

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra obecné zootechniky a etologie

Ontogeneze vokalizace u gibbonů rodu *Nomascus*

doktorská disertační práce

Autor: Ing. Michal Hradec

Školitel: prof. Ing. Luděk Bartoš, DrSc.

Praha 2016

Poděkování

Rád bych touto formou poděkoval svému školiteli **Prof. Ing. Lud'ku Bartošovi, DrSc.** za to, že vlivem osudových záležitostí během doktorského studia byl ochotný si mě vzít pod „ochranná křídla“ jako školitel. Dále bych chtěl poděkovat také za to, že do této práce vnesl vědecký náhled prostřednictvím svých letitých zkušeností a za ochotu při statistickém zpracování části dat. Také bych chtěl poděkovat **RNDr. Pavlu Linhartovi, Ph.D.**, za uvedení do bioakustického zpracování.

Můj dík také patří kolegům na katedře a v zoologických zahradách, zvláště **Ing. Petře Bolechové** za hodiny debatování a spolupráce při nekončícím vědeckém studiu, tak fascinujících živočichům, jací jsou giboni rodu *Nomascus*.

V neposlední řadě bych rád poděkoval „in memoriam“ **Doc. Ing. Lukáši Jebavému, CSc.**, za to, že jsi mě vybral.

Čestné prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto práci na téma „**Ontogeneze vokalizace u gibonů rodu *Nomascus***“, vypracoval samostatně a použil jsem pouze pramenů, které cituji a uvádím v příložené bibliografii.

V Praze 16.8.2016

Ing. Michal Hradec

Obsah

1. Literární rešerše	3
1.1. Giboni (<i>Hylobatidae</i>).....	3
1.2. Charakteristika gibbonů rodu <i>Nomascus</i>	8
1.2.1. Gibon bělolící (<i>N. leucogenys</i>) Ogilby, 1840	12
1.2.2. Gibon zlatolící (<i>N. gabriellae</i>) Thomas, 1909	13
1.3. Morfologie vokálního traktu u primátů	14
1.4. Vokalizace gibbonů	15
1.5. Struktura vokalizace u gibbonů rodu <i>Nomascus</i>	18
1.5.1. Akustická struktura samic.....	19
1.5.2. Akustická struktura samců.....	19
1.5.3. „Great call“ sekvence	20
1.5.4. Rozdíl ve vokální struktuře u gibona bělolícího (<i>N.leucogenys</i>) a gibona zlatolícího (<i>N. gabriellae</i>)	20
1.6. Ontogenetický vývoj vokalizace primátů	22
1.7. Ontogenetický vývoj vokalizace gibbonů	23
2. Cíle:.....	25
2.1. Produkce samičí vokalizace u nedospělých (juvenilních a adolescentních) samců gibbonů rodu <i>Nomascus</i>	25
2.2. Ontogenetický vývoj samčí vokalizace	25
3. Hypotézy:	25
3.1. Produkce samičí vokalizace u nedospělých (juvenilních a adolescentních) samců gibbonů rodu <i>Nomascus</i>	25
4. Materiál a metody	26
4.1. Etické prohlášení	26
4.2. Subjekty	26
4.3. Sběr dat	29
4.4. Akustický záznam a analýza	30
4.5. Statistická analýza	33
4.5.1. Vývoj samičí vokalizace „great call“ u nedospělých samců gibbonů zlatolících (<i>N. gabriellae</i>)	33
4.5.2. Ontogenetický vývoj samčí vokalizace u gibona bělolícího (<i>N. leucogenys</i>) a gibbonů zlatolících (<i>N. gabriellae</i>).....	34

5.	Výsledky	35
5.1.	Projev samičí vokalizace u nedospělých samců gibonů rodu <i>Nomascus</i>	35
5.2.	Ontogenetický vývoj samčí vokalizace u gibonů rodu <i>Nomascus</i>	37
6.	Diskuze:	43
7.	Závěr	47
8.	Reference.....	48

Abstrakt

Znalost ontogeneze a vývoje vokalizace u primátů hraje klíčovou roli v pochopení evoluce jazyka a řeči u lidí. Na rozdíl od velkých lidoopů, giboni produkují velice hlasitý vokální projev, který zahrnuje komplex druhově a pohlavně specifické vokalizace. Řada studií v minulosti se věnovala výzkumu akustického vzoru u dospělých jedinců. I přesto, zůstává stále nejasné, kdy a jak se rozvíjí pohlavně-specifický vzor vokalizace gibonů.

Tato práce se zaměřuje na dvě období v ontogenetickém vývoji akustických struktur u samců gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) a u gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*). Výsledky ukázaly, že nejprve nedospělí samci (juvenilní a adolescentní) produkují samičí akustickou strukturu „great call“ v duetu s matkami. Vlastnosti „great call“ nedospělých samců se lišily ve spektro-temporálních parametrech od „great call“ u matek. Nejvýraznějším rozdílem mezi juvenilními a adolescentními samci při produkci samičí vokalizaci byla přítomnost koncové části vokalizace „twitter““. Výsledky ukazují, že „twitter“ byl pravidelnou součástí samičí vokalizace u nedospělých samců okolo čtvrtého roku věku, zatímco u mladších samců byl produkován výjimečně.

Druhé období v ontogenezi vokalizace u adolescentních samců bylo charakteristické tím, že po pátém roku věku začíná vývoj samčí akustické struktury. V tomto období již nebyla pozorována produkce samičí vokalizace „great call“ u žádného ze sledovaných jedinců gibonů rodu *Nomascus*. Výsledky dokládají, že samčí akustické struktury u gibona bělolícího (*Nomascus leucogenys*) se nevyvíjely v pořadí, ve kterém jsou produkovány v akustickém rejstříku dospělého samce. Na začátku studie se vyvinuly staccato noty a „multi-modulační“ fráze, které byly následované po čtyřech měsících vznikem „boom“ noty. Tato noty je produkována v akustickém rejstříku na prvním místě a má nejhlubší frekvenci. Naopak vývoj samčí akustické struktury gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) byl charakteristický jen vývojem multi-modulační fráze a vývoj „staccato“ not nebyl u tohoto druhu během studie zaznamenán. Výsledky podporují interpretaci, že vývoj samčí akustické struktury úzce koresponduje s růstem vokálního traktu a fyziologickými změnami, které souvisejí s dosažením pohlavní dospělosti.

Klíčová slova: *Nomascus*, gibon, ontogeneze, vývoj vokalizace, primáti

Abstract

Knowledge of the ontogeny and development of vocalization in primates play a crucial role in understanding the evolution of the human language. Unlike the great apes, gibbons produce a remarkable vocal performance, which includes complex species- and sex-specific patterns. Many studies in the past focused on research of the acoustic pattern in adult individuals. Yet, it remains unclear how the males develop their sex-specific pattern of vocalization.

This dissertation focuses on two specific periods in the ontogenetic development of acoustic structures in male Northern-white cheeked gibbons (*Nomascus leucogenys*) and Southern-yellow cheeked gibbons (*Nomascus gabriellae*). The results showed that the first time immature males (juvenile and adolescent) produced female acoustically structured "great calls" in duets with their mothers. How the "great call" was structured in immature males differed from the "great call" of their mothers; the difference being in spectro-temporal parameters from. The most significant difference between juvenile and adolescent males in the production of female vocalization was the presence of a "twitter" vocalization towards the end of their call. The results show that the "twitter" was a regular part of female vocalization in juvenile males around four years of age, while younger males produced this vocalization exceptionally. The second period in the ontogeny of vocalization in immature males (adolescent) was characterized by the fact that after five years of age, the development of the male acoustic structure begins. During this period, we did not observe the production of the female vocalization "great call" in any of the monitored *Nomascus* gibbon individuals. Results show that the ontogenetic process of the male song in Northern-white cheeked gibbons (*N. leucogenys*) did not develop in the same sequence as in adults which produced different notes and phrases. The immature male (adolescent male) first time developed the multi-modulation phrase (coda) and the staccato note (syllables) simultaneously at the beginning of this study, but, it was observed that they started producing the boom note four months later. Conversely, the development of the acoustic structure in male Southern-yellow cheeked gibbons (*N. gabriellae*) was characterized only by the development of a multi-modulation phrase. Development of the staccato syllables was not noted in this species during the study. The results support the interpretation that the development of the male acoustic structure closely corresponds to the growth of the vocal tract and physiological changes associated with reaching sexual maturity.

Key words: *Nomascus*, gibbons, ontogeny, development of vocalization, primates

1. Literární rešerše

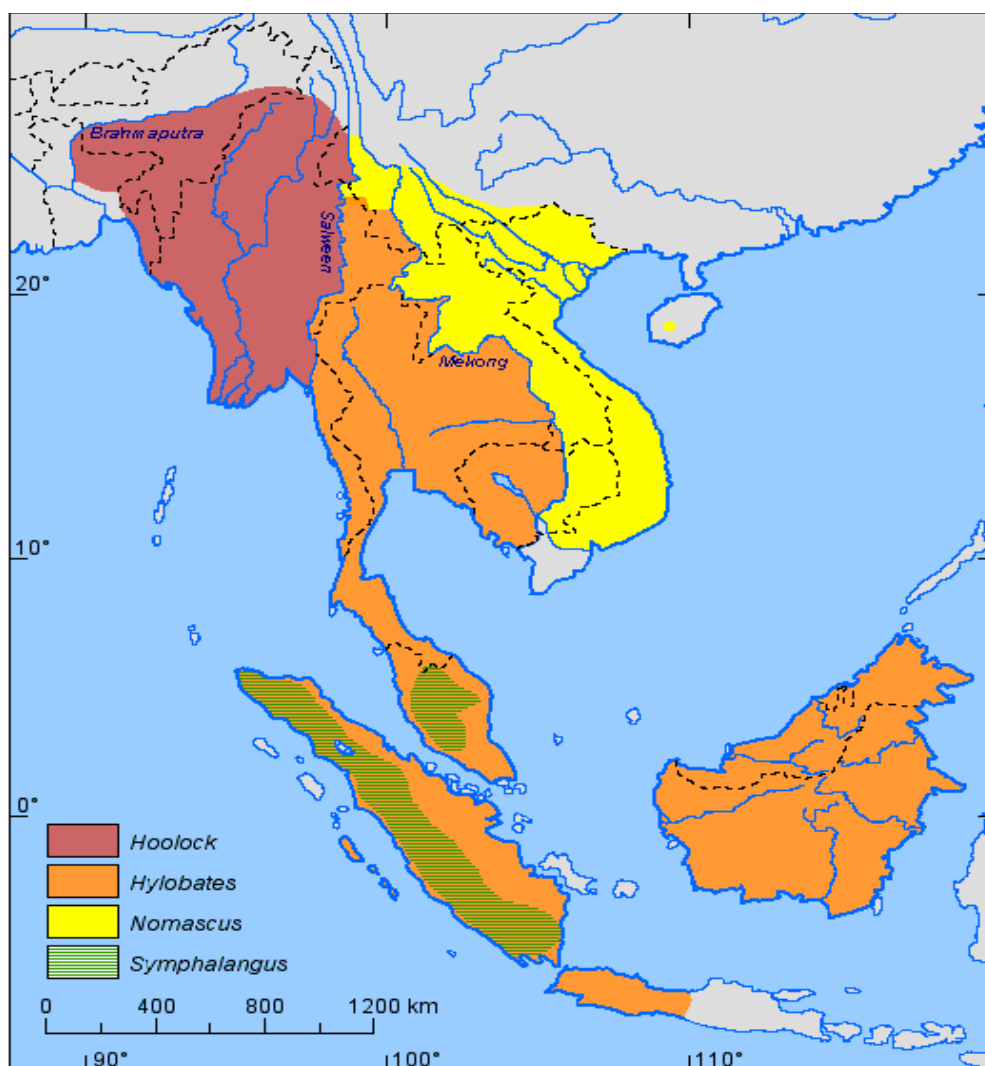
1.1. Giboni (*Hylobatidae*)

Giboni, neboli malí lidoopi, jsou relativně malá, uniformní skupina teritoriálních primátů obývajících areál jihovýchodní Asie (Obrázek 1). Tito primáti se výtečně přizpůsobili životu v korunách stromů. Díky tomu je potravní rejstřík zaměřen na frugivorii a folivorii (Leighton 1987; Geissmann, 1993). Giboni dohromady se šimpanzi, orangutany a gorilami patří do nadčeledi hominoidi (*Hominoidea*) (Obrázek 2). Tato nadčeď se dále dělí na dvě čeledi. Na čeď hominidy (*Hominidae*), která se dále rozpadá na podčeď hominidé (*Homininae*) a orangutani (*Ponginae*). Druhá čeď je reprezentovaná gibony (*Hylobatidae*). Vztah mezi těmito dvěma čeďmi je prozatím nejasný (Roos & Geissmann, 2001; Mittermeier et al., 2013).

Evoluční historie gibbonů vyvolává plno otázek a lze říci, že její interpretace v současnosti je považována za problematickou (Takacs et al., 2005). Z velké části kvůli tomu, že fosilní nálezy této čeledě jsou ve značně omezeném množství. Na základě rekonstrukce několika fosilních nálezů se potenciální předek gibbonů přisuzuje k druhu *Laccopithecus robustus*, který obýval jižní Čínu (Yunnan) v pozdním Miocénu (Ortiz et al., 2015) nebo druh *Dionysopithecus shuangouensis* ze stejné oblasti. Jeho fosilie se datuje do období přelomu Miocenu a Pliocénu (Harding, 2012).

Čeď gibbonů (*Hylobatidae*) se oddělila od linie vedoucí k rodu člověk (*Homo*) před 20 miliony let a samotná čeď se diverzifikovala na jednotlivé rody před 8,9 miliony let (Perelman et al., 2011). Na základě genetických a cytogenetických studií se v současnosti tato čeď dělí do 4 rodů s 19 druhy (Tabulka 1). Každý rod gibbonů se od sebe liší rozdílným počtem chromozomů (karyotyp), DNA sekvencí a strukturou vokalizace (Prouty et al., 1983; Chatterjee, 2006). Současný systematický vztah mezi gibony není zcela ustálen. U některých zástupců jednotlivých rodů se vedou rozsáhlé dizkuse o jejich fylogenetickém vztahu a nadále přetrvává značná nejistota (Geissmann, 2002; Mittermeier et al., 2013).

Obrázek 1: Rozšíření jednotlivých rodů gibbonů (převzato: Geissmann, 2000)

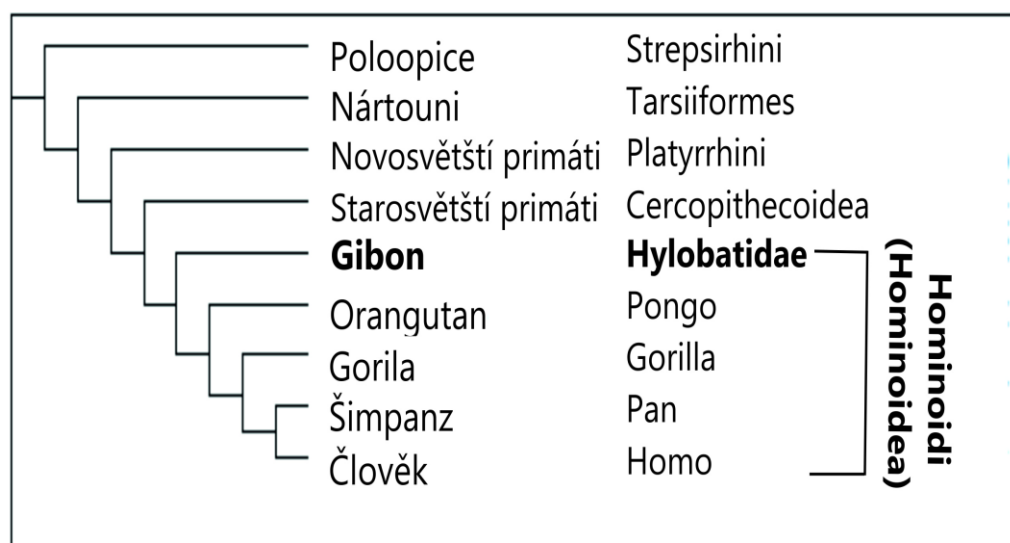


Giboni jsou středně velcí, monomorfní primáti s redukovaným ocasem. Je to skupina homogenních a vysoce specializovaných primátů s vysokou mírou adaptace v celkové anatomii těla (Harding, 2012). Pro život v korunách stromů se giboni adaptovali extrémně protaženými horními končetinami s dlouhou dlaní a prsty, které lépe nesou váhu těla při brachiaci (ručkování). Brachiace je hlavní lokomoce gibbonů, která je efektivně využívána pro pohyb v korunách stromů. Lebka gibbonů je menší a v ústní dutině jsou dlouhé, dýkovité špičáky. Zubní vzorec gibbonů (2123/2123) je shodný se všemi starosvětskými primáty a velkými lidoopy (Zihlman et al., 2011). U gibbonů je přítomen také hrdelní vak, který ovlivňuje kvalitu a produkci vokalizace (Ankel-Simons, 2000). Dobře viditelný je u siamanga (*Symphalangus syndactylus*), u kterého je při plném nafouknutí srovnatelný s velikostí hlavy (Haimoff, 1981). Naopak, informace o přítomnosti hrdelního vaku chybějí u gibona zlatolícího (*Nomascus gabriellae*) a gibona černochocholátého (*Nomascus nasutus*) (Brice Lefaux, ústní sdělení). Zatím však neexistují podrobné studie o funkci a vývoji hrdelního vaku během

ontogeneze vokalizace gibbonů. Současně také chybějí srovnávací studie v rámci celé čeledi *Hylobatidae*.

Giboni mají štíhlý trup s delšími dolními končetinami. U siamangů (*Symphalangus syndactylus*) je druhý a třetí prst na dolní končetině spojen blánou (syndaktilie). I přes značnou uniformitu je hmotnost gibbonů závislá na druhu a je v rozpětí od 5 kg u gibona klosova (*Hylobates klossi*) až do 13 kg u siamanga (*Symphalangus syndactylus*) (Leighton 1987; Geissmann, 1991; Geissmann & Orgeldinger, 1995; Mittermeier et al., 2013).

Obrázek 2: Fylogenetické zařazení gibbonů



Mezi nápadné charakteristiky gibbonů patří zbarvení srsti, které je závislé nejenom na pohlaví, ale i u některých druhů i na věku jedince. Rozeznáváme druhy, u kterých je přítomno jen jedno zbarvení srsti (monochromatismus). Takovéto zbarvení můžeme nalézt u gibona stříbrného (*Hylobates moloch*), gibona klosova (*Hylobates klossii*) nebo Siamanga (*Symphalangus syndactylus*) (Creel & Preuschoft, 1984). Naopak, typickými zástupci odlišného zbarvení mezi pohlavími (dychromatismus) je rod *Nomascus* a *Hollock*. Samci těchto rodů jsou zbarveni černě, zatímco samice mají srst zbarvenou od žluté po oranžovou (Mootnick & Fan, 2011). U těchto rodů je také typické přebarvování srsti mláďat v rámci jednotlivých věkových stádií. Posledním typem zbarvení srsti, které nalézáme u gibbonů, je mnohobarevnost (polychromatismus). Tento typ zbarvení není vázán na pohlaví jedince a typickým představitelem je např. gibbon lar (*Hylobates lar*) (Mittermeier et al., 2013).

