

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**  
**Přírodovědecká fakulta**

**Fylogenetická analýza sexuálního a ontogenetického  
dichromatismu gibbonů (Hylobatidae)**

Bakalářská práce

**Pavel Šoun**

Školitel: Mgr. Pavel Duda  
Konzultant: Jan Zrzavý prof. RNDr., CSc

České Budějovice 2015

Šoun P., 2015 Fylogenetická analýza sexuálního a ontogenetického dichromatismu gibbonů (Hylobatidae) [Phylogenetic analysis of sexual and ontogenetic dichromatism of Gibbons (Hylobatidae). Bc thesis in Czech] - 31 pp., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

**Annotation:** Gibbons (Hominoidea: Hylobatidae) are small arboreal apes inhabiting tropical and subtropical rain forests in Southeast Asia and Indonesia. With up to 20 species, they form the most diverse group of living hominoids. Gibbons show remarkable diversity of coat colors and unique patterns of sexual and ontogenetic dichromatism. This diversity has never been comprehensively documented and little is known about how this color variation is generated and maintained by the processes of evolution. The aim of this study is to summarize available knowledge about coloration and sexual and ontogenetic dichromatism of gibbons and to utilize time-calibrated phylogeny and phylogenetic reconstruction of ancestral character states in order to reconstruct evolutionary history of coloration changes in gibbons. The results are discussed in light of various theories on function and adaptive significance of primate coloration.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne 23. 4. 2015

Podpis studenta

## **PODĚKOVÁNÍ**

Chtěl bych poděkovat svému školiteli Pavlu Dudovi za jeho odborné vedení, které mi umožnilo úspěšně dosáhnout cíle, za čas, který mi věnoval a za jeho ochotu konzultovat mou práci, kdykoli to bylo třeba. Dále bych rád poděkoval Janu Zrzavému za jeho nápad zaměřit se právě na toto zajímavé téma a za jeho užitečné komentáře, které mi velmi pomohly.

V neposlední řadě bych rád poděkoval Janu Robovskému, který mi poskytl množství užitečné literatury a informace o gibbonech chovaných v českých a evropských zoo. Dále bych chtěl poděkovat svým rodičům, bez jejichž podpory bych neuspěl.

## OBSAH

<b>ÚVOD</b> .....	1
Zbarvení primátů.....	1
Giboni.....	4
<i>Fylogeneze a systém</i> .....	5
<i>Zbarvení</i> .....	7
<i>Dichromatismus</i> .....	7
Přehled druhů .....	8
<i>Hoolock</i> .....	8
<i>Nomascus</i> .....	9
<i>Symphalangus</i> .....	11
<i>Hylobates</i> .....	11
Cíle práce.....	13
<b>METODIKA</b> .....	14
Matice znaků.....	14
Fylogenetické analýzy.....	14
<b>VÝSLEDKY</b> .....	16
Fylogenetický signál.....	16
Rekonstrukce ancestrálních stavů.....	17
<i>Předek čeledi Hylobatidae</i> .....	18
<i>Předek rodu Hoolock</i> .....	19
<i>Předek rodu Nomascus</i> .....	19
<i>Předek rodu Hylobates</i> .....	20
Shrnutí.....	20
<b>DISKUZE</b> .....	22
<b>ZÁVĚR</b> .....	25
<b>SEZNAM LITERATURY</b> .....	26
<b>PŘÍLOHA I: TABULKY</b> .....	32
<b>PŘÍLOHA II: OBRÁZKY</b> .....	38

## ÚVOD

Primáti (*Primates*) jsou početným řádem placentálních savců, čítajícím přibližně 450 druhů (Mittermeier et al., 2013). Jedná se o skupinu převážně diurnálních, fruktivorních, případně nektarivorních býložravců, primárně přizpůsobených k životu v korunách stromů (Ankel-Simmons & Rasmussen, 2008; Sussmann et al., 2013). Primáti se vyznačují se redukcí počtu řezáků, specifickým tvarem stoliček, specifickou stavbou středního ucha a chápavýma rukama, jejichž prsty jsou zakončeny nehty, nikoliv drápy. Na dlaních a chodidlech se jim objevují papilární linie. Velikost primátů se výrazně různí. V tomto řádu jsou zahrnuti živočichové vážící méně než 100 gramů, jako je kosman zakrslý (*Callithrix pygmaea*) až po živočichy o hmotnosti přesahující 200 kilogramů, jako je gorila nížinná (*Gorilla gorilla*). Primáti vykazují značnou diverzitou co do vzhledu i způsobu života (Fleagle, 2013).

Primáti jsou jedinými savci s trichromatickým viděním (Lucas et al., 2003; Surridge et al., 2003), kteří zároveň představují jednu z nejbarevnějších, ne-li vůbec nejbarevnější skupinu savců (Bradley & Mundy, 2008). Barvy primátů ovšem nejsou zvláště pestré v porovnání se zbarvením ptáků. Spíše než výrazně mnohobarevný šat je charakterizuje uniformní zbarvení srsti v kombinaci s někdy velmi nápadnými ozdobami. Tyto ozdoby jsou tvořeny buďto výrazným tvarem či zbarvením srsti, např. u kočkodanů (*Cercopithecus*), tamarínů (*Saguinus*) či lvíčků (*Leontopithecus*) nebo často výrazně zbarvenou odhalenou kůží na obličeji např. u mandrilů (*Mandrillus*), langurů (*Rhinopithecus*) či uakariů (*Cajacao*), případně na genitáliích u samic paviánů (*Papio*) a makaků (*Macacca*) nebo u samců kočkodanů (*Chlorocebus*).

### Zbarvení primátů

Problematikou zbarvení (i barevného vidění) primátů se zabývalo mnoho prací a existuje řada teorií vysvětlující evoluci a adaptivní význam zbarvení primátů (viz Bradley & Mundy, 2008).

Zbarvení může mít fyziologickou, konkrétně termoregulační funkci, kdy se předpokládá, že tmavé zbarvení pomáhá kontrolovat tělní teplotu lépe, než zbarvení světlé (Bradley & Mundy, 2008). Zbarvení může také usnadňovat metabolismus, neboť eumelaniny mohou sloužit jako lapače volných radikálů v tkáních obsahujících melanocyty (Bradley & Mundy, 2008). Zbarvení primátů se do jisté míry řídí Glogerovým pravidlem (Kamilar & Bradley, 2011a), které říká, že savci budou mít tmavší srst v teplejších vlhkých oblastech a světlejší v oblastech chladnějších a suchých. Tmavé zbarvení tělního pokryvu ve vlhkých tropech může zvyšovat jeho odolnost vůči bakteriím, jak bylo doloženo u pěvců (Burr &

Ichida, 2004). Největší význam je ovšem přikládán antipredační, sociální a sexuální funkci zbarvení a nejvíce studií se zaměřuje právě na tyto funkce.

Zbarvení můžeme rozdělit do několika typů, založených na jeho funkci. První z těchto kategorií je krycí zbarvení (mimikry). Účelem tohoto zbarvení je ochrana před predátory. Krycí zbarvení stěžuje odhalení zvířete, či sledování zvířete v pohybu. Existuje několik typů zbarvení, jimiž jsou splynutí s prostředím, míchání vzorů, protistín a disruptivní zbarvení.

První možností je barevně splynout s prostředím (jev v angličtině označovaný jako *background matching*). Tento typ krycího zbarvení bývá spojen s vnitrodruhovou variabilitou, kdy se v různých oblastech areálu vyskytují odlišně zbarvené formy. Tento jev byl zdokumentován např. u makaků (*Macaca*) a kočkodanů (*Chlorocebus*) (Bradley & Mundy, 2008).

Druhým typem je zbarvení umožňující splynout s prostředím pomocí vyvolání dojmu přechodu světla a stínu. Tento termín, nazývaný „míchání vzorů“ (Baxa, 2008) a v angličtině označovaný jako *pattern blending*, se projevuje přítomností pruhů či skvrn, které napodobují osvětlené a zastíněné plochy, čímž ztěžují rozpoznání zvířete ve vegetaci. Tímto typem krycího zbarvení se vyznačuje rod maki (*Phaner*).

Třetím typem je tzv. „protistín“ (Baxa, 2008), v angličtině označovaný jako *countershading*. Pro tento typ krycího zbarvení je charakteristické, že ventrální strana těla zbarvena světle a dorsální část tmavě, což ztěžuje zpozorování jak pozemními, tak vzdušnými predátory (Ruxford et al. 2004). Tento typ krycího zbarvení se u primátů vyskytuje poměrně často a to zejména u menších, stromových druhů, pohybující s horizontálním držením těla (Kamilar, 2009; Kamilar & Bradley, 2011a).

Posledním typem krycího zbarvení je tzv. disruptivní zbarvení (z anglického *disruptive coloration*), kdy černobílé pruhy či skvrny, které rozdělují obrys těla a stěžují tak sledování jedince v pohybu. Tento typ zbarvení je typický pro guerézy (*Colobus*) (Bradley & Mundy, 2008).

Zbarvení u primátů může mít také sociální funkci. Může sloužit k rozpoznávání mezi jedinci stejného i jiného druhu, jedinci příbuznými či jedinci v rámci sociální skupiny (Bradley & Mundy, 2008; Santana et al., 2012). Této funkci napomáhá trichromatického vidění u primátů. (Lucas et al., 2003; SurrIDGE et al., 2003). Posílením funkce zraku pro rozpoznávání jedinců bývá spojováno omezení čichových schopností primátů (Bradley & Mundy, 2008) Schopnost poznat jedince vlastního druhu je výhodná jak pro rozpoznání vhodného partnera, tak pro omezení vytváření mezidruhových hybridů. Taková schopnost by měla být silně selektována (Flegr, 2009). Tento selekční tlak vedl k vysoké variabilitě a komplexitě tvarů a zbarvení obličeje u úzkonosých opic (Catarrhini) (Santana et al., 2012) a

kočkodanů (Cercopithecini) (Allen, 2014).

Zbarvení hraje významnou roli také v pohlavním výběru. Zbarvení a ozdoby primátů vytvářejí rozličné sociální a sexuální signály (Dixson, 2012).

Jedním z typů těchto signálů je „sexuální zbarvení kůže“ (Zelenková, 2011) (z anglického *sexual skin*). Je to sytě červené, modré, či velmi světlé zbarvení kůže, které kontrastuje se zbarvením okolní srsti, čímž upoutává pozornost opačného pohlaví a signalizuje zdatnost, sílu a připravenost jedince k páření. Je typická např. pro mandrily (*Mandrillus*). Jasné zbarvení srsti či kůže zároveň může fungovat jako signál fyzické zdatnosti a sloužit tak podobnému účelu, tj. jako inzerce potenciálním sexuálním partnerům. Pouze zdraví a fyzicky zdatní jedinci budou mít také zdravě vypadající srsti či kůži (Bradley & Mundy, 2008). Do této kategorie spadají také genitální otoky některých starosvětských opic a lidoopů, které signalizují ovulaci a tedy připravenost samice k páření. Výrazné genitální otoky se vyskytují mimo jiné u šimpanzů (Wallis, 1992).

Specifickým typem zbarvení je sexuální dichromatismus, kdy samec a samice mají odlišné zbarvení. (Lambert et al., 2014). Sexuální dichromatismus může být spojen s ontogenetickým dichromatismem, tj. se změnou zbarvení v průběhu dospívání. Dichromatismus je u savců obecně vzácný, u primátů se vyskytuje častěji než u ostatních skupin savců, přičemž nejběžnější a nejvýraznější je u gibbonů (Hylobatidae). V rámci primátů se dále objevuje u některých lemurů (*Eulemur*) a vřešťanů (*Allouatta*). Výrazný je dichromatismus u chvostana bělolícího (*Pithecia pithecia*). Sexuální dichromatismus primátů je nepodobný sexuálnímu dichromatismu ptáků, kdy je samec nápadný, zatímco samice je nenápadně zbarvená (Heinsohn et al., 2005).

K čemu dichromatismus primátů slouží, není známo. Lze předpokládat, že bude mít sociální funkci. Barevné odlišení dospělých samců a samic může být signálem nabytí pohlavní dospělosti a připravenosti k páření. Určité typy dichromatismu mohou naopak sloužit k utajování věku či reprodukčního statusu. Jasné zbarvení mláďat může zase sloužit k upoutání pozornosti rodičů.

Jedním z navržených vysvětlení dichromatismu je vyhýbání se sexuálnímu obtěžování ze strany otce či dospělých samců obecně. Tato hypotéza se zakládá na sexuální a ontogenetickém dichromatismu lemura červenavého (*Eulemur rufus*), kdy samice v subadultním stadiu věku přebarvují do samčího zbarvení a takto zbarvené zůstávají až do dosažení sexuální dospělosti (Barthold et al., 2009).

Jevem spojeným s ontogenetickým dichromatismem je výskyt nápadného mláděcího šatu, kdy je zbarvení mláděte výrazně odlišné od zbarvení matky a zároveň nápadně kontrastující jak se zbarvením matky, tak s okolím (Treves, 1997). Lehce kontraintuitivním

vysvětlením tohoto jevu je snaha mláděte zajistit se díky své nápadnosti větší pozornost matky, která se bude mít spíše na pozoru před hrozícími útoky nepřibuzných samce. Toto zbarvení tak může fungovat jako anti-infanticidní adaptace. Nápadný mláděcí šat má např. hulman stříbrný (*Trachypithecus cristatus*), jehož mláďata jsou zbarvena sytě krémově až oranžově a kontrastují tak s tmavě zbarvenou matkou (Treves, 1997).

Tato práce se soustředí na zbarvení gibbonů (Hylobatidae), kteří jsou barevně značně variabilní a jsou mezi primáty unikátní skupinou, která má jak sexuální dichromatismus, tak ontogenetický dichromatismus (Mootnick, 2006) a také polychromatismus, který není vázaný na věk či pohlaví (Bradley & Mundy, 2008). Zároveň se mezi gibony vyskytují barevně nevýrazné druhy bez dichromatismu (Mootnick, 2006).

## Giboni

Giboni jsou malí, stromoví lidoopi, obývající tropické a subtropické lesy Jihovýchodní Asie a Indonésie. Vyskytují se v Indii, Bangladéši, Myanmaru, Thajsku, Vietnamu, Číně, na Malajském poloostrově, Sumatře, Mentavajských ostrovech, Jávě a na Borneu (viz Obr. 1)

Hmotnost gibbonů se pohybuje v rozmezí 6–15 kg. Nemají výrazný pohlavní dimorfismus ve velikosti těla a špičáků (Chivers, 2000). Jsou velmi dobře přizpůsobeni k životu v korunách stromů. Pohybují se charakteristickým způsobem, tzv. brachiací (ručkováním). Jde o využití vlastní setrvačnosti k rychlému houpatému pohybu z větve na větev, který jim poskytuje rychlost a schopnost dovedně manévrovat v korunách stromů. Za tímto účelem si giboni vyvinuli velmi dlouhé dlaně a prsty, aby mohli snáze uchopovat větve a pevně se jich držet (Chang et al., 2000). Při pohybu v korunách stromů giboni skoro nevyužívají zadních končetin (Chivers, 2000). Pokud jsou nuceni sestoupit na zem, pohybují se po zadních končetinách, přičemž rovnováhu udržují pomocí předních končetin.

