

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra etologie a zájmových chovů**



**Fakulta agrobiologie,  
potravinových a přírodních zdrojů**

**Chov gibbonů v různých sociálních systémech**

**Bakalářská práce**

**Autor práce: Nikola Hamáčková**

**Obor studia: Speciální chovy**

**Vedoucí práce: Ing. Michal Hradec, Ph.D.**

**© 2022 ČZU v Praze**

## **Čestné prohlášení**

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

V Praze dne 22.4.2022

---

## **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucímu práce Ing. Michalu Hradci, Ph.D. za vedení práce, odborné rady a trpělivost. Dále nesmím zapomenout na poděkování mé rodině a partnerovi za podporu při mém studiu.

# Chov gibbonů v různých sociálních systémech

## Souhrn

Tato bakalářská práce shrnuje základní poznatky o gibonech (čeledi Hylobatidae) a jejich chovu v různých sociálních systémech. Práce představuje informace o sociálním systému u primátů, pak konkrétně gibbonů a jeho využití v chovu. V chovu gibbonů se vyskytuje primárně monogamní sociální systém. Nicméně bylo zaznamenáno několik případů ve volné přírodě, kdy docházelo k vytváření jiných skupin nežli monogamních. Tento poznatek nám představuje nové možnosti sociálních skupin s využitím v chovu gibbonovitých. Giboni se chovají v rodinné skupině, stejnopohlavním typu sociální struktury, harémové sociální struktury a soliterně. Nejčastějším typem chovu je chov v rodinné skupině, jelikož je typický vzhledem k biologii druhu. Tato práce se zabývá a definuje kromě toho i ostatní typy sociálních skupin v chovu. V lidské péči již existují všechny tyto typy chovu gibbonů.

Monogamní chov představuje soužití jednoho páru, samce a samice, kteří spolu zůstávají po celý život. Narození potomci tohoto páru jsou v době pohlavní dospělosti vyjmuti ze skupiny. Stejnopohlavní typ chovu je definován dvěma samci či samicemi. Bakalářský chov je typ stejnopohlavního chovu, kdy se chovají dva samci společně, sourozenci. V harémové skupině se většinou vyskytují dvě samice a jeden nepřibuzný samec. Soliterní chov je charakterizován jedním jedincem. Tento chov nastává především z důvodu úhynu jedince v párové skupině.

Giboni dokážou být mnohem flexibilnější v sociálním chování, než dokazovaly prvotní studie. Flexibilita sociálního chování gibbonů je ovlivněna chovem samotným, jelikož v lidské péči nedochází k působení vlivů, které jinak působí na sociální systém ve volné přírodě. Jedná se především o riziko predace, množství a obsah potravy, kompetici mezi pohlavími, obranu teritoria a ochranu partnera před vnějšími jedinci. Tyto vlivy se v lidské péči minimalizují nebo se úplně ztrácejí.

Chov v jiných systémech by mohl být perspektivní z hlediska maximalizace reprodukce, zabránění příbuzenské plemenitby a zaručení kvalitnějšího chovu z hlediska životní pohody zvířat. Pozorování a informace o sociálním chování u gibbonů by měly přispět k přesnějšímu pochopení jejich sociálního systému. Tyto informace mohou být dále aplikovány do chovu gibbonovitých.

**Klíčová slova:** giboni, sociální systém, monogamie, zoo

# Gibbon breeding in various social systems

## Summary

This bachelor thesis summarizes the basic knowledge about gibbons and gibbons breeding in various social systems. The thesis presents informations about the social systems in primates, then specifically gibbons social systems and its use in breeding. In the breeding of gibbons, a primarily monogamous social system is occurs. However, there have been recorded several cases in the wild, where groups non-monogamous groups have been formed. This finding presents new possibilities for social groups with applications in gibbon breeding. Gibbons behave in family group, same-sex type of social structure, harem social structure and solitary social system. Family group breeding is the most common type of breeding , as it is typical due to the biology of the species. In addition, this paper discusses and defines other types of social groups in breeding. All of these types of gibbon breeding already exist in captive.

Monogamous breeding represents the cohabitation of one pair, male and female, who remain together for life. The offspring born to this pair are removed from the group at the time of sexual maturity. Same-sex type of social group is defined by two males or females. Bachelor social group is a type of same-sex group, where two males (siblings) breed together. In a harem group there are usually two females and one unrelated male. Solitary breeding is characterised by a single individual. This breeding occurs mainly due to the death of an individual in a pair group.

Gibbons can be much more flexible in their social behaviour than initial studies have shown. Given this fact, new social systems can be considered rather than typical monogamous groups. The flexibility of gibbons social behaviour is influenced by the breeding system itself, as there are no influences in human care that otherwise affect the social system in the wild. These include predation risk, food quantity and content, intersexual competition, territory defence and mate protection from outside individuals. These influences are minimized or lost altogether in human care.

Breeding in other systems could be promising in terms of maximising reproduction, avoiding inbreeding and guaranteeing a better quality of husbandry in terms of animal welfare. Observations and information on social behaviour in gibbons should contribute to a more accurate understanding of their social system. This information can be further applied to gibbon breeding.

**Keywords:** gibbons, social system, monogamy, zoo

# Obsah

Úvod .....	7
Cíle práce .....	8
Literární rešerše .....	9
<b>1.1 Čeleď Hylobatidae.....</b>	<b>9</b>
1.1.1 Charakteristika čeledi Hylobatidae .....	11
1.1.2 Charakteristika rodů čeledi Hylobatidae .....	15
rod Symphalangus.....	15
rod Nomascus .....	15
rod Hoolock .....	15
rod Hylobates.....	15
<b>1.2 Sociální systém.....</b>	<b>15</b>
1.2.1 Sociální systémy/struktury u primátů.....	18
Solitérní sociální struktura.....	19
Soužití ve skupinách .....	19
Soužití v páru .....	20
Monogamie nebo párová sociální struktura.....	20
1.2.2 Sociální systém u čeledi Hylobatidae ve volné přírodě.....	23
<b>1.3 Chov čeledi Hylobatidae.....</b>	<b>27</b>
1.3.1 Sociální systémy čeledi Hylobatidae v lidské péči. ....	27
1.3.2 Monogamní sociální systém .....	28
1.3.3 Solitérní sociální systém .....	28
1.3.4 Stejnopohlavní skupiny .....	29
1.3.5 Harémová struktura .....	29
1.3.6 Doporučení sociálního systému pro chov Hylobatidae .....	31
<b>Závěr .....</b>	<b>32</b>
<b>Literatura.....</b>	<b>33</b>

## Úvod

Chov čeledi Hylobatidae (Gray 1870) je důležitý pro zachování druhové a poddruhové rozmanitosti čeledi vzhledem k jejímu ohrožení ve volné přírodě. Zároveň tak vzniká snaha o vytvoření životaschopného genofondu s cílem reintrodukce (Mootnick 2006). Pochopení sociálního systému gibbonů nás vede k chovu podmiňující maximalizaci statu gibbonů a jejich navrácení do volné přírody. U gibbonů, jakožto typických monogamních primátů, byl zaznamenán také polygamní sociální systém (Xu et al 1983).

Sociální jednotka je definována jako soubor konspecifických jedinců, mezi kterými dochází k pravidelné komunikaci ve větší míře než s ostatními jedinci mimo tento soubor (Struhsaker 1969). Takovou organizaci lze popsat velikostí, sexuální kompozicí a časoprostorovou soudržností (Kappeler&Schaik 2002).

Monogamie je definována jako soužití jednoho samce a jedné samice po celý život (Kappeler&Schaik 2002). Je součástí důležitých diskutovaných témat v morálních, etických, politických a kulturních perspektivách (French et al 2018). Pokud se zaměříme na studie monogamie, je potřeba nejdříve klasifikovat biologickou úroveň (Gowaty 1996). Veškeré poznatky získané na základě pozorování lidské monogamie, jakožto primátů, se neodráží vždy v monogamních skupinách u primátů. Monogamii lze rozdělit na jednotlivé komponenty – párovou vazbu, partnerskou preferenci, obranu partnera nebo žárlivost, sociální vazbu a rodičovskou péči (French et al 2018).

Při evoluci monogamie došlo k vývoji silných sociálních vazeb, které byly formovány sociální částí mozku a chováním primátů (French et al 2018). Silné vazby mezi členy skupiny mohou být ovlivněny několika faktory. Párové vazby mohou být ovlivněny sexuální atraktivitou, pokud jeden nebo oba členové páru potkávají jedince opačného pohlaví, zejména pokud s ním tráví více času než se svým dlouhodobým partnerem (Huck et al 2014). Zároveň je monogamie ovlivňována pohlavím, druhovou rozdílností, sexuálním a agresivním chováním, sociálním kontextem a trváním párových vazeb (Smith et al 2010).

## **Cíle práce**

Cílem práce je kompilace dostupných literárních zdrojů o chovu gibbonů v různých sociálních systémech v lidské péči.



# Literární rešerše

## 1.1 Čeleď Hylobatidae

Primáti se dělí na dva podřády Strepsirrhini (Geoffroy 1812) a Haplorrhini (Pocock 1918). Haplorrhini se liší od poloopic redukovaným rinariem, pohyblivým spojeným horním pyskem, ztrátou vibris a *tapetum lucidum* v oku. Vyšší primáti se dělí na opice ploskonosé (Platyrrhini) a úzkonosé (Catarrhini) dle utváření nosní přepážky a bubínkové výdutě. Čeleď Hominoidea (Gray 1825) se řadí mezi úzkonosé opice (Geisler&Zima 2007). Úzkonosé opice se označují jako Old world monkeys (opice starého světa) s ohledem na místo výskytu. O původu a vývoji čeledi gibbonovitých (Hylobatidae) není známo mnoho informací. Společně s čeledí Hominidae (Gray 1825) tvoří monofyletickou skupinu Hominoidea (Geismann 2014). Čeleď gibbon[ovitých] zahrnuje pouze gibony a čeleď hominidů obsahuje dvě podčeledi, orangutany (Ponginae, rod Pongo, Lacépède 1799) a hominidy (Homininae, Goodman 1975). Přesné zařazení gibbonů do taxonomie je v tabulce č. 1.

Tabulka č.1 ukazující zařazení gibbonů do taxonomie.

Řád	Primates Linné, 1758
Podřád	Haplorrhini Pocock, 1918
Infrařád	Simiiformes Haeckel, 1866
Nadčeleď	Hominoidea Gray, 1825
Čeleď	Hylobatidae Illiger, 1811
Rod	<i>Hylobates</i> Illiger, 1811 <i>Hoolock</i> Haimoff et al., 1984 <i>Symphalangus</i> Gloger, 1841 <i>Nomascus</i> Miller, 1933

Čeleď Hylobatidae zahrnovala dříve pouze jeden rod – *Hylobates*. Na základě novodobých výzkumů morfologie a genetiky byla čeleď později rozdělena na čtyři rody – rod *Hylobates*, *Hoolock*, *Symphalangus* a *Nomascus* (Zihlman et al. 2011). Rody zahrnují 14-20 druhů, což je největší množství druhů ze všech opic (Thinh et al. 2010). Předchozí morfologické studie, které se zaměřovaly na délku kostí, intermembrální indexy (podíl délek humeru+radiu a femuru+tibie), velikost molárů a body mass indexy, tyto rody navzájem od sebe nerozlišovaly (Zihlman et al. 2011). Nyní známé a popsané druhy jsou uvedeny v tabulce č.2.

