

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Fylogenetická analýza šimpanzí kultury

Bakalářská práce

Tereza Poláková

Školitel: prof. RNDr. Jan Zrzavý, CSc.

Konzultant: RNDr. Pavel Duda, Ph.D.

České Budějovice 2023

Poláková T. (2023). Fylogenetická analýza šimpanzí kultury [Phylogenetic analysis of culture in chimpanzees. Bc thesis in Czech] – 57 pp., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation: The chimpanzees (*Pan*) are the closest living relatives of man. It is not only for this reason that the academic world has been fascinated by them for decades. Chimpanzees show remarkable diversity in various behavioural traits. Scientists are divided on whether this diversity is due to genetic differences or whether it is a cultural trait. The aim of this paper is to summarize the available knowledge on chimpanzee behavior and to help clarify the phylogeny of culture in this non-human species.

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracovala pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

V Českých Budějovicích dne 13.4.2023

Podpis studenta

PODĚKOVÁNÍ

Chtěla bych poděkovat svému školiteli Janu Zrzavému za jeho odborné vedení, které mi umožnilo úspěšně dosáhnout cíle, za čas, který mi věnoval a za jeho ochotu konzultovat mou práci, kdykoli to bylo třeba. Dále bych ráda poděkovala Pavlu Dudovi za jeho užitečné komentáře a připomínky, které mi velmi pomohly. V neposlední řadě bych ráda poděkovala Janu Robovskému, který mi poskytl množství užitečné literatury. Nakonec bych chtěla poděkovat svým rodičům, bez jejichž podpory bych neuspěla.

OBSAH

ÚVOD	1
KULTURA VE ZVÍŘECÍ ŘÍŠI	1
KULTURA U PRIMÁTŮ	2
ŠIMPANZI	3
<i>Šimpanz učenlivý (Pan troglodytes)</i>	3
<i>Šimpanz bonobo (Pan paniscus)</i>	6
CÍLE PRÁCE	7
MATERIÁL A METODY	8
LOKALITY A POPULACE	8
PRVKY CHOVÁNÍ	10
MATICE PRVKŮ CHOVÁNÍ	27
FYLOGENETICKÉ ANALÝZY	27
VÝSLEDKY	29
FYLOGENETICKÉ STROMY ZALOŽENÉ NA BEHAVIORÁLNÍCH/KULTURNÍCH ZNACÍCH	29
OPTIMIZACE (MAPOVÁNÍ) ZNAKŮ NA FYLOGENETICKÝ STROM ŠIMPANZÍCH POPULACÍ	34
REKONSTRUKCE CHOVÁNÍ U PŘEDKŮ ŠIMPANZÍCH POPULACÍ	37
DISKUZE	39
TOPOLOGIE FYLOGENETICKÉHO STROMU ZALOŽENÉHO NA BEHAVIORÁLNÍCH/KULTURNÍCH ZNACÍCH ...	40
FYLOGENETICKÁ KVALITA KULTURNÍCH ZNAKŮ	41
KOMPLEXNOST A KVALITA POZNÁNÍ PRVKŮ CHOVÁNÍ	41
KONVERGENCE A HORIZONTÁLNÍ PŘENOS	42
EVOLUCE CHOVÁNÍ – GENETIKA, KULTURA, EKOLOGIE?	43
ZÁVĚR	45
POUŽITÁ LITERATURA	46

ÚVOD

Primáti jsou zajímaví pro vysokou úroveň svých kognitivních funkcí. Rozvoj těchto funkcí vedl u nejúspěšnějšího druhu z řad primátů, tedy člověka, až ke vzniku dnešní podoby lidské společnosti. Stejně tak i ostatní druhy primátů disponují znalostmi o fyzickém světě, které jim umožňují perfektně se přizpůsobit svému prostředí a zefektivnit každodenní úkony, například ty spojené se získáním potravy. Pokud tedy vykazují takovou míru inteligence, je také možné, že by mohli utvářet i jedinečnou kulturu, i když jednodušší v porovnání s tou lidskou.

Kultura ve zvířecí říši

Pojem kultura v obecné rovině označuje souhrn chování, která byla mezi jedinci určité komunity předána pomocí sociálního učení. Zvířetem s nejkomplexnější kulturou je bezpochyby člověk. V jeho životě se vyskytuje v podobě jazyků, společenských zvyků, náboženství, umění nebo také v podobě rychle se vyvíjejících technologií. Stále více se ovšem objevuje názor, že kultura není všudypřítomná pouze v životě lidí, ale i u mnoha dalších živočichů. Sociální učení od zkušenějších jedinců má totiž poměrně velkou výhodu oproti učení samostatnému metodou „pokus-omyl“, je rychlejší, bezpečnější a efektivnější (Whiten, 2021).

Dlouho se předpokládalo, že schopnost utvářet kulturu je vlastní pouze lidem. Výzkumy v posledních desetiletích se ovšem snaží takový pohled na problematiku kultury zvrátit. V následujících odstavcích bude uvedeno jen několik příkladů dokazujících rozmanitost specifického chování u několika málo druhů.

Za zmínku stojí například kulturní chování u kytovců. Kytovci, jak je známo, jsou schopni vokalizace, vyluzování jakýchsi písní, které se mohou lišit jak v prostoru, tak v čase. Bylo například zdokumentováno, že písně keporaků a velryb grónských se v průběhu let postupně mění, avšak v každém okamžiku jsou písně shodné napříč celými populacemi, což naznačuje kulturní šíření každé změny (Payne et al., 1983; Tervo et al., 2011). Dále lze považovat za kulturní chování kytovců učení se konkrétních migračních tras, které jsou mláďatům předávány od matky (Baker et al., 1990; Valenzuela et al., 2009). Méně probádaným jevem týkajícím se kytovců je pak způsob, jakým vyhledávají a loví svou potravu, neboť toto chování je v moři komplikované sledovat. Pro představu lze zmínit rozmanité potravní specializace kosatek. Kosatky se vyvinuly do několika ekotypů, kdy například některé skupiny se specializují na lov tuleňů, jiné na lov různých druhů ryb, i toto je

přisuzováno kulturnímu přenosu (Whitehead & Rendell, 2015; Riesch et al., 2012). Za zmínku stojí také kulturní chování, které vykazují během kooperativního lovu ryb keporkaci. Jeden z keporkaků silnými údery ocasní ploutví o hladinu shání hejno ryb do kompaktního shluku, čímž se pro ostatní keporkaky usnadní lov ryb. Toto chování bylo nejdříve pozorováno ojedinelé, po přibližně třech dekádách se rozšířilo až na několik stovek velryb (Allen et al., 2013).

Stejně jako kytovci jsou i ptáci věrní migračním trasám, které se naučí od svých rodičů, zde tedy existuje též kulturní přenos. Dalším zajímavým objevem byl fakt, že zpěvní ptáci mají v různých geografických lokalitách různé dialekty zpěvu (Whiten, 2017a). Velice zajímavým a lehce úsměvným úkazem jsou sýkory modřinky (Reif, 2008), které v druhé polovině 20. století kradly ve Spojeném království mléko. Na několika málo lokalitách tyto ptáci začali strhávat víčko z lahví od mléka, aby se dostali k výživné smetaně pod ním. Tato dovednost se pak rozšířila díky sociálnímu učení na celé území britských ostrovů (Whiten, 2021).

Sociální učení bylo v prostředí laboratoří prokázáno i tam, kde by ho mnozí jistě neočekávali, a to u hmyzu. Jednou z takových studií byla práce, při které byla jedna ze včel vycvičena k tomu, aby vylezla po provázku a odkryla tak umělý květ, ze kterého se následně mohla napít. Ostatní včely ze stejného roje, které měly možnost toto počínání sledovat, si tuto techniku získávání potravy byly schopné osvojit. V kontrolních úlech, kde nebyla přítomna žádná zkušená včela, se toto chování neobjevilo (Alem et al., 2016). Bohužel sociální učení u volně žijícího hmyzu je velmi málo probádaným odvětvím. Přesto alespoň za zmínku stojí fakt, že nezkušené samičky octomilek se nechávají ovlivnit preferencemi zkušených samic, a to například ve výběru partnerů k páření nebo ve výběru míst ke kladení vajíček (Battesti et al., 2012).

Kultura u primátů

Poprvé bylo kulturní chování u primátů zaznamenáno v 50. letech v Japonsku. Na malém zalesněném ostrově zde žila skupina makaků červenolících (*Macaca fuscata*), kteří běžně žili a sháněli potravu v lese. Vědci ovšem začali makaky přikrmovat vysypáním sladkých brambor na pláž ostrova. Později tedy začala skupina opouštět les a krmit se na pláži. Asi rok po začátku dokrmování zpozorovali vědci, jak jedna mladá samice omývá písek z brambor v nedalekém potoce. Postupně se toto chování rozšířilo mezi její vrstevníky a členy rodiny, až se stalo tradicí v celé skupině (Avital & Jablonka, 2000).

V 50. letech minulého století ovšem došlo i k dalšímu ohromujícímu objevu. Jane Goodall v té době spatřila v národním parku Gombe Stream Reserve v Tanzanii dospělého šimpanzího samce, jak loví termity pomocí stébla trávy (Goodall, 1964). Když o tomto pozorování vyprávěla svému tehdejšímu mentorovi, jímž byl antropolog Louis Leakey, odpověděl jí: „Teď musíme předefinovat ‚nástroj‘, předefinovat ‚člověka‘, nebo uznat šimpanze za člověka.“ (Peterson, 2006). Od tohoto objevu se pouhé poznámky přírodovědců o chování šimpanzů přerodily v popisnou a klasifikační etnografii a v etnologii založenou na teorii a testování hypotéz (McGrew, 2004; Nishida et al., 2009). Začalo se tedy se systematickým pozorováním, a to i u volně žijících šimpanzů (Matsuzawa, 2009). Celkem osm populací šimpanzů napříč Afrikou je plně habituovaných, tzn. je možné je pozorovat zblízka během celého dne. Desítky dalších sice nejsou plně habituovaných, ale zanechávají po sobě artefakty, které je možné sbírat a podrobovat zkoumání (McGrew, 2010). Výzkumníci používají termín „tool kits“ (sada nástrojů) k popisu repertoáru nástrojů, které skupina šimpanzů běžně používá (Fowler & Sommer, 2007; Sanz & Morgan, 2007). Tyto sady většiny šimpanzích populací se skládají z přibližně 20 typů nástrojů, které se používají k různým činnostem v každodenním životě, včetně získávání potravy, projevů sociálního chování nebo péče o sebe sama (McGrew, 2010).

Studie hominidů (převážně šimpanzů v Africe, ale i orangutanů v Asii) tak odhalily komplexní kultury lišící se mnoha místními tradicemi. Různé lidské kultury na celém světě se také vyznačují také regionálně specifickými tradicemi, včetně jazyka, oblékání či kuchyně. Na podobném principu, jen ve skromnějším měřítku, tedy zdá se fungují i kultury hominidů (Whiten, 2017b).

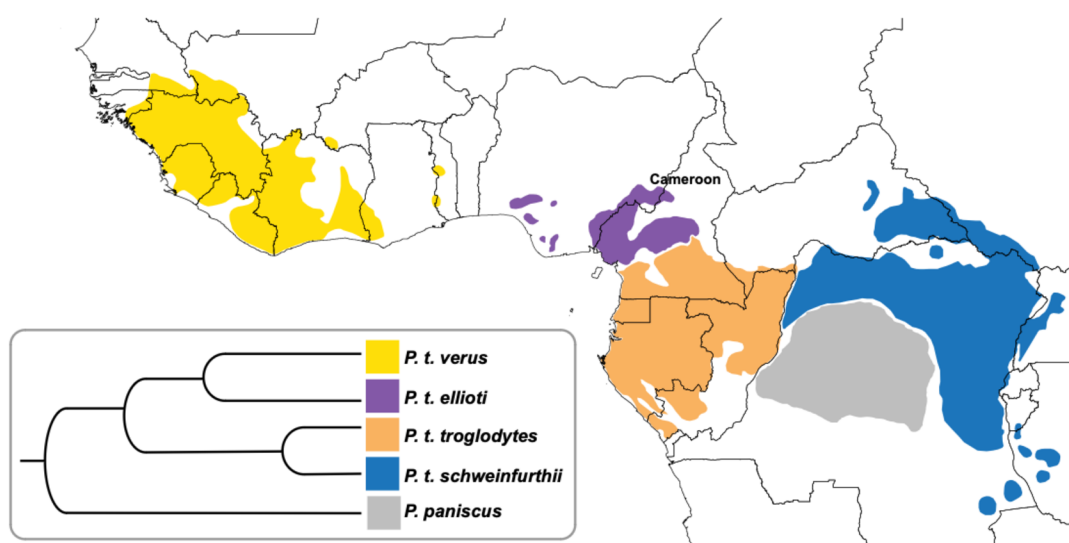
Šimpanzi

Šimpanz učenlivý (*Pan troglodytes*)

Výskyt šimpanzů je omezen výhradně na africký kontinent, a to nesouvisle v oblasti od Senegalu na západě Afriky až po Tanzanii na jejím východě. Zde obývají nejen vlhké nížinné lesy, podhorské a horské lesy, ale také savany a zemědělskou půdu (Oates, 2006). Maximální nadmořská výška, ve které šimpanzi žijí je přibližně 3000 m n. m. (Williamson et al., 2013).

V současné době se rozlišují čtyři poddruhy (obr. 1): *Pan troglodytes verus* v západní Africe od Senegalu po Togo; *P. t. ellioti*, který se vyskytuje pouze na území Nigérie a Kamerunu; *P. t. troglodytes* ve střední Africe od Kamerunu po Kongo; *P. t. schweinfurthii* zasahující od centrální Afriky směrem na východ, tedy od Středoafričské republiky

a Jižního Súdánu po severní a východní část Demokratické republiky Kongo a západní oblasti Ugandy, Tanzanie, Rwandi a Burundi (Humle et al., 2016). K diverzifikaci poddruhů *Pan troglodytes* došlo přibližně před 0,5 milionem let (Hey, 2010), k odštěpení šimpanzů a bonobů pak asi před 3 miliony lety (de Waal, 2006). Základní fylogenetické dělení probíhá mezi západními (*P. t. verus* a *P. t. ellioti*) a východními (*P. t. troglodytes* a *P. t. schweinfurthii*) poddruhy (obr. 1), přičemž *P. t. schweinfurthii* vznikl pravděpodobně v rámci parafyletického poddruhu *P. t. troglodytes*.



Obr. 1: Rozšíření a fylogeneze rodu *Pan* (převzato z Abwe et al., 2019)

Celkový odhad velikosti populace zahrnující všechny poddruhy, v roce 2016 činil 345 000–470 000 jedinců (Humle et al., 2016).

Pro šíření kultury v rámci jednoho ale i mezi více společenstvími šimpanzů je zásadní jejich sociální uspořádání. Ve volné přírodě se velikost společenství pohybuje v rozmezí od 20 do 150 jedinců (Mitani et al., 2002). V těchto společenstvích společně žije více samců i samic. Hierarchie je lineární v čele s jediným alfa samcem (Goodall, 1986). Šimpanzí samci jsou nadřazeni samicím a své sociální postavení si udržují či vylepšují pomocí agrese a vzájemného soupeření (De Waal, 2006). Jedinci v rámci společenství se mohou sdružovat do menších proměnlivých skupin. Nejedná se o rodiny, tyto skupiny mají různé složení jedinců co do příbuznosti, pohlaví, věku apod. a zároveň různou dobu trvání, kdy se volně sdružují a zase rozvolňují. Taková sociální organizace se nazývá *fission-fusion* (Hellaye et al., 2009). Sdružování do skupin je ovlivněné mimo jiné pohlavím.

V mnoha studiích bylo prokázáno, že jsou samci více společenští než samice (s výjimkou samic v estru). Skupiny se proto skládají spíše pouze ze samců, nebo ze samců a ovulujících samic (např. Chapman & Wrangham, 1993; Chapman et al., 1995; Gagneux et al., 1999; Williams et al., 2002). Samice, které zrovna neprocházejí plodným obdobím, většinou tráví čas o samotě. Pokud se jedná o samice s mláďaty mohou se sdružovat ve dvojicích či menších skupinkách, což jejich mláďatům umožňuje společně si hrát (Sakura, 1994). Společenskost mláďat je přímo ovlivněna společenskostí jejich matky, protože právě s ní tráví nejvíce času, a právě ona o ně pečuje a poskytuje jim ochranu (Goodall, 1986). Otcovská investice do potomků je u šimpanzů v podstatě nulová (De Waal, 2006). Mladí samci tráví většinu času se svou matkou maximálně do věku 8 let, poté se začínají trávit čas spíše s dalšími i nepříbuznými členy skupiny. Mladé samice mají menší potřebu společenskosti, tudíž se v blízkosti matky pohybují většinou až do doby, kdy začínají pohlavně dospívat, poté se začleňují mezi ostatní jedince ve skupině. V této fázi života samice také velmi často migrují do jiných společenství (Goodall, 1986). Taková migrace se naopak vůbec netýká samců, ti zůstávají po celý svůj život ve společenství, ve kterém se narodili. Výsledkem je, že většina samců v rámci tohoto společenství má mezi sebou blízké příbuzenské vazby. Naopak samice v daném společenství jsou si méně příbuzné, protože většina z nich se zde nenarodila, ale začlenila se až v období dospívání. Samice ze společenství se k nově přichozí samici chovají často velice nepřátelsky (De Waal, 2006). Samice, především ty mladé, jsou tedy dispergující pohlaví, takže je pravděpodobné, že hrají významnou roli nejen v přenosu genů mezi skupinami, ale stejně tak se i kultura přenáší z velké části jejich prostřednictvím (Lycett et al., 2007).

