

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Obor: Biologie



Petra Skalníková

Barevné vidění u primátů: Neurobiologie a chování

Color vision in primates: Neurobiology and behavior

Bakalářská práce

Školitelka: PhDr. RNDr. Tereza Nekovářová, Ph.D.

Konzultanti: RNDr. Eva Landová, Ph.D.

doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha, 2015

Abstrakt:

Trichromatické vidění je barevné vidění realizované třemi typy čípků. Většina savců má dichromatické vidění, trichromatické vidění se objevuje u primátů Starého světa (včetně člověka) a částečně i u primátů Nového světa. Tato práce si klade za cíl zaměřit se na mechanismy trichromatického vidění a jeho evoluci u primátů, s porovnáním vidění primátů Starého a Nového světa. Práce se soustředí i na percepční mechanismy dichromatů a trichromatů, ale hlavní důraz bude kladen na hypotézy možného vzniku trichromatického vidění u primátů.

Klíčová slova: Trichromatické vidění, opsiny, evoluční hypotézy

Abstract:

Trichromacy is the condition that involves three independent channels for processing color information based on three different cone types. Most mammals have dichromatic vision, trichromacy appears in primates of the Old World (including human) and partly in the New World primates. This thesis focuses on the mechanisms of trichromatic vision, its evolution in primates and the comparison of the primates of the Old and New World. The neuronal mechanisms underlying both trichromatic and dichromatic vision will be discussed, however we focus particularly on the potencial hypothesis for the evolution of trichromatic color vision in primates.

Keywords: Trichromatic vision, opsins, evolutionary hypothesis

Poděkování:

Chtěla bych poděkovat vedoucí mé práce PhDr. RNDr. Tereza Nekovářová, Ph.D. za odborné vedení, vstřícnost při konzultacích, pomoc a cenné rady při zpracovávání této práce.

Zároveň bych chtěla poděkovat svojí rodině, která mi byla oporou přes celé mé bakalářské studium.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem svojí bakalářskou práci zpracovala samostatně a uvedla všechny použité zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 15. 5. 2015

Podpis

Petra Skalníková

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Obecná fyziologie vidění.....	2
2.1 Vidění.....	2
2.2 Čípky a tyčinky.....	2
2.2.1 Fotochemie zrakových pigmentů.....	3
2.2.2. Evoluce opsinů.....	4
2.2.3 Původ primátů: noční nebo denní?.....	4
2.3 Zraková dráha.....	5
3. Variabilita čípků na sítnici.....	6
3.1 Monochromacie.....	6
3.2 Dichromacie.....	6
3.3 Trichromacie.....	6
3.4 Tetrachromacie.....	7
4. Vidění primátů.....	7
4.1 Novosvětští vs. starosvětští primáti.....	8
4.2 Vidění poloopic.....	8
4.2.1 Monochromacie.....	9
4.2.2 Dichromacie.....	9
4.2.3 Polymorfní trichromacie.....	10
4.2.4 Evoluce barevného vidění u poloopic.....	10
4.3 Novosvětští primáti.....	10
4.3.1 Výjimky.....	11
4.3.2 Vřešťan.....	12
4.3.3 Mirikina.....	13
4.4 Starosvětští primáti.....	13
5. Historie polymorfismu opsinových genů u primátů.....	16
6. Neurální mechanismy novosvětských a starosvětských primátů – porovnání dichromatických a trichromatických jedinců.....	17
7. Hypotézy vzniku trichromatického vidění.....	19

7.1 Výhoda v detekci potravy.....	19
7.1.1 Zralé ovoce.....	19
7.1.2 Mladé lístky.....	21
7.1.3 Mladé lístky vs.ovoce.....	22
7.2 Efektivní socio-sexuální signalizace.....	22
7.2.1 Načervenalé ornamenty srsti.....	22
7.2.2 Holé části těla.....	23
8. Adaptivní výhody trichromacie.....	24
9. Výhody dichromatismu vs. trichromatismu.....	24
9.1 Kompenzace zhoršení čichu.....	24
9.2 Náhrada komunikace feromony	26
10. Závěr.....	28
11. Zdroje.....	30

1. Úvod

V mé práci se zabývám barevným viděním primátů a mechanismy percepce s důrazem na případné evoluční výhody barevného vidění.

Většina savců vidí dichromaticky. Trichromacií, čili opravdovým rutinním barevným viděním, disponují jen některé druhy primátů včetně člověka. U primátů můžeme nalézt různé varianty vidění (Jacobs, 1993b). Proč existují a čím jsou tyto varianty vyvolávány?

Schopnost pravé rutinní trichromacie mají primáti Starého světa včetně lidoopů a člověka. U primátů novosvětských existují různé polymorfické varianty v barevném vidění. Mezi primáty Nového světa však můžeme nalézt i pravé rutinní trichromaty, mezi které patří několik druhů vřešťanů. Objevíme zde ale také mirikinu obecnou, která je výjimkou bez schopnosti barevného vidění možná právě kvůli své noční aktivitě (Jacobs, 1993b). Jaké odlišné faktory ovlivňují vývoj vidění u primátů Starého a Nového světa?

Cílem mé práce je shrnutí dosavadní literatury mechanismů vzniku barevného vidění z pohledu neurobiologie a chování druhů. Je zajímavé, že rutinní trichromatické vidění, které nalzáme u primátů Starého a některých druhů primátů Nového světa, vzniklo pravděpodobně odlišným způsobem nezávisle na sobě. Tato schopnost barevného vidění je z behaviorálního pohledu u novosvětských vřešťanů a starosvětských druhů primátů stejná, avšak odlišná na genetické úrovni (Silveira, 1998).

Ve své práci bych chtěla detailně prozkoumat a kriticky zhodnotit různé hypotézy, které by mohly vysvětlovat výhody barevného vidění v evoluci primátů, případně proč se vlastně trichromatické vidění v populaci udrželo. Mezi ty nejčastější patří hypotéza frugivorie, hypotéza folivorie a hypotézy vysvětlující vznik barevného vidění pro socio-sexuální signalizaci.

Zájmem této bakalářské práce budou i neurofyziologické mechanismy ve fungování zrakového vnímání u primátů Nového a Starého světa.

2. Obecná fyziologie vidění

Pro úplné pochopení problematiky vidění u primátů považuji za nezbytné nejprve popsat obecnou fyziologii oka, zpracovávání zrakové dráhy a evoluci fotopigmentů obecně. Pro tyto účely je použit lidský model, kvůli dostupnosti materiálů a znalostí.

2.1 Vidění

Viditelné světlo, které člověk dokáže vnímat, je elektromagnetické záření o rozsahu 400-760 nm. Proniká až na sítnici skrze rohovku, komorovou vodu, čočku a sklivec (skrze optické prostředí oka). Zrakové dráhy začínají na sítnici a dokáží převést světelnou energii na pohyb atomů, chemická změna pak přejde v nervový vzruch a ten se následně šíří do mozku. Jako sítnici (*retina*) označujeme nejvnitřnější část oční koule, která se skládá ze vzájemně propojených nervových buněk. Sítnice je místem primární transdukce světelného signálu v nervový signál a zároveň také místem primárního zpracování zrakové informace. Nalézáme zde také nerovnoměrně rozložené světločivné buňky, tyčinky a čípky (Synek, Skorkovská, 2014).

Chromatické vidění u obratlovců je zajištěno fotoreceptory. Fotoreceptory jsou buňky, které jsou schopny reagovat na různé světelné stimuly. V sítnici člověka můžeme nalézt tři odlišné čípkové pigmenty, lišící se v citlivosti na různé vlnové délky světla a tato jejich vlastnost se označuje jako „spektrální citlivost“. Jejich absorpční maxima jsou 445, 535 a 570 nm. Tyto hodnoty odpovídají modrému, zelenému a žlutému barevnému vjemu (Synek, Skorkovská, 2014).

Pro barevné vidění jsou dále důležité neurální mechanismy, které porovnávají odpověď čípků a generují barevný signál (SurrIDGE *et al.*, 2003).

2.2 Čípky a tyčinky

Čípky jsou světločivné buňky, kterých v lidském oku najdeme asi 7 milionů a které zaštiťují barevné vidění, ke kterému ale potřebují určitou hladinu osvětlení. Jsou totiž méně citlivé na světlo, a proto se více využívají při denním vidění. Za soumraku se připojují i tyčinky.

Přítomnost tří různých typů čípků na sítnici s citlivostí pro tři základní barvy podmiňuje trichromatické vidění. Čípek je pojmenován podle tvaru, který zaujímá. Při nižší hladině osvětlení oko barvy nevnímá a jedná se o tzv. skotopické pásmo vidění, které je zajišťováno tyčinkami (Synek, Skorkovská, 2014).

Tyčinky jsou vysoce citlivé na světlo a využívají se k nočnímu vidění a vidění při malém množství světla. Jejich počet se pohybuje zhruba kolem 130 milionů. Tyčinka je také pojmenovaná podle svého tvaru.

Barevné vidění se uskutečňuje ve fotopickém pásmu, kdy je oko adaptované na světlo. Pásmo, kdy při intenzitě osvětlení fungují jak tyčinky, tak čípky, se označuje jako pásmo mesopické. Rozdíl prahu citlivosti pro světlo a určitou barvu nazýváme jako fotochromatický interval (Synek, Skorkovská, 2014).

2.2.1 Fotochemie zrakových pigmentů

Zrakový vjem začíná absorpcí fotonů v zevních segmentech fotoreceptorů, kde jsou uloženy pigmenty citlivé na světlo. Zrakové pigmenty jsou uloženy v membránách zevních segmentů tyčinek a čípků. Světlem se pigmenty rozkládají a tím je započat řetězec chemických reakcí. Reakce dále vedou k převodu signálu na elektrický potenciál, tedy vzruch, který dále přenáší informaci do zrakových center mozku (Synek, Skorkovská, 2014).

Tyčinkový pigment se nazývá rhodopsin (zrakový purpur). Je to pravděpodobně nejvýznamnější oční pigment, který je zodpovědný za vnímání světla, ale není jediný. Čípkové pigmenty se od tyčinkových částečně liší, uvádí se ale, že 57% nukleových kyselin a 45% aminokyselin je shodných. Reakce na světlo u čípků je také podobná tyčinkám, avšak ne úplně identická. Protože je mechanismus jejich funkce podobný, shrnu biochemickou podstatu na tomto zrakovém pigmentu. Rhodopsin se skládá ze složky, která absorbuje světlo (chromatofor) a z bílkoviny (opsin) (Synek, Skorkovská, 2014).

Chromatofor je retinaldehyd (aldehyd vitamínu A). Retinal je schopný cis-trans izomerie, v regenerovaném (klidovém) stavu se retinal vyskytuje v 11-cis formě a v tu chvíli jeho tvar přesně zapadá do opsinové části molekuly. Protože je retinal schopen prudce reagovat na dopadající fotony světla (uvádí se 20 pikosekund), tak se po ozáření se 11-cis retinal mění v trans-formu. Dále vzniká prelumirodopsin, který se mění na lumirodopsin, poté metarodopsin I a metarodopsin II. V konečné fázi se rodopsin hydrolyzuje na trans-formu retinalu a opsinu (Synek, Skorkovská, 2014).

Přenos světla je vysoce energeticky náročný proces, zdrojem energie bývá především glukóza a glukózový cyklus, který vyžaduje veliké množství kyslíku (spotřeba kyslíku je srovnatelná se spotřebou v mozkové tkáni) (Synek, Skorkovská, 2014).

2.2.2. Evoluce opsinů

Konsenzuální názor je takový, že všechny vizuální pigmenty u obratlovců jsou produkty pěti rodin opsinových genů. První rodina, která se nazývá Rh1 je specifikována pro tyčinkové opsiny, další rodiny, nazývány SWS1, SWS2, Rh2 a LWS specifikují čípkové opsiny. U těchto skupin se předpokládá, že vznikly sérií genové duplikace (Bowmaker, 2008).

Datování události duplikace zůstává nadále nejasné, nicméně se zdá jako pravděpodobné, že čtyři rodiny čípkových opsinů mají prastarý původ a objevily se asi před 540 miliony let. Tyčinkové fotopigmenty se objevily až po divergenci čtyř rodin čípkových opsinů (Collin a Trezise, 2004 in Jacobs 2008).

Kvůli změnám, které proběhly v genových sekvencích v každé z těchto rodin, vznikají fotopigmenty, které mají absorpční maximum v různých částech spektra (Jacobs, 2008).

Pigmenty, které jsou odvozeny ze všech čtyř rodin opsinových genů (tedy SWS1, Rh2, SWS2 a LWS) můžeme nalézt u některých druhů ptáků, ryb a plazů. Zdá se, že u některých současných obojživelníků chybí Rh2 opsinové geny, zatímco eutheršní savci nemívají ani Rh2 ani SWS2 opsinové geny (Bowmaker, 2008). Okolnosti ani načasování této ztráty opsinových genů u eutheršních savců nejsou známy, avšak se obecně předpokládá, že k nim došlo brzy v savčí evoluci. Pravděpodobně by ztráta opsinových genů mohla být spřažena s nočním způsobem života, kdy se jeví zrak jako méně důležitý smysl (Jacobs, 2008).