Tabulka 1: Současný přehled rodů a druhů gibbonů

Rod	Karyotyp	Druh		
		České jméno	Latinské jméno	Anglické jméno
<i>Hylobates</i> Illiger, 1811	44	není	<i>H. abbotti</i>	Abbott's gray gibbon
		gibon tmavoruký	<i>H. agilis</i>	Black-handed gibbon
		gibon bělobradý	<i>H. albibarbis</i>	Bornean white-bearded gibbon
		není	<i>H. funereus</i>	Northern gray gibbon
		gibon malý	<i>H. klossii</i>	Mentawai (kloss's) gibbon
		gibon běloruký (lar)	<i>H. lar</i>	White-handed gibbon
		gibon stříbrný	<i>H. moloch</i>	Silvery gibbon
		gibon mulleruv	<i>H. muelleri</i>	Muller's bornean gibbon
		gibon káповý	<i>H. pileatus</i>	Capped (pileated) gibbon
<i>Nomascus</i> Miller, 1933	52	není	<i>N. annamensis</i>	Northern yellow-cheeked gibbon
		gibon černý	<i>N. concolor</i>	Western black gibbons
		gibon hainanský	<i>N. hainanus</i>	Hainan black gibbons
		gibon černochocholátý	<i>N. nasutus</i>	Eastern black (cao-vit) gibbons
		gibon zlatolící	<i>N. gabriellae</i>	Southern yellow-cheeked gibbon
		gibon siki	<i>N. siki</i>	Southern white-cheeked gibbon
		gibon bělolící	<i>N. leucogenys</i>	Northern white-cheeked gibbon
<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>Symphalangus</i> Gloger, 1841	50	siamang	<i>S. syndactylus</i>	Siamang

Giboni se řadí většinou mezi monogamní primáty, kteří žijí v rodinných skupinách. Rodinné skupiny jsou tvořené dospělým párem s jedním až čtyřmi potomky. I přes tento fakt byly zaznamenány případy mimo párového páření ze strany obou rodičů s jedinci z okolních skupin (Marshall & Marshall, 1976; Haimoff, 1984; Leighton, 1987). Navíc, studie z volné přírody přináší důkazy i o polygynních a polyandrických skupinách (siamang, gibon lar) (Haimoff, 1986; Lappan 2007; Barelli et al., 2008). Velikost teritoria, které obývá rodina gibbonů, je závislá na velikosti habitatu, přítomnosti okolních skupin gibbonů a na dostupnosti potravních zdrojů. U gibona lara (*H. lar*) v Thajsku je velikost teritoria uváděna okolo 16 ha,

zatímco v Malajsii až 56 ha. U gibona stříbrného (*H. moloch*) z ostrova Jáva nepřesahje velikost teritoria 17 ha, u gibona huloka (*Hoolock Hoolock*) v Bangladeši 45 ha a u siamanga (*S. syndactylus*) v Malajsii i na Sumatře je v rozmezí 30 až 40 ha. (Mittermeier et al., 2013).

Z volné přírody jsou také známé hybridní zóny v rámci překrývajících se lokalit jednotlivých druhů (Hirai et al., 2007). V současnosti se ví, že v mezinárodním parku Khao Yao na území Thajska dochází k hybridizaci mezi gibonem larem (*H. lar*) a gibonem kápoým (*Hylobates pileatus*). Na území Bornea mezi gibonem mullerovým (*Hylobates mulleri*) a gibonem bělobradým (*Hylobates albibarbis*). Pravděpodobně počet hybridizačních zón bude vyšší, avšak prozatím je tento problém vědecky opomíjen (Mittermeier et al., 2013).

Samice gibonů patří k druhům primátů, které nedávají najevo fázi pohlavního cyklu změnou v ano-genitální oblasti (Marshall & Sugardjito, 1986; Choudhury, 1991). Také je velice problematické určit graviditu, jelikož u samice i ve vyšším stupni gravidity se neprojevují žádné znatelné změny v morfologii těla. Navíc, samice gibonů se páří i ve vysokém stupni gravidity (Lukas, 2002). Spolehlivé zjištění aktuální délky pohlavního cyklu a gravidity bylo určeno teprve nedávno prostřednictvím izolace pohlavních hormonů z trusu. V současnosti je pohlavní cyklus stanoven od 24 do 35 dnů a délka gravidity je udávána přibližně okolo 7 měsíců s mezipородním intervalem 4 let (Rafacz et al, 2013). Giboni pohlavně dospívají okolo 6. až 8. roku věku (Barelli et al, 2007). V tomto období narůstá agresivita ze strany rodičů k dospívajícímu jedinci, která zajistí odchod adolescenta ze skupiny (Michal Hradec, nepublikováno; Brice Lefaux a Petra Bolechová ústní sdělení).

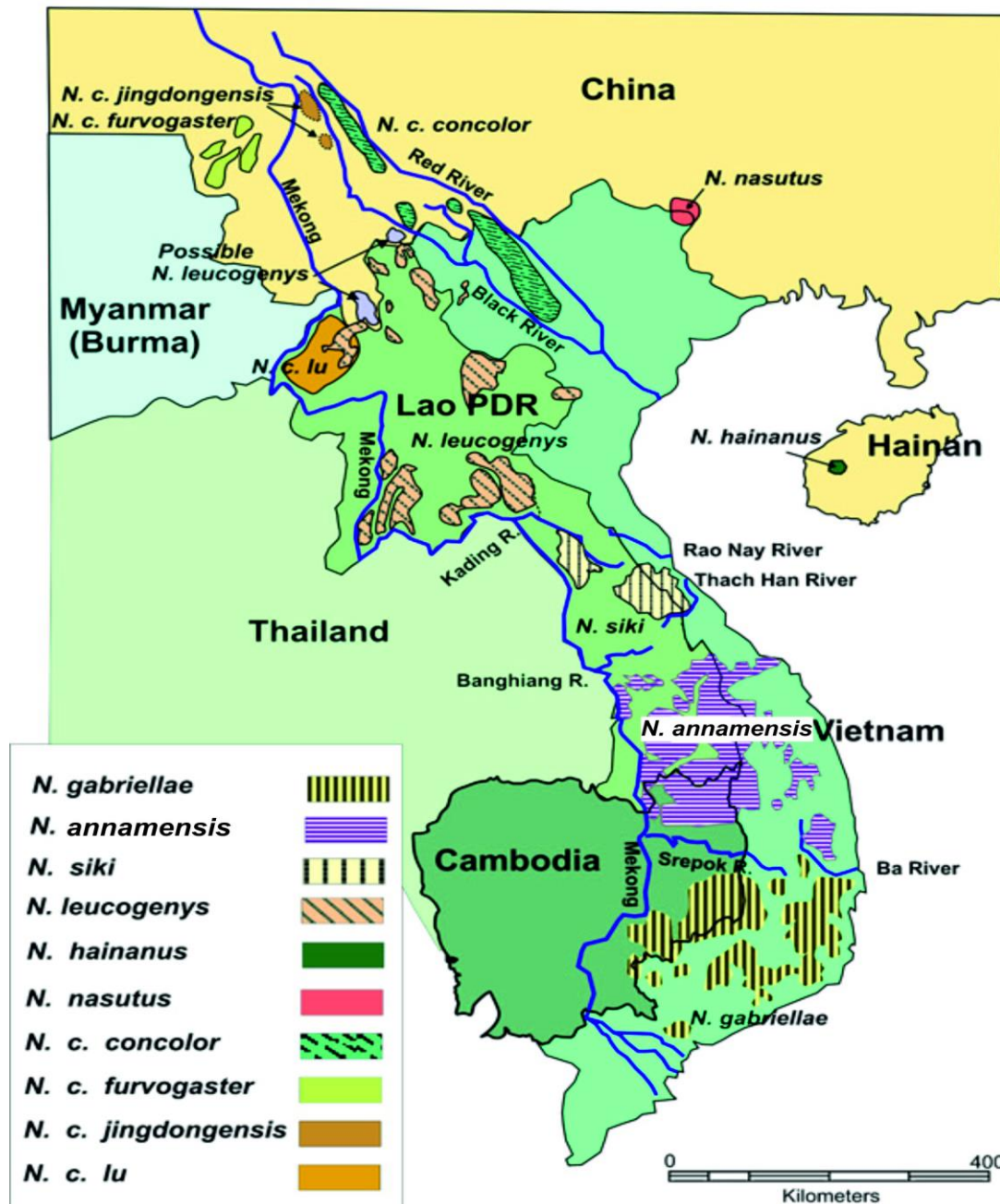
Většina druhů gibonů je podle červené knihy ohrožených druhů živočichů řazena do kategorie ohrožené (endangered) nebo kriticky ohrožené (critically endangered) (IUCN Red List, 2016). Asi nejvíce alarmující jsou zprávy o možném vyhynutí poddruhu gibona lara z jižní Číny (Yunan). Tento poddruh (*H. lar yunnanensis*) nebyl i přes soustavný a intenzivní průzkum lokality nalezen (Fan, 2016). Obecně mezi nejhroženější lidoopy patří gibon hainanský (*N. hainanus*), který obývá ostrov Hainan a u kterého je známo jen přibližně 25 přežívajících jedinců. Podobně je na tom i gibon černochocholatý (*N. nasutus*), u kterého je na hranicích mezi jižní Čínou a severním Vietnamem určeno okolo 39 až 45 jedinců (Mittermeier et al., 2013). Mezi hlavní důvody úpadku populací gibonů patří ničení přirozeného habitatu, neoprávněný zásah zemědělské činnosti, lov pro maso a využití gibonů jako domácích mazlíčků (Bach & Rawson, 2011).

1.2. Charakteristika gibonů rodu *Nomascus*

Giboni rodu *Nomascus* jsou jedním ze čtyř rodů čeledi *Hylobatidae* (Haimoff, 1984; Rupell, 2010). Jejich geografické rozšíření pokrývá oblasti Indo-Číny, která zahrnuje Laos, Kambodžu, Vietnam, jižní Čínu a ostrov Hainan (Obrázek 3). Díky odlesňování a zvýšené antropogenní činnosti se v posledních několika letech jejich výskyt omezil jen na ostrůvkovité lokality v daných zemích (Mittermeier et al., 2013). Zástupci tohoto rodu jsou charakterizovány silným dichromatismem v barvě srsti, který je patrný až po nástupu pohlavní dospělosti. Dospělé samice mají srst zbarvenou od žluté až po béžovou barvu s černým pruhem na hlavě. Srst u dospělých samců a juvenilních mláďat je zbarvená černě s bíle zbarvenou srstí na lících (Geissmann, 1991; Mootnick & Fan, 2011; Harding, 2012). Mláďata se rodí se světle žlutou barvou srsti a v průběhu jednoho roku se přebarvují na černé zbarvení, které je typické pro dospělého samce. Výjimku představují jen mláďata gibonů černochocholatých (*N. nasutus*), která se rodí již s černou barvou srsti (Mootnick & Fan, 2011). Po dosažení pohlavní dospělosti se samice přebarvují zpět na žluto-oranžové zbarvení, zatímco samci neprodělávají žádnou změnu v barvozměně (Schilling, 1984) Proces přebarvování u samice není primárně řízen vlivem hormonů, ale jedná se převážně o sociální vliv s dominantním důrazem matky. Pokud je dcera i ve vyšším věku ponechána v rodině nebo v blízkosti matky, nedochází k přebarvování, nebo je tento proces výrazně zpomalen (Petra Bolechová, nepublikováno).

Systematika gibonů rodu *Nomascus* byla v minulosti značně problematická. Vzhledem k tomu, že zástupci tohoto rodu byly řazeny k rodu *Hylobates* s jedním hlavním druhem gibonem černým (*N. concolor*) a se šesti poddruhy. Na základě detailní práce v taxonomii v průběhu 20 let se tato skupina gibonů zařadila do nově vzniklého rodu *Nomascus* (Geissmann, 2000; Roos & Geissmann, 2001). Díky molekulární genetice, srovnávací anatomii a bioakustice (vokalizace) se některé poddruhy povýšily na druhy. Podle aktuální, ale stále diskutované systematiky, je nyní do rodu *Nomascus* řazeno 7 druhů se 4 poddruhy (Tabulka 2). Poslední zástupce byl popsán v roce 2010. Na jeho objevení měla nemalou zásluhu akustická data, která se výtečně doplnila s testy mtDNA (mitochondriální genetická informace) (Geissmann, 2002; Thinh et al., 2010; Thinh et al., 2011). I když nový fylogenetický vztah mezi jednotlivými druhy gibonů rodu *Nomascus* vychází z nových poznatků (Obrázek 4), stále je ještě plně neuznáván (Thinh et al., 2010).

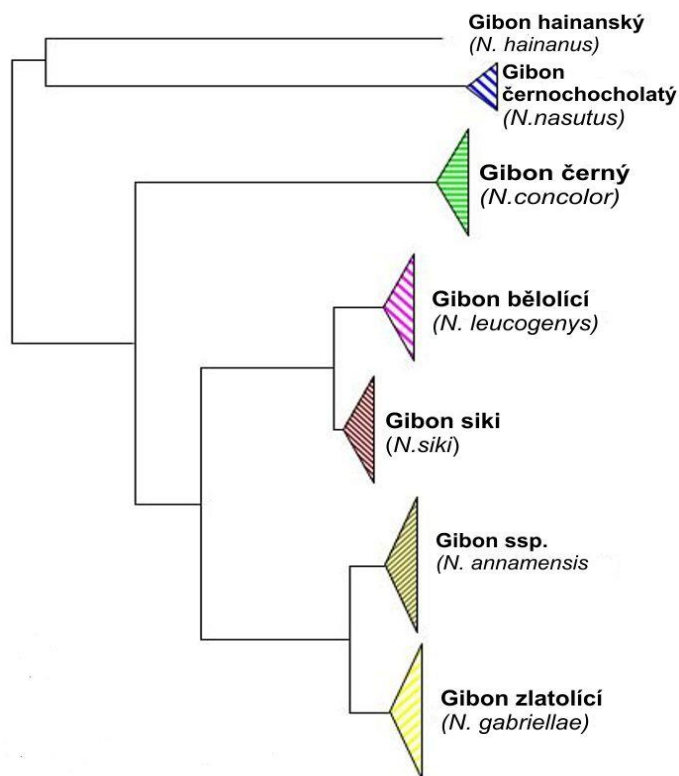
Obrázek 3: Mapa ukazuje rozšíření gibbonů rodu *Nomascus* v oblasti Indo-Číny (obrázek převzat a upraven Mootnick & Fang, 2011)



Na základě anatomických rozdílů ve velikosti bakula („os penis“) se gibboni rodu *Nomascus* rozdělily na dvě skupiny. Na skupinu „bělolících“ gibbonů (gibon bělolící, siki, zlatolící a gibon ssp.) a na skupinu „černých“ gibbonů (gibon černý, černochocholátý, hainanský) (Dao Van Tien 1983; Groves, 1993). Předcházející debaty, ohledně nejasného systematického zařazení jednotlivých druhů gibbonů rodu *Nomascus*, se například dotýkaly gibona sikiho (*N. siki*). Tento druh byl nejprve řazen jako poddruh gibona bělolícího (*N. leucogenys*), později jako poddruh gibona zlatolícího (*N. gabriellae*) a v současnosti je uznán za samostatný druh

(Konrad & Geissmann, 2005; Rupell, 2010). Podobné nejasnosti v taxonomickém zařazení se týkaly i gibona černochocholátého (*N. nasutus*), který byl řazen jako kontinentální forma gibona hainanského (*N. hainanus*) (Geissmann, 1989). Dlouholetý výzkum ukázal, že se tyto dva druhy od sebe liší (Geissmann, 2000). Podobné nejasnosti nyní panují ohledně čtyř popsaných poddruhů gibona černého (*N. concolor*). Jednotlivé poddruhy jsou u části odborné veřejnosti předmětem neustálých debat. Některé poddruhy jsou diskutabilní ohledně exemplářů, které byly použity k popisu. Ma a Wang (1988) popsali dva poddruhy gibona černého (*N. c. furvogaster*, *N. c. jingdongensis*) jen podle preparátů adolescentních samic, které nedosáhly ještě dospělého zbarvení. Další poddruh gibona černého (*N. c. concolor*), také není pozitivně přijímán u odborné veřejnosti (Groves, 2001; Mootnick & Fan, 2011). Budoucí snahy v taxonomii pravděpodobně povedou směrem k sjednocení výše popsaných poddruhů a uznání těchto tří poddruhů jako lokální formy gibona černého (*N. c. concolor*). Nicméně, na základě výsledků nedávné studie vyplývá, že statut poddruhu gibona černého by mohl splňovat jen jeden ze čtyř v současnosti uznávaných poddruhů (Thinh et al., 2010). Tento geneticky uznaný poddruh gibona černého (*N. c. lu*) obývá omezenou lokalitu v západním Laosu (Geissmann, 2007). I přes unikátnost lokality je pozoruhodné, že zatím nikdo neprovedl hlubší výzkum v této oblasti.

Obrázek 4: Fylogenetický vztah gebonů rodu *Nomascus* (převzato z Thinh et al., 2010)



Tabulka 2: Aktuální taxonomický přehled gibbonů rodu *Nomascus*

Rod	Druh			Poddruh		
<i>Nomascus</i>						
<i>s</i> Miller, 1933	České jméno	Latinské jméno	Anglické jméno	České jméno	Latinské jméno	Anglické jméno
	není	<i>N. annamensis</i>	Northern yellow-cheeked gibbon			
	gibbon černý	<i>N. concolor</i>	Western black gibbons	není	<i>N.c.concolor</i>	Tonkin black gibbon
				není	<i>N.c.furvogaster</i>	West yunnan black gibbon
				není	<i>N.c.jingdongensis</i>	Central yunnan black gibbon
				není	<i>N.c.lu</i>	Laotian black gibbon
	gibbon hainanský	<i>N. hainanus</i>	Hainan black gibbons			
	gibbon černochoch olatý	<i>N. nasutus</i>	Eastern black (cao-vit) gibbons			
	gibbon zlatolící	<i>N. gabriellae</i>	Southern yellow-cheeked gibbon			
	gibbon siki	<i>N. siki</i> ¹	Southern white- cheeked gibbon			
	gibbon bělolící	<i>N. leucogenys</i>	Northern white- cheeked gibbon			

¹ Podle Ruppell (2010) se uvažuje rozdělení druhu na severní a jižní poddruhy

1.2.1. Gibon bělolící (*N. leucogenys*) Ogilby, 1840

Rozšíření tohoto druhu pokrývá jižní Yunnan (provincie Xishuangbanna, Jiangcheng) střední a severní část Laosu a severovýchodní Vietnam (Hu et al., 1989; Mootnick & Fan, 2011). Na základě rozsáhlého průzkumu populační hustoty bylo zjištěno, že tento druh pravděpodobně byl vyhuben v jižní Číně (Fan et al., 2013). Populace ve Vietnamu čítá podle důkladných terénních průzkumů 190 skupin. I když existují lokality, které zatím nebyly prozkoumány, i tak populace gibona bělolícího (*N. leucogenys*) na území Vietnamu se radikálně snižuje pod tlakem lovu a rozsáhlé fregmentace habitatu (Rawson, 2011). Informace z Laosu zatím uvádějí, že populační hustota tohoto druhu by měla být nejvyšší v regionu. To by znamenalo, že v Laosu by přežívala největší populaci gibona bělolícího (*N. leucogenys*), která by byla klíčová k udržení globální populace. V současnosti je gibbon bělolící (*N. leucogenys*) řazen mezi kriticky ohrožené živočichy (IUCN Red list, 2016). Dospělí samci a nedospělí jedinci mají srst černou s bílými licousy, které začínají od brady a končí nad vrcholkem uší (Obrázek 5 a). Dospělí samci mohou mít několik bílých chlupů kolem rtů. Srst na hlavě se spojuje a vytváří hřeben. Hrdelní vak je 3 až 4 cm velký. Dospělé samice mají srst zbarvenou od světle žluté až po tmavě žlutou (Obrázek 5 b). Na vrcholku hlavy mají černý pruh srsti. Obličej je pokryt černou maskou, kterou lemují bílá srst (Harding, 2012). Obličejová maska je plnější a neodděluje se výrazně na jednotlivé oddíly „prorůstáním“ bílé srsti, jak je to u samic gibbonů siki (*N. siki*) (Michal Hradec, osobní pozorování). Hmotnost dospělých gibbonů je okolo 8 kg (Mootnick & Fan, 2011).