Šimpanzi jsou všežravci konzumující převážně rostlinou potravu, která je obohacená o další složky včetně té živočišné. Do jejich jídelníčku tedy patří jak ovoce, listy, med, pryskyřice apod., tak také hmyz a menší zvířata (Humle et al., 2016). Nejen k získání některých složek potravy jsou šimpanzi schopni vyrábět a používat nástroje (Whiten et al., 2001).

Šimpanzi dosahují dospělosti okolo věku 7 až 8 let. Samice rodí své první mládě zpravidla okolo 13. až 14. roku věku, přičemž se většinou narodí jedno mládě. Mládě je odstaveno po dovršení 4. až 5. roku. Interval mezi jednotlivými porody činí 5 až 7 let. Samice jsou schopné reprodukce až do věku přes 40 let. Samice v průměru porodí devět mláďat, ale pouze třetina přežije do dospělosti. Délka života volně žijících šimpanzů není přesně známa, ale odhaduje se přibližně na 50 let (Williamson et al., 2013).

Šimpanz bonobo (*Pan paniscus*)

Šimpanz bonobo (*Pan paniscus*) je sesterským druhem šimpanze *Pan troglodytes*, v rámci tohoto druhu nejsou rozlišovány žádné podruhy (Abwe et al., 2019). Velikost populace je značně nejistá, ale odhaduje se na 15 000-20 000 jedinců (IUCN & ICCN, 2012; IUCN SSC A.P.E.S. database, 2016).

Výskyt bonobů je omezen na oblast na oblast ve střední Africe, konkrétně ve střední části Demokratické republiky Kongo, jižně od řeky Kongo (Fruth et al., 2016). Obývají vlhké lesy stejně jako oblasti, kde les zvolna přechází v savanu, a to v nadmořské výšce od 300 do 700 m n. m. (Fruth et al., 2013).

Bonobové žijí ve společenstvích čítajících 30-80 jedinců, ve kterých současně koexistuje více samců a samic (Fruth et al., 2016). Stejně jako šimpanzi žijí i bonobové ve společenstvích se sociálním uspořádáním typu *fission-fusion* (De Waal, 2006). Rozdílné od šimpanzů je postavení samic bonobů. Dominance samců není tolik výrazná, a navíc několik samic může utvářet alianci, která je poté úspěšnější v soupeření se samcem (například při dělení se o potravu nebo v momentě, kdy samec jednu ze samic nějakým způsobem ohrožuje). Také u bonobů dospívající samice často migrují do jiných společenství, avšak jsou do nových skupin přijímány snadněji a rychleji si utvářejí přátelské vztahy s ostatními samicemi, než je tomu u šimpanzů. Jejich pozice se navíc upevňuje s porodem prvního mláděte. I u bonobů se o mláďata starají výhradně samice a není zde téměř žádná otcovská investice do potomků. Zajímavé je, že samci bonobů zůstávají po celý život v blízkosti své matky a jsou závislí na její ochraně, pokud se střetnou s jinými agresivními samci. Od toho se odvíjí fakt, že nejvýše postavení samci jsou často potomky významných a schopných samic. Navazování a upevňování vztahů i řešení konfliktů je u bonobů realizováno skrze pohlavní styk, kdy sex funguje jako jakási směňka za porci jídla, mír, ochranu, přátelství atd. (De Waal, 2006). Možná i díky této alternativní strategii řešení problémů jsou bonobové v porovnání se šimpanzi mnohem mírumilovnější při setkání dvou společenství. V této situaci může docházet mezi jedinci obou tlup nejen k pohlavnímu styku, ale také ke hře nebo vzájemné péči (Grueter & Wilson, 2021).

Bonobové jsou všežravci, více než polovinu jejich potravy tvoří rostlinná strava v podobě plodů, semen, listů apod., která je obohacená například medem (Hohmann et al., 2006), příležitostně také o ulovené obratlovce (Hohmann & Fruth, 2008) nebo bezobratlé živočichy (Kano, 1992).

Fyzické dospívání je u bonobů pomalé, samice pohlavně dospívají ve věku 9 až 12 let. První mládě rodí obvykle po dovršení 13. až 14. roku života. Interval mezi porody činí u bonobů přibližně pět let, přičemž mládě je odstavováno chvíli před narozením mladšího sourozence. Úmrtnost mláďat je vcelku nízká, přes 70 % se dožívá věku šesti let (Furuichi et al., 1998; Furuichi et al., 2012).

Zatímco šimpanzi používají nejen k získávání potravy celou řadu sofistikovaných strategií – od rozbíjení ořechů pomocí kladiva a kovadliny po lov termitů pomocí větévek – u volně žijících bonobů se zdá být používání nástrojů málo rozvinuté. Ovšem bonobové žijící v zajetí jsou schopni používat nástroje velmi obratně, což dokazuje, že jsou zřejmě stejně inteligentní jako šimpanzi (De Waal, 2006).

CÍLE PRÁCE

Hlavním cílem této bakalářské práce bylo vypracovat rešerši literárních údajů o prvcích chování, které se vyskytují pouze u některých šimpanzích populací, vytvořit souhrnnou matici těchto prvků chování a tuto matici analyzovat tak, aby bylo možné porovnat rozšíření kultury s fylogenetickými vztahy uvnitř druhu *Pan troglodytes*. Cílem bylo zjistit, do jaké míry evoluce behaviorálních znaků kopíruje fylogenezi populací, které znaky jsou evolučně stabilní a fylogeneticky informativní, jaká je evoluce konvergentního, resp. horizontálního přenosu kulturních znaků. Výsledkem by měla být i rekonstrukce ancestrálního chování druhu *P. troglodytes* a jeho poddruhů.

MATERIÁL A METODY

Lokality a populace

Pro tuto bakalářskou práci byly nejprve v odborných publikacích renomovaných odborníků vyhledány lokality, na kterých dlouhodobě probíhá výzkum zaměřený na chování šimpanzů. Do práce bylo zahrnuto celkem 11 lokalit (tři lokality pro *P. t. verus*, dvě pro *P. t. troglodytes* a pět pro *P. t. schweinfurthii*, bohužel žádná pro *P. t. ellioti*; pro srovnání byla doplněna jedna lokalita pro *P. paniscus*). Následuje stručná charakteristika těchto lokalit.

Bossou

V blízkosti vesnice Bossou v jihovýchodní Guineji v západní Africe se nachází přírodní rezervace Bossou Forest Reserve. Ráz krajiny utvářejí malé kopce pokryté primárními a sekundárními lesy. V těchto lesích žije malá populace šimpanzů poddruhu *P. t. verus*, která je studována od roku 1976 (Humble & Matsuzawa, 2004).

Assirik

Hora Assirik se nachází uprostřed národního parku Niokolo-Koba na jihovýchodě Senegalu. Oblast lze charakterizovat jako otevřenou savanu, většinu vegetace pokrývají travnaté plochy, pouze asi 3 % plochy jsou pokrytá lesem. Žije zde populace šimpanzů poddruhu *P. t. verus*, která je pozorována od druhé poloviny 70. let minulého století (McGrew et al., 1988).

Taï

Národní park Taï se nachází na území státu Côte d'Ivoire. Jedná se o území pokryté stále zeleným deštným lesem. Žije zde populace šimpanzů poddruhu *P. t. verus*. Projekt zabývající se studií této populace vznikl v roce 1979 (Gone et al., 2018).

Gombe

Národní park Gombe je představován hornatou krajinou podél východního břehu jezera Tanganika v Tanzanii. Nachází se zde několik typů stanovišť od lesů v údolích až po pastviny na hřebenech. Žijí zde šimpanzi poddruhu *P. t. schweinfurthii*. Pozorování šimpanzů zde zahájila Jane Goodall už v roce 1960 (Weiss et al., 2017).

Mahale

Národní park Mahale mountains se nachází na východním břehu jezera Tanganika na území státu Tanzanie. Území parku pokrývá přibližně ze 70 % galeriový les, zbytek tvoří spíše travnaté plochy. V parku jsou již od roku 1968 studovány dvě skupiny poddruhu *P. t. schweinfurthii*, které jsou označovány jako Mahale M-group a Mahale K-group (Matsumoto-Oda, 2002).

Kibale

Národní park Kibale se nachází na západě státu Uganda. Území parku je pokryto tropickým deštným lesem, vzrostlý les ovšem tvoří pouze asi 14 %, zbytek zaujímá degradovaný či obnovující se les, nebo také zatravněné plochy. Žije zde komunita šimpanzů poddruhu *P. t. schweinfurthii*, jejíž pozorování započalo v roce 1987 (Lacroux et al., 2022).

Budongo

Lesní rezervace Budongo leží ve státě Uganda. Území je pokryté souvislým středně vysokým poloopadavým lesem. Terénní výzkumná stanice zde byla založena v roce 1990 a od té doby tu probíhá soustavná studie šimpanzů poddruhu *P. t. schweinfurthii* (Hobaiter et al., 2014).

Goualougo

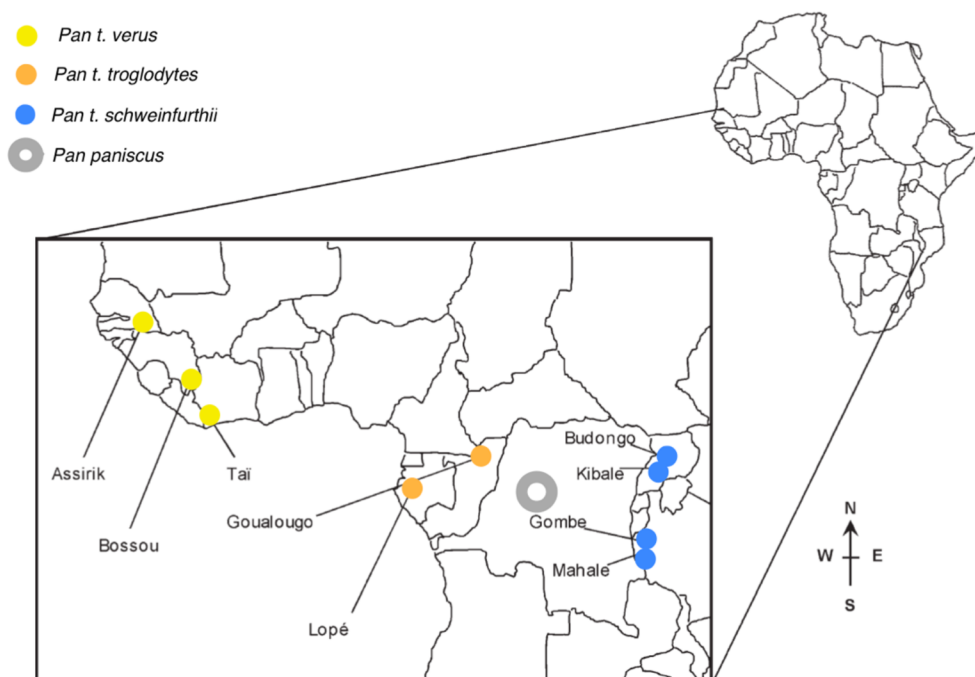
Oblast Goualougo leží v národním parku Nouabalé-Ndoki v Konžské republice. Jedná se o oblast zalesněnou, ve které jsou šimpanzi poddruhu *P. t. troglodytes* studováni od roku 1999 (Morgan & Sanz, 2003).

Lopé

Rezervace Lopé se nachází na území státu Gabon. Střed rezervace protíná pás hor, jinde je ráz krajiny utváří menší kopce a hluboká údolí. Na severu a východě území se vyskytují savany, které postupně přechází v souvislé lesy. Žije zde populace šimpanzů poddruhu *P. t. troglodytes*. Výzkum zabývající se šimpanzi zde probíhá od roku 1983 (Tutin et al., 1994).

Salonga

Národní park Salonga se nachází v Demokratické republice Kongo. Oblast pokrývají poloopadavé lesy, které se místy střídají se stálezelenými lesy. Hranice parku jsou tvořeny několika řekami, jejichž okolí bývá sezónně či trvale zaplaveno. Žije zde populace šimpanzů bonobo (*Pan paniscus*) (Reinartz et al., 2006).



Obr. 2: Mapa rozmístění studovaných populací (převzato z Lycett et al., 2010; upraveno)

Prvky chování

V odborných publikacích byly dále vyhledány prvky chování, které byly v posledních desetiletích u šimpanzů pozorovány. Takto vznikl seznam 62 prvků chování, které se vyskytují alespoň na jedné z lokalit. Z nich je 21 prvků je některými studii označováno za non-kulturní: Whiten et al. (2001) považují za non-kulturní takové prvky chování, které jsou univerzální, tedy ovládá je každá z vybraných populací; nebo jsou naopak raritami a disponuje jimi pouze jediná populace; za raritu může být považováno i chování, které se vyskytuje u více populací, pouze velmi zřídka; do poslední kategorie pak řadí ty, které je zcela jistě možné vysvětlit environmentální příčinou. Pro účely této práce budou tyto prvky nazývány „potenciálně non-kulturní prvky chování“ a v seznamu studovaných prvků chování je tato informace uvedena.

A) Chování související se získáváním potravy

1 *Sondování*

Při této činnosti je šimpanzem použito stéblo či větvička k prozkoumání neznámého prostředí. Často se jedná o nějaký otvor, kam je stéblo zasunuto a po vytažení očicháno. Šimpanzi tak mohou například odhalit, zda se v dutině nachází pro ně vhodný zdroj potravy (Goodall, 1968). Toto chování se vyskytuje téměř všude na západě a na východě Afriky (Whiten et al., 1999; Sanz & Morgan, 2007). Jedná se tedy o prvek univerzální a toto chování tak patří mezi potenciálně non-kulturní prvky chování.

2 *Páčení*

Aby se šimpanzi dostali ke zdroji potravy v podobě hmyzu nebo ptáků, rozšiřují vchod do hnízda pomocí silné větve, kterou používají jako páčidlo (Goodall, 1968). Toto chování bylo roztroušeně zaznamenáno od západu po východ Afriky, tedy i v Africe střední (Whiten et al., 1999; Lycett et al., 2010).

3 *Vyhánění živočichů*

V tomto případě je dlouhá větev opakovaně silou zaražena do vstupního otvoru hmyzího hnízda či hnízda jiných zvířat, čímž šimpanzi tyto živočichy vyženou (Nishida, 1973). Toto chování se vyskytuje spíše ve východní Africe (Whiten et al., 1999; Lycett et al., 2010).

4 *Kopání*

K otevření termitího hnízda může šimpanzům posloužit větev, kterou použijí jako rýč (McGrew et al., 1979). Toto chování bylo pozorováno u jediné populace v západní Africe, a to u populace v Bossou (Whiten et al., 1999; Sanz & Morgan, 2007). Jedná se tedy o raritní prvek chování a patří tak mezi potenciálně non-kulturní prvky chování.

5 *Dolování hmyzu*

Pokud chtějí šimpanzi získat potravu v podobě termitů z hnízda na stromě, nejdříve utrhnou malou větev a odstraní z ní postranní větvičky a listy. Takto vzniklou tyčkou poté opakovaně dloubají ve vstupním otvoru termitišť. Po vytažení tyčky z termitiště šimpanz olizuje polámané termity, kteří na ní ulpěli (Sugiyama & Koman, 1979). Stejně jako v předchozím případě i toto chování bylo pozorováno pouze u populace v Bossou v západní Africe (Whiten et al., 1999; Sanz & Morgan, 2007), a tak patří i tento prvek chování mezi potenciálně non-kulturní prvky chování.

, a tak patří i tento prvek chování mezi potenciálně non-kulturní prvky chování.

6 *Lov termitů na prut ze středové žilky listu*

Pro získání potravy v podobě termitů z chodbiček termitiště používají šimpanzi středové žebro listu zbavené listové čepele. Takový „rybářský prut“ je šimpanzem zasunut do chodbičky v termitišti, kde na něm ulpí kýžená potrava, která je po vytažení olíznuta. Zmíněný materiál je pro tuto činnost dostatečně tenký, ale zároveň i pevný a pružný, aby mohl být používán opakovaně (McGrew et al., 1979). Toto chování se objevuje u několika málo populací, a to od západní po východní Afriku (Whiten et al., 1999; Sanz & Morgan, 2007; Lycett et al., 2010).

7 *Lov termitů na prut z jiného než listového materiálu*

Způsob získání termitů je stejný jako v předchozím případě, avšak místo středového žebra listu jsou použity jiné rostlinné materiály. Může se jednat například o stonky trav, drobné větvičky a liány, nebo tenké proužky kůry (Goodall, 1964). Stejně jako v předchozím případě se i toto chování vyskytuje u několika populací rozprostřených od západní po východní Afriku (Whiten et al. 1999; Whiten et al. 2001; Sanz & Morgan, 2007).

8 *Stírání mravenců listem*

Mezi potravu šimpanzů patří také mravenci. K nabrání většího množství mravenců jim může posloužit velký list, který nejdříve oběma rukama zmačkají a poté jím jako hadříkem setrou mravence z povrchu, následně si list přiloží k ústům a mravence z něj olíznou (Nishida, 1973). Toto chování bylo pozorováno u dvou populací na východě Afriky, konkrétně jde o populace Gombe a Mahale K-group (Whiten et al. 1999; Sanz & Morgan, 2007). Chování lze považovat v tomto případě také za raritní, a tak patří k potenciálně non-kulturním prvkům chování.

9 *Lov mravenců na prut*

Zde se jedná o lov mravenců, jejichž hnízda se nacházejí uvnitř stromů. Šimpanzi vyhledají strom, který je osídlen mravenci (obvykle se k němu opakovaně vracejí), poté vsunou do vstupního otvoru hnízda sondu, na které ulpívají mravenci, kteří jsou po vytažení sondy z hnízda šimpanzem sesbírání rty a jazykem. Jako sonda může být použito stéblo trávy, tenká liána, nebo proužek stromové kůry (Nishida & Hiraiwa, 1982). Toto chování bylo zaznamenáno téměř u všech populací napříč Afrikou (Whiten et al., 1999; Lycett et al., 2010).

