

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Speciální chemicko-biologické obory

Studijní obor: Molekulární biologie a biochemie organismů



Lenka Letošníková

Bipední lokomoce primátů – ekologické, ontogenetické a morfologické aspekty

Bipedal locomotion of primates – ecological, ontogenetic and morphological aspects

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Martin Hora, Ph.D.

Praha 2018

Charles University

Faculty of Science

Special chemical and biological programmes

Molecular biology and biochemistry of organisms



Lenka Letošníková

Bipedal locomotion of primates – ecological, ontogenetic and morphological aspects

Bipední lokomoce primátů – ekologické, ontogenetické a morfologické aspekty

Bachelor's thesis

Advisor: Mgr. Martin Hora, Ph.D.

Prague 2018

Čestné prohlášení

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

V Praze, 9. 5. 2018

Podpis

Poděkování

Velmi ráda bych poděkovala mému školiteli Mgr. Martinu Horovi, Ph.D., za trpělivé vedení mé bakalářské práce a za cenné rady poskytnuté během konzultací. Také za jeho ochotu a snahu odpovídat na veškeré mé otázky. Dále děkuji své rodině a blízkým za jejich podporu.

Abstrakt

Ve své bakalářské práci se zaměřím na bipední chůzi a bipední postoje různých druhů primátů v morfologickém, ontogenetickém a ekologickém kontextu. V dnešní době habituální bipedii využívá pouze člověk, kterému se ve své práci budu věnovat okrajově při porovnání s ostatními primáty. První část práce bude věnovaná morfologickým aspektům bipední lokomoce primátů, kde budou popsány anatomické rozdíly jednotlivých druhů primátů a porovnání bipední chůze s kvadrupední chůzí. V práci se dále budu zabývat ontogenetickými aspekty bipední lokomoce primátů, kde porovnáím míru využití bipedie mezi mláďaty a dospělými primáty, a také mezi vybranými druhy primátů. V poslední části práce popíši využití bipední chůze a bipedních postojů primáty v různých situacích a ekologických podmínkách.

Klíčová slova: bipedie, primáti, lokomoce primátů, ontogenetické aspekty, morfologie, ekologické aspekty, transport, člověk

Abstract

In my bachelor's thesis I focus on bipedal locomotion and bipedal posture of various primate species in a morphological, ontogenetic and ecological context. Nowadays, a habitual bipedalism is used only by human, about whom I mention only marginally with comparing him to the other primates in my thesis. First part of thesis deals with morphological aspects of bipedal primate locomotion, including description of anatomical differences of primate species and comparison of bipedal walk to quadrupedal walk. Next in thesis, I deal with ontogenetic aspects of bipedal primate locomotion, where I compare the rate of bipedal use among infant and adult primates and also among selected primate species. Finally, I describe the use of bipedal walk and bipedal postures of primates in different situations and ecological conditions.

Keywords: bipedalism, primates, primate locomotion, ontogenetic aspects, morphology, ecological aspects, transport, human

Obsah

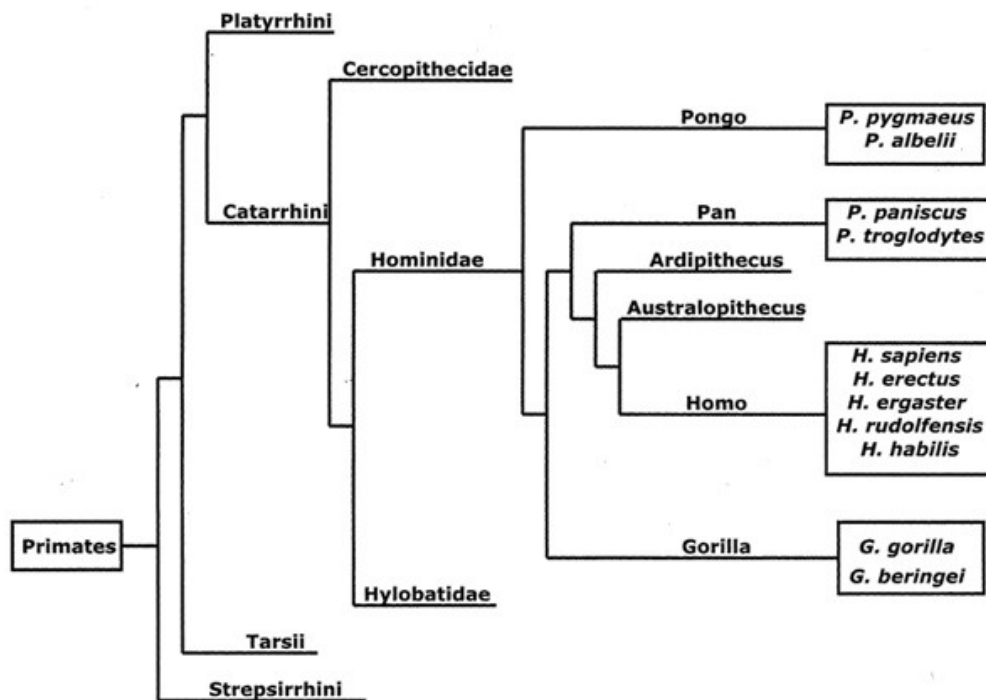
1. Úvod	1
2. Cíle práce.....	3
3. Morfologické aspekty bipedie primátů.....	3
3.1. Odlišnosti bipedie primátů a člověka	3
3.2. Odlišnosti mezi bipedií a kvadrupedií.....	5
3.3. Shrnutí morfologických aspektů	6
4. Ontogenetické aspekty bipedie primátů	7
4.1. Paviáni.....	7
4.2. Giboni.....	7
4.3. Gorily.....	8
4.4. Šimpanzi.....	9
4.5. Shrnutí ontogeneze	10
5. Ekologické aspekty bipedie primátů	11
5.1. Bipední pozice.....	12
5.2. Bipední chůze.....	15
5.3. Shrnutí ekologických aspektů	18
6. Závěr.....	19
7. Bibliografie	20

1. Úvod

Ač se člověk (*Homo sapiens*) řadí mezi primáty, habituální používání bipední lokomoce je vlastnost, kterou se člověk od ostatních primátů odlišuje (Hirasaki et al., 2010). Je obecně přijímáno, že osvojení si bipední lokomoce je jedním z nejdůležitějších faktorů v procesu hominizace (Kimura et al., 1977). Ale zároveň je původ bipedie u lidí stále záhadou. První konkrétní náznaky bipedie nacházíme již na fosilních nálezích *A. afarensis* (Harcourt-Smith, 2007). Mezi adaptace člověka k bipedii patří například: posunutí *foramen magnum* vpřed, dvojesovité zahnutí páteře, změna tvaru pánve, prodloužení dolních končetin či vymizení palce v opozici. Studie fosilií jsou důležité pro rekonstrukci života našich předků, ale jsou omezeny materiálem, který tu po sobě naši předci zanechali (Kimura et al., 1977). Počet nalezených a zachovalých kostí či zubů je velmi malý. Proto je velmi obtížné rekonstruovat, jaké lokomoce naši předci využívali, jen z dostupných fosilních nálezů. Z důvodu nedostatku materiálů, jsou pro nás cenné studie na primátech, kteří příležitostně využívají bipedii, a díky těmto studiím můžeme alespoň částečně zrekonstruovat lokomoce našich předků (Kimura et al., 1977). Do budoucna by se měly studie na primátech zaměřit na vlastnosti, které se u lidí vyvinuly (habituální bipedie, vymizení palce v opozici, podélná klenba,...) a u ostatních primátů ne (Hirasaki et al., 2010).