Obrázek 5: Gibon bělolící (*N.leucogenys*) A) dospělý samec, B) dospělá samice

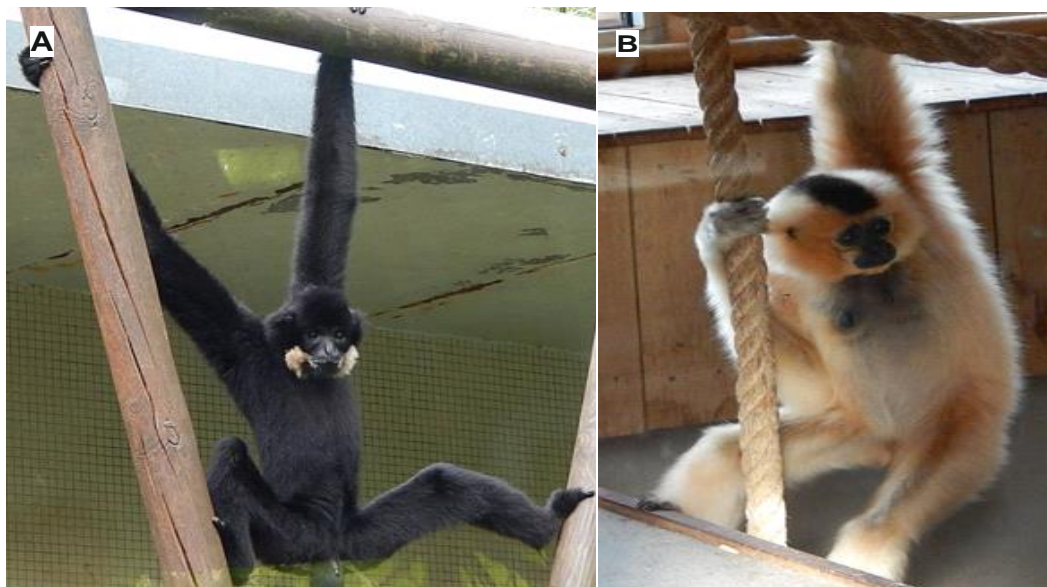


(Foto: M. Hradec)

1.2.2. Gibon zlatolící (*N. gabriellae*) Thomas, 1909

Areál rozšíření pokrývá nejjižnější část Vietnamu (Národní park Bach-Ma) přes jižní Laos a severovýchod Kambodže (jih provincie Ratanakari) (Mootnick & Fan, 2011). Podle nejednotných výsledků studií o populační hustotě by měla velikost populace v Kambodže činit 1300 až 1700 skupin (Traeholt et al., 2005). Ve Vietnamu díky destrukci habitatu a lovu je velikost populace odhadována v průměru na pouhých 0,06 skupin na km². V Laosu zatím nikdo neprovedl souvislý průzkum populační hustoty, ale předběžná čísla hovoří o 400 až 6000 skupinách. Pokud by se prognózy ohledně populační hustoty gibbonů v Laosu naplnily, mělo by to zásadní význam pro zachování globální populace gibbonů zlatolících (*N. gabriellae*) do budoucna (Duckworth et al., 1995). V současnosti je gibbon zlatolící (*N. gabriellae*) řazen mezi ohrožené živočichy (IUCN Red List, 2016). Tento druh gibona je v porovnání s předešlým druhem menší a štíhlejší. Hmotnost dospělých jedinců je okolo 6 kg. Také zde dospělí samci a nedospělí jedinci mají srst černou, ale licousy jsou kratší a světle žluté (Obrázek 6 a). Licousy zasahují do koutku úst a končí na konci tváří. U samců se také srst spojuje a vytváří hřeben, který je lépe znatelnější, než u předchozího druhu. U tohoto druhu není jasné, zda je přítomen hrdelní vak. Zbarvení srsti u dospělých samic je tmavě žluté až po béžovou barvu. Srst okolo hlavy je „naježená“ a na vrcholku hlavy je patrný výrazně černý pruh. Celý obličej je pokryt černou maskou (Konrad a Geissmann, 2005; Mittermeier et al., 2013).

Obrázek 6: Gibon zlatolící (*N. gabriellae*) A) dospělý samec, B) dospělá samice

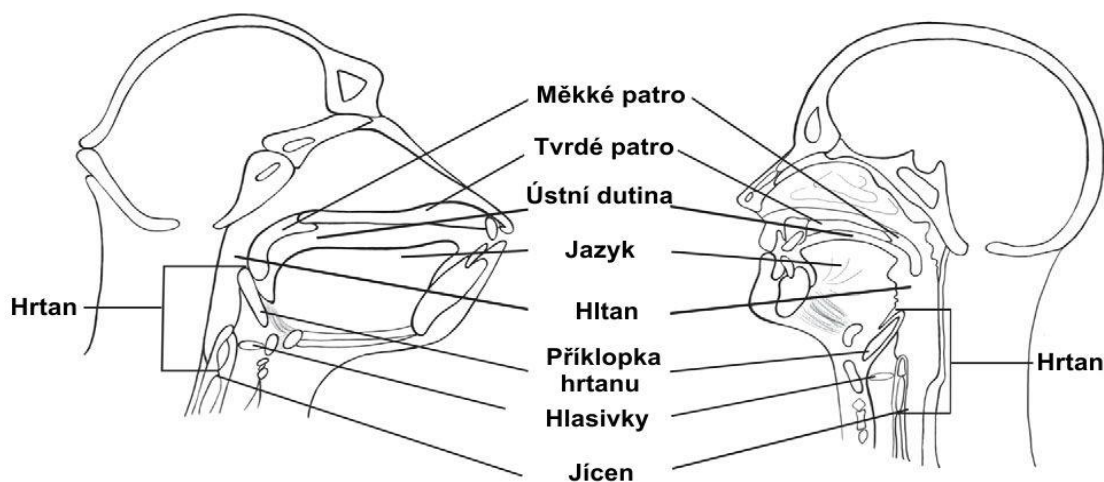


(Foto: M. Hradec)

1.3. Morfologie vokálního traktu u primátů

Vznik vokalizace zahrnuje vyloučení vzduchu z plic, který je regulován bránicí, svaly hrudníku a žebber. Rozložení jednotlivých částí vokálního aparátu je stejné jak u člověka, tak u primátů (Obrázek 7), avšak existují jisté morfologické odlišnosti (Ankel-Simons, 2000). Vzduch prochází přes hrtan (*larynx*), který je umístěn v krku a je ohraničený několika chrupavkami a malými svaly. Společná činnost těchto struktur hrtanu s tlakem vzduchu zajistí rytmické otevírání a zavírání hlasivek (*glottis*). Tato vibrace způsobí zvukové vlny, které tvoří podstatu vokalizace. Když se svaly hlasivek zúží, zvyšuje se frekvence zvuku (vokalizace), naopak pokud se svaly hlasivek roztáhnou, zajistí snížení frekvence zvuku. U všech primátů je příklopka hrtanu (*epiglottis*) v kontaktu se zadní hranou měkkého patra. Kontakt snižuje objem hltanu (*pharynx*) pro rezonanci zvuku a zajišťuje, aby většina vibrací vzduchu přecházela do nosní dutiny k rezonanci. I přesto, malá část vzduchu vstupuje do ústní dutiny, kde může být dále modifikovaná polohou jazyka a rtů. Naopak lidé mají příklopku hrtanu (*epiglottis*) oddělenou od měkkého patra. To umožňuje rozšířit objem hltanu a vstup vzduchu volně do ústní dutiny k rezonanci (Liebal et al., 2013). Rozdíl průchodu vzduchu vokálními cestami je jedním z klíčových vlastností, které společně s řadou dalších anatomických změn a neurologických vlastností hrály důležitou roli ve vývoji lidského jazyka a řeči. Unikátnost vokálního traktu člověka spočívá v tom, že během vývoje jedince dochází ke změně postavení hrtanu. K prvnímu sestupu hrtanu dochází asi ve třech měsících věku a konečnou pozici dosáhne ve třech až čtyřech letech věku jedince (dítěte). Druhý sestup hrtanu nastává u chlapců okolo puberty (Fitch, 2000)

Obrázek 7: Popis vokálního traktu šimpanze a člověka



1.4. Vokalizace gibbonů

Na rozdíl od velkých lidoopů, všechny druhy gibbonů produkují velice hlasitý a stereotypní vzor vokalizace někdy označován jako zpěv (song) (Geissmann, 2002; Haimoff, 1984; Haimoff & Tilson, 1985; Mitani, 1985). Vokalizace u gibbonů se skládá z jednotlivých not (slabik) a frází (Tabulka 3). Samci u většiny druhů gibbonů produkují několik odlišných typů krátkých frází, které se postupně stávají více komplexními a intenzivními ke konci zpěvu např. v počtu not a ve frekvenční modulaci. Naopak, většina samic produkuje jen jeden typ akustické struktury s názvem „great call“ (velké volání). „Great call“ je stereotypní fráze složená z rytmických sérií jednotlivých not se zvyšujícím se tempem a frekvencí (Deputte, 1982; Haimoff, 1984; Schilling, 1984; Geissman, 2000, 2002).

Vokalizace gibbonů je homologní a pravděpodobně se vyvinula z „loud calls“ (viz. Tabulka 3), který má stejný fylogenetický základ jako většina vokálních projevů u primátů. Pro gibony je charakteristické druhově a pohlavně specifické uspořádání vokální struktury (Obrázek 8) (Marshall & Marshall 1976). I přes značnou komplexitu se zdá, že se vokalizaci giboni neučí, ale dědí (Brockelman & Schilling, 1984; Geissmann, 1984; Tenaza, 1985). Dosud nebyl objeven žádný rozdíl mezi vokální strukturou gibbonů v lidské péči a ve volné přírodě. Navíc, akustické charakteristiky gibbonů byly použity pro posouzení systematického vztahu u jednotlivých rodu a k rekonstrukci fylogeneze v celé čeledi gibbonovití (*Hylobatidae*). Na základě řady studií význam vokalizace gibbonů spočívá v obhajobě teritoria, pohlavní atraktivitě, v rodinném a párovém poutu (Geissmann, 2002; Haimoff, 1984). Giboni produkují vokalizaci většinou časně ráno v časové délce od 10 až do 30 minut.

U jednotlivých rodů gibbonů existují určité rozdíly v projevu pohlavně specifické vokalizace. U gibbonů rodu *Hoolock* (dříve *Buniphitecus*) nacházíme nevýrazné pohlavní určení v akustické struktuře. Tato charakteristika se projevuje tím, že samice vedle „great call“ produkují i krátké fráze, které jsou totožné s krátkými frázemi samců (Geissmann, 2002). Naopak, giboni rodu *Nomascus* ukazují opačný extrém v akustické struktuře. Obě pohlaví produkují extrémně rozdílné (odlišné) akustické struktury, které vykazují silný pohlavní aspekt v akustické struktuře (Haimoff, 1984; Schilling, 1984; Konrad & Geissmann, 2005).

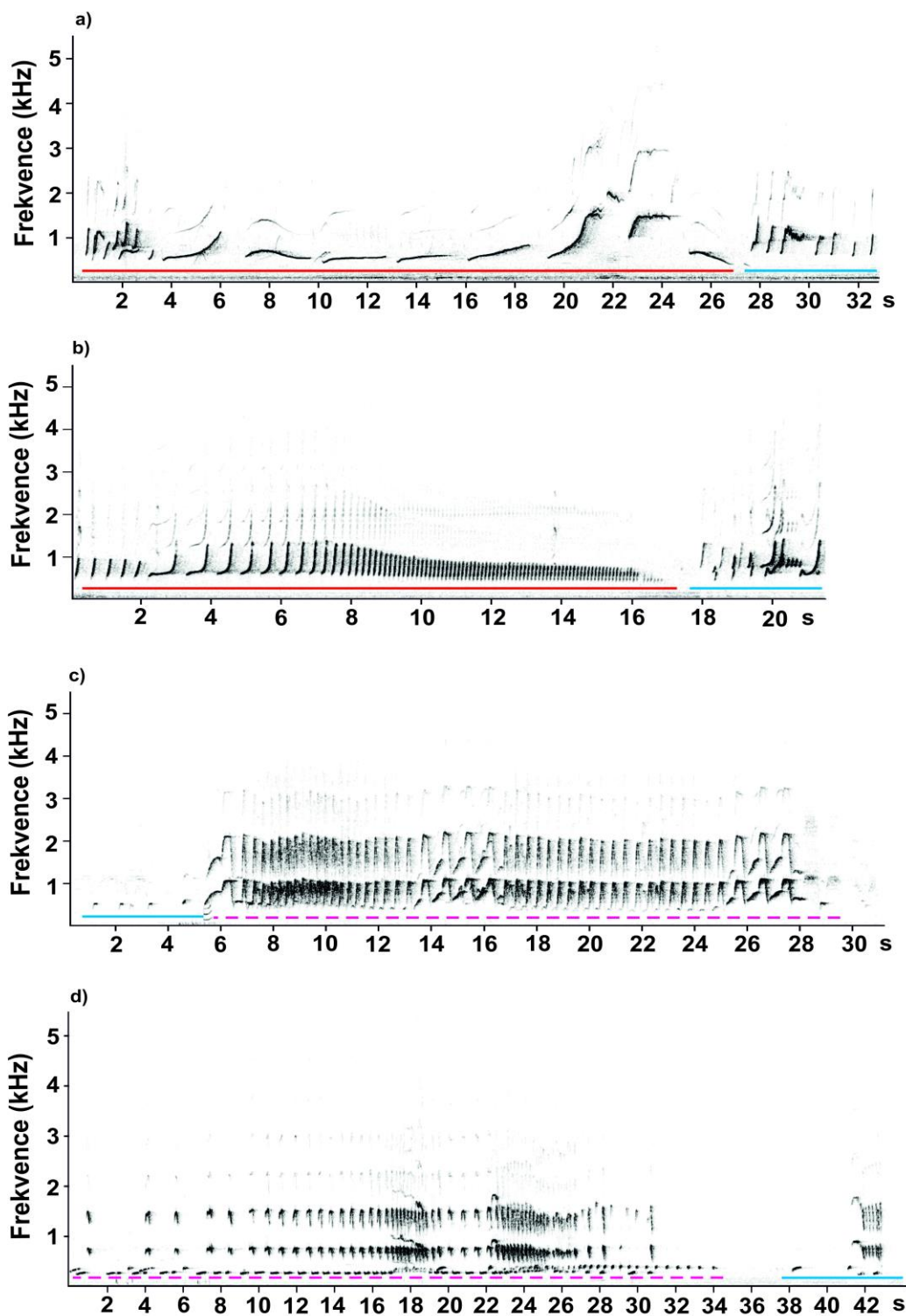
Vokální vzor u většiny druhů gibbonů je dobře koordinován do duetů někdy i do solového zpěvu. Duet je tvořen kombinací samčích a samicích vokalizací, které se vzájemně koordinují v čase nebo frází (Geissmann, 2000). Naopak, absence duetních zpěvů nacházíme u gibona jávského (*Hylobates moloch*) a gibona klossova (*Hylobates klossii*). Jejich vokální projev je separován do sólového zpěvu jak u samců, tak i u samic (Tenaza, 1976; Creel & Preuschoft, 1984; Geissmann & Nijman, 2006). V minulosti se někteří autoři domnívali, že absence

duetního zpěvu reprezentuje primitivní fylogenetický stav. Dnešní výzkumy vyvrátily tuto hypotézu a přisuzují tomuto unikátnímu vokálnímu chování synapomorfní význam (zdílené znaky mezi druhy)(Geissmann, 2002).

Tabulka 3: Přehled akustických termínů využívaných v popisu akustických struktur gibbonů

Termín	Definice
Nota (slabika)	Jakýkoliv jeden zvuk rozdílné frekvence, který může vzniknout při nádechu nebo výdechu
Element	Základní rozpoznatelná vokální jednotka zvířete a skládá se z jedné noty nebo série not
Fráze	Vokální aktivita složená z většího nebo volnější kolekce not a/nebo elementů. Můžou být produkovány společně nebo odděleně
Loud call	Vysoce stereotypní a druhově specifická vokální struktura, která je společná všem primátům. Používá se pro rekonstrukci fylogeneze.
Multi-modulační fráze (Coda)	Fráze produkována jen samci.
Great call	Nejvíce stereotypní a snáze identifikovaná fráze produkována samicemi.
Great call sekvence	Kombinace great call samice a odpověď samce v podobě multi-modulační fráze
Song (zpěv)	Série poznámek, které se obvykle skládají z více než jednoho typu. Jsou proneseny v řadě, tak, aby vytvořily rozeznatelné sekvence nebo vokální vzor v čase
Sólový zpěv	Vokalizace produkována jedním jedincem (samcem nebo samicí) samostatně
Duetní zpěv	Produkce vokalizace u dvou jedinců, které se koordinují v čase a frekvence

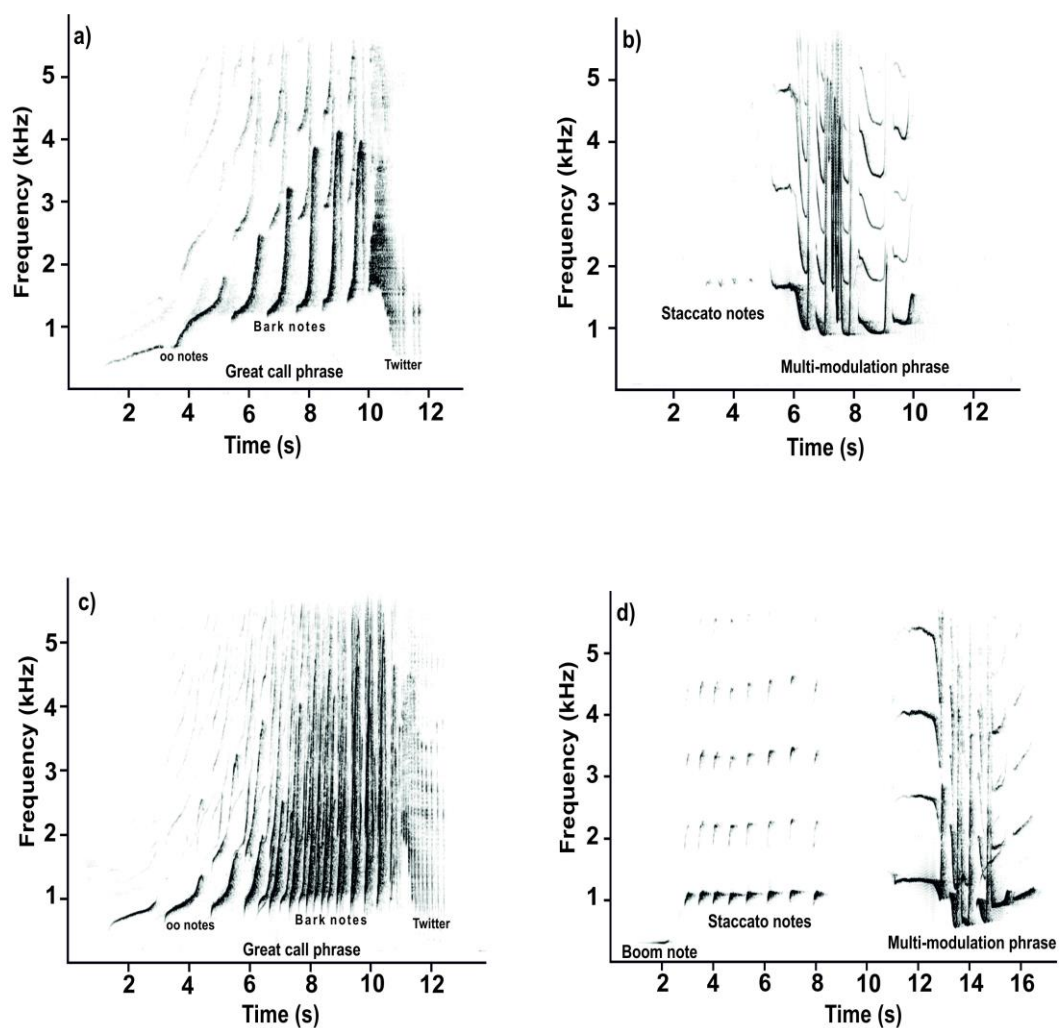
Obrázek 8: Reprezentativní spectrogramy (autor: Thomas Geissmann) zobrazují druhově a pohlavně specifické vokalizace u jednotlivých rodů gibbonů. Červená linka: vokalizace samice, modrá linka: vokalizace samce, přerušovaná linka: duet. a) gibbon lar (*H. lar*), b) gibbon mullerův (*H. muelleri*), c) gibbon huluk (*Ho. hoolock*), d) siamang (*S. sindactylus*).



