

Modulární systém dalšího vzdělávání pedagogických pracovníků JmK  
v přírodních vědách a informatice  
CZ.1.07/1.3.10/02.0024

# SYSTEMATICKÝ PŘEHLED PRIMÁTŮ S DŮRAZEM NA NADČELEĎ *HOMINOIDEA*

Václav Vančata



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

# Primatologie

Primatologie je *ad definitio* věda o primátech. Také antropologie se však zabývá některými aspekty biologie a života nehumánních primátů, a proto je primatologie považována fyzickými i sociálně kulturními antropology za součást fyzické antropologie. Primatologie se zabývá vedle morfologie, ekologie, sociobiologie a etologie i problémy spadajícími do experimentálních oborů jako biochemie, fyziologie a genetika. Na rozdíl od antropologie však primatologové nikdy necítili potřebu oddělovat biologické a sociální stránky života primátů, a tak není výjimkou, že etolog (sociální vědec) přešel do oblasti genetické či neurovědy, anebo i naopak, a není výjimkou, že primatologické výzkumy mají mezioborový biosociální charakter. Primatologie je tedy moderní, dynamicky se rozvíjející interdisciplinární vědou, která se zabývá biologickými, biosociálními a sociálními rysy primátů a societ ve kterých primáti žijí. Primatologie tedy *explicité* zahrnuje všechny biologické i sociálně vědní disciplíny, které se programově zabývají primáty a jejich životem.

Primáti (*Primates*) je řád savců, do něhož patří jako biologický druh také člověk. Současná systematika primátů vymezuje více než 250 druhů. Jedná se o skupinu býložravých, všežravých, výjimečně hmyzožravých savců žijících převážně v tropickém a subtropickém pásmu Země. Většinou jsou to čtyřnozí středně velcí savci (od 1 do 50 kg) žijící sociálním způsobem života často vázaným na stromy nebo lesní ekosystémy. Je to jeden z nejstarších žijících řádů savců, jehož evoluce započala zřejmě na přelomu druhohor a třetihor (zhruba mezi 80–60 miliony lety). Primáti se od ostatních savců liší polouzavřenou nebo uzavřenou orbitou, chrupem s vyčnívajícím špičákem a zubním vzorcem 2–1–(4)3(2)–3, chápavou pětiprstou končetinou s nehty (nikoliv dráčky), stereoskopickým nebo částečně stereoskopickým viděním, relativně velkým a rozvinutým mozkiem s redukováným čichovým lalokem a rozvinutou mozkovou kůrou a mozečkem. Hlavním smyslovým orgánem je zrak, důležitý je i sluch. Čich má doplňkový význam. Primáti mají vynikající prostorovou orientaci. Příslušníci řádu *Primates* mají, kromě lidoopů a lidí, nespécializovanou čtyřnohou lokomoci. Charakteristická je velká vnitrodruhová i mezidruhová biogeografická, ekologická, potravní a sociální diverzita.

Primáty spojuje řada společných znaků. Kromě sociálního způsobu života jsou pro ně charakteristické nehty na prstech ruky i nohy, vyspělý mozek a podobnosti ve stavbě lebky, částečné či úplné stereoskopické vidění, výrazný podíl zraku na percepci, malý počet (1–2) málo zralých mláďat a vyspělá forma placenty. Typický je analogický zubní vzorec 2–1–(4)3(2)–3, podobnosti ve stavbě zubů, zvláště stoliček a zubů třenových a (kromě člověka a parantropů) zvětšený, viditelně přečnívající špičák. Všichni primáti mají neredukovanou klíční kost, pohyblivý palec na ruce i na noze. V celém řádu *Primates* existuje rozvinutá uchopovací a manipulační schopnost ruky. Mají také řadu společných znaků genetických, biochemických a fyziologických. Primáti mají rovněž podobné pohlavní orgány, ale existuje u nich značná variabilita. Někdy jsou barevné a výrazné, jindy jsou malé a nevýrazné. Velmi se liší velikost varlat a také délka a tvar penisu. U samic někdy duří vnější pohlavní orgány, jindy nikoli.

Současní primáti tvoří homogenní skupinu, kterou lze rozdělit na dvě jasně definované skupiny a třetí malou skupinu o jednom rodu: poloopice, vyšší primáti a nártounovití.

# Prosimii - poloopice

**Podřád poloopice (*Prosimii*)** zahrnuje téměř sto druhů primátů žijících převážně v tropech, případně subtropích, Afriky a Asie. Jedná se o skupinu řádu *Primates*, která je v mnoha znacích mnohem více podobná ostatním savcům než druhý jeho podřád - vyšší primáti – *Anthropoidea*. Význam slova v latině je možno chápat jako skupina předcházející lidoopy "pro simii". V mnoha jazycích pak je název významově totožný s češtinou, např. *halbaffen* v němčině nebo *poluobezjany* v ruštině. Kuriózní je například polský název *małpiatki*, který v doslovném překladu znamená opičky.

Poloopice byly jako podřád podrobně definovány ve druhé kapitole. Je zřejmé, že se jedná o homogenní monofyletickou skupinu primátů s řadou archaických, starobylých, znaků, například s nesrostlou mandibulou a kostí čelní a částečně uzavřenou oční (viz Obr. 3), nedokonalým stereoskopickým viděním, s velmi rozvinutým čichem a pachovým značením teritoria pomocí pachových žláz. Ani struktura mozku a sociální organizace poloopic nedosahují stupně rozvoje běžného u antropoidních primátů. Z hlediska rozšíření a ekologického významu této skupiny je zřejmé, že na většině území, které obývají se jedná, s výjimkou Madagaskaru, o skupinu ekologicky marginální, v Asii možná již vymírající.

Přestože máme stále se rozšiřující znalosti o současných populacích poloopic, víme jen velmi málo o jejich evoluci a fylogenezi. Až na určité výjimky, které tvoří poloopice žijící na Madagaskaru, se jedná o skupinu malých až velmi malých savců vázaných svým způsobem života na lesní formace. Většina poloopic žije alespoň zčásti nočním způsobem života a bezobratlí, zvláště hmyz a ostatní členovci, jsou více či méně významnou součástí jejich potravního spektra. Současné výzkumy však také zjišťují, že další důležitou složkou jejich potravy jsou stromové pryskyřice, tedy mnoho druhů poloopic je, alespoň několik měsíců v roce, částečně gumivorních.

Podřád poloopic se systematicky dělí do dvou nadčeledí: asijsko-afriké *Loroidea* (*Lorisoidea*) a madagaskarské *Lemuroidea*. Podřád *Prosimii* lze v rámci obou nadčeledí rozdělit do sedmi dobře definovaných a jasně odlišných čeledí: *Loridae* (*Lorisidae*) a *Galagonidae* (*Galagidae*) v nadčeledi *Lorisoidea* a *Cheirogaleidae*, *Lemuridae*, *Megaladapidae*, *Indriidae* a *Daubentoniidae* v nadčeledi *Lemuroidea*.

**Nadčeď *Loroidea*** je tvořena výhradně nočními pralesními primáty obývajících lesní formace jihovýchodní Asie, indického subkontinentu a tropického pásu Afriky. Většinou se jedná o malé až velmi malé savce, kteří zřídka váží víc než jeden kilogram. Žádný z druhů patřících do nadčeledi *Loroidea* nemá redukovaný chrup, vždy je zachován původní zubní vzorec poloopic 2.1.3.3/2.1.3.3. Potravní spektrum této skupiny spadá do kategorie všežravých savců. Pohybuje se od výrazně hmyzožravé až k převážně plodožravé omnivorii. Potravní spektrum je zjevně ovlivněno jak velikostí těla a lokomocí daného druhu, tak ekosystémem, ve kterém žijí. Mezi jednotlivými populacemi a poddruhy mohou být velké rozdíly ve složení potravy. V rámci této nadčeledi existují dvě čeledi primátů, které se výrazně liší stavbou těla, ekologií, sociální strukturou a lokomocí.

**Čeď *Lorisidae*** – outloňovití jsou čtyřnozí, pomalu se pohybující všežraví primáti. Mají zhruba stejně dlouhé přední a zadní končetiny, dlouhý trup, silně redukovaný nebo chybějící ocas, a poměrně malé uši. Jejich palec je schopen výrazné opozice, což je jedna z adaptací k velmi silnému a dlouhému úchopu. Dalšími adaptacemi k silnému a dlouhodobému uchopování jsou specifické modifikace šlach, svalů a cévního zásobení oblasti ruky a nohy a biomechanicky s nimi spojenými oblastmi horní a dolní končetiny. Existují dvě základní, ekologicky odlišné formy outloňovitých: lehčí, dlouhonozí, více hmyzožraví primáti a zavalití, krátkonozí, více plodožraví primáti. Rod lori (*Loris*), žije v Indii a na Srí Lance a outloň (*Nycticebus*) obývá jihovýchodní Asii, Borneo, Sumatru, Jávu a na Filipíny. V Africe žijí také dva rody outloňovitých, které jsou stavbou těla a ekologií analogické rodům asijským. Naneštěstí

je český název obou rodů totožný – poto. Poto velký (*Perodicticus*) je zavalitý a krátkonohý, poto bezocasý (*Arctocebus*) je štíhlejší a dlouhonohý.

**Čeď Galagonidae** – kombovití jsou noční, velmi aktivní a rychle se pohybující primáti. Podobně jako outloňovití jsou i komby v podstatě všežravé. Výrazným znakem je požívání pryskyřic, gumivořie, které má však u většiny druhů sezónní charakter. Komby mají velmi dlouhé zadní končetiny a relativně krátký trup, jsou vynikající skokani a mají velmi dlouhý osrstěný ocas. Komby mají velké velmi pohyblivé uši. Mají výraznou druhově specifickou vokalizaci. Žijí v residenční sociální struktuře s poměrně vysokou socializací. Typická je os penis a některé specifické rysy reprodukčního cyklu samic.

Podobně jako u outloňovitých také u komb existují odlišné formy, které se liší především velikostí těla, nikoliv však stavbou těla či sociální organizací. Tyto formy, které jsou totožné s jednotlivými rody, se liší velikostí těla, způsobem lokomoce a některými specifickými znaky s tím souvisejícími, preferencí určitých typů ekosystémů a potravním spektrem. Zástupci čeledi *Galagonidae* obývají téměř celé území subsaharské Afriky a velmi širokou škálu ekosystémů od primárních tropických deštných pralesů až po savany severních oblastí jižní Afriky. Ze čtyř rodů popisovaných v čeledi kombovitých je nejrozšířenější a nejnámější rod *Galago* - menší komby. Nejnámější je druh *Galago senegalensis* - komba ušatá, který žije v otevřenějších ekosystémech po celém území subsaharské Afriky.

**Nadčeď Lemuroidea**, jejíž současní žijící zástupci představují zřejmě jen malý zlomek druhů žijících na Madagaskaru před příchodem člověka, vznikli podle všeho rozsáhlou adaptivní radiací poloopic po jejich kolonizaci ostrova Madagaskar. Druhy této nadčeledi reprezentují obrovskou škálu velikostní, lokomoční i ekologickou, od velmi malých převážně hmyzožravých forem až po středně velké stromové býložravce, od forem téměř nespécializovaných k formám s velmi neobvyklými adaptacemi.

**Čeď Cheirogaleidae - makiovií** je reprezentována množstvím druhů s řadou archaických znaků, které svědčí o tom, že makiovití jsou jedním z prvních produktů adaptivní radiace poloopic na Madagaskaru. Jedná se o skupinu malých nočních primátů, kteří jsou všežraví, většinou s tendencí k vyššímu podílu hmyzu v potravním spektru. Pro tuto čeď je typický relativně dlouhý trup a krátké nohy, tři páry prsních bradavek a častý výskyt dvojčat. Zubní vzorec je vždy 2.1.3.3. Gravidita trvá asi 60 až 70 dnů. Pohybují se většinou kvadrupedně a loví krátkým rychlým skokem. Makiové mají obvykle 66 chromozómů, pouze rod *Phaner* jich má 48. Zástupci makiovitých jsou řazeni do čtyř rodů: *Microcebus*, *Cheirogaleus*, *Phaner*, a doposud málo prozkoumaný rod *Allocebus*. V současné době je do této čeledi řazeno celkem více než 30 druhů.

**Čeď Megaladapidae - lepilemuři** je tvořena v současné době jedním rodem nočních, listožravých nevelkých primátů s hmotností od 600 do 1000 g. Vyskytují se v pralesích po obvodě Madagaskaru. V době příchodu člověka na Madagaskar asi před 1500 lety existoval rod *Megaladapis*, jehož hmotnost se pohybovala od 50 do 140 kg.

**Čeď Lemuridae - lemuři** jsou nejrozšířenější, a spolu s makiovitými, také nejméně specializovanou čeledí, madagaskarských poloopic. Jsou to středně velcí primáti s hmotností mezi jedním až čtyřmi kilogramy. Tato skupina má výraznou ekologickou diversitu a obývá největší ekologickou škálu ze všech madagaskarských primátů. Na rozdíl od makiovitých jsou to primárně denní primáti (někteří mohou být kathemerální, tedy v určitém období roku se stávají nočními nebo soumráčními primáty). Jsou převážně nebo úplně býložraví, stromoví nebo polopozemní s výrazně rozvinutým sociálním způsobem života. V sociální hierarchii stojí vždy nejvýše samice. Mají výraznou vokalizaci i další způsoby sociální komunikace. Zubní vzorec je neredukovaný 2.1.3.3. S výjimkou lemura vari mají 1 – 2 mlá-

ďata a jeden pár prsních bradavek. Počet chromozómů je velmi variabilní. U lemura hnědého se může počet chromozómů mezi jednotlivými populacemi lišit. Často se vyskytuje sexuální rozdíl ve zbarvení samců a samic. V této čeledi jsou čtyři rody: *Lemur*, *Eulemur*, *Varecia* a *Hapalemur*.

Nejnámější zástupce madagaskarských poloopic je **lemur kata** (*Lemur catta*) obývá celou jižní část Madagaskaru. Dosahuje hmotnosti téměř tří kilogramů. Je polostromový a často se pohybuje po zemi. Lemur kata je výhradně býložravý s širokým spektrem rostlinné stravy, ve kterém převládají plody. Samice jsou receptivní pouze 24 hodin v roce. Lemur kata je nejsociálnější druh poloopic. Žije v mnohosamco-samicových skupinách, ve kterých mají výrazně dominantní postavení samice s jednou dominantní samicí.

**Lemur vari** (*Varecia variegata*) žije ve dvou výrazně odlišných poddruzích *Varecia variegata variegata* (černobílá forma) a *Varecia variegata rubra* (rudá forma) v pralesích východního pobřeží Madagaskaru. Je to velký, téměř čtyři kilogramy vážící, denní a výhradně býložravý lemur. Je výrazně teritoriální a jeho sociální struktura je na různých lokalitách různá od struktury párové po mnohosamco-samicovou. Vari má typickou štekavou vokalizaci. Samice má tři páry prsních bradavek a rodí dvě nebo i tři mláďata.

**Čeď Indriidae – indriovití** - jsou, na rozdíl od lemurů, velmi specializovanou skupinou. Indriovití jsou výhradně býložraví, většinou denní, středně velcí primáti, kteří obývají pralesy po obvodu celého Madagaskaru. Patří sem rody indri, sifaka a avahi. Typický je redukovaný chrup se vzorcem 2.1.2.3/2.0.2.3. Indriovití mají velmi dlouhé zadní končetiny. Jsou to vynikající skokani. Pokud se pohybují po zemi, pak skáčí snožnými skoky. Nejsou sice vysloveně listožraví, ale listy, výhonky a kůra stromů jsou vždy významnou součástí jejich potravního spektra. Žijí buď v monogamních párových strukturách (rody *Indri* a *Avahi*) nebo sifakové pak v mnohosamco-samicových sociálních strukturách (rod *Propithecus*). Všechny tři rody mají výraznou vokalizaci, nejrozvinutější je u rodu *Indri*.

**Čeď Daubentoniidae - ksukolové** - poměrně velké poloopice, které mají silně redukovaný chrup. Řezáky jsou zčásti redukované, zcela chybějí špičáky a zuby třenové, zubní vzorec je 1.0.0.3/1.0.0.3. Řezáky mají hlodákovitý charakter a jsou dosti podobné řezákům hlodavců. Slouží k odhlodávání kůry a dřeva při vyhledávání hmyzu, zejména larev. Nápadný je značně prodloužený prostředníček na ruce, tzv. drátovitý prst, který slouží k detekci a vytahování hmyzu pod kůrou i v chodbičkách ve dřevě. Tento prst je velmi ohebný.

**Nadčeď Tarsoidea** je v rámci nižších primátů, ale i v rámci celého řádu *Primates*, svým způsobem velmi unikátní. Charakterizují ji totiž zároveň znaky, které bychom mohli označit jako znaky přechodné mezi nižšími a vyššími primáty a znaky vzniklé jako výrazná specializace k hmyzožravosti. Tato nadčeď má jedinou čeď *Tarsiidae* s jediným rodem *Tarsius* – nártoun. Nártouni jsou velmi malí noční primáti, kteří představují jedinou výlučně hmyzožravou skupinu řádu *Primates*. Jsou zařazení do samostatného **podřádu Tarsiiformes**.

Mezi znaky blízké podřádu *Prosimii* patří takové znaky na lebce jako je nesrostlá *symphysis mandibulae* a moláry s vysokými hrbolky. Rovněž stavba končetin a způsob lokomoce, vertikální lpění a skákání, je blízké poloopicím. Tibie s fibulou jsou srostlé a oblast kotníku a tarzální kosti jsou velmi dlouhé. Nártouni mají velmi dlouhé zadní končetiny, dva drápky, na ukazováčku a prostředníčku nohy, a přísavkovité ztlustěninny na konci všech prstů. Poloopicím je rovněž podobný *uterus bicornis* (dvojrohá děloha) a dva až tři páry prsních bradavek. Chrup je specificky redukovaný a má tři premoláry – zubní vzorec 2.1.3.3/1.1.3.3. Typické je obrovské zvětšení očních bulv a schopnost otáčet hlavu o 180 stupňů. Vyšším primátům je podobná stavba nozder, chybění čichového laloku a kostěný zvukovod.

Mnoho dalších znaků je důsledek specializace ke specifickému způsobu nočního vidění a noční

hmyzožravosti. Chybí důležité uzpůsobení pro noční vidění, běžné u savců i poloopic, a to *tapetum lucidum*. Extrémní zvětšení očních bulv nutně vedlo k přestavbě lebky, tedy například ke zkrácení čelistí a zakulacení lebky. Orbita je sice částečně uzavřená a osy očí směřují paralelně, ale ve skutečnosti jsou orbity otevřené do stran. Nártouni mají velmi dobrý sluch, čich a zejména pak zrak. Tyto rozvinuté smysly jim umožňují specifický způsob získávání potravy, noční lov hmyzu dlouhým skokem. Bez velmi rozvinutého analyzátoru, tedy mozku, by tato potravní adaptace nemohla být dostatečně efektivní. Rod nártoun (*Tarsius*) žije v pralesích Sundských ostrovů a na Filipínách. Pohybuje se vertikálním lpěním a skákáním, šplháním, lezením a poskakováním. Sociální struktura je zřejmě typu noyau, možná i párová, s velmi nízkou socializací. Nártouni mají obvykle jedno mládě.

# Anthropoidea – vyšší primáti

**Platyrrhina - širokonosí primáti** tvoří specifickou skupinu, infrařád, podřádu *Anthropoidea*. Mnohé znaky charakterizující platyrrhiní (širokonosé) primáty bychom mohli označit jako archaické ve srovnání s primáty katarrhiními (úzkonosými), ale bližší analýza ukazuje, že se v četných případech naopak jedná o znaky nové, apomorfní, vzniklé u širokonosých primátů adaptacemi na široké spektrum ekosystémů jižní a střední Ameriky. Tato skupina je ekologicky velmi diversifikovaná a můžeme bez nadsázky říci, že jednotlivé typy širokonosých opic zaujímají v ekosystémech ekologické postavení poloopic, opic i lidoopů, a dokonce i jiných savců, z afrických nebo asijských regionů. Jedná se o skupinu malých a středně velkých, většinou čistě stromových primátů.

Jihoamerické širokonosé opice se odlišují od opic a lidoopů Starého světa celou řadou specifických znaků na lebce, zubech a skeletu. Nejnápadnějším znakem je *široká nosní přepážka* a nozdry směřující výrazně od sebe. Vnější kostěný zvukovod je velmi krátký. Platyrrhiní opice mají dva řezáky, jeden špičák, tři premoláry a tři, případně dva, moláry.

Stavba mozku, který má všechny důležité rysy vyšších primátů, má některé specifické rysy, např. *lobus olfactorius* je i nad největším zúžením lebeční přepážky mezi očnicemi, kůra mozková je větší, méně gyrifikovaná než u opic starého světa. Děloha i placenta mají některé odlišné rysy, vyvíjí se fetální membrána. Jsou popisovány i některé rozdíly biochemické a genetické (např. málo stabilní karyotyp).

**Nadčeleď *Ceboidea*** má pět základních systematicky jasně definovaných skupin: kosmanovité, mirikiny, malpovité, sakiovité a chápanovité širokonosé opice. Nadčeleď *Ceboidea* je obvykle rozdělována do tří čeledí: *Callithricidae* – kosmanovití, *Cebidae* – malpovití, *Atelidae* – chápanovití. Podle různých autorů existuje v současné době od 90 do 130 druhů platyrrhiních primátů. Vzhledem k ostrůvkovitému charakteru rozšíření jihoamerických pralesů a nestabilitě karyotypu lze jejich skutečný počet skutečně těžko přesně určit. Teoreticky bychom mohli redukovat počet druhů na padesát, ale snadno by mohl přesáhnout i 120 a více druhů.

Obývají pralesní a lesostepní formace od severní Argentiny až po Mexiko. Jsou obvykle stromoví a pralesní primáti, avšak mnohé druhy pravidelně získávají potravu i na zemi či v keřících při zemi, například kosmani, malpy či kotulové. Vřeštani zase žijí i v polootevřených lesostepních ekosystémech, například pampách.

Řada druhů jihoamerických širokonosých opic je všežravá a podíl živočišné stravy, především hmyzu a malých obratlovců, může přesahovat i polovinu potravního spektra. Další velmi důležitou částí stravy jsou pak exudáty nebo plody. Podle odhadu ekologů v mnoha jihoamerických ekosystémech tvoří opice klíčové rozsévače semen a jsou nepostradatelní.

***Callithricidae* - kosmanovití** patří mezi nejdiskutovanější skupinu jihoamerických opic, jak z hlediska systematického tak z hlediska fylogenetického. Přestože obsahuje pouze čtyři velmi dobře odlišené rody, *Callimico* – kalimiko, *Callithrix* – kosman, *Saguinus* – tamarin a *Leontopithecus* – lvíček. Kosmani jsou specializovanou skupinou malých pralesních stromových primátů. Jsou to všežraví primáti, ale potravní spektrum i potravní adaptace se mezi jednotlivými rody výrazně liší. Pro specifický způsob života se vyvinula celá řada unikátních adaptací, mnohé specifické znaky skupiny pak vznikly díky výraznému zmenšení těla. Jako znak charakteristický pro kosmanovité se nejčastěji uvádějí nehty přeměněné na dráčky na všech prstech s výjimkou palce na noze. Dalším specifickým znakem je redukce třetího moláru, s výjimkou kalimiků kde jsou všechny tři moláry. Typická je velmi krátká obličejová část lebky a velmi dlouhá mozkovna. Kosmanovití mají relativně dlouhý trup, končetiny i ocas a svými

drápkovitými nehty jsou velmi dobře přizpůsobeni ke šplhání po silných kmenech stromů. U kosmanů a tamarínů slouží tato adaptace také k získávání a požívání exudátů. Mají zvláštní jednorohou dělohu a specifickou placentaci. Kosmanovití rodí totiž, s výjimkou kalimiků, dvě mláďata, kterým je věnována intenzivní rodičovská péče.

V sociální skupině vládne u mnoha druhů funkční polyandrie nebo dokonce monogamie. Vůdčí rozmnožující se samice blokuje pomocí feromonů rozmnožovací schopnosti (resp. ovulační cyklus) ostatních podřízených samic ve skupině. V sociální struktuře, která je nejčastěji mnohosamco-samicová, migrují mezi skupinami samci i samice.

Gravidita trvá od 130 do 155 dnů. Samec obvykle asistuje u porodu, který je poměrně obtížný a dlouhý. O potomstvo se starají samice i samec, který obvykle přebírá úplně péči o mláďata, na níž se podílejí i další členové skupiny. Samice mláďata pouze krmí.

Kalimiko má 48 chromozómů, kosmani 44 nebo 46 chromozómů a tamaríni a lvíci pak 46 chromozómů. Počet i variabilita chromozómů připomíná nadčeleď *Hominoidea*.

Všechny čtyři rody se liší jak v ekologii, tak v geografickém rozšíření. Kosmanovití žijí v pralesních formacích od jižní Brazílie až do jižní Panamy.

Rod **kalimiko** jednoznačně patří mezi největší kosmanovité, je výrazně větší než kosmani a zřejmě poněkud větší než tamaríni a lvíci. Má neredukovaný chrup. Samice rodí pouze jedno mládě. V této podčeledi známe jediný druh obývající poměrně velký areál.

