

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

**Variabilita životní historie u studovaných
populací velkých lidoopů v přírodě**

Bakalářská práce

Kateřina Plášilová

Školitel: RNDr. Pavel Duda, Ph.D.

Konzultant: prof. RNDr. Jan Zrzavý, CSc.

České Budějovice 2023

Plášilová, K., 2023: Variabilita životní historie u studovaných populací velkých lidoopů v přírodě. [Life history variability in studied populations of great apes in the wild. Bc. Thesis, in Czech.] – 52 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

The great apes exhibit considerable individual variability in the timing of reproduction and other life history traits. With the increasing number of study sites, there is growing suspicion that our knowledge of intraspecific variability in these traits may be underestimated and this may affect our conclusions about the evolution of human life history. In this thesis, I compare variability in selected life history traits among long-term study sites of free-ranging great apes and human hunter-gatherers. I review intraspecific and interspecific variability and compare the new data with older data used in comparative studies. I identify the main caveats in the current knowledge, discuss life history differences between human and other great apes, and describe implications for hypotheses about the evolution of human life history.

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 12. 4. 2023

.....

Kateřina Plášilová

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala především svému školiteli RNDr. Pavlu Dudovi, Ph.D. za jeho čas, trpělivost a vstřícný přístup při tvorbě mé bakalářské práce. Také bych ráda poděkovala prof. RNDr. Janu Zrzavému, CSc. za roli konzultanta a MSc. Gabrielu Šaffovi za pomoc s vyhodnocením výsledků. V neposlední řadě bych chtěla poděkovala svým rodičům, bez jejichž podpory by mé studium nebylo možné.

Obsah:

1. Úvod.....	1
1.1 Šimpanz (<i>Pan troglodytes</i>).....	3
1.2 Bonobo (<i>Pan paniscus</i>).....	7
1.3 Gorila západní (<i>Gorilla gorilla</i>)	8
1.4 Gorila východní (<i>Gorilla beringei</i>)	10
1.5 Orangutan bornejský (<i>Pongo pygmaeus</i>)	12
1.6 Orangutan sumaterský (<i>Pongo abelii</i>)	13
1.7 Lovci a sběrači	14
2. Cíle práce.....	18
3. Metodika.....	19
3.1 Znamky životní historie.....	20
3.2 Sběr dat.....	21
3.3 Analýza dat.....	21
4. Výsledky.....	23
4.1 Hodnoty variability a druhové průměry	23
5. Diskuse	30
5.1 Vývoj znalostí životní historie lidoopů.....	30
5.2 Vnitrodruhová a mezidruhová variabilita.....	32
5.3 Znalosti životní historie a délka výzkumu.....	34
5.4 Důsledky pro evoluci lidské životní historie.....	36
6. Závěr.....	38
7. Seznam literatury	39

1. ÚVOD

Velcí lidoopi (Hominidae) žijí dlouho a mají velmi pomalou životní historii. V porovnání s jinými savci rostou pomaleji, pohlavní dospělosti dosahují později a za život vyprodukují malý počet mláďat, o která se starají po velmi dlouhou dobu. Mají dlouhé intervaly mezi porody a žijí ještě dlouho poté, co ukončí reprodukci. Samice šimpanzů rodí prvního potomka ve 12–20 letech a následující mládě porodí zpravidla po 5–6 letech (Walker et al., 2018). Gorily mají o něco rychlejší vývoj, k první reprodukci dochází v 9–12 letech a meziporodní interval činí 3–4 roky (Breuer et al., 2009). Orangutani mají nejpomalejší životní historii nejen mezi lidoopy, ale i mezi savci (Wich et al., 2004). Samice rodí první mládě přibližně v 15 letech a má extrémně dlouhý meziporodní interval v rozmezí 6–10 let. Díky pomalé životní historii je pro lidoopy velmi obtížné se zotavit po náhlém poklesu jejich populací. To přispívá k jejich ohroženosti, která je způsobena primárně úbytkem přirozeného prostředí (těžba dřeva, rozšiřování zemědělské krajiny), vybíjením lidmi a také šířením infekčních chorob (Davis et al., 2013; Rowe et al., 2016).

Proč mají lidoopi tak dlouhý život a zároveň nízkou plodnost? Fitness jedince je dána přežitím a reprodukcí, mohli bychom tedy předpokládat, že každý jedinec bude usilovat o maximalizaci obojího. Organismy však mohou svou energii investovat pouze jedním směrem, v důsledku čehož podléhají kompromisům. Svou energii mohou investovat primárně do růstu, reprodukce, nebo přežití. Nízkou plodnost lidoopů tak lze vnímat jako důsledek tohoto kompromisu v situaci, kdy je přežití mláďat nejisté. Samice oddalují reprodukci, aby mohly investovat energii samy do sebe, a tím si zajistily možnost rozprostřít svou reprodukci po co možná nejdelším období. Pokud je prostředí vysoce proměnlivé, maximalizují tak šanci, že vzácné reprodukční události proběhnou v příznivých obdobích, které umožňují přežití jejich potomků (Jones, 2011). Lidoopi jsou primárně frugivoři, živí se v ideálním případě zralým ovocem. Množství ovocných plodů však v oblastech, kde lidoopi žijí, velmi kolísá. Gorily, které se živí hlavně bylinnou vegetací, která je neustále dostupná, se začínají reprodukovat dříve a mají vyšší plodnost (Breuer et al., 2009; Robbins et al., 2009). Naproti tomu orangutani, kteří se specializují na zralé ovoce, a žijí ve vysoce proměnlivých ekologických podmínkách, mají plodnost extrémně nízkou (Wich et al., 2004).

Není překvapivé, že ze všech lidoopů se největšímu zájmu vědců těší člověk. Člověk je do jisté míry paradoxním lidoopem, jehož životní historie se oproti ostatním lidoopům jeví

v některých ohledech jako ještě více zpomalená, v jiných naopak zrychlená. Začíná se reprodukovat v pozdějším věku a také se dožívá výrazně vyššího věku, na druhou stranu odstavuje své potomky dříve, ve věku, kdy ještě nejsou schopni získávat potravu samostatně. Věk ukončení reprodukce je u lidí podobný, jako u ostatních lidoopů, ale postreprodukční období je výrazně delší (Robson et al., 2006).

Závěry o míře odvozenosti lidské životní historie jsou založeny na srovnávání lidí a ostatních druhů lidoopů (např. Robson et al., 2006; Davison et al. 2021) nebo na rekonstrukci jejich společných předků s využitím fylogenetických komparativních metod (např. Duda & Zrzavý, 2013; Yaxley & Foley, 2019). Věrohodnost těchto závěrů však závisí na kvalitě použitých komparativních dat, která je ovšem obtížné získat. Plyne to ze samotné povahy lidoopí životní historie, která kombinuje dlouhý život s vysokou individuální variabilitou a flexibilitou, jak bylo popsáno výše. Novější výzkumy ukazují, že načasování událostí životní historie se velmi liší jak mezi jednotlivými druhy lidoopů, tak v rámci nich (Walker et al., 2018).

Po několik desetiletí byla mezidruhová variabilita popisována na základě dlouhodobých pozorování na několika málo lokalitách (zpravidla jedna nebo dvě pro jeden druh). Lokality, na kterých byli volně žijící velcí lidoopi poprvé habituováni, se však vyznačují specifickými podmínkami prostředí, jako je míra predace, pytláctví, výskyt patogenů nebo specifická potravní nabídka. Jako příklad lze uvést volně žijící šimpanze, jejichž výzkum započal v 60. letech 20. století, kdy Jane Goodallová zahájila výzkum východních šimpanzů (*P. troglodytes schweinfurthii*) v Národním parku Gombe v Tanzánii. O několik let později započal Toshisada Nishida a jeho kolegové výzkum v nepříliš vzdáleném Národním parku Mahale. Ke konci 70. let byl zahájen první výzkum západních šimpanzů (*Pan troglodytes verus*) v Národním parku Tai, který vedl Christophem Boeschem a výzkum v lesní rezervaci Bossou, který vedl Yukimaru Sugiyama. V průběhu dalších dvou dekad byly zahájeny výzkumy východních šimpanzů v Národním parku Kibale a v lesní rezervaci Budongo v Ugandě (Campbell et al., 2007). Dlouhodobý výzkum na lokalitách v různých částech areálu a s odlišnými podmínkami prostředí, který započal zejména na konci 80. a v průběhu 90. let, dává možnost popsat vnitrodruhovou variabilitu životní historie, která by mohla být mnohem vyšší, než se původně předpokládalo. Například srovnání komunit šimpanzů z lokalit Kanyawara a Ngogo v Národním parku Kibale, ukázalo, že věk dožití se mezi těmito komunitami liší až o 10 let, a to díky odlišné kvalitě a množství potravy na lokalitách, které jsou od sebe vzdálené jen asi 10 km (Wood et al., 2017). Očekávaná délka života šimpanzů v Ngogo při narození je srovnatelná s lidskými lovci-sběrači. Dalším příkladem jsou šimpanzi

v lesní rezervaci Bossou. Tato oblast se vyznačuje dostatečným celoročním množstvím potravy a minimálním výskytem predátorů, v důsledku toho zde šimpanzi dospívají rychleji než na jiných studovaných lokalitách (Sugiyama, 2004). Další podobné výzkumy (např. Walker et al., 2018) naznačují, že naše představy o odvozenosti lidské životní historie mohou být do jisté míry zkreslené, že lidské lovce a sběrače srovnáváme s lidoopy na lokalitách, na kterých panují krátkodobě nebo dlouhodobě nepříznivé podmínky, nebo jednoduše podceňujeme flexibilitu a variabilitu lidoopí životní historie.

1.1 Šimpanz (*Pan troglodytes*)

Šimpanzi obývají rozsáhlý areál v rovníkové Africe od Senegalu na západě po Tanzánii na východě. Jejich populace byla v roce 2003 odhadnuta na 172 700–299 700 jedinců (Butynski, 2003). Žijí hlavně v lesních, méně v lesostepních habitatech a vytváří tzv. vícesamčí-vícesamičí skupiny (komunity), které čítají v průměru 35 členů. Největší zaznamenané komunity mají přibližně 150 jedinců (Mitani & Watts, 2005). Šimpanzi jsou všežravci, přibližně polovinu jejich potravy tvoří ovoce, ale živí se také listy, semeny, kořínky, kůrou, pryskyřicí, medem, hmyzem a aktivně loví menší savce (Fowler & Sommer, 2007). Šimpanzi jsou řazeni do čtyř poddruhů – *Pan troglodytes verus*, který žije především v Senegalu, Guineji, Mali, Sierra Leone, Libérii a na Pobřeží slonoviny. *P. t. ellioti* v Nigérii a Kamerunu, *P. t. troglodytes*, žijící především v Kamerunu, Gabonu, Rovníkové Guineji, Konžské republice a Středoafričké republice a *P. t. schweinfurthii* ve Středoafričké republice, Demokratické republice Kongo, Ugandě a Tanzánii (Rowe et al., 2016). Údaje o životní historii šimpanzů jsou k dispozici ze šesti lokalit, na kterých jsou dlouhodobě studováni.

Gombe

Národní park Gombe se nachází v severozápadní Tanzánii, na východním břehu jezera Tanganika. Park, o rozloze 35 km², je známý svou hornatou krajinou se strmými údolími. Nadmořská výška se pohybuje v rozmezí 766–1623 m n. m. (Pintea et al., 2011). V nižších polohách oblast pokrývá deštný prales, na kopcích nalezneme mozaiku lesů, pastvin a křovin (Pusey et al., 2007). Průměrná teplota se pohybuje okolo 28 °C, přes den dosahuje maxima 37 °C a v noci dochází k ochlazení až na 15 °C. Období sucha probíhá od května do října a v listopadu začíná téměř nepřetržitě období dešťů. Průměrný roční úhrn srážek se pohybuje v rozmezí 750–1 250 mm (Teleki et al., 1976).

Gombe je nepochybně nejznámější lokalitou šimpanzů. Jane Goodalová zde zahájila svůj výzkum v roce 1960 a učinila tak přelomové objevy, které značně přispěly k pochopení sociální organizace šimpanzů a jejich chování ve volné přírodě. Od počátku jejího výzkumu byly zaznamenány údaje o komunitě Kasekela, která žije ve středu parku, a jejíž velikost se v průběhu let pohybovala v rozmezí 38–69 jedinců. K výrazným poklesům docházelo především kvůli výskytu infekčních chorob. V roce 1986 došlo k úhynu skoro 20 jedinců kvůli respiračnímu onemocnění.

V roce 1972 se od Kasekely oddělila menší skupina samců a samic, která byla později nazvána komunita Kahama. Konflikt mezi starou a novou komunitou nakonec vedl k zániku komunity Kahama – usmrcení všech samců a asimilaci zbylých členů komunity v roce 1978 (Goodall, 1986).

Mitumba, druhá nejdéle studovaná komunita v Gombe, je sledována od 80. let 20. století, ale všichni členové byli identifikováni až v roce 1993. Asi o 3 roky později došlo k výraznému poklesu populace, rovněž kvůli respiračnímu onemocnění. Od té doby se populace drží na stabilním počtu. Kromě nemocí, které jsou způsobeny především kontaktem s lidmi, jsou šimpanzi ohroženi i nelegálním lovem. Např. mezi lety 1998–2002 bylo v Gombe zaznamenáno 9 úmrtí způsobených pytláky (Pusey et al., 2007). Šimpanzi byli výzkumníky v různé míře přikrmováni až do roku 2000 (Walker et al., 2018).

Mahale

Národní park Mahale se nachází v západní části Tanzánie na východ od jezera Tanganika. Má o mnoho větší rozlohu než Gombe, asi 1 613 km². Park je velmi špatně přístupný, na celém jeho území se nenacházejí žádné silnice a přístup je umožněn pouze na lodi (africageographic.com). Průměrný roční úhrn srážek se pohybuje v rozmezí 900–2 100 mm. Období s nejvyšším podílem srážek trvá od listopadu do dubna, období sucha od května do října. Teploty se pohybují v rozmezí od 11 do 38 °C (Carvalho et al., 2022).

Šimpanzi jsou v Mahale sledováni od roku 1965, jedná se o druhou nejdéle studovanou populaci šimpanzů ve volné přírodě (Nishida et al., 2003). Čítá celkem asi 800 jedinců, ale pouze dvě komunity byly částečně habituovány, a jsou pravidelně navštěvovány lidmi (africageographic.com). Jedná se o komunity označované jako K a M. Jedinci z komunity K jsou pozorováni od roku 1983, kdy došlo ke zmizení většiny samců a emigraci samic do komunity M.

Terénní výzkumníci shromažďují informace o komunitě M nepřetržitě po celý rok od roku 1980 (Nishida et al., 2003). Velikost této komunity se aktuálně pohybuje okolo 60 jedinců, kteří žijí na území o rozloze asi 39 km². Tato oblast zahrnuje kopce, nížinné lesy a pobřeží jezera. Místo, kde se šimpanzi zrovna vyskytují, závisí na ročním období, kdy se přemísťují za dostupnou potravou (africageographic.com). Až do roku 1987 byli šimpanzi v různé míře přikrmováni výzkumnými pracovníky (Nishida et al., 2003).

Mezi největší hrozby pro šimpanze v Tanzánii patří ztráta přirozeného habitatu kvůli rozrůstání lidských sídel, zemědělské krajiny a komerční těžbě dřeva. Velký vliv na populaci má také výskyt různých chorob (Carvalho et al., 2022). Hlavní příčinou úmrtí šimpanzů v komunitě M je výskyt infekčních onemocnění, které jsou na šimpanze přenášeny především kontaktem s lidmi a domácími zvířaty (Pusey et al., 2007).

Bossou

Lesní rezervace Bossou se nachází v jihovýchodní části Guinejské republiky blízko hranic Libérie a Pobřeží slonoviny, asi 6 km od pohoří Nimba. Rezervace je obklopena kopci, které pokrývají primární a sekundární lesy. Průměrné množství srážek je od listopadu do začátku března pouze 150–200 mm a od konce března do října 2 000–2 500 mm (Hockings et al., 2012) (Sugiyama, 2004). Průměrná roční teplota se zde pohybuje okolo 27 °C s minimální teplotou 12 °C a maximální 37 °C (Hockings et al., 2010).

Výzkum šimpanzů v Bossou probíhá téměř nepřetržitě od roku 1976. S výjimkou let 1978, 1981 a 1984 byla každý rok minimálně jednou provedena behaviorální studie, při které byli zaznamenáni všichni jedinci. Od roku 1995 zde probíhá důkladný výzkum za pomoci zaškolených terénních pracovníků. Po celou dobu studie se velikost populace udržuje na stálém počtu přibližně 20 jedinců, kteří obývají areál o rozloze 15–20 km². Šimpanzi se vyskytují v blízkosti vesnic, kam občas zavítají na pole a zahrádky pro ovoce a maniok, převážně se ale živí lesním ovocem. Po dobu provádění výzkumu zde nebyl zaznamenán výskyt pytláků ani přirozených predátorů (Sugiyama, 2004).

Taï

Národní park Taï se nachází na Pobřeží slonoviny při hranici s Libérií, svou rozlohou 4 350 km² zaujímá největší oblast deštného pralesa v západní části Afriky. Park je známý svou nedotčenou a rozmanitou krajinou, v roce 1982 byla tato rezervace přidána na seznam světového dědictví UNESCO (Boesch & Boesch-Achermann, 2000). Průměrný roční úhrn

srážek je 1 893 mm. Střídají se zde dvě období dešťů, od dubna do června a od září do října, a dvě období sucha, od července do srpna a od listopadu do března. Teplota se pohybuje v rozmezí 22–30 °C (Anderson et al., 2005).