10 *Stírání mravenců z větévky*

K ulovení většího množství mravenců používají šimpanzi delší větévku. Tu zasunou do mraveniště a čekají, než po ní vyleze větší množství mravenců, poté mravence setřou rukou a konzumují je (McGrew, 1974). Toto chování bylo pozorováno u několika málo populací od západu po východ Afriky (Whiten et al., 1999; Lycett et al., 2010).

11 *Slíznutí mravenců*

Jedná se o stejný typ chování jako v předešlém případě, ale s tím rozdílem, že jsou mravenci z hůlky obráni rovnou ústy (Boesch, 1996). Toto chování bylo zjištěno spíše v západní Africe, ale vyskytuje se také u jedné populace ve střední Africe, a to u populace Goualougo, a také u populace v Gombe, která žije na východě Afriky (Whiten et al., 1999; Lycett et al., 2010).

12 *Hmoždíř na pryskyřici*

Šimpanzi se mimo jiné stravují i pryskyřicí palmy olejné (Wrangham, 1975). Tuto pryskyřici získávají buď olizováním či okusováním přímo ze stromu, nebo ji z těžko dostupných míst získávají pomocí nástroje. Jedná se o větev, ze které odstraní vedlejší větvičky a listy, načež tuto větev opakovaně silou zasouvají do dutiny stromu, po vytažení je větev obalená pryskyřicí, kterou šimpanzi z větve olizují (Sugiyama & Koman, 1979). Toto chování se objevuje u jediné populace na západě Afriky, a to u populace v Bossou (Whiten et al., 1999; Whiten et al., 2001). Jedná se o další raritní chování, a tak i tento prvek chování patří mezi potenciálně non-kulturní.

13 *Sbírání vodních řas*

K „lovu“ potravy v podobě vegetace z vodní hladiny je šimpanzem použit silný stonek, který byl před použitím zbaven listů (Whiten et al., 2001). I toto chování se vyskytuje pouze u populace v Bossou na západě Afriky (Whiten et al., 1999; Sanz & Morgan, 2007). I zde jde o raritní chování, a tak jej lze také zařadit mezi potenciálně non-kulturní prvky chování. Podle Whiten et al. (2001) je možné ojedinělost tohoto chování vysvětlit environmentálními příčinami.

14 *Otevírání plodů úderem o dřevo*

V tomto případě šimpanzi otevírají jedlé plody tak, že s nimi silně udeří o dřevo, například kmen stromu. V úderech pokračují, dokud plod nepraskne (Goodall, 1968).

Toto chování se vyskytuje v západní a východní Africe, nikoliv v Africe střední (Whiten et al., 1999; Whiten et al., 2001).

15 *Otevírání plodů úderem o jiné materiály*

Jedná se stejné chování jako v předchozím případě s tím rozdílem, že jsou plody rozbíjeny o jiné typy povrchů, jako je například kámen, nebo zem (Goodall, 1968). Toto chování se vyskytuje spíše v západní Africe, ale ojedinělý výskyt je i u populace v Gombe na východě Afriky (Whiten et al., 1999; Whiten et al., 2001).

16 *Louskání ořechů dřevěným kladivem a dřevěnou kovadlinou*

Velice zajímavým typem chování pozorovaným u šimpanzů je sofistikované louskání ořechů, při kterém používají nástroj složený z kladiva a kovadliny. V tomto případě je použito dřevěné kladivo a dřevěná kovadlina (Boesch & Boesch, 1983). Toto chování je známé pouze z jedné populace žijící na západě Afriky, konkrétně se jedná o populaci v Taï (Whiten et al., 1999; Lycett et al., 2010).

17 *Louskání ořechů dřevěným kladivem a kamennou kovadlinou*

Jedná se o stejné chování jako v předchozím případě. Je však použito dřevěné kladivo a kamenná kovadlina (Whiten et al., 2001). Výskyt tohoto chování je stejně jako v předchozím případě omezen pouze na jednu populaci v západní Africe a opět se jedná o populaci v Taï (Whiten et al., 1999; Lycett et al., 2010).

18 *Louskání ořechů kamenným kladivem a dřevěnou kovadlinou*

Jedná se o stejné chování jako v předchozích případech. Je však použito kamenné kladivo a dřevěná kovadlina (Whiten et al., 2001). Toto chování se vyskytuje u populací na západě Afriky (Whiten et al., 1999; Lycett et al., 2010).

19 *Louskání ořechů kamenným kladivem a kamennou kovadlinou*

Jedná se o stejné chování jako v předchozích případech. Je však použito kamenné kladivo a kamenná kovadlina (Whiten et al., 2001). Toto chování lze opět zpozorovat pouze u populací na západě Afriky (Whiten et al., 1999; Lycett et al., 2010).

20 *Louskání ořechů ostatní*

Jedná se o stejné chování jako v předchozích případech. Jsou však využity jiné materiály, například pevná zem jako kovadlina (Whiten et al., 2001). Stejně jako v předchozích případech týkajících se louskání ořechů, je i tento způsob znám pouze ze západu (Whiten et al., 1999; Lycett et al., 2010).

21 *Vyrovnání kovadliny*

Stabilizaci a vyrovnání kamene, který je během louskání ořechů použit jako kovadlina, je šimpanz schopen zajistit vsunutím menšího kmene pod tuto kovadlinu (Matsuzawa, 1994). S tímto chováním se lze setkat u jediné populace na západě Afriky, konkrétně se jedná o populaci v Bossou (Whiten et al., 1999; Sanz & Morgan, 2007). Tento prvek chování je raritní, proto jej lze zařadit mezi potenciálně non-kulturní prvky chování. Podle Whiten et al. (2001) je možné ojedinělost tohoto chování vysvětlit environmentálními příčinami.

22 *Palmový hmoždíř*

V tomto případě se zdrojem potravy pro šimpanze stávají listy palmy olejné. Šimpanz nejprve vyšplhá do koruny stromu, v jejímž středu se nachází mladé ještě nerozvinuté listy. Tyto mladé listy vytrhá, aby je mohl zkonzumovat. Následně utrhne jeden z velkých palmových listů a jeho řapíkem opakovaně tluče do místa, ze kterého dříve vytrhl mladé listy. Tím vzniká výživná hustá šťáva, kterou šimpanz také zkonzumuje (Yamakoshi & Sugiyama, 1995). Toto chování je známé pouze z jedné populace na západě Afriky, opět tímto chováním disponuje populace v Bossou (Whiten et al., 1999; Lycett et al., 2010).

23 *Vytírání potravy*

Jednou ze složek šimpanzí potravy jsou také různé druhy ovoce, popřípadě ořechů a pak také opice z rodu gueréza. K získání zbytku potravy (například dužina ze slupky ovoce, nebo tkáň z lebky guerézy) používají listy, kterými jsou tyto zbytky vytřeny (Boesch & Boesch, 1990). Toto chování bylo pozorováno pouze u populace Tai na západě Afriky a u populace Gombe na východě Afriky, ve středí Africe nikoliv (Whiten et al., 1999; Sanz & Morgan, 2007). Tento prvek chování je dostatečně raritní, aby se dal zařadil mezi potenciálně non-kulturní.

24 *Sbírání kostní dřevě*

Šimpanzi získávají živiny také z morku, který z dlouhých dutých kostí ulovených gueréz vytahují pomocí drobných větviček. Stejným způsobem očišťují i mozkovnu a oční důlky těchto opic (Boesch & Boesch, 1990). Toto chování se vyskytuje u několika málo populací ve střední a západní Africe, pozorováno naopak nebylo na východě (Whiten et al., 1999; Lycett et al., 2010).

25 *Vyhánění včel*

Další složkou potravy šimpanzů jsou včely a jejich larvy. Včelí hnízda se nacházejí v odumřelých větvích buď přímo na stromech, nebo na zemi. Šimpanzi nejdříve vyzkouší přítomnost dospělých včel tak, že opakovaně zasunou větvíčku do vstupního otvoru včelího hnízda. Pokud jsou dospělé včely přítomny, zablokují vstupní otvor zadečkem s žihadlem a jsou připraveny bodnout. Šimpanz je pak zneškodní pomocí větvíčky a rychle je pozře. K larvám se dostává tak, že větev postupně drtí mezi zuby (Boesch & Boesch, 1990). Toto chování se ojediněle nachází u populací na západě a východě, nevyskytuje se ve střední Africe (Whiten et al., 1999; Lycett et al., 2010).

26 *Houba z listů*

Pokud šimpanzi potřebují k pití vodu z dutin uvnitř stromů, nejdříve ji sají pouze svými rty, ovšem když už k hladině ústy nedosáhnou, jsou schopni získat tuto vodu pomocí listů nebo jiných rostlinných materiálů. Většinou jsou listy jedincem rozžvýkány, aby se zvýšila jejich absorpční schopnost, poté jsou rukou namočený do tekutiny a následně vloženy do úst, kde je z nich vysáta voda (Goodall, 1964). Toto chování bylo zaznamenáno u populací napříč Afrikou, tedy v západní, střední i východní (Whiten et al., 1999; Sanz & Morgan, 2007; Hohmann & Fruth, 2003). Jedná se tedy o univerzální chování, a tak jej lze zařadit mezi potenciálně non-kulturní prvky chování.

27 *Listová houba na násadě*

Zde se jedná o použití nástroje složeného ze dvou komponent, jehož účelem je získání vody z těžko dostupného místa. Pomocí větve je do dutiny s obsahem tekutiny napěchována houba vytvořená rozžvýkáním listu a následně je pomocí větve zase vytažena (Sugiyama, 1997). Toto chování bylo spatřeno u několika populací na západě a východě Afriky (Whiten et al., 1999; Sanz & Morgan, 2007). Tento prvek chování se vyskytuje u více

populací, ale také ho lze řadit mezi potenciálně non-kulturní, a to z toho důvodu, že populace se tímto způsobem chovají velmi ojedinele.

28 *Smáčení sondy v tekutině*

Tekutiny (například vodu nebo med) z těžko dostupných míst šimpanzi získávají pomocí větviček, které do tekutiny opakovaně ponořují a následně ji z nich olizují. Větvička má často lehce rozžvýkaný konec, pravděpodobně aby se tak zvýšila její absorpční schopnost (Boesch & Boesch, 1990). Toto chování se vyskytuje téměř u všech populací napříč Afrikou (Whiten et al., 1999; Lycett et al., 2010).

29 *Strhnutí listů*

K získání většího množství listů jedním pohybem používají šimpanzi speciální chvat. Kolem olistěného stonku obtočí prsty jedné ruky a poté prudce škubnou. Výsledkem je plná hrst listů. Využití listů pravděpodobně spočívá v jejich konzumaci, která zapříčiní očištění trávicího traktu šimpanze od parazitů (Corp & Byrne, 2002). Toto chování bylo pozorováno u několika populací na východě, ojedinele se ovšem vyskytuje i ve střední a západní Africe (Whiten et al., 1999; Whiten et al., 2001; Hohmann & Fruth, 2008).

B) Chování související s péčí o tělo

30 *Pročištění nosní dutiny*

Toto chování se u šimpanzů vyskytuje velice vzácně. Šimpanz zavádí různé rostlinné materiály (například stébla) do své vlastní nosní dutiny, aby tak vyvolal kýchní nebo dutinu pročistil. Toto chování se může vyskytovat v době, kdy jedinec vykazuje příznaky nějakého respiračního onemocnění (Nishida & Nakamura, 1993). Toto chování bylo pozorováno u jediné populace na východě Afriky, a to u populace s pojmenováním Mahale M-group (Whiten et al., 1999; Sanz & Morgan, 2007). Jelikož jde o raritní prvek, lze jej zařadit mezi potenciálně non-kulturní prvky chování.

31 *Větev k sezení*

Jedná se o hladkou větev, kterou šimpanzi většinou trhají rovnou ze stromu a na kterou se následně posadí, aby je uchránila od poranění při sezení na trnitých větvích stromu *Ceiba pentandra*, jehož plody se žíví (Alp, 1997). Toto chování bylo zaznamenáno u jediné populace ve střední Africe, konkrétně jde o populaci Goulougo (Whiten et al., 1999; Sanz & Morgan, 2007).

32 *Sezení na listech*

Pro zvýšení komfortu při sezení na mokré zemi používají šimpanzi několik velkých listů, ze kterých vytvoří jakési sedátko (Hirata et al., 1998). Toto chování vykazuje výskyt u několika populací od západu po východ Afriky (Whiten et al., 1999; Lycett et al., 2010).

33 *Vzájemná péče s uchopením větve nad hlavou*

Zajímavým příkladem sociálního chování u šimpanzů je vzájemná péče o srst. V tomto případě při této činnosti zaujímají šimpanzi zvláštní polohu, při které sedí naproti sobě a oba se drží větve, kterou mají nad hlavou (McGrew, 1992). S tímto chováním se lze setkat téměř všude napříč Afrikou (Whiten et al. 1999; Whiten et al., 2001, Hohmann & Fruth, 2008). Jedná se tedy o univerzální chování a lze jej tak zařadit mezi potenciálně non-kulturní prvky chování.

34 *Vzájemná péče s uchopením za ruce nad hlavou*

Jde o specifickou polohu, kterou zaujímají dva šimpanzi během vzájemné péče o srst. Šimpanzi sedí čelem k sobě, přičemž oba mají jednu ruku zvednutou nad hlavou a druhou rukou si navzájem pečují o srst v oblasti podpaží zvednuté ruky. Poloha je symetrická, tzn. oba šimpanzi mají zvednutou levou ruku a pečují pravou, nebo naopak (De Waal & Seres, 1997). Toto chování se vyskytuje u několika populací na východě, zaznamenáno ale bylo i ve střední a západní Africe (Whiten et al. 1999; Whiten et al., 2001, Hohmann & Fruth, 2008).

35 *Hřeben*

Poměrně důležitou roli v životě šimpanzů zaujímá péče o zevnějšek. I k této činnosti jsou schopni používat nástroje. Jedním z nich je jakýsi hřeben k pročesávání srsti. Takto může šimpanzům posloužit například stéblo nebo řapík listu (Whiten et al, 2001). Toto chování bylo pozorováno u jedné populace na východě Afriky, a to u populace v Budongo a také u jedné populace s označením Goulougo ve střední Africe (Whiten et al., 1999; Whiten et al., 2001). Jedná se tedy o raritní chování, proto jej lze řadit mezi potenciálně non-kulturní prvky chování.

36 *Lechtání*

Nějaký předmět (často větší kámen, či silná větev) je šimpanzem použit ke zkoumání a dráždění obzvláště lechtivých míst vlastního těla. Jedná se například o oblast krku, ramen, nebo také rozkroku (Goodall, 1986). Toto chování bylo zpozorováno u několika málo populací ve střední a východní Africe (Whiten et al., 1999; Lycett et al., 2010).

37 *Pečování o listy*

Poměrně často pozorovaným jevem je šimpanz, který zdánlivě pečuje o list. Nejdříve šimpanz utrhne list rovnou ze stromu. Poté ho nějakou dobu drží v ruce, pečlivě si ho prohlíží a provádí specifické pohyby oběma palci tak, jak to dělá, když pečuje o vlastní srst či o srst ostatních ve skupině (Goodall, 1986). Někdy u této činnosti zároveň vydává mlaskavé zvuky (Nishida, 1980). Toto chování je specifické pro populace ve východní Africe (Whiten et al., 1999; Whiten et al., 2001).

38 *Rozmačkovávání parazitů na povrchu listu*

Toto chování navazuje na dříve popsané chování s pojmenováním „Pečování o listy“. Na listy, jimž byla věnována pozornost a péče, byli šimpanzem v několika případech umístěni vnější parazité, které našel při péči o svou srst či o srst dalšího člena skupiny. Šimpanz poté parazity drtí palci. Listy následovně mohou být očištěny pomocí rtů a zahozeny, nebo zahozeny rovnou (Boesch, 1995). Toto chování bylo zaznamenáno u jediné populace ve východní Africe, konkrétně jde o populaci v Gombe (Whiten et al., 1999; Whiten et al., 2001).

39 *Zkoumání parazitů na povrchu listu*

Ektoparazit, který byl šimpanzem nalezen na vlastním těle či těle dalšího šimpanze ze skupiny, je položen na list, důkladně prohlédnut a poté sněden nebo zahozen (Whiten et al., 2001). Toto chování bylo spatřeno u několika málo populací na východě Afriky (Whiten et al., 1999; Whiten et al., 2001).

40 *Rozmačknutí parazita ukazováčkem*

Šimpanz parazita umístí na předloktí a poté ho mačká ukazováčkem dostatečně dlouho, až ho usmrtí. Následně ho zkonzumuje (Boesch, 1996). Toto chování se vyskytuje u několika málo populací na západě a východě Afriky, ve střední Africe nikoliv (Whiten et al., 1999; Whiten et al., 2001).

41 *Odhánění much*

K odhánění dotěrných much šimpanzi používají větvíčku s listy. Tuto větvíčku si opatřují přímo utržením ze stromu. Jedním z případů, kdy byl šimpanzem použit takovýto nástroj, je odhánění much, které se slétly po kopulaci kolem genitálu (Sugiyama, 1969). Toto chování lze spatřit u populací od západní po východní Afriku (Whiten et al., 1999; Lycett et al. 2010).

42 *Ubrousek*

Šimpanzi používají k očištění svého těla od nečistot listy. Používají je například k otření výkalů či moči ze srsti, nebo dužiny plodů z rukou. Také bylo chování pozorováno u samců, kteří ze svého genitálu bezprostředně po kopulaci listem odstranili zbylý ejakulát. Listy mohou, ale nemusí být po použití šimpanzem zkoumány. Vždycky jsou ale zahozeny (Sanz & Morgan, 2007). Toto chování vykazuje nejvíce populací na východě, ale vyskytuje se i ve střední a východní Africe (Whiten et al., 1999; Lycett et al. 2010).