Rod	Český název rodu	Počet druhů	Názvy druhů	Český název druhů
<i>Hylobates</i>	lar	9	<i>H.lar</i> , Linné 1771 <i>H. klossi</i> , Miller 1903 <i>H. Muelleri</i> , Martin 1841 <i>H. agylis</i> , Cuvier 1821 <i>H. albibarbis</i> , Lyon 1911 <i>H. moloch</i> , Audebert 1798 <i>H. abbotti</i> , Kloss 1929 <i>H. funereus</i> , Geoffroy 1850 <i>H. pileatus</i> , Gray 1861	Gibon lar/běloruký Gibon malý Gibon Mullerův Gibon tmavoruký Gibon bělobradý Gibon stříbrný  Gibon káповý
<i>Nomascus</i>	gibon	7	<i>N. concolor</i> , Harlan 1826 <i>N. gabriellae</i> , Thomas 1909 <i>N. hainanus</i> , Thomas 1892 <i>N. leucogenys</i> , Ogilby 1840 <i>N. nasutus</i> , d'Herculais 1884 <i>N. annamensis</i> , Thinh 2010 <i>N. siki</i> , Delacour 1951	Gibon černý Gibon zlatolící Gibon hainanský Gibon bělolící Gibon černochocholatý
<i>Hoolock</i>	hulok	3	<i>H. hoolock</i> , Harlan 1834 <i>H. leuconedys</i> , Groves 1967 <i>H. mishmiensis</i> , Choudhury 2013	Gibon Hulok Gibon hnědohřbetý
<i>Symphalangus</i>	siamang	1	<i>S. syndactylus</i> , Gray 1843	Gibon siamang (srostloprstý)

Tabulka č. 2 ukazující jednotlivé rody gibbonů, počet a názvy druhů.

Jednotlivé rody jsou rozděleny na základě genetické variability. Každý rod má svůj vlastní karyotyp. Studie v letech 1960-70 byly zaměřeny na rozdíly mezi jednotlivými rody v počtu chromozomů. Přesné počty chromozomů u jednotlivých rodů jsou uvedeny v tabulce č. 2. Novější genetické data dokazují, že rozdíly mezi druhy gibbonů jsou rozsáhlejší než rozdíly mezi šimpanzi a lidmi (Whittaker et al. 2007). Další molekulární studie dokázaly, že jsou všechny čtyři rody gibbonovitých stejně staré. Začaly se rozdělovat v období pozdního miocénu cca před 7-8 miliony lety (Thin et al. 2010).

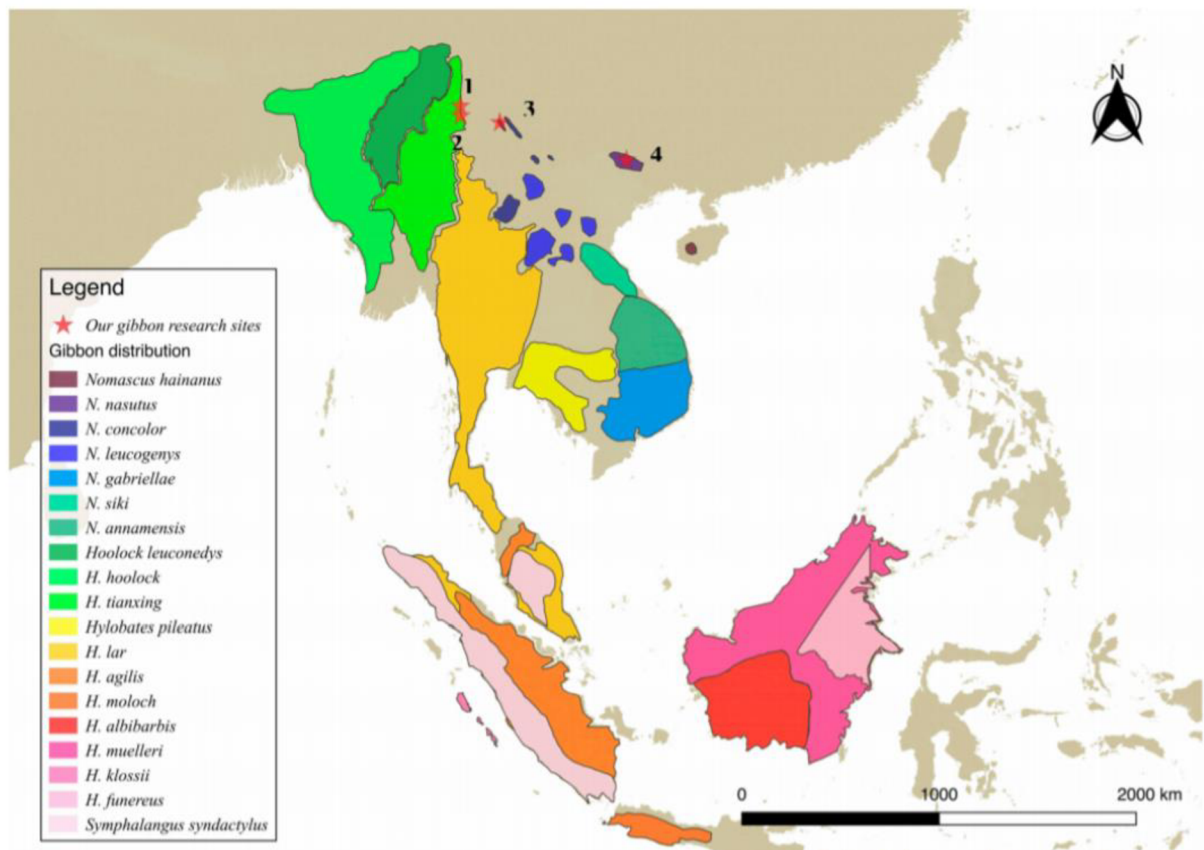
Tabulka č.3 ukazující diploidní počet chromozomů v jednotlivých rodech u čeledi gibbonovitých. Převzato z Wolkin&Myers 1980.

<b>Rod</b>	<b>Počet chromozómů</b>
<i>Hylobates</i>	44
<i>Hoolock</i>	38
<i>Nomascus</i>	52
<i>Symphalangus</i>	50

### 1.1.1 Charakteristika čeledi Hylobatidae

Giboni jsou malí primáti vyskytující se na území jižní Asie (Meyer et al. 2021) od východní Indie (Assam, Manipur, Mizoram ad.), Bangladeš, Myanmar po jižní Čínu (W Yunnan province) (Geismann 2013). Siamangové byli zaznamenáni kromě Myanmaru též v oblasti Thajska, Malajsie a Sumatry (Geismann 1995).

Giboni žijí v různých typech lesů, většinou v tropických primárních, subtropických monzunových listnatých lesích nebo v horských oblastech (Choudhury 1996) v nadmořské výšce mezi 1600 až 2600 m.n.m. (Geismann 2013). Siamangové se mohou vyskytovat i ve vyšších nadmořských výškách.



Obrázek č.1 znázorňuje přehled o rozšíření jednotlivých druhů čeledi Hylobatidae dle Thinh et al. 2010, IUCN 2017.

Rod *Hoolock* je typický pro západní část jihovýchodní Asie. Vyskytuje se na území Bangladěše, východní části Indie až po provincii Yunnan v Číně. V Číně jeho rozšíření končí hranicí řeky Selween.

Rod *Nomascus* se nachází od řeky Selween východním směrem. Zde se vyskytuje v oblasti jižní Číny a ostrova Hainan, Laosu, Vietnamu a části východní Kambodži.

Rod *Hylobates* se vyskytuje v oblastech jižní Číny, sever Thajska, jih Myanmaru (Barma), na východě Kambodži, Malajském poloostrově, a na ostrovech Sumatra, Jáva nebo Borneo.

Rod *Symphalangus* se řadí do hybridních zón s rodem *Hylobates*. Žije v oblastech, kde se již vyskytoval rod *Hylobates*. Z těchto zón se potom vyvinul samotný rod *Symphalangus* během hybridizace. Jejich rozšíření je v oblastech poloostrova Malajsie a ostrova Sumatra.

Giboni patří mezi nejohroženější zvířata na světě. Patří na tzv. červený seznam ohrožených druhů IUCN (International Union of Conservation of Nature and Natural Resources). Řadí se mezi kriticky ohrožené a ohrožené. Přibližné informace o populacích jsou dostupné pouze u osmi druhů (Geismann 2014).

Tabulka č. 4 znázorňuje přehled druhů a jejich populace, stupeň ohrožení dle Červeného seznamu IUCN (IUCN Global Species Programme Red List Unit. 2021. © International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. 2021. United Kingdom)

\*Tabulka č. 4 byla zpracována na základě informací z IUCN a dle Geismann 2014. Podle Geismanna 2014 byla zjištěna populace u druhů gibbon stříbrný, gibbon malý, gibbon hulok a gibbon hnědohřbetý. IUCN 2021 tuto informaci k datu 15.3.2022 neuvádí.

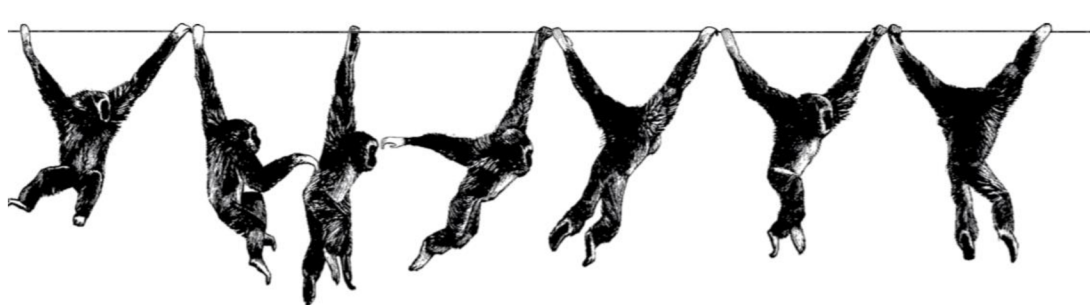
Druh	Odhad populace ve volné přírodě	Trend populace	Kategorie ohrožení
gibon hainanský	25	stabilní	kriticky ohrožený
gibon černochocholatý	45	klesající	kriticky ohrožený
gibon černý	1500	klesající	kriticky ohrožený
gibon stříbrný	4 000-4 500*	klesající	ohrožený
gibon malý	20-25 000*	klesající	ohrožený
gibon káповý	47 000	klesající	ohrožený
gibon hulok	80-110 000*	klesající	ohrožený
gibon hnědohřbetý	300-370 000*	klesající	zranitelný
<i>Hylobates abotti</i>	30-45 000	klesající	ohrožený
gibon tmavoruký		klesající	ohrožený
gibon bělobradý		klesající	ohrožený
<i>Hylobates funereus</i>		klesající	ohrožený
gibon lar		klesající	ohrožený
gibon Mullerův		klesající	ohrožený
<i>Nomascus annamensis</i>		klesající	ohrožený
gibon zlatolící		klesající	ohrožený
gibon bělolící		klesající	kriticky ohrožený
<i>Nomascus siki</i>	600	klesající	kriticky ohrožený
siamang		klesající	ohrožený

Giboni jsou většinou arboreální frugivorní (stromoví plodožraví) primáti (Chivers 1984; Leighton 1987). Hmotnost a velikost se liší dle jednotlivých druhů. Například u druhu gibbon lar je výška cca 60 cm a hmotnost 4-6 kg (Rowe 1996). Společnými znaky s lidoopy jsou velký mozek, plochý obličej se zkrácenými čelistmi a podobné držení těla. Mají široký hrudník a sedací hrboly (kožovité skvrny na hýždích) (Miller 2010). Jejich ruce jsou velmi podobné lidským, mají čtyři prsty a jeden malý protistojný palec. Pod bradou se nachází hrdelní vak, který slouží a napomáhá k vokalizaci.

Giboni sexuálně dospívají ve věku šesti až osmi let, v lidské péči příležitostně již ve čtyřech letech. Odhaduje se, že se dožívají až 35 let v přírodě, ovšem v lidské péči až 60 let (Geismann 2014).

Giboni se označují jako polychromatická (mnohobarevná) zvířata. Jedná se o variabilitu zbarvení srsti. I když barevná škála je široká, jsou obecně giboni uniformní a vykazují méně pohlavní dichromatickosti (dvoubarevnosti). Rozdíly mezi samicí a samcem jsou především ve velikosti (Geismann 2014). Mláďata se většinou rodí bledá a postupně dochází k přebarvování. K vybarvení dochází kolem šestého měsíce věku a v 18 měsících by mělo být mládě plně přebarvené (Mootnick 2006).