Primatolog Christophe Boesch a jeho žena Hedwige Boesch-Achermanová založili v roce 1979 výzkumnou stanici zaměřenou na studii šimpanzů v Taï, od té doby zde bylo habituováno 5 šimpanzích komunit, čítajících dohromady přibližně 150 jedinců (Wittig, 2017). Jejich teritorium, o rozloze necelých 30 km², se nachází asi 10 km od vesnice Taï v západní části parku (Formenty et al., 1999).

Místní šimpanzi jsou silně ohroženi nelegální těžbou dřeva, ale i pytláctvím a výskytem různých nemocí jako je např. virus Ebola (Wittig, 2017). Od října do prosince 1994 došlo k úhynu 12 členů komunity, pravděpodobně kvůli nákaze tímto virem (Formenty et al., 1999).

Kibale

Národní park Kibale se nachází v jihozápadní části Ugandy. Jeho rozloha činí 795 km² a je typický svou rozmanitou krajinou. Většinu území pokrývá deštný prales, nebo poloopadavý les a nalezneme zde jak horské, tak i nížinné oblasti (Wood et al., 2017). Průměrný roční úhrn srážek je 1 395 mm, jsou zde dvě období dešťů, od března do května a od září do listopadu, a dvě období sucha, od června do července a od prosince do února. Teplota se pohybuje v rozmezí 16–24 °C (Wakefield, 2008).

Nejdéle studovanými oblastmi pro pozorování šimpanzů v Kibale jsou Kanyawara a Ngogo (Wood et al., 2017). Kanyawara leží poblíž západní hranice parku, oblast pokrývají primární lesy, pastviny, bažiny a pozůstatky lesů po těžbě. Komunita šimpanzů v Kanyaware je studována nepřetržitě od roku 1987. Po celou dobu studie šimpanzům nebyla poskytnuta žádná potrava, proces přivykání na přítomnost lidí byl založen pouze na celodenním pozorování z dostatečné vzdálenosti. Za posledních 15 let se komunita rozrostla ze 41 jedinců na 57 (Emery Thompson et al., 2020).

Oblast Ngogo leží asi 10 km jihovýchodně od výzkumného centra Kanyawara, ve středu národního parku, v důsledku čehož jsou zdejší šimpanzi obklopeni ostatními populacemi šimpanzů a nepřicházejí tolik do kontaktu s lidmi jako šimpanzi v Kanyaware. Většinu území zde pokrývá primární les. V důsledku toho je zde odlišná potravní nabídka oproti lokalitě Kanyawara. Hojně se zde vyskytuje strom *Ficus mucosa*, díky kterému je v Ngogo období nedostatku ovoce kratší a šimpanzi mají vyšší kalorický příjem. Potrava šimpanzů

v Kanyawaře, kde převládá sekundární les, je z velké části tvořena bylinnou vegetací (Wakefield, 2008; Wood et al., 2017). Šimpanzi v Ngogo jsou průběžně pozorováni od roku 1995, rozsah jejich domovského areálu je odhadován na 17,5–35 km². Velikost celé komunity se pohybuje okolo 145 jedinců (Wakefield, 2008).

Budongo

Lesní rezervace Budongo se nachází v západní části Ugandy východně od Albertova jezera. Rozlohou zaujímá asi 825 km², více než polovinu území pokrývá poloopadavý tropický les a zbytek tvoří pastviny a křoviny (Tweheyo et al., 2004). Průměrné roční srážky se pohybují v rozmezí 1 240–2 187 mm. Období s nejnižším úhrnem srážek trvá od prosince do února a od června do července. Teploty zde kolísají od 19 °C do 32 °C (Reynolds, 2005). Rezervace je chráněnou oblastí, která poskytuje přirozené útočiště pro 600–700 šimpanzů.

V roce 1990 začal Vernon Reynolds v lese Budongo výzkum zaměřený na populaci Sonso, která je od té doby sledována nepřetržitě. Velikost skupiny se pohybuje okolo 53 až 85 jedinců. Mnoho z těchto šimpanzů bývá zraněno kvůli nástrahám, kterými místní lidé loví lesní zvěř (budongo.org). Se začátkem pěstování cukrové třtiny se zemědělci snaží ochránit svou úrodu hlavně před lesními prasaty a pavíany. Oproti tomu šimpanzi jsou zodpovědní za méně než 1 % způsobených škod. Vlivem odlesňování a ztráty přirozeného prostředí však konflikty mezi obyvateli a zvěří narůstají. Byl zaznamenán případ, kdy došlo v blízkosti vesnice k zabítí dospělého šimpanzího samce z komunity Sonso (Babweteera et al., 2011).

1.2 Bonobo (*Pan paniscus*)

Bonobové žijí v Demokratické republice Kongo, obývají území o rozloze asi 563 330 km² v nadmořské výšce v rozmezí 300–700 m n. m. (Fruth et al., 2013; Hickey et al., 2013). Velikost populace bonobů zatím není známa. Žijí ve vícesamčích-vícesamičích skupinách čítajících obvykle 30–80 jedinců (Fruth et al., 2013). Oproti šimpanzům jsou u bonobů do jisté míry dominantní samice. Polovinu hmotnosti potravy bonobů tvoří ovoce, ale živí se také semeny, listy, stonky, kořínky, lanýži, květy a medem. V jejich potravě je v porovnání se šimpanzi výrazněji zastoupena bylinná vegetace. Příležitostně byl pozorován lov obratlovců a požívání hmyzu (Hohmann & Fruth, 2007; Hohmann et al., 2006). Údaje o životní historii bonobů pochází ze dvou lokalit, na kterých jsou dlouhodobě studováni

Wamba

Les Wamba se nachází na severu chráněné rezervace Luo ve středu Demokratické republiky Kongo. Bonobové zde žijí na rozloze asi 60 km², kterou pokrývá primární i sekundární les a bažiny (Idani et al., 1994). Průměrný roční úhrn srážek je 2 526 mm. Probíhají zde dvě období dešťů, jedno mezi říjnem a prosincem, druhé mezi květnem a červnem. Období, kdy je podíl srážek nejnižší probíhá mezi únorem a dubnem (Terada et al., 2015). Teplota se v průběhu roku pohybuje mezi 20 °C a 30 °C (Hashimoto et al., 1998).

Výzkum ve Wambě probíhá od roku 1976, musel však být několikrát přerušen kvůli politickým nepokojům v zemi. V průběhu občanské války v letech 1991–1994 zdejší populace bonobů výrazně utrpěla (Furuichi et al., 1998). V současnosti jsou zde dlouhodobě sledovány 4 komunity bonobů s přibližně 140 jedinci. Dvě z nich označené jako E1 a PE jsou pozorovány na denní bázi (en.bonobo-wamba.com).

Salonga

Národní park Salonga se nachází ve středu Demokratické republiky Kongo. Rozlohou zaujímá asi 36 650 km² a je největší rezervací téměř nedotčeného tropického deštného pralesa v Africe (Van Krunkelsven et al., 2000). Oblast pokrývá kromě primárního deštného pralesa také sekundární les, savany a mokřady. Průměrný roční úhrn srážek je 2 132 mm s nejnižším podílem v únoru a v období od května do srpna. Denní teploty se pohybují v rozmezí od 18 °C do 29 °C, v noci dochází k ochlazení na 16 °C (Fruth et al., 2014).

Rezervace byla založena v roce 1970 s cílem ochrany především ohrožených bonobů, kteří jsou endemité této země (Van Krunkelsven et al., 2000). Bonobové se řadí mezi 7 nejohroženějších primátů v Africe, odhady velikosti jejich populace jsou velmi variabilní, pohybují se v rozmezí od 20 000–50 000 jedinců. Kromě malého areálu jejich výskytu a jeho degradaci, jsou ohroženi nelegálním lovem a také negativním vlivem válečných konfliktů. Přesná velikost populace a oblastí výskytu bonobů v parku Salonga jsou stále nejasné (Reinartz et al., 2006).

1.3 Gorila západní (*Gorilla gorilla*)

Areál gorily západní zahrnuje velkou část střední Afriky a zasahuje do Konžské republiky, Gabonu, Kamerunu, Středoafričské republiky, Rovnickové Guineji, Angoly a Nigérie. Většina

jedinců se nachází v nadmořské výšce nižší než 500 m n. m., ale některé žijí v horách do maximální nadmořské výšky 1 900 m n. m. (iucnredlist.org). Odhadovaná velikost populace je asi 320 000 jedinců a jsou považované za kriticky ohrožený druh (Strindberg et al., 2018). Žijí ve skupinách o velikosti 2–20 jedinců, skupinu tvoří zpravidla jeden stříbrohřbetý samec, několik samic a jejich potomci. Areál výskytu jednotlivých skupin se často překrývá. Živí se bylinnou vegetací a kůrou, ovocem, někdy požírají termity a mravence (Williamson & Butynski, 2013b). Gorily západní se řadí do dvou poddruhů – *Gorilla gorilla gorilla*, která se nachází především v Gabonu, Konžské republice, Kamerunu a Rovnickové Guineji a *Gorilla gorilla diehli*, s výskytem v Nigérii a Kamerunu (Rowe et al., 2016). Data o životní historii jsou k dispozici ze dvou lokalit gorily západní.

Odzala

Národní park Odzala leží na severozápadě Konžské republiky. Rozlohou zaujímá asi 13 546 km² a řadí se mezi nejstarší národní parky v Africe. Oblast je na severozápadě hustě zalesněná, na jihu nalezneme kombinaci lesů, pastvin, savan a bažin (Mavah et al., 2018).

V parku se nachází odhadem 25 000 goril západních. Žijí zde tři habituované skupiny, dvě jsou pravidelně navštěvovány turisty pod dohledem průvodců a jedna je vyhrazena pouze pro výzkumné účely. Jedná se o skupinu na lokalitě Lokoué.

Lokoué se nachází v oblasti nížinného lesa s nadmořskou výškou 300–600 m n. m. Rozlohou zaujímá asi 42 km². Průměrný úhrn ročních srážek je 1 957 mm, období dešťů probíhá v květnu a mezi srpnem a listopadem. Teplota v Lokoué je velmi stabilní, v rozmezí od zhruba 20 do 31 °C maximálních teplot (africageographic.com; Devos et al., 2008). Gorily jsou zde ohroženy především virem Ebola, v roce 2004 došlo po propuknutí epidemie k poklesu velikosti populace o 80–95 % (Robbins et al., 2022). V parku žijí spolu s gorilami také šimpanzi, kteří ale nejsou zvyklí na přítomnost lidí (africageographic.com).

Nouabalé-Ndoki

Národní park Nouabalé-Ndoki se nachází na severu Konžské republiky při hranici se Středoafričskou republikou. Oblast pokrývá poloopadavý tropický prales v nadmořské výšce 300–500 m n. m. Průměrné roční množství srážek je 1 694 mm s nejvyšším podílem od dubna do listopadu a s nejnižším od prosince do března (Breuer et al., 2021). Průměrná roční teplota se pohybuje v rozmezí minimálních teplot 19–23 °C až po maximální 27–31 °C (Parnell, 2002).

Celková populace goril západních zahrnuje asi 330 000 jedinců a její počet každoročně klesá (Robbins et al., 2022). Nejintenzivněji studovaná populace se nachází v lese Mbeli Bai v jihozápadní části parku. Rozlohou zaujímá 1 270 km², je to bažinná lesní mýtina s vysokým množstvím vodních bylin, které jsou oblíbenou potravou goril (Breuer et al., 2021). Výzkum zde probíhá od roku 1995. Navzdory každoročnímu poklesu celkové populace západních goril, se populace v Mbeli Bai zvětšuje a to o 3,4 % za rok. V současnosti zde žije 226 jedinců (Robbins et al., 2022).

1.4 Gorila východní (*Gorilla beringei*)

Gorily východní žijí v lesích jihozápadní Ugandy, severozápadní Rwandy a východní části Demokratické republiky Kongo. Vyskytují se v nadmořské výšce až 3 800 m n. m. (Williamson & Butynski, 2013a). Velikost populace je odhadována na 2 600 jedinců, východní gorily jsou považované za kriticky ohrožený druh. Žijí ve skupinách s průměrným počtem 10 jedinců, maximální velikost skupiny je odhadována na 65. Skupinu tvoří zpravidla jeden stříbrohřbetý samec, několik samic a jejich potomci. Živí se převážně listy, stonky, kůrou, bambusovými výhonky a příležitostně mravenci. Složení jejich potravy se liší podle nadmořské výšky, gorily v nižších nadmořských výškách mají pestřejší potravu, protože se živí větším množstvím ovocných plodů (iucnredlist.org). Gorily východní se řadí do dvou poddruhů – *Gorilla beringei beringei*, s výskytem v Ugandě, Rwandě a Demokratické republice Kongo a *Gorilla beringei graueri* v Demokratické republice Kongo (Rowe et al., 2016). Gorily východní jsou dlouhodobě studovány na třech lokalitách, ze kterých jsou k dispozici údaje o životní historii.

Karisoke

Výzkumné centrum Karisoke se nachází v Národním parku Volcanoes ve Rwandě, který se rozkládá na ploše asi 160 km² v nadmořských výškách 2 400–4 500 m n. m. (Caillaud et al., 2014). Pro tuto oblast jsou typická dvě období dešťů, od března do května a od září do listopadu, a dvě období sucha, od června do srpna a od prosince do února. Průměrný roční úhrn srážek je 2 200 mm (van der Hoek et al., 2019).

Výzkumné centrum bylo založeno v roce 1967, kdy zde Dian Fosseyová zahájila svůj výzkum, který byl zásadní pro pochopení chování goril (Caillaud et al., 2014). Centrum se nachází v podhůří nečinných sopek Karisimbi a Bisoke, které pokrývá hustý deštný prales. V průběhu

výzkumu bylo habituováno 10 skupin goril horských, které jsou často navštěvovány turisty. Národní park je obklopen vesnicemi s vysokou hustotou osídlení, takže zde lidé s gorilami koexistují v pozitivním i v negativním smyslu (volcanoesparkrwanda.org).

Virunga

Národní park Virunga se nachází ve východní části Demokratické republiky Kongo při hranicích s Ugandou a Rwandou. Byl založen jako první národní park v Africe v roce 1925, především kvůli ochraně a výzkumu goril horských (Verbeken et al., 2005). Zaujímá rozlohu 7 800 km² a je proslulý svou rozmanitou krajinou, která zahrnuje deštný prales, lesy, otevřené pastviny, savany, bažiny a hory (Kenfack, 2013). Mimo jiné se zde nachází také dvě aktivní sopky Nyiragongo a Nyamuragira, přičemž Nyiragongo je jednou z neaktivnějších sopek v Africe. Pro oblast jsou typické teploty v průměru 20–23 °C. Průměrný roční úhrn srážek je až 2 400 mm s nejvyšším podílem v dubnu a říjnu (Verbeken et al., 2005).

Gorily v parku Virunga jsou sledovány od roku 1971, jejich počet se pohybuje okolo 670 jedinců. Jsou ohroženy pytláctvím, nelegálním obchodem, ale především úbytkem jejich přirozeného prostředí. V 60. letech bylo přibližně 125 km² parku přeměněno v zemědělskou krajinu. Dalším zásadním problémem jsou válečné konflikty, v 90. letech došlo díky občanské válce k poklesu populace o 3–4 % (Robbins & Robbins, 2004).

Bwindi Impenetrable

Národní park Bwindi Impenetrable se nachází v jihozápadní části Ugandy při hranici Demokratické republiky Kongo. Rozlohou zaujímá 331 km², oblast pokrývá deštný prales se strmými kopci a extrémně hustou vegetací (Robbins et al., 2009). Roční srážky se pohybují v průměru 1 100–2400 mm. Klima je charakterizováno dvěma obdobími sucha mezi květnem a červencem a prosincem a únorem (Stanford & Nkurunungi, 2003). Teploty během roku kolísají od 7 °C do 25 °C, bývá zde překvapivě chladno, především v červnu a červenci (Nkurunungi et al., 2004).

V Bwindi žije asi 459 goril, které tvoří téměř polovinu veškeré populace horských goril v Africe. Les je obklopen zemědělskou krajinou s vysokou hustotou obyvatel, čímž dochází ke ztrátě přirozeného prostředí, která je zásadní pro ohroženost goril. Díky habituaci některých skupin zde mohou turisté pozorovat gorily v jejich přirozeném prostředí. I když tyto výpravy napomáhají financovat ochranu goril, dochází při nich k přenosu chorob, které vystavují gorily

dalšímu nebezpečí (Ampumuza & Driessen, 2021). Jediným známým predátorem goril ve volné přírodě je levhart, jehož přítomnost ale nebyla v blízkosti goril v Bwindi a Virunze zaznamenána po desetiletí (Robbins & Robbins, 2018).

1.5 Orangutan bornejský (*Pongo pygmaeus*)

Orangutani bornejské žijí v nížinných lesích Bornea v Indonésii v nadmořských výškách do 500 m n. m. (Goossens et al., 2005). Velikost jejich populace zatím není známa, ale na základě rozsahu ztráty jejich přirozeného prostředí, se odhaduje, že v průběhu posledních 40 let došlo k úbytku více než 50 % všech jedinců (Davis et al., 2013). Orangutani žijí jednotlivě v korunách stromů a výjimečně utváří skupiny. Živí se převážně ovocem, ale také květy, listy, kůrou a hmyzem (Russon et al., 2008). Orangutan bornejský se řadí do třech poddruhů – *Pongo pygmaeus morio*, vyskytující se v severovýchodní části Bornea, *P. p. pygmaeus* na západě Bornea a *P. p. wurmbii* ve středu Bornea. (Rowe et al., 2013). Orangutani bornejské jsou dlouhodobě studováni na dvou lokalitách.

