

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra obecné zootechniky a etologie**



**Vokalizace u gibbonů rodu *Nomascus***

**Bakalářská práce**

**Autor práce: Monika Šašková**

**Vedoucí práce: Ing. Ivona Svobodová, Ph.D.**

© 2017 ČZU v Praze

### **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vokalizace u gibbonů rodu *Nomascus*" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 19. 4. 2017

---

### **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala paní Ing. Ivoně Svobodové, Ph.D. za odborné vedení mé bakalářské práce a za cenné rady, které mi pomohly při jejím zpracování.

# Vokalizace u gibbonů rodu *Nomascus*

## Souhrn

Všechny druhy gibbonů se vyznačují produkováním hlasitých, komplikovaných a stereotypních vzorů vokalizace, často označovaných jako „zpěv“. Pro gibony je charakteristické, že je jejich vokalizace druhově a pohlavně specifická. Dospělé samice všech druhů gibbonů produkují velmi působivé, stereotypní a snadno rozpoznatelné fráze nazývané „great call“. Naproti tomu vokální struktura dospělých samců většiny druhů gibbonů se skládá z různých typů krátkých frází. U většiny druhů gibbonů mohou spáření samci a samice charakteristicky spojovat svou vokalizaci v poměrně stabilní vzorec a vytvářet tak koordinované duety.

Vokalizace gibbonů rodu *Nomascus* se vyznačuje řadou jedinečných vlastností, kterými se liší od vokalizace ostatních druhů gibbonů. Spáření samci a samice produkují pouze duetové zpěvy, zatímco sólové zpěvy produkují pouze jedinci, kteří nežijí v páru. Kromě toho giboni rodu *Nomascus* vykazují nejvyšší stupeň pohlavně specifického určení vokalizace ze všech druhů gibbonů. Dospělí jedinci tohoto rodu zpravidla produkují pouze pohlavně specifické noty (slabiky). To znamená, že na rozdíl od ostatních druhů gibbonů dospělí samci neprodukují žádné noty, které produkují samice, a naopak.

Vokalizace je důležitou součástí sociálního života gibbonů. Duetové a sólové zpěvy představují jedinečný nástroj pro komunikaci gibbonů v rámci skupiny, ale také pro komunikaci s jedinci z okolních skupin. Navíc se vokalizace významně uplatňuje při obraně teritoria nebo při obhajobě a posilování partnerských a rodinných pout. Zjištěn byl také vliv vokalizace na sexuální přitažlivost mezi pohlavími.

**Klíčová slova:** giboni, *Nomascus*, vokalizace, ontogeneze, primáti

# Vocalization in *Nomascus* gibbons

## Summary

All species of gibbons are characterized by producing loud, complex and stereotyped patterns of vocalization, often referred to as „songs“. For gibbons is characteristic that their vocalization is species-specific and sex-specific. Adult females of all gibbon species produce very spectacular, stereotyped and easily recognisable phrases known as the „great call“. In contrast, the vocal structure of adult male in most species of gibbons comprises different types of short phrases. In most species of gibbons, mated males and females may characteristically combine their vocalization in a relatively stable pattern and create coordinated duets.

Vocalization of *Nomascus* gibbons is characterized by a number of unique features, which distinguish from vocalization of other gibbon species. Mated males and females produce only duet songs, whereas solo songs are produced only by individuals, who do not live in pairs. Furthermore, *Nomascus* gibbons exhibit the highest degree of sex-specific determination of vocalization from all gibbon species. Adult gibbons of this genus generally produce only sex-specific notes (syllables). This means that unlike other gibbon species, adult males produce no notes, which are produced by females, and vice versa.

Vocalization is an important part of the social life of gibbons. Duet and solo songs represent a unique tool for communication within a group of gibbons, but also for communication with individuals from neighbouring groups. Moreover, vocalization is significantly used in defending a territory or in defending and strengthening of pair and family bonds. It was also found out that vocalization affects sexual attraction between the sexes.

**Keywords:** gibbons, *Nomascus*, vocalization, ontogeny, primates

# Obsah

<b>1</b>	<b>Úvod .....</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Cíl práce.....</b>	<b>2</b>
<b>3</b>	<b>Literární rešerše.....</b>	<b>3</b>
<b>3.1</b>	<b>Čeleď gibbonovití (Hylobatidae).....</b>	<b>3</b>
<b>3.2</b>	<b>Charakteristika gibbonů rodu <i>Nomascus</i> .....</b>	<b>12</b>
3.2.1	Gibon zlatolící ( <i>Nomascus gabriellae</i> ).....	15
3.2.2	Gibon bělolící ( <i>Nomascus leucogenys</i> ).....	17
<b>3.3</b>	<b>Vokalizace u gibbonů .....</b>	<b>19</b>
3.3.1	Vokální struktura samic .....	23
3.3.2	Vokální struktura samců .....	23
3.3.3	Duetový zpěv .....	24
<b>3.4</b>	<b>Vokalizace u gibbonů rodu <i>Nomascus</i> .....</b>	<b>26</b>
3.4.1	Vokální struktura samic gibbonů rodu <i>Nomascus</i> .....	26
3.4.2	Vokální struktura samců gibbonů rodu <i>Nomascus</i> .....	27
3.4.3	„Great call sekvence“ .....	27
3.4.4	Vokalizace u gibona zlatolícího ( <i>Nomascus gabriellae</i> ) .....	28
3.4.5	Vokalizace u gibona bělolícího ( <i>Nomascus leucogenys</i> ).....	28
<b>3.5</b>	<b>Ontogeneze vokalizace u gibbonů rodu <i>Nomascus</i>.....</b>	<b>30</b>
3.5.1	Produkce samičí vokalizace u nedospělých (juvenilních a adolescentních) samců gibona zlatolícího ( <i>Nomascus gabriellae</i> ).....	32
3.5.2	Produkce samičí vokalizace u juvenilního samce gibona bělolícího ( <i>Nomascus leucogenys</i> ) .....	33
3.5.3	Produkce samčí vokalizace u adolescentních samců gibona zlatolícího ( <i>Nomascus gabriellae</i> ).....	34
3.5.4	Produkce samčí vokalizace u adolescentního samce gibona bělolícího ( <i>Nomascus leucogenys</i> ) .....	35
<b>4</b>	<b>Závěr .....</b>	<b>37</b>
<b>5</b>	<b>Seznam literatury.....</b>	<b>38</b>

# 1 Úvod

Giboni představují unikátní skupinu primátů obývajících tropické deštné pralesy jihovýchodní Asie. Vyznačují se svou jedinečnou a vysoce specializovanou anatomí, lokomocí, způsobem komunikace a sociálního života.

Na rozdíl od velkých lidoopů a většiny ostatních primátů jsou všechny druhy gibbonů známy tvorbou druhově a pohlavně specifických vzorů vokalizace, obvykle nazývaných jako „zpěv“. Dospělí samci většiny druhů gibbonů produkují různé typy krátkých frází, zatímco dospělé samice gibbonů jsou známy velmi působivým a stereotypním typem vokalizace, nazývaným „great call“. Kombinací svých vokálních vzorů mohou spáření samci a samice většiny druhů gibbonů vytvářet koordinované duety.

Pro gibony nepředstavuje vokalizace pouze způsob komunikace. Významně se uplatňuje také při obraně teritoria nebo posilování partnerských a rodinných pout.

Vokalizace je rovněž důležitým prvkem pro výzkum těchto výjimečných primátů. Vokální charakteristiky gibbonů byly použity pro posouzení systematických vztahů v rámci jednotlivých rodů a druhů a k rekonstrukci fylogeneze čeledi gibbonovití (Hylobatidae). Kromě toho se vokalizace gibbonů využívá ke správné identifikaci určitého druhu ve volné přírodě. Přesná identifikace je důležitá především pro vědecké a ochranářské účely. V současnosti giboni představují vysoce ohroženou skupinu primátů. Některé druhy se dokonce ocitají na pokraji vyhynutí. Proto je ochrana gibbonů velmi aktuálním tématem.

## **2 Cíl práce**

Cílem bakalářské práce bylo vytvořit literární přehled vokálních vzorů gibbonů s úzkým zaměřením na rod *Nomascus* a charakterizovat u něj ontogenetický proces vývoje vokální struktury.



## 3 Literární rešerše

### 3.1 Čeleď gibbonovití (Hylobatidae)

Giboni neboli malí lidoopi jsou poměrně malá, uniformní skupina primátů obývajících tropické deštné pralesy jihovýchodní Asie (Geissmann, 1995). Giboni se řadí mezi primáty Starého světa (Geissmann et al., 2000). Společně s lidoopy a lidmi jsou giboni sloučeni do nadčeledi hominoidi (Hominoidea) (Obrázek 1). Tuto nadčeď tvoří dvě čeledi. Čeleď gibbonovití (Hylobatidae), jenž je reprezentována gibony a čeleď hominidi (Hominidae) (Reichard et al., 2016), která se dále dělí na dvě podčeledi. Na podčeď orangutani (Ponginae) a podčeď hominidé (Homininae), která zahrnuje gorily, šimpanze a člověka (Fleagle, 2013). Giboni a ostatní hominoidi (Hominoidea) mají společnou řadu charakteristických odvozených (synapomorfních) znaků, jako např. široký hrudník, lopatky umístěné na hřbetní straně, dlouhé klíční kosti, velmi dlouhé přední končetiny, větší počet křížových obratlů ve srovnání s opicemi, zkrácenou bederní část páteře a redukovaný ocas (Geissmann et al., 2000).

Giboni se podle molekulárních dat oddělili od lidoopů a lidí v raném miocénu před 20 – 16 miliony lety (Goodman et al., 1998; Chatterjee et al., 2009; Perelman et al., 2011). Na jednotlivé rody se pak čeleď gibbonů (Hylobatidae) rozdělila před 8,9 miliony lety (Perelman et al., 2011). Tato diverzifikace probíhala mnohem rychleji než u lidoopů. Giboni se na úrovni jednotlivých rodů pravděpodobně diverzifikovali po dobu jen asi 2 miliónů let (Thinh et al., 2010a; Chan et al., 2013). Zatímco rozdělení velkých lidoopů na rody *Homo*, *Pan*, *Gorilla* a *Pongo* trvalo více než 5 miliónů let (Wilkinson et al., 2011). Během velmi krátkého časového období, přibližně 1 milionu let, došlo k rozdělení na devět druhů gibbonů z rodu *Hylobates* (Thinh et al., 2010a; Chan et al., 2013).

Ranné studie, zabývající se systematikou gibbonů, rozdělovaly čeleď gibbonovití (Hylobatidae) pouze na dva odlišné rody. Na jedné straně stál rod siamang (*Symphalangus*) a na druhé rod *Hylobates*, který zahrnoval všechny zbývající gibony. Toto dichotomické rozdělení (tzn. rozdělení na dva rody) vzniklo pravděpodobně v důsledku omezené dostupnosti materiálu. Mimoto jsou rozdíly mezi těmito dvěma skupinami gibbonů snadněji rozeznatelné (siamangové jsou těžší, mají srostlý druhý a třetí prst, je u nich přítomen hrdelní vak a mají hlubší hlas) (Geissmann et al., 2000).

**Obrázek 1:** Klasifikace primátů (převzato z Fleagle, 2013)

Genus	Subfamily	Family	Superfamily	Infraorder	Suborder	Semioorder	Order
<i>Lemur</i>	Lemuridae	Lemuridae	Lemuroidea	Lemuriformes	Strepsirrhini	Strepsirrhini	Primates
<i>Hapalemur</i>							
<i>Prolemur</i>							
<i>Eulemur</i>	Indridae	Indridae	Lemuroidea	Lemuriformes	Strepsirrhini	Strepsirrhini	Primates
<i>Varecia</i>							
<i>Avahi</i>							
<i>Propithecus</i>	Cheirogaleidae	Cheirogaleidae	Lemuroidea	Lemuriformes	Strepsirrhini	Strepsirrhini	Primates
<i>Indri</i>							
<i>Phaner</i>							
<i>Microcebus</i>	Lepilemuridae	Lepilemuridae	Daubentonoidea	Lemuriformes	Strepsirrhini	Strepsirrhini	Primates
<i>Mirza</i>							
<i>Allocebus</i>							
<i>Cheirogaleus</i>	Daubentoniidae	Daubentoniidae	Daubentonoidea	Lemuriformes	Strepsirrhini	Strepsirrhini	Primates
<i>Lepilemur</i>							
<i>Daubentonia</i>							
<i>Arctocebus</i>	Lorisidae	Lorisidae	Lorisidea	Lorisiformes	Lorisiformes	Lorisiformes	Primates
<i>Perodicticus</i>							
<i>Nycticebus</i>							
<i>Loris</i>	Galagidae	Galagidae	Galagoidea	Galagoiformes	Galagoiformes	Galagoiformes	Primates
<i>Galago</i>							
<i>Otolemur</i>							
<i>Galagoides</i>	Tarsiidae	Tarsiidae	Tarsiidea	Tarsiiformes	Tarsiiformes	Tarsiiformes	Primates
<i>Sciurocheirus</i>							
<i>Euoticus</i>							
<i>Carlito</i>	Tarsiidae	Tarsiidae	Tarsiidea	Tarsiiformes	Tarsiiformes	Tarsiiformes	Primates
<i>Tarsius</i>							
<i>Cephalopachus</i>							
<i>Pithecia</i>	Pitheciinae	Pitheciidae	Pithecoidea	Platyrrhini	Platyrrhini	Platyrrhini	Primates
<i>Chiropotes</i>							
<i>Cacajao</i>							
<i>Callicebus</i>	Callicebinae	Callicebidae	Pithecoidea	Platyrrhini	Platyrrhini	Platyrrhini	Primates
<i>Alouatta</i>							
<i>Ateles</i>							
<i>Lagothrix</i>	Atelinae	Atelidae	Pithecoidea	Platyrrhini	Platyrrhini	Platyrrhini	Primates
<i>Brachyteles</i>							
<i>Aotus</i>							
<i>Cebus</i>	Cebinae	Cebidae	Ceboidea	Platyrrhini	Platyrrhini	Platyrrhini	Primates
<i>Saimiri</i>							
<i>Mico</i>							
<i>Callithrix</i>	Callitrichinae	Callitrichidae	Ceboidea	Platyrrhini	Platyrrhini	Platyrrhini	Primates
<i>Cebuella</i>							
<i>Callibella</i>							
<i>Callimico</i>	Cercopithecoidea	Cercopithecoidea	Cercopithecoidea	Catarrhini	Catarrhini	Catarrhini	Primates
<i>Leontopithecus</i>							
<i>Saguinus</i>							
<i>Erythrocebus</i>	Cercopithecoidea	Cercopithecoidea	Cercopithecoidea	Catarrhini	Catarrhini	Catarrhini	Primates
<i>Chlorocebus</i>							
<i>Allochrocebus</i>							
<i>Cercopithecus</i>	Cercopithecoidea	Cercopithecoidea	Cercopithecoidea	Catarrhini	Catarrhini	Catarrhini	Primates
<i>Miopithecus</i>							
<i>Allenopithecus</i>							
<i>Lophocebus</i>	Cercopithecoidea	Cercopithecoidea	Cercopithecoidea	Catarrhini	Catarrhini	Catarrhini	Primates
<i>Rungwecebus</i>							
<i>Papio</i>							
<i>Theropithecus</i>	Cercopithecoidea	Cercopithecoidea	Cercopithecoidea	Catarrhini	Catarrhini	Catarrhini	Primates
<i>Mandrillus</i>							
<i>Cercocebus</i>							
<i>Macaca</i>	Cercopithecoidea	Cercopithecoidea	Cercopithecoidea	Catarrhini	Catarrhini	Catarrhini	Primates
<i>Colobus</i>							
<i>Procolobus</i>							
<i>Ptilocolobus</i>	Colobinae	Colobinae	Cercopithecoidea	Catarrhini	Catarrhini	Catarrhini	Primates
<i>Semnopithecus</i>							
<i>Presbytis</i>							
<i>Trachypithecus</i>	Colobinae	Colobinae	Cercopithecoidea	Catarrhini	Catarrhini	Catarrhini	Primates
<i>Simias</i>							
<i>Nasalis</i>							
<i>Rhinopithecus</i>	Hylomatidae	Hylomatidae	Hominoidea	Hominoidea	Hominoidea	Hominoidea	Primates
<i>Pygathrix</i>							
<i>Nomascus</i>							
<i>Hylobates</i>	Hominidae	Hominidae	Hominoidea	Hominoidea	Hominoidea	Hominoidea	Primates
<i>Symphalangus</i>							
<i>Hoolock</i>							
<i>Pongo</i>	Hominidae	Hominidae	Hominoidea	Hominoidea	Hominoidea	Hominoidea	Primates
<i>Gorilla</i>							
<i>Pan</i>							
<i>Homo</i>	Hominidae	Hominidae	Hominoidea	Hominoidea	Hominoidea	Hominoidea	Primates

