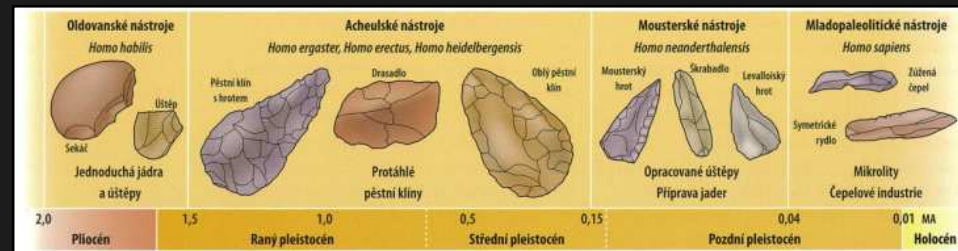
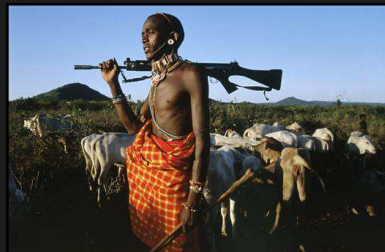
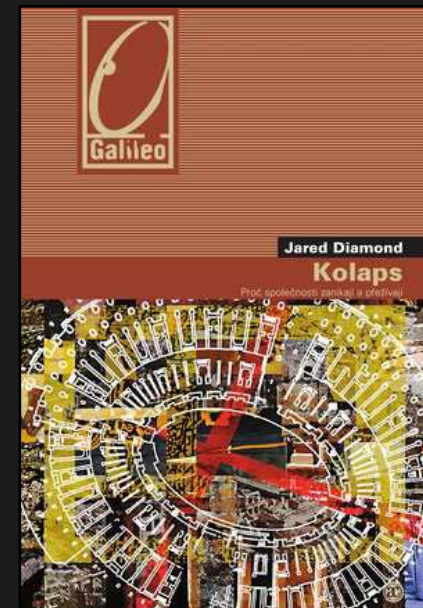
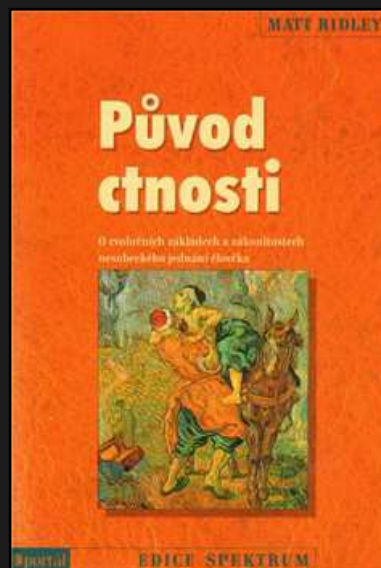
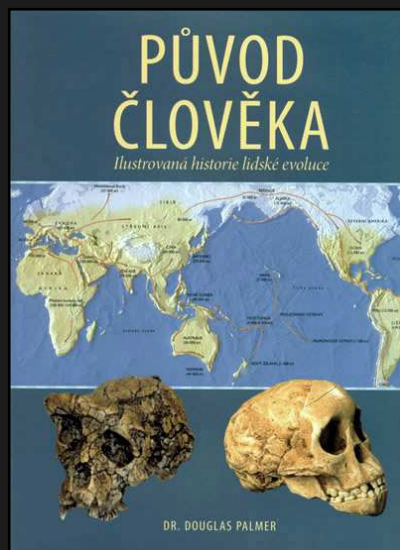
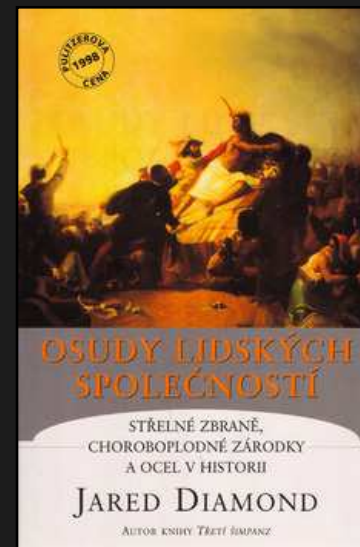
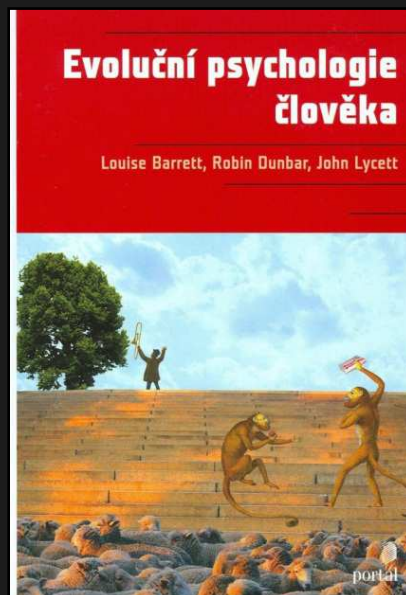
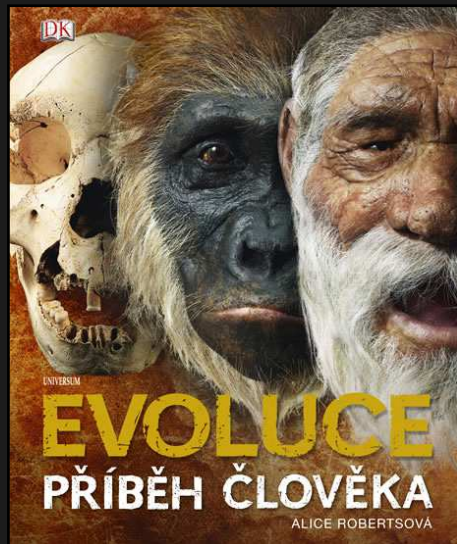


Evoluční biologie člověka KZO/271

1. Primáti
- 2.-3. Vznik člověka (hominizace)
4. Člověk vs. šimpanz
5. Evoluce lidské ontogeneze
6. Sex
7. Lidská rodina
8. Kultura (zvířecí a lidská)
9. Etnická diferenciacce
10. Ekologie člověka (= ekonomie)
- 11.-12. Populační historie lidstva



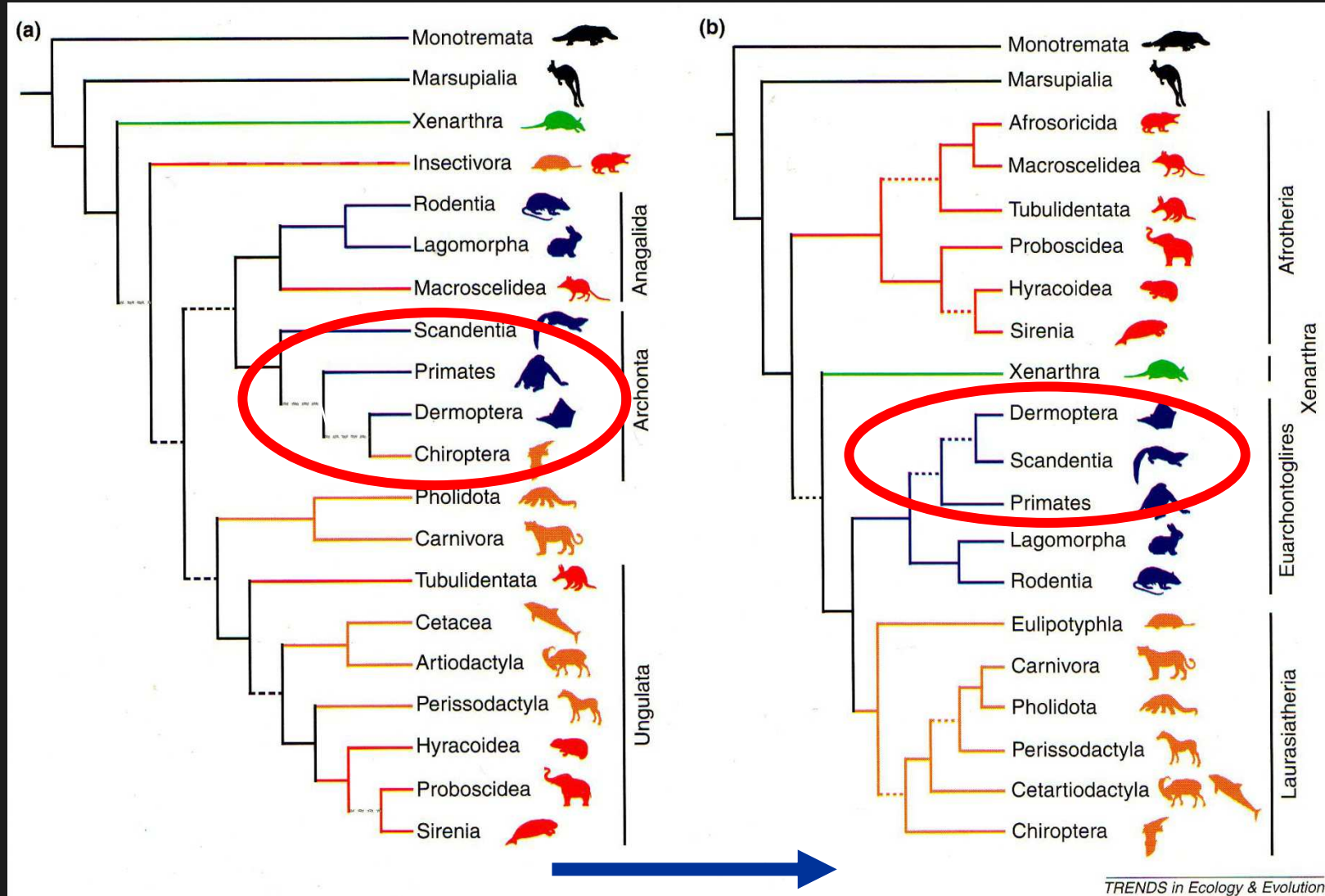


Primáti

- Systematické zařazení
- Fylogeneze
- Diverzita
- Klíčové adaptace

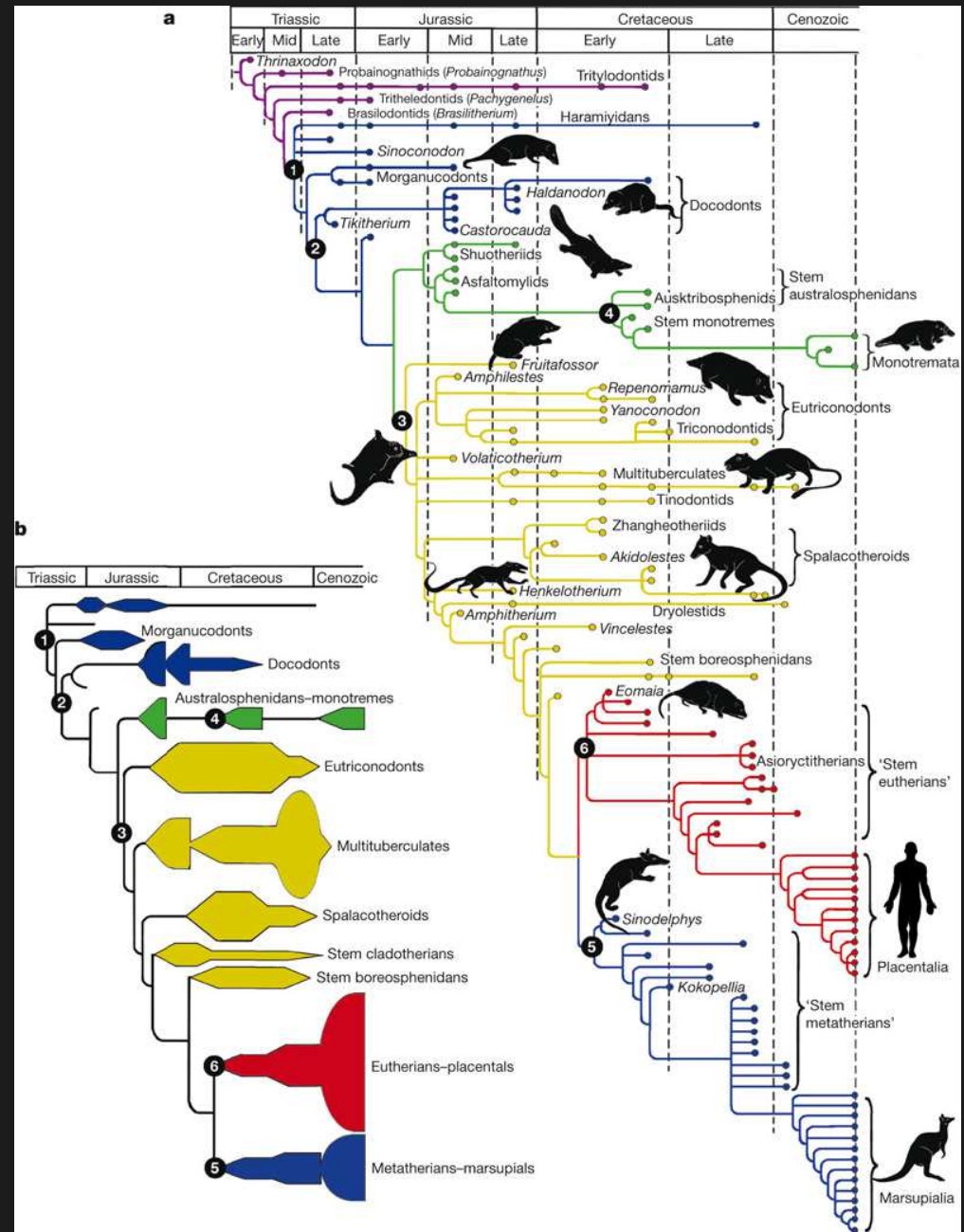


Fylogeneze savcū



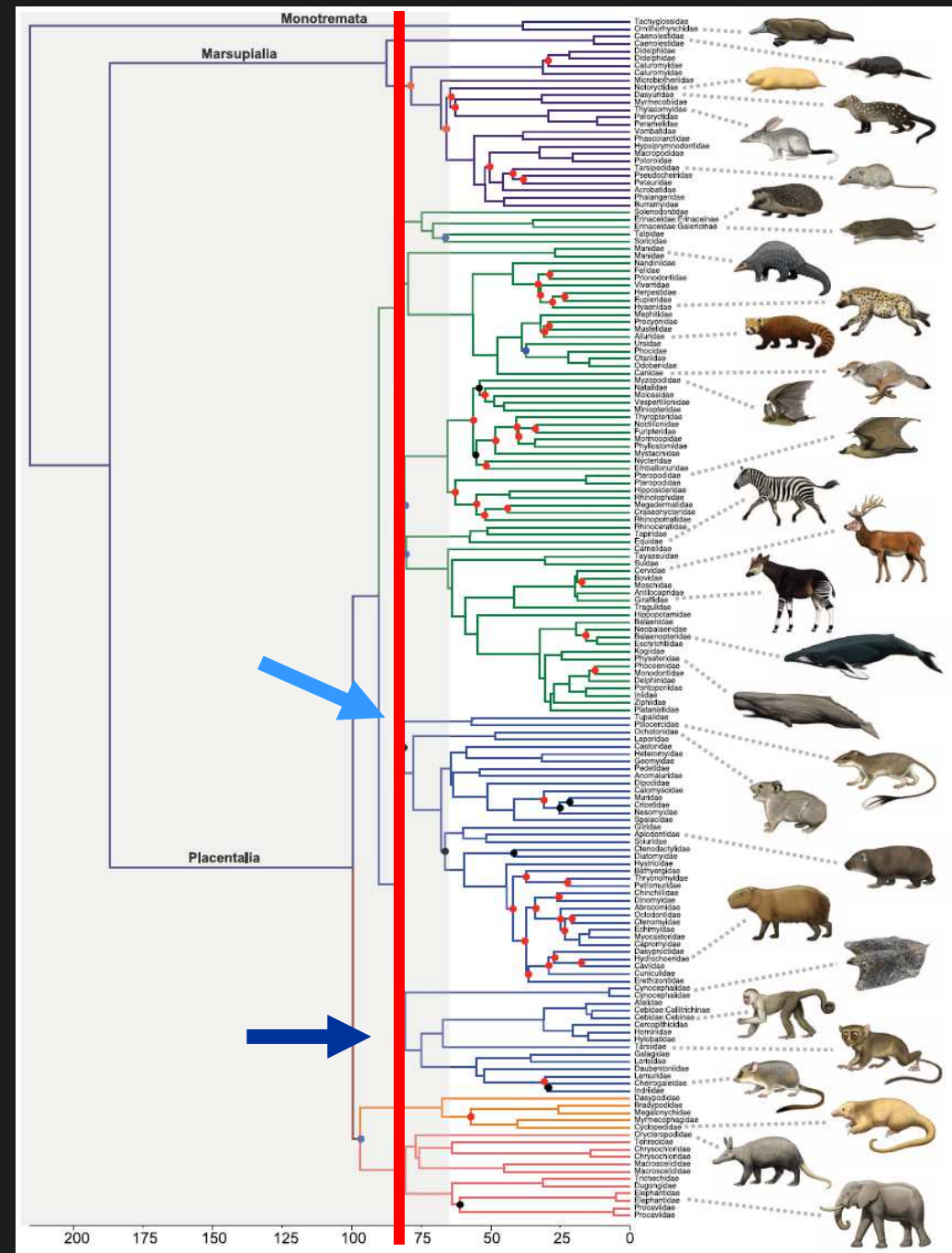
Fylogeneze savců

pohled paleontologický



Fylogenomika savců (2011)

- 164 druhů (98 % čeledí), 26 genů (supermatrix)
- tany nejsou blízce příbuzné letuchám a primátům (???)



Euarchonta (?)

- Euarchonta (88 My) – nejasná monofylie (Scandentia x Primatomorpha)
- nejstarší fosilie: *Purgatorius* ?? (paleocén), *Teilhardina*, *Archicebus* (eocén)
- 3 recentní skupiny, základní divergence ca 86 My
- 1. **Scandentia** (tany)
- 1.1. Ptilocercidae (1+ sp.): Divergence 63-67 My
- 1.2. Tupaiidae (cca 16-18 spp.)
- 2. Primatomorpha: Divergence cca 85 My
- 2.1. **Dermoptera** (letuchy) (2+ spp.)
- 2.2. **(Eu)Primates** (primáti) (cca 450 spp.)
- 2.3. **Plesiadapiformes** (křída až eocén)



Primates

- sociální struktura, obvykle jedno mládě, velký mozek (významná optická, nikoliv olfaktorická centra), zkrácený čenich, redukovaný počet zubů, stereoskopické (často barevné) vidění, opozice palce, nehty (aspoň na palci), sklon k vertikální pozici, specializace předních a zadních končetin
- (*ne nutně synapomorfie*)
- tropy a subtropy (Japonsko, Čína, Tibet, Atlas-Gibraltar)
- adaptivní radiace – arboreální a nokturnální život, adaptace na krytosemenné rostliny

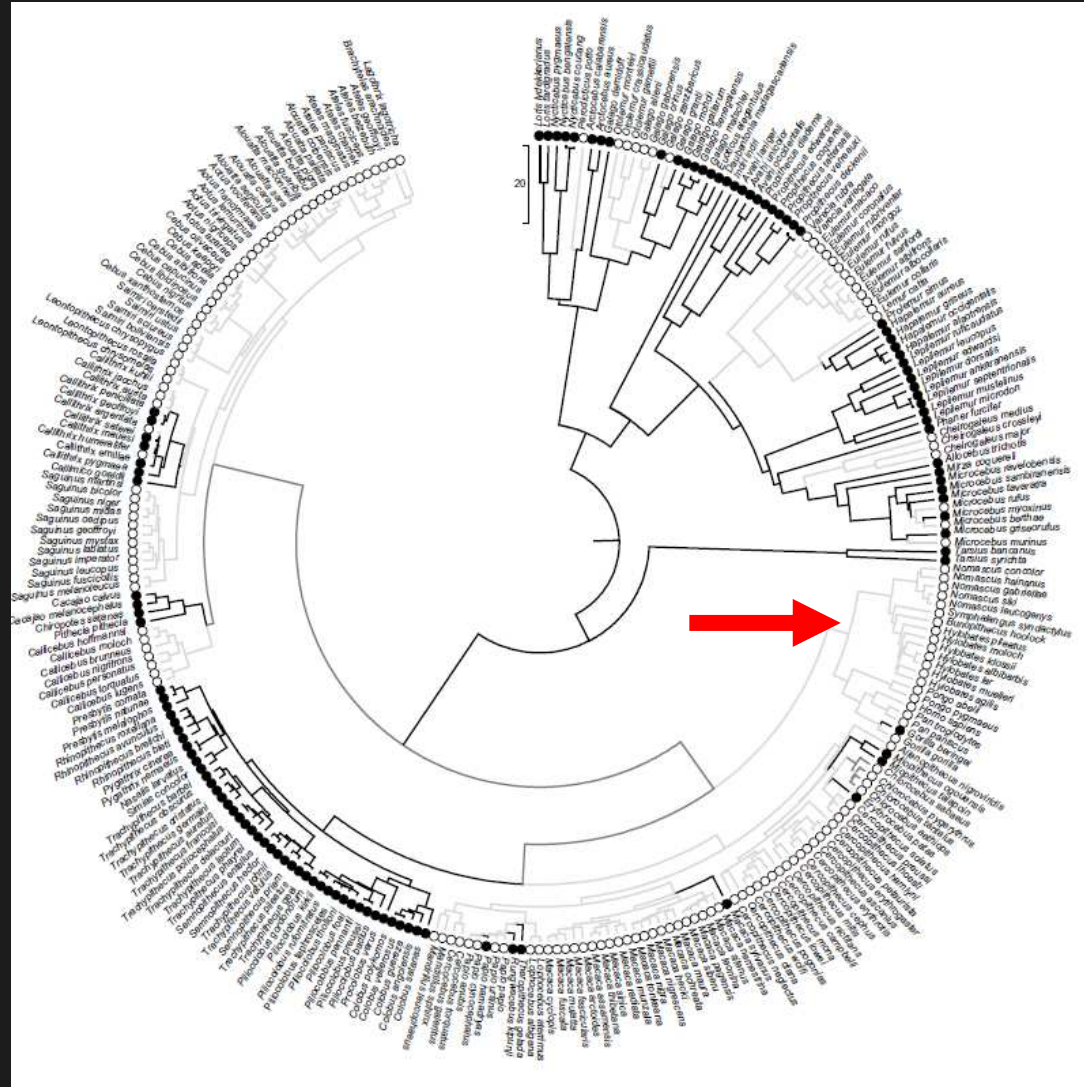


Koevoluce s krytosemennými rostlinami

- mutualismus s rostlinami (disperze semen) zrychluje diverzifikaci

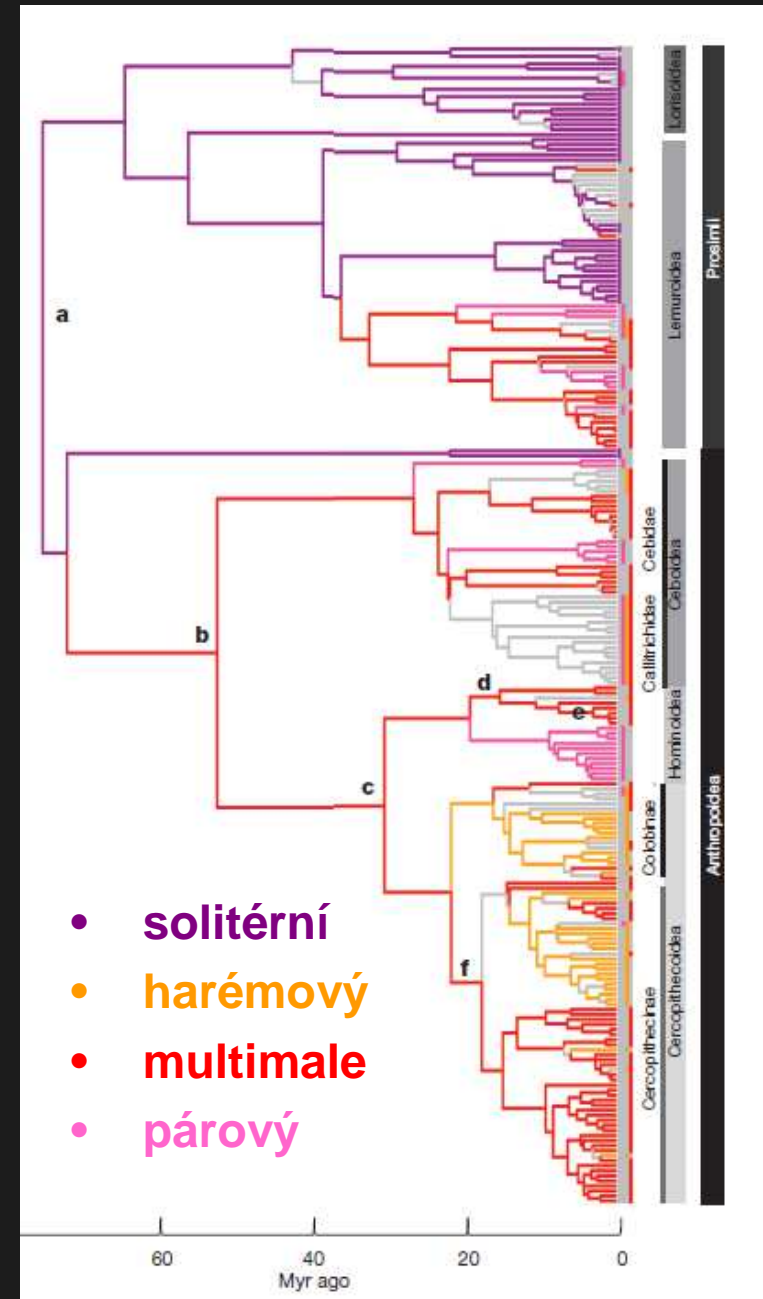


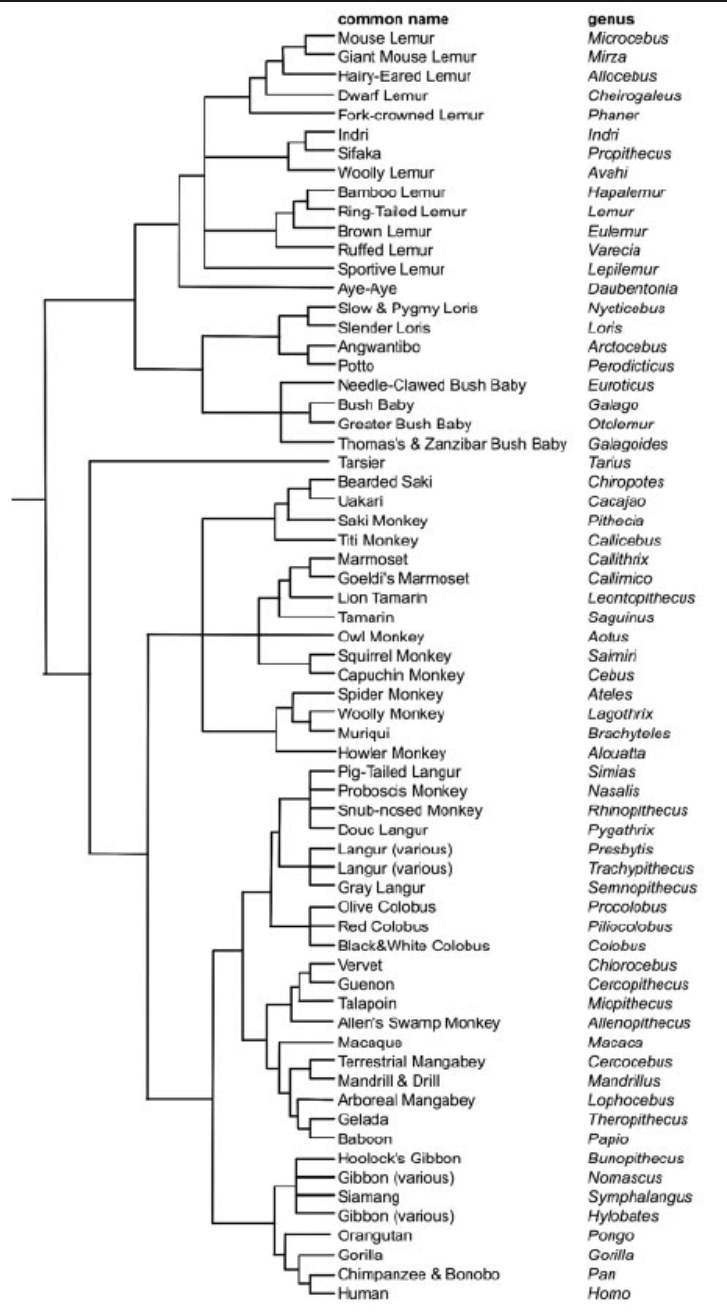
Plesiadapiformes (*Carpolestes*) – arboreální adaptace (chápavé končetiny), frugivorní chrup, ale už ne očníce obrácené dopředu, umožňující stereoskopické vidění