Tradičně se předpokládalo, že giboni jsou striktně monogamní a teritoriální, žijí v malých rodinných jednotkách, tvořených samcem, samicí, mláďaty a dospívajícími potomky tohoto páru (Groves, 1970). Tyto rodinné jednotky čítají obvykle 2–8 jedinců (Lambert et al., 2014). Představa o striktní monogamii gibbonů však byla mnohokrát zpochybněna (např. Fuentes, 2000; Reichard & Barelli, 2008). Giboni vykazují řadu odchylek od monogamního uspořádání, jak k polygynii (Jiang, 1999; Fan, 2015), tak k polyandrii (Lappan, 2008; Savini et al., 2009) a také časté mimopárové kopulace sameců i samic (Reichard, 2009). U druhů gibon černý, gibon černochocholový a gibon hainanský byla již potvrzena existence polygynní sociální struktury. Jejich skupiny jsou tvořeny dospělým samcem a dvěma dospělými samicemi (Fan et al., 2015). Toto sociální uspořádání je



dlouhodobě stabilní a nezdá se, že by výrazně negativně ovlivňovalo soužití skupiny. Větší skupina však tráví více času hledáním potravy a méně času odpočinkem (Fan et al., 2015).

Giboni se živí převážně zralým ovocem stromů (Rowe, 1996), ale významnou součástí jejich potravy mohou tvořit i listy stromů a hmyz (Fuentes, 2000).

Giboni jsou známí svými duetovými zpěvy, jimiž si páry vymezují teritorium. Tyto zpěvy jsou charakteristické pro jednotlivé druhy (Geissmann, 1995). Struktura duetových zpěvů u rodu *Nomascus* je fylogeneticky informativní (Thinh et al., 2011).



**Obr. 1.** Rozšíření gibbonů. Převzato z Geissmann (2000).

### *Fylogeneze a systém*

Giboni (čeleď Hylobatidae) je tvořena 4 rody (*Hoolock*, *Nomascus*, *Symphalangus* a *Hylobates*) v rámci kterých je rozlišováno až 20 druhů (Tabulka 1). Giboni jsou sesterskou čeledí velkých lidoopů (Hominidae). Obě tyto čeledi jsou součástí nadčeledi Hominoidea. Giboni se rozdělují rodů na základě karyotypu. Rod *Hoolock* má 38 chromozomů, rod

*Nomascus* má 52 chromozomů, rod *Symphalangus* má 50 chromozomů a rod *Hylobates* 44 chromozomů (Mootnick, 2006).

Původně byli všichni giboni považováni za příslušníky jediného rodu *Hylobates* (Chivers, 2013). Teprve později byli rozděleni do většího množství rodů a druhů. Tradiční klasifikace sdružovaly gibony na základě morfologie a zbarvení. Toto vedlo k umístění gibona siamanga (*Hylobates syndactylus*, později *Symphalangus syndactylus*) na bázi fylogenetického stromu (Groves, 1972; Haimoff et al. 1982). Tyto metody se však potýkaly se s řadou problémů. Některé druhy gibbonů lze jen obtížně odlišit zrakem (Mootnick, 2006), což vedlo k neuznávání několika druhů rodu *Nomascus*, které byli považovány za druh jeden a to sice za gibona černého (*Nomascus concolor*). I po vyjasnění tohoto problému bylo uznáváno pouze 11 druhů v roce 1996 (Rowe, 1996).

S rutinním využitím molekulárně-fylogenetických metod a s aplikací fylogenetického konceptu druhu došlo na přelomu století k výraznému nárůstu počtu druhů primátů. Od roku 1993 se počet uznávaných druhů přibližně zdvojnásobil (Springer et al., 2012). Tento trend se výrazně dotkl také gibbonů. Počet rozeznávaných druhů vzrostl až na 20 druhů (viz Tabulka 1), přičemž tento růst nemusí být ještě ukončen.

Jak systém, tak fylogenetické vztahy gibbonů byly po dlouhou dobu nevyjasněné jak na druhové, tak rodové úrovni a to i po nástupu molekulární fylogenetiky (viz Chatterjee, 2009). Za těmito nejasnostmi stojí jev označovaný jako neúplné třídění linií (za anglického *incomplete lineage sorting*). Tento jev je způsoben poměrně rychlou radiací gibbonů, která vedla k zachování ancestrálních polymorfismů napříč jednotlivými rody (Wall et al., 2013; Carbone et al., 2014). Jeho praktickým důsledkem je to, že různé úseky genomu implikují odlišné fylogenetické vztahy.

V posledních letech se již objevuje konsensus napříč pracemi, založenými na genomických datech. Z těchto prací vyplývá bazální pozice rodu *Hoolock* následovaného rodem *Nomascus* a sesterský vztah rodů *Symphalangus* a *Hylobates*. Kmenová linie gibbonů se oddělila od společného předka lidoopů před zhruba 21 miliony let. K radiaci gibbonů, počínaje divergencí bazálního rodu *Hoolock* došlo ve svrchním miocénu, před 8–6,5 miliony let. Oddělení rodu *Nomascus* od kmenové linie se datuje do období před 8–6 miliony let. Siamang (*Symphalangus syndactylus*) se oddělil od společné linie s předky rodu *Hylobates* před 7–5,5 miliony let (Matsudaira & Ishida, 2010; Perelman et al., 2011; Israfil et al., 2011; Springer et al., 2012; Chan et al., 2013).

Rody							
<i>Symphalangus</i>		<i>Nomascus</i>		<i>Hoolock</i>		<i>Hylobates</i>	
Latinský název	Český název	Latinský název	Český název	Latinský název	Český název	Latinský název	Český název
<i>Symphalangus Syndactylus</i>	gibon siamang	<i>Nomascus concolor</i>	gibon černý	<i>Hoolock hoolock</i>	gibon hulok	<i>Hylobates lar</i>	gibon lar
		<i>Nomascus siki</i>	-	<i>Hoolock leuconedys</i>	gibon hnědohřbetý	<i>Hylobates agilis</i>	gibon tmavoruký
		<i>Nomascus hainanus</i>	gibon hai nanský	<i>Hoolock mishmiensis</i>	-	<i>Hylobates pileatus</i>	gibon káповý
		<i>Nomascus nasutus</i>	gibon černochocholatý			<i>Hylobates albibarbis</i>	gibon bělobradý
		<i>Nomascus gabriellae</i>	gibon zlatolící			<i>Hylobates klossii</i>	gibon malý
		<i>Nomascus annamensis</i>	-			<i>Hylobates moloch</i>	gibon stříbrný
		<i>Nomascus leucogenys</i>	gibon bělolící			<i>Hylobates muelleri</i>	gibon mullerův
						<i>Hylobates abbotti</i>	-
						<i>Hylobates funereus</i>	-

**Tabulka 1.** Názvy druhů gibbonů a jejich rozdělení do rodů. Sestaveno podle Chivers (2013) a Choudhury (2013). Česká nomenklatura převzata z BioLib.

### Zbarvení

Giboni mají mnoho barevných variant, mezi něž patří černá, krémová, hnědá a šedá v mnoha různých odstínech a kombinacích (Mootnick, 2006). Nemají příliš výraznou kresbu na srsti s výjimkou gibona černochocholatého (*Nomascus nasutus*) a gibona káповého (*Hylobates pileatus*) (Groves, 1970). Nápadnými ozdobami, které se u gibbonů vyskytují je srst na temeni hlavy (Chivers, 2013) a výrazná kresba na obličejí (Geissmann, 2003). Srst na temeni hlavy bývá různě dlouhá a vytváří různě tvarované kápě a někdy barevně kontrastuje se zbarvením hlavy. Kresba na obličejí je tvořena zpravidla černou obličejovou maskou a světlým prstencem, tvořeným obočím, boční kresbou po stranách obličejí, někdy umocněnou licousy a světlou bradkou. Tato ozdoba slouží pravděpodobně ke zvýraznění obličejí (Groves, 1970).

### Dichromatismus

Nejnápadnější ontogenetický a sexuální dichromatismus vykazují rody *Hoolock* a *Nomascus* a gibon káповý (*Hylobates pileatus*) (Mootnick, 2006). Rody *Hoolock* a *Nomascus* vykazují podobný typ ontogenetického dichromatismu (Chivers, 2013). Dospělý samec je černý, dospělá samice je světlá krémová, kontrastující se zbarvením samce. Do dospělého zbarvení přebarvují zhruba ve věku, kdy dosahují sexuální dospělosti. V šesti letech mají již dospělé zbarvení (Mitani, 1990). Mláďata se rodí světle krémově zbarvená (viz. Obr. 5). Před dosažením druhého roku života přebarví do černého, subadultního šatu (viz obr. 5). Toto se děje stejně u obou pohlaví a samice tudíž přebarvuje do samčího zbarvení (Geissmann, 1995). Gibon káповý (*Hylobates pileatus*) vykazuje odlišný typ dichromatismu. Subadultní samec přechází do šedobílého zbarvení samice a po dosažení dospělosti přechází do tmavého

samčího zbarvení (viz Obr. 6), zatímco mladá samice se z juvenilního světlého zbarvení již nepřebarvuje (Dobroruka, 1979).

Jedinou soudobou studií, která se zabývá problematikou zbarvením gibbonů z evoluční perspektivy a která předložila také hypotézu o evoluci zbarvení gibbonů je studie Geissmanna (2001), která se zaměřila na obličejový prstenec. Geissmann (2001) na základě přítomnosti náznaku prstence u některých jedinců siamanga (*Symphalangus syndactylus*), a jeho převahy u juvenilních jedinců předpokládá, že společný předek čeledi Hylobatidae měl jako kresbu ve tváři světlý obličejový prstenec. Tuto hypotézu založenou na ontogenezi je možné testovat za použití fylogenetických komparativních metod, jako je fylogenetická rekonstrukce ancestrálních stavů.

## **Přehled druhů**

### *Hoolock*

Gibon hulok (*Hoolock hoolock*): Gibon hulok se vyskytuje v Indii, severním Myanmaru a v Číně (Chatterjee, 2009). Je to sexuálně a ontogeneticky dichromatický druh s černým samcem, který má velmi výrazné obočí a krémovou samicí, která má světlou obličejovou masku a obličejový prstenec s výrazným obočím a bradkou. Mláďata jsou nejdříve krémová, v průběhu dospívání přebarvují do černé (Mootnick, 2006). Průměrná hmotnost samice je 6,1 kg, průměrná hmotnost samce 6,9 kg. Mláďe je odstavováno ve věku 23 měsíců. Gibon hulok pohlavně dospívá ve věku sedmi let a dožívá se věku okolo 42 let. Tento druh žije v rodinných skupinách čítajících 3–6 jedinců. Tyto skupiny jsou monogamní, tvoří je dospělá samice a dospělý samec a jejich dospívající potomci. Společně hájí teritorium o velmi variabilní rozloze obvykle několika desítek, ale i stovek hektarů (Rowe, 1996). Je veden jako ohrožený v červené knize IUCN (2015).

Gibon hnědohřbetý (*Hoolock leuconedys*): Tento druh se vyskytuje v Číně, Myanmaru a v Indii východně od řeky Čjintwin (Fan & Ai, 2011). Tento druh je jak ontogeneticky, tak sexuálně dichromatický. Samice má šedou srst s hnědým nádechem, její kresba na obličejí je tvořena světlou bradkou a světlým obočím, jež jsou propojeny bílou obličejovou maskou. Samec je celý černý s výrazným světlým obočím. Ontogenetický dichromatismu se projevuje tím, že mláďata jsou nejdříve krémová a poté přebarvují do černé (Geissman, 2000). Průměrná hmotnost dospělých jedinců je okolo 7 kg. Tento druh žije ve skupinách čítajících 3–9 jedinců (Chivers, 2013). Je veden jako zranitelný v červené knize IUCN (2015).

Hoolock mishmiensis: Tento druh se vyskytuje v oblasti Mishmi Hills ve státě Arunachal Pradesh na severovýchodě Indie. Je to sexuálně a ontogeneticky dichromatický druh. Mláďata se rodí krémově zbarvená, před dosažením dvou let obě pohlaví se přebarvují do černé a získávají světlé obočí. Samec zůstává černý a jeho světlé obočí se dospělosti stává výraznějším. Dospívající samice přebarvuje zpět do krémové barvy a objevuje se u ní světlá obličejová maska tvořená bradkou a obočím (Choudhury, 2013). Tento nově popsáný druh není samostatně veden v červené knize IUCN (2015).

### *Nomascus*

Gibon černý (*Nomascus concolor*): Tento druh gibbona se vyskytuje v Číně, Vietnamu a Laosu (Chatterjee, 2009). Vykazuje přítomnost jak sexuálního, tak ontogenetického dichromatismu. Srst mláďete je po narození krémová, ve věku okolo šesti měsíců přebarvuje do černé barvy (Rowe, 1996). Po dosažení dospělosti se objevuje sexuální dichromatismus. Srst dospělého samce je černá, bez ozdob s výjimkou výrazného hřebene na temeni hlavy. Samice je krémově zbarvená se světlými licousy, které tvoří kresbu v obličejí, černou skvrnou na temeni hlavy a černou skvrnou na hrudi (Mootnick, 2006). Hmotnost dospělých jedinců tohoto druhu se pohybuje v rozmezí 4,5–9 kg. Odstavení mláďat probíhá ve věku okolo 18 měsíců. Dožívá se věku okolo 36 let. Žije v monogamních rodinných skupinách, ale byly pozorovány i přechodné skupiny zahrnující více párů v době sucha (Rowe, 1996) i polygamní skupiny s více samicemi (Jiang et al., 1999, Fan et al., 2015). V červené knize IUCN je veden jako kriticky ohrožený (IUCN, 2015).

Gibon bělolící (*Nomascus leucogenys*): Tento druh obývá jižní Čínu, severní Laos a severozápadní Vietnam (Chatterjee, 2009). Vyznačuje se sexuálním a ontogenetickým dichromatismem typickým pro zástupce rodu *Nomascus*. Samice je krémově zbarvená s výraznou skvrnou na temeni, samec je černý s hřebenem na temeni hlavy a velmi světlými, takřka bílými lícemi. Mláďata začínají svůj život krémově zbarvená a přebarvují do černé (Geismann, 1995). Průměrná hmotnost samice i samice tohoto druhu je 5,8 kg. Samice tohoto druhu dosahují sexuální dospělosti ve čtyřech letech, dožívají se věku okolo 26 let. Žijí ve skupinách o velikosti 2–6 jedinců (Rowe, 1996). V červené knize IUCN je veden jako kriticky ohrožený (IUCN, 2015).

Gibon zlatolící (*Nomascus gabriellae*): Gibon zlatolící se vyskytuje v jižním Laosu, jižním

Vietnamu a ve východní Kambodži (Chatterjee, 2009). Je to sexuálně a ontogeneticky dichromatický druh. Samice je krémová s černou skvrnou na temeni hlavy, samec je černý s hřebenem na temeni hlavy a světle krémově zbarvenými licousy, které tomuto druhu daly jméno. Mládě je krémově zbarvené, přebarvuje do černé (Mootnick, 2006). Průměrná hmotnost tohoto druhu je 5,7 kg (Rowe, 1996). Je veden jako ohrožený v červené knize IUCN (2015).