**Tabulka 1:** Systematika gibbonů (Hylobatidae) (převzato a upraveno Reichard et al., 2016)

Rod	Počet diploidních chromozomů	Druh		
		České jméno	Latinské jméno	Anglické jméno
<i>Hoolock</i> Mootnick et Groves, 2005	38	gibon hulok	<i>Ho. hoolock</i>	Western hoolock gibbon
		gibon hnědohřbetý	<i>Ho. leuconedys</i>	Eastern hoolock gibbon
		-	<i>Ho. tianxing</i>	Gaoligong (Skywalker) hoolock gibbon
<i>Hylobates</i> Illiger, 1811	44	gibon kápový	<i>H. pileatus</i>	Pileated gibbon
		gibon lar (gibon běloruký)	<i>H. lar</i>	Lar gibbon
		gibon tmavoruký	<i>H. agilis</i>	Agile gibbon
		gibon bělobradý	<i>H. albibarbis</i>	Bornean white-bearded gibbon
		gibon Müllerův	<i>H. muelleri</i>	Müller's gibbon
		-	<i>H. abbotti</i>	Abbott's grey gibbon
		-	<i>H. funereus</i>	East Bornean grey gibbon
		gibon stříbrný	<i>H. moloch</i>	Silvery gibbon
		gibon malý	<i>H. klossii</i>	Kloss's gibbon
<i>Nomascus</i> Miller, 1933	52	gibon hainanský	<i>N. hainanus</i>	Hainan crested gibbon
		gibon černochocholatý	<i>N. nasutus</i>	Eastern black (Cao-vit) crested gibbon
		gibon černý	<i>N. concolor</i>	Western black crested gibbon
		gibon bělolící	<i>N. leucogenys</i>	Northern white-cheeked crested gibbon
		gibon siki	<i>N. siki</i>	Southern white-cheeked crested gibbon
		-	<i>N. annamensis</i>	Northern yellow-cheeked crested gibbon
		gibon zlatolící	<i>N. gabriellae</i>	Southern yellow-cheeked crested gibbon
<i>Symphalangus</i> Gloger, 1841	50	siamang	<i>S. syndactylus</i>	Siamang

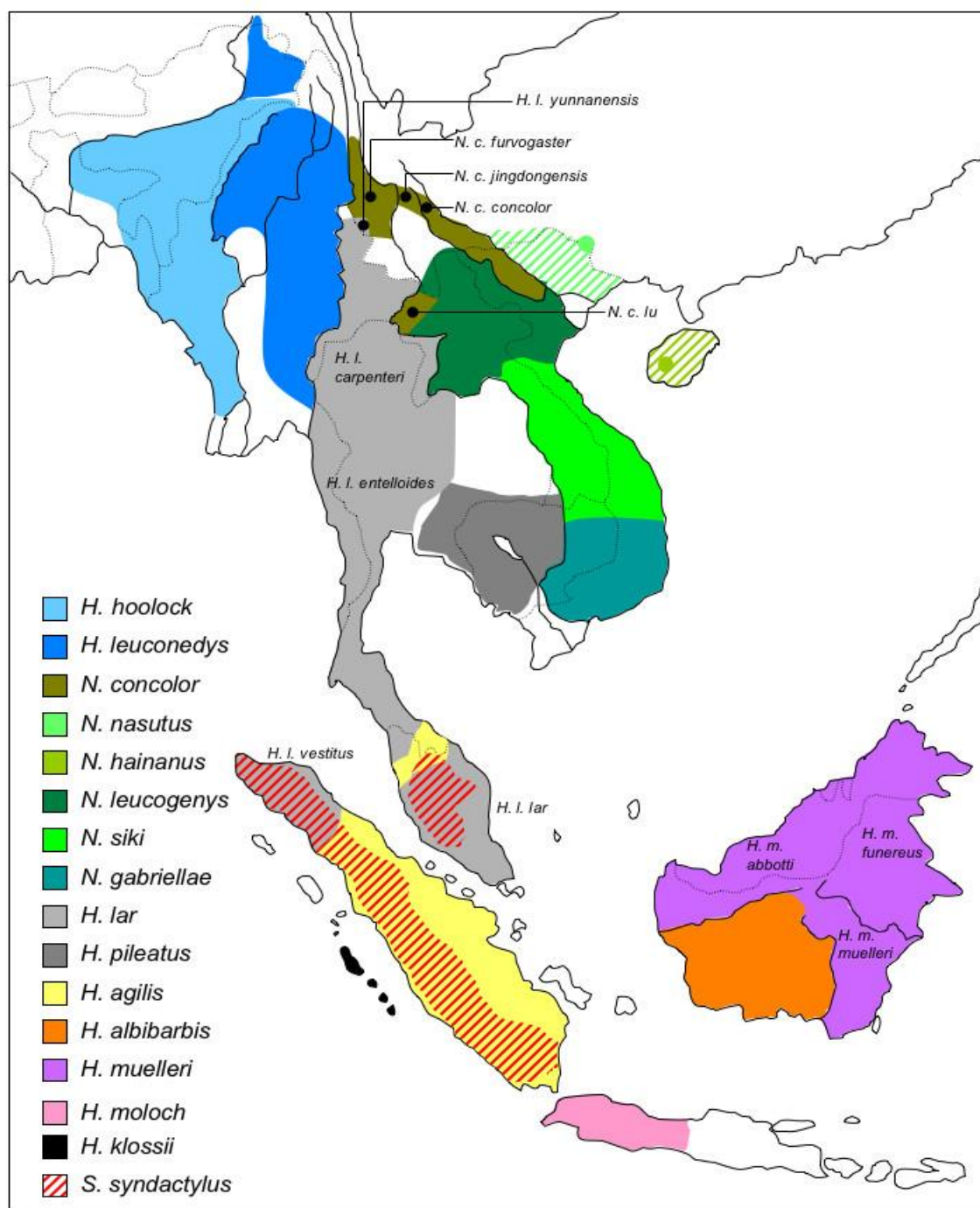
V současné době jsou uznány 4 rody gibbonů s 20 druhy (Tabulka 1) (Fan et al., 2017). Nicméně, přesný počet druhů a poddruhů v rámci jednotlivých rodů, včetně fylogenetických

vztahů mezi nimi, je předmětem stále pokračující diskuze (Meyer et al., 2012; Chan et al., 2013; Carbone et al., 2014). Výjimku představuje rod *Symphalangus*, který je zastoupen pouze jedním druhem. Existuje všeobecná shoda, že jediný druh reprezentující tento rod je gibbon siamang (*Symphalangus syndactylus* (Raffles, 1821)) obývající Malajsii a Sumatru. Všechny čtyři rody gibbonů se od sebe liší rozdílným počtem chromozomů (karyotypem), anatomií lebky a vokalizací. Systematické vztahy mezi jednotlivými rody i druhy gibbonů však nejsou dosud zcela ujasněné (Geissmann et al., 2000).

Giboni se vyznačují svou jedinečnou a vysoce specializovanou anatomií, lokomocí, způsobem komunikace a sociálního života. Všechny tyto a mnohé další aspekty dělají z gibbonů unikátní skupinu primátů (Geissmann, 2014). Ačkoli většinou bývají giboni označováni jako morfologicky homogenní primáti bez zjevného sexuálního dimorfismu (Fleagle, 2013), tělesná hmotnost dospělých jedinců se liší v závislosti na příslušném rodu. Nejnižší tělesnou hmotnost mají giboni rodu *Hylobates*, u nichž se pohybuje mezi 5 - 6 kg, přibližně o 1 kg jsou těžší giboni rodu *Hoolock* se svými 6 - 7 kg, dospělí giboni rodu *Nomascus* mají hmotnost okolo 7 - 8 kg a nejtěžší jsou mezi gibony siamangové (*Symphalangus syndactylus*) s hmotností okolo 10 - 12 kg (Zihlman et al., 2011). Kromě toho někteří autoři zaznamenali odchylky v tělesné hmotnosti i mezi pohlavími (Plavcan, 2012).

Giboni jsou v současnosti rozšířeni na území jihovýchodní, jižní a východní Asie (Reichard et al., 2016) (Obrázek 2). Oblasti výskytu (distribuce) jednotlivých druhů jsou téměř všude ohraničené geologickými podmínkami, řekami, pohořími a průlivy (Geissmann, 1995). Jediným druhem gibona, který žije na stejném geografickém území (v tzv. sympatrii) s jinými druhy gibbonů, je siamang (*Symphalangus syndactylus*). Siamang se na severu dělí o své území s gibonem lar (*Hylobates lar* (Linnaeus, 1771)) a na jihu s gibonem tmavorukým (*Hylobates agilis* F. Cuvier, 1821) (Chan et al., 2013). Jsou známy také oblasti, v nichž dochází k hybridizaci mezi gibony rodu *Hylobates*. Jednou z těchto oblastí je národní park Khao Yai na území Thajska, kde dochází k hybridizaci mezi gibonem lar (*Hylobates lar*) a gibonem kápoým (*Hylobates pileatus* (Gray, 1861)). Oblast, kde se překrývají areály výskytu těchto dvou druhů, tvoří v národním parku Khao Yai asi 100 km<sup>2</sup>. Zvláště zajímavá je oblast u horního toku řeky Barito na území Bornea, jelikož zde nebyli nalezeni žádní čistokrevní jedinci. V této oblasti dochází k hybridizaci mezi gibonem bělobradým (*Hylobates albibarbis* Lyon, 1911) a gibonem Mülleroým (*Hylobates muelleri* Martin, 1841). Hybridní populace zde obývá pásmo o rozloze asi 3 500 km<sup>2</sup> (Geissmann, 1995).

**Obrázek 2:** Zeměpisné rozšíření jednotlivých druhů a poddruhů gibonů. Hranice zemí jsou znázorněny tečkovanými čarami, významné řeky plnými čarami. Historické rozšíření gibona hainanského (*Nomascus hainanus*) a gibona černochocholátého (*Nomascus nasutus*) je vyznačeno šrafovaně (převzato z Thinh et al., 2010a).



Giboni jsou striktně arboreální primáti (primáti žijící na stromech) (Geissmann et al., 2000) přizpůsobení k příjmu potravy s vysokým podílem zralého ovoce. Živí se také listy a v menším množství hmyzem. Ve skladbě potravy gibbonů se však mohou objevovat výrazné sezónní a lokální výkyvy (Palombit, 1997). Giboni jsou výborně přizpůsobeni pro život v korunách stromů. Lehká stavba těla a poměrně nízká tělesná hmotnost jim umožňuje pohybovat se i po tenkých větvích. Velmi významnou adaptací představuje vysoce specializovaná lokomoce gibbonů, tzv. brachiace (ručkování). Brachiace je unikátní a energeticky úsporný způsob pohybu. Umožňuje gibbonům získávat potravu na místech, která jsou pro ostatní primáty obtížně dostupná. V případě potřeby jsou giboni schopni pomocí brachiace vyvinout velmi rychlý pohyb. Jedním skokem pak dokáží překonat až deset metrů široké vzdálenosti mezi stromy. Brachiace je u gibbonů umožněna především jejich extrémně prodlouženými horními končetinami s velmi silnými a dlouhými prsty. Jako přímý důsledek brachiace se u gibbonů vyvinula bipedie (pohyb po dvou končetinách). Vzpřímenou chůzi po dvou končetinách využívají giboni častěji než jiní primáti (s výjimkou člověka) (Geissmann, 2014).

Giboni jsou převážně monogamní primáti. Většinou žijí v malých rodinných skupinách tvořených dospělým párem s jedním až třemi potomky. Tento druh sociální struktury se vyskytuje jen přibližně u 3 % savců. Partneři spolu obvykle zůstávají mnoho let. I přes to dochází k tomu, že se giboni páří i s jedinci z okolních skupin (Geissmann, 2014). Zaznamenán byl také výskyt malých skupin s jednou samicí a několika samci (Reichard et al., 2012), ale také skupin složených z jednoho samce a více samic (Fan et al., 2006). Jelikož se dospělí jedinci stejného pohlaví těžce tolerují, potomci v období, kdy dosáhnou pohlavní dospělosti, obvykle opouštějí skupinu. Poté se jejich cílem stává nalezení teritoria a partnera (Geissmann, 2014). V některých případech mohou pohlavně dospělí, ale nerozmnožující se potomci zůstat se svými rodiči déle. Ve své rodné skupině mohou setrvat i po překročení věku deseti let. Tento jev může představovat výhodnou alternativní strategii dospívajících jedinců v oblastech s vysokou hustotou gibbonů (Brockelman et al., 1998).

Giboni se řadí mezi teritoriální primáty. Jednotlivé skupiny obývají teritoria s rozlohou okolo 20 - 40 ha. Uvnitř teritorií se skupiny gibbonů pohybují nejčastěji po svých preferovaných stromových stezkách. Dospělí jedinci svá teritoria brání, a to především proti dospělým gibbonům stejného pohlaví. Teritoria, která giboni obývají, „označují“ hlasitou a dlouhou vokalizací. Tímto způsobem si giboni vyměňují informace o tom, jaká skupina na daném území žije. Giboni jsou na svém teritoriu silně závislí. V důsledku toho nemigrují do

jiných částí lesa ani v případě, že je jimi obývané území silně narušováno. Tato skutečnost dělá gibony v souvislosti s ničením jejich přirozeného prostředí obzvláště zranitelné (Geissmann, 2014).

Samice gibbonů rodí jedno mládě. Jen velmi vzácně se mohou narodit dvojčata (Dielentheis et al., 1991; Dal Pra and Geissmann, 1994). Délka březosti se u samic všech druhů gibbonů udává okolo 7 měsíců (Geissmann, 1991). Mezi jednotlivými porody je ve volné přírodě interval minimálně tři let. Samci mnoha monogamních druhů zvířat se aktivně zapojují do rodičovské péče (Geissmann, 2014). Navzdory tomu, většina druhů gibbonů projevuje otcovskou péči jen minimálně (Fischer and Geissmann, 1990). Výjimečné chování v tomto ohledu vykazují siamangové (*Symphalangus syndactylus*), u nichž bylo zaznamenáno, jak jsou potomci nošeni svými otci. Tento druh otcovské péče se objevuje ve druhé polovině prvního roku života mláděte a přetrvává až do období druhého roku života (Dal Pra and Geissmann, 1994). U siamangů byl pozorován jak ve volné přírodě, tak v zajetí (Dielentheis et al., 1991). Podobně jako ostatní hominoidi (Hominoidea) procházejí giboni během svého vývoje poměrně dlouhou fází dospívání. Giboni rodu *Hylobates* dosahují pohlavní dospělosti ve věku okolo 6 až 8 let, siamangové (*Symphalangus syndactylus*) pak o něco později, přibližně v 8 až 9 letech. V zajetí však mohou giboni dosahovat pohlavní dospělosti dříve. Na základě studie gibbonů žijících v zoologických zahradách bylo zjištěno, že samci rodu *Nomascus* se mohou rozmnožovat již ve věku 4 let a samci rodu *Symphalangus* ve věku 4,3 let. Taktéž samice se mohou v zajetí rozmnožovat dříve. Ve věku 5,1 let samice rodu *Hylobates* a v 5,2 letech samice rodu *Symphalangus* (Geissmann, 1991). Odhaduje se, že ve volné přírodě se giboni mohou dožívat věku okolo 25 až 35 let. U jedinců žijících v zajetí může délka života dosahovat až 60 let (Geissmann, 2014).