Evoluce sociálního uspořádání

- rozvoj sociality v souvislosti s diurnálním denním rytmem (zvýšené riziko predace)



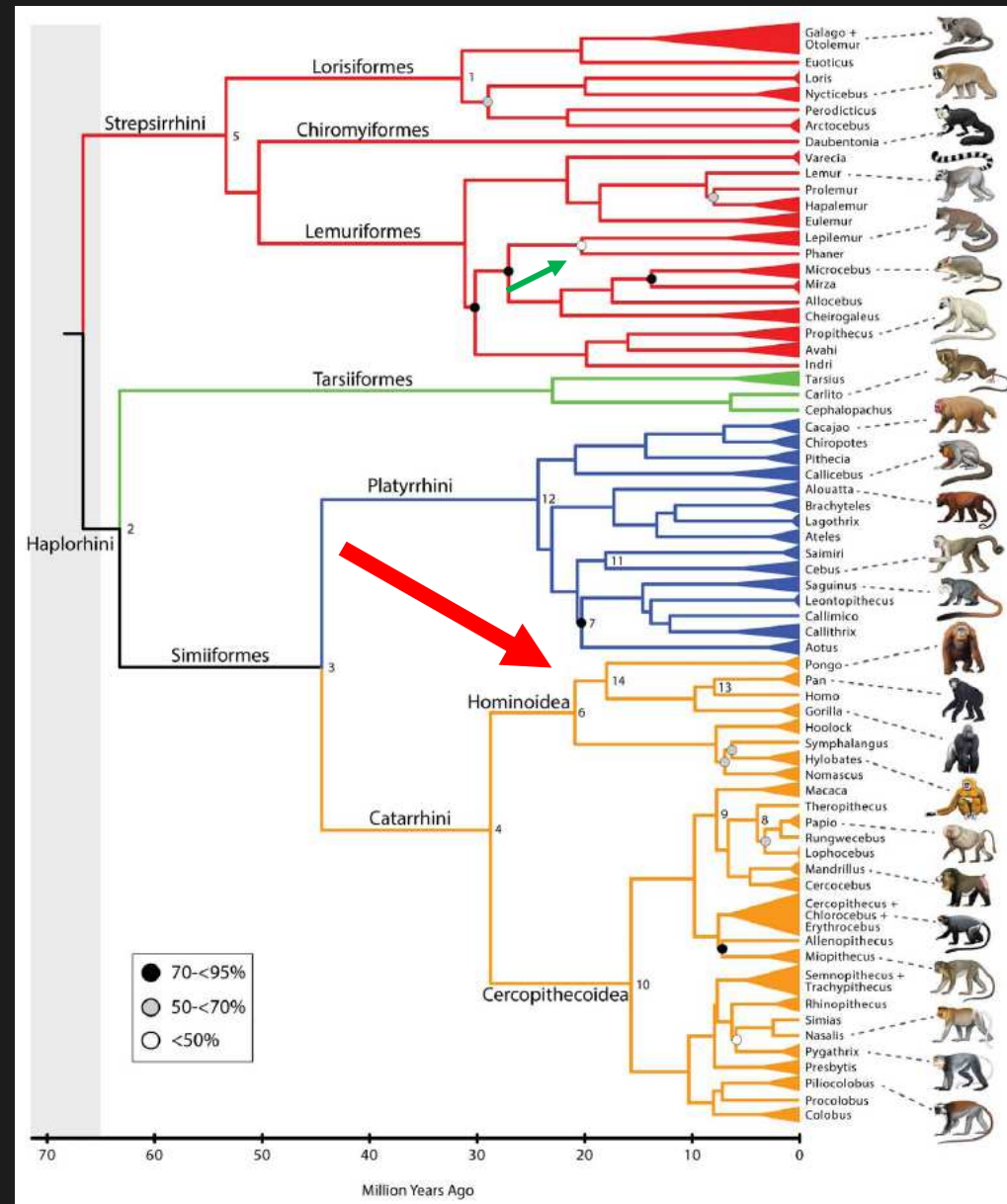


Fylogenomika primátů (2012)

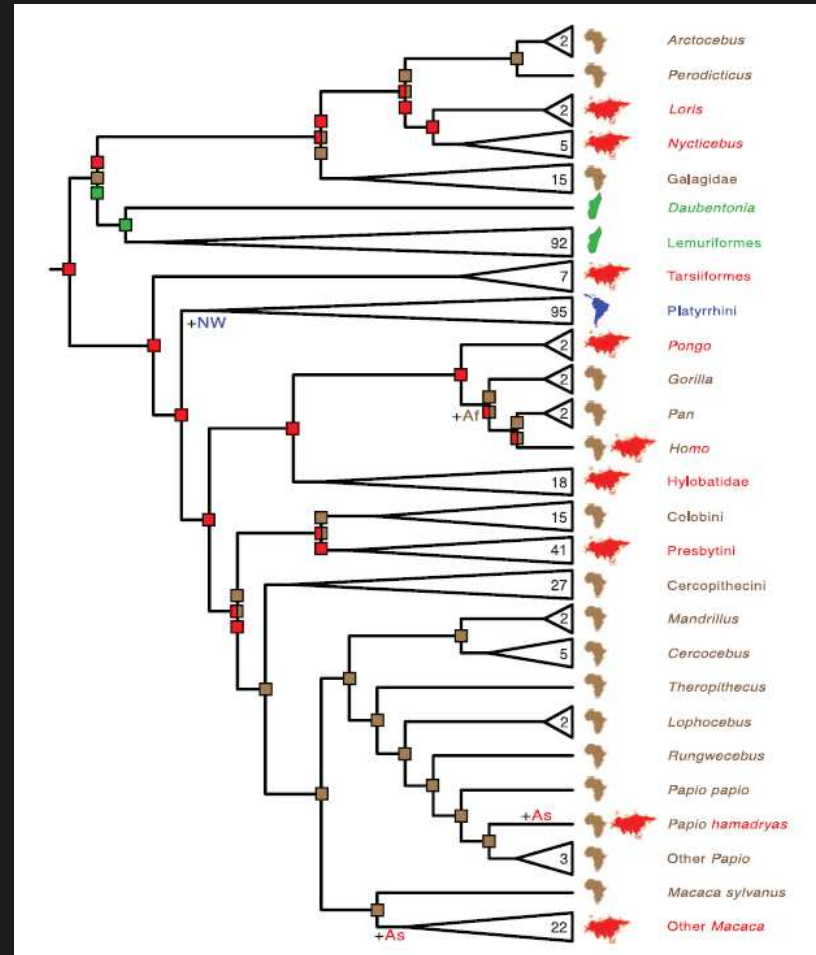
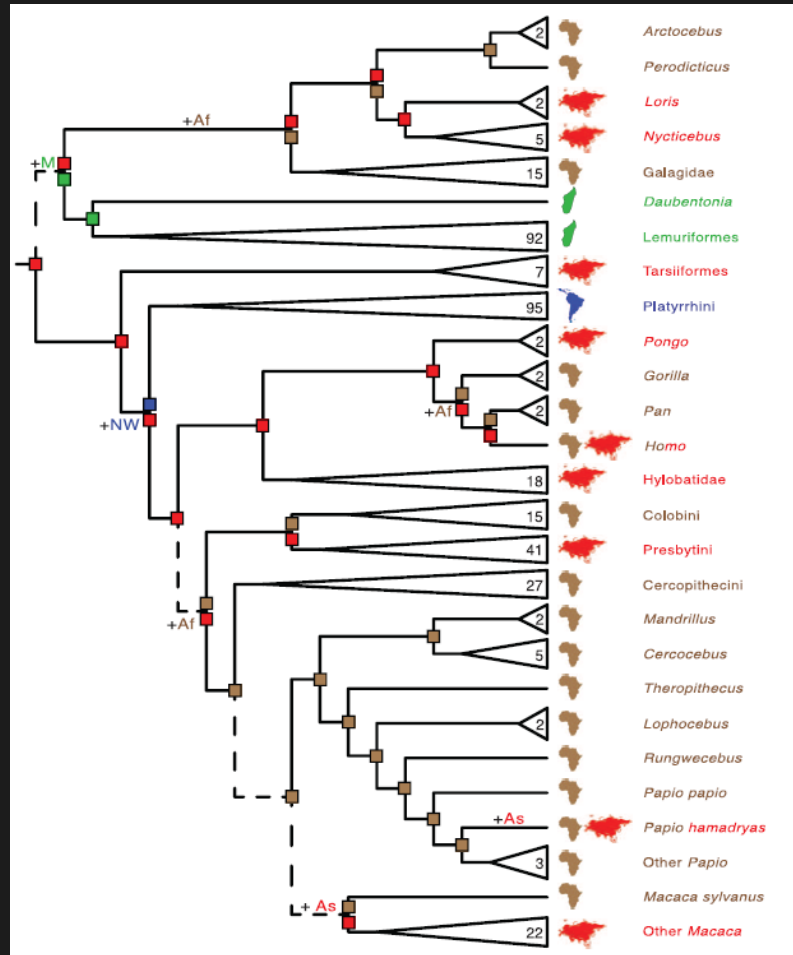
- 367 druhů ze 70 rodů
- 69 jaderných a 10 mtDNA genů

- **Hominoidea**

- *Phaner*

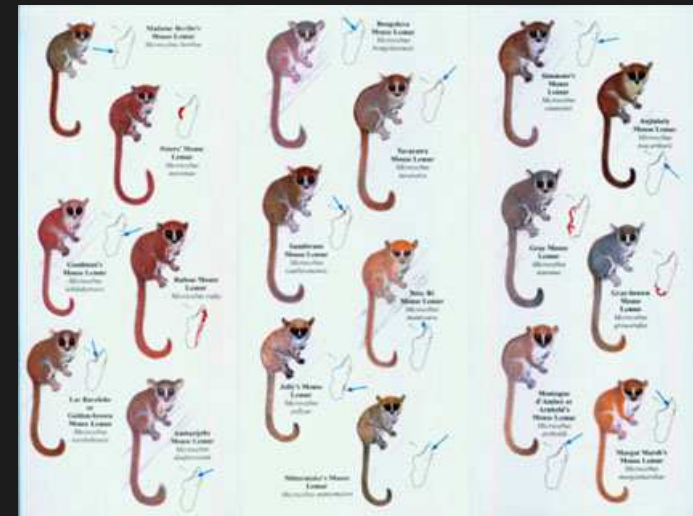
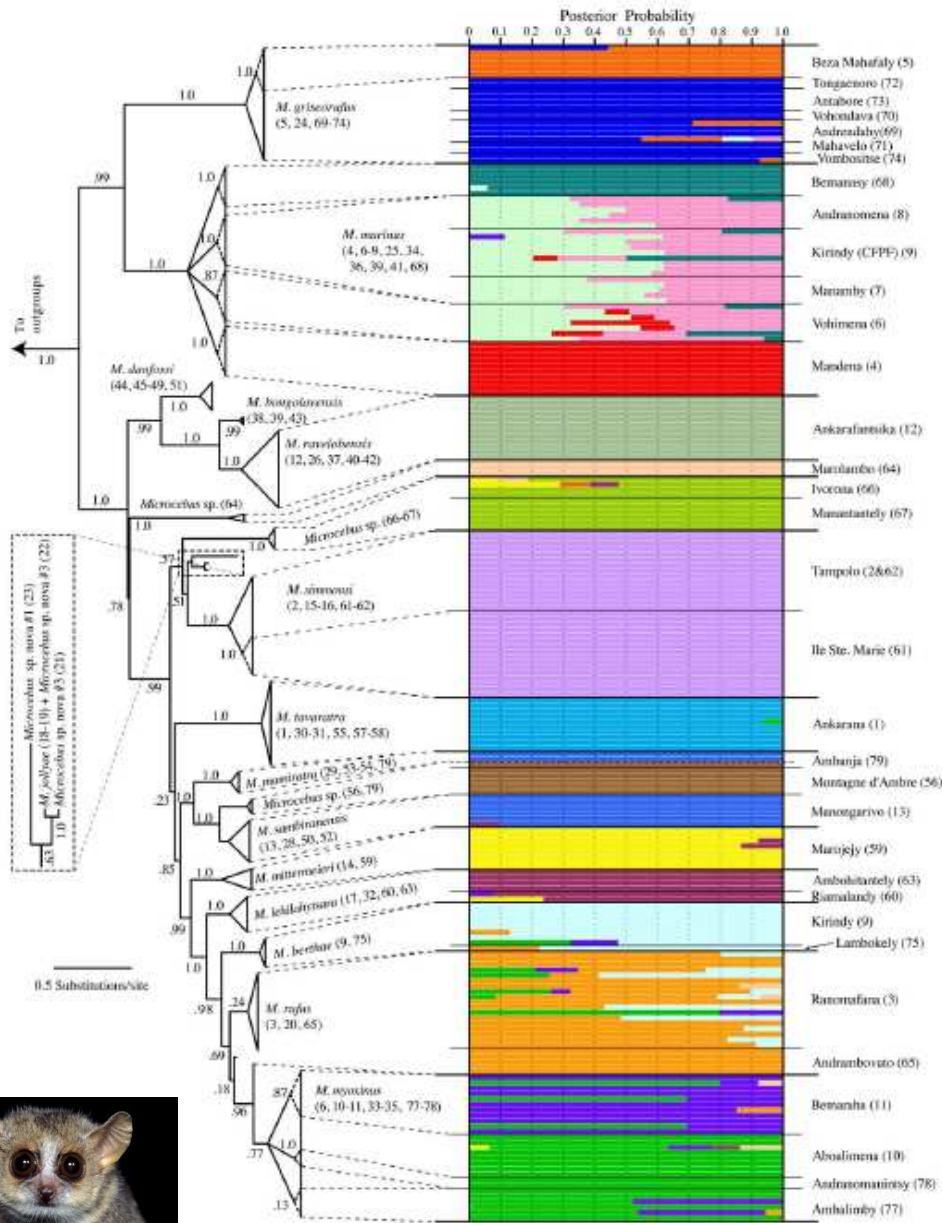


Historická biogeografie



Kolik je „druhů“ primátů?

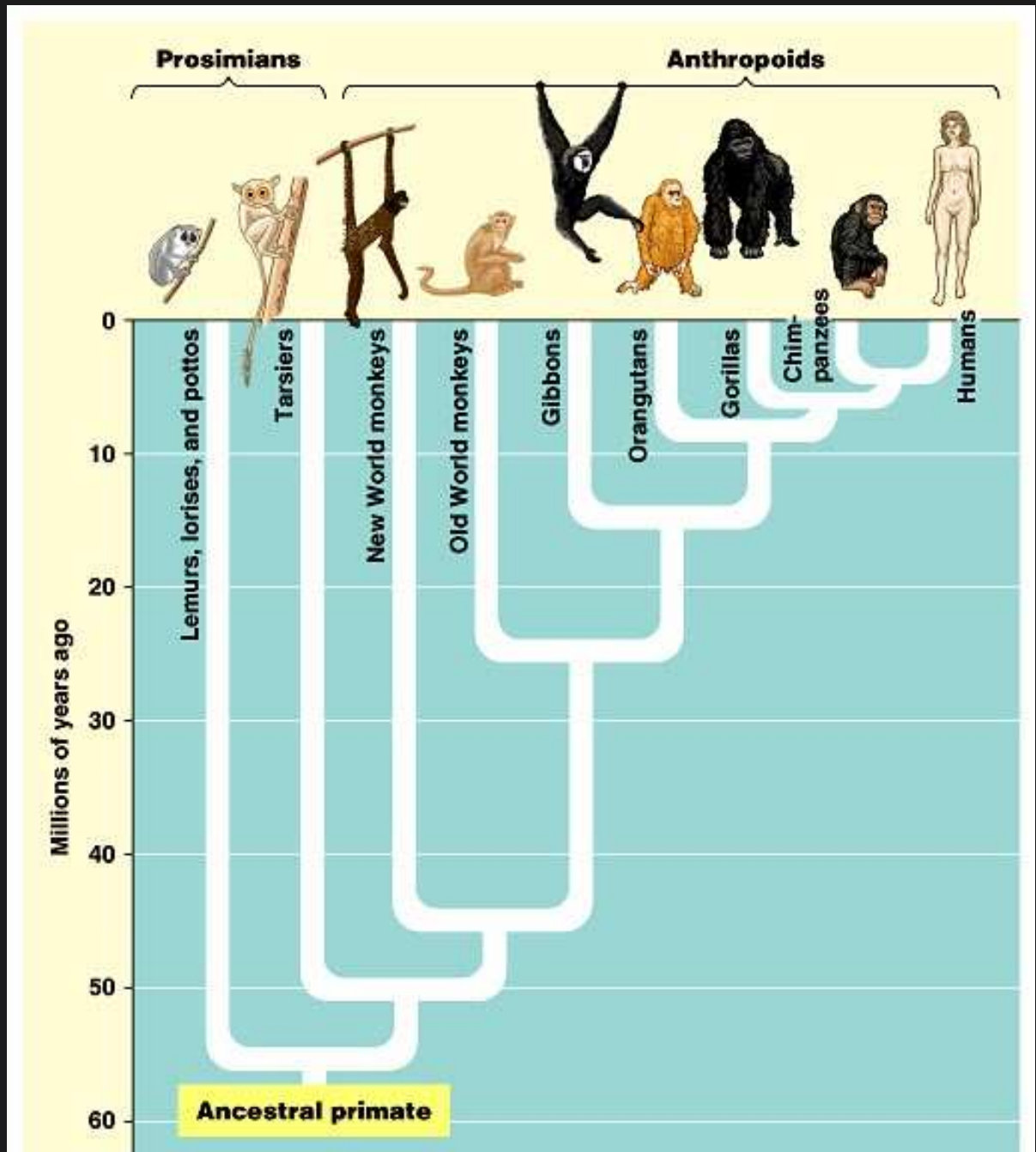
233 (1993)
 354 (2005)
 376 (2007)
 cca 450 (2012)



