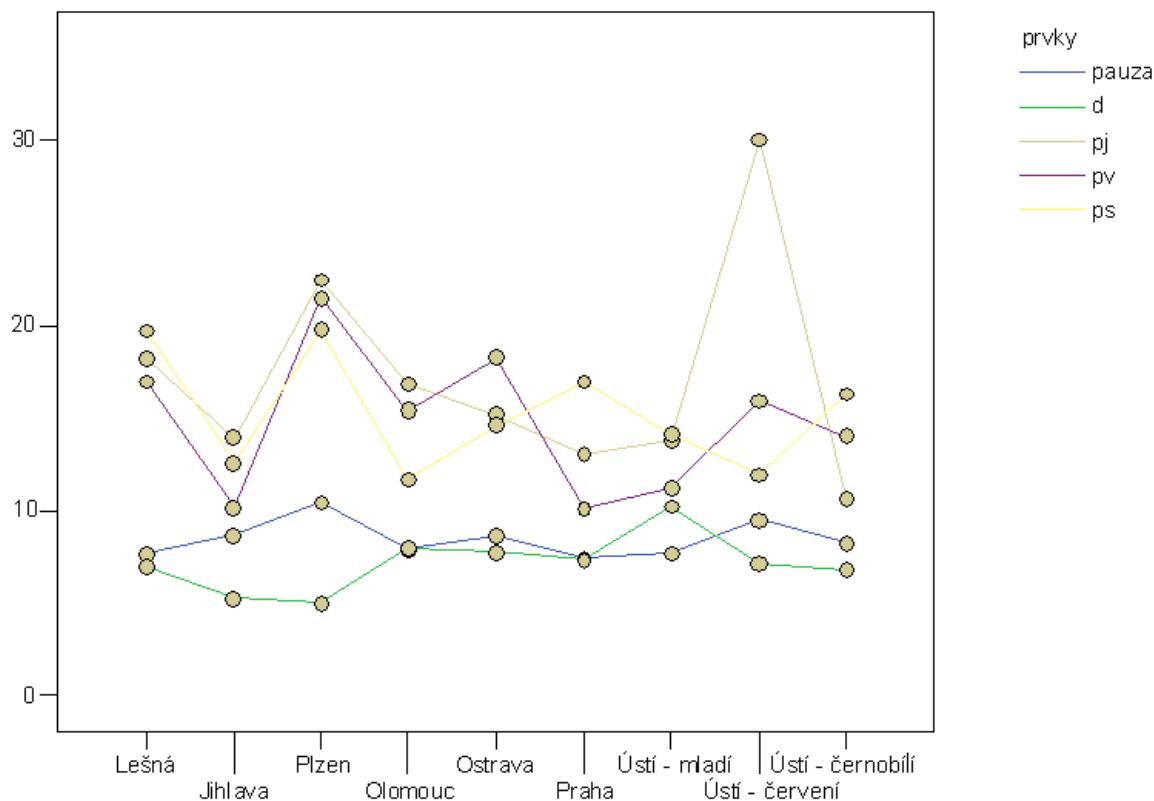


Obr. 4.1 - Podíl celkového trvání projevů v sekvencích čištění

D – drbání; PJ - jednostranné sociální čištění; PV - vzájemné sociální čištění; PS - probírání sebe.

Průměrná trvání jednotlivých sledovaných projevů se lišila mezi pozorovanými skupinami (Obr. 4.2). Dva projevy byly celkově kratší a vykazovaly mezi skupinami menší variabilitu – pauza (P) a drbání (D). Zbylé tři projevy byly v průměru delší a

variabilita mezi skupinami byla výraznější. Z nich nejmenší variabilitu vykazovalo probírání sebe (PS), dále vzájemné sociálního čištění a nakonec jednostranné sociální čištění.



Obr. 4.2 – Průměrná trvání sledovaných projevů mezi skupinami

Pauza; D – drbání; PJ - jednostranné sociální čištění; PV - vzájemné sociální čištění; PS - probírání sebe

Pozn.: Propojení bodů reprezentujících průměrné hodnoty slouží jen k optickému navázání stejného projevu u různých skupin. Nemá tedy charakter průběhu.

Tabulka 4.2 a Obr. 4.3 popisují četnosti přechodů jednotlivých projevů uvnitř sekvencí čištění. Celkově nejčastějším projevem probíráním sebe (PS) začínalo i nejvíce sekvencí a to v 82,6 % případů. Následovalo jednostranné sociální čištění (PJ), dále drbání (D) a nakonec vzájemné sociální čištění (PV).

Nejčastěji přecházely sledované projevy v pauzu a naopak. Nejčastějšími přechody tedy byly pauza v PS (63,4 %) (a naopak PS v pauzu v 53,8 %), D v pauzu (57,0 %), PJ v pauzu (53,6 %) a PV v pauzu v 2,7 %. V opačném směru jsou pak ale hodnoty výrazně nižší - pauza v D jen (15,6 %), pauza v PJ (14,4 %) a jen 6,6 % případů PV v pauzu.

Nejčastěji se vyskytovaly krátké sekvence probírání vlastní srsti (82,6 %) a tak je dalším častým přechodem PS v konec (44,4 %). Další typy chování se vyskytovaly méně, proto mají hodnoty nižší - D v konec 27,7 %, PJ v konec 25,5 % a PV v konec 18,8 %.

Nevyrovnaný poměr byl mezi jednostranným a vzájemným sociálním čištěním. PV přecházelo v PJ více jak dvakrát tak často (38 %) než tomu bylo naopak (16,1 %). A také

přechod mezi D a PS se vyskytoval mnohem častěji (14,9 %) než v opačném směru (1,34 %).

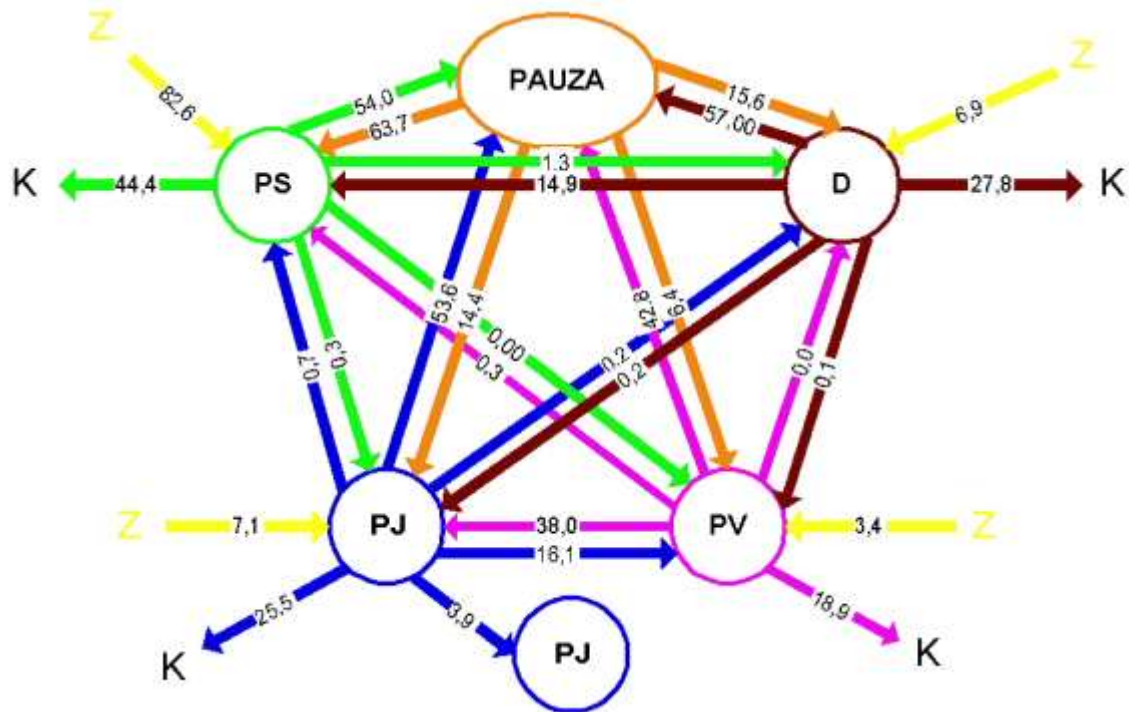
Ostatní přechody se vyskytovaly v mnohem nižších počtech v závislosti na nižší frekvenci daných projevů. Nejčastější jsou ještě ty, spojené s běžným PS - PJ v PS (0,7 %) a PV v PS (0,3 %), PS v PJ (0,3 %) a PS v PV (0,1 %). Nejméně přechodů bylo mezi D a sociálním čištěním - PJ v D i D v PJ ve 0,2 %, a D v PV ve 0,1 %.