Mezi nápadné znaky gibbonů patří mimo jiné široká variabilita ve zbarvení jejich srsti (Reichard et al., 2016). U některých druhů gibbonů se vyvinul tzv. pohlavní dichromatismus (dvojbarevnost). Samci a samice těchto druhů se vyznačují odlišným zbarvením srsti. Pohlavní dichromatismus se běžně vyskytuje u ptáků, avšak u savců je vzácný (Bradley and Mundy, 2008). Mezi primáty se vyjma gibbonů vyvinul pouze u dvou druhů lemurů a u třech druhů novosvětských primátů. V rámci čeledi gibbonovití (*Hylobatidae*) se odlišným zbarvením mezi pohlavími vyznačují rody *Nomascus* a *Hoolock* a jediný druh rodu *Hylobates*, gibbon kápovalý (*Hylobates pileatus*) (Reichard et al., 2016). Mimoto je pro všechny tyto gibony charakteristické velmi pozoruhodné přebarvování srsti nedospělých jedinců během ontogeneze (Geissmann et al., 2000). Dalším typem zbarvení srsti vyskytující se u gibbonů je polychromatismus (mnohobarevnost). Toto zbarvení není závislé na pohlaví a

vyskytuje se např. u gibona lara (*Hylobates lar*). Pro jiné druhy gibbonů je naopak typické jen jedno (černé) zbarvení srsti (monochromatismus). Tento typ zbarvení se nachází např. u gibona malého (*Hylobates klossii* (Miller, 1903)) a siamanga (*Symphalangus syndactylus*). Jaké funkce plní tyto odlišnosti ve zbarvení srsti u gibbonů není zatím přesně známo (Reichard et al., 2016).

V současnosti giboni tvoří vysoce ohroženou skupinu primátů, zahrnující druhy, jenž se ocitají na pokraji vyhynutí. Podle červeného seznamu IUCN (Mezinárodní svaz ochrany přírody) je 14 druhů gibbonů z celkem 19 řazených do kategorie „ohrožený“ (endangered) a další 4 druhy dokonce do kategorie „kriticky ohrožený“ (critically endangered) (Tabulka 2). Navíc u mnoha druhů chybí informace o četnosti populace. Odhad velikosti populace je dostupný pouze pro 8 druhů gibbonů. Mezi kriticky ohrožené druhy patří gibbon hainanský (*Nomascus hainanus* (Thomas, 1892)), který se vyskytuje pouze na ostrově Hainan (Geissmann, 2014). Dnes je gibbon hainanský (*Nomascus hainanus*) považován za nejvzácnějšího lidoopa na světě (Chan et al., 2005). Počet jedinců tohoto druhu je odhadován na pouhých 20. Dalšími kriticky ohroženými druhy jsou gibbon černochocholatý (*Nomascus nasutus* (Kunkel d'Herculais, 1884)) a gibbon černý (*Nomascus concolor* (Harlan, 1826)). Odhadovaná velikost populace gibona černochocholatého (*Nomascus nasutus*) je velmi alarmující. V současnosti je známo přibližně 100 jedinců tohoto druhu. U gibona černého (*Nomascus concolor*) je odhadována o něco četnější populace, okolo 1 300 až 2 000 jedinců. Do kategorie kriticky ohrožených druhů je rovněž zařazen gibbon bělolící (*Nomascus leucogenys* (Ogilby, 1840)), který vyhynul okolo roku 2 000 na území Číny. Údaje o velikosti žijící populace tohoto druhu nejsou zatím dostupné. Právě v Číně do dnešní doby giboni ztratili již 99 % areálu, který v dřívější době obývali. Už před dlouhou dobou zcela vymizeli na území střední Číny a areál jejich rozšíření se postupně zmenšoval. Tento proces vymírání druhů však stále pokračuje. Kromě již zmíněného gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) v Číně koncem 90. let vyhynul také poddruh gibona lara (*Hylobates lar yunnanensis* Ma & Y. Wang, 1986). Přesný počet vyhynulých druhů však není znám. Mezi hlavní faktory způsobující vymírání gibbonů patří ztráta, fragmentace a ničení přirozeného habitatu, sportovní lov, lov pro maso či pro užití v tradiční medicíně a nelegální obchod s gibony (za účelem využití jako domácích mazlíčků nebo v tradiční medicíně). Právě používání gibbonů v tradiční medicíně představuje velký problém, a to především v Číně, kde je po výrobcích z gibbonů vysoká poptávka. V Barmě (Myanmar), Laosu a Vietnamu jsou giboni za tímto účelem loveni a jejich mrtvá těla jsou pak prodávána do Číny (Geissmann, 2014).



**Tabulka 2:** Odhadovaná velikost populace všech druhů gibbonů a kategorie ohrožení jednotlivých druhů podle červeného seznamu IUCN (převzato a upraveno Geissmann, 2014; Fan et al., 2017)

Druh		Rozšíření	Odhadovaná populace	Kategorie ohrožení (IUCN)
České jméno	Latinské jméno			
gibon hainanský	<i>Nomascus hainanus</i>	Čína	20	Kriticky ohrožený
gibon černochocholátý	<i>Nomascus nasutus</i>	Čína, Vietnam	100	Kriticky ohrožený
gibon černý	<i>Nomascus concolor</i>	Čína, Laos, Vietnam	1 300 – 2 000	Kriticky ohrožený
gibon stříbrný	<i>Hylobates moloch</i>	Indonésie	4 000 – 4 500	Ohrožený
gibon malý	<i>Hylobates klossii</i>	Indonésie	20 000 – 25 000	Ohrožený
gibon káповý	<i>Hylobates pileatus</i>	Kambodža, Laos, Thajsko	> 47 000	Ohrožený
gibon hulok	<i>Hoolock hoolock</i>	Bangladéš, Indie, Barma	80 000 – 110 000	Ohrožený
gibon hnědohřbetý	<i>Hoolock leuconedys</i>	Čína, Indie, Barma	300 000 – 370 000	Zranitelný
-	<i>Hoolock tianxing</i>	Čína, Barma	Žádné údaje	-
-	<i>Hylobates abbotti</i>	Indonésie, Malajsie	Žádné údaje	Ohrožený
gibon tmavoruký	<i>Hylobates agilis</i>	Indonésie, Thajsko	Žádné údaje	Ohrožený
gibon bělobradý	<i>Hylobates albibarbis</i>	Indonésie	Žádné údaje	Ohrožený
-	<i>Hylobates funereus</i>	Brunej, Malajsie	Žádné údaje	Ohrožený
gibon lar	<i>Hylobates lar</i>	Indon., Laos, Malajs., Barma, Thajsko	Žádné údaje	Ohrožený
gibon Müllerův	<i>Hylobates muelleri</i>	Indonésie	Žádné údaje	Ohrožený
-	<i>Nomascus annamensis</i>	Kambodža, Laos, Vietnam	Žádné údaje	Ohrožený
gibon zlatolící	<i>Nomascus gabriellae</i>	Kambodža, Vietnam	Žádné údaje	Ohrožený
gibon bělolící	<i>Nomascus leucogenys</i>	Laos, Vietnam	Žádné údaje	Kriticky ohrožený
gibon siki	<i>Nomascus siki</i>	Laos, Vietnam	Žádné údaje	Ohrožený
siamang	<i>Symphalangus syndactylus</i>	Indonésie, Malajsie, Thajsko	Žádné údaje	Ohrožený

### 3.2 Charakteristika gibbonů rodu *Nomascus*

Giboni rodu *Nomascus* představují jeden ze čtyř rodů čeledi gibbonovití (Hylobatidae) (Roos and Geissmann, 2001). Od ostatních gibbonů se liší svým karyotypem, anatomickými, morfologickými a akustickými vlastnostmi (Geissmann, 1995; Geissmann et al., 2000; Müller et al., 2003). Areál jejich rozšíření se nachází v oblasti Indočíny, která zahrnuje Vietnam, Laos, Kambodžu a jižní Čínu (Ruppell, 2010). Giboni rodu *Nomascus* obývají převážně území na východ od řeky Mekong, která představuje západní hranici oblasti jejich výskytu a zároveň odděluje tento rod od gibbonů rodu *Hylobates*. Pouze poddruh gibona černého (*Nomascus concolor furogaster* (Ma and Wang, 1986)) je schopný v nejsevernější části areálu překročit řeku Mekong na západ. V jihozápadní oblasti provincie Yunnan na území Číny patrně existoval malý sympatrický areál, kde se překrývaly oblasti výskytu tohoto druhu a gibona lar (*Hylobates lar*) (Geissmann et al., 2000).

Pro gibony rodu *Nomascus* je charakteristický pohlavní dichromatismus (dvojbarevnost) ve zbarvení srsti. U dospělých samců a nedospělých jedinců obou pohlaví je srst zbarvena černě. Dospělé samice mají srst zbarvenou od světle žluté barvy přes zlatou až po žlutohnědou barvu. Na hlavě mají různě velkou černou skvrnu nebo pruh. Obličej může být u samic lemován bílou srstí. Srst na hlavě dospělých samců a nedospělých jedinců některých druhů gibbonů rodu *Nomascus* je delší a zježená. V porovnání s ostatními rody gibbonů mají zástupci tohoto rodu kratší a hustou srst (Mootnick, 2006).

Pro rod *Nomascus* je také typické velmi nápadné přebarvování srsti nedospělých jedinců v průběhu jednotlivých vývojových stádií. Mláďata se rodí se světle žlutým zbarvením srsti, které se trochu podobá zbarvení dospělých samic (Geissmann et al., 2000). Přibližně v šesti měsících věku se srst mláďat začne postupně přebarvovat na černou barvu. Nejprve se mění zbarvení srsti na prstech horních a dolních končetin a zbarvení srsti lemující obličej. Srst mláďate může být zcela přebarvena na černou již v jednom a půl roce jeho života (Mootnick, 2006). Toto zbarvení je prakticky totožné s tím, které se vyskytuje u dospělých samců. Mladé samice se přebarvují zpět na žluté zbarvení v době, kdy dosahují pohlavní dospělosti. Toto přebarvování může trvat několik měsíců, během kterých se srst stále více zesvětluje. Samice tak mohou získávat různá přechodná zbarvení (Geissmann et al., 2000). Srst samců zůstává černá.

Samice mají prodloužený klitoris a samci dlouhé bakulum (*os penis*). Zevní genitálie tak vypadají u nedospělých jedinců obou pohlaví podobně. Proto může být obtížné správně

určit pohlaví, zvláště v době, kdy se u samic vyskytuje juvenilní černé zbarvení srsti (Mootnick, 2006). V průběhu ontogeneze procházejí nedospělí giboni rodu *Nomascus* fází, během které se u nich vyskytují znaky typické pro opačné pohlaví. V této fázi vypadají jako dospělí samci, ale produkují vokalizaci charakteristickou pro dospělé samice. Zdá se, že mezi savci je tento jev ojedinělý a jeho funkce nejsou přesně známy. Geissmann (1993) usuzuje, že tímto maskováním snižují mladí giboni svou sexuální přitažlivost. Mohlo se tak vyvinout jako mechanismus zabraňující příbuzenské plemenitbě (inbreedingu) po dobu, kdy potomek zůstává v rodné skupině.

Samci gibbonů rodu *Nomascus* jsou opatřeni malým hrdelním vakem. Výjimku představuje gibbon zlatolící (*Nomascus gabriellae* (Thomas, 1909)), u kterého není přítomen (Mootnick, 2006). Hrdelní vak je u samců viditelný pouze ve fázi nafouknutí, ke kterému dochází při určité vokalizaci (Geissmann et al., 2000).

Systematika gibbonů rodu *Nomascus* byla v minulosti velmi sporná a prošla mnoha změnami. Přesto se i nadále jedná o značně diskutované téma (Thinh et al., 2010b). Zpočátku byli tito giboni přiřazeni k rodu *Hylobates* a sloučeni pod jediný druh, gibona černého (*Hylobates concolor*) se šesti poddruhy. V dalších 20 letech bylo vydáno několik studií zabývajících se taxonomií této skupiny gibbonů, která byla na základě nových poznatků uznána jako samostatný rod *Nomascus* (Geissmann et al., 2000). V průběhu posledních desetiletí byla sbírána data z výzkumu různých populací gibbonů, která přinášela rostoucí důkazy o morfologických, genetických, vokálních a behaviorálních odlišnostech. Tyto poznatky vedly k názoru, že by mělo být v rámci rodu *Nomascus* uznáno více druhů než jen jeden (Reichard et al., 2016). Podle současné systematiky zahrnuje rod *Nomascus* 7 druhů gibbonů: gibbon hainanský (*Nomascus hainanus*), gibbon černochocholatý (*Nomascus nasutus*), gibbon černý (*Nomascus concolor*), gibbon bělolící (*Nomascus leucogenys*), gibbon siki (*Nomascus siki* (Delacour, 1951)), gibbon zlatolící (*Nomascus gabriellae*) a druh gibbona rodu *Nomascus*, který zatím nemá české jméno (*Nomascus annamensis* Van Ngoc Thinh et al., 2010) (Thinh et al., 2010b; Rawson et al., 2011). Tento druh byl popsán v roce 2010 na základě akustických, genetických a morfologických dat (Thinh et al., 2010b).

Na základě anatomických rozdílů, především ve velikosti pyjové kosti neboli bakula (*os penis*), byla od skupiny černých gibbonů (gibbon černý (*Nomascus concolor*), gibbon černochocholatý (*Nomascus nasutus*) a gibbon hainanský (*Nomascus hainanus*)) nejprve oddělena skupina bělolících gibbonů (gibbon bělolící (*Nomascus leucogenys*), gibbon siki (*Nomascus siki*), *Nomascus annamensis* a gibbon zlatolící (*Nomascus gabriellae*)) (Dao Van Tien 1983). Později bylo navrženo odlišení gibbona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) od

gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*). Toto rozdělení bylo opět založeno na odlišnostech v pyjové kosti (Groves and Wang, 1990; Groves, 1993). Několika změnami prošlo také systematické zařazení gibona siki (*Nomascus siki*). Areál rozšíření tohoto druhu se nachází mezi oblastmi výskytu gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) a gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*). Nejprve byl gibbon siki (*Nomascus siki*) zařazen jako poddruh gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) (Groves and Wang, 1990; Groves, 1993). Později byl uváděn jako poddruh gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) (Geissmann, 1995; Geissmann et al., 2000) a v současnosti je gibbon siki (*Nomascus siki*) uznán jako samostatný druh (Thinh et al., 2010a; Thinh et al., 2010b; Mootnick and Fan, 2011). Také systematické zařazení dalších druhů gibbonů rodu *Nomascus* nebylo v minulosti zcela jasné. Až do roku 1990 byla skupina černých gibbonů sloučena pod jediný druh gibona černého (*Nomascus concolor*) (Groves, 1993; Geissmann, 1995). Poté bylo na základě výrazných rozdílů ve vokalizaci navrženo oddělení gibona černochocholátého (*Nomascus nasutus*) (s gibonem hainanským (*Nomascus hainanus*) jako poddruhem) od gibona černého (*Nomascus concolor*) (Geissmann et al., 2000). Podle jiného taxonomického zařazení byl jako samostatný druh navržen gibbon hainanský (*Nomascus hainanus*) a gibbon černochocholátý (*Nomascus nasutus*) byl řazen jako poddruh gibona černého (*Nomascus concolor*) (Reichard et al., 2016). V současné době jsou na základě akustických a genetických dat všechny tyto tři druhy uznány jako samostatné (Thinh et al., 2010a; Thinh et al., 2010b). V souvislosti s gibonem černým (*Nomascus concolor*) byly spojené i další nejasnosti. Na základě nepatrných rozdílů v délce srsti byly popsány čtyři poddruhy tohoto druhu (*Nomascus concolor concolor* (Harlan, 1826), *Nomascus concolor furvogaster*, *Nomascus concolor jingdongensis* (Ma and Wang, 1986) a *Nomascus concolor lu* (Delacour, 1951) (Geissmann, 1995; Mootnick and Fan, 2011). Toto rozdělení však nebylo podloženo akustickými, morfologickými ani genetickými daty. Zařazení těchto poddruhů bylo a je i nadále předmětem mnoha diskuzí. Nyní jsou dočasně uznány dva poddruhy gibona černého (*Nomascus concolor concolor* a *Nomascus concolor lu*) (Rawson et al., 2011). Fylogenetické vztahy mezi gibony rodu *Nomascus* podobně jako jejich systematika zůstávají stále sporné (Thinh et al., 2010a).