Primáti nám ukazují širokou škálu lokomocí a postojů z nichž nejčastějším způsobem lokomoce je kvadrupedie (Schmitt, 2003). Lokomoční chování primátů můžeme rozdělit na kvadrupedii stromovou, kvadrupedii pozemní, vertikální skoky, visací lokomoce (jako je brachiace, lezení či přemostění) a bipedii (Fleagle, 1998). Spolu s lidoopi (především rod *Pan*) a gibbonovitými se člověk řadí mezi jediné primáty, kteří pravidelně a často využívají bipední lokomoce (Wunderlich and Schaum, 2007). Bipední lokomoce jsou pro primáty v mnoha ohledech praktické a primáti jich v určitých situacích využívají. I přes to, že je člověk primát, se v lokomočních aktivitách od ostatních primátů liší, a to z morfologického, ontogenetického i ekologického aspektu. Viditelný rozdíl v bipední chůzi člověka a ostatních primátů je celkové držení těla, které bude popsáno v kapitole „Morfologické aspekty“. Člověk je primát, u něhož se během motorického vývoje schopnost bipedie ustaluje, zefektivňuje a po přibližně osmi letech vývoje a praxe je úplná (Druelle et al., 2016b). Mláďata ostatních primátů mají během svého ontogenetického vývoje širokou škálu lokomocí, které využívají v odlišnější míře než člověk. U kojenců *Homo sapiens* začíná až mezi

šestým a osmým měsícem jejich života první cílená lokomoce, kterou je lezení (Vařeka, 2006). Ač je to velmi individuální, zhruba mezi 9.–18. měsícem již začíná dítě postupně chodit bipedně samo, bez zevní opory. Do této doby se děti jen plazí, poté přecházejí ke kvadrupední chůzi, ze které se postupně začínají stavět jen na dolní končetiny, přičemž horní končetiny jsou využívány na podporu. Jedná se o asistovanou bipedii, kdy je dítě schopno chodit opřeno okolo nábytku, stěny či je vedeno za ruku (Vařeka, 2006). Od 15. měsíce začíná být využíván pro bipední chůzi i nerovný povrch. Člověk využívá bipední chůzi pro transport či bipední postoje k nějakému sdělení běžně, ale ostatní primáti využívají bipedii pouze v určitých situacích, které budou popsány v kapitole „Ekologické aspekty“. V této práci budou popsány způsoby využití bipedních lokomocí primáty v různých situacích i porovnání vybraných druhů mezi sebou (zástupci zobrazení na obr. 1).



Obrázek 1: Přehled taxonomie primátů. Převzato z edukativního webu University of Wisconsin (www.bioweb.uwlax.edu)

2. Cíle práce

Cílem této bakalářské práce je popis a porovnání morfologických, ontogenetických, a ekologických aspektů bipedie primátů. Popíšeme a shrneme morfologické aspekty u primátů využívajících bipedii a porovnáme rozdíly mezi kvadrupední a bipední chůzí. Dále budeme porovnávat vybrané druhy primátů z ontogenetického hlediska. V poslední části práce popíšeme aktivity, při kterých primáti využívají bipedních postojů a bipední chůze.

3. Morfologické aspekty bipedie primátů

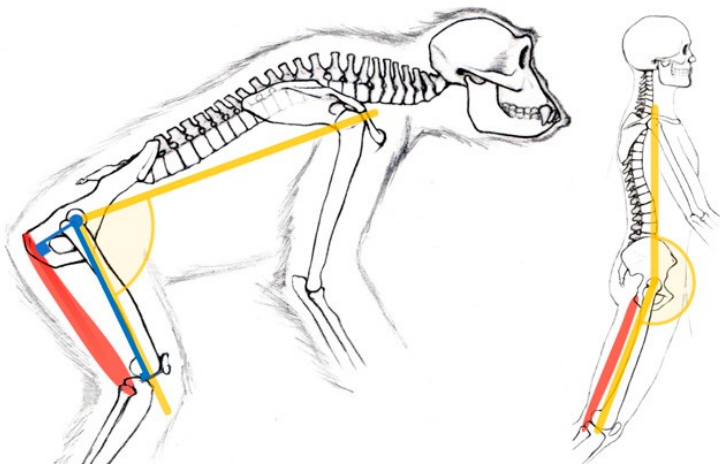
Lidská bipední chůze je od bipední chůze ostatních primátů odlišná. Zatímco člověk chodí bipedně vzpřímeně s propnutými zadními končetinami, ostatní primáti chodí bipedně na pokrčených zadních končetinách a s trupem ohnutějším více dopředu než člověk.

Bipedii můžeme rozdělit na bipední postoj, bipední chůzi a bipední běh. Bipední postoj je charakterizován jako stoj na zadních končetinách bez opory jiné části těla (Hunt et al., 1996). Primáti drží při bipedním postoji tělo přibližně v úhlu 45°, a zároveň mají pokrčené kyčle a kolena (Hunt et al., 1996). Bipední chůze využívá pro transport pouze zadní končetiny, zatímco ostatní části těla jsou využívány velmi málo nebo vůbec. Kyčle a kolena jsou během bipední chůze pokrčené (Hunt et al., 1996). Bipední běh je charakterizován stejně jako bipední chůze – pro transport se využívají zadní končetiny s pokrčenými kyčlemi a koleny, ale u běhu nacházíme navíc fázi „volného letu“ (Hunt et al., 1996). U většiny primátů je ale obtížné popsat, zda bipedně běží či ne, jelikož u nich toto období „volného letu“ chybí a spíše se u nich jedná o rychlou bipední chůzi (Hunt et al., 1996). U některých primátů bylo popisováno pozorování cválání, například u šimpanzů (D'Août et al., 2004) či paviánů (Rose, 1976).

3.1. Odlišnosti bipedie primátů a člověka

Mezi bipedií primátů a člověka vidíme již na první pohled odlišnosti. V porovnání s ostatními primáty má člověk během bipední chůze kroky delší a frekvenci střídání kroků pomalejší (Aerts et al., 2000). Při bipední chůzi chodí primáti na pokrčených zadních končetinách, jelikož nejsou schopni propnout kolena ani kyčle. Pánev lidoopů umožňuje větší extenční moment kyčlí (drží klouby v natažení bez svalové aktivity), který je pro primáty výhodný při lezení, ale zároveň jim pánev omezuje velikost extenze kyčlí, kvůli čemuž chodí lidoopi během bipedie na pokrčených zadních končetinách (Kozma et al., 2018). Hlavní rozdíl

je v anatomii kosti sedací (*os ischii*), na kterou se na sedací hrbol (*tuber ossis ischii*) uchycují zadní svaly stehenní. Orientace, tvar a velikost kosti sedací na pánvi lidoopů naznačuje, že primáti nemohou použít jejich hamstringy (zadní svaly zadních končetin zodpovědné za extenzi) pro silové propnutí kyčle nad 160° , na rozdíl od lidí, kteří jsou schopni extenze kyčle nad 180° , i dokonce hyperextenze kyčlí nad 200° (Kozma et al., 2018) (obr. 2). Robinson (1972) i Sockol a kolektiv (2007) došli při studii anatomie šimpanzí pánve k závěru, že šimpanzům jejich pánev nedovoluje chodit s propnutými zadními končetinami (obr. 3). Šimpanzi mají delší, distálně orientovanou kost sedací, proto nejsou schopni zcela propnout kolena a kyčle, protože takto orientovaná kost sedací snižuje schopnost hamstringů. Oproti tomu člověk má kost sedací kratší, orientovanou dorzálně, což mu dovoluje plné propnutí zadních končetin.



Obrázek 2: Ukázka úhlů v kyčlích šimpanze s velmi ohnutou kyčlí a člověka s hyperextenzí kyčle. Převzato a upraveno podle Kozma a kolektivu (2018)

Primáti nemají tak dobře vyvinuté abduktorové mechanismy zadních končetin jako člověk (Forssberg, 1985). Oproti ostatním primátům má člověk větší velký sval hýžděový (*m. gluteus maximus*), který je komplementární k hamstringům, a také napomáhá k plnému propnutí kyčlí (Kozma et al., 2018). K nedostatečnému propnutí zadních končetin přispívá i kratší délka zadních končetin primátů (Robinson, 1972; Sockol et al., 2007). Mezi primáty ale najdeme i zástupce (*Ateles*, *Hylobates*), kteří mají kratší a více dorzálně orientovanou kost sedací než jiní primáti (*Pan*, *Macaca*), což jim umožňuje větší extenzi kyčlí (Lewton and Scott, 2017). Například chápani, kteří mají oproti ostatním primátům i výraznější lordózu, jsou schopni díky tomu propnout mnohem více své zadní končetiny (Machnicki et al., 2016) (obr. 3).



Obrázek 3: Ukázka pokrčené chůze šimpanze (Carvalho, 2015) a propnuté končetiny chápana (Machnicki et al., 2016)

Kromě rozdílů v pánevní oblasti nacházíme další odlišnosti mezi bipedií člověka a primátů na nohou. U člověka se během procesu hominizace srovnal palec k ostatním prstům, zatímco u ostatních primátů nikoliv. Během bipední chůze je palec v opozici pro ostatní primáty výhodou, jelikož jim napomáhá k větší stabilitě (Hirasaki et al., 2010). Palec v opozici je primáty využíván i mezi větvemi. Například giboni využívají palec v opozici k uchopování větví, a tím získání lepší stability během arboreální bipedie (Vereecke et al., 2006).