1.5. Struktura vokalizace u gibbonů rodu *Nomascus*

Vokální vzor gibbonů rodu *Nomascus* se odlišuje od ostatní rodů gibbonů tím, že samci a samice tohoto rodu mají výrazně rozdílné vzory vokalizace (Obrázek 9). Dospělí gibboni produkují akustický vzor, který neprodukuje opačné pohlaví. Navíc, u obou pohlaví nedochází, jako u ostatních rodů gibbonů, k přesahu not a frází při produkci duetní vokalizace. U gibbonů rodu *Nomascus* se duetní vokalizace nazývá „great call“ sekvence („chorus“). Jednotlivé akustické vzory jsou produkovány během nádechu a výdechu (Haimoff, 1984; Schilling, 1984; Geissmann, 2000; Konrad & Geissmann, 2005).

Obrázek 9: Reprezentativní spektrogramy ukazují strukturu vokalizace u gibbonů rodu *Nomascus* (autor: Michal Hradec): a) samice gibona zlatolícího (*N. gabriellae*), b) samec gibona zlatolícího (*N. gabriellae*), c) samice gibona bělolícího (*N. leucogenys*), d) samec gibona bělolícího (*N. leucogenys*)



1.5.1. Akustická struktura samic

Dospělé samice gibbonů rodu *Nomascus* produkují jen jeden typ akustické fráze s názvem „great call“ (Obrázek 9 a,c). Každá vokální struktura „great call“ začíná první částí se dvěma až čtyřmi dlouhými notami s pomalu zvyšující se frekvencí. Tyto noty se jinak nazývají „oo“ noty. V průběhu „great call“ se „oo“ noty postupně změny na druhou část „great call“, kde jsou noty produkovány úzce u sebe s prudce rostoucí frekvencí. Noty druhé části „great call“ se nazývají „bark“ noty. Po zrychleném vyvrcholení se „bark“ noty převádějí na konečnou část, kde se výrazně snižuje frekvence vokálního signálu. Tato koncová část se nazývá „twitter“. U samic gibona černochocholátého (*N. nasutus*) nacházíme výjimku ve struktuře „great call“. Samice tohoto druhu neprodukují druhou a koncovou část v „great call“, ale místo nich je produkováno pět až šest not připomínajících „bark“ noty, ale s nižší frekvencí. Tyto noty se nazývají „vibrato“ noty (Geissmann, 1995; Konrad & Geissmann, 2005).

2.5.2. Akustická struktura samců

Kompletní vokalizační struktura samců se skládá ze čtyř rozdílných akustických not, přičemž 3 typy not jsou intenzivně produkovány. Na začátku každé vokalizace produkují samci táhlé nevýrazné noty (modulační noty, zde nejsou ukázány). Některé studie nezařazují modulační noty jako plnohodnotnou část vokálního spektra samců. Tyto noty slouží k přípravě vokálního aparátu (tzv. rozezpívání) a předcházejí vzniku hlavních not v akustické struktuře samců (Obrázek 9 b,d). Tyto noty předávají informace pro samici a ostatní členy rodiny o přípravě k vokálnímu projevu (Schilling, 1984; Geissmann, 2002). „Boom“ nota je první a hluboká nota hlavního samčího vokálního rejstříku. Tato nota má stálou frekvenci (0,4 kHz) a je produkována během nádechu hrdelního vaku. „Boom“ nota je vždy pronesena jako jedna nota. „Staccato“ noty (*aa* noty) patří k dalším typům not samců. „Staccato“ noty jsou krátké a monotónně opakující noty s výškou frekvence přibližně 1,2 kHz. Nejnápadnější část samčí vokalizace je multi-modulační fráze (coda fráze). Tato fráze je složena z několika not, které ukazují rychlou a strmou změnu frekvenční modulace. „Multi-modulační“ fráze se skládá z několika spojených not s různou frekvenční modulací. Nejrychlejší frekvenční změny jsou ve stření části (Konrad & Geissmann, 2005).

1.5.3. „Great call“ sekvence

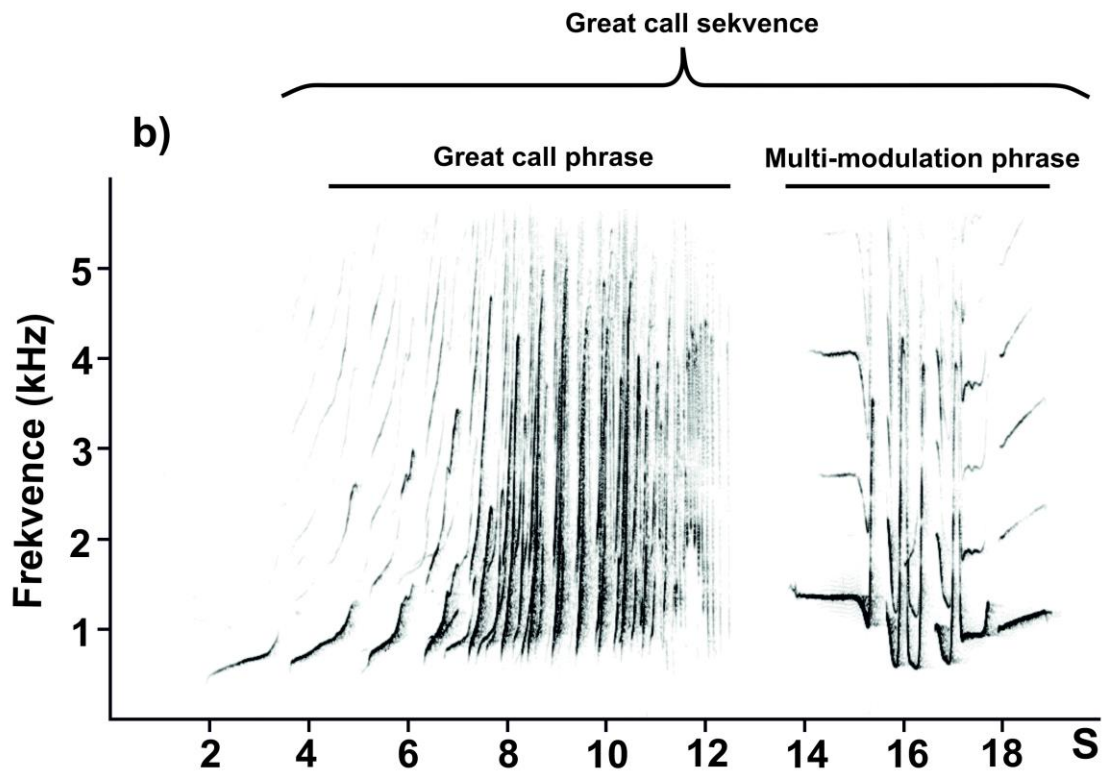
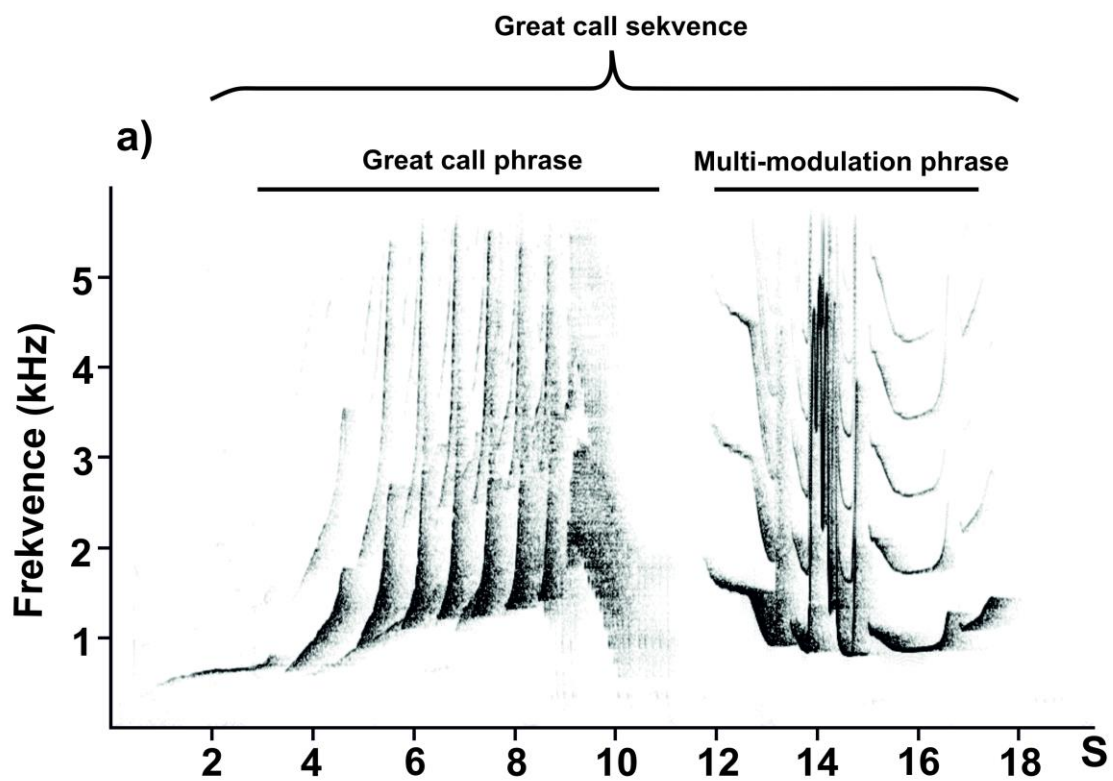
Samec produkuje opakovaně jednotlivé části svého vokálního vzoru (boom, staccato a multi-modulační fráze). Když začne samice produkovat „great call“, samec zastaví svoji produkci vokalizace. Následně samec ke konci „great call“ odpoví produkcí multi-modulační fráze (Obrázek 10 a,b). Tato „multi-modulační“ fráze je daleko mohutnější ve frekvenční modulaci a tím se liší od multi-modulační fráze, která je produkována v běžném vokálním vzoru samce (Geissmann, 2002).

1.5.4. Rozdíl ve vokální struktuře u gibona bělolícího (*N.leucogenys*) a gibona zlatolícího (*N. gabriellae*)

I když oba studované druhy gibbonů patří do stejného rodu, nacházíme v jejich akustických strukturách některé odlišnosti (Tabulka 4). Výrazným rozdílem u samic obou druhů je počet not, ze kterých je složena struktura „great call“. „Great call“ u samic gibona bělolícího (*N. leucogenys*) se skládá z 15 až 30 not (max. 39 not) (Obrázek 9 c). Zatímco, „great call“ u samic gibona zlatolícího (*N. gabriellae*) je složena z daleko menšího počtu not (5-13) (Obrázek 9 a) (Haimoff, 1984; Schilling, 1984).

Ve vokálním repertoáru samců se vyskytují výrazné rozdíly, které charakterizují oba druhy. V akustickém rejstříku samců gibona zlatolícího (*N. gabriellae*) je nepřítomna „boom“ nota (Obrázek 9 b), která je pravidelně zahrnuta ve vokálním rejstříku nejenom u gibona bělolícího (*N. leucogenys*) (Obrázek 9 d), ale i u ostatních zástupců rodu *Nomascus*. Díky této akustické anomálii se v současnosti plně neví, zda je u gibona zlatolícího přítomen hrdelní vak (Konrad & Geissmann, 2005). „Staccato“ noty u gibona zlatolícího (*N. gabriellae*) jsou produkovány velice jemně (slabě) v nepravidelném intervalu v druhé části vokalizace nebo ke konci vokalizace (Michal Hradec, osobní pozorování). Naopak, staccato noty u gibona bělolícího (*N. leucogenys*) mají vyšší intenzitu a jsou pravidelně přítomny v každém vokálním vzoru. Nejdominantnější akustickou strukturou u obou druhů je „multi-modulační“ fráze. Extrémně rychlá modulační frekvence této fráze je u gibona zlatolícího (*N. gabriellae*) ve střední části „multi-modulační“ fráze. Naopak modulační frekvenci gibona bělolícího (*N. leucogenys*) je pomalejší s vyšší intenzitou akustického signálu (Haimoff, 1984).

Obrázek 10: Spektrogramy ukazují „great call“ sekvence u páru gibbonů rodu *Nomascus* (autor: Michal Hradec): a) gibbon zlatolící (*N. gabriellae*), b) gibbon bělolící (*N. leucogenys*)



Tabulka 4: rozdílné akustické vlastnosti mezi dvěma druhy gibbonů rodu *Nomascus* (viz. Kap. 1.5.1 a 1.5.2)

Charakteristika vokalizace	Gibon bělolící (<i>N. leucogenys</i>)	Gibon zlatolící (<i>N.gabriellae</i>)
Samčí vokalizace		
Boom nota	přítomna	nepřítomna
Staccato noty	hlasitá stabilní frekvence, rytmický interval	jemné, měnící frekvenci, nepravidelný interval
Multi-modulační fráze		
Začátek první noty	dlouhý úsek, stabilní frekvence	dlouhý úsek, nestabilní frekvence
Délka frekvenční modulace ve střední části	ne moc rychlé	extrémně rychlé
Výskyt frekvenční modulace ve střední části.	na druhé a třetí notě	jenom na druhé notě
Samičí vokalizace		
„great call“		
Počet not	15 – 30 (max. 39)	5 - 13
Začátek frekvence první noty	nízký	vysoký

1.6. Ontogenetický vývoj vokalizace primátů

Jen málo studií je schopno v současnosti dokumentovat přesný vývoj akustické struktury u primátů v průběhu jejich vývoje. Toto úskalí spočívá převážně v metodologickém omezení např. zajištění velkého množství jedinců stejného věku či pohlaví. Řada studií také vychází z názoru, že vokální struktura primátů podléhá silné genetické fixaci s nedobrovolnou kontrolou vokalizace (Owren et al., 1992; Hammerschmidt et al., 2001; Hammerschmidt & Fischer 2008). Tento názor úzce souvisí s předpokladem, že změny ve vokálním rejstříku se

týkají jen morfologického růstu vokálního traktu rostoucího mláděte. Růstový proces snižuje frekvenci zvuku a má vliv na ontogenetickou změnu vokalizace společně s hormonální sekrecí (Rowe, 1999; Newman a Symmes, 1974).

Morfologické změny vokálního aparátu během ontogeneze mají vliv na hlubší produkci základní frekvence (fundamental frequency = F0) a na délku vokálního signálu (duration). Na základě tohoto procesu byly v minulosti tyto ontogenetické změny doloženy u řady primátů: např. u kosmana zakrslého (*Cebuella pygmaea*) (Elowson & Snowdon, 1992) a kotula veverovitého (*Saimiri sciureus*) (Winter et al., 1973; Hammerschmidt et al., 2001), makaka vepřího (*Macaca nemestrina*), makak rhézuse (*Macaca mulatta*), makaka jávského (*Macaca fascicularis*) (Lieblich et al., 1980; Gouzoules & Gouzoules, 1990; Owren et al., 1992; Hammerschmidt et al., 2000), kočkodana obecného (*Chlorocebus pygerythrus*) (Seyfarth & Cheney 1986; Hauser, 1989), kočkodana talapoina (*Miopithecus talapoin*) (Gautier, 1973).

Nicméně, na základě nedávných studií se v posledních letech stal tento vědecký názor značně kontroverzní (např. Seyfarth & Cheney, 1997; Zuberbuhler, 2000). Výsledky studií změnily náhled na ontogenezi vokalizace primátů z čistě morfologicko-fyziologického procesu na proces, který může být ovlivněn i určitou formou učení. Tento nový náhled na ontogenetický proces ovšem nezavrhují původní názor, ale doplňuje ho o možnost určitého stupně plasticity a sociálního ovlivnění během vokálního vývoje primátů. Tento proces byl potvrzen u kočkodana Campbellova (*Cercopithecus campbelli*) a kočkodana Brazzova (*Cercopithecus neglectus*) (Lemasson & Hausberger, 2004; Lemasson et al., 2011; Candiotti et al., 2012; Bouchet et al., 2012), ale i makaka červenolícího (*Macaca fuscata*) (Hihara et al., 2003) a šimpanze bonoba (*Pan paniscus*) (Tagliabata et al., 2003).

1.7. Ontogenetický vývoj vokalizace gibbonů

Vzhledem k produkci pohlavně- a druhově-specifické vokální struktury gibbonů se řada autorů (např. Marshall & Marshall, 1976; Schilling, 1984; Haimoff & Tilson, 1985; Geissmann, T. 1995, 2002) v minulosti zaměřila na studium významu vokalizace u dospělých jedinců. Zájem byl orientován na pohlavně-specifickou vokalizaci a její význam při duetním a sólovém zpěvu. Na rozdíl od většiny těchto studií, jen malou pozornost obdrželo studium ontogenetického a vývojového procesu akustických struktur. Naše vědomosti o těchto procesech zůstávají extrémně limitní, jelikož veškeré naše informace v současnosti vycházejí jen ze tří vědeckých článků. Proto nevíme odpovědi na řadu otázek o vzniku pohlavně-

specifické struktury samců a částečně i u samic, jaké biologické procesy stojí za vznikem jejich vokálního vzoru a co je klíčovým prvkem ontogeneze vokalizace gibbonů?

Merkel & Cox (1999) popsali časový vývoj vokalizace mladé samičky gibona zlatolícího (*N. gabriellae*). Studie během 2,5 let sledování dokumentuje vznik „great call“ a jejich časový vývoj. Podobná studie u juvenilních samic gibona agilise (*H. agilis*) ze Sumatry popisuje podobný trend vokalizace mezi dcerami a jejich matkami. Z těchto studií vyplývá, že stereotypní struktura „great call“ pravděpodobně funguje jako učební vzor, ke kterému se dcera snaží přiblížit při společné duetní vokalizaci (Koda *et al.*, 2013). Ontogenetický proces samičí vokální struktury je poměrně rychlý a dcery již ve věku okolo 3 let precizně produkují „great call“ v celé jeho délce a se všemi částmi. Navíc Merkel & Cox (1999) se zmiňují o tom, že se zdá vysoce nepravděpodobné, aby během 2 let sledování progresivního vokálního vývoje byla juvenilní samice nedotčena nějakou formou učení. Nicméně, v současnosti zatím pro toto tvrzení neexistují věrohodné výsledky.

Překvapující výsledky se zmiňují také o tom, že i nedospělí samci dokáží produkovat samičí vokalizaci v duetu s matkou (Deputte, 1982; Schilling, 1984; Koda *et al.*, 2014). Nevýhodou těchto studií je fakt, že se vždy jedná jen o náhodné záznamy a nikdy o dlouhodobé či cílené studie tohoto procesu. Navíc, samotní autoři polemizují, zda toto vokální chování je normální či ne. Na druhou stranu výsledky studií naznačují nepřímou úlohu mateřské vokální struktury při vývoji vokalizace samců a naznačují klíčovou úlohu mateřské vokální struktury při vývoji vokalizace. V současnosti studie o ontogenetickém procesu samičí akustické struktury momentálně chybějí. Proto jsme se rozhodli za pomoci stanovených hypotéz ke studiu ontogenetického procesu vokalizace u samců gibbonů rodu *Nomascus*.

2. Cíle:

Na základě výzkumu ontogenetického vývoje akustických struktur u nedospělých samců (juvenilních a adolescentních) dvou druhů gibbonů rodu *Nomascus* byly navrženy následující cíle disertační práce.