Všechny druhy gibbonů rodu *Nomascus* jsou vysoce ohrožené. Podle červeného seznamu IUCN jsou jednotlivé druhy zařazeny do kategorie „ohrožený“ (endangered) nebo „kriticky ohrožený“ (critically endangered) (Tabulka 2) (Thinh et al., 2010c). Jak již bylo zmíněno v předchozí kapitole, ve velmi vážném ohrožení se nachází např. gibbon hainanský (*Nomascus hainanus*). Stupeň ohrožení ostatních druhů gibbonů rodu *Nomascus* je rovněž značně alarmující. Mezi hlavní hrozby pro volně žijící populace gibbonů patří ilegální lov (za

účelem obchodování s gibony jako s domácími mazlíčky, pro využití v tradiční medicíně nebo pro maso) a ztráta přirozeného prostředí. Lesy obývané gibony jsou káceny a využívány pro zemědělskou činnost (např. jako půda pro kávové nebo kešu plantáže, z důvodu těžby dřeva, uhlí, zlata apod.) (Geissmann, 2007).

Ve volné přírodě je při průzkumech často problematické přesně určit o jaký druh gibona se jedná. Správná identifikace je důležitá pro vědecké, ale také pro ochranné účely. Protože giboni žijí vysoko v korunách stromů, je obtížné rozeznat jednotlivé druhy na základě charakteristického zbarvení jejich srsti. Nesnadná je mnohdy také identifikace kůží gibonů rodu *Nomascus* umístěných v různých muzejních sbírkách. Jedním z důvodů je, že zbarvení srsti se u samic různých druhů gibonů rodu *Nomascus* liší jen nepatrně. Identifikaci u této skupiny gibonů ztěžuje také přebarvování srsti během ontogeneze. Vzhledem k tomu, že vokalizace gibonů rodu *Nomascus* je druhově charakteristická, je v tomto ohledu velmi slibnou metodou akustická analýza (Geissmann et al., 2000).

### **3.2.1 Gibon zlatolící (*Nomascus gabriellae*)**

Gibon zlatolící (*Nomascus gabriellae*) se vyskytuje nejjižněji ze všech druhů gibonů rodu *Nomascus* (Thinh et al., 2010c). Areál rozšíření gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) zahrnuje jižní Vietnam, jižní Laos a severovýchodní Kambodžu (Geissmann et al., 2000). Globálně nejvýznamnější je pravděpodobně výskyt tohoto druhu v Kambodži. Zde žijící populace gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) jsou větší a méně fragmentované než populace ve Vietnamu a jsou poměrně dobře zdokumentované (Rawson et al., 2011). Podobně jako u ostatních druhů gibonů rodu *Nomascus* dochází v důsledku lovu a ničení přirozeného prostředí ke snižování počtu jedinců tohoto druhu. Podle IUCN je v současnosti gibon zlatolící (*Nomascus gabriellae*) řazen do kategorie „ohrožený“ (endangered) (Geissmann, 2014).

Dospělí samci a nedospělí jedinci gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) mají černě zbarvenou srst se světlými licousy. Licousy jsou světle žluté nebo oranžové, nikoli bílé, a sahají do koutků úst. V porovnání s gibonem bělolícím (*Nomascus leucogenys*) a gibonem siki (*Nomascus siki*) jsou licousy gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) mnohem kratší a část nad ústy není větší než část pod nimi. Na hrudníku získává srst samců rezavě hnědý nádech. Srst na hlavě je u samců delší a tvoří hřeben. U gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) je obvykle hřeben menší a více zašpičatělý než u gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) (Rawson et al., 2011).

U dospělých samic gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) je srst zbarvena od světle žluté, přes žlutou až po žlutooranžovou barvu. Srst na hrudníku a na břiše je světlá a řidší (Rawson et al., 2011). Na špičkách prstů horních a dolních končetin mohou mít samice tmavší chlupy. Na hlavě mají samice černý pruh, který se může směrem k zátylku zužovat (Mootnick, 2006). Na rozdíl od samců se u samic na hlavě nevytváří hřeben. Obličej je lemován žlutavou nebo méně často bílou srstí (Rawson et al., 2011). Pod očima a okolo uší vyrůstají černé chlupy. Ochlupení v oblasti genitálií a kolem konečníku může být u dospělých samic zbarveno červenohnědě až černě (Mootnick, 2006).

**Obrázek 3:** Samec gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*)



Zdroj: <https://cz.pinterest.com/pin/291608144597344352/>

**Obrázek 4:** Samice gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*)



Zdroj: <http://www.juhana.nl/goudwanggibbon-nomascus-gabriellae-buff-cheeked-gibbonyellow-cheeked-gibbon/>

### 3.2.2 Gibon bělolící (*Nomascus leucogenys*)

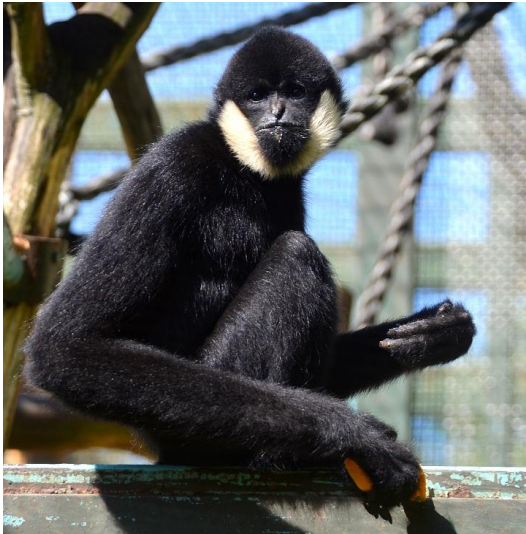
Gibon bělolící (*Nomascus leucogenys*) je rozšířen v severním Laosu, v severozápadním Vietnamu a v jižní části čínské provincie Yunnan (Rawson et al., 2011). Jižní hranici areálu rozšíření tohoto druhu tvoří v Laosu řeka Nam Kading a ve Vietnamu s největší pravděpodobností řeka Rao Nay (Thin et al., 2010c). Západní hranici představuje řeka Mekong a na východě je bariérou Černá řeka (Rawson et al., 2011). Informace o četnosti populace gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) v Laosu jsou do značné míry neznámé. Avšak dostupná data nasvědčují tomu, že by se v Laosu měla vyskytovat největší zbývající populace tohoto druhu (Duckworth, 2008). Největší hrozbu pro gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) představuje, stejně jako u předchozího druhu, lov a ztráta přirozeného prostředí. V důsledku toho byl tento druh minimálně na čtyřech místech ve Vietnamu vyhuben. Většina zbývající populace je izolovaná, roztržštěná a pod obrovským tlakem. Bez efektivních snah o zachování tohoto druhu je pravděpodobné, že bude v blízké době většina populace ve Vietnamu vyhubena (Rawson et al., 2011). V Číně byl gibon bělolící (*Nomascus leucogenys*) podle dostupných údajů vyhuben již kolem roku 2000. Podle IUCN je v současnosti gibon bělolící (*Nomascus leucogenys*) zařazen do kategorie „kriticky ohrožený“ (critically endangered) (Geissmann, 2014).

Stejně jako u gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) mají samci a nedospělí jedinci gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) černou srst, ale licousy mají bílé a delší. Vyrůstají pod bradou a sahají až k vrcholku uší. U nedospělých jedinců mohou být výjimečně licousy světle žluté. Srst na hrudníku je černá. Na hlavě srst samců také tvoří hřeben, ale vypadá více zaoblený než u gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) (Rawson et al., 2011).

Dospělé samice gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) mají srst zbarvenou od tmavě žluté, přes světle žlutohnědou až po smetanově žlutou. V srsti často bývají rozptýlené žlutohnědé, šedé nebo černé chlupy (Mootnick, 2006). Srst na hrudníku a na bříše je světlá a řidší (Rawson et al., 2011). Podobně jako u předchozího druhu mohou mít samice černé chlupy na špičkách prstů horních a dolních končetin. Na hlavě mají krátký až středně dlouhý černý pruh (Mootnick, 2006). Obličej je u samic obvykle lemován bílou srstí, která je výrazně světlejší než na krku (Rawson et al., 2011). Pod očima a nad ústy vyrůstají bílé chlupy. Kolem uší roste pár černých chlupů. U dospělých samic může mít ochlupení v oblasti genitálií červenohnědé až hnědočerné zbarvení. Samice mohou být občas větší než samci (Mootnick, 2006).



**Obrázek 5:** Samec gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*)



Zdroj: <http://www.prause.tepnet.cz/fotozoo/savci/gibon-belolici.html>

**Obrázek 6:** Samice gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*)



Zdroj: <https://cz.pinterest.com/pin/291608144597344355/>



### 3.3 Vokalizace u gibbonů

Na rozdíl od lidoopů a většiny ostatních primátů jsou všechny druhy gibbonů známy tvorbou hlasitých, komplikovaných a stereotypních vzorů vokalizace, často označovaných jako „zpěv“ (Geissmann, 1995; Geissmann et al., 2000; Geissmann, 2002). Vokalizace gibbonů se pravděpodobně vyvinula z tzv. „loud calls“, který je společný pro všechny lidoopy a mnohé další primáty Starého světa. Tento druh vokalizace je většinou produkován výhradně samci (Geissmann, 2000). Vokalizace gibbonů vyniká nad „loud calls“ většiny primátů (Delgado, 2006) v mnoha ohledech, např. svým rozsahem, složitostí, variabilitou ve struktuře nebo frekvencí, ve které je gibony produkována (Geissmann, 2002). Zdá se, že vzory vokalizace charakteristické pro jednotlivé druhy gibbonů jsou dědičné (Brockelman and Schilling, 1984; Geissmann, 1993; 2000). Dosud nebyly objeveny žádné rozdíly mezi vokalizací gibbonů ve volné přírodě a vokalizací gibbonů žijících v zajetí (Geissmann, 1993).

Vokální charakteristiky gibbonů byly v mnoha předchozích studiích použity pro posouzení systematických vztahů v rámci jednotlivých rodů a druhů a k rekonstrukci fylogeneze čeledi gibbonovití (Hylobatidae) (Geissmann, 1993; 2002). Vokalizace gibbonů představuje také velmi užitečný nástroj pro identifikaci určitého druhu ve volné přírodě. K těmto účelům se používají akustické analýzy (Geissmann, 1993; 2002; Geissmann et al., 2000; Konrad and Geissmann, 2006).

Vokalizace gibbonů je složena z jednotlivých not a frází (Tabulka 3). Nota představuje souvislý zvuk nějaké typické frekvence nebo frekvenční modulace, který může být vytvářen při vdechování nebo vydechování. Fráze je samostatná vokální činnost složená z řady not, které mohou být produkovány společně charakteristickým způsobem nebo odděleně. Pro gibony je charakteristické, že je jejich vokalizace druhově a pohlavně specifická (Obrázek 7). Samci většiny druhů gibbonů produkují různé typy krátkých frází. Samice gibbonů jsou známy velmi působivým typem vokalizace, nazývaným „great call“. U většiny druhů mohou dvojice gibbonů charakteristicky spojovat svou vokalizaci v poměrně stabilní vzorec a vytvářet tak koordinované duety. Některé druhy gibbonů jsou známy tvorbou sólových zpěvů (Geissmann, 2002). Délka vokalizace se u jednotlivých druhů liší. Obvykle se však pohybuje v rozmezí 10 – 20 minut (Geissmann, 2014). Základní frekvence se pohybuje v závislosti na druhu mezi 0,2 a 5 kHz (Geissmann, 1995).

**Tabulka 3:** Akustické termíny a jejich definice používané při popisu vokalizace gibbonů (převzato a upraveno Konrad and Geissmann, 2006)

Termín	Definice
Nota	Jeden souvislý zvuk zřetelné frekvence nebo frekvenční modulace, který může vznikat při vdechování nebo vydechování
Element	Základní rozpoznatelná vokální jednotka jednotlivce složená z jedné noty nebo z krátkých sérií not
Fráze	Samostatná vokální činnost skládající se z většího nebo volnějšiho souboru not nebo elementů (nebo obojího), které mohou být produkovány společně nebo odděleně
„Multi-modulační“ fráze (coda)	Fráze produkována samcem na konci nebo těsně před koncem „great call“ samice. Tato fráze představuje odpověď samce na „great call“.
„Great call“	Nejvíce stereotypní a nejsnáze identifikovatelná fráze v rámci vokálního projevu gibbonů, produkována dospělými samicemi všech druhů gibbonů
„Great call“ sekvence	Kombinace „great call“ samice a odpovídající „multi-modulační“ fráze (coda) samce
Zpěv	Série not, většinou více než jednoho typu, které jsou pronášeny v řadě, tak, že vytváří rozpoznatelné sekvence nebo vzor v čase
Sólový zpěv	Vokalizace, která je produkována samostatně jedním jedincem (samcem nebo samicí)
Duetový zpěv	Vokalizace, pronášena společně dvěma jedinci a koordinována v čase nebo frázích

Jednotlivé rody gibbonů se liší mírou vyjádření pohlavně specifických znaků ve svém rejstříku vokalizace. Podle tohoto kritéria mohou být rozděleny do tří tříd. Nejvyšší stupeň pohlavní specifičnosti vykazují ve své vokální struktuře gibboni rodu *Nomascus*. Samci a samice tohoto rodu mají naprosto odlišný repertoár not i repertoár frází. Samičí vokální struktura se skládá pouze z frází „great call“, které jsou tvořeny notami specifickými pro samice. Samci produkují jen krátké fráze skládající se ze specificky samčích not. Naopak nejnižší stupeň pohlavní specifičnosti ve vokální struktuře projevuje rod *Hoolock*. Samice rodu *Hoolock* produkují dva druhy frází. Jedním z nich jsou fráze „great call“, které dospělí samci nevytváří. Druhým typem jsou krátké fráze, které jsou stejné jako krátké fráze samců.