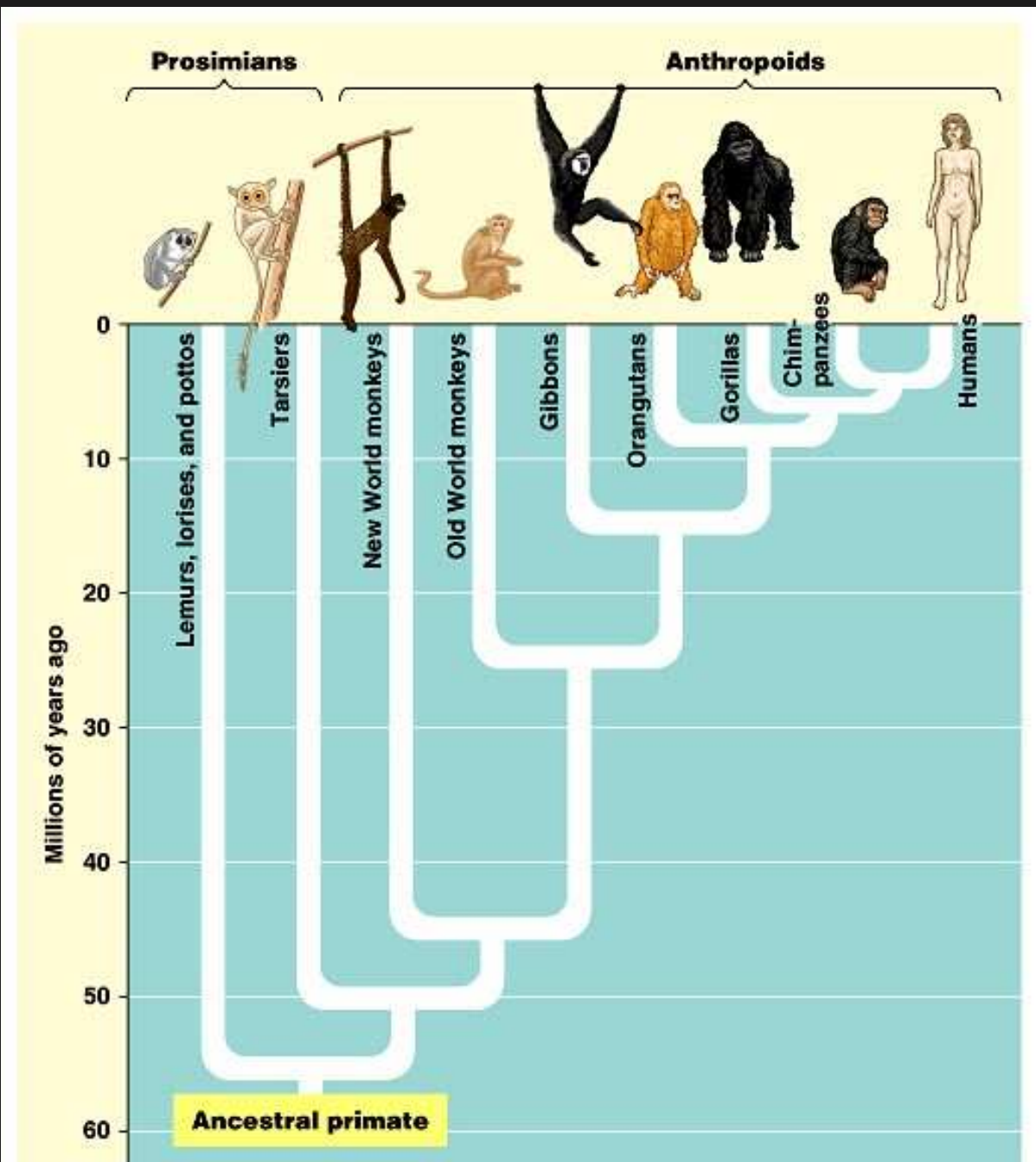
ARKive
www.arkive.org



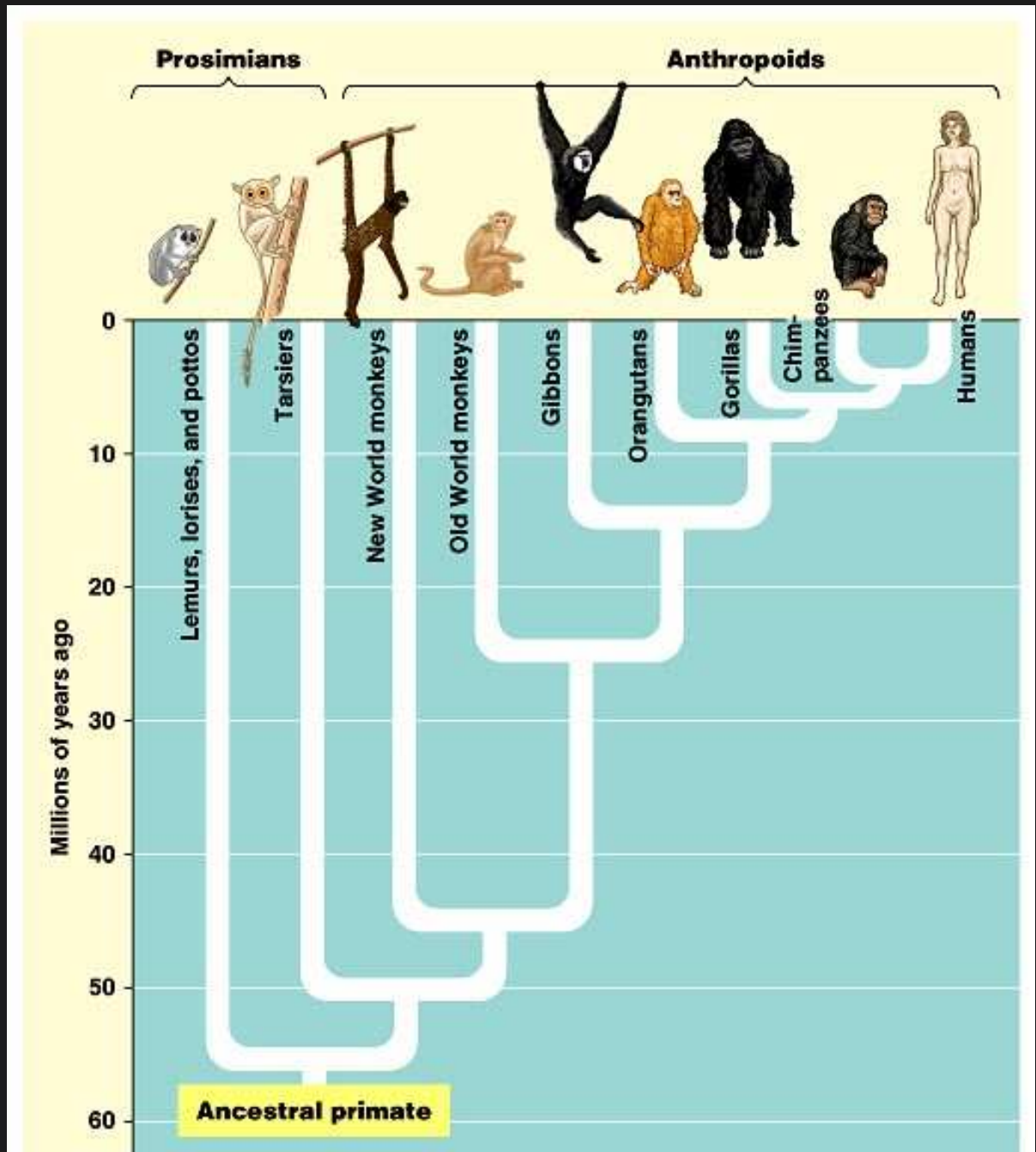
ARKive
www.arkive.org



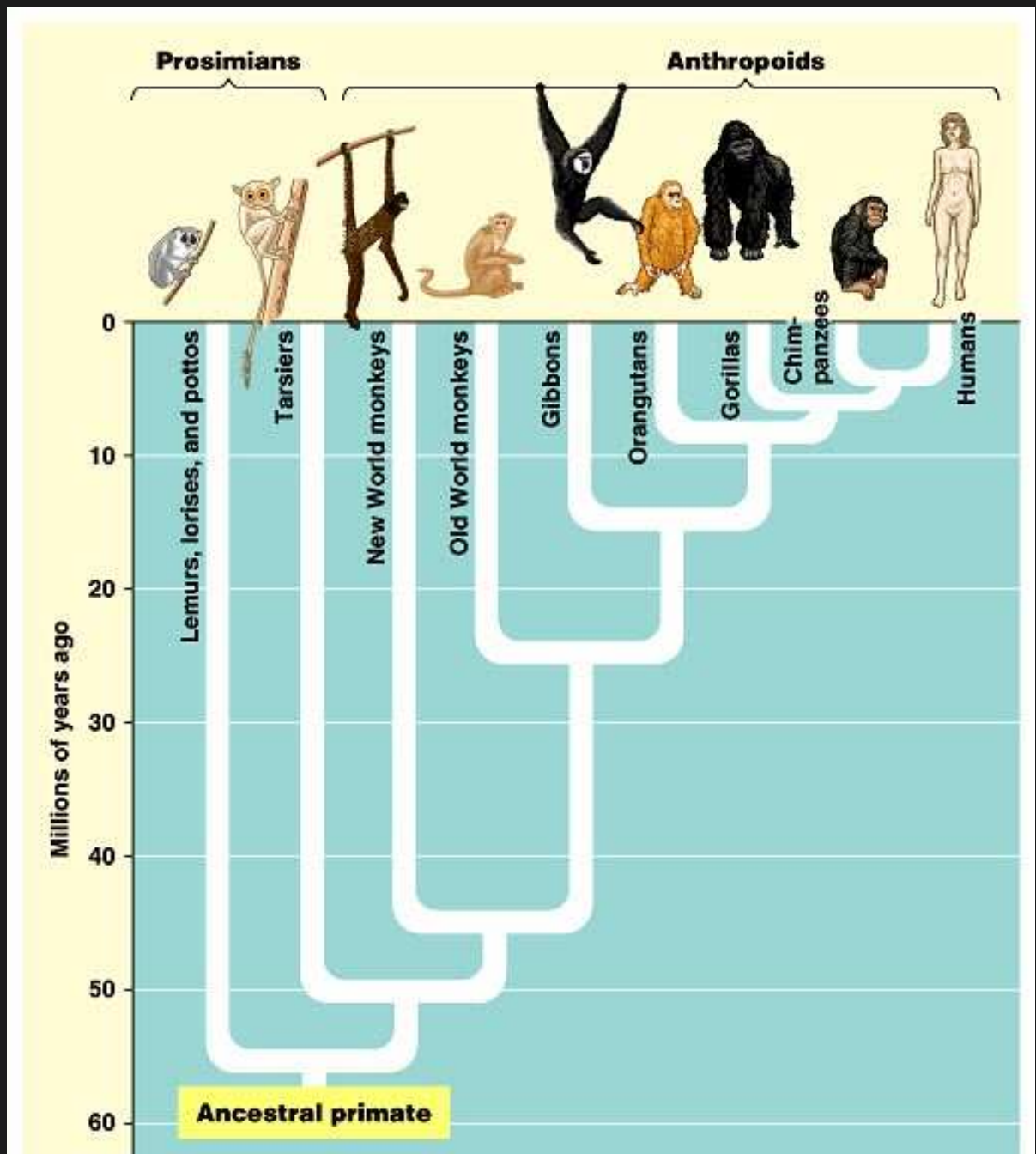
Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.



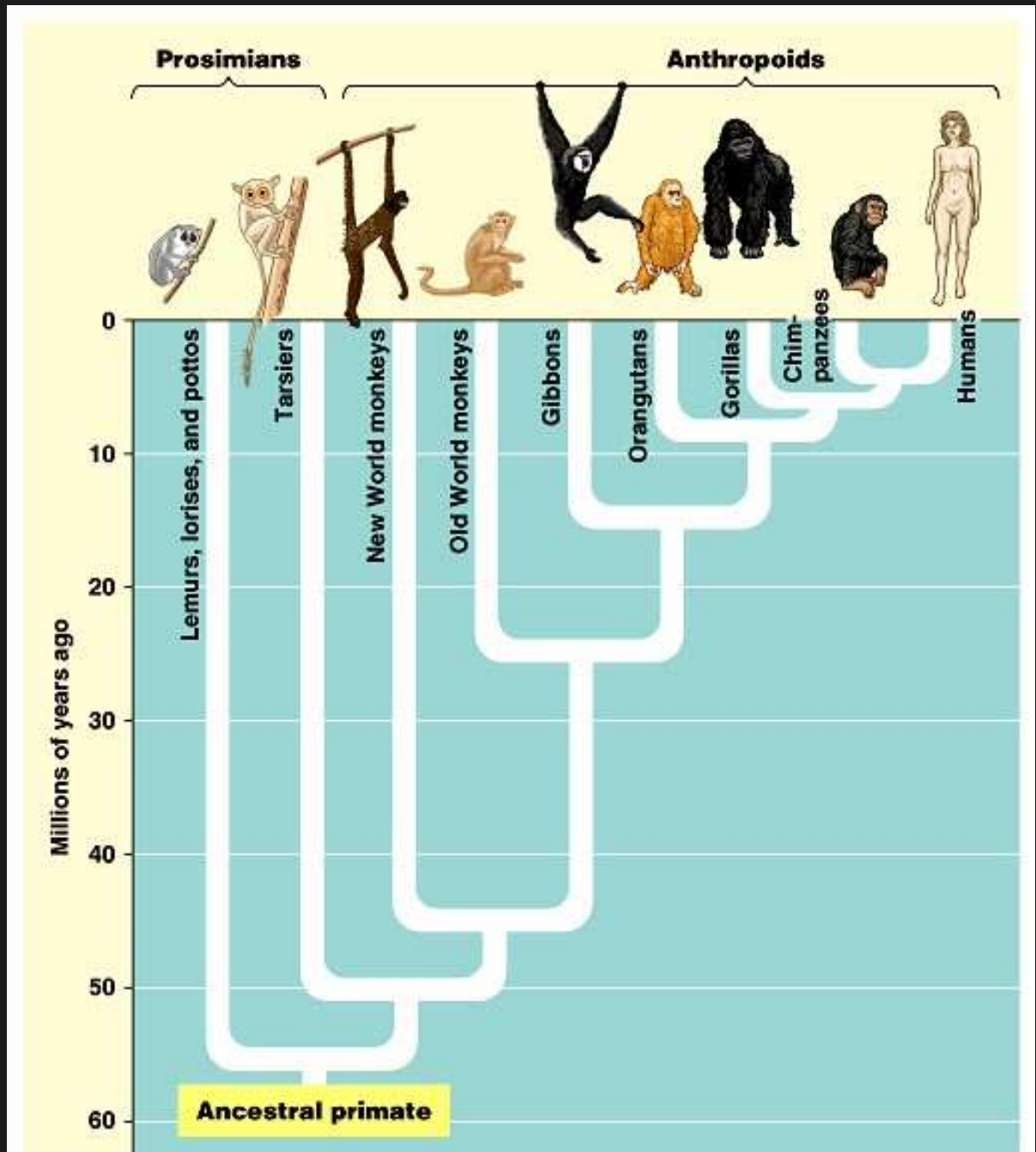
Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.



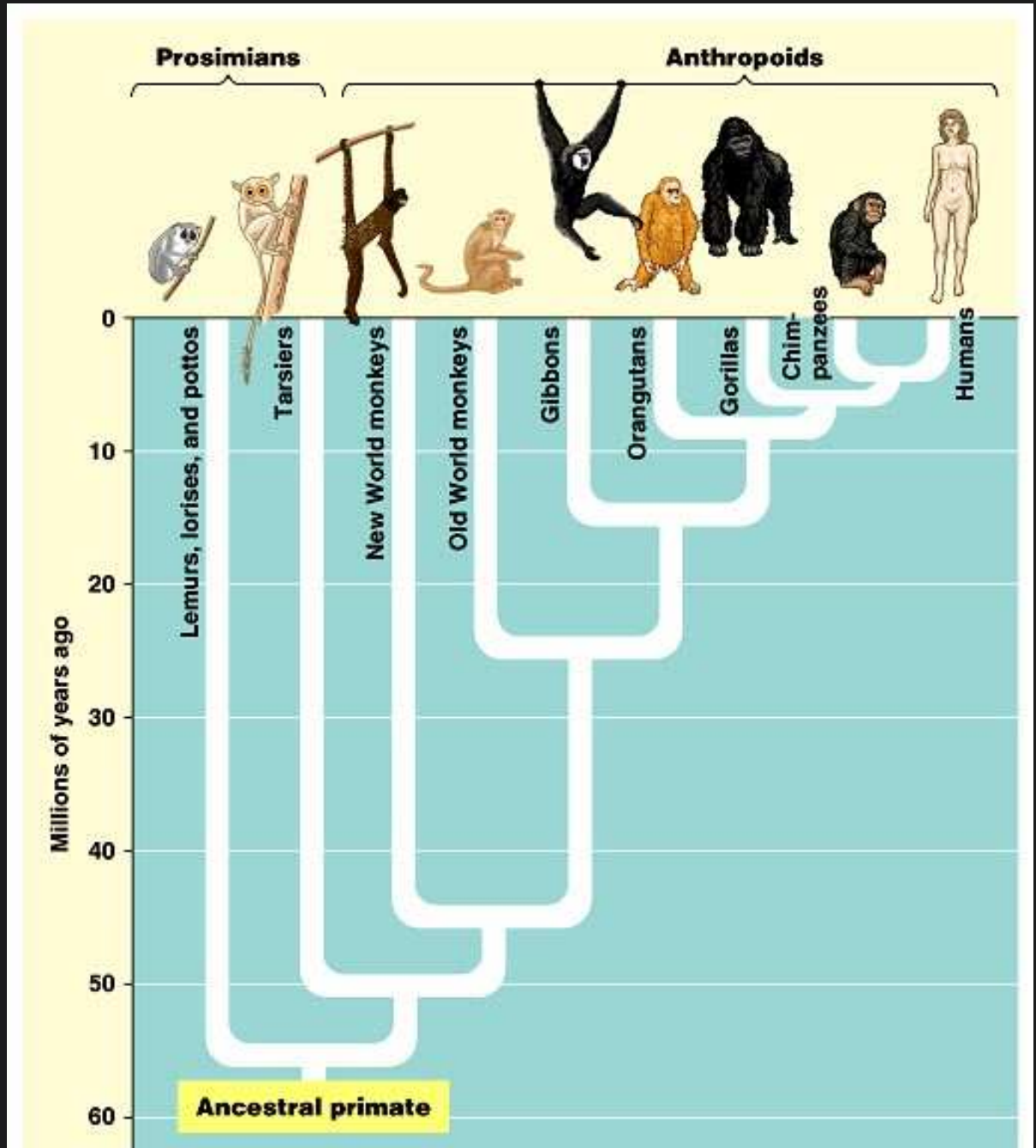
Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.



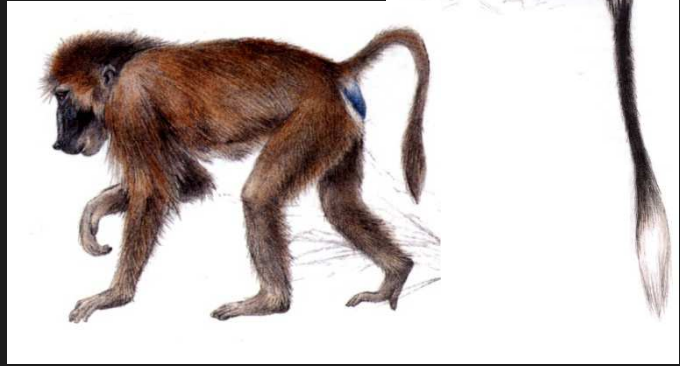
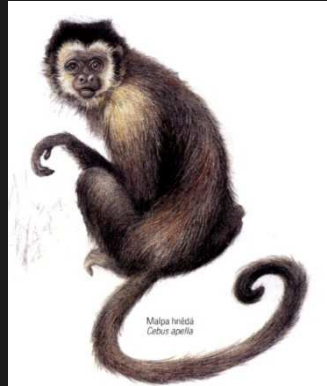
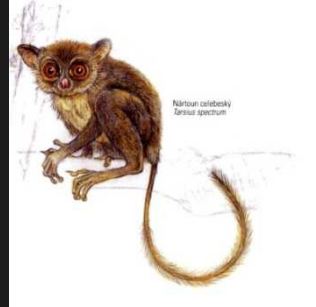
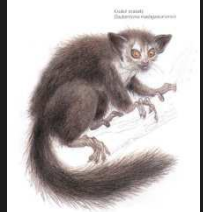
Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.



Strepsirhini

- 1. přední zuby (I + C) tvoří hřebínek (příjem potravy, čištění srsti)
- 2. epiteliochoriální placenta
- 3. různé modifikace kostry sluchového aparátu (LOR x LEM)



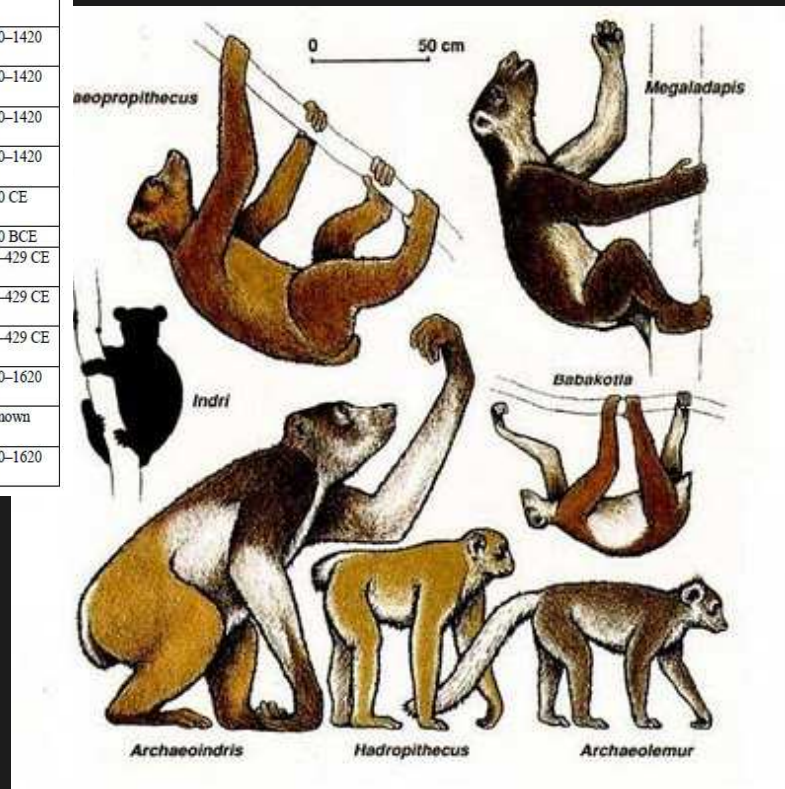
Strepsirhini

- 1. Lemuriformes
 - **Cheirogaleidae** (31 spp.)
 - Cheirogaleinae (27 spp.)
 - Phanerinae (4 spp.)
 - **Indriidae** (19 spp.)
 - **Lepilemuridae** (26 spp.)
 - **Lemuridae** (21 spp.)
- 2. Chiromyiformes
 - **Daubentoniidae** (1+1 sp.)
- 3. Lorisiformes
 - **Lorisidae** (12 spp.)
 - Perodicticinae (5 spp.)
 - Lorisinae (7 spp.)
 - **Galagidae** (18 spp.)



Subfossilní madagaskarští lemuři

Family	Scientific name	Common name	Estimated size (kg)	Diet	Activity Period	Region	Extinction date
Archaeolemuridae	<i>Archaeolemur edwardi</i>	Monkey lemurs (or Baboon lemurs)	15–25	Hard	diurnal	Central highlands, maybe western, northern and southeastern Madagascar	1047–1280 CE
Archaeolemuridae	<i>Archaeolemur majori</i>	Monkey lemurs (or Baboon lemurs)	15–25	Hard	diurnal	dry deciduous forest, southern and western Madagascar, maybe in central and northern regions too	1047–1280 CE
Archaeolemuridae	<i>Hadropithecus stenognathus</i>	Monkey lemurs (or Baboon lemurs)	27–35	Hard	diurnal	dry deciduous forest and evergreen rainforest, southern, western and central Madagascar	444–772 CE
Daubentonidae	<i>Daubentonia robusta</i>	Giant Aye-aye	14	Hard	diurnal	dry deciduous forest, southwestern to central Madagascar	891–1027 CE
Lemuridae	<i>Pachylemur insignis</i>	Pachylemur	10–13	Fruit/no seeds	diurnal	dry deciduous forest, southern and southwestern Madagascar, maybe in northwest	1280–1420 CE
Lemuridae	<i>Pachylemur juliyi</i>	Pachylemur	10–13	fruit/no seeds	diurnal	High plateau of central Madagascar, maybe north	1280–1420 CE
Megaladapidae	<i>Megaladapis edwardi</i>	Koala lemurs	40–80	Foliage	diurnal	dry deciduous forest, southern and southwestern Madagascar	1280–1420 CE
Megaladapidae	<i>Megaladapis grandidierei</i>	Koala lemurs	40–80	Foliage	diurnal	Northwestern and extreme northern Madagascar	1280–1420 CE
Megaladapidae	<i>Megaladapis madagascariensis</i>	Koala lemurs	40–80	Foliage	diurnal	dry deciduous forest, southern and southwestern Madagascar	1280–1420 CE
Palaeopropithecidae	<i>Archaeoindris fontoyroni</i>	Sloth lemurs	160–200	mixed/seeds	diurnal	Central highlands	1600 CE
Palaeopropithecidae	<i>Babakotia radoflai</i>	Sloth lemurs	16–20	Hard	diurnal	Northwest, Northern tip	3050 BCE
Palaeopropithecidae	<i>Mesopropithecus dolichobrachion</i>	Sloth lemurs	10–14	mixed/seeds	diurnal	Northern tip	245–429 CE
Palaeopropithecidae	<i>Mesopropithecus globiceps</i>	Sloth lemurs	10–14	Mixed/seeds	diurnal	Southwest dry deciduous forest, southern and southwestern Madagascar	245–429 CE
Palaeopropithecidae	<i>Mesopropithecus pithecooides</i>	Sloth lemurs	10–14	Foliage	diurnal	Central highlands	245–429 CE
Palaeopropithecidae	<i>Palaeopropithecus ingens</i>	Sloth lemurs	25–50	mixed/seeds	diurnal	Southern and western dry deciduous forest	1300–1620 CE
Palaeopropithecidae	<i>Palaeopropithecus kelyus</i>	Sloth lemurs	35	mixed/seeds	diurnal	Northwest	unknown
Palaeopropithecidae	<i>Palaeopropithecus maximus</i>	Sloth lemurs	25–50	mixed/seeds	diurnal	Central highlands, maybe Northern tip	1300–1620 CE



Haplorhini

nártouni (Tarsiidae)



afro-asijské opice a lidoopi (Catarrhini
= Cercopithecoidea + Hominoidea)



jihoamerické
opice
(Platyrrhini =
Ceboidea)



Haplorhini

- 1. zánik rhinaria
- 2. zánik vibrisů
- 3. modifikace beta-globinové rodiny
- 4. umístění Alu SINEs v genomu



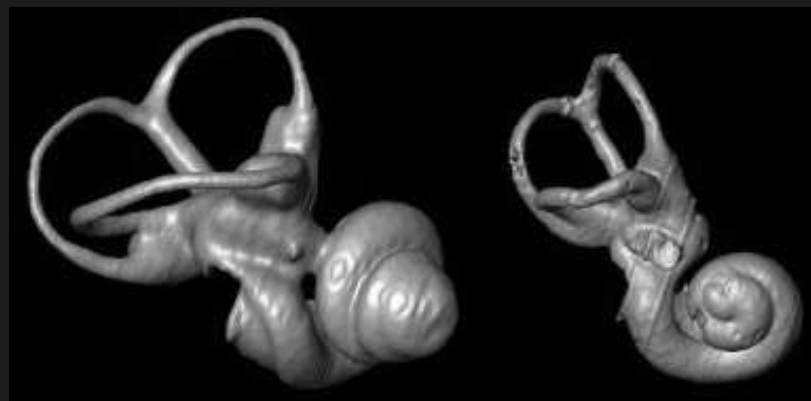
Tarsiiformes

- Tarsiidae (12 spp.)
 - prošli diurnální fází, takže mají málo efektivní sítnici → obrovské oči
 - *Tarsius* (9 spp., Sulawesi)
-
- *Carlito* (1 sp., Filipíny)
 - *Cephalopachus* (1 sp., Z Indonésie)



Tarsiiformes

- 1. zvětšení očí (přechod k nokturnalitě)
- 2. modifikace sluchového aparátu
- 3. draví (nejdravější primáti spolu s outloni)
- nejstarší fosílie: *Archicebus achilles* (45 Mya)

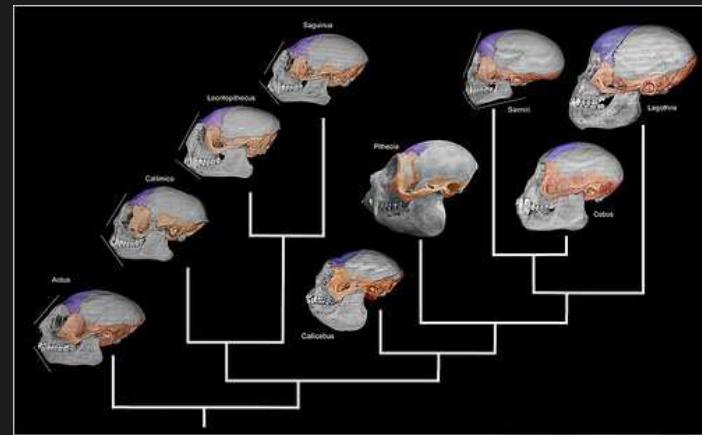


Simiiformes

- 1. očníce zezadu uzavřena lebečními kostmi
- 2. mozek s mnoha záhyby
- 3. splynutí čelních kostí
- 4. zánik mandibulární symfýzy
- nejstarší fosilie: oligocén (34 Mya) – *Apidium*, *Parapithecus*, *Propliopithecus*, *Pliopithecus*, *Aegyptopithecus*

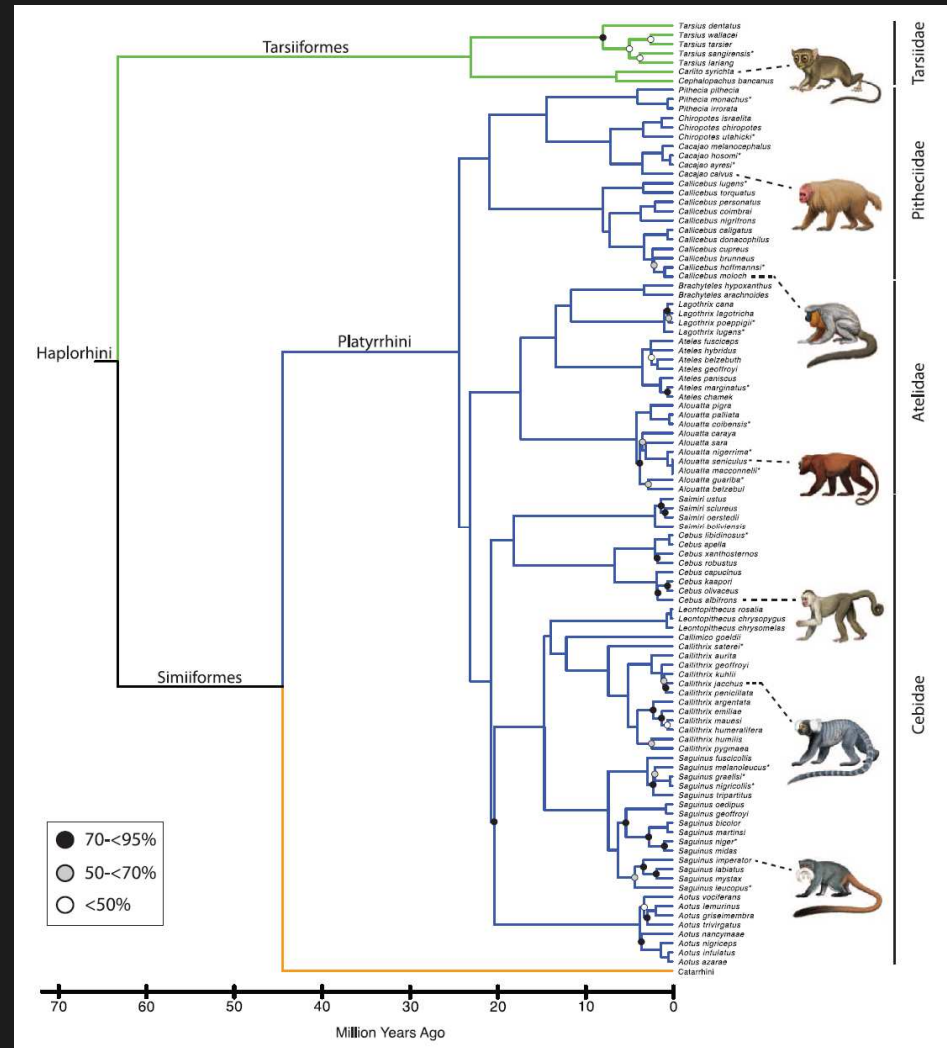
Platyrrhini

- 1. laterální nozdry
- 2. chápavý ocas
- 3. modifikace lebky a sluchového aparátu



Platyrrhini = Ceboidea

- **Aotidae** (11 spp.)
- **Cebidae** (29 spp.)
 - Cebinae (22 spp.)
 - Saimiriinae (7 spp.)
- **Callitrichidae** (47 spp.)
- **Atelidae**
 - Atelinae (13 spp.)
 - Alouattinae (12 spp.)
- **Pitheciidae**
 - Callicebinae (31 spp.)
 - Pitheciinae (13 spp.)