Tab. 4.2 - Přechodová matice jednotlivých projevů v sekvencích

Hodnoty představují počet a procentuální podíl aktů následujících v sekvenci po jednotlivých projevech.

Projev	Následující akt						celkem
	konec	pauza	D	PJ	PV	PS	
začátek	-	0 0 %	327 6,9 %	336 7,1 %	161 3,4 %	3912 82,6 %	4736 100 %
pauza	0 0 %	-	1036 15,6 %	955 14,4 %	424 6,4 %	4233 63,7 %	6648 100 %
D	410 27,8 %	843 57,0 %	-	3 0,2 %	2 0,1 %	220 14,9 %	1478 100 %
PJ	437 25,5 %	919 53,6 %	4 0,2 %	67 ¹⁾ 3,9 %	277 16,1 %	12 0,7 %	1716 100 %
PV	164 18,9 %	373 42,8 %	0 0 %	331 38,0 %	-	3 0,3 %	871 100 %
PS	3721 44,4 %	4523 54 %	112 1,3 %	23 0,3 %	4 0,0 %	-	8383 100 %

¹⁾ Hodnota přechodu PJ v PJ je dána střídáním jednostranného čištění mezi jedinci (střídání aktéra a respondenta).



Obr. 4.3 – Grafické znázornění přechodů jednotlivých projevů v sekvencích (v %).

Z – podíl případů, kdy sekvence začínala daným projevem

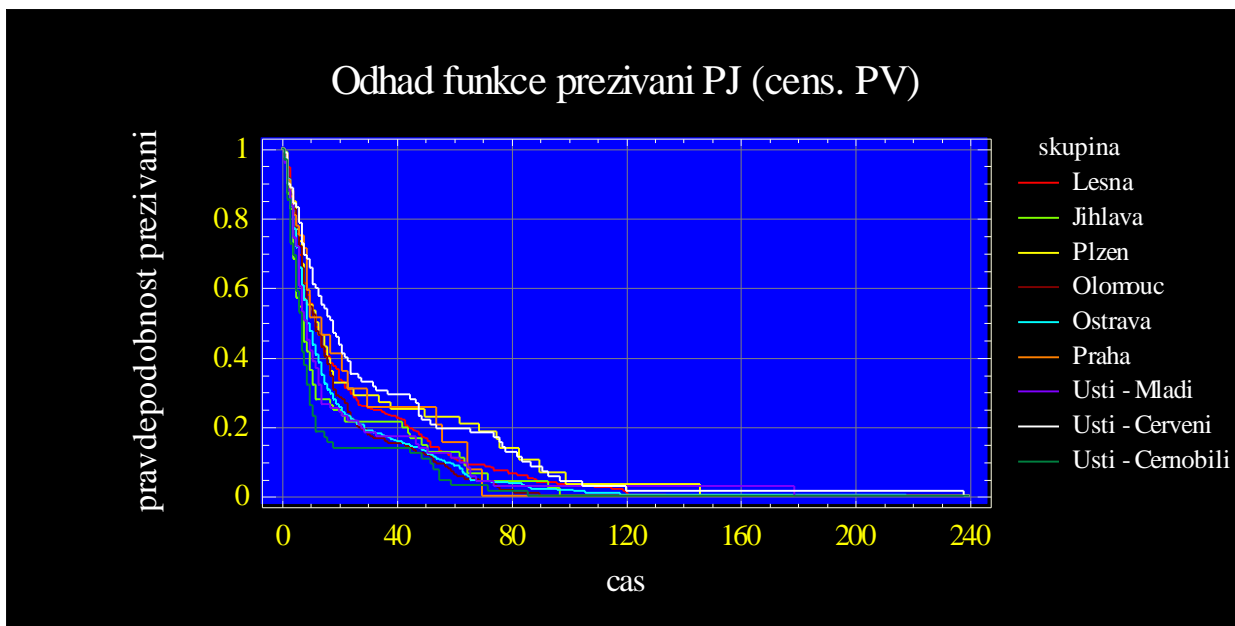
K – podíl případů, kdy sekvence končila daným projevem

4.2. Délka trvání jednostranného čištění

Z celkového počtu 4 736 sekvencí čištění obsahovalo jednostranné sociální čištění (1716 aktů v 669 sekvencích).

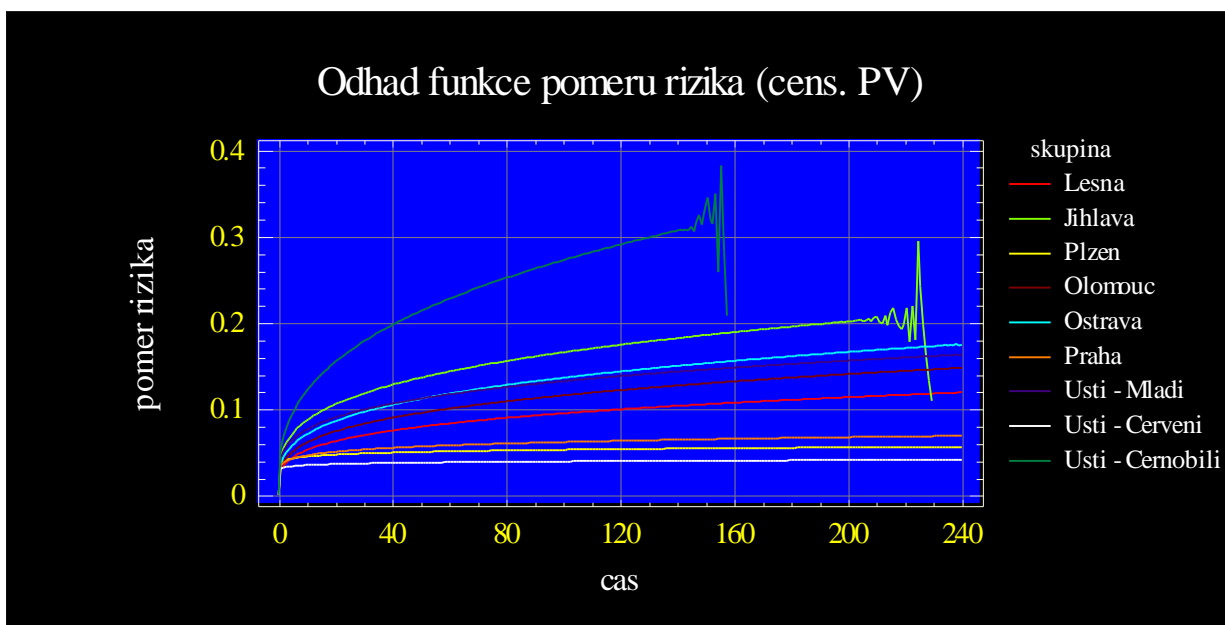
Analýza přežívání pro trvání jednostranného čištění (PJ) u všech skupin byla provedena ve třech variantách s různým charakterem censoringu.

Při Variantě I., kdy jako censoring vystupuje pouze PV, byly doloženy signifikantní rozdíly mezi skupinami (Logrank test: $X^2 = 42,51$; $p < 0,001$). Odhad funkce přežívání trvání jednostranného čištění při censoringu PV ukazuje Obr. 4.4.