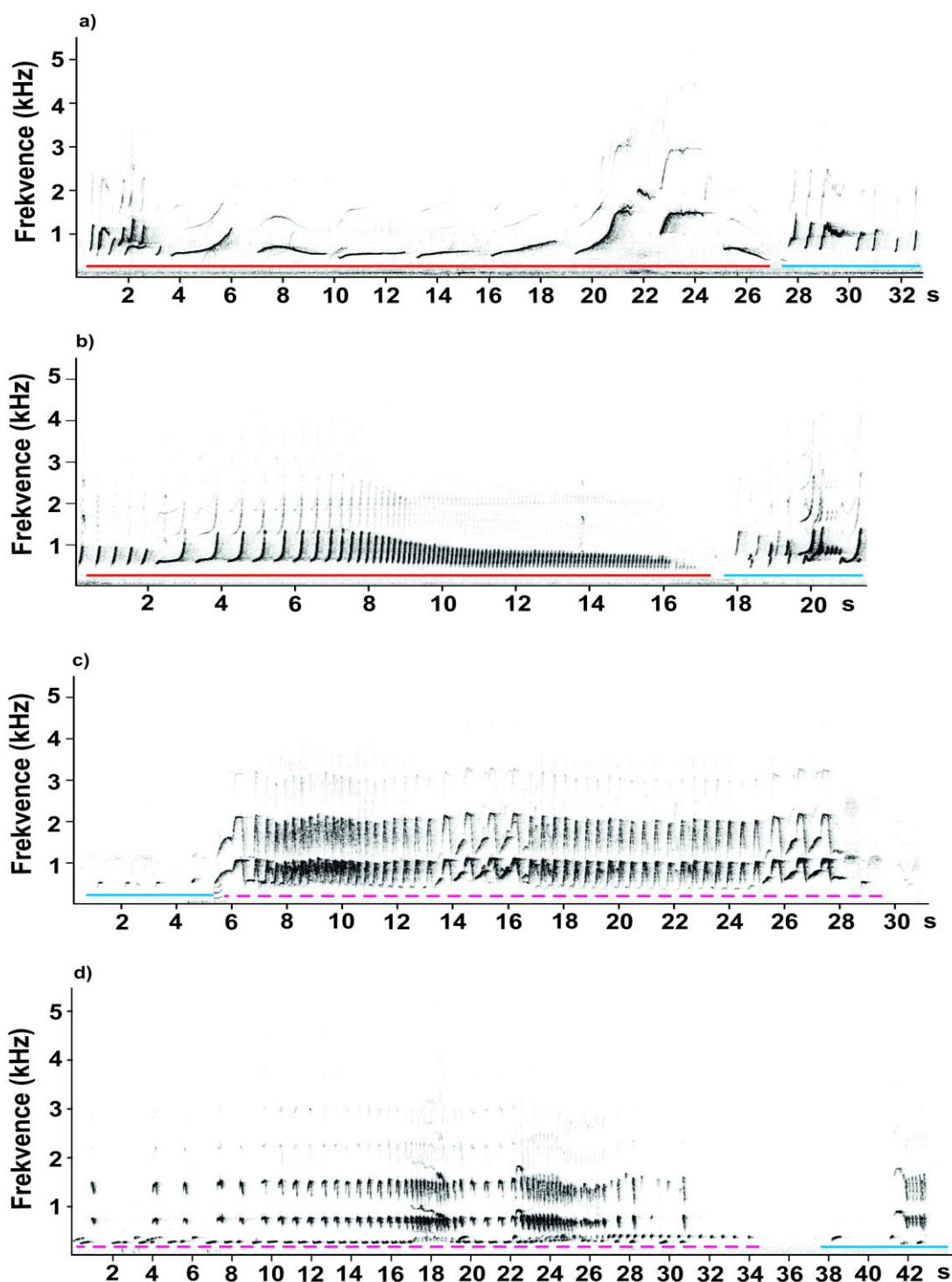
V repertoáru not tohoto rodu nejsou obsaženy pohlavně specifické druhy not. Obě pohlaví tak používají ve své vokalizaci stejné noty. Všechny ostatní druhy gibbonů (rod *Hylobates* a rod *Symphalangus*) vykazují ve své vokální struktuře střední stupeň pohlavní specifčnosti. Dospělí samci a samice těchto dvou rodů mají ve svém repertoáru společně určité druhy not, ale rovněž používají některé pohlavně specifické noty. Z not specifických pro samice se skládají fráze „great call“. Tyto fráze tedy produkují pouze samice. Mimoto, dospělí jedinci obou pohlaví produkují krátké fráze. U samců však mohou tyto fráze obsahovat některé pohlavně specifické noty (Geissmann, 2002).

Jak je popsáno výše, všechny druhy gibbonů vykazují ve svém repertoáru alespoň nějaký stupeň pohlavní specifčnosti. I přesto mohou být typicky samčí a typicky samičí části duetu produkovány jedinci opačného pohlaví (Geissmann, 2002). Tento jev byl pozorován např. u nedospělých gibbonů (Geissmann, 1993), u nespářených nebo čerstvě spářených jedinců (Geissmann, 1983) nebo u gibbonů v jiných neobvyklých situacích (Schilling, 1984).

Giboni většinou produkují vokalizaci v časných ranních hodinách. Jednotlivá pohlaví a druhy gibbonů pro svůj hlasitý zpěv upřednostňují určitou dobu (Geissmann, 2014). Gibon tmavoruký (*Hylobates agilis*), gibbon malý (*Hylobates klossii*), gibbon lar (*Hylobates lar*), gibbon stříbrný (*Hylobates moloch* (Audebert, 1798)), gibbon Müllerův (*Hylobates muelleri*) a giboni rodu *Nomascus* produkují duetové zpěvy během svítání nebo krátce po něm. O dvě až tři hodiny později ráno tvoří duety gibbon kápovalý (*Hylobates pileatus*), gibbon hulok (*Hoolock hoolock* (Harlan, 1834)) a siamang (*Symphalangus syndactylus*). Stejně rozdělení platí i pro sólové zpěvy samic těchto druhů. Samci gibona tmavorukého (*Hylobates agilis*), gibona malého (*Hylobates klossii*), gibona stříbrného (*Hylobates moloch*) a gibona Müllerova (*Hylobates muelleri*) produkují své sólové zpěvy ve tmě před svítáním. Gibon lar (*Hylobates lar*) preferuje pro sólový zpěv dobu okolo svítání a gibbon kápovalý (*Hylobates pileatus*) přibližně dvě až tři hodiny po svítání (Geissmann, 2002).

Vokalizaci gibbonů byly přisuzovány různé funkce. Většina studií uvádí mezi hlavní funkce obranu teritoria nebo obhajobu a posilování partnerských a rodinných pout. Vokalizace má u gibbonů vliv také na sexuální přitažlivost mezi pohlavími (Geissmann et al., 2000). Dooley and Judge (2007) ve své studii zaznamenaly, že pár gibbonů, který produkoval duety nejčastěji, se také nejčastěji pářil. Duetové a sólové zpěvy představují důležitý nástroj pro komunikaci gibbonů v rámci skupiny, ale také s jedinci z okolních skupin (Schilling, 1984; Geissmann, 2002; Dooley and Judge, 2007).

**Obrázek 7:** Spektrogramy ukazují druhově a pohlavně specifickou vokalizaci u vybraných druhů gibbonů. Červená linka: vokalizace samice, modrá linka: vokalizace samce, přerušovaná linka: duet. a) gibbon lar (*Hylobates lar*), b) gibbon Müllerův (*Hylobates muelleri*), c) gibbon hulok (*Hoolock hoolock*), d) siamang (*Symphalangus syndactylus*) (autor: Thomas Geissmann)



### 3.3.1 Vokální struktura samic

Samice všech druhů gibbonů produkují velmi působivé, stereotypní a snadno rozpoznatelné fráze, nazývané „great call“. Fráze „great call“ jsou u všech druhů gibbonů složeny z řady not, které jsou produkovány se vzrůstající rychlostí (přestože u samic gibona tmavorukého (*Hylobates agilis*) a gibona lar (*Hylobates lar*) je zrychlení sotva patrné) (Geissmann, 2002). V závislosti na druhu může tento typ frází obsahovat 6 – 100 not, které mají délku 6 – 30 sekund. Charakter jednotlivých not a intervalů mezi nimi se odvíjí od druhově specifických vzorů vokalizace (Geissmann, 1993).

Vokalizace samic obvykle začíná variabilní, ale jednoduchou sérií not, která je nazývána jako „úvodní sekvence“. Tato sekvence se vyskytuje ve vokální struktuře samic jen jednou a během zpěvu se již neopakuje. Poté samice produkují přibližně každé dvě minuty fráze „great call“. Mezery mezi jednotlivými „great call“ samice běžně vyplňují kratšími, více variabilními frázemi, které se mohou u samic mnoha druhů gibbonů podobat samčím frázím. Tyto fráze jsou označovány jako „samičí krátké fráze“. Zjednodušeně může být typická vokální struktura samic popsána vzorcem ABCBCBCBC... Písmeno A, zde představuje úvodní sekvenci. Druhá část vzorce (BCBCBCBC) znázorňuje střídavou produkci krátkých frází a frází „great call“. Výjimku představují giboni rodu *Nomascus*. Vokální struktura samic gibbonů rodu *Nomascus* zahrnuje pouze fráze „great call“. To znamená, že samice tohoto rodu během vokalizace neprodukují krátké fráze ani úvodní sekvenci. Vokalizace samic obvykle trvá méně než 30 minut (Geissmann, 1995).

Samice žijící v páru se samcem obvykle produkují pouze duety. To bylo zaznamenáno u samic všech druhů gibbonů s výjimkou samic gibona malého (*Hylobates klossii*) a gibona stříbrného (*Hylobates moloch*). Spárené samice těchto dvou druhů gibbonů netvoří duety se samcem, ale produkují pouze sólové zpěvy (Geissmann, 1995).

### 3.3.2 Vokální struktura samců

Dospělí samci gibbonů na rozdíl od samic zpravidla neprodukují „great call“. Jejich vokální struktura je složena pouze z krátkých frází (Geissmann, 1995). Tyto fráze jsou obvykle méně stereotypní než fráze „great call“, které se během zpěvu v podstatě nemění. Samci své krátké fráze během vokalizace postupně rozvíjejí. Na začátku produkují samostatné, jednoduché noty (Geissmann, 2002). Tyto jednoduché noty později samci spojují a vznikají tak stále složitější (komplexnější) fráze. Po několika minutách zpěvu se stávají

krátké fráze samců plně rozvinuté. U většiny druhů gibbonů jsou tyto fráze variabilnější než samičí „great call“. Přesto je podoba not a vzdálenost mezi nimi, podobně jako u samic, založena na druhově specifickém vzoru vokalizace. Vokální projev samců může být mnohem delší než u samic. Nepřerušovaná samčí vokalizace často trvá déle než 30 minut a někdy dokonce více než 2 hodiny (Geissmann, 1995).

U většiny druhů gibbonů samci odpovídají na samičí „great call“ speciálním druhem krátkých frází, tzv. „multi-modulační“ frází (coda). Výjimku představuje gibbon stříbrný (*Hylobates moloch*) a gibbon malý (*Hylobates klossii*). Samci těchto dvou druhů gibbonů „multi-modulační“ frází netvoří (Geissmann, 2002).

Spáření samci gibbonů rodu *Hoolock*, *Symphalangus* a *Nomascus* obvykle spojují svou vokalizaci s vokalizací samice a vytvářejí tak duet. U gibbonů rodu *Hylobates* mohou samci i přesto, že žijí v páru, produkovat také sólové zpěvy (Geissmann, 1995).

### 3.3.3 Duetový zpěv

Spáření samci a samice mohou kombinací svých vokálních vzorů vytvářet komplexní, ale relativně stereotypní duety (Geissmann, 2002). Pro znázornění vokální struktury duetů může být použit podobný vzorec, jako byl uveden při popisu samičí vokalizace, tj. ABCBCBCBC. Duetový zpěv je zahájen „úvodní sekvencí“ (A), která je tvořena vokalizací samce a v závislosti na druhu i samice. Následně jsou střídavě produkovány krátké fráze (B) a fráze „great call“ (C). Samci obvykle své krátké fráze postupně rozvíjejí. Krátké a jednoduché noty se mění na delší a komplexnější série not. K podobnému rozvoji krátkých frází dochází také u samčích sólových zpěvů (viz podkapitola „Vokální struktura samců“). Samice většiny druhů gibbonů produkují krátké fráze mezi jednotlivými „great call“ (viz podkapitola „Vokální struktura samic“) (Geissmann, 1995).

Jakmile samice začnou rozvíjet „great call“, přestanou samci některých druhů gibbonů produkovat svou vokalizaci. Samci se znovu zapojují při vyvrcholení „great call“, na které odpovídají produkcí „multi-modulační“ fráze (coda) (Geissmann, 2002). „Multi-modulační“ fráze (coda) je podobná ostatním krátkým frázím, které samci produkují, ale je více stereotypní (Geissmann, 1995). Kombinace samičích „great call“ a odpovídající „multi-modulační“ fráze (coda) se nazývá „great call sekvence“. Následně začnou samci, a u některých druhů gibbonů i samice, opět produkovat krátké fráze (Geissmann, 2002). Samci gibona kápového (*Hylobates pileatus*), gibona hulok (*Hoolock hoolock*), gibona hnědohřbetého (*Hoolock leuconedys* Groves, 1967) a siamanga (*Symphalangus syndactylus*)

neprodukují vokalizaci pouze na konci „great call“, ale také v průběhu „great call“ (Geissmann, 1995).

Duetové zpěvy produkují všechny druhy gibbonů s výjimkou gibona stříbrného (*Hylobates moloch*) a gibona malého (*Hylobates klossii*). Vokální projev těchto dvou druhů gibbonů zahrnuje pouze samčí sólový zpěv a samičí sólový zpěv. Stejně jako u samičí vokalizace duetové zpěvy obvykle trvají méně než 30 minut (Geissmann, 2002).

Zdá se, že giboni jsou schopni rozpoznat „great-call“ jiných druhů a následně na ně reagovat. V zajetí mohou být duetové zpěvy produkovány páry, které jsou tvořeny samci a samicemi rozdílných druhů gibbonů, jako např.: gibbon kápořý (*Hylobates pileatus*) + gibbon lar (*Hylobates lar*), gibbon tmavoruký (*Hylobates agilis*) + gibbon Müllerův (*Hylobates muelleri*), gibbon kápořý (*Hylobates pileatus*) + gibbon zlatolící (*Nomascus gabriellae*) nebo samec gibona lar (*Hylobates lar*) + samice gibona stříbrného (*Hylobates moloch*). U těchto smíšených párů gibbonů bylo zaznamenáno, jak produkují typické „great call sekvence“ zakončené samčími „multi-modulačními“ frázemi. Obzvláště zajímavý je výskyt duetu u páru gibbonů, který je uveden jako poslední. Tento duet prokazuje, že samice gibona stříbrného (*Hylobates moloch*) mohou svými „great call“ vyvolat u samců jiných druhů gibbonů odpověď v podobě „multi-modulační“ fráze. Pozoruhodné je, že u samců vlastního druhu tuto reakci nevyvolávají. Tento duet tedy značí, že samice gibona stříbrného (*Hylobates moloch*) mohou produkovat typické duetové zpěvy, přestože páry složené výhradně ze samic a samců gibona stříbrného (*Hylobates moloch*) duety netvoří (Geissmann, 2002).