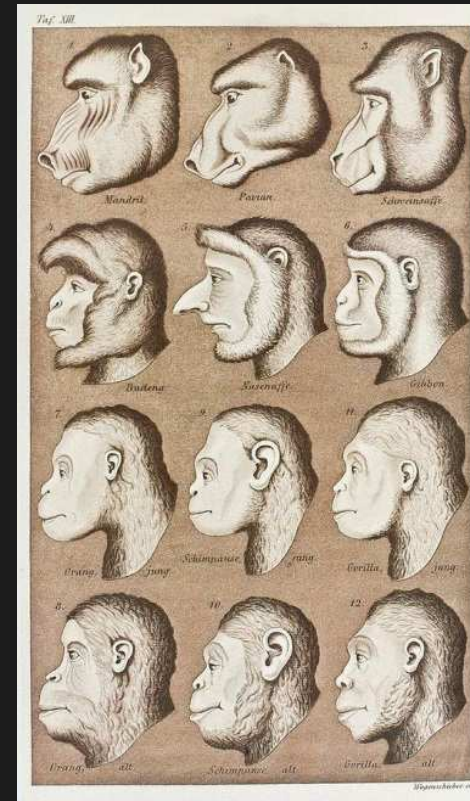


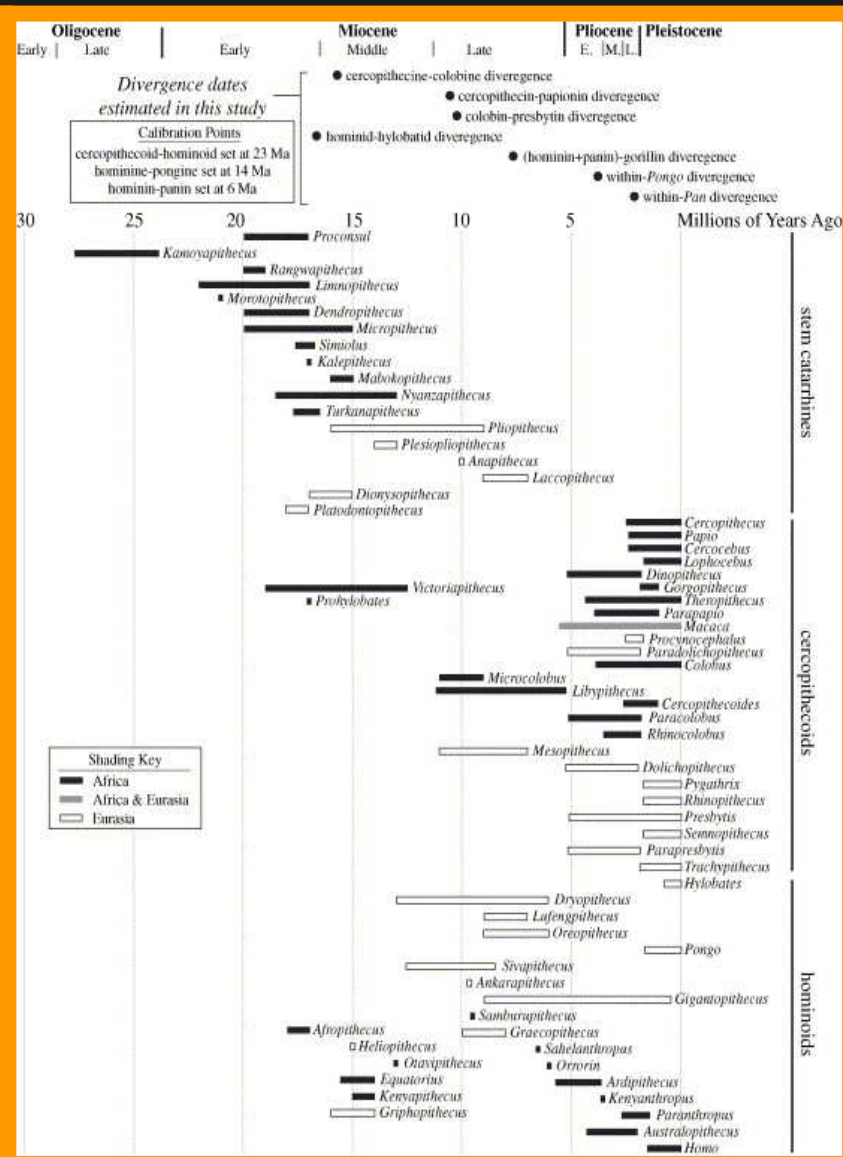
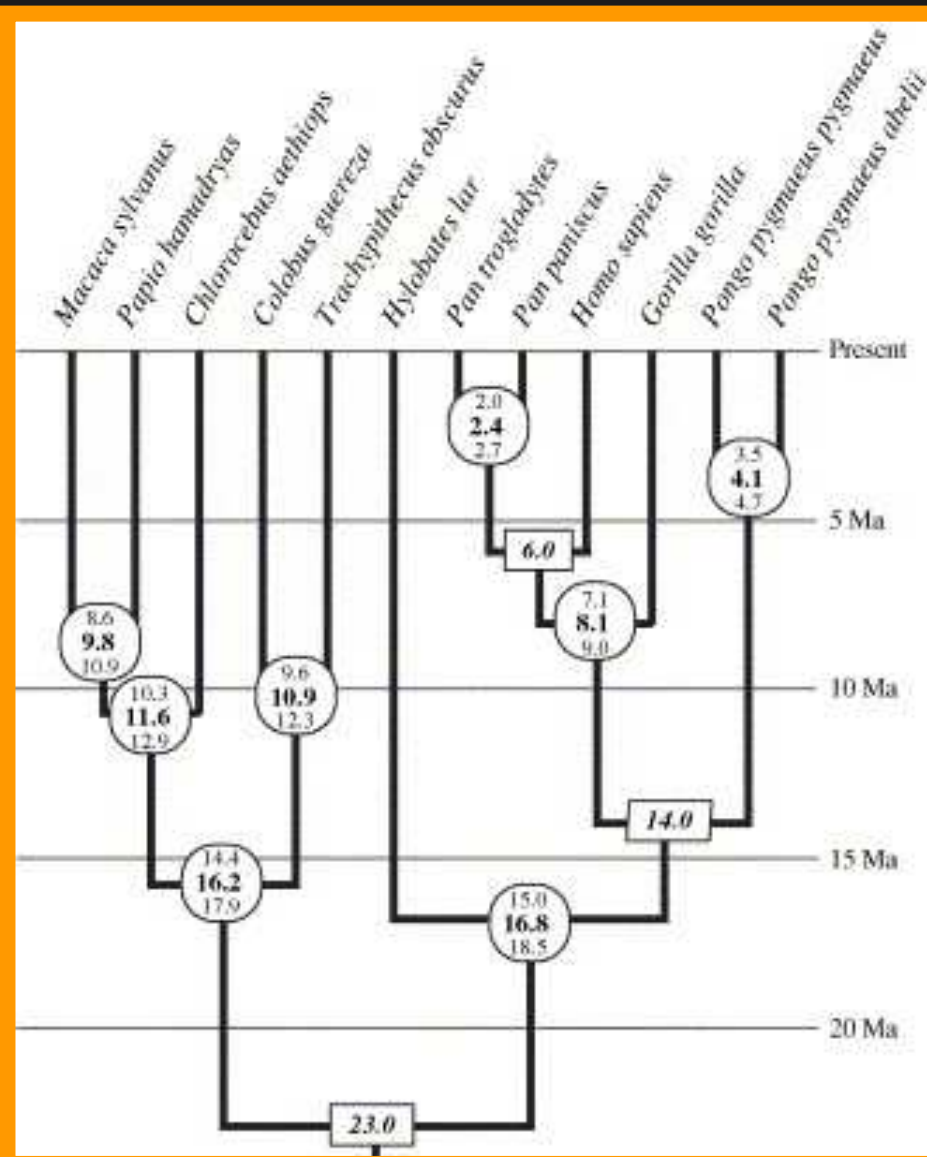
Platyrrhini



Catarrhini

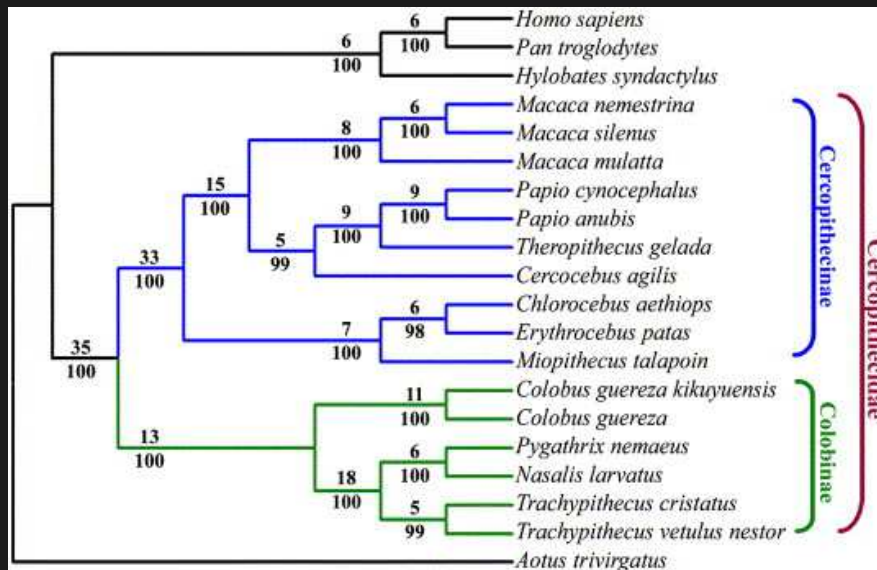
- 1. nozdry směřující dolů, oddělené tenkým septem
- 2. zánik 3. premoláru
- 3. duplikace gama-globinového genu





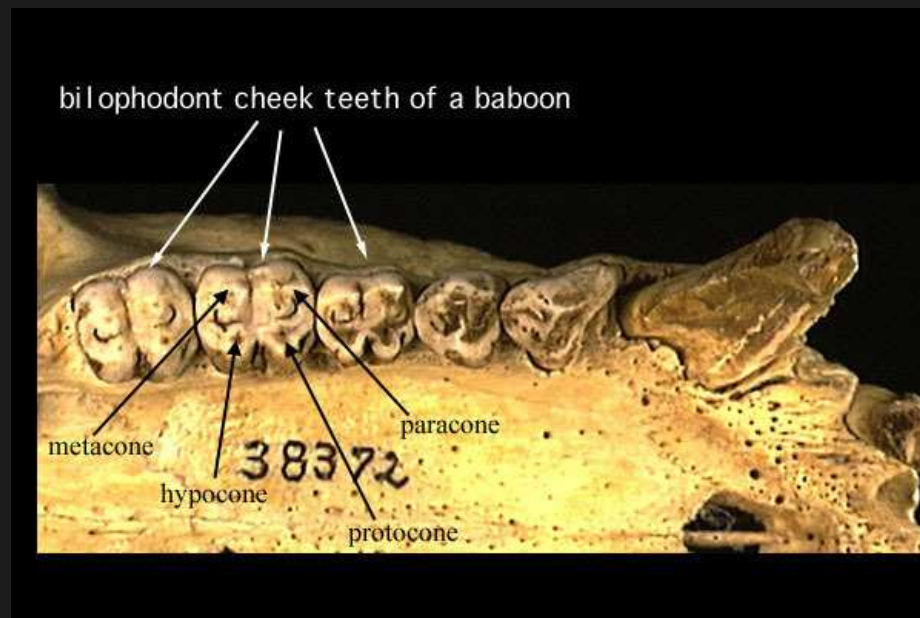
Cercopithecoidea

- **Colobinae** (78 spp.)
 - Colobini (23 spp.)
 - Presbytini (55 spp.)
- **Cercopithecinae** (81 spp.)
 - Cercopithecini (36 spp.)
 - Papionini (45 spp.)



Cercopithecoidea

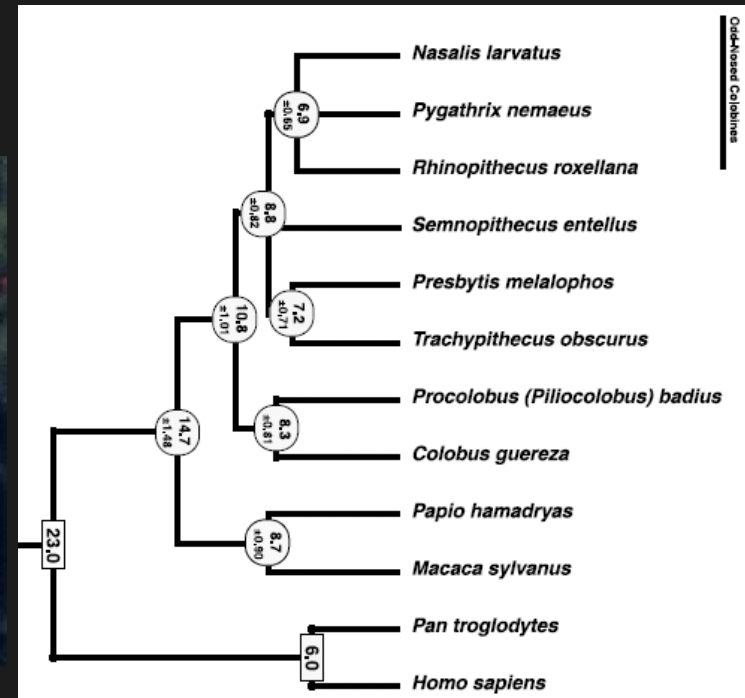
- 1. bilofodontní moláry
- 2. modifikace loketního kloubu



Colobinae



© Eva Hejda



Colobinae

- inzerce mobilních elementů, jaderné geny a mitochondriální DNA dávají rozdílné obrázky – introgrese?

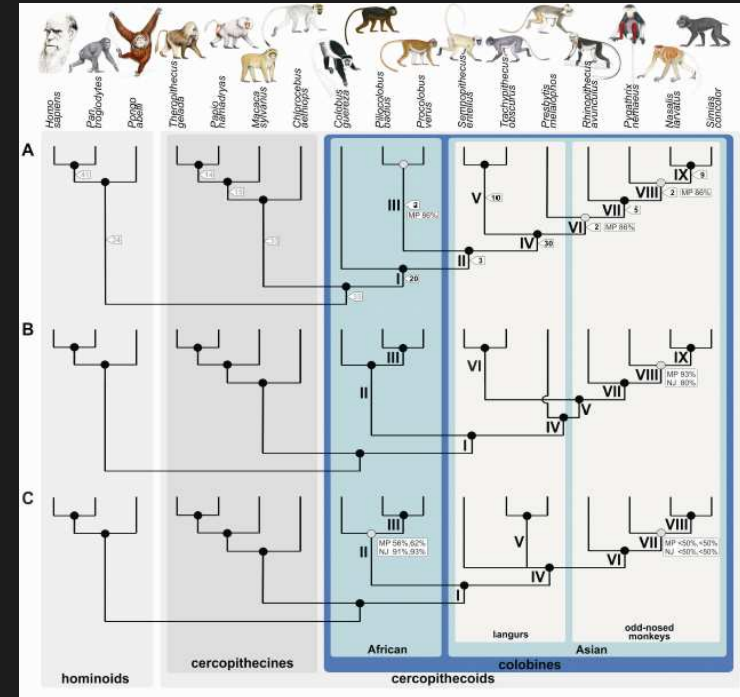
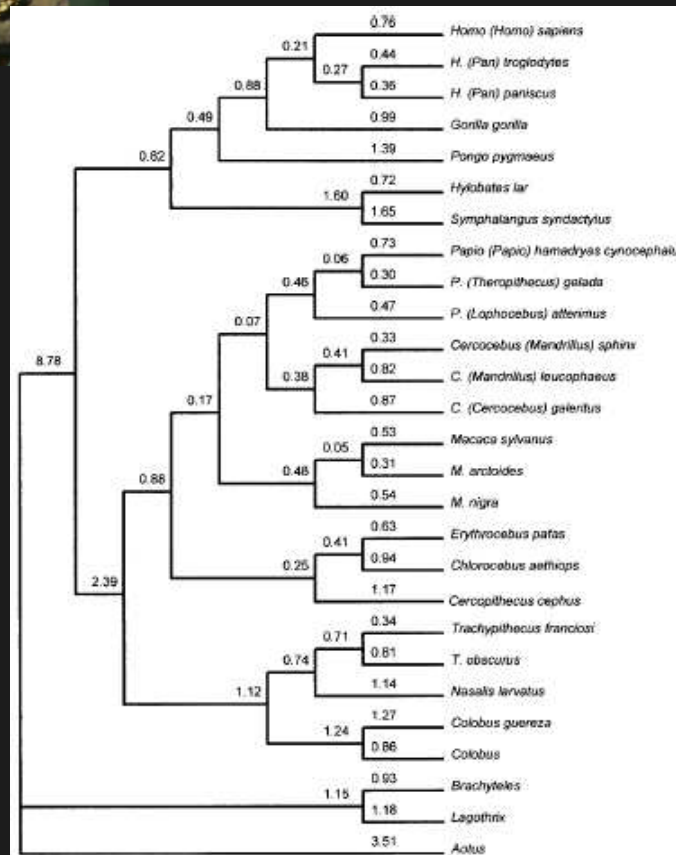


Figure 9

Cercopithecinae



Cercopithecidae: Papionini



©2005 Tim Davenport/WCS



© Tim Davenport/WCS This image may not be used without written permission from Tim Davenport and Julie Larsen Maher of WCS.

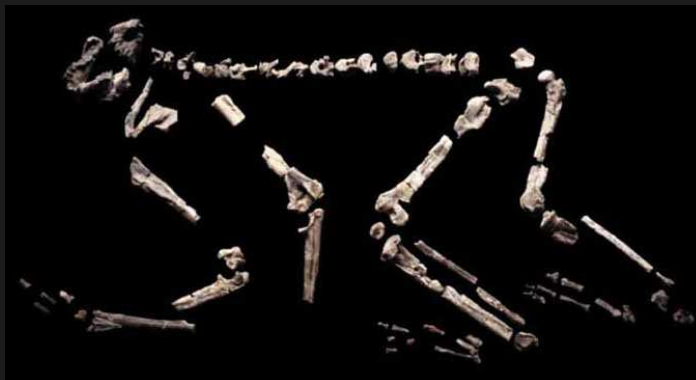


Hominoidea

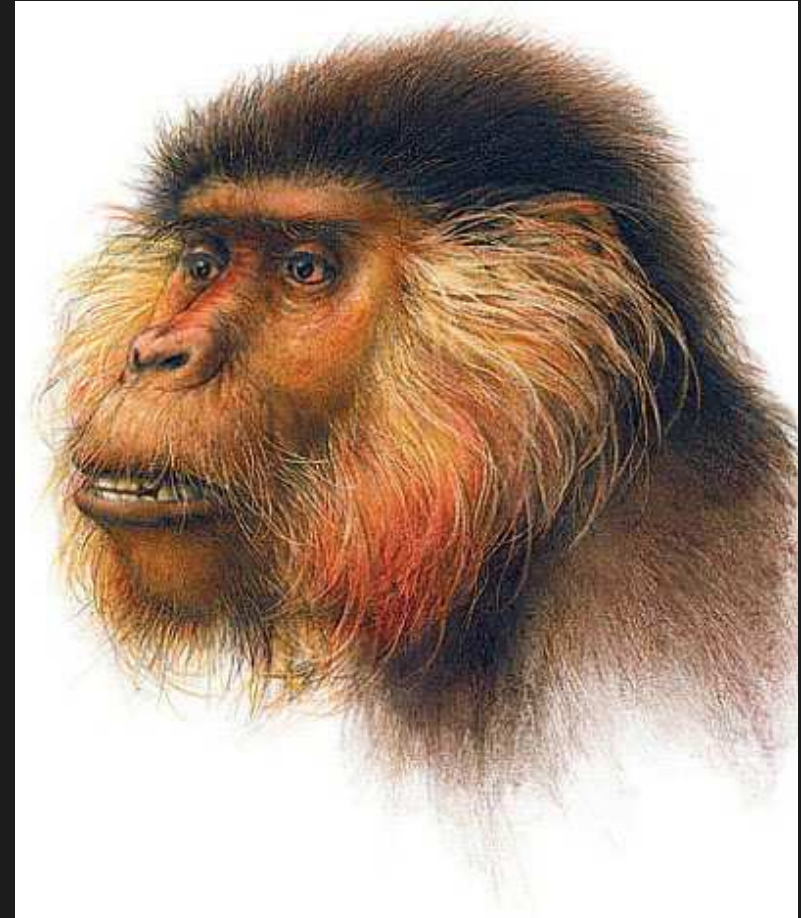
- 1. redukce ocasu
- 2. prodloužené paže
- 3. dorsální (ne laterální) lopatka prodloužená antero-posteriorně
- 4. kostra ruky: splynutí skafoidu a os *centrale*
- nejstarší fosilie: spodní miocén (23 Mya):
Proconsul, *Morotopithecus*,
Nacholapithecus

Nejstarší lidoopi

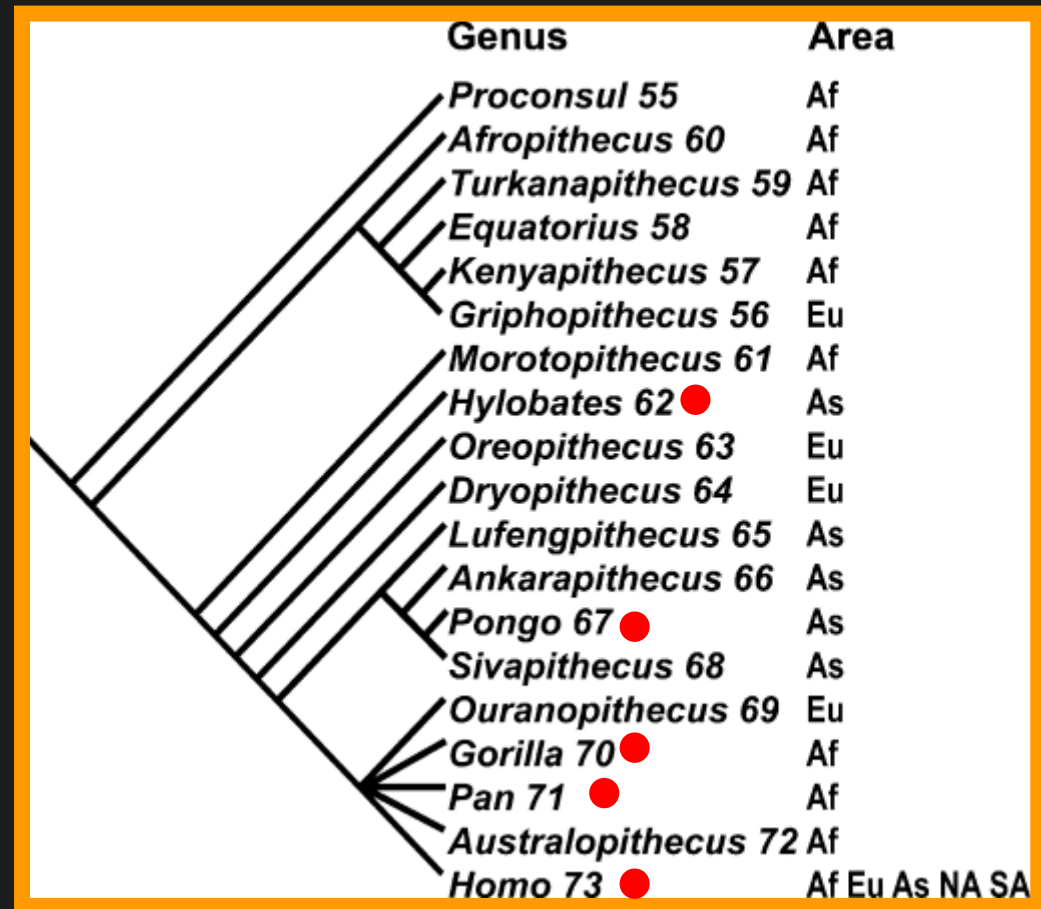
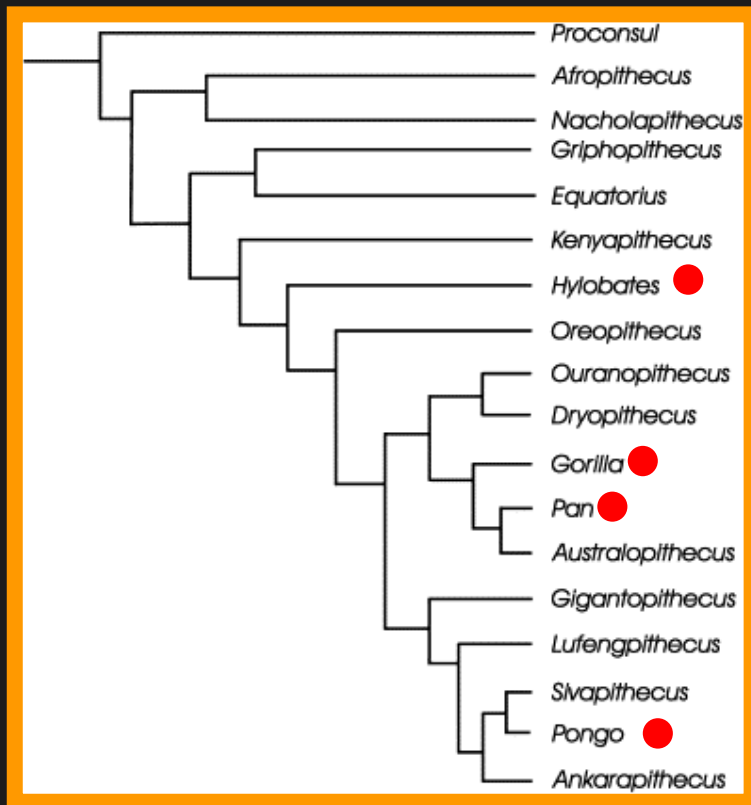
- *Proconsul africanus* objeven jako první (ostrov Rusinga)
- přes 10 druhů různé velikosti
- *Morotopithecus bishopi*
- *Nacholapithecus kerioi*
- relativně málo lidoopích fosilií starších sedmi milionů let (nepatřících do lidské kmenové linie)