Sabangau

Národní park Sabangau se nachází na jihu Bornea. Pokrývá území o rozloze 6 000 km² a zaujímá tak největší plochu nížinného deštného pralesa na Borneu (Capilla et al., 2017). Oblast je tvořena primárně rašelinným bažinným lesem s průměrnými ročními srážkami 2 790 mm (Manduell et al., 2012).

Sabangau je domovem největší populace orangutana bornejského, jejíž velikost je odhadována na 6 080 jedinců. V minulosti zde docházelo k častému odlesňování a odvodňování půdy s cílem rozšíření zemědělské krajiny. V důsledku toho došlo k nevratné ztrátě přirozeného prostředí několika ohrožených druhů živočichů. Odvodňování půdy zároveň výrazně zvyšovalo riziko vzniku požárů, mezi lety 1997 až 2015 zde propuklo několik rozsáhlých požárů, při kterých došlo ke ztrátě asi 15 % plochy národního parku (Capilla et al., 2017).

Tuanan

Výzkumná stanice Tuanan se nachází v chráněné krajinné oblasti Mawas ve středním Kalimantanu na jihu Bornea. Tato oblast se vyznačuje vlhkým tropickým klimatem a nízkou variabilitou teplot. Období dešťů zde přetrvává obvykle od listopadu do dubna a od června do srpna převládá sušší klima. Průměrný roční úhrn srážek je asi 2 678 mm.

Z celkové plochy chráněné krajinné oblasti Mawas, o rozloze 3 000 km², zaujímá Tuanan asi 9,5 km². Na území výzkumného centra převládá rašelinný bažinný les o hloubce rašeliniště zpravidla 1–2 m. Tuanan je známý vysokou populační hustotou orangutanů (jednou z nejvyšší na Borneu) a to i navzdory tomu, že až do roku 2002 docházelo díky nelegální těžbě dřeva ke značnému úbytku plochy jejich domovského areálu (Posa & Marques, 2012). Odhadovaná hustota populace orangutanů je asi 4,5 jedince na km² (Vogel et al., 2017).

1.6 Orangutan sumaterský (*Pongo abelii*)

Orangutani sumaterští se nacházejí v lesích severní části Sumatry v Indonésii. Vyskytují se v nadmořských výškách do 1 500 m n. m. Velikost populace byla odhadnuta na 13 846 jedinců a stejně jako orangutani bornejští jsou kriticky ohroženi (Wich et al., 2016). Obývají horské i nížinné lesy a rašelinné bažiny. Žijí jednotlivě v korunách stromů a živí se, stejně jako orangutani bornejští, převážně ovocem, ale také semeny, květy, mravenci a termity (Wich et al., 2006). Informace o životní historii orangutanů sumaterských pochází z lokality Ketambe.

Ketambe

Výzkumná stanice Ketambe se nachází v oblasti nížinného deštného pralesa v centru Národního parku Gunung Leuser na severu Sumatry. Podnebí je zde teplé a vlhké s průměrným množstvím ročních srážek asi 3 288 mm (Manduell et al., 2012). Období dešťů trvá od března do června a od září do prosince. Teplota je během roku velmi stálá, denní teploty se pohybují v rozmezí 26–29 °C, v noci dochází k ochlazení přibližně na 22 °C. Střední nadmořská výška je asi 320 m n.m.

Stanice byla založena v roce 1971 Hermanem Rijksenem, za účelem ochrany a výzkumu orangutanů sumaterských (De Long, 2003). Celková populace orangutanů na Sumatře byla vyčíslena na 6 624 jedinců, všichni se vyskytují v severní části ostrova. Národní park Gunung Leuser poskytuje útočiště přibližně pro 91 % této populace (Wich et al., 2008).

1.7 Lovci a sběrači

Populace lidských lovců a sběračů se v různé míře živí lovem divoké zvěře a sběrem volně dostupné potravy. Zatímco muži se zpravidla specializují na lov nebo rybolov, ženy obvykle sbírají rostliny a drobnější živočichy, jako jsou měkkýši nebo hmyz. Žijí v malých komunitách s nízkou hustotou obyvatelstva a často se přemísťují za dostupnou potravou (Ember, 2020). Pro srovnání s ostatními velkými lidoopy bylo vybráno osm dobře prostudovaných populací lovců a sběračů, žijících v tropických oblastech Afriky, Jihovýchodní Asie a Jižní Ameriky.

!Kung / Ju/'hoansi

Lovci a sběrači !Kung obývají poušť Kalahari ve východní části Namibie a západní části Botswany. Území, kde žijí, dosahuje rozlohou až 250 000 km² a velikost jejich populace je odhadována na 13 000. Nadmořská výška se v této oblasti pohybuje v rozmezí 1 000–1 200 m n. m. Průměrný roční úhrn srážek je v rozmezí 239–597 mm. Nejvyšší teploty dosahují 30–40 °C v období od října do února. Nejchladnější měsíce jsou červen a červenec, kdy teploty v noci klesají až k bodu mrazu a přes den se pohybují v rozmezí 24–27 °C (Howell, 1979; Lee, 2012).

!Kung jsou nejlépe zdokumentovanou populací lovců a sběračů na světě. Studie jejich sociální struktury a chování začala v roce 1963 díky Výzkumnému projektu Kalahari, který založili antropologové Irven DeVore a Rogers Berger Lee. Rostlinná složka činí asi 70 % potravy, zbytek pochází z lovu. Muži loví zvěř především pomocí luku a šípů, oštěpu nebo provazovými nástrahami. Mezi nejdůležitější rostlinnou stravu patří ovoce a ořechy, které jsou dostupné téměř po celý rok. Důležitou roli hraje také sběr medu. Ženy se specializují na sběr více než 100 druhů rostlin, některé druhy jsou upřednostňovány a jiné jsou konzumovány jen zřídka. Žijí ve vesnicích o 20–30 obyvatelích. Obydlí nejsou náročná na stavbu a vesnice je přizpůsobená k pravidelnému stěhování. Některé komunity !Kungů se přiklonily k pěstování plodin a chování vlastního dobytka (Lee, 2012).

Hadza

Lovci a sběrači Hadza žijí v oblasti savan na severu Tanzánie jižně od Národního parku Serengeti. Celková velikost populace se pohybuje okolo 1000 jedinců, všichni žijí v blízkosti jezera Eyasi na území o rozloze 4 000 km² (Herlosky et al., 2020). Podnebí je zde suché a teplé. Průměrný roční úhrn srážek se pohybuje v rozmezí 300–600 mm s nejvyšším podílem srážek od listopadu do května (Blurton Jones et al., 2002).

Nejintenzivněji studovaná komunita žije na východním břehu jezera Eyasi (Herlosky et al., 2020). Z celkové populace zahrnuje asi 700–800 jedinců, kteří obývají území o rozloze 2 500 km² (Blurton Jones et al., 2002). Potravu tvoří převážně maso, med, hlízy, různé druhy bobulí a plody baobabů (*Adansia digitata*), které mají významnou roli v podílu potravy Hadza. Muži loví zvěř prostřednictvím luku a šípů, na velké savce používají jedové šípy. Ženy se specializují především na sběr hlíz, které jsou dostupné po celý rok a jsou důležité jako záložní zdroj potravy (Berbesque et al., 2016).

Mbuti

Pygmejové Mbuti žijí v oblasti deštného pralesa Ituri v severovýchodní části Demokratické republiky Kongo. Oblast se nachází v nadmořské výšce 600–1 200 m n. m. Průměrný roční úhrn srážek se pohybuje v rozmezí 1 600–1 900 mm s obdobím dešťů od dubna do října. Teplota se pohybuje okolo 23 °C.

Velikost populace pygmejů Mbuti je odhadována na 35 000–40 000 jedinců (Carpaneto & Germi, 1989). Muži loví prostřednictvím luku, šípů, oštěpu nebo sítí, do kterých nahánění zvěř obvykle i za pomoci žen a dětí. Živí se také sběrem různých druhů rostlin, semen, medu a hmyzu. Část populace Mbuti spoléhá na pěstované plodiny, které dostávají jako odměnu za práci na sousedních farmách, nebo je s nimi farmáři často vyměňují za maso a med (culturalsurvival.org).

Agta

Lovci a sběrači Agta žijí v oblasti deštného pralesa v severozápadní části ostrova Luzon na Filipínách. Obývají oblast o rozloze asi 700 km². Nadmořská výška zde dosahuje od hladiny moře maximálně do 1 100 m n. m. Průměrný roční úhrn srážek je 3 780 mm a teplota se během roku pohybuje v rozmezí 22–31 °C (Headland, 1983).

Celková populace čítá asi 10 000 jedinců. Část z nich se živí tradičně lovem divoké zvěře, říčním i mořským rybolovem, sběrem rostlin a medu. Ostatní se přiklonili k pěstování zemědělských plodin, především rýže (Dyble et al., 2021). Některé komunity vyměňují maso za pěstované plodiny s místními farmáři. Žijí v dočasných vesnicích a často se přemísťují za dostupnou potravou (Headland, 1983).

Aché

Lovci a sběrači Aché žijí v tropických lesích východní Paraguaye, převážně v přírodní rezervaci Mbaracayu. Nadmořská výška dosahuje 150–300 m n. m. Průměrný roční úhrn srážek je 1 800 mm s obdobím sucha od května do srpna. Nejnižší teplota je v červenci v rozmezí 14–25 °C a nejvyšší v lednu v rozmezí 22–34 °C.

V 50. letech 20. století Aché obývali území o velikosti 20 000 km² v přírodní rezervaci Mbaracayu. V současné době dosahuje jejich populace počtu asi 700 jedinců. Žijí v malých skupinách v pěti rezervacích v blízkosti Mbaracayu, do kterých byli nuceni se přemístit v 70. letech 20. století. Často podnikají výpravy mimo rezervaci, dlouhé týdny až měsíce, za lovem a sběrem potravy. Živí se převážně lovem divoké zvěře prostřednictvím luku a jedových šípů, sběrem ovoce, medu a larev hmyzu. Některé komunity Aché jsou částečně závislé na pěstovaných zemědělských plodinách (Hill & Padwe, 2000).

Hiwi

Lovci a sběrači Hiwi obývají oblast savan východní Kolumbie a západní Venezuely. Průměrný roční úhrn srážek je 800–2 000 mm s vysokou mírou proměnlivosti během roku. Od listopadu do března probíhá období extrémního sucha. A v květnu obvykle začíná období dešťů, které trvá až do listopadu, a při kterém spadne až 90 % veškerých srážek. Během tohoto období hladiny řek stoupají a zaplavují oblasti savan a lesů. Průměrné roční teploty se pohybují okolo 22 °C s velmi nízkou proměnlivostí během roku (Hurtado & Hill, 1990; Sumabila & Reyes Lugo, 2007).

Hiwi se živí převážně lovem jelenů, kapybar, rybolovem a lovem želv a kajmanů, kteří zůstávají uvězněni ve vysychajících tůních v období sucha. Důležitou součástí potravy jsou také hlízy *Banisteriopsis* a *Dracontium asperum* (Hurtado & Hill, 1990).

Yanomamö

Lovci a sběrači Yanomamö obývají oblast deštného pralesa jižní Venezuely a severní Brazílie. Žijí na území o rozloze 192 000 km² a zastupují největší populaci původních obyvatel Amazonského pralesa. Období dešťů v této oblasti trvá od června do září a období sucha od prosince do dubna (Vega et al., 2018). Průměrné teploty se pohybují v rozmezí 22–30 °C (Paula et al., 2002).

Yanomamö se živí převážně lovem zvěře a rybolovem, často loví opice v korunách stromů pomocí jedových šípů. Také se věnují žďáření, kdy vypálí vegetaci na menší ploše lesa, čímž si zajistí úrodnou půdu pro pěstování banánů, sladkých brambor nebo např. tabáku. Žijí v malých vesnicích, které nepřesahují počet 50 obyvatel (Bigoni et al., 2012; Davison et al., 2021). Tito lidé žili v naprosté izolaci od okolního světa až do 50. let 20. století. Od té doby dochází u Yanomamö pravidelně k epidemiím různých chorob, např. v roce 1977 zemřelo 25 % populace vesnic podél řeky Catrimani po vypuknutí epidemie spalniček (Bigoni et al., 2012).

Tsimane

Lovci a sběrači Tsimane žijí v oblasti Beni v severovýchodní části Bolívie. Obývají oblast nížinného deštného pralesa o rozloze 3 300 km² (Perge & McKay, 2016). Průměrný roční úhrn srážek je 1 743 mm, období dešťů zde probíhá od listopadu do dubna a období sucha od května do října. Průměrná teplota je 27 °C (Rosinger, 2018).

Tsimane jsou nejizolovanější populací ze všech domorodých skupin v Bolívii. Podle nejnovějších studií dosahují počtu až 16 000 jedinců. Obývají vesnice čítající 50–500 obyvatel. Živí se především lovem velkých savců, rybolovem v lagunách a řekách a sběrem ovoce, ořechů a medu. Stejně jako Yanomamö se živí také žďářením – pěstováním sladkých brambor, kukuřice, banánů a také rýže na vypálených plochách. Nejčastější příčiny úmrtí u Tsimane jsou respirační a gastrointestinální onemocnění (Gurven et al., 2017).

2. CÍLE PRÁCE

Cílem mé bakalářské práce je shromáždit aktuální informace o životní historii u dlouhodobě studovaných populací velkých lidoopů (šimpanzů, bonobů, goril a orangutanů) ve volné přírodě a vybraných lidských lovecko-sběračských populací v tropech a popsat vnitrodruhovou a mezidruhovou variabilitu vybraných znaků životní historie.

Nově shromážděné údaje porovnat se staršími údaji (Rowe, 1996; Rowe et al., 2016; Mittermeier et al., 2013), které jsou často využívány v komparativních studiích, a posoudit závislost našich znalostí životní historie lidoopů na délce terénního výzkumu a identifikovat přetrvávající mezery v našich znalostech.

Dále shrnout nejdůležitější podobnosti a rozdíly v životní historii lidí a ostatních lidoopů a na základě tohoto srovnání vyvodit, k jakým změnám životní historie muselo dojít v průběhu evoluce lidské linie.

3. METODIKA

Informace o životní historii byly vyhledávány pro výše popsané lokality, celkem se jedná o sedm lokalit či populací šimpanzů, dvě lokality bonobů, dvě lokality západních goril, tři lokality horských goril, dvě lokality orangutanů bornejských a jednu lokalitu orangutanů sumaterských. Pro srovnání bylo vybráno osm populací lidských lovců a sběračů v tropech.

- Šimpanz (*Pan troglodytes*): NP Gombe (Tanzánie), NP Mahale (Tanzánie), lesní rezervace Bossou (Guinea), NP Tai (Pobřeží slonoviny), NP Kibale (Uganda) - oblast Kanyawara, NP Kibale - oblast Ngogo, lesní rezervace Budongo (Uganda),
- Bonobo (*Pan paniscus*): lesní rezervace Wamba (Demokratická republika Kongo), NP Salonga (Demokratická republika Kongo),
- Gorila západní (*Gorilla gorilla*): NP Odzala (Konžská republika), NP Nouabalé-Ndoki (Konžská republika)
- Gorila východní (*Gorilla beringei*): NP Karisoke (Rwanda), NP Virunga (Demokratická republika Kongo), NP Bwindi Impenetrable (Uganda)
- Orangutan bornejský (*Pongo pygmaeus*): NP Sabangau (Borneo), výzkumná stanice Tuanan (Borneo)
- Orangutan sumaterský (*Pongo abelii*): výzkumná stanice Ketambe (Sumatra)
- Lidští lovci a sběrači: !Kung (Botswana, Namibie), Hadza (Tanzánie), Mbuti (Demokratická republika Kongo), Agta (Filipíny), Aché (Paraguay), Hiwi (Venezuela, Kolumbie), Yanomamö (Venezuela, Brazílie), Tsimane (Bolívie)

Informace byly vyhledávány pomocí online databáze Web of Science a webového vyhledávače odborných publikací Google Scholar s využitím následujících klíčových slov:

Pan troglodytes, *Pan paniscus*, *Gorilla gorilla*, *Gorilla beringei*, *Pongo pygmaeus*, *Pongo abelii*, lovci a sběrači, Gombe, Mahale, Kibale, Ngogo, Kanyawara, Budongo, Bossou, Tai, Wamba, Salonga, Virunga, Bwindi, Karisoke, Ndoki, Odzala, Sabangau, Tuanan, Ketambe, Hadza, !Kung, Aeta, Aché, Hiwi, Yanomamö, Tsimane, Mbuti, Hominidae, intraspecific variability, life history, population dynamics, reproduction, adulthood, interbirth interval, life span, fertility, parity, weaning, cessation of reproduction

Toto vyhledávání vedlo k vytvoření datasetu, čítajícího 21 znaků životní historie, které byly u volně žijících populací velkých lidooopů zaznamenány a které vykazují mezidruhovou variabilitu. Tyto znaky jsou:

Věk pohlavní dospělosti u samic a samců, věk prvního porodu, věk posledního porodu, délka postreprodukčního období, ukončená reprodukce u samců, fertilita, věk maximální fertility u samic a samců, parita, meziporodní interval s přežitím předchozího potomka, meziporodní interval po smrti předchozího potomka, věk mláďat při odstavení, maximální délka života, rychlost růstu populace, mortalita mláďat do věku 1, 3, 4, 5 a 6 let a mortalita před dosažením dospělosti.