43 *Obklad*

Zajímavým příkladem chování je zkoumání otevřených ran. Listy, které mohou, ale ne vždy jsou rozžvýkané, šimpanzi přikládají na ránu a po sejmutí zrany si je prohlížejí (Whiten et al., 2001). Toto chování se roztroušeně vyskytuje napříč Afrikou (Whiten et al., 1999; Lycett et al., 2010).

44 *Deštník*

Se silným deštěm se pojí i toto chování. Během deště byli pozorováni šimpanzi, kteří si větve s listy pokládali na ramena či záda ve snaze ochránit se tak před vodou. Toto chování se vyskytuje pouze u jediné populace ve střední Africe, a to u populace v Goulougo (Sanz & Morgan, 2007).

C) Chování související se sociálními vztahy a komunikací

45 *Otrhání listové čepel ústy*

V tomto případě šimpanz utrhne ze stromu tuhý list, který uchopí za řapík mezi palec a ukazováček, poté si list vloží mezi čelisti a pohybuje s ním opakovaně ze strany na stranu a zuby odtrhává listovou čepel. Během toho vydává nápadný zvuk. Jedná se pravděpodobně o způsob námluv (Nishida, 1980). Toto chování se vyskytuje u většiny populací napříč celou Afrikou (Whiten et al., 1999; Lycett et al. 2010).

46 *Otrhání listové čepel prsty*

Stejně jako předchozí, s tím rozdílem, že je listová čepel odtrhávána pomocí prstů (Whiten et al., 2001). Toto chování se vyskytuje spíše na východě Afriky, ale bylo pozorováno i ve střední a západní Africe (Whiten et al., 1999; Lycett et al. 2010).

47 *Ťukání klouby*

Toto chování se objevuje například během námluv, kdy se snaží jedinec upoutat pozornost svého protějšku. Docílí toho klepání klouby o nějaký pevný povrch, například dřevo (Boesch, 1996). Toto chování bylo zaznamenáno v západní a východní Africe, dokázáno není ze střední Afriky (Whiten et al., 1999; Whiten et al., 2001).

48 *Bušení rukou do větve*

Šimpanz opakovaně buší jednou rukou do větve, na které sedí. Toto chování má vzbudit pozornost ostatních šimpanzů. Toto chování se může objevit například během námluv (Whiten et al., 2001). Stejně jako v předchozím případě se i toto chování vyskytuje převážně v západní a východní Africe, ovšem zaznamenáno bylo i u jedné populace ve střední Africe (Whiten et al., 1999; Whiten et al., 2001; Hohmann & Fruth, 2003).

49 *Třesení větví*

Toto chování se často objevuje během námluv, kdy je třesením větví ze strany na stranu upoutávána pozornost potenciálního partnera. Také se může objevit, pokud chtějí šimpanzi zastrašit jedince jiného druhu (Goodall, 1968). S tímto chováním je možné se setkat téměř u všech populací napříč Afrikou (Whiten et al., 1999; Whiten et al., 2001; Hohmann & Fruth, 2003). Jedná se tedy o univerzální chování, a tak je možné ho zařadit mezi potenciálně non-kulturní prvky chování.

50 *Protažení rostlin mezi prsty*

Opět se jedná o způsob upoutání pozornosti během námluv. Chování bylo pozorováno u několika málo samců. Samec sedí na zemi a mezi prsty ruky protahuje listnaté větvičky nebo trsy trávy, což vydává nápadný zvuk (Nishida, 1997). Toto chování se vyskytuje spíše ve východní Africe, zpozorováno ovšem bylo i u jedné populace na západě, a to u populace v Bossou (Whiten et al., 1999; Whiten et al., 2001).

51 *Sešlapávání křoví*

Šimpanz sedí a vegetaci, která je v jeho dosahu, drtí nohou, toto opakuje, dokud v jeho okolí nevznikne jakési hnízdo, obvykle následuje bušení do země v okolí hnízda (Nishida, 1997). Toto chování se vyskytuje u několika málo populací na západě a východě Afriky (Whiten et al., 1999; Whiten et al., 2001).

52 *Vyzvání ke hře*

Následujícím způsobem dochází mezi šimpanzi k zahájení společné hry. Mládě, které si chce s dalším jedincem hrát, utrhne olistěnou větvíčku nebo sebere nějaký jiný předmět (například kousek palmového listu), poté se s tímto předmětem v ústech přiblíží k vybranému spoluhráči a následně před ním uteče (Goodall, 1986). Toto chování bylo zaznamenáno u většiny populací od západní po východní Afriku (Whiten et al., 2001, Sanz & Morgan, 2007). Jedná se tedy o univerzální prvek chování a lze jej tak zařadit mezi potenciálně non-kulturní.

53 *Bubnování na stromy*

Šimpanz buší holýma rukama do kořenů či kmene stromů. Stále není zcela jasné, k čemu toto chování slouží. Je zde ovšem předpoklad, že je způsob bubnování pro každého jedince specifický (lišit se může například rytmus a síla úderů) a mohlo by tak mít funkci signalizační a dorozumivací (Arcadi et al., 1998). Stejně jako v předchozím případě se i toto chování vyskytuje u většiny populací od západu po východ Afriky (Whiten et al., 1999; Whiten et al. 2001; Hohmann & Fruth, 2003). I toto chování je tedy univerzální a lze ho řadit mezi potenciálně non-kulturní prvky chování.

D) Chování související s projevy agrese

54 *Vláčení větve*

Toto chování je jistým projevem agresivity a má znásobit zastrašující efekt během hrozby. Vypadá tak, že jedinec běží po dvou či po třech končetinách a současně vláčí velkou větev (Whiten et al, 2001). I toto chování se vyskytuje u většiny populací od západní po východní Afriku (Whiten et al. 1999; Sanz & Morgan, 2007; Hohmann & Fruth, 2003). Stejně jako v předešlých dvou případech jde i tady o univerzální prvek chování a lze jej tak řadit mezi potenciálně nekulturní.

55 *Obušek*

Jedná se o projev agresivního chování, kdy šimpanz drží jeden konec dřevěné hole v jedné ruce a silně s ním udeří do svého protivníka. Může jít o jiného šimpanze, nebo také o leoparda, paviána nebo hada. Toto chování se může objevovat také v případě námluv, kdy samec předvádí silné údery o zem (Whiten et al., 2001). Toto chování bylo pozorováno u několika populací na západě a na východě Afriky (Whiten et al., 1999; Lycett et al., 2010).

56 *Záměrný hod*

Tímto způsobem reagovali šimpanzi na přítomnost výzkumníků, kteří se zdržovali v jejich blízkosti. Ze stromu šimpanz utrl mrtvou větev a hodil ji směrem k vědci. Hody byly šimpanzem vědomě vedeny tak, aby minuly cíl, protože jejich účelem pravděpodobně bylo pouze zastrašit. I tak se v některých případech stalo, že byl zasažen výzkumník, případně jeho vybavení. Hod doprovázela agresivní gestikulace a také hlasitá vokalizace (Sugiyama & Koman, 1979). S tímto chování se lze setkat u populací napříč Afrikou (Whiten et al., 1999; Lycett et al., 2010).

57 *Vytváření hluku pomocí vegetace*

V tomto případě je účelem vytváření hluku při vstupu do husté vegetace. Tento hluk má zastrašit případná pro šimpanze nebezpečná zvířata, například gorily. Šimpanzi ohýbají k zemi malé stromky a keře, aby je poté pustili, což způsobí onen hlasitý zvuk (Whiten et al., 2001). Toto chování vykazují populace ve střední Africe (Whiten et al., 2001; Hohmann & Fruth, 2003).

E) Ostatní

58 *Větev jako hák*

Jedná se o větev, která je zakončená postranní větví a tvoří tak jakýsi hák. Tuto větev používají šimpanzi k zaháknutí a následnému přitáhnutí větví stromů směrem k sobě (Sugiyama & Koman, 1979). Toto chování bylo pozorováno pouze u jediné populace západní Afriky, a to u populace v Bossou (Whiten et al., 1999; Sanz & Morgan, 2007). Toto chování je raritní, proto patří mezi potenciálně non-kulturní prvky chování.

59 *Kontejner*

Mezi šimpanzi bylo spatřeno chování, při kterém použili listy k zachycení nějaké hmoty. Například byl pozorován šimpanz, který utrl několik velkých listů, držel je v rukou a vyprázdnil se do nich (Goodall, 1986). Toto chování bylo pozorováno pouze u jediné populace na východě Afriky, opět je to populace v Bossou (Whiten et al., 1999; Sanz & Morgan, 2007). I toto chování je raritní, proto jej lze zařadit mezi potenciálně non-kulturní prvky chování.

60 *Zametání*

Zde se jedná o jakési koště vytvořené z listů, které je šimpanzi používáno k očištění určitého povrchu od včel a jiného hmyzu (Goodall, 1986). Stejně jako v předchozím případě bylo i toto chování pozorováno pouze u jediné populace ve východní Africe, avšak zde se jedná o populaci v Gombe (Whiten et al., 1999; Sanz & Morgan, 2007). Stejně jako v předešlých dvou případech i zde jde o raritní chování, které tak lze zařadit mezi potenciálně non-kulturní prvky chování.

61 *Přízemní hnízdo pro noční spánek*

Jde o skutečnost, kdy si šimpanzi staví hnízda pro nocování na zemi. V přírodní rezervaci v pohoří Nimba, kterou pokrývá převážně lesní porost a hnízda na zemi jsou pro ni tudíž poměrně netypická, je údajně víc jak 1/3 nočních hnízd situována právě na zemi (Matsuzawa & Yamakoshi, 1996). Toto chování bylo zaznamenáno u dvou populací ve východní Africe, konkrétně jde o populace v Budongo a Gombe (Whiten et al., 1999; Whiten et al., 2001). Toto chování lze označit za raritní, a tak patří mezi potenciálně non-kulturní znaky. Podle Whiten et al. (2001) je možné ojedinělost tohoto chování vysvětlit environmentálními příčinami.

62 *Dešťový tanec*

Při začátku silného deště se dospělí samci dávají do energického pobíhání. V tomto tanci samci předvádějí různé výpady, rytmické pohupování a další, jako je bušení do země, bušení do kmenů stromů, třesení větví apod. (Goodall, 1971). Proč se toto chování mezi šimpanzi odehrává není zcela jasné, nicméně Jane Goodall ve své knize naznačuje možný duchovní význam těchto tanců. Toto chování se vyskytuje hlavně na východě Afriky, ale pozorováno bylo také u západních populací (Whiten et al., 1999; Whiten et al., 2001).



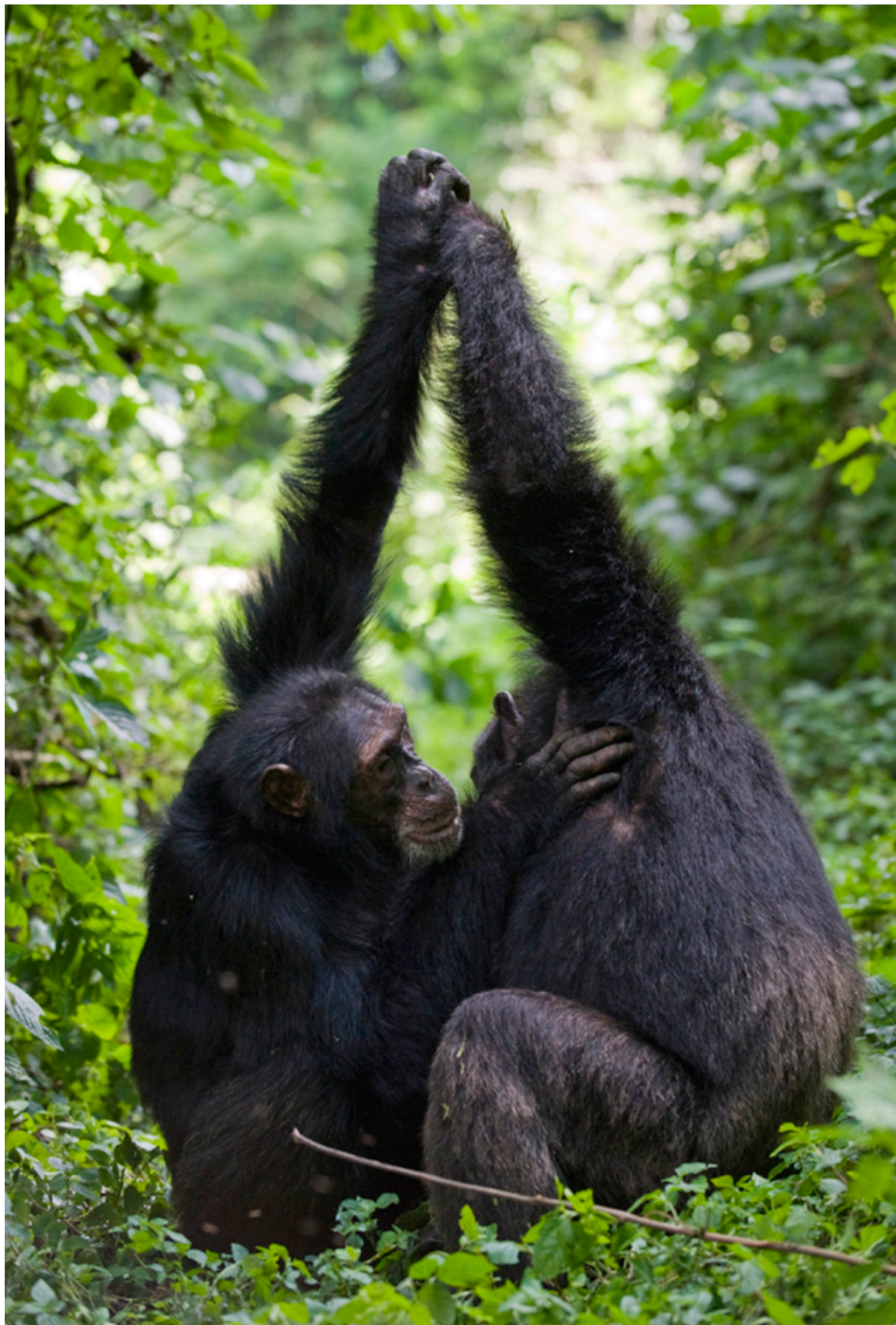
Obr. 3: Šimpanz získává med pomocí dvou nástrojů; díky úderům silnější větvi vytváří přístup do úlu, tenkou větvičku smáčí v medu (převzato z Sanz & Morgan, 2007)



Obr.4: Šimpanzí samice rozbíjí ořechy, při této činnosti ji pozorují její potomci (převzato z McGrew, 2010)



Obr. 5: Samice šimpanze loví pomocí stébla termity, při činnosti jí pozoruje její mládě (převzato z Vaidyanathan, 2011)



Obr. 6: Šimpanzi provádějí vzájemnou péči o srst ve specifické poloze s rukama semknutými nad hlavami

Matice prvků chování

Nejdříve byly vytvořeny dvě varianty matice popisující přítomnost vybraných prvků chování u druhů *Pan troglodytes* a *Pan paniscus*. Tato matice zahrnuje 11 oblastí a 62 behaviorálních znaků. Lokalita Salonga (s populací *P. paniscus*) byla ve všech maticích a analýzách použita jako „outgroup“ určující evoluční polaritu (tj. „primitivní/odvozený“) jednotlivých znaků.

V první matici („binární“) jsou znaky kódovány jako 1 (prezence) a 0 (absence). Znak „e“ udává absenci daného chování, kterou je ovšem možné přímo vysvětlit environmentálními příčinami. Tento znak byl kódován dvěma způsoby: jako skutečná absence (0) nebo jako neaplikovatelný znak (?).

V druhé („aditivní“) matici byla prezence znaku rozdělena do dvou stavů: chování vzácné (1) a chování obvyklé (2); opět ve dvou modifikacích, pokud jde o environmentálně podmíněné absence (e=0 a e=?). Stavů 0-1-2 byly kódovány jako aditivní (tedy z 0 na 1 je jeden krok, z 1 na 2 jeden krok, z 0 na 2 dva kroky).

Matice jsou k nahlédnutí v elektronické příloze této práce.

Fylogenetické analýzy

Pro fylogenetické analýzy byla zvolena metoda maximální parsimonie, která umožňuje jednoduchou podrobnou analýzu jednotlivých znaků pomocí parsimonního mapování na různé stromy a srovnávání jejich kvantitativních parametrů (počet evolučních změn, konzistenční a retenční index). Byl použit software NONA v. 2.0 (Goloboff, 1999) s těmito parametry: maximální počet stromů 10,000, počet replikací 100, počet počátečních stromů pro každou replikaci 100 („hold10000 mult*100 hold/100“). Z výsledných stromů každé analýzy byly vytvořeny striktní a majoritní (50%) konsensy. Statistická podpora (bootstrap) byla počítána pomocí parametrů „mult*100 hold/10“ s 1,000 replikacemi.

Pro parsimonní mapování znaků na fylogenezi byla použita topologie stromu založená na genetických vztazích mezi šimpanzími poddruhy (Abwe et al., 2019). Jako tvrdý constraint byla použita monofylie taxonů *P. troglodytes*, *P. t. verus*, *P. t. schweinfurthii* a *P. t. troglodytes*–*P. t. schweinfurthii* (nikoliv poddruh *P. t. troglodytes*, který je patrně parafyletický).