2.1. Produkce samičí vokalizace u nedospělých (juvenilních a adolescentních) samců gibbonů rodu *Nomascus*.

Cíl v této studii spočíval v deskriptivním popisu a ověření hypotéz o produkci samičí vokalizace u nedospělých samců

2.2. Ontogenetický vývoj samčí vokalizace

Cíl v této studii spočíval v deskriptivním popisu ontogenetického vývoje samčí akustické struktury.

3. Hypotézy:

3.1. Produkce samičí vokalizace u nedospělých (juvenilních a adolescentních) samců gibbonů rodu *Nomascus*.

Vokální chování bylo u gibona bělolícího (*N. leucogenys*) studováno jako základní deskriptivní popis a nebyla proto formulována žádná hypotéza. Vzhledem k tomu, že v minulosti byla provedena jedna studie o ontogenetickém vývoji u nedospělé samičky gibona zlatolícího (*N. gabriellae*) (Merkel & Cox, 1999) tak jsme na základě této studie u nedospělých samců formulovaly několik hypotéz:

H1: Nedospělí (juvenilní a adolescentní) samci produkují výhradně samičí vokalizaci. U juvenilních samců se bude zvyšovat „twitter“ s věkem, zatímco u adolescentních samců, kteří směřují k vývoji čistě samčí vokalizace, se bude výskyt „twitteru“ snižovat.

H2: Nedospělí (juvenilní, adolescentní) samci budou mít méně slabik, než jejich matky.

H3: Délka „delay“ se bude s věkem samců snižovat.

H4: Nedospělí (juvenilní a adolescentní) samci budou mít odlišné spektro-temporální vlastnosti samičí vokalizace, než matky.

3.2. Ontogenetický vývoj samčí vokalizace

Pro tento typ studie nebyla navržena hypotéza, jelikož se jedná o první, čistě deskriptivní popis vývoje samčí akustické struktury gibonů rodu *Nomascus*. Předpokládá se na základě ontogenetického procesu od jiných druhů primátů, že na vývoj samčí akustické struktury bude mít zásadní vliv věk, společně s růstem těla a vokálního aparátu.

4. Materiál a metody

4.1. Etické prohlášení

Tato studie byla schválena vedoucími pracovníky Unie českých a slovenských zoologických zahrad (UČSZ), chovající gibony rodu *Nomascus*. Výzkumy a metodický protokol splňuje požadavky právních předpisů EU a České republiky (zákon České národní rady č. 246/1992 Sb., Na ochranu zvířat proti týrání, ve znění zákona č 162/1993 Sb.). Tato studie byla zcela neinvazivní při sběru záznamů vokalizace. Žádná zvířata nebyla přemístěna ani nijak stresována v průběhu studie.

4.2. Subjekty

Studie byly provedeny ve českých a slovenských zoologických zahradách, které chovají gibony rodu *Nomascus* (Tabulka 5,6,7) Studovali jsme samičí vokalizaci u 2 juvenilních a 2 adolescentních samců gibonů zlatolících (*N. gabriellae*) (od 2 let 3 měs. do 5 let 3 měs., věk jedinců na začátku studie) ve třech skupinách a u 1 juvenilního samce (od 2 let 11 měs. do 3 let 5 měs.) gibona bělolícího (*N. leucogenys*). U gibonů zlatolících (*N. gabriellae*) nedospělí samci byli rozděleni do kategorií juvenilové (od věku 2 let 3 měsíce do 3 let 7 měsíců) a adolescenti (od věku 4 let 7 měsíců do 6 let), protože rozdíl mezi těmito kategoriemi činil 12 měsíců.

Ontogenetický vývoj samčí akustické struktury byl studován u 1 adolescentního samce (ve věku 5 let 7 měs. na začátku studie) gibona bělolícího (*N. leucogenys*) a 2 adolescentních samců (6 let 5més. – 6 let 6 měs.) gibonů zlatolících (*N. gabriellae*).

Vzhledem k tomu, že se nedospělí samci a samice neliší v barvě srsti, tak pohlaví u nedospělých samců bylo stanoveno během rutinního veterinárního vyšetření. Skoro všichni jedinci byli drženi v kompletní rodinné skupině, která se skládala z dospělého páru (rodičů) a jejich potomstva. Jedinou výjimkou byli adolescentní samci Jihlava a Jihlava1. Skupina byla složena ze studovaných adolescentních samců a jejich matky. Zoologické zahrady Jihlava a Olomouc mají dvě skupiny gibbonů zlatolících (*N. gabriellae*), kteří jsou ve vizuálním a sluchovém kontaktu.

Tabulka 5: Základní informace o studovaném samci gibbona bělolícího (*N. leucogenys*)

Obecné informace		
ZOO	Liberec	
Jméno	Siam	
Datum narození	14 května 2011, Liberec	
Věk samce během studie	2roky 11měsíců – 3roky 5měsíců	
Druh	<i>Nomascus leucogenys</i>	
Záznam vokalizace v roce 2014	Sezóna	Datum
	1	16. – 17. dubna
	2	20. – 23. května
	3	17. – 20. června
	4	22. – 25. července
	5	30. září – 2. října
	6	30. října – 1. listopadu
“Great” call u juvenilního samce		
Počet záznamu great “call matky”	163	
Počet záznamu “great call” juvenilního samce s matkou	157	
Počet záznamu “twitteru” u juvenilního samce	Sezóna	Počet případů
	1	0
	2	0
	3	16
	4	16
	5	22
	6	23

Tabulka 6: Základní informace o studovaných samcích gibonů zlatolících (*N. gabriellae*)

Základní informace								
ZOO	Olomouc				Jihlava			
Skupina	1				2		3	
Jméno	Benjamin		Silvestr		Jihlava 1		Jihlava 2	
Datum narození	12. prosince 2008		31. prosince 2011		14. října 2009		2. dubna 2011	
Věk samce od začátku do konce studie	5let 3měsíce – 6let		2roky 3měsíce – 2roky 12měsíců		4roky 7měsíců – 5let 1měsíc		3roky 1měsíc – 3roky 7měsíců	
	Sezóna	Datum	Sezóna	Datum	Sezóna	Datum	Sezóna	Datum
Datum záznamu samičí vokalizace u nedospělých samců v roce 2014	1	11. – 14. března	1	11. – 14. března	1	27. -29. května	1	27. -29. května
	2	8. – 9. dubna	2	8. – 9. dubna				
	3	30. dubna – 2. května	3	30. dubna – 2. května	2	6. – 7. listopadu	2	6. – 7. listopadu
	4	9. – 11. října	4	9. – 11. října				
	5	12. -14. listopadu	5	12. -14. listopadu	3	18. – 19. listopadu	2	6. – 7. listopadu
	6	3. a 10. prosince	6	3. a 10. prosince				
Počet záznamů “great calls” matky	132		132		45		35	
Počet záznamů “great calls” juvenilních a adolescentních samců v duetu s matkou	120		120		41		27	

Tabulka 7: Základní informace o studovaných adolescentních samcích

Základní informace						
Zoo	Liberec		Jihlava		Bojnice	
Jméno	Satun		Jihlava		Dien	
Datum narození	18. října 2008		29. listopadu 2007		2. duben 2008	
Věk samce od začátku do konce studie	5let 7měsíců – 6let 10měsíců		6let 6měsíců – 7let 9měsíců		6let 5měsíců – 7let 2měsíců	
Druh	gibon bělolící (<i>Nomascus leucogenys</i>)		gibon zlatolící (<i>Nomascus gabriellae</i>)			
Datum záznam ontogeneze samčí vokalizace v roce 2014	Sezóna	Datum	Sezóna	Datum	Sezóna	Datum
	1	20. – 23. května	1	28. května	1	16. – 19. září
	2	17. – 19. června				
	3	22. – 25. července				
	4	30. září – 2. října	2	6. – 7. listopadu		
5	30. října – 1. listopadu					
Záznam ontogeneze samčí vokalizace v roce 2015	6	10. – 13. března	3	20. – 21. května	2	18. – 20. června
	7	5. a 7. května				
	8	2. – 6. června	4	20. – 22. srpna		
	9	11. – 12. srpna				

4.3. Sběr dat

Záznam vokalizace „great call“ u nedospělých samců probíhal od března do května 2014 a od října do prosince 2014. Záznam ontogenetického vývoje samčí vokalizace probíhal od května do listopadu 2014 a od srpna do října 2015.

Délka návštěvy v každé zoologické zahradě byla 2 až 6 dní v rámci měsíce (1 návštěva zoo = sezóna – Tabulka 5,6,7). Spontánní vokalizace byly zaznamenávány od 5:08 do 12:30 hodin. U záznamů ontogeneze vokalizace nejméně jednu hodinu před a po produkci samčí vokalizace byly také zaznamenáno chování. Záznamy vokalizace byly pořizovány ze vzdálenosti 2 až 15 metrů. Nebyl použit playback k vyprovokování vokalizace. K akustickým záznamům vokalizace (viz. kap. 5.4) byly pořízeny i video soubory pomocí fotoaparátu Nikon Coolpix L 330 s 30x zoom.

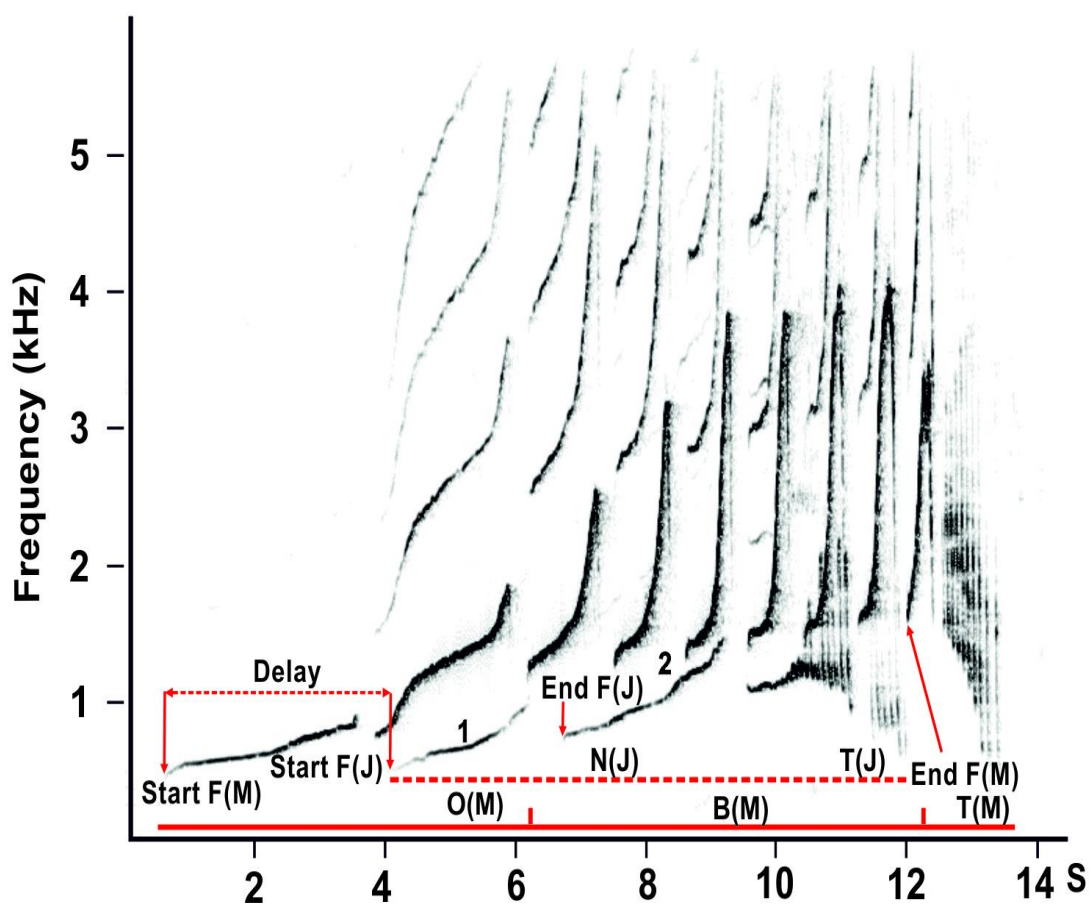
4.4. Akustický záznam a analýza

Záznam vokalizace gibonů rodu *Nomascus* byl pořízen pomocí rekordéru M-Audio Micro Track II se směrovým mikrofonem Rode NTG-2. Vokalizace byly zaznamenány v mono-výstupu s 16 bitovým rozlišením a vzorkovací (výchozí) frekvencí 96 kHz. Všechny nahrané vokalizace byly uloženy jako soubory wav. Akustická analýza byla provedena pomocí Avisoft SASLab Pro verze 5.2 (Avisoft Bioakustika, Berlín, Německo). Při akustické analýze byla vzorkovací frekvence snížena z 96 kHz na 12 kHz, protože maximální frekvence vokalizace u gibonů rodu *Nomascus* se pohybuje lehce nad 5 kHz. Snížením vzorkovací frekvence se dosáhne přiblížení akustické struktury pro následné podrobné měření a analýzu. Spektrogramy byly vytvořeny s následujícími parametry (délka FFT = 1024, rozlišením frekvence = 12 Hz, temporální rozlišení = 21,3ms, překryv = 75%, okno type = Hamming).

Základní měření ve spektro-temporálních parametrech samičí vokalizace „great call“ u nedospělých samců bylo spolehlivě rozlišeno (Obrázek 11). Z charakteristiky „great call“ jsme měřili: počet slabik předcházející „twitter“ („sT“), přítomnost „twitteru“, časovou synchronizaci mezi dospělými samicemi a nedospělými samci jsme vypočítali rozdíly v nástupu doby jejich „great call“ („delay“), začátek první slabiky (start F) a začátek poslední slabiky (end F) před „twittrem“. Veškeré měření akustických parametrů odpovídá měření, které bylo použito ve studii ontogeneze vokalizace u nedospělé samičky gibona zlatolícího (*N. gabriellae*) (Merkel & Cox, 1999)

Ve studii ontogenetického vývoje samčí vokalizace byly pro měření vybrány pouze vhodné a dobře čitelné vokalizace s dobrou kvalitou zvuku, které dobře charakterizují spektro-temporální parametry jednotlivých druhů gibonů rodu *Nomascus*. Samčí vokalizace byla u adolescentních samců produkována jako sólový zpěv, proto jsme mohli přesně měřit navržené akustické parametry. Měřili jsme celkem 14 parametrů (Tabulka 8, obrázek 12) ze kterých bylo 6 parametrů (3, 6, 9, 12, 15 a 18) použito pro kvantifikaci ontogenetického procesu a byla dále použita pro statistickou analýzu.

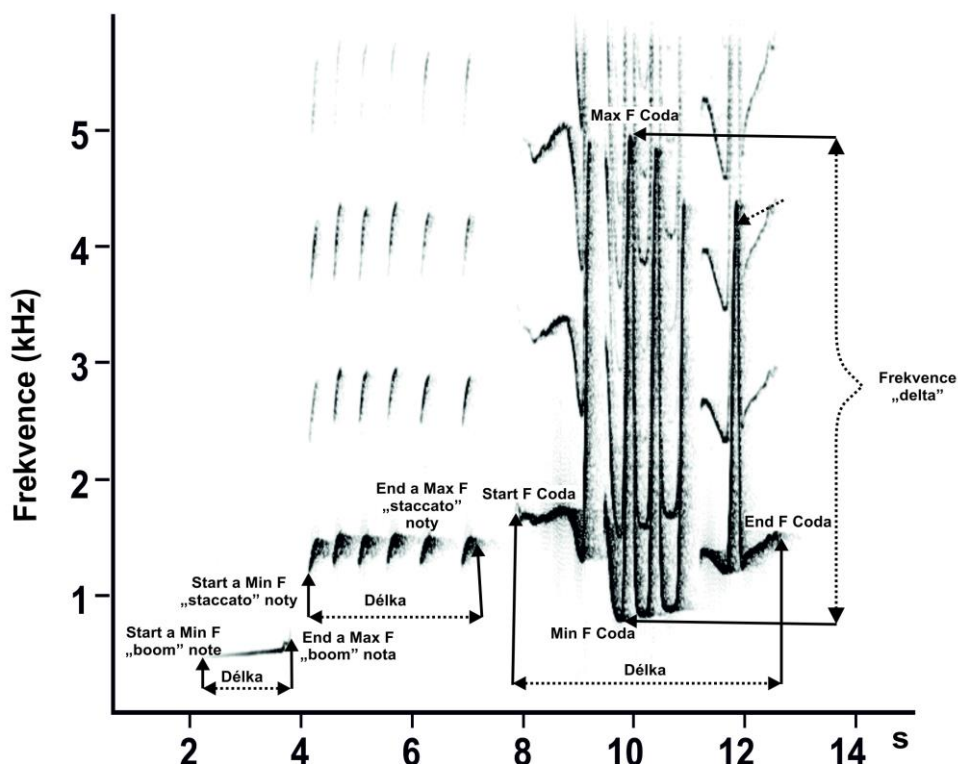
Obrázek 11: Spektrogram ukazuje parametry, které se měřily: začátek první slabiky (start F), začátek poslední slabiky (end F), delay, počet slabik, „twitter“. Přerušovaná čára představuje noty u nedospělých samců „great call“: N (J) – noty u nedospělých samců, T (J) – „twitter“ u nedospělých samců, plná čára představuje noty matky „great call“: O (M) – „oo“ noty, B (M) – „bark“ noty, T(M) – „twitter“.



Tabulka 8: Ukazuje měřené akustické parametry

Akustický rejstřík samic studovaných druhů	číslo	Akustický parametr	Popis	Druh gibona	
				gibon bělolící	gibon zlatolící
“Boom” nota	1	Start frekvence (s)	začátek “boom” noty	*	
	2	End frekvence (s)	konec “boom” noty	*	
	3	Délka “boom” noty (s)	č.2 - č.1	*	
	4	Min frekvence (kHz)	minimální frekvence “boom”note	*	
	5	Max frekvence (kHz)	maximální frekvence “boom” note	*	
	6	Frekvence “boom” noty (kHz)	č. 5 - č.4	*	
“Staccato” noty	7	Start frekvence (s)	začátek “staccato” not (první “staccato” nota)	*	
	8	End frekvence (s)	konec “staccato” not (poslední “staccato” nota)	*	
	9	Délka “staccato” not (s)	č.8 - č.7	*	
	10	Min frekvence (kHz)	Minimální frekvence “staccato” not	*	
	11	Max frekvence (kHz)	Maximální frekvence “staccato” not	*	
	12	Frekvence “staccato” not (kHz)	č.11 – č.10	*	
“Multi-modulační” fráze (coda)	13	Start frekvence (s)	začátek “multi-modulační” fráze (coda)	*	*
	14	End frekvence (s)	konec “multi-modulační” fráze (coda)	*	*
	15	Délka coda (s)	č.14 - č.13	*	*
	16	Min frekvence (kHz)	nejnižší frekvence “multi-modulační” fráze	*	*
	17	Max frekvence (kHz)	nejvyšší frekvence “multi-modulační” fráze	*	*
	18	Frekvence “delta” (kHz)	č.17 - č.16	*	*

Obrázek 12: Reprezentativní spektrogram zobrazuje měřené akustické parametry



4.5. Statistická analýza

4.5.1. Vývoj samičí vokalizace „great call“ u nedospělých samců gibbonů zlatolících (*N. gabriellae*)

U studie samičí vokalizace nedospělých samců byla všechna data analyzována pomocí statistického programu SAS (verze 9.4, SAS Institute Inc.). Pro modelování pravděpodobnosti produkce samičí vokalizace „great call“ u nedospělých samců gibbonů zlatolících (*N. gabriellae*) v duetu s jejich matkou jsme použili zobecněný lineární smíšený model (GLMM, PROC GLIMMIX pro binární proměnnou) s „twitter“ (výskyt ano / výskyt ne) jako závislou proměnnou, u které jsme odhadovali pravděpodobnost „výskytu ano“. Zpoždění nástupu synchronizace mezi matkou a nedospělými samci („delay“) jako závisle proměnná byla analyzována v GLMM, tentokrát s použitím PROC MIXED. Normalita rozdělení residuálních hodnot a homoskedasticita byly

vizuálně posuzovány podle diagnostických ukazatelů PROC GLIMMIX a PROC MIXED normalita byla testována pomocí Kolmogorov-Smirnova testu. Tam, kde bylo potřeba, byly proměnné logaritmovány, aby se residuální hodnoty přiblížily normálnímu rozdělení. V případě potřeby jsme testovali jednotlivé interakce. V obou GLMM analýzách byly fixní efekty: věk nedospělých samců (37 až 62 měsíců), počet slabik v „great call“ u samic (7-10), počet slabik v „great call“ u nedospělých samců (2 až 5), kategorický vliv zoo (Jihlava nebo Olomouc) a ID matek. Význam pevných efektů byl v GLMM hodnocen podle F-testu. Pro opakovaná měření na stejném jedinci, byla v obou případech vložena do modelu identita samce (ID) jako náhodný efekt. Vztah mezi predikovanými hodnotami závisle proměnné a počitatelnými pevnými efekty byly graficky zobrazeny, jak bylo doporučeno Tao et al., (2002).