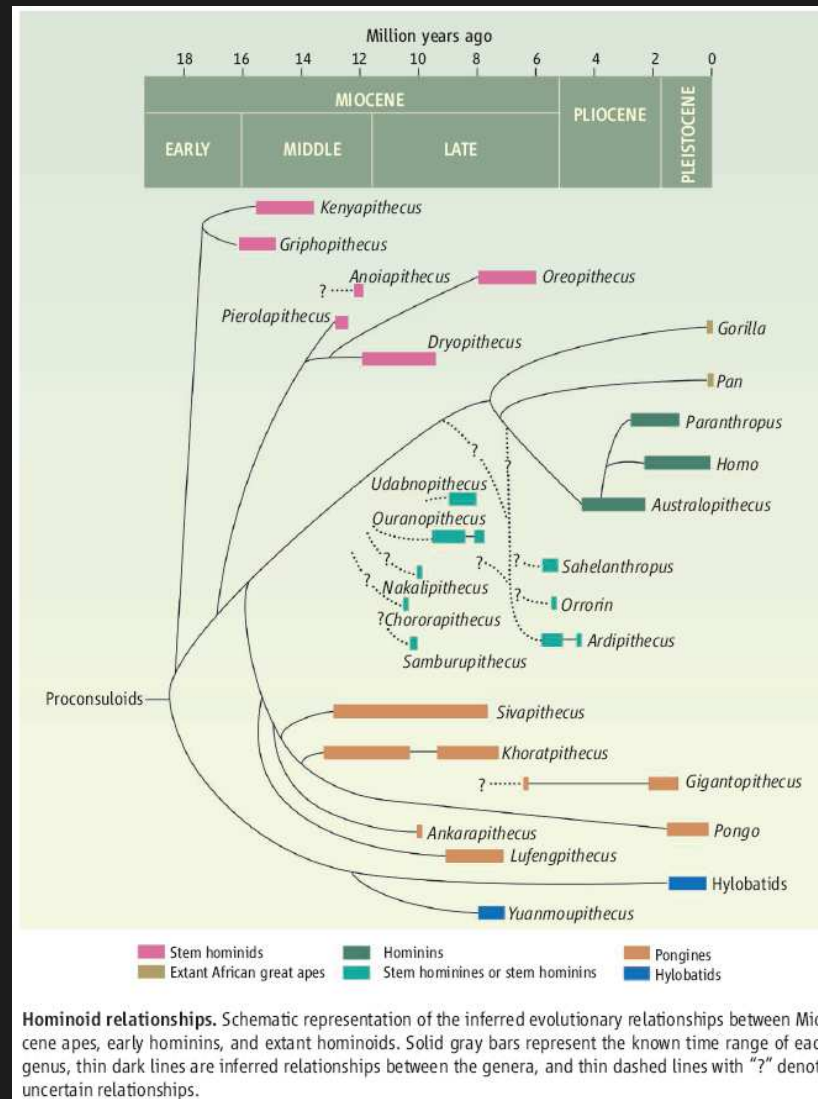
Proconsul



Fylogeneze hominoidů a fosilie



Fylogeneze hominoidů



- 25 mil. let, hlavní rozdělení kolem 18 mil. let

- **Hylobatidae**

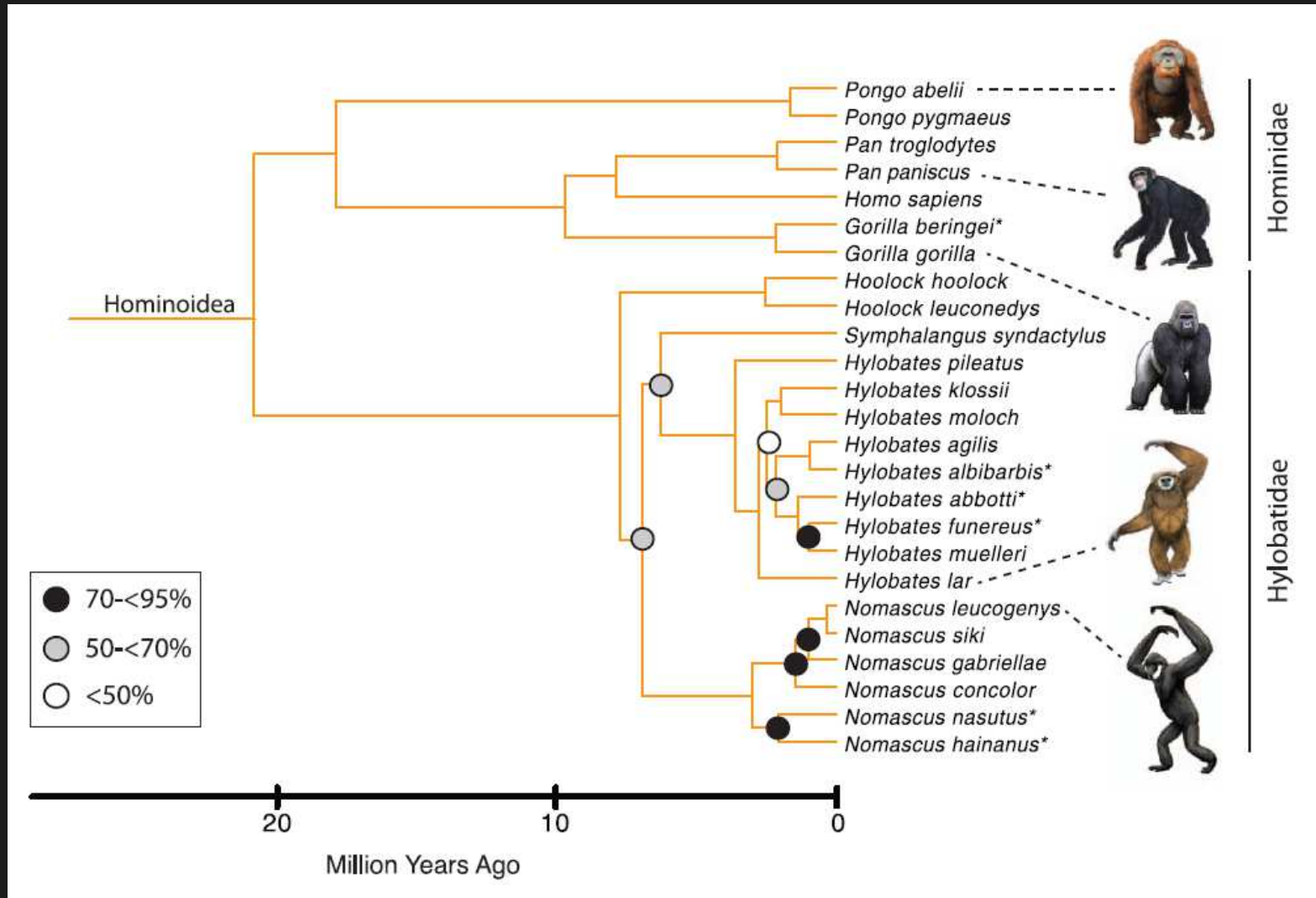
- 1. brachiace

- **Hominidae**

- 1. růst cerebrálního kortexu
- 2. maxilární a premaxilární kost blízko u sebe, tvoří incisivní kanál
- 3. frontální sinus

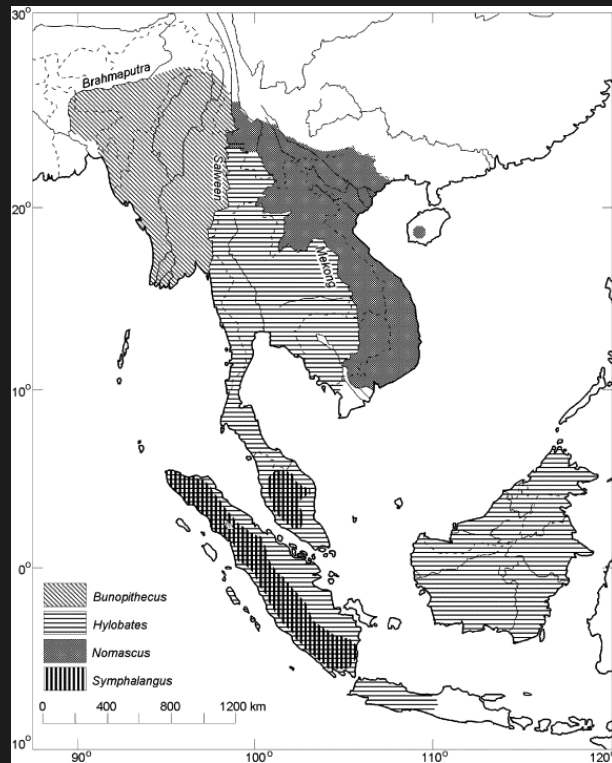


Hominoidea



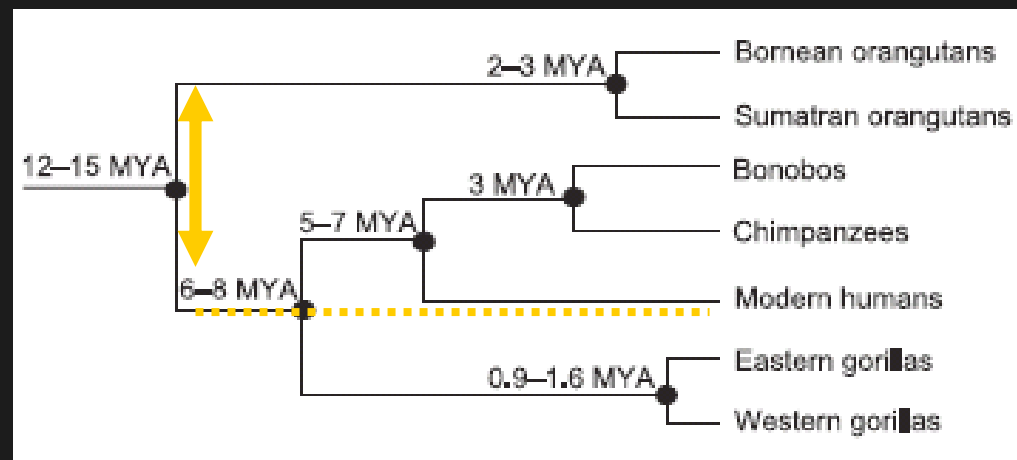
- **Nomascus** (7 spp.)
- **Symphalangus** (1 sp.)
- **Hoolock** [*Bunopithecus*] (2 spp.)
- **Hylobates** (9 spp.)

Hylobatidae



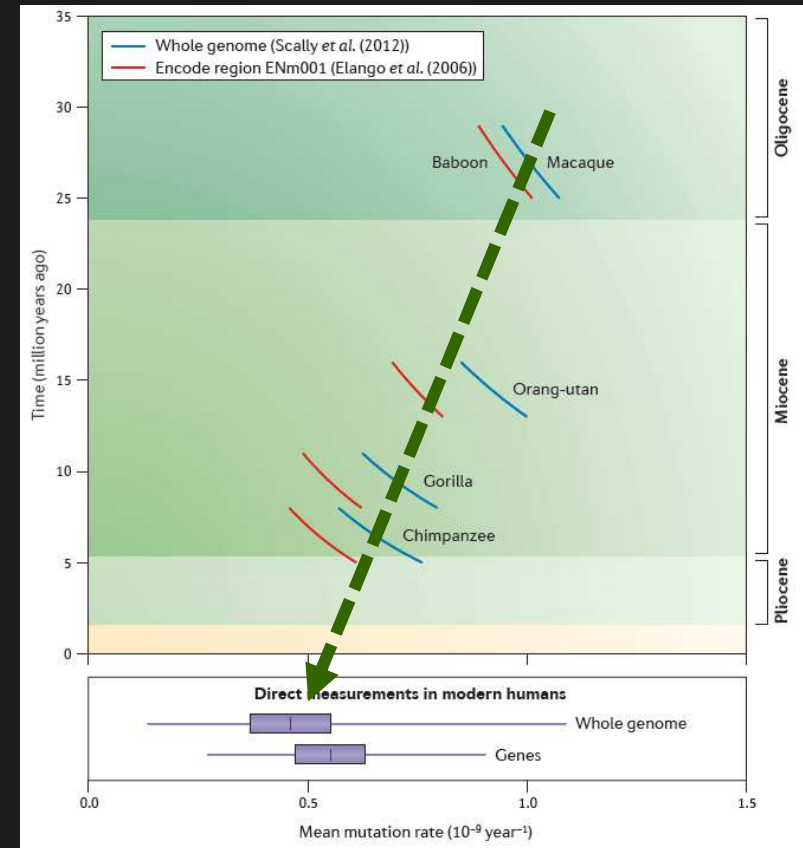
Hominidae

- rozdělení na dvě linie kolem 14 mil. let
- **orangutani (Ponginae)**
- *Pongo* (2 druhy)
- **afričtí lidoopi (Homininae)**
- *Gorilla* (2 druhy)
- *Pan* (2 druhy)
- *Homo* (1 druh – ale do „recentu“ přežily další ~4)



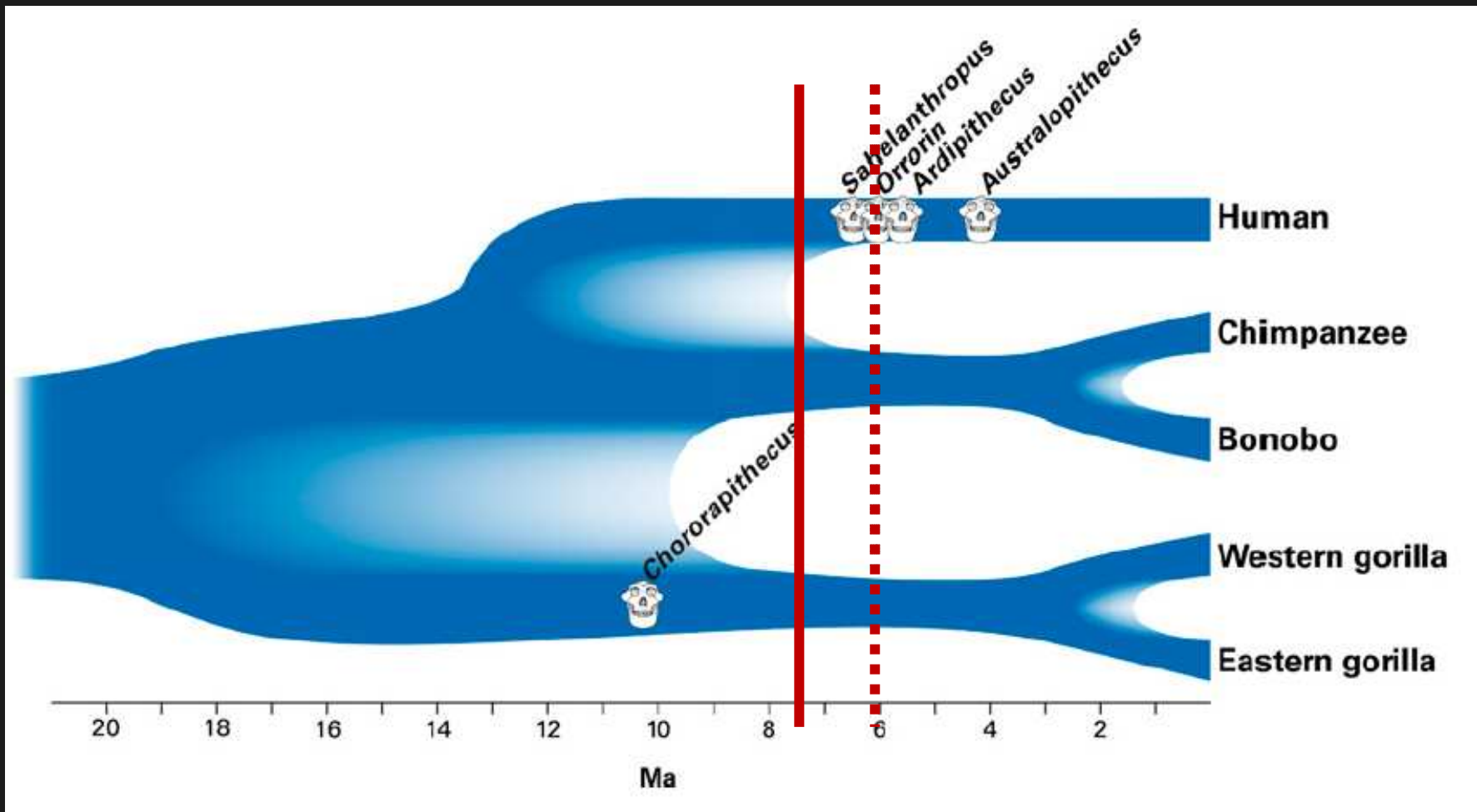
Mutační rychlost

- datovaná fylogeneze starosvětských opic:
- $10^{-9} \text{ bp}^{-1} \text{ y}^{-1}$
- *de novo* mutace:
- $\sim 1.3 * 10^{-8} \text{ bp}^{-1} \text{ gen}^{-1}$
- převedení z generací na roky: generační doba (20-30 let)
- $\sim 0.5 * 10^{-9} \text{ bp}^{-1} \text{ y}^{-1}$
- ale: víra v extrapolaci (když dva hrobníci vykopou hrob za půl dne, za jak dlouho vykope milion hrobníků stejný hrob?)
- klesající rychlost mutací u hominidů

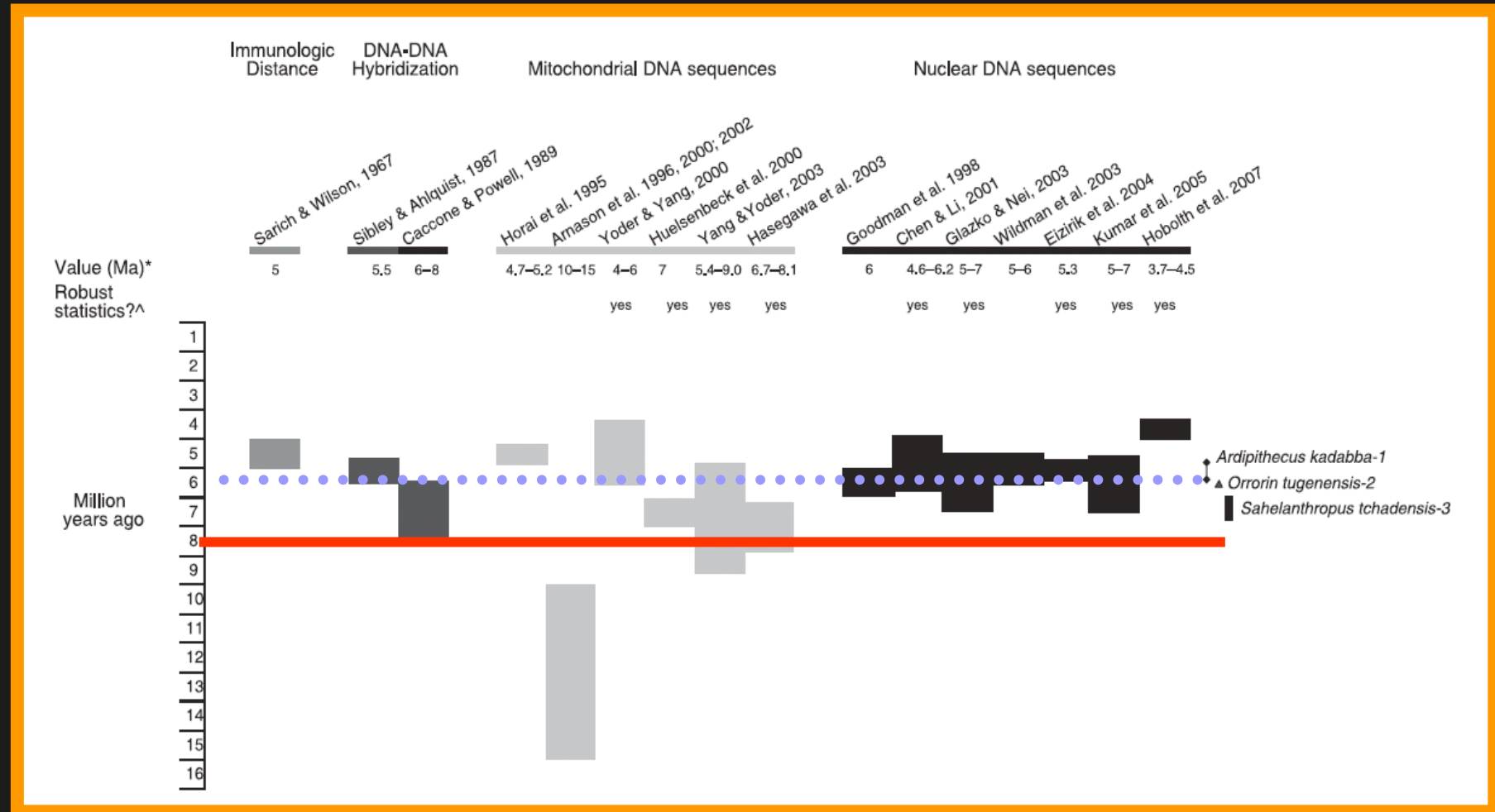


Mutační rychlost: nové datování

- všechno je starší (člověk – šimpanz **nejmíň 7,5 Mya**)
- nové datování ale vede k příliš staré divergenci orangutani x afričtí lidoopi (30 Mya) x zachráně nás *hominid slowdown*
- nové datování líp sedí na fosilie (*Sahelanthropus*, *H. heidelbergensis* apod.)



Datování speciace šimpanz-člověk



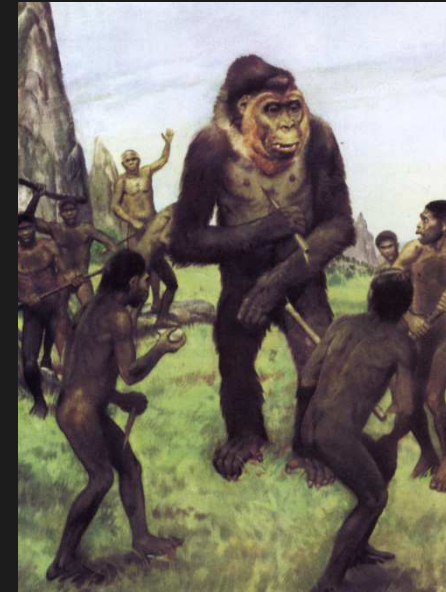
Ponginae



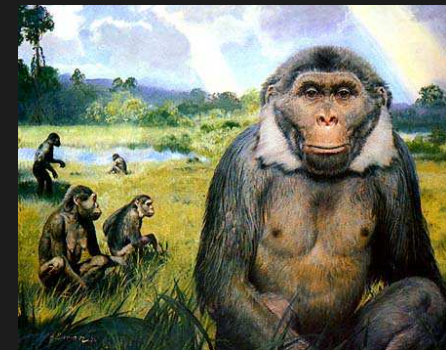
Pongo pygmaeus



Pongo abelii

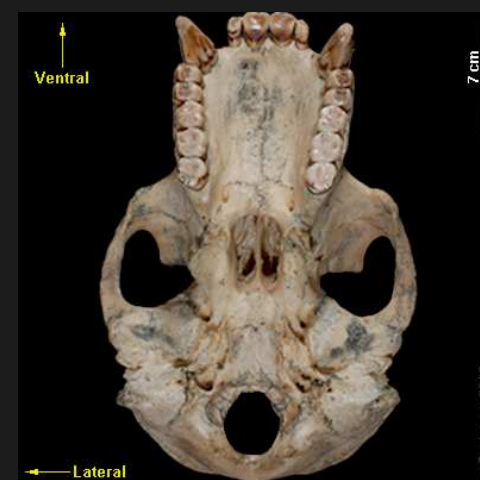
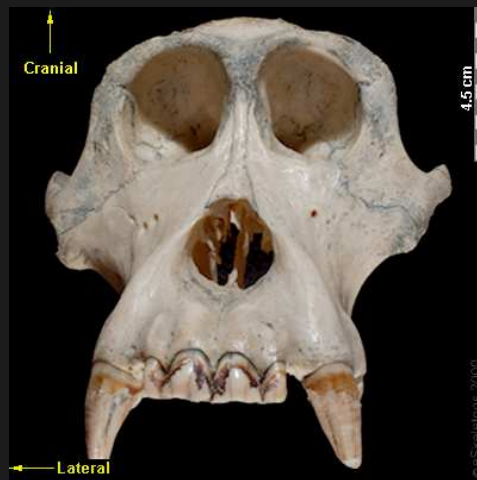
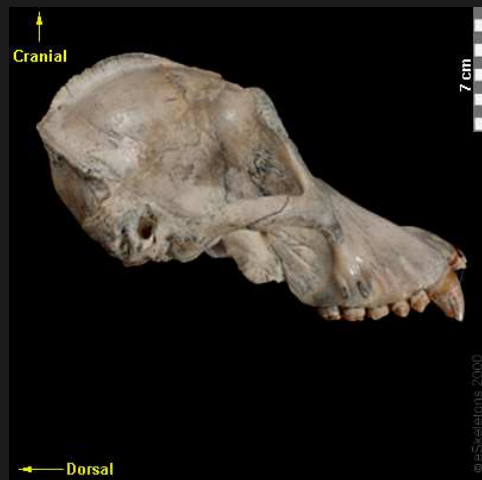


Sivapithecus (vč.
„*Ramapithecus*“)
Gigantopithecus



Ponginae

- 1. vertikálně prodloužené orbity
- 2. modifikace maxilární oblasti lebky

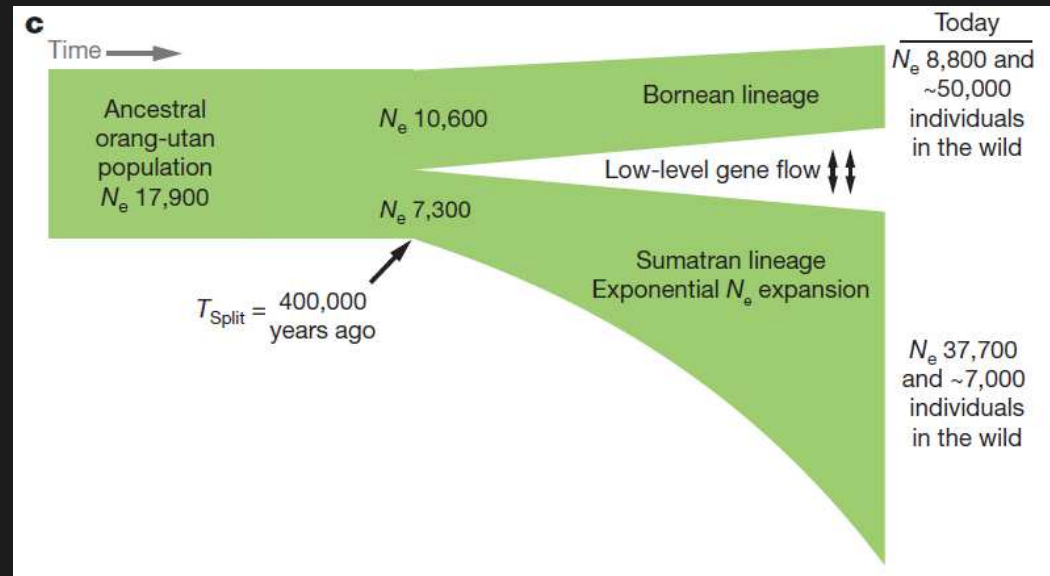
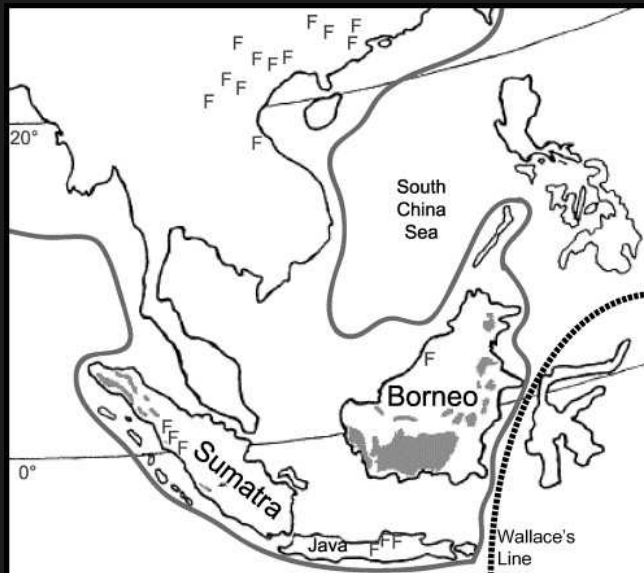