### 3.4 Vokalizace u gibonů rodu *Nomascus*

Vokalizace gibonů rodu *Nomascus* je charakteristická některými jedinečnými vlastnostmi, kterými se odlišuje od ostatních druhů gibonů (Geissmann et al., 2000). Jedinci, kteří žijí v páru, typicky produkují pouze duetové zpěvy. Jedná se o velice stereotypní vzor vokalizace, který se u gibonů rodu *Nomascus* označuje jako „great call sekvence“ nebo „nepravý duet“ (Geissmann, 2002). Zdá se, že sólové zpěvy jsou produkovány pouze nespářenými jedinci. Častěji byl tento druh vokalizace zaznamenán u samců než u samic. Naproti tomu u gibonů rodu *Hylobates* mohou spáření samci produkovat jak sólové zpěvy, tak duetové zpěvy (nebo produkují samci i samice sólové zpěvy) (Geissmann et al., 2000). Kromě toho giboni rodu *Nomascus* vykazují nejvyšší stupeň pohlavně specifického určení vokalizace ze všech druhů gibonů (Geissmann, 2002). Dospělí giboni rodu *Nomascus* zpravidla produkují pouze pohlavně specifické noty. Výjimky se mohou vyskytnout jen velmi vzácně (Schilling, 1984; Geissmann et al., 2000). Vokální vzor samic a samců gibonů rodu *Nomascus* obsahuje zcela odlišné soubory not a frází. To znamená, že na rozdíl od ostatních druhů gibonů dospělí samci neprodukují žádné noty, které produkují samice, a naopak (Geissmann, 2002). Navíc, jak již bylo zmíněno v přechozí kapitole, samice gibonů rodu *Nomascus* jako jediné neprodukují krátké fráze. Jejich vokální vzor se skládá pouze z „great call“ frází nebo jejich částí (Geissmann et al., 2000; Konrad and Geissmann, 2006).

Začátek vokalizace je u gibonů rodu *Nomascus* většinou směřován na dobu bezprostředně po svítání. Někdy může být vokalizace pronášena později v ranních hodinách. Zatímco odpoledne bývá vokalizace gibonů zaznamenána jen zřídka (Geissmann et al., 2000). U všech druhů gibonů rodu *Nomascus* trvá vokalizace přibližně 10 – 13 minut (Lan, 1993; Geissmann et al., 2000). Délka vokalizace se může mírně lišit v závislosti na ročním období. Zdá se, že je vokální projev gibonů o něco delší během období dešťů než v období sucha. Navíc v období dešťů produkují giboni vokalizaci pravidelněji než v období sucha. Během období sucha spotřebují giboni více energie hledáním potravy, čímž se pravděpodobně snižuje množství energie, kterou investují na vokalizaci (Geissmann et al., 2000).

#### 3.4.1 Vokální struktura samic gibonů rodu *Nomascus*

Jak bylo zmíněno výše, samice gibonů rodu *Nomascus* produkují pouze fráze typu „great call“ nebo dokonce jen části (fragmenty) těchto frází. Kompletní „great call“ fráze se



skládají ze tří fází označovaných jako: „oo“ fáze, „bark“ fáze a „twitter“ fáze. Každá „great call“ fráze začíná „oo“ fází, která se skládá z dlouhých not s pomalu rostoucí frekvencí. Pro tyto noty se používá název „oo“ noty (Schilling, 1984 použil označení „fa“ noty) (Konrad and Geissmann, 2006). Během vokální struktury „great call“ se postupně zkracuje délka not a mezer mezi jednotlivými notami, přičemž frekvence se stále zvyšuje (Geissmann, 1995). U samic většiny druhů gibbonů rodu *Nomascus* tímto způsobem přechází „great call“ z první fáze do „bark“ fáze, která je tvořena krátkými notami se strmě rostoucí frekvencí. Tyto noty se nazývají „bark“ noty (nebo „fb“ noty). Poté, co zrychlení vyvrcholí, přecházejí „bark“ noty do poslední fáze „great call“ s klesající frekvencí. Tato fáze je označována jako „twitter“ (nebo „fc“ noty) (Konrad and Geissmann, 2006). Výjimku tvoří samice gibona černochocholátého (*Nomascus nasutus*), které produkují místo „bark“ not a „twitteru“ tzv. „vibrato“ noty (Geissmann et al., 2000).

### 3.4.2 Vokální struktura samců gibbonů rodu *Nomascus*

Plně vyvinutá vokální struktura dospělých samců gibbonů rodu *Nomascus* se obvykle skládá ze tří odlišných typů not. Prvním typem jsou tzv. „boom“ noty (někdy také nazývané jako „ma“ noty), které jsou produkovány během nadechování hrdelního vaku (Konrad and Geissmann, 2006). „Boom“ noty jsou nejhlubší noty samčího vokálního rejstříku. Tyto noty se vyznačují stálou frekvencí (základní frekvence je nižší než 0,8 kHz) (Geissmann et al., 2000). Většina samců gibbonů rodu *Nomascus* produkuje „boom“ noty jako jednotlivé noty. Zatímco ostatní noty obsažené v samčí vokální struktuře bývají pronášené v krátkých sériích nebo frázích (Konrad and Geissmann, 2006). Ve vokálním rejstříku některých druhů gibbonů rodu *Nomascus* „boom“ noty chybí (Geissmann et al., 2000). Dalším typem jsou tzv. „aa“ noty, nazývané také jako „staccato“ noty (nebo „mb“ noty). Jedná se o krátké noty, které se poměrně monotónně opakují. Nejnápadnější část samčí vokalizace tvoří multi-modulační fráze („mc“ noty) (Konrad and Geissmann, 2006). Multi-modulační fráze se skládají ze sérií vysoce frekvenčně modulovaných not. Dospělí samci rovněž produkují „multi-modulační“ frázi („coda“) při vyvrcholení samčí vokální struktury „great call“ nebo krátce po něm. Kompletní a nepřerušovaná samčí vokalizace pokračuje produkcí všech tří typů not ve stejném pořadí (Geissmann et al., 2000).

### 3.4.3 „Great call sekvence“

Během duetové vokalizace u gibbonů rodu *Nomascus* samec nepřetržitě produkuje výše zmíněné tři typy not („boom“ noty, „staccato“ noty a multi-modulační fráze). Tyto noty jsou

pronášeny opakovaně a obvykle ve stejném pořadí. Jakmile začne samice produkovat „great call“ fráze, samec přeruší svou vokalizaci. Znovu se samec zapojuje na konci „great call“, na které odpovídá prostřednictvím „multi-modulační“ fráze (coda). Poté samec opět pokračuje produkcí jednotlivých částí své vokální struktury (Konrad and Geissmann, 2006).

#### **3.4.4 Vokalizace u gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*)**

Vokální struktura samců gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) se skládá ze sérií „staccato“ not a multi-modulačních frází. Samci tohoto druhu jsou ojedinelí tím, že neprodukují „boom“ noty. „Staccato“ noty („aa“ noty) jsou pronášeny velmi jemně a často v nepravidelných intervalech. Zatímco u ostatních druhů gibbonů rodu *Nomascus* jsou tyto noty produkovány hlasitě a v rytmičtějším intervalech. První nota multi-modulační fráze začíná u samců gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) dlouhým úsekem klesající frekvence. Extrémně rychlé změny frekvenční modulace se u tohoto druhu gibbonů vyskytují pouze na druhé notě multi-modulační fráze. Kdežto u ostatních druhů gibbonů rodu *Nomascus* se mohou objevovat také na třetí notě. U samců gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) jsou tyto změny ve frekvenci mimořádně rychlé na rozdíl od ostatních druhů gibbonů tohoto rodu, u kterých jsou frekvenční modulace mnohem pomalejší (Geissmann et al., 2000).

Stejně jako u ostatních druhů gibbonů rodu *Nomascus* produkuje samice gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) pouze „great call“ fráze (Konrad and Geissmann, 2006). U jednotlivých druhů gibbonů tohoto rodu se liší počet not, ze kterých se „great call“ skládá. U samic gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) je obvykle vokální struktura „great call“ složena přibližně z 5 – 13 not, přičemž každá nota začíná rostoucí frekvencí. Noty začínají na vyšší frekvenci než u gibona černého (*Nomascus concolor*) a gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) (Geissmann et al., 2000).

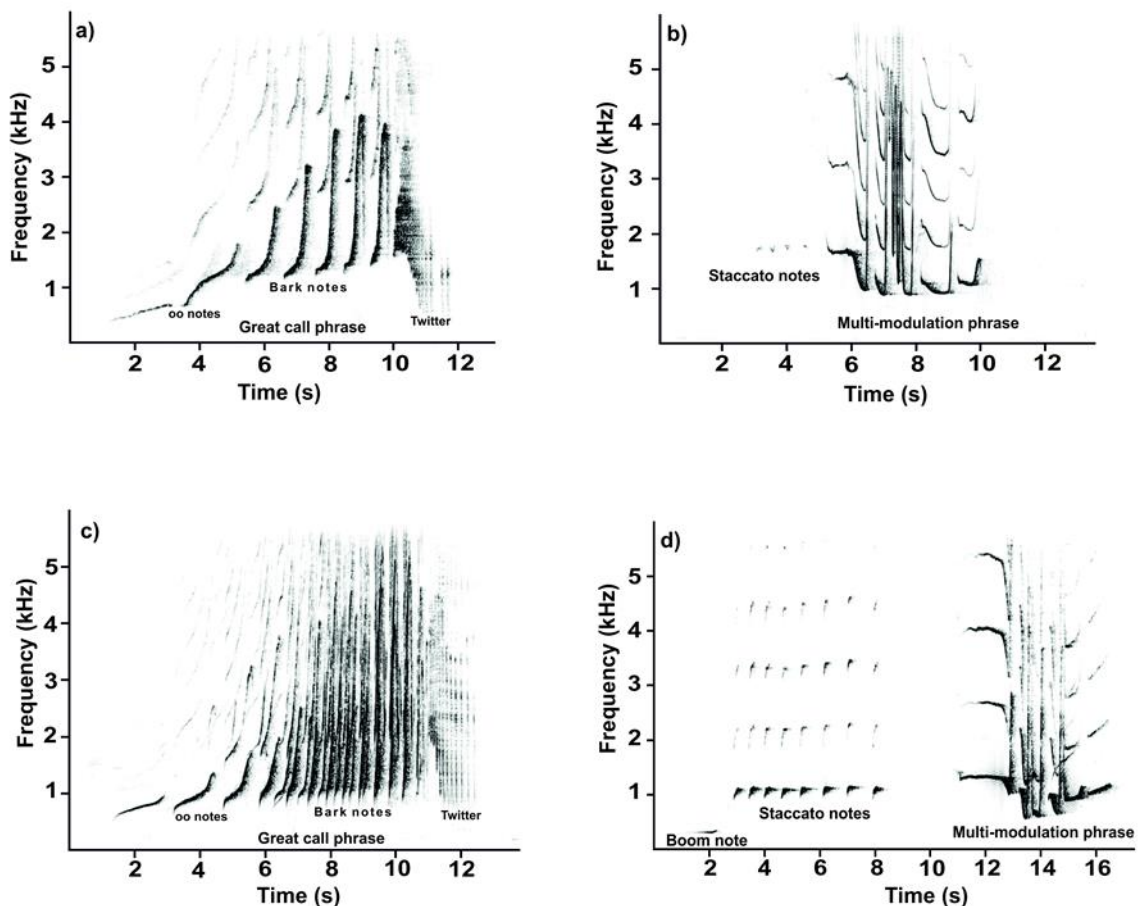
#### **3.4.5 Vokalizace u gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*)**

Kompletní vokální struktura samců gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) se skládá ze všech tří typů not („boom“ noty, „staccato“ noty, multi-modulační fráze) podobně jako u většiny druhů gibbonů rodu *Nomascus*. U některých jedinců tohoto druhu mohou být „boom“ noty produkovány v krátkých sériích složených až ze čtyř not. Tento jev je však poměrně vzácný. První nota multi-modulační fráze má na začátku, na rozdíl od gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*), dlouhý úsek stabilní frekvence. U samců gibona bělolícího

(*Nomascus leucogenys*) se rychlé a opakované změny frekvenční modulace objevují na druhé a často i na třetí notě multi-modulační fráze (Geissmann et al., 2000).

Vokální rejstřík samic zahrnuje rovněž pouze „great call“ fráze (Konrad and Geissmann, 2006). U dospělých samic gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) se obvykle kompletní vokální struktura „great call“ skládá z 15 – 30 not (nanejvýš může obsahovat 39 not). Podobně jako u gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) noty začínají rostoucí frekvencí. Jejich počet je však u „great call“ gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) mnohem větší (Geissmann et al., 2000; Konrad and Geissmann, 2006).

**Obrázek 8:** Spektrogramy zobrazují vokální strukturu u gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) a u gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*): a) samice gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*), b) samec gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*), c) samice gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*), d) samec gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) (převzato z Hradec, 2016)



### 3.5 Ontogeneze vokalizace u gibbonů rodu *Nomascus*

Pro všechny druhy gibbonů je charakteristická produkce druhově a pohlavně specifické vokalizace. Jejím významem se v minulosti zabývala řada studií (např. Schilling, 1984; Geissmann, 1995; 2002). Navzdory tomu zatím není známo, jak druhově a pohlavně specifická vokální struktura gibbonů vzniká. Dosud nejsou známy mechanismy ontogenetického vývoje vokalizace gibbonů ani způsob rozvoje pohlavně specifických vokálních vzorů (Hradec et al., 2016). Na toto téma vzniklo zatím jen velmi málo studií.

Merker and Cox (1999) studovali po dobu více než dvou let vývoj vokalizace u nedospělé samice gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*). Nedospělá samice produkovala „great call“ v duetu se svou matkou. Ve své studii popsali vznik a vývoj vokální struktury „great call“, ke kterým během studie u mladé samice docházelo. Později Koda et al. (2013) věnovali pozornost společným vokálním projevům mezi matkami a dcerami gibona agilisa (*Hylobates agilis*). Během svého výzkumu zaznamenali, že se mladé samice, stejně jako v předchozí studii, pravidelně zapojovaly k vokalizaci svých matek a synchronně produkovaly „great call“. Autoři usuzují, že tato společná vokalizace s matkami slouží mladým samicím ke zdokonalování jejich vokální struktury „great call“. Kromě toho výsledky studie naznačují, že se snižujícím se počtem duetů mezi matkou a dcerou se zvyšuje sociální nezávislost nedospělé samice.

O ontogenezi vokalizace u samců gibbonů je rovněž známo jen velmi málo informací. Několik studií však přineslo pozoruhodné údaje o tom, že i nedospělí samci jsou schopni produkovat samičí části vokalizace (Schilling, 1984; Geissmann et al., 2000; Koda et al., 2014; Hradec, 2016; Hradec et al., 2016; 2017). Schilling (1984) zmiňuje toto chování u mladých samců gibona černého (*Nomascus concolor*). Toto zjištění přineslo nové otázky ohledně vývoje vokalizace u gibbonů. Naznačuje, že by samičí vokální vzor mohl být součástí vývojového procesu pohlavně specifické vokalizace jak u samic, tak u samců. Později Geissmann et al. (2000) zaznamenali několik nedospělých samců a samic gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) a gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*), jak produkují krátké fráze podobné „great call“ společně s „great call“ své matky. Ve stejné studii pozorovali produkci samičí vokální struktury nedospělými samci také u několika druhů rodu *Hylobates* a u siamanga (*Symphalangus syndactylus*). Rovněž Koda et al. (2014) ve své studii zachytili dva mladé samce rodu *Hylobates* (gibona agilisa (*Hylobates agilis*) a gibona lar (*Hylobates*

lar)), jak produkují „great call“. Nicméně, autoři studie polemizují nad tím, zda se nejedná o abnormální chování a podotýkají, že jsou zapotřebí další studie, které by mohly objasnit vývoj vokalizace u samců gibbonů.