Důležitým poznatkem z celého tohoto popisu evoluce opsinů jsou opsiny primátů, které jsou omezeny na zástupce pouze ze dvou rodin opsinových genů, a to LWS a SWS1 (Jacobs, 2008).

2.2.3 Původ primátů: noční nebo denní?

Byli primáti původně tedy noční nebo denní tvorové?

Tradiční výklad tvrdí, že podle analyzování velikosti fosilií byli savci v rané historii malí a pravděpodobně noční tvorové (Kielan – Jaworowska *et al.*, 2004 in Jacobs, 2008). Kvůli jejich noční aktivitě předpokládáme, že jejich vidění původně bylo dichromatické (Kemp, 2005). Na základě těchto pozorování se objevily studie, které primátího předka označují také jako původně nočního tvora (Hessy and Ross 2001, Seiffert *et al.*, 2005). Našla jsem však i některé studie, zastávající názor, že primáti byli původně denní tvorové (Ni *et al.*, 2003, Tan *et*

al., 2005), avšak tyto studie byly vyvráceny (Ross and Martin, 2007) a argumenty pro noční původ primátů tedy převažují.

Pokud by to skutečně bylo tak, logicky vyplývá, že čípkové fotopigmenty těchto prvních primátů jsou ty samé, jako jsou nyní pro většinu savců s noční (dichromatickou) minulostí. Jedná se o opsinové geny SWS1 a LWS. U některých novosvětských a starosvětských primátů se v savčí evoluci objevil navíc M/L kanál (Jacobs, 2008).

2.3 Zraková dráha

Biologický proces, vedoucí k barevnému vidění začíná neurálním srovnáním signálů ze tříd dvou a více čípkových fotoreceptorů, které obsahují spektrálně odlišné fotopigmenty. Musí být odlišeny i při dalším zpracování. Signály z barevně oponentních gangliových buněk musí tedy být vedeny paralelně, aby mohly být porovnávány ve zrakové kůře (Rowe, Jacobs, 2004).

Zraková dráha vede zrakové informace přes řetězec neuronů, skrze sítnici, až do korového zrakového pole v mozku, kde si vidění teprve uvědomujeme (Synek, Skorkovská, 2014).

Proces vidění se skládá z kaskády chemických reakcí, od dopadu fotonu, až po vznik a přenos vzruchu. Zraková dráha se skládá ze 4 neuronů, z nichž 3 můžeme nalézt v oční kouli a 4. neuron se nachází v thalamu (Synek, Skorkovská, 2014).

První neuron představují samotné fotoreceptory (tyčinky/čípky), jejichž čivé výběžky dokáží zachytit světelné paprsky a pomocí svých vodivých paprsků je předat na další neuron.

Další, v pořadí druhý neuron představují bipolární neurony, ty jsou uloženy ve střední vrstvě sítnice a dělí se na dvě podskupiny. Jedna podskupina dokáže sbírat informace z čípků a ta druhá podskupina sbírá informace z tyčinek. Třetí neuron je představován velkými multipolárními neurony. Ty jsou uloženy na vnitřním povrchu sítnice, přičemž jeden multipolární neuron dokáže sbírat informaci hned z několika bipolárních neuronů. Neurity těchto velkých neuronů se následně sbíhají po povrchu sítnice, až k papile zrakového nervu, kde po průchodu oční stěnou tvoří *nervus opticus*, zrakový nerv. Oba zrakové nervy se po výstupu z oční stěny částečně kříží v *chiasma opticum* a dále pokračují jako *tractus opticus*.

Informace, předané do 4. zrakového neuronu (který je uložen v *corpus geniculatum laterale* v *thalamus*) putují pomocí neuritů do kortikálního zrakového pole (Synek, Skorkovská, 2014).

3. Variabilita čípků na sítnici

Množství čípků na sítnici živočicha je zásadním prvkem, který definuje možnosti barevného vidění. Čím více čípkových fotopigmentů s různou citlivostí na vlnové délky, tím vyšší rozlišovací schopnost v odstínech (SurrIDGE *et al.*, 2003).

Podle tohoto počtu můžeme rozlišovat mezi čtyřmi kategoriemi vidění.

3.1 Monochromacie

Monochromacie, která se vyznačuje pouze jedním typem čípku v oku zvířete, je spíše ojedinělá. Vyskytuje se u některých druhů nočních hlodavců, šelem a u některých nočních druhů primátů (rod *Aotus*) a poloopic (poloopice z čeledi outloňovití (*Lorisidae*), poloopice z čeledi kombovití (*Galagonidae*) a některé druhy lemurů (Tan and Li, 1999)). Dále uvádím sekundárně monochromatické mořské obratlovce – ploutvonožce (*Pinipedia*) a kytovce (*Cetacea*). U monochromatů došlo k sekundární ztrátě S fotopigmentu a vidí tedy jednobarevně (Rowe, 2002).

3.2 Dichromacie

Většina dnešních eutherálních denních savců jsou dichromaté mající dva fotopigmenty – fotopigment S (short), který je citlivý na krátké vlnové délky a fotopigment L (long), jehož citlivost se pohybuje někde v dlouhovlnné části spektra. Dichromatické vidění je charakterizováno porovnáváním signálů ze dvou typů čípku, ve kterých jsou tyto pigmenty umístěny (Jacobs, 1993b).

Několik druhů poloopic, většina novosvětských samců primátů a pouze některé samice disponují dichromatickým viděním (Jacobs, 1984).

Inervace sítnice u těchto zvířat využívá signál z těchto dvou čípků, aby vytvořila kontrast na modro-žluté ose (S-L). Tyto dva pigmenty se vyvinuly z jednoho ancestrálního fotopigmentu, zhruba před 500 miliony lety. Nutno podotknout, že ne všichni dichromaté vidí stejně, protože se jejich dva typy čípků u různých druhů mohou lišit v opsinech a tedy i v citlivosti (Rowe, 2002).

3.3 Trichromacie

Primáti (i lidé), kteří disponují třemi typy čípků se odlišují od ostatních savců unikátní vlastností vidět širší spektrum barev, tedy trichromatickým viděním (Jacobs 1993b).

Upřesňuji, že trichromacie není samozřejmostí pro všechny primáty. Mezi primáty můžeme totiž nalézt i unikátní výjimky s monochromacií (Jacobs 1993b).

Trichromatické vidění je ve zvířecí říši obecně ojedinělé. Nejmladší skuteční savci, kteří se vyvinuli z therapsidů někdy v první polovině jury, zhruba před 200 miliony lety, byli pravděpodobně menší tvorové a tradičně se uvádí, že měli noční aktivitu (Kemp, 2005).

Některé druhy primátů tedy duplikací získaly v evoluci nový fotopigment L (long), který je citlivý na dlouhé vlnové délky – má tedy vrchol citlivosti v červené (dlouhovlnné) části barevného spektra. K již existujícímu modro-žlutému (S-M) kanálu se přidal kanál červeno-zelený L-M (Rowe, 2002).

3.4 Tetrachromacie

Tetrachromatismus se vyskytuje u některých druhů ptáků a plazů, tyto organismy disponují 4 typy čípků a nebudou podrobněji předmětem této práce, která je zaměřena na vidění primátů. Je ale zajímavé podotknout, že tetrachromacie některých druhů ptáků, plazů a některých druhů ryb ukazuje, že by společný předek tetrapodů a amnioty měl pravděpodobně tetrachromatické vidění (Bowmaker, 1998).

4. Vidění primátů

Bylo zjištěno, že kódující sekvence pro červené a zelené fotopigmenty u zkoumaných druhů primátů (konkrétně u šimpanzů, goril, a orangutanů) jsou vysoce homologní k odpovídajícím fotopigmentům člověka (Deeb, 1994).

Ať už primáti disponují jedním nebo dvěma typy L fotopigmentu (fotopigmenty citlivými na dlouhovlnné části spektra), porovnávání signálů z L a S čípku je zprostředkováváno malou populací gangliovými buňkami, které se promítají do koniocelulárních vrstev do jádra *geniculatum laterale* a vytváří neurální kanál, který zůstává oddělný od ostatních zrakových drah (Martin *et al.*, 1997). U primátů, kteří mají dva typy L fotopigmentů (často jsou označovány jako M a L fotopigmenty) je samostatné zprostředkování signálů prováděno parvocelulárním systémem (který je přítomen u všech druhů primátů a předpokládá se, že slouží i k rozlišování prostorových detailů). Dohromady pak tyto subsystemy S/L a L/M tvoří trichromacii.

U primátů rozlišujeme rutinní a polymorfní trichromacii. V případě rutinní trichromacie disponují plným barevným viděním samci i samice zatím co u polymorfních trichromacie nalezneme u stejného druhu trichromatické i dichromatické jedince.

4.1 Novosvětští vs. starosvětští primáti

Klíčové téma v rámci barevného vidění u primátů je rozdělení rutinních a polymorfních trichromatů příslušně jejich geografickému výskytu – tj. Starý (Afrika, Asie) nebo Nový (Amerika) svět.

Rutinní trichromatismus je vlastní primátům Starého světa a je umožněn existencí tří opsinových typů u samců i samic – gen pro opsin S je kódován na autosomálním chromosomu, zatímco geny pro M a L opsiny jsou vedle sebe na X chromosomu.

Trichromatické vidění je tak možné u samců i samic. Oproti tomu u Novosvětských primátů existuje odlišný systém polymorfického barevného vidění. Opsin S je kódován na autosomálním chromosomu podobně jako u starosvětských primátů, na X chromosomu je však jen gen pro jediný opsin (většinou nabývá jedné ze tří forem). Tento systém umožňuje vznik trichromatického systému jen u heterozygotních samic, zatímco samci a homozygotní samice jsou dichromaté. (Jacobs, 1998)

Z hlediska teorií vzniku trichromatického vidění je také zásadní popsat systém barevného vidění u poloopic.

V následujícím textu bude podrobně rozebrán systém barevného vidění u poloopic, primátů Nového i Starého světa.

4.2 Vidění poloopic

Poloopice (*Strepsirrhini*) se podle obecné taxonomie dělí na 7 čeledí, se zhruba 88 druhy. Jsou rozšířeny v Africe, Madagaskaru a v Asii (Gaisler a Zima, 2007).

Ještě donedávna se myslelo, že zbývající primáti, poloopice (*Strepsirrhini*) také disponují typickou savčí dichromacií a nebo popř. monochromacií. Tato domněnka byla podporována např. studií Jacobs, Deegan (1993a), kteří podali zprávu o tom, že lemur kata (*Lemur catta*) a lemur hnědý (*Eulemur fulvus*) disponují pouze dvěma zrakovými pigmenty a jejich zrakové vnímání těchto dvou druhů je dichromatické. Mezi další fakt podporující teorii, navrhuje poloopice jako dichromaty nebo monochromaty podporovalo zjištění o monochromatickém nočním druhu kombě velké (*Otolemur crassicaudatus*) z čeledi kombovitých (*Galagonidae*), u kterého se S foton pigment v evoluci sekundárně ztratil. Pravděpodobně k této události mohlo dojít při jejím nočním způsobu života, kdy se zrakové schopnosti ukazují jako méně důležité pro hledání potravy a detekci predátorů, než je například čich. Druh poloopice komby velké

(*Otolemur crassicaudatus*) má tedy pouze jeden zrakový opsin, který je nastavený na vnímání světla o citlivosti 543 nm (Jacobs et al. 1996a).

Převrat v této domněnce byl způsoben relativně nedávno Tan and Li (1999), kteří predikovali alelickou variabilitu u M a L opsinového genu u nártounů (*Tarsiiformes*) a u některých druhů poloopic. Nártouny (*Tarsiiformes*), drobné asijské primáty jsem se rozhodla zařadit do této kapitoly, i když o jejich postavení v taxonomickém systému jsou stále trošku nejasnosti. Recentnější studie Ross and Martin (2007 in Jacobs, 2008) se ale přiklání k názoru, že nártouni mají blíže k anthropoidům, než k poloopicím.

Výsledky autorů Tan and Li (1999) také přímo dokázaly alelickou trichromacii u druhu patřící do čeledi lemurovití denní (*Lemuridae*) - vari červený (*Varecia rubra*) a u druhu sifaka Conquerelův (*Propithecus coquereli*), patřící do čeledi indriovití (*Indridae*). Tato domněnka o heterozygotních samicích těchto druhů byla dále potvrzena (Jacobs et al., 2003a, Jacobs, Deegan, 2003)

Ačkoliv se vidění stále vyvíjí, mohli bychom prozatím poloopice kategorizovat do třech odlišných typů vidění.