Z těchto 21 znaků životní historie bylo pro následnou analýzu vybráno devět znaků, pro které bylo k dispozici dostatečné množství údajů:

3.1 Znaky životní historie

Věk pohlavní dospělosti samic [rok]

- odhadovaný věk pohlavní dospělosti samic určený dle menarche, nebo první pozorované kopulace

Věk pohlavní dospělosti samců [rok]

- odhadovaný věk pohlavní dospělosti samců určený dle první pozorované kopulace, nebo nápadných fyzických rysů

Věk prvního porodu [rok]

- odhadovaný věk samice při jejím prvním porodu

Věk posledního porodu [rok]

- odhadovaný věk samice při jejím posledním porodu

Fertilita [porod/rok]

- počet porodů jedné samice za rok

Parita [porod/život]

- celkový počet porodů během života samice

Meziporodní intervaly [rok]

- doba mezi dvěma po sobě následujícími porody

- předpokládáme přežití předchozího potomka

Věk mlád'at při odstavení [rok]

- věk mláděte, kdy začíná být nutričně nezávislé na své matce
- po ukončení pravidelného kontaktu s bradavkou matky

Maximální délka života [rok]

- maximální odhadovaný věk při úmrtí

3.2 Sběr dat

Byl vytvořen soubor dat pro jednotlivé znaky životní historie u každé dlouhodobě studované populace (viz elektronická příloha). Shromážděná data se zakládají na 79 vědeckých publikacích, publikovaných v letech 1971–2022. Množství dat (počet záznamů) se pro každý druh výrazně lišil (viz tabulka 1 a 2).

Tab. 1: Počet hodnot pro všechny znaky.

Druhy	<i>Pan t.</i>	<i>Pan p.</i>	<i>Gorilla g.</i>	<i>Gorilla b.</i>	<i>Pongo a.</i>	<i>Pongo p.</i>
Počet hodnot	134	15	22	46	5	10

Tab. 2: Počet hodnot u vybraných znaků.

Druhy	<i>Pan t.</i>	<i>Pan p.</i>	<i>Gorilla g.</i>	<i>Gorilla b.</i>	<i>Pongo a.</i>	<i>Pongo p.</i>
Počet hodnot	90	9	14	31	5	9

3.3 Analýza dat

Data byla vyhodnocena prostřednictvím Bayesiánské analýzy pomocí víceúrovňového modelu neboli modelu s náhodnými efekty (Gelman & Hill, 2006). Pro každý z devíti znaků životní historie byl spočítán samostatný model. Chybějící data byla odstraněna pro každý znak zvlášť, do modelů tak vstupovaly soubory dat o různé velikosti. Všechny znaky byly ponechány

na původní škále. Jednotkou analýzy byla lokalita, pokud bylo u jedné lokality více údajů, spočítal se jejich průměr. Pro většinu druhů jsem měla k dispozici údaje z více lokalit, proto byly všechny modely stratifikovány druhovou příslušností lidoopů z daných lokalit. Protože všechny znaky jsou spojité, byl použit model s normálním rozložením. Pro každou z proměnných model spočítal následující parametry – celkový průměr, odchylky od celkového průměru dané druhovou příslušností, tj. náhodné efekty druhu a parametry pro vnitrodruhovou a mezidruhovou variabilitu ve formě standardních odchylek (SD) (viz tabulka 3). Součtem celkového průměru a náhodných efektů druhu byly získány druhové průměry (viz tabulka 4).

Dále bylo pro každou lokalitu spočítáno, kolik údajů chybí pro jednotlivé znaky (pro tuto analýzu bylo vybráno 11 znaků, včetně dvou, u kterých nedostatek dat znemožňuje ostatní analýzy). Výsledná proměnná tak představuje počet chybějících údajů na lokalitu z celkového počtu znaků. Data byla modelována jako funkce délky výzkumu. Byl použit binomiální model, který se používá pro analýzu proměnných ve formě počtů. Na rozdíl od Poissonova modelu předpokládá, že počty mají horní limit, v našem případě celkový počet znaků.

Pro výpočet celkového průměru bylo zvoleno normální apriorní rozložení, pro standardní odchylky rozložení exponenciální. Parametry v Bayesiánské analýze mají podobu posteriorní distribuce, tj. modelem nasimulovaných hodnot parametru, každá s vhodnou pravděpodobností vzhledem k modelu a vstupním datům. Tato analýza tak zohledňuje nejistotu ohledně daného parametru efektivněji než klasické statistické přístupy a díky tomu umí lépe pracovat s malými soubory dat, což je i tento případ. Posteriorní distribuce parametrů byly vyhodnoceny jejich průměrem a 89 % intervalem kredibility a byly vygenerovány pomocí algoritmu Hamiltonian Monte Carlo, který je implementován v statistickém programovacím jazyce Stan (Carpenter et al., 2017) a dostupný v programu RStudio v knihovně rethinking (McElreath, 2020).

4. VÝSLEDKY

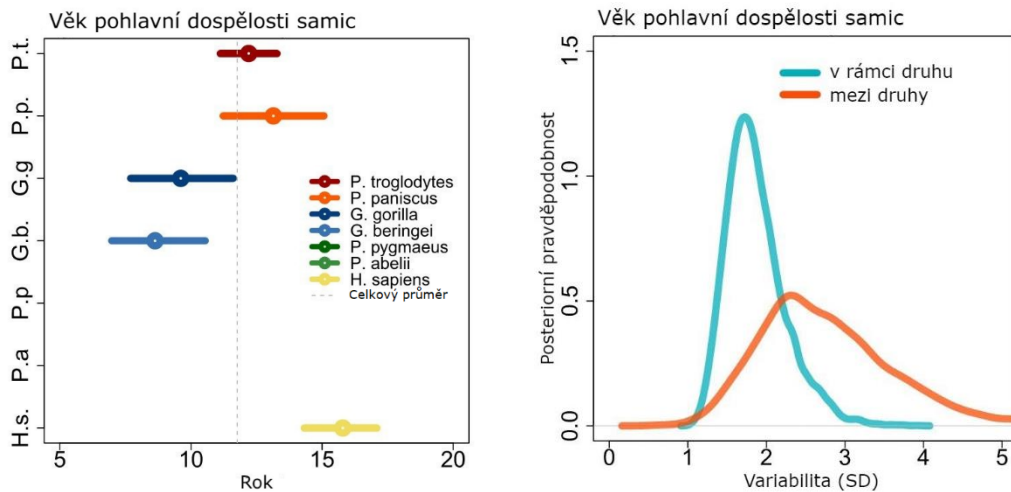
4.1 Hodnoty variability a druhové průměry

Tab. 3: Parametry vnitrodruhové a mezidruhové variability (SD) s rozpětím u devíti znaků životní historie velkých lidoopů a lidských lovců a sběračů.

Parametr	Vnitrodruhová variabilita	Mezidruhová variabilita
Věk pohl. dospělosti samic	1,87 [1,37–2,56]	2,80 [1,60–4,35]
Věk pohl. dospělosti samců	2,06 [1,42–2,88]	1,53 [0,24–2,98]
Věk prvního porodu	1,12 [0,79–1,57]	2,24 [1,49–3,23]
Věk posledního porodu	4,33 [3,39–5,48]	0,66 [0,03–1,95]
Fertilita	0,04 [0,02–0,06]	0,06 [0,01–0,12]
Parita	1,39 [1,02–1,88]	0,38 [0,01–1,08]
Meziporodní interval	0,56 [0,41–0,76]	1,57 [1,05–2,26]
Věk mláďat při odstavení	0,91 [0,60–1,35]	1,07 [0,30–1,82]
Maximální délka života	4,83 [3,72–6,24]	6,00 [4,38–7,87]

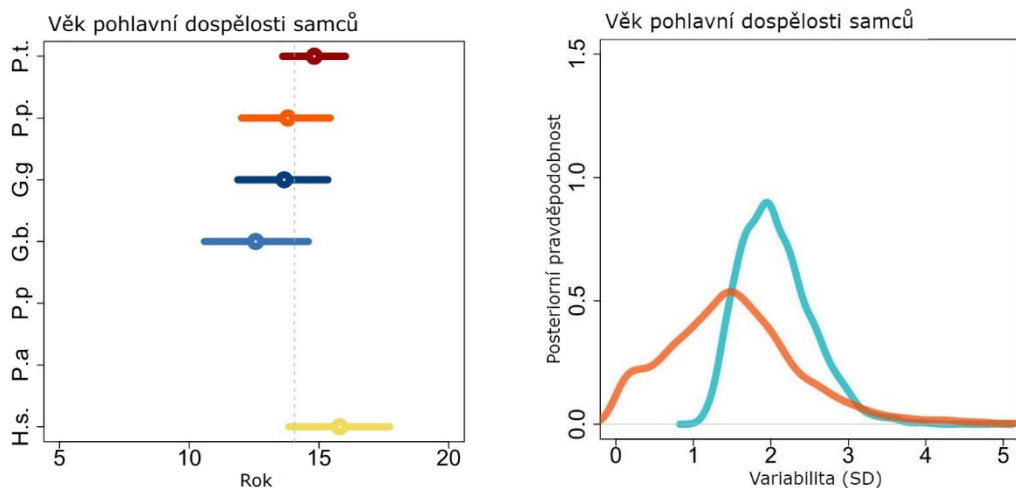
Tab. 4: Průměrná hodnota a rozpětí pro devět znaků životní historie u velkých lidoopů a lidských lovců a sběračů.

Parametr	<i>P. troglodytes</i>	<i>P. paniscus</i>	<i>G. gorilla</i>	<i>G. beringei</i>	<i>P. pygmaeus</i>	<i>P. abelii</i>	<i>H. sapiens</i>
Věk pohl. dospělosti samic	12,20 [11,12–13,28]	13,14 [11,23–15,07]	9,61 [7,70–11,61]	8,63 [6,98–10,54]	-	-	15,79 [14,32–17,09]
Věk pohl. dospělosti samců	14,82 [13,60–16,02]	13,80 [12,02–15,43]	13,66 [11,87–15,34]	12,56 [10,59–14,59]	-	-	15,80 [13,84–17,12]
Věk prvního porodu	13,76 [13,01–14,54]	14,27 [12,64–15,89]	-	10,61 [9,35–12,00]	14,41 [13,25–15,60]	14,78 [13,20–16,38]	18,79 [17,92–19,60]
Věk posledního porodu	42,75 [40,87–44,64]	-	-	41,97 [38,89–44,29]	-	42,39 [40,01–44,53]	42,89 [41,03–44,79]
Fertilita	0,19 [0,16–0,23]	0,20 [0,14–0,25]	0,21 [0,17–0,25]	0,25 [0,21–0,28]	-	-	0,26 [0,22–0,30]
Parita	6,67 [5,92–7,41]	-	-	-	-	-	6,77 6,09–7,48
Meziporodní interval	4,97 [4,63–5,31]	4,75 [3,89–5,62]	5,22 [4,38–6,05]	4,30 [3,78–4,83]	7,30 [6,61–7,96]	7,98 [7,00–8,87]	3,16 [2,82–3,51]
Věk mlád'at při odstavení	4,23 [3,61–4,83]	4,04 [3,03–5,11]	3,87 [3,02–4,72]	3,63 [2,91–4,36]	5,42 [3,84–6,83]	5,44 [3,87–6,81]	2,74 [1,98–3,74]
Maximální délka života	54,19 [50,86–57,42]	-	-	44,93 [39,69–50,26]	-	55,84 [49,77–61,78]	74,60 [70,89–77,96]



Obr. 1: Průměrný věk pohlavní dospělosti samic u jednotlivých druhů a parametry vnitrodruhové a mezidruhové variability.

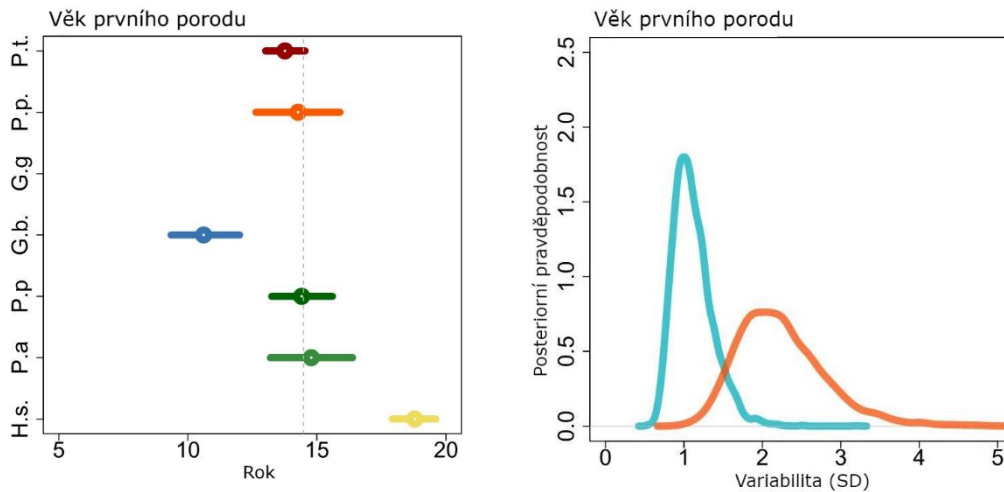
Samice šimpanzů dospívají ve 12,2 letech, samice bonobů o necelý rok později. U goril je věk dosažení pohlavní dospělosti výrazně nižší, u goril východních 8,6 let, u západních o rok později. Věk dosažení pohlavní dospělosti u lidí je oproti ostatním lidoopům opožděn – v průměru činí 15,8 let (obr. 1). Data pro oba druhy orangutanů nejsou k dispozici. Hodnota variability mezi jednotlivými lokalitami v rámci druhu je 1,9, mezi jednotlivými druhy 2,8.



Obr. 2: Průměrný věk pohlavní dospělosti samců u jednotlivých druhů a parametry vnitrodruhové a mezidruhové variability.

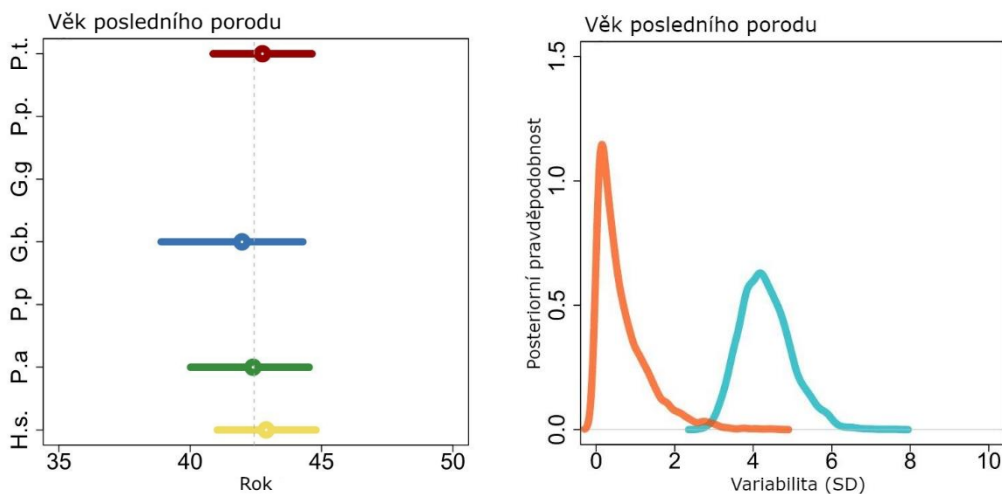
Samci dospívají o něco později než samice (viz tab. 4). Samci šimpanzů v 14,8 letech, bonobů v 13,8 letech, goril západních v 13,7 letech a goril východních v 12,6 letech. U mužů je tento věk 15,8 let a je téměř shodný s věkem dospívání u žen. Rozpětím hodnot se blíží věku

ostatních lidoopů (obr. 2). Data pro oba druhy orangutanů nejsou k dispozici. Hodnota variability ve věku dospělosti u samců mezi jednotlivými lokalitami v rámci druhu je 2,1 a je překvapivě vyšší než mezi jednotlivými druhy – 1,5.



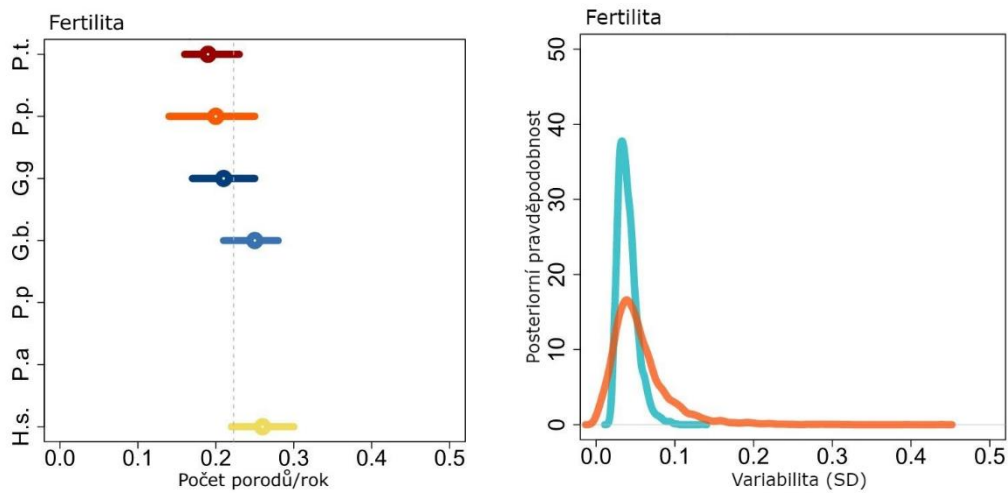
Obr. 3: Průměrný věk prvního porodu u jednotlivých druhů a parametry vnitrodruhové a mezidruhové variability.

Průměrný věk prvního porodu je u šimpanzů, bonobů a orangutanů podobný. U šimpanzů činí 13,8 let, bonobů 14,3 let, u orangutanů bornejských 14,4 let a u sumaterských 14,8 let. U goril východních je nižší – 10,6 let. U lidí je věk prvního porodu výrazně opožděn – 18,8 let (obr. 3). Pro gorily nejsou k dispozici žádná data. Mezi jednotlivými lokalitami je hodnota variability 1,1, mezi druhy 2,2.