Vzhledem ke stromovému způsobu života došlo k mnoha adaptacím a specializaci. K pohybu mezi větvemi stromů využívají tzv. pravou brachiaci (Geisler&Zima 2007). Brachiace je charakterizována jako houpatý pohyb podél nebo mezi stromovými strukturami na vzdálenost několika metrů za použití prstů bez podpory zadních končetin, nebo ocasu, který jim úplně chybí (Michilsens et al 2009). Takovým pohybem dokážou překonat vzdálenost až 10 m. Méně využívaným pohybem (zhruba z 10 %) je vzpřímená chůze po dvou končetinách, tzv. bipedalismus (Geismann 2014). Bipedální chůzi využívají pro přesuny na zemi i v korunách stromů (Geismann 2014).



Obrázek č. 2 ukazující gibona druhu gibbon lar, který využívá brachiaci. Převzato z Geismann 2014.

Všechny druhy gibonů dokážou vokalizovat. Tato vokalizace je druhově a pohlavně specifická (Geissmann et al. 2013). Mimo vřešťany se řadí mezi nejhlasitější primáty na světě (Elliot et al. 1985). Bylo zaznamenáno, že nejhlasitější jsou v ranních hodinách a v závislosti na druhu se časové rozmezí vokalizace liší. Význam vokalizace tkví v teritorialitě, vábení partnerů a udržování si rodin a jejich vazeb (Geissmann et al. 2013). Projev závisí na stáří, pohlaví jedince nebo denní době či ročním obdobím. Na základě značné individuality se dokážou navzájem lokalizovat a identifikovat jednotlivé rodiny, sousední i nesousední

(Elliot et al. 1985). Zpěv samců je často jednodušší než u samic. U samic dochází k vrcholu vokalizaci přibližně 18 sekund (Miller 2010).

### **1.1.2 Charakteristika rodů čeledi Hylobatidae**

Do čeledi Gibonovití patří čtyři rody, *Hylobates*, *Hoolock*, *Nomascus* a *Symphalangus*. Určení rodů, následně pak konkrétního druhu je náročné. Rody se od sebe rozlišují nejlépe na základě počtu chromozomů, velikost lebky a velikosti těla (Geismann 2014).

rod *Symphalangus*

Rod je zastoupen jedním druhem, siamangem (*Symphalangus syndactylus*). Je největší ze všech gibbonů. Váží okolo 10-12 kg (Geismann 2014). Druh je rozdělen na dva poddruhy, *Symphalangus syndactylus syndactylus* (Raffles 1821) a *Symphalangus syndactylus continentalis* (Raffles 1821) (Mootnick 2006). Společným znakem je viditelný hrdelní vak.

rod *Nomascus*

Od ostatních rodů gibbonů mají krátkou hustou srst. Hmotnost je v rozmezí 8-9 kg (Geisman 2014). Samci druhu *N. gabriellae* mají menší hrdelní vak (Mootnick 2006). Do rodu *Nomascus* se řadí nejohroženější opice světa. Jsou to druhy gibbon hainanský, gibbon černochocholatý, gibbon černý a gibbon bělolící (Geisman 2014).

rod *Hoolock*

U těchto gibbonů bylo prokázáno, že během vokalizace vydávají zvuky podobné vrčení (Mootnick&Groves 2005). Hmotnost je stejná jako u rodu *Nomascus*. Druhy gibbon tmavoruký a gibbon Mullerův byly několikrát špatně identifikovány a zaměněny s druhy rodu *Hoolock*.

rod *Hylobates*

Zástupci rodu *Hylobates* mají ve srovnání s ostatními gibony menší čelisti a pevnější lebku (Marshall&Sugardjito 1986). Rod zahrnuje devět druhů a doposud bylo popsáno jen několik poddruhů. Nejvíce pohlavně dichromatický druh je gibbon káповý (Mootnick 2006). Jsou to menší opice s hmotností okolo 5 kg (Geismann 2014).

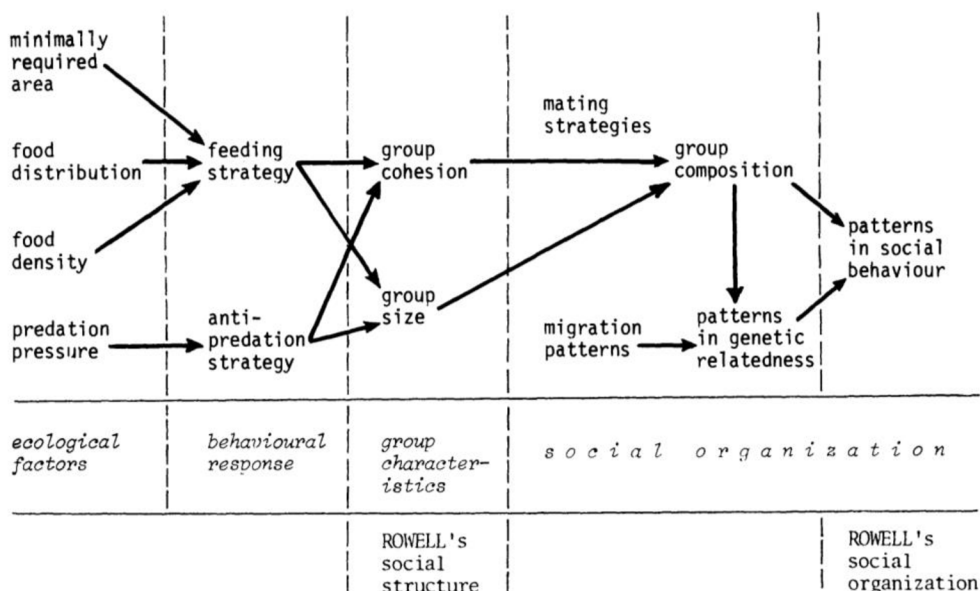
## **1.2 Sociální systém**

Sociální systém je skupina jednotlivců, kteří navzájem žijí v určitém vztahu. Sociální struktura je definicí vztahu mezi jednotlivci, do které patří interakce jako konkurence, kooperace a dominance (Whitehead 1996). Tyto sociální interakce vznikají na základě potřeby získání potravy, partnerů (dominance a konkurence) a péče o potomstvo (kooperace). Vzniklou skupinu lze tedy považovat jako výsledek strategie, kterou využívají jednotlivci pro splnění některých zmíněných životních potřeb (Schaik&Hooff 1983).

Hinde (1976) sepsal celistvý rámec pro analýzu sociální struktury obsahující tři základní úrovně: interakce mezi jednotlivci, vztahy mezi jednotlivci popsány pomocí obsahu, kvality a interakcí v závislosti na čase, a sociální struktura popsána za pomoci obsahu, kvality a vztahových vzorců. Tato práce přinesla následně podklad k vytvoření analýz v primatologii, antropologii, sociologii či psychologii.

Sociální systém udává biologii druhu a biologie druhu udává sociální systém. Zároveň má vliv na genový tok a jeho rozměry, predaci (Wilson 1975). Zároveň ovlivňuje komunikaci a poznání, které se jeví jako evoluční determinanty komunikačního a kognitivního chování (Byrne&Whitten 1988).

Je jisté, že na tvorbu sociálního uskupení a jeho charakteru jsou vytvářeny ekologické vlivy jako areál výskytu, zdroje potravy a jejich hustota, vliv predátorů (Schaik&Hooff 1983). Mezi další vlivy na sociální systém patří například denní (diurnální) nebo noční (nokturnální) aktivita a kompetice mezi pohlavími.



Obrázek č. 3 ukazující jednotlivé vlivy, které působí na složení a velikost skupiny. Převzato z Schaik&Hooff 1983.

Působení vlivu výskytu souviselo s diurnální a nokturnální aktivitou. Většina primátů žijící diurnálním způsobem tvořila stálé skupiny. Tento fakt byl klíčový pro pochopení různých sociálních systémů u primátů, jelikož bylo jisté, že předci moderních primátů byli nokturnální a žili soliterně (Eisenberg 1972). Předpokládá se tedy, že přechod na diurnální způsob života byl prvním krokem k novým sociálním systémům – tvoření rodin či skupin, změně sociálního chování a následné diferenciaci systémů. Ostatní typy sociálních systémů, včetně monogamie, se u primátů vyvinuly pravděpodobně ze skupinového soužití (Schaik&Hooff 1983). Ze všech primátů, většina žije diurnálním způsobem, tedy v polygynických skupinách. Typickým rozdílem mezi monogamií a polygynií byl fakt, že samci dokážou zabezpečit



teritorium vhodné pro svoji samici. Ovšem toto neplatilo v případě denních primátů z několika důvodů (Schaik&Hooff 1983);

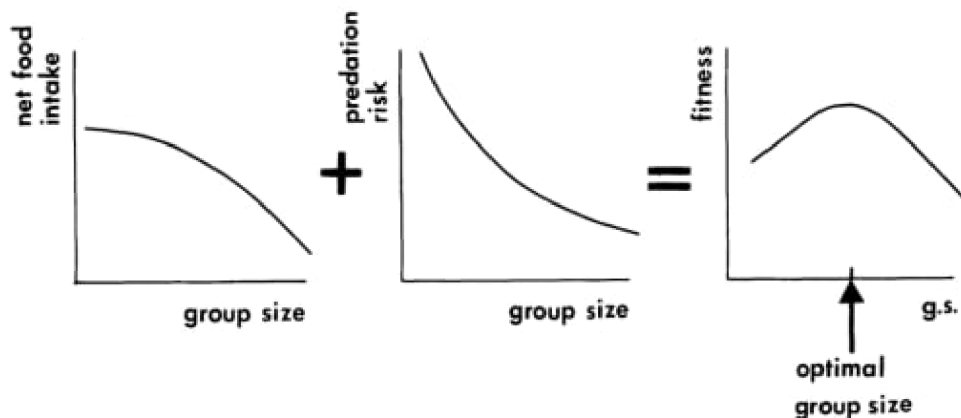
1. Několik druhů primátů, například gorily, nejsou teritoriální.
2. Zvířata by byla nucena sdílet teritoriální území v koordinované skupině, což samo o sobě vyvrací již zmíněný argument.
3. Pokud by argument byl pravdivý, samci by museli vybírat teritorium na základě samice. Tedy toto teritorium musí samice shledávat vhodným a atraktivním.

Kompetice mezi pohlavími vznikala v případě fitness mezi jedinci. První analýzu pro primáty nastavil Wrangham 1979. Z této studie vznikly tyto výsledky. Fitness samců je ovlivněn počtem samic, které mohou samci oplodnit. Fitness samic je ovlivněn počtem potomků, které úspěšně odchovává. Pokud samice zdařile odchovávají mláďata, vzniká tak potravní kompetice mezi samicemi. Z těchto faktů plyne fakt, který určuje pohlavní kompetici mezi samci. Samci bojují mezi sebou o samice. Konkurence mezi samicemi je v kladném odchovu mláďat. Z této konkurence mezi samicemi vzniká potravní kompetice. Potravní kompetice a schopnost samic určuje dále konkurenci mezi samci. Samci by měli mít snahu zvýšit svoji reprodukci tím, že se budou pářit s co nejvíce samicemi. K tomu jim kladně napomáhají znaky savčí reprodukce (Kappeler&Schaik 2002).

Díky této analýze jsme schopni jednoduše tyto interakce mezi zvířaty pozorovat a rozpoznat. Vzhledem k výsledkům jsme též schopni vysvětlit mnoho dalších funkcí, znaků sociálního systému u primátů. Především je možné se zaměřit na konkrétní taxony z hlediska fitness bez ohledu na predaci, areál či morfologii a anatomii (např. velikost těla) (Schaik&Hooff 1983).