3.2. Odlišnosti mezi bipedií a kvadrupedií

Odlišnosti mezi bipední a kvadrupední chůzí můžeme nacházet v oblasti trupu, kyčlí či během nášlapů. Bipední chůze má rozdílnou délku kroku oproti chůzi kvadrupední. Při bipední chůzi mají primáti kratší kroky s vyšší frekvencí střídání kroků, než při chůzi kvadrupední při stejné rychlosti (Aerts et al., 2000). Během bipední chůze mají primáti vzpřímenější horní část těla, a to v rozsahu od 35° do 70° oproti kvadrupední chůzi (Aerts et al., 2000). Úhel vzpřímenosti trupu je při bipední chůzi rozdílný v závislosti na druhu primáta. Konkrétně u šimpanzů bonobo je během bipední chůze trup držen vzpřímeněji o přibližně 37° než je držen během kvadrupední chůze (D'Août et al., 2004). Úhel trupu se ale může lišit i individuálně mezi jedinci stejného druhu. Kyčelní kloub je při kvadrupední chůzi více ohnutější než při chůzi bipední, a to o přibližně 21-34° (D'Août et al., 2002).

Při porovnání s kvadrupední chůzí, je palec primátů během bipední chůze ještě více abdukován, přibližně o necelých 10° (Hirasaki et al., 2010). Zatímco během nášlapů při

bipední chůzi nenacházíme velké rozdíly v tlaku na zem na jednotlivých částech chodidla, u kvadrupední chůze je výrazně větší tlak na zem pod patou (D'Août et al., 2004). Patrné jsou i rozdíly v době celkového kontaktu chodidla se zemí – čili od prvního kontaktu paty a země, až po opuštění země palcem. Kontakt chodidla se zemí je kratší během bipední chůze než během kvadrupední chůze (Vereecke et al., 2003). Také jsou během bipední chůze chodidla více v plantigrádní pozici pro lepší udržení rovnováhy (Vereecke et al., 2003).

Ve výsledku ale není pro primáty, kromě člověka, moc energeticky výhodné chodit po zadních končetinách. U makaků, kteří jsou roky trénováni v laboratořích pro bipední chůzi, bylo naměřeno, že bipední chůze je energeticky náročnější než chůze kvadrupední, a to až o 40% (Nakatsukasa et al., 2004; 2006). Předpokládá se, že u netrénovaných makaků by mohla být energetická spotřeba ještě vyšší než u trénovaných makaků (Nakatsukasa et al., 2006). Bipední chůze může být tréninkem zlepšena. Makaci, kteří byli trénováni v bipední chůzi v laboratoři, měli jistější bipední kroky než makaci žijící volně v přírodě a využívající bipedii jen příležitostně (Nakatsukasa et al., 2004).

Většina arboreálních primátů je adaptovaná na život ve stromech (delší přední končetiny s dlouhými prsty, větší rozsahy ramenního kloubu,...). Například giboni jsou výborně adaptováni k brachiaci. Díky dlouhým předním končetinám a prstům využívají giboni brachiaci až v 80 % jejich lokomočního chování (Mukherjee and Agrawal, 2013). Ale vzhledem k délce předních končetin využívají giboni na zemi bipední chůzi a ne kvadrupední (Cannon and Leighton, 1994). Dlouhé přední končetiny gibony podněcují ke vzpřímenějšímu postoji a bipední chůzi namísto kvadrupední chůze (Vereecke et al., 2005). Jejich přední končetiny mají i vyvažovací funkci, stejně jako tyč u provazochodce (Morgan, 1993).

3.3. Shrnutí morfologických aspektů

Bipední chůze člověka je odlišná od chůze ostatních primátů. Mají kratší kroky s vyšší frekvencí oproti člověku i oproti kvadrupední chůzi. Primáti nejsou schopni, vzhledem k anatomickým odlišnostem jako je rozdílná kost sedací či menší velký sval hýžděový, propnout během bipední chůze zadní končetiny. Viditelný znak vidíme ve vzpřímenějším trupu při bipední chůzi oproti kvadrupední chůzi, ale zároveň primáti nemají tolik vzpřímený postoj jako člověk. V porovnání s kvadrupední chůzí mají primáti během bipední chůze více extenzovanější kyčle a chodidly setrvávají na zemi kratší dobu. Pro větší stabilitu využívají

primáti během bipedie palec v opozici, který u člověka během procesu hominizace vymizel. Existují i druhy primátů, například giboni, kteří využívají bipedii, jelikož by se jim s jejich dlouhými předními končetinami šlo kvadrupedně obtížně. Na světě jsou specializované laboratoře, kde trénují primáty v bipední chůzi a výsledky ukazují, že tréninkem se bipední chůze zlepšuje. A i když pro primáty není bipední chůze energeticky moc výhodná, tak je primáty využívána na určité situace, kdy jí promění ve svou výhodu.

4. Ontogenetické aspekty bipedie primátů

Lokomoční chování primátů se během ontogenetického vývoje mění. Jak bylo naznačeno v úvodu, člověk má odlišnější vývoj lokomočního chování než ostatní primáti a odlišné je i využití bipedie v různých etapách života. Během života primátů dochází k postupným změnám ve způsobu lokomoce, jako je snížení frekvence pohybů a prodloužení doby i vzdálenosti, po kterou je daný pohyb prováděn. Tyto změny, které jsou pozorovány během ontogenetického vývoje si ukážeme na druzích nejbližších příbuzných člověku, jako je šimpanz a gorila, ale i člověku vzdálenějších příbuzných, jako jsou pavíani.

4.1. Pavíani

Druelle pozoroval ve svém výzkumu (Druelle et al., 2017) mláďata pavíánů a dospívající jedince. V průběhu vývoje pavíánů se postupně prodlužuje doba, během níž jsou pavíani viděni při bipedních lokomocích, ale již se nezvyšuje frekvence výskytu jednotlivých bipedních událostí. Byli pozorováni pavíani ve věku šesti měsíců, kteří udělali maximálně dva kroky za použití bipední chůze. Za rok a půl byli pozorováni ti samí jedinci, kteří už byli schopni přejít bipedně až pět kroků. Stejně jako u ostatních primátů (kromě člověka) byla pozorována vyšší míra využívání bipedie u mláďat než u dospělých (Druelle and Berillon, 2013). V porovnání s dospělými používají mláďata ke konci dětství bipedii ve 2,34 % svého lokomočního chování, zatímco dospělí jen v 0,28 % svého lokomočního chování (Druelle et al., 2016b).

4.2. Giboni

Giboni jsou velmi všestranní primáti s ohromnou variabilitou jejich lokomocí, zahrnující i bipední, tripední a kvadrupední chůzi (Vereecke et al., 2006). Ačkoliv jsou to vysoce arboreální primáti, není pro ně obtížné provádět terestrické aktivity, a nacházíme u nich i lokomoce jako bipední chůze či bipední cválání (Vereecke et al., 2006). Mláďata gibonů se ovšem do svých třech měsíců života téměř nehnou od své matky (Geissmann and Braendle,

1997). Až kolem 17. týdne jejich života se u nich začíná rozvíjet bimanuální brachiace, kdy je hlavním substrátem matka, či větve (Geissmann and Braendle, 1997). Od 18. týdne jejich života si mláďata začínají hrát s ostatními členy skupiny (Geissmann and Braendle, 1997). Bipední lokomoce u gibbonů pozorujeme kolem 27. týdne života (Geissmann and Braendle, 1997). Giboni provádějí bipední lokomoce zpočátku s asistencí, kdy se horními končetinami zachytávají o objekty pro lepší rovnováhu, ale později již prolínají asistovanou bipedii s neasistovanou bipedií (Vereecke et al., 2006). S menšími výkyvy pozorujeme postupně rostoucí výskyt lokomocí s rostoucím věkem (Geissmann and Braendle, 1997). Bipedie u dospělých gibbonů zaujímá 10–12 % jejich celkového lokomočního chování, čímž se řadí mezi nejvíce bipední primáty, vyjma člověka (Cannon and Leighton, 1994).