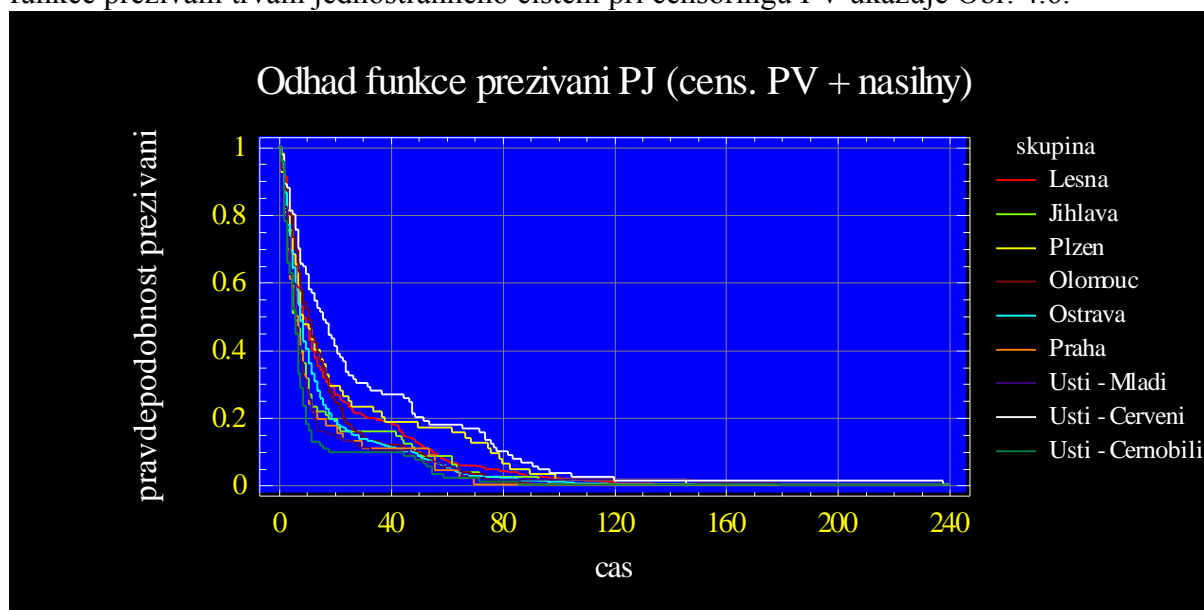
Obr 4.4 - Odhad funkce přežívání pro délku jednostranného sociálního čištění u jednotlivých skupin (při censoringu PV)

Inspekce Obr. 4.5 ukazuje, že u skupin Praha, Plzeň a Ústí n. L. (červení) se pravděpodobnost ukončení PJ zvyšuje s časem trvání aktu jen velmi málo ve srovnání s ostatními skupinami. Naopak u skupiny Jihlava a zvláště pak skupiny Ústí n. L. (černobílí) pravděpodobnost konce PJ s časem trvání aktu vzrůstá velmi výrazně.



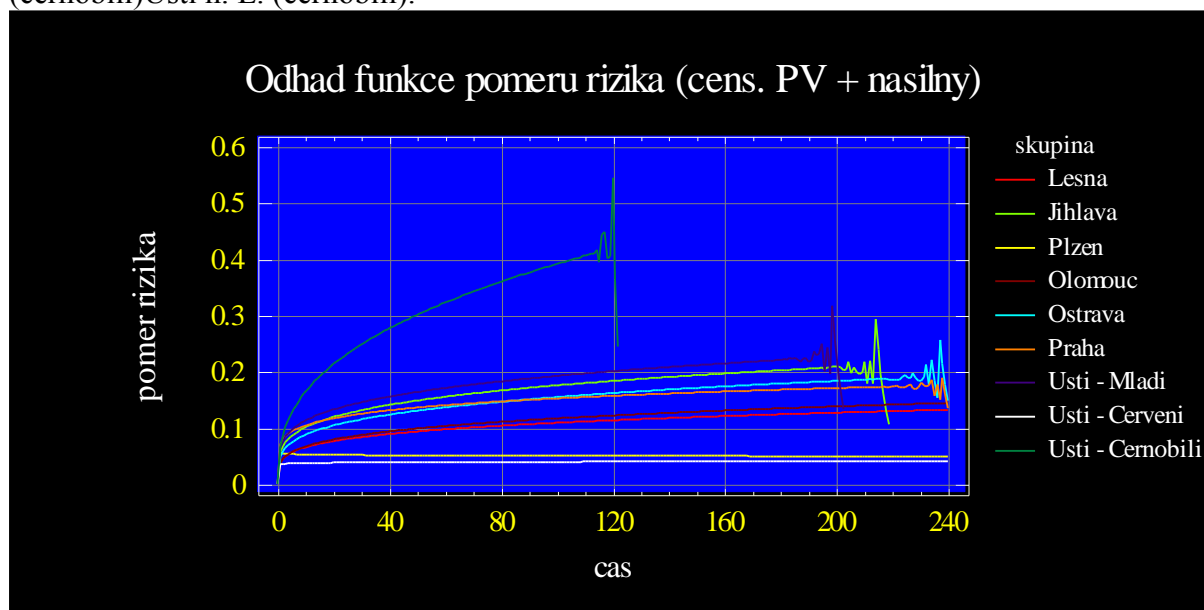
Obr. 4.5 - Odhad parametrů funkce poměru rizika (hazard ratio) ukončení jednostranného čištění u jednotlivých skupin (při censoringu PV)

Při Variantě II. byla kromě PV za censoring považována také násilná ukončení PJ, t.j. ukončení PJ z vnějšího podnětu (102 násilně ukončených z celkového počtu 1716). Rozdíly mezi skupinami byly signifikantní (Logrank test: $X^2 = 60,66$; $p < 0,0001$). Odhad funkce přežívání trvání jednostranného čištění při censoringu PV ukazuje Obr. 4.6.



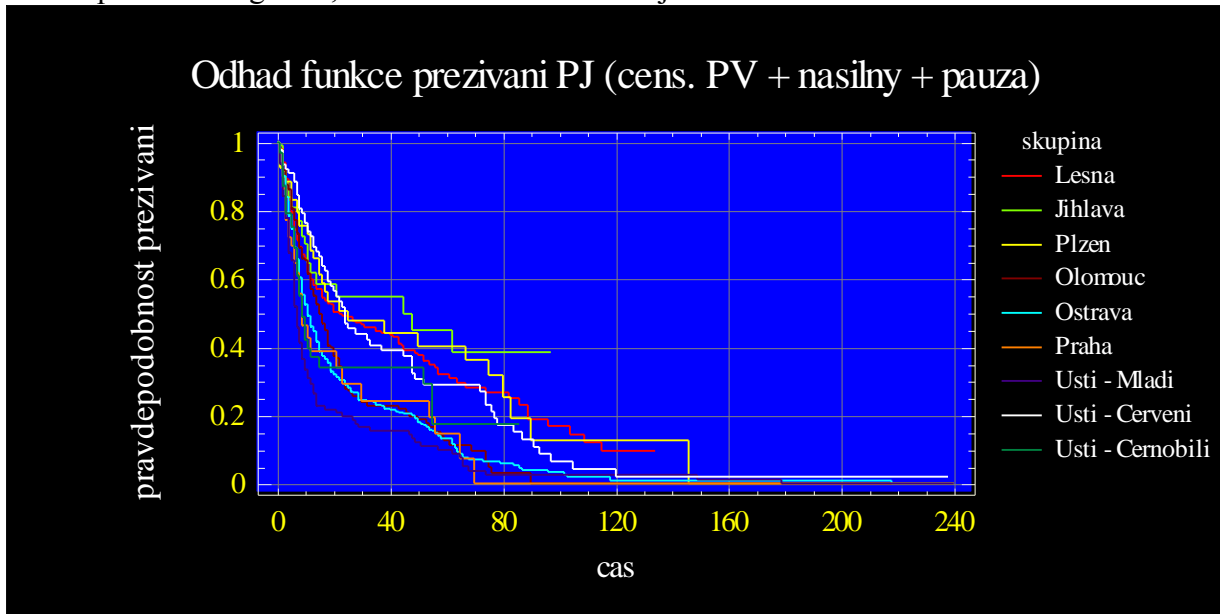
Obr 4.6 - Odhad funkce přežívání pro délku jednostranného sociálního čištění u jednotlivých skupin (při censoringu PV a násilných konců aktů)

Obr. 4.7 ukazuje, že pravděpodobnost ukončení PJ se v tomto případě zvyšuje jen velmi málo u skupin Plzeň a Ústí n. L. (červení). Pražská skupina se přiblížila k ostatním skupinám se středními hodnotami, od nichž se opět výrazně odlišuje skupina Ústí n. L. (černobílí) Ústí n. L. (černobílí).