Kosmanovití jsou tvořeni ekologicky i geograficky odlišnými rody: Kosman – *Callithrix*, tamarín – *Saguinus* a lvíček – *Leontopithecus*. Lvíci jsou nejméně rozšířenou skupinou a žijí ostrůvkovitě pouze na relativně malém území jihovýchodní Brazílie. Kosmani žijí zejména ve východní Brazílii a centrální Amazonii, zakrslí kosmani (podrod *Cebuella*) pak v severozápadní části jihoamerického kontinentu. Ti tvoří samostatnou skupinu této podčeledi, mnohdy řazenou do samostatného rodu *Cebuella*. Tamaríni se vyskytují v centrální, západní, severovýchodní a severní části jihoamerického kontinentu. Tyto tři rody mají i rozdílné potravní spektrum; u kosmanů jsou, vedle hmyzu a plodů, důležitou součástí potravy pryskyřice stromů, tamaríni jsou výrazně plodožraví a lvíci jsou pak všežraví se širokým potravním spektrem, ve kterém má vždy významný podíl hmyz a malí obratlovci.

**Čeleď Cebidae - malpovití** zahrnuje tři velmi odlišné podčeledi; mirikiny – *Aotinae*, titiové – *Callicebinae* a malpy a kotulové – *Cebinae*. Tyto skupiny se liší způsobem života, ekologií, velikostí těla, sociální strukturou a řadou dalších vlastností, a proto jsou v různých systémech platyrrhiních primátů různě systematicky i fylogeneticky spojovány. Mirikiny mají jediný, druhově velmi rozrůzněný, rod *mirikina* – *Aotus*. Podobně titiové mají také jediný velmi proměnlivý rod *titi* – *Callicebus*. Podčeleď *Cebinae* má dva jasně odlišné rody: rod malých výrazně hmyzožravých primátů – *kotul* – *Saimiri* a rod středně velkých všežravých a na opice velmi inteligentních primátů – *malpa* – *Cebus*. Prvé dva rody žijí v monogamních skupinách, malpy a kotulové mají složitou sociální strukturu.

Všichni malpovití mají tři moláry, a poměrně málo archaických znaků na lebce, i když mirikiny jsou v tomto ohledu jistou výjimkou. Všichni mají dlouhý ocas bez uchopovacích schopností. Malpy mají částečně chápavý ocas, ale nemají hmatové plošky na konci ocasu. Jedná se o primárně stromové kvadrupední primáty, kteří nejsou dobrými skokany. Palec není nikdy redukován. Všechny rody mají jedno mládě. Délka gestace je od 126 dnů u mirikin až po 180 dnů u malp. Vzhledem k velikosti těla však má jasně nejdelší graviditu kotul (152 – 172 dnů), který má také relativně velmi velký mozek. Typickým znakem této čeledi je nestabilita karyotypu jednotlivých rodů. Pouze kotulové mají stabilní počet 44 chromozómů. Malpy mají 54 nebo 52 chromozómů a mirikiny mají 50 nebo 54 chromozómů. Nejméně stabilní karyotyp mají titiové, kde se vyskytuje 50, 46 nebo dokonce jen 20 chromozómů.

**Podčeleď Aotinae - Mirikiny** jsou jediní noční antropoidní primáti žijící na rozsáhlém území od Paraguaye a Argentiny až po Panamu. Nevyskytují se pouze ve východní a jihovýchodní Brazílii. Váží okolo jednoho kilogramu. Obývají prakticky všechny typy pralesních ekosystémů od nížinných deštných pralesů až po horské a opadavé suché pralesy. Jsou spíše plodožravé, ale listy a živočišná potrava mohou dosahovat až třicet procent potravy mirikin. V jižních suchých lesích, například v Pa-



raguaji, mohou mirikiny v období sucha přesunout svojí aktivitu z noci na den, protože v noci jsou aktivní velké sovy, které je mohou lovit.

**Podčeleď *Callicebinae* - titiové** - je tvořena jediným, druhově velmi bohatým, rodem titi – *Callicebus*. Titiové žijí ve vlhkých pralesích na rozsáhlém areálu prakticky celé Amazonie, v severních pralesích jižní Ameriky a také v pobřežních pralesích východní a jihovýchodní Brazílie. Vyhledávají vlhčí ekosystémy včetně pravidelně zaplavovaných pralesů.

**Podčeleď *Cebinae* – malpy** je tvořena rody - kotul (*Saimiri*) a malpa (*Cebus*), což jsou nepochybně nejznámějšími, nejrozšířenějšími a také opicím Starého světa nejpodobnější jihoameričtí širokonosí primáti. Obývají nejrůznější pralesní ekosystémy od Bolívie a jižní Brazílie až po Honduras. Kotulové i malpy jsou všežraví. U menšího z obou rodů, kotula, je nejvýznamnější součástí potravy hmyz, u malp pak plody a semena. Mají robustní stavbu lebky s podobnou morfologií lebky i čelistí. Typické jsou velké špičáky. U obou rodů nacházíme relativně velký a dobře strukturálně rozvinutý mozek. Oba rody jsou kvadrupední, ale jsou i relativně dobrými skokany. Kotul veverovitý (*Saimiri sciureus*) skáče často, a patří mezi nejlepší skokany v celé nadčeledi *Ceboidea*. Kotul i malpa mají částečně chápavý ocas, kotulové však v dospělosti tuto schopnost ztrácí. Dobře organizovaná sociální struktura má jasně vymezený princip dominance. Žijí v mnohosamco-samicových sociálních skupinách a mají velmi rozvinuté chování. Typická je velmi dobrá paměť a analytické schopnosti umožňující sofistikované vyhledávání a lov hmyzu a malých obratlovců i otevírání tvrdých semen a ořechů. Rozeznáváme jeden nebo čtyři druhy kotulů a čtyři druhy malp. Nejrozšířenější a také největší malpa je **malpa hnědá**, která žije s výjimkou severní části kontinentu po celém území jižní Ameriky na sever od Argentiny. Tento druh je všežravý, v potravě však převažují plody a semena, hmyz a malí obratlovci jsou součástí jídelníčku poměrně málo. Žijí v mnohosamco-samicových skupinách s dominantními samci. Mají rozvinuté nástrojové chování. V zajetí nejčastěji chovaným druhem je malpa kapucínská. Žije v primárních a sekundárních deštných pralesích i suchých opadavých pralesích střední Ameriky a severního a severozápadního pobřeží jižní Ameriky. Žije v mnohosamco-samicových skupinách. Malpy kapucínské jsou teritoriální, všežravé a pojídají až dvacet procent živočišné potravy. Mají rozvinutou komunikaci a vokalizaci.

**Čeleď *Atelidae* – chápanovití** zahrnuje tři odlišné skupiny širokonosých primátů, sakiové (a uakari), vřešťani a chápani, kteří jsou do této čeledi řazeni na základě příbuzných znaků na lebce a postkraniálním skeletu i některých znaků ekologických. Obvykle jsou tyto skupiny řazeny do dvou podčeledí, *Pitheciinae* – sakiové a *Atelinae* – chápani a vřešťani. Lebka má robustní prominující obličejovou část, výrazné nadočnicové oblouky a velkou mandibulu. Pro lokomoci této skupiny je typický výskyt takových lokomočních adaptací, které nejsou běžné u ostatních skupin platyrrhiních primátů. Je to například časté šplhání a zavěšování a také skákání. Sakiové jsou převážně kvadrupední a jsou vynikající skokani. Chápani a vřešťani pak daleko více šplhají a mají velmi časté a rozmanité závěsné chování s častým používáním specializovaného chápavého ocasu. Chápani jsou ve stromech daleko pohyblivější a obratnější než převážně kvadrupední vřešťani a čas od času také skáčí. Žijí téměř po celém území jižní a střední Ameriky, a můžeme je nalézt v pralesích a lesostepních formacích od severní Argentiny až po jižní Mexiko.

Obě podčeledi můžeme charakterizovat jako širokospektrální býložravce až všežravce s výrazným podílem plodů v potravě. Část spektra je vždy tvořena hůře stravitelnou rostlinnou potravou, jako jsou listy nebo semena. Přirozeně, že podíl hmyzu, ale i plodů, je proměnlivý podle sezóny a ekosystému, ve kterém daná populace žije. Vokalizace je u všech druhů dobře rozvinutá, vřešťani mají dokonce specializovaný vokalizační aparát.

Zástupci obou podčeledí patří mezi nejvýznamnější rozsévače semen v Amazonii a dalších pralesních ekosystémech jižní a střední Ameriky. Mají vyvinuty i specifické potravní adaptace, a morfologické adaptace umožňující otevírání tvrdých plodů, ořechů a semen.

Pro obě podčeledi jsou typické také relativně velké sociální skupiny s větším počtem dospělých samců a samic, ve kterých je poměrně nízká socializace. Sociální struktura bývá fission-fusion, volná

mnohosamco-samicová nebo jednosamcová struktura. Březost u zástupců čeledi chápanovitých trvá od 150 do 230 dnů. Samice mohou být dominantní. Rod *Pithecia* má 48 nebo 46 chromozómů, příbuzný rod *Chiropotes* 54 chromozómů, rod *Cacajao* má 46 chromozómů, *Alouatta* pak 54 nebo 44 chromozómů, *Ateles* 34 chromozómů a rody *Lagothrix* a *Brachyteles* mají shodně 62 chromozómů.

**Podčeleď *Pithecinae* - sakiové** jsou pralesní stromoví všežraví primáti s převahou býložravosti, kteří jsou specializovaní na požívání tvrdých plodů a semen. Jsou to menší až středně velcí primáti s velikostí od 1,5 do čtyř kilogramů. V podčeledi jsou tři rody jasně odlišené velikostí, ekologií, areálem rozšíření i morfologií: nejmenší rod **chvostan** – *Pithecia* s větším množstvím druhů, rod **saki** – *Chiropotes* a rod **uakari** – *Cacajao*. Obývají část Amazonie a také Guayanskou vrchovinu a severovýchodní Brazílii, vůbec se nevyskytují v jižní, jihovýchodní a východní Amazonii. Mají dlouhé až velmi dlouhé zadní končetiny a tlustý silně osrstěný ocas. Kostra obličej je prominující s nápadnou prognatií a zvětšené nosní kůstky, s robustní čelistí s dlouhými a úzkými, vpřed vyčnívajícími řezáky. Mají mohutné masivní špičáky. Všichni sakiové se pohybují převážně kvadrupedně, ale často také šplhají, velmi dobře skáčou a občas se také při sběru potravy zavěšují. Sakiové jsou všežraví, ale hmyz nikdy netvoří významnou součást potravního spektra. Jsou specializovaní na tvrdé plody a semena, k tomu jim slouží právě vpřed vyčnívající řezáky a mohutné špičáky. Vokalizace hraje významnou roli, například zvuky ohlašující nebezpečí a vymežující teritorium skupiny. Menší chvostani obývají prakticky celý areál výskytu. Uakari se vyskytuje v severozápadní části jižní Ameriky a saki pak v části severovýchodní a východní.

**Podčeleď *Atelinae* – chápani** je jednoznačně nejrozšířenější a ekologicky nejvíce různorodá skupina širokonosých primátů. Zahrnuje dvě v mnoha znacích značně odlišné skupiny vřešťany, tribus *Alouattini*, a chápany, tribus *Atelini*. Společným znakem obou skupin je chápaný ocas, který má velkou hmatovou plošku a specializované nervové senzitivní i motorické zásobení. Typická je také mírně prognátní obličejová část lebky a nepříliš velké špičáky. Z profilu připomíná stavba lebky vzdáleně lidoopy.

Přední končetiny jsou stejně dlouhé nebo i mírně delší než končetiny zadní. Trup je kratší než u sakiovitých, končetiny jsou naopak delší. Ruce jsou dlouhé a umožňují hákovité zachycení, palec na ruce je méně pohyblivý, často je relativně krátký, u chápanů rodu *Ateles* může chybět vůbec. Podčeleď chápanů žije nejčastěji v různých pralesních formacích a dává přednost horním stromovým patřům. Lokomoce je velmi pestrá, vedle kvadrupedie je velmi časté šplhání a různé typy zavěšování a ručkování, často s pomocí chápaného ocasu. Chápani a vřešťani skáčou zcela výjimečně.

Mezi chápany a vřešťany je velké množství poměrně významných rozdílů morfologických, ekologických, sociálních i genetických. Vřešťani jsou menší než chápani, zejména samice, ale mají větší velikostní sexuální dimorfismus a samci jsou vždy větší než samice. Palec je málo pohyblivý. Vřešťani jsou jediní skutečně listožraví širokonosí primáti. Mohou žít i v poměrně suchých polootevřených ekosystémech savanového typu. Vřešťani žijí spíše v jednosamcových sociálních skupinách, které ale mohou přecházet do skupin mnohosamco-samicových. Mají výraznou, velmi dobře slyšitelnou vokalizaci.

Chápani jsou poněkud větší, jsou to vůbec největší širokonosé opice, mají méně pohyblivý, často redukovaný palec. Ocas má velkou hmatovou plochu s výraznými papilárními lištami. Pohlavní dvojtvárnost je různá. Samice bývají zhruba stejně velké jako samec, mohou však být i mírně větší nebo výrazně menší než samec. Jsou všežraví s převahou plodožravosti. Nežijí v suchých otevřenějších lesích. Chápani žijí výhradně ve skupinách s více samici a samicemi a mají výraznou vokalizaci.

**Tribus *Allouatini*, vřešťani**, je tvořen jediným rodem *Alouatta* – vřešťan. Je to nejrozšířenější skupina a rod platyrrhiních primátů, který obývá jižní a střední Ameriku od severní Argentiny a Paraguayae až po jižní Mexiko. Patří do ní šest druhů středně velkých převážně listožravých primátů. Samci jsou vždy větší než samice, většinou je velikostní pohlavní dimorfismus výrazný, u některých druhů jsou samci a samice rozdílně zbarvení. Všechny druhy vřešťanů mají specializovaný vokalizační aparát.

Pro lebku vřešťanů je typická ohromná hluboká mandibula a velmi malá mozkovna. Mozek je velký okolo 60 cm<sup>3</sup> a je asi dvakrát menší než u chápanů. Jazyk je ohromná a přeměnila se v dutou rezonač-

ní komoru. Nejčastějším způsobem lokomoce je kvadrupedie a šplhání, u většiny druhů jsou popisovány závěsné aktivity během sběru potravy, kdy je využíván chápavý ocas. Lokomoce je kvadrupední a chápavý ocas je většinou využíván jako pomocný orgán. Vřeštani žijí ve velkém spektru stromových ekosystémů od vysloveně pralesních formací až po suché lesostepi. Jsou výhradně býložraví a více jak polovinu, někdy až tři čtvrtiny, potravy tvoří listy. Pojídají také plody a květy. Vřeštani žijí obvykle v malých, jednosamcových skupinách, ale také ve dvou nebo vícesamcových skupinách. Domovské území je mezi 5 – 10 hektary. Mají výraznou vokalizaci, která označuje domovské území. Existuje osm druhů rodu *Alouatta*, pět žije v jižní Americe a tři v Americe střední.

**Tribus Atelinae - chápani** - je tvořen třemi různými rody: rod *Ateles* – chápan, rod *Lagothrix* – vlnatý chápan a rod *Brachyteles* – pavoučí chápan. Chápani žijí po celém "primátím" území jižní a střední Ameriky, s výjimkou nejjihnější Brazílie, Argentiny a Paraguaje. Chápani však žijí výhradně v pralesních formacích ve velkých sociálních skupinách a jsou výrazně plodožraví. V mnoha znacích morfologických, ekologických i etologických připomínají lidoopy. Očnice jsou velké a okrouhlé, neurokranium je globulární a velké, mozek je téměř dvakrát větší než u vřešťanů a může dosahovat průměrné velikosti až 120 cm<sup>3</sup>. Mandibula je poměrně gracilní. Díky velké mozkovně a mírně prognátnímu splachnokraniu připomíná lebka chápanů šimpanze. Chápani mají široké řezáky, menší až středně velké špičky a malé stoličky s nízkými hrboly.

Samci mají vždy shodnou barvu jako samice a u většiny druhů mají samci a samice také podobnou velikost těla. Chápani mají celkově dlouhé štíhlé končetiny a delší přední končetiny než zadní. Na ruku i nohu mají dlouhé štíhlé prsty. Palec na ruce je málo pohyblivý, většinou je redukován nebo chybí úplně. Mají dlouhý chápavý ocas s velkou hmatovou plochou s papilárními lištami. Chápani se pohybují daleko častěji zavěšováním, šplháním a ručkováním než typickou kvadrupední lokomocí jako vřeštani. Občas i skáčou a pohybují se bipedně. Chápani žijí v horních patrech primárních i sekundárních deštných pralesů. Dávají přednost zralému ovoci, ale jedí také mladé listy. Občas jedí hmyz a malé obratlovce, zejména rody *Lagothrix* a *Brachyteles*. Velmi vhodná morfologie lokomočního aparátu jim spolu s chápavým ocasem umožňuje získávat potravu z terminálních částí korun.

Chápani mají velké domovské území, které je mnohokrát větší než u vřešťanů. Chápani patří mezi významné rozsévače semen. Sociální struktura chápanů je buď typu fission-fusion nebo mnohosamco-samicová s rysy fission-fusion. Ve skupině obvykle žije více jak deset jedinců a samice jsou promiskuitní. Samci jsou ve skupině dominantní, a často cestují samostatně nebo v samcových skupinách. Samci mohou také vytvářet obranné a jiné koalice. Samci jsou filopatričtí, samice migrují. Samice jsou méně sociální. Typický je velký clitoris u samic, kterým samice značkují teritorium. Vokalizace je velmi rozvinutá.

U rodu *Ateles* je popisováno šest druhů, u rodu *Lagothrix* dva druhy, jeden endemický, a rod *Brachyteles* má nejméně dva druhy.

## Úzkonosí primáti – *Catarrhina*

**Infrařád *Catarrhina* - úzkonosí primáti**, je tvořen dvěma dosti odlišnými skupinami. Jsou to na jedné straně (úzkonosé) opice, nadčeleď *Cercopithecoidea*, a na druhé straně lidoopi a lidé, nadčeleď *Hominoidea*. Úzkonosí primáti jsou nade vše pochybnost blízce příbuzní a tvoří monofyletickou skupinu. Úzkonosé opice se oddělily od nejstarších, ještě ocasatých, hominoidů až v nejstarším miocénu, pravděpodobně mezi 26 – 23 miliony let. Velké množství pro úzkonosé primáty charakteristických společných znaků nacházíme na skeletu opic i lidoopů. Nacházíme je jak na lebce a zubech, tak i na kostře končetin a trupu. Jedním z typických znaků je stavba kostěného nosu a nosní překážky, kostěné nozdry jsou vysoké a ze stran zúžené, směřující spíše dolů, nosní přepážka je úzká. Meziočnicová oblast i chrupavčitá nosní přepážka je oproti širokonosým primátům výrazně užší.

Úzkonosí primáti mají dva premoláry, tedy všichni úzkonosí primáti bez výjimky mají zubní vzorec 2.1.2.3. Typické jsou také dlouhé tesákovité špičáky. Mírně prodloužené špičáky byly prokázány i u nejstarších homininů. Přes řadu významných rozdílů nacházíme mnoho podobností také na stoličkách. Shodné znaky nacházíme i ve stavbě horní a dolní čelisti. Čelisti jsou většinou relativně dlouhé a obličejová část bývá výrazně prognátní. Širokonosí primáti mají dlouhý kostěný zvukovod. Neurocranium je u úzkonosých opic relativně kratší než u opic širokonosých, spíše okrouhlé, a lebeční švy se uzavírají dříve než u platyrrhiních primátů. Nadočnicové oblouky jsou většinou jasně zřetelné až vystupující. Často nacházíme na lebce různé specifické výrazné linie až hřebeny. Pánev má více "trojrozměrnou" strukturu než mají širokonosé opice nebo poloopice. Kost kyčelní je delší, a často také širší, a směřuje více dorsálně. Podobně i kost sedací je mohutnější a směřuje dorsálně, které mají rozsáhlou drsnatinu a vytvářejí se, s výjimkou čeledi *Hominidae*, specifické sedací hrboly (mozoly).

Přes rozdílné lokomoční adaptace v obou skupinách nacházíme řadu podobných znaků na lopatce, kosti pažní, kostech předloktí a ruky, a také na kosti stehenní, kostech holenní a lýtkové i kostře nohy. Tibia a fibula nikdy nesrůstají. Ruka úzkonosých primátů má velmi dobré manipulační schopnosti. Palec na ruce i noze je dobře pohyblivý a zvyšuje manipulační schopnosti ruky úzkonosých primátů. Některé guerézovité opice mají zkrácený, někdy úplně redukovaný palec. U většiny úzkonosých primátů má obvykle velmi dobré manipulační schopnosti nejen ruka, ale i noha, která může být využívána také k manipulaci s předměty. Tyto schopnosti jsou zvláště rozvinuté u šimpanze a orangutana. Podobností nacházíme i ve stavbě pohybového aparátu a jeho nervovém zásobení, stavbě svalů a kloubů a jejich funkci. Úzkonosí primáti jsou skupinou původně ocasatou, avšak s tendencí k redukci ocasu. U hominoidů se ocas nevyvíjí. Ocas nikdy nemá uchopovací schopnost, a to ani u mláďat.

Pro úzkonosé primáty je typický progresivní rozvoj mozku. Například gyrifikace je u této skupiny většinou zjevná a dobře rozvinutá. Typická je velmi dobře rozvinutá a velká mozková kůra a poměrně velký mozeček. Rozvoj mozku evidentně souvisí s výrazným rozvojem schopností lokomočního aparátu a manipulačních schopností ruky. Úzkonosí primáti jsou rychlejší a dovednější než většina primátů širokonosých. Mají velmi dobře rozvinutou zrakovou perцепci a méně rozvinutou perцепci čichovou. Rozvoj mozku a smyslových orgánů je spojen v také s výrazným rozvojem kognitivních schopností a schopností učení u většiny úzkonosých primátů. Nápadný je rozvoj předního mozku, zejména rozvoj center zrakových, motorických a asociačních a redukce čichových oblastí mozku.

Úzkonosí primáti jsou středně velcí savci s hmotností od tří do dvou set kilogramů. Žijí ve velmi širokém spektru ekosystémů od primárních tropických deštných pralesů až po polopouště a lesní formace a horské ekosystémy mírného pásma. Nalézáme zde druhy téměř výhradně stromové, jako jsou například guerézy, i druhy převážně pozemní, jako jsou všichni paviáni a někteří zástupci kočkodanů a makaků. Mnohé druhy jsou schopny velmi efektivně využívat potravní zdroje jak z pozemních tak i stromových pater ekosystémů. Potravně by bylo možno tuto skupinu charakterizovat jako skupinu nespecializovanou. Většinou se jedná o širokospektrální všežravce nebo širokospektrální býložravce. Potravní spektrum se pak u konkrétních skupin pohybuje od vyložené všežravých druhů jako jsou

zástupci rodu *Papio* nebo šimpanzi druhu *Pan troglodytes* s poměrně vysokým poměrem živočichů, bezobratlých i obratlovců v potravě až po vysloveně býložravé guerézy.

Úzkonosí primáti žijí většinou v relativně velkých sociálních skupinách a všechny skupiny úzkonosých primátů mají velmi rozvinutou socializaci a komunikaci. Charakter sociální struktury i komunikace jsou závislé na daných přírodních podmínkách. Ve velmi nepříznivých podmínkách se může sociální struktura u některých druhů maximálně zjednodušit až na jednosamcový nebo párový systém. Mimika je mnohem výraznější než u širokonosých primátů a podle všeho také vokalizace. Nejčastějším typem sociální struktury tohoto infrařádu je různě modifikovaná mnohosamco-samicová sociální struktura, ale, jak potvrdila řada nedávných studií, ani fission-fusion struktura není u úzkonosých primátů výjimečná. V sociálních vztazích je většinou uplatňován princip dominance – subordinace a vytváří se různě pevná hierarchická struktura platná pro obě pohlaví. Pro úzkonosé primáty je typický zjevný menstruační cyklus a pravidelná receptivita samic ve zhruba měsíčních intervalech. Ta může spojená s viditelnými změnami v anogenitální oblasti a dalšími znaky signalizujícími připravenost dané samice k páření. Takové signály výrazně ovlivňují chování samců i samic ve skupině a jsou i základem pro behaviorální rituály úzkonosých primátů.

Vždy se vyskytuje jednodomová děloha s progresivní placentací, ale typ placentace se mezi cercopitekoidey (opicemi) a hominoidy liší. U kočkodanovitých opic se v graviditě objevuje placenta se dvěma disky, u hominoidů pak je velká strukturálně komplikovanější placenta jednodisková. Úzkonosí primáti mají vždy jeden pár prsních bradavek a jedno mládě, o které vždy primárně pečuje matka. Samci o mládě nikdy nepečují v plném rozsahu.

U všech úzkonosých primátů shoduje funkce hormonů pohlavních a růstových, funkce a úroveň hladiny steroidních glukokortikoidů z hlediska sociální struktury, zvláště hladina testosteronu a kortisolu může být v korelaci s hierarchickým postavením jedince ve skupině. V současné době je prokázána řada nápadně podobných znaků molekulárně genetických na jaderné DNA i mitochondriální DNA. Typickým znakem úzkonosých primátů je stabilita karyotypu. Většina katarrhiních primátů má 42 nebo 44 chromozómů, výjimečně 48 (velcí lidoopi), 46 (hominini), 38 nebo 50 chromozómů (giboni), nebo více jak 50 chromozómů (někteří kočkodani). Pouze kočkodani a giboni mají relativně variabilní karyotyp.