4.3. Gorily

Ve studii Dorana (Doran, 1997) bylo u gorilích jedinců zjištěno, že se jejich lokomoční chování během jejich života významně mění. Mláďata goril využívají méně kvadrupedních pohybů než dospělí jedinci, u kterých při kvadrupedii převládá kotníkochodectví. Gorilí mláďata se přibližně do deseti měsíců svého života drží v blízkosti své matky a v prvních měsících se od ní nevzdalují vůbec. Do tří měsíců svého života nejsou mláďata schopna provést samostatně jiný pohyb, než házení hlavou či končetinami, a i během sezení jim asistuje jejich matka. Matky berou mláďata v tomto věku všude s sebou a přidržují si je, čímž jsou nuceny se samy pohybovat po dvou či třech končetinách. Od čtvrtého měsíce věku si mláďata pomalu rozšiřují svůj lokomoční repertoár, do kterého patří mimo jiné i zavěšování, které napomáhá ke zvýšené míře bipedie. Při zavěšování mláďata využívají bipedních postojů, aby se mohla chytit objektu či matky, později ujdou bipedně pár kroků a teprve poté se zavěsí. První náznaky bipedie se objevují mezi čtvrtým až pátým měsícem, kdy mláďě chodí za asistence matky po zemi, či jejím břichu, ovšem po velmi krátkou dobu. Ovšem stále zůstává jejich nejčastější činností plazení se po matčině břichu, zatímco ona leží na zádech, či šplhání po jejím břichu, když sedí. V pátém měsíci věku zahrnuje 90 % lokomočních aktivit gorilích mláďat matku. V šestém měsíci nastává přelomové období pro lokomoční aktivity, které se vyskytují pětikrát až šestkrát častěji než dříve. Stále se ale ještě mláďata nevzdalují matce dále než na jeden metr a všechny aktivity dělají na velmi krátké vzdálenosti. Začíná se objevovat kvadrupední chůze, zatím spíše palmigrádní, kterou mláďata provádějí na krátké vzdálenosti a jen po rovných, hladkých a nekamenitých površích. Jejich chůze je ale zatím

nepravidelná a nejistá. To samé platí i u bipedie, která je stále za matčiny pomoci. Horní končetiny využívají mláďata stále na šplhání či lezení a postupně si rozšiřují svůj repertoár povrchů, po kterých lezou. Od desátého měsíce se začíná zvyšovat rychlost pohybů a zvětšuje se i vzdálenost mláděte od matky. Kvadrupední chůze postupně přechází z palmigrádní na kotníkochodectví. Bipední lokomoce v tomto období zaujímá až 8 % lokomočních aktivit. Do těchto bipedních aktivit patří běh vedle matky, než ji naskočí na záda, chůze či hra. Mezi 10.–15. měsícem se objevují i nové aktivity jako je kotoul, skákání či vertikální lezení. Využívají více variabilnější povrchy, začínají zkoušet různé aktivity na stromech. Zvýšené míře bipedních aktivit nemálo přispívá i to, že mláďata provádějí v tomto věku nejvíce visících aktivit z celé ontogeneze (5,9 % jejich celého lokomočního chování). Od 17. měsíce věku začíná dominovat kvadrupední chůze, lezení a šplhání. Mláďata se od matky vzdalují častěji a také na větší vzdálenosti než dosud, ale stále jsou transportována na jejich zádech při delších přesunech. Nadále narůstá variabilita využívaných substrátů (matka, větve, liány, stromy,...). Ve dvou letech již pozorujeme výrazný posun k lokomočnímu chování, které nacházíme u dospělých goril, a zároveň dochází poprvé k úpadku frekvence výskytu některých lokomočních aktivit. Pokles je nejvýraznější u bipedie a šplhání. Aktivita, jejíž frekvence naopak roste je sezení a ležení. Kvadrupedie zaujímá 75 % lokomočního repertoáru (z toho 97 % kotníkochodectví, 3 % palmigrádní chůze). Klesá frekvence lezení i šplhání, ale míra asistované bipedie, kdy se gorila horními končetinami zachytí o nějaký objekt, je stále větší než u dospělých jedinců. Ve čtyřech letech jsou již gorilí lokomoční aktivity prováděny ve stejné míře, jako u dospělých jedinců.

4.4. Šimpanzi

Když porovnával Doran ve své studii (Doran, 1997) mláďata šimpanzů a horských goril, vyzoroval rozdíly v načasování lokomočních aktivit. Mláďata šimpanzů jsou dříve vyspělejší než gorilí mláďata a jsou mnohem dříve nezávislí na matce. Šimpanzí mláďata jsou již v pátém měsíci svého života schopna vertikálního lezení, zatímco gorily se ještě plazí po matčině břichu. V období 6.–23. měsíce zaplňuje šimpanzí kvadrupedie, která je spíše palmigrádní, jen 11,8 % ze všech jejich lokomočních aktivit (u goril je to až 56 %). V tomto období je míra bipedie u obou druhů téměř stejná, ale bylo vyzorováno využívání variabilnějších povrchů šimpanzi oproti gorilám. Šimpanzi využívají bipedii především pro transport, manipulaci s nástroji nebo například pro utrnutí trávy, zatímco gorily pro

transport a při nástupu na matku. Mláďata šimpanzů, která jsou mladší dvou let, používají na zemi více bipední chůze než starší šimpanzi, kteří již využívají více chůze kvadrupední (Doran, 1992) (obr. 4). Ve třech letech pozorujeme u mláďat největší rozvoj kvadrupední chůze (Sarringhaus et al., 2014). V pěti letech, během dospívání, tráví šimpanzi velké procento času visícími aktivitami a narůstá procento času, které tráví sezením, kvadrupední chůzí a kvadrupedním během v porovnání s mladšími jedinci (Sarringhaus et al., 2014). Celkově tráví dospělí jedinci méně času jakýmkoli pohyby (jen 16 % z jejich veškerého času tráví lokomocemi) nežli děti (28 % z jejich veškerého času) (Sarringhaus et al., 2014).



Obrázek 4: Bipedně jdoucí mládě šimpanze učenlivého (Nuwer, 2015)

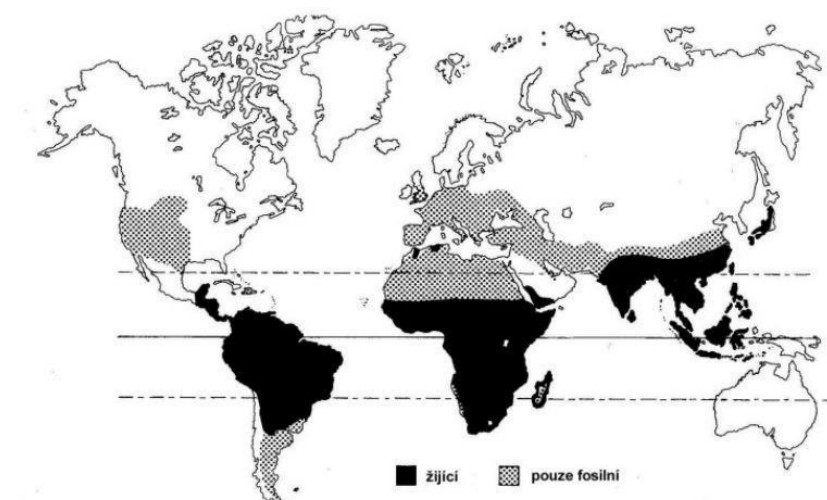
4.5. Shrnutí ontogeneze

Mláďata primátů, s výjimkou člověka, vykazují vyšší míru bipední chůze a bipedních postojů než dospělí jedinci (Druelle et al., 2017). Asistovaná bipedie je nejčasnější pohyb, při kterém začínají být pravidelně využívány zadní končetiny (Doran, 1992). Bipedii můžeme zařadit mezi aktivity, které se vyskytují již v nízkém věku. První výskyt je druhově i individuálně specifický, a u primátů poprvé pozorujeme bipedii přibližně mezi čtvrtým až šestým měsícem věku. S rostoucím věkem primátů dochází k postupnému snižování využívání bipedních lokomocí. Naopak ale dochází k postupnému zvyšování frekvence využití i vzdálenosti použití kvadrupedie – jak běhu, tak chůze (Doran, 1997). Během dospívání dochází k celkovému prodlužování doby využití lokomočních aktivit, ale zato je využívají méně často. Např. mládě šimpanze bude častěji využívat bipedie, ovšem jen na krátké vzdálenosti, zatímco dospělí využívají bipedie méně často, ale zato chodí bipedně delší vzdálenosti. „Ontogenetická různorodost v chování u mláďat pomáhá při správném rozvoji

koordinace jednotlivých částí těla, a je dobrá pro vývoj síly a řízení rovnováhy“ (Druelle et al., 2017). Na rozdíl od dospělých využívají mláďata primátů mnohem více horní končetiny, které používají zpočátku k uchopování se matky, později například při hře či šplhání. Vysoká míra používání horních končetin přispívá k vyššímu výskytu bipedie právě v dětském věku. U jednotlivých druhů primátů pozorujeme hlavní rozdíly jen v načasování jednotlivých bipedních aktivit (Doran, 1997).