Nejnovější poznatky v této oblasti popisuje Hradec (2016) ve své doktorské práci, zaměřené na ontogenezi vokalizace u gibbonů rodu *Nomascus*. Tomuto tématu je věnováno také několik vědeckých článků od stejného autora (Hradec et al., 2016; 2017; in preparation). Během studie Hradec (2016) zaznamenal, že juvenilní samec gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) a juvenilní a adolescentní samci gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) pravidelně produkovali samičí vokální struktury „great call“ v duetu se svými matkami. „Great call“ vydávané samci se lišily od plně vyvinutých frází „great call“ dospělých samic. Na základě pozorování se autor domnívá, že schopnost produkovat samičí „great call“ se u nedospělých samců vyskytuje po druhém roce života. Přesná doba, kdy se u nedospělých samců tato schopnost objeví, však zatím není známa. Navíc autor usuzuje, že produkce samičí vokální struktury nedospělými samci neznačí abnormální chování. Naopak se zdá, že je toto vokální chování součástí vývojové fáze samců.

Jaký je význam produkce samičích frází „great call“ mladými samci není dosud známo. Zdá se, že napodobování samičí vokální struktury „great call“ nedospělými jedinci obou pohlaví by mohlo sloužit jako jakýsi nástroj k procvičování vokalizace. Společná vokalizace s matkou by tak mohla pomáhat nedospělým gibbonům při vývoji svého vokálního rejstříku (Hradec et al., 2016). Kromě toho by toto vokální chování mohlo umožňovat nedospělým samcům zapojit se ke společné vokalizaci s ostatními členy skupiny. Pokud by mladí samci produkovali samičí vokalizaci, mohli by být pravděpodobně napadeni svým otcem. Takto dávají dospělému samci najevo, že nepředstavují konkurenci v podobě dospělého samce (Hradec, 2016).

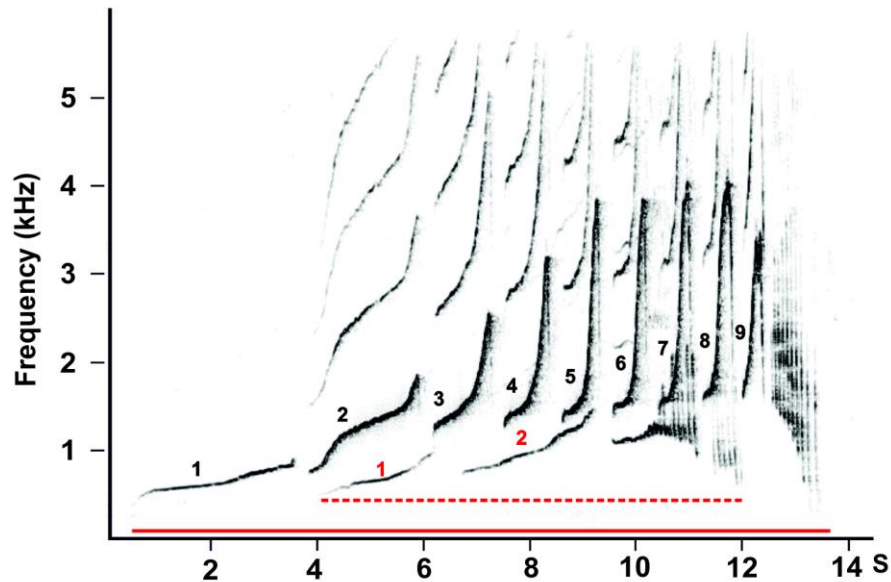
Mimoto Hradec (2016) ve své práci přináší první popis vývoje samičí vokální struktury u gibbonů rodu *Nomascus*. Tento vývojový proces byl sledován u adolescentního samce gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) a u adolescentních samců gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*). Výsledky studie ukazují, že k rozvoji samičí vokální struktury dochází u adolescentních samců po pátém roce života. Zdá se, že je proces ontogenetického vývoje samičí vokalizace ovlivněn fyziologickými změnami a růstem vokálního traktu u nedospělých samců. Během studie autor zaznamenal, že se samci snažili samičí vokalizaci pravidelně „nacvičovat“. Mladí samci produkovali vokalizaci samostatně v podobě sólových zpěvů, vždy až po vokalizaci rodičů. Na rozdíl od samičí vokální struktury „great call“, kterou nedospělí samci produkují v duetu s matkou. Navíc na základě pozorování Hradec (2016) uvádí, že

adolescentní samci produkovali samčí vokalizaci na místě v ubikaci, kde obvykle neprodukovali své duetové zpěvy rodiče. Ohledně ontogenetického vývoje samčí vokalizace u gibbonů se však stále nabízí řada otázek, pro jejichž objasnění jsou zapotřebí další studie.

### **3.5.1 Produkce samičí vokalizace u nedospělých (juvenilních a adolescentních) samců gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*)**

Jak již bylo zmíněno výše, o produkci samičí vokalizace nedospělými samci gibbonů se zmiňuje více autorů (Schilling, 1984; Geissmann et al., 2000; Koda et al., 2014). Avšak popis tohoto vokálního chování u nedospělých (juvenilních a adolescentních) samců gibbonů rodu *Nomascus* přináší až nejnovější studie. Produkce samičí vokální struktury byla studována u dvou juvenilních a dvou adolescentních samců gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*). Nedospělí samci produkovali samičí vokalizaci v duetu se svou matkou (Obrázek 9). Výsledky studie naznačují, že „great call“ vydávaný samci je jednodušší než plně rozvinutá vokální struktura dospělých samic. Navíc srovnání s výsledky dřívější studie ukazuje, že vývoj samičí struktury „great call“ probíhá u nedospělých samců a samic gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) odlišně. „Great call“ nedospělých samců gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) se skládaly z menšího počtu not (slabik) než u matky. Dále se „great call“ lišily začátkem frekvence první a poslední slabiky. U samců byl začátek frekvence první slabiky vyšší a začátek frekvence poslední slabiky nižší než u dospělé samice. Z výsledků také vyplývá, že samci začali vydávat vokalizaci až 3 sekundy po začátku vokalizace svých matek (toto zpoždění je označováno jako hodnota „delay“) (Hradec, 2016; Hradec et al., 2017). Kdežto nedospělá samice začala produkovat vokalizaci asi 1 sekundu po začátku vokalizace matky (Merker and Cox, 1999). Kromě toho bylo zaznamenáno, že výskyt poslední fáze „great call“, tzv. „twitter“, ve vokalizaci je ovlivněn věkem samců. Výsledky studie značí, že je „twitter“ nepravidelně obsažen v „great call“ nedospělých samců od tří let života. V samičí vokalizaci juvenilních samců se „twitter“ vyskytuje jen výjimečně. Zatímco u adolescentních samců je součástí téměř každé samičí vokální struktury „great call“ (Hradec, 2016; Hradec et al., 2017). Nedospělá samice pravidelně produkovala „twitter“ dříve, a to ve 32 měsících věku (Merker and Cox, 1999).

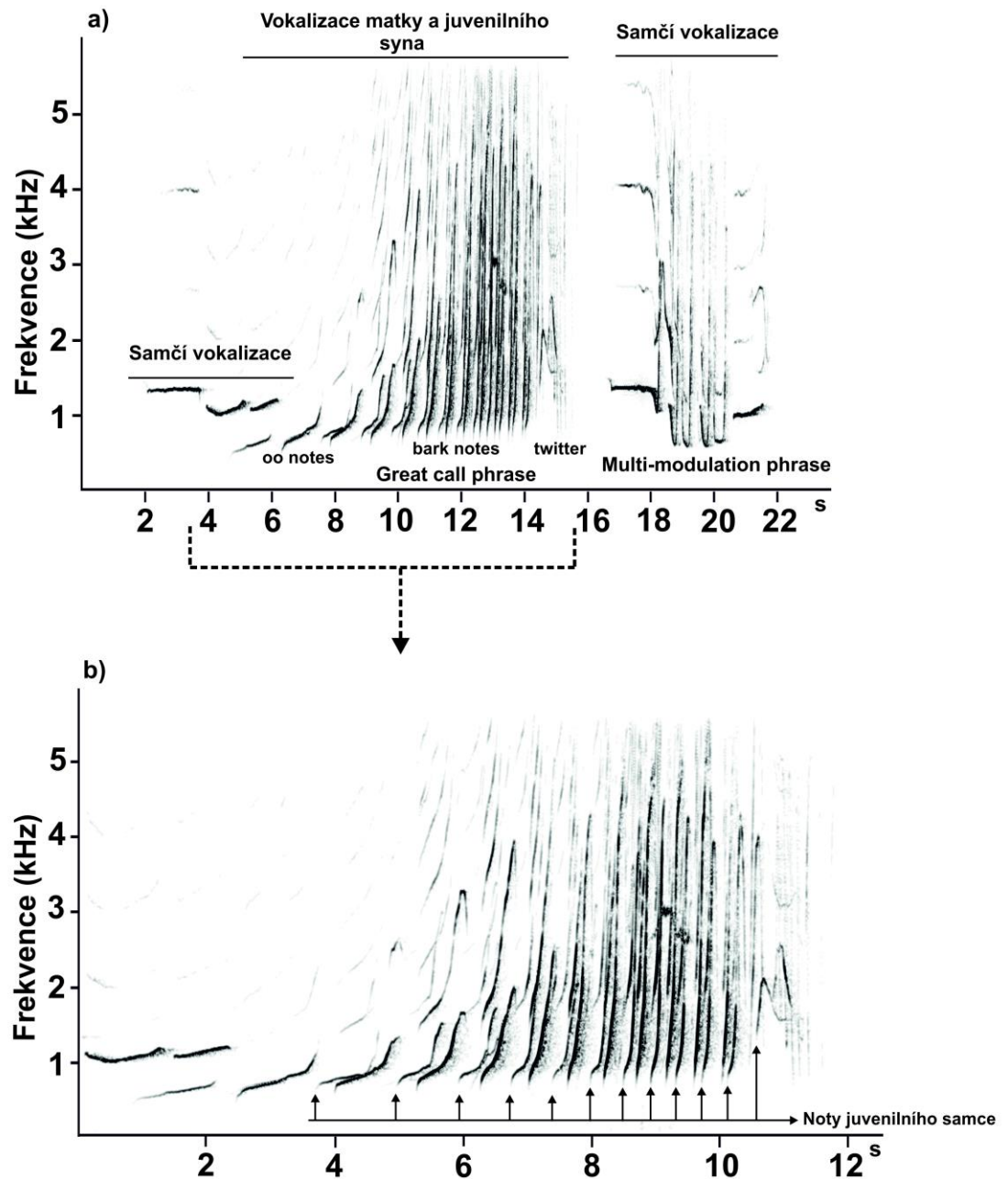
**Obrázek 9:** Spektrogram ukazuje produkci samičí vokalizace u nedospělého samce gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*). Přerušovaná čára představuje noty „great call“ nedospělých samců, plná čára představuje noty „great call“ matky (převzato a upraveno Hradec, 2016)



### 3.5.2 Produkce samičí vokalizace u juvenilního samce gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*)

Výsledky studie samičí vokalizace u juvenilního samce gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) jsou velmi podobné jako u nedospělých samců gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*). Juvenilní samec gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) rovněž pravidelně produkoval samičí vokalizaci v duetu s matkou (Obrázek 10). Začátek této vokalizace vždy iniciovala matka. Juvenilní samec se následně pokoušel samičí vokální strukturu napodobit. Během studie bylo zaznamenáno celkem 163 „great call“ produkovaných dospělou samicí gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*), z nichž 157 „great call“ bylo doprovázeno vokalizací nedospělého syna. Na začátku výzkumu samec produkoval své noty mezi notami matky. Kdežto koncem studie noty produkované juvenilním samcem těsně kopírovaly noty dospělé samice (Hradec, 2016; Hradec et al., 2016).

**Obrázek 10:** Spektrogramy zobrazují produkci samičí vokalizace u juvenilního samce gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) v duetu s matkou (převzato z Hradec et al., 2016)



### 3.5.3 Produkce samčí vokalizace u adolescentních samců gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*)

Jak bylo uvedeno výše, první popis ontogenetického vývoje samčí vokální struktury u gibbonů rodu *Nomascus* uvádí ve své doktorské práci Hradec (2016). Autor studoval produkci samčí vokalizace u dvou adolescentních samců gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*). Výsledky studie naznačují, že se samčí vokální struktura u adolescentních samců postupně

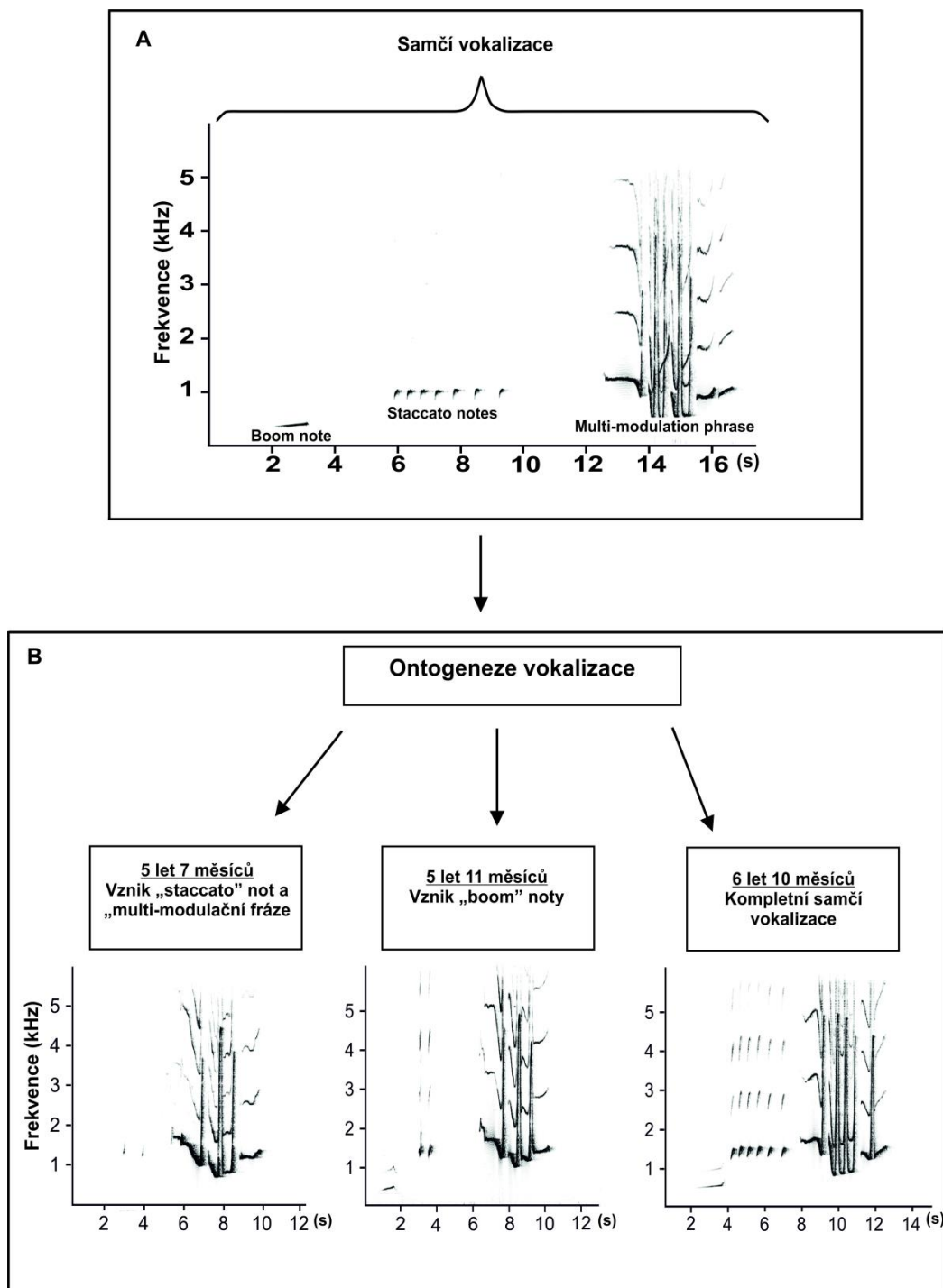


vyvíjí až do doby, kdy odpovídá plně rozvinuté vokalizaci dospělých samců. Ve vokální struktuře adolescentních samců gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) se během studie vyvinuly pouze multi-modulační fráze. Produkce „staccato“ not nebyla u samců zaznamenána. Na toto téma připravují Hradec et al. (in preparation) také vědecký článek.