4.2.1 Monochromacie

První typ vidění u poloopic se podobá vidění u opic rodu *Aotus* (mirikina), který patří k novosvětským primátům. Tyto poloopice disponující pouze jedním fotopigmentem z genové rodiny M/L, který se pohybuje okolo 543 nm, u pigmentu S došlo k sekundární ztrátě. (Jacobs et al., 1996a). Tento typ vidění sdílí společně s novosvětským rodem opic *Aotus* poloopice z čeledi outloňovití (*Lorisidae*), poloopice z čeledi kombovití (*Galagonidae*) a některé druhy lemurů (Tan and Li, 1999).

4.2.2 Dichromacie

Některé opice disponují viděním, které se nevymyká savčí normě, z hlediska dichromacie. Tyto druhy primátů mají funkční S fotopigment a 1 typ M/L fotopigmentu. Spektrální vrcholy pigmentů u těchto druhů se u M/L typu pigmentu pohybují okolo 543 nm (Stejně, jako je tomu u prvního typu vidění u poloopic) a navíc se přidává fotopigment S, který se pohybuje okolo 437 nm (Jacobs, Deegan, 1993a). Do tohoto typu vidění se řadí například lemur kata (*Lemur catta*) a lemur hnědý (*Eulemur fulvus*).

4.2.3 Polymorfni trichromacie

Třetí typ se podobá tomu, co můžeme vidět u polymorfni novosvětských druhů primátů. Tato zvířata disponují dvěma verzemi M/L fotopigmentů a fotopigmentem S (Tan and Li, 1999). U heterozygotních samic tak můžeme nalézt spektrální vrcholy těchto fotopigmentů 545, 558 a 430nm. (Jacobs *et al.*, 2003b). Tento typ polymorfni trichromacie byl potvrzen u druhu vari červený (*Varecia rubra*) a u sifaka Conquerelův (*Propithecus coquereli*) jak již bylo uvedeno výše v této kapitole. Protože ne všechny poloopice byly prozkoumány, nabízí se zde možnost, že by tento typ polymorfni trichromacie by byl sdílen více druhy (Jacobs, 2008).

4.2.4 Evoluce barevného vidění u poloopic

Evoluce barevného vidění u poloopic je zatím nejasná. Pokud by ancestrální předek primátů měl fotopigment S a jeden M/L fotopigment, musely by nastat v linii poloopic minimálně dvě události. Za prvé, u některých (nočních) druhů by se muselo dojít ke ztrátě fotopigmentu S a za druhé, některé poloopice by musely získat M/L polymorfismus (Jacobs, 2008).

Z důvodu rozmanitosti typů vidění u poloopic by byly pro úplný přehled třeba další studie, které by zkoumali vidění u zatím neprozkoumaných jedinců.

4.3 Novosvětští primáti

Primáti Nového světa jsou ploskonosí (*Platyrrhini*) primáti obývající střední a hlavně jižní Ameriku, kde se jejich výskyt soustřeďuje na pralesní a lesostepní ekosystémy.

Na rozdíl od primátů Starého světa, kde je rutinní trichromatické vidění v podstatě uniformní, u novosvětských je schopnost barevného vidění velice variabilní. Dokonce jedinci stejného druhu a opačného pohlaví mohou mít velice odlišné schopnosti barevného vnímání (Jacobs, Neitz, 1985).

Mezi prvními testovanými opicemi v počátcích zkoumání barevného vidění u novosvětských druhů primátů, které nám ukázaly nápadnou variabilitu ve vidění v rámci jednoho druhu, byli kotulové veverkovití (*Saimiri sciureus*). Před více než 100 lety zkoumal Lord Reighley schopnost kotulů rozlišovat mezi středními a dlouhými vlnovými délkami. Ukázalo se, že pouze někteří primáti tohoto druhu jsou schopni provést diskriminaci (Jacobs, 1984).

Novosvětští primáti kódují S fotopigment autozomálním genem stejně, jako je tomu u starosvětských primátů. Rozdílné barevné vidění u primátů Starého a Nového světa lze vysvětlit geny, které kódují M a L čípkové fotopigmenty. Zatímco barevné vidění u primátů

Starého světa je založeno na přítomnosti obou (tedy M i L) pigmentových genů na chromozomu X, u novosvětských primátů je tomu tak, že mají buď M anebo L pigment pro jeden chromozom X (Jacobs, 1998). Toto uzpůsobení fotopigmentů ale limituje samce jako dichromaty, protože samec je schopný kombinovat svůj autozomální S gen pouze s jednou X-vázanou alelickou formou (M nebo L opsin). To znamená, že vždy dokáže generovat pouze dva typy čípků. Samec má pohlavní chromosomy XY a tedy pouze jednu alelickou podobu na X chromozomu (Mollon *et al.*, 1984). Z toho důvodu jsou všichni samci primátů Nového světa dichromatičtí. Vznikla zde tedy polymorfní variabilita v barevném vnímání (Dulai *et al.*, 1999).

Tato variabilita není ale pouze mezi samci a samicemi, ale i mezi samicemi samotnými, protože dokáží zdědit pouze jednu alelickou formu na svůj X chromozom. Samice tedy obvykle zdědí jednu ze tří alelických forem na oba své X chromozomy. Pokud dojde k tomu, že samice zdědí dvě stejné alelické formy, bude samice homozygotní a její vidění bude dichromatické, stejně jako u všech samců. Pokud ale samice zdědí dvě různé alelické formy, bude heterozygotní a její vidění bude trichromatické. Zhruba 50–66% samic jsou heterozygotní (Mollon *et al.*, 1984).

Ve výsledku tedy můžeme u linie *Platyrrhine* nalézt až 6 odlišných druhů barevného vidění - 3 dichromatické a 3 trichromatické fenotypy (Jacobs and Deegan, 2003b).

Polymorfní trichromacie u primátů Nového světa je zajištěna pouze dvěma typy opsinů. Autozomálním genem nazývaným S gen, který je stejný, jako u primátů Starého světa, a dále polymorfními geny M/L, vázanými na X chromozomu a mající až 3 alelické formy, které kódují pigmenty s různými maximy. (Dulai *et al.*, 1999)

4.3.1 Výjimky

Polymorfismus na X chromozomu způsobuje možnost různých alel. Existuje ale několik variabilit, jejichž majitelé mají jedinečné sady M/L fotopigmentů, které způsobují variace ve spektrálních absorpčních vlastnostech M/L. Dvě výjimky mezi novosvětskými primáty převládají, těmi jsou zástupci čeledi malpovitých (*Cebidae*) a čeledi kosmanovitých (*Callitrichidae*). Malpovití mají často 3 typy M/L pigmentů s absorpčními maximy okolo 535, 550 a 562 nm, zatímco u zástupců čeledi kosmanovitých (kosmani, tamaríni) se maxima pohybují okolo 543, 556 a 562 nm. I když ne všechny čeledi jsou prozkoumané, ostatní primáti mají tendenci následovat jednu z těchto dvou možností (Jacobs, 2007).

U primátů Nového světa nalezneme další výjimky a rozdíly v počtu polymorfních genů a pigmentů. Například u chápánovitých se ukazuje, že mají pouze 2 pigmentové varianty, oproti obvyklejším třem variantám M/L (Jacobs, 2007). U primátů rodu *Callicebus* se naopak ukazuje, že pravděpodobně vykazují až pět odlišných verzí M/L (Jacobs and Deegan, 2005).

4.3.2 Vřešťan

V uniformním polymorfickém systému novosvětských primátů bylo nalezeno několik výjimek (Jacobs *et al.*, 1996b), u kterých genetické analýzy odhalily odlišné M a L opsinové genové sekvence. Konkrétně se jednalo o druhy vřešťana rezavého (*Alouatta seniculus*) a vřešťana černého (*Alouatta caraya*). Vřešťani jsou ploskonosí primáti z čeledi chápánovitých (*Atelidae*), u kterých, jsou přítomny oba geny M a L na X chromozomech pro zajištění rutinní trichromacie u samic i samců, jako je tomu u starosvětských primátů (Jacobs *et al.*, 1996b). Hodnoty L a M čípků nebyly stanoveny empiricky, nicméně jejich sekvence jsou velice podobné sekvencím, které kódují alely o hodnotách 536 a 562 nm, které byly nalezeny u polymorfických samic novosvětského druhu malpy hnědé (*Cebus apella*) (Hunt *et al.*, 1998). Pravděpodobně čípky u druhů *Alouatta* budou mít vrcholy citlivosti v podobných vlnových délkách (Jacobs *et al.*, 1996b).

Vznikla genová duplikace, která je velice podobná starosvětským primátům, avšak vznikla nezávisle na nich (Kainz *et al.*, 1998). Vřešťani měli totiž odlišnou evoluční historii od primátů starosvětských. Vznik barevného vidění u vřešťanů se také udál pomocí genové duplikace, ale až poté, co se vřešťani oddělili od ostatních novosvětských linií někdy před 12 miliony let (Schrago, 2007). Při sekvenční analýze se ukázalo, že tato genová duplikace na M a L opsinový gen v linii vřešťanů je recentnější, než u primátů starosvětských a jedná se o dvě nezávislé události vzniku rutinní trichromacie (Hunt *et al.*, 1998). K této genové duplikaci u novosvětských primátů tak došlo až po oddělení linií starosvětských a novosvětských primátů. Datace události oddělení dvou linií primátů Starého a Nového světa se časuje do doby před 35 – 60 milion lety (Arnason *et al.*, 1998). Trichromatické vidění se u linie vřešťanů tedy vyvinulo přibližně před 7-16 miliony let (Jacobs, 1996b) a u primátů Starého světa se tato událost datuje zhruba před 23 miliony lety (Yokoyama and Yokoyama, 1989). V linii vřešťanů vzniklo rutinní barevné vidění, které je behaviorálně podobné starosvětským primátům, avšak na genetické úrovni se liší (Dulait *et al.*, 1999).

4.3.3 Mirikina

Mirikina obecná (*Aotus trivirgatus*) je noční ploskonosý primát z čeledi mirikinovitých a vykazuje monochromacii, protože postrádá S gen a polymorfní variaci M/L opsinového genu. Mirikiny obecné mají tedy pouze jeden typ M/L čípku o citlivosti 543 nm a nedokáží tedy vnímat barvy a je další výjimkou v uniformním polymorfickém systému. Tato neschopnost barevné percepce je pravděpodobně spojená s tím, že tento primát patří mezi jediný druh Anthropoidů, který je obvykle aktivní v noci a sekundárně mohl tedy barevné vidění ztratit (Jacobs *et al.*, 1993b). Protože došlo ke ztrátě fotopigmentů u několika druhů *Aotus*, tato událost se pravděpodobně stala brzy v evoluci (Levenson *et al.*, 2007).

4.4 Starosvětští primáti

Starosvětská skupina primátů (*Catarrhine*) sestává až z 80 druhů primátů, přirozeně se vyskytující napříč Afrikou a jihovýchodní Asii (Jacobs, Deegan, 1999).

U skupiny *Catarrhine* se vyvinula rutinní trichromacie, založená na přítomnosti třech typů čípků, z nichž každý obsahuje odlišný vizuální pigment. Můžeme u nich nalézt gen S (citlivý na krátké vlnové délky, jeho citlivost se pohybuje okolo 420-430 nm a je kódován na autosomálním chromozomu 7. Dále geny M a L (citlivé na střední a dlouhé vlnové délky, jejichž citlivost se pohybuje okolo 530 nm a 565 nm, které jsou kódovány na pohlavním chromozomu X. Při porovnávání sekvence, ve které byla odhalena podobná homologie dvou genů na pohlavním chromozomu X (M a L) u starosvětských druhů se dokázalo, že vznikly genovou duplikací, zhruba před 40 miliony let (Hunt *et al.* 1998). Je tedy zajímavé si uvědomit, že fotopigment S je jen vzdáleně podobný fotopigmentům M a L, které si jsou naopak velice podobné.

Kvůli mutaci, která dala vznik L a M fotopigmentům, jsou jedinci schopní rozlišovat mezi zelenou a červenou barvou. To znamená, že zde došlo k vývinu vidění v dlouhovlnné části spektra, které se vyskytuje uniformně u samců i samic (Jacobs 1993b).

Zdá se tedy, že u celé skupiny starosvětských primátů a lidoopů se vyskytuje ve vidění rutinní trichromacie. Rutinní trichromacie znamená, že nezávisle na pohlaví a druhu se u všech jedinců vyskytuje pravé barevné vidění. Rutinní trichromacie se u nich vyvinula ze společného předka, před zhruba 23 miliony lety (Yokoyama and Yokoyama, 1989).