Gibon hainanský (*Nomascus hainanus*): Tento druh se vyskytuje na poloostrově Hainan na východě Číny (Chatterjee, 2009). Je to sexuálně a ontogeneticky dichromatický druh. Mláďata se rodí krémová, ve věku 5–6 měsíců přebarvují do černé (Chivers, 2013). Samec je černý bez vzorů na srsti s nevýrazným hřebenem na temeni hlavy. Samice je krémová s obličejovým prstencem, jako kresbou v obličejí a černou skvrnou na temeni hlavy. (Mootnick, 2006). Tento druh dosahuje hmotnosti mezi 5,6–10 kg (Chivers, 2013). V červené knize IUCN je veden jako kriticky ohrožený (IUCN, 2015).

Gibon čenochocholatý (*Nomascus nasutus*): Tento druh se vyskytuje v jihovýchodní Číně a v severovýchodním Vietnamu (Chatterjee, 2009). Je to sexuálně dichromatický druh, Mláďata jsou černá. Dospělý samec je černý, bez ozdob. Samice je krémově zbarvená s výraznou černou skvrnou na temeni hlavy, s černou kresbou na prsou (Mootnick, 2006). Na tváři má výrazné světlé licousy a světlou bradku (Geissmann, 2000). Sociální uspořádání je monogamní nebo polygynní (Fan et al., 2015). Je jedním z nejvzácnějších druhů primátů, v červené knize IUCN je veden jako kriticky ohrožený (IUCN, 2015).

*Nomascus siki*: Tento druh se vyskytuje v Jižním Laosu a ve Vietnamu (Groves, 2007). Je to sexuálně a ontogeneticky dichromatický druh. Samice je krémově zbarvená se světlou obličejovou maskou a výraznou černou skvrnou na temeni hlavy. Samec je černý s hřebenem na temeni hlavy a nápadnými bílými licousy. Mláďata jsou krémová a později přebarvují do černé (Mootnick, 2006). Průměrná hmotnost samice je 7,9 kg, průměrná hmotnost samce je 6,6 kg (Chivers, 2013). V červené knize IUCN je veden jako ohrožený (IUCN, 2015).

*Nomascus annamensis*: Tento druh gibona se vyskytuje ve Vietnamu, Laosu a v Kambodži (Thinh et al, 2010). Je to sexuálně a ontogeneticky dichromatický druh. Mláďata se rodí krémová a přebarvují do černé. Samec je černý s hřebenem na temeni hlavy a výraznými licousy temně krémové barvy, které tvoří obličejovou kresbou. Samice je krémová, s černou skvrnou na temeni hlavy, která je u některých jedinců velmi nevýrazná (Thinh et al., 2010).

Tento nedávno popsáný druh zatím není veden v červené knize IUCN (2015).

### *Symphalangus*

Gibon srostloprstý/siamang (*Symphalangus syndactylus*): Siamang se vyskytuje na Sumatře a na Malajském poloostrově (Chatterjee, 2009). Samci i samice mají po celý život černou srst. Obě pohlaví mají velmi výrazný hrdelní vak, který se vyvíjí v průběhu dospívání. Všechna tato stádia také mají kápi charakteristického tvaru (Geissmann, 1995). Dospělí samci mají výrazný chomáč šedých chlupů na šourku. Siamang je zdaleka největším druhem gibona. Dospělá samice váží 10–11 kilogramů, dospělý samec 12,3–14,8 kg. Tento druh se dožívá věku okolo 35 let. Žije v rodinných skupinách o velikost 2–10 jedinců a tyto skupiny obhajují území o velikosti 47 ha. Tyto skupiny někdy zahrnují dva dospělé samce (Lappan, 2008). Areál tohoto druhu se překrývá s areálem gibona lar a gibona tmavorukého (Rowe, 1996). Je veden jako ohrožený v červené knize IUCN (2015).

### *Hylobates*

Gibon běloruký/lar (*Hylobates lar*): Gibon lar se vyskytuje v oblastech, severní Sumatry, Malajsie, Myanmaru, Thajska, Číny a Malajského poloostrova (Chatterjee, 2009). V rámci svého rozsáhlého areálu vytváří řadu barevných variant, které nejsou vázány na pohlaví či věk. Tyto varianty zahrnují hnědé, krémové, černé ale i šedé odstíny. Má světlý obličejový prstenec a typickým znakem pro něj jsou bíle zbarvené hřbety rukou a nártů, které kontrastují s černými dlaněmi a chodidly (Mootnick, 2006). Samec má hmotnost mezi 4,9–7,6 kg. Hmotnost samice je 4,4–6,8 kg. Mládě je odstaveno ve věku 24 měsíců a pohlavní dospělosti dosahuje v 6,5 letech pro samce a devíti letech pro samici. Tento druh se dožívá zhruba 48 let. Žije v monogamních rodinných skupinách. Velikost těchto skupin je velmi variabilní. Pohybuje se mezi 3–12 jedinci, průměrná velikost skupiny je pět jedinců (Rowe, 1996). Tento gibon také vykazuje sklony k polygynii, ale polygynní skupiny jsou nestabilní a rychle se rozpadají (Fan et al., 2015). Tyto skupiny si hájí teritorium o velikosti 12–53,5 ha. Areál tohoto druhu se překrývá s areály siamanga, gibona kápového a gibona tmavorukého (Rowe, 1996). Je veden jako ohrožený v červené knize IUCN (2015).

Gibon malý (*Hylobates klossi*): Tento gibon žije na Mentavajských ostrovech při západním pobřeží Sumatry (Chatterjee, 2009). Je černě zbarvený bez kontrastních vzorů. Samci a samice jsou stejně zbarvení, v průběhu života nepřebarvuje. S průměrnou váhou 5,8 kg je

nejmenším příslušníkem čeledi Hylobatidae (Geissmann, 1995) Odstavení začíná ve věku okolo jednoho roku a končí ve věku dvou let. Tento druh dosahuje pohlavní dospělosti v šesti letech. Žije v monogamních rodinných skupinách, samec, samice a jejich potomci tvoří skupinu o velikosti 2–6 jedinců. Tato skupina si hájí teritorium o velikosti 7–11 hektarů (Rowe, 1996). Je veden jako ohrožený v červené knize IUCN (2015).

Gibon kápový (*Hylobates pileatus*): Tohoto gibona můžeme najít v Kambodži, Severozápadním Laosu a Severovýchodním Thajsku. Tento druh vykazuje sexuální dichromatismus. Samec je černý a samice stříbrošedá s výraznou černou skvrnou na hrudi. Pro obě pohlaví je typická splývavá kápě, která dala tomuto druhu jméno. Ontogenetický dichromatismus se u něj projevuje ve formě samce přebírajícího podobu samice v subadultním stadiu (Dobroruka, 1979). Samice váží 6,3–8,4 kg a samec váží mezi 7,8–10,4. Žije v monogamních skupinách, které mají 2–6 jedinců, které obhájí teritorium o velikosti 15–50 ha. Žije v sympatrii s gibonem lar (Rowe, 1996). Je veden jako ohrožený v červené knize IUCN (2015).

Gibon stříbrný (*Hylobates moloch*): Gibon stříbrný se vyskytuje pouze na Jávě. (Chatterjee, 2009). Je to druh se stříbřitým zbarvením srsti, které má alespoň 2 odstíny, lišící se různě silným šedým odstínem šedi. Má velmi výraznou kápi, tvořenou delší, načechranou srstí po stranách hlavy (Mootnick, 2006). Průměrná váha tohoto gibona je 5,7 kg. Dožívá v průměru 35 let. Žije v monogamních skupinách o velikosti 3–4 jedinců v teritoriích o průměrné velikosti 17 ha (Rowe, 1996). V červené knize IUCN (2015) je veden jako ohrožený druh.

Gibon Mullerův (*Hylobates muelleri*): Tento gibon se vyskytuje ve všech částech ostrova Borneo, kromě jeho jihozápadní oblasti (Chatterjee, 2009). Jeho srst je šedá až šedočerná (Mootnick 2006) a kresba na obličeji je tvořena silným světlým obočím (Mootnick, 2006). Tento druh dosahuje hmotnosti 5–6,4 kg. Dožívá se věku okolo 47 let, jsou však známy i případy extrémní dlouhověkosti (Geissmann et al., 2009). Tento gibon žije v monogamních skupinách o velikosti 2–5 jedinci, které obhájí teritorium o průměrné velikosti 38 hektarů (Rowe, 1996). Je veden jako ohrožený v červené knize IUCN (2015).

Gibon tmavoruký (*Hylobates agilis*): Gibon tmavoruký žije na Malajském poloostrově a na Sumatře (Chatterjee, 2009). Je to polychromatický gibon, vyskytující se v krémové, černé, hnědé a šedé variantě s obličejovým prstencem (Mootnick, 2006). Dosahuje hmotnosti 5,5–6,4kg. Dožívá věku okolo 32 let. Tito giboni žijí v monogamních skupinách o velikosti 2–7



jedinců. Tento druh žije v sympatrii s gibonem lar, gibonem müllerovým a siamangem (Rowe, 1996). Je veden jako ohrožený v červené knize IUCN (2015).

Gibon bělobradý (*Hylobates albibarbis*): Tento druh se vyskytuje na jihozápadním Borneu (Chatterjee, 2009). Jeho srst je zbarvená do hněda s částmi končetin, které jsou zbarveny šedě a krémově. Obě pohlaví mají světlé obočí, samec má světlé licousy, zatímco samice je mít nemusí (Mootnick, 2006). Je veden jako ohrožený v červené knize IUCN (2015).

*Hylobates abbotti*: Tohoto gibon se vyskytuje na Borneu (Geissmann & Nijman, 2008). Je šedě zbarvený se světlým obočím, tvořícím kresbu na obličeji (Mootnick, 2006). Samice dosahuje hmotnosti 5,5–6 kg, samec je o něco těžší, 5,9–6,6 kg (Chivers, 2013). Tento druh je v červené knize IUCN veden jako poddruh gibona müllerova, který je považován za ohrožený (IUCN 2015).

*Hylobates funereus*: Tento druh žije na Severním a severovýchodním Borneu (Chivers, 2013). Je to šedý, či hnědošedý gibbon s tmavě zbarveným temenem hlavy a silným světlým obočím (Mootnick, 2006). Váží mezi 5-6,4 kg. Subadultní jedinci dospívají ve věku okolo šesti let (Chivers, 2013). Tento druh je v červené knize IUCN veden jako poddruh gibona müllerova, který je považován za ohrožený (IUCN 2015).

## **Cíle práce**

Cílem této práce bylo zpracovat matici chromatických a vybraných morfologických znaků všech druhů gibbonů pro jednotlivá pohlaví a věkové skupiny, tuto matici optimalizovat na fylogenezi gibbonů převzatou z literatury, rekonstruovat ancestrální stavy pomocí a pomocí různých metod a z těchto výsledků odvodit podobu společných předků a historii evolučních změn studovaných znaků.

## METODIKA

### *Matice znaků*

Vytvořil jsem dataset popisující zbarvení a vybrané morfologické znaky pro 20 popsaných druhů gibbonů (viz Tabulka 1). Tento dataset se skládá se ze čtyř samostatných matic, z nichž každá obsahuje 23 znaků (viz Tabulka 3), popisujících znaky mláděte, subadultního jedince, dospělého samce a dospělé samice.

Z celkových 23 znaků 19 znaků popisovalo zbarvení a tvar srst a 4 znaky popisovaly jiné morfologické charakteristiky. Znaky 1–19 lze rozdělit do tří kategorií: Znaky 1–12 popisovaly zbarvení srsti trupu a končetin, znaky 13–14 tvar a zbarvení srsti hlavy, znaky 15–18 kresbu v obličejí. Znak 19 pak popisoval samotnou přítomnost sexuálního dichromatismu. Znaky 20–23 popisující jiné morfologické charakteristiky zahrnovaly přítomnost hrdelního vaku, přítomnost a zbarvení chomáče srsti na šourku u samců a přítomnost genitálních otoků u samic. Z 23 znaků byly čtyři považovány za aditivní a 19 za neaditivní (viz Tabulka 3).

Znakové stavy jsem naskóroval na základě dostupné literatury (Geissmann, 1995; Geissmann, 2000; Mootnick, 2006; Mootnick, 2010; Chatterjee, 2013; Dobroruka, 1979; Groves, 1970; Thinh et al., 2010; Chivers, 2013) a fotografií (Geissmann, 2000; Vitali L. & Muir L., 2015; Zicha O. et al., 2015). Výsledný dataset tak obsahoval čtyři matice po 23 znacích pro 20 druhů gibbonů, celkem 1840 znakových stavů. Z těchto 1840 znakových stavů bylo pozitivně naskórováno 85,7% (75% pozitivně naskórovaných znaků pro matici popisující mládě, 82,4% pro matici popisující subadultního jedince, 92,8% pro matici popisující dospělého samce a 92,6% pro matici popisující dospělou samici).

### *Fylogenetické analýzy*

Matice jsem optimalizoval na fylogenezi převzatou z práce Springer et al. (2012), dosud největší publikované fylogenezi primátů, vytvořené na základě genomických dat metodou molekulární supermatrix (viz Obr. 2 A). Topologie z práce Springer et al. (2012) je v souladu s většinou recentně publikovaných fylogenezí gibbonů vytvořených na základě molekulárních dat (Chan et al., 2013; Israfil et al., 2011; Matsudaira & Ishida, 2010; Perelman et al., 2011; Takacs et al. 2005). Druhy *Nomascus anamensis* (Thinh et al., 2010) a *Hoolock mishmiensis* (Choudhury, 2013), které v této fylogenezi chybí, jsem doplnil dodatečně coby sesterské druhy *Nomascus gabriellae* a *Hoolock hoolock*. Datum divergence jsem arbitrárně stanovil na polovinu délky existence sesterské linie. Jako outgroup byl použit šimpanz (*Pan troglodytes*).

Pomocí optimalizace znakových stavů na fylogenezi jsem spočítal hodnoty konzistenčního indexu (CI) a retenčního indexu (RI) pro jednotlivé znaky, jednotlivé matice a pro kompletní dataset. Ancestrální stavy jsem rekonstruoval pomocí metod maximální parsimonie (MP) a maximální likelihood (ML). Pro rekonstrukce pomocí metody maximální likelihood jsem zvolil evoluční model Mk1 (*Markov k-state 1 parameter model*), (Lewis, 2001) a statistickou podporu rekonstruovaných ancestrálních stavů jsem stanovil pomocí metody T=2 (Schluter et al., 1997).

Rekonstruované ancestrální stavy byly vyhodnoceny pro společného předka všech gibbonů (Hylobatidae), předka rodu *Hylobates*, předka rodu *Hoolock* a předka rodu *Nomascus* (viz Tabulky 5-8). Tímto způsobem jsem získal čtyři soubory rekonstrukcí popisující podobu klíčových společných předků gibbonů v rámci čeledi Hylobatidae o různé výpovědní hodnotě. Rovněž jsem provedl optimalizaci kompletní matice znaků dospělého samce a dospělé samice na topologii převzatou z práce Springer et al. (2012) a vytvořil kladogram na základě kompletního datasetu chromatických a morfologických znaků.