5. Ekologické aspekty bipedie primátů

Vyjma člověka jsou primáti savci žijící převážně v tropickém pásmu (Fleagle, 1998) (obr. 4). Žijí sociálním životem ve skupinách, nejčastěji v blízkosti stromů, ale vyskytují se i na jiných stanovištích, například šimpanzi na savaně, kde si mohou shánět potravu. Mezi primáty nacházíme druhy, které jsou více arboreální (orangutan, gibbon, malpa,...) a převážnou část dne tráví na stromech, a také druhy, které jsou spíše terestriální (šimpanz, makak, gorila,...) a více času tráví na zemi. Ploskonosí primáti, neboli opice Nového světa, kteří tráví většinu svého času na stromech, jsou na arboreální způsob života přizpůsobení a bipední lokomoce se u nich vyskytují spíše vzácně (Hewes, 2009). Úzkonosí primáti, neboli opice Starého světa, žijící více terestricky, využívají bipední lokomoce více (Hewes, 2009). Bipedii můžeme u primátů rozdělit na bipední postoje a bipední chůzi. Vzhledem k chybějící fázi volného letu při běhu, je obtížné určit, zda primáti (vyjma člověka) běhají či nikoliv. Ale například u šimpanzů bonobo byl při větších rychlostech pozorován pohyb podobný cválání (D'Août et al., 2004).



Obrázek 5: rozšíření primátů (Fleagle, 1998)

5.1. Bipední pozice

Dospělí primáti tráví velké množství svého času sezením či ležením, například dospělí šimpanzi tráví sezením a ležením až 92 % jejich veškerého času (Sarringhaus et al., 2014). I přesto je lokomoční a poziční repertoár primátů velmi bohatý. Bipední pozice jsou primáty využívány ke komunikaci, péči o mláďata, krmení a manipulaci s různými nástroji (obr. 8). I samotná mláďata využívají bipední pozice k různým aktivitám.

V sociálním chování primátů nacházíme mnoho postojů včetně bipedních. Důležitou součástí života primátů je působení a postavení v jejich skupině, kde spolu primáti komunikují, ať už v rámci skupiny nebo pouze jednotlivci mezi sebou, ale také se navzájem ochraňují. Komunikace ve skupině i mezi jednotlivci probíhá vokálně nebo pomocí gest či pozic těla (Smith and Delgado, 2015). Gesta, která vytvářejí za pomoci volných horních končetin, přispívají ke zvýšené míře bipedie. Primáti stojí na svých zadních končetinách a volnými horními končetinami se spolu mohou dorozumívat nebo si spolu, především v případě mláďat, hrát. Bipedních pozic je využíváno i k pozdravu jednotlivců mezi sebou (Rose, 1976). Význam komunikace a gest primátů, ať ve skupině nebo mezi jednotlivci, je rozdílný v závislosti na druhu primáta. Například, i když jsou si šimpanz učenlivý a šimpanz bonobo vizuálně podobní i geneticky blízcí, vykazují určité rozdíly v sociálním chování. Během komunikace využívají oba druhy bipední pozice a lokomoce v jiném kontextu (Videan and McGrew, 2001). Šimpanz bonobo se staví do bipedních pozic především, pokud vycítí nějaké nebezpečí a zvýší svůj rozhled tím, že se postaví na zadní končetiny a díky většímu rozhledu zvyšuje sobě i ostatním členům skupiny šance na přežití v případě útoku predátora (Videan and McGrew, 2001). Zatímco šimpanz učenlivý se častěji staví do bipedních pozic spíše kvůli tomu, že chce ukázat svou dominanci (Videan and McGrew, 2001). Bipední pozice během ostražitosti jsou i více používány v dospělosti než u nedospělých jedinců, a to už bez rozdílu mezi oběma druhy šimpanzů (Videan and McGrew, 2001). Gorily jsou viděny v bipední pozici během bušení se do hrudi (Olson et al., 1990), kterým chtějí přilákat pozornost nebo varovat (Emlen, 1962). Paviáni byli pozorováni v bipední pozici při tom, co se vzájemně starali o srst či během agrese (Druelle et al., 2016a)

Samotná mláďata primátů nepoužívají bipední pozice tolik k ostražitosti, ale spíše zaujmou bipední postoje, když se dožadují matčiny pozornosti, aby je vzala na své tělo, či pokud mají hlad a dožadují se potravy (Smith and Delgado, 2015). Matky sebe samy nebo své potomky

staví do bipedních pozic, pokud je upravují nebo trestají (Rose, 1976). Nebo mohou být bipední pozice mláďaty šimpanzů využity, když si spolu jednotlivci hrají (Smith & Delgado, 2015). Během hry ve vysoké trávě mohou mláďata i vyskakovat, nad travu pro lepší rozhled (Rose, 1976). Mláďata makaků se staví do bipedních postojů, když se vyskytnou v místech, kde jsou v okolí vyšší objekty než jsou oni a nevidí přes ně (Wells and Turnquist, 2001). Tím, že se postaví na zadní končetiny získají lepší rozhled, a v případě nebezpečí si zvyšují svou šanci na přežití.

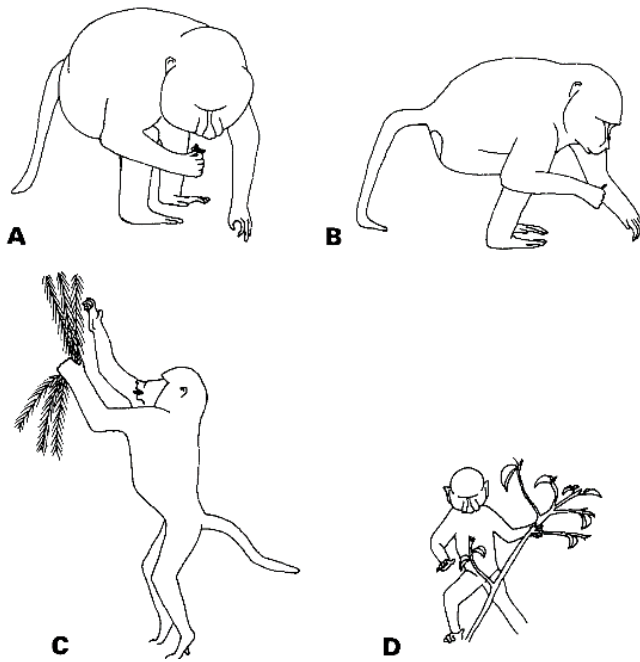
Primáti jsou zruční i s nástroji – některé druhy se stavějí do bipedních pozic, aby měly volné horní končetiny a mohly snadněji manipulovat s různými nástroji. Například malpy umí otevírat ořechové skořápky za pomoci kamenů (Fragaszy et al., 2004). Tito drobní primáti se postaví do bipedního postoje nad ořechovou skořápkou a v horních končetinách drží kámen, kterým tlučou do skořápky, čímž ji rozlousknou a dostanou se k plodům (Fragaszy et al., 2004) (obr. 7).



Obrázek 6: Malpa rozbíjející ořechovou skořápkou (Barras, 2016)

Vůbec nejčastější činností, při které je bipedie využita, je konzumace potravy (Rose, 1976). Bipední pozice během krmení můžeme rozlišovat na přikrčenou, protaženou (primáti stojící v bipední pozici, zatímco nad sebe natahují horní končetiny) a vzpřímenou pozici (obr.6). Přikrčená pozice je využita, pokud primáti konzumují nějaké trsy trávy či rostliny, které nacházejí na zemi (Rose, 1976). Primáti sedí v podřepu a horními končetinami se prohrabávají na zemi a hledají menší kusy potravy. Protaženou pozici, která je méně častější než pozice přikrčená, využívají primáti převážně na stromech, kde se natahují za zdrojem potravy (Rose, 1976). Této bipední pozice využívají například šimpanzi na velkých stromech