4.5.2. Ontogenetický vývoj samčí vokalizace u gibona bělolícího (*N. leucogenys*) a gibonů zlatolících (*N. gabriellae*)

Při studiu ontogenetického vývoje samčí vokalizace se testoval vliv věku na vývoj akustických parametrů u dvou druhů gibonů rodu *Nomascus*. Použila se vícenásobná regrese (druh, jedinec, věk) pro analýzu všech akustických parametrů (pro oba druhy) v „multi-modulační“ frázi (coda). Vzhledem k rozdílům v některých částech vokálního spektra, byly studované druhy gibonů analyzovány odděleně. Gibon bělolící (*N. leucogenys*) měl k dispozici velké množství vzorků vokalizace pro testování vlivu věku za použitím regresního modelu GLM analýzy. U gibonů zlatolících (*N. gabriellae*) se použili neparametrické testy: Mann-Whitney U testuje při porovnávání dvou nahrávání (samec Dien), při porovnání tří záznamové relace se použil Kruskal-Wallis test (samec Jihlava). Všechny akustické parametry byly analyzovány odděleně. Všechny statistické analýzy byly provedeny pomocí softwaru Statistica 6.0 softwaru (StatSoft 2000).

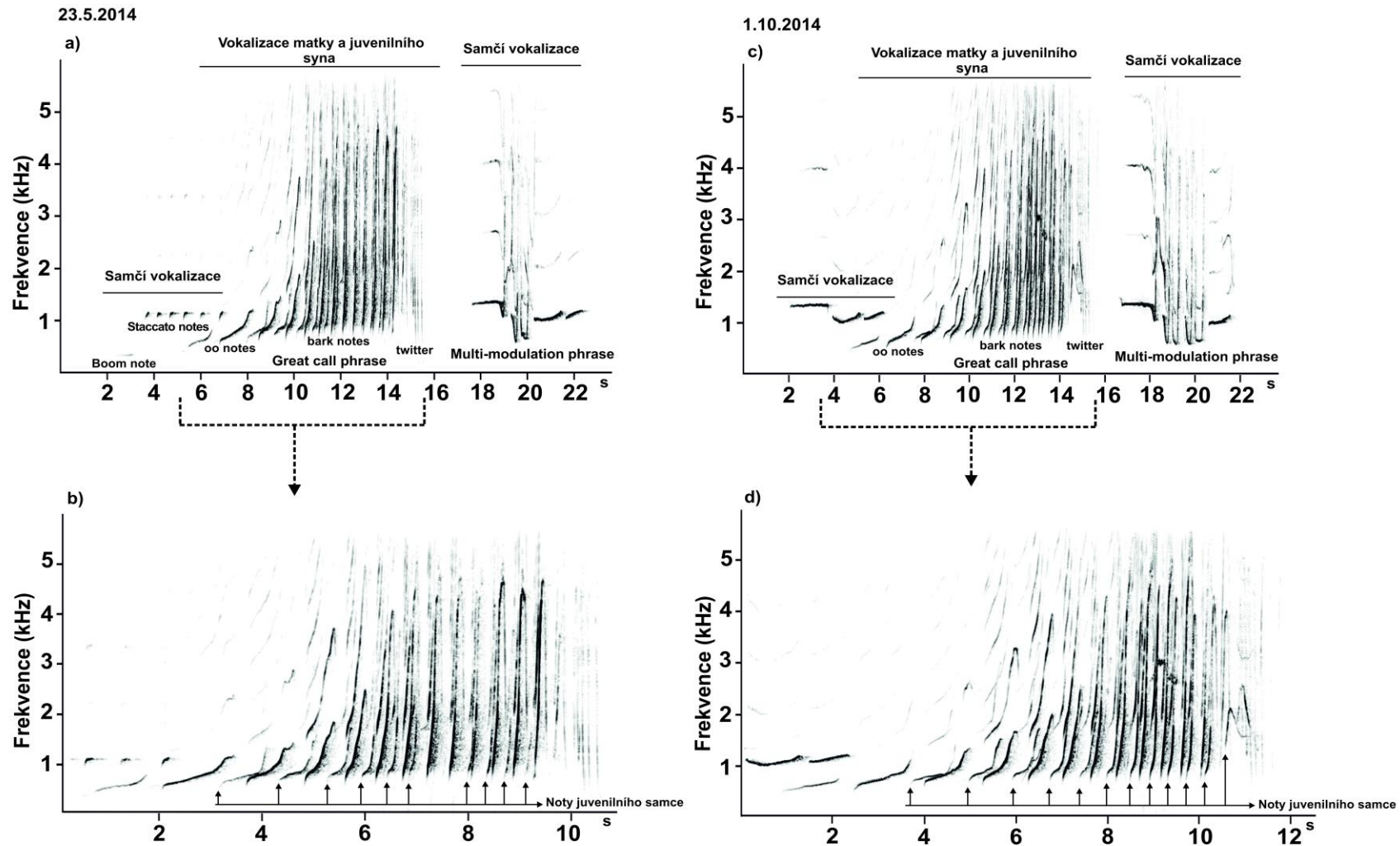
5. Výsledky

5.1. Projev samičí vokalizace u nedospělých samců gibonů rodu *Nomascus*

Samičí vokalizace „great call“ u juvenilního samce gibona bělolícího (*N. leucogenys*)

Juvenilní samec gibona bělolícího (*N. leucogenys*) v lidské péči produkoval samičí vokalizace v duetu se svou matkou. Začátek duetu byl vždy iniciován ze strany matky. Juvenilní syn se snažil napodobovat mateřskou strukturu „great call“. Z celkového počtu 163 great call matky bylo 157 případů produkováno v doprovodu s juvenilním synem (Tabulka 5). Noty (slabiky) samičí vokalizace u juvenilního syna na začátku studie byly produkovány mezi notami matky (Obrázek 13 a,b). Zatímco ke konci studie noty juvenilního samce úzce kopírovaly noty matky (Obrázek 13 c,d). Koncová část „great call“ označovaná jako „twitter“ se objevila v průběhu studie. Juvenilní samec poprvé zařadil „twitter“ ve 3 sezóně (N =16) a na konci 6 sezóny se počet „twitterů“ zvýšil (N = 23) (Tabulka 5).

Obrázek 13: Reprezentativní spektrogramy popisují samičí vokalizaci u juvenilního samce gibona bělolícího (*N. leucogenys*) v duetu s matkou



Samičí vokalizace „great call“ u nedospělých samců gibonů zlatolících (*N. gabriellae*)

Zaznamenal jsem, že juvenilní a adolescentní samci gibonů zlatolících (*N. gabriellae*) v lidské péči produkovali pravidelně samičí vokalizaci („great call“) v duetu se svými matkami. Samičí vokalizace u nedospělých samců byly často pozorovány v každé sledované sezóně (Tabulka 6). Všichni nedospělí samci produkovali samičí vokalizaci od prvního dne nahrávání.

Změna „great call“ parametrů u gibonů zlatolících (*N. gabriellae*)

V obou zoologických zahradách (Olomouc, Jihlava) nedospělí samci (juvenilní a adolescentní) měli nižší počet slabik, než dospělé samice ($F_{(1, 368)} = 1324.02$, $P < 0.0001$, Obrázek 11 a 14). Také nedospělí samci měli začátek první slabiky vyšší ($F_{(1, 368)} = 550.02$, $P < 0.0001$, Obrázek 15 a) a začátek poslední slabiky nižší, než matky ($F_{(1, 368)} = 464.39$, $P < 0.0001$, Obrázek 15 b). Začátek „great call“ u všech nedospělých samců byl zpožděný vůči začátku „great call“ matky.

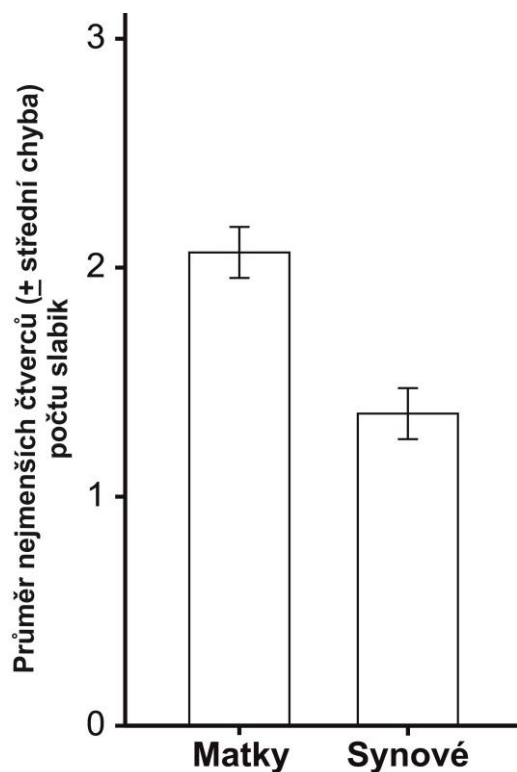
U adolescentních samců v obou zoologických zahradách byl vyšší podíl „twitteru“, než u juvenilních samců. Zařazením „twitteru“ do vokalizace bylo u nedospělých samců ovlivněno věkem samce ($F_{(2, 181)} = 23.24$, $P < 0.0001$, Obrázek 16). Adolescentní samci zařadili „twitter“ u většiny produkce „great call“, zatímco juvenilní samci zařadili „twitter“ výjimečně. Parametr „delay“ rostl s roustoucím věkem nedospělých samců ($F_{(1, 187)} = 41642.8$, $P < 0.0001$, Obrázek 17).

5.2. Ontogenetický vývoj samčí vokalizace u gibonů rodu *Nomascus*

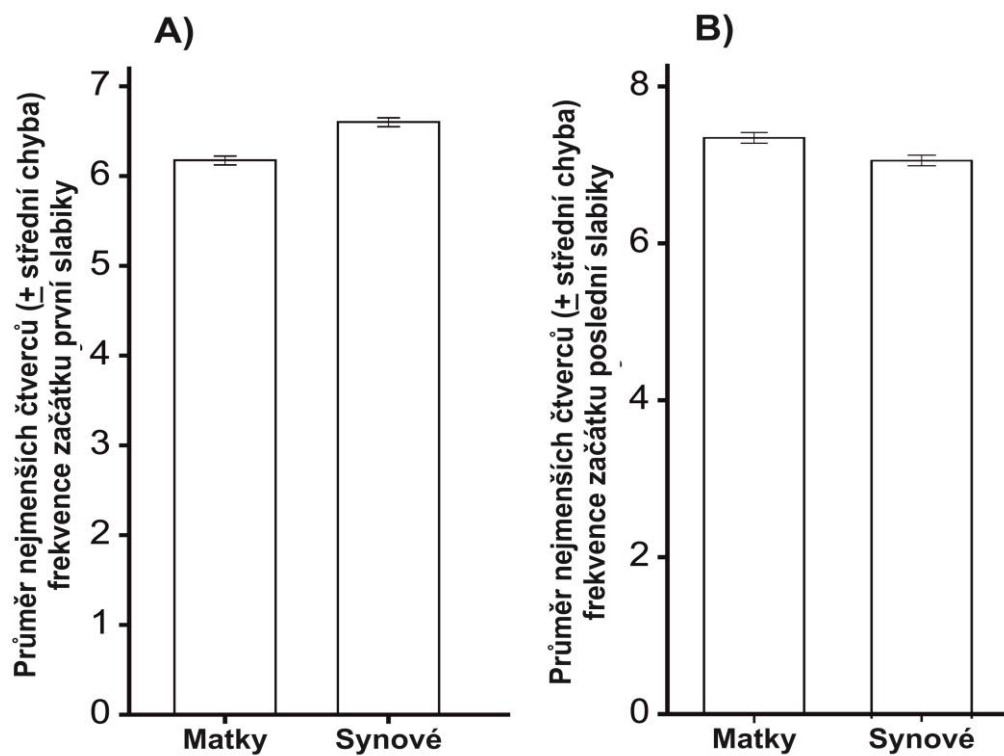
Ontogenetický vývoj samčí vokalizace - vokální komplexita a chování

Ontogenetický vývoj samčí vokalizace byl sledován u dvou druhů gibonů rodu *Nomascus* (Tabulka 7). U adolescentních samců byla samčí vokalizace produkována jako sólo zpěv po vokalizaci rodičů nebo dospělých jedinců (Jihlava). Na začátku studie nebyla samčí vokální struktura adolescentních samců zcela vyvinuta, tj. neodpovídala plně struktuře dospělých samců. Ke konci studie samčí akustická struktura u studovaných samců byla plně vyvinuta. Navíc, po celou dobu studie adolescentní samci nacvičovali pravidelně samčí zpěv ze stejného místa v ubikaci.

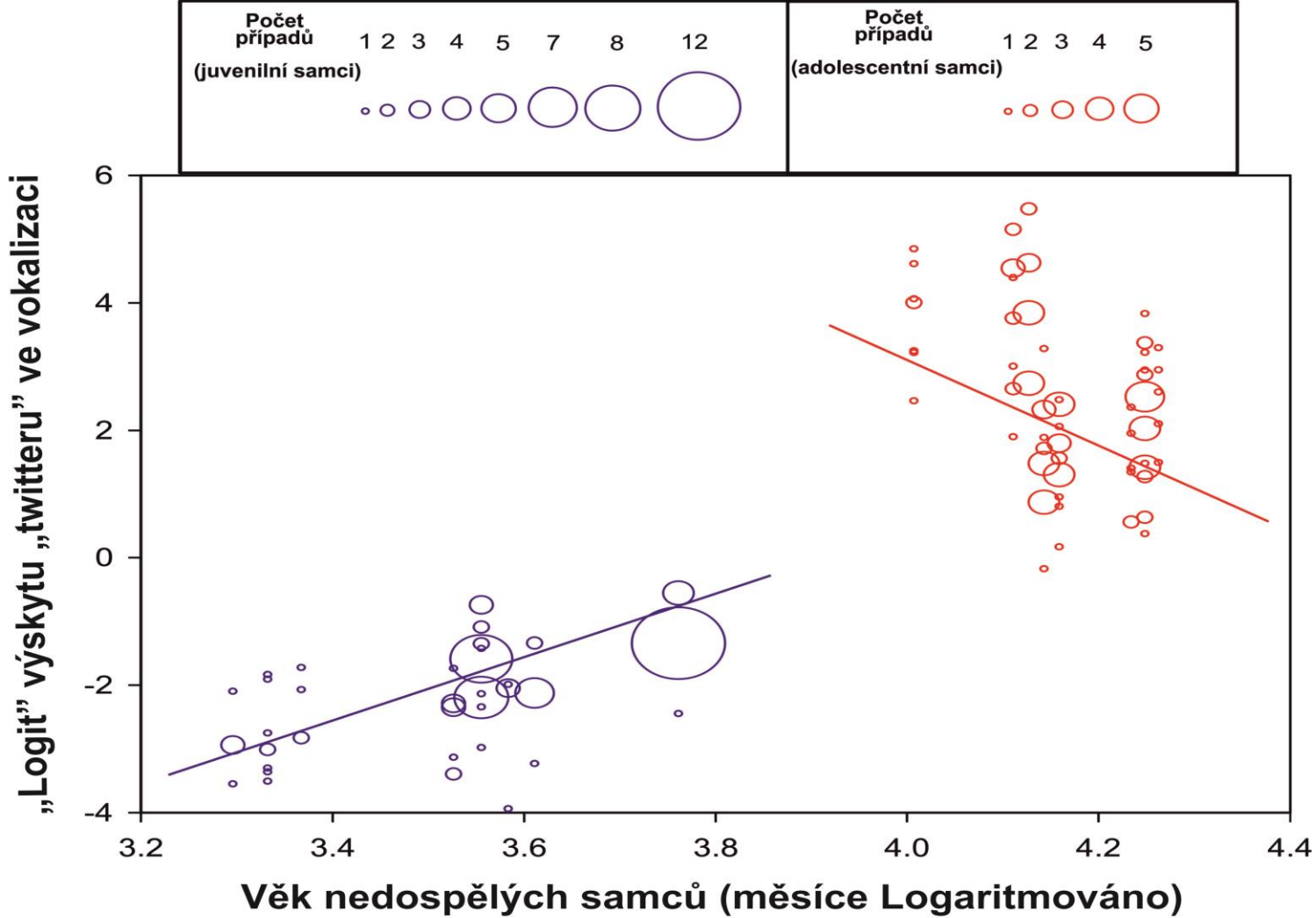
Obrázek 14: Graf zobrazuje průměr nejmenších čtverců (\pm střední chyba) počet slabik v „great call“



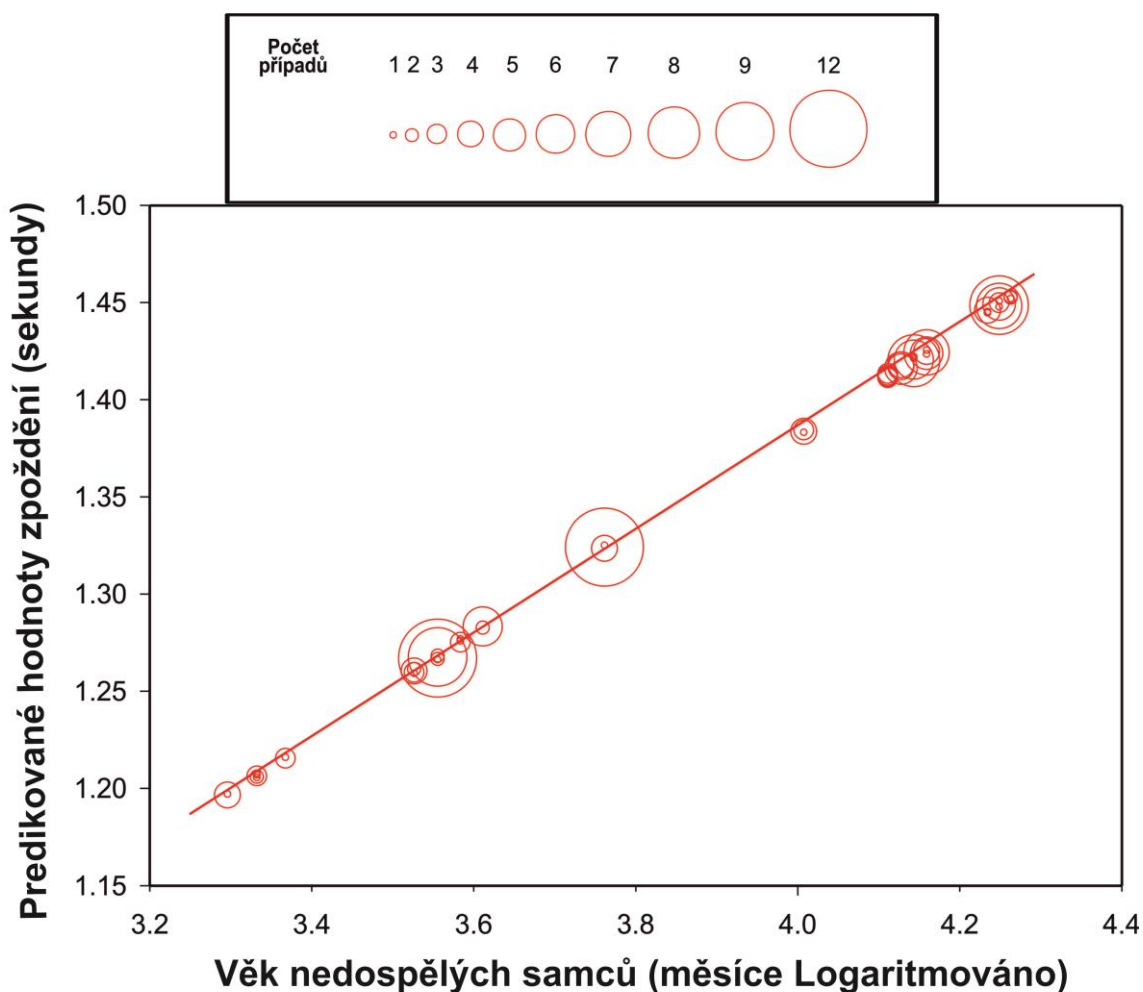
Obrázek 15: Graf zobrazuje průměr nejmenších čtverců (\pm střední chyba) frekvence začátku první a poslední slabiky v „great call“



Obrázek 16: Graf zobrazuje vývoj „twitteru“ u juvenilních a adolescentních samců



Obrázek 17: Graf zobrazuje vývoj hodnoty „delay“ v rámci věku u nedospělých samců



Ontogenetický vývoj v „multi-modulační“ frázi u gibbonů rodu *Nomascus*

Statistická analýza potvrdila silný vliv věku, jedince a druhu (Tabulka 9) v parametrech „multi-modulační“ frázi (coda). Oba druhy jsou ve vývoji „multi-modulační“ frázi v těsné blízkosti a není možné odlišit vliv druhu od vlivu jedince.