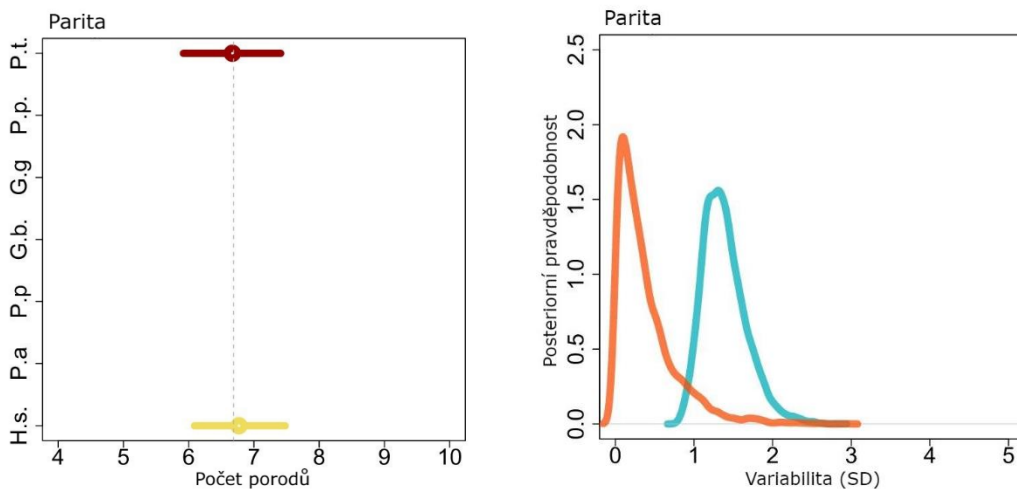
Obr. 4: Průměrný věk posledního porodu u jednotlivých druhů a parametry vnitrodruhové a mezidruhové variability.

U všech druhů velkých lidoopů je věk ukončení reprodukce velmi podobný, s velkým rozpětím hodnot. U šimpanzů činí 42,8 let, u goril východních 42 let a u orangutanů sumaterských 42,4 let. Také u lidí je věk překvapivě podobný ostatním lidoopům – 42,9 let (obr. 4). U bonobů, goril západních a orangutanů bornejských nebyla k dispozici žádná data. Mezi jednotlivými lokalitami hodnoty vykazují vysokou variabilitu – 4,3, hodnota mezidruhové variability je 0,7.



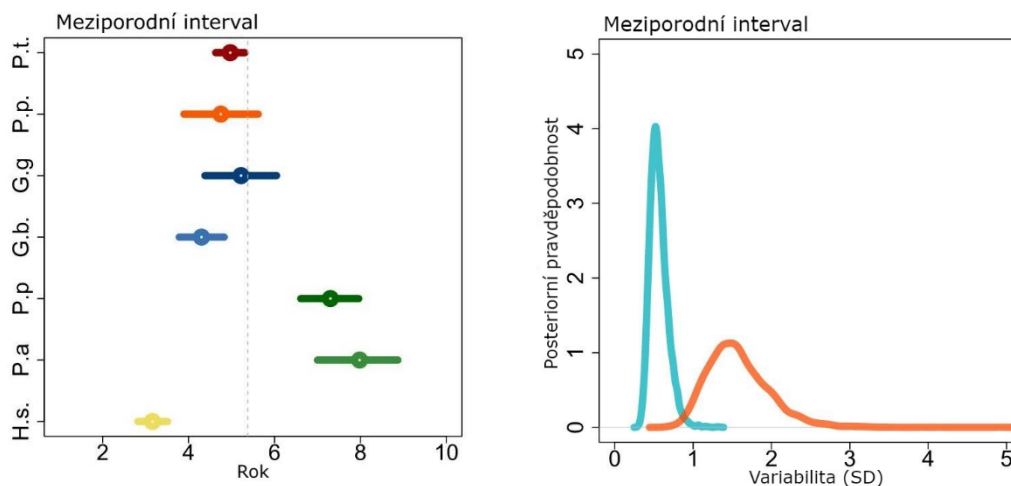
Obr. 5: Průměrné hodnoty fertility u jednotlivých druhů a parametry vnitrodruhové a mezidruhové variability.

Jednotlivé druhy lidoopů mají podobnou průměrnou fertilitu. Samice šimpanzů rodí průměrně 0,19 potomků za rok, samice bonobů 0,2 s největším rozpětím hodnot, gorily západní 0,21, gorily východní 0,25 a ženy 0,26. Data o orangutanech nejsou k dispozici (obr. 5). Na základě těchto výsledků jsou hodnoty variability velmi nízké, v rámci druhu – 0,04, mezi druhy je variabilita nepatrně větší – 0,06.



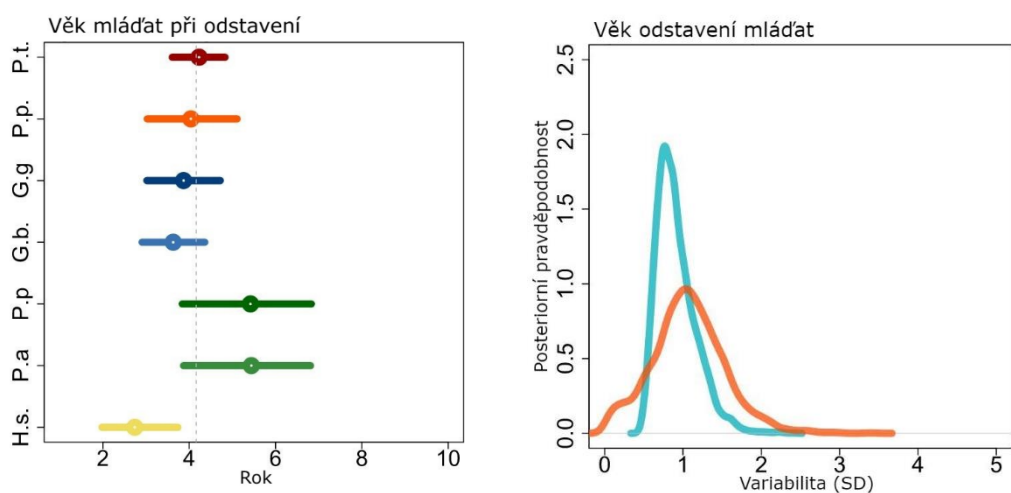
Obr. 6: Průměrné hodnoty parity u jednotlivých druhů a parametry vnitrodruhové a mezidruhové variability.

Samice šimpanzů mají za život v průměru 6,7 potomků, lidské ženy téměř shodně – 6,8 (obr. 6). Data pro ostatní druhy lidoopů bohužel nejsou k dispozici. Variabilita mezi lokalitami v rámci jednotlivých druhů je 1,4 a je vyšší než mezi jednotlivými druhy – 0,4.



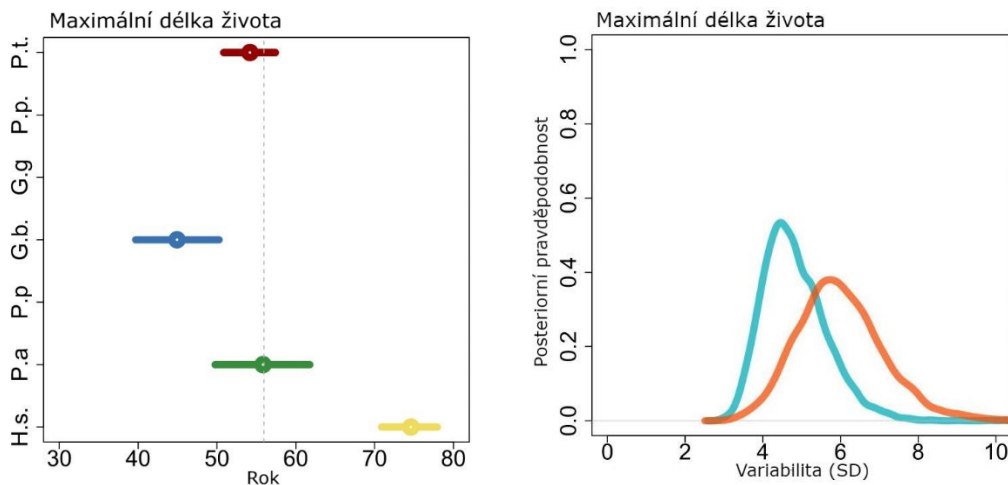
Obr. 7: Průměrná délka meziporodního intervalu u jednotlivých druhů a parametry vnitrodruhové a mezidruhové variability.

Délka meziporodních intervalů je u šimpanzů 5 let, u bonobů 4,8 let, u goril západních 5,2 let a u goril východních 4,3 let. U orangutanů a lidí pozorujeme výrazné odchylky. Orangutani mají meziporodní interval výrazně delší – 7,3 let u orangutana bornejského a 8 let u orangutana sumaterského. Oproti tomu lidé mají nejkratší interval mezi porody ze všech lidoopů – 3,2 let (obr. 7). Hodnota variability v délce meziporodního intervalu mezi jednotlivými lokalitami v rámci druhu je 0,6, mezi druhy 1,6.



Obr. 8: Průměrný věk mláďat při odstavení u jednotlivých druhů a parametry vnitrodruhové a mezidruhové variability.

Průměrný věk při odstavení je u mláďat šimpanzů 4,2 let, bonobů 4 roky, goril západních 3,9 let a goril východních 3,6 let. U orangutanů pozorujeme pozdější věk odstavení s velkým rozpětím hodnot. U orangutana bornejského 5,4 let a u orangutana sumaterského 5,4 let. U lidí je věk dětí výrazně nižší – 2,7 let (obr. 8). V rámci druhů je hodnota variability ve věku odstavení 0,9, mezi druhy 1,1.



Obr. 9: Maximální délka života u jednotlivých druhů a parametry vnitrodruhové a mezidruhové variability.

Maximální délka života u šimpanzů napříč lokalitami je 54,2 let, u goril východních 44,9 let a u orangutanů sumaterských 55,8 let. Lidé mají oproti ostatním lidoopům výrazně delší život – maximum u lovců a sběračů činí v průměru 74,6 let (obr. 9). Pro bonoby, gorily západní a orangutany bornejské nejsou data k dispozici. Vnitrodruhová i mezidruhová variabilita v maximální délce života je poměrně vysoká, v rámci druhů je hodnota variability 4,8, mezi druhy 6.

5. DISKUSE

5.1 Vývoj znalostí životní historie lidoopů

Životní historie goril byla do relativně nedávné doby charakterizována s využitím dat, získaných studiem východních goril (*G. beringei*), konkrétně ekologicky aberantních horských goril. Veškeré informace o životní historii západní goril (*G. gorilla*) pocházely od jedinců chovaných v zajetí, jejichž životní cyklus je však silně ovlivněn chovnými podmínkami. V roce 1995 však započal výzkum v oblasti Mbeli Bai v Národním parku Ndoki, díky kterému můžeme posoudit rozdíly mezi volně žijícími populacemi obou druhů (Breuer et al., 2009). Z mých dat plyne, že věk dosažení pohlavní dospělosti gorilích samců gorily západní je asi 14 let, gorily východní 13 let. V porovnání s tím Mittermeier et al. (2013) uvádí věk dosažení pohlavní dospělosti 18 let u dominantních samců západních goril, 15 let u dominantních samců a 8–12 let u nedominantních samců východních goril. Rozdíly jsou zde evidentně způsobené tím, že jsem nerozdělovala samce do „tříd“ na nedominantní (černohřbeté) a dominantní (stříbrohřbeté) a pohlavní dospělost jsem stanovovala primárně na základě pozorovaných pokusů o kopulaci, tak jako u ostatních druhů. Rowe (1996) uvádí věk dosažení pohlavní dospělosti samců 10 let. Tyto údaje se ovšem zakládají na jedincích chovaných v zajetí, kde mají gorily urychlený vývojový cyklus (Stoinski et al., 2013). Vzhledem ke své velikosti dospívají samice podstatně dříve (obr. 1, 2), ve věku necelých 10 (*G. gorilla*) a 9 let (*G. beringei*). Ve starší literatuře je uváděný věk nižší 6–7 let u *G. beringei* (Mittermeier et al., 2013) nebo 6,5 roku (Rowe, 1996). Tento věk se stanovuje na základě mírného zduření anogenitální oblasti, které se objevuje v období ovulace. Věk prvního porodu byl dohledán pouze pro volně žijící východní gorily. Dochází k němu v 11 letech, případně o rok dříve (Mittermeier et al., 2013). Mláďata obou druhů goril jsou na svých matkách závislá asi 4 roky, u východních goril je někdy uváděný dřívější věk odstavení, přibližně 3 roky (Mittermeier et al., 2013). Meziporodní intervaly jsou 5 let (*G. gorilla*) a 4 roky (*G. beringei*) (obr. 7). Věk posledního porodu 42 let a je téměř shodný napříč všemi druhy velkých lidoopů (obr. 4). Maximální délka života je 45 let (*G. beringei*). Ve starší literatuře je maximální délka života pouze odhadována a to na 40–50 let, vzhledem k nedostatečné délce pozorování (Mittermeier et al., 2013; Rowe, 1996). Moje data tak potvrzují, že životní cyklus západních goril je pomalejší než životní cyklus východních goril. Hlavním důvodem je větší podíl ovoce v potravě západních goril, zejména v porovnání s horskými gorilami (Breuer et al., 2009). V porovnání s ostatními druhy lidoopů u goril pozorujeme zrychlený vývoj, který je připisován specializaci na lépe dostupné potravní zdroje, především bylinnou vegetaci.

Leigh (1994) zkoumal vliv potravní specializace na rychlost růstu u 42 druhů antropoidních primátů a potvrdil, že folivoři rostou rychleji než frugivoři.

Věk dosažení pohlavní dospělosti samic i samců orangutanů ve volné přírodě není znám. Ve starší literatuře je uváděn věk dosažení pohlavní dospělosti samic orangutanů 10–11 let (Mittermeier et al., 2013), případně 7 let u samic a 9,5 let u samců (Rowe, 1996). Údaje z Rowe (1996) se však zakládají na jedincích chovaných v zajetí. Tyto odhady nemusí vypovídat o volně žijících jedincích, vzhledem k tomu, že orangutani jsou vystaveni setrvalému potravnímu stresu (Knott, 1999; Wich et al., 2006). Samice orangutanů nevykazují žádné vnější známky ovulačního cyklu (genitální otoky) a věk dosažení pohlavní dospělosti tak není možné stanovit podle stejných kritérií, jako například u šimpanzů, a zakládá se proto na první pozorované kopulaci (Mittermeier et al., 2013). Pozorování kopulací je však u orangutanů obtížné, vzhledem k solitérnímu a arboreálnímu způsobu života, a na něm založené odhady tak mohou být nepřesné. Samice obou druhů rodí první mládě přibližně ve 14,5 letech, téměř shodně se staršími údaji, 15 let (Mittermeier et al., 2013), 12–15 let (*P. pygmaeus*) a 12–16 let (*P. abelii*) (Rowe, 1996). Věk posledního porodu je u sumaterských orangutanů 42 let. Orangutani mají nejdelší meziporodní interval ze všech lidoopů (obr. 7), v průměru 7 let (*P. pygmaeus*) a 8 let (*P. abelii*), nebo dokonce 9 let (*P. abelii*) (Mittermeier et al., 2013). Extrémní délka meziporodního intervalu je vysvětlována jejich solitérním způsobem života (Mittermeier et al., 2013). Strategie extrémně vysoké mateřské investice se zdá být velmi úspěšná, dle Wich et al. (2004) je úmrtnost potomků orangutanů do jednoho roku třikrát nižší než u šimpanzů a více než dvakrát nižší než u goril. Ve věku dvou a tří let nebyla u mláďat orangutanů pozorovaná žádná mortalita, u goril činí 7 % a u šimpanzů 19 %. Věk odstavení mláďat je u obou druhů 5 let, nebo dokonce 7 let (*P. abelii*) (Mittermeier et al., 2013). Rowe (1996) uvádí věk odstavení 3,5 roku. Rozdíl lze i v tomto případě přičíst rozdílům mezi životem v zajetí a ve volné přírodě. Maximální délka života je necelých 56 let (*P. abelii*). Ve starší literatuře se maximální délka života pohybuje v rozmezí 50–59 let (Mittermeier et al., 2013; Rowe, 1996).

Nejvíce informací o životní historii ze všech lidoopů máme o volně žijících šimpanzích, jejichž výzkum probíhá nejdéle, od 60. let 20. století. Rozdíly mezi chováním u šimpanzů (*P. troglodytes*) a bonobů (*P. paniscus*), např. rozdíly v sociální struktuře, podílu živočišné složky v potravě, různá míra agresivity, používání nástrojů nebo sociosexuální chování, byly vysvětlovány ekologickými, kulturními a demografickými faktory (Campbell et al., 2007; Furuichi, 2009). S přibývajícimi informacemi se ukázalo, že rozdíly mezi těmito druhy nejsou

tak extrémní, jak se donedávna soudilo. Stále však platí, že o bonobech máme výrazně méně informací než o šimpanzích, a to se týká i životní historie (Campbell et al., 2007). Věk dosažení pohlavní dospělosti u samic je 12 (*P. troglodytes*) a 13 let (*P. paniscus*). Mittermeier et al. (2013) uvádí nižší věk: 9–11 let (*P. troglodytes*) a 9–12 let (*P. paniscus*). Během ovulace se objevuje výrazné zarudnutí a otok anogenitální oblasti. První 2 roky pohlavní dospělosti je doba trvání tohoto zduření u šimpanzů nepravidelná, později se objevuje v pravidelném cyklu 10–12 dní, nejnápadnější je v období ovulace. U bonobů přetrvává v omezené míře až 14 dní (Mittermeier et al., 2013). U samců je věk pohlavní dospělosti 15 let (*P. troglodytes*) a 14 let (*P. paniscus*). Ve starší literatuře je věk u samců šimpanzů shodný (Mittermeier et al., 2013), nebo o dva roky nižší (Rowe, 1996). U bonobů je uváděný věk nižší dokonce o 4 roky (Mittermeier et al., 2013). Věk prvního porodu je u samic obou druhů přibližně 14 let. Mittermeier et al. (2013) uvádí věk prvního porodu shodně 13–14 let. Období mezi porody je dlouhé u obou druhů přibližně 5 let. Ve starší literatuře je uváděná délka meziporodního intervalu u bonobů až na 7 let (Mittermeier et al., 2013). Za život mají průměrně téměř 7 potomků a naposledy rodí ve 43 letech (*P. troglodytes*). Mláďata jsou odstavena u obou druhů přibližně ve 4 letech, shodně se staršími údaji. Maximální délka života u šimpanzů napříč lokalitami je 54 let (obr. 9). Ve starší literatuře je maximální délka života pouze odhadována, kvůli nedostatečné délce pozorování a to na 40–50 let (Mittermeier et al., 2013; Rowe, 1996). Starší studie tedy věk dožití poněkud podhodnocovaly.