**Nadčeď *Cercopithecoidea*, úzkonosé opice** (opice Starého světa), má jedinou čeď *Cercopithecidae* – kočkodanovití. Ze systematického hlediska je nadčeď kočkodanovitých charakterizována zejména typickými znaky na zubech a lebce. Typické jsou opic dlouhé tesákovité špičky a s jejich morfologií související specifická "brusná" úprava prvního dolního premoláru, který je velmi úzký. Zvláště typické pro tuto skupinu jsou pak čtyřhrbolkové bilofodontní moláry, kde se oba přední a oba zadní hrboly stoliček spojují charakteristickým sklovinovým hřebenem. Moláry mají podobnou morfologii na dolní i horní čelisti. Řezáky mohou být relativně dlouhé, ale nejsou široké. Vchod do dutiny nosní je relativně úzký. Kostěné patro je úzké a relativně dlouhé. Zubní oblouk má tvar úzké podkovy.

Úzkonosé opice mají charakteristickou "opičí" stavbu těla, která je adaptací na kvadrupední pronográdní lokomoci. Je to zejména ze stran oploštělý hrudník s úzkou prsní kostí, dlouhé lopatky posunuté do boku, dlouhá úzká pánev i kost křížová. Zadní končetiny jsou vždy mírně až výrazně delší než přední. Přední končetiny mají omezený rotační pohyb v ramenním kloubu. Některé druhy úzkonosých opic jsou vynikající skokani, jiné jsou velmi rychlí a dovední běžci. Mnoho druhů úzkonosých opic umí velmi dobře plavat. Na postkranialním skeletu nacházíme mnoho specifických znaků. Zápleť má charakteristickou morfologii a je omezeno v pohybu do stran dlouhým bodcovitým výběžkem kosti loketní. Na kosti sedací je velmi výrazná drsnatina. Femur a tibia mají úzké a vysoké epifyzy. Kostra kotníku a nohy má morfologické struktury omezující pohyb nohy do stran. Mozek a nervová soustava má některé starobylé znaky. Kůra mozková je ve srovnání s lidoopy menší a méně gyrifikovaná, do jisté míry se liší i stavba mozečku a nejsou vytvořeny pyramidové dráhy.

Zástupci této nadčeledi žijí v různých typech ekosystémů všech klimatických pásem s výjimkou chladných částí mírného pásu a polárních oblastí. Typická je spíše velmi dobrá schopnost potravního přizpůsobení u většiny druhů, ekologického i sezónního. Rodí se jedno mládě, a které má u některých druhů výrazně odlišné, většinou dobře viditelné zbarvení. Toto zbarvení se mění po prvním odstavu na barvu srsti dospělců. Geneticky i biochemicky jsou si katarrhiní opice velmi podobné. Většinou mají buď 42 nebo 44 chromozómů.

**Čeď Cercopithecidae** tvoří dvě morfologicky i ekologicky dosti odlišné podčeledi opic, **Cercopithecinae – kočkodanovité opice** a **Colobinae – hulmanovité opice**. Přes zjevné rozdíly, většinou potravních adaptací, můžeme najít množství znaků spojující obě skupiny. Kočkodanovití jsou kvadrupední antropoidní primáti, kteří představují neúspěšnější a neadaptabilnější skupinu primátů vůbec. Zachovávají si "klasickou" kvadrupední stavbu těla s nespécializovanou stavbou končetin. Jedinou výjimkou je redukce palce na ruce u některých druhů, a také větší či menší redukce ocasu u větší části druhů této čeledi. Ocas bývá dlouhý a silně osrstěný pouze u velmi dobře skákajících druhů, jako jsou guerézy nebo někteří hulmani. Kočkodanovití žijí v současné době především v Africe a v jižní a jihovýchodní Asii. Obývají prakticky všechny ekosystémy tropů a mírného pásu. Vyskytují se ve všech stromových i pozemních patrech pralesů, lesostepí i stepních ekosystémů. Obývají i řadu ostrovů v africkém regionu, jižní a jihovýchodní Asie a Tichého oceánu. Velikostí těla jsou kočkodanovití typičtí středně velcí savci jejichž hmotnost se pohybuje od jednoho až po 40 kilogramů. Nejběžnější velikost kočkodanovitých opic je od 5 do 30 kilogramů. U mnoha druhů existuje velikostní sexuální dimorfismus, kdy samci mohou být i více jak dvakrát větší než samice. Další pohlavní rozdíly nacházíme ve velikosti špičáků a zbarvení srsti.

Mohli bychom je charakterizovat jako částečně plodožravé primáty s tendencí k všežravosti. U mnohých hulmanovitých však je v potravě velmi výrazný podíl listů a semen, u některých kočkodanovitých hlavní část tvoří plody, bezobratlí a drobní obratlovci. U úzkonosých opic jsou běžné potravní specializace, které se ale u obou podčeledí jasně liší. Kočkodanovití mají tendenci pojídat lépe stravitelnou potravu z roztroušených potravních zdrojů, hulmanovití pak dávají přednost potravě hůře stravitelné potravě z kontinuální potravních zdrojů s vyšším obsahem celulózy a dalších obtížně stravitelných látek. Mezi oběma skupinami existují rozdíly ve stavbě stoliček, čelistí a žaludku a střev. Potravní adaptace však mají celou řadu různých variant. Jako potravní adaptace slouží, přinejmenším zčásti, také některé úpravy lokomočního aparátu. Zavěšování nebo ručkování je u kočkodanovitých poměrně vzácné, a to i v souvislosti s bezprostředním získáváním potravy.

Původní sociální struktura této skupiny byla podle všeho mnohosamcová-samicová struktura, i když u některých hulmanů i kočkodanů se vyskytuje struktura také jednosamcová struktura. Ta je ale pouze v jednom případě je spojena s výraznou teritorialitou vedoucího samce. Párová struktura se vyskytuje vzácně. U některých druhů nalézáme jak jednosamcovou tak vícesamcovou sociální strukturu. U některých druhů pavíánů, makaků a langurů existuje také různě rozvinutá fission-fusion sociální struktura. Pro sociální skupiny katarrhiních opic jsou typické velmi rozvinuté sociální vztahy založené na realizaci principu dominance. Hierarchie ve skupině má však různé formy a závisí na postavení samců a samic ve skupině a také na tom, které z pohlaví zůstává u daného druhu trvale ve skupině. Teritorialita u úzkonosých opic je výrazná, avšak teritorium není chráněno agresivně, ale rozvinutými agonistickými rituály. V mnoha případech dochází k prolínání teritorií a dominantní samci mohou migrovat mezi skupinami. Kočkodani a některé guerézy mohou vytvářet mezidruhové komunity, jejichž účelem je ochrana před predátory. U některých druhů je teritorium chráněno před skupinami nedospělých a mladých samců. Konkrétní formu sociální struktury výrazně ovlivňují dané ekologické podmínky a sociální struktura může mít jiný charakter v období dešťů a jiný v období sucha. O mládě se stará jeho matka, ale novorozenci a malá mláďata mají ve skupině zvláštní postavení a bývají ostatními členy skupiny hájeni před napadením. S tím souvisí i zvláštní zbarvení mláďat mnoha druhů, které většinou mizí až po několika měsících po narození. Koalice a aliance mezi samci nemají dlouhodobý character existují však velmi vyspělé matrilineární sociální struktury u samic.

**Kočkodanovité opice** (*Cercopithecinae*) mají spíše široké řezáky, vysoké korunky molárů s nízkými hrboly. Mandibula je spíše mělká. Čelisti jsou u většiny druhů poměrně dlouhé, u paviánovitých jsou velmi dlouhé a připomínají psovité šelmy. Vytvářejí se lícni torby. Zadní končetiny nejsou vysloveně dlouhé a délkou se většinou příliš neliší od předních končetin. Až na vyslovené skokany jsou zadní končetiny kočkodanovitých o 10-15 % delší než končetiny přední. Ocas je často krátký nebo dokonce redukovaný.

Pro **hulmanovité opice** (*Colobinae*) je typická široká interorbitální oblast a některé další znaky na lebce. Hulmanovité opice mají většinou úzké řezáky a moláry s nízkou korunkou a vysokými, ostrými hrboly. Mandibula je hlubší a čelisti nejsou nikdy vysloveně dlouhé. Charakteristický je složený žaludek, ve kterém jsou přítomny bakterie rozkládající celulózu. Zadní končetiny i ocas jsou u většiny druhů dlouhé až velmi dlouhé.

**Kočkodanovité opice** (*Cercopithecinae*) žijí v Africe, Asii a podle všeho i v Evropě, kde však není jasné zda současná populace makaků na Gibraltaru nebyla re-introdukována. Ve skupině se obvykle popisují tři základní formy podčeledi kočkodanů. Jsou to asijsko – mediteránní makakové, rod *Macaca*, a dvě africké subsaharské skupiny, paviánovití – rody *Papio*, *Theropithecus*, *Mandrillus*, *Cercocebus* a *Lophocebus*, a nakonec kočkodani – rody *Allenopithecus*, *Miopithecus*, *Erythropebus*, *Chlorocebus* a *Cercopithecus*.

Makakové, rod *Macaca*, neprodělali výraznější adaptivní změny během posledních pěti milionů let. Od svrchního miocénu je popisován jediný rod *Macaca*, který má v eurasijském regionu mezi kočkodanovitými opicemi monopolní postavení. Pralesní kočkodani jsou považováni za skupinu velmi mladou, která je v období adaptivní radiace. O tom svědčí jak pokračující speciace pralesních kočkodanů, tak nestabilní počet chromozómů.

Lokomoční aparát odpovídá výrazně převažující kvadrupedii kočkodanovitých opic. Makakové, paviánovití i kočkodani jsou stromoví a pozemní kvadrupedi. Jsou to dobří běžci, a to i ve stromech, ale nijak vynikající skokani. Délka předních a zadních končetin není příliš odlišná. Palce jsou relativně dlouhé a pohyblivé, zejména palec na ruce, který není nikdy redukovaný. Ocas není vysloveně dlouhý, často je krátký či silně redukovaný. Specifickou adaptací pro běh po zemi je pak digitigradie, tedy chůze po dlaňové straně prstů ruky, kdy se přední končetina prodlužuje o délku dlaně tím, že se jedinec opírá pouze o prsty ruky. Tím se posunuje těžiště těla vzad, což je výhodnější pro rychlou pozemní kvadrupedii. Nemají žádnou výraznou preferenci typů ekosystémů nebo určitých pater v ekosystémech. Některé rody jsou rozšířeny na více kontinentů, například makakové žijí v Asii, Africe i Evropě, paviáni v Africe a Asii. Několik druhů obývá obrovské areály s velmi odlišnými klimatickými i ekologickými podmínkami. Jsou to například makak rhesus, paviáni a kočkodan zelený.

Kočkodanovité opice, konkrétně paviánovití a někteří kočkodani a makakové, úspěšně pronikli do savanových, stepních, polopouštních a suchých horských ekosystémů. Několik druhů podčeledi *Cercopithecinae* se stalo obyvateli mírného pásu. Některé druhy se dokáží přizpůsobit téměř jakýmkoliv klimatickým podmínkám, s výjimkou extrémního chladu a extrémního sucha. V případě dlouhodobě, tj. více generací, trvajících podmínek většího chladu se může změnit struktura srsti, například u severních populací makaků japonských, u populací žijících v otevřených horkých ekosystémech se zvětšuje počet potních žláz.

Kočkodanovité opice jsou buď spíše plodožraví nebo vysloveně všežraví primáti. Jen málo druhů závisí pouze na plodech, často jsou součástí potravy ve větší míře bezobratlí živočichové i obratlovci, mnohdy také semena, listy, výhonky, kořínky a hlízy. Podíl živočišné potravy může výrazně převyšovat 10%. Tyto opice však nikdy aktivně neloví, lov menších obratlovců nebo bezobratlých má spíše charakter příležitostného sběru než lovu. Složení potravy kočkodanovitých opic závisí na sezóně. V období sucha může u některých druhů výrazně vzrůstat podíl hmyzu, malých obratlovců, listů, semen a kořínků v potravě. Potravní spektrum této podčeledi je neobyčejně pestré, může zahrnovat i vodní živočichy a rostliny, dosti hojní jsou malí obratlovci a vajíčka. Potravní spektrum se může lišit jak mezi jednotlivými druhy jednoho rodu, ale i mezi poddruhy a dokonce mezi jednotlivými populacemi. V potravě kočkodanovitých opic mají obecně malý podíl špatně stravitelné rostlinné produkty

pro které nemají kočkodanovití vhodně uzpůsobený trávicí trakt. Při sběru potravy se velmi dobře uplatňuje ruka s pohyblivým poměrně dlouhým palcem. Manipulační schopnosti ruky jsou natolik dobré, že mohou sbírat i velmi malá semena či hmyz.

Mozek je u této podčeledi dobře rozvinutý, má relativně velkou mozkovou kůru, která je výrazně gyrifikovaná. Motorické manipulační schopnosti ruky jsou obecně velmi dobré. Kočkodanovité opice mají dobrou paměť, avšak schopnosti učení i analytické schopnosti jsou poměrně nízké. Tito primáti jsou schopni manipulace s předměty, ale nemají, ani rudimentární schopnosti pokročilých nástrojových aktivit. Mnohé psychické schopnosti opic byly výrazně podceňovány, a někteří kočkodanovití schopni řešit i poměrně složité problémy.

U této podčeledi se nejčastěji vyskytují různé modifikace mnohosamco-samicové struktury s filopatrií samic a migrujícími samci. Mnohosamco-samicové skupiny jsou variabilní, plastické a adaptabilní a velmi dobře se přizpůsobují daným ekologickým i sociálním podmínkám. Jejich charakter a struktura se může měnit jak v závislosti na ekologických tak sezónních podmínkách. Samci jsou většinou dominantní, avšak samice hrají v sociální struktuře důležitou, v mnoha případech zásadní, roli. Samci se mohou pářit pouze v případě, že jim to samice dovolí, a to i v přísně hierarchických strukturách.

Existují také fission-fusion struktury u paviánovitých opic, protože se samci paviánů se pohybují mezi několika stády. Samice často vytvářejí koalice, někdy matrilineární. Harémové struktury se pak často za určitých podmínek seskupují do větších celků. Páření a znaky samic signalizující připravenost k páření hrají u kočkodanovitých primátů velmi důležitou roli. Samci soutěží o přízeň samic a mnohdy vytvářejí i konsortní (dočasně monogamní) páry.

U podčeledi *Cercopithecinae* je u makaků a paviánovitých stabilní počet 42 chromozómů. U jednotlivých rodů i druhů kočkodanů se pak jejich počet pohybuje od 48 (*Allenopithecus*) do 72 (*Cercopithecus mitis*, *Cercopithecus nicticans*) chromozómů. Počet chromozómů se kočkodanů mění v násobcích šesti chromozómů.

**Paviánovití** primáti jsou a byli nejrozšířenější, a zřejmě také nejúspěšnější, skupinou vyšších primátů. Obývají prakticky celý areál rozšíření primátů v subsaharské Africe a mediteránní oblasti, Asii i ostrovy v Tichém a Indickém oceánu. Patří sem jak vysloveně stromové převážně plodožravé druhy, tak pozemní všežravé druhy úzkonosých opic.

Paviánovití primáti sestávají ze tří systematicky dobře definované skupiny: Makakové, mangabejové a paviáni. Makakové s jediným polytypickým rodem *Macaca*, jsou rozšířeni prakticky po celé primáty osídlené Asii, v severozápadní mediteránní Africe a také v Evropě na Gibraltar. Další skupinu paviánovitých primátů tvoří paviáni, rody *Papio*, *Theropithecus* a *Madrillus* a mangabejové řazení v současné době do dvou rodů *Cercocebus* a *Lophocebus*, kteří žijí výhradně na území subsaharské Afriky. **Makakové** jsou velmi adaptabilní a žijí v obrovské škále ekosystémů. **Mangabejové** jsou naopak pralesní spíše na stromech žijící skupinou. **Paviáni** jsou velmi adaptabilní. Jsou to převážně na zemi žijící primáti a dávají přednost otevřenějším ekosystémům, lesostepím a savanám a někdy i stepím a náhorním planinám. Pro tuto skupinu je typická tendence k redukci ocasu u všech známých rodů.

**Makakové** jsou jedním z nejstarobylějších rodů kočkodanovitých opic a úzkonosých primátů vůbec. Žijí na velmi rozsáhlém území, v současné době zejména v jižní a jihovýchodní Asii. Ještě koncem pleistocénu patřili k běžným savcům evropské a severoafrické fauny. Jsou to středně velké opice s hmotností pohybující se od čtyř do patnácti kilogramů. Velikostní pohlavní rozdíly jsou u některých druhů poměrně velké. U jiných druhů, například u makaka rhesus, nejsou v průměru příliš velké, avšak velikost těla může být značně variabilní u obou pohlaví. Makakové jsou původně polostromoví, plodožraví až všežraví primáti, kteří umějí velmi efektivně využívat stromová i pozemní patra ekosystémů. Potravně jsou neobyčejně přizpůsobiví a využívají velmi širokou škálu potravních zdrojů. Některé druhy výrazně upřednostňují pohyb v korunách stromů, jiní se raději pohybují v nejnižších patrech stromů a keřů nebo i na zemi. Lebka makaků nemá žádné specializované znaky. Mají středně dlouhé čelisti a kostra obličeje je mírně prognátní. Makakové mají poměrně generalizovanou "opičí" stavbu těla. Ruce i nohy jsou přizpůsobeny pohybu na zemi i na stromech a mají dobré uchopovací



a manipulační schopnosti. Lokomoce makaků je převážně kvadrupední, občas se vyskytuje šplhání. Dobře běhají také po zemi, ruka je buď v palmigrádním nebo digitigrádním kontaktu se zemí. V lesních ekosystémech se mezi stromy většinou přemísťují po zemi, kde často také sbírají potravu. V konkrétních případech se stavba těla u jednotlivých druhů makaků mění podle jeho velikosti a ekologických podmínek, ve kterých daný druh žije. Známe druhy s dosti robustní stavbou těla jako je makak červenolící nebo makak medvědí a štíhlé druhy jako je makak kápoový či makak jávský.

Pro makaky je typická mnohosamco-samicová sociální struktura s vysokou socializací. Filopatrické jsou u většiny druhů samice. Někdy se sociální struktura štěpí buď matrilineárně nebo se vytvářejí oddělené mužské skupiny. Princip dominance a podřízenosti se u makaků uplatňuje u různých druhů různě. U některých druhů, například makaka rhesus, je dominance prosazována poměrně agresivně, což může omezit postkonfliktní mechanismy. U většiny druhů makaků jsou však agonistické a socializační prvky mechanismů sociální struktury a prosazování dominance jedinců v rovnováze. Často projevuje matrilineární hierarchie. Makakové mají obecně dobře rozvinuté schopnosti učení a napodobování a jsou schopni analyzovat a řešit poměrně složité problémy. Makakové velmi často žijí v blízkosti lidských sídel a některé populace jsou vysloveně synantropní. V současné době je rozlišováno minimálně 16 druhů makaků. Systematické a fylogenetické vztahy ve skupině makaků je obtížné jednoznačně definovat. Přestože mnoho druhů makaků má společný areál výskytu zejména v jihovýchodní Asii, jen málo druhů žije skutečně sympatricky. Je to způsobeno tím, že jednotlivé druhy mají velkou ekologickou diversitu a biotopy většiny druhů makaků se prakticky nepřekrývají. Například některé druhy žijící ve stejném regionu dávají přednost nížinám nebo břehům řek, jiné pak kopcům.

**Makak rhesus** (*Macaca mulatta*) je nejznámějším, nejrozšířenějším a také nejlépe prozkoumaným druhem makaků. Patří mezi středně velké dlouhoocasé makaky. Areál rozšíření rhesusů je skutečně obrovský - od Afganistanu po východní pobřeží Číny. Nejseverněji žijící populace jsou v Afganistánu a střední Číně. Dává spíše přednost sušším ekosystémům, často nalézáme skupiny makaků žijící v podhorských nebo i horských oblastech až do 3000 metrů. Vyskytuje se v nejrůznějších polopouštích, suchých opadavých a smíšených i bambusových lesích, v listnatých lesích mírného pásu i tropických savanách a bažinatých ekosystémech. Je závislý na vodních zdrojích, v suchých sezónách několikrát denně pije. Pohybuje se převážně po zemi. Potravní spektrum je velmi široké. Skupinu makaků rhesus vytváří obvykle několik desítek jedinců, počet se však může blížit i ke sto jedincům. Sociální struktura je mnohosamco-samicová. Ve skupině je striktní, na samice vázaná matrilineární hierarchie a silné rodinné vazby. Pokud se skupina rozštěpí, rodinné klany zůstávají vždy pohromadě. Samci jsou vůči samicím dominantní, žijí však většinou na periferii skupiny. Vazby jsou v sociální struktuře udržovány prostřednictvím agonistického chování, ve skupině často projevují nejrůznější formy agresivity, ve které hrají významnou úlohu adolescentní jedinci. Dospělí samci totiž tolerují jedince zhruba do věku čtyř let a mohou je v agonistické akci podpořit, pokud to důsledně vyžadují. Signály agonistické, hrozby, prokázání podřízenosti nebo dominance jsou u rhesusů velmi pestré. Dominantní jedinci mají přednostní přístup ke kvalitnější potravě. V chování rhesusů je běžné usmiřování, ale má menší intenzitu a je méně časté než u některých jiných druhů. Makaků rhesus je díky své agresivitě schopný odolávat i velkým predátorům. Sexuální chování má řadu specifických signálů. Důležitou úlohu hraje fotoperiodicita a pohlavní hormony, testosteron a estrogeny. Vyšší hladina testosteronu přispívá zároveň i k vyšší soutěživosti a agresivitě samce.

**Makak červenolící** (*Macaca fuscata*) žije totiž na japonských ostrovech a patří mezi nejlépe prostudované vyšší primáty vůbec. Patří mezi velké makaky s výrazně redukovanou délkou ocasu. Kromě chování byla, snad jako u jediného druhu opic, sledována také ontogeneze a růst, variabilita růstu a chování v jednotlivých skupinách divoce žijících makaků i dlouhodobý vývoj sociální struktury a chování v těchto skupinách. Je schopen velmi úspěšně přežít jak v tropických podmínkách jižního Japonska a žít i na pobřeží moře a malých ostrůvcích, tak se přizpůsobit velmi drsným podmínkám v horách severního Japonska a je doslova všežravý. Jeho potravu tvoří i houby, vajíčka a také řada druhů pozemních i mořských bezobratlých. Pohybuje se velmi dobře po zemi i ve stromech. Jsou také dobří plavci, ve vodě hledají i potravu. Sociální struktura je mnohosamco-samicová. Samic je ve sku-

pině asi třikrát více než samců a jsou alopatrické, mají přísnou matrilineární hierarchii a dítě dědí postavení matky. U samců není hierarchie tak přísná jak u samic. Samci vytvářejí koalice a mladší samci hlídkují. Chování makaků červenolících je velmi pestré a adaptabilní. U tohoto druhu byly poprvé popsány také tradice v chování a jejich vznik. Jedná se například o mytí sladkých brambor v mořské vodě, oddělování obilí od písku ve vodě a využívání horkých pramenů v zimě. Přesto nelze ani u makaků červenolících hovořit o rozvinutém nástrojovém chování. U samic byl popsán orgasmus, a rovněž masturbace vedoucí k orgasmu. Během říje byly mezi samicemi pozorovány homosexuální interakce.

**Makak magot** (*Macaca sylvanus*) je jediným reprezentantem rodu *Macaca* žijícím mimo asijský kontinent. V současné době obývá severní Afriku, Maroko a Alžírsko, a nejjihnější část Španělska, Gibraltar. Má zcela redukovaný ocas. Makak magot žije v severní Africe ve smíšených cedrových a dubových lesích. Dává přednost stromům před zemí. Potravní spektrum velmi pestré a závisí na sezóně. Důležitou roli hrají v potravě magotů cedry, dále běžně jedí houby, hlízy, hmyz a další bezobratlé, a také obojživelníky. V zimě požívají především listí stromů, na jaře všechny druhy listů na stromech i na zemi a také pulce v potocích, v létě jedí plody a semena travin, na podzim pak plody a semena na stromech. Sociální struktura magotů je některými autory klasifikována jako v zásadě mnohosamco-samicová. Ve skupině je matrilineární hierarchie, samci velmi zřídka migrují. Obvykle je ve skupině 20 - 30 jedinců. Skupiny se mohou štěpit zejména v období páření; štěpení obvykle iniciuje samice a je matrilineární. Po rozštěpení do skupiny přicházejí cizí samci. Samci jsou jen málo agresivní a projevují vysokou míru sociability. Běžné je tetičkovské chování, které je většinou založené na příbuzenských vztazích.

Paviáni rodu **Papio** jsou velcí polopozemní nebo pozemní primáti, kteří obývají celou subsaharskou Afriku a jižní část Arabského poloostrova. Patří jasně mezi největší úzkonosé primáty a jejich velikost těla se pohybuje od 15 do 40 kilogramů. Jsou to všežraví primáti, kteří žijí v polootevřených a otevřených ekosystémech, zejména savanách, stepích a horských suchých ekosystémech. Všichni zástupci rodu **Papio** jsou řazeni do jediného polytypického druhu *Papio hamadryas*. Typickým znakem je výrazný sexuální dimorfismus, a to jak velikostní tak i velikost špičáků nebo délka srsti v oblasti hlavy. Typický je "psovitý" tvar čelistí, výrazné nadočnicové oblouky a velmi robustní stavba těla. Špičáky jsou robustní a dlouhé, horní mají "tesákovitý" tvar. Stavba těla je velmi robustní s výraznou muskulaturou, která je spolu s proporcemi i velikostí těla výborným přizpůsobením k životu v otevřených a polootevřených ekosystémech. Končetiny jsou velmi robustní a relativně dlouhé. Přední a zadní končetiny mají zhruba stejnou délku. Mají vždy poměrně krátký ocas a výrazné sedací hrboly. Při pohybu po zemi jsou paviáni digitigrádní. Ve stromech převládá šplhání a statické formy lokomoce. Paviáni s výjimkou útěkových reakcí nikdy neskáčí ani se nezavěšují.