Obr. 4.7 - Odhad parametrů funkce poměru rizika (hazard ratio) ukončení jednostranného čištění u jednotlivých skupin (při censoringu PV a násilných konců aktů)

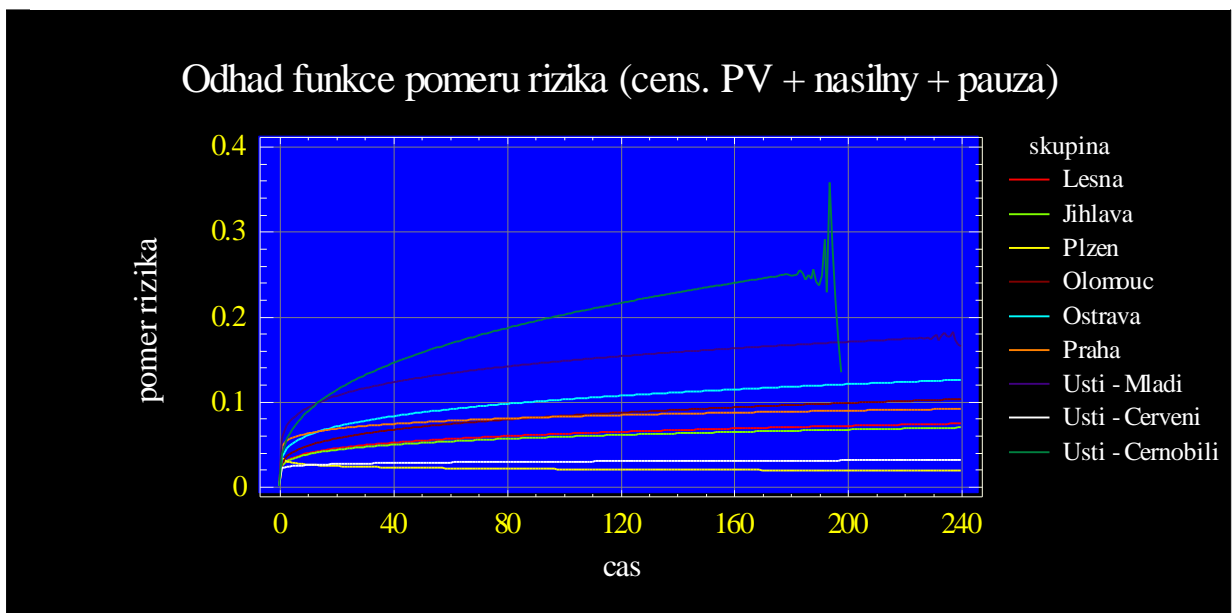
A konečně při Variantě III. byly považovány za censoring PV, násilné konce PJ a také pauzy mezi akty v sekvenci. Opět byly doloženy signifikantní rozdíly mezi skupinami (Logrank test: $\chi^2 = 93,00$; $p < 0,0001$). Odhad funkce přežívání trvání jednostranného čištění při censoringu PV, násilného konce a ukazuje Obr. 4.8.



Obr. 4.8 - Odhad funkce přežívání pro délku jednostranného sociálního čištění u jednotlivých skupin (při censoringu PV, násilných konců aktů a pauz)

Obr. 4.9 ukazuje, že pravděpodobnost ukončení PJ se opět zvyšuje jen velmi málo u skupin Plzeň a Ústí n. L. (červení). Kromě opět nejvýrazněji skupiny Ústí n. L. (černobílí) se od ostatních skupin oddálila i skupina Ústí n. L. - Mladí.

Obr. 4.9. Odhad parametrů funkce poměru rizika (hazard ratio) ukončení jednostranného čištění u jednotlivých skupin (při censoringu PV, násilných konců aktů a pauz)



4.3. Korelace parametrů Weibullova rozdělení a charakteristik složení skupin

Tabulka 4.3 popisuje charakteristiky složení jednotlivých skupin. V Tabulce 4.4 jsou pak uvedeny korelace těchto charakteristik s parametry Weibullova rozdělení získanými v předchozích analýzách. Žádný z korelačních koeficientů není statisticky průkazný.

Inspekce grafů odhadů funkce poměru rizika (Obr. 4.5, 4.7 a 4.9) naznačuje efekt dalšího faktoru, a tím je charakter skupiny. Proto byly následně sledované skupiny rozděleny *post hoc* do dvou kategorií, na typ ner - nereprodukční skupiny (skupiny sestavené z jedinců stejného pohlaví nebo ze subadultních jedinců) a typ rod - rodinné skupiny (páry bez mláďat i s mláďaty). K testu závislosti parametrů Weibullova rozdělení byl použit neparametrický dvouvýběrový Mann-Whitneyův test. Výsledky testů shrnuje Tab. 4.5.

Tab. 4.3 – Charakteristiky složení sledovaných skupin lemurů vari.

Typ skupiny: ner – nereprodukční, rod – rodinná

Skupina	Průměrný koeficient příbuznosti	Průměrný koeficient familiarity	Velikost skupiny	Typ skupiny
Lešná	0,19	69,3	7	ner
Jihlava	0,00	116,0	2	rod
Plzeň	0,33	45,6	3	rod
Olomouc	0,42	31,2	4	rod
Ostrava	0,07	45,9	14	ner
Praha	0,00	1,0	2	ner
Ústí n. L. (mladí)	0,30	10,8	5	ner
Ústí n. L.(červení)	0,00	106,0	2	rod
Ústí n. L. (černobílí)	0,00	107,0	2	rod

Tab. 4.4 – Korelace mezi charakteristikami skupin lemurů vari a parametry Weibullova rozdělení aproximujícího funkci poměru rizik (hazard ratio) ukončení trvání jednostranného čištění v jednotlivých skupinách (pro tři varianty censoringu)

τ – Kendallův korelační koeficient, p – dosažená hladina pravděpodobnosti jednostranného testu.

		Varianta I		Varianta II		Varianta III	
		k (shape)	λ (scale)	k (shape)	λ (scale)	k (shape)	λ (scale)
Příbuznost	τ	-0,12	0,12	-0,18	0,12	-0,22	0,01
	p	0,33	0,33	0,33	0,38	0,28	0,49
Familiarita	τ	0,28	-0,17	0,11	0,24	0,18	0,27
	p	0,15	0,26	0,39	0,27	0,33	0,24
Velikost skupiny	τ	0,18	-0,61	0,21	-0,07	0,23	-0,43
	p	0,26	0,42	0,29	0,43	0,276	0,13

Tab. 4.5 – Srovnání parametrů Weibullova rozdělení (pro tři varianty censoringu) mezi rodinnými (rod) a nereprodukčními (ner) skupinami (jednostranný Mann-Whitneyův test)

Varianta censoringu		k (shape)	λ (scale)
Varianta I (cens. PV)	rozdíl mediánů	ner < rod	ner > rod
	Z	0,12	0,12
	p	0,45	0,45
Varianta II (cens. PV + násilný)	rozdíl mediánů	ner < rod	ner < rod
	Z	0,12	- 0,61
	p	0,45	0,27
Varianta III (cens. PV + násilný + pauza)	rozdíl mediánů	ner > rod	ner < rod
	Z	0,12	-1,35
	p	0,45	0,09

5. DISKUSE

5.1. Podíl vzájemného a jednostranného čištění

Sociální čištění se na celkovém počtu epizod čištění srsti u lemuru vari podílí relativně málo ve srovnání s některými jinými druhy skupinově žijících lemuru. Co do četnosti v naší studii převládalo mezi všemi sledovanými projevy čištění vlastního těla (76 %), sociální čištění dosahovalo jen třetinových hodnot (24 %). Tento výsledek silně koresponduje s výsledkem dvou publikovaných prací na lemurech vari (Pollard & Sim 1985, Pereira *et al.* 1988). V obou případech bylo shodně 77 % veškerých případů čištění směřováno na vlastní tělo, 23 % bylo čištění sociální. U lemuru kata (*Lemur catta*), kteří obývali stejný výběh jako lemuři vari, studovaní Pereirou *et al.* (1988), bylo sociální čištění zastoupeno dvakrát tolik, zatímco čištění srsti dosahovalo pouze polovičních četností oproti lemuru vari. Zdá se tedy, že poměrně nízká tendence k sociálnímu čištění srsti je pro rod *Varecia* charakteristická.

Z pohledu ústřední hypotézy této práce však byl důležitý především poměr mezi jednostranným a vzájemným sociálním čištěním. Barton (1987) u lemuru v lidské péči uvádí převládající množství vzájemné čištění, které u lemuru vari (*Varecia variegata*) představovalo 57,8 % a u lemuru kata (*Lemur catta*) dokonce 69,6 % z celkového času čištění. Ve našich datech však vzájemné čištění představovalo jen 33,5 % z celkového času sociálního čištění a jednostranné sociální čištění četností dvojnásobně převládalo nad vzájemným (9 %, vs. 4,5 % sledovaných aktů). Počet zaznamenaných výskytů nemusí být vhodným ukazatelem celkové investice v situaci, kdy jde o akty s rozdílnými délkami trvání. Důležitější může být celková doba, po kterou se zvířata tomuto chování věnují. Průměrná trvání obou typů sociálního čištění však byla téměř shodná, ačkoli medián byl v případě vzájemného sociálního čištění dvojnásobný, což je odrazem vysokého podílu velmi krátkých epizod jednostranného čištění. V celkovém výsledku tedy ze shodné průměrné délky trvání a dvojnásobné četnosti jednostranného čištění vyplývá opět dvojnásobná investice do jednostranného čištění, i v měřítku celkového podílu času.