Pro každý znak byl spočítán konzistenční (ci) a retenční (ri) index (vždy pro binární matici s e=?), a to zvlášť pro strom založený pouze na behaviorálních znacích a pro strom

s topologií odpovídající fylogenezi podle genetických dat. Podle výsledků této analýzy byly znaky rozděleny do čtyř kategorií:

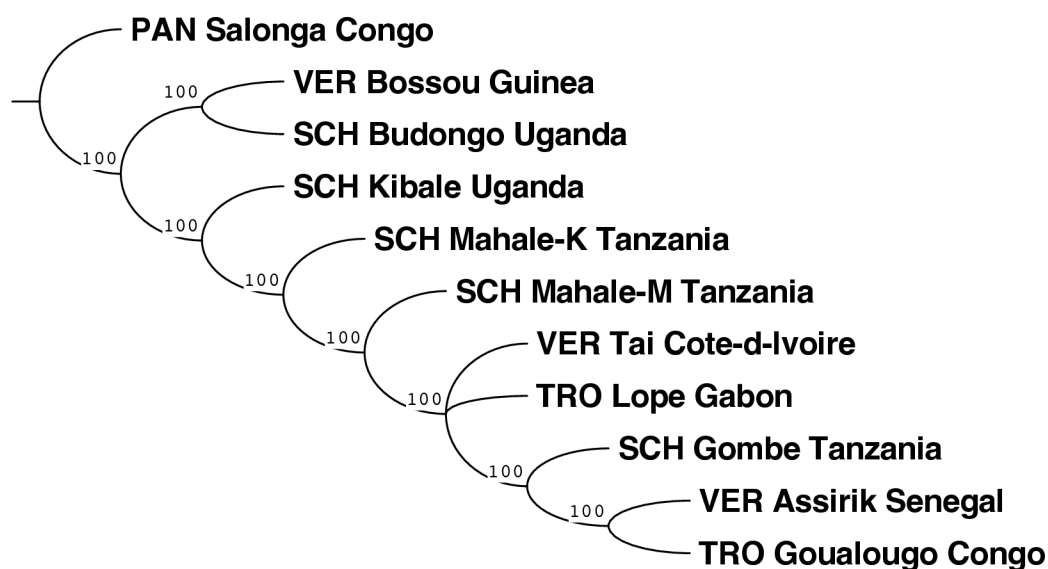
1. neinformativní (neobsahují žádnou fylogenetickou informaci),
2. „konstantní“ (hodnoty $ci * ri$ jsou stejné pro behaviorální i „pravý fylogenetický“ strom),
3. „nefylogenetické“ (hodnoty $ci * ri$ jsou vyšší pro behaviorální strom, tj. znaky jsou špatně kompatibilní s reálnou fylogenezí) a
4. „fylogenetické“ (hodnoty $ci * ri$ jsou vyšší pro fylogenetický strom, tj. znaky jsou dobře kompatibilní s fylogenezí šimpanzích poddruhů).

Dále bylo provedeno několik experimentálních fylogenetických analýz založených na binární matici behaviorálních znaků (s $e=?$): 1. analýza se všemi populacemi, ale bez „non-kulturních znaků“ (viz výše), 2. analýza všech znaků, ale bez outgroupu (*Salonga*, *P. paniscus*), 3. analýza všech znaků, z níž byly postupně vylučovány jednotlivé lokality šimpanzů. Cílem těchto analýz bylo otestovat robustnost výsledků vůči konkrétnímu výběru znaků a populací.

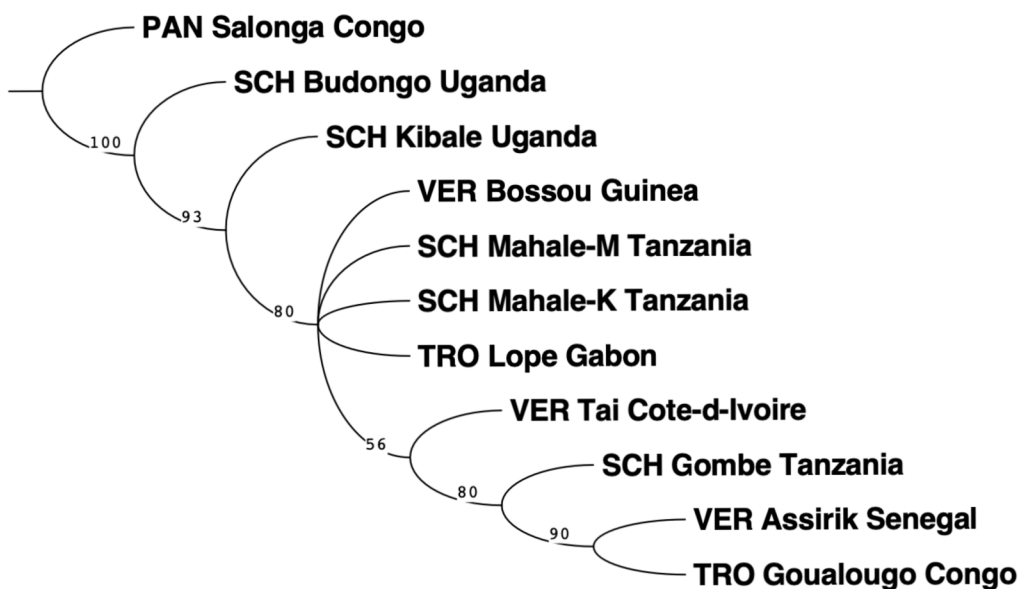
VÝSLEDKY

Fylogenetické stromy založené na behaviorálních/kulturních znacích

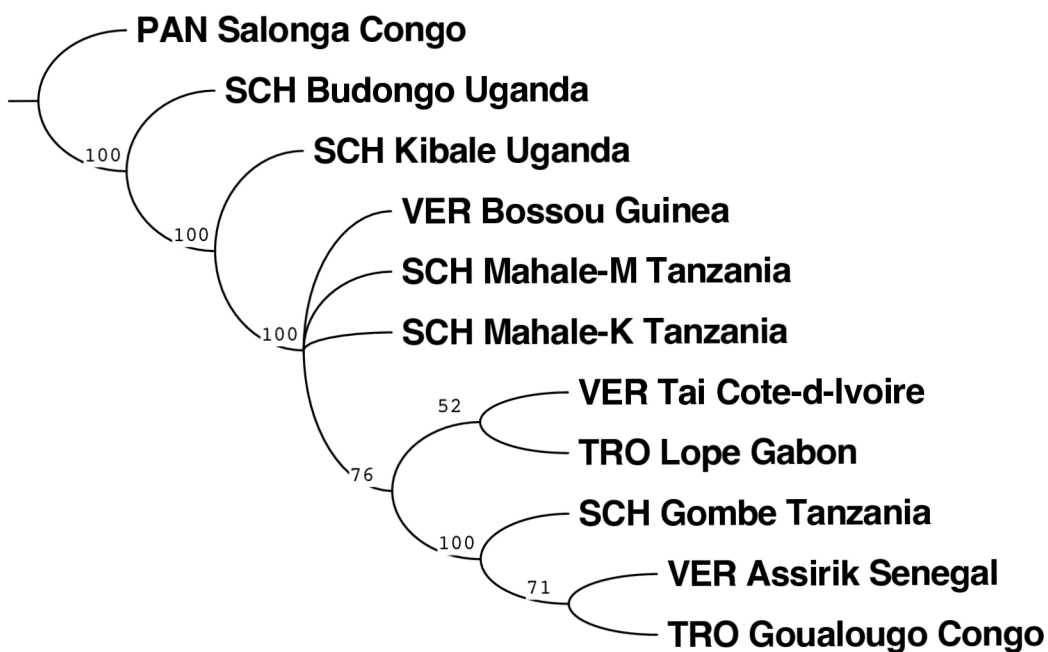
Z výsledných fylogenetických stromů založených výhradně na behaviorálních, resp. kulturních, znacích lze vyčíst několik zásadních informací. Pro všechny stromy platí, že žádný poddruh není monofyletický. Stejně tak pro všechny stromy platí, že východní šimpanzi (*P. t. schweinfurthii*) drží při sobě na bázi stromu (nejbazálnější populace jsou Budongo a Kibale), ale nepatří k nim populace stejného poddruhu žijící v Gombe. Ve všech stromech se nacházejí polytomie.



Obr. 7: kódování 0/1/2_e=? – majoritní konsensus



Obr. 8: kódování 0/1/2_{e=0} – majoritní konsensus



Obr. 9: kódování 0/1_{e=?} – majoritní konsensus

V tabulce 1 jsou přehledně zaneseny charakteristiky jednotlivých stromů, kdy hodnota N udává počet maximálně parsimonních stromů použitých k sestavení majoritního konsensu, hodnota L udává délku stromu (tzn. součet všech evolučních změn), a CI je pak konzistenční index a RI retenční index, přičemž oba udávají poměr znaků, které na daném stromě nesou fylogenetický obsah (CI = průměrný počet evolučních změn jednoho znaku na maximálně parsimonním stromu; RI = počet evolučních změn na vnitřních větvích stromu). Z tabulky je patrné, že mezi různými způsoby kódování nejsou rozdíly v jednotlivých hodnotách příliš velké.

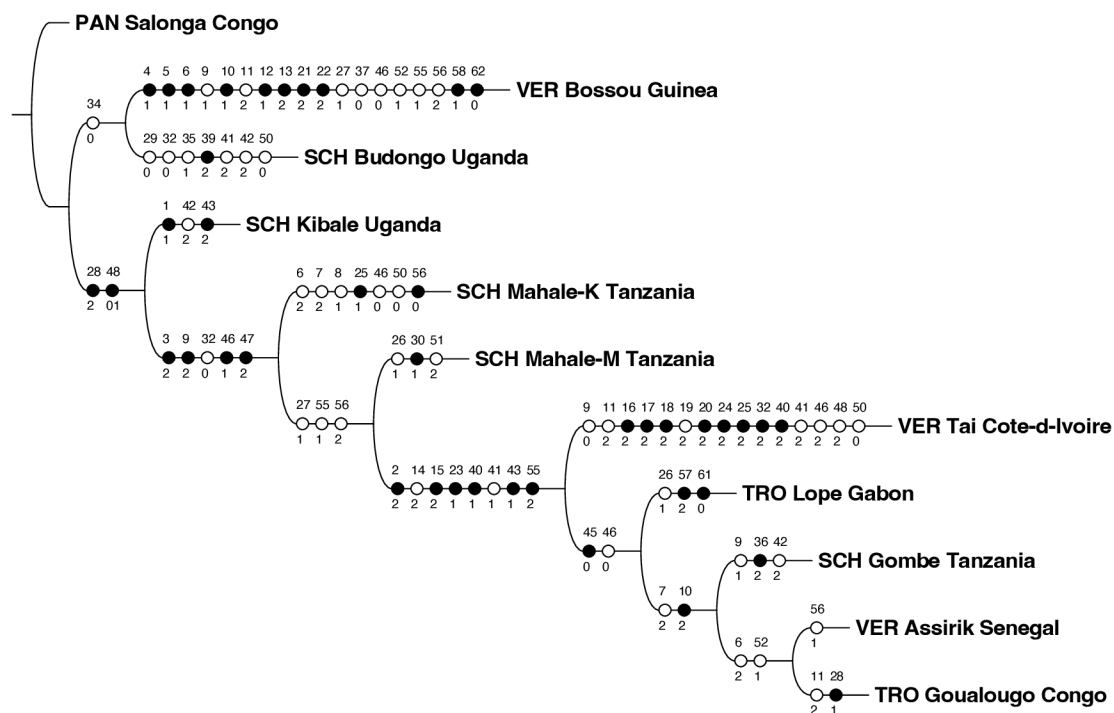
Tab. 1: Charakteristiky stromů

	N	L	CI	RI
Kódování 0/1_e=?	21	95	0.57	0.44
Kódování 0/1/2_e=0	30	174	0.58	0.45
Kódování 0/1/2/_e=?	2	171	0.58	0.46

Čísla, která jsou na stromech u jednotlivých větví, znázorňují procentuální podíl z celkového počtu stromů (N), na kterých se větvení objevuje přesně v této podobě. Tedy čím vyšší toto číslo je, tím přesvědčivější je důkaz pro postavení dané populace na stromě. Pokud nebudeme brát v úvahu rozdílné polytomie v různých stromech, jedinou nestabilní populací je Bossou (*P. t. verus*) z Guiney, která je v aditivním stromě s e=? umístěná více na bázi (obr. 7-9).

Obecně platí, že různé způsoby kódování, binární (0/1) nebo aditivní (0/1/2) s různým kódováním environmentálně podmíněné absence (e=0 a e=?), neměly velký vliv na tvar výsledných fylogenetických stromů a ty byly téměř totožné.

Topologie stromů jsou překvapivě robustní vůči konkrétnímu výběru znaků a populací (pro fylogenetické experimenty použita binární matice s e=?). Vyloučení potenciálně non-kulturních znaků nemá na topologii vliv. Totéž platí pro postupné vyloučení jednotlivých populací (mírně se mění pouze vzájemné postavení populací Tai, Lopé a trojice Gombe-Assirik-Goualougo). Nejvýznamnější změna nastává při vyloučení populace Tai, kdy se populace Mahale K-goup přesunula k trojici Gombe-Assirik-Goualougo, čímž se ještě více vzdálila od sousední populace Mahale M-group.



Obr. 10: Fylogenetický strom vzniklý na základě znaků chování s parsimonní optimizací prvků chování (kódování 0/1/2, $e=0$, vybrán jeden z maximálně parsimonních stromů); PAN – *P. paniscus*; VER – *P. t. verus*; SCH – *P. t. schweinfurthii*; TRO – *P. t. troglodytes*

Mapování distribuce znaků na jeden z aditivních stromů s $e=0$ (obr. 10) umožňuje rekonstruovat jejich evoluci. Černé a bílé body na větvích stromu (obr. 10, i obr. 11 níže) představují jednotlivé evoluční novinky (apomorfie). Konkrétní znak je pak značen číslem nad tímto bodem (které odpovídá kapitole „Materiál a metody“). Číslo pod tímto bodem udává stav znaku, tedy přítomnost (1 a 2) nebo absenci (0) daného chování v populaci. Z toho lze vyvodit změny proti stavu znaku u bazálnějších předků, tedy pokud je pod některým z bodů 1 nebo 2, znamená to, že znak vznikl konkrétně u této populace a vzdálenější předci toto chování nevykazovali a naopak, pokud je pod některým z bodů 0 lze říci, že u této populace chování zaniklo, ale předci této populace danou schopností disponovali. Barva bodu pak značí, zda se jedná o unikátní evoluční novinku (černá barva) či se změna na stromě vyskytuje víckrát paralelně (bílá barva).

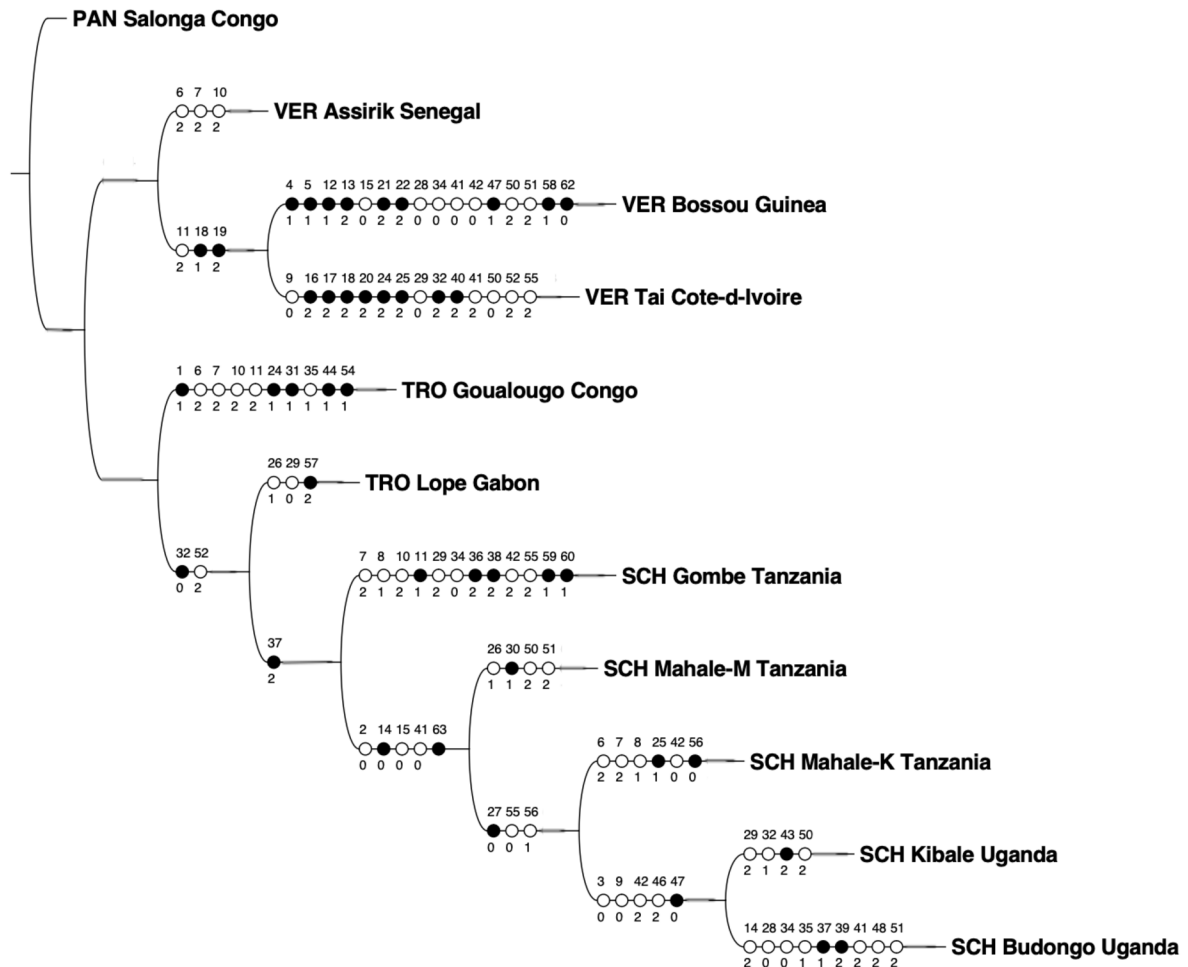
Kulturu nejvíce podobnou předkům mají východoafrické populace, především populace v Budongo (*P. t. schweinfurthii*). Na bázi stromu je pak také populace z Bossou (*P. t. verus*). Nejvíce odvozenou kulturou pak disponují populace v Taï (*P. t. verus*), Lopé (*P. t. troglodytes*), Gombe (*P. t. schweinfurthii*), Assiriku (*P. t. verus*) a Goualougu (*P. t. troglodytes*).