Mezi další vlivy na sociální systém patří predace a výskyt predátorů. Rozlišujeme dvě základní strategie. Za první taktiku se považuje zatajení (concealment), která vede k solitérnímu životu. Predátor má menší šanci, že kořist nalezne. Za druhou, brzká detekce a útěk (early detection and escape), která vede ke skupinovému soužití. Vykládá se jako rychlé zpozorování predátora dříve, než on sám dokáže detekovat kořist. Kořist má tedy dostatek času na útěk. Tato hypotéza o predaci je podporována mezidruhově i vzhledem k zeměpisnému rozšíření (Schaik 1983). Z těchto faktů zároveň plyne, že monogamní a semi-solitérní zvířata se vyvinula v oblastech, kde výskyt predátorů nebyl, nebo byla zvířata vůči nim imunní, nebo byl tlak predátorů mírný (Schaik&Hooff 1983). Díky tomuto ekologickému faktoru vznikly polygynické skupiny, tvořené pouze samicemi, které byly schopny své teritorium bránit. Tento fakt pak následně vysvětluje situaci, kdy a proč odchází z původní rodiny samci a ne samice (Schaik&Hooff 1983).

Společně s predátory má i preference potravy vliv na množstevní složení skupiny viz obrázek č. 4. Například orangutani žijí běžně solitérně, v některých obdobích se vyskytují ve skupinách na stejném místě, kde je velké množství ovoce (Schaik&Hooff 1983).



Obrázek č. 4 znázorňující vliv predátorů a zdrojů potravy na složení skupiny. Převzato z Schaik&Hooff 1983.

### 1.2.1 Sociální systémy/struktury u primátů

Tradičně se rozdělují sociální systémy primátů do těchto skupin – solitérní sociální systém, monogamii, jednosamcovou sociální strukturu, soužití v páru, mnohosamcovou-mnohosamicovou sociální strukturu a noyau (Eisenberg et al. 1972).

Tabulka č. 5 zpracovaná dle Eisenberg et al. 1972. Znázorňuje rozdělení typů sociálních struktur a jejich charakteristiku.

Solitérní sociální struktura	Jednotlivci se pohybují samostatně. Sdružují se pouze v případě páření, kdy se obývané území samce může překrývat s územím jedné či více samic.
Monogamie	Rodina tvořená jedním stálým rodičovským párem s potomky. Pokud potomci po dospívání zůstanou ve skupině, neúčastní se rozmnožování.
Jednosamcová sociální struktura	Skupina samic s potomky s jedním samcem, který je reprodukčně aktivní.
Soužití v páru	Samec a samice se setkávají pouze za účelem reprodukce. Netvoří stálou rodinu.
Mnohosamcová-mnohosamicová sociální struktura	Skupina samic s potomky s několika dospělými samci, kteří mohou být sexuálně aktivní najednou.
Noyau	Skupina tvořená samicí a jejím potomstvem.

## Soliterní sociální struktura

Soliterní způsob života se vyznačuje pohybem jednotlivce, který se potkává s opačným pohlavím stejného druhu pouze v období rozmnožování. Je typický pro usedlé a pomalu se pohybující zvířata, která se objevují ojedinele a skrytým způsobem (Schaik&Hooff 1983). Home range těchto druhů je poměrně málo rozsáhlý a daleko se od nich nevzdalují. U nočních primátů jsou tyto cesty mnohem kratší než u denních (Schaik&Hooff 1983). Mezi soliterní primáty patří téměř všechny druhy, které žijí nokturnálně, např. druh outloň malý (*Nycticebus pygmaeus*, Bonhote 1907), který sdílí svoje území s jednou, maximálně dvěma samicemi (IUCN red list 2022).

## Soužití ve skupinách

Primáti na rozdíl od jiných savců žijí mnohem častěji v bisexuálních skupinách s více než třemi jedinci. Některé podrobné studie odhalily, že skupiny primátů se liší od savců také tím, že jejich velikost skupin, poměr pohlaví a časová stabilita je rozmanitější (Schaik&Kappeler 1997). Některé vlivy na složení skupiny, její variabilitu jsou již zmíněny výše v kapitole sociální systém. Mezi další vlivy patří porodnost a úmrtnost, které velmi regulují velikost skupiny. Dále také emigrace a imigrace, které jsou u většiny druhů omezeny a projevují se vrozenou sexuální tendencí (sexual bias).

Hlavní faktor udávající pářící systém primátů je schopnost samců ubránit samice a přístup k nim od ostatních samců. Samičí párové strategie spočívají v reprodukci, prostorovém rozmístění a synchronizaci estrálních cyklů (Zinner&Deschner 2000).

Shrnutě je pro většinu primátů charakteristická výhradní rodičovská péče od samic vzhledem k fyziologickým funkcím. Z toho plyne, že polygynní systémy jsou poměrně běžné. Pářící systém je značně ovlivněn sociální organizací, jelikož doposud není mnoho pozorování pářících vzorců a druhová genetika reprodukční úspěšnosti.

Jednosamcové sociální struktury jsou takové, které tvoří jeden rezidentní samec s několika samicemi. Jsou charakterizovány vysokou konkurencí projevanou opakovanou snahou vnějšího samce převzít pozici rezidentního samce. Typická je infanticida v případě, že nerezidentní samec převezme pozici rezidentního samce. Klasickým příkladem výskytu jednosamcové skupiny je kočkodan husarský (*Erythrocebus patas*, Schreber 1775) a kočkodan diadémový (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*, Wolf 1822) (Rowell 1988). Langur čínský (*Rhinopithecus roxellana*, Milne-Edwards 1870) vytváří komplexnější typ skupiny. Jedna velká stabilní skupina tvořená menšími skupinami jako jsou mnohosamicové, jednosamcové a samostatné jednotky. Jednosamcové skupiny lze rozeznat na základě prostorové asociace a sociálních interakcí mezi členy (Xiang et al. 2014). Interakce mezi sousedními jednosamcovými skupinami jsou většinou netolerantní a agresivní. Někteří rezidentní samci mohou někdy navzájem spolupracovat za účelem odehnání vnějších nerezidentních samců nebo predátorů. Například nerezidentní samci některých druhů pavíánů spolupracují za účelem získání přístupu k samicím (Xiang et al. 2014). Samice se mohou také přemisťovat za účelem nalezení nového samce, ale není to běžné (Rowell 1988).

Mnohosamcové-mnohosamicové skupiny jsou charakterizovány vytvořením jedné velké sociální skupiny, ve které probíhá polygynandrické páření. Znamená to tedy, že se samci

i samice páří s více jedinci opačného pohlaví (Swedell 2012). V těchto skupinách je typické složité sociální chování a rozdílné sociální a příbuzenské vztahy. Samice jsou fylopatrické. Mnohosamcové-mnohosamicové skupiny se tvoří například u makaků, hulmanů a některých druhů kočkodanů, např. kočkodana červenozeleného (*Chlorocebus aethiops pygerythrus*, Cuvier 1821) (Swedell 2012).

Štěpně-fúzní sociální struktura je charakterizována dočasným rozdělováním a sdružováním skupiny v závislosti na dostupnosti zdrojů (potrava, samičí reprodukční kondice) (Swedell 2012). Skupiny obývají široké oblasti a jsou méně soudržné. Členové skupiny synchronizují své pohyby a činnosti (Hartwell et al. 2021). Menší skupiny vytvořené po rozdělení větší skupiny jsou proměnlivé v závislosti na počtu jedinců a kompozici. Chápan středoamerický jukatánský (*Ateles geoffroyi yucatanensis*, Kellogg&Goldman 1944) je typickým příkladem štěpně-fúzní skupiny (Hartwell et al. 2021).

Sociální struktura zvaná noyau je založena na jedné samici a jejím potomstvu. Nevytváří se trvalé smíšené skupiny a neprobíhá společný pohyb samce a samice. Tento typ sociální struktury je typický pro ksukola ocašatého (*Daubentonia madagascariensis*, Gmelin 1788) (Rakotondrazandry et al. 2021).

#### Soužití v páru

Jeden samec a jedna samice žijící v těsné blízkosti – soužití v páru. Vyskytuje se například u lemura milne-edwardsova (*Lepilemur edwardsi*, Forsyth 1894) (Thalmann 2001). Tento sociální systém je podobný jako soliterní způsob, ovšem zde je jasná synchronizace páru. Jednotlivý pár se může potkávat i mimo rozmnožovací období. Domovský okrsek samice a samce sousedí a může se překrývat (Kappeler&Schaik 2002). Svoje teritoria si každý brání sám.

Párové soužití se evolučně objevovalo skrz všechny taxony primátů během jejich radiace, i přes to se jedná o nejvzácnější typ sociálního uskupení. Vzhledem k udržení reprodukce a fitness je vzácnost systému nepřekvapující (Kappeler&Schaik 2002).

Párový život není stejný systém jako monogamní soužití dvou zvířat. V monogamním vztahu dochází k vytvoření jiných sociálních vazeb než v párovém soužití. Tento fakt vede k otázkám ohledně vzniku soužití v páru a ekologickým faktorům (Kappeler&Schaik 2002).

#### Monogamie nebo párová sociální struktura

Evoluce monogamie a sociálních systémů obecně měla vliv na vývoj mozku a jeho sociální strukturu u primátů, včetně člověka (Platt et al. 2016). V důsledku vývoje mozku, byly zpracovány sociální informace, jejich trvání, sociální flexibilita a reakce. Aspekty se u nonhumánních primátů objevily velmi podobné jako u lidí. Je potřeba si uvědomit, že u lidí se tyto aspekty neobjevovaly pouze u heterosexuálních partnerů. U nonhumánních primátů se proto studie zaměřují na vztahy mezi jednotlivými samci a konkrétními samicemi. Monogamii lze definovat na několika úrovních (French et al. 2018).

Genetická monogamie, kdy se geny jednoho jedince kombinují s geny druhého na úrovni gamet. Tento typ lze pozorovat u bezobratlých, kdy dospělci sociálně nijak neinteragují a vypouští gamety do prostředí.

Sexuální monogamie, kdy vztah mezi partnery je pouze na sexuální úrovni. Jediná sociální interakce mezi takovými jedinci je pouze sexuální styk. Lze pozorovat i u lidí. U zvířat je pozorování sexuální monogamie poměrně omezeno, ovšem existuje několik příkladů kryptického páření mimo monogamní vztah.