Na druhé straně například u volně žijících lemuru rudočelých (*Eulemur fulvus*) v Kirindy je zřejmě podíl jednostranného čištění ještě vyšší. Podle Markuse Porta (osobní sdělení Stanislavu Lhotovi) má většina sociálního čištění u tohoto druhu charakter jednostranného čištění, při kterém však partneři opakovaně střídají role. Toto rychlé střídání rolí může být alternativním způsobem, jak zajistit reciprocitu investic na základě jednoduchého a kognitivně nenáročného mechanismu. V případě námi pozorovaných lemuru vari však vysoký podíl jednostranného čištění nelze vysvětlit rychlým střídáním rolí, neboť výměna partnerů představovala pouze 3,9 % aktů, následujících po jednostranném čištění.

Alternativním vysvětlením vysokého podílu jednostranného čištění však může být sekvenční provázanost jednostranného a vzájemného čištění – první je totiž často předstupněm a/nebo pokračováním druhého. Jen velmi málo sekvencí začíná okamžitým vzájemným čištěním, obvykle předchází kratší či delší akt jednostranného čištění. Stejně tak většinu epizod vzájemného čištění nezakončují oba partneři současně, nýbrž jeden z nich ještě v čištění jednostranně pokračuje. Většina sekvencí, ve kterých se objevuje vzájemné čištění, proto obsahuje i významný podíl jednostranného čištění. Naproti tomu

ne každé jednostranné čištění bylo během jedné sekvence reciprováno a jednostranné čištění přecházelo ve vzájemné dvakrát méně často než kolikrát přecházelo vzájemné čištění v jednostranné (16,1 % vs. 38,0 %).

5.2. Trvání jednostranného čištění

Jednostranné sociální čištění vykazovalo (ve srovnání s jinými projevy čištění srsti) mezi všemi sledovanými skupinami největší variabilitu. Tento výsledek naznačuje, že velikost a složení skupiny bude mít na ochotu čistit partnera jednostranně výrazný vliv. Analýza přežívání jednostranného čištění skutečně prokázala signifikantní rozdíly mezi jednotlivými sledovanými skupinami. Tyto rozdíly byly doloženy u všech tří variant analýzy, které zohledňovaly různé úrovně censoringu. Při statistickém porovnání parametrů odhadu funkce poměru rizika (hazard ratio) s charakteristikami jednotlivých skupin však nebyly výsledky ani v jednom případě signifikantní. Použité neparametrické testy jsou však slabé a neprůkazný výsledek může být pouze důsledkem malé velikosti vzorku ($n = 9$ skupin). Proto jsme se rozhodli zhodnotit, nakolik alespoň tendence v datech, byť statisticky neprůkazné, odpovídají našim výchozím predikcím. Toto srovnání shrnuje Tab. 5.1

Tab. 5.1. Predikce hypotéz o vlivu charakteristik skupin na parametry Weibullova rozdělení a jejich podpora tendencemi v datech (výsledky nejsou statisticky průkazné)
 ner = nerozmnožující se skupiny (Lešná, Ostrava, Praha, Ústí n. L. (mladí);
 rod = rodinné skupiny (Jihlava, Olomouc, Plzeň, Ústí n. L. (červení, černobílí));

Charakteristika	Predikce		Výsledek			Podpora hypotézy	
	k (shape)	λ (scale)	varia nta	k (shape)	λ (scale)	k (shape)	λ (scale)
Příbuznost	negativní korelace	pozitivní korelace	I.	-0,12	0,12	+	+
			II.	-0,18	0,12		
			III.	-0,22	0,01		
Familiarita	negativní korelace	pozitivní korelace	I.	0,28	-0,17	-	-
			II.	0,11	0,24		+
			III.	0,18	0,27		
Velikost sk.	pozitivní korelace	negativní korelace	I.	0,18	-0,61	+	+
			II.	0,21	-0,07		
			III.	0,23	-0,43		
Typ skupiny	ner > rod	ner < rod	I.	ner<rod	ner>rod	-	-
			II.	ner<rod	ner<rod		+
			III.	ner>rod	ner<rod		+

Tendence v datech naznačují negativní efekt velikosti skupiny na délku trvání jednostranného čištění. Všechny velké nereprodukční skupiny jevíly relativně malou investici do jednostranného čištění: Ostrava (14 samců), Lešná (7 samic) a Ústí n. L. (mladí) (5 subadultů). U skupin Ostrava a Lešná tento efekt existoval i přes poměrně vysokou průměrnou familiaritu mezi jedinci. Čtyřčlenná rodinná skupina z Olomouce vykazovala středně vysokou investici do jednostranného čištění, která zhruba odráží její velikost na pomezí rodinných a nereprodukčních skupin. Na druhé straně byla nízká investice do jednostranného čištění byla zaznamenána i u některých malých skupin, a to

jak nereprodukčních (Praha), tak i rodinných (Ústí n. L. (černobílí) a Jihlava). Možné příčiny takového chování budou diskutovány později.

Tendence v datech rovněž naznačují i pozitivní efekt průměrné příbuznosti ve skupině na délku trvání jednostranného čištění. I zde však průběh funkcí poměru rizik naznačuje odchylné chování alespoň u dvou skupin. V Olomouci měla zvířata s nižší příbuzností sklon k relativně větší investici do jednostranného čištění, v Ústí n. L. se skupina mladých v tomto směru naopak chovala méně altruisticky, i přes vyšší příbuznost. V těchto dvou případech mohla hrát roli spíše familiarita, která byla u Olomouce vysoká a u Ústí n. L. (mladí) nízká. Avšak pokud jde o familiaritu z celkového pohledu, data pro všechny skupiny nenaznačují jasnou souvislost mezi vyšší familiaritou a vyšší investicí do jednostranného čištění. Stejně tak jsme nedoložili vyšší míru investice do jednostranného čištění u rodinných skupin (oproti nereprodukčním skupinám). I v tomto směru se opět nejvíce odchylně chovaly rodinné skupina černobílých varií v Ústí n. L. a v Jihlavě.

Pro posouzení všech čtyř postulovaných hypotéz bude třeba zaměřit se na jednotlivé skupiny nejen z pohledu hodnot hodnocených charakteristik, ale i dalších individuálních rozdílů. Například skupina v ZOO Praha vykazovala nízké investice do jednostranného čištění i přes svoji malou velikost (2 samci). Šlo však o netypickou skupinu v tom směru, že byla právě sestavena. Velmi nízká familiarita (1 měsíc) a utvářející se vztahy mezi oběma samci mohly být hlavní příčinou rychlého (a často agresivního) ukončování epizod jednostranného čištění.

Také dvě z rodinných skupin se nápadně odchylovaly od predikovaného chování a vykazovaly poměrně nízkou investici do jednostranného čištění. Je možné, že příčinou je neharmonizující vztah mezi samcem a samicí v těchto dvou párech. Nejvíce odlišný pár Ústí n. L. (černobílí) je o to nápadnější, že je velmi srovnatelný s párem Ústí n. L. (červení) pokud jde o podmínky chovu ve stejném pavilonu, familiaritu páru a datum odchovu posledních mláďat (ve stejném roce, kdy probíhalo pozorování). Vysvětlením diametrálně odlišných výsledků pro skupinu černobílých by mohlo být méně dominantní chování samice a celkově menší zájem partnerů o sebe. Navíc odchov mláďat, který proběhl ve stejném roce, kdy se uskutečnilo pozorování, byl prvním úspěšným odchovem této samice vůbec a podepsal se negativně na celkové kondici samice. V páru v ZOO Jihlava sice také dominuje samice, ale jde o zvířata poměrně stará a již delší dobu se nerozmnožují a zájem partnerů o sebe může být nízký.

Naproti tomu v dobré shodě s našimi vstupními predikcemi se chovaly dvě zbývající rodinné skupiny, Plzeň a Ústí n. L. (červení). U obou docházelo k relativně vysoké investici do jednostranného čištění ve shodě s malou velikostí a rodinným charakterem skupiny. V obou případech šlo o mladé (ovšem již familiární) dobře se rozmnožující páry. To naznačuje, že stabilní vztahy mezi partnery, založené na dominantním postavení samice a zájmu samce o ni, přinášejí i vyšší míru altruistických projevů bez nutnosti bezprostřední recipkace. Taková sociální struktura zřejmě odpovídá základní sociální jednotce, kterou zřejmě lemuři vari vytvářejí ve volné přírodě (Vasey 2007).