Nejvíce evolučních novinek mají populace na západě Afriky, tedy Bossou a Taï. U populace v Bossou se konkrétně jedná o následující chování: *lov mravenců na prut* (9); *slíznutí mravenců* (11); *kopání* (4); *dolování hmyzu* (5); *lov termitů na prut ze středové žilky listu* (6); *Hmoždíř na pryskyřici* (12); *sбірání vodních řas* (13); *vyrovnání kovadliny* (21), *palmový hmoždíř* (22), *tukání klouby* (47); *větev jako hák* (58) a *dešťový tanec* (62). V Taï pak jde o následující chování: *otevírání plodů úderem o jiné materiály* (15); *vytírání potravy* (23); *rozmáčknutí parazita ukazováčkem* (40); *obklad* (43); *obušek* (55); *louskání ořechů dřevěným kladivem a dřevěnou kovadlinou* (16); *louskání ořechů dřevěným kladivem a kamennou kovadlinou* (17); *louskání ořechů kamenným kladivem a dřevěnou kovadlinou* (17); *louskání ořechů ostatní* (20); *sбірání kostní dřevě* (24); *vyhánění včel* (25); *sezení na listech* (32); *rozmáčknutí parazita ukazováčkem* (40). V obou případech se jedná převážně o chování související se získáváním potravy.

Poměrně velké množství společných novinek drží pohromadě klad zahrnující populace z Taï (*P. t. verus*), Lopé (*P. t. troglodytes*), Gombe (*P. t. schweinfurthii*), Assiriku (*P. t. verus*) a Goualouga (*P. t. troglodytes*). Pro všechny tyto populace jsou společné následující evoluční novinky: *páčení* (2); *otevírání plodů úderem o jiné materiály* (15); *vytírání potravy* (23); *rozmáčknutí parazita ukazováčkem* (40); *obklad* (43); *obušek* (55).

Značná část tohoto stromu (tj. všechny populace s výjimkou té v Budongu a Bossou) je definována přítomností znaku 28 (*smáčení sondy v tekutině*) a absencí či vzácným výskytem chování 48 (*bušení rukou do větve*).

Optimizace (mapování) znaků na fylogenetický strom šimpanzích populací



Obr. 11: Fylogenetický strom vzniklý namapováním znaků na reálnou fylogenezi

Na obr. 11 je znázorněn fylogenetický strom, který vznikl namapováním znaků chování na skutečnou fylogenezi populací rodu *Pan*. Topologie stromu je zásadně odlišná od stromu, který vznikl pouze analýzou behaviorálních znaků: základní dělení je mezi monofyletickým poddruhem *P. t. verus* a zbývajícími populacemi (*P. t. troglodytes* a *P. t. schweinfurthii*), přičemž poddruh *P. t. schweinfurthii* je monofyletický. Vzhledem k této odlišnosti lze očekávat, že evoluční polarita mnoha znaků bude opačná. Co je na stromě vycházejícím z matice evoluční novinkou, to je na reálném fylogenetickém stromě původním primitivním prvkem chování.

Příkladem této skutečnosti je již výše zmíněný znak 28 (*fluid-dip*). Znak, který byl na behaviorálním stromu (obr. 10) evoluční novinkou spojující devět populací, se zde na reálném fylogenetickém stromě (obr. 11) stal znakem, který je společný pro společného předka všech populací, ovšem u populace v Bossou a Budongu toto chování později zaniklo. Na tomto stromě jde tedy o původní znak, nikoliv o evoluční novinku.

Pro každý znak byly spočítány jeho konzistenční a retenční indexy pro strom založený na behaviorálních datech (ci_{beh} , ri_{beh}) a pro skutečnou fylogenezi šimpanzů (ci_{phyl} , ri_{phyl}). Celkem 26 znaků je neinformativních („uninf“ v Tab. 2) a 18 znaků („const“) má pro oba stromy stejné indexy (jde obvykle o znaky s $ri=0$, tedy o znaky, které nemají vliv na topologii stromu; ve dvou případech jde o znaky s hodnotami $ci = ri = 100$ v obou stromech). Pro 16 znaků platí očekávatelný pokles obou indexů od behaviorálního stromu směrem ke skutečné fylogenezi (nonphyl). Překvapivá je situace u čtyř znaků („phyl“: 17 - *louskání ořechů dřevěným kladivem a kamennou kovadlinou*, 18 - *louskání ořechů kamenným kladivem a dřevěnou kovadlinou*, 32 - *sezení na listech* 37 - *Pečování o listy*), které jsou v lepším souladu se skutečnou fylogenezí než s behaviorálním stromem, jde tedy o znaky, které jsou v rozporu s ostatními behaviorálními znaky.

Tab. 2: Konzistenční a retenční indexy pro jednotlivé prvky chování

Znak	$C_{i\text{phyl}}$	$r_{i\text{phyl}}$	$C_{i\text{beh}}$	$r_{i\text{beh}}$	
1	?	?	?	?	uninf
2	33	33	50	66	nonphyl
3	33	33	50	66	nonphyl
4	?	?	?	?	uninf
5	?	?	?	?	uninf
6	25	0	33	33	nonphyl
7	25	0	50	66	nonphyl
8	50	0	50	0	const
9	33	33	50	66	nonphyl
10	25	0	50	66	nonphyl
11	33	33	50	66	nonphyl
12	?	?	?	?	uninf
13	?	?	?	?	uninf
14	50	0	50	0	const
15	50	50	100	100	nonphyl
16	?	?	?	?	uninf
17	?	?	?	?	uninf
18	100	100	50	0	phyl
19	100	100	50	0	phyl
20	?	?	?	?	uninf
21	?	?	?	?	uninf
22	?	?	?	?	uninf
23	50	0	100	100	nonphyl
24	50	0	50	0	const
25	50	0	50	0	const
26	?	?	?	?	uninf
27	100	100	100	100	const
28	33	0	50	50	nonphyl
29	25	0	25	0	const
30	?	?	?	?	uninf
31	?	?	?	?	uninf
32	50	75	25	25	phyl
33	?	?	?	?	uninf
34	33	0	33	0	const
35	50	0	50	0	const
36	50	0	100	100	const
37	100	100	50	50	phyl
38	?	?	?	?	uninf
39	50	0	50	0	const
40	50	0	100	100	nonphyl
41	33	33	50	66	nonphyl
42	33	0	33	0	const
43	25	0	50	66	nonphyl
44	?	?	?	?	uninf
45	50	0	50	0	const
46	25	0	33	33	nonphyl
47	100	100	100	100	const
48	33	0	33	0	const
49	?	?	?	?	uninf
50	33	0	33	0	const
51	33	0	33	0	const
52	?	?	?	?	uninf
53	?	?	?	?	uninf
54	?	?	?	?	uninf
55	50	66	100	100	nonphyl
56	?	?	?	?	uninf
57	50	0	50	0	const
58	?	?	?	?	uninf
59	?	?	?	?	uninf
60	?	?	?	?	uninf
61	?	?	?	?	uninf
62	?	?	?	?	uninf

Rekonstrukce chování u předků šimpanzích populací

Předek druhu *Pan troglodytes*

Předek druhu *P. troglodytes* disponoval několika prvky chování, které stále přetrvávají i u dnešních populací. Některá z těchto chování byla u tohoto předka pravděpodobně častá, z takových se jedná o následující: *sondování* (1); *otevírání plodů úderem o dřevo* (14); *otevírání plodů úderem o jiné materiály* (15); *houba z listů* (26); *vzájemná péče s uchopením větve nad hlavou* (33); *vzájemná péče s uchopením za ruce nad hlavou* (34); *otrhání listové čepele ústy* (45); *tukání klouby* (47); *bušení rukou do větve* (48); *třesení větví* (49); *bubnování na stromy* (53); *vláčení větve* (54) a *dešťový tanec* (62). tento předek také vykazoval některá vzácná chování: *lov mravenců na prut* (9); *listová houba na násadě* (27); *strhnutí listů* (29); *sezení na listech* (32); *odhánění much* (41); *ubrousek* (42); *protážení rostlin mezi prsty* (50) a *vyzvání ke hře* (52). Z toho je jasné, že předek druhu *P. troglodytes* byl schopný používat nástroje, které využíval především pro získávání potravy. Dále důležitou součástí jeho života byla i péče o tělo, stejně tak komunikace s ostatními jedinci skupiny a chování formující sociální vztahy.

Předek poddruhu *Pan troglodytes verus*

Předek poddruhu *P. t. verus* disponoval stejnými vzorci chování jako společný předek celého druhu *P. troglodytes*. U samotných vzorců chování zůstává i stejná intenzita jejich výskytu. Zároveň ale platí, že dvě ze tří zkoumaných recentních západních populací spojuje přítomnost znaků *louskání ořechů kamenným kladivem a dřevěnou kovadlinou* (18) a *louskání ořechů kamenným kladivem a kamennou kovadlinou* (19). Jedná se o způsoby rozbíjení ořechů (třetí, „stepní“ populace *P. t. verus* v Assiriku ořechy nelouská vůbec, patrně druhotně). Z toho lze vyvodit, že západní poddruh vykazuje evoluční novinky v potravním chování a s tím spojeným užíváním nástrojů.

Společný předek poddruhů *Pan troglodytes troglodytes* a *Pan troglodytes schweinfurthii*

U společného předka poddruhů *P. t. troglodytes* a *P. t. schweinfurthii* lze opět konstatovat, že disponoval téměř stejnými vzorci chování jako předek celého druhu *P. troglodytes*, ovšem je zde několik málo odchylek. Jednou z nich je, že společný předek těchto dvou poddruhů vykazoval navíc chování označované jako *páčení* (2), které bylo pravděpodobně celkem časté.

Naopak jsou zde i dva prvky chování, které se vyskytovaly u předka druhu *P. troglodytes*, ale u společného předka poddruhů *P. t. troglodytes* a *P. t. schweinfurthii* chyběla: jde o chování *otrhání listové čepele ústy* (45) a *bušení rukou do větve* (48). Patrně se u tohoto předka nevyskytovala v návaznosti na ekologické podmínky, ve kterých žil.

Předek poddruhu *Pan troglodytes schweinfurthii*

U předka poddruhu *P. t. schweinfurthii* je nejvíce odchylek od stavu u předka druhu *P. troglodytes*, Většina vzorců chování a jejich intenzita výskytu opět zůstává shodná s předkem *P. troglodytes*. Navíc se objevuje pouze chování *páčení* (2), které se vyskytovalo i u společného předka poddruhů *P. t. troglodytes* a *P. t. schweinfurthii*, a pak *smáčení sondy v tekutině* (28), které se u žádného z výše popsaných předků nevyskytovalo. Oba tyto prvky chování byly u předka *P. t. schweinfurthii* časté. Další změnou je také to, že chování označované jako *vyzvání ke hře* (52), které u předešlých předků bylo spíše vzácné, se zde vyskytovalo naopak často. V poslední řadě je fakt, že chování *ubrousek* (42); *otrhání listové čepele ústy* (45) a *bušení rukou do větve* (48), která vykazoval předek druhu *P. troglodytes*, se u předka poddruhu *P. t. schweinfurthii* nevyskytoval, a to nejspíše z ekologické příčiny.

Současné východní populace (*P. t. schweinfurthii*) jsou charakterizovány zánikem znaku *sezení na listech* (32), konkrétně se jedná o populace v Gombe, Mahale (*K-group* i *M-group*) a Budongu. U populace stejného poddruhu v Kibale se toto chování později znovu vyvinulo. Zajímavé je i to, že se díky zániku tohoto znaku ve společném kladu spolu s *P. t. schweinfurthii* objevuje i jedna z populací *P. t. troglodytes*, a to populace Lopé.

Mezi východními populacemi ovšem v dnešní době existují i značné rozdíly v přítomnosti či naopak absenci některých chování, díky tomuto je poddruh *P. t. schweinfurthii* na stromě rozčleněn na několik menších větví. Celkem čtyři z pěti východních populací jsou charakterizovány zánikem znaku 14 (*otevírání plodů úderem o dřevo*), tři z pěti zánikem znaku 27 (*listová houba na násadě*) a dvě z pěti pak zánikem znaku 47 (*tukání klouby*).

Z toho všeho je možné vyvodit, že předek *P. t. schweinfurthii* byl schopen používat jednoduché nástroje a zároveň, že dnešní východní populace postupně opouštějí některé prvky chování.

DISKUZE

Tato bakalářská práce představuje ucelený přehled o prvcích chování, které byly v posledních desetiletích u volně žijících šimpanzů pozorovány a v jejichž výskytu byla zjištěna jistá variabilita mezi jednotlivými populacemi. Práce přináší soubor celkem 62 takových prvků chování.

Tato práce je inovativní v tom, že v analýzách pracovala s takovým množstvím prvků chování. Jiné práce zahrnovaly menší počet prvků chování, protože se některé rozhodly považovat z různých důvodů za non-kulturní. Whiten et al. (2001) pro své analýzy použili pouze 39 prvků chování, protože další považují právě za non-kulturní. Jedním z důvodů, proč se některé prvky chování rozhodli nepovažovat za non-kulturní je fakt, že bylo dané chování příliš universální, tedy vyskytovalo se s velkou mírou výskytu na všech zkoumaných populacích. Ovšem v této práci jsou zahrnuty i tyto prvky chování, a to z důvodu, že i tak je u nich předpoklad, že se předávají z generace na generaci pomocí sociálního učení a neodporují tak definici kultury, jak byla nastíněna v úvodu této práce. Dalším důvodem, proč Whiten et al. (2001) považují některé prvky chování za non-kulturní, je fakt, že některá chování jsou příliš raritní, tedy objevují se buď u jediné ze zkoumaných populací, nebo i u více ovšem s velmi ojedinělou mírou výskytu. I tyto prvky chování byly do této práce zahrnuty, protože je u nich též předpoklad, že se z generace na generaci šíří pomocí sociálního učení, což je v souladu s definicí kultury. Navíc se nezdá správné zpochybňovat kulturnost nějakého chování na základě jeho vzácného výskytu. Za non-kulturní chování Whiten et al. (2010) považují také takové prvky chování, jejichž absenci u některých populací lze vysvětlit zcela jistě ekologickou příčinou. Takové prvky byly do práce též zahrnuty, protože je i u nich předpokládáno, že v rámci populace se šíří pomocí sociálního učení a jsou v souladu s definicí kultury, ovšem v analýzách bylo použito různé kódování této absence, aby byla ověřena robustnost dílčích výsledků.

Topologie fylogenetického stromu založeného na behaviorálních/kulturních znacích

Pomocí fylogenetických analýz bylo zjištěno, že kulturu nejvíce podobnou předkům mají východoafrické populace, především populace v Budongu (*P. t. schweinfurthii*). Na bázi stromu je pak také populace z Bossou (*P. t. verus*). Nejvíce odvozenou kulturou pak disponují populace v Taï (*P. t. verus*), Lopé (*P. t. troglodytes*), Gombe (*P. t. schweinfurthii*), Assiriku (*P. t. verus*) a Goualougu (*P. t. troglodytes*).

Nejvíce evolučních novinek se vyskytuje u populací na západě Afriky, tedy Bossou (*P. t. verus*) a Taï (*P. t. verus*). Poměrně velké množství společných evolučních novinek drží pohromadě klad zahrnující populace z Taï (*P. t. verus*), Lopé (*P. t. troglodytes*), Gombe (*P. t. schweinfurthii*), Assiriku (*P. t. verus*) a Goualouga (*P. t. troglodytes*).

Hlavní rozpor mezi skutečnou fylogenezí a kulturním stromem (obr. 10 a 11) spočívá v tom, že lokality Gombe (*P. t. schweinfurthii*) a Goualougo (*P. t. troglodytes*) jsou daleko od ostatních populací příslušných poddruhů a přesunuly se mezi západní populace (*P. t. verus*). Ovšem je nutné odhlédnout od faktu, že behaviorální/kulturní strom je zakořeněn „outgroup“ populací Salonga (*P. paniscus*), která stahuje většinu východních populací směrem ke kořenu stromu.

Podobnou analýzou kulturního chování u šimpanzů se zabývali Lycett et al. (2007). Do svých analýz zahrnuli celkem 39 prvků chování, které Whiten et al. (2001) označili za kulturní. Do studie zahrnuli lokality Bossou a Taï pro poddruh *P. t. verus* a lokality Budongo, Gombe, Mahale M-group a Mahale K-group a Kibale pro poddruh *P. t. schweinfurthii*, jako outgroup využili nejbližšího příbuzného šimpanzů bonoba (*P. paniscus*). Výsledkem jejich analýz je strom s délkou 177 a RI 0,44, který vznikl metodou maximální parsimonie. Strom je rozdělen do dvou hlavních kladů. Jeden klad tvoří dvě studované západoafrické populace, Bossou a Taï (*P. t. verus*), a jedna z východoafrických populací, Budongo (*P. t. schweinfurthii*). V rámci této skupiny je Budongo sesterským taxonem k větvi tvořené populacemi Bossou a Taï. Druhý hlavní klad zahrnuje zbývající východoafrické populace (*P. t. schweinfurthii*): Gombe, Kibale, Mahale M-group a Mahale K-group. Populace Mahale M-group a Mahale K-group se ukázaly být sesterskými taxony, přičemž Gombe je dalším nejpříbuznějším taxonem, následovaným Kibale. K rozdílům mezi výsledky, které uvádějí Lycett et al. (2007) a výsledky této bakalářské práce patří například postavení lokality Taï, která v případě této bakalářské práce netvoří společný klad s populacemi v Bossou a Budongu. Dále pak východoafrické populace *P. t. schweinfurthii* netvoří jeden společný klad.