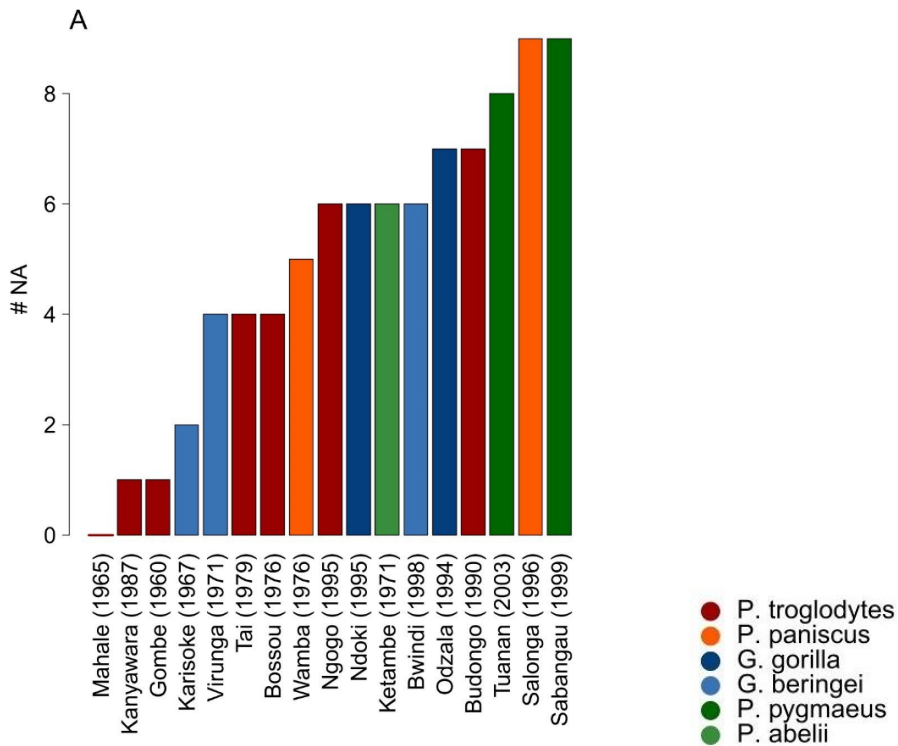
5.2 Vnitrodruhová a mezidruhová variabilita

Znak, který vykazuje největší variabilitu mezi lokalitami (v rámci jednotlivých druhů) je maximální délka života – 4,8 a věk posledního porodu – 4,3. Velmi variabilní je také věk dosažení pohlavní dospělosti u samců – 2,1 a u samic – 1,9. Mezi jednotlivými druhy je největší variabilita opět v maximální délce života – 6. Poté následuje věk dosažení pohlavní dospělosti u samic – 2,8 a věk prvního porodu – 2,2. Na druhou stranu nejnižší vnitrodruhová i mezidruhová variabilita je v počtu porodů jedné samice za rok. Vnitrodruhová variabilita je 0,04 a mezidruhová 0,06 (obr. 5). Vysoká variabilita v maximální délce života (obr. 9) je nejspíše zapříčiněna nedostatečnou délkou pozorování, kdy je maximální dosažený věk pouze odhadnut. V opačném případě je nejnižší variabilita v počtu porodů za jeden rok, kdy je potřeba mnohem kratší pozorování. Pokud by mé výsledky zahrnovaly i fertilitu orangutanů, variabilita by byla určitě podstatně vyšší, vzhledem k jejich mimořádně nízké plodnosti

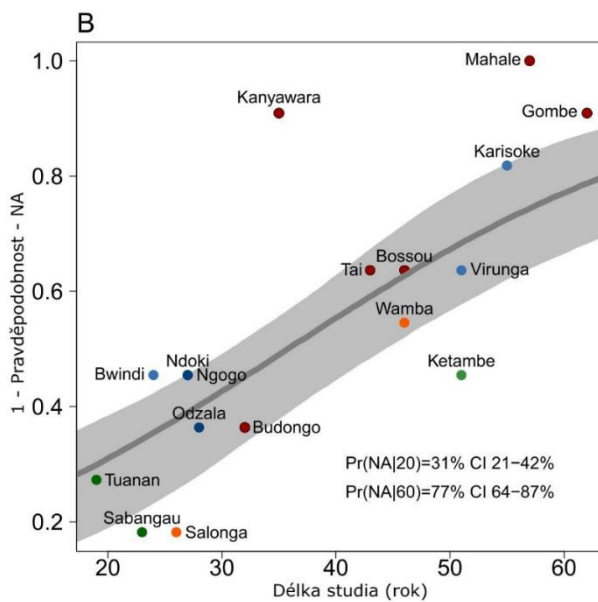
(Wich et al., 2004). Znak, který také vykazuje vysokou variabilitu, je věk dosažení pohlavní dospělosti (obr. 1). Často bývá stanoven dle menarche, ale vnější známky ovulačního cyklu se mohou u šimpanzů objevovat první roky pohlavní dospělosti v nepravidelných intervalech (Mittermeier et al., 2013). Alternativně je stanoven na základě první pozorované kopulace, která ale nemusí být vždy ukazatelem pohlavní dospělosti. Pozorovaná variabilita může být způsobena také odlišnými podmínkami prostředí na dané lokalitě. Dobrým příkladem jsou dvě komunity šimpanzů Ngogo a Kanyawara v Národním parku Kibale. V Ngogo je pozorována nižší míra úmrtnosti, délka života dospělého jedince je delší o více než 10 let a velikost komunity je více než dvojnásobná. Hlavní příčinou těchto rozdílů je nejspíše rozdíl v množství a různorodosti potravy. V Ngogo roste více ovocných stromů, které se v Kanyaware vyskytují jen zřídka. Díky tomu mají šimpanzi v Ngogo vyšší kalorický příjem v delším časovém horizontu (Wood et al., 2017). Dalším příkladem jsou šimpanzi v lesní rezervaci Bossou. Tato oblast se vyznačuje dostatečným celoročním množstvím potravy a minimálním výskytem predátorů, v důsledku toho zde šimpanzi dospívají rychleji než na jiných studovaných lokalitách (Sugiyama, 2004).

V některých případech je variabilita mezi jednotlivými lokalitami daného druhu dokonce větší než rozdíly mezi druhy. Jedná se o věk dosažení pohlavní dospělosti u samců, věk posledního porodu a celkový počet porodů za život samice. Některé znaky vykazují vysokou variabilitu i mezi jednotlivými studiiemi v rámci komunit. Je to především maximální délka života a věk posledního porodu. Hlavní příčinou je i v tomto případě nejspíše nedostatečná délka pozorování. Tito jedinci nebyli pozorováni od narození, takže je věk posledního porodu a smrti pouze přibližný.

5.3 Znalosti životní historie a délka výzkumu



Obr. 10: Studované lokality pro jednotlivé druhy řazené dle absence dat pro 11 vybraných znaků životní historie. Pro oblast Mahale známe hodnoty pro všechny znaky. Nejvyšší absenci dat pozorujeme u oblastí Salonga a Sabangau.



Obr. 11: Závislost absence dat (NA) na délce studia pro jednotlivé studijní lokality. S každými 10 lety studia klesá pravděpodobnost absence dat v průměru o 10–15 %.

Nejvíce informací o životní historii máme o šimpanzích z Mahale, Gombe a Kanyawary (Obr. 10). Životní historie šimpanzů v Mahale, alespoň pokud jde o mnou vybrané znaky, je ještě lépe popsána než u šimpanzů z Gombe, kde výzkum probíhá o pět let déle. Naopak nejméně dat máme od orangutanů v oblasti Sabangau a bonobů v oblasti Salonga (obr. 10). V závislosti na délce studia máme nejvíce informací o komunitě Kanyawara, v NP Kibale, která je studována 36 let (obr. 11). Nedaleká lokalita Ngogo za Kanyawarou výrazně zaostává v množství dat. Nejenomže je Kanyawara sledována o 8 let déle, ale nachází se při okraji parku v blízkosti lidí, takže je lépe přístupná. U studovaných lokalit šimpanzů zaostává oblast Budongo, která je pozorována 33 let, a dosud chybí údaje o 7 znacích z celkových 11. Pro gorily západní je množství informací o jejich životní historii stále omezené. V Národním parku Odzala je výzkum negativně ovlivněn hlavně výskytem viru Ebola, který je příčinou výrazného poklesu jejich populace. V roce 2004 došlo po propuknutí epidemie k poklesu populace o 80–95 % (Robbins et al., 2022). Dobrou vyhlídkou do budoucna pro výzkum goril západních je oblast Mbeli Bai, v Národním parku Ndoki, kde jsou gorily pravidelně sledovány od roku 1995. U goril východních máme vzhledem k délce studia nejvíce informací o populacích v Karisoke a Bwindi. Výzkum goril v Karisoke započala Dian Fosseyová již v roce 1967. V Bwindi začal výzkum o více než 30 let později, ale oblast je velice známou turistickou destinací, kde jsou gorily pozorované na denní bázi. Velmi omezené množství údajů můžeme pozorovat u orangutanů a bonobů. Pozorování orangutanů v jejich přirozeném prostředí je velmi náročné, díky jejich solitérnímu a arboreálnímu způsobu života. Výzkum bonobů v lesní rezervaci Wamba musel být několikrát přerušen kvůli politickým nepokojům (Furuichi et al., 1998). A Salonga je do jisté míry stále neprobádané území, jehož přístupnost je velmi omezená.

Navzdory přibývajícím informacím jsou naše znalosti o životní historii lidoopů stále velmi omezené. Dosud nemáme žádné údaje o životní historii dvou poddruhů šimpanzů: středoafrického (*Pan troglodytes troglodytes*) a nigerijsko-kamerunského (*Pan troglodytes ellioti*), který žije v Nigérii a Kamerunu. Také nemáme žádné údaje o životní historii západních šimpanzů (*Pan troglodytes verus*), kteří obývají nejzápadnější části jeho areálu – lokality Fongoli a Assirik v Senegal, které jsou studované od 70. let a na kterých panuje mnohem sušší podnebí. Zdejší „savanoví šimpanzi“ vykazují řadu behaviorálních zvláštností (např. Pruetz & Bertolani, 2007; Pruetz & Herzog, 2017) a lze předpokládat, že výrazně odlišná bude i jejich životní historie. Dosud nejsou k dispozici žádná data o západních gorilách žijících v Nigérii a Kamerunu (*Gorilla gorilla diehli*) a o nížinné formě východních

goril (*Gorilla gorilla graueri*). Také nemáme žádná data o životní historii dvou poddruhů orangutanů bornejských: severovýchodního (*Pongo pygmaeus morio*) a západního (*Pongo pygmaeus pygmaeus*) a nově popsaneho druhu *Pongo tapanuliensis*, který žije na Sumatře.

5.4 Důsledky pro evoluci lidské životní historie

Srovnávání podobností a rozdílů v životní historii lidoopů a lidí nám pomáhá identifikovat odvozené rysy životní historie člověka. Tyto odvozené rysy vznikly během evoluce naší linie, která se od vývoje našich nejbližších příbuzných odklonila před pěti až sedmi miliony let. Často porovnáváme údaje o životě lovců a sběračů, kteří se podobají svým životním stylem a potravní ekologií moderním lidem před nástupem zemědělství (Robson et al., 2006). Vzhledem k tomu, že rozsah a příčiny variability životní historie mohou být do jisté míry ovlivněny také danými podmínkami prostředí, je důležité srovnávat jedince, žijící v podobných ekologických podmínkách (Walker et al., 2018). Do mého vzorku byly zahrnuté tropické loveckosběračské populace (viz str. 14), pro co možná nejpřesnější srovnání s ostatními lidoopy.

Dokonce i bez přístupu lékařské péče se mohou lidé dožít 70 až 80 let (Howell, 1979; Howell et al., 1996; Lee & Devore, 1968). Na základě mých výsledků 75 let (obr. 9). Tento rozdíl přetrvává i v porovnání s lidoopy v zajetí, kteří mají k dispozici lékařskou péči a dostatečné množství potravy. Nejstarší lidoopi v zajetí se dožívají okolo 60 let (Hof et al., 2002). Také se zdá, že lidé stárnou pomaleji. Finch & Stanford (2004) uvádí, že jakmile šimpanzi dosáhnou 35 let, dochází k úbytku jejich tělesné hmotnosti a projevují se známky stárnutí, jako je povislá kůže, pomalé pohyby nebo výrazné opotřebení zubů. Studie lovců a sběračů ukázaly, že svalová síla, používaná jako indikátor stáří, klesá po několik desítek let. Rozdílné tempo stárnutí by mohlo být důvodem variability v maximální délce života (Hawkes, 2003).

Mezi další důležité znaky, používané v komparativních analýzách životní historie, patří věk dosažení pohlavní dospělosti u samic a věk prvního porodu. Pozorované hodnoty jsou často interpretované jako prodloužení vývojového období po odštěpení linií *Pan* a *Homo*. (Walker et al., 2018). Věk prvního porodu u lovců a sběračů se v průměru pohybuje okolo 19,5 let (Robson et al., 2006). Z různých zdrojů vyplývá, že věk prvního porodu u lidí je oproti šimpanzům prodloužen o 5–8 let (Bogin, 1998; Gurven, 2012; Kelley & Schwartz, 2012; Robson & Wood, 2008; Schultz, 1969), podle mých výsledků o 5 let (obr. 3). Při odhadování věku těchto událostí však existují faktory, které tento odhad ztěžují. Je třeba zmínit, že je

potřeba pozorovat mnoho samic po několik desítek let, což se děje ve volné přírodě pouze u několika málo populací. Samice šimpanzů také v období dospívání zpravidla emigrují ze své rodné skupiny do jiné. U těchto samic pak zpravidla není zaznamenán první porod, protože jen zřídkakdy je na studovaných lokalitách sledováno více komunit najednou (Walker et al., 2018).

Druhy s pomalou životní historií mají obecně dlouhé intervaly mezi porody a odstavují svá mláďata v pozdějším věku. To platí i pro lidoopy, především šimpanze a orangutany. I přesto, že lidé mají nejpomalejší životní historii ze všech lidoopů, mají výrazně kratší období mezi porody a odstavují své děti dříve. Průměrný věk odstavení dětí lovců a sběračů je 3 roky a délka meziporodního intervalu 4 roky (Robson et al., 2006), podle mých výsledků 2,7 a 3,2 let (obr. 7, 8). Na rozdíl od ostatních lidoopů u lidí nesouvisí věk odstavení s nutriční nezávislostí. Děti jsou ještě dlouhou dobu závislé na pomoci své matky nebo ostatních dospělých jedinců. Matky mají tak obvykle více závislých potomků najednou (Robson et al., 2006). Bylo navrženo mnoho způsobů, jak odhadnou věk odstavení u lidí na základě jiných parametrů životní historie. U většiny z nich však vyplývá pozdější věk odstavení. Charnov & Berrigan (1993) uvádí, že věk odstavení by měl nastat v okamžiku, kdy potomek dosáhne jedné třetiny hmotnosti matky, jako je tomu i u jiných savců. Této hmotnosti děti dosahují v 6,4 letech. Smith (1992) naopak tvrdí, že doba odstavení u dětí by měla korelovat s prořezáním prvního stálého chrupu, jako je tomu i u jiných primátů. U dětí toto období nastává v 6,5 letech. Vztah mezi výskytem chrupu a proměnných v životní historii, by mohl být ukazatelem evolučního vývoje lidoopů. Schultz (1969) označil období růstu mléčných zubů za počátek dětství a období prvního trvalého chrupu jako počátek dospělosti. Někdy se uvádí věk odstavení v korelaci šestinásobku délky březosti, tedy 4,5 roku, případně období dokončení vývoje imunitního systému, pro který je vhodný přísun mateřského mléka, toto období nastává asi v 6 letech (Dettwyler, 1999). Zdá se, že věk ukončení reprodukce je v rámci lidoopů velmi podobný, což potvrzují i mé výsledky (obr. 4). Více zdrojů uvádí, že plodnost klesá ve věku 45 let (Boesch & Boesch-Achermann, 2000; Nishida et al., 1990; Sugiyama, 2004). Lidé však mají výrazně prodloužený život po reprodukčním období, oproti ostatním lidoopům stárnou výrazně pomaleji. U ostatních druhů pozorujeme těsnější korelaci mezi reprodukčním a somatickým stárnutím (Robson et al., 2006).