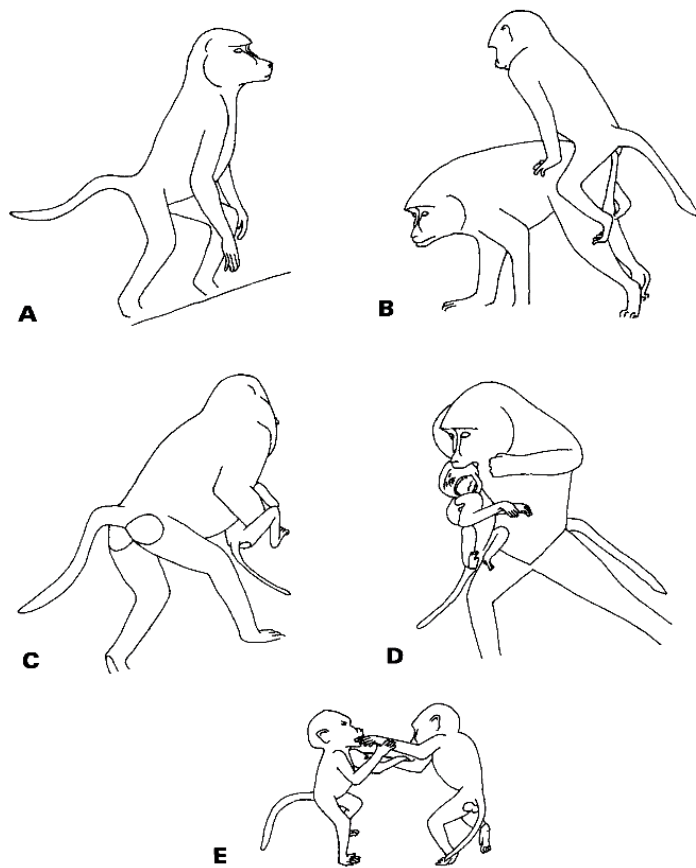
mezi větvemi, když konzumují ovoce (Smith and Delgado, 2015). Vzpřímená bipední pozice je využívána především na zemi a během krmení je využita například při otrhávání keře (Rose, 1976). Některé ocasaté opice používají při vzpřímené bipední pozici během krmení svůj ocas jako třetí končetinu (tzv. tripod), pro získání větší stability (Rose, 1976). Na zadní končetiny se primáti staví i při chytání potravy letící ve vzduchu (Colell et al., 1995).



Obrázek 7: Bipední pozice během krmení. A) přikrčená bipední pozice B) tripod C) protažená bipední pozice D) vzpřímená bipední pozice (Rose, 1976)

Takovéto rozlouskávání skořápky bylo pozorováno i u šimpanzů, ale ti častěji využívají při rozbíjení ořechů pozici v sedě. Šimpanz bonobo využívá více horní končetiny pro manipulaci s objekty nežli šimpanz učenlivý, a tudíž je u něj při tomto chování bipedie častější (Smith and Delgado, 2015).

Bipední pozice můžeme vidět i u sexuálního chování. Během kopulace využívá samec bipední pozice (Rose, 1976).



Obrázek 8: Ukázka bipedních pozic: A) ostražitá bipedie B) bipedie během kopulace C) přenos potomků D) trestání potomků E) bipedie během hry (Rose, 1976)

Velkou variabilitu bipedních pozic nám ukazují i arborerální druhy primátů, které využívají bipední pozice k pohybu mezi stromy či ke krmení. Například orangutan je arboreální druh využívající terestricky velmi zřídka bipední lokomoce. Do bipedních pozic se orangutani staví hlavně mezi větvemi stromů, kdy nad sebe natahují horní končetiny, aby se dostali ke zdroji potravy (Thorpe and Crompton, 2006). Během krmení či odpočívání mohou být orangutani viděni, jak si sedají do bipedního dřepu, přičemž mají volné horní končetiny. Další arboreální zástupci využívající bipední pozice při krmení, stání či pro lokomoce mezi větvemi jsou například lemuři (Gebo, 2005b) či vřeštani (Gebo, 2005a). Do bipedních pozic se staví mezi větvemi i giboni. Například než se horními končetinami chytí jiné větve, aby se transportovali, staví se do bipední pozice či využívá bipedních skoků (Vereecke et al., 2006).

5.2. Bipední chůze

Kromě člověka, pro něhož je normální využívání bipední chůze, používají ostatní primáti převážně chůzi kvadrupední, a chůzi bipední využívají při zvláštních situacích. Způsoby jejich

kvadrupední chůze se liší podle věku a druhu primáta. Například u šimpanzů déle přetrvává palmigrádní chůze nad kotníkochodectvím ve srovnání s gorilami (Doran, 1997). Fakultativní bipední chůzi pozorujeme především při transportu – potravy, potomků, různých nástrojů či přemísťování se z místa na místo. Bipední chůze je využita i v sociální složce jejich života – v péči o potomky, během namlouvání či během sexuálního chování. Někdy je využívána i tripední chůze, což je chůze po obou zadních končetinách a jedné přední končetině, zatímco ve druhé přední končetině může být něco přenášeno.

Nezanedbatelné procento využívání bipední chůze zaujímá transport potravy. Většina primátů je schopna si na kratší vzdálenosti bipedně přenášet potravu z jednoho místa na místo jiné (Hewes, 2009). Díky bipední lokomoci mohou zefektivnit transport a zvýšit, více jak dvakrát, množství přenesené potravy tím, že využijí volné horní končetiny, ve kterých si přenesou svou potravu (Carvalho et al., 2012). Množství přenesené potravy primáti zvyšují i využitím úst, ve kterých přenášejí potravu, ale i dalších částí těla, jako podpaží či hlava (Carvalho et al., 2012). Například u šimpanzů je pro transport potravy využívána bipední chůze v 35 % ze všech typů transportů (Carvalho et al., 2012). Dalšími využívanými terestrickými typy transportů jsou kvadrupední a tripední chůze. V souvislosti s potravou byla u šimpanzů pozorována i jistá selekce potravy. Šimpanzi používají více bipední lokomoce, pokud si přenášejí potravu, která je pro ně vzácnější či chutnější, aby si ji, co nejrychleji přenesli na bezpečnější místo, než když najdou nějakou běžně dostupnou potravu (Carvalho et al., 2012). Pro primáty je výhodnější přenést bipedně větší množství potravy než riskovat, že když přijdou později, tak už tam potravu nenaleznou. Zde byly pozorovány i rozdíly mezi pohlavími. Samci přenášejí bipedně potravu více a ve větším množství než samice (Carvalho et al., 2012).

Primáti netransportují jen jídlo, ale i své potomky. Mláďata primátů jsou většinou přenášena na matčině břichu nebo na jejich zádech. Během transportu přidržuje matka své mládě jednou či dvěma horními končetinami, čímž je donucena chodit buď tripedně a nebo bipedně (Doran, 1997). Mláďata goril chodí bipedně vedle své matky a poté ji naskočí na její zadek, když dochází k transportu na delší vzdálenosti (Doran, 1997).

Primáti přenášejí i některé nástroje. Například malpy si své nástroje, především kameny, ale i potravu, dovedou přenášet z místa na místo (Ottoni and Izar, 2008).

Zvláštní příklad použití bipední chůze byl pozorován u šimpanzů, kteří si zranili jednu či obě horní končetiny, v důsledku čehož začali chodit bipedně (Stanford, 2002). Tato zvláštnost byla viděna i u jednoho šimpanze postiženého epidemií obrny v roce 1960 v Gombe National Park v Tanzánii, kdy v důsledku postižení horní končetiny přešel na bipedii (Goodall, 1986; Stanford, 2002).

Někdy využívají primáti bipední chůzi při nějakém nebezpečí. Například paviánům zůstane díky vzpřímené pozici během chůze dostatečný výhled při útěku (Rose, 1976). Toto chování je častější u mláďat než u dospělců (Rose, 1976). I počasí má vliv na využívání bipední chůze. Například pokud je země studená či vlhká, tak šimpanzi raději využijí bipední chůzi, než kvadrupední (Kohler, 1976). Bipední chůze je primáty používána i během brodění se ve vodě, zatímco horními končetinami si primát může chytat například potravu (Brown et al., 2005).

U šimpanzů bylo pozorováno pyšné vykračování až vychloubání při snaze zaujmout vyhlídnutou samici (Smith and Delgado, 2015). Toto chování bylo pozorováno u šimpanzů učenlivých, u šimpanzů bonobo tento jev zatím nebyl pozorován (Smith and Delgado, 2015).