Paviáni jednoznačně preferují pozemní patro, kde se také nachází většina jejich potravních zdrojů. Na stromy lezou většinou za účelem získávání potravy, někdy je využívají k odpočinku a ke spánku. Pohybují se i ve skalnatém terénu, kde jsou velmi obratní. Jsou to vysloveně všežraví primáti, ale na rozdíl od všežravých makaků je u nich zjevná afinita k otevřeným ekosystémům. V těchto ekosystémech je přirozeně menší plodů, ale nachází se v nich velké množství semen, kořínků a hlíz, a také hmyzu a malých obratlovců.

Pro rod *Papio* je typická mnohosamco-samicová struktura, ale na rozdíl od mnohosamcové struktury makaků se často vytvářejí elementární jednosamcové skupiny, harémy, s hierarchickými vztahy mezi samci - vůdci harémů. Objevuje se i fission - fusion sociální struktury. Teritorialita skupiny je u paviánů sice poměrně výrazná, ale skutečně funkční bývá pouze v době reprodukce. Spíše se však jedná o hájení říjných samic dominantními samci, než o ochranu teritoria. Charakter sociální struktury umožňuje bezproblémovou migraci samců a také samic mezi sousedními skupinami, a to včetně dominantních samců. Samci mají v sociální struktuře formálně dominantní roli, ale samice v ní hrají neméně důležitou roli. U většiny skupin paviánů totiž existuje matrilineární hierarchie a samice jsou filopatrické. V sociální struktuře paviánů se vždy výrazně uplatňuje princip dominance a podřízenosti a hierarchická struktura skupiny je zjevná. Agonistické chování je výrazně ritualizované, skutečně

agresivních projevů ve skupině je poměrně málo. Samice mají v době říje výrazné zduření ano-genitální oblasti, které jsou načervenalé až výrazně červené, a jsou pro samce, spolu s odlišným chováním a dalšími změnami, signálem pro páření. Samice se zduřelými pohlavními orgány jsou předmětem všeobecného zájmu. Předvádění zduřelé ano-genitální oblasti je výrazně ritualizováno a může být součástí sexuálního i sociálního chování. Samice se starají o mláďata, v některých případech je popisováno rodičovské chování i u samců, vůdců harému. Časté je tetičkovské chování, které se vyskytuje u samic a někdy i u mladších dospělých samců. Nejmladší mláďata jsou velmi důsledně hájena dominantními samicemi.

Paviáni jsou v současné době řazeni do jediného druhu *Papio hamadryas* s minimálně pěti alopatrickými poddruhy, dříve považovanými za samostatné druhy. Běžně jsou popisovány mezi poddruhy hybridizační zóny, což bylo také jedním z hlavních argumentů pro sloučení všech původních druhů do jediného staronového druhu *P. hamadryas*.

Nejodlišnějším poddruhem, svým vzhledem naprosto specifickým, je poddruh **pavián pláštík** (*Papio hamadryas hamadryas*), který je stále považován některými systematiky za samostatný druh, který žije v Etiopii, Erythrii, Somálsku, Saudské Arábii a Jemenu. Obývá suché polopouštní, stepní a savanové lesostepní ekosystémy. Plně dospělí samci se výrazně liší od samic nejen velikostí, ale také charakteristickou nádhernou stříbřitou hřívou. Tito paviáni jsou doslova všežraví, jedí však málo plodů. Pavián pláštík má specifickou, velmi komplikovanou sociální strukturu. Paviáni pláštíci se sdružují ve fission-fusion megakomunitách, které se přes den obvykle štěpí na mnohosamcová harémová stáda. V případě nedostatku potravy či výrazně roztroušených potravních zdrojích se pak stádo štěpí na menší skupiny. Nejrozšířenějším poddruhem je **pavián anubi**, u kterého byly ve východní Africe prokázány jednoznačně hybridizační zóny s paviánem pláštíkem a v jižním areálu výskytu se předpokládají hybridizační zóny s paviánem babuinem. Tento poddruh obývá stepi, savany, lesostepi, galeriové pralesy a výjimečně i deštné pralesy celé rovníkové Afriky od západního k východnímu pobřeží od Súdánu a Etiopie až po Zaire a Tanzanii. Nevyskytuje se ve východním pobřežním pásu Keni a Tanzánie, kde žije pavián babuin. Je všežravý, ale ve srovnání s paviánem pláštíkem je v jeho potravě zastoupeno mnohem více plodů. Složení potravy je silně ovlivněno danou sezónou i ekosystémem. Žije v mnohosamcové struktuře s filopatrickými samicemi a migrujícími samci.

**Dželady**, paviáni rodu *Theropithecus*, jsou středně velcí paviáni velmi dobře adaptovaní na život na náhorních planinách. Žijí v horách západní Etiopie až do výšky 4500 metrů. Jsou sice rodu *Papio* příbuzní, ale mají řadu specifických od paviánů odlišných znaků na lebce a zubech, postkraniálním skeletu, i ve stavbě těla a chování. Také dželady mají výrazný sexuální dimorfismus. Samci jsou téměř dvakrát větší než samice, mají delší srst a také výraznou hřívou v oblasti hlavy. Dželady mají charakteristický tvar lebky, odlišný od lebky paviánů. Čelisti jsou ve srovnání s ostatními paviány kratší a lící oblouky výrazně prominují. Palec na ruce je schopný plné opozice, je neobyčejně pohyblivý a ruka dželady může bez problému uchopit mezi palcem a ukazovákem i velmi malá travní semena. Typickým znakem jsou prsní bradavky blízko sebe a rudá skvrna na hrudi a spodní části krku ve tvaru přesýpacích hodin. Tato skvrna je lemována bílými zduřeninami, u samic je podobně lemována i oblast pohlavních orgánů, které v období říje a pohlavní aktivity zčervenají.

**Mandrilové**, rod *Mandrillus*, jsou ve všech znacích velmi podobní paviánům rodu *Papio*. Na rozdíl od ostatních paviánů obývají pouze deštné pralesy západní Afriky. Od savanových paviánů je odlišuje ještě větší délka čelistí a štíhlejší dlouhé špičáky, a také výrazně barevný povrch těla v oblasti obličeje a pohlavních orgánů, zvláště typický pro paviána mandrila. Mandrilové mají velmi krátký ocas. Jsou to jediní paviáni, kteří soustavně využívají potravní zdroje ve stromových patrech pralesů. Více jak 90 procent potravy tvoří ovoce a semena. Živočišná potrava má u mandrilů okrajový význam. Mandrilové žijí v jižní části pobřežních pralesů Guinejského zálivu a jsou řazeni do dvou druhů, severní málo barevný pavián drill (*Mandrillus leucophaeus*) a jižní velmi výrazně zbarvený pavián mandril (*Mandrillus sphinx*).

**Mangabejové** jsou výhradně pralesní stromové nebo polostromové paviánovité opice. Mnohé zna-

ky na lebce i zubech připomínají makaky. Poměrně gracilní stavba těla je výrazně odlišná od ostatních paviánovitých, připomíná nejvíce některé makaky. Mají relativně štíhlé dlouhé končetiny, štíhlý trup a dlouhý ocas. Pro chrup mangabejů jsou typické značně velké řezáky, dlouhé stoličky. Jejich špičky jsou ve srovnání s paviány poněkud kratší a méně robustní. Pro lebku jsou charakteristické poměrně dlouhé čelisti a komprese v oblasti lícni, která vyvolává dojem propadlých tváří. Mangabejové jsou typicky kvadrupední, ale jsou také schopni skákat. Jsou spíše plodožraví a semenožraví, pojídají však i drobné živočichy. Obvykle žijí v mnohosamco-samicových sociálních strukturách. Mangabejové tvoří dvě morfologicky, ekologicky i biochemicky odlišné skupiny, rody *Cercocebus* a *Lophocebus*. Zástupci rodu *Cercocebus* žijí v oblasti Guinejského zálivu a v severních částech centrální Afriky. Jsou větší než černí mangabejové (*Lophocebus*). Mají výrazný velikostní sexuální dimorfismus. Obývají spodní stromová patra a v různé míře i pozemní patro. Často se pohybují na zemi, kde sbírají potravu. Jsou plodožraví a často jedí tvrdé plody, například ořechy nebo semena. Téměř třetinu potravní aktivity věnují na sbírání hmyzu. Tvoří velké skupiny s několika desítkami jedinců, které se mohou dále sdružovat do větších skupin.

**Kočkodani** představují v mnoha rysech specifickou skupinu kočkodanovitých. Jedná se o menší, maximálně středně velké opice s průměrnou hmotností od 3 - 7 kg, které žijí výhradně v subsaharské Africe. Tento tribus zahrnuje v současné době celkem pět rodů, *Allenopithecus*, *Miopithecus*, *Erythrocebus*, *Chlorocebus* a *Cercopithecus*. Mají relativně štíhlý trup, štíhlé dlouhé končetiny, kdy zadní končetiny jsou, až na pozemního kočkodana husarského, výrazně delšími než jsou končetiny přední. Ocas je dlouhý a u žádného z druhů není ani zkrácený ani redukovaný. Kočkodani jsou velmi dobří při pohybu ve stromech, někteří i dobře skáčí, ale dobře se pohybují také na zemi. Kočkodan husarský patří s rychlostí běhu přes 60 kilometrů za hodinu mezi nejrychlejší savce. V případě často skákajících druhů nacházíme relativně dlouhé zadní končetiny, u běžců zase relativně dlouhé končetiny přední, které bývají jen o málo kratší než zadní. Jednotlivé druhy se výrazně liší vzhledem obličeje, zejména zabarvením srsti obličeje i těla, některé druhy kočkodanů jsou vysloveně pestré. Pohlavní rozdíly jsou srovnatelné s makaky, ale poněkud méně zřetelné. Kočkodani mají variabilní karyotyp. Lebka je poměrně gracilně stavěná, čelisti jsou krátké a obličejová část je, poměrně vertikálně položená. Špičky jsou pohlavně rozdílné, jsou delší u samců. Kočkodani jsou většinou vázání na pralesní, někdy i lesostepní a savanové, formace. Jejich život je vždy vázán na stromy, jsou totiž převážně plodožraví, větší druhy mohou pojídat i listy. Typickým znakem pro jejich potravní spektrum je poměrně vysoký podíl živočišné potravy, zejména hmyzu, u některých druhů však i malých obratlovců. Sociální strukturou kočkodanů, až na kočkodana zeleného, nikdy není typická mnohosamco-samicová sociální struktura. Často je elementární sociální jednotkou jednosamcová skupina, která je zpravidla součástí vyšší sociální jednotky nebo dokonce společenství. Mezidruhová i mezirodová společenství, s guerézami a mangabeji, jsou pro kočkodany typická. Typická je i velmi vyspělá ekologická diferenciací mezi jednotlivými druhy kočkodanů žijícími ve společenstvech. Samci nemají na samice ze své skupiny výlučné právo a často se páří samicemi z jiných skupin. Jedním z dalších důležitých znaků sociální struktury je vyspělá antipredační strategie a velmi rozvinutá komunikace a zejména vokalizace. Hlídkující jedinec na sebe vokalizací a pohybem přitahuje pozornost predátora, což může posloužit jako excelentní příklad altruistického chování. Někteří kočkodani jsou, stejně jako makakové, dobří plavci.

**Tribus Cercopithecini** je dělen na dvě skupiny, tzv. pralesní kočkodany, kam řadíme všechny zástupce rodu *Cercopithecus* a poměrně heterogenní skupinu ostatních rodů, které se někde nesprávně označují jako lesostepní kočkodani nebo verveti. *De facto* sem patří tři skupiny; lesostepní druhy kočkodan zelený a kočkodan husarský a fylogeneticky zcela rozdílné pralesní rody, velmi starobylý kočkodan *Allenův* a trpasličí kočkodan talapoin. Nejrozšířenějším druhem kočkodanů z této skupiny je **kočkodan zelený** (*Chlorocebus aethiops*, dříve *Cercopithecus aethiops*). Žije po celém území subsaharské Afriky, s výjimkou tropických deštných pralesů a aridního pásma Jihoafrické republiky a Namibie. Vzhledem k obrovskému a klimaticky i ekologicky diversifikovanému areálu, ve kterém kočkodan zelený žije, jsou jeho populace velmi rozmanité. Všechny poddruhy mají 60 chromozómů. Kočkodan zelený obývá lesostepi, savany, galeriové pralesy a přířeční lesy, a žije od bažinatých oblastí, přes su-

ché ekosystémy Sahelu až po vysokohorské lesy. Adaptivní potenciál kočkodana zeleného je skutečně obrovský. Kočkodan zelený je prakticky všežravý, potravní spektrum se mění v závislosti na sezóně, typu ekosystémů i daných klimatických podmínkách, stejně jako velikost a způsob využívání teritoria. Kočkodan zelený je kvadrupední a polostromový, na rozdíl od kočkodana husarského tráví na zemi pouze okolo 20 procent času, většinou je ve stromech, kde také přespává. Žije v mnohosamco-samicové struktuře s hierarchií samců i samic. Typická je nízká vnitrodruhová agresivita. Samice mají velmi důležité postavení v hierarchii. Vysoce postavené samice mají zřetelně vyšší reprodukční tempo. Jsou schopni nejen přesně označit typ predátora a směr odkud přichází, ale také identifikovat jedince ve skupině podle jeho příbuzenství a postavení v hierarchii.

**Pralesní kočkodani** rodu *Cercopithecus* tvoří skupinu primátů, jejichž velikost se pohybuje od 2000 g u nejmenších samic do 8000 g u velkých samců několika druhů. Typická je především stavba těla, štíhlý trup i končetiny, dlouhý ocas a relativně velmi dlouhé zadní končetiny. Nacházíme zde nejrůznější zbarvení a délku srsti. Výrazné rozdíly jsou však nejen na druhové, ale i na populační a dokonce individuální úrovni. Typické jsou také mezidruhové rozdíly v karyotypu, který je obecně v rámci rodu *Cercopithecus* značně variabilní. Pralesní kočkodani jsou si také velmi podobní ve stavbě lebky a zubů. Lebka je gracilně stavěná. Špičáky jsou dlouhé a štíhlé, výrazně delší u samců než u samic. Ocas je velmi dlouhý. Zadní končetiny jsou velmi dlouhé. Velká diference forem i druhů pralesních kočkodanů. U těchto kočkodanů se však projevuje často i hybridizace a dokonce i zpětné křížení u sympatricky nebo vedle sebe žijících populací, což komplikuje druhovou analýzu této skupiny. Jsou většinou čistě stromoví a žijí v různých typech tropických pralesů, nejčastěji primárních a sekundárních tropických pralesích, některé druhy žijí i v bažinatých oblastech. Obývají různá patra pralesů, některé druhy také sestupují do křovinových pater a občas i na zem. Velká většina druhů má charakteristické složení potravy, 80 - 85 procent plodů, případně i květů a semen, a okolo 15 procent živočišné potravy. Patří mezi významné rozsevače semen.

Jejich sociální struktura je odlišná od všech ostatních úzkonosých opic. Je založená na elementárních sociálních jednotkách, ve kterých je jeden rezidentní samec a větší množství samic, které jsou dominantní a hájí teritorium skupiny. V této matrifokální sociální struktuře jsou filopatrické samice, samci migrují mezi skupinami nebo žijí odděleně od samic. Ovšem v době páření přicházejí do skupiny i další samci a rezidenční samec může dočasně od své skupiny odcházet k jiným skupinám. Vzhledem k tomu, že tento sociální systém se vyskytuje u velké většiny druhů pralesních kočkodanů bude sociální struktura dále rozebírána pouze u těch druhů, kde se objevují nějaké odchylky. Hlavní období porodů u pralesních kočkodanů je zřejmě spojeno s obdobím hojnosti potravy, tedy dostatku plodů a hmyzu.

Dalším typickým znakem sociální struktury je, že jednosamcová jednotka se obvykle stává součástí vyššího celku, komunity, do které vstupují i další sympatricky žijící druhy kočkodanů. Hlavními důvody vytváření těchto ekologicky i prostorově strukturovaných společenstev, komunit, opic je zřejmě efektivnější využívání potravních zdrojů a snižování mezidruhové kompetice, a v neposlední řadě také ochrana proti predátorům. Pralesní kočkodani mají většinou dobře rozvinuté formy chování, zvláště pak vokalizaci. Většina druhů má velmi pokročilé a efektivní antipredační chování, takzvané strážní chování, včetně hlídkování a specifické vokalizace. V tomto ohledu má každý z druhů žijící v dané komunitě jasně vymezený úkol a reaguje pouze na určitý typ predátorů. Pralesní kočkodany můžeme zařadit do sedmi základních skupin, které se liší tělesnými charakteristikami, stupněm sexuálního dimorfismu, zbarvením, ekologickými parametry i geografickým areálem, a často také karyotypem. Počet chromozómů je vždy vyšší než základních 42 chromozómů, které nacházíme u ostatních kočkodanovitých. Pohybuje se od 58 chromozómů u kočkodana Dianina až do 72 chromozómů u kočkodanů diadémového a bělonosého.

**Podčeleď Colobinae - hulmanovité opice** žijí ve dvou odlišných skupinách, a to v Africe a v Asii. V Africe žijí vesměs pralesní a stromové guerézy, které jsou v současné době řazeny do dvou rodů, *Colobus* – černobílé guerézy a *Procolobus* – červené a zelené guerézy. V Asii pak žijí, přinejmenším, tři rody hulmanů, *Semnopithecus*, *Trachypithecus*, a *Presbytis*, jeden rod langurů, *Rhinopithecus*, a jeden rod kahauů, *Nasalis*.

Řezáky jsou u většiny druhů úzké a poměrně dlouhé. Nízké moláry mají výrazné vysoké hrbolky vytvářející mnohdy dvě ostré střížné lišty. Mají širokou interorbitální oblast. Čelisti jsou spíše krátké a vysoké. Hulmanovití jsou, na rozdíl od kočkodanovitých, vesměs dobří, a často i vynikající, skokani. Skákání jim jednak umožňuje, i když za cenu jistého nebezpečí, poměrně snadno cestovat v korunách stromů, ale především také unikat predátorům. Je to úspěšná antipredační strategie i proti šimpanzům, kteří patří v Africe mezi predátory velmi často lovící guerézy. Jejich skoky mohou tak dosáhnout i více jak 20 metrů. Zadní končetiny jsou prot výrazně delší než končetiny přední. Ocas hulmanovitých opic je obvykle velmi dlouhý. Rovněž prsty na ruce i noze jsou relativně dlouhé, ale palec na ruce je krátký, málo pohyblivý a u některých druhů palec úplně chybí. Až na jediný rod jsou hulmanovití primáti vysloveně stromoví pralesní primáti, kteří ale obývají prakticky celé spektrum pralesních a lesních formací. Žijí i ve vysokohorských, galeriových a mangrových pralesech a dokonce i v lesech mírného pásma na několika lokalitách v Číně. Hulmanovití úspěšně přežívají i v dosti chladných horských ekosystémech, dokonce i v mírném pásu.

Hulmanovité opice nejsou nikdy vysloveně plodožravé, některé druhy můžeme označit jako převážně listožravé, jiné pak jako druhy se sklonem k všežravosti. Podíl živočišné potravy, většinou hmyzu, je vždy velmi nízký nebo i nulový. Významnou část potravy hulmanovitých tvoří i semena a ořechy. V této skupině nejsou výjimkou čistě býložravé druhy. K trávení hůře stravitelné rostlinné potravy, zvláště pak starších listů stromů s vysokým obsahem celulózy, slouží jednak ostré lišty na stoličkách, které doslova rozsekávají vláknitou stravu, a především však velký složený žaludek, ve kterém jsou bakterie rozkládající celulózu. Mozek je relativně malý a má starobylou stavbu s méně gyrifikovanou kůrou mozkovou. *Colobinae* žijí často v jednosamcových sociálních skupinách, ale sociální skupiny se dvěma i více samci nejsou nijak výjimečné. Agresivita je v sociální struktuře většiny hulmanovitých mnohem nižší ve srovnání s kočkodanovitými opicemi. U mnoha druhů hulmanovitých, jsou mláďata až do odstavu zbarvena jinak než dospělí, a to výrazně odlišnou barvou, bíle, žlutě nebo oranžově. Hulmanovití jsou geneticky velmi homogenní skupinou a až na jediný rod, kahau (*Nasalis*), mají všichni hulmanovití stabilně 44 chromozómů. Kahau má 48 chromozómů.

**Guerézy** jsou africké, výhradně pralesní a stromové, hulmanovité opice. Žijí většinou v primárních a sekundárních deštných pralesích tropického pásu subsaharské Afriky, ale některé populace můžeme nalézt i horských pralesech, galeriových pralesech nebo i sušších lesostepních a savanových ekosystémech. Významnou součástí jejich stravy jsou vždy listy, většinou mladé, semena a plody. Jsou to výhradně býložraví primáti, u některých druhů je potravní spektrum poměrně úzké. Domovské území gueréz je většinou poměrně malé. Guerézy jsou vesměs vynikající skokani a mají vždy dobře vyvinutý dlouhý ocas. Většinou žijí v mnohosamco-samicových skupinách, u některých druhů jsou však popisovány i populace s jednosamcovou sociální strukturou. Do této skupiny patří dvě morfologicky i ekologicky jasně rozlišené skupiny, rod *Colobus* – černobílé guerézy a rod *Procolobus* – červené a zelené guerézy. Ty se liší délkou a barvou srsti, stavbou těla i strukturou žaludku. Existují i rozdíly v chování a zduření anogenitální oblasti samic v období říje.

Pro rod *Colobus* – **černobílé guerézy** jsou charakteristické relativně úzké řezáky a robustně stavěná lebka. Mají velký larynx a subhyoidní vak. Žaludek je složený a má tři komory. Samice nemají zduření anogenitální oblasti v době ovulace. Velikostní rozdíly mezi samci a samicemi jsou zřetelné, ale ne příliš velké. Černobílé guerézy žijí často v jednosamcových skupinách, které se mohou sdružovat i do větších celků, ale nalézáme i mnohosamco-samicové skupiny. Mláďata všech druhů černobílých gueréz se rodí s odlišným, světlým zbarvením srsti než je barva dospělých jedinců. Většinou mají mláďata bílou barvu srsti, podobně jako mláďata některých makaků a srst mění postupně barvu na typickou černobílou, případně černou, barvu, které dosahují zhruba v období prvního odstavu. Mají teritoriální vokalizaci. Zralé plody nejsou běžnou součástí jejich potravy, ale často pojídají semena a některé druhy také nezralé plody. Typickým znakem potravního spektra černobílých gueréz je to, že z celé škály rostlin, které mohou pojídat, tvoří podstatnou část jejich jídelníčku pouze několik málo druhů rostlin, na některých lokalitách to může být pouze jeden druh.

Nejnámější je **gueréza plástíková** (*Colobus guereza*), obývající rozsáhlou oblast od Nigérie až

do Etiopie, od Ugandy přes Keňu až do Tanzánie na jihu areálu. Žije v primárních, sekundárních, poříčních i horských (Etiopie, Keňa) pralesech. Výjimečně se vyskytuje i v otevřenějších typech ekosystémů. Typická je dlouhá bílá srst okolo černě zbarveného obličejce, na ramenech, bocích a ocase. Dává přednost spíše mladším pralesním formacím s menším počtem druhů stromů a prodlouženou sezónou sucha. V závislosti na sezóně roku pojídá semena, která získává z nezralých plodů, mladé listy i zralé listy a další části rostlin. Žije v jednosamcových nebo mnohosamco-samicových skupinách a jsou výrazně teritoriální. Samice jdou filopatrické, samci migrují mezi skupinami. Typická je velmi nízká socializace.

**Rod *Procolobus*** zahrnuje červené a zelené guerézy, které jsou menší než černobílé guerézy a mají zanedbatelné velikostní rozdíly mezi pohlavími. Lebka je gracilně stavěná. Žaludek jesložený a má čtyři komory. Mají malý larynx a nemají subhyoidní vak. Samice mají zduření anogenitální oblasti v době ovulace. Tvoří početnější většinou mnohosamco-samicové skupiny. Mláďata rodu ***Procolobus*** mají po narození velmi podobné zbarvení srsti jako dospělí jedinci, kteří mají srst v nejrůznějších odstínech hnědé až černé barvy, a u většiny druhů také červené nebo načervenalé barvy. Žijí v horním patře korun stromů. V potravě převažují mladé listy s větším obsahem proteinů, pojídají relativně mnoho plodů a semen.