6. ZÁVĚR

Z porovnání mých údajů s údaji používanými v komparativních studiích neplynou žádné zásadní rozdíly. Starší literatura obsahuje údaje, založené na chovu v zajetí, kde jsou rozdíly v údajích velké. Tyto údaje evidentně nevypovídají mnoho o životní historii volně žijících lidoopů. Nejvíce informací o životní historii máme o šimpanzích populacích z lokalit Mahale, Gombe a Kanyawara a populacích horských goril z lokalit Karisoke a Bwindi. Jedná se vesměs o lokality, na kterých jsou lidoopi studováni nejdéle. Relativně omezené znalosti máme o životní historii bonobů a orangutanů. Bonobové jsou studováni po kratší dobu, u orangutanů zřejmě hraje roli jejich soliterní a arboreální způsob života.

Nejvyšší vnitrodruhovou i mezidruhovou variabilitu vykazuje maximální délka života. V rámci druhů je vysoká variabilita také ve věku posledního porodu a věku dosažení pohlavní dospělosti u samic i samců. Vysoká variabilita mezi druhy je ve věku dosažení pohlavní dospělosti u samic a také ve věku prvního porodu. Na druhou stranu nejnižší variabilita v rámci druhů i mezi druhy je v počtu porodů samice za rok.

Poměrně překvapivým zjištěním mé práce je to, že o životní historii volně žijících lidoopů toho stále víme velmi málo. Týká se to i lokalit, na kterých jsou lidoopi studováni po desítky let. Pro několik poddruhů a jeden nově popsany druh nejsou k dispozici žádné údaje o životní historii.

V porovnání s ostatními lidoopy lidé dospívají déle a matky rodí své první potomky asi o 5 let později. Také stárnou pomaleji, mají výrazně prodlouženou délku života, minimálně o 20 let. Mezi nejprekvapivější odvozené rysy v naší vývojové linii patří nízký věk mláďat při odstavení a krátké meziporodní intervaly, což vede k tomu, že matky mají často více na sobě závislých potomků současně. Věk ukončení reprodukce a fertilita jsou téměř shodné u všech druhů lidoopů, tyto znaky jsou tedy společnou vlastností životní historie těchto druhů.

Mé výsledky z větší části potvrzují ustanovené rozdíly v životní historii lidí a lidoopů, ale zároveň poukazují na velkou vnitrodruhovou variabilitu, která je pravděpodobností silně podhodnocená vzhledem k tomu, že o tom, jak mnohé druhy ve volné přírodě žijí, máme zatím jen velmi kusé informace.

7. SEZNAM LITERATURY

AMPUMUZA, Ch. a C. DRIESSEN, 2021. Gorilla habituation and the role of animal agency in conservation and tourism development at Bwindi, South Western Uganda. *Environment and Planning E: Nature and Space*. 4(4), 1601-1621. ISSN 2514-8486. Dostupné z: doi:10.1177/2514848620966502

ANDERSON, D. P., E. V. NORDHEIM, T. C. MOERMOND, Z. B. GONE BI a Ch. BOESCH, 2005. Factors Influencing Tree Phenology in Tai National Park, Cote d'Ivoire. *Biotropica*. 37(4), 631-640. ISSN 0006-3606. Dostupné z: doi:10.1111/j.1744-7429.2005.00080.x

BABWETEERA, F., D. SHEIL, V. REYNOLDS, A.J. PLUMPTRE, K. ZUBERBUHLER, C.M. HILL, A. WEBBER a M. TWEHEYO, 2011. Environmental and anthropogenic changes in and around Budongo Forest Reserve. 39-55.

BERBESQUE, J. C., B. M. WOOD, A. N. CRITTENDEN, A. MABULLA a F. W. MARLOWE, 2016. Eat first, share later: Hadza hunter-gatherer men consume more while foraging than in central places. *Evolution and Human Behavior*. 37(4), 281-286. ISSN 10905138. Dostupné z: doi: 10.1016/j.evolhumbehav.2016.01.003

BIGONI, F., C. DALMONEGO, G. SAFFIRIO a R. STANYON, 2012. The Natural History Museum of Florence and collaborative anthropology: The Yanomami of the Catrimani region. 129-131. Dostupné z: doi:10.2424/ASTSN.M.2012.20

BLURTON JONES, N. G., K. HAWKES a J. F. O'CONNELL, 2002. Antiquity of postreproductive life: Are there modern impacts on hunter-gatherer postreproductive life spans? *American Journal of Human Biology*. 14(2), 184-205. ISSN 1042-0533. Dostupné z: doi:10.1002/ajhb.10038

BOESCH, Ch. a H. BOESCH-ACHERMANN, 2000. *The Chimpanzees of the Tai-Forest: Behavioural Ecology and Evolution*. Oxford University Press. ISBN 9780198505082.

BOGIN, B., 1998. Evolutionary hypotheses for human childhood. 104(S25), 63-89.

BREUER, T., M. BREUER-NDOUNDOU HOCKEMBA a S. STRINDBERG, 2021. Factors Influencing Density and Distribution of Great Ape Nests in the Absence of Human Activities.

International Journal of Primatology. 42(4), 640-665. ISSN 0164-0291. Dostupné z: doi:10.1007/s10764-021-00229-z

BREUER, T., M. BREUER-NDOUNDOU HOCKEMBA, C. OLEJNICZAK, R. J. PARNELL a E. J. STOKES, 2009. Physical maturation, life-history classes and age estimates of free-ranging western gorillas-insights from Mbeli Bai, Republic of Congo. American Journal of Primatology. 71(2), 106-119. ISSN 02752565. Dostupné z: doi:10.1002/ajp.20628

BUTYNSKI, T. M., 2003. The robust chimpanzee *Pan troglodytes*: Taxonomy, distribution, abundance, and conservation status. In: KORMOS, Rebecca, Christophe BOESCH, Mohamed I. BAKARR a Thomas M. BUTYNSKI. West African Chimpanzees: Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Primate Specialist Group, s. 5-12. ISBN 2-8317-0733-1.

CAILLAUD, D., F. NDAGIJIMANA, A. J. GIARRUSSO, V. VECCELLIO a T. S. STOINSKI, 2014. Mountain gorilla ranging patterns: Influence of group size and group dynamics. American Journal of Primatology. 76(8), 730-746. ISSN 02752565. Dostupné z: doi:10.1002/ajp.22265

CAMPBELL, Ch. J., A. FUENTES, K. C. MACKINNON, S. BEARDER a M. PANGER, 2007. Primates in Perspective. New York: Oxford University Press. ISBN 9780195171341.

CAPILLA, B. R., I. P. KULU, P. B. SINTES, K. KUSIN, Y. ERMIASI, M. HARRISON, S. HUSSON a H. MORROGH-BERNARD, 2017. LESSONS FROM HABITAT PROTECTION AND RESTORATION IN THE SABANGAU FOREST, CENTRAL KALIMANTAN. 199-208.

CARPANETO, G. a F. GERMI, 1989. The mammals in the zoological culture of the Mbuti Pygmies in north-eastern Zaire. 1, 1-83.

CARPENTER, B., A. GELMAN, M. D. HOFFMAN, et al., 2017. Stan: A Probabilistic Programming Language. Journal of Statistical Software. 76(1). ISSN 1548-7660. Dostupné z: doi:10.18637/jss.v076.i01

CARVALHO, J. S., F. A. STEWART, T. A. MARQUES, et al., 2022. Spatio-temporal changes in chimpanzee density and abundance in the Greater Mahale Ecosystem, Tanzania. Ecological Applications. 32(8). ISSN 1051-0761. Dostupné z: doi:10.1002/eap.2715

- DAVIS, J. T., K. MENGERSEN, N. K. ABRAM, M. ANCRENAZ, J. A. WELLS, E. MEIJAARD a J. M. KAMILAR, 2013. It's Not Just Conflict That Motivates Killing of Orangutans. PLoS ONE. 8(10). ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi: 10.1371/journal.pone.0075373
- DAVISON, R. J., M. D. GURVEN a M. FUJIWARA, 2021. Human uniqueness? Life history diversity among small-scale societies and chimpanzees. PLOS ONE. 16(2). ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi: 10.1371/journal.pone.0239170
- DE LONG, R., 2003. SNAKES IN KETAMBE, LEUSER ECOSYSTEM, SUMATRA, INDONESIA. *Litteratura Serpentina*. 23(1).
- DETTWYLER, K. A., 1999. A Natural Age of Weaning. Department of Anthropology, Texas A and M University.
- DEVOS, C., C. SANZ, D. MORGAN, J. ONONONGA, N. LAPORTE a M. HUYNEN, 2008. Comparing ape densities and habitats in northern Congo: surveys of sympatric gorillas and chimpanzees in the Odzala and Ndoki regions. *American Journal of Primatology*. 70(5), 439-451. ISSN 02752565. Dostupné z: doi:10.1002/ajp.20514
- DYBLE, M., A. B. MIGLIANO, A. E. PAGE a D. SMITH, 2021. Relatedness within and between Agta residential groups. *Evolutionary Human Sciences*. 3. ISSN 2513-843X. Dostupné z: doi:10.1017/ehs.2021.46
- DUDA, Pavel a Jan ZRZAVÝ, 2013. Evolution of life history and behavior in Hominidae: Towards phylogenetic reconstruction of the chimpanzee–human last common ancestor. *Journal of Human Evolution*. 65(4), 424-446. ISSN 00472484. Dostupné z: doi: 10.1016/j.jhevol.2013.07.009
- EMBER, C. R. 2020. Hunter-Gatherers (Foragers). The Human Relations Area Files.
- EMERY THOMPSON, M., M. N. MULLER, Z. P. MACHANDA, E. OTALI a R. W. WRANGHAM, 2020. The Kibale Chimpanzee Project: Over thirty years of research, conservation, and change. *Biological Conservation*. 252. ISSN 00063207. Dostupné z: doi: 10.1016/j.biocon.2020.108857

FINCH, C. E. a C. B. STANFORD, 2004. Meat-Adaptive Genes and the Evolution of Slower Aging in Humans. *The Quarterly Review of Biology*. 79(1), 3-50. ISSN 0033-5770. Dostupné z: doi:10.1086/381662

FORMENTY, P., Ch. BOESCH, M. WYERS, C. STEINER, F. DONATI, F. DIND, F. WALKER a B. LE GUENNO, 1999. Ebola Virus Outbreak among Wild Chimpanzees Living in a Rain Forest of Cote d'Ivoire. *The Journal of Infectious Diseases*. 179(1), S120-S126. ISSN 0022-1899. Dostupné z: doi:10.1086/514296

FOWLER, A. a V. SOMMER, 2007. Subsistence Technology of Nigerian Chimpanzees. *International Journal of Primatology*. 28(5), 997-1023. ISSN 0164-0291. Dostupné z: doi:10.1007/s10764-007-9166-0

FRUTH, B., E. A. WILLIAMSON a M. C. RICHARDSON, 2013. Bonobo *Pan paniscus*. In: MITTERMEIER, R. A., A. B. RYLANDS a D. E. WILSON. *Handbook of the Mammals of the World Volume 3: Primates*. Barcelona, Spain: Lynx Edicions, s. 853–854.

FRUTH, B., N. B. IKOMBE, G. K. MATSHIMBA, S. METZGER, D. M. MUGANZA, R. MUNDRY a A. FOWLER, 2014. New evidence for self-medication in bonobos: *Manniophyton fulvum* leaf- and stemstrip-swallowing from LuiKotale, Salonga National Park, DR Congo. *American Journal of Primatology*. 76(2), 146-158. ISSN 02752565. Dostupné z: doi:10.1002/ajp.22217

FURUICHI, T., 2009. Factors underlying party size differences between chimpanzees and bonobos: a review and hypotheses for future study. *Primates*. 50(3), 197-209. ISSN 0032-8332. Dostupné z: doi:10.1007/s10329-009-0141-6

FURUICHI, T., G. IDANI, H. IHOBÉ, et al., 1998. Population Dynamics of Wild Bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba. *International Journal of Primatology*. 19(6), 1029-1043. ISSN 01640291. Dostupné z: doi:10.1023/A:1020326304074

GELMAN, A. a J. HILL, 2006. *Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models*. 2012-09-05. Dostupné z: doi:10.1017/CBO9780511790942

GOODALL, J., 1986. *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 673 s. ISBN 0674116496.

GOOSSENS, B., L. CHIKHI, M. F. JALIL, M. ANCRENAZ, I. LACKMAN-ANCRENAZ, M. MOHAMED, P. ANDAU a M. W. BRUFORD, 2005. Patterns of genetic diversity and migration in increasingly fragmented and declining orang-utan (*Pongo pygmaeus*) populations from Sabah, Malaysia. *Molecular Ecology*. 14(2), 441-456. ISSN 09621083. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-294X.2004.02421.x

GURVEN, M., 2012. Human survival and life history in evolutionary perspective. In: MITANI, J., J. CALL, P. KAPPELER, R. PALOMBIT a J. SILK. *The Evolution of Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press, s. 293–314.

GURVEN, M., J. STIEGLITZ, B. TRUMBLE, A. D. BLACKWELL, B. BEHEIM, H. DAVIS, P. HOOPER a H. KAPLAN, 2017. The Tsimane Health and Life History Project: Integrating anthropology and biomedicine. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 26(2), 54-73. ISSN 10601538. Dostupné z: doi:10.1002/evan.21515

HASHIMOTO, Ch., Y. TASHIRO, D. KIMURA, T. ENOMOTO, E. J. INGMANSON, G. IDANI a T. FURUICHI, 1998. Habitat Use and Ranging of Wild Bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba. *International Journal of Primatology*. 19(6), 1045-1060. ISSN 01640291. Dostupné z: doi:10.1023/A:1020378320913

HAWKES, K., 2003. Grandmothers and the evolution of human longevity. *American Journal of Human Biology*. 15(3), 380-400. ISSN 1042-0533. Dostupné z: doi:10.1002/ajhb.10156

HEADLAND, T. N, 1983. An ethnobotanical anomaly: The dearth of binomial specifics in a folk taxonomy of a Negrito hunter-gatherer society in the Philippines. *Journal of Ethnobiology*. 3(2), 109-120.

HERLOSKY, K. N., D. C. BENYSHEK, I. A. MABULLA, a A. N. CRITTENDEN, 2020. Postpartum Maternal Mood Among Hadza Foragers of Tanzania: A Mixed Methods Approach. *Culture, Medicine, and Psychiatry*. 44(3), 305-332. ISSN 0165-005X. Dostupné z: doi:10.1007/s11013-019-09655-4

HICKEY, J. R., J. NACKONEY, N. P. NIBBELINK, et al., 2013. Human proximity and habitat fragmentation are key drivers of the rangewide bonobo distribution. *Biodiversity and Conservation*. 22(13-14), 3085-3104. ISSN 0960-3115. Dostupné z: doi:10.1007/s10531-013-0572-7

HILL, K. a J. PADWE, 2000. Sustainability of Aché hunting in the Mbaracayu Reserve, Paraguay. In: ROBINSON, J. a E. BENNETT. Hunting for Sustainability in Tropical Forests. Columbia University Press, s. 79-105. ISBN 9780231109772.

HOCKINGS, K. J., J. R. ANDERSON a T. MATSUZAWA, 2010. Flexible feeding on cultivated underground storage organs by rainforest-dwelling chimpanzees at Bossou, West Africa. *Journal of Human Evolution*. 58(3), 227-233. ISSN 00472484. Dostupné z: doi: 10.1016/j.jhevol.2009.11.004

HOCKINGS, K. J., J. R. ANDERSON a T. MATSUZAWA, 2012. Socioecological adaptations by chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, inhabiting an anthropogenically impacted habitat. *Animal Behaviour*. 83(3), 801-810. ISSN 00033472. Dostupné z: doi: 10.1016/j.anbehav.2012.01.002

HOF, P. R., E. P. GILISSEN, C. C. SHERWOOD, et al., 2002. Comparative Neuropathology of Brain Aging in Primates. *Aging in Nonhuman Primates*. Basel: KARGER, 2002, 130-154. *Interdisciplinary Topics in Gerontology*. ISBN 3-8055-7312-X. Dostupné z: doi:10.1159/000061462

HOHMANN, G., A. FOWLER, V. SOMMER a S. ORTMANN, 2006. Frugivory and gregariousness of Salonga bonobos and Gashaka chimpanzees: the influence of abundance and nutritional quality of fruit. In: HOHMANN, G., M.M. ROBBINS a C. BOESCH. *Feeding Ecology in Apes and Other Primates*. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press, s. 123–159.

HOHMANN, G. a B. FRUTH, 2007. New Records on Prey Capture and Meat Eating by Bonobos at Lui Kotale, Salonga National Park, Democratic Republic of Congo. *Folia Primatologica*. 79(2), 103-110. ISSN 0015-5713. Dostupné z: doi:10.1159/000110679

HOWELL, N., 1979. *Demography of the Dobe !Kung*. New York: Academic Press. ISBN 9780202306490

HOWELL, N., K. HILL a A. M. HURTADO, 1996. Ache Life History: The Ecology and Demography of a Foraging People. *Population and Development Review*. 22(4). ISSN 00987921. Dostupné z: doi:10.2307/2137817

HURTADO, A. M. a K. R. HILL, 1990. Seasonality in a Foraging Society: Variation in Diet, Work Effort, Fertility, and Sexual Division of Labor among the Hiwi of Venezuela. *Journal of Anthropological Research*. 46(3), 293-346.

CHARNOV, E. L. a D. BERRIGAN, 1993. Why do female primates have such long lifespans and so few babies? or Life in the slow lane. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 1(6), 191-194. ISSN 10601538. Dostupné z: doi:10.1002/evan.1360010604

IDANI, G., S. KURODA, T. KANO a R. ASATO, 1994. Floral Lists from Five Study Sites of Apes in the African Tropical Forests. Flora and Vegetation of Wamba Forest, Central Zaire with Reference to Bonobo (*Pan paniscus*) Foods. *Tropics*. 3(3/4), 309-332. ISSN 0917-415X. Dostupné z: doi:10.3759/tropics.3.309

JONES, J. H., 2011. Primates and the Evolution of Long, Slow Life Histories. *Current Biology*. 21(18), R708-R717. ISSN 09609822. Dostupné z: doi: 10.1016/j.cub.2011.08.025

KELLEY, J. a G. T. SCHWARTZ, 2012. Life-History Inference in the Early Hominins *Australopithecus* and *Paranthropus*. *International Journal of Primatology*. 33(6), 1332-1363. ISSN 0164-0291. Dostupné z: doi:10.1007/s10764-012-9607-2

KENFACK, Ch. E., 2013. The Virunga Landscape. Brief. Center for International Forestry Research, 18.