Ačkoli výsledky nejsou statisticky průkazné, s přihlédnutím k omezenému počtu pozorovaných skupin lze konstatovat, že velikost skupiny vysvětluje délku setrvání jednostranného čištění lépe než ostatní sledované faktory. S vyšším počtem jedinců klesá ochota investovat do čištění druhého jedince pokud nedojde k včasné recipkaci. Tento mechanismus může zajistit recipocitu investice v případě, kdy lemuři nedokážou

kognitivně zpracovávat informace o předchozích interakcích s velkým počtem sociálních faktorů. Pokud větší počet sociálních partnerů neumožňuje opožděnou reciprokaci čištění srsti, mohou být podobným způsobem limitované i některé další sociální projevy lemurů. To podporuje naši ústřední hypotézu, podle které jsou to omezené sociálně kognitivní schopnosti, které u lemurů ve srovnání s antropoidními primáty limitují velikost sociální skupiny.

Na místě je však opatrnost. Kromě statistické neprůkaznosti klíčových výsledků je třeba zdůraznit také efekt dalších faktorů na tendenci lemurů vari setrvat v jednostranném čištění, především efekt příbuznosti a „přirozené“ sestavy skupiny. Navíc byl podíl jednostranného čištění poměrně vysoký, a to i u největších skupin. Je také vhodné zmínit, že některé jiné sociálně kognitivní schopnosti, které by teoreticky mohly být omezené velikostí skupiny, se projevují v plné míře i u největší ze skupin, u ostravské samčí tlupy. U této skupiny byla například detekována lineární dominantní hierarchie, jejíž linearita byla zachována po nejméně dva roky i přes opakované změny dominantních ranků některých zvířat (Michalíková a Lhota, nepublikovaná data). V neposlední řadě, i ve velké samčí skupině spolu zvířata dovedou harmonizovat minimálně do té míry, aby bylo možno skupinu tímto způsobem chovat již po několik let. Je proto vhodné zaměřit pozornost i na alternativní vysvětlení malé velikosti lemuřích tlup ve volné přírodě. Existenci větších sociálních jednotek například nemusí dovolovat ekologické podmínky madagaskarských ekosystémů a kompetice o potravní zdroje (Kappeler 1999). V takovém případě by mohlo být možné i to, že relativně jednodušší sociálně kognitivní schopnosti lemurů jsou důsledkem, spíše než příčinou života v malých tlupách.

6. SHRNU TÍ

- ✓ Sociální čištění primátů je v behaviorálních vědách frekventované téma, které je dááno do souvislosti s úrovní kognitivních schopností primátů. Ty zase úzce souvisí s mírou sociality daného druhu a podobou sociální struktury daného druhu.
- ✓ Zatím nebylo uspokojivě vysvětleno, proč poloopice tvoří sociální skupiny, které se liší od sociálních jednotek antropoidních primátů výrazně menším počtem jedinců, typem dominanční hierarchie či strukturou příbuzenství. Jedním z možných vysvětlení mohou být omezenější sociálně kognitivní schopnosti poloopic.
- ✓ Sledování sociálního čištění v různě velkých skupinách lemurů vari nám může pomoci posoudit, zda ve větších skupinách bude reciprocita čištění zajištěna kognitivně neméně náročným způsobem, tj. vzájemným čištěním s okamžitou reciprocitou.
- ✓ K analýze délky setrvání v jednostranném čištění (bez toho aby se partner zapojil a zahájil tak vzájemné čištění), jsme použili analýzu přežívání (survival analysis). Očekávali jsme menší investici do jednostranného čištění u větších skupin.
- ✓ Naše data dokládají, že u lemurů vari převládá čištění vlastní srsti nad sociálním čištěním. Sociální čištění je může být jednostranné nebo vzájemné, v naší studii jsme však zaznamenali menší podíl vzájemného čištění než uvádí literatura.
- ✓ Korelace mezi velikostí tlupy a parametry Weibullova rozdělení, které popisuje průběh poměru rizik (hazard ratio) pro setrvání jednostranného čištění naznačuje menší investice do jednostranného čištění u větších tlup. Korelace však nejsou statisticky neprůkazné.
- ✓ Z dalších charakteristik pozorovaných skupin data naznačují (opět neprůkazně) pozitivní efekt příbuznosti na investici do jednostranného čištění.
- ✓ Výsledky předběžně podporují hypotézu o limitaci velikosti tlup lemurů vari v důsledku omezených sociálně kognitivních schopností.

7. POUŽITÁ LITERATURA

Lemuren in Zoo: Aktuelle Forschungsergebnisse, Artenschutz, Perspektiven (Hrsg. von V. Ceska, H.-U. Hoffmann, K.-H. Winkelsträter). Verlag Paul Parey Berlin und Hamburg.

Ahumada, J. A. 1992. Grooming behavior of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) on Barro Colorado island, Panama. *International Journal of Primatology*, **13**, 33 – 49.

Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, **49**, 227 – 267.

Asher, R. J. 1998. Morphological diversity of anatomical strepsirrhinism and the evolution of the lemuriform toothcomb. *American Journal of Physical Anthropology*, **105**, 355-367.

Barton, R. A. 1983. A comparative study of grooming interactions in primates. *Dodo, J. Jersey Wildl. Preserv. Trust*, **20**, 26–36.

Barrett, L., Henzi, P., Dunbar, R. 2003. Primate cognition: from 'what now?' to 'what if?'. *TRENDS in Cognitive Sciences*, **7(11)**, 494 – 497.

Barrett, L., Henzi, S. P., Weingrill, T., Lycett, J. E., Hill, R. A. 2000. Female baboons do not raise the stakes but they give as good as they get. *Animal Behaviour*, **59**, 763 – 770.

Barton, R. A. 1987. Allogrooming as mutualism in diurnal lemurs. *Primates*, **28(4)**, 539-542.

Barton, R. A. 1996. Neocortex size and behavioural ecology in primates. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **263**, 137 - 177.

Bastian, M. L. & Brockman, D.K. (in press): Paternal behavior in *Propithecus verreauxi coquereli*. *International Journal of Primatology*.

Bickerton, D. 1996. I chat, therby I groom. *Nature*, **380**, 303.

Brockett, R. C., Horwich, R. H., Jones, C. B. 2000. A model for the interpretation of grooming patterns applied to the belizean black howling monkey (*Alouatta pigra*). *Primate Report*, **56**, 23-32.

Brockman, D. K. 1999. Reproductive behavior of female *Propithecus verreauxi* at Beza Mahafaly, Madagascar. *International Journal of Primatology*, **20(3)**, 375-398.

Butovskaya, M. L. & Kozintsev, A. G. 1996. Gender-related factors affecting primate social behavior: grooming, rank, age, and kinship in heterosexual and all-male groups of stumptail macaques. *American Journal of Physical Anthropology*, **101**, 39 – 54.

Cooper, M. A. & Bernstein, I. S. 2000. Social grooming in Assamese Macaques (*Macaca assamensis*). *American Journal of Primatology*, **50**, 77 – 85.

Dautenhahn, K. 1999. The lemur's tale - Story-telling in primates and other socially intelligent agents. *Proceedings AAAI Fall Symposium 1999 "Narrative Intelligence"*. American Association for Artificial Intelligence.

de Waal, F. B. M. 1997. The chimpanzee's service economy: Food for grooming. *Evolution and Human Behavior*, **18**, 375 – 386.

Dunbar, R. I. M. 1991. Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatologica*, **57**, 121 - 131.

Eberle, M. & Kappeler, P. M. 2006. Family insurance: kin selection and cooperative breeding in a solitary primate (*Microcebus murinus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60**, 582–588.

Erhart, E. M. & Overdorff, D. J. 1998. Infanticide in *Propithecus diadema edwardsi*: An evaluation of the sexual selection hypothesis. *International Journal of Primatology*, **19**(1), 73-81.

Fitch-Snyder, H., Schulze, H., Larsen, L. C. 2006. *Management of lorises in captivity. A husbandry manual for asian lorisines (Nycticebus & Loris spp.)*.
www.loris-conservation.org/database/captive_care/manual/PDF/3_Behavior.pdf

Franz, C. (1999). Allogrooming behavior and grooming site preferences in captive bonobos (*Pan paniscus*): Association with female dominance. *International Journal of Primatology*, **20**(4), 525 – 546.