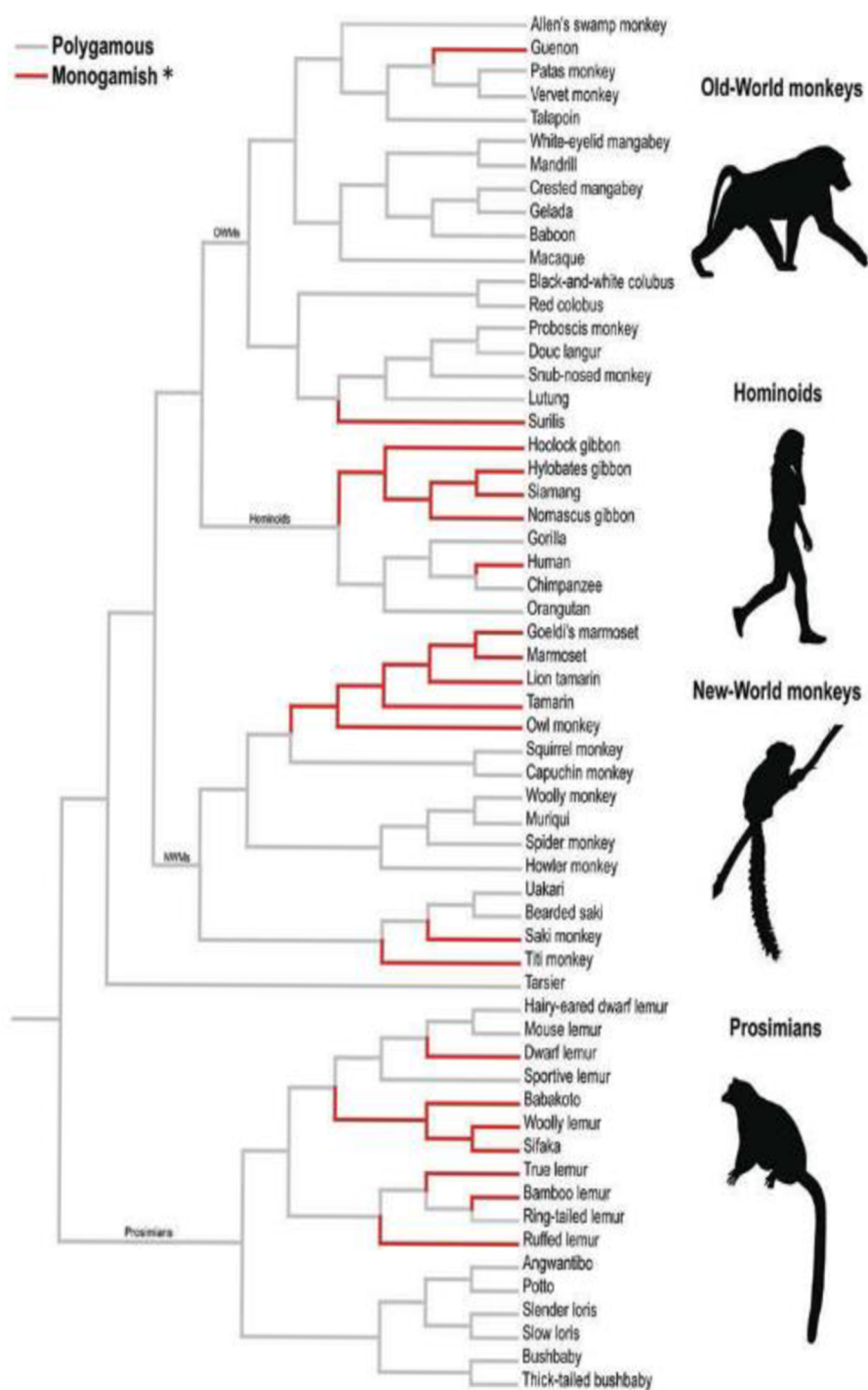
Sociální monogamie je nejčastější úroveň. Je charakterizována několika rysy, například blízkostí samce a samice v prostoru či čase, soužití potomků, sociální vazby a vyhoštění cizích dospělých jedinců z vlastního domovského okrsku. Sociální monogamie je tvořena mnoha složitými složkami. Mezi ně patří partnerské preference, sexuální žárlivost, sociální podpora, stres, věrnost a další sociální interakce. Utváření sociální monogamie se může lišit i v rámci druhu a mezi druhy v závislosti na projevech jednotlivých složek uvedených výše (French et al 2018).

Na jednotlivé složky monogamie mají vliv androgeny, glukokortikoidy, hormony oxytocin a vasopresin a neurotransmitální systém, který zahrnuje dopamin a opiody. Tyto složky neurobiologických mechanismů jsou základem pro monogamii u nehumánních primátů. Oxytocin a vasopresin má vliv na složky sociální monogamie. Aktivita neuropeptidů ovlivňuje párovou vazbu, ochranu partnera a sociální interakce a otcovskou péči. Vyšší počet estrogenů má vliv na párové vazby u samic. U samců mají stejný vliv androgeny, které zároveň inhibují otcovskou péči (French et al. 2018).

Pokud dojde k trvalému spojení samce se samicí, odůvodňuje se to jako monogamní soužití a rozlišuje do dvou typů; systém s obligátní otcovskou péčí a systém bez otcovské péče (Clutton-Brock 1989). Přímá otcovská péče se projevuje nošením potomků. U druhů bez otcovské péče (většina gibbonů) se vytvořily dvě hypotézy pro zdůvodnění dlouhodobého soužití samice a samce (Kappeler&Schaik 2002).

Systém, kde se vyskytovala samčí péče o potomstvo, spočíval v nošení mláďat. Za výsledek je pak považován lepší fitness samců. Samci, kteří nemohli a nemůžou mít mláďata také nosí potomky (Schaik&Paul 1996). Fietz (1999) navrhnul teorii o otcovské péči pomocí mechanismu, který podporuje párové soužití, tím že neplodní samci hlídají mláďata jiných samců. Systém, kde není tvořena samčí péče o potomky, je odůvodněn dvěma hypotézami proč se samec trvale páruje s jednou samicí. První hypotéza se vztahuje k monopolizačnímu potenciálu samců (Emlen&Oring 1977). Samci si mohou zajistit sexuální přístup pouze k jedné samicí a nejsou schopni bránit více samic najednou. Má na to vliv rozmístění a chování samic (Brotherton et al. 1997). Druhá hypotéza vysvětluje strategii pomocí snížení infanticidy ze strany cizích samců (Schaik&Dunbar 1990). Některé druhy mají dlouhé mezipородní období, laktaci či březost a jsou tedy vystaveny mnohem většímu riziku infanticidy. Samci tedy setrvávají za účelem ochrany potomků a snížení rizika infanticidy (Schaik&Janson 2000).

Mezi zvířata, která vykazují jakékoli složky monogamie patří giboni, tamaríni, některé druhy lemurů a další, viz obrázek č. 5.



Obrázek č. 5 převzatý z French et al. 2018. Červeně značené linie patří k taxonům vykazující složky monogamie. Šedivě značené taxony jsou polygamické.

### 1.2.2 Sociální systém u čeledi Hylobatidae ve volné přírodě

Giboni žijí obecně ve skupinách obsahující jeden dospělý pár se dvěma až třemi potomky (Leighton 1987). Bylo ovšem zaznamenáno několik skupin s více než jednou reprodukčně aktivní samicí u několika druhů.

Dle Guan et al. 2018 vyplývá z pozorování gibbonů ve volné přírodě několik poznatků. Samice v ovulačním období dávají samcům výrazná znamení zduřením pohlavních orgánů. Samice se páří polyandricky (Reichard 2009) a umožňují tak zvýšení konkurence mezi samci. Samci na základě toho jsou ochotni cestovat mezi jednotlivými skupinami mnohem více než samice. Z toho plyne tvrzení, že jsou samci mnohem sociálně flexibilnější než samice. Jednotlivé samice se ve svých teritoriích zdržovaly mnohem častěji a déle. Mláďata stejného pohlaví jako rodiče, která dosáhnou dospělosti jsou donucena opustit skupinu, aby si vytvořila vlastní a zároveň našla nové teritorium (Brockelman et al. 1998). Pokud skupina obsahovala mladší samici, která začala být vytlačována, ta převzala teritorium po předchozí starší samici nebo skupinu opustila. Mezi další výsledky patřil jev, kdy samice, které opustily původní území, již nebyly spatřeny na rozdíl od vypuzených samců. Vyhoštění samci byli schopni se přemístit až čtyřikrát mezi skupinami. Z poznatků je evidentní, že kromě monogamních skupin tvoří giboni také polygynní skupiny. Polygynie je definována tak, že je vždy výhodnější pro samce (Kleiman 1977). Ačkoliv je známý vliv teritoriality na sociální strukturu, tak jsou samci ochotni přijmout ve skupině více reprodukčně aktivních samic. Giboni jsou velmi teritoriální a platí u nich pravidlo stejnopohlavní definzívy. Dospělci jednoho pohlaví brání svoje území vždy proti dospělcům stejného pohlaví (Tenaza 1975). Pokud přijde do skupiny s již jednou samicí další samice, může zůstat, pokud ji přijme samec. Samec tak brání nově přichozí samici, která tak nemůže být původní samicí vyhozena. Cizí samci nejsou do skupiny přijati. I přes tuto výjimku se uznává, že teritoriální chování gibbonů je základem pro jejich typické monogamní uskupení (Tenaza 1975).

Mnoho studií na základě pozorování gibbonů ve volné přírodě bylo stěžejních z důvodu neznalostí např. věku, narození mláďat nebo genetických vztahů. Brockelman et al. 1998 předpokládá, že trvalé soužití reprodukčně aktivních zvířat, u kterých je dlouhá doba závislosti mláďat na rodičích, bude pravděpodobněji utvářet skupinové soužití. Pokud se na výchově potomků podílejí oba rodiče, dá se o takové skupině jednat jako o nukleární rodině (Brockelman et al. 1998). Carpenter 1940 jako jeden z prvních navrhl tři různé možnosti utváření skupin u gibbonů v Thajsku. První, kdy je příčinou vzniku skupiny párování čerstvě dospělých jedinců a obsazení nového území. Druhá, kdy se skupina změní z důvodu vypuzení člena skupiny vnějším jedincem. Třetí, kdy dochází k nahrazení dospělého páru dospívajícím potomkem na stejném území. Druhá a třetí možnost nevedou ke vzniku nukleární rodiny. U některých druhů bylo zaznamenáno několik případů, kdy došlo ke změně partnerů. Tyto změny také nevedly k vytvoření nukleární rodiny.

Přes výjimky jsou giboni považováni za monogamní zvířata. Na takové uskupení jsou vytvářeny vlivy jako na každý sociální systém, které jsou již zmíněny v kapitole sociální systémy u primátů. Robbins et al. 1991 porovnal stabilitu monogamní skupiny gibonů se skupinou štěpně-fúzní tvořenou druhem chápan hnědohlavý (*Ateles fusciceps*, Gray 1866). Sledoval změnu struktury a pohyb skupiny pod vlivem hustoty potravních zdrojů. Došel k závěru, že když hustota zdrojů potravy byla podobná u obou skupin, tak se velikost skupiny druhu chápana hnědohlavého při pohybu zpodobňovala skupině gibonů. Průměrná velikost skupiny u gibonů byla 3,4 a 3,5 u chápanů hnědohlavých.

### Rod *Nomascus*

U druhů gibon hainanský a gibon černý bylo zaznamenáno složení skupiny se dvěma reprodukčně aktivními samicemi. U takové skupiny nedocházelo k delšímu soužití více než dva roky. První takto zaznamenaná skupina byla u druhu gibona hainanského (Xu et al. 1983).

Další pozorování bylo provedeno u druhu gibona černého v oblasti Yunnan v přírodní rezervaci Ailao, v Xiaobahe, v Huangcaoli v Raomalu a v přírodní rezervaci Wuliang v Shibazai (Jiang et al. 1999). Pozorování giboni se pohybovali v nadmořských výškách okolo 2150 až 2600 m.n.m a jejich domovský okrsek byl mezi 100 až 200 ha. Konkrétní data o skupinách a jejich počtu byly shromážděny pomocí ranních hlasových projevů, znaků jejich aktivity jako zlámané větve, padání ovoce a kývání stromů. Vyskytovaly se zde skupiny o takovémto složení – tři skupiny složené z jednoho dospělého samce a dvou samic s jejich potomky, a šest skupin složených z jednoho páru dospělců a potomky. Zaznamenány byli také dva solitérní samci. Průměrná velikost skupiny a složení se velmi zpodobňovala se složením druhu gibona hainanského dle Xu et al. 1983, kterého zmiňuji o odstavec výše.



Tabulka č. 6 zpracovaná na základě pozorování gibbonů černých dle Jiang et al. 1999. Složení skupin dle jednotlivých věkových kategorií.

Skupina	Dospělci – samci	Dospělci – samice	Subadultní jedinci	Juvenilní jedinci	Mlád'ata	Celkem	Home range (ha)
GB1	1	1	1	-	1	4	130
GB2	1	1	-	2	1	5	100
GC1	1	2	-	1	2	6	160
GC2	1	1	-	-	1	3	120
GS1	-	-	1(samec)	-	-	1	
GH	1	1	-	1	1	4	
GS2	-	-	1 (samec)	-	-	1	
GR	1	2	1	-	2	6	
GE	1	1	-	2	-	4	
GF	1	1	-	1	1	4	
GG	-	1	1	-	-	2	200

#### Rod *Hylobates*

U druhu gibona malého byla pozorována skupina na ostově Siberut v Indonésii (Tenaza 1975). U tohoto druhu byly pozorovány kromě monogamních skupin i skupiny polygynní.