Arboreální primáti využívají bipední chůzi při přesunech mezi vzdálenějšími stromy či ve větvích. Giboni využívají bipední chůzi, pokud jsou stromy daleko od sebe a k transportu by nestačila brachiace (Mukherjee and Agrawal, 2013). Bipední chůzi využívají giboni ve 4–5 % svého celkového lokomočního chování (Mukherjee and Agrawal, 2013). Bipedii využívají i lemuři, kteří kromě bipední chůze využívají i bipedního poskakování (Gebo, 2005b). Stejně bipední poskakování jako u lemurovitých bylo pozorováno i u kombovitých (Gebo, 2005b). Bipední poskakování a cválání využívají k transportu mezi stromy a zemí, či mezi vzdálenějšími stromy i sifaky (Wunderlich et al., 2014)

Tabulka 1: Příklady užití bipední lokomoce primátů

Druhy	Postoj	Chůze	Zdroje
Šimpanzi	Péče o mláďata, krmení, ochrana, komunikace, dominance, ostražitost	Transport potravy, potomků, nástrojů, naparování se	Carvalho et al. (2012) Videan and McGrew (2001) Smith and Delgado (2015)
Gorily	Výhružný postoj, hra	Hra, nástup na matku,	Doran (1997) Olson et al. (1990)
Orangutani	Natahování horních končetin nad hlavu, krmení		Thorpe and Crompton (2006)
Paviáni	Komunikace, agrese, kopulace, hra, krmení, ostražitost, péče o srst	Transport potravy, potomků, nástrojů	Druelle et al. (2016b) Rose (1976)
Malpy	Rozbíjení ořechů	Transport nástrojů	Fragaszy et al. (2004)

5.3. Shrnutí ekologických aspektů

Různé druhy primátů využívají bipední lokomoce a bipední pozice v různé míře a v určitých situacích. Své lokomoční chování přizpůsobují primáti nejen způsobu svého života, ale i ekologickým podmínkám či sociálním faktorům. Vysoce arboreální primáti využívají bipedních pozic, když jsou mezi větvemi, či používají bipední chůzi mezi vzdálenějšími stromy, kde nestačí brachiace. Sociální faktory jako jsou komunikace ve skupině, ochrana skupiny či sexuální chování přispívají ke zvýšení míry bipedie. Nejvíce jsou primáty využívány bipední lokomoce v souvislosti s potravou. Bipední pozice jsou využívány k samotnému krmení či zisku potravy a bipední chůze je zase využívána k transportu potravy. Primáti transportují i jiné objekty, jako jsou nástroje či potomci. Samotný transport potomků nutí matku chodit bipedně či tripedně, pokud si potomka přidržuje na svém těle. I potomci primátů vykazují řadu bipedních lokomocí. Například během kontaktu s matkou, kdy se mláďata dožadují potravy nebo jsou matkou trestány či upravovány. Řadu bipedních lokomocí vykazují primáti během hry. V případě nebezpečí se primáti stavějí na zadní končetiny, pro větší rozhled. Mláďata se vzhledem ke své menší velikosti oproti dospělým

stavějí na zadní končetiny kvůli rozhledu častěji. V závislosti na druhu primáta můžeme pozorovat drobné rozdíly ve využití bipedních lokomocí.

6. Závěr

I přes bohaté lokomoční chování, které primáti využívají, má bipedie širokou škálu způsobů, jak je využita. Míra využití bipedie je závislá na druhu primáta, věku jedince i prostředí, ve kterém se primát vyskytuje. Lidská bipední chůze je vzpřímená, s propnutými dolními končetinami. Primáti chodí bipedně na pokrčených zadních končetinách, což je dáno rozdílnou anatomíí kosti sedací, ovlivňující i hamstringy, v důsledku čehož primáti nejsou schopni zcela propnout zadní končetiny. Pro větší stabilitu využívají primáti během bipední chůze palec v opozici, který u člověka během procesu hominizace vymizel. I přesto, že pro primáty není bipedie energeticky moc výhodné lokomoční chování (na rozdíl od člověka), primáti ji pravidelně využívají v určitých situacích. Větší míru bipedie vykazují mláďata primátů (kromě člověka). S rostoucím věkem primáta dochází postupně k prodlužování doby použití bipedních lokomocí, ale jsou primáty využívány méně častěji. Nejčastěji primáti využívají bipedii v souvislosti s potravou, například k transportu potravy či samotnému krmení. Bipední chůzi využívají primáti při transportu potravy, nástrojů, potomků či aby transportovali sebe. Bipedních pozic využívají primáti při komunikaci, ochraně, sexuálním chování nebo zisku potravy. Zvláštním případem jsou primáti, kteří mají zraněné přední končetiny a začnou chodit bipedně, či primáti chodící bipedně z důvodu studené a vlhké půdy.

Dodnes přesně nevíme, proč v dnešní době využívá rod *Homo* obligátní bipedii, zatímco ostatní primáti využívají bipedii jen příležitostně. Existuje několik hypotéz o příčině vzniku bipedie u člověka, jako je termoregulace nebo úspora energie. Do těchto hypotéz o původu bipedie patří i skutečnosti viděné u primátů: zisk potravy z vyšších keřů, přenos nástrojů (v důsledku uvolnění horních končetin), ostražitost či počátky komunikace. Jednou z hypotéz je i vznik bipedie u rodu *Homo* z brachiace mezi stromy. Zastánci této teorie předpokládají, že se rod *Homo* vyvinul z předka podobného dnešním gibbonům. Vše jsou ovšem jen hypotézy, a proto probíhají studie primátů využívajících bipedii ve volné přírodě či v zajetí, například v zoologických zahradách nebo ve specializovaných laboratořích. Studie primátů, kteří jsou trénováni pro bipední chůzi v laboratořích, jsou pro nás důležité z hlediska vzniku bipedii u

rodu *Homo*. Výsledky v laboratořích ukazují, že tréninkem se bipedie u primátů zlepšuje. Stejně tak se bipedie postupně zlepšovala a zefektivňovala i u předků rodu *Homo* a v průběhu evoluce se přidávaly adaptace na bipedii, které známe u *Homo sapiens*. A i když u ostatních primátů chybějí zřetelné adaptace na bipedii (jako je tomu u člověka), je bipedie významnou složkou jejich lokomočního aparátu (D'Août et al., 2004).

7. Bibliografie

- Aerts, P., Damme, R., Van Elsacker, L., Duchêne, V. (2000). Spatio-temporal gait characteristics of the hind-limb cycles during voluntary bipedal and quadrupedal walking in bonobos (*Pan paniscus*). *American Journal of Physical Anthropology*, 111(4), 503–517.
- Barras, C. (2016). Monkey stone tools in Brazil pre-date discovery of Americas. Získáno z <https://www.newscientist.com/article/2096664-monkey-stone-tools-in-brazil-pre-date-discovery-of-americas/>
- Brown, S., Dunlap, W., Maple, T. (2005). Notes on water-contact by a captive male lowland gorilla. *Zoo Biology*, 1(3), 243–249.
- Cannon, C. H., Leighton, M. (1994). Comparative locomotor ecology of gibbons and macaques: Selection of canopy elements for crossing gaps. *American Journal of Physical Anthropology*, 93(4), 505–524.
- Carvalho, S. (2015). Apes under pressure show their ingenuity – and hint at our own evolutionary past. Získáno z <http://theconversation.com/apes-under-pressure-show-their-ingenuity-and-hint-at-our-own-evolutionary-past-39897>
- Carvalho, S., Biro, D., Cunha, E., Hockings, K., McGrew, W. C., Richmond, B. G. Matsuzawa, T. (2012). Chimpanzee carrying behaviour and the origins of human bipedality. *Current biology: CB*, 22(6), R180-181.
- Colell, M., Segarra, M., Sabater, J. (1995). Hand preferences in chimpanzees (*Pan troglodytes*), bonobos (*Pan paniscus*), and orangutans (*Pongo pygmaeus*) in food-reaching and other daily activities. *International Journal of Primatology*, 16, 413–434.
- D'Août, K., Aerts, P., De Clercq, D., De Meester, K., Van Elsacker, L. (2002). Segment and joint angles of hind limb during bipedal and quadrupedal walking of the bonobo (*Pan paniscus*). *American Journal of Physical Anthropology*, 119(1), 37–51.