Genom orangutana sumaterského (2011)

- největší stromový živočich, silný sexuální dimorfismus, zpožděné dozrávání samčích znaků, pomalá ontogeneze, nejdelší meziporodní interval mezi savci, nástroje, kultura, složitá sociální struktura ...
- velmi pomalá evoluce genomu
- mimořádně nízká potřeba energie ← změny v metabolismu glykolipidů (→ specifická ontogeneze a *life history*)

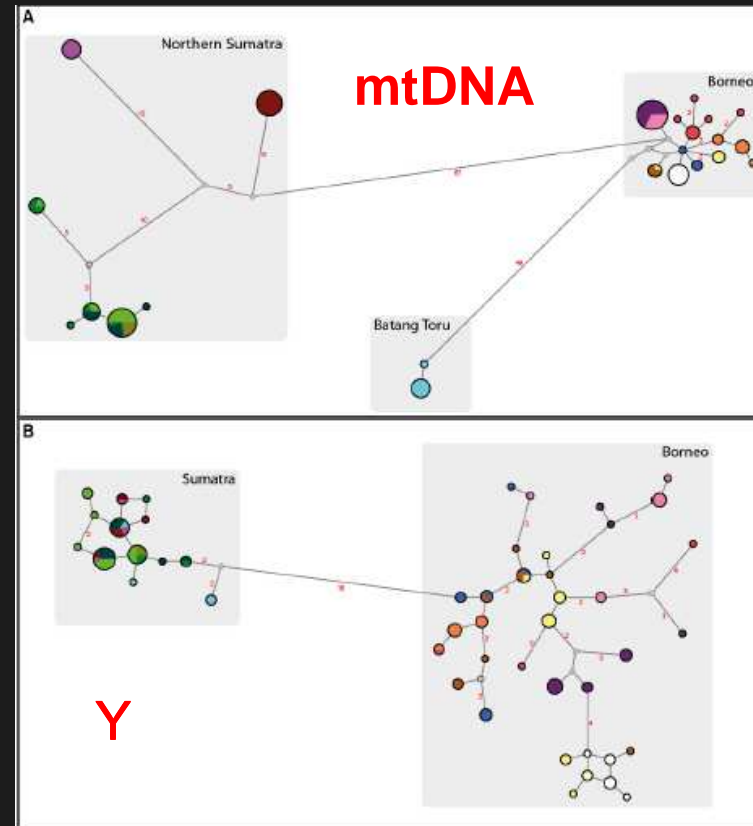
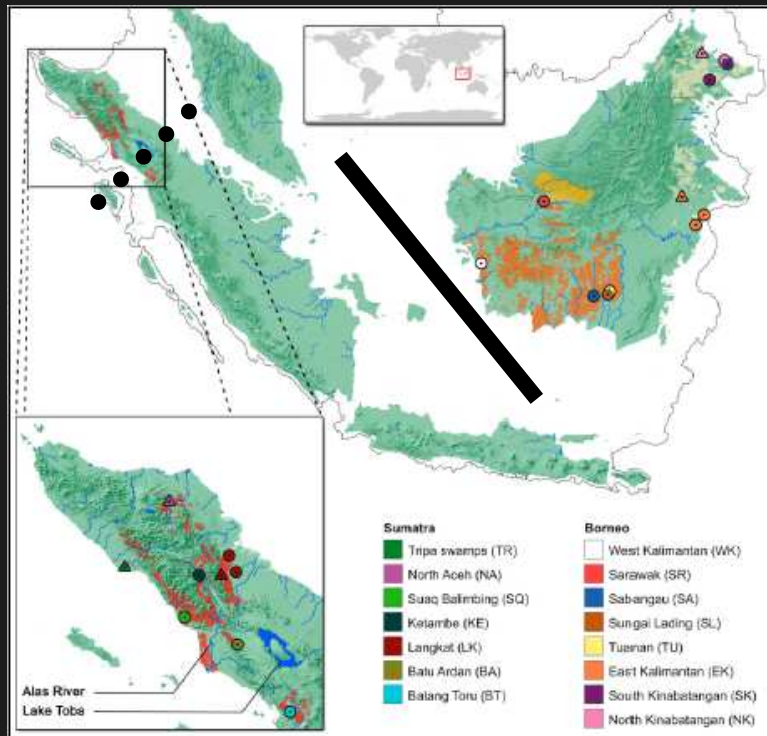
Orangutan: historie populace

- nedávné vymřeni na asijském kontinentu a na Jávě
- velmi recentní předek bornejských populací (~200 kya) – pleistocenní refugium?



Fylogeografie orangutanů

- velká mtDNA variabilita na Sumatře (jižní populace v Batang Toru – odděleno vulkanickým jezerem Toba) x neplatí pro Y



Homininae

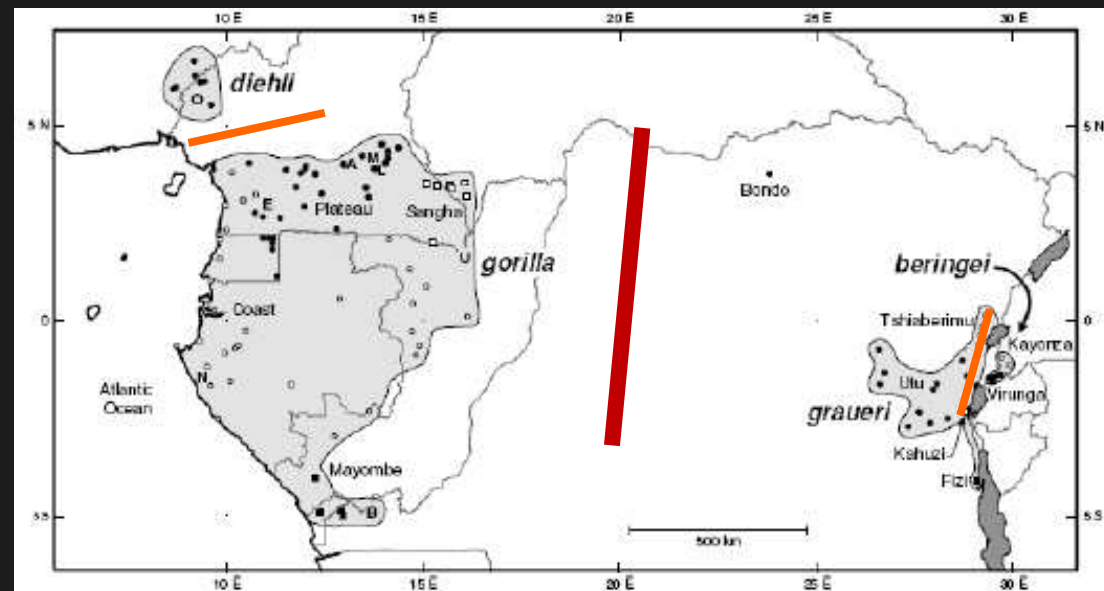
- 1. prenatální spojení skafoidu a os centrale
- **Gorillini**
- 1. umístění infraorbitálního foramenu
- **Hominini**
- 1. zánik premaxilo-maxilární sutury u dospělců

Gorillini

***Gorilla beringei*:**
G. b. b. + *G. b.*
graueri

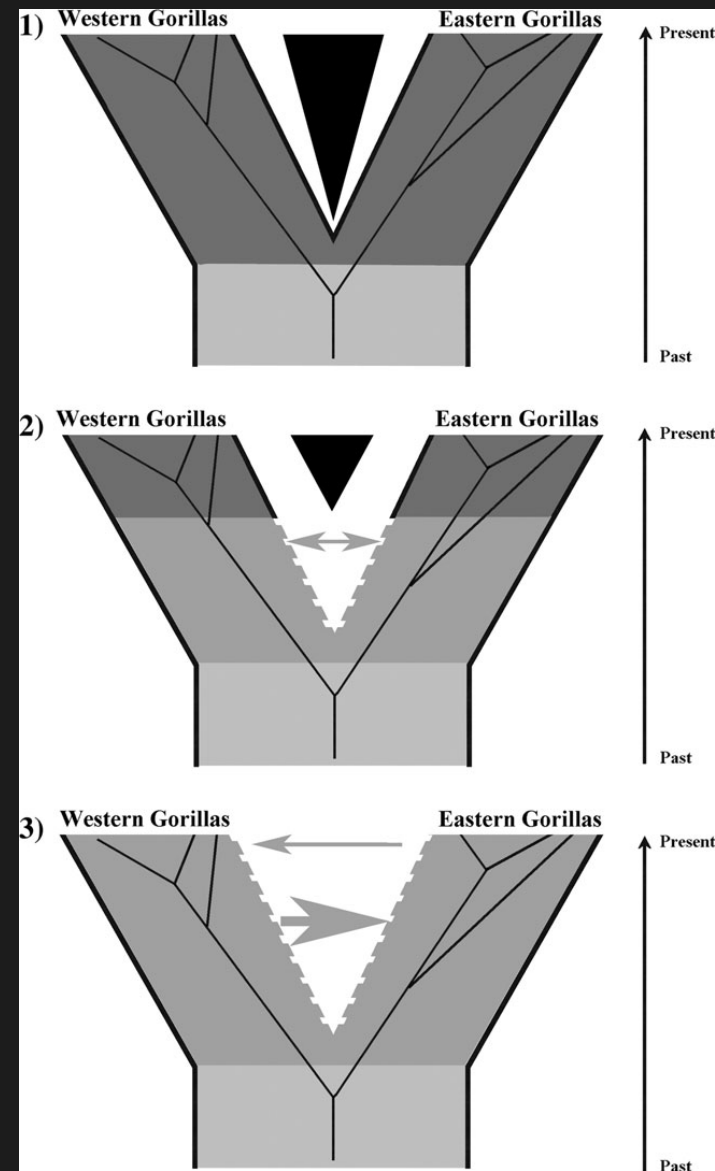


***Gorilla gorilla*:** *G. g.*
g. + *G. g. diehli*



Gorila: populační historie

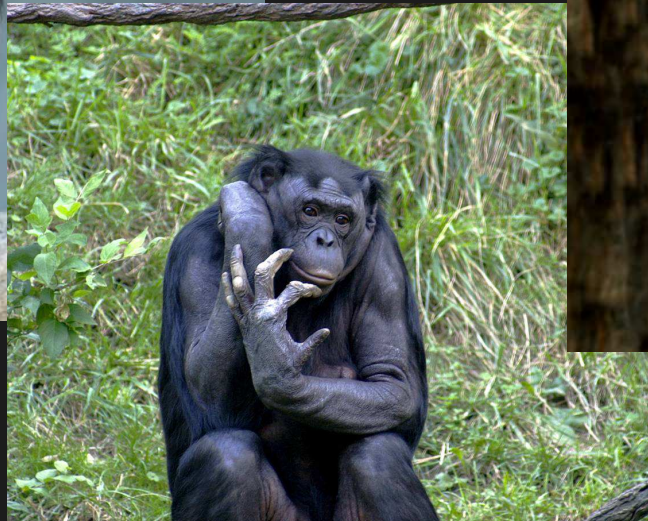
- genomická data
- rozdělení západní a východní populace 0,9-1,6 My
- tok genů mezi populacemi až do 80-200 ky
- tok genů: disperzní samci
- recentní hybridizace *G. gorilla* x *G. beringei* → *G. b. graueri* jako taxon hybridního původu???



Hominini recentní druhy



Pan troglodytes



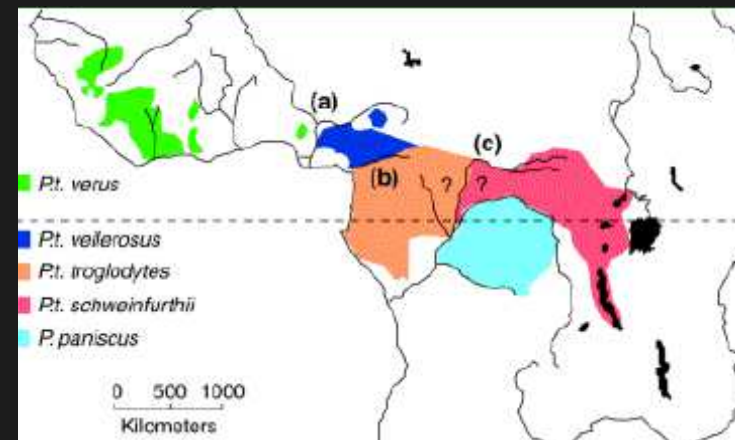
Pan paniscus



Homo sapiens

Pan + Homo

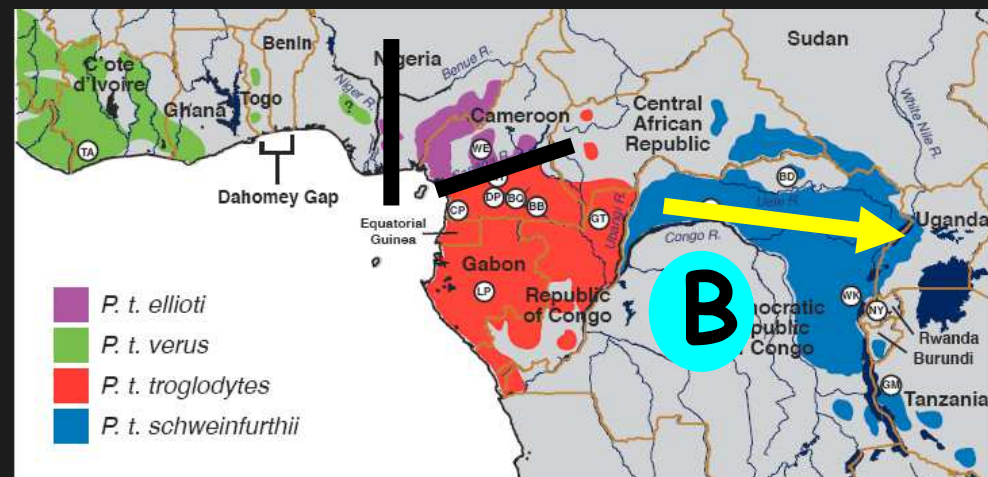
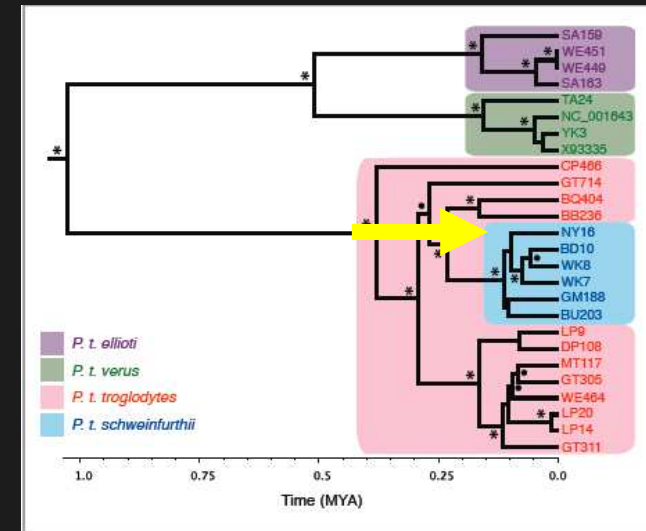
- podobnosti bonoba a člověka („naš nejbližší příbuzný“) obvykle považované za konvergentní evoluční novinky
- ale nebyl společný předek šimpanzů a lidí víc podobný člověku než šimpanzi (a není bonobo vlastně nejprimitivnější hominin)?

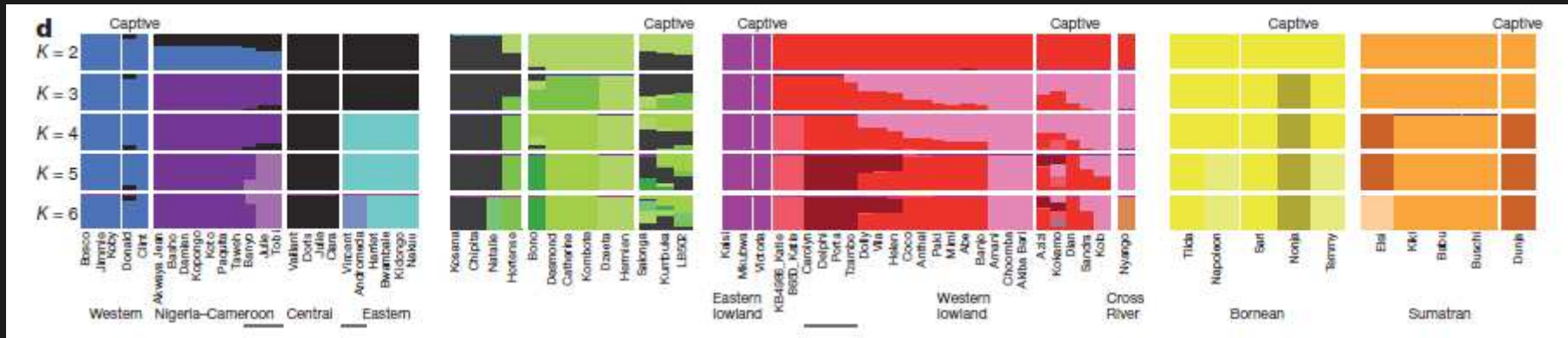
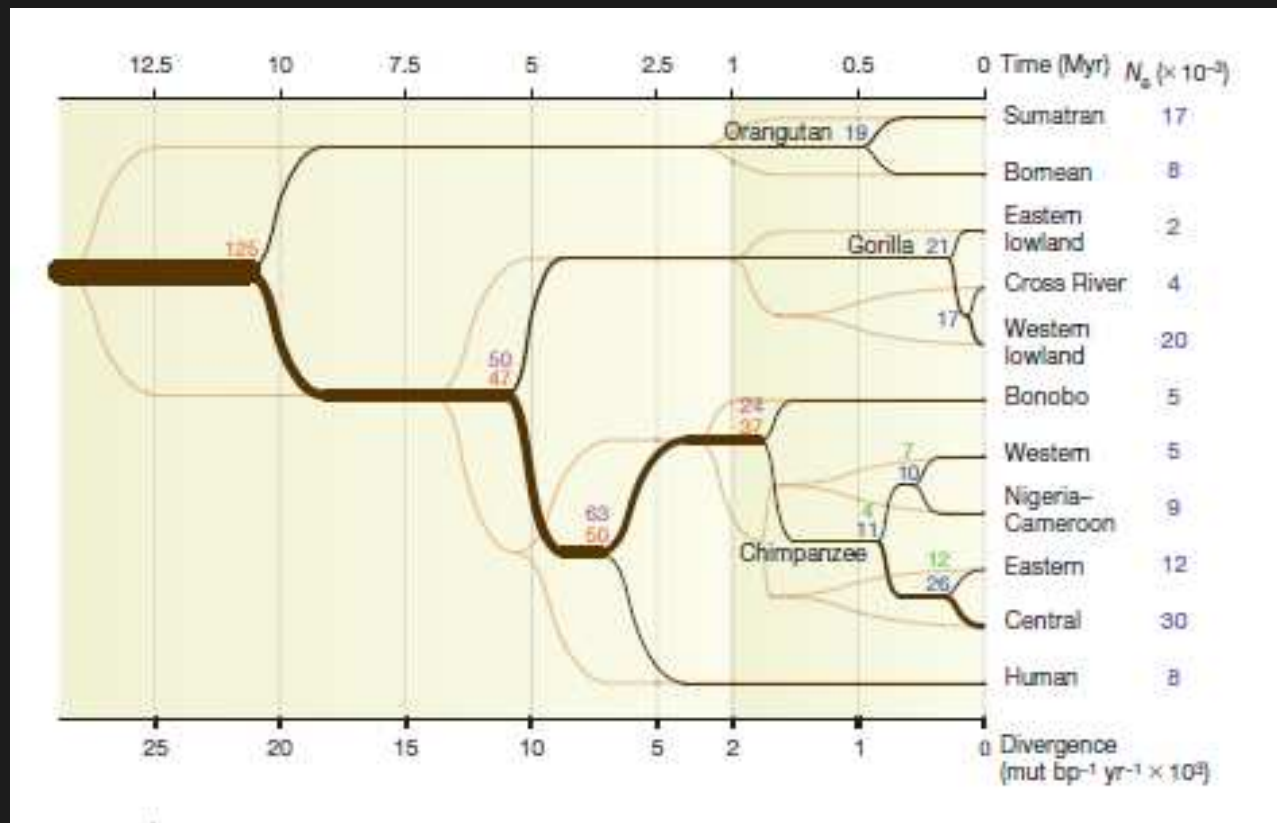


Šimpanz a bonobo: populační historie

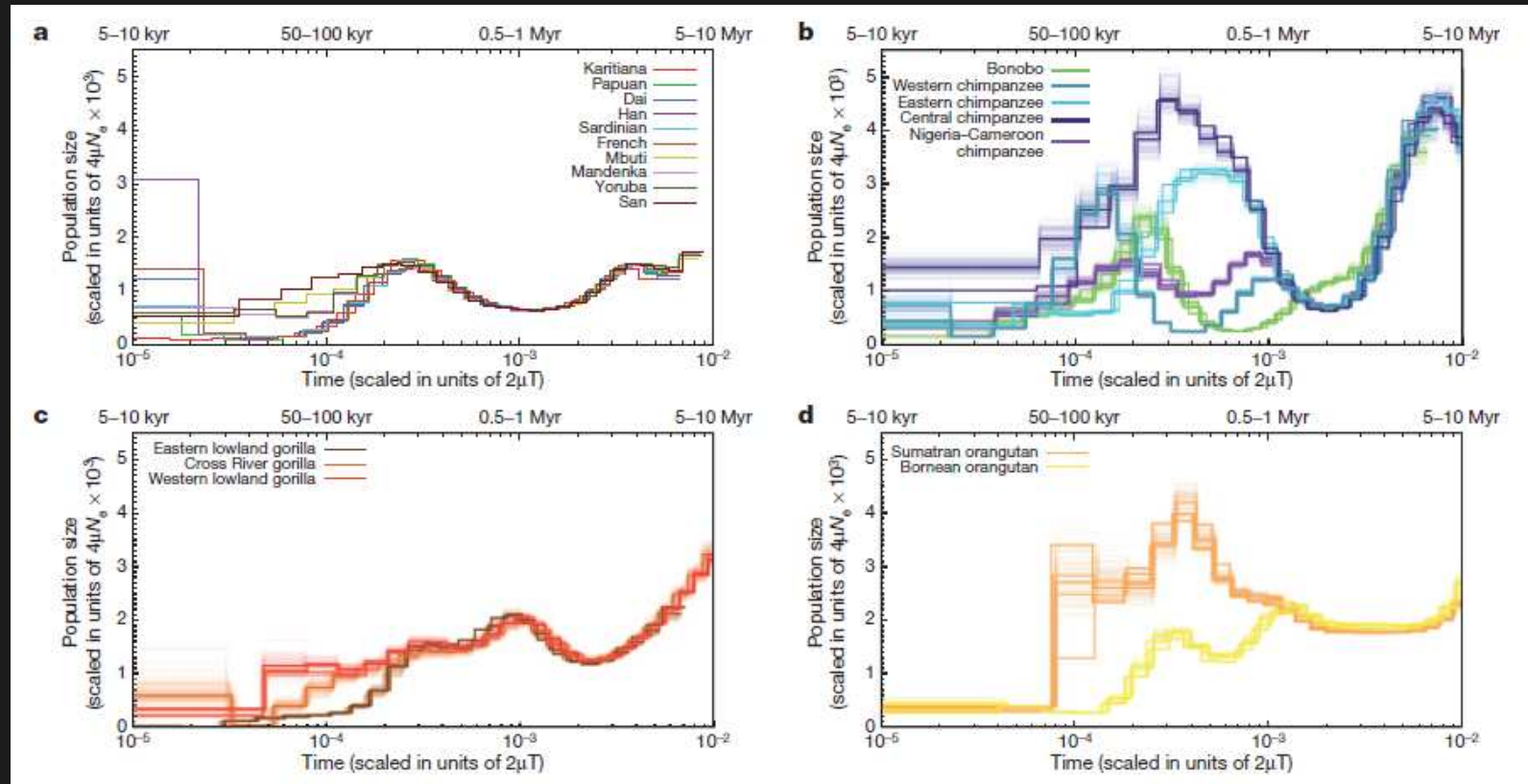
- mnohem větší genetická diverzita obou druhů než u lidí
- základní dělení podle řek: Kongo (*troglodytes* x *paniscus*), Sanaga (*verus-elliotti* x *troglodytes*), Niger (*verus* x *elliotti*) a Ubangi (*troglodytes* → *schweinfurthii*)