Garbutt, N. 1999. *Mammals of Madagascar*. Yale University Press.

Groves, C. P. 2005. Order Primates. In: *Mammal Species of the World* (ed. by D. E. Wilson, D. M. Reeder. 3rd edn. Johns Hopkins University Press.

Harcourt, C. & Thornback, J. 1990. *Lemurs of Madagascar and the Comoros. The IUCN Red Data Book*. Prepared by the World Conservation Monitoring Centre. IUCN Gland, Switzerland and Cambridge, U.K. 1991.

Hasler, J. F. & Sorenson, M. W. 1974. Behavior of the tree shrew, *Tupaia chinensis*, in captivity. *American Midland Naturalist*, **91**(2), 294–314.

Hemelrijk, C. K. & Ek, A. 1991. Reciprocity and interchange of grooming and “support” in captive chimpanzees. *Anim. Behav.*, **41**, 923 – 935.

Henton, R. 2000. The lifestyle of the loris: An investigation into the activity and husbandry of pygmy slow lorises (*Nycticebus pygmaeus*) at Paignton Zoo Environmental Park. *Proceedings of 2nd Annual Symposium on Zoo Research Federation of Zoological Gardens of Great Britain and Ireland*, pp. 43 – 47.

Henzi, S. P. & Barrett, L. 2002. Infants as commodity in a baboon market. *Animal Behaviour*, **63**, 915 – 921.

Hoffmann, H. U. 1992: Die Besonderheiten der Halbaffen: Ein Vergleich Zwischen den Kattas und Javaneraffen des Saarbrücker Zoos. In: *Lemuren in Zoo: Aktuelle Forschungsergebnisse, Artenschutz, Perspektiven* (Hrsg. von V. Ceska, H.-U. Hoffmann, K.-H. Winkelsträter), pp. 57-62. Verlag Paul Parey Berlin und Hamburg.

Hosey, G. R. & Thompson, R. J. 1985. Grooming and touching behaviour in captive ring-tailed lemurs (*Lemur catta* L.). *Primates*, **26(1)**, 95–98.

Hughes, V. L. & Price, D. J. 2000. Black and white ruffed lemurs (*Varecia variegata variegata*) at Shaldon Zoo. Can environmental enrichment affect their behaviour? *Proceedings of 2nd Annual Symposium on Zoo Research Federation of Zoological Gardens of Great Britain and Ireland*, 47 – 52.

Hutchins, M. & Barash, D. P. 1976. Grooming in primates: Implication for its utilitarian function. *Primates*, **17(2)**, 145 – 150.

Jolly, A. 1966. Lemur social behavior and primate intelligence. *Science, New Series*, **35(3735)**, 501-506.

Kappeler, P. 1999. Lemur social structure and convergence in primate socioecology. In: Lee, PC (ed.) *Comparative Primate Socioecology*, pp: 273 - 299. Cambridge: Cambridge Univ. Press.

Kays, R. W. & Gittleman, J. L. 2001. The social organization of the kinkajou *Potos flavus* (Procyonidae). *J. Zool., Lond.*, **253**, 491 – 504.

Kelley, E. 2002. Preliminary study of the silky sifaka (*Propithecus diadema candidus*) in northeast Madagascar. *Lemur News – The Newsletter of the Madagascar Section of the I.U.C.N. /S.S.C. Primate Specialist Group*, **7**, 16–18.

Keith-Lucas, T., White, F. J., Keith-Lucas, L., Vick L. G. 1999. Changes in behavior in free-ranging *Lemur catta* following release in a natural habitat. *American Journal of Primatology*, **47**, 15–28.

Kudo, H. & Dunbar, R. I. M. 2001. Neocortex size and social network size in primates. *Animal Behaviour*, **61**, 711-722.

Maier, W. 1992. Lemuren-Gebiss. In: *Lemuren in Zoo: Aktuelle Forschungsergebnisse, Artenschutz, Perspektiven* (Hrsg. von V. Ceska, H.-U. Hoffmann, K.-H. Winkelsträter), pp. 63-64. Verlag Paul Parey Berlin und Hamburg.

Manson, J. H., Navarrete, C. D., Silk, J. B., Perry, S. 2004. Time-matched grooming in female primates? New analyses from two species. *Animal Behaviour*, **67**, 493 – 500.

Manson, J. H. & Perry, S. 2000. Correlates of self-directed behaviour in wild white-faced capuchins. *Ethology*, **106**, 301 – 317.

Martin R. D. 1972. Review Lecture: Adaptive radiation and behaviour of the malagasy lemurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Serie B, Biological Sciences*, **264(862)**, 295-352.

Martin, R. D. 1981. Well-groomed predecessors. *Nature*, **289**, 536.

Martin, R. D. 2003. Combing the primate record. *Nature*, **422**, 388–391.

Matheson, M. D. & Bernstein, I. S. 2000. Grooming, social bonding and agonistic aiding in rhesus monkeys. *American Journal of Primatology*, **51**, 177-186.

Masters, J. C. & Brothers, D. J. 2002. Lack of congruence between morphological and molecular data in reconstructing the phylogeny of the *Galagonidae*. *American Journal of Physical Anthropology*, **117**, 79–93.

McKenna, J. J. 1978. Biosocial functions of grooming behavior among the common indian langur monkey (*Presbytis entellus*). *Am. J. Phys. Antrop.*, **48**, 503 – 510.

Mooring, M. S., Blumstein, D. T., Stoner, C. J. 2004. The evolution of parasite-defence grooming in ungulates. *Biological Journal of the Linnean Society*, **81**, 13 – 37.

Moser, R., Cords, M., Kummer, H. 1991. Social influence on grooming site preference among captive long-tailed macaques. *International Journal of Primatology*, **12(3)**, 217 – 230.

Müller, A. E. 1998. Social organization of the fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogaleus medius*) in northwestern Madagascar. In: *New Directions in Lemur Studies*. Proceedings of the 17th IPS Congress in 1998 (eds. Rakotosamimanana B., Rasamimanana H., Ganzhorn J. U., Goodman S. M.). Kluwer Academic / Public Plenum Publishers.

Muroyama, Y. 1994. Exchange of grooming for allomothering in female patas monkeys. *Behaviour*, **128 (1-2)**, 103 – 119.

Nakamichi, M. & Koyama, N. 1997. Social relationships among ring-tailed lemurs

(*Lemur catta*) in two free-ranging troops at Berenty reserve, Madagascar. *International Journal of Primatology*, **18**(1), 73 – 93.

Nakamura, M. 2003. 'Gatherings' of social grooming among wild chimpanzees: implication for evolution of sociility. *Journal of Human Evolution*, **44**, 59 - 71.

Nekaris, K. A. I. 2001. Slender loris: Sri Lanka's mysterious gem. *Columbus Zoo and Aquarium magazine*.

Nekaris K. A. I. 2002. Slender in the night. *Natural History* 111(1): 55.

Nekaris, K. A. I. & Tab Rasmussen, D. 2003. Diet and Feeding Behavior of Mysore Slender Lorises. *International Journal of Primatology*, **24**(1), 33 – 46.

Noë, R. & Hammerstein, P. 1994. Biological markets: supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism and mating. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **35**, 1 – 11.

O'Brien, T. G. 1993. Asymmetries in grooming interactions between juvenile and adult female wedge-capped capuchin monkeys. *Anim. Behav.*, **46**, 929 – 938.

Ostner, J. & Kappeler, P. M. 1999. Central males instead of multiple pairs in red-fronted lemurs *Eulemur fulvus rufus* (Primates, Lemuridae)? *Animal Behaviour*, **58**, 1069–1078.

Palagi, E. & Cordoni, G. & Borgognini Tarli, S. M. 2004. Immediate and delayed benefits of play behaviour: New evidence from chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Ethology*, **110**, 949 – 962.

Palagi E., Paoli, T., Borgognini Tarli, S. 2005. Agression and reconciliation in two captive groups of *Lemur catta*. *International Journal of Primatology*, **26**(2), 279 – 294.

Pereira, M. E., Seeligson, M. L., Macedonia, J. M. 1988. The behavioral repertoire of the black-and-white ruffed lemur, *Varecia variegata variegata* (Primates: Lemuridae). *Folia Primatologica*, **51**, 1-32.

Pérez, A. & Veà, J. J. 2000. Functional implication of allogrooming in *Cercocebus torquatus*. *International Journal of Primatology*, **21**(2), 255 – 267.