Gibbon rehabilitation project (GRP) od roku 1992 zachraňuje gibony druhu gibbon lar z nelegálního obchodu se zvířaty. Od roku 2002 se snaží o jejich reintrodukci do původního přirozeného prostředí (Osterberg et al. 2014). Do pokusu o návrat do divoké přírody bylo vyčleněno šest chovných rodin. Potýkaly se s problémy, jako jsou například slabé párové vazby mezi jednotlivci a kvůli tomuto problému bylo spoustu reintrodukcí kritizováno. Do volné přírody bylo navraceno pět rodin pojmenovaných po chovné samici. Kipina rodina byla tvořena jednou partnerskou dvojicí a jejich dvouletým samčím potomkem, který se v dospělosti oddělil od skupiny. Samice Kip porodila samičku, která se také přemístila a utvořila vlastní rodinu. Další rodina (Lek's family) se skládala z matky a dvou závislých mladých jedinců. Tato skupina se rozšířila o samce, který doplnil samici do páru a poté o několik mladších jedinců. Rodinu Dao tvořil jeden samec v páru se samicí a dvěma potomky. Samec se po roce přemístil do jiné skupiny. Rodina Jita byla tvořena dospělým párem a mladší samicí. Matka opustila skupinu a zbylí jedinci utvořili tak novou. Rodina Kushta se skládala ze samice a jejího samčího potomka. Matka okamžitě při reintrodukci opustila mládě a už nebyla spatřena. Rodina Cop byla tvořena matkou a jedním juvenilním potomkem. Za výsledky se označuje větší sociální flexibilita a adaptace na umělé vytvořené podmínky soužití (Osterberg et al. 2014). Pozorování nám dokazuje, že giboni jsou schopni se flexibilně přemísťovat nezávisle na skupině či adoptovat cizí mladší jedince.

Studie zaměřená na vysvětlení a syntax giboních písní byla zaměřená na skupiny složené ze dvou až šesti jedinců. Některé tyto skupiny také obsahovaly více než jednoho dospělého jedince (Clarke et al 2006).

### Rod *Hoolock*

Typicky se rodina skládá z jednoho dospělého páru a potomků. Navzdory tomu byla zaznamenána skutečnost extrapárového páření (páření mimo původní pár) (Wildlife institut of India 2018). U druhů gibona hulok bylo zaznamenáno složení skupiny s více než jednou reprodukčně aktivní samicí.

### Rod *Symphalangus*

Siamangové byli zaznamenáni jako mnohem sociálně flexibilnější než ostatní rody gibbonů. Během formování rodin docházelo k pobytu více než jednoho aktivního samce v jedné skupině po delší dobu (Morino et al 2021). Může na to mít vliv i fakt, že u siamangů byla zaznamenána menší teritoriální aktivita než u ostatních gibbonů (Fox 1972).

### 1.3 Chov čeledi Hylobatidae

Chov gibbonů v lidské péči je poměrně snadný vzhledem k základním potřebám zvířete. Krmnou dávku tvoří převážně ovoce, zelenina a lze podávat i některé druhy ořechů. Ovocná složka potravy tvoří až 50 % celkové krmné dávky (Miller 2010). Potravu lze připravit jako enrichmentový prvek. Byl zaznamenán případ, kdy chovatelé prováděli clicker trénink pomocí pamlsků (Pirovino 2011).

Ubikace může být venkovní, vnitřní či kombinovaná. Pokud teplota klesne pod 12 °C je nutné vyhřívání alespoň jedné čtvrtiny ubikace (Cocks 2000). Ve všech případech by měly být umístěny prvky k lezení s prostorem využití brachiace. Rozloha závisí na velikosti skupiny.

Jakožto ohraničení výběhu je ideální vodní příkop. Musí být však dostatečně široký, aby se zabránilo přeskočení. Za minimální vzdušnou vzdálenost se považuje 5 m (Miller 2010).

Většina druhů gibbonů je vedena jako agresivní vůči chovatelům (Miller 2010). Vzhledem k této povaze gibbonů je nejvhodnější nekontaktní typ chovu.

V České republice chovají gibony řada zoologických zahrad např. Zoo Praha (gibon stříbrný), Zoo Liberec (gibon bělolící) nebo Zoo Dvorec (gibon lar).

#### 1.3.1 Sociální systémy čeledi Hylobatidae v lidské péči.

Při chovu v lidské péči by měl být počet členů skupiny přizpůsoben podmínkám, které imitují jejich přirozené prostředí. Tyto podmínky jsou hlavním faktorem při určování velikosti skupiny (Price&Stoinski 2006). Mezi tyto podmínky patří například potravní zdroje a predace, které jsou v lidské péči kontrolovány. Ve výsledku je tedy udržitelnost skupiny mnohem jednodušší. Při skládání skupiny by měl být brán ohled na možná rizika agrese mezi jedinci a kompetice mezi pohlavími o reprodukci. I přes to jsou známé případy polygynních zvířat, které jsou v lidské péči méně agresivní vůči stejnému pohlaví nežli v přírodě. Například agrese mezi samci šimpanzů se v rámci skupiny snižuje v lidské péči, kdežto ve volné přírodě může vést až k usmrcení protivníka (DeWaal 1998). U gibbonů byla zaznamenána agrese spíše vůči chovatelům, která se jevila jako důsledek nevyhovujícího složení skupiny pro tohoto jedince (Osterberg et al. 2014). Velikost a struktura skupiny chované v zajetí má vliv na behaviorální schopnosti a reprodukční vlastnosti zvířat (Price&Stoinski 2006).

Během studie vlivu fekálních glukokortikoidů na chování gibbonů v 11 chovných zařízeních bylo zaznamenáno 18 rodin v různém uskupení (Pirovino 2011). Počet zkoumaných jedinců byl 36 dospělých gibbonů, z toho bylo 22 samců a 14 samic. Byly definovány typy sociálního uskupení jako rodina, samotáři, pár a bakalářský typ viz obrázek č.7. Pro tento projekt byly využity zoo jako Zoo Berlin, Lisbon Zoo, Zoo de Mulhouse, Zoo Zurich, Zoo Twycross a další (Pirovino 2011).

Facility	Sex distribution (male.female.infant)	Number of groups	Group structure
1	1.1.2	1	Family
2	1.0	1	Single
3	3.1	2	Pair; bachelor
4	1.0	1	Single
5	4.1.2	2	Family; single
6	1.1	1	Pair
7	1.2.1	1	Family
8	1.1	1	Pair
9	1.1.2	1	Pair
10	4.2.2	3	Family; pair; bachelor
11	5.3.5	4	Family; pair; bachelor

Obrázek č. 7 popisující složení skupin ve studii vlivu glukokortikoidů na chování gibbonů. Převzato z Pirovino 2011.

### 1.3.2 Monogamní sociální systém

Monogamní sociální systém u gibbonů je založen na pozorování odvozeném ze studií Carpentera 1940 u gibbonů larů z volné přírody (Brockelman et al 1998).

Vzhledem k základním poznatkům o sociálním chování je typický chov v párech. Při úspěšném chovu se pár rozmnožuje a vytváří tak komplexní rodinnou skupinu. Pro prevenci agrese a stability rodinné skupiny je nutné udržovat správné uskupení v rámci věkové hranice, kdy subadultní jedinci budou včas přemístěni a vyjmuti ze skupiny. Předpokládá se, že k odchodu ze skupiny ve volné přírodě dochází nejpozději dva roky po dosažení pohlavní dospělosti (Burns et al 2011).

### 1.3.3 Solitérní sociální systém

Solitérní chov může nastat v případě úmrtí jedince v párovém soužití. Vzhledem k biologii druhu by se měl dodržovat chov ve více jedincích. Solitérní jedince kvůli nedostatečným sociálním interakcím mohou začít být destruktivní vůči okolí i sobě (Riley 2008). Optimální je solitérní jedince umístit do již fungující skupiny nebo vytvořit novou skupinu za účelem naplnění sociálních potřeb (Mackinnon&Mackinnon 1977). Solitérní jedinci mohou být umístěni v expozici s jinými druhy. I v tomto případě je však nutné umístit zvíře do expozice se stejným druhem. Pokud se vytvoří nová skupina jednoho druhu, chovatelé se musí řídit manuály, které popisují správné postupy při seznamování zvířat. Tyto manuály slouží především k vytvoření bezproblémové skupiny, jelikož může docházet k projevu agrese a konfliktům (Bernstein&Schusterman 1964).

### **1.3.4 Stejnopohlavní skupiny**

Bakalářský typ sociální skupiny je tvořen dvěma příbuznými samci – sourozenci, kteří tvoří samčí skupinu. Instituce k tomuto chovu přistupují pro nadbytek samců v chovu (Wildlife Institute of India 2018). Vytváření a udržení bakalářských skupin může být důležité pro zabránění příbuzenské plemenitby a agresivního chování ze strany rodičů (Cocks 2000). V důsledku výskytu bakalářských skupin napříč jednotlivými druhy gibbonů v lidské péči v evropských zoologických zahradách (EAZA) probíhají výzkumy, zda je takový chov dlouhodobě udržitelný.

Je zaznamenán úspěšný chov dvou samic druhu gibona Mullerův v Mogo zoo (Miller 2010). V důsledku omezení reprodukce se doporučuje chov dvou samic či samců. Obecně se nyní uznává za vhodný chov gibbonů v párech, rodinné skupině, stejnopohlavních párech a příležitostně v nepříbuzenských párech (vhodné například pro gibona Mullerova) (Miller 2010). U druhu gibona malého je nutná pozornost vůči více samicím v jedné skupině, jelikož se u tohoto druhu objevuje zvýšená vnitropohlavní agrese mezi samicemi (Mackinnon&Mackinnon 1977, Tenaza 1975).

### **1.3.5 Harémová struktura**

V případě vytvoření skupiny o třech jedincích složených z dvou dospělých samic a dospělého nepříbuzného samce, je třeba pečlivě sledovat chování jedinců a vzájemné sociální interakce v čase. Tento chov je velice vzácný, ale možný. V zoo Mulhouse takto chovaly gibony bělolícé jejichž skupina se skládala ze dvou dospělých samic (matka a dcera) a nepříbuzného samce (Michal Hradec osobní pozorování). Další takový chov byl v zoo Minnesota, kde v případě snahy o spárování samice s novým samcem nastal harémový chov, jelikož zde byla umístěna ještě starší samice. K párovým vazbám došlo po úmrtí této starší samice (Zoo Minnesota 2002).

Pozorování chování v rámci rodiny je obtížné sledovat v přírodě, kdežto chov v lidské péči nám toto umožňuje (Burns et al 2011). Sociální flexibilita u gibbonů byla prokázána během pozorování gibbonů v Zoo Perth. Při narození nového potomka byl subadultní sourozenec tolerantnější vůči matce a zároveň se zdržoval více v její blízkosti. Jelikož jedinec reagoval na narození sourozence a projevil o něj zájem, můžeme tento projev vnímat jako flexibilnější sociální chování. Zájem o mladšího sourozence může být náznakem rodičovské péče a forma energetických nákladů na udržení se ve skupině i po dosažení pohlavní dospělosti (Burns et al 2011). Lze předpokládat, že tolerance ze strany staršího sourozence nastala z důvodu nemožnosti opustit skupinu. Pozorování přímé rodičovské péče od starších sourozenců jsou vzácná, nicméně Dooley 2006 sledoval juvenilního jedince při nošení mladší sestry, když ji matka nechala samotnou. Pozorování gibbonů v Zoo Perth ukázalo změny chování gibbonů s postupujícím věkem, flexibilitu a toleranci dospívajících potomků a kladné reakce adolescentů na mladší sourozence (Burns et al 2011). Další výzkumy by mohly přinést přesnější pochopení sociálního chování gibbonů a jejich flexibilitu v rámci skupiny. Lze předpokládat, že výsledky takového pozorování by pomohly ke kvalitnějšímu chovu.

Dále došlo k poznatku, že giboni v lidské péči mohou dosáhnout dospělosti již v pěti letech, pokud by byli umístěni ke staršímu partnerovi (Geismann 1991). Na základě vzniklých sociálních interakcí mezi těmito jedinci, lze předpokládat, že sociální chování má vliv na vývoj gibbonů (Burns et al 2011). V důsledku tohoto poznatku lze předpokládat urychlení reprodukci v chovu.