Úpravy a export datasetu a parsimonní optimalizace datasetu na kladogram jsem provedl v programech Winclada (Nixon, 2002) a Nona (Goloboff, 1999). Úpravy fylogeneze, výpočty konzistenčního a retenčního indexu a rekonstrukce ancestrálních stavů jsem provedl v programu Mesquite (Maddison & Maddison, 2015). Kladogram založený na chromatických a morfologických znacích jsem vytvořil v programu PAUP (Swofford, 2003). K vizualizaci výsledných kladogramů jsem použil program Dendroscope (Huson & Scornavacca, 2012).

## VÝSLEDKY

### Fylogenetický signál

Kompletní dataset chromatických a morfologických znaků vykazoval konzistenční index 0,64 a retenční index 0,48 (viz Tabulka 2). Tyto hodnoty spadají do rozmezí hodnot publikovaných morfologických, etologických i molekulárních datasetů (viz Tabulka 3). Zbarvení gibbonů je tak fylogeneticky hodnotný znak, podobně jako v minulosti zkoumaná struktura duetových zpěvů gibbonů rodu *Nomascus* (Thinh et al., 2011). Hodnoty CI a RI byly vyšší pro matice popisující znaky dospělého samce a dospělé samice, než pro matice popisující znaky mláďete a subadultního jedince (viz Tabulka 2).

Matice	CI	RI
mláďe	0,5978	0,2885
subadult	0,647	0,4626
dospělý samec	0,6622	0,5146
dospělá samice	0,6287	0,4959
<b>dataset</b>	<b>0,6441</b>	<b>0,4812</b>

**Tabulka 2.** Hodnoty konzistenčního (CI) a retenčního indexu (RI) pro jednotlivé matice a kompletní dataset.

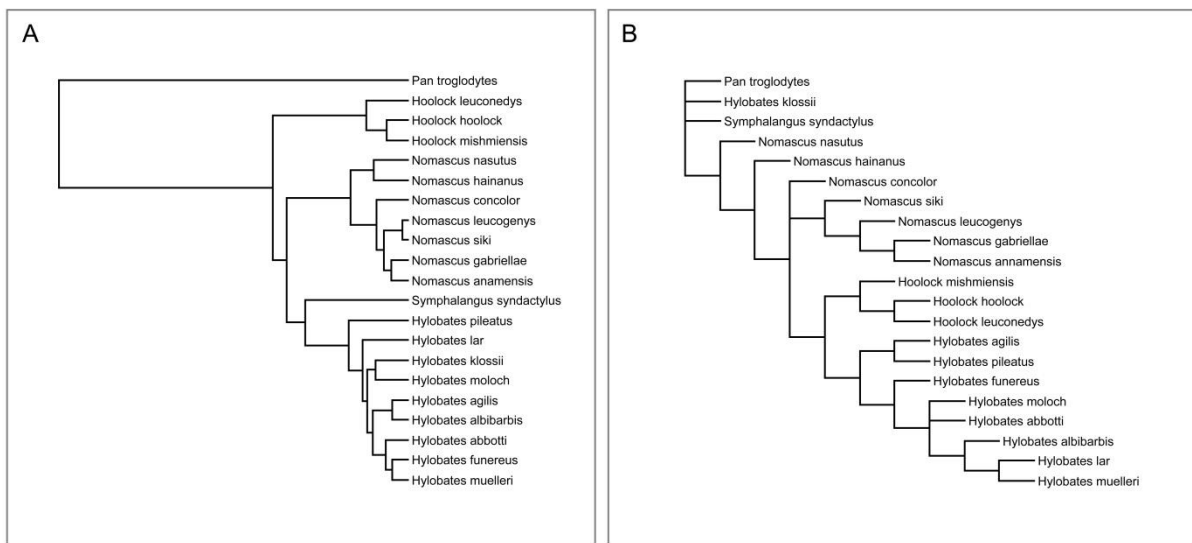
Dataset	Studie	RI
mtDNA australských kachen	Kennedy & Spencer (2000)	0,94
morfologie anolisů	Guyer & Savage (1986)	0,78
chování primátů	DiFiore & Rendall (1994)	0,73
morfologie hominidů	Lieberman et al. (1996)	0,71
socioekologie lidoopů	Duda & Zrzavý (2013)	0,67
morfologie kopytníků	O'leary & Geisler (1999)	0,69
mtDNA madagaskarských primátů	Yang & Yoder (2003)	0,47
mtDNA zajíců	Halanych & Robinson (1999)	0,39
mtDNA anolisů	Jackmann et al. (1999)	0,35

**Tabulka 3.** Hodnoty retenčního indexu vybraných datasetů založených na molekulárních, morfologických a etologických znacích. Sestaveno na základě Collard et al. (2006) a Duda & Zrzavý (2013).

Znaky s vysokým ci a ri jsou především ty, které popisují zbarvení srsti na trupu a končetinách. Naproti tomu znaky popisující délku a tvar srsti mají obecně nižší hodnoty ci a ri. Znaky vykazující konzistentně nejvyšší hodnoty ci a ri jsou dva ze tří znaků popisující kresbu

ve tváři, světlé obočí a licousy a samotný sexuální dichromatismus. Morfologické znaky nevztahující se ke zbarvení měli obecně slabší fylogenetický signál (viz Tabulka 4).

Přítomnost fylogenetického signálu v datasetu dále ilustruje fakt, že kladogram založený na tomto datasetu sdružuje existující rody gibbonů do monofyletických nebo parafyletických kladů (viz Obr. 7). Kladogram založený na chromatických a morfologických znacích se v řadě rysů shoduje se skutečnou fylogenezí (viz Obr. 7). Rod *Nomascus* vychází parafyletický, část tvoří monofyletický klad. Rod *Hoolock* tvoří monofyletický klad, rod *Hylobates* vychází monofyletický s výjimkou gibona malého (*Hylobates klossii*), který je umístěn na bázi spolu se siamangem (*Symphalangus syndactylus*). Podobnost gibona malého a siamanga je výsledkem konvergence, respektive množství reverzalů v evoluční linii gibona malého, jak ukazuje parsimonní optimalizace znakových stavů na topologii kladogramu. Bazální pozice siamanga je v souladu s klasickými morfologickými studiemi (viz např. Haimoff et al. 1982) stejně jako blízký vztah siamanga a gibona malého, který byl dříve řazen spolu se siamangem do „podrodu“ *Symphalangus* (Dobroruka et al., 1979).



**Obr. 2 A.** Fylogeneze převzatá z práce Springer et al. (2012) a upravená podle Thinh et al. (2010) a Choudhury (2013). **B.** Kladogram založený na parsimonní analýze datasetu chromatických a morfologických znaků (striktní konsensus).

## Rekonstrukce ancestrálních stavů

Hlavním cílem mé práce bylo provést sérii rekonstrukcí ancestrálních stavů vybraných znaků, popisujících zbarvení, sexuální a ontogenetický dichromatismus a na základě těchto rekonstrukcí popsat evoluční historii vybraných znaků. Výsledné rekonstrukce ancestrálních

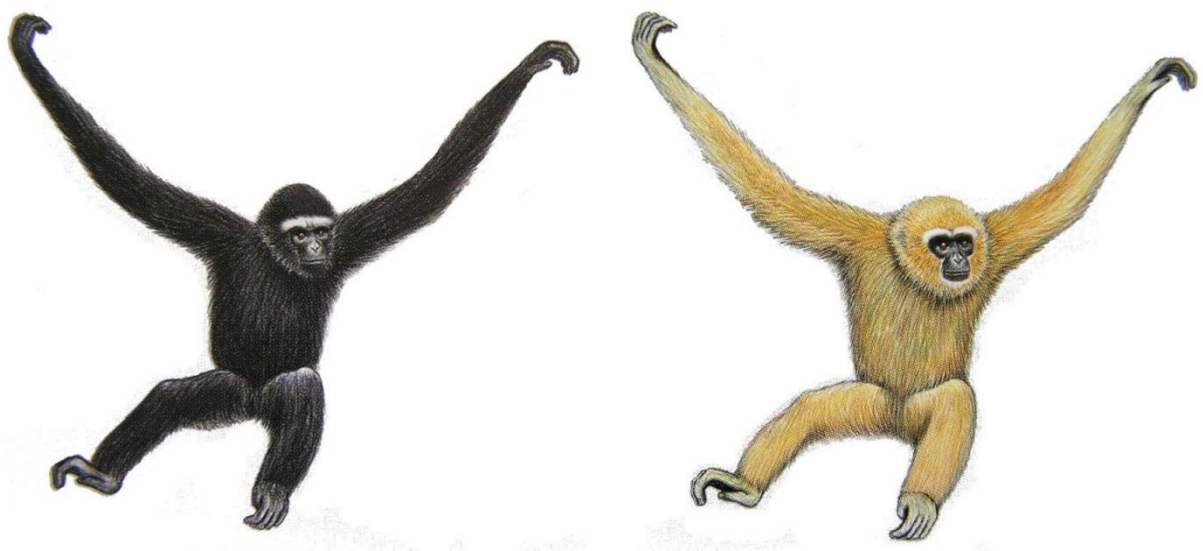
stavů jsou shrnuty v Tabulkách 5–8.

### *Předek čeledi Hylobatidae*

Společný předek všech gibbonů měl již sexuální a ontogenetický dichromatismus. Mláďata se rodila světle krémově zbarvená, bez skvrn na těle a na hlavě, kromě černé masky v obličejí. Při přechodu do zbarvení subadultního jedince před dosažením druhého roku života přebarvily do černé srsti a začala se u nich vytvářet ozdoba temene hlavy. Tato ozdoba byla černá dle parsimonie a polymorfní dle likelihoodu. Zároveň se ve tváři objevilo úzké světlé obočí.

Po dosažení dospělosti se u předka gibbonů vyvinul sexuální dichromatismus toho typu, který charakterizuje recentní rody *Hoolock* a *Nomascus*. Samec zůstal v dospělosti černý a došlo u něj k vytvoření dodatečných znaků. Srst na temeni hlavy se prodloužila a vytvořila tak vysokou, načechranou kápi. Vyvinul se mu jeho hrdelní vak a zesílilo mu jeho světlé obočí nad obličejovou maskou. Dospělí samci měli na šourku chomáč srsti o délce 3–6 cm, který ovšem nemusel ještě být výrazně viditelný.

Samice se po dosažení pohlavní dospělosti přebarvila do světle krémového zbarvení. Její kápě zůstala krátká. Mohlo se objevit kontrastní tmavé zbarvení dlaní a chodidel v porovnání se zbytkem těla a vyvinula se světlá bradka, doplňující kresbu tváře. Pravděpodobnou podobu společného předka je zachycuje Obr. 3.



**Obr. 3.** Podoba dospělého samce a dospělé samice společného předka gibbonů vyplývající z fylogenetických rekonstrukcí ancestrálních stavů rekonstruovaných metodou maximální likelihood.

### *Předek rodu Hoolock*

Předek gibbonů rodu *Hoolock* měl jako novorozené mládě krémově zbarvenou hrud', ale ostatní tělní části tihly k odstínům šedé. Neměl žádné vzory na těle a končetinách. Srst na temeni hlavy měla stejnou barvu jako zbytek těla, šedou. Mláďata neměla kresbu ve tváři. V průběhu dospívání u něj docházelo ke změně zbarvení srsti na černou a vyvíjela se u něj načechraná kápě, typická pro samce recentních druhů rodu *Hoolock*. V subadultním stádiu života se objevuje také světlé obočí, nicméně ostatní prvky obličejové kresby se neobjevují.

Po dosažení dospělosti se u předka rodu *Hoolock* objevuje sexuální dichromatismus. Samec si ponechal své subadultní zbarvení a vyrostl mu chomáč srsti na šourku, dosahující délky 3–6 cm. Zároveň s těmito změnami se u něj objevil hrdelní vak.

Samice po dosažení dospělosti, přecházela do odlišného zbarvení. Její srst přebarvila do krémové barvy se světle kontrastními částmi na nártch a hřbetech rukou. Zda byly dlaně a chodila tmavě kontrastní k těmto světlým částem, není jasné podle obou použitých metod, MP i ML. Světlé obočí samice zůstávali a zvětšily se a objevila se světlá široká bradka jako součást obličejové kresby. Rovněž u ní se vyvinul hrdelní vak. Z recentních zástupců rodu *Hoolock* byl rekonstruovaný společný předek nejpodobnější druhu gibbon hulok (*Hoolock hoolock*).

### *Předek rodu Nomascus*

Předek rodu *Nomascus*, začínal svůj život světle krémově zbarvený. (Je zde ovšem rozpor mezi MP a ML, parsimonní rekonstrukce ukazuje na černě zbarvená mláďata. Mládě bylo bez ozdob, bez výrazných kreseb, a kontrastních částí těla. V průběhu dospívání mláďata obou pohlaví přebarvila do černé barvy srsti (viz. Obr. 8).

Po dosažení dospělosti došlo k rozdělení pohlaví podle barvy způsobem typickým pro dnešní zástupce rodu *Nomascus*. Samec zůstal černý (viz. Obr. 9). Srst na jeho hlavě získala tvar hřebenu a vyrostl mu chomáč srsti na šourku, který měl stejnou barvu jako okolní srst. Také mu narostl hrdelní vak.

Samice se přebarvila do svého světlého zbarvení připomínajícího mláděcí šat. Její dlaně a chodidla zůstala černá a stala se tak jasně kontrast s krémově zbarvenou srstí. Na její hlavě se objevila ozdoba ve formě černé kontrastní skvrny na temenu hlavy. Kresba na tváři se plně vyvinula a začala připomínat obličejový prstenec tvořený licousy, světlým obočím a bradkou. Z recentních zástupců rodu *Hoolock* byl rekonstruovaný společný předek nejpodobnější gibbonu hainanskému (*Nomascus hainanus*).

## *Předek rodu Hylobates*

Mládě předka rodu *Hylobates* bylo dle metody ML šedé, bez výrazných kreseb na těle. Nemělo kresbu ve tváři a nebylo nápadně zdobené. Subadultní jedinec neprocházel barvoměnou a zůstal šedý. Objevuje se u něj světlé obočí, které zdobilo jeho tvář a stojatá, načechraná kápě stejné barvy jako zbytek těla.

Po dosažení dospělosti došlo ke změně barvy u samce předka rodu *Hylobates* a objevil se sexuální dichromatismus. Samec v dospělosti ztmavnul a kresba v jeho tváři byla obohacena o světlou bradku a samec také získal chomáč srsti v rozkroku velikostí mezi 3-6 cm, který byl světlý, kontrastující s okolní tmavou srstí. U samce se také objevuje hrdelní vak.