Perry, J. M. 1991. The reproductive biology of captive lemur mongoz (mongoose lemur): A comparison between wild caught and captive born breeding pairs. Thesis. North Carolina State University.

http://www.lpzoo.com/ethograms/FRMS/menus/prosimenu/Mongoose_Lemur.html

Pochron, S., T., Fitzgerald, J., Gilbert, C. C., Lawrence, D., Grgas, M., Rakotonirina, G., Ratsimbazafy, R., Rakotosoa, R., Wright, P. C. 2003. Patterns of

female dominance in *Propithecus diadema edwardsi* of Ranomafana National Park, Madagascar. *American Journal of Primatology*, **61**,173–185.

Pollard, H. B. & Sim, A. M. E. 1985. A comparison of social behaviour of the brown lemur *Lemur fulvus* and of the ruffed lemur *Varecia variegata* including reference to the ring-tailed lemur *Lemur catta*. *Dodo, J. Jersey Wildl. Preserv. Trust*, **22**, 48–57.

Quinn, A. & Wilson, D. E. 2002. *Indri indri*. *Mammalian Species*, No. 694, pp. 1-5. The American Society of Mammalogists, Washington.

Quinn, A. & Wilson, D. E. 2004. *Daubentonia madagascariensis*. *Mammalian Species*, No. 740, pp. 1–6. The American Society of Mammalogists, Washington.

Radhakrishna, S. 2004. Sociality in a solitary primate: How gregarious is the slender loris? *Resonance*, **1**, 64 – 81.

Radhakrishna, S. & Singh, M. 2002. Social behaviour of the slender loris (*Loris tardigradus lydekkerianus*). *Folia Primatologica*, **73(4)**, 181-196.

Rasoloharijaona, S., Randrianambinina, B., Braune, P., Zimmermann, E. 2006. Loud calling, spacing, and cohesiveness in a nocturnal primate, the Milne Edwards' sportive lemur (*Lepilemur edwardsi*). *American Journal of Physical Anthropology*,**129**, 591–600.

Ratsimbazafy, J. H. 2002. How do black-and-white ruffed lemurs still survive in a highly disturbed habitat? *Lemur News – The Newsletter of the Madagascar Section of the I.U.C.N. /S.S.C. Primate Specialist Group*, **7**, 7–10.

Reichard, U. & Sommer, V. 1994. Grooming site preferences in wild white-handed gibbons (*Hylobates lar*). *Primates*, **35(3)**, 369 – 374.

Rodman, P. S. 1999. Whither primatology? The place of primates in contemporary anthropology. *Annu. Rev. Anthropol.*, **28**, 311 – 339.

Rose, K. D., Walker, A., Jacobs, L. L. 1981. Function of the mandibular tooth comb in living and extinct mammals. *Nature*, **289**, 583–585.

Rosenberger, A. L. & Strasser, E. 1985. Toothcomb origins: Support for the grooming hypothesis. *Primates*, **26(1)**, 73-84.

Rowell, T. E., Wilson, C., Cords, M. 1991. Reciprocity and partner preference in grooming of female blue monkeys. *International Journal of Primatology*, **12(4)**, 319-336.

Russell Stein, M. 1936. The myth of the lemur's comb. *The American Naturalist*, **70(726)**, 19-28.

- Rybiski Tarou, L., Bloomsmith, M. A., Maple, T. L.** 2005. Survey of stereotypic behavior in Prosimians. *American Journal of Primatology*, **65**, 181–196.
- Sánchez-Villagra, M. R., Pope, T. R., Salas, V.** 1998. Relation of intergroup variation in allogrooming to group social structure and ectoparasite loads in red howlers (*Alouatta seniculus*). *International Journal of Primatology*, **19(3)**, 473 – 491.
- Sauther, M. L., Sussman, R. W., Cuozzo, F.** 2002. Dental and general health in a population of wild ring-tailed lemurs: A life history approach. *American Journal of Physical Anthropology*, **117**, 122–132.
- Schino, G.** 2001. Grooming, competition and social rank among female primates: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, **62**, 265 – 271.
- Schülke, O.** 2002. Living apart together – patterns, ecological basis, and reproductive consequences of life in dispersed pairs of fork-marked lemurs (*Phaner furcifer*, Primates). Dissertation. Bayerischen Julius Maximilians-Universität Würzburg.
- Seiffert, E. R., Simons, E. L., Attia, Y.** 2003. Fossil evidence for an ancient divergence of lorises and galagos. *Nature*, **422**, 421–424.
- Seyfarth, R. M.** 1977. A model of social grooming among adult female monkeys. *J. theor. Biol.*, **65**, 671 – 698.
- Seyfarth, R. M.** 1980. The distribution of grooming and related behaviours among adult female vervet monkeys. *Anim. Behav.*, **28**, 789 – 813.
- Simons, E. L.** 1971. Relationship of *Amphipithecus* and *Oligopithecus*. *Nature*, **232**, 489-491.
- Soligo, C. & Müller, A. E.** 1999. Nails and claws in primate evolution. *Journal of Human Evolution*, **36**, 97-114
- Sprankel, H., Richarz, K., Ludwig, H., Rott R.** 1978. Behavior alterations in tree shrews (*Tupaia glis*, Diard 1820) induced by borna disease virus. *Med. Microbiol. Immunol.*, **165**, 1 – 8.
- Spruijt, B. M., Van Hoof, J. A. R. A. M., Gispen, W. H.** 1992. Ethology and neurobiology of grooming behaviour. *Physiological Reviews*, **72(3)**, 825–852.
- Steward, P. D. & Macdonald, D. W.** 2003. Badgers and badger fleas: strategies and counter-strategies. *Ethology*, **109**, 751 – 764.
- Streicher, U.** 2004. Aspects of Ecology and Conservation of the Pygmy Loris *Nycticebus pygmaeus* in Vietnam. Ph.D. thesis. Ludwig-Maximilians Universität, München.

Ursich E., Pier G. B., Bianco, F. 2004. Captive bred lemur behaviour and endocrinology. *Ann. Fac. Medic. Vet. di Parma*, **24**, 193–202.

Vančata, V. 2003. *Primatologie, Díl 1. Evoluce, adaptace, ekologie a chování primátů Prosimii a Platyrrhina*. Pedagogická fakulta UK, Praha.

Vervaecke, H., De Vries, H., van Elsacker, L. 2000. The pivotal role of rank in grooming and support behaviour in captive bonobos (*Pan paniscus*). *Behaviour*, **137**, 1463-1485

Vasey, N. 1997. How many red ruffed lemurs are left? *International Journal of Primatology*, **18**, 207 – 216.

Vasey, N. 2007. The breeding system of wild red ruffed lemurs (*Varecia rubra*): a preliminary report. *Primates*, **48**, 41 – 54.

Vick, L. G. & Conley, J. M. 1976. An ethogram of *Lemur fulvus*. *Primates*, **17(2)**, 122-144.

Waeber, P. O. & Hemelrijk, C. K. 2003. Female dominance and social structure in alaotran gentle lemurs. *Behaviour*, **140**, 1235-1246.

Watts, D. P. 2002. Reciprocity and interchange in the social relationships of wild male chimpanzees. *Behaviour*, **139**, 343 – 370.

White, F. J. 1991. Social organisation, feeding ecology and reproductive strategy of ruffed lemurs, *Varecia variegata*. In: Kimuya T., Takenaka O., Iwamoto M. (eds) *Primatology today: XII congress of the international primatological society*. Elsevier, Amsterdam, pp 81 – 84.

White, F. J., Overdorff, D. J., Balko, E. A., Wright, P. C. 1995. Distribution of ruffed lemurs (*Varecia variegata*) in Ranomafana National Park, Madagascar. *Folia Primatologica*, **64**, 124–131.

Wiens, F. & Zitzmann, A. 2003. Social structure of the solitary slow loris *Nycticebus coucang* (Lorisidae). *Journal of Zoology*, **261**, 35-46.

Zinner, D., Hilgartner, R. D., Kappeler, P. M., Pietsch, T., Ganzhorn, J. U. 2003. Social organization of *Lepilemur ruficaudatus*. *International Journal of Primatology*, **24(4)**, 869-888.

Zimmermann, A. & Feistner, A. T. C. 1996. Effect of feeding enrichment on ruffed lemurs *Varecia variegata variegata* and *Varecia v. rubra*. *Dodo, J. Jersey Wildl. Preserv. Trust*, **32**, 67-75.