Jaké byly začátky zjišťování barevného vidění u starosvětských primátů? Již více než před stoletím (Kinnaman 1902 in Jacobs, Deegan, 1999) bylo dle výsledků studií makaků (*Macaca*

mulatta) zjištěna přítomnost barevného vidění a dokonce veliká podobnost s lidskou trichromacií. Díky mikrospektrofotometrickým metodám (MSP) byly v historii odhalovány a pozorovány další schopnosti rutinního trichromatického vidění u paviánů (*Papio*), guenonů (*Cercopithecus*), talapoinů (*Miopithecus*) a kočkodana husarského (*Erythrocebus*) (Bowmaker 1990, Bowmaker *et al.*, 1991).

Skupina starosvětských primátů *Catarrhines* se dělí na dvě podtřídy, *Cercopithecinae* a *Colobinae*. Zatímco *Cercopithecinae* je skupina spíše frugivorní, primáti patřící do skupiny *Colobinae* bývají spíše folivorní (Davies and Oates, 1995 in Jacobs, Deegan 1999). Proto zde vznikly předpoklady, že by barevné vidění nemuselo být u obou skupin uniformní, s ohledem na níže uvedené hypotézy - frugivorie vs. folivorie (Jacobs, Deegan, 1999).

Pomocí fosilních záznamů a poznatků z molekulární biologie se ukazuje, že se tyto dvě starosvětské skupiny *Cercopithecinae* a *Colobinae* od sebe oddělily zhruba před 14 miliony let (Stewart and Disotell, 1998). Mohli bychom zde alespoň najít variabilitu v retinálních fotopigmentech, a tedy variabilitu v barevném vidění mezi těmito dvěma skupinami? Pomocí měření, která již byla provedena dříve (celkem měření z 81 primátů z 12 odlišných druhů) nebyl odhalen žádný důkaz o signifikantních rozdílech mezi dvěma skupinami *Cercopithecinae* a *Colobinae* (Jacobs, Deegan, 1997).

Nad potvrzením nebo vyvrácením uniformity mezi druhy i mezi jedinci stejného druhu, ale opačného pohlaví se zamýšleli autoři Gerald H. Jacobs a Jess F. Deegan (1999) v článku *Uniformity in colour vision in Old World monkeys*. Při zkoumání uniformity barevného vidění u starosvětských primátů neinvazivní elektrofyziologickou metodou ERG (elektroretinogramu) bylo dokázáno, že v barevném vidění starosvětských primátů nejsou signifikantní rozdíly ve variacích na pozici čípků. Neukazuje se, že by u starosvětských druhů primátů objevovali jedinci s variabilitou ve vidění. K testování ve zmíněné studii (Jacobs, Deegan, 1999) bylo studováno 25 starosvětských primátů z celkem 8 druhů primátů Starého světa, z toho bylo 5 druhů z podtřídy *Cercopithecinae* a 3 druhy z podtřídy *Colobinae* (Jacobs, Deegan, 1999).

Můžeme tedy opravdu deklarovat rutinní trichromatické vidění u starosvětských primátů jako uniformní? Autoři článku Jacobs a Deegan (1999) polemizují o tom, že barevné vidění by mohlo být polymorfické. Jako důvody obhajující neuniformitu ve vidění starosvětských primátů uvádějí, že existuje veliká variabilita v barevném vidění u novosvětských primátů. Rozmanitost vidění u novosvětských druhů primátů tvoří praví rutinní trichromaté, monochromaté a ostatní druhy disponující vysokou polymorfičností v barevném vidění.

Polymorfni barevné vidění existuje mezi jednotlivými druhy, i dokonce v rámci jednoho druhu, kde můžeme nalézt jedince dichromatické i trichromatické (Jacobs, 1998).

I přes to, že bylo prozkoumáno velké množství makaků (Jacobs, Deegan, 1997) (konkrétně se jednalo se o 44 samců druhů makak *rhesus* a makak jávský (*Macaca mulatta* a *Macaca fascicularis*), u kterých byla rutinní trichromacie potvrzena) se stále nabízí možnost, že signifikantní polymorfismus v barevném vidění u primátů Starého světa mohl uniknout naší pozornosti. Do nové studie (Jacobs, Deegan, 1999) byla pro srovnání zahrnuta i pozorování, která už byla provedena (Jacobs, Deegan, 1997).

Měření se provádělo tak, že do oka uspaného primáta byla vložena kontaktní čočka s elektrodou, která snímala citlivost oka. Nutno podotknout, že se pochopitelně experiment prováděl vždy na různých místech a ne vždy byla metodika pokusu úplně přesná (lišila se na příklad volba anestetika atp.) – Nicméně se neukázalo, že by měly změny signifikantní vliv na celkové měření (Jacobs, Deegan, 1999).

Experiment probíhal v osvětlené místnosti, kde se intenzita světla vždy pohybovala mezi 150-300lux. Výsledky studie ale ukázaly, že variabilita v citlivosti mezi skupinami *Cercopithecidae* a *Colobinae*, mezi druhy i mezi jedinci byla relativně malá a nesignifikantní (Jacobs, Deegan, 1999).

V závěru Jacobs, Deegan (1999) uvádějí, že 86% z naměřených primátů byli samci, a teoreticky by zde mohly být další skryté spojitosti s barevným viděním a X-chromozomem. Je možné, že bychom zde mohli najít signifikantní variabilitu? Osobně si myslím, že k úplnému pochopení problematiky vidění starosvětských primátů by byly potřeba detailnější studie s rovnoměrným zastoupením obou pohlaví primátů. Podíváme-li se na primáty novosvětské, nalezneme polymorfismus v rozdílu pohlaví. Důležité je také podotknout, že ne všechny fotopigmenty všech druhů starosvětských primátů jsou nám již známé, i v tomto případě je zde prostor pro další studie (Jacobs, Deegan, 1999).

Zkoumání uniformity barevného vidění tedy ukazuje, že rutinní trichromacie pravděpodobně vznikla v evoluci *Cattarrhines* velice brzy (Nathans *et al.*, 1986) a to ještě před oddělením linií *Cercopithecine* a *Colobine* (Jacobs, Deegan, 1999).

Pro starosvětské primáty, včetně lidoopů a člověka, je charakteristické uspořádání dvou opsinových genů na jednom pohlavním chromozomu X. Protože leží vedle sebe a jsou homologní, předpokládá se, že se objevily v důsledku nedávné genové duplikace. V tomto uspořádání genů se charakteristicky odlišují od primátů skupiny ploskonosých (*Platyrrhine*),

tedy od primátů Nového světa. Uspořádání genů u starosvětských se zdá být uniformní, a proto se předpokládá, že k duplikaci muselo dojít po divergenci novosvětských a starosvětských. Došlo k ní ale ještě před divergencí *Catarrhine*, tedy někdy před 35 miliony lety (Nathans *et al.*, 1986).

5. Historie polymorfismu opsínových genů u primátů

Při porovnávání sekvencí se ukazuje, že polymorfismus opsínových genů vázaných na X-chromozom, se objevil brzy v evoluci novosvětských primátů.

Řada otázek se objevila poté, co Tan and Li (1999) publikovali studii o zjištění M/L polymorfického vidění u některých druhů poloopic a jednotlivých M nebo L fotopigmentů u jiných. Ve své studii zkoumali 15 druhů lemurovitých. Nalezli M opsínové geny u 12 druhů a L opsínové geny u 6 druhů. Zajímavé bylo zjištění, že spektrální maxima jejich jednotlivých M/L fotopigmentů (543nm, 558nm) jsou podobné těm u primátů Nového světa. Tan a Li (1999) argumentují tím, že disturbance M/L fotopigmentů roztroušená mezi velké množství poloopic potvrzuje existenci společného ancestrálního předka s polymorfním viděním.

Existují studie podporující tvrzení, že by společný předek všech primátů vykazoval polymorfismus M/L alel (Tan *et al.*, 2005). Pokud by tomu opravdu tak bylo, původní primátí předek by vykazoval polymorfismus opsínových genů a projev polymorfismu u dnešních druhů by byl dlouhotrvající a starověký znak. Tato teorie je ale v rozporu s tvrzením, že předci primátů byli původně nočními tvory, protože není známo, jak by M/L pigmentový polymorfismus zlepšoval fitness nočních zvířat. Naskytuje se zde také možnost, že se polymorfismus u ancestrálních primátů mohl objevit skutečně brzy v evoluci, avšak mohl být u současných nočních druhů následně ztracen. Také by se pigmentový M/L polymorfismus mohl ztratit u těch druhů, kteří nejsou noční, ale mají pouze jeden M/L fotopigment, případně u druhů, co získaly vázaný opsínový gen na druhém X-chromozom (*Catarrhine*) (Jacobs, 2008).

Polymorfismus ale nemusel nutně vzniknout u společného ancestrálního předka a naopak by se uniformní trichromatické vidění u *Catarrhine* a polymorfní barevné vidění u *Platyrrhine* mohlo vyvinout nezávisle na sobě, až po oddělení linií primátů Nového a Starého světa. (Hunt, *et al.* 1998). Ve své novější studii Hunt *et al.* (2005) porovnával nukleotidové divergence mezi alelickými formami M/L fotopigmentů u starosvětských a novosvětských primátů. Výsledkem studie bylo méně nukleotidových divergencí mezi M/L fotopigmentů u novosvětských primátů.

Tyto výsledky naznačují, že polymorfismus u novosvětských druhů by měl být novější, než genetická duplikace u starosvětských primátů a také to, že polymorfismus mezi prvními primáty Starého světa nemusel existovat (Jacobs, 2008).

Vznikly tyto polymorfismy nezávisle na sobě poté, co se od sebe novosvětských a starosvětských primátů oddělili? Vznikaly nové opsiny nezávisle, jako odpověď na podmínky okolí? (Bridges and Yoshikami, 1970) Nebo je polymorfismus opravdu velice starověká funkce, která byla dříve u všech primátů předků (Tan and Li, 1999)?

Závěrečná shrnutí těchto poznatků odhalují skutečné složitosti při snaze vypátrat, jak to v evoluci vlastně bylo. Protichůdná fakta nám brání v rozhodnutí, zda polymorfismus vznikl v rané fázi evoluce primátů, a poté se u různých vývojových větví ztratil anebo se objevil v rané fázi vývoje některých novosvětských druhů, a následně u různých větví poloopic (Jacobs, 2008).

6. Neurální mechanismy novosvětských a starosvětských primátů

– porovnání dichromatických a trichromatických jedinců

Schopnost barevného vidění vyplývá mimo jiné z receptorálních a post-receptorových mechanismů na sítnici primátů, jejichž výstupy jsou vedeny přes *lateral geniculate nucleus* (LGN) do primární zrakové kůry. LGN je párová struktura, která se skládá ze šesti vrstev. Tyto vrstvy se číslují 1-6, od strany ventrální, po stranu dorsální (Trojan, 2003, Kuchyňka 2007).

Zrakový systém lze členit na parvocelulární a magnocelulární systém. Parvocelulární systém slouží především k jemnému rozlišování tvarů, barev a detailů obrazu. P-gangliové buňky jsou menší a vedou barevné informace z čípků odděleně. Magnocelulární systém slouží především k rychlému vnímání pohybu a zrakové orientaci. Buňky magnocelulárního systému jsou označovány jako M-gangliové buňky (Trojan, 2003, Kuchyňka, 2007).

Centrální parvocelulární systém (P) retinálních gangliových buněk u starosvětských druhů primátů kontaktuje jednotlivé trpasličí bipolární buňky, které odečítají výstupy z M nebo L čípků. Tento neurální obvod tvoří základ pro červeno-zelené vidění, které je výsadou trichromatických jedinců (Kolb, Decorver, 1991). Silveira (1998) se ve své studii zabýval otázkou, zda dichromatičtí primátů Nového světa mají stejný neurální obvod, i když u nich chybí schopnost rozlišování červené a zelené barvy. Rozmanitost fenotypů u novosvětských

primátů klade otázku, zda se tato různorodost odráží i v post-receptorálních mechanismech. Pokud by byla zjištěna podobnost mezi neurálním zpracováním dichromatů a trichromatů, bylo by možné nastínit jasnější scénář vývoje a vývinu trichromatického vidění v evoluci primátů (Silveira, 1998)?

Silveira (1998) studoval opice rodu *Cebus* (čeleď malpovití), protože mají velice podobnou fyziologii s často studovanými makaky jávskými (*Macaca fascicularis*) (Silveira, 1989). Makaci tvoří velice prozkoumanou skupinu starosvětských primátů, a proto se velice hodí pro přímé porovnání neurálních mechanismů s polymorfními primáty rodu *Cebus*. V této studii bylo prozkoumáno 15 dospělých samců rodu *Cebus*, pomocí tří odlišných metod. Protože se jedná o novosvětský druh, všech 15 samců vykazovalo dichromacii (Silveira, 1998).