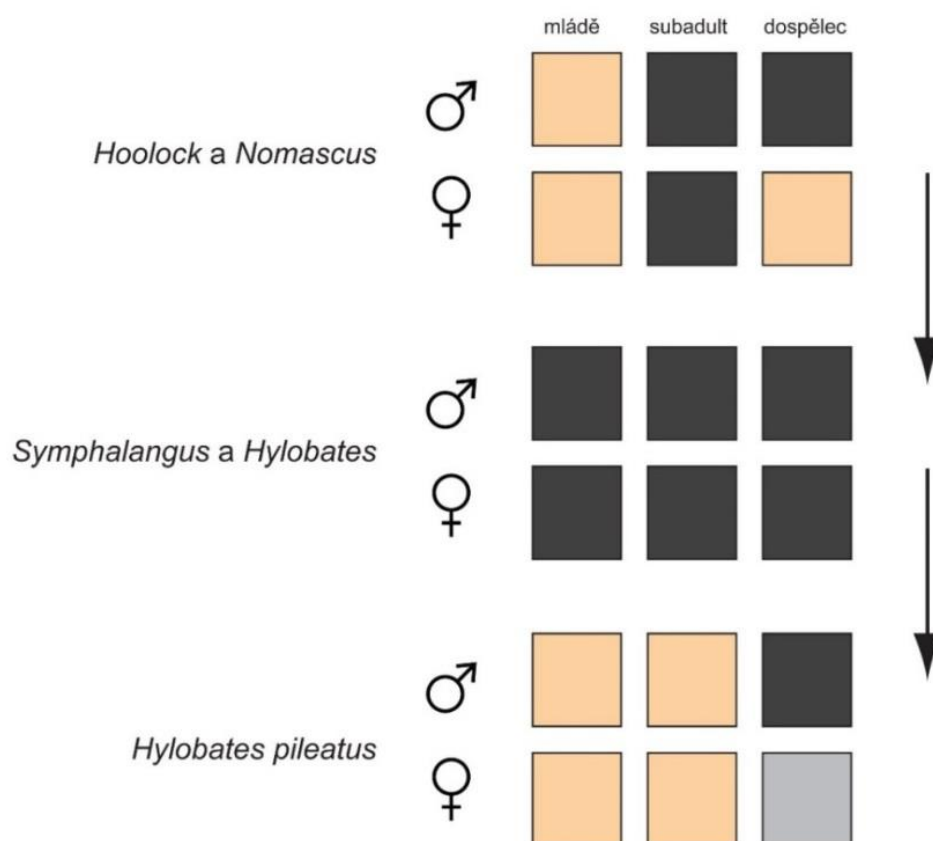
Samice zůstala šedá po celém těle a její kresbu ve tváři doplnila světlá bradka, čímž se dotvořil obličejový prsteneček. Dospělé samice měly genitální otoky. Dle metody ML měla dospělá samice černě kontrastní dlaně a chodidla, podle MP nekontrastovala barva dlaní a chodidel s barvou srsti. Žádný z recentních zástupců rodu *Hylobates* nebyl rekonstruovanému společnému předkovi nápadně podobný.

## **Shrnutí**

Jak vyplývá z těchto popisů a jak a je zdůrazněno na schematickém nákresu barvoměny (viz Obr. 4), předek čeledi *Hylobatidae* měl již vyvinutý sexuální a ontogenetický dichromatismus, připomínající dichromatismus rodů *Hoolock* a *Nomascus*. Tento typ dichromatismus později zanikl, pravděpodobně dvakrát nezávisle u rodu *Hylobates* a *Symphalangus*. Předek rodu *Hylobates* si měl odlišný typ dichromatismu, který se zachoval pouze u gibona kapového (*Hylobates pileatus*). Rod *Hylobates* přišel o ontogenetickou složku dichromatismu a udržel si pouze složku sexuální, o která později také zanikla (viz Obr. 8 a 9).

Ve své práci jsem se setkal s několika metodologickými problémy. Prvním problémem byl nedostatečně podrobný popis zbarvení mláďat a subadultních jedinců a to zejména u nově popsaných a méně často chovaných druhů. Tento nedostatek vedl k menšímu počtu pozitivně skórovaných znakových stavů v datasetech popisujících mládě a subadultní jedince, což mohlo negativně ovlivnit výsledky. Dalším problémem je omezená shoda ohledně povahy zbarvení některých druhů (srovnej např. Dobroruka, 1979 a Geissmann, 2000). Vnímání zbarvení je jistě do značné míry subjektivní. Jeho popis a překlad do omezeného počtu diskrétních znakových stavů pro fylogenetickou analýzu je komplikován také nezanedbatelnou vnitrodruhovou diverzitou gibonů.





**Obr. 4.** Schematický popis typů zbarvení recentních skupin gibbonů pro jednotlivá věková stádia a pohlaví a jejich chronologie vyplývající z rekonstrukcí ancestrálních stavů metodou maximální likelihood.

Zbarvení jednotlivých druhů gibbonů je obecně špatně popsáno, což je dáno omezenou pozorností, která je této skupině primátů dlouhodobě věnována a existencí nově popsaných druhů. Tato práce tento nedostatek do jisté míry napravuje, nicméně informace, které poskytuje publikovaná literatura a fotografie bude třeba do budoucna doplnit o informace založené na vlastním pozorování.

## DISKUSE

Většina teorií vysvětlujících adaptivní význam zbarvení primátů, ať už jako nástroj krypse nebo mezidruhové či vnitrodruhové signalizace, není aplikovatelná na gibony.

Giboni nevykazují žádný protistín (Kamilar, 2009), jak lze očekávat u primátů této velikosti, kteří se pohybují v korunách stromů brachiací a tělo udržují po většinu času ve vertikální poloze (Kamilar & Bradley 2011a). Giboni rovněž nevykazují žádné míchání vzorů, což je u primátů obecně vzácný jev (Bradley & Mundy, 2008). U gibonů došlo ke ztrátě genu pro signální protein aguti (Nakayama & Ishida 2006). Zbarvení aguti přitom hraje důležitou roli ve vytváření zbarvení typu míchání vzorů. Zbarvení gibonů je většinou uniformní a jejich ozdoby nevytvářejí žádný rozpoznatelný tvar, který by mohl být určený k matení predátorů. Zbarvení gibonů rovněž neodpovídá kresbám očekávaným u disruptivního zbarvení (Caro, 2005). U druhů, jako je gibbon lar či gibbon tmavoruký, které vykazují proměnlivé zbarvení v rámci areálu, by snad mohlo zbarvení sloužit ke splnutí s okolím (Chivers, 2013). Dosavadní studie však tuto hypotézu netestovaly.

Zbarvení primátů se obecně řídí Glogerovým pravidlem (Kamilar & Bradley 2011b), zbarvení gibonů však do tohoto schématu nijak zřetelně nezapadá.

Některé aspekty zbarvení, jako nápadný mláděcí šat či sexuální zbarvení kůže mohou sloužit jako signály určené jedincům vlastního druhu. Nápadný mláděcí šat však není u gibonů přítomen. Mláďata gibonů svým zbarvením nekонтastují se zbarvením matky a s výjimkou gibona černochocholátého (*Nomascus nasutus*), má nově narozené mládě odstín podobný matce (Mootnick, 2006).

Sexuální zbarvení kůže (z anglického *sexual skin*) rovněž není u gibonů přítomné. Žádný druh gibona nemá výrazně zbarvenou odhalenou pokožku. U rodu *Hylobates*, především u gibona lar (*Hylobates lar*) jsou však přítomné genitální otoky (Dahl & Nadler, 1992a, b), které indikují pravděpodobnost ovulace (Barelli et al., 2007).

Jakou roli hraje zbarvení gibonů v mezidruhovém a individuálním rozpoznávání zda a jakým způsobem ovlivňuje sexuální atraktivitu jedinců, nebylo dosud zkoumáno, nicméně tyto funkce s největší pravděpodobností zastává.

Fylogenetická rekonstrukce ancestrálních stavů metodou maximum likelihood ukazuje, že společný předek gibonů měl jak ontogenetický, tak sexuální dichromatismus, podobný dichromatismu rodů *Hoolock* a *Nomascus*. Mezi rekonstrukcemi založenými na metodách MP a ML nebyl zásadní rozpor. Parsimonní rekonstrukce ancestrálních stavů u společného předka gibonů nebyla zásadně ovlivněna znakovými stavy outgroupa (šimpanze), jak ukázala analýza, při které byly pozitivně skórované znakové stavy outgroupa nahrazeny

otazníky. ML dokáže rekonstruovat některé znakové stavy, které MP rekonstruovat nedokáže, nicméně obě metody ukazují na ancestrální povahu dichromatismu. Dichromatismu je tedy zřejmě synapomorfii čeledi Hylobatidae, později ztracenou buď u společného předka rodů *Symphalangus* a *Hylobates*, nebo později u rodu *Hylobates*. K nezávislému vzniku odlišného typu ontogenetického a sexuálního dichromatismu došlo u gibona kápového (*Hylobates pileatus*).

Vyvstává otázka, zda je gibbon kápoval skutečně dichromatický. Je možné, že tento druh nemá ontogenetický dichromatismus a podobnost subadultních jedinců se samicí je pouhým artefaktem barvozměny u gibbonů. Tato barvozměna probíhá prostřednictvím rozšiřující se skvrny, jak popisuje Dobroruka (1979) a subadultní zbarvení u gibona kápoval je pozůstatkem právě této rozšiřující se skvrny, která by jej normálně přebarvila do typického zbarvení subadultního jedince, podobného rodům *Hoolock* a *Nomascus*. Toto se neděje a místo toho se skvrna rozšiřuje, teprve až když se samec gibona kápoval přebarvuje do dospělého šatu. Proti tomuto popisu se staví Geissmann (2000), podle něhož postupně přebarvuje celá ventrální strana těla.

Závěr o ancestrální povaze ontogenetického a sexuálního dichromatismu u gibbonů znesnadňuje vysvětlení příčin vzniku tohoto jevu. Distribuce studovaného znaku ve fylogenezi recentních druhů vede k tomu, že rekonstrukce nezasahuje do dostatečně hluboké minulosti a neumožňuje vystopovat jeho původ. Ke vzniku dichromatismu jako evoluční novinky gibbonů došlo zřejmě v jejich kmenové linii před více než 10 miliony let. Výsledné rekonstrukce nicméně ukazují, že tento společný předek z větší části postrádal ozdoby, specifické pro dnešní rody a druhy, jako jsou výrazně tvarované kápě, kresby a kontrastující skvrny. Specifické zbarvení gibbonů tak může sehrávat významnou roli v mezidruhovém rozlišování a sexuální selekci, jak bylo demonstrováno u jiných skupin primátů (Santana et al., 2012; Allen et al., 2014).

K výrazné změně zbarvení může dojít během velmi krátké doby, jak ukazuje studie tří druhů langurů (*Trachypithecus*), jejichž divergence je mladší než 0,5 milionu let (Liu et al., 2013). Tyto druhy se žijí v oblastech na hranicích Číny a Vietnamu, v sympatrii s gibony rodu *Hoolock*, *Nomascus* a *Hylobates* a vyznačují se podobnou variabilitou obličejových kreseb.

Předpoklad o existenci obličejového prstence u společného předka gibbonů (Geissmann, 2003) se nepotvrdil. Společný předek neměl kompletní obličejový prstenec. Kresba na jeho obličejí byla tvořena světlým obočím, přítomným u juvenilních jedinců a dospělých samců a u dospělých samic také světlou bradkou. Chyběly však licousy, které by činily obličejový prstenec kompletní (viz Obr. 3). Z fylogenetické rekonstrukce ancestrálních stavů vyplývá, že prvky tvořící obličejový prstenec se vyvíjely víceméně nezávisle. Zatímco

obočí a licousy vykazují silný fylogenetický signál, bradka jako znak vykazuje nízké hodnoty  $c_i$  a  $r_i$  (viz Tabulka 4).

Sexuální a ontogenetický dichromatismus gibbonů rodu *Hoolock* a *Nomascus* vykazuje podobnost se sexuálním a ontogenetickým dichromatismem lemura červenavého (*Eulemur rufus*), u kterého subadultní samice připomínají zbarvením dospělé samce. Barthold et al. (2009) předpokládá, že toto zbarvení slouží, jako sexuální mimikry, tj. jako prostředek vedoucí k méně častému obtěžování subadultních samic ze strany dospělými samci. Na rozdíl od lemurů, žijících ve velkých, vícesamčích-vícesamičích skupinách, žijí giboni v malých, rodinných skupinách. Toto vysvětlení tak nelze na gibony aplikovat.

Pokud by měl být „samčí“ šat dospívajících samic gibbonů interpretován jako sexuální mimikry, měl by být zaměřen nikoli na samce, ale na dospělou samici v rodinné skupině, matku. Přejídná období, kdy v rodinných skupinách žijí dvě generace reprodukce schopných samic (tj. reprodukčně aktivní matka a dospělá dcera) provází zvýšená míra konfliktu mezi dvěma samičími generacemi. Tento jev byl zdokumentován u několika druhů primátů včetně lidí (Barrett et al., 2007; Cant & Johnstone, 2008). Je možné, že funkcí ontogenetického dichromatismu je zmírnění mezigeneračních konfliktů mezi dospělou matkou a dcerou. Na druhou stranu subadultní samice přebarvují do dospělého zbarvení dlouho před tím, než opouštějí rodnou skupinu (Rowe, 1996). Navíc není jasné, proč by mělo dojít ke ztrátě takovéto adaptace u společného předka rodů *Symphalangus* a *Hylobates*, jejichž sociální struktura je veskrze podobná sociální struktuře rodů *Hoolock* a *Nomascus*.

Dalším možným vysvětlením pro dichromatismus, které se naskýtá je snaha o zmatení predátora. Když se k sobě giboni choulí v době odpočinku, může to vytvářet efekt míchání vzorů. Tato možnost však nebyla nikdy zkoumána.

U samic rodu *Hylobates* jsou přítomné poměrně výrazné genitální otoky (Dahl & Nadler, 1992a, b) tento rod má spolu se siamangem, potlačený sexuální dichromatismus, takže by snad mohla existovat souvislost mezi ztrátou sexuálního dichromatismu a vznikem samičích genitálních otoků, indikujících pravděpodobnost ovulace. Na druhou stranu samice siamanga genitální otoky nemají.

## ZÁVĚR

Tato práce shrnuje dostupné informace o zbarvení, sexuálním a ontogenetickém dichromatismu popsaných druhů gibbonů a studuje jeho evoluci s využitím několika fylogenetických metod. Vyhodnocuje fylogenetickou informativnost studovaných znaků a rekonstruuje klíčové společné předky recentních skupin gibbonů.

Z rekonstrukcí ancestrálních stavů vyplývá, že sexuální a ontogenetický dichromatismus byl přítomen již u společného předka čeledi Hylobatidae. Tento dichromatismus byl později v evoluci gibbonů ztracen buďto jednou, či dvakrát nezávisle u rodů *Symphalangus* a *Hylobates*. Výsledné rekonstrukce komplikuje existence odlišného typu dichromatismu u gibona kápového (*Hylobates pileatus*).

Společný předek sice byl sexuálně dichromatický, postrádal však četné obdoby, charakteristické pro dnešní rody a druhy. Je proto pravděpodobné, že barevné odlišnosti jednotlivých druhů souvisí s rychlou recentní radiací gibbonů a hraje roli v mezidruhovém rozpoznávání, kdy odlišné zbarvení a s ním spojené sexuální preference slouží jako bariéry proti hybridizaci. Pro potvrzení této domněnky je třeba se podrobně zaměřit se na biogeografický kontext speciace a evoluce barevnosti u gibbonů, což je směr, kterým by se měl ubírat budoucí výzkum.

## SEZNAM LITERATURY

Allen, W. L., Stevens, M., & Higham, J.P. (2014) Character displacement of *Cercopithecini* primate visual signals. *Nature Communications*, 5, 10.

Barrett, L., Dunbar, R., Lycett, J. (2007). Evoluční psychologie člověka. Praha, Portál.

Kamilar, J. M. (2009) Interspecific Variation in Primate Countershading: Effects of Activity Pattern, Body Mass, and Phylogeny. *International Journal of Primatology*, 30(6), 877-891.