**Gueréza černohlavá (*Procolobus pennanti*)** je nejrozšířenější červenou guerézou. Žije v poměrně rozsáhlém areálu centrální Afriky, v Kongu, Demokratické republice Kongo (Zairu), Ugandě, Tanzánii a na Zanzibaru. Obývá primární i sekundární a bažinaté deštné pralesy, galeriové i horské pralesy do 2000 metrů a také akáciové savany. Typická je červenočerná čepička, barevně je značně variabilní. Žije převážně v horních a emergentních patrech pralesů. Okolo poloviny potravního spektra tvoří mladé listy, zbytek pak zralé listy, plody a květy. Tvoří mnohosamco-samicové skupiny, kde je zhruba dvakrát tolik samců než samic. Větší mateřská péče je věnována samečkům, kteří zůstávají ve skupině

**Tribus *Presbitini* - Hulmani a languři** žije výhradně na území Asie, přesněji jižní a jihovýchodní Asie. Na rozdíl od gueréz však obývají poměrně široké spektrum ekosystémů včetně velmi suchých otevřených ekosystémů a lesů mírného pásma. Většina druhů však obývá tropické nebo subtropické pralesní a lesní ekosystémy. Vedle druhů vysloveně býložravých, známe i druhy se sklony k všežravosti. Mladé i dospělé listy však tvoří vždy významný podíl v potravě, u některých druhů hulmanů a languřů však mohou semena a plody hrát neméně roli. Potrava živočišného původu vždy jen velmi malou, vysloveně doplňkovou, část potravy. Lokomoce asijských hulmanovitých opic je také daleko pestřejší než u gueréz a mnohé druhy se často a velmi dobře pohybují také po zemi. Vedle kvadrupední lokomoce a skákání také běžně šplhají a u některých druhů bylo zjištěno i závěsné chování. Z hlediska velikosti těla i forem pohlavních rozdílů je tato skupina poměrně velmi pestrá. Vedle relativně malých druhů s nepříliš výraznými velikostními rozdíly mezi samci a samicemi můžeme nalézt i druhy značně velké s velkým pohlavním dimorfismem. Zástupce těchto hulmanovitých opic můžeme zařadit do tří morfologicky, ekologicky i geograficky odlišných skupin. Nejpočetnější a nejrozšířenější jsou **hulmani** řazení do rodů *Semnopithecus*, *Trachypithecus* a *Presbytis*. Druhou skupinou jsou languři s jediným rodem *Rhinopithecus* a třetí skupinu tvoří kahauové. Zástupci tribu ***Presbitini*** tvoří velmi homogenní skupinu, a také karyotyp této skupiny je v zásadě velmi stabilní. Hulmani a languři mají 44 chromozómů, kahauové pak mají 48 chromozómů. Languři žijí většinou v severním areálu výskytu úzkonosých opic, kahauové jsou ostrovní primáti. Languři mají 44 chromozómů, kahauové pak 48. Languři jsou většinou stromoví primáti a jsou schopni žít i relativně chladný vnitrozemský klimatu. Kahauové jsou téměř výlučně stromoví a dobře plavou.

Zástupci rodu ***Pygathryx*** je možno rozdělit do dvou jasně definovaných skupin do podrodu *Pygathryx* (např. langur duk) podrodu *Rhinopithecus* se čtyřmi druhy (např. langur čínský), které žijí v severní Indočíně a jižní a střední Číně. Jedná o druhy s hmotností jasně převyšující 10 kg. Ve všech případech mají poměrně velký až výrazný sexuální dimorfismus, charakteristicky různobarevná zbarvenou hlavu s typickým zvednutým nosíkem. Srst je alespoň na některých místech těla rezavá nebo oranžová. Mláďata mají odlišnou barvu než dospělci, bílou nebo světle šedou. Languři obvykle vytvářejí složitější sociální skupiny typu fission-fusion. Jedná se také o převážně oportunistické býložravce.

Zadní končetiny jsou téměř stejně dlouhé jako přední, ocas je maximálně stejně dlouhý jako trup, ale spíše kratší. Mají 44 chromozómů.

**Kahau nosatý** (*Nasalis larvatus*) žije v nížinných bažinatých, mangrových a poříčních pralesích Bornea. Je to největší hulmanovitá opice. Má obrovský sexuální dimorfismus, samec je více jak dvakrát větší než samice a má, na rozdíl od samic, obrovský chobotovitý nos. Často skáče a šplhá. Je vynikající plavec. Pojídá asi 44 procent listů a zhruba stejné množství plodů, semen a květů. Žije v jednosamcových skupinách, jejichž teritoria se překrývají, a které se mohou dočasně spojovat do větších skupin.



# Nadčeleď *Hominoidea* – lidoopi a lidé

**Nadčeleď *Hominoidea* - hominoidi** je tvořena dvěma čeleděmi, *Hylobatidae* a *Hominidae*, do níž řadí všechny velké lidoopy a homininy, tj. ar dipitéky, australopitéky a lidi. Znaky **nadčeledi *Hominoidea*** můžeme dělit na znaky plesiomorfni, starobylé, znaky synapomorfni, obecné, a znaky outapomorfni, odvozené, které se výrazně liší od úzkonosých opic. Za typický starobylý znak můžeme považovat morfologii molárů, které mají okrouhlé nízké hrbolky a nikoliv střížné hřebeny. Obecným znakem pak je vyvýšený talonid, který je obklopený pěti hrbolky. U většiny hominoidů se vyskytují poměrně široké řezáky. Ve srovnání s úzkonosými opicemi jsou špičáky mnohem variabilnější, jak z hlediska tvaru, tak z hlediska stupně pohlavních rozdílů. Další znaky jsou charakteristické, pouze pro recentní druhy. Tyto znaky (velký mozek, charakteristický tvar lebky, pánve a kostí končetin, široký plochý hrudník, atd.) se objevují až u dryopitéků tedy ve svrchním miocénu nebo dokonce až po vzniku čeledi **Hominidae**, a proto nelze je brát jako typické pro všechny hominoidy. Poměrně široké horní tvrdé patro a chybějící ocas je možno považovat jako znak typický pro většinu fosilních a všechny recentní hominoidy. S jistými výhradami jsou pro hominoidy typické i některé znaky loketního a zápěstního kloubu. Velký mozek a široká *apertura piriformis*, znaky nanejvýš typické pro současné lidoopy a člověka, se však objevují až na konci miocénu. Podobně i existence pyramidových drah, která však byla explicitě prokázána pouze u velkých lidoopů a člověka. Totéž platí i v případě poměrně široké kosti křížové a redukce lumbálních obratlů, širokého, předozadně oploštělého hrudníku a širokého sternu a dorzálně umístěné lopatky. Obdobně jsou poměrně moderní i "typické" znaky hominoidů na dolní končetině, jako je široká kost kyčelní, široké femorální kondyly a velký robustní palec.

Dalším znakem typickým pro žijící hominoidy je tzv. antipronográdní lokomoce, tedy lokomoce se zvýšenou frekvencí používání šplhání, sezení, zavěšování, brachiace a různých bipedních typů lokomoce. Pro současné lidoopy jsou charakteristické i velmi dobré manipulační schopnosti ruky a nohy. V souvislosti s přestavbou skeletu a častějším využíváním vertikální polohy trupu došlo také k zásadní přestavbě svalového systému i vnitřních orgánů, zejména cévního zásobení a nervové soustavy. V mnohém jsou lidoopi, zejména šimpanz, gorila a orangutan daleko podobnější člověku než jakémukoliv jinému primátovi. Lidoopi se řadí mezi středně velké až velké savce. Mají dlouhou gestace a nízké reprodukční tempo. Lidoopí sociální struktura je velmi plastická a vysoce adaptabilní, schopná velmi dobrého přizpůsobení k nejrůznějším podmínkám, fyzickým, ekologickým i sociálním. Tyto vlastnosti souvisí s progresivním rozvojem mozku, umožňujícím podstatně složitější chování a dlouhodobé a efektivní učení. Typickými znaky jsou vysoká inteligence, velmi dobré analytické schopnosti, vysoce rozvinutá vokalizace a neverbální komunikace. U hominoidů je běžná vyspělá sofistika manipulační s předměty a dokonce i výroba nástrojů.

**Čeleď *Hylobatidae* – gibbonovití** je v té podobě jak ji dnes známe se největší pravděpodobně skupinou evolučně velmi mladou. Tato svým původem nejstarobylejší skupina lidoopů s množstvím archaických znaků, vznikla zřejmě v důsledku výrazného rozšiřování ploch pralesů po posledním glaciálu, a v průběhu své adaptivní radiace se specializovala na novou ekologickou niku a brachiátorský způsob lokomoce. Většina z nich dosahuje velikosti středních nebo i malých makaků. Zástupci čeledi *Hylobatidae* mají řadu specializovaných znaků, z nichž nejvýraznější je výrazné prodloužení horních končetin a tím spojená specifická velmi elegantní akrobatická brachiace (ručkování). Giboni žijí výhradně v jihovýchodní Asii včetně Malajského poloostrova, ostrovů Velkých Sund, jižní Číny a severovýchodní Indie.

Charakteristické znaky této skupiny lze paradoxně zařadit jednak do znaků pro hominoidy nejvíce archaických, a jednak do znaků, které jsou mezi lidoopy nejvíce odvozené a specializované. Velikostní sexuální dimorfismus v této skupině prakticky neexistuje. Fenotyp samců a samic, stavba těla i srst,

kromě bichromatického zbarvení srsti u samců a samic, je dosti uniformní, některé druhy vypadají téměř stejně. Giboni však mají, jako jediná skupina nadčeledi *Hominoidea*, variabilní karyotyp. Počet chromozómů kolísá od 38 u podrodu *Bunopithecus* do 52 u podrodů *Nomascus* a *Symphalangus*. Giboni mají zároveň archaickou a zároveň také specializovanou stavbu lebky a morfologii zubů. Orbitsy jsou velké a mají specificky vyčnívající okraj. Vzdálenost mezi orbitami je poměrně velká. Mozkovna je okrouhlá. Mandibula je mělká. Giboni mají dlouhé tesákovité špičky. Zuby gibbonů se v mnoha důležitých znacích liší od zubů velkých lidoopů.

Pro žijící zástupce čeledi Hylobatidae jsou typické relativně dlouhé dolní končetiny a velmi dlouhé končetiny horní. Charakteristické jsou také dlouhé a štíhlé prsty na nohou i na ruce a silný svalnatý palec na ruce i na noze. Morfologie dlouhých kostí horní i dolní končetiny, i kosti ruky a nohy, vykazuje množství archaických znaků. Pánev gibbonů je také v mnoha znacích odlišná od pánve velkých lidoopů a giboni mají dobře patrné sedací hrboly. Mozek gibbonů je méně rozvinutý. Chování gibbonů málo variabilní a plastické. Giboni nejsou schopni rozeznat svoji osobnost, nejsou schopni vyspěle manipulovat s předměty. Jedinou sociální strukturou je u současných gibbonovitých monogamní pár. Výzkumy genetické prokázaly, že monogamie gibbonů má především sociální a ekologický, ale mnohem méně reprodukční charakter. Ukazuje se totiž, že jak samec tak samice se páří s jedincem mimo daný pár a mají běžně mládě s jedincem z jiné sociální skupiny nebo s jedincem soliterním. Tento mechanismus výrazně omezuje imbreeding, ale nijak neomezuje sociální a ekologické výhody monogamie, tedy udržování teritoria s relativně hojnými potravními zdroji.

Giboni rodu **Hylobates** představují skupinu nejmenších, a také nejvíce specializovaných lidoopů. Jako takoví obývají giboni v Asii největší areál ze všech současných lidoopů, to je prakticky celou jihovýchodní Asii a jižní Čínu a, s výjimkou Celebesu, všechny ostrovy Velkých Sund a další ostrovy Indonésie. Giboni jsou specializovaní, převážně plodožraví stromoví pralesní primáti, kteří se ovšem nikterak nevyhýbají stravě živočišné, kterou byt v nevelké míře, ale pravidelně pojídají. Přednostně pojídají zralé plody, ale jíst mohou i mladé listy a výhonky. Základními typy lokomoce jsou brachiace a zavěšování, významné jsou i bipedie, sezení a šplhání. Hlavním lokomočním typem při potravním chování je zavěšování. Giboni jsou teritoriální a mají velmi vyspělou vokalizaci, která je typická pro jednotlivé druhy, pro populace daného druhu i pro jednotlivá pohlaví. Samci vokalizují podstatně více než samice. Je vyvinut specializovaný vokalizační aparát, který je skutečně výrazný pouze u siamangů. Mají zpravidla jedno mládě, avšak jejich reprodukční tempo je ve srovnání s velkými lidoopy, zejména se sympatricky žijícím orangutanem, podstatně vyšší. V současné době vyčleňují čtyři podrody, někdy považované za samostatné rody, které se liší počtem chromozómů, velikostí, vzhledem a také do jisté míry i svou ekologií a to: *Bunopithecus*, *Hylobates*, *Nomascus* a *Symphalangus*.

Nejznámějším a v ZOO nejčastěji chovaným gibonem je **gibon běloruký** (*Hylobates lar*) patří mezi nejznámější gibony a je to také jeden z nejčastěji chovaných gibbonů v zoologických zahradách. Tento druh má nejasný druhový status i areál rozšíření. Gibon lar, považujeme-li ho za polytypický druh, žije na velmi rozsáhlém území od jižní Číny, přes Laos, Barmu a Thajsko až po Malajský poloostrov a severní Sumatru. Jeho areál je doslova ostrůvkovitý a to zejména v severní a jižní oblasti výskytu. Gibon lar obývá poměrně široké spektrum pralesů. Žije v tropických primárních i sekundárních deštných pralesech, ve vlhkých stálezelených, poloopadavých i horských pralesích až do výšky 2400 metrů. Zhruba polovinu jeho potravního spektra představují plody, asi třetinu listy a případně i květy a výhonky. Zhruba 13 procent potravy tvoří hmyz. Převážnou část jeho lokomoční aktivity tvoří brachiace a zavěšování, pohybuje se však na velkých větvích nebo na zemi bipedně. Žije v monogamních párech kdy samec hájí teritorium před ostatními samci a samice před jinými samicemi. Pravidelně jednou denně se samec groominguje se samicí. Gibon lar žije částečně sympatricky i s gibonem kápo-vým a gibonem tmavorukým. S oběma zmíněnými druhy se rozsáhle a prokazatelně kříží.

Giboni podrodu *Nomascus*, skupina **gibona černého**, jsou větší než zástupci podrodu *Hylobates*. Tato skupina obývá východní a severní Indočínu a jižní Čínu. Typické jsou velmi dlouhé horní končetiny, které jsou o 40 procent delší než končetiny dolní. Dalším typickým znakem je stabilní pohlavní bichromatismus, kdy samci jsou vždy černí s různě zbarvenými lícními oblastmi, samice

jsou vždy světlé, hnědé nebo stříbřité. Velkou část potravy tvoří výhonky a stopky listů. Poměrně malé zastoupení v potravním spektru mají plody. Žijí v párových monogamních skupinách. Všechny druhy podrodu *Nomascus* mají 52 chromozómů.

## Hominidé

**Čeď *Hominidae* – hominidé** - můžeme obecně charakterizovat jako skupinu velkých nebo i středně velkých, savců s výrazným, nebo velmi výrazným, velikostním i tvarovým sexuálním dimorfismem. V potravním spektru hrají obvykle důležitou roli různé formy plodů a často i živočišná strava, menší zastoupení pak mají listy, ale pravidelně, i když v různé míře a kvalitě, se v jejich potravě vyskytuje i pozemní bylinná vegetace. Hominidé jsou schopni adaptovat se k životu v nejrůznějších typech ekosystémů i v různých klimatických podmínkách. Typická je také poměrně řídká, nebo dokonce chybějící, srst.

Máme-li definovat čeď *Hominidae* konkrétně, pak znaky, které jí charakterizují, můžeme rozdělit do dvou skupin. První tvoří komplexy znaků, které bychom v jisté velmi starobylé podobě našli i v čeledi *Hylobatidae*, ale u hominidů je nacházíme v moderní odvozené a daleko výraznější podobě. Druhou skupinou jsou ty komplexy znaků, které jsou zcela nové, outapomorfní, a u gibbonů se nevyskytují. Starobylé znaky představují například velký robustní předozadně oploštělý hrudník a široké sternum. Kostra obličeje je poměrně široká a robustní. Mandibula je hluboká a *ramus mandibulae* vysoký. Orbyty jsou okrouhlé, vzdálenost mezi orbitami je prostřední, není ani malá ani velká. Neurokranium je relativně velké a má na sobě často kostěné hřebeny, nebo přinejmenším velmi výrazný reliéf v týlní a čelní partii. U některých druhů vyskytuje *crista sagittalis*. Řezáky jsou široké, ale také relativně vysoké. Morfologii molárů a premolárů můžeme označit jako výrazně nespecializovanou. Pro dlouhé kosti postkranálního skeletu jsou typické široké epifýzy, relativně velké hlavice humeru a femuru, a robustní diafýzy. Na kosti patní je vždy náznak patního hrbolu. Palec je velmi dobře pohyblivý, i když může být relativně krátký. Ruka má výborné schopnosti silové i jemné manipulace, mimo jiné i díky přímému nervovému zásobení z pyramidových drah. Lokomoční aparát je adaptován na velmi častou antipronográdní lokomoci, jako je kontníkochoďectví, šplhání, zavěšování nebo bipedie. Těžiště se vždy posouvá blíže k pánvi, aby se mohlo v případě potřeby lehce přesunout nad pánev. Díky autonomnímu řízení předních a zadních končetin je umožněno neobyčejně přizpůsobivé a přesné manévrování i u tak těžkých jedinců jako jsou gorilí samci. Výrazně je rozvinuto také svalstvo zad a svalstvo pánevní, například svaly gluteální. Hominidé mají výrazně rozvinuté mimické svalstvo. Mozek hominidů je relativně velký a má rozsáhlou gyrifikaci. V zásadě se strukturálně neliší od mozku lidského, je ale ve všech případech absolutně i relativně menší. Pyramidové dráhy sahají pouze do oblasti hrudní páteře. Zrak je vedoucím smyslovým orgánem, sluch má velký význam především z hlediska komunikace. Všechny druhy hominidů mají složitou velmi variabilní sociální strukturu, ve které hraje zásadní význam komunikace a učení. Trávicí trakt je nespecializovaný a je schopný zpracovávat širokou škálu rostlinných a živočišných potravních zdrojů. Biochemické, molekulárně biologické, fyziologické i genetické výzkumy ukazují, že všichni velcí lidoopi jsou si nápadně podobní, jak složením a základními charakteristikami krve, humorální regulace, karyotypem a zejména pak charakteristikami molekulárně genetickými. Člověku je nepochybně nejbližší šimpanz, ale i gorily a orangutani vykazují množství velmi podobných znaků na molekulární úrovni. Počet chromozómů je sice u lidí a velkých lidoopů odlišný, 46 u rodu *Homo* a 48 u všech rodů velkých lidoopů. Tyto rozdíly neznamenaají žádné podstatné genetické odlišnosti mezi oběma skupinami. Ontogeneze hominidů je poměrně velmi dlouhá a první početí u samic přichází za normálních okolností až několik let po dosažení biologické pohlavní zralosti. Typickým znakem sociální struktury je relativně dlouhé so-

ciální dozrávání jedinců. Velmi důležitá je úloha učení jak při zapojování se do sociální struktury, tak při poznávání prostředí, typu potravy, predátorů i při lokomoci. V tomto procesu hrají zásadní úlohu samice-matky. Ani u samců a ani u samic nelze mluvit o jednoznačné filopatričnosti, i když u většiny populací zůstávají v rodném teritoriu spíše samci a samice migrují. Samice nikdy nejsou výrazně filopatričné. Ve všech sociálních strukturách má velmi důležitou roli princip příbuznosti a princip partnerství, například ve formě koalic a aliancí. Chování, komunikace i vokalizace jsou dobře rozvinuté. Pro udržování integrity sociální struktury i vztahů jedinců hraje důležitou roli kontaktní chování, jako je ritualizované komfortní a sexuální chování, objímání a doteky a uchopování rukou. V chování všech druhů hraje velmi důležitou roli neverbální komunikace s množstvím symbolizovaného chování, včetně hrozeb, usmiřování, rituálů při setkávání jedinců i při získávání a rozdělování potravy. Vzhledem k tomu že v sociální struktuře je princip dominance uplatňován značně složitým a často nedůsledným způsobem, velmi důležitou roli v chování hrají takzvané postkonfliktní mechanismy jako je usmiřování a utěšování, které mají značný význam pro udržování stability sociální struktury a její další rozvoj. V chování všech druhů hominidů je možno pozorovat alespoň elementy emocí, které souvisí i s rozvinutou mimikou. Většina druhů umí velmi dobře manipulovat s nástroji a často je i vyrábět. Všichni hominidé mají vysoké analytické schopnosti a uvědomují si alespoň částečně, většinou však úplně, vlastní osobnost.

Tři rody hominidů, rod *Pongo* - orangutan, *Gorilla* - gorila a *Pan* - šimpanz, jsou označovány jako velcí lidoopi. Mají příbuzné znaky ve stavbě lebky, relativně široké vnitřní řezáky, velké robustní špičáky, široké premoláry, poměrně tenkou sklovinu na molárech.

Dolní končetina je relativně krátká, a zejména femur je poměrně krátký jak v poměru k ostatním částem těla, tak ve srovnání s tibií. Horní končetina je naopak mírně nebo i výrazně delší než končetina horní. Trup je v relaci k dolním končetinám dlouhý, počet lumbálních obratlů je menší než pět. Pánev má široké ilium, ale je výrazně vyšší a užší než u jakéhokoliv zástupce tribu *Hominini* - lidé. Ruce i nohy jsou robustní a dlouhé, palec není nikdy vysloveně dlouhý. Každý z druhů má velké množství antipronográdních aktivit jako je zavěšování, ručkování, šplhání a další. Při bipedii nejsou schopni dostatečně efektivně stabilizovat těžiště. Při kvadrupedním pohybu po zemi každý ze zmíněných rodů posouvá těžiště co nejvíce dozadu tím, že se opírá o hřbetní stranu článků prstů ruky, buď o proximální články prstů, pěstochodectví (*fist-walking*) v případě orangutana, nebo o mediální články prstů, kotníkochodectví (*knuckle-walking*) v případě gorily a šimpanze.

Mozek je relativně velký, ale je obvykle absolutně poněkud menší než mozek většiny zástupců lidské podčeledi *Homininae*. Gyrfikace je rozsáhlá, v některých charakteristikách podobná hominidům, má ale i některé specificky lidoopí znaky. Nejdůležitějším smyslovým orgánem je jednoznačně zrak, který je ve spolupráci s dobře rozvinutým mozkiem schopen analyzovat a rozšifrovat i symboly a ikony. Jsou všežraví s výrazným podílem plodů i jiných rostlinných částí, všichni přijímají v různé míře také potravu živočišného původu. Potrava je výrazně ovlivnitelná danou sezónou a stavem ekosystému.

Ontogeneze, zejména období maturace, je mírně kratší než u člověka. Gestace je mírně kratší než u člověka. Mláďatům se začínají prořezávat zuby brzy po porodu. Fáze kojenecká je poněkud kratší než u člověka. Péči o mláďata se věnují výhradně samice. Všechny druhy mají poměrně velký až extrémně výrazný velikostní i tvarový pohlavní dimorfismus, samci jsou vždy větší. Samice mají v době laktace výrazně zvětšené mléčné žlázy. Existuje také řada společných fyziologických, biochemických a sérologických znaků, například ve složení a funkci krve, která je blízká krvi lidské. Jednou z velmi zajímavých podobností metabolismu velkých lidoopů je, že všichni mají sklony k obezitě, což se projevuje zejména u lidoopů žijících v zajetí. Nejmenší sklony k obezitě mají šimpanzi, největší pak orangutani

Chování je výrazně ritualizované a vždy obsahuje velmi účinné mechanismy snižující agresi. Sociální struktura je velmi plastická a přizpůsobivá. Velcí lidoopi jsou schopni vysoce sofistikovaného sociálního a agonistického chování, je využívána neverbální komunikace, gesta a mimika, méně pak specifická strukturovaná vokalizace. Sociální struktura není nikdy mnohosamco-samicová, a nikdy nemá dlouhodobou matrilineární strukturu. Samci jsou vždy mírně nebo výrazně dominantní. V so-

ciální organizaci většinou hraje důležitou strukturální roli filopatrie samců. Staví si na spaní nebo k odpočinku hnízda, případně si zhotovují přístřešky proti dešti. Žádný z lidoopů sice neplave, ale mohou překonávat vodu broděním.

Všichni mají stejný počet 48 podobně strukturovaných chromozómů a jsou si podobní v některých molekulárně genetických charakteristikách.

**Tribus Pongini** zahrnuje v současné době jediný rod **orangutan** (*Pongo*), který žije pouze na ostrovech Sumatra a Borneo. Podle některých genetických a dalších biologických, ekologických i etologických studií by mohla každá z obou populací tvořit samostatný druh. Protože však obě populace žijí alopatricky a v případě kontaktu se kříží, a mají plodné potomstvo, není možno existenci obou druhů považovat za jednoznačně prokázanou.

Současné rozšíření orangutanů svým rozsahem neodpovídá rozšíření tohoto rodu, které známe ještě z poměrně nedávné minulosti. Subfosilní nálezy prokazují, že orangutani žili v ještě na konci pleistocénu, a možná i v části holocénu, také na Jávě v Indočíně, kde existuje řada fosilních nálezů z Vietnamu a Číny. Je velmi pravděpodobné, že orangutani původně nebyli specializovanými obyvateli tropických deštných pralesů, jako jsou současní orangutani. Jak ukazují fosilní doklady, jejich adaptivní schopnosti, areál rozšíření i škála ekosystémů, které obývali, byly zcela srovnatelné se šimpanzem nebo gorilou, a možná i větší.