Výsledky ukázaly, že primáti rodu *Cebus* sdílí vysokou podobnost post-receptorálních mechanismů se starosvětskými primáty a jedná se tak o vysoce konzervovaný systém mezi primáty. Bylo dokázáno, že samotná parvocelulární dráha u dichromatických jedinců je v mnoha aspektech velice podobná té, která je u trichromatických jedinců (Silveira, 1998).

Tato podobnost může být zapříčiněna paralelní, ale nezávislým vývojem u novosvětských a starosvětských druhů primátů. Což se zdá velice nepravděpodobné (Silveira, 1998).

Alternativně by skupina primátů nového světa také mohla mít v minulosti schopnosti plného barevného vidění, jako mají primáti Starého světa a druhotně ho ztratit. *Alouatta* by v tom případě byla skupinou, u které by ke ztrátě nedošlo (Jacobs, 1996b), protože rutinní trichromacie u nich přetrvávala dodnes. Pokud by tomu bylo tak, parvocelulární dráha by se původně vyvinula jako nástroj pro vnímání červené a zelené (Silveira, 1998).

Současná data proto preferují scénář, který obsahuje společného polymorfního předka. Ancestrální primát měl polymorfické barevné vidění, které můžeme vidět u většiny recentních primátů Nového světa, kde se polymorfismus zachoval. U skupiny *Catarrhine* se systém dovyvinul v rutinní trichromacii (Silveira, 1998).

Nicméně se ukazuje, že mozek je velice plastický, a je schopen diskriminace červené a zelené barvy (schopnost vlastní trichromatům) i u organismu primárně dichromatického, kde se objeví během jedné diskriminace (trichromatismus je experimentálně navozen genetickou manipulací u myši (*mus musculus*) (Jacobs *et al.*, 2007)

Jaké výhody přináší trichromatické vidění?

7. Hypotézy vzniku trichromatického vidění

Trichromatické vidění u primátů je z hlediska barevného vidění u ostatních savců unikátní. Dokážeme podle genetické podstaty říci, jak se barevné vidění vyvinulo, ale otázkou stále zůstává, proč se vlastně vyvinulo a jaké by mohly být případné hypotézy jeho udržení v populaci. Nalezla jsem několik možných hypotéz, které mohou vysvětlovat vyvinutí a udržení trichromatického vidění u některých druhů primátů.

7.1 Výhoda v detekci potravy

7.1.1 Zralé ovoce

„*What flowers are to the colour-sense in insects, fruits are to the colour-sense in birds and mammals*“ (Grant Allen, 1879)

Dlouho uznávaná hypotéza vysvětluje, že se trichromatické vidění mohlo vyvinout pro detekci zralého ovoce oproti zelenému pozadí. Tato hypotéza je vyzdvižovaná v řadě pracích (Mollon, 1989, Osorio and Vorobyev, 1996, Regan *et al.*, 1998, SurrIDGE, Mundy 2002). Opírá se o skutečnost, že primáti jsou z 90% frugivorové a je pro ně tedy zásadní rozpoznávat zralé ovoce (Rowe *et al.*, 2002).

Cílem primátů není ovoce mezi listy pouze najít, ale také dokázat rozlišit jeho zralost. Ovoce mění svou spektrální reflektanci v průběhu dozrávání, které by mohlo být lépe detekováno právě za pomoci barevného vidění. Odpovídající definice zralosti závisí na tom, zda jí bereme z pohledu konzumenta nebo z pohledu rostliny. Pro rostlinu je důležité, aby plod byl zralý, až když má semeno v plodu maximální šanci na vyklíčení. Pro spotřebitele zas, aby semeno obsahovalo žádoucí živiny, neobsahovalo toxiny a nemělo tuhou fyzickou bariéru. Je důležité si ale uvědomit, že definice se mohou lišit mezi jedinci různého, ba i dokonce stejného druhu živočicha. Zatímco některý druh primáta může shledat určitou tuhou část plodu (např. v podobě slupky) překážkou, pro primáty se silnějšími čelistmi již slupka problémem není. Na příklad, primáti podčeledi *Colobines* mají žaludky, které jsou schopné trávit méně zralé ovoce, než třeba žaludky guenon (Sumner, Mollon, 2000).

Pro podporu této hypotézy je zajímavé si uvědomit, že u některých tropických stromů se ukazuje závislost šíření semen výhradně pomocí primátů (Julliot, 1996). Plody těchto dřevin jsou často větší, s většími semeny, ale při požitím primátem mu nezpůsobují škody. Ovoce má často formu, která ho činí optimální pro primáty a naopak velmi obtížnou pro konzumaci

neprimátími (tvrdší slupkou a uložením výživných látek, které jsou až těsně spojené se semeny). Tím se mohou vyloučit neprimátí druhy, neschopní bariéru překonat (Julliot, 1996).

Avšak i když ovoce tvoří velkou část potravy primátů, i pro ně může být nedostatkovým zbožím. Některé ovoce může být dostupné pouze po 1-2 měsíce/rok, a také je podstatné, že ne každý strom plodí každý rok. Ve Francouzské Guyaně je produkce sušiny mezi 10 g - 5 000 g na hektar za den, v závislosti na roční době (Sabatier, 1985). Ale je třeba připomenout, že řada druhů ovoce je z toho pro primáty nepoživatelná. Ve studii Julliot (1996) bylo prozkoumáváno 185 odlišných druhů ovoce napříč Francouzskou Guyanou, ve které se zjistilo, že pouze 28% druhů ovoce ze všech prozkoumávaných druhů je potravou *Alouatta seniculus*. Ovoce tedy může být nelehce nalezitelný zdroj, i přes frugivorní styl života primátů. A je proto třeba se zdokonalovat v jeho nalézání.

Regan *et al.* (1998) shromažďovali data ve Francouzské Guyaně v Jižní Americe, studovaným modelem byl vřešťan rezavý (*Alouatta seniculus*), který tvoří výjimku jako rutinní trichromat mezi ostatními druhy novosvětských primátů. Data byla sbírána v nížinném tropickém pralese, který byl po dobu 200 let nenarušen lidskou činností. Výzkumná skupina přímým sledováním vřešťanů byla schopna získat čerstvé vzorky a fragmenty plodů a listů, prokazatelně pojídaných vřešťany. K měření spektrální odrazivosti vzorků byl použit telespectroradiometr, měření bylo po intervalu 4nm mezi 380nm – 780nm. Celkem bylo naměřeno 247 vzorků spektrální odrazivosti z 35 druhů plodů a 155 listů. Z výsledků této studie Regan *et al.* (1998) však nelze striktně vyvodit koevoluci mezi barevným viděním a detekováním ovoce (Janzen, 1980). Je totiž možné, že se trichromatické vidění vyvinulo pro již existující signály vysílané ovocem anebo se naopak ovoce svými barevnými signály adaptovalo na již existující trichromatické vidění primátů. Co je ale možné z této studie vyvodit je fakt, že pigmenty, které mají spektrální citlivost v dlouhých a středních vlnových délkách jsou téměř optimální pro odlišování ovoce od ostatního listoví z dálky (Regan *et al.*, 1998).

Proč ale například tedy některé plody pojídané primáty (*Ficus*, *Inga*, *Passiflora*) jsou krypticky zbarvené (zelená barva u zralých plodů nesignalizuje barvou primátům svou zralost – např. *Ficus* - jeden z možných důvodů by bylo, že je třeba tento druh ovoce adaptovaný pro neprimátí druhy (měkká slupka, malá semena, kypse) a primátí se ho pouze naučili využívat (Regan *et al.*, 2001).

Frugivorie se tedy právoplatně řadí mezi hypotézy nabízející odpovědi na otázku, proč se vyvinuly ftopigmenty primátů zrovna v těchto spektrálních pozicích, které zaujímají.

Nicméně otázkou stále zůstává, proč tedy u některých dalších druhů primátů Nového světa stále zůstává polymorfismus M/L fotopigmentů (Regan *et al.*, 2001).

7.1.2 Mladé lístky

Dominy a Lucas (2001) vyslovili částečně protichůdnou hypotézu, která navrhuje vznik barevného vidění za účelem detekce načervenalých mladých lístků, oproti starším lístkům, které bývají méně nutričně výhodné.

Červenání u mladých lístků způsobuje takzv. „oddálené zelenání“, při kterém rostliny odkládají chloroplastové funkce lístků do doby, než jsou listy pevně připraveny k další růstové expanzi (Coley *et al.*, 1996). Za červenání mladých lístků je zodpovědný tzv. pigment anthocyanin, který může zabránit fotoinhibici, bránit list proti plísním anebo odradit bezobratlé býložravce od požívání. (Coley *et al.*, 1996). Ne všechny lístky bývají načervenalé, v mírných oblastech jsou mladé lístky téměř vždy zelené, avšak podstatná část mladých lístků z tropických oblastí bývá načervenalá. Udává se, že načervenalé mladé lístky se objevují v 50-62% ve starém světě a okolo 18-36% v novém světě. (Coley *et al.*, 1996).

Ve studii Dominy a Lucase (2001) byly prozkoumány čtyři druhy plně trichromatických primátů, tedy jedinci, kteří dokáží rozlišovat mezi červenou a zelenou barvou. Zrání listů koreluje s tvrdostí listu a obsahem bílkovin, uvádí se, že mladý lístek je měkčí a obsahuje vyšší podíl nutričně výhodných látek. Tato hypotéza, že by se trichromatické vidění vyvinulo pro detekci mladých lístků, se opírá o fakt, že listy jsou pro primáty velice důležitým zdrojem potravy, pokud je ovoce nedostatkové.

Z pozorování je zřejmé, že řada druhů *Catarrhine* a vřešťanů požívají listy, pokud není ovoce a preferují mladé lístky před staršími, pokud je to možné.

Výsledky studie Dominyho a Lucase (2001) podporují hypotézu, že trichromacie se vyvinula pro detekci mladých lístků, protože žluto-modrý kanál, který trichromaté s dichromaty sdílejí, nedokáže zeleno-červený rozdíl na lístcích odhalit. Na rozdíl od toho, že pro detekci ovoce často může žluto-modrý kanál postačit pro odlišení od listů na pozadí.

Dokonce se dichromatickému jedinci mohou načervenalé lístky jevit jako tmavé, tvrdé a nestravitelné (Lucas *et al.*, 1998).

7.1.3 Mladé lístky vs. ovoce

Argumenty, které používají proti frugivorní hypotéze, jsou např. tyto

Přepokládalo se, že rostliny svými vlastnostmi jsou na primáty (šířitele semen) adaptovány. Plody rostlin bývají veliké, s jedním velkým semenem, tlustou slupkou a kyselo-sladkou chutí (Gautier-Hion *et al.*, 1985).

Avšak kdyby tato hypotéza byla pravdivá, nevysvětluje to, proč se tyto vlastnosti rostlin zdají býti uniformní v tropech včetně nového světa, kde se převážně vyskytují dichromaté.

Druhou slabinou v koadaptaci trichromatického vidění a barvou plodů je fakt, že obrovská skupina starosvětských primátů *colobine* jsou ničitelé semen. Často vybírají nezralé ovoce, právě kvůli jejich nezralým semenům (Davies, Oates, 1994 in Dominy, Lucas, 2001).

Třetí argument snižuje hypotézu, že by se trichromatické vidění primátů vyvinulo již pro existující barvy ovoce, protože přes vysoký stupeň frugivorie a příhodných podobných barev ovoce u starosvětských primátů, stále je většina novosvětských primátů dichromatických.

Autoři studie Dominy and Lucas (2001) jsou přesvědčeni, že se trichromatické vidění vyvinulo pro detekci mladých lístků u vyšších primátů.

7.2 Efektivní socio-sexuální signalizace

Protože jsou primáti považováni za velice sociální zvířata, je v jejich skupinách velice důležité správně rozpoznávat a vnímat aktuální rozpoložení a nálady ostatních jedinců stejného druhu.

7.2.1 Načervenalé ornamenty srsti

Protože se načervenalá srst a červeně zbarvené ornamenty na srsti primátů vyvinuly v evoluci několikrát a nezávisle na sobě, obecně se předpokládalo, že červená barva ve fenotypu hraje určitou roli v socio-sexuálním kontextu.

Vyvinuly se tedy načervenalé ornamenty nejprve ve zbarvení, a pak dodatečně vzniklo trichromatické vidění, nebo zda tomu bylo právě naopak? (Kamilar *et al.*, 2013)

Přítomnost a případně množství červeného zbarvení bylo prozkoumáváno u 92 druhů primátů z celkem 41 rodů a toto množství obsáhlo v podstatě celou linii primátů. Pro tyto druhy byly přiřazeny vlastnosti vidění, kterými disponují (rutinní trichromacie, polymorfní trichromacie, rutinní dichromaté a monochromaté). K velkému překvapení se ukázalo, že trichromatictí

primáti vykazují méně červeného zbarvení v porovnání k těm, kteří červeno-zelený kanál vůbec nemají a vnímají okolí dichromaticky. Výsledky této studie vyvrací hypotézu, že by se červené zbarvení na srsti primátů a trichromatické vidění vyvinulo v koevoluci pro socio-sexuální kontext (Kamilar *et al.*, 2013).