Zajímavé je, že charakteristiky stromu, tedy délka stromu a RI, jsou u obou prací velmi podobné. V případě této bakalářské práce je délka behaviorálního stromu 174 a RI 0,45. Rozdíly ve tvaru stromu mohou být způsobeny rozdílnými vstupními informacemi obou prací, kdy tato bakalářská práce zahrnuje celkem 62 prvků chování oproti 39, se kterými pracovali Lycet et al. (2007), dále pak v této práci byla navíc zahrnuta populace *P. t. verus* žijící na lokalitě Assirik a také dvě populace poddruhu *P. t. troglodytes*.

Fylogenetická kvalita kulturních znaků

Ačkoliv behaviorální znaky nedokázaly vytvořit strom odpovídající reálné fylogenezi šimpanzích poddruhů/populací, přesto vykazují poměrně vysokou kvalitu z formálně fylogenetického hlediska:

(a) topologie kulturních stromů je velmi robustní vůči změnám kódování znaků (binární x aditivní, $e=0$ x $e=?$), vůči výběru znaků (vyloučení „potenciálně non-kulturních znaků“) i vůči výběru studovaných taxonů (zakořeněná x nezakořeněná analýza, vyloučení jednotlivých populací);

(b) statistické hodnoty stromů (CI, RI) i jednotlivých znaků (c_i , r_i) jsou často dosti vysoké (CI téměř 60 %, RI vyšší než 40 %) a nijak nenasvědčují chaotické evoluci chování a kultury.

Komplexnost a kvalita poznání prvků chování

Do této práce bylo zahrnuto 11 populací a 62 prvků chování, to dává celkem 682 informací, které bylo nutné kódovat. Z toho cca 75 % informací bylo stěžejních pro analýzy, protože udávaly hodnotu 0 (absence chování), nebo 1 či 2 (přítomné chování). Přibližně 21 % informací nemělo žádnou vypovídající hodnotu, protože nesly kód „?“ , což znamená, že u daného chování není stav známý. Zbytek informací byl kódován jako „e“ (absence s ekologickým vysvětlením) nebo „e?“ (předpoklad ekologického vysvětlení pro absenci).

Z matice je pak patrné, že nejlépe zdokumentovaný je repertoár chování u populace v Gombe (*P. t. schweinfurthii*), kde je informativních všech 62 znaků (tedy je zde u všech kód „0“ nebo „1“), poté populace v Bossou (*P. t. verus*) a Tai (*P. t. verus*) s 61 informativními znaky, následují populace Mahale M-group (*P. t. schweinfurthii*) s 56, Mahale K-group (*P. t. schweinfurthii*) s 55, Kibale (*P. t. schweinfurthii*) s 54 a Budongo (*P. t. verus*) s 56 informativními znaky. Hůře zdokumentovaný je repertoár chování u populací Goulougo (*P. t. troglodytes*) a Lopé (*P. t. troglodytes*), stejně tomu je i u populace bonobů v parku Salonga, u těchto lokalit je informativní cca polovina znaků.

Vůbec nejhůře zdokumentované je chování u populace v Assiriku (*P. t. verus*), kde pouze 20 prvků chování mělo vypovídající hodnotu.

Co se chování týče, nejhůře popsané je to s názvem *Rozmačkávání parazitů na povrchu listu*(38) a *Zkoumání parazitů na povrchu listu*(39), u nichž není znám stav (přítomnost či absence) u šesti z jedenácti populací.

S 36 přítomnými prvky chování má nejsložitější kulturu populace v Gombe (*P. t. schweinfurthii*), následovaná populací v Taï (35 prvků chování), dále populace Bossou (31 prvků chování). Z populací, u kterých je repertoár prvků chování dobře zdokumentovaný, mají nejjednodušší kulturu populace v Budongu (*P. t. verus*) s 19, Kibale (*P. t. schweinfurthii*) s 19 a Mahale K-group (*P. t. schweinfurthii*) s 18 přítomnými prvky chování. Hůře zdokumentované populace mají samozřejmě menší množství přítomných prvků chování, ovšem toto je zkreslené právě nedostatečným množstvím informací.

Konvergence a horizontální přenos

Mapování znaků na fylogenetický strom ukázalo poměrně vysokou frekvenci konvergentně vzniklých evolučních novinek (obr. 11). Omezíme-li se na ty novinky, které spočívají v nezávislém vzniku (nikoli zániku) příslušného chování u 2-3 nepříbuzných populací, najdeme 15 takových případů. Tyto konvergentní novinky spojují následující populace: tři konvergence pro Assirik–Goualougo (*P. t. verus*/*P. t. troglodytes*) a Budongo–Gombe (obě *P. t. schweinfurthii*), dvě konvergence pro Bossou–Mahale M-group (*P. t. verus*/*P. t. schweinfurthii*) a Gombe–Kibale (obě *P. t. schweinfurthii*) a po jedné konvergenci pro Assirik–Mahale K-group (*P. t. verus*/*P. t. schweinfurthii*), Bossou–Kibale (*P. t. verus*/*P. t. schweinfurthii*), Bossou–Taï (obě *P. t. verus*), Bossou–Goualougo (*P. t. verus*/*P. t. troglodytes*), Budongo–Taï (*P. t. verus*/*P. t. schweinfurthii*), Taï–Goualougo (*P. t. verus*/*P. t. troglodytes*), Taï–Gombe (*P. t. verus*/*P. t. schweinfurthii*), Goualougo–Mahale K-group (*P. t. troglodytes*/*P. t. schweinfurthii*), Kibale–Mahale M-group (obě *P. t. schweinfurthii*), Lopé–Mahale M-group (*P. t. troglodytes*/*P. t. schweinfurthii*) a Gombe–Mahale K-group (obě *P. t. schweinfurthii*). Většina konvergencí tedy spojuje velmi vzdálené populace patřící k různým poddruhům. Nápadné je, že žádné specifické evoluční novinky nespojují dvě skupiny obývající jedinou lokalitu Mahale. Nezdá se tedy, že by konvergentní vznik byl spojen s horizontálním přenosem kultury, tedy s disperzí mladých samic.

Fontsere et al. (2022) našli důkazy podporující genetickou diferenciaci čtyř uznávaných poddruhů šimpanzích populací. Zajímavým výsledkem jejich fylogenetických analýz je fakt, že západní šimpanzi (*P. t. verus*) vykazují vyšší míru propojenosti v celém svém areálu než ostatní poddruhy. Z fylogenetických stromů založených na prvcích chování v této bakalářské práci je patrné, že žádný z poddruhů není monofyletický. Zajímavá je i situace u populací západních šimpanzů (*P. t. verus*), kteří, ač jsou geneticky nejpropojenějším, na behaviorálním stromě nejsou blízko při sobě, především populace v Bossou je nápadně vzdálená zbývajícím dvěma populacím v Assirik a Tai.

Evoluce chování – genetika, kultura, ekologie?

Pokud by byla tato rozmanitost v chování šimpanzů podmíněna čistě geneticky, měly by být stromy založené na prvcích chování a reálné fylogenetické stromy v podstatě identické. Výsledkem analýz v této práci je několik stromů založených na prvcích chování, z nichž je patrné, že neodpovídají reálné fylogenezi rodu *Pan* a potvrzují tak, že se mezi sebou značně liší i populace příslušící k jednomu poddruhu. Je tedy možné usuzovat, že rozdíly mezi populacemi nejsou podmíněny pouze geneticky. Lycett et al. (2010) ve své studii zabývající se fylogenetickou analýzou šimpanzích populací odmítají genetické vysvětlení jako základní příčinu rozmanitosti v užívání nástrojů zdokumentované u volně žijících šimpanzů. Kromě toho se mnoho prvků chování týká užívání nástrojů a u takového chování jsou důkazy o tom, že se šimpanzi takové užívání předmětů pružně učí od ostatních členů skupiny (McGrew, 1989; Byrne, 1995). Proto se jeví jako nepravděpodobné, že by šlo o pouhý projev vrozených instinktů.

Jak bylo psáno již v úvodu této práce, jedním z předpokladů pro vznik kultury je přenos určitého chování (tradice) mezi jedinci společenstva pomocí sociálního učení. Nejvýznamnějším rysem sociálního učení je, že jedinci se schopností získávat informace sociálně nejsou omezeni na kopírování od svých biologických rodičů, ale mají také možnost kopírovat chování vzdálenějších příbuzných a také zcela nepříbuzných jedinců (Lycett et al, 2007). Nesoulad mezi reálnými fylogenetickými stromy a stromy založenými na prvcích chování je možné vysvětlit tím, že k učení dochází i mezi zcela nepříbuznými jedinci, včetně učení od těch, kteří přišli z jiného společenstva.

Tento nesoulad mezi genetikou a chováním, který popsali Lycett et al. (2007) a byl potvrzen i v této bakalářské práci, se pravděpodobně dále prohlubuje v důsledku sociálního uspořádání šimpanzích společenství. Jsou to především samice, které po dosažení pohlavní

dospělosti svou rodnou skupinu opouštějí, zatímco samci v této skupině zůstávají celý život. Dále je zde zásadní fakt, že setkání samců z různých skupin končí někdy až fatálně. Z toho vyplývá, že právě samice jsou ty, které zajišťují tok nejen genů, ale také kultury mezi společenstvími. Dalo by se tedy předpokládat, že nesoulad mezi chováním a genetikou je důsledkem toho, že samice přenášejí mezi populacemi geny rychleji než kulturu. Tuto myšlenku nastínili například Lycett et al. (2009). Jedním z možných vysvětlení, proč samice přenášejí geny rychleji než kulturu, je to, že po příchodu do nové skupiny opouštějí prvky chování, které se naučily ve svém rodném společenstvu a osvojují si chování, s nímž se setkávají ve společenstvu novém (McGrew et al., 2001). Je zde i možnost, že samice po příchodu do nové skupiny zůstávají věrné způsobům chování své původní skupiny, ale členové jejich nového společenstva je jen málokdy napodobují (Biro et al., 2006). Je pravděpodobné, že ve volné přírodě dochází ke kombinaci obou možností (Lycett et al., 2009).

V této práci bylo též zjištěno, že nejvíce evolučních novinek stran chování vykazují západoafrické populace v Bossou a Taï. Je možné, že repertoár znaků chování je přímo úměrný počtu jedinců populace. Takovou teorii nastiňují Lycett et al. (2009), kteří zmiňují, že by úbytek v počtu jedinců v populaci mohl vést i k poklesu v rozmanitosti chování. Ztráty kulturních variant by pak byly analogií ke změnám v genetické rozmanitosti šimpanzích populací, které procházejí rozpadem či markantním snížením počtu jedinců. Myšlenka, že kolísající demografie ovlivňuje kulturní rozmanitost, se v posledních dekáдах věnuje pozornost i v antropologických studiích, a to jak u recentních lidských populací, tak u pleistocénních homininů (Shennan, 2000, 2001; Henrich, 2004; Lycett a von Cramon-Taubadel, 2008). Je zde tedy možnost, že západní šimpanzi (*P. t. verus*) ve své minulosti zažili rozpad populací, který vedl k diverzifikaci původního repertoáru chování, načež si vytvořili kulturu zcela novou a odlišnou. Lycett et al. (2009) dále zmiňují, že by vliv mohly mít také ekologické podmínky, na které je třeba se adaptovat (např. srážky, sezónnost, počet hodin denního světla atd.). Zásadní rozdíl mezi populací v Assiriku a ostatními dvěma západoafrickými populacemi může být spojen s ekologickými rozdíly (savana vs. les). Zde je tedy prostor pro další výzkumy, které by vedly ke zjištění, co konkrétně ovlivňuje míru variability šimpanzích společenstev.

Naopak na evoluční novinky nejchudší, a tedy předkům nejpodobnější kulturu mají východní šimpanzi (*P. t. schweinfurthii*), kteří jsou tím pádem v behaviorálních stromech stahováni k bázi (tj. směrem k bonobům), ovšem ne proto, že se jejich chování podobá chování bonobů, ale proto, že jejich kultura je jednoduchá (zčásti patrně druhotně ochuzená – obr. 11).

Výsledkem této práce jsou také rekonstrukce rozmanitosti prvků chování u předků dnešních šimpanzů. Všichni předci, jejichž chování bylo možné rekonstruovat, byli schopni vyrábět a používat nástroje a vykazovali téměř totožné prvky chování, a to ve většině případů i se stejnou intenzitou výskytu. Celkově se kulturní chování dnešních populací šimpanzů velmi podobá, s patrným trendem variability od nejsložitějších západních k jednodušším východním populacím. Zásadní mezera v našem poznání spočívá v tom, že dosud nebyla detailně zpracována žádná populace nigérijského poddruhu *P. t. ellioti* a že chybí dostatečné poznání diverzity středoafriického poddruhu *P. t. troglodytes*. Přesto lze předpokládat, že základní soubor kulturně podmíněného chování šimpanzů byl vytvořen už u společného předka druhu před 0,5 milionem let (diverzifikace dnešních populací) či spíše před 3 miliony let (oddělení šimpanzů od společného předka s bonoby).

ZÁVĚR

Tato práce shrnuje dostupné informace o populační rozmanitosti chování u šimpanzů a poskytuje podrobnější pohled na fylogenezi jejich kulturního chování. Analýzy v této práci ukazují, že reálné fylogenetické stromy nejsou zcela ve shodě se stromy, které vznikly na základě prvků chování.

Nejvíce kulturních novinek, a tedy nejbohatší kulturu mají populace v Bossou a Tai (*P. t. verus*), naopak na evoluční novinky nejchudší populací je Budongo (*P. t. schweinfurthii*). V současnosti není možné jednoznačně odpovědět na otázku, co ovlivňuje bohatost kultury, a i tímto směrem by se mohl ubírat další výzkum.

Bylo zjištěno, že předci šimpanzů byli schopni vyrábět a používat nástroje. Ovšem všichni předci, jež bylo možné rekonstruovat, vykazovali téměř totožné prvky chování a z toho lze usuzovat, že u tohoto druhu neproběhla velká hlubinná evoluce kultury.

POUŽITÁ LITERATURA

ABWE E.E., MORGAN B.J., TCHIENQUE B., KENTATCHIME F., DOUDJA R., KETCHEN M.E., TEQUIA E., AMBAHE R., VENDITTI D.M., MITCHELL M.W., FOSSO B., MOUNGA A., FOTSO R.C. & GONDER M.K. (2019). Habitat differentiation among three Nigeria-Cameroon chimpanzee (*Pan troglodytes ellioti*) populations. — *Ecology and Evolution* 9: 1-12.

ALEM S., PERRY C.J., ZHU X., LOUKOLA O.J., INGRAHAM T., SØVIK E. & CHITTKA L. (2016). Associative mechanisms allow for social learning and cultural transmission of string pulling in an insect. — *PLoS Biology* 14: 1-28.

ALLEN J., WEINRICH M., HOPPITT W. & RENDELL L. (2013). Network-based diffusion analysis reveals cultural transmission of lobtail feeding in humpback whales. — *Science* 340: 485–488.

ALP R. (1997). ‘Stepping-sticks’ and ‘seat-sticks’: new types of tools used by wild chimpanzees (*Pan troglodytes*) in Sierra Leone. — *American Journal of Primatology* 41: 45-52.

ARCADI A.C., ROBERT D. & BOESCH C. (1998). Buttress drumming by wild chimpanzees: temporal patterning, phrase integration into loud calls, and preliminary evidence for individual distinctiveness. — *Primates* 39: 505-518.

AVITAL E. & JABLONKA E. (2000). *Animal Traditions: Behavioural Inheritance In Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

BAKER C.S., PALUMBI S.R., LAMBERTSEN R.H., WEINRICH M.T., CALAMBOKIDIES J. & O’BRIEN S.J. (1990). Influence of seasonal migration on geographic distribution of mitochondrial DNA haplotypes in humpback whales. — *Nature* 344: 238-240.

BATTESTI M., MERINO C., JOLY D. & MERY F. (2012). Spread of social information and dynamics of social transmission within *Drosophila* groups. — *Current Biology* 22: 309-31.

- BIRO D., SOUSA C. & MATSUZAWA T. (2006). Ontogeny and cultural propagation of tool use by wild chimpanzees at Bossou, Guinea: Case studies in nut cracking and leaf folding. — In: *Cognitive Development in Chimpanzees* (Matsuzawa T., Tomonaga M., & Tanaka M., eds.). Springer, New York, p. 476–508.
- BOESCH C. (1995). Innovation in wild chimpanzees. — *International Journal of Primatology* 16: 1-16.
- BOESCH C. (1996). The emergence of cultures among wild chimpanzees. — In: *Evolution of Social Behaviour Patterns in Primates and Man* (W.G. Runciman, J. Maynard-Smith & R.I.M. Dunbar, eds), p. 251-268.
- BOESCH C. (2003). Is culture a golden barrier between human and chimpanzee? — *Evolutionary Anthropology* 12: 82–91.
- BOESCH C. & BOESCH H. (1983). Optimization of nut-cracking with natural hammers by wild chimpanzees. — *Behaviour* 83: 265-286.
- BOESCH C. & BOESCH H. (1990). Tool use and tool making in wild chimpanzees. — *Folia Primatologica* 54: 1-15.
- BYRNE R.W. (1995). *The Thinking Ape*. Oxford University Press, Oxford.
- CORP N. & BYRNE R.W. (2002). Leaf processing by wild chimpanzees: physically defended leaves reveal complex manual skills — *Ethology* 108: 673-696.
- DE WAAL F.B.M. (2006). Bonobo sex and society: The behavior of a close relative challenges assumptions about male supremacy in human evolution. — *Scientific American Special Editions* 16: 58–64.
- DE WAAL F.B.M. & SERES M. (1997). Propagation of handclasp grooming among captive chimpanzees. — *American Journal of Primatology* 43: 339-46.