Lebka je typická relativně slabě vyvinutými nadočnicovými oblouky. *Crista sagittalis* se vyskytuje u samců a je rozdvojená a dost nízká. Přepážka mezi orbitami je úzká. Premaxila je dlouhá, a je pro orangutany specifickým způsobem připojena k maxile. Tímto znakem se orangutani výrazně odlišují od podčeledí *Paninae* a *Homininae*. Obličejová část v oblasti čelistí je konvexní, zřetelně prohnutá dovnitř. Mozkovna je vysoká a oblá. Zuby mají řadu specifických znaků. Typické jsou značně velké vnitřní řezáky. Postkraniální skelet je velmi dobře přizpůsoben ke šplhání a zavěšování. Horní končetiny jsou výrazně prodloužené. Ramenní kloub umožňuje výrazné otáčení humeru okolo své osy a velký stupeň volnosti pohybu, zřejmě největší ze všech primátů. Ruce jsou velmi dlouhé a prsty jsou mírně hákovitě prohnuté. Dolní končetina je poměrně krátká. Noha je neobyčejně pohyblivá a má výtečné uchopovací schopnosti. Svalstvo trupu i končetin je velmi dobře přizpůsobeno ke šplhání a zavěšování. Při bipedii bývá dolní končetina v kolenu téměř v extenzi.

Současné dvě populace orangutanů, které přežívají na Borneu a Sumatře, tedy musíme považovat za populace reliktní. Orangutan je v současné době typickým stromovým pralesním primátem, přesto se však pohybu po zemi nijak nevyhýbá, zvláště dospělí samci se často přemísťují po zemi, a je schopen běžně brodit i poměrně prudké vodní toky. Žije výhradě v tropických deštných pralesích v široké škále ekosystémů od nížinných deštných či bažinatých pralesů až po pralesy vysokohorské. Orangutani jsou velcí primáti s velmi výrazným velikostním i tvarovým sexuálním dimorfismem. Samci jsou více než dvakrát větší než samice a mají nápadné ozvučné vaky. Vysoké hmotnosti však dosahují samci až v průběhu adolescence, nebo i v rané dospělosti, kdy se také vyvíjejí další sekundární pohlavní znaky související s dosažením plné dospělosti samců. Pohlavní znaky se u samců plně rozvinou až když samci reálně dosáhnou v dané populaci sociálního postavení dospělého jedince. Takový vývoj je významně ovlivňován zejména změnou hladin testosteronu a kortisolu. Orangutani mají dlouhou a poměrně řídkou srst, která je zabarvena od rezavé barvy, přes různé odstíny červené až po rudohnědou případně i hnědou barvu.

Lokomoční aparát je velmi dobře přizpůsoben k životu ve stromech a i ke způsobu lokomoce, ve kterém hraje klíčovou roli zavěšování a šplhání. Horní končetiny orangutanů jsou téměř o 40 procent delší než končetiny dolní a ruce mají zakřivené články dlouhých prstů snadno umožňující vytvoření hákového úchyty. Svalstvo horní končetiny i ruky je mohutné a paže orangutanů jsou schopny vyvinout značnou sílu. Ruka orangutanů dobře pohyblivý palec a velmi dobré manipulační schopnosti. Velmi dlouhá noha má kratší články prstů a méně pohyblivý palec a má velmi dobré uchopovací a manipulační schopnosti. Při přemísťování se i při získávání potravy orangutani často šplhají, ručkují, zavěšují se a používají různé, pro orangutany zcela specifické, kvadrumanní aktivity. Orangutani

sestupují běžně na zem, kde se pohybují kvadrupedně. Při lokomoci na zemi se opírají spíše o pěsti, než o kotníky prstů jako afričtí lidoopi. Ve stromech se tímto způsobem nikdy nepohybují. Samci se přemísťují po zemi častěji než samice. Orangutani se pohybují dobře a obratně i po zemi. Samci i samice jsou schopné překonávat menší vodní toky, které mohou přebrodit. Většinou brodí bipedně, mohou si pomáhat také zapíchnutými větvemi, které jim pomáhají překonávat rychlé spodní proudy. Orangutani většinou pohybují rozvahou, málokdy se pohybují rychle.

V jejich potravě hrají nejdůležitější roli zralé plody, ale pojídají prakticky všechny dostupné potravní zdroje, listy, výhonky a pestrou škálu potravy živočišného původu, která je prokazatelně stabilní a důležitou, i když méně významnou, součástí jídelníčku orangutanů. Orangutani jsou oportunističtí býložravci až všežravci, podle možností a ekosystémů pojídají plody a další části několika set druhů rostlin. Někdy orangutani samice také loví drobné obratlovce, například ptáky nebo outloně. Lov byl běžně pozorován u orangutanů na Sumatře.

Orangutani mají, přinejmenším na Borneu, sociální strukturu rezidenčního typu. Jinými slovy, jistou konstantou v sociální struktuře jsou relativně sedentární teritoriální samci. Sociální struktura orangutanů je ale podstatně složitější a dosti se liší u orangutanů na Borneu a na Sumatře. U sumatránských orangutanů lze uvažovat o jakési formě fission-fusion sociální struktury, jejíž existence souvisí s existencí velkých predátorů, tygrů a levhartů, kteří ale nežijí na Borneu. Mezi populacemi orangutanů z Bornea a ze Sumatry existují značné rozdíly v chování a sociální struktuře, které jsou způsobeny některými důležitými ekologickými faktory. U některých populací orangutanů existují tradice.

Rezidenční samec není v mnoha případech dominantním samcem v daném teritoriu. Noyau struktura má i u bornejských orangutanů určité prvky fission-fusion a izolacionismus dospělých jedinců je způsobem především roztržštěným charakterem potravních zdrojů na Borneu a následnou kompeticí. Samice se pohybují na mnohem větším území, často s mláďaty, občas s jinou samicí nebo s adolescentním samcem. Bývají s adolescentními samci po několik dnů v konsortním spojení a velmi rozmanitě kopulují. Konsortní páry vytvářejí i ti dospělí jedinci, kteří nedosáhly ještě plné sociální dospělosti, jsou poměrně malí a nemají ještě vyvinuty všechny sekundární pohlavní znaky. Adolescentní jedinci vytvářejí, zejména na Sumatře, dočasné sociální skupiny. Samice primárně pečují o mláďata, částečně se kontaktují i s dalšími samicemi a adolescentními samci. Kontakty samic s plně dospělými samci jsou pouze občasné a zřejmě se z větší části omezují na sexuální chování. Dospělí samci sice kontakty nijak nevyhledávají a mohou být agresivní vůči narušitelům teritoria, ale v případě potřeby se kontaktují jak mezi sebou tak i se samicemi. Nižší sociabilita a vyšší agresivita samců může být způsobena také zmíněnou vysokou hladinou testosteronu a kortisolu u plně dospělých samců. Samice jsou podstatně sociálnější a občas cestují i ve dvojicích. Orangutani v rehabilitačních centrech mohou být ve větších skupinách velmi sociální a nejsou agresivní.

Orangutani budují ve stromech hnízda na spaní a také stavějí poměrně sofistikované přístřešky proti prudkému dešti. Při menším dešti často používají na ochranu velké listy. Nejnovější výzkumy ukazují, že i orangutani používají nástroje, i když v menším rozsahu než šimpanzi. Jak ukazují poslední ekologické a etologické studie orangutanů používání nástrojů je u orangutanů mnohem běžnější a mnohem vyspělejší než se původně soudilo. Dá se velmi vážně uvažovat v souvislosti s nástrojových chování a dalšími etologickými faktory o existenci kulturních tradic u orangutanů, a to přinejmenším u sumaterské populace. Tyto poznatky jsou ve shodě vysokými schopnostmi učení a nástrojového chování, které pozorujeme u orangutanů v zajetí.

Reprodukce orangutanů má velmi pomalé tempo, samice rodí jednou za šest až sedm let. O mláďě se stará výhradně jeho matka, která jej dosti dlouho kojí, a která ho také učí všechny dovednosti. Ontogeneze orangutanů je poměrně dlouhá, a to zejména u samců. Mláďata jsou odstavována ve věku okolo čtyř let. Samice pohlavně dozrávají mezi sedmým a osmým rokem, sociálně však o několik let později. Samci dosahují pohlavní dospělosti okolo 12 roku, ale plné dospělosti, kdy jsou vyvinuty všechny sekundární pohlavní znaky a dojde k výraznému zvýšení hmotnosti, mohou dosáhnout až ve věku 15 i více let. Pokud samec nedosáhne sociálního postavení plně dospělého samce nejsou plně vyvinuty sekundární pohlavní znaky, zejména pak adipózní "koláče" okolo obličeje. Někteří samci,

kterí byli považováni za adolescenty pářící se s dospělými samicemi, jsou pohlavně, nikoliv však sociálně, plně dospělí samci bez sekundárních pohlavních znaků a s menší velikostí těla.

Někteří autoři řadí orangutany do dvou druhů, orangutan sundský (*Pongo pygmaeus* neboli *de novo* orangutan bornejský) žijící výhradně na Borneu a orangutan sumaterský (*Pongo abeli species nova*) obývajících údajně nejméně 1,5 miliónu let, výhradně ostrov Sumatra. Často jsou obě populace považovány za různé poddruhy orangutana sundského.

**Tribus Panini** bývá někdy označován jako **afričtí lidoopi**. Zahrnuje dva velikostně, ekologicky, morfologicky, a nakonec i geneticky, dosti rozdílné rody lidoopů. Jsou to relativně malí, velmi pohybliví a všežraví šimpanzi s poměrně malým sexuálním dimorfismem a obrovité býložravé gorily s obrovským sexuálním dimorfismem. Přes výše uvedené rozdíly ve velikosti a stupni sexuálního dimorfismu spojuje oba rody řada společných znaků morfologických, ekologických, etologických, biochemických i genetických.

Znaky typické pro africké lidoopy jsou velmi zřetelné na skeletu lebky, zubech i skeletu postkraniálním. Některé z nich jsou méně zřetelné, protože jsou ovlivněny výraznými rozdíly ve velikosti těla, a také rozdílem ve stupni sexuálního dimorfismu. Rod *Pan* má nevýrazný sexuální dimorfismus a rod *Gorilla* charakterizují velké pohlavními rozdíly.

Afričtí lidoopi mají řadu specifických znaků na lebce. Frontální část je podstatně robustnější a poměrně plochá, jsou vytvořeny výrazné nadočnicové valy, které jasně prominují v oblasti čelní. Z laterálního pohledu vzniká až dojem jakéhosi "zaškrcení" neurocrania nad nadočnicovými valy. Premaxila je poměrně krátká, obličej je oploštělý někdy může v oblasti nosní i mírně prominovat. Obličej je široký, stejně jako horní tvrdé patro, vzdálenost mezi očnicemi je poměrně velká. *Apertura piriformis* je velká a poměrně široká. Neurocranium má spíše protažený tvar a není příliš klenuté. *Crista sagittalis* není rozdvojená v čelní oblasti. Mandibula není nijak výrazně hluboká, v symfýze je vytvořena výrazná deprese. Vnitřní řezáky jsou mírně větší než vnější, špičáky jsou velmi robustní.

Pro postkraniální skelet je typická robusticita kostí, relativně krátký femur a dlouhý humerus, poměrně dlouhý trup a vysoká a relativně úzká pánev, která má lopaty kostí kyčelních ve frontální rovině. Šimpanz i gorila mají relativně krátkou ruku i nohu, palec na ruce je poměrně krátký. Ruka obou rodů lidoopů velmi obratná a schopná sofistikované manipulace, i když jiným způsobem než je tomu u současného člověka. Typickou lokomoční adaptací afrických lidoopů je kotníkochoďectví. Lokomoce této skupiny je charakteristická unikátním propojením velmi obratné pozemní kvadrupední lokomoce, kotníkochoďectví, a stromové antipronográdní lokomoce. Afričtí lidoopi často šplhají, příležitostně se i zavěšují a chodí po dvou. Vyskytuje ručkování, swinging, tento typ lokomoce je však omezen hmotností a charakterem vegetace. U dospělých šimpanzů bývá ručkování používáno při lovu gueréz.

Mozek je, vedle homininů, nejrozvinutější mezi primáty. Má rozsáhlou gyrifikaci, která je morfologicky člověku velmi podobná, významnější rozdíly nacházíme pouze v týlní oblasti kůry mozkové. Současné studie mozku lidoopů prokazují, že funkční rozdíly mezi mozkem afrických lidoopů a hominidů jsou ještě mnohem menší než rozdíly morfologické. Na mozku lidoopů nacházíme prakticky všechny ty důležité struktury, které charakterizují mozek homininů, a to včetně náznaku Brokova centra. Prokazatelné jsou také krátké pyramidové dráhy končící v oblasti prvních hrudních obratlů.

Pro oba rody je typické, že obývají velmi širokou škálu lesních, případně lesostepních ekosystémů. Mají schopnost zužitkovat skutečně rozsáhlé spektrum rostlinné, příležitostně i živočišné, stravy. Přednostně však afričtí lidoopi vyhledávají plody, mladé listy, výhonky a další části rostlin ve stromech i na zemi. Oba rody využívají stromové i pozemní patro ekosystémů podle dané situace a sezóny. Specifická strategie této skupiny vznikla tím, že afričtí lidoopi začali vedle plodů, případně výhonků a listů, výrazněji konzumovat takzvanou pozemní bylinou vegetaci (THV - terrestrial herbal vegetation) v lesních ekosystémech. Afričtí lidoopi stavějí hnízda nejen ve stromech, ale i na zemi. Sociální struktura afrických lidoopů je velmi plastická a přizpůsobivá. Je založena na vytváření složité sociální sítě a na příbuzenských vztazích. Samice migrují častěji než a jsou obecně lépe přijímány.

Chování afrických lidoopů je rozvinuté s množstvím ritualizovaných prvků. Výchovu vždy zabez-

pečuje matka, časté je však tetičkovské nebo protekční chování. Oba rody jsou si geneticky i biochemicky velmi blízké, vykazují však mimořádnou genetickou variabilitu uvnitř stávajících druhů. Sérologicky jsou si oba rody mimořádně blízké.

**Rod gorila (*Gorilla*)** je representován dvěma druhy: **Gorila obecná** (*Gorilla gorilla*), který tvoří západní populaci goril, a **gorila horská** (*Gorilla beringei*), kteý representuje populaci východní, je jedním z největších doposud známých druhů primátů, a jednoznačně největší žijící druh. Žije v pralesích rovníkové Afriky, a to ve dvou zcela geograficky oddělených areálech. Populace západní obývá Gabun, Rovníkovou Guineu, Kongo, Kamerun, Středoafričskou republiku a Nigérii. Její areál rozšíření prakticky nezasahuje do oblasti Guinejského zálivu. Východní populace pak zahrnuje Demokratickou republiku Kongo (Zair), Rwandu a Ugandu. Gorila nížinná pak má dva poddruhy, **gorilu západní** (*Gorilla g. gorilla*) a **gorilu nigérijskou** (*Gorilla g. diehli*), která žije endemicky v Cross River National Reserve v Nigérii. Gorila horská má pak dva poddruhy, **gorila rwandská** (*Gorilla g. beringei*) žijící v sopečném komplexu Virungo a **gorila východní** (*Gorilla g. graueri*) z východního Zairu. Gorily obývají nejrůznější druhy pralesů, od nížinných tropických deštných pralesů až po vysokohorské pralesy. Současné výzkumy ukazují, že gorily jsou se schopné přizpůsobit k mimořádně velkému spektru lesních ekosystémů.

Lebka je na první pohled velmi robustní. Gorily mají poměrně dlouhé čelisti a velmi robustní nadočnicové partie. Vytváří se robustní nadočnicový val se zřetelným "zaškrčením" neurocrania za nadočnicovými oblouky. Mozkovna je spíše nízká a dlouhá a vždy na ní nacházíme výrazné sagitální i týlní hřebeny. Řezáky jsou poměrně malé a vnější řezáky jsou mírně větší než řezáky vnitřní. Samice mají špičáky spíše kratší a velmi robustní, samci pak velmi robustní, ale relativně mnohem delší než mají samice. Pro gorily je typický velmi robustní postkraniální skelet, s relativně dlouhými předními končetinami. Skelet horní končetiny je skutečně mohutný, a to i skelet ruky, která je relativně krátká a široká a je ze všech lidoopů nejpodobnější ruce lidské. Palec na ruce je velmi robustní, ale také velmi dobře pohyblivý. Trup je poměrně krátký, předozadně oploštělý, sternum široké. Pánev je ve srovnání se šimpanzem robustnější, nižší a více "trojrozměrná". Kosti dolní končetiny jsou velmi robustní, u velkých samců extrémně robustní. Noha je relativně krátká a je dost široká, zvláště pak u gorily horské. Palec i další prsty jsou relativně kratší než u ostatních lidoopů a je poněkud méně pohyblivý. Noha gorily je ze všech primátů daleko nejpodobnější noze lidské.

Mozek je absolutně velký, ale, vzhledem k jejich obrovské hmotnosti, je relativně mnohem než u šimpanzů a samozřejmě také mnohem menší než u homininů. Stavbou je gorilí mozek velmi blízký mozku lidskému. Gorila má velmi výrazný velikostní i tvarový pohlavní dimorfismus. Samci jsou zpravidla dvojnásobně větší než samice. Mají robustnější lebku, delší a mohutnější špičáky, velmi výrazné sagitální a týlní hřebeny. Pro samce je typický takzvaný adolescentní spurt, kdy samec během dvou let téměř zdvojnásobuje svojí hmotnost. Gorila je oportunistický širokospektrální býložravec, pojídá velké množství kaloricky méně hodnotné potravy. Potravní spektrum jednotlivých poddruhů je silně ovlivněno ekosystémem a klimatem, ve kterém žijí. Potravní škála goril vede od vysokohorských populací goril, které jsou převážně listožravé a bylinožravé, až k populacím z deštných pralesů západní a centrální Afriky, které jsou převážně plodožravé. V případě plodožravých populací převládají v potravě spíše nedozrálé plody z více druhů rostlin. U goril také častá koprofágie, pojídání exkrementů, což ve skutečnosti znamená pojídání částečně natrávené potravy a její další zhodnocení v prostředí chudém na energeticky bohaté zdroje potravy.

Velký význam má potravní strategie založená na konzumaci takzvané pozemní bylinné vegetace s nižším obsahem proteinů a cukrů a vysokým obsahem vláknin - málo kvalitní pozemní bylinná vegetace. Tato potrava je pro gorily dobře a v dostatečné míře dostupná, ale je jí nutno konzumovat ve velkém množství, a také je třeba věnovat delší čas jejímu trávení. Protože zdroje plodů, stromy, keře i některé byliny, mají diskontinuální charakter, základní potravní strategií jedince je soustředit se především na svoje potravní teritorium a nikoliv na kontaktování ostatních jedinců. Tento rys zdůrazňuje



i nutnost konzumace velkého množství potravy, které je u obrovských goril nevyhnutelné. Gorily však běžně a pravidelně požívají živočišnou potravu, zejména hmyz, i když v nevelkém množství.

Sociální organizace goril je založena na malých sociálních jednotkách, které spolu komunikují a vytvářejí se sociální sítě. Jsou jednosamcové skupiny, které vytvářejí volnou fission-fusion strukturu. Samci jsou dominantní, stříbrohřbetý samec je dominantní celé skupině. Nejčastěji se kontaktuje s mláďaty po odstavu a se samicemi s mláďaty. Sociální vztahy a kontakty mezi samicemi jsou jasně založeny na příbuzenských vztazích. Sociální relace mezi samicemi mají egalitářský charakter, neexistuje mezi nimi žádná hierarchie. Agresivní i agonistické kontakty v diádách samic mají eskalační charakter a nemívají prakticky žádného vítěze. Z tohoto důvodu musí čas od času do sporů samic zasahovat dominantní stříbrohřbetý samec. Základem pro sociální vztahy starších dominantních samců jsou také příbuzenské vztahy. Samci dávají přednost kontaktům s dcerami a vnučkami. Regionální charakter sociální struktury je silně ovlivněn také dostupností, kvalitou a hustotou potravních zdrojů. V případě hojnosti potravních zdrojů se v sociální síti zvyšuje socializace a skupiny mají tendenci se zvětšovat a častěji komunikovat. Při jejich nedostatku se pak zvyšuje tendence k vytvoření soudržných jednosamcových nebo dvousamcových věkově strukturovaných skupin s uzavřenější sociální strukturou.

U goril migrují samci i samice, ale u různých populací v různé míře. V migračních tendencích musíme přísně rozlišovat vyskopostavené a nízkopostavené a mladé jedince. U plně dospělých jedinců jsou stříbrohřbetí samci filopatričtí, samice příležitostně migrují mezi skupinami. Obecně mají filopatričké tendence někdy spíše samci, jindy samice. Filopatrie samců však neznamená jen to, že zůstávají v "mateřské" skupině, ale i to, že zůstávají v jejím nejbližším okolí jako dominantní samci sousedních skupin. Více jak polovina sledovaných samic gorily měla potomky postupně ve dvou a nebo více skupinách. Dá se předpokládat, že migrace samic mezi sousedními skupinami bude mnohem větší než jsme se domnívali.

Sociální struktura skupiny i sociální vztahy uvnitř skupin jsou podstatným způsobem ovlivňovány velikostí skupiny, počtem dospělých samců, a podle všeho i typem ekosystému, dostupností potravních zdrojů a jejich kvalitou. Teritoria skupin se prolínají a nejsou hájena. Samci hájí pouze svou skupinu, a zejména říjné samice. Základní jednosamcová struktura, která je u goril nejčastější formou sociální struktury, je tedy jakousi formou déledobého partnerského vztahu, kdy samec poskytuje ochranu samicím i jejím mláďatům. Gorily mají sociální strukturu odpovídající v základních rysech jednoduché fission-fusion strukturu.

Chování je přirozeně ovlivněno značnou velikostí goril, a také poměrně malou velikostí jejich sociálních skupin. I když je v některých případech popisováno agresivní chování goril, ve skutečnosti patří gorily mezi nejméně agresivní primáty s dobře rozvinutou, i když méně intenzivní, socializací. Míra agonistického chování je u různých populací různá a nepochybně závisí na řadě faktorů. U goril existuje velmi široká škála hrozeb a ritualizovaných forem chování, známé jsou například údery plochou dlaní do hrudi jako hrozba u samců, které slouží ke snižování agrese ve skupině. Samci například stráví velmi mnoho času s mláďaty ve věku od tří do pěti let, která pečlivě chrání. V podstatě jedinými případy, kdy může docházet ke zvýšené agresivitě členů skupiny, je příchod nového samce do skupiny, nebo přítomnost výrazně dospívajícího samce, případně situace kdy se nerezidentní samec blíže kontaktuje s rezidentními samicemi a pokouší se s nimi pářit. Samozřejmě stříbrohřbetý samec dokáže být velmi agresivní a nebezpečný v případě napadení skupiny, zejména pak mláďat, která chrání.

**Rod šimpanz (*Pan*)** obývá pouze Afriku. Ve srovnání s gorilami mají šimpanzi podstatně rozsáhlejší areál s mnohem větší škálou ekosystémů. Vyskytují se na západě od Guiney po Angolu přes Středoafrickou republiku, Demokratickou republiku Kongo (Zair) a Súdán až po Ugandu, Tanzánii a Rwandu na východě. Obývají primární a sekundární deštné pralesy, galeriové pralesy a vlhké i suché lesostepi, savany a stepní formace i horské lesy až do nadmořské výšky 3000 metrů. Dávají spíše přednost mírně vlhkým nebo i sušším ekosystémům. Šimpanzi váží okolo 50 kilogramů a mají relativně malý pohlavní dimorfismus. Stavba těla šimpanzů je mnohem gracilní, což je zvláště patrné na samicích, jejichž hmot-

nost zřídka přesahuje 50 kilogramů, většinou se pohybuje okolo 40 kilogramů. Samci pak dosahují hmotnosti maximálně okolo 60 kilogramů. Srst šimpanzů je tmavá, poměrně řídká a dlouhá. Lebka i zuby mají charakteristickou morfologii. Lebka jako celek gracilní s daleko méně výraznými, většinou však zcela chybějícími hřebeny. Mozkovna je krátká a relativně velká. Maxilla a mandibula jsou mělké, nižší a prognátní, kosti skeletu obličeje jsou jakoby protažené dopředu. Nadočnicové oblouky jsou výrazně prominující, ale jsou poměrně gracilní. Řezáky jsou poměrně velké, vnitřní řezák je viditelně větší než vnější. Špičáky jsou robustní, nikdy však nejsou vysloveně dlouhé. Sklovina je relativně tenká.

Hrudník je relativně užší a hlubší než je hrudník gorily. Přední končetiny jsou jen o několik málo delší končetiny zadní. Kostí končetin jsou ve srovnání s gorilou daleko gracilnější, proporcionálně jsou však dost podobné. Femur je relativně krátký a štíhlý. Ruce i nohy jsou úzké, palec na noze je pohyblivý a delší, ruka má výborné manipulační schopnosti. Mozek šimpanzů je nejdokonalejší mezi primáty a, také relativně největší. S výjimkou některých částí týlního laloku se v základní stavbě podstatně neliší od mozku lidského. Také periferní nervový systém je velmi podobný lidskému. Percepce šimpanzů je mírně odlišná od lidské percepce, a to jak v barevném spektru, tak ve spektru zvukovém, které je posunuto podstatně výše, kdy horní hranice vnímavosti se posunuje výrazně nad 20 000 kHz. Ukazuje se, že nervový systém zřejmě není schopen ovládat vokální trakt natolik, aby vznikla jakákoliv forma mluvené řeči. Šimpanzí mozek je schopen analyzovat symboly a pojmy, takže šimpanzi jsou schopni používat různé formy znakové řeči a vytvářet nové pojmy. Znamená to, že jsou vyvinuta příslušná centra v mozkové kůře; v čelním, spánkovém i týlním laloku existují struktury i funkce v základních rysech plně srovnatelné s lidským mozkem.