7.2.2 Holé části těla

Tato hypotéza není nová (Regan *et al.*, 2001; Waitt *et al.*, 2003; Zhang and Webb, 2003). Nutno podotknout, že ne ve všech pracích se skutečně shodují s myšlenkou, že by se barevné vidění vyvinulo pouze pro detekování socio-sexuální signalizace, ale že se barevné vidění původně mohlo vyvinout primárně i z jiného důvodu (Changizi *et al.*, 2006).

Vzhledem k tomu, že spektrální změny na kůžích primátů by byly špatně detekovatelné skrze srst, tato hypotéza předpokládá, že by trichromatictí primáti měli disponovat holými částmi těla, kde by signalizace byla viditelná. Například holé tváře nebo holé hýždě, jako můžeme nalézt u šimpanzů, a dalších starosvětských primátů (Wickler, 1967 in Changizi *et al.*, 2006).

Při průzkumu fotografií 97 druhů primátů z 35 rodů se tato hypotéza potvrzuje. Skutečně monochromaté a dichromaté mívají obličej porostlý srstí, naopak polymorfičtí primáti a rutinní trichromaté mívají tváře holé anebo alespoň holé části. Velice zajímavé bylo srovnání u poloopic vari červený (*Varecia rubra*) a sífaka Conquerelův (*Propithecus coquereli*) tvořící polymorfičtí výjimku mezi jinak dichromatickými a monochromatickými poloopicemi. Tyto druhy totiž na svých tvářích mají dobře znatelná neosrstěná místa (Changizi *et al.*, 2006). Možná bychom i díky této studii mohli najít i vysvětlení, v čem tkví další výhody neosrstěného lidského těla (větší prostor pro signalizaci?) a vzpřímené chůze (vice potenciálních míst pro signalizaci?) (Changizi *et al.*, 2006).

Studie tedy potvrdila tvrzení, že trichromatické vidění je téměř optimální pro diskriminaci barvy kůže. Výhodu nad ostatními hypotézami (frugivorie a folivorie) může být fakt, že zatímco mezi primáty existuje široká variabilita mezi frugivorií a folivorií trichromatických primátů, barevné modulační kůže primátů bývají podobné napříč primátím systémem (Changizi *et al.*, 2006). Na druhou stranu je otázkou, kvůli čemu by se objevila ztráta srsti na některých částech těla, který by předcházela vzniku trichromacie. Z tohoto pohledu se jeví jako pravděpodobnější, že by se tato signalizace vyvinula jako sekundární.

8. Adaptivní výhody trichromacie

Nalezneme spoustu studií vyzdvihující trichromatické vidění jako velice důležitou vlastnost pro vnímání signálů z okolního prostředí (potravní chování, páření, predaci). Mezi tyto studie patří například studie Dominy and Lukas (2001), uvádějící výhodu trichromatů (hominoidů a primátů Starého světa) rozlišovat mladé lístky pomocí červeno-zeleného signálu, který koreluje s úrovní obsahu bílkovin a nutričních látek v lístku. V neposlední řadě také studie (Caine and Mundy, 2000, Smith *et al.*, 2003) dokazující lepší schopnost trichromatů nalézt červené objekty na zeleném pozadí, než dichromaté (v této studii prováděné v experimentálních podmínkách bylo zkoumáno několik druhů primátů Nového světa.) Nicméně, výhoda trichromatického vidění u novosvětských primátů je stále nejasná. Hiramatsu *et al.* (2008) pozoroval skupinu divokých chápanů (*Ateles*) v přírodních podmínkách a pozorování neukázala signifikantní rozdíly mezi sbíráním potravy u dichromatů a trichromatů a spíše se ukázalo, že jas a kontrast je hlavní determinantou sběru. V neposlední řadě Melin *et al.* (2007) pozoroval kapucíny ve volné přírodě při detekování maskovaných úkrytů hmyzu. Ukázalo se, že dichromatičtí jedinci si při detekci vedli lépe, než ti trichromatičtí. Ani tím ale výčet studií navrhuje převahu dichromatů nad trichromaty stále nekončí (Saito *et al.*, 2005; Caine *et al.*, 2010).

9. Výhody dichromatismu vs. trichromatismu

9.1 Kompenzace zhoršení čichu

Čich hraje mezi organismy velice důležitou roli při nalézání potravy, páření, v socio-sexuálních chováních a například při detekci nebezpečí. Molekuly pachu jsou detekovány čichovými receptory, které jsou v senzoryckých neuronech v čichovém epitelu v nosní dutině a dokáží iniciovat odpověď, která spouští vnímání vůně (Buck and Axel, 1991).

Lidé s nedostatečnými nebo nedokonalými smyslovými modalitami mají často tendenci kompenzovat tento nedostatek a vynikat v jiném svém smyslu vyšší ostrostí a celkově se více používané smysly stávají dokonalejšími. Ukazuje se jako velice pravděpodobné, že by se taková podobná smyslová přizpůsobení mohla objevit i v evolučním vývoji. Primáti jsou považováni za zvířata velice závislá především na smyslu zrakovém. Při výzkumech vztahu mezi zhoršením čichových receptorů čichových genů u primátů byla nalezena korelace mezi schopností barevného vidění a zhoršeným čichem (Gilad *et al.*, 2004).

Čichové receptory poskytují molekulární základ pro čich (Buck, Axel, 1991) a obsahují více než 1000 genů, díky kterým se čichové receptory staly největší nadčeledí v genomech u savců (Glusman *et al.*, 2001). Zjistilo se ale, že počet olfaktorických receptorových genů variuje mezi druhy (Niimura, 2009).

Přibližně 60% lidských čichových genů mají jeden nebo více narušených oblastí a jsou proto považovány za čichové pseudogeny, tedy geny již nefunkční (Glusman *et al.*, 2001).

U nehumánních primátů činí 30% podíl čichových pseudogenů (Gilad *et al.*, 2003).

Lidé, lidoopi a některé druhy primátů mají ale signifikantně více čichových pseudogenů, než třeba pes (*Canis familiaris*) nebo myš (*Mus musculus*), jejichž podíl čichových pseudogenů se pohybuje jen kolem 20%. Jejich čich je tedy pravděpodobně dominantnější modalita, než ta zraková (Zhang and Firestein, 2002).

Závislost na čichu jako smyslu, se tedy ukazuje nižší u těch druhů zvířat, která pro své přežití spoléhají spíše více na jiné smysly (zrak) (Dominy and Lucas 2001).

K výzkumu procesu degradace čichového aparátu bylo studováno 19 druhů primátů (člověk, 4 druhy lidoopů, 6 starosvětských druhů primátů, 7 druhů novosvětských primátů a 1 druh poloopice), u kterých se náhodně vybralo 100 odlišných čichových genů (u každého druhu).

U vřešťana, jediného rutinního trichromata mezi novosvětskými primáty, byl signifikantně větší podíl čichových pseudogenů, než tomu bylo např. u ostatních novosvětských primátů. Podíl čichových pseudogenů u vřešťanů byl srovnatelný s podílem u starosvětských druhů primátů. Ukázalo se tedy, že ke snížení velikosti čichového repertoáru došlo nezávisle ve dvou evolučních liniích, a to u primátů Starého světa včetně lidoopů, a v jedné linii primátů Nového světa, u vřešťana (Gilad *et al.* 2004). Překvapivě linie vřešťanů sdílí se skupinou starosvětských ještě jednu vlastnost, a tou je právě (již zmiňovaná) vlastnost rutinní trichromacie. Je zajímavé podotknout, že ačkoliv barevné vidění, kterým obě skupiny disponují, vzniklo v odlišnou dobu je podíl jejich čichových pseudogenů velice podobný. Podobně jako pravá rutinní trichromacie v primátí evoluci, která musela vzniknout dvakrát (u společného předka starosvětských primátů včetně lidoopů a v linii vřešťanů), musel se úpadek čichu pravděpodobně objevit také dvakrát (Gilad *et al.*, 2004).

Ukázal se ale signifikantní rozdíl mezi zkoumáním náhodné frakce 100 pseudogenů (jak bylo ve studii první) a v celogenomovém zkoumáním (Matsui *et al.*, 2010). Rozpor studií ukázal, že neexistuje žádný rozdíl mezi funkčními olfaktorickými geny mezi primáty Starého a Nového světa. (Matsui *et al.*, 2010). Studie naznačuje, že nelze degeneraci čichového aparátu vysvětlit

jednoduše nabytím rutinní trichromacie. Několik studií ukázalo, že primáti používají pro shánění potravy zrak i čich a jedná se u nich o souhru obou smyslů. (Laska *et al.*, 2000, 2007; Hiramatsu *et al.*, 2009; Melin *et al.*, 2009). Pro přehled a vyvozování konečných závěrů této otázky by bylo nutno provést další studie.

Nelze zobecňovat výsledky, které získáme z reprezentativních druhů na celý systém primátů, protože barevné systémy novosvětských druhů primátů a poloopic jsou velmi různorodé. (Matsui *et al.*, 2010) Jsou nutná další pozorování, která by porovnávala olfaktorické geny mezi různými druhy primátů.

Pro zajímavost stojí za zmínku vysoký polymorfismus olfaktorických genů mezi lidskými jedinci (Hasin-Brumshtein *et al.*, 2009) se současně výjimečnou polymorfičností olfaktorických genů v systému *Catarrhine*. Zajímavé je toto srovnání i z pohledu barevného vidění a jeho defektů, protože 3-8% mužů jsou dichromatičtí (Deeb, 2006), avšak dichromatických samců makaků pouze 0,002%. Takové barevné defekty jsou ale obecně u *Catarrhine* ojedinělé (Jacobs, Williams, 2001).

9.2 Náhrada komunikace feromony

Feromony jsou chemické, ve vodě rozpustné látky, které jsou vnímány vomeronasálním orgánem. Tento orgán se nachází ve spodní části nosní dutiny a je oddělen od hlavního čichového epitelu. Byly prozkoumány tři druhy vřešťanů se snahou zjistit a objasnit vztah mezi evolucí trichromatického vidění a vymizení komunikace pomocí feromonů (Webb *et al.*, 2004). Dříve byla vyslovena hypotéza (Zhang, Webb, 2003), že ke ztrátě citlivosti k feromonům u starosvětských opic a hominoidů došlo v koincidenci se vznikem trichromatického vidění, které ve spojení se signalizací pomocí sexuálních zduřenin udělaly citlivost k feromonům redundantní.

Vzhledem k tomu, že se u vřešťanů nezávisle na starosvětských primátech také vyvinula rutinní trichromacie (Jacobs *et al.*, 1996b), dříve vyslovená hypotéza předpokládala, že by tento druh opice měl analogicky ztratit citlivost k feromonům, jako se tomu stalo u starosvětských primátů a hominoidů (Zhang, Webb, 2003).

Novější studie ale dokazuje, že feromonová citlivost a komunikace pomocí feromonů je u vřešťanů zachována. S těmito výsledky jsou ve shodě i starší behaviorální studie, které popisují sexuální signalizaci a intradruhovou komunikaci u vřešťanů.

Samci vřešťanů očichávají a olizují genitální oblasti samic (Glander, 1980). Samice v říji si třou své vaginální oblasti o větvičky, samci pak následně přicházejí, očichávají větvičky a zůstávají u samic. Samci a samice očichávají skvrny moči jiných jedinců, samci očichávají a olizují samicí moč (Corte's-Ortiz, 1998 in Webb *et al.*, 2004).

V případě, že je samice receptivní, může svůj stav prezentovat samci ukápnutím pár kapek moči, samec ihned očichává skvrnu moči a genitální oblast samice a následně s ní kopuluje (Corte's Ortiz, 1998 in Webb *et al.*, 2004).

Další značení, tření, očichávání nebo/a olizování bylo pozorováno i u dalších druhů novosvětských primátů (Candland *et al.*, 1980) Toto chování bylo ale poskovnu pozorováno u starosvětských primátů a hominoidů. Kromě toho, anatomická vyšetření novosvětských primátů, včetně vřešťanů, ukazuje na přítomnosti vomero-nasálního orgánu, který je za feromonovou komunikaci a její vnímání zodpovědný (Taniguchi *et al.*, 1992).

Na přítomnost citlivosti k feromonům u vřešťanů ukazují genetická, behaviorální i anatomická data. Veškeré skutečnosti tedy poukazují na to, že vlastnost plné trichromacie nečiní feromonovou komunikaci vřešťanů zbytečnou a nepotřebnou. Proč se tedy citlivost k feromonům u primátů starosvětských ztratila, ale u vřešťanů zůstala zachována?