#### **3.5.4 Produkce samčí vokalizace u adolescentního samce gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*)**

Na základě výsledků studie Hradec (2016) zjistil, že jednotlivé noty a fráze samčí vokální struktury se u adolescentního samce gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) vyvíjí v jiném pořadí, než v jakém jsou produkovány ve vokální struktuře dospělých samců (Obrázek 11). Kompletní vokální struktura dospělých samců se skládá ze stereotypně se opakujících tří typů not („boom“ noty, „staccato“ noty, multi-modulační fráze). Naproti tomu adolescentní samec produkoval na začátku ontogenetického vývoje nejprve „staccato“ noty a multi-modulační frázi. O čtyři měsíce později začal studovaný samec produkovat „boom“ noty. Ke konci studie připomínal vokální projev adolescentního samce plně vyvinutou samčí vokalizaci.

**Obrázek 11:** Ontogenetický vývoj samčí vokalizace u adolescentního samce gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*). A) vokální struktura dospělého samce, B) vývoj jednotlivých vokálních struktur u adolescentního samce (převzato z Hradec, 2016)



## 4 Závěr

Bakalářská práce popisuje na základě dostupné vědecké literatury vokalizaci u gibbonů rodu *Nomascus*. Pro všechny druhy gibbonů je charakteristická produkce druhově a pohlavně specifické vokalizace. Míra vyjádření pohlavně specifických znaků vokalizace se však liší v závislosti na příslušném rodu gibbonů. Nejvyšší stupeň pohlavní specifičnosti vykazují ve své vokální struktuře giboni rodu *Nomascus*. Vokální vzor dospělých samic a samců obsahuje zcela odlišné soubory not a frází. Plně vyvinutá vokální struktura dospělých samců gibbonů rodu *Nomascus* se u většiny druhů skládá ze tří odlišných typů not („boom“ noty, „staccato“ noty a multi-modulační fráze). Naproti tomu dospělé samice gibbonů rodu *Nomascus* produkují pouze fráze „great call“ nebo dokonce jen části (fragmenty) těchto frází. Kompletní „great call“ fráze se skládají ze tří fází, označovaných jako: „oo“ fáze, „bark“ fáze a „twitter“ fáze. Pro rod *Nomascus* je charakteristické, že spáření samci a samice produkují pouze duetové zpěvy, nazývané jako „great call sekvence“, zatímco sólové zpěvy jsou vydávány pouze jedinci, kteří nežijí v páru.

O ontogenetickém vývoji vokalizace u gibbonů rodu *Nomascus* je zatím známo jen velmi málo informací. Nejnovější studie naznačují, že vývoj vokálních struktur u nedospělých samců tohoto rodu zahrnuje dvě fáze. V první fázi ontogeneze produkují nedospělí (juvenilní a adolescentní) samci samičí vokalizaci „great call“ v duetu se svou matkou. Přičemž „great call“ produkovaný samci je jednodušší než plně rozvinutá vokální struktura „great call“ matky. Druhá fáze nastává po pátém roce života, kdy se u nedospělých (adolescentních) samců začíná vyvíjet samčí vokální struktura. Samčí vokalizaci produkují nedospělí samci samostatně v podobě sólových zpěvů. I přes dosud zjištěné poznatky jsou stále zapotřebí další studie, které by přinesly podrobnější informace o procesu vývoje vokalizace gibbonů.

## 5 Seznam literatury

- Bradley, B. J., Mundy, N. I. 2008. The primate palette: the evolution of primate coloration. *Evolutionary Anthropology Issues, News, and Reviews*. 17. 97–111.
- Brockelman, W. Y., Schilling, D. 1984. Inheritance of stereotyped gibbon calls. *Nature*. 312. 634-636.
- Brockelman, W. Y., Reichard, U., Treesucon, U. Raemaekers, J. J. 1998: Dispersal, pair formation and social structure in gibbons (*Hylobates lar*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*. 42. 329-339.
- Carbone, L., Harris, R. A., Gnerre, S., Veeramah, K. R., Lorente-Galdos, B., Huddleston J. et al. 2014. Gibbon genome and the fast karyotype evolution of small apes. *Nature*. 513. 195–201.
- Dal Pra, G., Geissmann, T. 1994. Behavioural development of twin siamangs (*Hylobates syndactylus*). *Primates*. 35. 325-342.
- Delgado, R. A. 2006. Sexual selection in the loud calls of male primates: signal content and function. *International Journal of Primatology*. 27. 5–25.
- Dielentheis, T. F., Zaiss, E., Geissmann, T. 1991. Infant care in a family of siamangs (*Hylobates syndactylus*) with twin offspring at Berlin Zoo. *Zoo Biology*. 10. 309-317.
- Dooley, H., Judge, D. 2007. Vocal responses of captive gibbon groups to a mate change in a pair of white-cheeked gibbons (*Nomascus leucogenys*). *Folia Primatologica*. 78. 228–239.
- Duckworth, J. W. 2008. Preliminary gibbon status review for Lao PDR 2008. *Fauna & Flora International Indochina Programme*.
- Fan, P. F., He, Kai., Chen, Xing., Ortiz, Alejandra., Zhang, Bin., Zhao, Chao., Li, Y. Q., Zhang, H. B., Kimock, C., Wang, W. Z., Groves, C., Turvey, S. T., Roos, Ch., Helgen, K. M.,

- Jiang, X. L. 2017. Description of a new species of Hoolock gibbon (Primates: Hylobatidae) based on integrative taxonomy. *American Journal of Primatology*. 9999:e22631.
- Fan, P. F., Jiang, X. L., Liu, C. M., Luo, W. S. 2006. Polygynous mating system and behavioural reason of black crested gibbon (*Nomascus concolor jingdongensis*) at Dazhaizi, Mt Wuliang, Yunnan, China. *Zoological Research*. 27. 216–220.
- Fischer, J. O., Geissmann, T. 1990. Group harmony in gibbons: comparison between white-handed gibbon (*Hylobates lar*) and siamang (*H. syndactylus*). *Primates*. 31. 481 – 494.
- Fleagle, J. G. 2013. Primate adaptation and evolution. Academic Press. New York. p. 464. ISBN: 9780123786326.
- Geissmann, T. 1983. Female capped gibbon (*Hylobates pileatus* Gray 1891) sings male song. *Journal of Human Evolution*. 12. 667-671.
- Geissmann, T. 1991. Reassessment of age of sexual maturity in gibbons (*Hylobates* spp.). *American Journal of Primatology*. 23. 11-22.
- Geissmann, T. 1993. Evolution of communication in gibbons (Hylobatidae). Ph.D. dissertation. Zürich University. Zürich.
- Geissmann, T. 1995. Gibbon systematics and species identification. *International Zoo News*. 42. 467–501.
- Geissmann, T. 2000. Gibbon songs and human music in an evolutionary perspective. In: Wallin, N. L., Merker, B., Brown, S. (eds.). *The Origins of Music*. MIT Press, Cambridge, Massachusetts. p. 103-123. ISBN: 0262731436.
- Geissmann, T. 2002. Duet-splitting and the evolution of gibbon songs. *Biological Reviews*. 77. 57-76.
- Geissmann, T. 2007. Status reassessment of the gibbons: results of the Asian primate red list workshop 2006. *Gibbon Journal*. 3. 5–15.

Geissmann, T. 2014. Gibbons – Die singenden Menschenaffen / Gibbons – The singing apes. Anthropologisches Institut und Museum der Universität Zürich und Gibbon Conservation Alliance. Zürich. p. 48. ISBN: 9783033044753.

Geissmann, T., Dang, N. X., Lormée, N., Momberg, F. 2000. Vietnam primate conservation status review 2000. Part 1: Gibbons. Fauna & Flora International Indochina Programme. Hanoi. p. 139. ISBN: 1903703034.

Goodman, M., Porter, C. A., Czelusniak, J., Page, S. L., Schneider, H., Shoshani, J., Gunnell, G., and Groves, C. P. 1998. Toward a phylogenetic classification of primates based on DNA evidence complemented by fossil evidence. *Molecular phylogenetics and evolution*. 9. 585–598.

Groves, C. P. 1993. Speciation in living hominoid primates. In: Kimbel, W. H., Martin, L. B. (eds). *Species, species concepts, and primate evolution*. Plenum Press. New York. p. 109–121.

Groves, C. P., Wang, Y. 1990. The gibbons of the subgenus *Nomascus* (Primates, Mammalia). *Zoological Research*. 11. 147–154.

Hradec, M. 2016. Ontogeneze vokalizace u gibbonů rodu *Nomascus*. Doktorská disertační práce. Česká zemědělská univerzita v Praze. Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů. Praha. 57 s.

Hradec, M., Bolechová, P., Svobodová, I. 2016. Production of a female-specific great call in an immature male gibbon, the *Nomascus* genus. *Primates*. 57. 445-448.

Hradec, M., Bolechová, P., Svobodová, I. Development male-specific vocalization in southern yellow-cheeked gibbons (*Nomascus gabriellae*). (in preparation).

Hradec, M., Linhart, P., Bartoš, L., Bolechová, P. 2017. The traits of the great calls in the juvenile and adolescent gibbon males *Nomascus gabriellae*. *PLoS ONE*. 12 (3). e0173959.

- Chan, B. P. L., Fellowes, J. R., Geissmann, T., Zhang, J. 2005. Hainan gibbon status survey and conservation action plan, version 1. Kadoorie Farm & Botanic Garden. Hong Kong. p. 36. ISBN: 962-8869-27-2.
- Chan, Y. C., Roos, C., Inoue-Murayama, M., Inoue, E., Shih, C. C., Pei, K. J. C., Vigilant, L. 2013. Inferring the evolutionary histories of divergences in *Hylobates* and *Nomascus* gibbons through multilocus sequence data. *BMC Evolutionary Biology*. 13. 82.
- Chatterjee, H. J., Ho, S. Y., Barnes, I., Groves, C. 2009. Estimating the phylogeny and divergence times of primates using a supermatrix approach. *BMC Evolutionary Biology*. 9. 259.
- Koda, H., Lemasson, A., Oyakawa, C., Rizaldi, Pamungkas, J., Masataka, N. 2013. Possible role of mother–daughter vocal interactions on the development of species-specific song in gibbons. *PLoS One*. 8. e71432.
- Koda, H., Oyakawa, C., Kato, A., Shimizu, D., Rizaldi, Koyama, Y., Hasegawa, S. 2014. Immature male gibbons produce female-specific songs. *Primates*. 55.13–17.
- Konrad, R., Geissmann, T. 2006. Vocal diversity and taxonomy of *Nomascus* in Cambodia. *International Journal of Primatology*. 27. 713–745.
- Lan, D. 1993. Feeding and vocal behaviours of black gibbons (*Hylobates concolor*) in Yunnan: a preliminary study. *Folia Primatologica*. 60. 94-105.
- Merker, B., Cox, C. 1999. Development of the Female Great Call in *Hylobates gabriellae*: A Case Study. *Folia Primatologica*. 70. 97-106.
- Meyer, T. J., McLain, A. T., Oldenburg, J. M., Faulk, C., Bourgeois, M. G., Conlin, E. M., et al. 2012. An Alu-based phylogeny of gibbons (Hylobatidae). *Molecular Biology and Evolution*. 29. 3441–3450.
- Mootnick, A. R. 2006. Gibbon (Hylobatidae) species identification recommended for rescue or breeding centers. *Primate Conservation*. 21. 103-138.

- Mootnick, A. R., Fan, P. 2011. A comparative study of crested gibbons (*Nomascus*). *American Journal of Primatology*. 73. 135-154.
- Müller, S., Hollatz, M., Wienberg, J. 2003. Chromosomal phylogeny and evolution of gibbons (Hylobatidae). *Human Genetics*. 113. 493–501.
- Palombit, R. A. 1997. Inter- and intraspecific variation in the diets of sympatric siamang (*Hylobates syndactylus*) and lar gibbons (*Hylobates lar*). *Folia Primatologica*. 68. 321-337.
- Perelman, P., Johnson, W. E., Roos, C., Seuanez, H. N., Horvath, J. E., Moreira, M. A. M. et al. 2011. A molecular phylogeny of living Primates. *PLoS Genetics*. 7. e1001342.
- Plavcan, J. M. 2012. Body size, size variation, and sexual size dimorphism in early Homo. *Current Anthropology*. 53. 409–423.
- Rawson, B. M., Insua-Cao, P., Ha, N. M., Thinh, V. N., Duc, H. M., Mahood, S., Geissmann, T., Roos, C. 2011. The conservation status of gibbons in Vietnam. *Fauna and Flora International and Conservation International*. Hanoi. p. 138. ISBN: 9781903703298.
- Reichard, U. H., Ganpanakngan, M., Barelli, C. 2012. White-handed gibbons of Khao Yai: social flexibility, complex reproductive strategies, and a slow life history. In: Watts, D. P., Kappeler, P. M. (eds.). *Long-term field studies of primates*. Springer. Berlin. p. 237–258.
- Reichard, U. H., Hirai, H., Barelli, C. 2016. *Evolution of Gibbons and Siamangs*. Springer Science + Business Media. New York. p. 364. ISBN: 9781493956142.
- Roos, C., Geissmann, T. 2001. Molecular phylogeny of the major hylobatid divisions. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 19. 486–494.
- Ruppell, J. C. 2010. Vocal Diversity and Taxonomy of *Nomascus* in Central Vietnam and Southern Laos. *International Journal of Primatology*. 31. 73-94.



- Schilling, D. 1984. Song bouts and duetting in the concolor gibbon. In: Preuschoft, H., Chivers, D., Brockelman, W., Creel, N. (eds.). *The Lesser Apes. Evolutionary and Behavioural Biology*. Edinburgh University Press, Edinburgh. p. 390-403.
- Thinh, V. N., Mootnick, A. R., Geissmann, T., Li, M., Ziegler, T., Agil, M., Moisson, P., Nadler, T., Walter, L., Roos, C. 2010a. Mitochondrial evidence for multiple radiations in the evolutionary history of small apes. *BMC Evolutionary Biology*. 10. 74.
- Thinh, V. N., Mootnick, A. R., Thanh, V., N., Nadler, T., Roos, C. 2010b. A new species of crested gibbon, from the central Annamite Mountain range. *Vietnamese Journal of Primatology*. 4. 1–12.
- Thinh, V. N., Rawson, B., Hallam, C., Kenyon, M., Nadler, T., Walter, L., Roos, C. 2010c. Phylogeny and distribution of crested gibbons (genus *Nomascus*) based on mitochondrial cytochrome b gene sequence data. *American Journal of Primatology*. 72. 1047–1054.
- Tien, D. V. 1983. On the north Indochinese gibbons (*Hylobates concolor*) (Primates: Hylobatidae) in north Vietnam. *Journal of Human Evolution*. 12. 367–372.
- Wilkinson, R. D., Steiper, M. E., Soligo, C., Martin, R. D., Yang, Z., Tavaré, S. 2011. Dating primate divergences through an integrated analysis of palaeontological and molecular data. *Systematic Biology*. 60. 16–31.
- Zihlman, A. L., Mootnick, A. R., Underwood, C. E. 2011. Anatomical contributions to hylobatid taxonomy and adaptation. *International Journal of Primatology*. 32. 865–877.