Většina tělních soustav je velmi podobná soustavám lidským. Velmi podobné jsou mužské pohlavní orgány, kdy šimpanzi mají poměrně velký penis a značně velká varlata, která jsou dokonce relativně větší než lidská. Samičí pohlavní orgány jsou naopak dosti odlišné, a to především v období sexuální receptivity. U šimpanzích samic dochází totiž v období receptivity k výraznému zvětšení a změnám barvy vnějších pohlavních orgánů a přilehlé anogenitální oblasti. Tímto znakem se liší šimpanzi také od goril.

Potrava šimpanzů je velmi pestrá. Přes výraznou sezónní variabilitu je snad nejvhodnější klasifikovat šimpanze jako všežravce. V jejich potravě jsou totiž víceméně vyváženě zastoupeny všechny základní typy potravy, které jsou popisovány u primátů, tedy různé typy plodů a semen, listy, výhonky, kořínky a podobně, a také bezobratlí i obratlovců. Potravní spektrum šimpanzů je velmi variabilní, liší se nejen mezi oběma druhy šimpanzů, ale také mezi poddruhy i jednotlivými populacemi. Na straně jedné je potravní chování šimpanzů velmi přizpůsobivé až oportunistické, na straně druhé jsou v něm zřetelné potravní tradice.

Výběr vhodného typu potravy hraje u šimpanzů velmi důležitou roli. Například málo zralé plody jsou pojídány jen zřídka. Z bylinné stravy jsou vybírány ty nejvhodnější části rostlin, a je přísně rozlišováno, je-li rostlina vhodná k jídlu nebo k jiným účelům. Pozemní bylinná vegetace hraje důležitou roli i v potravním spektru šimpanzů. U šimpanzů se však jedná o rostliny, či jejich části, bohaté na proteiny, případně i sacharidy, s nízkým obsahem vláknin, tedy takzvanou kvalitní pozemní bylinnou vegetaci. Spolu s plody a potravou živočišného původu představuje i taková bylinná vegetace kvalitní a lehce stravitelnou potravu, která sice vyžaduje delší čas k jejímu získání, případně i zpracování, ale mnohem méně času k trávení. Šimpanzi tedy mohou přijímat menší množství kvalitnější stravy, ale musí věnovat více času učení se tomu jak potravu získat, a kde a kdy ji najít. Tento způsob získávání potravních zdrojů zvyšuje nároky na paměť, plánování, analýzu situace a další pokročilé funkce mozku. K získávání potravy jsou příležitostně využívány také nástroje, popřípadě poměrně složité postupy při přípravě potravy. Nástroje nikdy nehrají klíčovou roli při získávání určitého typu potravy. Šimpanzi systematicky využívají také léčivky a rostliny s digestivním účinkem.

Lokomoce šimpanzů je velmi pestrá a velmi obratná. Nejvýznamnější lokomoční adaptací je kotníkochoďectví a šplhání. Často se objevuje i závěsné chování a ručkování, občas také bipedie. Akrobatické schopnosti šimpanzů ve stromech jsou zřejmé, avšak neméně obdivuhodné jsou i jejich schopnosti pohybu na zemi. Bylo prokázáno, že i v komplikovaném pralesním podrostu dokáže šimpanz

vyvinout rychlost až 45 kilometrů za hodinu. Na této schopnosti se nepochybně významně podílí i rozvinutá nervová soustava šimpanzů.

Sociální struktura je typu fission-fusion, ale, na rozdíl od jiných primátů s podobnou sociální strukturou, je založena spíše na sociálních a socio-sexuálních vztazích ve skupině než na faktorech prostředí. Základem této sociální struktury jsou filopatričtí samci a migrující samice, zároveň však hrají velmi důležitou roli hrají i vztahy samic v dané skupině a také klanový systém založený na příbuznosti s určitou samicí, matkou. Velmi důležitým faktorem pro sociální strukturu šimpanzů, její dynamiku a stabilitu, může hrát i vytváření koalic a aliancí, které jsou mnohdy ovlivněny právě příbuzenskými vztahy zprostředkovanými matkou. Existuje jediný průkazný rodičovský vztah, a to matka - syn a matka - dcera. Prostřednictvím této vazby se udržují i sourozenecké vztahy, které se však uplatňují více u samců než u samic. V sociální struktuře šimpanzů se tím vlastně vytváří matrilineární struktura. Šimpanzi jsou do značné míry teritoriální a mohou teritorium dané skupiny hájit i velmi agresivním způsobem. Jak ukazují dlouhodobé studie sociální struktury šimpanzů, je teritorialita jednou přirozených vlastností sociální struktury šimpanzů.

Pohlavní cyklus u samic trvá 35 - 40 dnů. Gravidita pak v průměru dosahuje u obou druhů šimpanze 240 dnů. Reprodukce šimpanzů má pomalé tempo. Interval mezi jednotlivými porody může být u některých populací i sedm let, obvykle se pohybuje mezi pěti až šesti lety. U šimpanzů přichází sociální dospělost minimálně dva až tři roky po dospělosti pohlavní, zpravidla po desátém roce u samic a po třináctém roce u samců.

Potravní chování plně využívá velmi pokročilých schopností nervového systému a manipulačních schopností ruky. V potravním chování hraje důležitou roli učení, paměť a v některých případech také nástrojové chování. Šimpanzi jsou schopni velmi přesného aktivního vyhledávání vhodných potravních zdrojů, a také si potravu efektivním způsobem připravovat před jejím vlastním zpracováním v trávicím traktu. Přesně rozlišují typy rostlin na jedlé a jedovaté, a na rostliny použitelné k jiným účelům. Skutečně specifické je pak potravní chování související se získáváním živočišné potravy a zvláště lov. Ten může být u některých populací šimpanzů velmi kooperativní, a zpravidla je zakončen sdílením potravy mezi členy dané populace. Podle všeho je způsob lovu šimpanzů v základních rysech strategie lovu srovnatelný s lovem lidským, šimpanzi však k lovu používají nástroje jen výjimečně.

Sociální chování šimpanzů je velmi složité a komplexní. Je úzce propojeno s chováním agonistickým a rodičovským. Je vysoce ritualizované a jsou v něm také zřetelné lokální tradice, často je odvozené od agonistického nebo sexuálního chování. Rozvinutá mimika je nedílnou součástí sociálního, ale i agonistického chování. Šimpanz je schopen vyjádřit mimikou řadu pocitů a vhodně podbarvit určitá gesta a formy chování. Je však také schopen vyjadřovat falešné informace, tedy užívat určité formy lhaní. Pomocí různých forem sociálního a agonistického chování pak může určitý jedinec manipulovat s ostatními jedinci ve skupině. Sociální chování bývá doprovázeno vokalizací.

Důležitou součástí sociálního chování šimpanzů je grooming – společenské čištění srsti druhého jedince, který slouží k udržování sociálních kontaktů, i ke zvyšování sociálního statusu jedince nebo snižování agresivity. Grooming může být specificky směřovaný na konkrétní jedince, jedince vysoce postavené v hierarchii, potenciální spojence, sourozence a podobně. Důležitou součástí sociálního chování je reciprocita. Součástí repertoáru sociálního chování je například zdravení, kdy si šimpanzi někdy podávají ruce, objímání, vyjadřování úcty dominantnímu jedinci, včetně uznání nového vůdce nebo znovuuznání vůdce starého.

Dominance je ve skupině šimpanzů vždy kolektivní záležitostí. Vůdce je obvykle součástí vůdčí koalice, nemusí však být ve všech situacích respektován jako dominantní jedinec. Důležitá je také podpora, respekt a tolerance samic. U bonobů je taková podpora dokonce rozhodujícím faktorem ve fungování sociální struktury. Tetičkovské chování má u šimpanzů mnoho forem. Nejdůležitější pro rozvoj jedince i skupiny je u mladých a dospívajících samic, nejčastěji sester, dcer nebo příbuzných matky.

Herní chování šimpanzů je velmi rozmanité a zahrnuje širokou škálu chování; od různých honiček a sociálních kontaktů napodobujících chování dospělých, až po učení se manipulacím s předměty

a nástroji. Herní chování mláďat běžně přechází do forem socializačních a naopak. Herní chování se občas vyskytuje také u dospělých šimpanzů.

Rodičovské chování se projevuje výhradně ve vztahu matka - mláďe, což není u primátů až tak výjimečné. Výjimečná je ale výchovná role samice, která je nezastupitelná také vzhledem k relativně dlouhé ontogenezi šimpanzů. Matka učí mláďe řadu dovedností jako je rozpoznávání vhodné potravy, způsoby a formy kontaktů, a v neposlední řadě také jak a kdy používat nástroje. Samičky se pak učí jak pečovat o dítě. Vazba matka - potomek je u šimpanzů neobyčejně silná.

Agonistické chování má u šimpanzů širokou škálu projevů od velmi jemných náznaků hrozby pomocí drobných změn v chování nebo postojích až po velmi krutou agresi končící smrtí jedince. Agonistické chování šimpanzů má velmi důležitou a jednoznačně pozitivní roli v udržování stability sociální struktury. Je formou komunikace ve skupině šimpanzů, která vymezuje jak základy sociální struktury v dané skupině tak formu vztahů mezi jedinci. Většina konfliktů se totiž omezuje na řetěz hrozeb a předvádění se a není ve většině případů zakončen jakoukoliv formou skutečně agresivního chování. Důležitá je vazba agonistického chování a různých forem sociálního a socio-sexuálního chování, které se podílejí na tlumení konfliktů a udržování stability sociální struktury. Agonistické chování šimpanzů je často spojeno s vokalizací, která je zřejmě součástí systému neverbální komunikace šimpanzů.

Postkonfliktní chování, které je *de facto* součástí chování sociálního nebo socio-sexuálního, je u šimpanzů velmi rozvinuté. Existuje celá škála usmiřování a utěšování. Při usmiřování se často uplatňuje kontaktní chování typu objímání, podávání ruky, nabízení groomingu a podobně. Hlavní úlohou postkonfliktního chování u šimpanzů je, vedle snížení hladiny agrese i agresivity, také demonstrace, že konflikt skončil a situace ve skupině se normalizuje. Dominantní koalice tímto typem chování získává velmi silný nástroj na ovlivňování situace ve skupině a také ji obvykle dovedně využívá. U bonoba je část těchto mechanismů standardně převedena do specifického sexuálního a socio-sexuálního chování. U šimpanzů se takové socio-sexuální mechanismy uplatňují mnohem méně často.

Sexuální chování je typické vysokou promiskuitou samců i samic a zároveň výrazně rozvinutými formami sexuálního chování, které jsou pak zvláště zřetelné u šimpanzů bonobo. Charakteristické je nápadné zduření anogenitální oblasti samicobou druhů šimpanzů, které signalizuje maximální receptivitu samice (sexual swelling) a její připravenost k páření. Přestože je promiskuita u obou druhů šimpanzů nejčastější formou sexuálních kontaktů, v mnoha populacích šimpanzů nejsou výjimkou i konsortní páry, které se vzdalují od skupiny i po dobu několika dnů. Sexuální chování mohou některé samice v říji, někdy i samice mimo říji, využívat k získání málo dostupné potravy nebo ke zlepšení sociálního postavení.

Specifickým rysem chování šimpanzů je soustavné sdílení potravy, které má význam potravní i sociální. Nejčastěji je sdílena potrava obtížně získatelná, například maso středně velkých savců, nebo potrava zvláště oblíbená. Sdílení potravy může být v určitých případech chápáno jako určitá forma altruismu. Nápadná je polarizace některých specifických typů chování. Například v přírodě loví převážně samci a nástroje pravidelně používají a vyrábějí spíše samice. Výchovu mláďat zabezpečují výhradně samice, ochranu teritoria zase samci.

Vokalizace šimpanzů je bohatá a je často spojená se specifickou gestikulací, mimikou a převáděním. Šimpanzi vokalizací také označují teritorium skupiny a místo, ve kterém se daný jedinec či skupina nachází. Tento typ vokalizace souvisí s charakterem sociální struktury šimpanzů, který umožňuje dlouhodobější štěpení a následné spojování skupin.

Oba druhy šimpanzů dovedou vyrábět a používat nástroje, ale mezi kvalitou tohoto chování existují velké rozdíly. Obecně vzato existuje u šimpanze učenílivého nesrovnatelně širší škála používaných předmětů i vyráběných nástrojů než nalzáme u šimpanze bonobo. Používání nástrojů i jejich výrobu se šimpanzi musí učit od matky, a to poměrně dlouhou dobu. V souvislosti s používáním nástrojů je důležité, že materiál k jejich výrobě může být importován nebo může být vhodný nástroj na místo použití přinášen. Nástroje jsou používány opakovaně jen v krátkých časových intervalech, nikdy například druhý den. Vzhledem k velké variabilitě nástrojové činnosti i používaných nástrojů u jednotlivých druhů, poddruhů a populací budou podrobnější informace uvedeny v rámci jejich charakteristik.

**Šimpanz učenlivý** (*Pan troglodytes*) je z obou druhů šimpanzů robustnější, větší, ekologicky i behaviorálně více přizpůsobivý a žije také na mnohem rozsáhlejším areálu než šimpanz bonobo. Tento druh šimpanze žije na území na západ, sever a na východ od řeky Zair. Obývá velkou škálu ekosystémů od primárních a sekundárních deštných pralesů, přes galeriové a horské pralesy až po lesostepi, savany i stepní ekosystémy. Zjevně mu nevádí i suché ekosystémy. Šimpanz učenlivý má černohnědou až černou srst, u některých populací poměrně dlouhou. Mezi pohlavími neexistují žádné rozdíly ve zbarvení. Někteří dospělí jedinci mohou mít stříbřitá záda, a u obou pohlaví se poměrně často vyskytuje krátká bílá brada. Mláďata mají světle hnědě až růžově zbarvenou tvář, která postupně tmavne.

Lebka druhu *Pan troglodytes* je poměrně robustní s výraznými kostěnými strukturami. Skelet obličeje je velký s poměrně dlouhými čelistmi s výrazným prognatismem. Obličej je široký s ustupujícím čelem a výraznými nadočnicovými oblouky a široké je i horní tvrdé patro. Neurocranium je relativně nízké a dlouhé. Zuby se šimpanzů příliš neliší. U šimpanze učenlivého jsou řezáky poměrně nízké a široké, premoláry i moláry poměrně dlouhé. Existují mírné pohlavní rozdíly ve velikosti špičáků. Otěr povrchu korunek zubů je u různých zubů rozdílný a všeobecně je poměrně malý, což potvrzuje fakt, že šimpanz učenlivý konzumuje převážně měkkou stravu jako je zralé ovoce, mladé listy, výhonky, křehké byliny a maso.

Kosti dolní a zejména horní končetiny je poměrně robustní. Dolní končetina je poněkud kratší než končetina horní (je delší o 3 - 6 procent). Pánev šimpanze učenlivého je relativně dlouhá, ale také relativně široká a má celkově robustní stavbu. Trup je poměrně robustní, hrudník široký a svalnatý a tvoří zhruba dvě třetiny celkové tělesné hmotnosti. Horní končetiny jsou ve srovnání s dolními mnohem svalnatější a jsou také celkově mohutnější.

Mozek šimpanze učenlivého u samců mírně přesahuje 400 ccm, u samic je pak pod 390 ccm. Samice mají překvapivě vysokou relativní velikost mozku, větší než mají obvykle samci. Relativní velikost mozku samic šimpanzů je plně srovnatelná s ranými homininy.

Lokomoční aparát je velmi dobře přizpůsoben všem typům lokomoce, které šimpanz učenlivý používá. Dominantním způsobem lokomoce je kotníkochoďectví, pomocí kterého se *Pan troglodytes* pohybuje nejen na zemi, ale také na větších větvích na stromech. Dalším velmi častým způsobem lokomoce je šplhání a zavěšování. Občas se vyskytuje i ručkování, skákání a bipedie. Ve většině populací jsou samci častěji na zemi než samice a mláďata, ale arborealita a terestrialita dané populace je výrazně ovlivňována charakterem daného ekosystému. Šimpanz učenlivý je všeobecně velmi obratný při pohybu na zemi i ve stromech. Díky vysoce rozvinutému centrálnímu nervovému systému a velmi dobré znalosti prostředí, včetně dokonalé znalosti mechanických vlastností různých typů dřeva a stromů, dokáže ve stromech soutěžit v obratnosti s mnohem lehčími guerézami. Na zemi jsou schopnosti pohybu šimpanze učenlivého neméně pozoruhodné, protože dokáže běžet v pralesním podrostu i rychlostí přesahující 40 kilometrů za hodinu. Jedním z důvodů těchto vynikajících schopností je nepochybně existence pyramidových drah, která umožňuje rychlou nezávislou koordinaci činnosti předních a zadních končetin na základě poznatků, které jsou získávány v průběhu ontogeneze, i konkrétní analýzy prostředí, ve kterém se jedinec momentálně pohybuje.

Neméně pozoruhodné jsou i schopnosti fyziologických adaptací u šimpanzů, kteří jsou schopni reagovat na nepříznivé podmínky různým, většinou velmi efektivním způsobem. Mohou například v nepříznivých podmínkách snižovat tělesnou hmotnost nebo zpomalit reprodukční cyklus. Jsou schopni efektivně zpracovávat velmi různé potravní zdroje od hůře stravitelné pozemní bylinné vegetace s množstvím vlákniny až po maso a kosti. Pohlavní cyklus u samic šimpanze učenlivého trvá zhruba 5 týdnů. Šimpanz učenlivý má člověku velmi blízký prakticky celý ABO systém, chybí mu však skupina B. Geneticky je člověku neobyčejně blízký, jeho genotyp je však z hlediska vnitrodruhového pozoruhodně variabilní.

Z hlediska svého potravního spektra je šimpanz učenlivý jednoznačně všežravec a potravní oportunist. Své potravní spektrum si velmi efektivně přizpůsobuje dané sezóně, ekosystému i klimatickým podmínkám. Některé populace mohou mít za určitých podmínek v potravě až tři čtvrtiny plodů,

jiné zase až 20 procent masa. U většiny populací šimpanzů v potravním spektru velmi důležitou roli plody, které jsou, na rozdíl od goril, selektivně vybírány. V případě dostatečného množství vhodných potravních zdrojů šimpanz učenlivý pojídá jen optimálně dozrálé plody z určitých, dalo by se říci nejoblíbenějších, druhů rostlin. Šimpanzi pravidelně jedí i semena, ořechy, květy a mladé listy. U populací druhu *Pan troglodytes* žijících v otevřenějších pralesních a lesostepních formacích hraje důležitou roli i kvalitní pozemní bylinná vegetace, jejíž význam pak dále stoupá v otevřenějších savanových ekosystémech. V suchých ekosystémech jsou to i kořinky, hlízy a další podzemní části rostlin.

Důležitou součástí potravy šimpanze učenlivého je živočišná strava. Jsou to jak bezobratlí živočichové, zejména termity a mravenci, tak i malí a středně velcí obratlovci. Obratlovci jsou získáváni dvojnásobem. První je možno označit jako oportunistický, kdy je potrava (např. různí bezobratlí, larvy, vejce, malí obratlovci, ptáčata a mláďata) v podstatě sbírána tam kde na ní šimpanz narazí. Tento typ získávání potravy je stejný u obou pohlaví.

Druhý způsob získávání masité potravy je možno označit jako lov kořisti, predaci. Při lovu na sociální hmyz, většinou termity nebo mravence, je často využíván způsob lovu s pomocí nástroje, upravené větvičky, nebo dokonce několika specializovaných nástrojů. To využívají samice a mláďata, méně pak samci. Středně velcí obratlovci, zvláště guerézy, popřípadě antilopy, jsou loveni podobným způsobem jako loví šelmy, ale kořist není nikdy rutinně zabíjena. Lovecká strategie je u různých populací různá a je mimo jiné ovlivněna také typem oběti a strukturou prostředí. Lov může být jak individuální tak kolektivní. Šimpanzi využívají za určitých podmínek i velmi dobře koordinovaný skupinový lov. Po úspěšném lovu je ulovená potrava většinou sdílena. Sdílení masa má velmi důležitou úlohu v udržování a posilování sociální struktury šimpanzů druhu *Pan troglodytes*. V potravní strategii šimpanzů hraje významnou roli také nástrojové chování, které je však lokálně značně odlišné a je zaměřené pouze na získávání určitých, spíše lukrativních, typů potravy. Podle všeho používají nástroje k získávání potravy častěji samice, které také učí mláďata jak a kdy nástroje používat.

Sociální struktura šimpanze učenlivého je typu fission-fusion s filopatrickými samci, kteří jsou ve všech případech vůči samicím jednoznačně dominantní. Tato sociální struktura je značně proměnlivá a má u různých populací a v různých typech ekosystémů různé formy a varianty. Zdá se, že rozhodující roli zde hraje množství a kvalita potravních zdrojů, struktura ekosystému, a také množství receptivních samic. Samci jsou vždy filopatričtí, i když ne všichni samci ve skupině zůstávají. Samice téměř vždy odcházejí z rodné skupiny. Při rozdělení skupiny část samců migruje do nového teritoria spolu se samicemi. Nové samice jsou rezidentními samicemi přijímány často nepřátelsky, a někdy nejsou samice přijaty vůbec.

U šimpanze učenlivého jsou sociálnější samci. Samice jsou méně sociální a to jak ve vztahu k samcům, s výjimkou doby říje, tak k ostatním samicím. Někdy mohou samice projevovat i určité tendence k individualismu. Jedním z důležitých aspektů socializace je intenzivní péče o mláďata až do poměrně vysokého věku po odstavu. U některých populací se vytvářejí jednopohlavních samčí skupiny, které hlídají teritorium skupiny, kde samice žijí v korové části teritoria. V jiných populacích existují formy sociální struktury s intenzivními sociálními vazbami jak mezi samci, tak mezi samci a samicemi, případně i mezi samicemi. Samice hrají ve skupině velmi důležitou roli, protože se věnují po dlouhou dobu výchově mláďat, která chrání a učí je jak získávat potravu, jak se přiměřeně chovat k jiným jedincům a také jak a kdy používat nástroje a jak je vyrábět. Samice jsou schopné "adoptovat" a vychovávat osiřelá mláďata. Velmi důležité je tetičkovské chování, kde hraje rovněž důležitou úlohu výchova samic matkou.

Dominance samců ve skupině se uplatňuje různým způsobem. Důležitou roli vždy hrají koalice a aliance a také rodinné vztahy. Jedinec může zvýšit své postavení v hierarchii různým způsobem, od "klasického" silového způsobu až po jemné nuance v chování a prokázání mimořádných psychických a rozumových schopností. Toto postavení je zpravidla potvrzováno celou komunitou. V některých skupinách šimpanzů nemusí být nový dominantní jedinec delší dobu plně respektován. Samice zde mohou hrát důležitou, ale nikdy rozhodující roli. Pro dominanci dospělých samců a její udržování nejsou pouze důležité fyzické a psychické schopnosti daného jedince, ale i určité osobnostní vlastnosti.

Charismatictí, bystří a komunikativní jedinci jsou schopni své postavení udržovat dlouhodobě, s nižší intenzitou konfliktů a vyšší stabilitou sociálních vztahů ve skupině. I v tomto případě existuje velká meziskupinová variabilita, protože někdy jsou ve skupině koalice a aliance základem sociální organizace, jindy zase hrají důležitou roli také vztahy samců a samic. Některé skupiny loví organizovaným způsobem, u jiných je lov individuální a nepravidelný.

Ukazuje se také, že šimpanz učenlivý je schopen i agresivního rozšiřování teritoria skupiny, nebo "udržování svých strategických zájmů preventivním úderem" na území sousední skupiny. Samci jedné skupiny dokázali v poměrně krátké doby extrémně agresivním způsobem zlikvidovat samce ze sousední "konkurenční" skupiny, nebo dokonce celou sousední skupinu. Nakolik jsou tyto agresivní akce zapříčiněny ekologicky, a nakolik jinými faktory, zatím nevíme. U šimpanze učenlivého je známo zabíjení mláďat, infanticida, a také s ní spojený kanibalismus. Příčiny tohoto jevu je obtížné přesně odhadnout.

Chování šimpanze učenlivého je velmi vyspělé, a díky širokému repertoáru mimiky a gest je sofistikované a komplikované. Chování je ovlivněno nejen velikostí a složením skupiny a nejrůznějšími ekologickými podmínkami, ale také lokálními tradicemi, které se v dané skupině vyvíjejí exaptivně. Chování šimpanze učenlivého je nejvýrazněji ovlivněno sociálními a agonistickými vztahy ve skupině a také vnitroskupinovými vztahy jako jsou koalice, aliance a rodinný klan. Významnou úlohu hraje také kooperace a určité prvky altruismu projevující se například při sdílení potravy a v péči o osiřelá mláďata. Chování může být v určitých případech přísně selektivní a cílené na určité jedince. Donor chování je tedy schopen předvídat chování jedince-příjemce a předpokládat nejpravděpodobnější reakci.