Toto zjištění může být vysvětlováno několika hypotézami:

Neexistuje žádný přímý vztah mezi přítomností trichromatického vidění a nedostatečné citlivosti k feromonům (Webb *et al.*, 2004).

Fylogenetická shoda těchto dvou vlastností (přítomnost trichromatického vidění, a citlivost k feromonům) u neprimátích placentálních savců, ptáků a starosvětských primátů a hominoidů je jen náhoda (Webb *et al.*, 2004).

Nabízí se ale i jiná možnost - pokud by trichromatické vidění skutečně se ztrátou feromonové komunikace souviselo, byly by nutné nějaké další faktory, které by nahradily funkci feromonového systému pomocí možnosti vidět barvy (Webb *et al.*, 2004).

Trichromatické vidění pravděpodobně skutečně feromonový systém nahradilo novým smyslovým mechanismem, který je spřažený se signalizačním mechanismem. Sexuálním zduřením a načervenalým zbarvením kůže na různých částech těla evokují starosvětští druhy primátů a lidoopů vizuální signál.

To stejné by se dalo říci například o ptácích, jejichž zbarvení peří slouží ke stejné funkci. Ptáci disponují tetrachromatickým viděním a vytvářejí barevné peří v pohlavní dospělosti,

avšak chybí jim vomero-nasální orgán a nemají tak citlivost k feromonům. (Zhang, Webb, 2003). Naopak u novosvětských primátů, včetně vřešťanů nebyla nalezena tak výrazná signalizace sexuálních signálů pomocí kůže (Dixson, 1983 in Webb *et al.*, 2004). Občas se sice může objevit mírné zduření u novosvětských primátů v době říje (Sillen-Tullberg, Moller, 1993), avšak barva zduření ani jeho velikost není srovnatelná se zduřením u starosvětských primátů a lidoopů (Dixson, 1983 in Webb *et al.*, 2004). Samice mnoha starosvětských opic a hominoidů kolem doby ovulace často vytváří prominentní zarudnutí a zduření kůže okolo perinea – tedy hrází mezi pochvou a konečníkem (Dixson, 1983 in Webb *et al.*, 2004). Výhodou barevných signálů na tělech opic by mohly být výhodnějším a preferovanějším signálem, než využívání feromonové komunikace, protože jsou barevné signály viditelné na delší vzdálenost, naopak feromonová komunikace vyžaduje fyzický kontakt dvou jedinců (Webb *et al.*, 2004).

Toto potvrzuje i fakt, že zatímco starosvětské druhy primátů a lidoopů jsou obecně pozemní živočichové a prostředí, ve kterém se pohybují, jsou spíše otevřené lesy a savany, primáti Nového světa obývají husté tropické lesy, a jsou to spíše stromoví živočichové. Tato rozdílná místa výskytu by tedy mohla umožňovat selektivní výhodu pro barevnou signalizaci u starosvětských primátů a lidoopů, a naopak pro feromonovou komunikaci a signalizaci u primátů Nového světa, včetně vřešťanů. U primátů Nového světa, včetně vřešťanů, se totiž feromonová komunikace v hustém tropickém lese ukazuje jako praktičtější, než barevná signalizace vhodná pro delší vzdálenost (Webb *et al.*, 2004).

10. Závěr

Ve své bakalářské práci jsem se pokusila shrnout dosud známé informace týkající se barevného vidění u primátů. Ze zdrojů, ze kterých jsem čerpala lze diskutovat, jakým způsobem viděl předek primátů na základě porovnání neurálních mechanismů trichromatů a dichromatů (potažmo starosvětských a novosvětských primátů) a nejpravděpodobnější hypotézu výhod barevného vidění u primátů.

Dosud není ustálený názor na vlastnosti vidění předka primátů. Ve zdrojích, ze kterých jsem čerpala, se preferuje názor, že tento předek byl pravděpodobně polymorfní trichromat. Odkazují se na to neurobiologická data, která ukazují na vysokou fyziologickou podobnost starosvětských a novosvětských opic. Jejich nezávislá paralelní evoluce se jeví jako nepravděpodobná (Silveira, 1998).

Pokud shrneme hypotézy vysvětlující výhody trichromatického vidění u primátů, jako nejpravděpodobnější se jeví hypotéza folivorie. Ovoce dokáží totiž rozpoznat i dichromatů (Domini and Lucas, 2001). Socio-sexuální signalizace pomocí načervenalých ornamentů na srsti nebyla potvrzena, protože červenými ornamenty disponují více dichromaté (Kamilar *et al.*, 2013). Holé části kůže se sice vyskytují více u trichromatů (Changizi *et al.*, 2006), avšak se pravděpodobně vyvinuly jako sekundární adaptace k již vzniklému trichromatickému vidění.

Problematikou barevného vidění u primátů a navazujícím tématem spontánních barevných preferencí bych se ráda zabývala během magisterského studia na katedře zoologie Univerzity Karlovy.

11. Zdroje

1. Arnason, U., Gullberg, A. & Janke, A. 1998. Molecular timing of primate divergences as estimated by two nonprimate calibration points. *Journal of Molecular Evolution*, 47, 718-727.
2. Bowmaker, J. K. 1998. Evolution of colour vision in vertebrates. *Eye*, 12, 541-547.
3. Bowmaker, J. K. 2008. Evolution of vertebrate visual pigments. *Vision Research*, 48, 2022-2041.
4. Bowmaker, J. K., Astell, S., Hunt, D. M. & Mollon, J. D. 1991. PHOTSENSITIVE AND PHOTOSTABLE PIGMENTS IN THE RETINAE OF OLD-WORLD MONKEYS. *Journal of Experimental Biology*, 156, 1-19.
5. Bowmaker, J. K. & Natl Res, C. 1990. CONE VISUAL PIGMENTS IN MONKEYS AND HUMANS. *Advances in Photoreception*, 19-30.
6. Bridges, C. D. B. 1970. DISTRIBUTION AND EVOLUTION OF VISUAL PIGMENTS IN SALMONID FISHES. *Vision Research*, 10, 609-&.
7. Buck, L. & Axel, R. 1991. A NOVEL MULTIGENE FAMILY MAY ENCODE ODORANT RECEPTORS. *Journal of General Physiology*, 98, A3-A3.
8. Caine, N. G. & Mundy, N. I. 2000. Demonstration of a foraging advantage for trichromatic marmosets (*Callithrix geoffroyi*) dependent on food colour. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 267, 439-444.
9. Caine, N. G., Osorio, D. & Mundy, N. I. 2010. A foraging advantage for dichromatic marmosets (*Callithrix geoffroyi*) at low light intensity. *Biology Letters*, 6, 36-38.
10. Candland, D. K., Blumer, E. S. & Mumford, M. D. 1980. URINE AS A COMMUNICATOR IN A NEW WORLD PRIMATE, SAIMIRI-SCIUREUS. *Animal Learning & Behavior*, 8, 468-480.
11. Collin, S.P. & Trezise, A.E.O. 2004. The origins of colour vision in vertebrates. *Clinical and Experimental Optometry* 87, 217-233.
12. Changizi, M. A., Zhang, Q. & Shimojo, S. 2006. Bare skin, blood and the evolution of primate colour vision. *Biology Letters*, 2, 217-221.
13. Deeb, S. S. 2006. Genetics of variation in human color vision and the retinal cone mosaic. *Current Opinion in Genetics & Development*, 16, 301-307.
14. Deeb, S. S., Jorgensen, A. L., Battisti, L., Iwasaki, L. & Motulsky, A. G. 1994. SEQUENCE DIVERGENCE OF THE RED AND GREEN VISUAL PIGMENTS IN GREAT APES AND HUMANS. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91, 7262-7266.
15. Dominy, N. J. & Lucas, P. W. 2001. Ecological importance of trichromatic vision to primates. *Nature*, 410, 363-366.

16. Dulai, K. S., von Dornum, M., Mollon, J. D. & Hunt, D. M. 1999. The evolution of trichromatic color vision by opsin gene duplication in New World and Old World primates. *Genome Research*, 9, 629-638.
17. Gaisler, Jiří a Jan Zima. Zoologie obratlovců. Vyd. 2., přeprac. Praha: Academia, 2007, 692 s. ISBN 978-802-0014-849.
18. Gautierhion, A., Duplantier, J. M., Quris, R., Feer, F., Sourd, C., Decoux, J. P., Dubost, G., Emmons, L., Erard, C., Hecketsweiler, P., Mougazi, A., Roussillon, C. & Thiollay, J. M. 1985. FRUIT CHARACTERS AS A BASIS OF FRUIT CHOICE AND SEED DISPERSAL IN A TROPICAL FOREST VERTEBRATE COMMUNITY. *Oecologia*, 65, 324-337.
19. Gilad, Y., Man, O., Paabo, S. & Lancet, D. 2003. Human specific loss of olfactory receptor genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 3324-3327.
20. Gilad, Y., Wiebel, V., Przeworski, M., Lancet, D. & Paabo, S. 2004. Loss of olfactory receptor genes coincides with the acquisition of full trichromatic vision in primates. *Plos Biology*, 2, 120-125.
21. Glander, K. E. 1980. REPRODUCTION AND POPULATION-GROWTH IN FREE-RANGING MANTLED HOWLING MONKEYS. *American Journal of Physical Anthropology*, 53, 25-36.
22. Glusman, G., Yanai, I., Rubin, I. & Lancet, D. 2001. The complete human olfactory subgenome. *Genome Research*, 11, 685-702.
23. Hasin-Brumshtein, Y., Lancet, D. & Olender, T. 2009. Human olfaction: from genomic variation to phenotypic diversity. *Trends in Genetics*, 25, 178-184.
24. Heesy, C. P. & Ross, C. F. 2001. Evolution of activity patterns and chromatic vision in primates: morphometrics, genetics and cladistics. *Journal of Human Evolution*, 40, 111-149.
25. Hiramatsu, C., Melin, A. D., Aureli, F., Schaffner, C. M., Vorobyev, M. & Kawamura, S. 2009. Interplay of olfaction and vision in fruit foraging of spider monkeys. *Animal Behaviour*, 77, 1421-1426.
26. Hiramatsu, C., Melin, A. D., Aureli, F., Schaffner, C. M., Vorobyev, M., Matsumoto, Y. & Kawamura, S. 2008. Importance of Achromatic Contrast in Short-Range Fruit Foraging of Primates. *Plos One*, 3.
27. Hunt, D. M., Dulai, K. S., Cowing, J. A., Julliot, C., Mollon, J. D., Bowmaker, J. K., Li, W. H. & Hewett-Emmett, D. 1998. Molecular evolution of trichromacy in primates. *Vision Research*, 38, 3299-3306.
28. Hunt, D.M., Jacobs, G.H. & Bowmaker, J.K. 2005. The genetics and evolution of primate visual pigments. In *The Primate Visual System: A Comparative Approach*, ed. Kremers, J., pp. 73–126. Chichester, UK: John Wiley & Sons Ltd
29. Jacobs, G. H. 1984. WITHIN-SPECIES VARIATIONS IN VISUAL CAPACITY AMONG SQUIRREL-MONKEYS (SAIMIRI-SCIUREUS) - COLOR-VISION. *Vision Research*, 24, 1267-1277.

30. Jacobs, G. H. 1993b. THE DISTRIBUTION AND NATURE OF COLOR-VISION AMONG THE MAMMALS. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 68, 413-471.
31. Jacobs, G. H. 1998. A perspective on color vision in platyrrhine monkeys. *Vision Research*, 38, 3307-3313.
32. Jacobs, G. H. 2007. New world monkeys and color. *International Journal of Primatology*, 28, 729-759.
33. Jacobs, G. H. 2008. Primate color vision: A comparative perspective. *Visual Neuroscience*, 25, 619-633.
34. Jacobs, G. H. 2009. Evolution of colour vision in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 364, 2957-2967.
35. Jacobs, G. H. & Deegan, J. F. 1993a. PHOTOPIGMENTS UNDERLYING COLOR-VISION IN RINGTAIL LEMURS (LEMUR-CATTA) AND BROWN LEMURS (EULEMUR-FULVUS). *American Journal of Primatology*, 30, 243-256.
36. Jacobs, G. H. & Deegan, J. F. 1997. Spectral sensitivity of macaque monkeys measured with ERG flicker photometry. *Visual Neuroscience*, 14, 921-928.
37. Jacobs, G. H. & Deegan, J. F. 1999. Uniformity of colour vision in Old World monkeys. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 266, 2023-2028.
38. Jacobs, G. H. & Deegan, J. F. 2003a. Diurnality and cone photopigment polymorphism in strepsirrhines: Examination of linkage in Lemur catta. *American Journal of Physical Anthropology*, 122, 66-72.
39. Jacobs, G. H. & Deegan, J. F. 2003b. Cone pigment variations in four genera of new world monkeys. *Vision Research*, 43, 227-236.
40. Jacobs, G. H. & Deegan, J. F. 2005. Polymorphic New World monkeys with more than three M/L cone types. *Journal of the Optical Society of America a-Optics Image Science and Vision*, 22, 2072-2080.
41. Jacobs, G. H. & Neitz, J. 1985. COLOR-VISION IN SQUIRREL-MONKEYS - SEX-RELATED DIFFERENCES SUGGEST THE MODE OF INHERITANCE. *Vision Research*, 25, 141-143.
42. Jacobs, G. H., Neitz, M. & Neitz, J. 1996a. Mutations in S-cone pigment genes and the absence of colour vision in two species of nocturnal primate. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 263, 705-710.
43. Jacobs, G. H., Neitz, M., Deegan, J. F. & Neitz, J. 1996b. Trichromatic colour vision in New World monkeys. *Nature*, 382, 156-158.
44. Jacobs, G. H. & Williams, G. A. 2001. The prevalence of defective color vision in Old World monkeys and apes. *Color Research and Application*, 26, S123-S127.
45. Jacobs, G. H., Williams, G. A., Cahill, H. & Nathans, J. 2007. Emergence of novel color vision in mice engineered to express a human cone photopigment. *Science*, 315, 1723-1725.