Ontogenetický vývoj samčí vokalizace u gibona bělolícího (*N. leucogenys*)

Ontogenetický vývoj celkové struktury vokalizace byl ovlivněn věkem (Tabulka 10). Zjistil jsem, že ontogenetický proces samčí vokalizace se nevyvíjel v takovém pořadí, ve kterém jsou jednotlivé noty a fráze produkovány v akustické struktuře dospělých samců (Obrázek 18). U dospělých jedinců se akustický vzor skládá z „boom“ noty, „staccato“ not a „multi-modulační“ fráze. Tento akustický vzor se opakuje stereotypně. Adolescentní samec (Satun) na začátku ontogenetického procesu začal produkovat

„staccato“ noty a „multi-modulační“ frázi (5 let 7 měsíců). „Po 4 měsících od začátku studie (5 let 11 měsíců) adolescentní samec zařadil do vokalizačního vzorce „boom“ notu.

Ontogenetický vývoj samčí vokalizace u gibona zlatolícího (*N. gabriellae*)

Testoval jsem, jak se liší jednotlivé parametry v „multi-modulační“ frázi u adolescentních samců gibona zlatolícího (*N. gabriellae*) během ontogenetického vývoje (Tabulka 11). U samce (Jihlava) jsem zjistil změnu v délce coda ($H = 20,789$; $P < 0.001$) a ve frekvenci „delta“ ($H = 12,918$; $P < 0.001$) v rámci dne sběru. U samce Diena jsem zjistil změnu v délce coda ($z = 5,023$; $P < 0.001$), ale nezjistil jsem žádnou změnu ve frekvenci „delta“ ($z = 1,823$; $P > 0.05$). U obou samců se během studie nevyskytly „staccato“ noty.

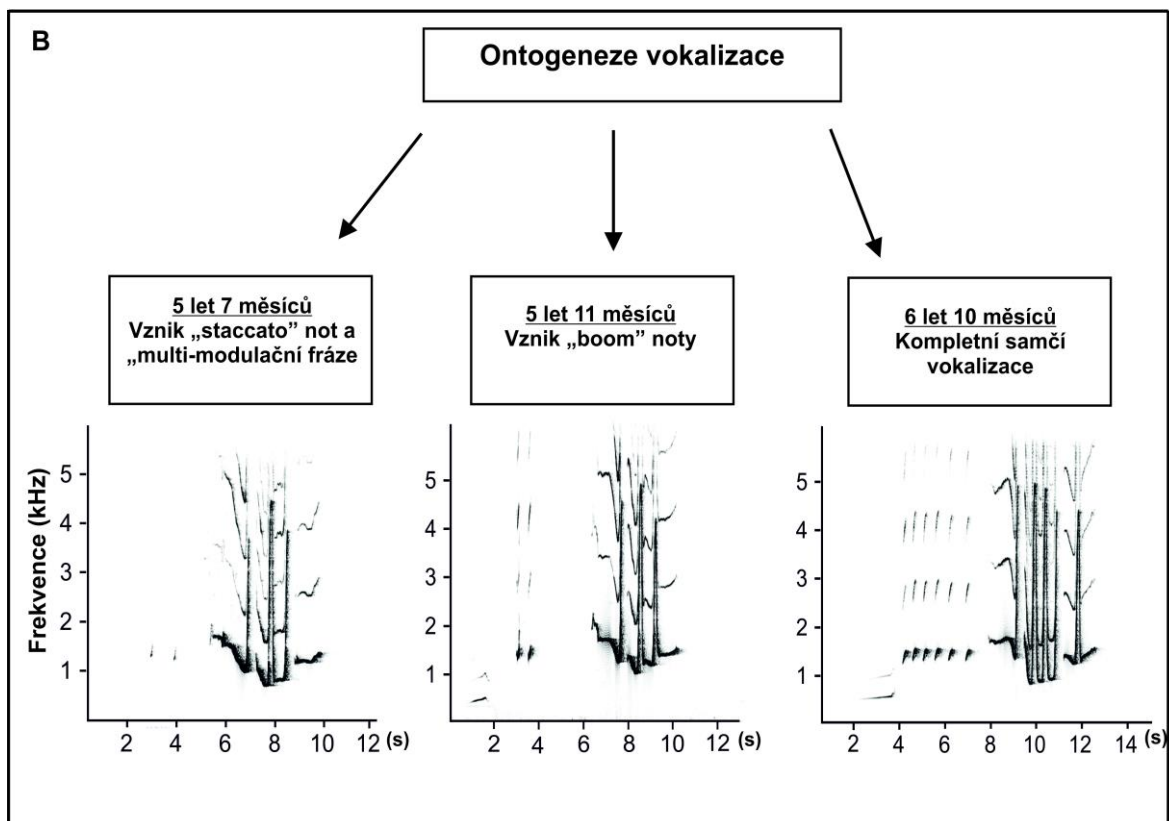
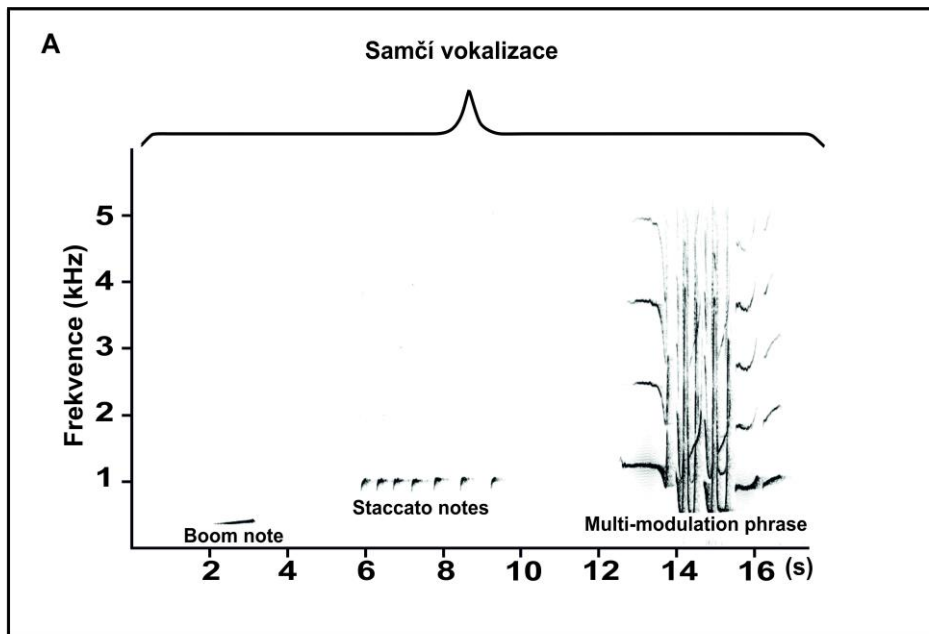
Tabulka 9: statistická analýza v parametrech „multi-modulační“ fráze u obou druhů gibbonů rodu *Nomascus*

	Věk		Individualita		Druh	
	t	P	t	P	t	P
Délka coda	-2.747	<0.01	18.919	<0.001	6.992	<0.001
Frekvence „delta“	3.023	<0.01	-0.536	>0.05	-0.077	>0.05

Tabulka 10: Vývoj samčí akustické struktury u gibona bělolícího (*N. leucogenys*) analyzováno GLM

	Satun	
	t	P
Délka „boom“ noty	26.04	<0.001
Frekvence „boom“ noty	11.51	<0.001
Délka „staccato“ not	6.619	<0.001
Frekvence „staccato“ not	6.171	<0.001
Délka coda	6.029	<0.05
Frekvence „delta“	3.428	<0.001

Obrázek 18: Vývoj samčí vokalizace u gibona bělolícího (*N. leucogenys*). A) vokální struktura u dospělého samce. B) vývoj jednotlivých akustických struktur



Tabulka 11: Vývoj samčí akustické struktury u gibona zlatolícího (*N. gabriellae*)

	Jihlava		Dien	
	Kruskal-Wallis test		Mann Whitney test	
	H	P	z	P
Délka coda	20.789	<0.001	5.023	<0.001
Frekvence “delta”	12.918	<0.001	1.823	>0.05

6. Diskuze:

Produkce samičí vokalizace u nedospělých samců gibonů rodu *Nomascus*

Výsledky této práce (studie) představují první systematický popis ontogeneze samičí vokalizace („great call“) u nedospělých (juvenilních a adolescentních) samců gibonů rodu *Nomascus*. Výsledky této práce dokládají, že juvenilní a adolescentní samci gibona zlatolícího (*N. gabriellae*) a samec gibona bělolícího (*N. leucogenys*) produkovali pravidelně „great call“ v duetu se svými matkami. Produkce samičí vokalizace byla po dobu studie nepřítomna. Nicméně, parametry „great call“ u nedospělých samců plně nedosahovaly složitosti akustické struktury „great call“ svých matek. Jedinou výjimkou byl výskyt „twitteru“. „Twitter“ téměř chyběl u juvenilních samců, zatímco u adolescentních samců se pravidelně vyskytoval.

„Great call“ jako společná část ontogeneze vokalizace u nedospělých samců gibonů

Vzhledem k malé pozornosti ontogenetického procesu a mechanismů zůstává nejasné, jak u samců a samic se vyvine jejich pohlavně-specifický vzor vokalizace. Několik málo studií se zmiňuje o produkci samičí vokalizace u nedospělých samců gibonů rodu *Hylobates* a *Nomascus* jak ve volné přírodě, tak v lidské péči (Schilling 1984; Geissmann 2002; Koda et al, 2014). Tyto studie uvádějí pouze příležitostnou produkci. Deputte (1982) stručně zmiňuje produkci „great call“ u nedospělého samce gibona bělolícího (*N. leucogenys*), ale žádné spektrogramy v této studii nejsou uvedeny. Dokonce ve studii Koda et al. (2014) sporadicky zaznamenali toto vokální chování u nedospělých samců gibona agilise (*H. agilis*) a gibona lara (*H. lar*). Zároveň naznačují pochybnosti o tomto vokálním chování. Z pozorování lze usuzovat, že samičí vokalizace „great call“ je pravděpodobně přítomna u nedospělých samců ještě před 2 rokem věku. Na počátku studie byla samičí vokalizace přítomna u všech nedospělých

samců i u nejmladšího samce ve studii (Silvestr, 2 roky 3 měsíce). V současnosti nemám k dispozici žádné údaje, kdy začnou nedospělí samci produkovat samičí vokalizaci „great call“ a jak jejich prvním vokální struktura vypadá. Tento proces ontogeneze vokalizace je stále ještě otevřen pro další výzkum. Na základě výsledků a řady osobních pozorování se domnívám, že produkce samičí vokalizace u nedospělých samců je nedílnou součástí jejich vývojové fáze.

Ontogeneze samičí vokalizace u nedospělých samců gibonů zlatolících (*N. gabriellae*)

Na základě potvrzených hypotéz a výsledků lze usuzovat, že „great call“ u samců je mnohem jednodušší než u dospělých samic a má malou schopnost se plně rozvíjet do celkové podoby samičí vokalizace „great call“. V naší studii nebyly pozorovány během několika měsíců zjevné změny ve spektro-temporálních parametrech ve vokalizaci „great call“ u juvenilních či adolescentních samců. I když délka „delay“ u nedospělých samců byla ovlivněna jejich věkem. „Twitter“ byl součástí „great call“ u nedospělých samců mezi cca 3 - 5 rokem věku. Na zařazení „twitteru“ do „great call“ samců měl vliv jejich věk. U juvenilních samců byl „twitter“ zařazen výjimečně. Naopak u adolescentních samců byl „twitter“ zařazen skoro v každé samičí vokalizaci „great call“.

Porovnání ontogeneze „great call“ u samců a samic

Ontogeneze samičí vokalizace „great call“ produkovaná nedospělými samci a samicemi se zdají být odlišné. Dřívější studie ukázaly, že se u nedospělé samice vyvinula plně akustická struktura „great call“ ve věku 32 měsíců (Merkel & Cox, 1999). V tomto věku akustická struktura „great call“ dcery dosáhla stejného počtu slabik jako u její matky, zatímco synové produkovali mnohem nižší počet slabik ve struktuře „great call“. Dcera začala zpívat ve větší synchronizaci s matkou a lépe kopírovala její akustickou strukturu než synové v naší studii. Také dcera začala vokalizovat přibližně 1s po začátku vokalizace matky („great call“). Naopak synové začali zpívat až 3s po začátku produkce „great call“ matky. Podle Merkel & Cox (1999) koncová část samičí vokalizace („twitter“) se pravidelně vyskytovala u dcery ve 32 měsíci věku. Zatímco, „twitter“ u samců se pravidelně vyskytl až u adolescentních jedinců. Z mých výsledků vyplývá, že produkce samičí vokalizace „great call“ u nedospělých samců a samic je rozdílná. Také

je pozoruhodné, že samci během ontogenetického vývoje pravděpodobně ztrácejí schopnost produkce „twitteru“.

Proč produkují juvenilní a adolescentní samci samičí vokalizaci?

U gibbonů a ostatních druhů primátů vokální projev hraje důležitou roli v teritoriálním chování a v udržování soudržnosti skupiny (Leighton, 1987; Mitani, 1985; Cowlshaw, 1992; Bartlett, 2003). Význam produkce samičí vokalizace „great call“ u juvenilních a adolescentních samců by mohl plnit význam posílení rodinné vazby a zároveň předávat informace o nezralém stavu zpívajícího samce k otci, protože giboni jsou silně teritoriální a projev samčí vokalizace jiného samce vyvolává agresivní chování (Leighton, 1987; Cowlshaw, 1992). Proto projev samičí vokalizace by mohla být cesta, jak se juvenilní a adolescentní samci mohou účastnit skupinové vokalizace a vokalizační praxe, aniž by byli napadeni dospělým samcem. Také díky této vokalizační schopnosti je pravděpodobně pro samce snazší vyvinout do budoucna samčí vokalizaci.

Proto je zapotřebí více detailních studií k odhalení zákonitostí a mechanismů vokální ontogeneze u gibbonů. Studium vokální ontogeneze také se nabízí důležitá otázka, do jaké míry je vokální chování geneticky podmíněno, nebo zda by se mohla vyskytovat nějaká forma učení.

Ontogeneze samčí akustické struktury

Tato studie reprezentuje první příspěvek, který popisuje ontogenetický vývoj akustických parametrů samčí vokalizaci u gibbonů rodu *Nomascus*. Okolo pátého roku života dochází u adolescentních samců gibbonů rodu *Nomascus* k rozvoji jednotlivých akustických částí („boom“ nota, „staccato“ noty, „multi-modulation“ fráze) ve spectro-temporálních parametrech.

Výsledky podporují interpretaci, že proces ontogenetického rozvoje druhově a pohlavně specifické vokalizace u adolescentních samců gibbonů rodu *Nomascus* koresponduje úzce s růstem vokálního traktu a s fyziologickými změnami, které jsou pravděpodobně spojeny s pokračujícím pohlavní dospělostí. Dosažení pohlavní dospělosti je spojeno se zvyšujícím se hormonální sekrecí a růstem chrupavek hrtanu (Beckford et al., 1985). Navíc vývoj samčí vokalizace byl vedle fyziologického vlivu vokálního traktu podpořen i snahou u obou druhů adolescentních samců o pravidelné procvičování samčí vokalizaci, která se mohla díky tomu integrovat a fixovat do podoby odpovídající akustické struktury dospělých samců. Také v tomto období růst vokálního traktu je

závislý na růstu těla (Fitch, 1997). To neodpovídá mému pozorování, jelikož růst těla gibbonů v adolescentním období nebyl až tak výrazný jako v juvenilním stádiu (Michal Hradec, osobní pozorování).

Na druhé straně je také známo, že v důsledku hormonálního ovlivnění vokálního traktu během puberty muži produkují F0 (základní frekvence vokalizace) nižší než ženy (Harries et al., 1998; Evans et al., 2008). Tento nálezn by mohl vysvětlovat proč “boom” nota s nejnižší frekvencí vznikla jako poslední část v průběhu ontogenetického zrání u gibona bělolícího (*N. leucogenys*).

Dále pozorování dokládá, že vývoj samčí vokální struktury se odehrával bez pomoci dospělých jedinců (rodičů), což pravděpodobně souvisí s růstem sociální nezávislosti. Naopak je dokumentováno, že při vývoji samičí vokalizace mateřská vokální struktura figuruje jako pomocná matrice při duetní vokalizaci s dcerou (Merkel & Cox, 1999). Zároveň z mých předešlých pozorování můžu potvrdit, že studovaní samci před vývojem samčí specifické akustické struktury produkovali samičí vokalizace v duetu s matkou (Michal Hradec, osobní pozorování).

I přesto, že výzkum je zaměřen na kvantifikaci vývoje samčí vokalizace, tak z mého pozorování dále vyplývá, že pro plnohodnotný rozvoj samčí akustické struktury jsou významné i určité projevy chování spojené se sociální interakcí s jednotlivými členy rodiny nebo členy z okolních skupin. Během studie jsem pozoroval, že adolescentní samci “nacvičovali” samčí vokalizaci až po duetním zpěvu rodičů a v případě samce Jihlava až po duetním zpěvu páru ze sousední skupiny. Kromě toho, nácvik samčí vokalizace u studovaných samců byl vždy produkován ze stejného místa v ubikaci. Tento pozoruhodný projev “hierarchického” vokálního chování byl striktně dodržován u obou druhů gibbonů rodu *Nomascus*. Dokonce tento projev “hierarchického” vokálního chování byl také pozorováno i u adolescentního samce gibona kápoového (*Hylobates pileatus*) v zoo Mulhouse (Michal Hradec, nepublikováno). Nicméně, u tohoto druhu nebyl kladen takový důraz při nácviku samčí vokalizace na stejném místě v ubikaci v porovnání ze studovanými druhy (Michal Hradec, osobní pozorování). Na základě těchto výsledků navrhuji, že při vývoji druhově a pohlavně specifické akustické struktury se současně vyvíjí i teritoriální chování u samců gibbonů. Dále na základě svého pozorování se domnívám, že by mohl existovat nějaký behaviorální projev chování, kterým adolescentní syn dává najevo otci, že jeho produkce samčí vokalizace je jen nacvičování (učení). Pro silnější interpretaci procesu ontogeneze samčí vokální struktury jsou potřebné další výzkumy, které by mohly být propojeny i s

endokrinologickým vlivem během této změny. Zodpovězení této otázky by mělo důležitý dopad na porozumění evoluce a vývoje druhově a pohlavně specifické akustické struktury gibbonů.