KNOTT, Ch. D., 1999. Changes in Orangutan Caloric Intake, Energy Balance, and Ketones in Response to Fluctuating Fruit Availability. *International Journal of Primatology*. 19(6), 1061-1079. ISSN 01640291. Dostupné z: doi:10.1023/A:1020330404983

LEE, R. B., 2012. The Dobe Ju/'hoansi: Fourth edition. University of Toronto. ISBN 978-1-111-82877-6.

LEE, R. B. a I. DEVORE, 1968. *Man the Hunter*. New York: Routledge, 432 s. Dostupné z: doi:10.4324/9780203786567

LEIGH, S. R., 1994. Ontoanetic correlates of diet in anthropoid primates. *American Journal of Physical Anthropology*. 94(4), 499-522. ISSN 0002-9483. Dostupné z: doi:10.1002/ajpa.1330940406 Leigh, 1994

MANDUELL, KIRSTEN L., MARK E. HARRISON a SUSANNAH K. S. THORPE, 2012. Forest Structure and Support Availability Influence Orangutan Locomotion in Sumatra and

Borneo. *American Journal of Primatology*. 74(12), 1128-1142. ISSN 02752565. Dostupné z: doi:10.1002/ajp.22072

MAVAH, G. A., S. M. FUNK, B. CHILD, M. E. SWISHER, R. NASI a J. E. FA, 2018. Food and livelihoods in park-adjacent communities: The case of the Odzala Kokoua National Park. *Biological Conservation*. 222, 44-51. ISSN 00063207. Dostupné z: doi: 10.1016/j.biocon.2018.03.036

MCELREATH, R., 2020. *Statistical rethinking: a Bayesian course with examples in R and Stan*. Second edition. Boca Raton. ISBN 978-036-7139-919.

MITANI, J. C. a D. P. WATTS, 2005. Correlates of territorial boundary patrol behaviour in wild chimpanzees. *Animal Behaviour*. 70(5), 1079-1086. ISSN 00033472. Dostupné z: doi: 10.1016/j.anbehav.2005.02.012

MITTERMEIER, R. A., A. B. RYLANDS a D. E. WILSON, 2013. *Handbook of the Mammals of the World: 3. Primates*. Barcelona: Lynx Edicions, 952 s. ISBN 9788496553897.

NISHIDA, T., H. TAKASAKI a Y. TAKAHATA, 1990. Demography and Reproductive Profiles in "The chimpanzees of the Mahale Mountains: Sexual and Life History Strategies." In: NISHIDA, Toshisada. *The Chimpanzees of the Mahale Mountains: Sexual and Life History Strategies*. University of Tokyo Press, s. 63-96.

NISHIDA, T., N. CORP, M. HAMAI, et al., 2003. Demography, female life history, and reproductive profiles among the chimpanzees of Mahale. *American Journal of Primatology*. 59(3), 99-121. ISSN 0275-2565. Dostupné z: doi:10.1002/ajp.10068

NKURUNUNGI, J. B., J. GANAS, M. M. ROBBINS a C. B. STANFORD, 2004. A comparison of two mountain gorilla habitats in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *African Journal of Ecology*. 42(4), 289-297. ISSN 0141-6707. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2028.2004.00523.x

PARNELL, R. J., 2002. Group size and structure in western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) at Mbeli Bai, Republic of Congo. *American Journal of Primatology*. 56(4), 193-206. ISSN 0275-2565. Dostupné z: doi:10.1002/ajp.1074

- PAULA, J. S., N. H. MEDINA a A. A. V. CRUZ, 2002. Trachoma among the Yanomami Indians. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*. 35(10), 1153-1157. ISSN 0100-879X. Dostupné z: doi:10.1590/S0100-879X2002001000007
- PERGE, E. a A. MCKAY, 2016. Forest clearing, livelihood strategies and welfare: Evidence from the Tsimane' in Bolivia. *Ecological Economics*. 126, 112-124. ISSN 09218009. Dostupné z: doi: 10.1016/j.ecolecon.2016.03.017
- PINTEA, L., A. E. PUSEY, M. L. WILSON, I. C. GILBY, D. A. COLLINS, S. KAMENYA a J. GOODALL, 2011. Long-term changes in the ecological factors surrounding the chimpanzees of Gombe National Park. *Nova Science Publishers*, 194-210.
- POSA, M. R. C. a D. A. MARQUES, 2012. Peat swamp forest birds of the Tuanan research station, Central Kalimantan, Indonesia, with notes on habitat specialists. *Forktail*. 28, 29-37.
- PRUETZ, Jill D. a Nicole M. HERZOG, 2017. Savanna Chimpanzees at Fongoli, Senegal, Navigate a Fire Landscape. *Current Anthropology*. 58(S16), S337-S350. ISSN 0011-3204. Dostupné z: doi:10.1086/692112
- PRUETZ, Jill D. a Paco BERTOLANI, 2007. Savanna Chimpanzees, *Pan troglodytes* versus, Hunt with Tools. *Current Biology*. 17(5), 412-417. ISSN 09609822. Dostupné z: doi: 10.1016/j.cub.2006.12.042
- PUSEY, A. E., L. PINTEA, M. L. WILSON, S. KAMENYA a J. GOODALL, 2007. The Contribution of Long-Term Research at Gombe National Park to Chimpanzee Conservation. *Conservation Biology*. 21(3), 623-634. ISSN 0888-8892. Dostupné z: doi:10.1111/j.1523-1739.2007.00704.x
- REINARTZ, G. E., I. B. ISIA, M. NGAMANKOSI a L. W. WEMA, 2006. Effects of Forest Type and Human Presence on Bonobo (*Pan paniscus*) Density in the Salonga National Park1. *International Journal of Primatology*. 27(2), 603-634. ISSN 0164-0291. Dostupné z: doi:10.1007/s10764-006-9020-9
- REYNOLDS, V., 2005. *The Chimpanzees of the Budongo Forest: Ecology, Behaviour, and Conservation*. Oxford University Press, 297 s. ISBN 0198515464.

- ROBBINS, A. M., M. L. MANGUETTE, T. BREUER, et al., 2022. Population dynamics of western gorillas at Mbeli Bai. PLOS ONE. 17(10). ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi: 10.1371/journal.pone.0275635
- ROBBINS, M. M. a A. M. ROBBINS, 2004. Simulation of the population dynamics and social structure of the Virunga mountain gorillas. American Journal of Primatology. 63(4), 201-223. ISSN 0275-2565. Dostupné z: doi:10.1002/ajp.20052
- ROBBINS, M. M. a A. M. ROBBINS, 2018. Variation in the social organization of gorillas: Life history and socioecological perspectives. Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews. 27(5), 218-233. ISSN 10601538. Dostupné z: doi:10.1002/evan.21721
- ROBBINS, M. M., M. GRAY, E. KAGODA a A. M. ROBBINS, 2009. Population dynamics of the Bwindi mountain gorillas. Biological Conservation. 142(12), 2886-2895. ISSN 00063207. Dostupné z: doi: 10.1016/j.biocon.2009.07.010
- ROBSON, S. L. a B. WOOD, 2008. Hominin life history: reconstruction and evolution. Journal of Anatomy. 212(4), 394-425. ISSN 0021-8782. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-7580.2008.00867.x
- ROBSON, S. L., K. HAWKES a C. P. VAN SCHAIK, 2006. The derived features of human life history. Santa Fe: School of American Research Press, 17-44
- ROSINGER, A. Y., 2018. Household water insecurity after a historic flood: Diarrhea and dehydration in the Bolivian Amazon. 197, 192-202. ISSN 02779536. Dostupné z: doi: 10.1016/j.socscimed.2017.12.016
- ROWE, N., J. GOODALL a R. A. MITTERMEIER, 1996. The Pictorial Guide to the Living Primates. Pogonias Press, 263 s. ISBN 9780964882515.
- ROWE, N., M. MYERS, J. GOODALL, R. A. MITTERMEIER a A. B. RYLANDS, 2016. All the World's Primates. Pogonias Press, 777 s. ISBN 9781940496054.
- RUSSON, A. E., S. A. WICH, M. ANCRENAZ, et al., 2008. Geographic variation in orangutan diets. Orangutans. Oxford University Press, 2008-12-11, 135-156. ISBN 9780199213276. Dostupné z: doi:10.1093/acprof:oso/9780199213276.003.0009
- SCHULTZ, A. H., 1969. The life of primates: The Universe natural history series. Universe Books. ISBN 0876631081.

- SMITH, B. H., 1992. Life history and the evolution of human maturation. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 1(4), 134-142. ISSN 10601538. Dostupné z: doi:10.1002/evan.1360010406
- STANFORD, C. B. a J. B. NKURUNUNGI, 2003. Behavioral Ecology of Sympatric Chimpanzees and Gorillas in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda: Diet. *International Journal of Primatology*. 24(4), 901-918. ISSN 01640291. Dostupné z: doi:10.1023/A:1024689008159
- STOINSKI, T. S., B. PERDUE, T. BREUER a M. P. HOFF, 2013. Variability in the developmental life history of the genus Gorilla. *American Journal of Physical Anthropology*. n/a-n/a. ISSN 00029483. Dostupné z: doi:10.1002/ajpa.22301
- STRINDBERG, S., F. MAISELS, E. A. WILLIAMSON, et al., 2018. Guns, germs, and trees determine density and distribution of gorillas and chimpanzees in Western Equatorial Africa. *Science Advances*. 4(4). ISSN 2375-2548. Dostupné z: doi:10.1126/sciadv.aar2964
- SUGIYAMA, Y., 2004. Demographic parameters and life history of chimpanzees at Bossou, Guinea. *American Journal of Physical Anthropology*. 124(2), 154-165. ISSN 0002-9483. Dostupné z: doi:10.1002/ajpa.10345
- SUMABILA, A. a M. REYES LUGO, 2007. An emic approach, representation and clasification of mosquitoes among the cuiva people. 71-88.
- TELEKI, G., E. E. HUNT a J. H. PFIFFERLING, 1976. Demographic observations (1963–1973) on the chimpanzees of Gombe National Park, Tanzania. *Journal of Human Evolution*. 5(6), 559-598. ISSN 00472484. Dostupné z: doi:10.1016/0047-2484(76)90004-X
- TERADA, S., J. NACKONEY, T. SAKAMAKI, M. N. MULAVWA, T. YUMOTO a T. FURUICHI, 2015. Habitat use of bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba: Selection of vegetation types for ranging, feeding, and night-sleeping. *American Journal of Primatology*. 77(6), 701-713. ISSN 02752565. Dostupné z: doi:10.1002/ajp.22392
- TWEHEYO, M., K. A. LYE a R. B. WELADJI, 2004. Chimpanzee diet and habitat selection in the Budongo Forest Reserve, Uganda. *Forest Ecology and Management*. 188(1-3), 267-278. ISSN 03781127. Dostupné z: doi: 10.1016/j.foreco.2003.07.028

VAN DER HOEK, Y., D. TUYISINGIZE, W. ECKARDT, N. GARRIGA a M. A. DERHÉ, 2019. Spatial variation in anuran richness, diversity, and abundance across montane wetland habitat in Volcanoes National Park, Rwanda. *Ecology and Evolution*. 9(7), 4220-4230. ISSN 2045-7758. Dostupné z: doi:10.1002/ece3.5054

VAN KRUNKELSVEN, E., I. B. LSIA a D. DRAULANS, 2000. A survey of bonobos and other large mammals in the Salonga National Park, Democratic Republic of Congo. *Oryx*. 34(3), 180-187. ISSN 0030-6053. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-3008.2000.00117.x

VEGA, C., J. ORELLANA, M. OLIVEIRA, S. HACON a P. BASTA, 2018. Human Mercury Exposure in Yanomami Indigenous Villages from the Brazilian Amazon. *International Journal of Environmental Research and Public Health*. 15(6). ISSN 1660-4601. Dostupné z: doi:10.3390/ijerph15061051

VERBEKEN, J., R. GOOSSENS, P. DE MAEYER, J. LAVREAU a L. DE TEMMERMAN, 2005. Classification of the vegetation in the Virunga National Park (D.R. Congo) by integrating past mission reports into Landsat-TM and Terra Aster sensors. ISBN 90 5966 003 X.

VOGEL, E. R., S. E. ALAVI, S. S. UTAMI-ATMOKO, et al., 2017. Nutritional ecology of wild Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus wurmbii*) in a peat swamp habitat: Effects of age, sex, and season. *American Journal of Primatology*. 79(4), 1-20. ISSN 0275-2565. Dostupné z: doi:10.1002/ajp.22618

WAKEFIELD, M. L., 2008. Grouping Patterns and Competition Among Female Pan troglodytes schweinfurthii at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology*. 29(4), 907-929. ISSN 0164-0291. Dostupné z: doi:10.1007/s10764-008-9280-7

WALKER, K. K., Ch. S. WALKER, J. GOODALL a A. E. PUSEY, 2018. Maturation is prolonged and variable in female chimpanzees. *Journal of Human Evolution*. 114, 131-140. ISSN 00472484. Dostupné z: doi: 10.1016/j.jhevol.2017.10.010

WICH, Serge A., et al. Life history of wild Sumatran orangutans (*Pongo abelii*). *Journal of human evolution*, 2004, 47.6: 385-398.

WICH, S. A., E. MEIJAARD, A. J. MARSHALL, et al., 2008. Distribution and conservation status of the orang-utan (*Pongo spp.*) on Borneo and Sumatra: how many remain? *Oryx*. 42(03). ISSN 0030-6053. Dostupné z: doi:10.1017/S003060530800197X

WICH, S. A., I. SINGLETON, M. G. NOWAK, et al., 2016. Land-cover changes predict steep declines for the Sumatran orangutan (*Pongo abelii*). *Science Advances*. 2(3). ISSN 2375-2548. Dostupné z: doi:10.1126/sciadv.1500789

WICH, S. A., S. S. UTAMI-ATMOKO, T. MITRA SETIA, S. DOJYOSUDHARMO a M. L. GEURTS, 2006. Dietary and Energetic Responses of *Pongo abelii* to Fruit Availability Fluctuations. *International Journal of Primatology*. 27(6), 1535-1550. ISSN 0164-0291. Dostupné z: doi:10.1007/s10764-006-9093-5

WILLIAMSON, E. A. a T. M. BUTYNSKI, 2013a. Gorilla beringei Eastern Gorilla. In: BUTYNSKI, T.M., J. KINGDON a J. KALINA. *Mammals of Africa*. London, UK: Bloomsbury Publishing, s. 45–53.

WILLIAMSON, E. A. a T. M. BUTYNSKI, 2013b. Gorilla gorilla Western Gorilla. In: BUTYNSKI, T.M., J. KINGDON a J. KALINA. *Mammals of Africa*. London, UK: Bloomsbury Publishing, s. 39–45.

WITTIG, R. M., 2017. Tai Chimpanzees. *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. Cham: Springer International Publishing, 2018-10-27, 1-7. ISBN 978-3-319-47829-6. Dostupné z: doi:10.1007/978-3-319-47829-6_1564-1

WOOD, B. M., D. P. WATTS, J. C. MITANI a K. E. LANGERGRABER, 2017. Favorable ecological circumstances promote life expectancy in chimpanzees similar to that of human hunter-gatherers. *Journal of Human Evolution*. 105, 41-56. ISSN 00472484. Dostupné z: doi: 10.1016/j.jhevol.2017.01.003

YAXLEY, K. J. a R. A. FOLEY, 2019. Reconstructing the ancestral phenotypes of great apes and humans (Homininae) using subspecies-level phylogenies. *Biological Journal of the Linnean Society*. ISSN 0024-4066. Dostupné z: doi:10.1093/biolinnean/blz140

Online zdroje:

Chimpanzee Communities, 2023. Budongo: Conservation Field Station [online]. [cit. 2023-02-22]. Dostupné z: <http://www.budongo.org/explore/chimpanzee-communities/>

KINGDOM, Sarah. Magical Mahale: Meetings with chimps. Africa geographic magazine [online]. 7. 7. 2017 [cit. 2023-02-22]. Dostupné z: <https://africageographic.com/stories/magical-mahale-meetings-chimps/>

Odzala-Kokoua National Park, 2021. TEAM AFRICA GEOGRAPHIC. Africa geographic stories [online]. [cit. 2023-02-28]. Dostupné z: <https://africageographic.com/stories/odzala-kokoua-national-park/>

PEACOCK, Nadine, 2010. Cultural Survival: The Mbuti of Northeast Zaire [online]. [cit. 2023-03-13]. Dostupné z: <https://www.culturalsurvival.org/publications/cultural-survival-quarterly/mbuti-northeast-zaire>

Support for Conservation of Bonobos: Incorporated nonprofit organization [online]. PRIMATE RESEARCH INSTITUTE. 14.2.2023 [cit. 2023-02-24]. Dostupné z: <https://en.bonobo-wamba.com/>

The IUCN Red List of Threatened Species.: Version 2022-2. [online]. [cit. 2023-03-12]. Dostupné z: <https://www.iucnredlist.org/>

Welcome to Volcanoes National Park Rwanda. Volcanoes National Park [online]. 2023 [cit. 2023-02-27]. Dostupné z: <https://www.volcanoesparkrwanda.org/>