46. Janzen, D. H. 1980. WHEN IS IT COEVOLUTION. *Evolution*, 34, 611-612.
47. Julliot, C. 1996. Fruit choice by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a tropical rain forest. *American Journal of Primatology*, 40, 261-282.
48. Kainz, P. M., Neitz, J. & Neitz, M. 1998. Recent evolution of uniform trichromacy in a New World monkey. *Vision Research*, 38, 3315-3320.
49. Kamilar, J. M., Heesy, C. P. & Bradley, B. J. 2013. Did Trichromatic Color Vision and Red Hair Color Coevolve in Primates? *American Journal of Primatology*, 75, 740-751.
50. Kemp, T. S. 2005 The origin and evolution of mammals. *Oxford*, UK: Oxford University Press.
51. Kuchynka, Pavel. Oční lékařství. 1.vyd. Praha: Grada, 2007, [40], 768 s. ISBN 978-80-247-1163-8.
52. Kolb, H. & Dekorver, L. 1991. MIDGET GANGLION-CELLS OF THE PARAFOVEA OF THE HUMAN RETINA - A STUDY BY ELECTRON-MICROSCOPY AND SERIAL SECTION RECONSTRUCTIONS. *Journal of Comparative Neurology*, 303, 617-636.
53. Laska, M., Freist, P. & Krause, S. 2007. Which senses play a role in nonhuman primate food selection? A comparison between squirrel monkeys and spider monkeys. *American Journal of Primatology*, 69, 282-294.
54. Laska, M., Seibt, A. & Weber, A. 2000. 'Microsmatic' primates revisited: Olfactory sensitivity in the squirrel monkey. *Chemical Senses*, 25, 47-53.
55. Levenson, D. H., Fernandez-Duque, E., Evans, S. & Jacobs, G. H. 2007. Mutational changes in S-cone opsin genes common to both nocturnal and cathemeral Aotus monkeys. *American Journal of Primatology*, 69, 757-765.
56. Lucas, P. W., Darvell, B. W., Lee, P. K. D., Yuen, T. D. B. & Choong, M. F. 1998. Colour cues for leaf food selection by long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) with a new suggestion for the evolution of trichromatic colour vision. *Folia Primatologica*, 69, 139-152.
57. Martin, P. R., White, A. J. R., Goodchild, A. K., Wilder, H. D. & Sefton, A. E. 1997. Evidence that blue-on cells are part of the third geniculocortical pathway in primates. *European Journal of Neuroscience*, 9, 1536-1541.
58. Matsui, A., Go, Y. & Niimura, Y. 2010. Degeneration of Olfactory Receptor Gene Repertoires in Primates: No Direct Link to Full Trichromatic Vision. *Molecular Biology and Evolution*, 27, 1192-1200.
59. Melin, A. D., Fedigan, L. M., Hiramatsu, C., Hiwatashi, T., Parr, N. & Kawamura, S. 2009. Fig Foraging by Dichromatic and Trichromatic *Cebus capucinus* in a Tropical Dry Forest. *International Journal of Primatology*, 30, 753-775.
60. Melin, A. D., Fedigan, L. M., Hiramatsu, C., Sendall, C. L. & Kawamura, S. 2007. Effects of colour vision phenotype on insect capture by a free-ranging population of white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Animal Behaviour*, 73, 205-214.

61. Mollon, J. D. 1989. THO SHE KNEELD IN THAT PLACE WHERE THEY GREW ... THE USES AND ORIGINS OF PRIMATE COLOR-VISION. *Journal of Experimental Biology*, 146, 21-&.
62. Mollon, J. D., Bowmaker, J. K. & Jacobs, G. H. 1984. VARIATIONS OF COLOR-VISION IN A NEW WORLD PRIMATE CAN BE EXPLAINED BY POLYMORPHISM OF RETINAL PHOTOPIGMENTS. *Proceedings of the Royal Society Series B-Biological Sciences*, 222, 373-399.
63. Nathans, J., Thomas, D. & Hogness, D. S. 1986. MOLECULAR-GENETICS OF HUMAN COLOR-VISION - THE GENES ENCODING BLUE, GREEN, AND RED PIGMENTS. *Science*, 232, 193-202.
64. Niimura, Y. 2009. On the Origin and Evolution of Vertebrate Olfactory Receptor Genes: Comparative Genome Analysis Among 23 Chordate Species. *Genome Biology and Evolution*, 1, 34-44.
65. Osorio, D. & Vorobyev, M. 1996. Colour vision as an adaptation to frugivory in primates. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 263, 593-599.
66. Regan, B. C., Julliot, C., Simmen, B., Vienot, F., Charles-Dominique, P. & Mollon, J. D. 1998. Frugivory and colour vision in *Alouatta seniculus*, a trichromatic platyrrhine monkey. *Vision Research*, 38, 3321-3327.
67. Regan, B. C., Julliot, C., Simmen, B., Vienot, F., Charles-Dominique, P. & Mollon, J. D. 2001. Fruits, foliage and the evolution of primate colour vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 356, 229-283.
68. Ross, C.F. & Martin, R.D. 2007. The role of vision in the origin and evolution of primates. In *Evolution of Nervous Systems. Vol. 4: The Evolution of Primate Nervous Systems*, ed. Preuss, T.M. & Kaas, J., pp. 59-78. Oxford: Elsevier.
69. Rowe, M. H. 2002. Trichromatic color vision in primates. *News in Physiological Sciences*, 17, 93-98.
70. Rowe, M. P. & Jacobs, G. H. 2004. Cone pigment polymorphism in New World monkeys: Are all pigments created equal? *Visual Neuroscience*, 21, 217-222.
71. Sabatier, D. 1985. FRUITING PERIODICITY AND ITS DETERMINANTS IN A LOWLAND RAIN-FOREST OF FRENCH-GUYANA. *Revue D Ecologie-La Terre Et La Vie*, 40, 289-320.
72. Saito, A., Mikami, A., Kawamura, S., Ueno, Y., Hiramatsu, C., Widayati, K. A., Suryobroto, B., Teramoto, M., Mori, Y., Nagano, K., Fujita, K., Kuroshima, H. & Hasegawa, T. 2005. Advantage of dichromats over trichromats in discrimination of color-camouflaged stimuli in nonhuman primates. *American Journal of Primatology*, 67, 425-436.
73. Schrago, C. G. 2007. On the time scale of new world primate diversification. *American Journal of Physical Anthropology*, 132, 344-354.

74. Seiffert, E. R., Simons, E. L., Clyde, W. C., Rossie, J. B., Attia, Y., Bown, T. M., Chatrath, P. & Mathison, M. E. 2005. Basal anthropoids from Egypt and the antiquity of Africa's higher primate radiation. *Science*, 310, 300-304.
75. Sillentullberg, B. & Moller, A. P. 1993. THE RELATIONSHIP BETWEEN CONCEALED OVULATION AND MATING SYSTEMS IN ANTHROPOID PRIMATES - A PHYLOGENETIC ANALYSIS. *American Naturalist*, 141, 1-25.
76. Silveira, L. C. L., Lee, B. B., Yamada, E. S., Kremers, J. & Hunt, D. M. 1998. Post-receptoral mechanisms of colour vision in New World primates. *Vision Research*, 38, 3329-3337.
77. Silveira, L. C. L., Picancodiniz, C. W., Sampaio, L. F. S. & Oswaldocruz, E. 1989. RETINAL GANGLION-CELL DISTRIBUTION IN THE CEBUS MONKEY - A COMPARISON WITH THE CORTICAL MAGNIFICATION FACTORS. *Vision Research*, 29, 1471-1483.
78. Smith, A. C., Buchanan-Smith, H. M., Surridge, A. K., Osorio, D. & Mundy, N. I. 2003. The effect of colour vision status on the detection and selection of fruits by tamarins (*Saguinus* spp.). *Journal of Experimental Biology*, 206, 3159-+.
79. Stewart, C. B. & Disotell, T. R. 1998. Primate evolution - in and out of Africa. *Current Biology*, 8, R582-R588.
80. Sumner, P. & Mollon, J. D. 2000. Catarrhine photopigments are optimized for detecting targets against a foliage background. *Journal of Experimental Biology*, 203, 1963-1986.
81. Surridge, A. K. & Mundy, N. I. 2002. Trans-specific evolution of opsin alleles and the maintenance of trichromatic colour vision in Callitrichine primates. *Molecular Ecology*, 11, 2157-2169.
82. Surridge, A. K., Osorio, D. & Mundy, N. I. 2003. Evolution and selection of trichromatic vision in primates. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 198-205.
83. Kuchynka, Pavel. Oční lékařství. 1.vyd. Praha: Grada, 2007, [40], 768 s. ISBN 978-80-247-1163-8.
84. Tan, Y. & Li, W. H. 1999. Vision - Trichromatic vision in prosimians. *Nature*, 402, 36-36.
85. Tan, Y., Yoder, A. D., Yamashita, N. & Li, W. H. 2005. Evidence from opsin genes rejects nocturnality in ancestral primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 14712-14716.
86. Taniguchi, K., Matsusaki, Y., Ogawa, K. & Saito, T. R. 1992. FINE-STRUCTURE OF THE VOMERONASAL ORGAN IN THE COMMON MARMOSET (*CALLITHRIX-JACCHUS*). *Folia Primatologica*, 59, 169-176.
87. Trojan Stanislav. Lékařská fyziologie. Vyd. 4., přeprac. a dopl. Praha: Grada, 2003, 771 s. ISBN 80-247-0512-5.
88. Waite, C., Little, A. C., Wolfensohn, S., Honess, P., Brown, A. P., Buchanan-Smith, H. M. & Perrett, D. I. 2003. Evidence from rhesus macaques suggests that male coloration plays a role in female primate mate choice. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 270, S144-S146.

89. Webb, D. M., Cortes-Ortiz, L. & Zhang, J. Z. 2004. Genetic evidence for the coexistence of pheromone perception and full trichromatic vision in howler monkeys. *Molecular Biology and Evolution*, 21, 697-704.
90. Yokoyama, S. & Yokoyama, R. 1989. MOLECULAR EVOLUTION OF HUMAN VISUAL PIGMENT GENES. *Molecular Biology and Evolution*, 6, 186-197.
91. Zhang, J. Z. & Webb, D. M. 2003. Evolutionary deterioration of the vomeronasal pheromone transduction pathway in catarrhine primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 8337-8341.
92. Zhang, X. M. & Firestein, S. 2002. The olfactory receptor gene superfamily of the mouse. *Nature Neuroscience*, 5, 124-133.

Sekundární literatura:

1. DAVIES, A a John F OATES. 1994. *Colobine monkeys: their ecology, behaviour, and evolution*. New York, N.Y.: Cambridge University Press, xiii, 415 p. ISBN 05-213-3153-6.
2. Dixson, A. F. 1983. Observations on the evolution and behavioral significance of “sexual skin” in female primates. *Adv. Study Behav.* 13:63–106
3. Corte’s-Ortiz, L. 1998. Sistema de apareamiento y comportamiento sexual del mono aullador (*Alouatta palliata mexicana*) en semilibertad. MSc. *Thesis*. Instituto de Neuroetología. Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz, Mexico.
4. KIELAN-JAWOROWSKA, Zofia, Richard CIFELLI a Zhe-Xi LUO. 2004. *Mammals from the Age of Dinosaurs*. New York. ISBN 02-311-1918-6.
5. Kinnaman, A. J. 1902. Mental life of two *Macacus rhesus* monkeys in captivity. *Am. J. Psychol.* 13,98-148
6. Wickler, W. 1967 Socio-sexual signals and their intraspecific imitation among primates. In *Primate ethology* (ed. D. Morris), pp. 69–147. London, UK: Weidenfeld and Nicolson.