P. t. elliotti
(syn. *P. t. vellerosus*)





Evolve efektivní velikosti populací



Evolve effective population sizes of populations

Genus	Scientific name species/ subspecies	Common name	<i>N</i>	Mean coverage	Fixed sites to human reference	No. of SNVs*	Mean SNVs per individual*	No. of singletons†	Ancestry informative markers (AIMs)‡	$N_e (10^{-3})$ §
<i>Homo</i>	<i>Homo sapiens</i>	Non-African	6	18.3	386,974	5,887,443	2,639,546	1,379,448	12,316	9.7–19.5
		African	3	20.9	632,253	6,309,453	3,203,178	2,448,454	12,316	13.9–27.9
		Humans	9	19.2	224,660	9,172,573	3,061,604	3,827,902	NA	13.1–16.2
<i>Pan</i>	<i>Pan troglodytes</i>	<i>elliotti</i>	10	16.7	25,017,403	12,605,585	4,816,435	2,695,109	2,213	18.5–37.0
		<i>schweinfurthii</i>	6	28.7	25,126,506	11,264,879	4,843,530	2,228,396	1,265	19.7–39.5
		<i>troglodytes</i>	4	23.8	25,080,750	11,820,858	4,983,933	3,948,347	619	24.4–48.7
		<i>verus</i>	4	27.3	26,832,247	4,729,933	2,411,501	1,481,079	145,548	9.8–19.5
		<i>troglodytes</i>	24	22.5	24,087,088	27,153,659	5,693,903	10,352,931	149,645	30.9–61.8
<i>Pan paniscus</i>	Bonobos	13	27.5	27,068,299	8,950,002	2,738,755	3,159,889	NA	11.9–23.8	
<i>Gorilla</i>	<i>Gorilla beringei</i>	<i>graueri</i>	3	22.8	34,537,496	3,866,117	2,578,328	484,482	317,028	12.2–24.3
		<i>diehli</i>	1	17.6	35,553,861	2,585,360	2,585,360	165,482	35,693	14.9–29.8
		<i>gorilla</i>	23	17.8	31,602,620	17,314,403	6,410,662	2,797,388	19,902	26.8–53.5
		<i>gorilla</i>	27	18.3	31,376,203	19,177,989	6,492,831	3,447,352	372,623	28.4–56.9
<i>Pongo</i>	<i>Pongo abelii</i>	Sumatran	5	28.7	62,880,923	14,543,573	7,263,256	5,681,303	1,132,808	27.5–55.0
		Bornean	5	25.8	64,249,235	10,321,213	5,763,354	3,555,596	1,132,808	19.5–39.0
		Orangutans	10	27.3	60,661,869	24,309,920	9,338,148	6,409,648	NA	42.3–84.6
		All	83	23.0	83,954,672	88,764,143	NA	NA	NA	NA

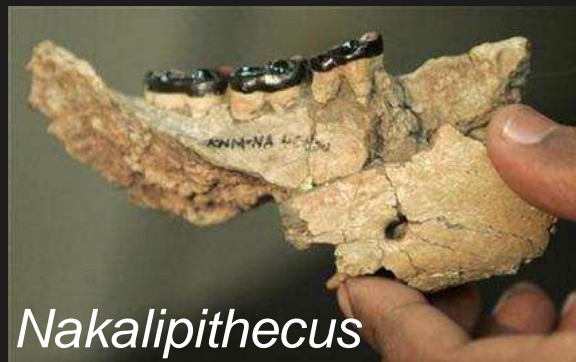
- 1. zmenšení N_A u společného předka afrických lidoopů
- 2. zásadní redukce (5-10krát) N_A v lidské linii

Vymřelí příbuzní afrických lidoopů



Pan: střední pleistocén ~ 0,5 Mya

- je jich pozoruhodně málo (*Nakalipithecus*, *Chororapithecus*, možná *Ouranopithecus* ??? – považován i za blízkého lidské linii x vyvráceno novými nálezy ardiopitéka)
- všichni dobře známí fosilní afričtí lidoopové patří spíš k lidské linii



Nakalipithecus



Chororapithecus



Ouranopithecus

„Já z opice nepocházím. Vím to, jako že je živý bůh nade mnou!“ Petr Hájek



- „člověk pochází z opice“ x „ne, člověk a opice mají společného předka“
- *vrabec pochází z ptáka x ne, vrabec a pták mají společného předka*
- společný předek člověka a opice byla pochopitelně opice → **člověk nepochází z opice, člověk je opice**
- (*vrabec nepochází z ptáka, vrabec je pták*)

Hominina

- 1. bipedalismus, S-tvarovaná páteř, posun týlního otvoru, zadek
- 2. krátká a široká pánev
- 3. parabolický čelistní oblouk



Jak žijí hominidi

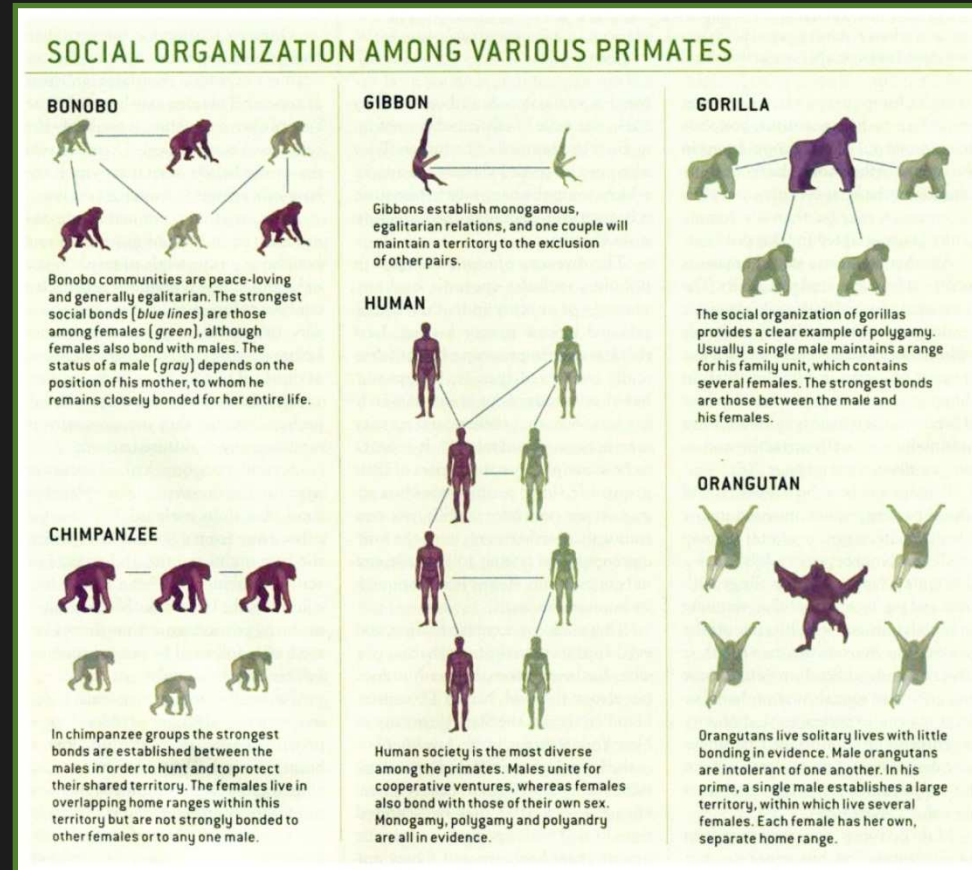


Jak žijí hominidi

nukleární rodiny

fusion-fission
(samičí dominance)

fusion-fission
(samčí dominance)



harémy

rozvolněné
komunity

víceúrovňová sociální organizace

Orangutani

- velcí stromoví lidoopi
- velký sexuální dimorfismus v hmotnosti těla (~ 2:1) a velikosti špičáků + androgenní ornamenty (vousy, dlouhé ochlupení na ramenou, pažích a zádech, lícní kalosity) + long calls
- velký dimorfismus samců: v přítomnosti dominantních samců orangutanů mladí samci dospějí, ale nevyvinou si morfologické, fyziologické a behaviorální znaky
- dominantní samci agresivní, nedominantní tolerantní
- „*call and wait*“ (několikadenní asociace se samicí) x „*sneak and rape*“ (násilné kopulace, samice se brání x výrazná paternita nedominantních samců): strategie závislá na frekvenci
- znásilnění není omezeno na malé samce, k zranění samice nedochází



Orangutani – samčí bimaturismus

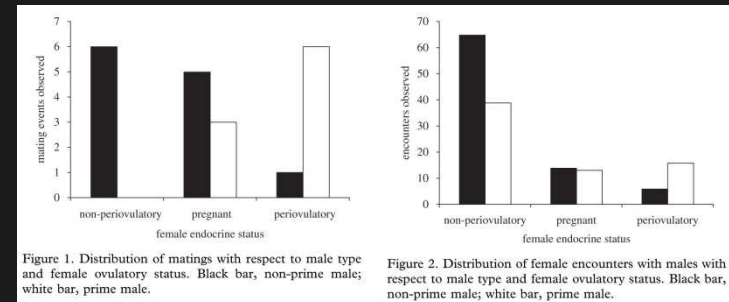


„flanged" male

„unflanged" male

- výrazná samičí volba → preference velkých dominantních samců (sex, ochrana před nedominantními samci) + nápadná pasivita samců během dlouhé kopulace
- samice v neplodném období preferují malé samce, v plodném velké
- polygynie ~ „roztroušený harém“, samičí filopatrie
- +50 let, meziporodní interval 6-10 let (*P. abeli* delší), samičí sexuální aktivita od 12 let, první rozmnožování cca 15 let, dlouhá mateřská péče (žádná otcovská), menopauza a infanticida chybí
- soliterní způsob života (arborealita, potravní stres: frugivorie + foli- a insektivorie), v letech masového plození stromů gregaričtí (Sumatra)
- užívání (nikoliv výroba) nástrojů, geografická kulturní diverzita

Orangutani



Gorily

- velcí terestričtí lidoopi (částečně sympatričtí se šimpanzi)
- vysoký sexuální dimorfismus (velikost těla a špičáků, kraniální hřeben + vazivová/tuková tkáň, stříbrné sedlo u dominantních samců)
- málo nápadné zduření labií uprostřed cyklu
- páření s dominantním samcem, monopolizace samic, polygynie (chráněný harém) – u horských goril často 2 dominantní samci (otec a syn); samčí status koreluje s frekvencí páření a paternitou (dominantní silverback obvykle otcem všech mláďat)
- mladí samci mohou zůstat a zdědit otcův harém, nebo emigrovat (solitérní fáze, samičí skupiny) a snažit se o získání mladé samice
- sexuální chování vzácné, obvykle iniciované samicí (během folikulární fáze), obvykle dorsoventrální kopulace, intromise 1,5 min.
- malé samčí genitálie, velmi malá varlata



Gorily

- krátký meziporodní interval (3-4 roky), první reprodukce brzo (9-13 let)
- výrazný podíl samčí infanticidy (mláďata potřebují ochranu otce), chybí „státní převraty“, menopauza samic
- gregarické s harémovou strukturou, samci filopatričtí, výrazný podíl samců na ochraně a výchově potomstva (mláďata si víc hrají se samci než samicemi)
- býložravci (*G. gorilla* více frugivorní, *G. beringei* více folivorní) x přibývají údaje o možné částečné masožravosti (vč. termitů, ale bez nástrojů)
- rozdíly v meziskupinových vztazích (*G. gorilla* – mírumilovné, *G. beringei* – nepřátelské)
- užívání jednoduchých nástrojů (brodění, samčí předvádění), žádná kulturní diverzita



Šimpanz

- terestrický i arboreální, lesní a savanový kvadrupední lidoop (bipedie obvykle na stromech, ve spojení s hledáním potravy)
- malý sexuální dimorfismus (velikost, žádné sexuální ornamenty)
- extrémně nápadné zduření samičích genitálií po cca $\frac{1}{2}$ menstruačního cyklu → reklamní ovulace
- nevýznamný podíl samičí volby, sexuální preference pro starší samice
- promiskuitní *multimale-multifemale* systém, malá korelace mezi společenským statusem a paternitou u samců (reprodukční úspěšnost dominantních samců cca 50 %, záleží na počtu kompetitorů)
- vysoká kompetice spermií (největší varlata mezi primáty)



Šimpanz

- minoritní párovací strategie („etnicky variabilní“): posesivní strategie (samec si monopolizuje říjnou samici v rámci skupiny), „manželství“ (*consortship*: pár přechodně opouští skupinu – až na několik měsíců)
- vysoká kopulační frekvence (800 kopulací s 10 samci na 1 početí), samčí iniciace, výhradně dorsoventrální pozice, velmi krátká intromise (5-10 s)
- dlouhý penis s redukováným bakulem, kopulační zátky
- tři funkce sexu – reprodukce, znejistění paternity, obchod (sdílení potravy, péče o srst apod. – „*meat for sex*“ v krátkodobém měřítku neplatí)
- násilí na samicích, ale ne znásilnění
- meziporodní interval cca 5 let, puberta po 6 letech, první reprodukce 12-20 let, mládě závisí na samici cca 6 let, žádná otcovská péče → velké nároky na matku, významné konflikty matka-potomek, vysoká mortalita (x infanticida obvykle extrakomunitní), bez menopauzy



Šimpanz

- gregarismus, *fusion-fission* systém (20-100+ jedinců v tlupě, málo významná rodina), samčí filopatrie, samčí aliance, dominance samců nad samicemi, málo významné přátelské interakce mezi samicemi (+ agrese samic vůči imigrantkám, vč. infanticidy)
- primární frugivorie, významný podíl živočišné potravy, obvykle soliterní sběr potravy x kooperativní lov (především guerézy, včetně lokálního vyhubení), v savanách lov s „oštěpy“
- neschopnost využívat pozemní byliny → sezónní potravní stres (v nedostatku zralého ovoce žerou nezralé + loví x gorily), vysoká potravní kompetice, násilné vztahy mezi tlupami, genocida (Gombe): hlavními oběťmi mláďata a samci

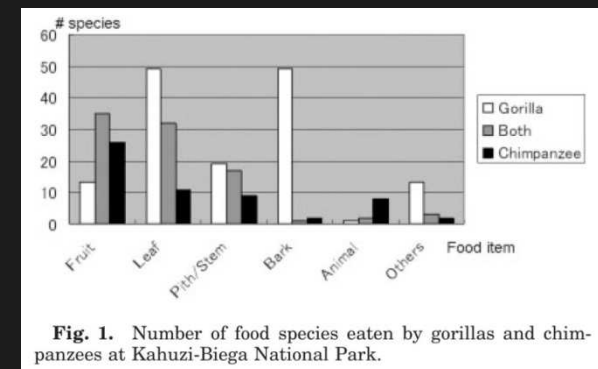
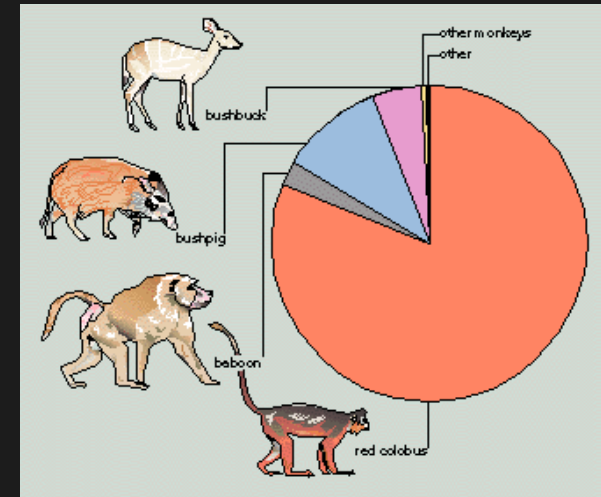


Fig. 1. Number of food species eaten by gorillas and chimpanzees at Kahuzi-Biega National Park.

Šimpanz





Figure 5. Territorial boundary patrol. Male chimpanzees patrol their territories by moving in single file, occasionally making deep incursions into neighboring territories. (Color figure can be viewed in the online issue, which is available at www.interscience.wiley.com.)



Figure 4. Lethal coalitionary aggression. A. A group of male chimpanzees attack an adult male from another community. The victim is at the bottom of the pile of attackers and hidden from view. B. After 15 minutes, the victim is dead. C. About 40 minutes later, a young adult male who participated in the attack leaps on the dead body of the victim. (Color figure can be viewed in the online issue, which is available at www.interscience.wiley.com.)

Bonobo

- sesterský druh šimpanze – ve většině znaků velmi podobný (terestrický i arboreální kvadrupevní lesní lidoop): **značná část speciálních vlastností bonobů („mírumilovný feministický lidoop“) je zveličená až vybájená, resp. byla vyvrácena novějšími daty!!!**
- delší trvání „reklamní ovulace“ (80 % menstruačního cyklu), žádná preference určitých samic (nově příchozí ~ mladší???)
- promiskuitní *multimale-multifemale* systém velmi podobný šimpanzímu, vysoká tolerance mezi samci (samice se páří s většinou nepříbuzných samců), dominantní samec rozlišitelný, ale hierarchie mezi ostatními samci nezřetelná, posesivní strategie vzácná
- dorsoventrální (74 %) i ventro-ventrální (samec nahoře) kopulační pozice, velmi vysoká frekvence (samčí iniciace!), intromise 10-15 s



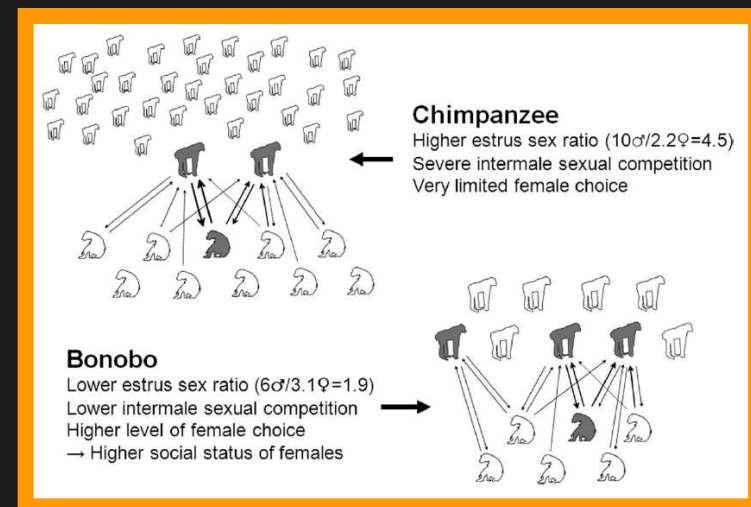
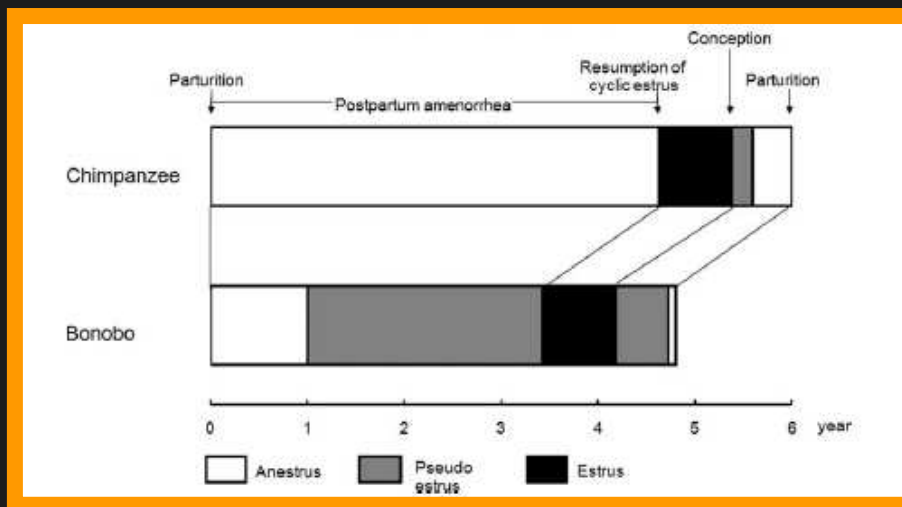
- složité (socio)sexuální chování bez reprodukčního významu, včetně homosexuálního (vytváření samicích aliancí)
- vzácné konflikty matka-potomek, nízká mortalita (samice mohou simultánně pečovat o dvě následující mláďata), infanticida chybí
- *fusion-fission*, vyšší gregarismus než u šimpanzů, samčí filopatrie (ale slabší samčí a mnohem silnější samicí aliance) → egalitářská společnost se samicemi schopnými kooperativně dominovat samcům
- více folivorie a mnohem méně živočišné potravy než u šimpanzů, lov opic existuje (vzácnější?), společný foraging
- mnohem méně nástrojů, etnicita marginální
- **experimentální etologie: neotenie (bonobo se sociálně vyvíjí pomaleji než šimpanz)**

Bonobo



Šimpanz x bonobo

- „rovnoprávnější samice“ u bonobů (novinka ve vztahu k ostatním hominidům)
- 1. méně mozaikovitá distribuce potravy, menší nevýhoda pro pomaleji se přemísťující samice
- 2. prodloužená říje + pseudoestrus – omezení samčí sexuální kompetice, obrana před infanticidou



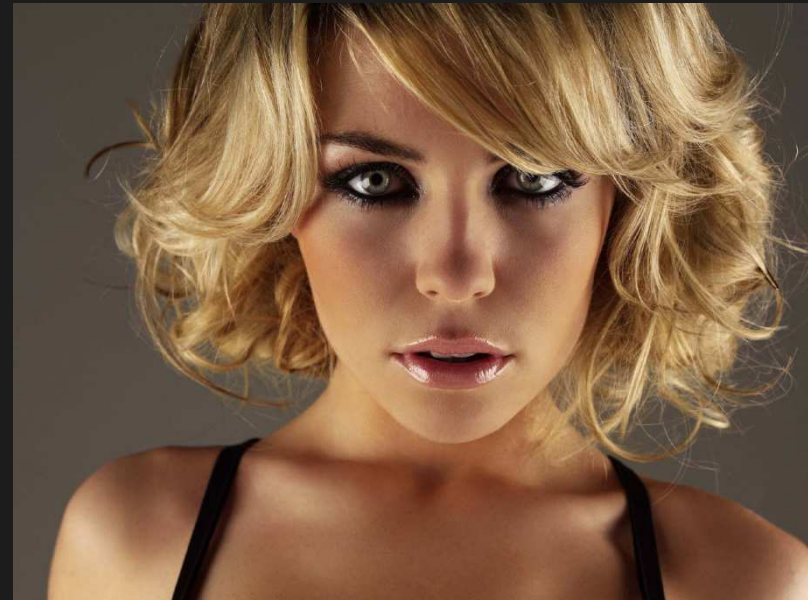
Člověk



v mnoha směrech mimořádně divný lidoop...

Člověk

- Bipední, terestrický lidoop s kosmopolitním rozšířením, původně (sub)tropický, leso-stepní druh
- nápadný pohlavní dimorfismus (v rámci lidoopů spíše nevýrazný ve velikosti), výrazný polymorfismus samců
- **nenápadný ovulační cyklus** (projevuje se mírnými změnami samičího chování)
- významný podíl samičí volby (kombinace preferencí sociálních a fyzických)
- **samčí preference pro mladé, nuliparní partnerky**



Člověk

- mírná polygynie (84 % lidských populací, ale většina jedinců je monogamních)
- mimořádně dlouhé socio-sexuální svazky (ochrana, sex, péče o potomstvo)
- sociální status samce koreluje s reprodukční úspěšností
- slabá kompetice spermií x adaptace na *semen displacement*



rodina zakladatele
mormonské církve
Josepha Smithe



Muley Ismail
Krvežíznivý
(1672-1727)
888 dětí

Člověk

- různé párovací strategie - dlouhodobá monopolizace samic(e), krátkodobé sexuální vztahy, znásilnění jako alternativní reprodukční strategie
- složité sexuální chování, různé sexuální pozice (převládá ventro-ventrální sex, samec nahoře)
- sex v soukromí a v noci
- různě dlouhá kopulace (kulturní vlivy!), ejakulace obvyklá po několika minutách



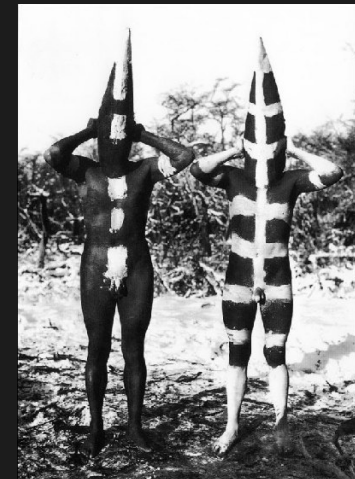
Člověk

- interval mezi porody 3-4 roky (může být snížen předčasným ukončením kojení u zemědělských a pasteveckých kultur)
- vysoká otcovská investice do péče o potomstvo
- mimořádně dlouhá péče o potomstvo (i po odstavení)
- nápadné zpomalení **individuálního vývoje** (včetně embryogeneze), puberta 10+
- výrazně vyvinutá **infanticida** (nevlastní rodiče, matky v nevhodné ekologické situaci)

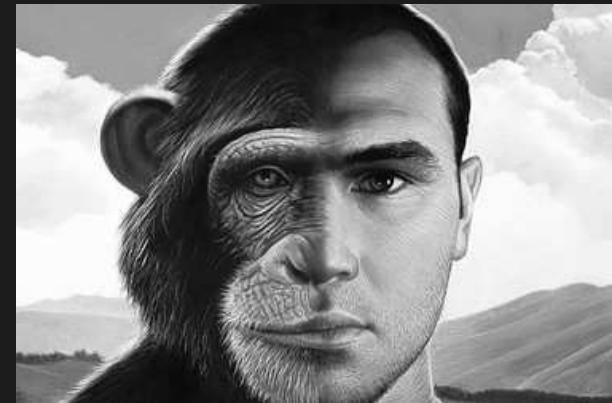


Člověk

- **samičí menopauza** (40+)
- **unikátní sociální struktura** (monogamní či polygynní rodiny uvnitř velkých skupin příbuzných i nepříbuzných jedinců)
- obvyklá **samčí dominance** (+ intenzivní tvorba samčích koalic)
- vztahy mezi skupinami různé, včetně vysoce násilných (genocida), **koalice vyššího řádu**
- všežravost, tvorba a užívání nástrojů, kooperativní lov, **sexuální dělba práce**
- **extrémní kulturní diverzifikace** (folklór, etnika)



Šimpanz jako model lidského předka



“Certainly, it is hard to picture how fathers and mothers could cooperate harmoniously at rearing their children if human females resembled some primate females in having their genitalia turn bright red at the time of ovulation, becoming sexually receptive only at that time, flaunting their red badge of receptivity, and proceeding to have sex in public with any passing male [...] We rather than the living apes are the ones whose life-cycle diverged most from the ancestral condition ... We have to be content with merely inferring that conclusion from the fact that our life cycles are exceptional compared not just to living apes but also to other primates, suggesting that we were the ones who did more changing.” (Diamond, 1992:61–62).