FONTSERE C., KUHLWILM M., MORCILLO-SUÁREZ C., ALVAREZ-ESTAPE M., LESTER J., GRATTON P., SCHMIDT J., DIÉGUEZ GONZÁLEZ P., AEBISCHER T., ÁLVAREZ P., AGBOR A., ANGEDAKIN S., ASSUMANG A., BAILEY E., BARUBIYO D., BESSONE M., CARRETERO-ALONSO A., CHANCELLOR R. & MARQUES-BONET T. (2022). Population dynamics and genetic connectivity in recent chimpanzee history. — *Cell Genomics* 2: 1-23.

FOWLER A. & SOMMER V. (2007). Subsistence technology of Nigerian chimpanzees. — *International Journal of Primatology*. 28: 997-1023.

FRUTH B., HICKEY J.R., ANDRÉ C., FURUICHI T., HART J., HART T., KUEHL H., MAISELS F., NACKONEY J., REINARTZ G., SOP T., THOMPSON J. & WILLIAMSON E.A. (2016). — *Pan paniscus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2016*: e.T15932A102331567.

FRUTH B., WILLIAMSON E.A. & RICHARDSON M.C. (2013). *Bonobo Pan paniscus*. — In: *Handbook of the Mammals of the World Volume 3: Primates* (R.A. Mittermeier, A.B. Rylands & D.E. Wilson, eds). Lynx Edicions, Barcelona, Spain, p. 853–854.

FURUICHI T., IDANI G., IHOBE H., HASHIMOTO C., TASHIRO T., SAKAMAKI T., MULAVWA M.N., YANGOZENE K. & KURODA S. (2012). Long-term studies on wild bonobos at Wamba, Luo Scientific Reserve, D. R. Congo: towards the understanding of female life history in a male-philopatric species. — In: *Long-term Field Studies of Primates* (Kappeler P. & Watts D., eds). Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, p. 413–433.

FURUICHI T., IDANI G., IHOBE H., KURODA S., KITAMURA K., MORI A., ENOMOTO T., OKAYASU N., HASHIMOTO C. & KANO, T. (1998). Population dynamics of wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba. — *International Journal of Primatology* 19: 1029–1043.

GAGNEUX P., BOESCH C. & WOODRUFF D.F. (1999). Female reproductive strategies, paternity and community structure in wild West African chimpanzees. — *Animal Behavior* 57: 19–32.

GALEF B.G. (2009). Culture in animals? — In: *The Question of Animal Culture* (K.N. Laland & B.G. Galef, eds.). Harvard University Press, Cambridge, Mass., p. 222–246.

- GAYATHRI VAIDYANATHAN. (2011). The cultured chimpanzees: Do chimpanzees have traditions? As wild populations dwindle, researchers are racing to find out. — *Nature* 476: 266-269.
- GOLOBOFF P. A. (1999). *NONA*, Version 2.0. [Computer Software and Manual]. Tucumán, Argentina: Fundación E. Instituto Miguel Lillo.
- GONE BI Z.B., VROH B.T.A. & ADOU YAO, C.Y. (2018). Chimpanzee's (*Pan troglodytes verus*) activity and feeding patterns in Taï National Park, Côte d'Ivoire. — *International Journal of Agriculture & Environmental Science* 5: 107–116.
- GOODALL J. (1964). Tool-using and aimed throwing in a community of free-living chimpanzees. — *Nature* 201: 1264-1266.
- GOODALL J. (1968). The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. — *Animal Behavior* 1: 161-311.
- GOODALL J. (1971). *In the Shadow of Man*. — William Collins, London.
- GOODALL J. (1986). *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behaviour*. — Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- GRUETER C.C. & WILSON M.L. (2021). Do we need to reclassify the social systems of gregarious apes? — *Evolutionary Anthropology*: 1–11.
- HELLAYE Y.L., GOOSENS B., JAMART A. & CURTIS D.J. (2009). Acquisition of fission–fusion social organization in a chimpanzee (*Pan troglodytes troglodytes*) community released into the wild. — *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64: 349–360.
- HEY J. (2010). The divergence of chimpanzee species and subspecies as revealed in multipopulation isolation-with-migration analyses. — *Molecular Biology and Evolution* 27: p. 921–933.

HIRATA S., MYOWA M. & MATSUZAWA T. (1998). Use of leaves as cushions to sit on wet ground by wild chimpanzees. — *American Journal of Primatology* 44: 215-220.

HOBATER C., POISOT T., ZUBERBÜHLER K., HOPPITT W. & GRUBER T. (2014). Social network analysis shows direct evidence for social transmission of tool use in wild chimpanzees. — *PLoS Biology* 12: 1-12.

HOHMANN G. & FRUTH B. (2003). Culture in bonobos? Between-species and within-species variation in behavior. — *Current Anthropology* 44: 563-591.

HOHMANN G. & FRUTH B. (2008). New records on prey capture and meat eating by bonobos at Lui Kotale, Salonga National Park, Democratic Republic of Congo. — *Folia Primatologica* 79: 103–110.

HOHMANN G., FOWLER A., SOMMER V. & ORTMANN S. (2006). Frugivory and gregariousness of Salonga bonobos and Gashaka chimpanzees: The influence of abundance and nutritional quality of fruit. — In: *Feeding Ecology in Apes and Other Primates* (Hohmann G., Robbins M.M. & Boesch, C., eds). Cambridge University Press, Cambridge, U.K, p. 123–159.

HUMLE T. & MATSUZAWA T. (2004). Oil palm use by adjacent communities of chimpanzees at Bossou and Nimba Mountains, West Africa. — *International Journal of Primatology* 25: 551–581.

HUMLE T., MAISELS F., OATES J.F., PLUMPTRE A. & WILLIAMSON E.A. (2016). *Pan troglodytes* (errata version published in 2018). The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T15933A129038584.

CHAPMAN C.A. & WRANGHAM R.W. (1993). Range use of the forest chimpanzees of Kibale—implications for the understanding of chimpanzee social-organization. — *American Journal of Primatology* 31: 263–273.

CHAPMAN C.A., WRANGHAM R.W. & CHAPMAN L.J. (1995). Ecological constraints on group-size—an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. — *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36: 59–70.

IUCN and ICCN. (2012). *Bonobo (Pan paniscus): Conservation Strategy 2012–2022*. IUCN/SSC Primate Specialist Group and Institut Congolais pour la Conservation de la Nature, Gland, Switzerland.

IUCN. (2016). *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-3*. Available at: www.iucnredlist.org. (Accessed: 07 December 2016).

KANO T. (1992). *The Last Ape: Pygmy Chimpanzee Behavior and Ecology*. Stanford University Press, Stanford, CA.

LACROUX C., ROBIRA B., KANE-MAGUIRE N., GUMA N. & KRIEF S. (2022). Between forest and croplands: Nocturnal behavior in wild chimpanzees of Sebitoli, Kibale National Park, Uganda. — *PLOS ONE* 17: 1-22.

LALAND K. N. & JANIK V. M. (2006). The animal cultures debate. — *Trends in Ecology & Evolution* 21: 542-547.

LALAND K., KENDAL J.R. & KENDAL R.L. (2009). Animal culture: problems and solutions. — In: *The Question of Animal Culture* (K.N. Laland & B.G. Galef, eds.). Harvard University Press, Cambridge, Mass., p. 174–197.

LALAND K.N. & HOPPITT W. (2003). Do animals have culture? — *Evolutionary Anthropology* 12: 150–159.

LALAND K.N. & JANIK V.M. (2006). The animal cultures debate. — *Trends in Ecology & Evolution* 21: 542–547.

LUNCZ L.V. & BOESCH C. (2015). The extent of cultural variation between adjacent chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) communities; a microecological approach. — *American Journal of Physical Anthropology* 156: 67-75.

LYCETT S.J., COLLARD M. & MCGREW W.C. (2007). Phylogenetic analyses of behavior support existence of culture among wild chimpanzees. — *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 17588-17592.

LYCETT S.J., COLLARD M. & MCGREW W.C. (2009). Cladistic analyses of behavioural variation in wild Pan troglodytes: exploring the chimpanzee culture hypothesis. — *Journal of Human Evolution* 57: 337–349.

LYCETT S.J., COLLARD M. & MCGREW W.C. (2010). Are behavioral differences among wild chimpanzee communities genetic or cultural? An assessment using tool-use data and phylogenetic methods. — *American Journal of Physical Anthropology* 142: 461-467.

MATSUMOTO-ODA A. (2002). Behavioral seasonality in Mahale chimpanzees. — *Primates* 43: 103–117.

MATSUZAWA T. (1994). Field experiments on use of stone tools by chimpanzees in the wild. — In: *Chimpanzee Cultures* (R.W. Wrangham, W.C. McGrew, F.B.M. de Waal & P. Heltne, eds). Harvard University Press, Cambridge, Mass., p. 351-370.

MATSUZAWA T. (2009). The chimpanzee mind: in search of the evolutionary roots of the human mind. — *Animal Cognition* 12: 1-9.

MATSUZAWA T. & YAMAKOSHI G. (1996). Comparison of chimpanzee material culture between Bossou and Nimba, West Africa. — In: *Reaching into Thought: The Minds of the Great Apes* (A.E. Russon, K.A. Bard & S.T. Parker, eds). Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

MCGREW W., BALDWIN P. & TUTIN C. (1988). Diet of wild chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Mt. Assirik, Senegal: I. Composition. — *American Journal of Primatology* 16: 213–226.

MCGREW W.C. (1974). Tool use by wild chimpanzees in feeding upon driver ants. — *Journal of Human Evolution* 3: 501-508.

MCGREW W.C. (1989). Why is ape tool use so confusing? — In: *Comparative socioecology. the Behavioural Ecology of Humans and Other Mammals* (Standen V. & Foley R., eds). Basil Blackwell, Oxford, p. 457-478.

MCGREW W.C. (1992). *Chimpanzee Material Culture: Implications for Human Evolution*. — Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

MCGREW W.C. (2004). *The Cultured Chimpanzee: Reflections on Cultural Primatology*. Cambridge University Press, Cambridge.

MCGREW W.C. (2010). Chimpanzee technology. — *Science* 328: 579-580.

MCGREW W.C., BALDWIN P.J. & TUTIN C.E.G. (1979). Chimpanzees, tools and termites: Cross-cultural comparisons of Senegal, Tanzania and Rio Muni. — *Man* 14: 185-214.

MCGREW W.C., MARCHANT L.F., SCOTT S.E. & TUTIN C.E.G. (2001). Intergroup differences in a social custom of wild chimpanzees: the grooming hand-clasp of the Mahale Mountains. — *Current Anthropology* 42: 148-153.

MITANI J.C., WATTS D., PEPPER J. & MERRIWETHER D.A. (2002). Demographic and social constraints on male chimpanzee behaviour. — *Animal Behavior* 64: 727-737.

MORGAN D. & SANZ C. (2003). Naïve encounters with chimpanzees in the Goulougo Triangle, Republic of Congo. — *International Journal of Primatology* 24: 369-381.

NISHIDA T. (1973). The ant-gathering behaviour by use of tools among wild chimpanzees of the Mahale Mountains. — *Journal of Human Evolution* 2: 357-70.

NISHIDA T. (1980). The leaf-clipping display: a newly discovered expressive gesture in wild chimpanzees. — *Journal of Human Evolution* 9: 117-128.

NISHIDA T. (1997). Sexual behaviour of adult male chimpanzees of the Mahale Mountains National Park, Tanzania. — *Primates* 38: 379-398.

NISHIDA T. & HIRAIWA M. (1982). Natural history of a tool-using behaviour by wild chimpanzees in feeding upon wood-boring ants. — *Journal of Human Evolution* 11: 73-99.

NISHIDA T. & NAKAMURA M. (1993). Chimpanzee tool use to clear a blocked nasal passage. — *Folia Primatologica* 61: 218-220.

NISHIDA T., MATSUSAKA T. & MCGREW W.C. (2009). Emergence, propagation or disappearance of novel behavioral patterns in the habituated chimpanzees of Mahale: a review. — *Primates* 50: 23-36.

OATES J. (2006). Is the chimpanzee, *Pan troglodytes*, an endangered species? It depends on what “endangered” means. — *Primates* 47: 102–112.

PAYNE K., TYACK P. & PAYNE R. (1983). Progressive changes in the songs of humpback whales: a detailed analysis of two seasons in Hawaii. — In *Communication and behavior of whales* (R. Payne, eds.). Westview Press, Boulder, CO, p. 9–57.

PETERSON D. (2006). *Jane Goodall: The Woman Who Redefined Man*. Houghton-Mifflin, Boston, p. 212.

PROFFITT T., REEVES J., PACOME S. & LUNCZ L. (2022). Identifying functional and regional differences in chimpanzee stone tool technology. — *Royal Society Open Science* 9: 1-22.

REIF J. (2008). Šikovné anglické sýkorky. — *Vesmír* 87: 739–740.

REINARTZ G., INOGWABINI B.-I., NGAMANKOSI M. & WEMA L. (2006). Effects of forest type and human presence on bonobo (*Pan paniscus*) density in the Salonga National Park1. — *International Journal of Primatology* 27: 603–634.

RIESCH R., BARRETT-LENNARD L.G., ELLIS G.M., FORD J.K.B. & DEECKE V.B. (2012). Cultural traditions and the evolution of reproductive isolation: ecological speciation in killer whales? — *Biological Journal of the Linnean Society* 106: 1–17.

- SAKURA O. (1994). Factors affecting party size and composition of chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Bossou, Guinea. — *International Journal of Primatology* 15: 167–183.
- SANZ C.M. & MORGAN D.B. (2007). Chimpanzee tool technology in the Goualougo Triangle, Republic of Congo. — *Journal of Human Evolution* 52: 420-433.
- SUGIYAMA Y. (1969). Social behaviour of chimpanzees in the Budongo Forest, Uganda. — *Primates* 10: 197-225.
- SUGIYAMA Y. (1997). Social tradition and the use of tool-composites by wild chimpanzees. *Evolutionary Anthropology* 6: 23-27.
- SUGIYAMA Y. & KOMAN J. (1979). Tool-using and making behaviour in wild chimpanzees at Bossou, Guinea. — *Primates* 22: 432-444.
- TERVO O.M., PARKS S.E., CHRISTOFFERSEN M.F., MILLER L.E. & KRISTENSEN R.M. (2011). Annual changes in the winter song of bowhead whales (*Balena mysticetus*) in Disko Bay, Western Greenland. — *Marine Mammal Science* 27: 241–252.
- TUTIN C., WHITE L., WILLIAMSON L., FERNANDEZ M. & MCPHERSON G. (1994). List of plant species identified in the northern part of the Lopé Reserve, Gabon. — *Tropics* 3: 249-276.
- VALENZUELA L.O., SIRONI M., ROWNTREE V.J. & SEGER J. (2009). Isotopic and genetic evidence for culturally inherited site fidelity to feeding grounds in southern right whales (*Eubalena australis*). — *Molecular Ecology* 18: 782-791.
- WEISS A., WILSON M., COLLINS A., MJUNGU D., KAMENYA S., FOERSTER S. & PUSEY A. (2017). Personality in the chimpanzees of Gombe National Park. — *Scientific Data* 4: 1-19.
- WHITEHEAD H. & RENDELL L. (2015). *The Cultural Lives of Whales and Dolphins*. Chicago University Press, Chicago, IL.

WHITEN A. (2005). The second inheritance system of chimpanzees and humans. — *Nature* 437: 52–55.

WHITEN A. (2017a). A second inheritance system: The extension of biology through culture. — *Interface Focus* 7: 1-16.

WHITEN A. (2017b). Social learning and culture in child and chimpanzee. — *Annual Review of Psychology* 68: 129–154.

WHITEN A. (2021). The psychological reach of culture in animals' lives. — *Current Directions in Psychological Science* 30: 1-7.

WHITEN A. & VAN SCHAIK C. (2007). The evolution of animal 'cultures' and social intelligence. — *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 362: 603–620.

WHITEN A., GOODALL J., MCGREW W.C., NISHIDA T., REYNOLDS V., SUGIYAMA Y., TUTIN C.E.G., WRANGHAM R.W. & BOESCH C. (2001). Charting cultural variation in chimpanzees. — *Behaviour* 138: 1481-1516.

WHITEN A., GOODALL J., MCGREW W.C., NISHIDA T., REYNOLDS V., SUGIYAMA Y., TUTIN C.E.G., WRANGHAM R.W. & BOESCH C. (1999). Cultures in chimpanzees. — *Nature* 399: 682–685.

WILLIAMS J.M., PUSEY A.E., CARLIS J.V., FARM B.P. & GOODALL J. (2002). Female competition and male territorial behaviour influence female chimpanzees' ranging patterns. — *Animal Behavior* 63: 347–360.

WILLIAMSON E.A., MAISELS F.G., GROVES C.P., FRUTH B., HUMLE T.H., MORTON F.B., RICHARDSON M.C., RUSSON A. & SINGLETON I. (2013). Hominidae. — In: *Handbook of the Mammals of the World Volume 3: Primates* (R.A. Mittermeier, A.B. Rylands & D.E. Wilson, eds). Lynx Edicions, Barcelona, Spain, p. 792–854.

WRANGHAM R. W. (1975). *Behavioural Ecology of Chimpanzees in Gombe National Park, Tanzania* (Doctoral thesis). University of Cambridge.

WRANGHAM R. W., KOOPS K., MACHANDA Z. P., WORTHINGTON S., BERNARD A., BRAZEAU N., DONOVAN R., ROSEN J., WILKE C., OTALI E. & MULLER M. N. (2016). Distribution of a chimpanzee social custom is explained by matrilineal relationship rather than conformity. — *Current Biology*: 26: 3033-3037.

YAMAKOSHI, G. & SUGIYAMA, Y. (1995). Pestle pounding behavior of wild chimpanzees at Bossou, Guinea: a newly observed tool-using behavior. — *Primates* 36: 489-500.