Tento jev byl prokázán u divoce žijících šimpanzů i u šimpanzů v zajetí, a velmi podrobně analyzován. Předpokládá se, že takový typ chování vyžaduje velice složitou časovou a strukturální analýzu situace včetně důsledků, které z ní vyplývají. Taková schopnost šimpanzů byla označena jako **Machiaveliánská inteligence**. Ta zahrnuje mimo jiné i podávání nepravdivých informací, cílenou manipulaci s určitým jedincem za účelem ovlivnění jiného jedince, případně skupiny jedinců (například aliance), nebo zlepšení sociálního statusu daného jedince. Podobně se může tento typ inteligence projevovat i při manipulaci s předměty, výrobě nástrojů nebo modifikaci životního prostředí.

Velmi důležitou roli hrají v chování šimpanze učenlivého postkonfliktní mechanismy, které se uplatňují nejen v návaznosti na agonistické chování *sensu stricto*, ale ve všech typech chování, kde vznikají konfliktní situace. Postkonfliktní mechanismy mají u tohoto druhu šimpanzů obrovskou škálu variant a jsou uplatňovány jak individuálně tak ve skupinách. Mezi nejdůležitější postkonfliktní mechanismy patří usmiřování a utěšování.

Při usmiřování může být iniciátorem chování jak agresor tak oběť v závislosti na postavení v hierarchii. Při usmiřování se jedinci často objímají, líbají, podávají si ruce nebo se dotýkají, popřípadě se různým způsobem groomingují. Usmiřování má u šimpanze učenlivého význam nejen z hlediska řešení konfliktu samotného, ale také z hlediska existence a vytváření koalic, presentace a upevňování sociálního statusu. Utěšování je u šimpanzů podstatně složitější a komplexnější jev. Dochází k němu v případě, že napadený nebo ukřivděný jedinec byl odmítnut v usmiřování nebo z nějakých důvodů, například z důvodu velmi ostré agrese, vůbec k procesu usmiřování nedošlo. Cílem je buď prosté snížení agrese, hledání prostředníka pro usmíření, nebo výzva o pomoc při konfliktu.

Pro šimpanze učenlivého je typické plynulé přecházení z jednoho typu chování do druhého a zpět. To se markantně projevuje právě v konfliktních situacích. Je to způsobeno i tím, že chování šimpanzů je velmi komplexní a dynamické, a vždy je ho nutno chápat v určitém sociálním kontextu. Proto je nutno v tomto kontextu se zabývat určitými komplexy chování, například postkonfliktními mechanismy, socio-sexuálním chováním, vytvářením koalic, a podobně. U většiny typů chování se rovněž projevuje specifická vokalizace, například kontaktní vokalizace, potravní vokalizace, atd. V tomto smyslu lze vymezit jednotlivé typy chování pouze velmi obecně, nicméně je to nezbytné mimo jiné i z hlediska hlubšího pochopení těchto behaviorálních komplexů.

Potravní chování šimpanze učenlivého má celou řadu různých forem od prostého sběru potravy

až po velmi složité manipulaci s potravou či potravními zdroji a používání nástrojů pro získávání potravy. Ve formování potravního chování hraje nepochybně důležitou úlohu učení, hra a pomoc ostatních jedinců, zvláště matky a sourozenců. Pokud je to možné, je u dospělců potrava velmi pečlivě vybírána a potravní zdroje jsou využívány intenzivně. Například plody jsou sklizeny postupně, tak jak dozrávají. Nástrojové chování a lov se vyskytují v potravním chování šimpanze učenlivého v míře mezi primáty ojedinělé. Oba tyto fenomény jsou však velmi variabilní. Vyskytují se u jednotlivých populací v různé míře a v různých formách. Jejich bezprostřední význam pro získávání potravy nemusí být velký.

Nástroje nemají universální charakter. Různé populace šimpanzů například rozbíjejí různé druhy ořechů, ale nástroje nejsou nikdy používány k rozbíjení všech druhů ořechů. Podobně jsou někde modifikovanými větvičkami loveni termity, ale ne mravenci a naopak. Jiné populace používají nástroje pouze k narušení stěn termityš, avšak ne k jejich lovu, atd. Mnohdy se nástroje využívají k čištění úst nebo rukou. Můžeme hovořit i o vytváření určitých kulturních tradic. Vzhledem k vysokým intelektuálním schopnostem šimpanze učenlivého může být motivace k výrobě a používání nástrojů způsobena také neadaptivními faktory, avšak nejrozvinutější nástrojový set mají šimpanzi v Senegalu, v poměrně nepříznivých podmínkách, tedy adaptivní aspekt nástrojového chování může záviset i na situaci dané populace. Používání nástrojů má i svůj sociální význam už proto, že se jej děti učí od matky a dcery tuto schopnost dále předávají svým potomkům. Kamenné nástroje mohou být využívány k dělení a následovnému sdílení velkých plodů. Zdá se tedy, že používání nástrojů šimpanzů může mít adaptivní charakter, protože šimpanzi vyrábějí a používají větší a širší škálu nástrojů v nepříznivých podmínkách. Například bylo prokázáno, že šimpanzi jsou schopni použít nástrojů jako primitivní pastí, ale většinou tuto schopnost nevyužívají a jednoznačně dávají přednost kontaktnímu lovu. V Senegalu však samice loví malé savce právě do pastí s pomocí "oštěpu". Lov samců je vždy, a to s jistým vzrušením, sledován členy komunity a dobrý výsledek se může pozitivně odrazit na sociálním statusu lovce. Na rozdíl od nástrojového chování může mít lov z hlediska potravního spektra po určitou část roku velký význam. Je to jediný destruktivní typ potravního chování šimpanze učenlivého. Šimpanzi mohou totiž zabít během sezóny intenzivního lovu až 30 procent populace gueréz, a to bez ohledu na to, zda je lov kolektivní nebo individuální. Lov hmyzu je většinou individuální záležitost, někdy se ho účastní spolu s matkou také mládě. Úspěšnost lovu je různá, u individuálního způsobu lovu je nižší. Lovu se účastní podle typu kořisti v mnoha případech jen jedno z pohlaví. U lovu hmyzu jsou to často samice, u lovu větších obratlovců téměř výhradně samci. V případě kolektivního lovu jsou lovci výhradně samci.

Po úspěšném lovu na středně velké obratlovce sdílí maso spolu s lovcem více jedinců, a to bez ohledu na konkrétní techniku lovu. Způsob sdílení je u každé populace různý, důležitou roli zde hraje konkrétní forma sociální struktury u dané populace, hojnost potravy, příbuznost, aktivita určitého jedince, a někdy i pohlaví jedince. V neposlední řadě je to také tradice dané sociální skupiny. Někdy je distribuce masa ve skupině poměrně rovnoměrná, jindy získává maso především lovec a jeho přátelé. Vedle masa jedí šimpanzi také šlachy, kůži, morek a konce kostí, které jim mohou sloužit jako zdroj minerálních látek.

Sociální chování šimpanzů druhu *Pan troglodytes* je neobyčejně variabilní a pestré. Často je úzce propojeno s chováním agonistickým a sexuálním u dospělých jedinců a s agonistickým a herním chováním u juvenilních a subadultních jedinců. U šimpanzů se většinou jedná o komplexní chování úzce vázané na další jedince, například na partnery v koalici či alianci, u samců na samici a naopak, na rodinné příslušníky, atd. Problém složitosti interpretace sociálního chování šimpanzů spočívá v tom, že u šimpanzů jsou sociální chování a sociální vazby ovlivňovány takovými faktory jako je přátelství a nepřátelství, soutěživost mezi jedinci a skupinami jedinců a v neposlední řadě i oportunismus v sociálním chování a vytváření koalic a aliancí. Na sociální chování má nepochybně vliv i velikost skupiny a charakter a dostupnost potravních zdrojů, její momentální složení s ohledem na věk a pohlaví, počet plně dospělých samců a říjných samic, a také "kulturní" tradice dané skupiny. Socializační chování partnerů v koalici může být zároveň projevem jejich soutěže, tedy projevem agonistického charakteru.



I když je u šimpanze učenílivého získávání receptivní samice velmi důležitou součástí chování, nehrají nikdy sexuální vztahy a sexuální chování zásadní roli, jsou spíše výsledkem realizace určitých sociálních vazeb, mimo jiné u určitého konsensu v komunitě ve které žijí.

Jedním ze základních projevů sociálního chování šimpanzů je grooming. Formy groomingu začínají od prostého sociálního kontaktu dvou jedinců ve skupině, kdy se mohou vyskytovat i prvky komfortního chování. Pokročilejšími formami groomingu jsou různé formy socializace, například v případě kdy nabídne dominantní samec jinému jedinci možnost groomingu, cílené kontakty jedinců například při usmiřování, vytváření koalicí nebo konsortních párů mezi níže postaveným samcem a samicí. Existují také sociálně velmi komplikované formy groomingu, například v případě kdy dominantní samec grooming nabízí, přijímá nebo odmítá sociálně jasně vymezeným jedincům, tedy při utěšování, získávání nových členů do koalice, monopolizaci receptivní samice, a podobně. Důležité jsou i další typy kontaktního chování jako objímání, líbání, podávání a doteky rukou. Tyto projevy často doprovází nebo předchází specifická vokalizace a mimika, které určují přesný kontext tohoto chování. Obvykle jsou součástí rituálu setkání, pozdravu nebo vyjadřování podřízenosti a nadřízenosti, ale také usmiřování a utěšování, a může na ně navazovat grooming.

Mezi specifické formy kontaktního sociálního chování mezi samci a samicemi patří předvádění a dotýkání se anogenitální oblasti samic, zejména samic v říji. Na toto socio-sexuální chování často přímo navazuje chování sexuální. U šimpanze učenílivého nejeví samci zájem o adolescentní samice. Existují i některé pokročilé formy sociálního chování, například tzv. deštný tanec dospělých samců nebo trhání a šustění listy určitých druhů rostlin v noci.

Agonistické chování šimpanzů je přinejmenším stejně pestré jako je chování sociální, s nímž ho úzce spojuje komplex postkonfliktního chování. Jeho formy se mohou pohybovat od velmi jemných, často kontextuálních, hrozeb, předvádění se a soutěžení, přes klasické formy hrozeb a demonstrace síly až po agresivní typy chování jako jsou honičky a kontaktní agrese. Pro šimpanze učenílivého je typické že agonistické chování může nabývat velmi agresivních forem. Někdy může být zakončeno dokonce záměrným ubitím obětí agrese.

Za zcela specifickou formu agonistického chování je možno u šimpanze učenílivého považovat i lov, protože vokalizace i vzrušení jedinců, kteří se lovu přímo neúčastní, jsou velmi podobné vokalizaci a reakcím při agonistickém chování. Lov má kromě potravního významu také funkci sociální, totiž snižování vnitroskupinové agresivity a zvyšování socializace ve skupině, která se výrazně stupňuje bezprostředně po lovu. Lov může znamenat u šimpanze učenílivého určitou obdobu sportu a soutěžení tak jak ji známe u člověka.

Typickými prvky agonistického chování u druhu *Pan troglodytes* jsou různé formy hrozeb od mimických výstrah až po předvádění se, vrhání předmětů, divoký běh a skákání, a trhání a ničení vegetace. Hrozby přecházejí do otevřené agrese vůči dospělému jedinci jen zřídka. Intenzivní vokalizace šimpanzů, ke které dochází během vytvářejícího se konfliktu, nemá ve většině případů charakter podpory některého z jedinců, ale je spíše určitou formou neverbální komunikace, která má ostatní jedince informovat o postavení daného jedince v konfliktu. Přes značnou hlučnost a dynamičnost, které pravidelně doprovázejí eskalující se hrozby ve skupině šimpanzů, končí většina konfliktních situací a hrozeb předváděním síly.

V případě, že hrozba začíná přecházet do agresivních forem chování je hrozící jedinec buď blokován jinými členy skupiny, například členy koalice do které patří potenciální oběť nebo příbuznými jedinci, nebo je agrese přeměřována na jiný objekt či jiného jedince, který není schopen efektivní obrany nebo útěku. Velice častou formou agonistického chování je konfrontace, ke které dochází jak na úrovni jedinců tak mezi koalicemi. Konfrontaci můžeme chápat jako komplex chování, kdy dva jedinci nebo dvě skupiny jedinců soupeří o potravu, samici, samce, postavení v hierarchii, přijetí do koalice a podobně, navzájem hrozí, předvádějí se nebo se jiným způsobem snaží omezit soupeřícího jedince nebo skupinu. Zde je velmi důležitou rolí oportunistus v sociálních vztazích šimpanzů, který je prevencí proti velmi agresivním formám agonistického chování. Ve většině případů totiž strana, která začíná prohrávat, buď rychle ustoupí nebo hledá podporu u dalších jedinců. Tím se konflikt buď

definitivně uklidní nebo rozptýlí do jakési "veřejné diskuse", ve které obvykle není ani jasných vítězů ani poražených. Pak se většinou vše vrací do stavu jaký byl před konfliktem.

U šimpanzů je velmi pestré a rozvinuté i herní chování, které se občas vyskytuje také u dospělých jedinců, což je u dospělých primátů, kromě člověka, výjimečné. U mladých šimpanzů mají mnohé formy herního chování v sobě integrálně zahrnuté prvky učení. Je to například manipulace s předměty a s potravou pod dozorem matky či starších sourozenců, reakce dominantních jedinců na hru, zkoušky pevnosti a pružnosti větví a kontakty mezi jedinci stejného i různého věku. U samic to je také hra s kojenci, kdy se učí manipulovat s velmi malými mláďaty. Velmi důležitá je úloha herního chování pro zvládnutí řady dovedností jako je nástrojové chování, chování při konfliktu nebo výběr potravy, kdy mláďata napodobují matku a ostatní samice nebo samce. Při hře se samozřejmě ztrácí původní význam daného chování. Napodobení hrozby samce tedy není skutečnou hrozbou, ale mladý jedinec se učí formu a dovednosti důležité pro použití daného chování až tento jedinec dospěje.

Herní chování jako takové zčásti přebírá socializační funkci a s jeho pomocí se mláďata přirozeně zapojují do sociálních struktur skupiny. V tomto procesu však existují zřetelné rozdíly mezi pohlavími. Do vlastní sociální struktury skupiny se u šimpanze učenlivého postupně zapojují především samečci, kteří jsou filopatričtí stejně jako dospělí samci, kteří tvoří u šimpanze učenlivého základ sociální struktury. Mnohá koaliční partnerství nebo rivality se u samečků zakládají již v rámci herního chování. Samičky se zapojují prostřednictvím matek spíše do struktury rodinného klanu. Při hře totiž přicházejí do styku především se sourozenci, matkou a ostatními samicemi.

Sexuální chování je, vzhledem k převažující promiskuitě samic a socializaci rituálů předcházejících vlastnímu sexuálnímu chování, poměrně chudé. Kopulace je většinou dorzo-ventrální, může se několikrát opakovat nebo může poměrně v rychlém sledu za sebou kopulovat s jednou samicí několik samců. Dospělí samci šimpanze učenlivého odmítají kopulaci s adolescentními samicemi, i když jsou ve vrcholné říji. Iniciativa ke kopulaci může přicházet jak od samce, tak od samice. Samice jsou v době říje při vyhledávání samců a nabízení se ke kopulaci velmi aktivní a, pokud jsou ve vrcholné říji, může mezi nimi docházet i k soutěži o dominantní samce. I šimpanzů učenlivých má vlastní kopulace zřejmě jistou atraktivitu, protože pozorování chování říjných šimpanzích samic ukázalo, že výměnou za kopulaci může samice od samce dostat například kus uloveného masa či oblíbenou potravu, nebo dokonce ochranu a podporu v rámci komunity. Také se však ukázalo, že samec si vybírá, a ne s každou samicí je ochoten kopulovat a realizovat takovýto výměnný obchod.

**Šimpanz bonobo** (*Pan paniscus*) byl objeven až ve dvacátých letech dvacátého století. Je lehce stavěný s relativně štíhlým trupem i končetinami. Vyskytuje se alopatricky s šimpanzem učenlivým, který žije na sever, západ a východ od bonoba. Areál výskytu obou druhů se nikde nepřekrývá, protože bonobo žije výhradně na území jižně od řeky Zaire, která tvoří přirozenou přírodní hranici mezi oběma druhy. Obývá tropické primární a sekundární nížinné deštné pralesy v centrální části Zairu (Demokratická republika Kongo), nikdy se nevyskytuje mimo tento typ ekosystémů. Z tohoto hlediska je to jediný čistě pralesní africký lidoop. Je černě, případně tmavohnědě, zbarvený a jeho mláďata se rodí s černě zbarveným obličejem. Mezi samci a samicemi není naprosto žádný rozdíl ve zbarvení. Mláďata šimpanze bonoba mívají větší a širší nozdry než mláďata šimpanze učenlivého.

Lebka šimpanze bonobo, *Pan paniscus*, je ve srovnání s ostatními lidoopy poměrně gracilní, jakoby dětská. Má relativně malé splanchnokranium a poměrně výraznou, klenutou frontální oblast. U samců ani u samic se nevyskytuje prakticky žádná *crista sagittalis* ani hřebeny v týlní oblasti. Splanchnokranium je ve srovnání s šimpanzem učenlivým relativně úzké stejně jako čelisti a horní tvrdé patro. Neurocranium je klenuté a dosti krátké, charakteristické je vyklenuté čelo za gracilními nadočnicovými oblouky. Týlní otvor se nachází v podstatě až v centrální části báze lební. Zuby bonoba jsou dosti podobné šimpanzi učenlivému, řezáky jsou ale vyšší a užší než u šimpanze učenlivého.

Kosti dolní a především horní končetiny jsou relativně gracilní. Dolní končetina je nepatrně kratší než končetina horní. Pánev šimpanze bonobo je relativně dlouhá, úzká a gracilní. Dolní končetiny jsou ve srovnání s horními končetinami svalnatější, mají téměř o 10 procent více svalové hmoty, a jsou

také poněkud robustnější než končetiny horní. Trup je gracilní a relativně krátký. Trup tvoří přibližně 60 procent celkové tělesné hmotnosti. Období receptivity samic i gestace u bonobů poněkud delší než u druhu *Pan troglodytes*, cyklus trvá až 40 dnů. Vlastní zduření je u bonobů poněkud delší než u šimpanze učenlivého. Mozek bonoba je velikostí srovnatelný s mozkem druhu *Pan troglodytes*. Nejdůležitějším typem lokomoce je i u bonoba kotníkochoďectví, které používá na zemi a také ve stromech. Velký význam má pro bonoba lokomoce stromová, jako je šplhání, zavěšování a ručkování.

Sérologicky je bonobo neobyčejně blízký člověku. Jeho krevní skupiny AB0 jsou však mnohem méně variabilní ve srovnání s člověkem i šimpanzem učenlivým. Má totiž pouze krevní skupinu A, téměř totožnou s lidskou skupinou A<sub>1</sub>. Také ostatní krevní skupiny jsou u bonobů ve srovnání s člověkem nebo šimpanzem učenlivým méně variabilní.

Potravní spektrum šimpanze bonoba je podobné potravnímu spektru šimpanze učenlivého. Některé starší srovnávací studie totiž nebraly v úvahu, že bonobo žije pouze v pralesích, zatímco šimpanzi druhu *Pan troglodytes* v různých typech ekosystémů. Byly tak nekorektně srovnávány šimpanzi žijící v lesostepích a galeriových pralesích s bonoby žijícími v deštném pralesi. Na rozdíl od šimpanze učenlivého však je v potravě bonoba méně potravy živočišného původu a více kvalitní pozemní bylinné vegetace a zralých plodů. Bonobové pravidelně pojídají mravence, termity, červy, plže a další bezobratlé, a také malé obratlovce. Loví jen občas, avšak sociální aspekty lovu se příliš neliší od šimpanze východního. Po úspěšném lovu je potrava sdílena, stejně jako mohou být sdíleny i některé typy potravy rostlinného původu, například velké plody.

Sociální struktura šimpanze bonoba je typu fission-fusion. Komunity dosahují obvykle velikosti mnoha desítek jedinců, udává se velikost 50 - 200 jedinců. Samci jsou filopatričtí a samice migrují, přichází samice nejsou ve většině případů v nové skupině přijímány nepřátelsky. I když jsou bonobové teritoriální, skupiny se při setkání nechovají nepřátelsky.

Podstatně rozdílné mezi bonobem a šimpanzem učenlivým jsou však základní sociální vztahy v sociální struktuře. Jedním z charakteristických rysů je, že jak u samců tak u samic jsou vztahy utvářeny hierarchicky, tedy ve skupině jsou dominantní samci i dominantní samice. V některých případech mají samice ve skupině dominující postavení. Jednou z příčin je také to, že mezi samice jsou, na rozdíl od samců, velmi časté a intenzivní sociální a socio-sexuální vztahy, což prokazuje například četnost groomingu a jiných kontaktních aktivit, častost sdílení potravy i časté socio-sexuální chování mezi samicemi. Druhou z příčin je další typický znak sociální struktury bonobů, a to je velmi těsný vztah mezi matkou a syny. Matka často výrazně podporuje syna při upevňování či zvyšování sociálního statusu a v případě nutnosti podporuje také syn matku.

Potravní chování bonobů je velmi pestré a je propojeno mnoha socializačními a socio-sexuálními prvky. Velmi často se jedinci o potravu navzájem žádají, potravu sdílejí a dokonce v určitém případě může níže postavený jedinec odebrat potravu dominantnímu jedinci. Vedle klasického sběru rostlinné a živočišné potravy na zemi a ve stromech, je potrava získávána i ve vodě, například ryby, a také pod zemí, například různí červi a části rostlin. Hojné potravní zdroje mohou přispívat u bonobů k vytváření větších skupin se sociální tolerancí a výraznou tendencí ke sdružování se. To platí i o lovu, který je sice občasný a nepravidelný, ale také v tomto případě dochází ke shromažďování více jedinců a vysoké socializaci.

Sociální chování bonobů je bohaté a má mnoho různých forem, včetně forem socio-sexuálního chování, a podílejí se na něm stejnou měrou samice, samci i mláďata. Socializace mezi samci je méně výrazná, protože jejich vzájemné kontakty jsou méně časté než u samic. Přesto se i samci poměrně často groomingují, občas i sdílejí potravu a vytvářejí koalice. Mezi samci je více soutěživých vztahů, protože ve skupině bonobů je zpravidla poměrně málo pohlavně plně dospělých samic. Naopak mezi samicemi, a také mezi samci a samicemi, dochází k častým kontaktům. Časté je groomingování a rovněž kontakty, které přecházejí v různé formy socio-sexuálního i vysloveně sexuálního chování. Běžné je sdílení potravy, společné pojídání potravy, a to i po úspěšném lovu, předávání si potravy a žebrání o potravu. Dochází také k potvrzování postavení, zdravení, vyjadřování úcty.

Sexuální chování je u bonobů velmi pestré má největší množství forem mezi primáty. V mno-

ha případech se ale nejedná o sexuální chování v úzkém slova smyslu, ale o chování socio-sexuální, které u bonobů nahrazuje některé formy a prvky chování sociálního *sensu stricto*, tak jak jej známe u šimpanze učenlivého. Kopulace je u divoce žijících bonobů nejčastěji dorso-ventrální a asi z jedné třetiny ventro-ventrální. Sexuální chování je možno rozdělit na reprodukční a nereprodukční. Nereprodukční sexuální chování má ve většině případů jasný socio-sexuální kontext a je praktikováno jak mezi různým pohlavím, heterosexuálně, i mezi jedinci stejného pohlaví. Takové chování zahrnuje nejen jedince dospělé, ale i subadultní a nedospělé, a to v nejrůznějších kombinacích.

Sexuální kontakty mezi samci jsou vzácné. Kontakty mezi samicemi jsou velmi časté a nejčastěji se jedná o vzájemné tření genitálií, takzvaný *GG rubbing*. Mají jasně socializační charakter, někdy představují jistou formu zdravení, jindy nahrazují v dané situaci grooming. Nejčastější forma *GG rubbingu* připomíná dokonce mateřské chování. Většinou tyto sexuální a socio-sexuální kontakty předcházejí, nebo následují, různé formy sociálního chování, například grooming, nebo následují po konfliktních situacích. Mnohdy tyto nereprodukční sexuální kontakty nahrazují nebo doplňují klasické usmiřování po konfliktu mezi samicemi.

Heterosexuální sexuální chování je v základních rysech podobné sexuálnímu chování šimpanze učenlivého. Více než jedna třetina heterosexuálních kontaktů je mimo maximální ovulaci. Samice šimpanze bonobo jsou méně aktivní při vyhledávání partnera k páření v době říje. Samci bonobů jsou sexuálně aktivní a neodmítají ani páření s adolescentními samicemi.

gonistické chování je u bonobů mnohem méně pestré než u šimpanze učenlivého. V zásadě se omezuje na hrozby, předvádění se a demonstraci síly. Skutečně agresivní formy chování jsou velmi vzácné a většinou se jedná o kousnutí protivníka nebo údery. Nikdy nebyly pozorovány vysloveně agresivní brutální útoky. Herní i rodičovské chování je v podstatných rysech podobné jako u ostatních šimpanzích populací žijících v pralesním prostředí. Nástrojové chování je u bonobů málo rozvinuté. Bonobové mají i bohatou vokalizaci. Oznamují tak objevení vhodných potravních zdrojů, nebezpečí a používají také kontaktní zvuky. Tito šimpanzi mají zvláštní vokalizaci při páření. Charakteristické je také dálkové volání, dobře slyšitelné až na dva kilometry.