Barthold, J., Fichtel, C., & Kappeler, P. (2009). What is it going to be? Pattern and potential function of natal coat change in sexually dichromatic redfronted lemurs (*Eulemur fulvus rufus*). *American Journal of Physical Anthropology*, 138(1), 1-10.

Baxa M. (2011) Vznik, vývoj a ekoetologické významy tělních kreseb u kočkovitých šelem (*Carnivora, Felidae*). Bakalářská práce. Univerzita Karlova v Praze oddělení zoologie, Praha.

Bradley, B. J., & Mundy, N. I. (2008). The primate palette: the evolution of primate coloration. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 17(2), 97-111.

Burt Jr, E. H., & Ichida, J. M. (2004). Gloger's rule, feather-degrading bacteria, and color variation among song sparrows. *The Condor*, 106(3), 681-686.

Cant, M. A., & Johnstone, R. A. (2008). Reproductive conflict and the separation of reproductive generations in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(14), 5332-5336.

Carbone, L., Harris, R. A., Gnerre, S., Veeramah, K. R., Lorente-Galdos, B., Huddleston, J., . . . Gibbs, R. A. (2014). Gibbon genome and the fast karyotype evolution of small apes. *Nature*, 513(7517).

Caro, T. (2005) The adaptive significance of coloration in mammals. *Bioscience*, 55(2), 125-136.

Collard, M., Shennan, S.J., & Tehrani, J.J. (2006). Branching versus Blending in Macroscale Cultural Evolution: A Comparative Study. In: Lipo, C.P., O'Brien, M.J., Shennan, S.J., & Collard, M. (Eds.), *Mapping Our Ancestors: Phylogenetic Methods in Anthropology and Prehistory*, Aldine, Hawthorne, NY, pp. 53-63.

Dahl, J. F., & Nadler, R. D. (1992a). Genital swelling in females of the monogamous gibbon, *Hylobates (H.) lar*. *American journal of physical anthropology*, 89(1), 101-108.

Dahl, J. F., & Nadler, R. D. (1992b). The external genitalia of female gibbons, *Hylobates (H.) lar*. *The Anatomical Record*, 232(4), 572-578.

Dixson, A.F. (2012). *Primate sexuality: Comparative studies of the prosimians, monkeys, apes, and humans*. Oxford University Press.

Dobroruka L. J. (1979) Přebarvování gibona kápoového, *Hylobates Pileauts Gray*, 1861 *Gazella* 2/2.

Dobroruka, L. J et al. (1979) *Opice a poloopice 1. vyd.*, SZN- Státní zemědělské nakladatelství Edice: Zvířata celého světa.

Duda, P., & Zrzavý, J. (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.

Fan, P. F., Bartlett, T. Q., Fei, H. L., Ma, C. Y., & Zhang, W. (2015). Understanding stable bi-female grouping in gibbons: feeding competition and reproductive success. *Frontiers in zoology*, 12(1), 5.

Fan, P. F., & Ai, H. S. (2011). Conservation status of the eastern hoolock gibbon (*Hoolock leuconedys*) in China. *Gibbon Journal*, 6, 22-25.

Fleagle, J. G. (2013). *Primate Adaptation and Evolution: 3rd Edn*. Academic Press.

Flegr, J. (2009). *Evoluční biologie. 2. vyd.*, Praha: ACADEMIA.

Fuentes, A. (2000). Hylobatid communities: changing views on pair bonding and social organization in hominoids. *American journal of physical anthropology*, 113( 31), 33-60.

Geissmann, T. (1995). Gibbon systematics and species identification. *International Zoo News*, 467-498.

Geissmann T. (2000) Gibbon photo gallery. *Gibbon research lab*. <http://www.gibbons.de/main/index.html>

Geissmann, T. & Nijman, V. (2008) *Hylobates muelleri ssp. abbotti*. *The IUCN Red List of*

*Threatened Species. Version 2014.3.* www.IUCNredlist.org.

Goloboff, P. (1999). NONA (No Name) version 2. Published by the author, Tucuman, Argentina.

Groves, C. P. (1970). Taxonomic and individual variation in gibbons. *Mammal Review*, 1(2), 36-36.

Groves, C. P. (1972). Systematics and phylogeny of gibbons. In *Gibbon and Siamang*. Vol. 1: Evolution, Ecology, Behavior, and Captive Maintenance, D.M. Rumbaugh (ed.), pp. 1-89. Basel: Karger.

Groves, C. P. (2007). Speciation and biogeography of Vietnam's primates. *Vietnamese Journal of Primatology*, 1(1), 27-40.

Haimoff, E. H., Chivers, D. J., Gittins, S. P., & Whitten, T. (1982). A phylogeny of gibbons (*Hylobates* spp.) based on morphological and behavioural characters. *Folia Primatologica*, 39(3-4), 213-237.

Heinsohn, R., Legge, S., & Endler, J. A. (2005). Extreme reversed sexual dichromatism in a bird without sex role reversal. *Science*, 309(5734), 617-619.

Huson, D. H., & Scornavacca, C. (2012). Dendroscope 3: An Interactive Tool for Rooted Phylogenetic Trees and Networks. *Systematic Biology*, 61(6), 1061-1067.

Chan, Y. C., Roos, C., Inoue-Murayama, M., Inoue, E., Shih, C. C., Pei, K. J. C., & Vigilant, L. (2013). Inferring the evolutionary histories of divergences in *Hylobates* and *Nomascus* gibbons through multilocus sequence data. *BMC Evolutionary Biology*, 13-16.

Chang, Y. H., Bertram, J. E., & Lee, D. V. (2000). External forces and torques generated by the brachiating white-handed gibbon (*Hylobates lar*). *American journal of physical anthropology*, 113(2), 201-216.

Chatterjee, H. J. (2009). Evolutionary relationships among the gibbons: a biogeographic perspective. In *The Gibbons*, 13-36. Springer, New York.

Chivers, D. J. (2000). The swinging singing apes: fighting for food and family in far-east forests. *The Apes: Challenges for the 21st Century*, Brookfield Zoo, 1-28.

Chivers, D.J. (2013). Family HYLOBATIDAE (GIBBONS) in Mittermeier, R. A, Rylands, A.



B., & Wilson D. E. (eds.). *Handbook of the Mammals of the World: 3. Primates*. Lynx Editions, Barcelona.

Choudhury, A. (2013). Description of a new subspecies of hoolock gibbon *Hoolock hoolock* from North East India. *Newsletter & Journal of The Rhino Foundation for nature in NE India*, 9, 49-59.

Israfil, H., Zehr, S. M., Mootnick, A. R., Ruvolo, M., & Steiper, M. E. (2011). Unresolved molecular phylogenies of gibbons and siamangs (Family: Hylobatidae) based on mitochondrial, Y-linked, and X-linked loci indicate a rapid Miocene radiation or sudden vicariance event. *Molecular phylogenetics and evolution*, 58(3), 447-455.

IUCN (2015). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. [www.IUCNredlist.org](http://www.IUCNredlist.org).

Jiang, X., Wang, Y., & Wang, Q. (1999). Coexistence of monogamy and polygyny in black-crested gibbon (*Hylobates concolor*). *Primates*, 40(4), 607-611.

Kamilar, J. M. & Bradley, B. J. (2011a) Countershading is related to positional behavior in primates. *Journal of Zoology*, 283(4), 227-233.

Kamilar, J.M. & Bradley, B.J. (2011b) Interspecific variation in primate coat colour supports Gloger's rule. *Journal of Biogeography*, 38(12), 2270-2277.

Lappan, S. (2008). Male care of infants in a siamang (*Symphalangus syndactylus*) population including socially monogamous and polyandrous groups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(8), 1307-1317.

Lewis, P. O. (2001). A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic biology*, 50(6), 913-925.

Liu Z, Wang B, Nadler T, Liu G, Sun T, et al. (2013) Relatively Recent Evolution of Pelage Coloration in Colobinae: Phylogeny and Phylogeography of Three Closely Related Langur Species. *PLoS ONE*, 8(4): e61659.

Mitani, J. C. (1990). Demography of agile gibbons (*Hylobates agilis*). *International Journal of Primatology*, 11(5), 411-424.

Lucas, P. W., Dominy, N. J., Riba-Hernandez, P., Stoner, K. E., Yamashita, N., Calderön, E.

- L., ... & Darvell, B. W. (2003). Evolution and function of routine trichromatic vision in primates. *Evolution*, 57(11), 2636-2643.
- Matsudaira, K., & Ishida, T. (2010). Phylogenetic relationships and divergence dates of the whole mitochondrial genome sequences among three gibbon genera. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55(2), 454-459.
- Mootnick, A. R. (2006). Gibbon (Hylobatidae) species identification recommended for rescue or breeding centers. *Primate Conservation*, 103-138.
- Mootnick, A. R., & Fan, P. F. (2011). A comparative study of crested gibbons (*Nomascus*). *American Journal of Primatology*, 73(2), 135-154.
- Nakayama, K. and Ishida, T. (2006) Alu-mediated 100-kb deletion in the primate genome: The loss of the agouti signaling protein gene in the lesser apes. *Genome Research*, 16(4), 485-490.
- Nixon, K. (2002). WinClada (Version 1.00.08). Ithaca, NY: Published by the author.
- Perelman, P., Johnson, W. E., Roos, C., Seuanez, H. N., Horvath, J. E., Moreira, M. A. M., . . . & Pecon-Slattery, J. (2011). A Molecular Phylogeny of Living Primates. *Plos Genetics*, 7(3), 17.
- Reichard, U. H. (2009). The social organization and mating system of Khao Yai white-handed gibbons: 1992-2006. In *The Gibbons* (pp. 347-384). Springer New York.
- Reichard, U. H., & Barelli, C. (2008). Life history and reproductive strategies of Khao Yai *Hylobates lar*: implications for social evolution in apes. *International Journal of Primatology*, 29(4), 823-844.
- Rowe, N., Goodall, J., & Mittermeier, R. (1996). *The pictorial guide to the living primates* (p. 263). New York: Pogonias Press.
- Russell A. Mittermeier, Anthony B. Rylands, and Don E. Wilson (eds.). 2013. *Handbook of the Mammals of the World: 3. Primates*. Lynx Ediciones, Barcelona, Spain, 953 pp.
- Santana, S. E., Alfaro, J. L., & Alfaro, M. E. (2012). Adaptive evolution of facial colour patterns in Neotropical primates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1736), 2204-2211.

Savini, T., Boesch, C., & Reichard, U. H. (2009). Varying Ecological Quality Influences the Probability of Polyandry in White-handed Gibbons (*Hylobates lar*) in Thailand. *Biotropica*, 41(4), 503-513.

Schluter, D., Price, T., Mooers, A. Ø., & Ludwig, D. (1997). Likelihood of ancestor states in adaptive radiation. *Evolution*, 51(6), 1699-1711.

Springer, M. S., Meredith, R. W., Gatesy, J., Emerling, C. A., Park, J., Rabosky, D. L., . . . Murphy, W. J. (2012). Macroevolutionary dynamics and historical biogeography of primate diversification inferred from a species supermatrix. *Plos One*, 7(11), 23.

Swofford, D. L. (2003). PAUP\*: phylogenetic analysis using parsimony, version 4.0 b10.

SurrIDGE, A. K., Osorio, D., & Mundy, N. I. (2003). Evolution and selection of trichromatic vision in primates. *Trends in Ecology and Evolution* 18(4), 198-205.

Takacs, Z., Morales, J. C., Geissmann, T., & Melnick, D. J. (2005). A complete species-level phylogeny of the Hylobatidae based on mitochondrial ND3-ND4 gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 36(3), 456-467. doi: 10.1016/j.ympev.2005.03.032

Thinh, V. N., Hallam, C., Roos, C., & Hammerschmidt, K. (2011). Concordance between vocal and genetic diversity in crested gibbons. *BMC evolutionary biology*, 11(1), 36.

Thinh, V. N., Mootnick, A. R., Thanh, V. N., Nadler, T., & Roos, C. (2010). A new species of crested gibbon from the central Annamite mountain range. *Vietnamese Journal of Primatology*, 4, 1-12.

Vitali L. Muir L., (2015). *Arkive*. <http://www.arkive.org/about/team.html>

Wallis, J. (1992). Chimpanzee genital swelling and its role in the pattern of sociosexual behavior. *American Journal of Primatology*, 28(2), 101-113.

Wall, J. D., Kim, S. K., Luca, F., Carbone, L., Mootnick, A. R., de Jong, P. J., & Di Rienzo, A. (2013). Incomplete lineage sorting is common in extant gibbon genera. *PloS one*, 8(1).

Zelenková M. (2011). Atraktivita vzhledu jednotlivých druhů primátů a její důsledky. Magisterská práce, Univerzita Karlova v Praze, katedra zoologie, Praha

Zicha O., Hrb. . . . . Novák J., et al. (2015). *BioLib*. <http://www.biolib.cz/cz/help/id24/>

# PŘÍLOHA I: TABULKY

Znak	Znakové stavy	Aditivita
1	Zbarvení srsti na hrudi	4
	0 černé, 1 krémové, 2 šedé, 3 hnědé	neaditivní
2	Kresba na hrudníku	3
	0 nepřítomná; 1 přítomna čátečně; 2 přítomná úplná	neaditivní
3	Zbarvení srsti na zádech	4
	0 černé, 1 krémové, 2 šedé, 3 hnědé	neaditivní
4	Kresba na zádech	3
	0 nepřítomná; 1 přítomna čátečně; 2 přítomná úplná	neaditivní
5	Zbarvení srsti na rukou	4
	0 černé, 1 krémové, 2 šedé, 3 hnědé	neaditivní
6	Kresba na rukou	3
	0 nepřítomná; 1 přítomna čátečně; 2 přítomná úplná	neaditivní
7	Zbarvení hřbetu rukou	3
	0 stejné jako zbarvení rukou; 1 kontrastní tmavé; 2 kontrastní světlé	neaditivní
8	Zbarvení dlaní	2
	0 stejné jako zbarvení rukou; 1 kontrastní tmavé	neaditivní
9	Zbarvení srsti na nohou	4
	0 černé, 1 krémové, 2 šedé, 3 hnědé	neaditivní
10	Kresba na nohou	2
	0 chybní; 1 přítomná nekompletní	-
11	Zbarvení nártů	3
	0 stejná jako zbarvení nohou; 1 kontrastní tmavá; 2 kontrastní světlá	neaditivní
12	Zbarvení chodidel	2
	0 stejné jako zbarvení nártů; 1 kontrastní tmavé	-
13	Temeno hlavy	4
	0 krátká srst; 1 hřeben; 2 kápě splývavá; 3 kápě načechraná	neaditivní
14	Zbarvení temene hlavy	3
	0 stejné jako zbarvení hlavy; 1 kontrastní tmavé; 2 kontrastní světlé	neaditivní
15	Obličejová maska	2
	0 černá; 1 bílá	-
16	Světlé obočí	4
	0 nepřítomné; 1 úzké, pod 10%; 2 střední, 10-50%; 3 široké, nad 50%	aditivní
17	Licousy	4
	0 nepřítomné; 1 úzké, pod 10%; 2 střední, 10-50%; 3 široké, nad 50%	aditivní
18	Bradka	4
	0 nepřítomná; 1 úzká, pod 10%; 2 střední, 10-50%; 3 široká, nad 50%	aditivní
19	Sexuální dichromatismus	2
	0 nepřítomný; 1 přítomný	-
20	Hrdelní vak	3
	0 nepřítomný; 1 přítomný, malý; 2 přítomný, velký	neaditivní
21	Chomáč srsti v rozkroku	5
	0 nepřítomný; 1 krátký, do 3 cm; 2 střední, 3-6 cm; 3 dlouhý, nad 6 cm; 4 velmi dlouhý, nad 10 cm	aditivní
22	Zbarvení chomáče srsti v rozkroku	2
	0 tmavý; 1 světlý	-
23	Genitální otoky	2
	0 nepřítomné; 1 přítomné	-