Reprodukční strategie, která by byla nejvýhodnější pro fitness samců, byla identifikována jako socioreprodukční polygynie (Reichard 2003). Jelikož polygynie není tak často pozorována u gibbonů ve volné přírodě, předpokládá se, že sociální monogamie přináší samcům výhody, které zvyšují reprodukční úspěšnost více než u socioreprodukční polygynie (Reichard 2003). Pro kvalitnější reprodukci by tedy měl být výhodnější chov v monogamii.

Vysoká rozmanitost potravy, využívání menších domovských okrsků a vysoká efektivita hledání potravy jsou vlivy působící na evoluci velikosti skupin a teritoriality gibbonů (Brockelman 2009). Giboni mohou být tedy přizpůsobivější při vytváření skupin v jiném sociálním systému nežli monogamním, jelikož se tyto vlivy v lidské péči automaticky ztrácí. Zároveň samčí investice zahrnující obranu teritoria, ochranu před predátory a ochranu před infacidou jsou v chovu do jisté míry selektovány. Tyto samčí interakce se řadí k investicím, které utváří monogamii jako takovou (Brockelman 2009). Zároveň se předpokládá, že samičí reprodukce v polygynních skupinách bude spíše omezena nedostatkem zdrojů potravy nežli nedostatkem partnerů (Brockelman 2009). Polygynie by tedy byla výhodná v lidské péči z hlediska samičí reprodukce, jelikož není možné, aby došlo k nedostatku zdrojů potravy. Všechny tyto vlivy, které jsou základní pro udržení monogamního uskupení, přestávají být relevantní, pokud se zaměříme na chov gibbonů v lidské péči.

### 1.3.6 Doporučení sociálního systému pro chov Hylobatidae

Rod *Symphalangus* nesmí být chován v jednočlenných skupinách. Vzhledem k biologii druhu je vhodné umístění skupiny v počtu 1.1, což znamená jeden samec a jedna samice (popřípadě dva až čtyři potomci). Potomky je potřeba v době dovršení dospělosti (mezi šestým až osmým rokem) oddělit od skupiny. Při správném chovu dochází k narození potomků jednou za dva až tři roky. Dominantní je vždy samec, který je následován ostatními členy skupiny (Riley 2008).

Mezi pravidelné sociální interakce u siamangů se řadí péče o tělo (grooming) a hraní si. Péče o tělo je nejvíce využívána sociální interakce mezi všemi členy skupiny. Aktivita v podobě hry se zaměřuje na mláďata. Komunikace probíhá typickou giboní vokalizací.

V některých zoo jsou siamangové umístěni v ubikacích s jiným druhem. Například v San Diego Zoo byli ve vícedruhové ubikaci s orangutany (Riley 2008).

Ačkoliv je typické monogamní utváření skupiny, byla zaznamenána evidence polyandrie ve skupinách obsahující více než jednoho dospělého samce (Gron 2008). Nicméně není doporučováno chovat dva dospělé stejného pohlaví v důsledku možné agresivity. V Milwaukee County Zoo tvořila kompozice skupiny siamangů pět členů, tři samce a dvě samice (Fox 1972). Základem rodiny byl pár, kterému se narodili tři potomci – jedna samice, dva samci. Fox uvádí, že by mláďata měla zůstat ve skupině do úplně dospělosti. Poté by měla být přesunuta, aby nedošlo k narušení stability skupiny.

Pro rod *Hylobates* je také typické monogamní složení skupin. Ty se skládají z jednoho dospělého páru a potomstva. Potomci jsou narozeni jednou za tři roky a musí být ze skupiny vyjmuti při dovršení dospělosti. Na rozdíl od siamangů nemusí být dominantní vždy samec (například v případě, kdy samec není odchován přirozeně) (Cocks 2000). Jelikož jsou druhy rodu *Hylobates* sociálně variabilnější i v přírodě, mohou v lidské péči být sociální a příbuzenské vztahy ve skupinách proměnlivé (Barlett 2003). Mezi pravidelné sociální interakce patří péče o tělo a hry. Předpokládá se, že u gibbonů lar má vzájemná péče o tělo větší sociální důsledky než hraní (Gron 2009).

Zástupci rodu *Hylobates* nesmí být umístěni v expozicích s jinými druhy s výjimkou tohoto rodu. Doporučuje se umístit gibona lar s jiným druhem rodu *Hylobates*, například s gibonem Mullerovým. I přes toto doporučení byl zaznamenán případ soužití gibona bělorukého a siamanga (Miller 2010).

Polyandrie je u rodu *Hylobates* pravděpodobnější než u rodu *Symphalangus* vzhledem k jejich sociální variabilitě v přírodě. K polyandrii může dojít ve skupině obsahující více než jednoho dospělého samce. Ve skupině může docházet k flexibilním sexuálním vztahům, které se odehrávají mimo stávající rodičovský pár (Gron 2009).

U rodu *Nomascus* se vyskytuje více monogamní rodinné uskupení. Vzhledem ke krátkodobým studiím u několika druhů (např. gibon černý; Chen 1995) rodu *Nomascus* je možné vytvoření stabilní skupiny s více než jednou dospělou samicí (Guan et al 2018). Fylogeneze a fakta, že zvířata obývala větší teritoriální území a samice byly vůči sobě méně teritoriální mají za následek polygynii (Guan et al 2018).

## Závěr

Pro gibony je typický chov v monogamním složení skupiny. Základem je tedy rodičovský pár, k němuž patří dva až tři potomci (Leighton 1987). V lidské péči se doposud nevyskytuje mnoho případů jiného soužití gibbonů nežli monogamního. Ačkoliv je tento sociální systém pro ně typický, byly prokázány případy soužití gibbonů ve volné přírodě v jiných sociálních systémech. U druhu gibona hainanského byla jako první zaznamenána skupina se dvěma reprodukčně aktivními samicemi (Xu et al 1983). U rodu *Hoolock* a *Hylobates* byly také registrovány případy, které selektovaly monogamii u těchto zvířat. V těchto skupinách docházelo většinou k extrapárovému páření nebo skupina obsahovala více než jednu dospělou samici. Rod *Symphalangus* se jeví mnohem sociálně flexibilnější než ostatní rody gibbonů. U tohoto rodu docházelo k soužití více samců v jedné skupině (Morino et al 2021).

Podmínky jakožto predace, obrana partnera a území, zdroje potravy a jejich hustota, mají vliv na tvorbu sociálního složení u primátů (Schaik&Hooff 1983). Potom monogamii jako takovou utváří samčí interakce v podobě obrany teritoria, ochrana před predátory a obrana před infacidou (Brockelman 2009). Monogamie u gibbonů byla tvořena na základě působení faktorů jako vysoká rozmanitost potravy, využívání menších domovských okrsků a vysoká efektivita hledání potravy. Tyto vlivy se v lidské péči minimalizují nebo jsou automaticky odstraněny, jelikož na zvířata není vyvíjen tlak z vnějšího prostředí a potrava je permanentně dostupná.

Za ideální sociální systém byla pro gibony určena polygynie (Reichard 2003). Tedy soužití jednoho samce s více reprodukčně aktivními samicemi. Předpokládá se, že v polygynických skupinách by byla reprodukce samic ovlivněna spíše nedostatkem zdrojů potravy nežli nedostatkem partnerů (Brockelman 2009). Nedostatek zdrojů potravy v lidské péči není možný. Polygynické složení skupiny by tedy mohlo být vhodné z hlediska samičí reprodukce. Ačkoliv byla polygynie identifikována jako ideální strategie pro gibony, tak převládá monogamní strategie. Monogamie tedy přináší samcům doposud nezjištěné výhody, které maximalizují jejich reprodukční úspěšnost (Reichard 2003). Lze tedy předpokládat reprodukčně úspěšný chov jak v polygynických skupinách, tak v monogamních.

Existence jiných skupin v chovu gibbonovitých, než monogamních je též podpořena faktem, že se giboni projeví jako sociálně flexibilní a tolerantní (Burns et al 2011). Nicméně se i přes to doporučuje chov v párech nebo rodinách (Holečková&Dousek 2006, ÚKOZ). Vzhledem k zjištění, že giboni dokážou být tolerantnější a flexibilnější v některých případech soužití, lze uvažovat o udržitelném chovu i v jiném sociálním složení nežli monogamním.



## Literatura

- Barlett TQ. 2003. Intragroup and Intergroup Social Relations in wild white-handed Gibbons. *International Journal of Primatology* **24(2)**: 239-259.
- Bernstein IS, Schusterman RJ. 1964. The Activity of Gibbons in a Social Group. *Folia Primatologica* **2**: 161-170.
- Brockelman WY, Reichard U, Treesucon U, Raemaekers JJ. 1998. Dispersal, pair formation and social structure in gibbons (*Hylobates lar*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **42(5)**: 329-339.
- Brockelman W. 2009. Ecology and the Social System of Gibbons. 211-239 in Lappan S, Whittaker DJ. *The Gibbons: New Perspectives on Small Ape Socioecology and Population Biology*. Springer, Chicago.
- Brotherton PNM, Pemberton JM, Komer PE, Malarky G. 1997. Genetic and behavioural evidence of monogamy in mammal, Kirk's dik-dik (*Madoqua kirkii*). *Proceedings of the Royal Society in London, Series B: Biological Sciences* **264**: 675-681.
- Burns BL, Dooley HM, Judge DS. 2011. Social dynamics modify behavioural development in captive white-cheeked (*Nomascus leucogenys*) and silvery (*Hylobates moloch*) gibbons. *Primates* **52**: 271-277.
- Carpenter CR. 1940. A field study in Siam of the behavior and social relations of the gibbon (*Hylobates lar*). *Comp Psychol Monogr* **16(5)**: 1-212.
- Chatterjee HJ. 2009. Evolutionary Relationships Among the Gibbons A Biogeographic Perspective. 13-36 in Lappan S, Whittaker DJ. *The Gibbons: New Perspectives on Small Ape Socioecology and Population Biology*. Springer, Chicago.
- Chapman CA, Rothman JM. 2009. Within-species differences in primate social structure: evolution of plasticity and phylogenetic constraints. *Primates* **50**: 12-22.
- Chen N. 1995. Ecology of the Black Crested Gibbon (*Hylobates concolor*) in the Ailao Mt. Reserve, Yunnan, China. Master Thesis. Mahidol University, Bangkok, Thailand.
- Choudhury A. 1996. A survey of hoolock gibbon (*Hylobates hoolock*) in southern Assam, India. *Primate Report* **44**: 77-85.
- Clarke E, Reichard UH, Zuberbühler K. 2006. The Syntax and Meaning of Wild Gibbon Songs. *PloS ONE* 1(1) (e73) DOI: 10.1371/journal.pone.0000073.
- Clutton-Brock TH. 1989. Mammalian mating systems. *Proc. Roy. Soc. Lond.* **B236**: 339-372.

Cocks L. 2000. Husbandry Manual for the Javan Gibbon (*Hylobates Moloch*). Perth Zoo, 24s.

De Groot NG, Otting N, Robinson J, Blancher A, Lafont BA, Marsh SG, O'Connor DH, Shiina T, Walter L, Watkins DI, Bontrop RE. 2021, Nomenclature report on the major histocompatibility complex genes and alleles of Great Ape, Old and New World monkey species. *Immunogenetics*. **64(8)**:615-631.

DeWaal FBM. 1998. Chimpanzee Politics: Power and Sex among Apes: revised edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore

Disotell TR. 1996. The phylogeny of Old World monkeys. *Evolutionary Anthropology: Issues*, **5**: 18-24.

Dooley H. 2006. Social Behaviour in gibbon groups (*Hylobates leucogenys* and *H. moloch*) at Perth Zoo. BSc Hons thesis. University of Western Australia, Crawley.

Eisenberg JF, Muckenhirn NA, Rudran R. 1972. The relation between Ecology and Social structure in primates. *Science* **176**: 863-874.