- D'Août, K., Vereecke, E., Schoonaert, K., De Clercq, D., Van Elsacker, L., Aerts, P. (2004). Locomotion in bonobos (*Pan paniscus*): differences and similarities between bipedal and quadrupedal terrestrial walking, and a comparison with other locomotor modes. *Journal of Anatomy*, 204(5), 353–361.
- Doran, D. M. (1997). Ontogeny of locomotion in mountain gorillas and chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 32(4), 323–344.
- Doran, Diane M. (1992). The ontogeny of chimpanzee and pygmy chimpanzee locomotor behavior: a case study of paedomorphism and its behavioral correlates. *Journal of Human Evolution*, 23(2), 139–157.
- Druelle, F., Aerts, P., Berillon, G. (2016a). Bipedality from locomotor autonomy to adulthood in captive olive baboon (*Papio anubis*): Cross-sectional follow-up and first insight into the impact of body mass distribution. *American Journal of Physical Anthropology*, 159(1), 73–84.
- Druelle, F., Aerts, P., Berillon, G. (2016b). Effect of body mass distribution on the ontogeny of positional behaviors in non-human primates: Longitudinal follow-up of infant captive olive baboons (*Papio anubis*). *American Journal of Primatology*, 78(11), 1201–1221.
- Druelle, F., Aerts, P., Berillon, G. (2017). The origin of bipedality as the result of a developmental by-product: The case study of the olive baboon (*Papio anubis*). *Journal of Human Evolution*, 113, 155–161.
- Druelle, F. Berillon, G. (2013). Bipedal behaviour in olive baboons: infants versus adults in a captive environment. *Folia Primatologica; International Journal of Primatology*, 84(6), 347–361.
- Emlen, J. T. (1962). The Display of the Gorilla. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 106(6), 516–519.
- Fleagle, J. G. (1998). *Primate Adaptation and Evolution*. Elsevier.
- Forsberg, H. (1985). Ontogeny of human locomotor control. I. Infant stepping, supported locomotion and transition to independent locomotion. *Experimental Brain Research*, 57(3), 480–493.
- Fragaszy, D., Izar, P., Visalberghi, E., Ottoni, E. B., De Oliveira, M. G. (2004). Wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) use anvils and stone pounding tools. *American Journal of Primatology*, 64(4), 359–366.

- Gebo, D. L. (2005a). Locomotor and postural behavior in *Alouatta palliata* and *Cebus capucinus*. *American Journal of Primatology*, 26(4), 277–290.
- Gebo, D. L. (2005b). Locomotor diversity in prosimian primates. *American Journal of Primatology*, 13(3), 271–281.
- Geissmann, T., & Braendle, C. (1997). Behavioural development of a pileated gibbon. *International Zoo News*, (44), 4–16.
- Goodall, J. (1986). *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*. Cambridge, Mass: Belknap Press.
- Harcourt-Smith, W. E. H. (2007). The Origins of Bipedal Locomotion. In *Handbook of Paleoanthropology* (s. 1–36). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Hewes, G. W. (2009). Food Transport and the Origin of Hominid Bipedalism¹. *American Anthropologist*, 63(4), 687–710.
- Hirasaki, E., Higurashi, Y., Kumakura, H. (2010). Brief communication: Dynamic plantar pressure distribution during locomotion in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *American Journal of Physical Anthropology*, 142(1), 149–156.
- Hunt, K. D., Cant, J. G. H., Gebo, D. L., Rose, M. D., Walker, S. E., Youlatos, D. (1996). Standardized descriptions of primate locomotor and postural modes. *Primates*, 37(4), 363–387.
- Kimura, T., Okada, M., Ishida, H. (1977). Dynamics of primate bipedalism as viewed from the force of the foot. *Primates*, 18, 137–147.
- Kohler, W. (1976). *The Mentality of Apes*. New York: Liveright.
- Kozma, E. E., Webb, N. M., Harcourt-Smith, W. E. H., Raichlen, D. A., D’Août, K., Brown, M. H., Pontzer, H. (2018). Hip extensor mechanics and the evolution of walking and climbing capabilities in humans, apes, and fossil hominins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Lewton, K. L., Scott, J. E. (2017). Ischial Form as an Indicator of Bipedal Kinematics in Early Hominins: A Test Using Extant Anthropoids. *The Anatomical Record*, 300(5), 845–858.
- Machnicki, A. L., Spurlock, L. B., Strier, K. B., Reno, P. L., & Lovejoy, C. O. (2016). First steps of bipedality in hominids: evidence from the atelid and proconsulid pelvis. *PeerJ*, 4.
- Morgan, E. (1993). Bipedalism. *Nutrition and Health*, 9(3), 193–203.
- Mukherjee, R. P., Agrawal, V. C. (2013). Singing and Swinging Ape : The Hoolck Gibbon of India. *Records of the Zoological Survey of India*, 113(4), 193–212.

- Nakatsukasa, M., Hirasaki, E., Ogihara, N. (2006). Energy expenditure of bipedal walking is higher than that of quadrupedal walking in Japanese macaques. *American Journal of Physical Anthropology*, 131(1), 33–37.
- Nakatsukasa, M., Ogihara, N., Hamada, Y., Goto, Y., Yamada, M., Hirakawa, T., Hirasaki, E. (2004). Energetic costs of bipedal and quadrupedal walking in Japanese macaques. *American Journal of Physical Anthropology*, 124(3), 248–256.
- Nuwer, R. (2015). Walking Chimps Move in Surprisingly Similar Ways to Humans. Získáno z <https://www.smithsonianmag.com/science-nature/walking-chimps-move-surprisingly-similar-ways-humans-180956836/>
- Olson, D., Ellis, J. Nadler, R. (1990). Hand preference in captive gorillas, orangutans and gibbons. *American Journal of Primatology*, 20, 83–94.
- Ottoni, E. B., Izar, P. (2008). Capuchin monkey tool use: Overview and implications. *Evolutionary Anthropology: Issues, news and reviews*, 17(4), 171–178.
- Robinson, J. T. (1972). *Early hominid posture and locomotion*. Chicago: University of Chicago Press.
- Rose, M. D. (1976). Bipedal behavior of olive baboons (*Papio anubis*) and its relevance to an understanding of the evolution of human bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology*, 44(2), 247–261.
- Sarringhaus, L. A., MacLatchy, L. M. Mitani, J. C. (2014). Locomotor and postural development of wild chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 66, 29–38.
- Schmitt, D. (2003). Insights into the evolution of human bipedalism from experimental studies of humans and other primates. *Journal of Experimental Biology*, 206(9), 1437–1448.
- Smith, L. W., Delgado, R. A. (2015). Body language: The interplay between positional behavior and gestural signaling in the genus *Pan* and its implications for language evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, 157(4), 592–602.
- Sockol, M. D., Raichlen, D. A., Pontzer, H. (2007). Chimpanzee locomotor energetics and the origin of human bipedalism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(30), 12265–12269. <https://doi.org/10.1073/pnas.0703267104>
- Stanford, C. B. (2002). Brief communication: Arboreal bipedalism in Bwindi chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology*, 119(1), 87–91.

- Thorpe, S. K. S. Crompton, R. H. (2006). Orangutan positional behavior and the nature of arboreal locomotion in Hominoidea. *American Journal of Physical Anthropology*, 131(3), 384–401.
- Vařeka, I. (2006). Revize výkladu průběhu motorického vývoje - monokinetické stadium až batolecí období. *Rehabilitace a fyzikální lékařství*, 13, 82–91.
- Vereecke, E., D’Août, K., Clercq, D. D., Elsacker, L. V., Aerts, P. (2003). Dynamic plantar pressure distribution during terrestrial locomotion of bonobos (*Pan paniscus*). *American Journal of Physical Anthropology*, 120(4), 373–383.
- Vereecke, E., D’Août, K., Elsacker, L. V., De Clercq, D., Aerts, P. (2005). Functional analysis of the gibbon foot during terrestrial bipedal walking: Plantar pressure distributions and three-dimensional ground reaction forces. *American Journal of Physical Anthropology*, 128(3), 659–669.
- Vereecke, E. E., D’Août, K., Aerts, P. (2006). Locomotor versatility in the white-handed gibbon (*Hylobates lar*): a spatiotemporal analysis of the bipedal, tripedal, and quadrupedal gaits. *Journal of Human Evolution*, 50(5), 552–567.
- Videan, E. N., McGrew, W. C. (2001). Are bonobos (*Pan paniscus*) really more bipedal than chimpanzees (*Pan troglodytes*)? *American Journal of Primatology*, 54(4), 233–239.
- Wells, J. P., Turnquist, J. E. (2001). Ontogeny of locomotion in rhesus macaques (*Macaca mulatta*): II. Postural and locomotor behavior and habitat use in a free-ranging colony. *American Journal of Physical Anthropology*, 115(1), 80–94.
- Wunderlich R. E., Schaum J. C. (2007). Kinematics of bipedalism in *Propithecus verreauxi*. *Journal of Zoology*, 272(2), 165–175.
- Wunderlich, R. E., Tongen, A., Gardiner, J., Miller, C. E., Schmitt, D. (2014). Dynamics of Locomotor Transitions from Arboreal to Terrestrial Substrates in Verreaux’s Sifaka (*Propithecus verreauxi*). *Integrative and Comparative Biology*, 54(6), 1148–1158.