**Tabulka 3.** Přehled znaků a znakových stavů, aditivita.

	Znaky	mládě		subadultní jedinec		dospělý samec		dospělá samice	
		ci	ri	ci	ri	ci	ri	ci	ri
1	Chest fur coloration	<b>0,6667</b>	0,3334	<b>0,9000</b>	<b>0,5000</b>	<b>0,8182</b>	<b>0,5000</b>	<b>0,8334</b>	<b>0,7149</b>
2	Chest fur color pattern	1,0000	0,0000	<b>1,0000</b>	<b>1,0000</b>	<b>0,7500</b>	0,0000	0,4286	0,2000
3	Back fur coloration	<b>0,6667</b>	<b>0,5000</b>	<b>0,9000</b>	0,0000	<b>0,8000</b>	<b>0,5000</b>	<b>0,8182</b>	<b>0,6667</b>
4	Back fur color pattern	0,0000	0,0000	<b>0,5000</b>	0,0000	<b>1,0000</b>	0,0000	<b>1,0000</b>	0,0000
5	Arms fur coloration	<b>0,6667</b>	<b>0,5000</b>	<b>0,8889</b>	0,5000	<b>0,8182</b>	<b>0,5000</b>	<b>0,8334</b>	<b>0,7143</b>
6	Arms fur collar pattern	<b>1,0000</b>	0,0000	<b>1,0000</b>	0,0000	<b>1,0000</b>	0,0000	<b>1,0000</b>	0,0000
7	Hands fur coloration	<b>0,5000</b>	0,0000	<b>1,0000</b>	0,0000	<b>0,7500</b>	0,0000	<b>0,6000</b>	<b>0,5000</b>
8	Palms coloration	<b>0,5000</b>	<b>0,5000</b>	<b>0,5000</b>	0,0000	<b>0,8182</b>	<b>0,5000</b>	<b>0,5556</b>	0,0000
9	Legs fur coloration	<b>0,6667</b>	0,4286	<b>0,8889</b>	<b>0,5000</b>	<b>0,8182</b>	<b>0,5000</b>	<b>0,8334</b>	<b>0,7143</b>
10	Legs fur color pattern	<b>0,5000</b>	0,0000	<b>1,0000</b>	0,0000	<b>1,0000</b>	0,0000	<b>1,0000</b>	0,0000
11	Feet fur coloration	0,4000	0,0000	<b>1,0000</b>	<b>1,0000</b>	<b>0,8000</b>	0,0000	<b>0,6667</b>	0,3334
12	Soles coloration	<b>1,0000</b>	0,0000	<b>1,0000</b>	0,0000	<b>0,8334</b>	<b>0,5000</b>	<b>0,6250</b>	0,2500
13	Crown fur	<b>0,5000</b>	0,0000	0,3334	0,3334	<b>0,5000</b>	<b>0,6250</b>	0,4000	<b>0,6667</b>
14	Crown fur coloration	<b>1,0000</b>	0,0000	<b>0,5556</b>	<b>0,6000</b>	<b>0,5455</b>	<b>0,5455</b>	<b>0,6364</b>	<b>0,5000</b>
15	Facial mask	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	<b>0,5000</b>	<b>0,6667</b>
16	Light brow band	0,3334	0,1429	0,4286	<b>0,6000</b>	<b>0,5000</b>	<b>0,5714</b>	<b>0,8357</b>	<b>0,8357</b>
17	Light cheek patches	<b>0,5000</b>	0,0000	0,3750	<b>0,7368</b>	<b>0,4615</b>	<b>0,5625</b>	<b>0,5625</b>	<b>0,5000</b>
18	Light chin stripe	<b>0,5000</b>	0,0000	0,3750	0,2857	<b>0,5000</b>	0,3750	0,4118	0,2308
19	Sexual dichromatism	0,0000	0,0000	<b>1,0000</b>	0,0000	0,2500	<b>0,6250</b>	0,2500	<b>0,6250</b>
20	Throat sac.	0,0000	0,0000	<b>1,0000</b>	0,0000	<b>0,5000</b>	<b>0,6000</b>	<b>1,0000</b>	<b>1,0000</b>
21	Scrotal tuft	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	<b>0,5000</b>	0,0000	0,0000	0,0000
22	Scrotal tuft coloration	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,3334	<b>0,6667</b>	0,0000	0,0000
23	Sexual swellings	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,3334	<b>0,6667</b>

**Tabulka 4.** Hodnoty konzistenčního (ci) a retenčního indexu (ri) pro jednotlivé znaky.

	Předek Hylobatidae		Předek Hoolock		Předek Nomascus		Předek Hylobates	
Zraky	maximum parsimony	maximum likelihood	maximum parsimony	maximum likelihood	maximum parsimony	maximum likelihood	maximum parsimony	maximum likelihood
Zbavení srsti na hrudi	černé/kremové	černé/kremové	černé/kremové	černé/kremové	černé/kremové	černé/kremové	černé/kremové	šedé*/kremové*
Kresba na hrudníku	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*
Zbavení srsti na zádech	černé	šedé	šedé	šedé	černé	černé*/černé*/šedé*	černé/šedé	šedé
Kresba na zádech	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*
Zbavení srsti na rukou	černé	šedé	šedé	šedé	černé	polymorfismus	černé/šedé	šedé
Kresba na rukou	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*
Zbavení hřbetu rukou	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou*	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou*	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou*	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou*
Zbavení dlaní	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou/kontrastní tmavé	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou/kontrastní tmavé
Zbavení srsti na nohou	černé	šedé	šedé	šedé	černé	kremová/černá	černé	polymorfismus
Kresba na nohou	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*
Zbavení nártů	stjn. zbarv. nohou	stjn. zbarv. nohou/kontrastní obě	stjn. zbarv. nohou	stjn. zbarv. nohou	stjn. zbarv. nohou	stjn. zbarv. nohou*	stjn. zbarv. nohou	polymorfismus
Zbavení chodidel	černé / stjn. zbarv. nártů	stjn. zbarv. nártů	?	?	?	?	stjn. zbarv. nártů/černé?	?
Temeno hlavy	krátká srst	krátká srst	krátká srst/kapě načechraná	?	krátká srst	krátká srst	krátká srst	?
Zbavení temene hlavy	stjn. zbarv. hlavy	stjn. zbarv. hlavy*	stjn. zbarv. hlavy	stjn. zbarv. hlavy	stjn. zbarv. hlavy	stjn. zbarv. hlavy*	stjn. zbarv. hlavy	stjn. zbarv. hlavy*
Obličejová maska	černá	černá*	černá	černá	černá	černá*	černá	černá*
Světlé obočí	neprítomné	střední, 10-50%	nepr./úzké, pod 10%/střední, 10-50%	?	neprítomné	neprítomné*	úzké, pod 10%	neprítomné
Lícousy	neprítomné	neprítomné*	neprítomné	neprítomné*	neprítomné	neprítomné*	neprítomné	neprítomné*
Bradka	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*
Sexuální dichromatismus	neprítomný	neprítomný	neprítomný	neprítomný*	neprítomný	neprítomný	neprítomný	neprítomný
Hrdelní vak	neprítomný	neprítomný	neprítomný	neprítomný	neprítomný	neprítomný*	neprítomný	neprítomný
Chomáč srsti v rozkroku	neprítomný	neprítomný	neprítomný	neprítomný	neprítomný	neprítomný*	neprítomný	neprítomný
Zbavení chromáče srsti v rozkroku	neprítomný	neprítomný	neprítomný	neprítomný	neprítomný	-	neprítomný	neprítomný
Genitální otoky	neprítomné	neprítomné	neprítomné	neprítomné	neprítomné	neprítomné	neprítomné	neprítomné

**Tabulka 5.** Rekonstrukce ancestrálních stavů pro mládě.

	Předek Hylobatidae		Předek Holoack		Předek Nomascus		Předek Hylobates	
	maximum parsimony	maximum likelihood	maximum parsimony	maximum likelihood	maximum parsimony	maximum likelihood	maximum parsimony	maximum likelihood
Znaky								
Zbarvení srsti na hrudi	černé	černé	černé	černé*	černé	černé*	černé/šedé	šedé
Kresba na hruďníku	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*
Zbarvení srsti na zádech	černé	černé*	černé	černé*	černé	černé*	černé	šedé
Kresba na zádech	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*
Zbarvení srsti na rukou	černé	černé*	černé	černé*	černé	černé*	černé/šedé	šedé
Kresba na rukou	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*
Zbarvení hřbetu rukou	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou*	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou*	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou*	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou*
Zbarvení dlani	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou	?	?	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou/kontr.	stjn. zbarv. rukou/kontrastní šmavá
Zbarvení srsti na nohou	černé	černé*	černé	černé*	černé	černé*	černé/šedé	černé*
Kresba na nohou	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*
Zbarvení nártů	stjn. zbarv. nohou	stjn. zbarv. nohou*	stjn. zbarv. nohou	stjn. zbarv. nohou*	stjn. zbarv. nohou	stjn. zbarv. nohou*	stjn. zbarv. nohou	stjn. zbarv. nohou*
Zbarvení chodidel	černé /stjn. zbarv. nártů	stjn. zbarv. nártů*	?	?	?	?	stjn. zbarv. nártů/kontr?	
Těmno hlavy	kápe načechaná	polymorfismus	kápe načechaná	polymorfismus	hláben	polymorfismus	kápe načechaná	polymorfismus
Zbarvení temene hlavy	stjn. zbarv. hlavy	stjn. zbarv. hlavy*/kontrastní světlé	stjn. zbarv. hlavy	stjn. zbarv. hlavy*	stjn. zbarv. hlavy	stjn. zbarv. hlavy*	stjn. zbarv. hlavy	stjn. zbarv. hlavy/kontrastní světlé*
Obličejová maska	černá	černá*	černá	černá*	černá	černá*	černá	černá*
Světlé obočí	neprítomné	úzké, pod 10%*	neprítomné	sřední, 10-50%*	neprítomné	neprítomné*	úzké, pod 10%, pod 10%*	úzké, pod 10%*
Licousy	neprítomné	neprítomné*	neprítomné	neprítomné*	neprítomné	neprítomné*	neprítomné	neprítomné
Bradka	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*
Sexuální dichromatismus	neprítomný	neprítomný*	neprítomný	neprítomný*	neprítomný	neprítomný	neprítomný	neprítomný*
Hrdelní vak	neprítomný	neprítomný*	neprítomný	neprítomný*	neprítomný	neprítomný*	neprítomný	neprítomný*
Chomáč srsti v rozkroku	neprítomný	neprítomný*	neprítomný	neprítomný*	neprítomný	neprítomný	neprítomný	neprítomný
Zbarvení chomáče srsti v rozkroku	-	-	-	-	-	-	-	-
Genitální otoky	neprítomné	neprítomné*	neprítomné	neprítomné*	neprítomné	neprítomné	neprítomné	neprítomné

**Tabulka 6.** Rekonstrukce ancestrálních stavů pro subadultního jedince.

	Předek Hylobates		Předek Haplorhina		Předek Homocidus		Předek Nomascus		Předek Hylobates	
Znaky	maximum parsimony	likelihood	maximum parsimony	likelihood	maximum parsimony	likelihood	maximum parsimony	likelihood	maximum parsimony	likelihood
Zbarvení srsti na hrudi	černé	černé*	černé	černé*	černé	černé*	černé	černé*	černé/šedé	černé*
Kresba na hrudníku	nepřítomná	nepřítomná*	nepřítomná	nepřítomná*	nepřítomná	nepřítomná*	nepřítomná	nepřítomná*	nepřítomná	nepřítomná*
Zbarvení srsti na zádech	černé	černé*	černé	černé*	černé	černé*	černé	černé*	černé/šedé	černé*
Kresba na zádech	nepřítomná	nepřítomná	nepřítomná	nepřítomná	nepřítomná	nepřítomná	nepřítomná	nepřítomná	nepřítomná	nepřítomná
Zbarvení srsti na rukou	černé	černé*	černé	černé*	černé	černé*	černé	černé*	černé/šedé	černé*
Kresba na rukou	nepřítomná	nepřítomná*	nepřítomná	nepřítomná*	nepřítomná	nepřítomná*	nepřítomná	nepřítomná*	nepřítomná	nepřítomná*
Zbarvení hřbetu rukou	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou*	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou*	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou*	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou*	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou*
Zbarvení dlani	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou*	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou*	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou*	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou*	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou/kontrastní tmavá
Zbarvení srsti na nohou	černé	černé*	černé	černé*	černé	černé*	černé	černé*	černé/šedé	černé*
Kresba na nohou	nepřítomná	nepřítomná*	nepřítomná	nepřítomná*	nepřítomná	nepřítomná*	nepřítomná	nepřítomná*	nepřítomná	nepřítomná*
Zbarvení nártů	stjn. zbarv. nohou	stjn. zbarv. nohou*	stjn. zbarv. nohou	stjn. zbarv. nohou*	stjn. zbarv. nohou	stjn. zbarv. nohou*	stjn. zbarv. nohou	stjn. zbarv. nohou*	stjn. zbarv. nohou	stjn. zbarv. nohou*
Zbarvení chodidel	stjn. zbarv. nártů	stjn. zbarv. nártů*	stjn. zbarv. nártů	stjn. zbarv. nártů*	stjn. zbarv. nártů	stjn. zbarv. nártů*	stjn. zbarv. nártů	stjn. zbarv. nártů*	stjn. zbarv. nártů	stjn. zbarv. nártů/kontrastní tmavé
Temeno hlavy	kápe načechraná	kápe načechraná*	kápe načechraná	kápe načechraná*	kápe načechraná	kápe načechraná*	hřeben	hřeben*	dlouhá stojící	kápe načechraná*
Zbarvení temene hlavy	stjn. zbarv. hlavy	stjn. zbarv. hlavy/kontrastní světlé*	stjn. zbarv. hlavy	stjn. zbarv. hlavy/kontrastní světlé*	kontrastní světlé	kontrastní světlé*	stjn. zbarv. hlavy	stjn. zbarv. hlavy*	stjn. zbarv. hlavy	stjn. zbarv. hlavy*
Oblíčejeová maska	černá	černá*	černá	černá*	černá	černá*	černá	černá*	černá	černá*
Světlé obočí	nepřítomné	polymorfismus	úzké, pod 10%/střední, 10-50%	polymorfismus	nepřítomné	nepřítomné*	nepřítomné	nepřítomné*	úzké	střední, 10-50%/úzké, pod 10%/nepřítomné*
Licousy	nepřítomné	nepřítomné*	nepřítomné	nepřítomné*	nepřítomné	nepřítomné*	nepřítomné	nepřítomné*	úzké, pod 10%/nepřítomné*	nepřítomné*
Bradka	nepřítomná	nepřítomná*	nepřítomná	nepřítomná*	nepřítomná	nepřítomná*	nepřítomná	nepřítomná*	úzký	nepřítomná*/střední, 10-50%*
Sexuální chromatismus	přítomný/nepřítomný	přítomný/nepřítomný	přítomný/nepřítomný	přítomný/nepřítomný	přítomný/nepřítomný	přítomný/nepřítomný	přítomný	přítomný*	přítomný/nepřítomný	přítomný/nepřítomný
Hrdeční vak	nepřítomný	přítomný*/nepřítomný*	nepřítomný	přítomný*/nepřítomný*	nepřítomný	přítomný*	přítomen	přítomen*	přítomný	přítomný*
Chromáč srsti v rozkroku	střední, 3-6cm	střední, 3-6cm*	střední, 3-6cm	střední, 3-6cm*	střední, 3-6cm	střední, 3-6cm*	střední, 3-6cm	střední, 3-6cm*	střední délky 3-6cm	střední délky 3-6cm*
Zbarvení chromáče srsti v rozkroku	tmavý/světlý	tmavý/světlý	tmavý/světlý	tmavý/světlý	tmavý/světlý	tmavý/světlý	tmavý	tmavý*	světlý	světlý*
Genitální otoky	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