Elliot H, Haimoff S, Gittins P. 1985. Individuality in the songs of wild agile gibbons (*Hylobates agilis*) of Peninsular Malaysia. DOI: 10.1002/ajp.1350080306.

Emlen ST, Oring LW. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating system. *Science* **197**: 215-223.

Fan PF, Ren GP, Wang W, Scott MB, Ma CH, Fei H, Wang L, Xiao W, Zhu J. 2013. Habitat evaluation and population viability analysis of the last population of cao vit gibbon (*Nomascus nasutus*): Implications for conservation. *Biological Conservation* **161**: 39-47.

Fietz J. 1999. Mating system of *Microcebus murinus*. *American Journal of Primatology* **48**: 127-133.

Fox GJ. 1972. Some comparisons between Siamang and Gibbon behaviour. *Folia Primatologica* **18**: 122-139

French JA, Cavanaugh J, Mustoe AC, Carp SB, Womack SL 2018 Social Monogamy in Nonhuman Primates: Phylogeny, Phenotype, and Physiology. *Journal of Sex Research*. **55(4-5)**: 410-434.

French JA, Cavanaugh J, Mustoe AC, Carp SB, Womack SL. 2017. Social Monogamy in Nonhuman Primates: Phylogeny, Phenotype and Physiology. *The Journal of Sex Research*: 1-25. DOI: 10.1080/00224499.2017.1339774

- Geisler J, Zima J. 2007. Zoologie obratlovců – 2.vydání. Academia. Praha.
- Geissmann, T. 1995. Gibbon systematics and species identification. *International Zoo News* **42**: 467-501.
- Geissmann T. 2002. Taxonomy and Evolution of Gibbons. *Evolutionary Anthropology* **1**: 28-31.
- Geissmann T, Grindley ME, Ngwe L, Saw SA, Thet NA, Saw BH, Momberg F. 2013. The conservation status of hoolock gibbons in Myanmar. Gibbon conservation alliance, Zürich Switzerland.
- Geissmann T. 2014. Gibbons – die singenden Menschenaffen/ Gibbons – the singing apes. Anthropologisches Institut und Museum der Universität, Zürich.
- Gowaty PA. 1996. Battles of the sexes and origins of monogamy. In 21-52 Black JM, Partnerships in birds: The study of monogamy. Oxford University Press, New York.
- Gron KJ. 2008. Primate Fact sheets: Siamang (*Symphalangus syndactylus*). Behaviour.
- Gron KJ. 2009. Primate Fact Sheets: Lar Gibbon (*Hylobates lar*). Behaviour.
- Guan Z, Ma C, Fei H, Huang B, Ning W, Ni Q, Jiang X, Fan P. 2018. Ecology and social system of northern gibbons living in cold seasonal forests. *Zoological research*. **39(4)**: 255-265.
- Hartwell K, Notman H, Kalbitzer U, Chapman C, Pavelka M. 2021. Fruit availability has a complex relationship with fission-fusion dynamics in spider monkeys. *Primates* **62(1)**: 165-175.
- Hinde RA. 1976. Interactions, relationships and social structure. *Man* **11**: 1-17.
- Holečková D, Dousek J. Doporučení Ústřední komise pro ochranu zvířat: Podmínky chovu savců volně žijících druhů v zajetí, 3. vydání 72s. Ministerstvo zemědělství ČR. Praha.
- Hu N, Guan Z, Huang B, Ning W, He K, Fan P, Jiang X. 2018. Dispersal and female philopatry in a long-term, stable, polygynous gibbon population: Evidence from 16 years field observation and genetics. *American Journal Primatology* **80(9)**: 1-12.
- Huck M, Fernandez-Duque E, Babb P, Schurr T. 2014. Correlates of genetic monogamy in socially monogamous mammals: Insights from Azara's owl monkeys. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281(1782)**, 20140195. DOI:10.1098/rspb.2014.0195.
- IUCN Global Species Programme Red List Unit. 2021. The IUCN red list of threatened species. © International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. 2021. United

Kingdom. Available from [iucnredlist.org/search?query=hylobatidae&searchType=species](http://iucnredlist.org/search?query=hylobatidae&searchType=species) (accessed march 2021).

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

Kappeler PM, van Schaik CP. 2002. Evolution of Primate Social Systems. *International Journal of Primatology*, **23(4)**: 707–740.

Kleiman DG. 1977. Monogamy in mammals. *The quarterly review of biology* **52**: 39-69.

Leighton DR. 1987. Gibbons: territoriality and monogamy. In: Smuts B, Cheney D, Seyfarth R, Wrangham R, Struhsaker T. *Primate Societies*. Chicago: Chicago University Press, 135–145.

Mackinnon J, Mackinnon K. 1977. The Formation of a New Gibbon Group. *Primates* **18(3)**: 701-708.

Marshall JT, Sugardjito J. 1986. Gibbon systematics. 137-185 in Swindler DR, Erwin J. *Comparative Primate Biology*. Liss AR, New York.

Michilsens F, Vereecke EE, D’Aout K, Aerts P. 2009. Functional anatomy of the gibbon forelimb: adaptations to a brachiating lifestyle. *Journal of Anatomy* **215(3)**: 335-354.

Miller S. 2010. Husbandry manual for White-Handed gibbon (*Hylobates lar*), Mammalia – Hylobatidae. Western Sydney Institute of TAFE. Richmond 92s.

Mootnick AR, Groves CP. 2005. A new generic name for the hoolock gibbon (Hylobatidae). *International Journal of Primatology* **26**: 971-976.

Mootnick AR. 2006. Gibbon (Hylobatidae) Species Identification Recommended for Rescue or Breeding Centers. *Primate Conservation* **21**: 103-138.

Morino L, Pasquaretta C, Sueur C, MacIntosh A. 2021. Communication Network Reflects Social Instability in a Wild Siamang (*Symphalangus syndactylus*) Population. *International Journal of Primatology* **42(4)**: 618-639.

Osterberg P, Samphanthamit P, Maprang O, Punnadee S, Brockelman WY. 2014. Population Dynamics of a Reintroduced Population of Captive-Raised Gibbons (*Hylobates lar*) on Phuket, Thailand. *Primate Conservation* **28**: 179-188.

Pirovino M, Heistermann M, Zimmermann N, Zingg R, Clauss M, Condrón D, Kaup FJ, Steinmetz HW. 2011. Fecal Glucocorticoid Measurements and Their Relation to Rearing, Behavior, and Environmental Factors in the Population of Pileated Gibbons (*Hylobates pileatus*) Held in European Zoos. *International Journal Primatology* **32**: 1161-1178.

- Platt ML, Seyfarth RM, Cheney DL. 2016. Adaptations for social cognition in the primate brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society* **B371**(1687), 20150096. DOI:10.1098/rstb.2015.0096.
- Price EE, Stoinski TS. 2006. Group size: Determinants in the wild and implications for the captive housing of wild mammals in zoos. *Animals Behaviour Science* **103**: 255-264.
- Rakotondrazandry J, Sefczek T, Frasier C, Villanova V, Rasoloharijaona S, Raveloson H, Louis E. 2021. Possible infanticidal event of an Aye-Aye (*Dabentonia madagascariensis*) in Torotorofotsy, Madagascar. *Folia Primatologica* **92**(3): 183-190.
- Reichard U. 2003. Social monogamy in gibbons: The male perspective. 190-213 in Reichard U, Boesch C. *Monogamy: Mating strategies and Partnerships in Birds, Humans and Other Mammals*. Cambridge University Press., Cambridge.
- Reichard U, Ganpanakngan M, Barelli C. 2012. White-handed Gibbons of Khao Yai: Social flexibility, complex reproductive strategies, and a slow life history. 237-258 in Kappeler PM, Watts DP. *Long-Term Field Studies of Primates*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Riley RW. 2008. Husbandry manual for Siamang (*Hylobates syndactylus*), Mammalia: Hylobatidae. Western Sydney Institute of TAFE. Richmond 57s.
- Robbins D, Chapman CA, Wrangham RW. 1991. Group-size and stability – why do gibbons and spider monkeys differ. *Primates* **32**: 301-305.
- Rowe N. 1996. *The Pictorial Guide to the Living Primates*. Pogonias Press. USA.
- Rowell TE. 1988. Beyond the One-Male Group. *Behaviour* **104**: 189-201.
- Smith AS, Ågmo A, Birnie AK, French, JA. 2010. Manipulation of the oxytocin system alters social behavior and attraction in pair-bonding primates, *Callithrix penicillata*. *Hormones and Behavior* **57**(2): 255–262. DOI:10.1016/j.yhbeh.2009.12.004.
- Struhsaker TT. 1969. Correlates of ecology and social organization among African cercopithecines. *Folia Primatologica* **11**: 80–118
- Sutcliffe AG, Dunbar RIM, Wang D. 2016. Modelling the Evolution of Social Structure. *PLoS ONE* **11**(7): e0158605. DOI: 10.1371/journal.pone.0158605.
- Swedell L. 2012. Primate Sociality and Social Systems. *Nature Education Knowledge* **3**(10): 84.

- Tenaza RR. 1975. Territory and monogamy among kloss' gibbons (*hylobates klossii*) in Siberut Island, Indonesia. *Folia Primatologica* **24**: 60-80.
- Thalmann U. 2001. Food resource characteristics in two nocturnal lemurs with different social behavior: *Avahi occidentalis* and *Lepilemur edwardsi*. *International Journal of Primatology* **22**: 287-324.
- Thinh VN, Mootnick AR, Geissmann T, Li M, Ziegler T, Agil M, Moisson P, Nadler T, Walter L, Roos CH. 2010. Mitochondrial evidence for multiple radiations in the evolutionary history of small apes. *BMC Evolutionary Biology* **10**: 1-13.
- Van Schaik CP, Van Hooff JARAM. 1983. On the Ultimate causes of primate social systems. *Behaviour* **85**: 91-117.
- Van Schaik CP, Dunbar RIM. 1990. The evolution of monogamy in large primates: A new hypothesis and some crucial tests. *Behaviour* **115**: 30-62.
- Van Schaik CP, Paul A. 1996. Male care in primates: does it ever reflect paternity?. *Evolution of Anthropology* **5**: 152-156.
- Van Schaik CP, Janson CH. 2000. Infanticide by males and its implications. Cambridge University Press. The United Kingdom, Cambridge.
- Whitehead H. 1997. Analysing animal social structure. *Animal Behaviour* **53**: 1053-1067.
- Whittaker DJ, Morales JC, Melnick DJ. 2007. Resolution of the *Hylobates* phylogeny: Congruence of mitochondrial D-loop sequences with molecular, behavioral, and morphological data sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **45**: 620-628.
- Wildlife Institute of India. 2018. National Studbook of Hoolock gibbon (*Hoolock hoolock*): III Edition, Wildlife Institute of India, Dehradun and Central Zoo Authority, New Delhi.
- Wilson EO. 1975. *Sociobiology: The new Synthesis*. Belknap, Cambridge, Massachusetts.
- Wolfensohn S, Honess P. 2005. Primates: their characteristics and relationship with man. 1-13 in Wolfensohn S, Honess P. *Handbook of Primate Husbandry and Welfare*. Blackwell Publishing Ltd.
- Wolkin JR, Myers RH. 1980. Characteristics of a Gibbon-Siamang hybrid ape. *International journal of primatology*, **1**: 203-221.
- Wrangham RW. 1979. On the Evolution of Ape social systems. *Social science Information* **18**: 335-368.

Xiang Z, Yang B, Yu Y, Yao H, Grueter C, Garber P, Li M. 2014. Males collectively defend their one-male units against bachelor males in a multi-level primate society. *American Journal of primatology* **76**: 609-617.

Xu LH, Liu AH, Yu SM. 1983. Primates. 309-316 in Xu LH, Liu ZH, Liao WP, Li XH, Yu SM, Qiu JC. *The Birds and Mammals of Hainan Island*. Science Press, Beijing.

Zihlman AL, Mootnick AR, Underwood CE. 2011. Anatomical Contributions to Hylobatid Taxonomy and Adaptation. *International Journal Primatology* **32**: 865-877