7. Závěr

Na základě stanovených výsledků této práce je patrné, že ontogenetický proces vokalizace u nedospělých samců gibbonů rodu *Nomascus* není přímočarým procesem vývoje akustické struktury, který je charakteristický pro ostatních druhů primátů, ale skládá z několika vývojových fází. Výsledky ukazují, že produkce samičí vokalizace u nedospělých samců produkovaná v duetu s matkou je první fází ontogenetického procesu a nepatří do projevu abnormálního vokálního chování, jako o tom polemizují Koda et al. (2014).

Tento vývoj přirozeně vede do druhé ontogenetické fáze, kde se již u nedospělých samců vyvíjí samčí vokální struktura nezávisle na rodičích. Vzhledem k tomu, že se jedná o zcela první a unikátní zmapování ontogenetického procesu vokalizace u nedospělých samců gibbonů rodu *Nomascus*, tak výsledky vedou k následujícím závěrům:

1. Samičí vokalizace („great call“) u nedospělých samců se liší od vokální struktury matek ve spektro-temporálních vlastnostech: počet slabik, začátek první a poslední slabiky a v hodnotě „delay“.
2. Koncová část („twitter“) v samičí vokalizaci („great call“) je u nedospělých samců nepravidelně přítomna od třetího roku věku a má tendenci se vyvíjet. U adolescentních samců je „twitter“ přítomen pravidelně.
3. „Twitteru“ nedospělých samců je produkován dříve, než „twitter“ matek.
4. Okolo pátého roku věku dochází u adolescentních samců k vývoji samčí vokální struktury. Produkce a „nácvik“ samčí vokalizace probíhá až po vokalizaci rodičů a je soustředěn do místa v ubikaci, kde rodiče pravidelně nevokalizují.
5. V tomto období nastává zvýšená agresivita otce vůči dospívajícímu samci.
6. Jednotlivé vokální struktury v samčí vokalizaci u gibona bělolícího (*N. leucogenys*) se nevyvíjí v pořadí, v jakém jsou produkovány ve vokálním rejstříku dospělého samce.
7. Budoucím předpokladem pro komplexní pochopení ontogenetického procesu vokalizace u gibbonů by bylo vhodné zaznamenat tento proces i s ostatními změnami chování a propojit jej s hormonální analýzou.

8. Reference

- Ankel-Simons, F. 2000. *Primate Anatomy* (2nd edn). San Diego, CA: Academia Press.
- Bach, L. T., Rawson B. M. 2011. Population assessment of the northern white-cheeked crested gibbon (*Nomascus leucogenys*) in Pu Mat National Park, Nghe An Province. Conservation International/Fauna & Flora International, Hanoi, Vietnam.
- Barelli, C., Heistermann, M., Boesch, C., Reichard U. H. 2007. Sexual swelling in wild white-handed gibbon females (*Hylobates lar*) indicate the probability of ovulation. *Hormones and Behavior*. 51: 221-230.
- Barelli, C., Heistermann, M., Boesch, C., Reichard U. H. 2008. New perspectives on mating patterns and sexual swellings in wild white-handed gibbons (*Hylobates lar*). *Folia Primatologica*. 79: 133-134.
- Bartlett, T. Q., 2003. Intragroup and intergroup social interactions in white-handed gibbons. *International Journal of Primatology* 24: 239-259.
- Beckford N. S, Schaid D, Rood SR, Schanbacher B 1985. Androgen stimulation and laryngeal development. *Annals of Otology, Rhinology and Laryngology* 94:634-640.
- Bouchet, H., Blois-Heulin, C., Lemasson, A. 2012. Age- and sex-specific patterns of vocal behavior in De Brazza's monkeys (*Cercopithecus neglectus*). *American Journal of Primatology*. 74: 12 – 28.
- Brockelman WY, Schilling D 1984. Inheritance of stereotyped gibbon calls. *Nature* 312:634-636.
- Candiotti, A., Zuberbuehler, K., Lemasson, A., 2012. Convergence and divergence in Diana monkey vocalizations. *Biology Letters* 8: 382-385.
- Cowlishaw, G., 1992. Song function in gibbons. *Behaviour*. 121: 131-153

Creel, N. & Preuschoft, H. 1984. Systematics of the lesser apes: A quantitative taxonomic analysis of craniometric and other variables. In *The Lesser Apes. Evolutionary and Behavioural Biology* (eds. H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman and N. Creel), pp. 562-613. Edinburgh University Press, Edinburgh.

Dao Van Tien. 1983. On the north Indochinese gibbons (*Hylobates concolor*) (Primates: Hylobatidae) in north Vietnam. *Journal of Human Evolution* 12:367-372.

Deputte, B. L. 1982. Duetting in male and female songs of the white-cheeked gibbon *Hylobates concolor leucogenys*. In *Primate communication* (eds. S. T. Snowdon, C. H. Brown and M. R. Petersen), pp. 67-93. Cambridge University Press, Cambridge.

Duckworth, J., Timmins, R., Anderson, G., Thewlis, R., Nemeth, E., Evans, T., Dvorak, M. and Cozza, K. 1995. Notes on the status and conservation of the gibbon *Hylobates (Nomascus) gabriellae* in Laos. *Tropical Biodiversity* 3: 15-27.

Elowson, A. M., Snowdon, C. T. 1992. Ontogeny of trill and J-call vocalizations in the pygmy marmoset *Cebuella pygmaea*. *Anim. Behaviour*. 43, 703–715

Evans S, Neave N, Wakelin D, Hamilton C 2008. The relationship between testosterone and vocal frequencies in human males. *Physiology Behaviour* 93:783-788.

Fan, P. F., Jiang, X. L. 2009. Predation on giant flying squirrels (*Petaurista philippensis*) by black crested gibbons (*Nomascus concolor jingdongensis*) at Mt. Wuliang, Yunnan, China. *Primates* 50:45–49

Fan, P. F., Fei, H. L., Luo, A. D. 2013. Ecological extinction of the critically endangered northern white-cheeked gibbon *Nomascus leucogenys* in China. *Oryx* 48: 52–55.

Fan, P. F. 2016. The past, present, and future of gibbons in China. *Biological Conservation*. Article in press [doi:10.1016/j.biocon.2016.02.024](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.02.024)

Fitch, W. T. 1997. Vocal tract length and formant frequency dispersion correlate with body size in rhesus macaques. *Journal of Acoustics America* 102:1213-1222.

Fitch, W. T. 2000. The evolution of speech: a comparative review. *Trends in Cognitive Sciences*. 7: 258-267.

Gautier, J. P. 1973. Field and laboratory studies of the vocalizations of talapoin monkeys (*Miopithecus talapoin*). *Behaviour*. 51: 209-273.

Geissmann T. 1984. Inheritance of song parameters in the gibbon song, analyzed in 2 hybrid gibbons (*Hylobates pileatus* x *Hylobates lar*). *Folia Primatologica* 42:216-235.

Geissmann T. 1989. A female black gibbon, *hylobates concolor* subspecies, from Northeastern Vietnam. *International Journal of Primatology*. 10:455-476

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, Zurich University, Zurich, Switzerland.

Geissmann, T., 1995. The yellow-cheeked gibbon (*Hylobates gabriellae*) in Nam-Bai-Cat-Tien (Southern Vietnam) Revisited. *Primates* 36: 447-455.

Geissmann, T., Orgeldinger M. 1995. Neonatal weight in gibbons (*Hylobates* spp.). *American Journal of Primatology*. 37: 179–189.

Geissmann, T. 2000. Gibbon song and human music from an evolutionary perspective. In: Wallin, N. L., Merker, B., Brown, S. (eds.), *The origins of music*, MIT Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 103-123.

Geissmann, T. 2002. Duet-splitting and the evolution of gibbon songs. *Biological Reviews*. 77:57–76.

Geissmann, T., Nijman, V. 2006. Calling in wild silvery gibbons (*Hylobates moloch*) in Java (Indonesia): Behavior, phylogeny and conservation. *American journal of Primatology* 68:1-19

Geissmann, T. 2007. First field data on the laotian black crested gibbon (*Nomascus concolor lu*) of the NamKan area of Laos. *Gibbon Journal*. 3: 56–65.

Gouzoules, H., Gouzoules, S. 1990. Matrilineal signatures in the recruitment screams of pigtail macaques *Macaca nemestrina*. *Behaviour*. 115, 327–347.

Groves, C. P. 1993. Speciation in living hominoid primates. Pages 109-121 in W. H. Kimbel, and L. B. Martin, editors. *Species, Species Concepts, and Primate Evolution*. Plenum Press, New York, London.

Groves, C. P. 2001. *Primate taxonomy*. Smithsonian Institution Press, Washington.

Haimoff, E. H. 1981. Video analysis of siamang (*Hylobates syndactylus*) song. *Journal of the Bombay Natural History Society* 76: 128-130.

Haimoff, E. H. 1984. Acoustic and organizational features of gibbon songs. Pp. 333–353 in *The lesser apes: evolutionary and behavioural biology* (H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman, and N. Creel, eds.). Edinburgh University Press, Edinburgh, United Kingdom.

Haimoff, E. H. 1986. Some observations on the singing behaviour of the hoolock gibbon *Hylobates hoolock*. *Journal of the Bombay Natural History Society* 82: 1-12.

Haimoff, E. H. Tilson, R. L. 1985. Individuality in the female songs of wild Kloss' gibbons *Hylobates klossii* on Siberut Island, Indonesia. *Folia Primatologica* 44: 129-137.

Hammerschmidt, K., Newman, J. D., Champoux, M., Suomi, S. J. 2000. Changes in rhesus macaque 'coo' vocalizations during early development. *Ethology*. 106: 873–886.

Hammerschmidt, K., Freudenstein, T., Jurgens, U. 2001. Vocal development in squirrel monkeys. *Behaviour* 13: 1179–1204.

Hammerschmidt Kurt, Fischer J (2008) Constraints in primate vocal production. In: Griebel U, Oller K (eds) *The evolution of communicative creativity: From fixed signals to contextual flexibility*. The MIT Press, Cambridge

Harding, L. E. 2012. *Nomascus leucogenys* (primates:Hylobatidae). *Mammalian Species*. 11: 1-15.

Harries M, Hawkins S, Hacking J, Hughes I. 1998. Changes in the male voice at puberty: vocal fold length and its relationship to the fundamental frequency of the voice. *Journal of Laryngology and Otology* 112: 451-454.

Hauser, M. D. 1989. Ontogenetic changes in the comprehension and production of vervet monkey (*Cercopithecus aethiops*) vocalizations. *Journal of Comparative Psychology*. 103: 149–158.

Hihara, S., Yamada, H., Iriki, A., Okanoya, K. 2003. Spontaneous vocal differentiation of coo-calls for tools and food in Japanese monkeys. *Neuroscience Research*. 45: 383-389

Hirai, H., Hirai, Y., Domae, H., Kirihara Y. 2007. A most distant intergeneric hybrid offspring of lesser apes, *Nomascus leucogenys* and *Hylobates lar*. *Human Genetics*. 122: 477–483.

Hu, Y., Xu, H., Yang, D. 1989. The studies on ecology in *Hylobates leucogenys*. *Zoological Research* 10, supplement:61–67 (in Chinese with English summary).

Chatterjee, H. J. 2006. Phylogeny and biogeography of gibbons: a dispersal–vicariance analysis. *International Journal of Primatology*. 27:699–712.

Choudhury A. 1991. Ecology of the hoolock gibbon (*Hylobates hoolock*), a lesser ape in the tropical forests of north-eastern India. *Journal of Tropical Ecology* 7:147-53

- 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, Ch., 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. 2005. Vocal diversity and taxonomy of *Nomascus* in Cambodia. *International Journal of Primatology*. 27:713–745.
- Lappan, S. 2007. Social relationships among males in multimale siamang groups. *International journal of primatology*. 28: 369-387.
- Leighton, D. R., 1987. Gibbons: territoriality and monogamy. University of Chicago Press, Chicago and London.pp 135-145
- Lemasson, A., Hausberger, M., 2004. Patterns of vocal sharing and social dynamics in a captive group of Campbell's monkeys (*Cercopithecus campbelli campbelli*). *Journal of Comparative Psychology* 118, 347-359.
- Lemasson, A., Ouattara, K., Petit, E. J., Zuberbuehler, K., 2011b. Social learning of vocal structure in a nonhuman primate? *BMC Evolutionary Biology* 11
- Liebal, K., Waller, B. M., Burrows, A. M., Slocombe, K. E. 2013. Primate communication: A multimodal approach. pp 310. Cambridge University Press
- Lieblich, A. K., Symmes, D., Newman, J. D., Shapiro, M. 1980. Development of isolation peep in laboratory-bred squirrel monkeys. *Animal Behaviour*. 2: 1–9
- Lukas, K. E., Barkauskas, R. T, Maher, S. A., Jacobs, B. A., Bauman, J. E., Henderson, A. J., Calcagno, J.M. 2002. Longitudinal study of delayed reproductive success in a pair of white-cheeked gibbons (*Hylobates leucogenys*). *Zoo Biology* 21: 413–434

- Ma, Y., Wang, Y. 1988. Taxonomy, distribution, and status of gibbons (Hylobates) in southern China and adjacent areas. *Primates*. 29: 277-286.
- Marshall, J. T., Marshall, E. R. 1976. Gibbon and their territorial song. *Science* 193: 235-237.
- Marshall, J. T., Sugardjito, J. 1986. Gibbon systematics. In *Comparative Primate Biology, Vol. 1: Systematics, Evolution, and Anatomy* (eds. D. R. Swindler and J. Erwin), pp. 137-185. Alan R. Liss, New York
- Merker, B., Cox, C. 1999. Development of the female great call in *Hylobates gabriellae*: A case study. *Folia Primatologica*. 70: 97-106.
- Mitani, J. C. 1985. Gibbon song duets and intergroup spacing. *Behaviour* 92: 59-96.
- Mittermeier, R. A., Rylands, A. B., Wilson, D. E., eds. 2013. *Handbook of the mammals of the World. Vol. 3. Primates*. Lynx edicions, Barcelona.
- Mootnick, A. R., Fan, P. F. 2011. A Comparative Study of Crested Gibbons (*Nomascus*). *American Journal of Primatology* 73: 135-154
- Newman, J. D., Symmes, D. 1974. Vocal pathology in socially deprived monkeys. *Development Psychobiol.* 7: 351–358
- Ortiz, A., Pilbrow, V., Villamil, C. I., Korsgaard, J. G., Bailey, S. E., Harrison, T. 2015. The Taxonomic and phylogenetic affinities of *Bunopithecus sericus*, a fossil Hylobatid from the Pleistocene of China. *Plos One*. e0131206
- Owren, M. J., Dieter, J. A., Seyfarth, R. M., Cheney, D. L. 1992. ‘Food’ calls produced by adult female rhesus (*Macaca mulatta*) and Japanese (*M. fuscata*) macaques, their normally-raised offspring, and offspring cross-fostered between species. *Behaviour*. 120: 218 – 231.

- Perelman, P. E. 2011. A molecular phylogeny of living Primates. *PLoS Genetics*. 7:e1001342
- Prouty, L. A., Buchanan P. D., Pollitzer, W. S, Mootnick A. R. 1983. *Bunopithecus*: a genus-level taxon for the hoolock gibbon (*Hylobates hoolock*). *American Journal of Primatology* 5: 83–87.
- Rafacz, M., Margulis, S. W., Santymire, R. M. 2013. Hormonal and behavioral of reproduction in female hylobatids. *American Journal of Primatology* 137: 103–112.
- Rawson, B. M, Insua-Cao, P., Nguyen Manh Ha, Van Ngoc Thinh, Hoang Minh Duc, Mahood, S., Geissmann, T., Roos, C. 2011. The Conservation Status of Gibbons in Vietnam. *Fauna & Flora International, Conservation International, Hanoi, Vietnam*
- Roos C, Geissmann T (2001) Molecular phylogeny of the major hylobatid divisions. *Molecular of Phylogenetic and Evolution* 19: 486-494.
- Rowe, C. 1999. Receiver psychology and the evolution of multicomponent signals. *Animal Behaviour*. 58: 921–931
- Ruppell, J. C. 2010. Vocal diversity and taxonomy of *Nomascus* in central Vietnam and southern Laos. *International Journal of Primatology*. 31:73–94.
- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L. 1986. Vocal development in vervet monkeys. *Animal Behaviour*. 34: 1640–1658.
- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L. 1997. Some features of vocal development in nonhuman primates. In *Social Influences on Vocal Development* (Snowdon, C.T. and Hausberger, M. eds), pp. 249–273, Cambridge University Press
- Schilling, D. 1984. Song bouts and duetting in the concolor gibbon. Pp. 390–403 in *The lesser apes: evolutionary and behavioural biology* (H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman, and N. Creel, eds.). Edinburgh University Press, Edinburgh, United Kingdom

Taglialatela, J. P., Savage-Rumbaugh, S., Baker, L. A. 2003. Vocal production by a language-competent *Pan paniscus*. *International Journal of Primatology*. 24:1–14.

Takacs, Z., Morales J. C., Geissmann, T., Melnick, D. J. 2005. A complete species-level phylogeny of the Hylobatidae based on mitochondrial ND3-ND4 gene sequences. *Molecular, Phylogeny and Evolution*. 36: 456-467.

Tao, J. L. R., Patetta, M., Truxillo, C., Wolfinger, R. 2002. Mixed model analyses using the SAS system course notes. Cary, NC, USA:SAS Institute Inc.

Tenaza, R. 1985. Song of hybrid gibbons (*Hylobates lar* x *Hylobates muelleri*). *American Journal of Primatology* 8: 249-253.

Tenaza, R. 1976. Songs, choruses and countersinging among Kloss' gibbons (*Hylobates klossi*) in Siberut island, Indonesia. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 40: 37-52.

The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-1. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 04 August 2016

Thin, V. N., Rawson, B., Hallam, C., Kenyon, M., Nadler, T., Walter, L., Roos, C. 2010. Phylogeny and distribution of crested gibbons genus (*Nomascus*) based on mitochondrial cytochrome b gene sequence data. *American Journal of Primatology*. 71: 1–8.

Thin, V. N., Hallam, C., Roos, C., Hammerschmidt, K. 2011. Concordance between vocal and genetic diversity in crested gibbons. *BMC Evolutionary Biology*. 11: 36.

Traeholt, C., Bonthoeun, R., Rawson, B., Samuth, M., Virak, C. and Sok Vuthin. 2005. Status review of pileated gibbon (*Hylobates pileatus*) and yellow-cheeked crested gibbon (*Nomascus gabriellae*) in Cambodia. Fauna& Flora International Cambodia Programme Office, Phnom Penh, Cambodia.

Winter, P., Handley, P., Ploog, D., Schott, D. 1973. Ontogeny of squirrel monkey calls under normal conditions and under acoustic isolation. *Behaviour*. 47: 230–239.

Zihlman, A. L., Mootnick, A. R., Underwood, C. E. 2011. Anatomical contributions to hylobatid taxonomy and adaptation. *International Journal of Primatology*. 32: 865–877.

Zuberbühler, K. 2000. Interspecies semantic communication in two forest primates. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 267: 713–7