**Tabulka 7. Rekonstrukce ancestrálních stavů pro dospělého samce.**



	Předek Hylobatiidae		Předek Hooback		Předek Nomascus		Předek Hylobates	
Znaky	maximum parsimony	maximum likelihood	maximum parsimony	maximum likelihood	maximum parsimony	maximum likelihood	maximum parsimony	maximum likelihood
Zbarvení srsti na hrudi	černé/krémové	krémové*	krémové	krémové*	krémové	krémové*	černé/krémové/šedé	šedá*
Kresba na hrudníku	neprítomná	polymorfismus	neprítomná	polymorfismus	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*
Zbarvení srsti na zádech	černé/krémové	krémové*	krémové	krémové*	krémové	krémové*	černé/krémové/šedé	šedá*
Kresba na zádech	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*
Zbarvení srsti na ruce	černé/krémové	krémové*	krémové	krémové*	krémové	krémové*	černé/krémové/šedé	šedá*
Kresba na ruce	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*
Zbarvení hríbku rukou	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou*	kontrastní světlé	kontrastní světlé*	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou*	stjn. zbarv. rukou	stjn. zbarv. rukou*
Zbarvení dlani	stjn. zbarv. rukou/kontrastní tmavá	stjn. zbarv. rukou/kontrastní tmavá	stjn. zbarv. rukou/kontrastní tmavá	-	kontrastní tmavá	kontrastní tmavá*	stjn. zbarv. rukou/kontrastní tmavá	stjn. zbarv. rukou/kontrastní tmavá
Zbarvení srsti na nohou	černé/krémové	krémové*	krémové	krémové*	krémové	krémové*	černé/krémové/šedé	šedá
Kresba na nohou	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*	neprítomná	neprítomná*
Zbarvení nártů	stjn. zbarv. nohou	stjn. zbarv. nohou*	kontrastní světlá	kontrastní světlá*	stjn. zbarv. nohou	stjn. zbarv. nohou*	stjn. zbarv. nohou	stjn. zbarv. nohou*
Zbarvení chodidel	stjn. zbarv. nártů	stjn. zbarv. nártů/kontrastní tmavé	stjn. zbarv. nártů	stjn. zbarv. nártů/kontrastní tmavé	kontrastní tmavé	kontrastní tmavé*	stjn. zbarv. nártů	kontrastní tmavé*
Temeno hlavy	krátká/kápě načechraná	krátká nenápadná	kápě načechraná	?	krátká	krátká	kápě načechraná	?
Zbarvení temene hlavy	stjn. zbarv. hlavy	stjn. zbarv. hlavy*/kontrastní světlé*	stjn. zbarv. hlavy	stjn. zbarv. hlavy*	stjn. zbarv. hlavy	stjn. zbarv. hlavy*	stjn. zbarv. hlavy/kontrastní tmavé	stjn. zbarv. hlavy*
Obličejová maska	černá	černá/bílá	bílá	bílá*	černá	černá*	černá	černá*
Světlé obočí	neprítomné/úzké, pod 10%	střední, 10-50%	střední, 10-50%	střední, 10-50%*	nepr. /úzké, pod 10%	úzké, pod 10%*/střední, 10-50%*	úzké, pod 10%	střední, 10-50%*
Licousy	neprítomné	neprítomné*	neprítomné	neprítomné*	střední, 10-50%	střední, 10-50%*	neprítomné	neprítomné*
Bradka	neprítomná/úzká, pod 10%	polymorfismus	střední, 10-50%	střední, 10-50%*	úzká, pod 10%/nepr.	nepr.*/úzká, pod 10%*/střední, 10-50%*	úzká, pod 10%/nepr.	nepr.*/střední, 10-50%*/úzká 10%*
Sexuální dichromatismus	přítomný/neprítomný	přítomný/neprítomný	přítomný	přítomný*	přítomný	přítomný*	přítomný/neprítomný	přítomný/neprítomný
Hrdelní vak	neprítomný	neprítomný*	přítomný	přítomný*	neprítomný	neprítomný*	neprítomný	neprítomný*
Chomáč srsti v rozkroku	-	-	-	-	-	-	-	-
Zbarvení chomáče srsti v rozkroku	-	-	-	-	-	-	-	-
Genitální otoky	neprítomné	neprítomné/přítomné	neprítomné	neprítomné*	neprítomné	neprítomné*	přítomné	přítomné*

**Tabulka 8.** Rekonstrukce ancestrálních stavů pro dospělé samice.

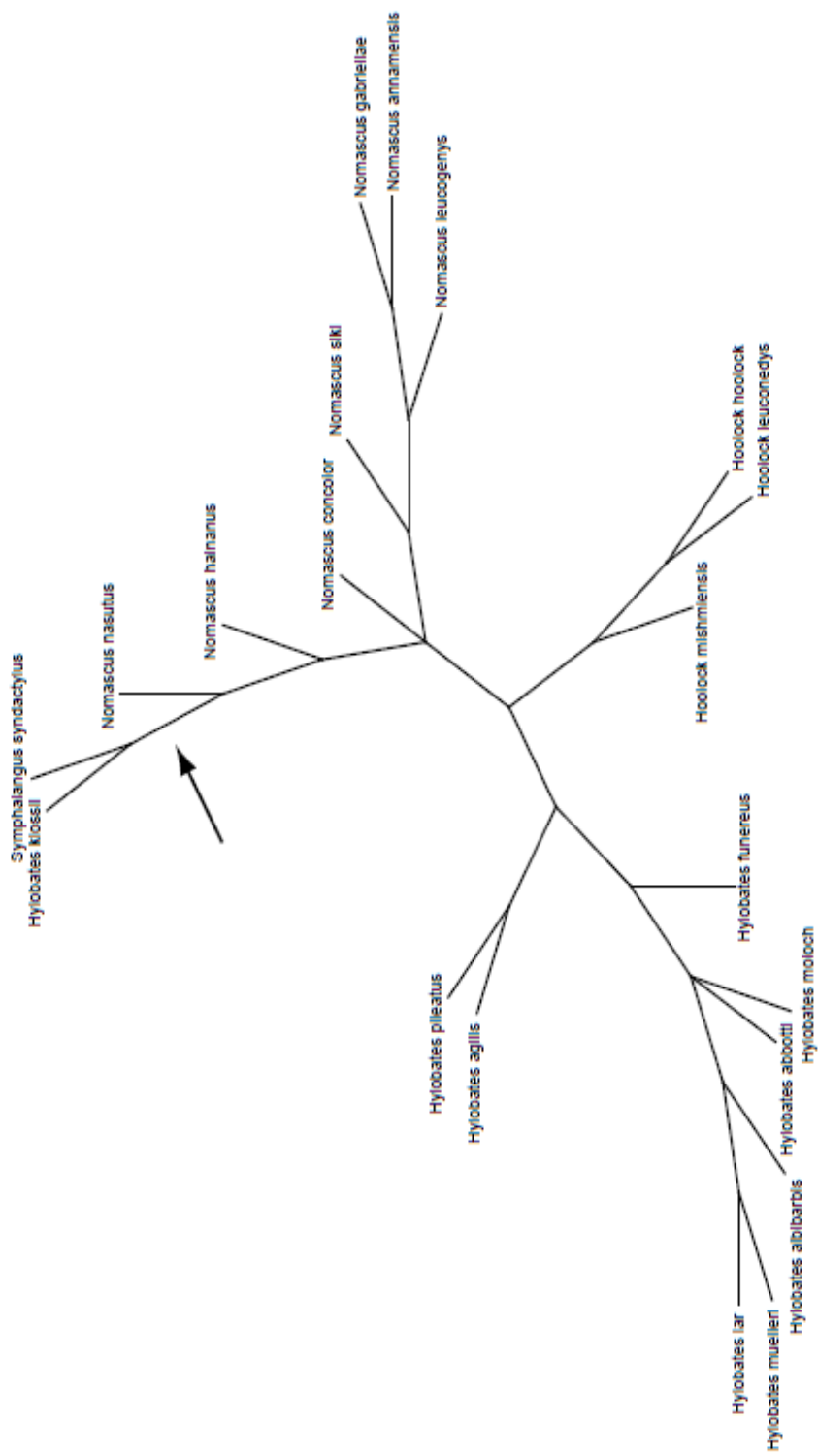
## PŘÍLOHA II: OBRÁZKY



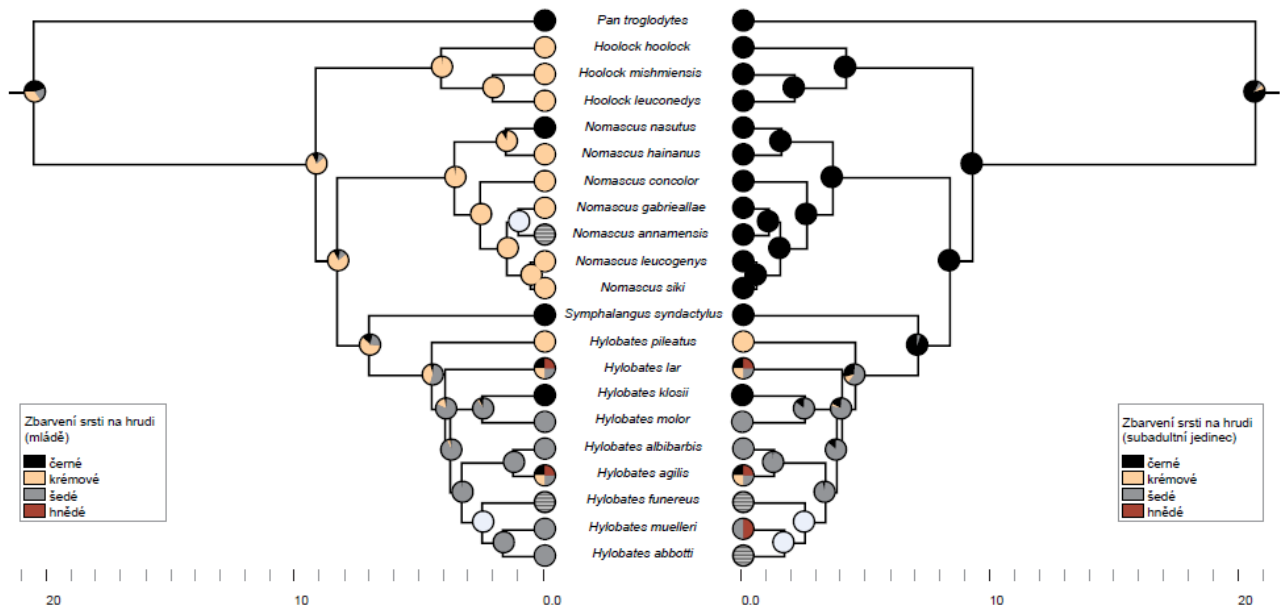
**Obr. 5.** Porovnání mláděte a subadultního jedince gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*). Převzato z Geissmann (2000).



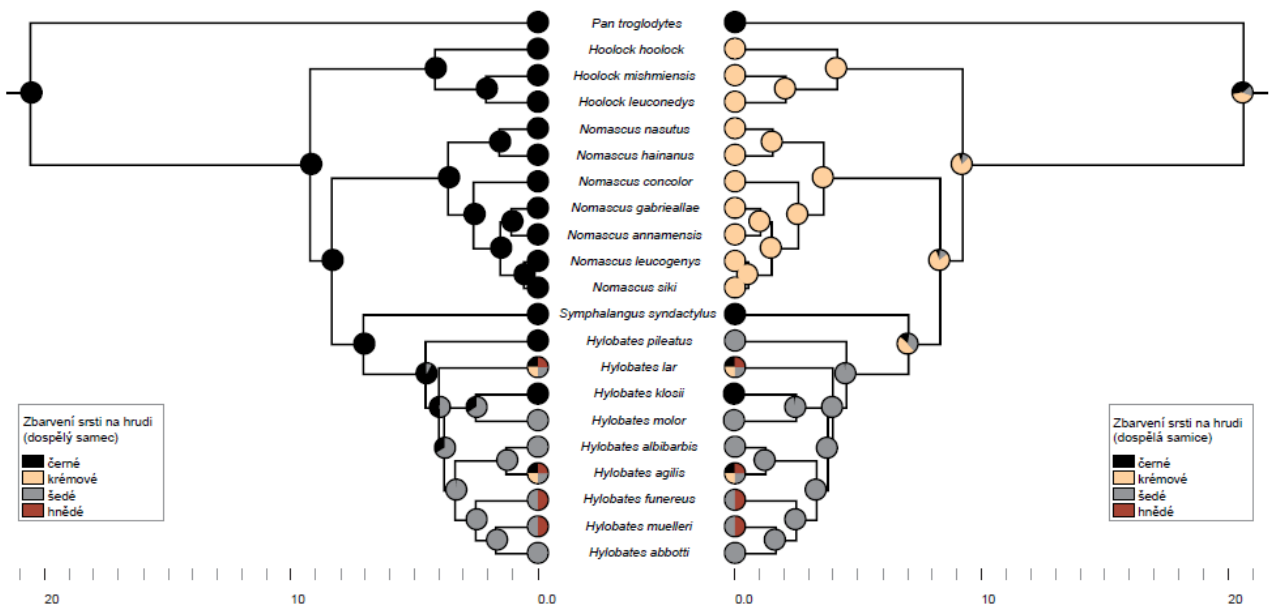
**Obr. 6.** Porovnání samce a samice gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*). Převzato z Geissmann (2000).



**Obr. 7.** Nezakořeněný kladogram založený na parsimónní analýze datasetu chromatických a morfologických znaků (striktní konsensus). Šipka znázorňuje pozici outgroupa.



**Obr. 8.** Rekonstrukce ancestrálních stavů metodou maximální likelihood pro znak zbarvení srsti u mláděte a subadultního jedince.



**Obr. 9.** Rekonstrukce ancestrálních stavů metodou maximální likelihood pro znak zbarvení srsti u dospělého samce a dospělé samice.