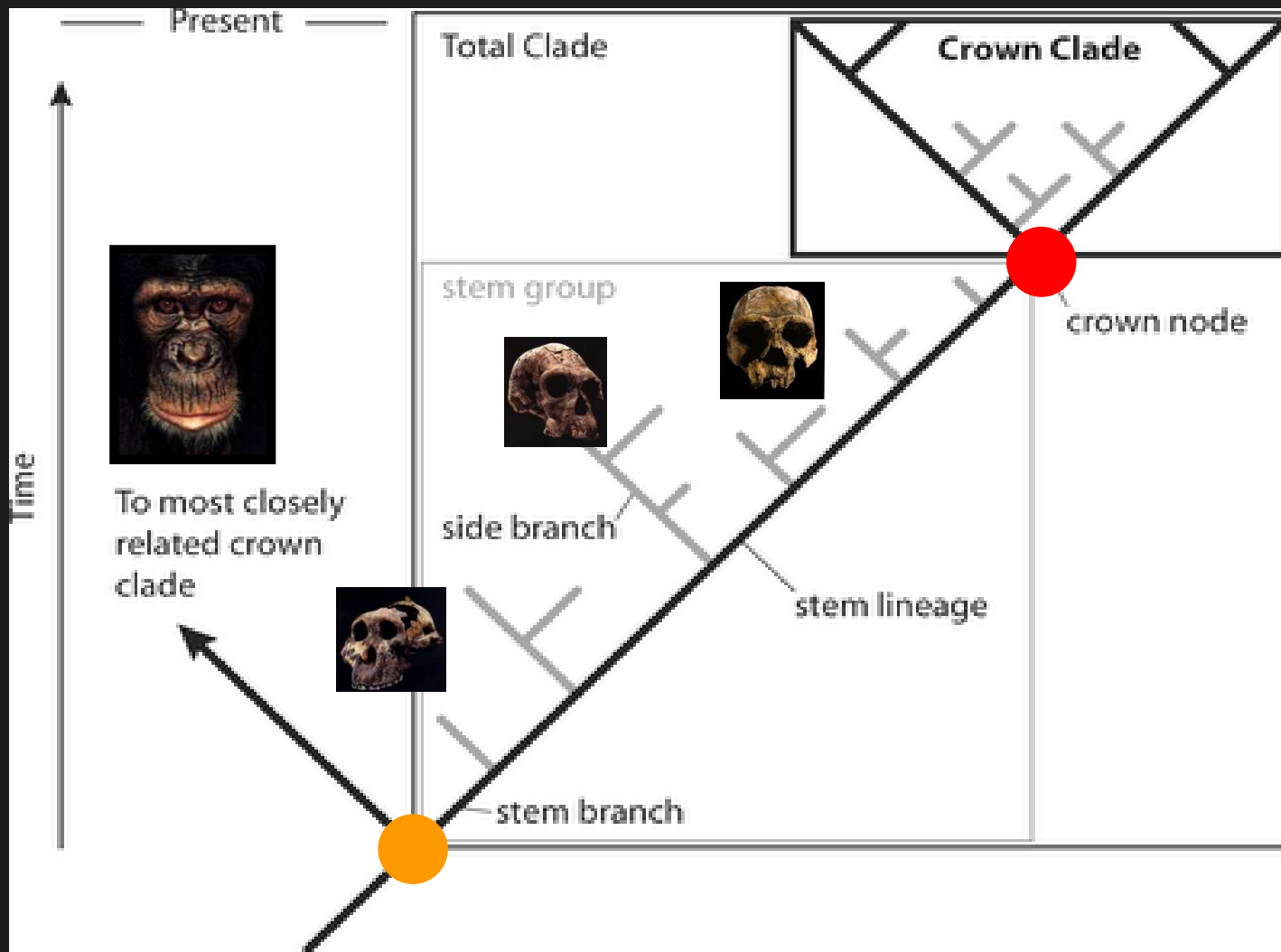
“Given the genetically inferred relationships of hominoids and the morphology of the earliest hominids, the common ancestor of humans and chimpanzees was probably chimp-like, a knuckle-walker with small thin-enameled cheek teeth” (Pilbeam, 1996).

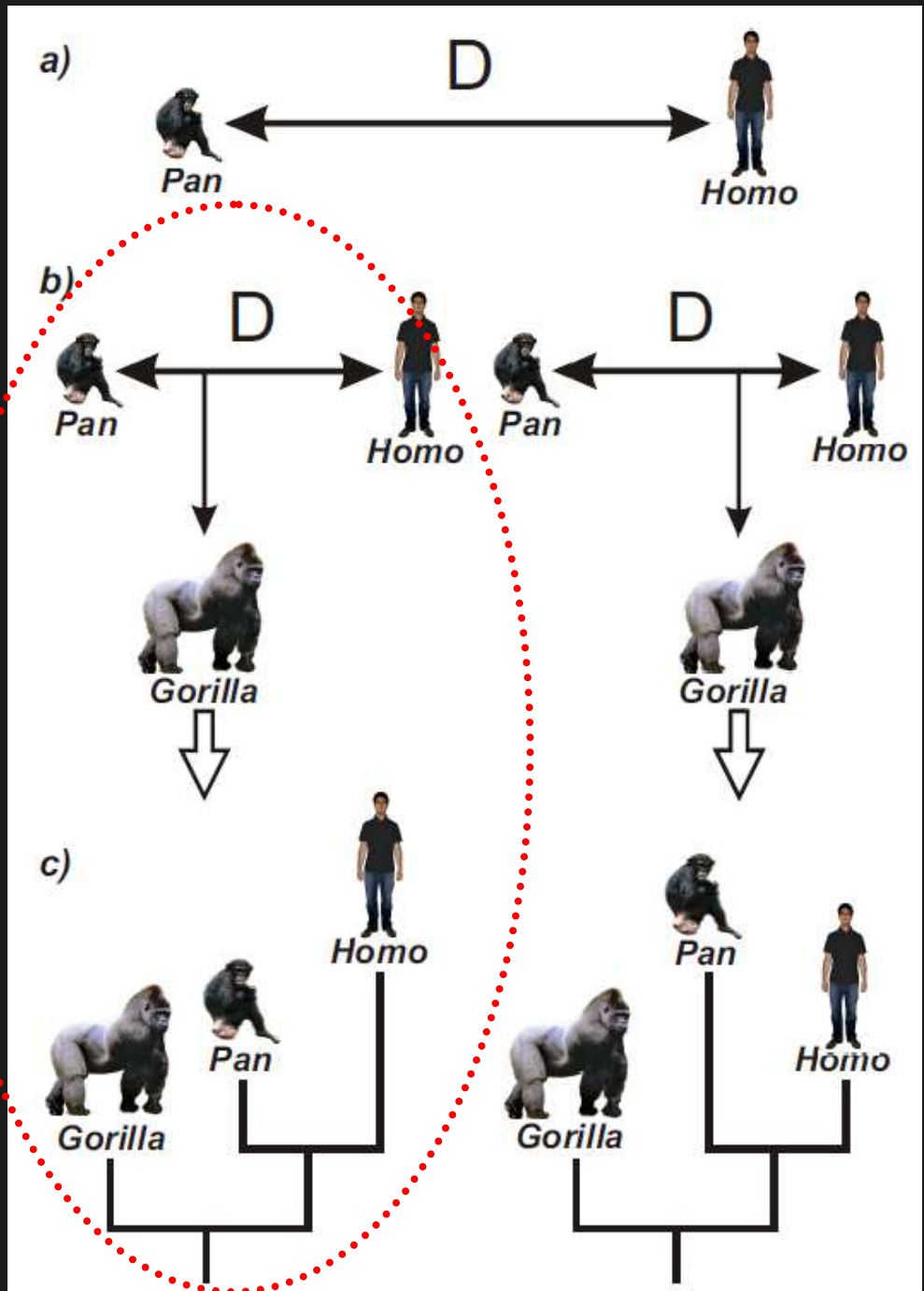
“Concestor 1 [= the last common ancestor of chimpanzees and humans] was more like a chimpanzee, if only because chimpanzees are more like the rest of the apes than humans are [...] ... [M]ore evolutionary change has occurred along the human line of descent from the common ancestor, than along the lines leading to the chimpanzees” (Dawkins, 2004:106–107).

Původní lidské chování atp. → rekonstrukce předků

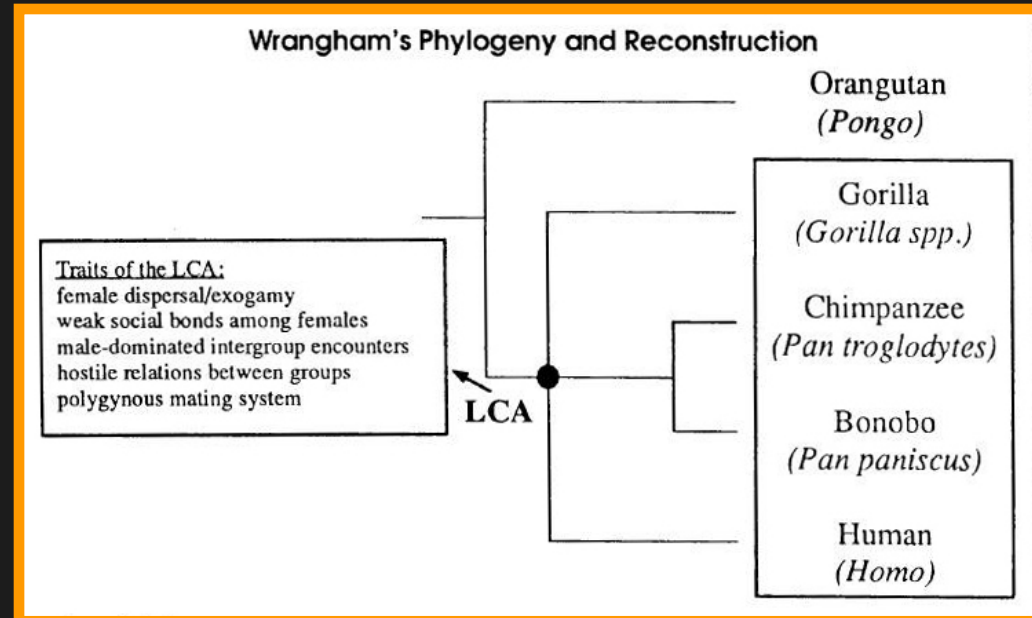
- 1. fosilie – arditép, evoluce sexuálního dimorfismu“, ramapiték (!)
- 2. modelové druhy – malpa, dželada, šimpanz...
- u dželady každý chápe, že to je jenom analogie, ale šimpanz je přece náš nejbližší („99% shoda“, „třetí šimpanz“ apod.)
- **předkové jsou dva!**



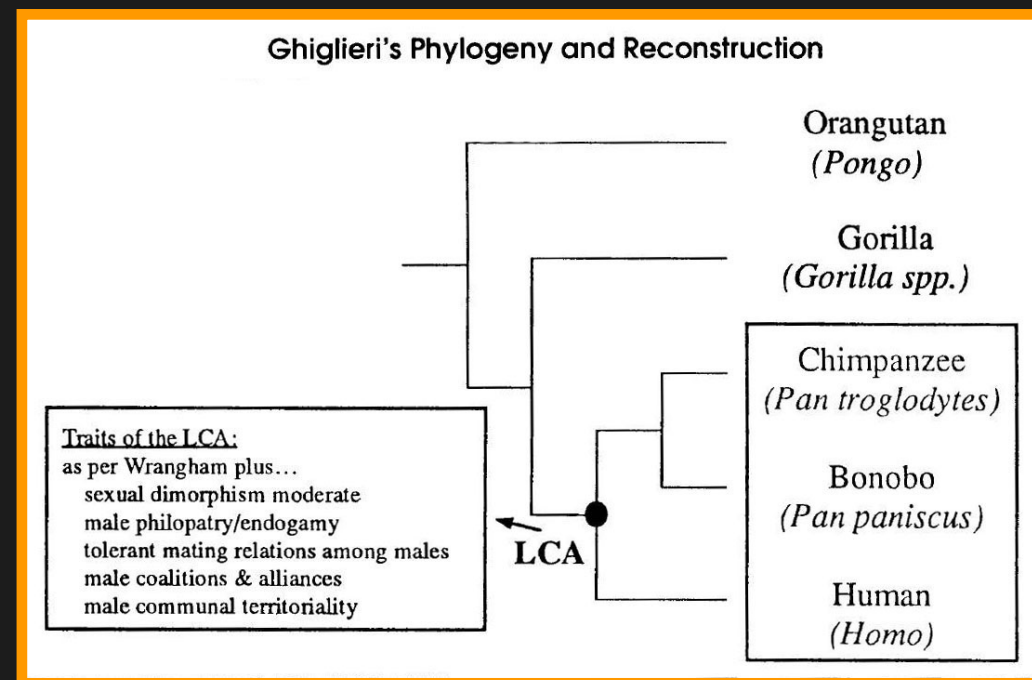




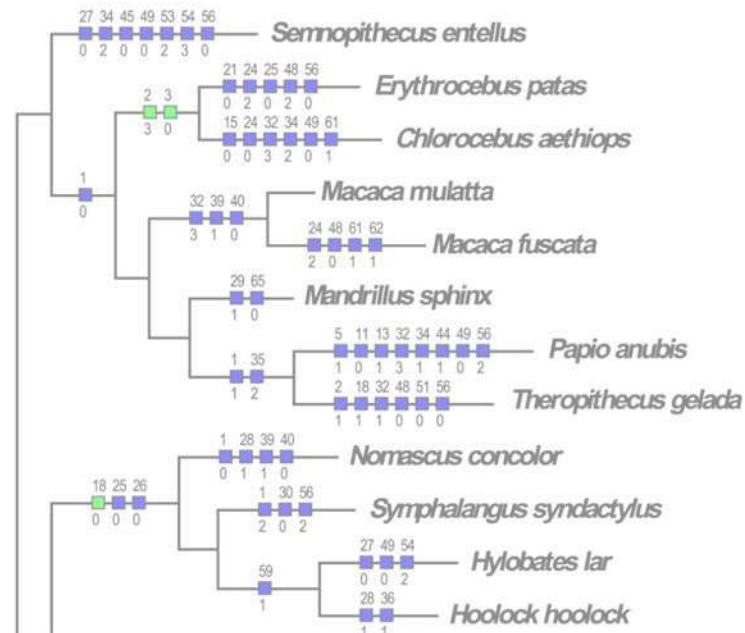
Wrangham (1987)



Ghiglieri (1987)

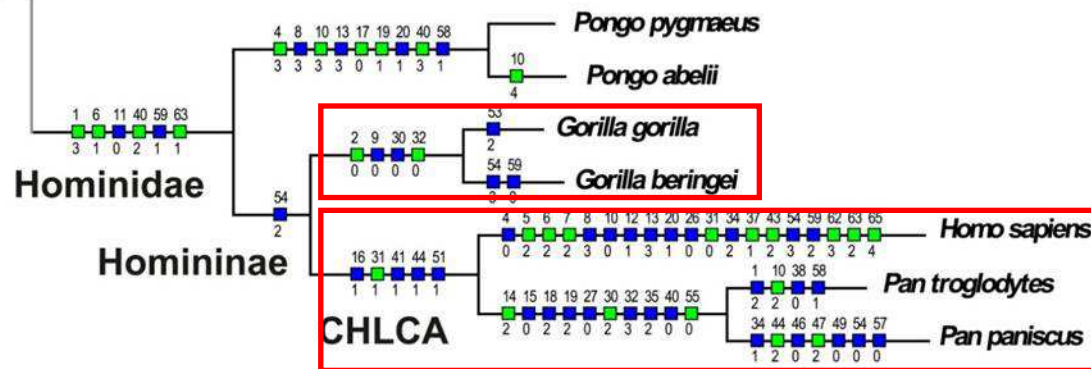


Míra odvozenosti linií



	a	b	c	d	e	f
Hominoidea	0 (0/0)	0 (0/0)	0 (0/0)	0 (0/0)	0 (0/0)	0 (0/0)
Hylobatidae	2 (1/1)	3 (2/1)	3 (2/1)	3 (2/1)	3 (3/0)	3 (2/1)
Hominidae	5 (1/4)	6 (2/4)	5 (1/4)	6 (2/4)	6 (2/4)	6 (2/4)
Pongo	10 (5/5)	9 (5/4)	9 (4/5)	9 (4/5)	8 (3/5)	8 (6/2)
Pongo pygmaeus	0 (0/0)	0 (0/0)	0 (0/0)	0 (0/0)	0 (0/0)	0 (0/0)
Pongo abelii	1 (0/1)	1 (0/1)	1 (0/1)	1 (0/1)	1 (0/1)	0 (0/0)
Homininae	1 (1/0)	1 (1/0)	1 (1/0)	1 (1/0)	1 (1/0)	1 (1/0)
Gorilla	5 (3/2)	4 (2/2)	5 (3/2)	3 (1/2)	5 (3/2)	2 (2/0)
Gorilla gorilla	0 (0/0)	1 (1/0)	1 (1/0)	0 (0/0)	1 (1/0)	1 (1/0)
Gorilla beringei	1 (1/0)	2 (2/0)	1 (1/0)	2 (2/0)	2 (2/0)	1 (1/0)
Hominini	5 (4/1)	5 (4/1)	9 (7/2)	5 (4/1)	7 (5/2)	5 (4/1)
Homo sapiens	12 (5/7)	19 (10/9)	13 (6/7)	13 (6/7)	23 (12/11)	14 (10/4)
Pan	9 (6/3)	10 (7/3)	8 (6/2)	12 (8/4)	6 (5/1)	8 (7/1)
Pan troglodytes	5 (4/1)	4 (3/1)	3 (3/0)	5 (4/1)	6 (6/0)	5 (5/0)
Pan paniscus	7 (5/2)	7 (5/2)	12 (8/4)	8 (6/2)	9 (6/3)	6 (3/3)

Evolutionary derivations (apomorphies/homoplasies), based on “polymorphic” (a), “monomorphic” (b), biased character sets (c, d, e), and “binary” (f) character set.

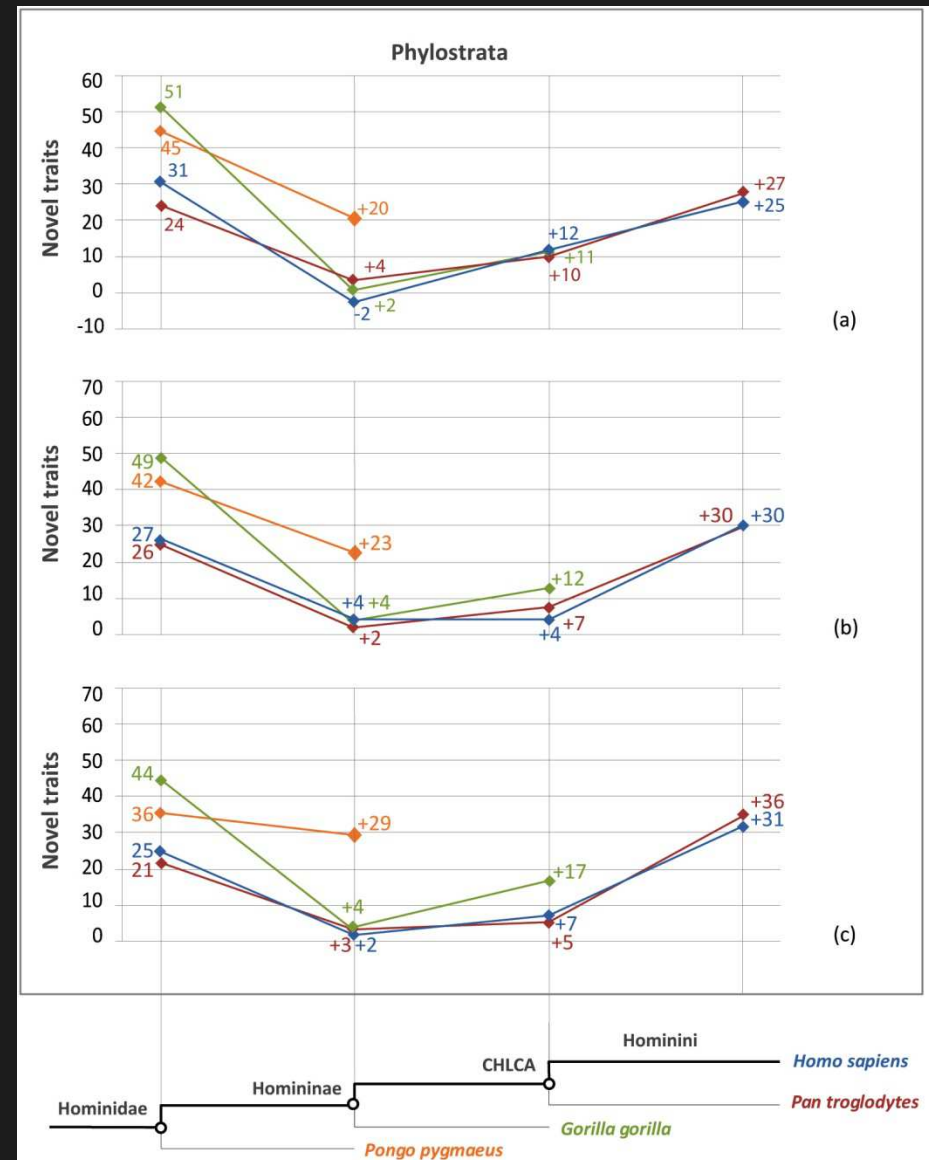


Hominidae

- homoplasies
- uniquely derived apomorphies

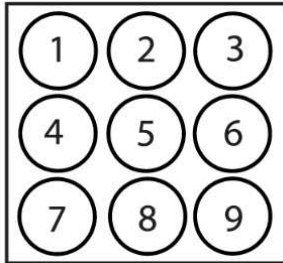
Fylostratigrafie

- rozdělení znaků do skupin na základě jejich fylogenetického původu
- zkoumané znaky hominidů jsou buďto velmi staré, zděděné od společného předka nebo představují terminální (rodové) apomorfie
- u orangutanů a goril převažují plesiomorfie, člověk a šimpanz jsou vysoce apomorfní

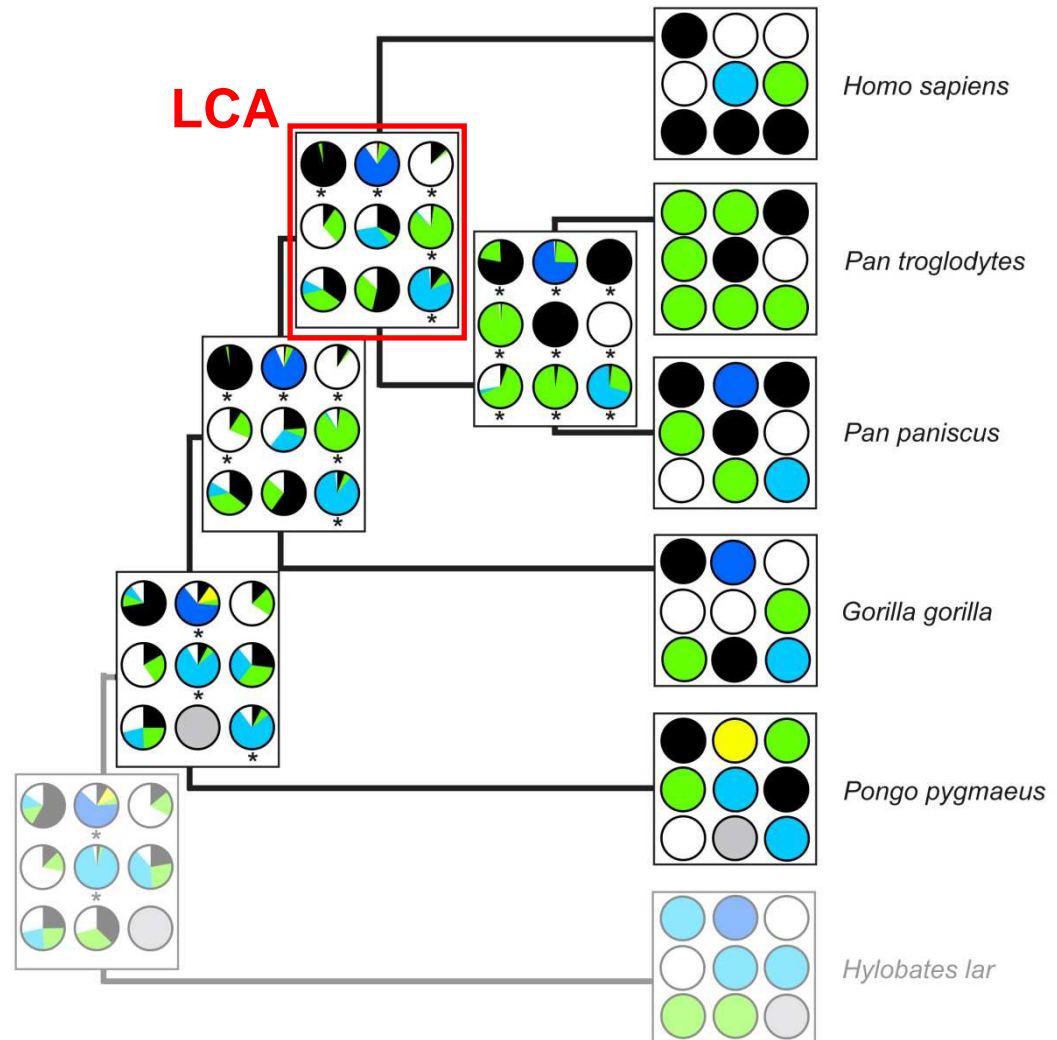


"fast" (a), slow" (b), and "unambiguous" (c) optimization routines

Rekonstrukce ancestrálních stavů



- 1 - Gestation length (#1)
- 2 - Interbirth interval (#10)
- 3 - Male mating strategy (#19)
- 4 - Paternity success (#24)
- 5 - Relative testes size (#32)
- 6 - Intromission duration (#40)
- 7 - Male-led infanticide (#54)
- 8 - Paternal care (#56)
- 9 - Tool use (#62)



Rekonstruované znaky společného předka

- Conserved: "slow" life history, (slow postnatal growth rate, delayed onset of female reproduction, interbirth interval <5 years, ...), "fluid" dispersal patterns, absence of large sexual skin swellings, polygynous mating system, female mate choice, copulatory pattern, ...
- Novel: reduced sexual dimorphism in body size, stronger male social bonds, larger "communities", non-conceptive sexuality, higher reliance on animal foods, ...
- Unknown: e.g. ovulation detectability, female social bonds, intergroup encounters, mating initiation, ...



- „... člověk je deviantní lidoop s dlouhými partnerskými vztahy, vysokou otcovskou investicí do péče o mláďata, vybíravými samci apod., což je všechno zřejmě vyvoláno deviantní ontogenezí ...“ (monogamní svazky, dlouhodobost soužití, otcovská rodičovská investice, dlouhověkost, skrytá ovulace, menopauza)
- x vychází se ze srovnání se šimpanzem a bonobem x vysoce apomorfní druhy
- 1. lidská sociobiologie v mnohém spíše „modifikovaná gorilí“ než „deviantní šimpanzí“ (tj. lidské vlastnosti starší, miocénní)
- 2. *Ardipithecus*

